

# Macroinvertebrados bentónicos de dos lagos tropicales de alta montaña en el volcán Nevado de Toluca, en la región central de México

## Benthic macroinvertebrates of two tropical, high-mountain lakes at Nevado de Toluca Volcano at central region of Mexico

Luis A. Oseguera<sup>1</sup>, Javier Alcocer<sup>1</sup> y Elva Escobar<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Proyecto de Investigación en Limnología Tropical, Facultad de Estudios Superiores Unidad Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala. Tlalnepantla, Estado de México, 54090. México

<sup>2</sup>Laboratorio de Biodiversidad y Macroecología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Ciudad de México, A. P. 70-305, 04510. México  
e-mail: loseguera@campus.iztacala.unam.mx

**Recibido:** 15 de junio de 2015.

**Aceptado:** 07 de abril de 2016.

Oseguera L. A., J. Alcocer y E. Escobar. 2016. Macroinvertebrados bentónicos de dos lagos tropicales de alta montaña en el volcán Nevado de Toluca, en la región central de México. *Hidrobiológica* 26 (3): 419-432.

### RESUMEN

**Antecedentes.** Los macroinvertebrados bentónicos son importantes debido a su papel en la remineralización de la materia orgánica y como indicadores por ser sensibles a las perturbaciones derivadas de las actividades humanas. **Objetivos.** Analizar la distribución espacial y temporal de la riqueza taxonómica y la densidad de los macroinvertebrados bentónicos y su relación con algunas las variables ambientales en dos lagos tropicales de alta montaña localizados en el volcán Nevado de Toluca, en el centro de México. **Métodos.** Se seleccionaron dos estaciones profundas y dos someras (con y sin vegetación) para el lago de El Sol y una estación profunda para La Luna. **Resultados.** En El Sol se identificaron cuatro especies de oligoquetos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* y *Nais pardalis*), un bivalvo (*Pisidium casertanum*), un hidrozooario (*Hydra vulgaris*) y dos quironómidos (*Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp.). En La Luna solo se encontró a *L. hoffmeisteri* y *Pagastia* sp. Las densidades promedio de los macroinvertebrados bentónicos en la zona profunda de ambos lagos fueron similares (El Sol  $5,526 \pm 3,807$  org m<sup>-2</sup> y La Luna  $7,955 \pm 7,349$  org m<sup>-2</sup>). La densidad en la zona somera sin vegetación en El Sol fue de  $38,249 \pm 33,077$  org m<sup>-2</sup>, mientras que en la estación con vegetación la densidad fue de  $25,247 \pm 18,997$  org m<sup>-2</sup>. **Conclusiones.** La variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados parece estar regulada por la temperatura y el pH, presentándose los menores valores cuando la temperatura y el pH son más bajos.

**Palabras clave:** Bentos, Estado de México, lagos alpinos, lagos oligotróficos, Nevado de Toluca.

### ABSTRACT

**Background.** The benthic macroinvertebrates play an important role in the organic matter recycling and are sensitive indicators of human perturbation. **Goals.** The aim of this study was to recognize the spatial and temporal variation in taxonomic richness and density of the benthic macroinvertebrates of high mountain Lakes El Sol and La Luna, and their relationship with the environmental variables. **Methods.** Three deep stations (El Sol = 2 and La Luna = 1) and two in the littoral zone of El Sol (with and without vegetation) were selected. **Results.** We found eight taxa in El Sol: four oligochaetes (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* and *Nais pardalis*), one bivalve (*Pisidium casertanum*), one hydrozoan (*Hydra vulgaris*) and two chironomids (*Pagastia* sp. and *Tanytarsus* sp.). Differently in La Luna there were just *L. hoffmeisteri* and *Pagastia* sp. The average density of the benthic macroinvertebrates was similar in the deep zone of both lakes (El Sol  $5,526 \pm 3,807$  org m<sup>-2</sup> y La Luna  $7,955 \pm 7,349$  org m<sup>-2</sup>). The density in the shallow zone without vegetation was higher ( $38,249 \pm 33.077$  org m<sup>-2</sup>) than in the vegetated shallow zone ( $25.247 \pm 18.997$  org m<sup>-2</sup>). **Conclusions.** The temporal variation of macroinvertebrates density seems to be regulated by the temperature and pH, showing the lowest values when the temperature and pH are lower.

**Key words:** Alpine lakes, benthos, Estado de México, Nevado de Toluca, oligotrophic lakes.

## INTRODUCCIÓN

Los lagos tropicales de alta montaña se caracterizan por ubicarse por arriba de la cota de vegetación arbórea (*timberline* = TL). La altitud a la que se observa la TL depende de la latitud, y se encuentra a mayor altitud en latitudes más bajas (Hutchinson, 1975; Sommaruga, 2001; Kernan *et al.* 2002). En la zona tropical se localiza por arriba de los 3 000 m s. n. m. (Margalef, 1983; Burgis & Morris, 1987). Este tipo de lagos se encuentra en islas de clima frío dentro de las zonas tropicales. La mayor parte de los lagos de alta montaña tropicales se localiza en la zona de los Andes, y en menor cantidad, en el este de África (Löffler, 1964; Payne, 1986). Este tipo de lagos presenta analogías ambientales con los lagos nórdicos de latitudes altas. La similitud principal entre estos dos tipos de lagos es la temperatura, la cual disminuye conforme incrementan la latitud y la altitud (Thomasson, 1956; Lewis, 1983; Steinitz-Kannan *et al.*, 1983; Burgis & Morris, 1987; Lewis, 1987 y 1996).

Los macroinvertebrados bentónicos (MIB), son una comunidad importante debido, entre otros aspectos, a su papel en la remineralización de la materia orgánica (Ivanov, 2000; Simčič & Brancelj, 2002). En los lagos de alta montaña, las variaciones en tiempo y espacio de los MIB están determinadas por los parámetros físicos (temperatura, transparencia, textura sedimentaria), químicos (conductividad, pH, oxígeno disuelto) y biológicos (alimento, cobertura vegetal, interacciones), que se presentan en todos los cuerpos acuáticos (Newrkla & Wijegoonawardana, 1987). Sin embargo, es frecuente que dentro del mismo cuerpo acuático se presenten condiciones diferentes en la zona profunda y la litoral. El efecto del viento y el oleaje, la penetración de la luz, el calentamiento gradual del agua, el tipo de sustrato y la presencia de vegetación sumergida son sólo algunas de las variables que marcan la diferencia entre ambas zonas (Brinkhurst, 1974; Ivanov, 2000).

Estas variables inducen a las especies de la comunidad bentónica a desarrollar estrategias adaptativas para dominar o influir sobre otras especies, como entrar en un estado de latencia hasta el restablecimiento de condiciones fisiológicamente más favorables para un desarrollo mejor (Wetzel & Likens, 2000). Los MIB presentan adaptaciones que les permiten resistir condiciones extremas generalmente presentes en los lagos de alta montaña (como pH ácido, temperatura baja y exposición elevada a rayos UV), con lo cual evitan la depredación y competencia de otras especies no resistentes a dichas condiciones (Kobuszewski & Perry, 1994; Hider *et al.*, 1999), por lo que su abundancia es mayor que en condiciones normales.

La abundancia o riqueza específica de los MIB en lagos tropicales frecuentemente son menores a las encontradas en los lagos templados (Lewis, 1996). Las especies bentónicas que han sido reportadas para los lagos de alta montaña son más similares a las especies halladas en lagos de latitudes templadas que a las presentes en lagos de latitudes tropicales de menor altitud (Burgis & Morris, 1987).

Además, los lagos de alta montaña son considerados muy sensibles a las perturbaciones humanas indirectas, particularmente a los efectos de la acidificación. Sin embargo, para poder reconocer las perturbaciones antropogénicas, primero es necesario conocer la variabilidad natural de las comunidades.

En México se conocen sólo dos lagos de alta montaña: El Sol y La Luna, en el cráter del volcán Nevado de Toluca, en el Estado de México. Dadas las condiciones ambientales extremas en estos lagos, se espera que la composición taxonómica de los macroinvertebrados bentónicos (MIB) sea reducida y que, para el caso de El Sol, las condiciones am-

bientales de la zona profunda y litoral no modifiquen la estructura de la comunidad de los macroinvertebrados bentónicos (MIB), dado lo somero del lago (<15 m). Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue evaluar la distribución espacial y temporal de la comunidad de los MIB en los lagos La Luna y El Sol, en el centro de México. Asimismo, se analizó la relación del comportamiento temporal de los parámetros fisicoquímicos de cada uno de los lagos y cómo afectan la composición taxonómica y la distribución de los macroinvertebrados bentónicos (MIB).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** Como se mencionó anteriormente, en México se conocen sólo dos lagos de alta montaña: La Luna y El Sol, en el cráter del Nevado de Toluca, en el Estado de México. Son lagos-cráter tropicales de alta montaña que se encuentran dentro de la cuenca hidrológica prioritaria Nevado de Toluca (Arriaga *et al.*, 1998), localizada entre los 19° 06' 36" N y 18° 48' 00" N y los 99° 54' 36" O y 99° 28' 48" O, a una altitud de 4 240 m s. n. m. El clima de la zona va de frío a semifrío húmedo, con una temperatura media mensual que oscila entre 2 y 12 °C. Presenta una precipitación anual de entre 1 200 y 2 000 mm y una evaporación potencial promedio anual de 990 mm (García, 1988a).

La profundidad máxima de La Luna es de 10 m (profundidad media de 5 m), con una superficie de 31 083 m<sup>2</sup> (largo 227 m, ancho 209 m), y la profundidad máxima de El Sol es de 15 m (profundidad media de 6 m), con una superficie de 237 321 m<sup>2</sup> (largo 795 m, ancho 482 m) (Alcocer *et al.*, 2004).

