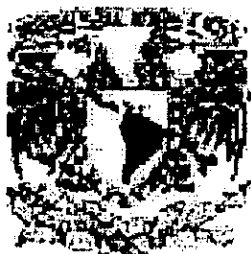


00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

24

ESTUDIOS LIMNOLÓGICOS EN LA REGIÓN
DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

289426

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A :

ROBERTO EDUARDO TORRES-OROZCO BERMEO

DIRECTOR DE TESIS: M. EN. C. JOSÉ LUIS GARCÍA CALDERÓN

2001



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.

**Para mis grandes amores:
Cecilia, Daniel y Ricardo Andrés,
como siempre, como todo.**

Índice

Resumen	iv
Agradecimientos	v
Estructura de la tesis	vi
Introducción	1
Justificación	5
Objetivos	6
Resultados:	
◇ Some limnological features of three lakes from Mexican neotropics	7
◇ Species composition, abundance and distribution of zooplankton in a tropical eutrophic lake: Lake Catemaco, México	16
◇ Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical	28
Conclusiones	36
Consideraciones finales	38

Resumen

Se realizó un estudio limnológico de tres cuerpos de agua ubicados en la región de selva tropical lluviosa emplazada en el sudeste de Veracruz, México: un estanque temporal, la Laguna del Zacatal ($A= 7.64$ ha, $z_m= 13.0$ m, $V= 537,238$ m³), y dos lagos permanentes, la Laguna Escondida ($A= 18.26$ ha, $z_m= 32.5$ m, $V= 2.347$ Mm³) y el Lago de Catemaco ($A= 7,254.29$ ha, $z_m= 22.0$ m, $V= 551.52$ Mm³), con el propósito de reconocer sus características morfométricas y definir sus patrones de mezcla. Se presentan los mapas morfométricos de los tres lagos al igual que los resultados de su análisis morfométrico. Además, en los tres lagos se obtuvieron mensualmente datos de temperatura y oxígeno disuelto en niveles múltiples de la columna de agua con el propósito de caracterizar sus patrones de circulación. Atendiendo a la marcha anual de la temperatura, tanto El Zacatal como La Escondida mostraron patrones de circulación del tipo cálido monomictico, mientras que el del Lago de Catemaco fue polimictico. Estos resultados son compatibles con la propuesta de que la mayoría de los lagos tropicales tienden a presentar una circulación invernal. Los valores de oxígeno disuelto mostraron amplias fluctuaciones espacio temporales, las cuales variaron entre la saturación epilimnética durante la mayor parte del año, en los tres lagos, hasta la anoxia hipolimnética en Laguna Escondida. Las diferencias en los patrones de mezcla de los tres lagos parecen estar determinadas por la influencia conjunta de la morfometría, principalmente la profundidad media y la profundidad relativa, y el clima local, básicamente por las lluvias y los vientos.

En el Lago de Catemaco también se estudiaron algunos aspectos de la ecología de la comunidad zooplanctónica a partir del análisis de un conjunto de muestras recolectadas mensualmente, con red, en nueve localidades, en donde también se determinaron la temperatura superficial, la visibilidad del disco de Secchi, el pH y la concentración de oxígeno disuelto. Entre las 31 formas de plancton detectadas en las distintas submuestras se registraron 14 especies de rotíferos, tres de copépodos, cinco de cladóceros y un ostrácodo, además de protozoarios, principalmente vorticélicos y ciliados. Los rotíferos fueron los organismos más abundantes: *Brachionus havanaensis* fue la especie dominante, seguida por *Conochilus unicornis*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis* y *Conochilus dossuarius*. Entre los copépodos destacaron *Arctodiaptomus dorsalis* y *Mesocyclops edax*, además de sus nauplios y copepoditos, y entre los cladóceros *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, y *Bosminopsis* sp. Las densidades observadas en los grupos dominantes del zooplancton fueron bajas; sin embargo, a lo largo del periodo de estudio se observó un incremento paulatino en la densidad zooplanctónica total, relacionado con una disminución progresiva de la visibilidad del disco de Secchi. Las densidades más altas se detectaron en los sitios más alejados de la costa. Las variaciones estacionales en la abundancia relativa de los rotíferos estuvieron estrechamente relacionadas con las fluctuaciones de la temperatura. Los bajos valores de densidad y diversidad, el pequeño tamaño de los zooplancters, la presencia de un importante número de especies indicadoras y la baja razón copépodos calanoides: otros crustáceos planctónicos, son todos indicadores de condiciones eutróficas. Además, existen evidencias de que el proceso de eutrofización del lago está avanzando aceleradamente.