Ambos lagos tienen aguas transparentes, un pH ácido (4.9 - 5.6) y una capacidad de amortiguación reducida. La temperatura promedio del agua oscila entre los 9 y 11 °C en La Luna, y en El Sol, entre los 7 y 13 °C. El contenido de oxígeno disuelto es alto (6.0 - 7.8 mg L<sup>-1</sup>) en ambos lagos, y su conductividad, baja (18 - 24 µS cm<sup>-1</sup>). Presentan un contenido bajo de materia orgánica disuelta y en suspensión (Caballero, 1996; Armienta *et al.*, 2000).

**Trabajo de campo.** El muestreo se realizó mensualmente durante un ciclo anual (de abril de 2000 a marzo de 2001). Las estaciones de muestreo se eligieron con base en un muestreo prospectivo, el cual consistió en tomar partes de sedimento de ambos lagos para determinar la presencia de MIB. En La Luna se estableció una sola estación de muestreo a los 10 m (Luna), ya que los sedimentos de la zona litoral estaban muy compactados, lo que impide el establecimiento de invertebrados bentónicos. En El Sol se establecieron dos estaciones profundas (Sol1 = 10 m y Sol2 = 12 m) y dos en la zona litoral, una en sustrato desnudo (sin vegetación) (Sol3 = 0.5 m) y la otra con vegetación enraizada sumergida (Sol3v = 0.5 m) (Fig. 1).

Los variables ambientales que se midieron *in situ* cerca del sedimento fueron temperatura, pH, concentración y porcentaje de saturación de oxígeno disuelto y conductividad específica ( $K_{25}$ ), con ayuda de una sonda multiparamétrica de calidad del agua y un sistema de captura y almacenaje de información marca Hydrolab modelos DS4 y SVR4 respectivamente. Asimismo, se obtuvieron muestras de sedimento para el análisis del tamaño de grano, el contenido de materia orgánica, la concentración de clorofila *a* y la biomasa vegetal.

En las estaciones profundas la obtención de los MIB se realizó con una draga Ekman (0.0225 m<sup>2</sup> de área) (Weber, 1973; Wetzel & Likens, 2000), mientras que en las estaciones de la zona litoral se tomaron con un nucleador de acrílico (0.0019 m<sup>2</sup> de área). Los sedimentos se tami-

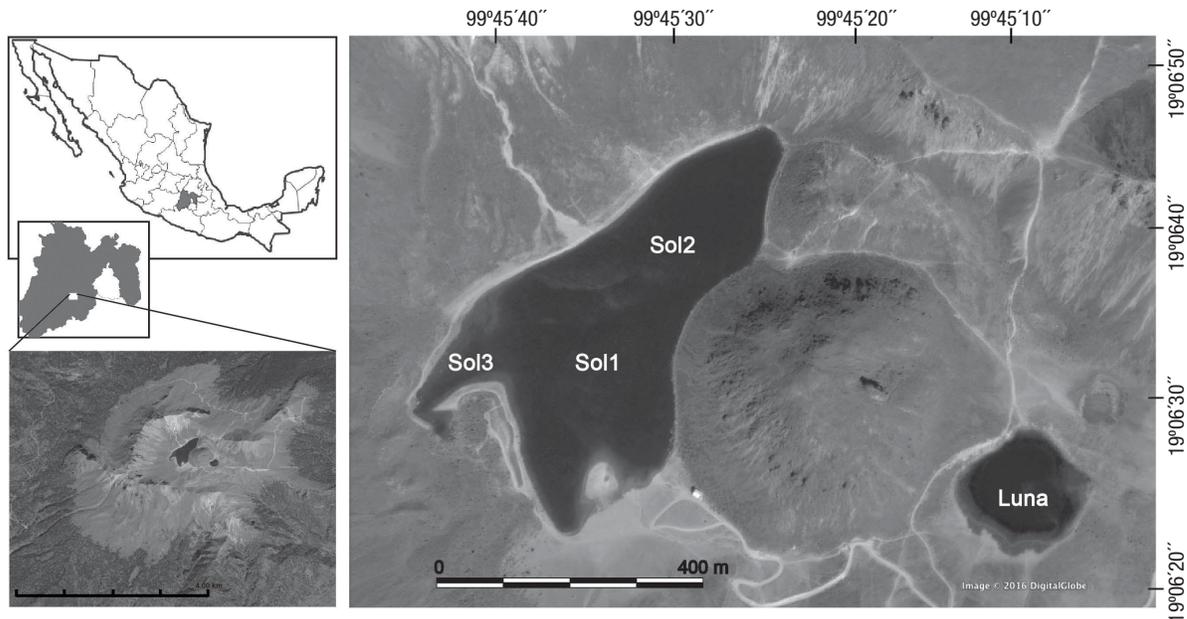


Figura 1. Lagos El Sol y La Luna en el cráter del Volcán Nevado de Toluca, México, mostrando las cuatro estaciones de muestreo.

zaron por medio de una malla de 0.42 mm para retener al macrobentos (Greenberg *et al.*, 1985; Wetzel & Likens, 2000), posteriormente, se fijaron con alcohol a 96%, adicionado con rosa de Bengala como colorante vital (Greenberg *et al.*, 1985).

**Trabajo de laboratorio.** El tamaño de grano se determinó por el método de tamizado en seco (60 °C) para las arenas, y de pipeteo en húmedo para limos y arcillas (Folk, 1969). Para determinar el porcentaje de materia orgánica sedimentaria se utilizó la técnica de pérdida de peso por combustión (LOI) (550 °C) (Greenberg *et al.*, 1985). La biomasa vegetal se obtuvo con el peso seco de la vegetación encontrada en cada uno de los núcleos de donde se separaron los MIB. Finalmente, la medición de la concentración de clorofila *a* del sedimento se hizo siguiendo la técnica 445.0 de la EPA, con un fluorómetro digital Turner Designs modelo 10-AU (Arar & Collins, 1997). Para transformar la concentración de  $\mu\text{g}$  de clorofila *a*  $\text{L}^{-1}$  a  $\mu\text{g}$  de clorofila *a*  $\text{cm}^{-2}$  se tomó la concentración integrada de un núcleo de sedimento de un  $\text{cm}^3$ . En el laboratorio se llevó a cabo la separación de los organismos y se identificaron en primera instancia con base en las claves generales de Thorp y Covich (1991), Edmondson (1959) y Pennak (1953). Posteriormente, se emplearon claves específicas para los oligoquetos (Stimpson *et al.*, 1982; Hiltunen & Klemm, 1980; Brinkhurst & Marchese, 1992) y quironómidos (Mason, 1973; Wiederholm, 1983). Todos los organismos fueron conservados en alcohol glicerinado a 70%.

**Análisis de la información.** Para determinar la presencia de estacionalidad durante el ciclo de muestreo, se aplicó un análisis de conglomerados (AC) por el método de Ward, con distancias euclidianas para la zona profunda de La Luna y para la zona somera y profunda de El Sol, con el fin de agrupar los meses similares en cada zona con base en las características ambientales del agua y sedimento (Gauch, 1982). Asimismo, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de identificar los parámetros que más influencia tienen sobre el ordenamiento (Gauch, 1982; García, 1988b).

La densidad de los organismos se calculó por metro cuadrado, multiplicando la abundancia de cada especie por un factor de conversión (área de la draga = 0.0225  $\text{cm}^2$  y área del nucleador = 0.0018  $\text{cm}^2$ ). Para los análisis estadísticos, las densidades se transformaron a logaritmos [ $\log_{10}(n+1)$ ] para cumplir con las suposiciones de normalidad y homocedasticidad de los datos (Elliot, 1983). Para reconocer si la densidad de los MIB era diferente entre sí, se realizó una prueba t-Student para las estaciones de la zona litoral de El Sol, y un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para las estaciones profundas (Luna, Sol1 y Sol2) (Dytham, 2011; Elliot, 1983). Para determinar si las estaciones profundas eran diferentes, se aplicó la prueba *post hoc* de Tukey. Se realizaron análisis de correlación canónica (ACC) entre las variables ambientales y las biológicas para la zona profunda de La Luna, para la zona profunda de El Sol y para la zona somera de El Sol. Lo anterior, con el fin de reconocer qué variables ambientales se asociaban directamente con la variación temporal de los MIB (Garson, 2015; Jeffers, 1978). Todas las pruebas se elaboraron con ayuda del paquete estadístico SPSS v10.

## RESULTADOS

**Parámetros ambientales.** La temperatura promedio anual, máxima y mínima de las tres estaciones profundas (Luna, Sol1 y Sol2) fueron muy similares. La temperatura promedio anual de la zona litoral (Sol3 y Sol3v) fue más elevada ( $\approx 1.5$  °C), y se observó la mayor diferencia en las máximas. El pH promedio anual fue ácido para ambos lagos, y menor en La Luna, donde se encontraron valores < 5 durante casi todo el año. El promedio de oxígeno disuelto fue muy similar en ambos lagos; se encontró alrededor de la saturación durante la mayor parte del año. La conductividad fue ligeramente más elevada en El Sol que en La Luna. En cuanto al sedimento, tanto la textura como el contenido de materia orgánica fueron mayores en la zona profunda de ambos lagos que en la zona litoral de El Sol. La clorofila *a* de la zona profunda de El Sol fue casi el doble de la encontrada en la zona litoral del mismo lago y de la zona profunda de La Luna (Tabla 1).

Tabla 1. Características ambientales del agua del fondo y del sedimento de las estaciones profundas del lago El Sol (Sol1 y Sol2) y someras (Sol3 y Sol3v) del lago La Luna del Parque Nacional "Nevado de Toluca", en la porción central de México.

Variables	Luna			Sol1			Sol2			Sol3			Sol3v		
	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE
<b>En agua</b>															
Temp. (°C)	5.52	10.51	8.46 1.73	5.35	10.74	8.58 1.96	5.02	10.63	8.55 1.94	5.96	13.96	10.10 2.74	5.96	13.96	10.10 2.74
pH	4.5	5.83	4.71 0.36	4.97	5.75	5.37 0.27	5.06	7.18	5.50 0.59	5.08	6.48	5.66 0.48	5.08	6.48	5.66 0.48
O. D. (mg·L <sup>-1</sup> )	5.84	8.50	6.74 0.84	5.65	7.67	6.72 0.77	5.65	7.62	6.70 0.74	5.91	7.99	6.91 0.70	5.91	7.99	6.91 0.70
O. D. (% Sat.)	85.13	114.27	94.71 8.65	82.95	105.95	93.30 7.31	82.95	105.81	94.29 6.97	90.87	115.37	101.02 7.08	90.87	115.37	101.02 7.08
K <sub>25</sub> (µS·cm <sup>-1</sup> )	12.60	14.90	13.72 0.72	14.70	17.53	16.13 0.87	15.1	17.8	16.36 0.78	14.70	18.00	16.01 0.92	14.70	18.00	16.01 0.92
<b>En sedimento</b>															
Cloro. a (µg·cm <sup>-2</sup> )	1.16	6.72	3.91 1.81	2.00	18.74	7.49 5.35	2.86	24.50	9.17 6.33	0.58	7.99	3.58 2.28	1.37	11.94	4.58 2.85
M. O. (%)	11.8	24.1	17.9 4.18	9.2	15.3	12.35 2.94	8.4	22.0	13.94 4.41	0.8	4.4	2.51 1.58	1.7	3.6	2.78 0.78
Textura	Limo grueso	Limo fino	Limo fino	Limo grueso	Limo fino	Limo fino	Limo fino	Limo fino	Limo fino	Arena mediana	Arena muy fina	Arena fina	Arena mediana	Limo grueso	Arena muy fina
<b>Biomasa Vegetal</b>															
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30.56	67.45	44.44 12.90

Prom = Promedio, DE = Desviación estándar. Máx = Valor máximo. Mín = Valor mínimo. Temp. = Temperatura. O. D. = Oxígeno disuelto. K25 = Conductividad estandarizada a 25°C. Cloro. a = Clorofila a. M. O. = Materia orgánica.

De manera general, en los dendrogramas de similitud obtenidos del AC de las variables ambientales de las tres zonas se forman dos épocas (cálida y fría) con una línea de corte de la escala de similitud a 25 (Figs. 2a, 2b y 2c). En los ACP, los primeros dos componentes explican el 100% de la varianza. El aporte mayor se da en el primer componente, tanto para la zona profunda de La Luna (99.4%) como para la zona profunda (99.8%) y somera (99.7%) de El Sol. El oxígeno disuelto fue la variable que mayor peso tuvo en el primer componente de la zona profunda para ambos lagos, y de la zona litoral para el caso de El Sol. Para la zona profunda de La Luna fue la materia orgánica la que mayor peso tuvo en el componte dos, mientras que para la zona profunda de El Sol fue la clorofila *a* sedimentaria. La temperatura fue la variable que mayor peso tuvo en el componente dos para la zona somera de El Sol.

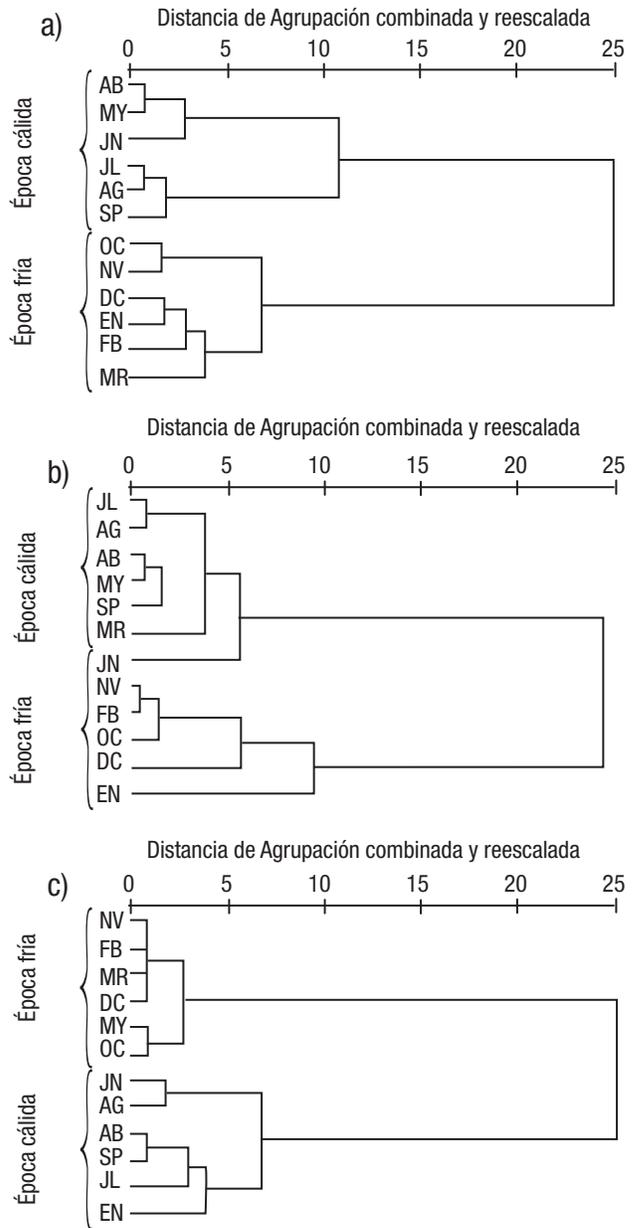
De acuerdo con lo anterior, la época cálida presentó un menor porcentaje de oxígeno disuelto y una mayor cantidad de materia orgánica. Además, tuvo una temperatura más elevada y una concentración de sólidos disueltos ( $K_{25}$ ) más baja. La época fría se caracterizó por tener un porcentaje de oxígeno disuelto elevado y una cantidad de materia orgánica más baja, así como una temperatura menor y una conductividad mayor.

**Parámetros biológicos.** La riqueza específica en la zona profunda de La Luna fue de dos especies, un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862) y un quironómido (*Pagastia* sp.). En la zona profunda de El Sol (Sol1 y Sol2), se encontraron cuatro especies de oligoquetos (*L. hoffmeisteri*, *Nais pardalis* Piguët, 1906, *Tubifex tubifex* Muller, 1774 y *Lumbriculus variegatus* Müller, 1774), una especie de bivalvo (*Pisidium casertanum* Poli, 1791) y una de hidrozooario (*Hydra vulgaris* Pallas, 1766). Adicionalmente, en Sol1 se registró una especie de quironómido (*Pagastia* sp.). En la zona somera de El Sol (Sol3 y Sol3v), se encontraron las cuatro especies de oligoquetos (*N. pardalis*, *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *L. variegatus*), la del bivalvo (*P. casertanum*) y la del quironómido (*Pagastia* sp.). En Sol3v se encontró, además, el hidrozooario (*H. vulgaris*) y otra especie de quironómido (*Tanytarsus* sp.) (Tabla 2).

De acuerdo con el ANOVA, no se encontraron diferencias significativas entre las densidades promedio anuales de las comunidades de MIB de la zona profunda de ambos cuerpos de agua ( $p = 0.103$ ;  $n = 36$ ;  $F = 2.328$ ). Asimismo, con la prueba *t* no se encontró evidencia significativa ( $p = 0.267$ ;  $n = 36$ ;  $t = 1.539$ ) para decir que la densidad promedio anual de las poblaciones de los MIB de la zona litoral de El Sol (Sol3 y Sol3v) fuera diferente. A pesar de que no se puede comparar estadísticamente, gráficamente se aprecia que en El Sol las densidades promedio de las estaciones de la zona litoral (Sol3 y Sol3v) son mucho mayores a las encontradas en la zona profunda (Sol1 y Sol2) (Tabla 2, Fig. 4).

La densidad promedio anual de los MIB en La Luna fue de  $7\,955 \pm 7\,349$  org  $m^{-2}$ , la densidad máxima ( $15\,102 \pm 13\,789$  org  $m^{-2}$ ) se encontró en mayo, mientras que la mínima ( $803 \pm 1\,013$  org  $m^{-2}$ ) se presentó en enero (Fig. 5). La especie que presentó la densidad mayor anual fue *L. hoffmeisteri* ( $7\,808 \pm 7\,270$  org  $m^{-2}$ ), que es 52 veces superior a la de *Pagastia* sp. ( $146 \pm 162$  org  $m^{-2}$ ) (Tabla 3). La densidad mayor de *L. hoffmeisteri* se presentó en mayo ( $14\,879 \pm 13\,776$  org  $m^{-2}$ ), mientras que la densidad menor se encontró en enero ( $728 \pm 1\,071$  org  $m^{-2}$ ) (Fig. 5).

En la zona profunda de El Sol, las densidades anuales promedio fueron de  $6\,541 \pm 7\,414$  para Sol1, y  $4\,512 \pm 8\,140$  org  $m^{-2}$  para Sol2.