En otro estudio, se colectaron muestras de plancton y de agua cada tres horas en una estación con niveles múltiples ubicada en el centro de Laguna Escondida, con el fin de reconocer los patrones de migración vertical diaria (MVD) de los elementos dominantes de la comunidad planctónica y sus probables relaciones con algunos factores hidrológicos. El zooplancton estuvo dominado por dos copépodos y un cladóceros, y el fitoplancton por volvocáceas y diatomeas. La composición por tallas del plancton animal y vegetal sugiere la existencia de fuertes presiones de pacimiento y depredación. Se detectó conducta migratoria en todos los elementos dominantes del plancton, con excepción de las diatomeas. La migración fue nocturna en *Tropocyclops prasinus* (con una velocidad máxima en ascenso, V_A , de 0.48 m h⁻¹ y una amplitud, M , de 3.45 m), en *Moina micrura* ($V_A= 0.52$ m h⁻¹, $M= 3.2$ m) y en los nauplios y copepoditos ($V_A= 0.62$ m h⁻¹, $M= 3.2$ m): crepuscular en *Thermocyclops inversus* ($V_A= 0.84$ m h⁻¹, $M= 3.1$ m) e inversa en las volvocáceas (*Eudorina* sp. en $\approx 90\%$; $V_A= 0.48$ m h⁻¹, $M= 3.7$ m). No se encontraron relaciones estadísticamente significativas entre los patrones de MVD y las características físicas y químicas de la columna de agua; empero, ya que existen indicios de que el alimento no está concentrado en las aguas superficiales sino a los 5 m de profundidad, se sugiere que estos resultados son compatibles con la hipótesis que propone que la MVD del zooplancton es una adaptación que permite explotar los beneficios derivados de pasar parte del día en las aguas superficiales más cálidas, evitando al mismo tiempo la depredación. Esto es, que el ascenso nocturno involucra un beneficio térmico, más que trófico.

Agradecimientos

Los trabajos que constituyen esta tesis se generaron dentro del marco del proyecto "Estudios limnológicos en la región de Los Tuxtlas", que hasta la fecha sigue vigente gracias al financiamiento de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa. El personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, nos brindó a mí y a mi equipo todo tipo de facilidades para el trabajo en los lagos Zacatal y Escondida, especialmente Richard C. Vogt, Rodolfo Dirzo y Gonzalo Pérez-Higareda. Agradezco la ayuda generosa de todos mis compañeros y alumnos del Laboratorio de Geología y Limnología de la UAM-I.

Tengo una deuda impagable con mis queridos amigos y excelentes compañeros de trabajo de campo; especialmente con mi incansable amigo y colega Alberto Pérez-Rojas, con mis alumnas Sandra Zanatta Juárez, Elizabeth Camps Carbajal y Mónica Estrada Hernández y mis alumnos José Luis Buen Abad, Blas Cerda-Ibargüengoitia, Emilio Revueltas Valle y Enrique Pérez Curiel (hoy todos ellos colegas). Marco Aurelio Pérez Hernández, José Luis García Calderón y Antonio Márquez García nos ofrecieron en varias de las campañas de trabajo de campo su amable compañía y su gran capacidad de trabajo.

Los señores Lucio Villegas, en Catemaco, y Marcelo Paxtián, en Laguna Escondida y Laguna del Zacatal, nos brindaron generosamente su ayuda en el campo, facilitándonos los medios y su misma fuerza de trabajo para llevar a buen término las distintas campañas.