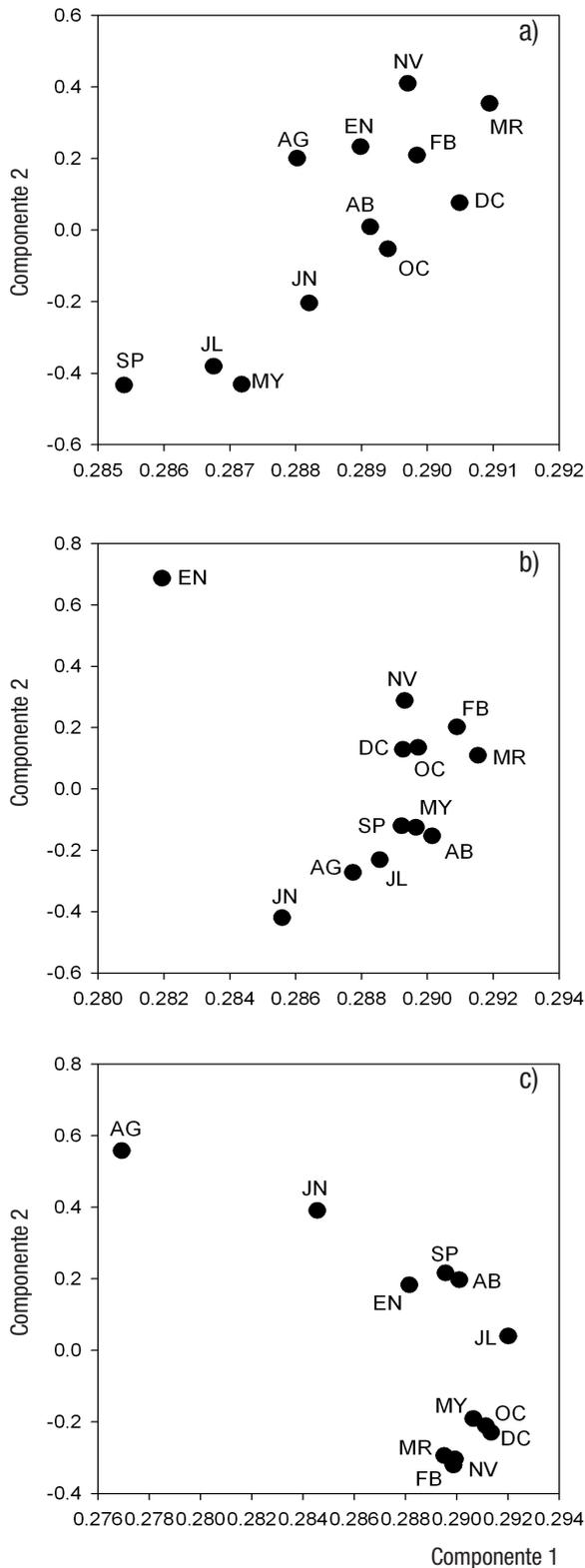


Figuras 2a-c. Dendrogramas de similitud (Método de Ward) de los parámetros ambientales del lago La Luna (a) y la zona profunda (b) y somera (c) del lago El Sol del volcán Nevado de Toluca, en la porción central de México.

En Sol1 y Sol2 la densidad menor se encontró en diciembre ( $921 \pm 287$  y  $550 \pm 686$  org  $m^{-2}$ , respectivamente), y su valor máximo, en noviembre (Sol1 =  $13\,809 \pm 5\,517$  org  $m^{-2}$ , Sol2 =  $15\,743 \pm 24$  org  $m^{-2}$ ). La especie que presentó la densidad mayor promedio anual en la zona profunda de El Sol fue *T. Tubifex*, con  $4\,807 \pm 6\,557$  y  $3\,232 \pm 8\,019$  org  $m^{-2}$  para Sol1 y Sol2, respectivamente (tabla 2). Durante noviembre, *T. tubifex* obtuvo su densidad mayor (Sol1 =  $12\,709 \pm 13\,862$  org  $m^{-2}$ , Sol2 =  $14\,881 \pm 24\,811$  org  $m^{-2}$ ), y en diciembre, la densidad menor (Sol1 =  $133 \pm 224$  org  $m^{-2}$ , Sol2 =  $30 \pm 51$  org  $m^{-2}$ ) (Fig. 6a-b.).

Tabla 2. Densidad ( $\text{org} \times \text{m}^{-3}$ ) de los macroinvertebrados bentónicos del lago La Luna y las estaciones profundas (Sol1 y Sol2) y someras (Sol3 y Sol3v) del lago El Sol del Parque Nacional "Nevado de Toluca", en la porción central de México. Prom = Promedio, DE = Desviación estándar, Máx = Valor promedio máximo, Mín = Valor promedio mínimo.

Especie	Luna			Sol1			Sol2			Sol3			Sol3v		
	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE	Mín	Máx	Prom DE
<i>Nais pardalis</i>	-	-	-	0	89	19 47	0	59	10 35	0	4,210	458 1,307	0	4,192	1,007 1,481
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	728	14,879	7,808 7,270	0	163	51 106	0	342	38 137	1,053	20,350	9,380 7,573	877	13,333	5,382 4,921
<i>Tubifex tubifex</i>	-	-	-	133	12,709	4,807 6,557	30	14881	3,232 8,019	0	29,473	6,943 11,407	0	1,930	219 582
<i>Lumbriculus variegatus</i>	-	-	-	0	3,670	1,068 1,426	15	1234	587 797	1,403	22,280	9,075 8,671	1579	31,753	9,070 12,478
<i>Paqastia</i> sp.	30	431	146 162	0	15	1 7	-	-	-	0	175	49 147	0	1,930	378 749
<i>Tanytarsus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	351	29 175
<i>Pisidium casertanum</i>	-	-	-	30	1,531	571 754	59	2170	30 829	175	44,736	12344 16,425	175	30,525	8,846 10,441
<i>Hydra vulgaris</i>	-	-	-	0	89	25 54	0	89	15 54	-	-	-	0	175	15 88
TOTAL	803	15102	7955 7349	921	13809	6541 7414	550	15743	4512 8140	4912	94208	38249 33077	4912	49472	25247 18997



Para Sol1, *L. variegatus* fue la segunda especie con mayor densidad promedio anual ( $1\ 068 \pm 1\ 426$  org  $m^{-2}$ ), con un valor máximo en julio ( $3\ 670 \pm 3\ 218$  org  $m^{-2}$ ), y con el mínimo en enero, que no se encontraron organismos. La tercera especie en densidad fue *P. casertanum* ( $571 \pm 754$  org  $m^{-2}$ ), que obtuvo valores de densidad máxima en octubre ( $1\ 531 \pm 1\ 708$  org  $m^{-2}$ ), y la mínima en abril ( $30 \pm 50$  org  $m^{-2}$ ) (Tabla 2, Fig. 6a).

Para Sol2, las especies que le siguieron en densidad promedio anual a *T. tubifex* fueron *L. variegatus* y *P. casertanum* ( $587 \pm 797$  y  $630 \pm 829$  org  $m^{-2}$ ) (Tabla 2). *L. variegatus* alcanzó la densidad mayor en junio ( $1\ 234 \pm 2\ 022$  org  $m^{-2}$ ), y la menor, en diciembre ( $15 \pm 26$  org  $m^{-2}$ ). La densidad mayor para *P. casertanum* se encontró en febrero ( $2\ 170 \pm 1\ 803$  org  $m^{-2}$ ), y la menor, en septiembre ( $59 \pm 51$  org  $m^{-2}$ ) (Tabla 2, Fig. 6b).

La densidad promedio anual para la zona litoral fue de  $38\ 249 \pm 33\ 077$  org  $m^{-2}$  para la parte sin vegetación (Sol3), y de  $25\ 247 \pm 18\ 997$  org  $m^{-2}$  para la que presentó vegetación (Sol3v) (Tabla 2). En enero se observó la densidad menor para Sol3 ( $4\ 912 \pm 1\ 096$  org  $m^{-2}$ ) y Sol3v ( $4\ 912 \pm 1\ 608$  org  $m^{-2}$ ), mientras que su densidad mayor se presentó en mayo ( $94\ 208 \pm 62\ 954$  org  $m^{-2}$ ) para Sol3, y en septiembre ( $49\ 472 \pm 42\ 212$  org  $m^{-2}$ ) para Sol3v.

En Sol3, *P. casertanum* presentó la densidad promedio anual mayor ( $12\ 344 \pm 16\ 425$  org  $m^{-2}$ ). Esta especie registró valores de densidad máxima en mayo, con  $44\ 736 \pm 30\ 453$  org  $m^{-2}$  y mínima en octubre, con  $175 \pm 304$  org  $m^{-2}$ . Tanto *L. hoffmeisteri* como *L. variegatus* presentaron densidades promedio anuales similares ( $9\ 380 \pm 7\ 573$  y  $9\ 075 \pm 8\ 671$  org  $m^{-2}$ , respectivamente). Ambas especies tuvieron densidad menor en enero (*L. hoffmeisteri*  $1\ 053 \pm 526$  org  $m^{-2}$ , *L. variegatus*  $1\ 403 \pm 1\ 993$  org  $m^{-2}$ ), mientras que la mayor se obtuvo en agosto ( $20\ 350 \pm 11\ 119$  org  $m^{-2}$ ) para *L. hoffmeisteri*, y en septiembre ( $22\ 280 \pm 16\ 242$  org  $m^{-2}$ ) para *L. variegatus*. La tercera especie en densidad fue *T. tubifex*, con un promedio anual de  $6\ 943 \pm 11\ 407$  org  $m^{-2}$ ; su valor máximo se observó en junio ( $29\ 473 \pm 22\ 105$  org  $m^{-2}$ ) y estuvo ausente en octubre y noviembre (Fig. 7a).

En Sol3v, las especies que tuvieron una densidad promedio anual mayor fueron *L. variegatus* y *P. casertanum* ( $9\ 070 \pm 12\ 478$  y  $8\ 846 \pm 10\ 441$  org  $m^{-2}$ , respectivamente). *L. variegatus* presentó su densidad máxima ( $31\ 753 \pm 32\ 153$  org  $m^{-2}$ ) en septiembre, y la mínima ( $1\ 579 \pm 1\ 392$  org  $m^{-2}$ ) en enero; mientras que para *P. casertanum* se observó densidad mayor en agosto ( $30\ 525 \pm 14\ 239$  org  $m^{-2}$ ), y en octubre, la menor ( $175 \pm 304$  org  $m^{-2}$ ). La tercera especie en densidad promedio anual fue *L. hoffmeisteri* ( $5\ 382 \pm 4\ 921$  org  $m^{-2}$ ), cuyo valor máximo se encontró en septiembre, y el mínimo, en enero ( $13\ 333 \pm 9\ 271$  y  $877 \pm 804$  org  $m^{-2}$ , respectivamente) (Fig. 7b).

**Relación entre los parámetros ambientales y los MIB.** Para la zona profunda de La Luna, la primera dimensión del ACC explica el 64.8% de la suma de los eigenvalores y muestra una correlación canónica significativa ( $R = 0.64$ ,  $p = 0.028$ ) entre las variables biológicas y ambientales. Para el primer eje se observó que *L. hoffmeisteri* tuvo una relación positiva con la temperatura, y negativa con la concentración de clorofila *a* del sedimento (Fig. 8a). La segunda dimensión explica el 35.2% de la suma de los eigenvalores; sin embargo, no se encontró una correlación significativa ( $R = 0.52$ ,  $p = 0.135$ ) entre las variables biológicas y ambientales.

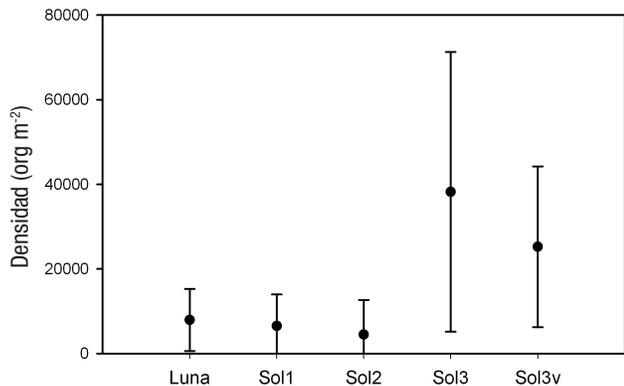


Figura 4. Densidad promedio anual de los macroinvertebrados bentónicos de las estaciones de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna del volcán Nevado de Toluca, en la porción central de México.

En la primera dimensión del ACC de la zona profunda de El Sol se explica el 45.3% de la suma de los eigenvalores y se encontró una correlación canónica significativa ( $R = 0.78, p = 0.000$ ), lo que significa que las variables biológicas y las ambientales tienen una fuerte correlación. En el primer eje se observó una correlación positiva de las dos especies de oligoquetos dominantes de la zona profunda de El Sol (*T. tubifex* y *L. variegatus*) con la temperatura y el pH. Estas mismas especies tuvieron una correlación negativa con la concentración de clorofila *a* del sedimento. Por otra parte, *P. casertanum* mostró correlaciones opuestas a la de los oligoquetos para las mismas variables. En las restantes dimensiones las correlaciones canónicas no fueron significativas ( $p > 0.05$ ) (Fig. 8b).

Las dos primeras dimensiones del ACC realizado para las variables ambientales y biológicas de la zona somera desnuda explican el 45.3% y 33.7% de la suma de los eigenvalores, respectivamente. Las

dos primeras correlaciones canónicas fueron significativas ( $R_1 = 0.78, p = 0.000$  y  $R_2 = 0.73, p = 0.000$ ). Para el primer eje se encontró una correlación positiva de la temperatura, la materia orgánica y la textura con los oligoquetos dominantes de esta zona (*T. tubifex*, *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus*) y con el bivalvo *P. casertanum*. Estas mismas especies mostraron una correlación negativa con la biomasa vegetal. En el segundo eje se observó que la temperatura y el pH tuvieron una correlación positiva con *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus* y *N. pardalis*, y una negativa con *Tanytarsus* sp. Asimismo, la clorofila *a* del sedimento mostró una correlación negativa con *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus* y *N. pardalis*, y positiva con *Tanytarsus* sp. (Fig. 8c).

### DISCUSIÓN

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

La riqueza específica de ambos lagos muestra un número de especies por abajo del reportado para otros lagos de alta montaña, en los cuales se han reconocido entre 13 y 35 especies (Bretschko, 1975; Vranovský et al., 1994; Johnson et al., 1996; Rieradevall et al., 1999 y 2000; Raddum & Fjellheim, 2002). Esto probablemente se debe al pH ácido en ambos lagos, particularmente en La Luna, lo que ha sido observado por otros autores en lagos de alta montaña (como Schindler et al., 1985; Schindler, 1987; Raddum & Fjellheim, 2002). Larsen et al. (1996) encontraron que las especies presentes disminuyen cuando el pH es más ácido. Otra posible causa es que La Luna y El Sol se encuentran a una elevada

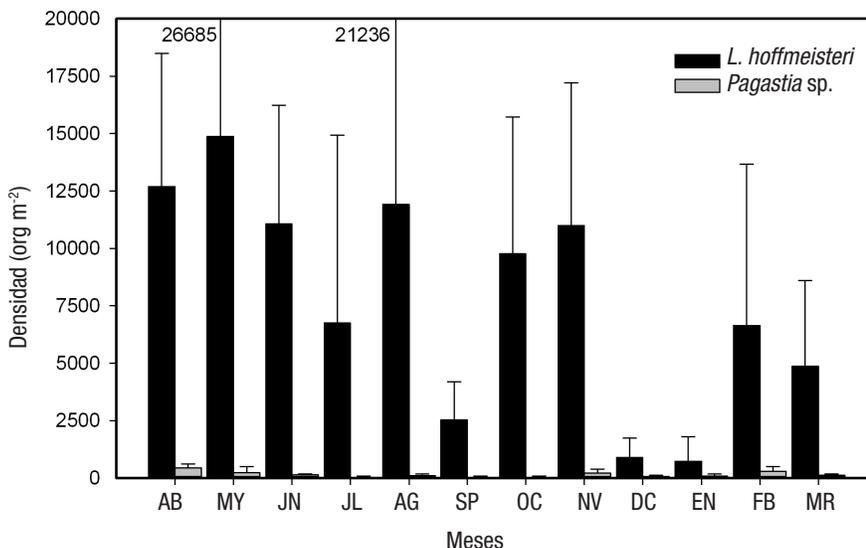
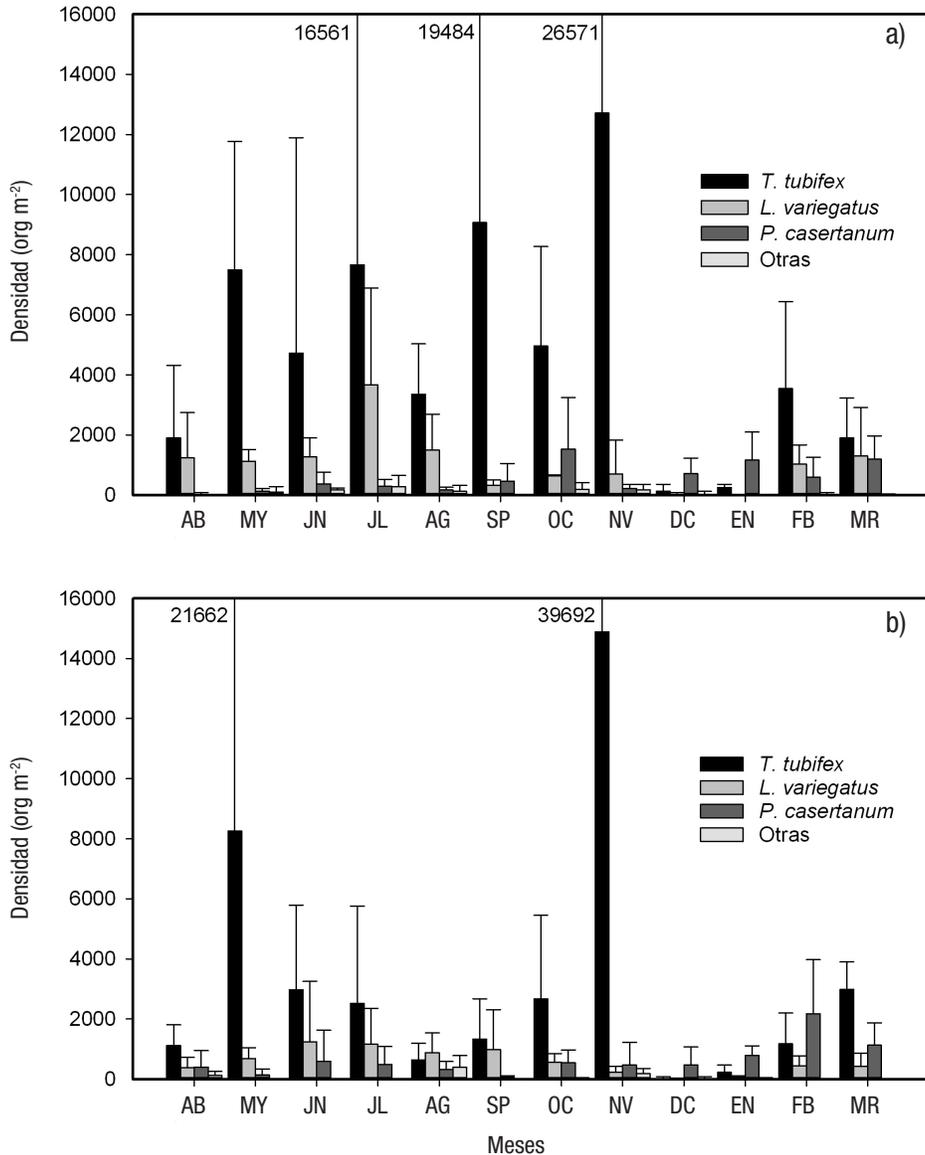


Figura 5. Variación temporal de las densidades de las especies de macroinvertebrados bentónicos de la zona profunda del lago La Luna (Luna) del volcán Nevado de Toluca, en la porción central de México. (AB=abril. MY=mayo. JN=junio. JL=julio. AG=agosto. SP=septiembre. OC=octubre. NV=noviembre. DC=diciembre. EN=enero. FB=febrero. MR=marzo.)