S.S.S. Sarma nos ayudó en la determinación de las especies de rotíferos y Marco A. Pérez-Hernández en los análisis estadísticos. Agradezco también a Anselmo Galindo Molina su amable disposición para fungir como mi corrector de estilo en inglés, así como a José Luis García-Calderón y Kurt Dreckmann sus valiosos comentarios a todos o algunos de mis manuscritos.

Al M. en C. José Luis García-Calderón, director de esta tesis, y a los doctores Guadalupe de la Lanza Espino, Javier Alcocer Durand, José Luis Arredondo Figueroa, Singaraju Sri Subrahmanya Sarma, Rosa Luz Tavera Sierra y Martín López Hernández les doy gracias por haber aceptado fungir como sinodales de mi examen de grado al igual que su amable disposición para revisar este trabajo.

A Cecilia Jimenez Sierra, colega, amiga y compañera de mi vida por casi 20 años, le debo tanto que sería francamente un abuso intentar aquí decirlo todo; ella me introdujo por primera vez en la mágica Región de los Tuxtlas y me contagió, con gran virulencia por cierto, su amor y su embelesamiento por este hermoso fragmento de nuestro país. Ella estuvo conmigo desde mis primeros intentos por estudiar los lagos de esta zona, hace ya 15 años, cuando apenas contábamos con algo más que gran entusiasmo y determinación para llevar a cabo nuestros proyectos. Desde entonces me ha acompañado muchas veces al campo, aceptó casarse conmigo una tarde lluviosa en la Laguna del Zacatal y me ha dado todo, incluidos dos hermosos muchachos, Daniel y Ricardo Andrés, que son el "orgullo de mi nepotismo", y, junto con ella, mi principal razón para vivir.

Mi agradecimiento infinito para mis papás, Ramón y Laura Graciela, por haberme dado un hogar lleno de cariño y de valores morales, y por inculcarme el amor al conocimiento. Gracias también a mis queridísimos hermanos Ramón, Víctor, Raúl, Rubén y Miguel Ángel por su cariño, su simpatía y su solidaridad a lo largo de mi vida.

Estructura de la tesis

Esta tesis se presenta en la modalidad de artículos publicados y consta de cinco secciones. La primera consiste en una introducción general, en donde se comenta el estado del conocimiento de los lagos de la región de los Tuxtlas prevaleciente antes del desarrollo de las investigaciones que constituyen esta tesis; aquí se describen los rasgos más relevantes del área de estudio y de los lagos en particular, y se plantean la justificación y los objetivos de los distintos estudios.

Las tres secciones siguientes consisten en reproducciones facsimilares de un igual número de artículos. En cada uno de éstos se describe la metodología utilizada y los resultados obtenidos, mismos que se discuten en relación con los hallazgos de estudios recientes y con las teorías actualmente aceptadas sobre los temas respectivos. El orden de los artículos no corresponde al de sus fechas de publicación, pues se estimó conveniente adoptar un enfoque sintético en su presentación. Así, primero se describen, analizan y discuten las características abióticas (morfometría y algunos aspectos físicos y químicos) de tres de los lagos más conspicuos de la región: Laguna Escondida, Laguna del Zacatal y Lago de Catemaco; posteriormente, se aborda el estudio de la comunidad zooplanctónica del Lago de Catemaco, enfocado al análisis de sus patrones de distribución y abundancia para, finalmente, profundizar en un aspecto de la ecología del limnoplanton de Laguna Escondida: el estudio de sus patrones de migración vertical diaria.

En la última sección se resumen las conclusiones principales derivadas de las distintas investigaciones y se hacen algunas consideraciones acerca de la necesidad de preservar la riqueza biológica y limnológica de esta importante región, que constituye actualmente el límite más meridional de la distribución de la selva tropical lluviosa en el Continente Americano.

Estudios limnológicos en la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México

INTRODUCCIÓN

En la investigación biológica de las regiones tropicales cálido-húmedas de México se ha puesto especial énfasis en el estudio de la biodiversidad y de las relaciones ecológicas de la flora y la fauna terrestres, descuidando en cierta medida el estudio de los ecosistemas acuáticos epicontinentales. Esta situación no sólo refleja las preferencias en la orientación del quehacer profesional de los científicos mexicanos, sino también la falta de una tradición limnológica en el país.