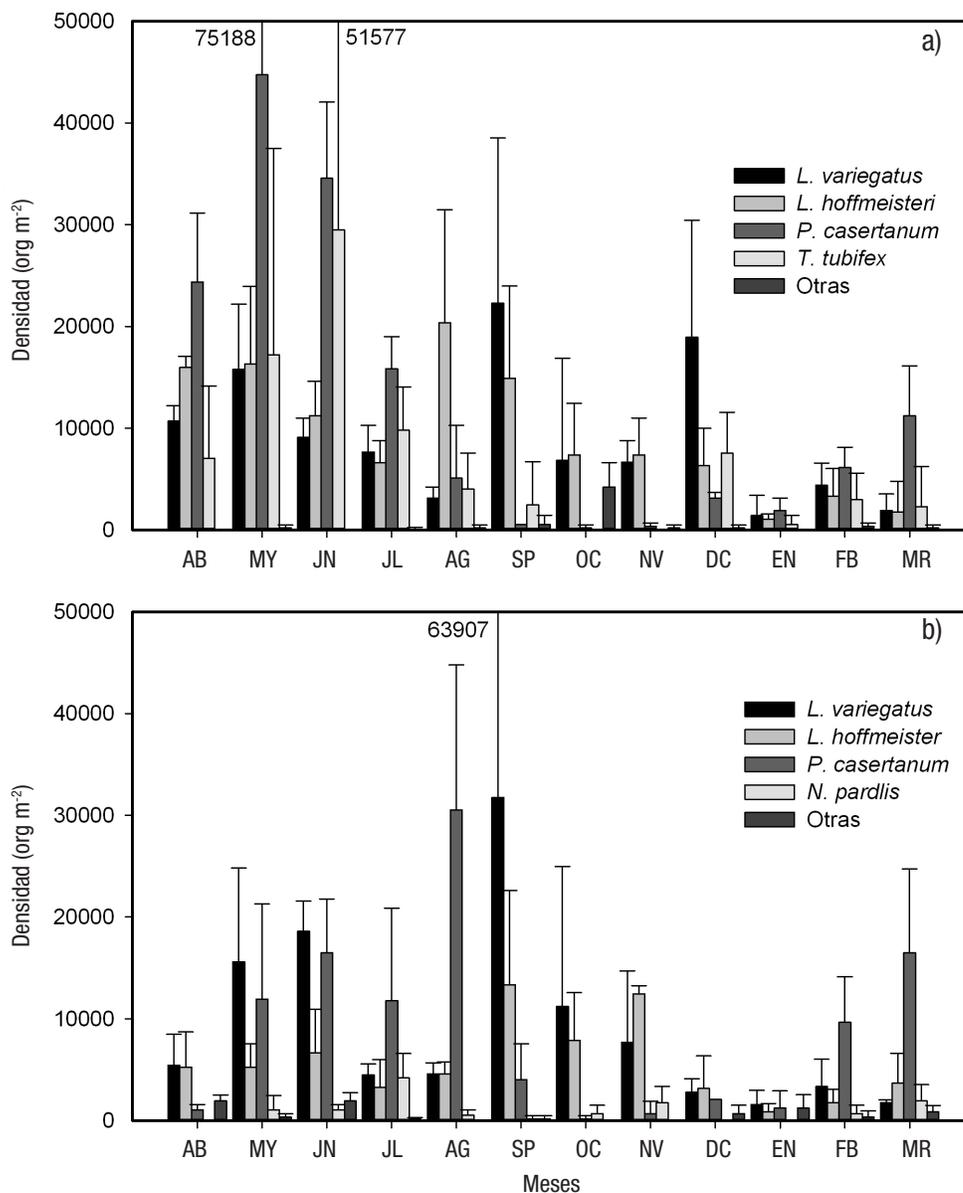


Figuras 6a-b. Variación temporal de la densidad de las especies de los macroinvertebrados bentónicos de la zona profunda del lago El Sol (a) Sol1. b) Sol2). Nevado de Toluca, en la porción central de México. (AB=abril. MY=mayo. JN=junio. JL=julio. AG=agosto. SP=septiembre. OC=octubre. NV=noviembre. DC=diciembre. EN=Enero. FB=Febrero. MR=marzo.)

altitud (4 200 m.s.n.m.), y la riqueza específica disminuye conforme aumenta la altitud (Dumnicka & Galas, 2002), lo cual se asocia a que los organismos están expuestos a una cantidad de radiación ultravioleta más elevada, lo que puede reducir su establecimiento y desarrollo (Kinzie III *et al.*, 1998; Vinebrooke & Leavitt, 1999; Rhode *et al.*, 2001).

La cantidad mayor de especies encontradas en el lago de El Sol con respecto al de La Luna se puede atribuir a la introducción de especies exóticas de peces (como *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) durante el siglo pasado, tal como ha sido registrado en lagos de Canadá, Estados Unidos y Bolivia (p. ej., Modenutti *et al.*, 1998; Matthews & Knapp, 1999; Simon & Townsend, 2003), donde se ha encontrado que al introducir truchas aparecieron especies bentónicas que no habían sido encontradas en estudios realizados anteriormente.

El número de especies en ambas estaciones de la zona profunda del lago El Sol fue similar, ya que éstas presentaron condiciones ambientales similares tanto en el agua como en el sedimento. No obstante, lo encontrado en la zona somera es contradictorio con lo que se ha reportado en otros estudios de lagos de alta montaña, donde existe un número mayor de especies en la zona con vegetación debido a que ésta presenta una gran cantidad de microhábitats y sirve como zona de alimentación y refugio contra la depredación y el arrastre por el oleaje y las corrientes (Barbieri *et al.*, 2001; Weatherhead & James, 2001). La semejanza entre ambas estaciones litorales se puede atribuir principalmente a que en la zona desnuda tal vez no existe una fuerte presión de depredación por parte de vertebrados e invertebrados acuáticos, así como a que esta zona, que presenta forma de gancho, está protegida



Figuras 7a-b. Variación temporal de la densidad de las especies de los macroinvertebrados bentónicos de la zona somera desnuda a) Sol3, y con vegetación b) Sol3v del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, en la porción central de México. (AB=abril. MY=mayo. JN=junio. JL=julio. AG=agosto. SP=septiembre. OC=octubre. NV=noviembre. DC=diciembre. EN=enero. FB=febrero. MR=marzo.)

de la acción directa del oleaje, lo que favorece el establecimiento de más especies (Strayer & Findlay, 2010).

Tampoco se encontró diferencia significativa entre el número de especies de la zona litoral y la profunda, lo cual también ha sido observado en otros lagos con condiciones ambientales similares (Kornijów, 1988; Vranovský *et al.*, 1994; Ivanov, 2000). No obstante, en otros lagos de alta montaña se han visto diferencias en el número de especies entre la zona profunda y la somera, lo cual se ha atribuido a que las condiciones del agua y del sedimento son diferentes en ambas zonas por presentar profundidades mayores (Rieradevall *et al.*, 1999 y 2000).

La densidad total de los MIB tanto de La Luna como de las cuatro estaciones de El Sol fue más baja en los meses fríos (diciembre y

enero); en el resto del año no se observó patrón alguno. Al analizar el comportamiento de las especies dominantes en cada estación de El Sol, se hallaron patrones diferentes entre sí.

La variación temporal de las especies de oligoquetos (*L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *L. variegatus*) en ambos lagos se asocia principalmente a los cambios en la temperatura y la concentración de clorofila *a* del sedimento. En ambos lagos, las densidades menores se encontraron en los meses más fríos, y las mayores, en los de temporada cálida. Esta variación de la densidad de oligoquetos en relación con la temperatura ha sido observada por otros autores tanto en condiciones naturales como de laboratorio (p. ej., Kennedy, 1966; Lafont, 1987; Brinkhurst & Marchese, 1992; Dumnicka & Galas, 2002). Por otro lado, los valores

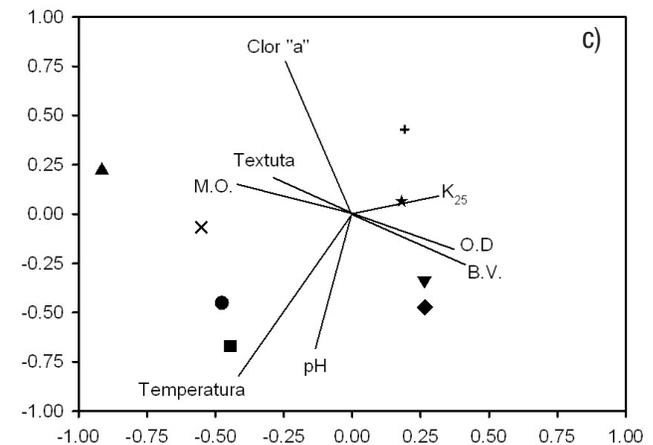
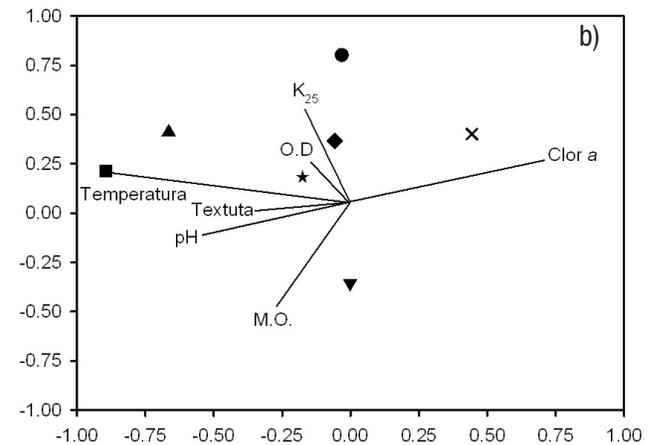
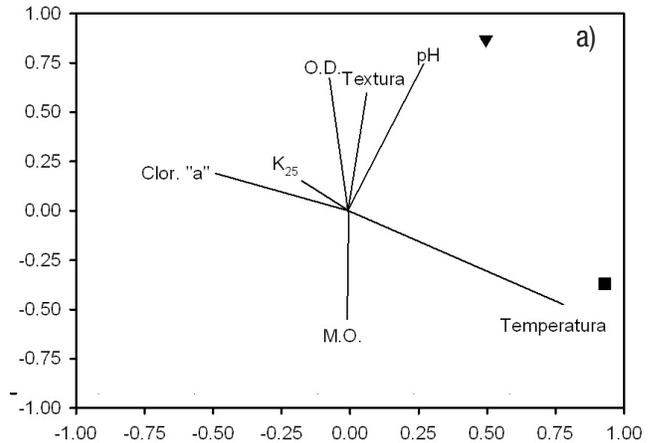
máximos de clorofila *a* del sedimento se encontraron en los meses fríos para la zona profunda de La Luna y El Sol, así como para la zona somera sin vegetación. La relación inversa entre la densidad de los oligoquetos y la concentración de clorofila *a* sedimentaria es probablemente resultado de la disminución del consumo de células de fitoplancton por los oligoquetos durante los meses fríos, lo que permite su acumulación en el sedimento (expresada como clorofila *a*) (Brinkhurst, 1964 y 1975; Kennedy, 1966; Brinkhurst, 1974; Bretschko, 1975; Brinkhurst & Marchese, 1992; Juget & Lafont, 1994).

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

Otra variable que resultó correlacionada con *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri* y *L. variegatus* en la zona somera de El Sol fue la textura del sedimento, pues se encontraron las mayores densidades en los sedimentos finos. En otros estudios (Kennedy, 1965 y 1966; Lafont, 1984 y 1987; Grigelis, 1984; Brinkhurst & Marchese, 1992; Juget & Lafont, 1994), se ha observado que tanto *T. tubifex* como *L. hoffmeisteri* aumentan su densidad en diferentes tipos de lagos cuando se presenta un aumento en el porcentaje de los sedimentos finos. *L. variegatus* prefiere los sedimentos gruesos (arenas), donde tiene un mejor desarrollo (Grigelis, 1984; Leppänen & Kukkonen, 1998), ya que presenta densidad mayor en este tipo de textura.

El bivalvo *P. casertanum* tuvo sus densidades menores en diferentes meses para cada estación en el lago de El Sol; no obstante, esta especie presentó durante el muestreo una correlación negativa con la temperatura y el pH para la zona profunda y la somera de El Sol, y positiva con la temperatura para la estación sin vegetación. La correlación inversa entre la temperatura y el pH con *P. casertanum* en el lago de El Sol se debe principalmente a que esta especie es característica de ambientes fríos y de pH ácidos, por lo tanto, se ve favorecida bajo estas circunstancias. Es importante destacar que tanto *P. casertanum* como los oligoquetos dominantes se alimentan principalmente de detrito, por lo cual puede existir una competencia por el alimento entre estos dos grupos, en la cual los oligoquetos tienen mayor ventaja por su movilidad (Bretschko, 1975; Lopez & Holopainen, 1987; Brinkhurst & Marchese, 1992; Lestochava, 1994). Lo anterior se refleja cuando hay una disminución de las densidades de los oligoquetos, lo que permite la acumulación de la clorofila *a* en el sedimento, al disminuir y, por lo tanto, *P. casertanum* incrementa su densidad, esto explica la correlación positiva entre esta especie y la concentración de clorofila *a* del sedimento.

En la zona somera sin vegetación del lago El Sol, el comportamiento de *P. casertanum* con respecto a la temperatura es contrario al de las otras tres estaciones, cuyos valores mínimos de densidad coinciden con las temperaturas mínimas. Sin embargo, probablemente la relación no es directa y sean otras variables las que realmente estén provocando este comportamiento. La materia orgánica y la concentración de clorofila *a* sedimentarias tuvieron un descenso considerable en octubre



▲ *T. tubifex*    ■ *L. hoffmeisteri*    ● *L. variegatus*    ◆ *N. pardalis*  
 × *P. casertanum*    ★ *H. vulgaris*    ▼ *Pagastia* sp.    + *Tanytarsus* sp.

Figuras 8a-c. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC, a) La Luna. b) El Sol, Zona profunda. c) El Sol, Zona somera. Volcán Nevado de Toluca, en la porción central de México.

y noviembre, por lo que la disminución del alimento conllevó un descenso de *P. casertanum*.

En conclusión, en los lagos de El Sol y La Luna se encontraron ocho especies de MIB, de las cuales cuatro fueron oligoquetos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* y *Nais pardalis*), un bivalvo (*Pisidium casertanum*) y un hidrozooario (*Hydra vulgaris*), así como dos quironómidos (*Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp.). Comparativamente, la riqueza específica resultó más baja, mientras que la densidad es similar a la encontrada en otros lagos de alta montaña tropicales y templados. Muy probablemente la menor riqueza taxonómica derive del efecto de las elevadas dosis de radiación UV, producto de su elevada altitud. Las especies dominantes, tanto en la zona profunda como en la somera (con y sin vegetación) de El Sol, fueron *L. variegatus* y *P. casertanum*. La especie dominante en la zona profunda y en la somera desnuda de El Sol fue *T. tubifex*, mientras que *L. hoffmeisteri* fue dominante en las estaciones de la parte somera. En La Luna, la especie dominante fue *L. hoffmeisteri*. La variación temporal de la densidad de los MIB presentó una correlación positiva con la temperatura y el pH. Los menores valores de densidad se presentaron en la época fría de secas, cuando la temperatura y el pH son más bajos.

### AGRADECIMIENTOS

La investigación fue apoyada por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA-ES209301) y el Programa de Investigación en Cambio Climático (PINCC) de la UNAM. Los autores agradecen a Laura Peralta (FES Iztacala, UNAM), Citlali Díaz y José Antonio Salas por su apoyo en el campo. A la Dra. Mercedes Marchese, al Dr. Carl M. Way, Dr. Endre Willassen y Dr. Richard D. Campbell, por la ratificación o identificación específica de los organismos oligoquetos, bivalvos, quironómidos e hidrozooarios, respectivamente. A la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (Cepanaf, de la Secretaría de Ecología, Gobierno del Estado de México), por el permiso para llevar a cabo la investigación científica en el Parque Nacional Nevado de Toluca.

### REFERENCIAS

- ALCOCER, J., L. A. OSEGUERA, E. ESCOBAR, L. PERALTA & A. LUGO. 2004. Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountain, tropical lakes in Central Mexico. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 36 (3): 342-346. DOI: 10.1657/1523-0430(2004)036[0342:PBAW-CI]2.0.CO;2
- GREENBERG, A. E., R. R. TRUSSELL, & L. S. CLESCERI. 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 16th ed. American Public Health Association, American Water Works Association, Water Pollution Control Federation. Washington, D. C. 1268 p.
- ARAR, E. J. & G. B. COLLINS. 1997. Method 445.0. In vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence. In: U. S. EPA (Environmental Protection Agency). *Methods for the Determination of Chemical Substances in Marine and Estuarine Environmental Matrices*. 2nd ed. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C. pp. 133-154.
- ARMIENTA, M. A., S. DE LA CRUZ-REINA & J. L. MACIAS. 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocateptl, El Chichon and Nevado de Toluca volcanoes. *Journal of Volcanology Geothermic Research* 97 (1): 105-125.
- ARRIAGA, L., V. AGUILAR, J. ALCOCER, R. JIMÉNEZ, E. MUÑOZ & E. VÁZQUEZ (COORDS.). 1998. *Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas & mapa (escala 1:4,000,000)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México: 142 p. + 1 mapa.
- BRETSCHKO. 1975. Annual benthic biomass distribution in a high-mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 19: 1279-1285.
- BRINKHURST, R. O. 1964. Observations on the biology of the Tubificidae (Oligochaeta). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 15: 855-863.
- BRINKHURST, R. O. 1974. *The benthos of lakes*. Macmillan Press. UK. 190 p.
- BRINKHURST, R. O. & R. M. MARCHESE. 1992. *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica*. 2a ed. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral. 207 p.
- BURGIS, M. J. & P. MORRIS. 1987. *The natural history of lakes*. Cambridge University Press. 256 p.
- CABALLERO, M. M. 1996. The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Research* 11 (2): 227-240. DOI: 10.1080/0269249X.1996.9705381
- DUMNICKA, E. & J. GALAS. 2002. Factors affecting the distribution of oligochaeta in small high mountain ponds (Tatra Mts, Poland). *Archiv für Hydrobiologie* 156 (1): 121-133. DOI: 10.1127/0003-9136/2002/0156-0121
- DYTHAM, C. 2011. *Choosing and Using Statistics: A Biologist's Guide*. 3rd ed. Wiley-Blackwell. Oxford, Reino Unido. 320 p.
- FOLK, R. L. 1969. *Petrología de rocas sedimentarias*. Instituto de Geología, UNAM. México. 405 p.
- ELLIOTT, J. M. 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *The Freshwater Biological Association*. 25: 159 p.
- GAUCH, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. 298 p.
- GARCÍA, E. 1988a. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Para adaptarlo a las condiciones climatológicas de la República Mexicana)*. E. García. Instituto de Geografía, UNAM. México. 29 p.
- GARCÍA DE LEÓN LOZA, A. 1988b. Generalidades de análisis de cúmulos y de análisis de componentes principales. *Divulgación Geográfica, Instituto de Geografía, UNAM*. 8: 7-29.
- GARSON, G. D. 2015. *GLM Multivariate, Manova & Canonical Correlation*. Statistical Associates Publishing. Asheboro, USA. 270 p.
- GRIGELIS, A. 1984. Ecology and importance of Oligochaeta in biocenosis of zoobenthos in lakes of the National Park of the Lithuanian SSR. *Hydrobiologia* 115 (1): 211-214. DOI: 10.1007/BF00027919
- HIDER, B., M. GABATHULER, B. STEINER, K. HANSELMANN & H. R. PREISIG. 1999. Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jöri Lakes, Swiss Alps). *Journal of Limnology* 58: 152-161. DOI: 10.4081/jlimnol.1999.152