Si bien los trabajos publicados acerca de los ecosistemas lacustres de México todavía son escasos, hasta hace poco tiempo llamaba la atención que los lagos de Los Tuxtlas, de gran atractivo turístico e importancia ecológica y económica en la región, hubiesen pasado prácticamente desapercibidos para los limnólogos. Esta situación afortunadamente está cambiando y, aunque todavía se requiere de mucha investigación para lograr un conocimiento adecuado de estos lagos, algunos aspectos de su ecología ya han comenzado a estudiarse.

El Lago de Catemaco es el mayor y más importante lago de la Región. Aunque ocupa el décimo lugar entre los lagos naturales más grandes del país (Arredondo y Aguilar, 1987; Cadena *et al.*, inédito), su principal importancia radica en sus elevados rendimientos pesqueros, que lo sitúan como el lago más productivo de México. En la década de los ochenta, su producción pesquera ascendió a 1,800 toneladas anuales, en promedio. Actualmente, sus rendimientos por hectárea sólo son superados en el marco nacional por los de la presa de Infiernillo, la cual se reconoce mundialmente como uno de los ambientes acuáticos más productivos (Biotecs, inédito). Además, desde una perspectiva estrictamente biológica, el Lago de Catemaco se distingue por ser el hábitat de numerosas especies únicas, no sólo en el país, sino en el mundo (Torres-Orozco y Pérez-Rojas, 1995).

Las cuencas de los lagos de Catemaco, Laguna del Zacatal y Laguna Escondida han experimentado en los últimos 30 años un acelerado proceso de deterioro ambiental. La tala de sus bosques ha convertido el rico y diverso ecosistema original, la selva tropical lluviosa, en agro-ecosistemas de baja diversidad. La pérdida de la cubierta vegetal en una área como ésta, de gran pluviosidad, ha aumentado el acarreo de sedimentos a los lagos, los cuales sin duda han modificado su metabolismo y han acelerado su tasa de azolvamiento natural. En el caso del Lago de Catemaco, la presión ambiental ejercida por el crecimiento demográfico de las poblaciones ribereñas, principalmente de la Ciudad de Catemaco, y por las actividades agrícolas y ganaderas que se desarrollan actualmente en las áreas desmontadas de la cuenca, ha venido alterando el equilibrio del ecosistema lacustre mediante la introducción de fertilizantes, biocidas, detergentes, microbios y desechos orgánicos, cuyo impacto en la condición fisiológica del lago apenas se conoce (Torres-Orozco y Pérez-Rojas, 1995).

Area de estudio

Los tres lagos cuyo estudio aquí se aborda están emplazados en un área que constituye actualmente el límite más septentrional de la distribución del ecosistema de selva tropical lluviosa en el Continente Americano (Dirzo y Miranda, 1992): La Región de Los Tuxtlas, en el estado mexicano de Veracruz.

Los lagos denominados Laguna del Zacatal y Laguna Escondida están situados en las estribaciones del volcán de San Martín, casi al centro de la región citada, en las vecindades de la intersección de las coordenadas 18° 35' de latitud norte y 95° 06' de longitud oeste, a una altitud de 180 y 130 metros sobre el nivel del mar, respectivamente. Se accede a éstos por un camino de terracería que parte de Sontecomapan, en dirección norte, hacia el poblado de

Montepío. En el kilómetro 29.5 se encuentra la Estación de Biología Tropical de la Universidad Nacional Autónoma de México, de la cual parte un ramal de 1.8 km en dirección ONO, hasta la Laguna Escondida, de la que a 1.4 km al SSO se encuentra la Laguna del Zacatal.