- IVANOV, V. K. 2000. Characteristics of the Predator-Prey Interactions and the Horizontal Distribution of Macrozoobenthos in Small Lakes of Different Types. *Russian Journal of Ecology* 31 (6): 393-398. DOI: 10.1023/A:1026687608978
- JEFFERS, J. N. R. 1978. *An Introduction to Systems Analysis: with ecological applications*. University Park Press. Minesota, USA. 198 p.
- JOHNSON, D. M., T. H. MARTIN, P. H. CROWLEY & L. B. CROWDER. 1996. Link strength in lake littoral food webs: net effects of small sunfish in larval dragonflies. *Journal of the North American Benthological Society* 15 (3): 271-288. DOI: 10.2307/1467276
- JUGET, J. & M. LAFONT. 1994. Distribution of Oligochaeta in some lakes and pools of Bolivia. *Hydrobiologia* 278: 125-127. DOI: 10.1007/BF00142319
- KENNEDY, C. R. 1965. The distribution and habitat of *Limnodrilus Claparède* (Oligochaeta: Tubificidae). *Oikos* 16 (1-2): 26-38. DOI: 10.2307/3564862
- KENNEDY, C. R. 1966. The life history of *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta: Tubificidae) and its adaptive significance. *Oikos* 17 (2): 158-168. DOI: 10.2307/3564940
- KERNAN, M., M. HUGHES & C. HELLIWELL. 2002. Chemical variation and catchment characteristics in high altitude lochs in Scotland, U.K. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus* 2 (2): 61-73. DOI: 10.1023/A:1020186104744
- KINZIE III, R. A., A. T. BANASZAK & M. P. LESSER. 1998. Effects of ultraviolet radiation on primary productivity in a high altitude tropical lake. *Hydrobiologia* 385 (1): 23-32. DOI: 10.1023/A:1003489121985
- KOBUŠZEWSKI, D. M. & S. A. PERRY. 1994. Secondary production of *Rhyacophila minora*, *Ameletus* sp., and *Isonychia bicolor* from streams of low and circumneutral pH in the Appalachian Mountains of West Virginia. *Hydrobiologia* 273 (3): 163-169. DOI: 10.1007/BF00005639
- KORNIJÓW, R. 1988. Distribution of the zoobenthos in littoral of two lakes differing in trophy. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 35 (2): 185-195.
- LAFONT, M. 1984. Oligochaete communities as biological descriptors of pollution in the fine sediments of rivers. *Hydrobiologia* 115 (1): 127-129. DOI: 10.1007/BF00027906
- LAFONT, M. 1987. Production of Tubificidae in the littoral zone of Lake Léman near Thonon-les-Bains: A methodological approach. *Hydrobiologia* 155: 179-187. DOI: 10.1007/BF00025647
- LARSEN, J., H. J. B. BIRKS, G. G. RADDUM & A. FJELLHEIM. 1996. Quantitative relationships of invertebrates to pH in Norwegian river systems. *Hydrobiologia* 328 (1): 57-74. DOI: 10.1007/BF00016900
- LEPPÄNEN, M. T. & J. V. K. KUKKONEN. 1998. Factors affecting feeding rate, reproduction and growth of an oligochaete *Lumbriculus variegatus* (Müller). *Hydrobiologia* 377 (1): 183-194. DOI: 10.1023/A:1003252520704
- LEWIS, W. M. JR. 1983. A Revised Classification of Lakes Based on Mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40 (10): 1779-1787. DOI: 10.1139/f83-207
- LEWIS, W. M. JR. 1987. Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 159-184. DOI: 10.1146/annurev.es.18.110187.001111
- LEWIS, W. M. JR. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In: Schiemer, F. & K. T. Boland. (Eds.). *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing. pp. 43-64.
- LÖFFLER, H. 1964. The limnology of tropical high-mountains lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 15: 176-193.
- LOPEZ, G. R. & I. J. HOLOPAINEN. 1987. Interstitial suspension-feeding by *Pisidium* spp. (Pisidiidae: Bivalva): A new guild in the lentic benthos?. *American Malacological Bulletin* 5: 21-30.
- MACHETTO, A., R. MOSELLO, R. PSENNER, G. BENDETTA, A. BOGGERO, D. TAIT & G. A. TARTARI. 1995. Factors affecting water chemistry of alpine lakes. *Aquatic Sciences* 57 (1): 81-89. DOI: 10.1007/BF00878028
- MASON, W. T. JR. 1973. *An introduction to the identification of chironomid larvae*. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati, OH. USA. 96 p.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 1010 p.
- MATTHEWS, K. R. & R. A. KNAPP. 1999. A study of high mountain lake fish stocking effects in U.S. Sierra Nevada Wilderness. *International Journal of Wilderness* 5 (1): 24-26.
- MODENUTTI, B. E., E. G. BALSEIRO, C. P. QUEIMALINOS, D. A. A. SUAREZ, M. C. DIEGUEZ & R. J. ALBARINO. 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 3: 179-186. DOI: 10.1046/j.1440-1770.1998.00071.x
- NEWRKLA, P. & N. WIJEGONAWARDANA. 1987. Vertical distribution and abundance of benthic invertebrates in profundal sediments of Mondsee, with special reference to oligochaetes. *Hydrobiologia* 155 (1): 227-234. DOI: 10.1007/BF00025655
- PAYNE, A. I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. 1st ed. Wiley. 310 p.
- RADDUM, G. G. & A. FJELLHEIM. 2002. Species composition of freshwater invertebrates in relation to chemical and physical factors in high mountains in southwestern Norway. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus* 2: 311-328. DOI: 10.1023/A:1020179330668
- RHODE, S. C., M. PAWLOWSKI & R. TOLLRIAN. 2001. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of the zooplankton of genus *Daphnia*. *Nature* 412: 69-72. DOI: 10.1038/35083567
- RIERADEVALL, M., N. BONADA & N. PRAT. 1999. Substrate and depth preferences of macroinvertebrates along a transect in a Pyrenean high mountain lake (Lake Redó, NE Spain). *Limnetica* 17: 127-134.
- RIERADEVALL, M., N. BONADA & N. PRAT. 2000. Recent and past zoobenthic communities in high mountain Lake Redó (Pyrenees, Spain). A MOLAR project study. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27 (1): 500-500.
- SCHINDLER, D. W., K. H. MILLS, D. F. MALLEY, D. L. FINDLAY, J. A. SHEARER, I. J. DAVIES, M. A. TURNER, G. A. LINDSEY & D. R. CRUIKSHANK. 1985. Long-Term Ecosystem Stress: The Effects of Years of Experimental Acidification on a Small Lake. *Science* 228: 1395-1401. DOI: 10.1126/science.228.4706.1395

- SCHINDLER, D. W. 1987. Detecting ecosystem responses to anthropogenic stress. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44 (1): 6-25. DOI: 10.1139/f87-276
- SIMČIČ, T. & A. BRANCELJ. 2002. Intensity of mineralization processes in mountain lakes in NW Slovenia. *Aquatic Ecology* 36 (3): 345-354. DOI: 10.1023/A:1016557714341
- SIMON, K. S. & C. R. TOWNSEND. 2003. Impacts of freshwater invaders of different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48 (6): 982-994. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2003.01069.x
- SOMMARUGA, S. 2001. The role of solar UV radiation in the ecology of lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 62 (1): 35-42. DOI: 10.1016/S1011-1344(01)00154-3
- STRAYER, D. L. & S. E. G. FINDLAY. 2010. Ecology of freshwater shore zones. *Aquatic Sciences* 72 (2): 127-163. DOI: 10.1007/s00027-010-0128-9
- STIMPSON, K. S., D. J. KLEMM & J. K. HILTUNEN. 1982. *A guide to the freshwater Tubificidae (Annelida: Clitella: Oligochaeta) of North America*. U. S. Environmental Protection Agency, Chicago, IL. 70 p.
- STEINITZ-KANNAN, M., P. A. COLINVAUX & R. KANNAN. 1983. Limnological studies in Ecuador: 1. A survey of chemical and physical properties of Ecuadorian lakes. *Archiv fuer Hydrobiologie* 65 (1): 61-105.
- THOMASSON, K. 1956. Reflection on Arctic and Alpine lakes. *Oikos* 7 (1): 117-143. DOI: 10.2307/3564988
- WEBER, C. I. 1973. *Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface water and effluents*. Macroinvertebrates. U. S. Environmental Protection Agency, Cincinnati. 38 p.
- VINEBROOKE, R. D. & P. R. LEAVITT. 1999. Differential responses of littoral communities to ultraviolet radiation in an alpine lake. *Ecology* 80 (1): 223-237. DOI: 10.1890/0012-9658(1999)080[0223:DRDLCT]2.0.CO;2
- VRANOVSKÝ, M., I. KRNO, F. ŠPORKA & J. TOMAJKA. 1994. The effect of anthropogenic acidification on the hydrofauna of the lakes of the West Tatra Mountain (Slovakia). *Hydrobiologia* 274: 163-170. DOI: 10.1007/BF00014639
- WEATHERHEAD, M. A. & M. R. JAMES. 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 462 (1): 115-129. DOI: 10.1023/A:1013178016080
- WETZEL, R. G. & G. E. LIKENS. 2000. *Limnological analyses*. Springer Science+Business Media, Nueva York, USA. 429 p.
- WIEDERHOLM, T. 1989. *Chironomidae of the Holarctic Region: Keys and Diagnoses*. Borgströms Tryckeri AB, Suecia. 457 p.