La Laguna del Zacatal se localiza dentro de los límites de la Estación de la UNAM. Es un cuerpo de agua temporal cuya cubeta permanece vacía desde finales de abril y durante todo mayo, coincidiendo con el período de mayor evaporación y menor precipitación pluvial. Al inicio de la temporada de lluvias (junio) la cubeta se anega en el transcurso de unos cuantos días, hasta alcanzar una profundidad máxima de 13 m. Durante los meses siguientes el nivel fluctúa en respuesta a las variaciones de la precipitación. En el mes de marzo el volumen comienza a disminuir con rapidez, hasta que el espejo de agua desaparece por completo hacia abril o mayo. Durante el tiempo que el vaso permanece inundado ofrece un ambiente ideal para el desarrollo de diversas especies acuáticas.

Laguna Escondida se ubica en las inmediaciones del límite norte de los terrenos de la Estación. A diferencia del anterior, éste es un cuerpo de agua permanente que es alimentado durante todo el año por un riachuelo que desemboca en su parte meridional y drena por el norte a través de un cauce que termina en el mar, cerca de Montepío. Su profundidad máxima es de 32.5 m y no sufre fluctuaciones considerables en su nivel a través del año (Torres-Orozco *et al.*, 1994).

El clima de la zona de estos lagos corresponde a un cálido-húmedo, con lluvias en verano y principalmente en otoño, y una temperatura media anual de 27 °C. La precipitación media anual es del orden de los 4,900 mm y aunque llueve todo el año es posible distinguir una época de "lluvias", de junio a febrero, y otra de "secas", de marzo a mayo. El mes más seco es generalmente mayo y los más húmedos van de agosto a noviembre. Debido a su cercanía con la costa, esta área es afectada directamente por los "nortes" durante los meses de invierno, los cuales aportan cerca del 15% del total de la precipitación anual y producen descensos de temperatura de hasta 10 grados centígrados (Estrada *et al.*, 1985).

El Lago de Catemaco está limitado por las coordenadas geográficas extremas 18° 21' y 18° 27' de latitud norte y 95° 01' y 95° 07' de longitud oeste, a una altitud de 332 m sobre el nivel del mar. Forma parte de la cuenca del Río Papaloapan y en su margen noroccidental se asienta la ciudad del mismo nombre, ubicada a 165 km al sur del Puerto de Veracruz. Su cuenca es tributaria de la del Río Papaloapan. Con excepción de la zona vecina al poblado de Coyame, que tiene el mismo clima que afecta a los lagos anteriores, la mayor parte de su área está sujeta a un régimen más frío y seco, aunque también corresponde a un húmedo cálido (Soto Esparza, 1976); la precipitación promedio anual es de 1,935.3 mm, con un mínimo de lluvias en el mes de marzo (25.6 mm) y un máximo en septiembre (445.9 mm), y la temperatura promedio anual es de 24.1 °C, con un mínimo de 16.2 y un máximo de 34.3 °C. De noviembre a enero dominan los vientos del norte y el resto del año los del noreste.

Gran parte de las tierras adyacentes al lago ha sido desprovista de su vegetación natural y se emplea como potreros para ganado vacuno o para el cultivo de frutales. En el margen nororiental existen manantiales de aguas carbonatadas cuyos aportes al lago son muy pequeños, toda vez que la mayor parte de su flujo se emplea en la elaboración de refrescos embotellados. Geológicamente, la región de Los Tuxtlas se caracteriza por una accidentada topografía volcánica-acumulativa, derivada de la intensa actividad eruptiva acaecida durante la mayor parte de las Épocas Plio-Pleistocénica y Reciente, en la que dominan los depósitos de tefra y derrames lávicos, sólo interrumpidos esporádicamente por ventanas de sedimentos marinos del Terciario (Pérez-Rojas *et al.*, 2000); los suelos de la zona se derivan en gran parte de materiales volcánicos sometidos a una intemperización rápida; en las zonas menos perturbadas son ricos en nutrientes inorgánicos y poseen gruesas capas de humus (Pérez-Rojas, 1984). En el margen nororiental del lago existen manantiales de aguas carbonatadas que drenan a éste (Pérez-Rojas, 1984). El promedio de retención del agua del lago es de 0.875 años (Tavera, 1996), lo que implica que el volumen contenido en su cubeta se renueva aproximadamente cada año.

Geomorfología

La cuenca del Lago de Catemaco comprende una área de 322.2 km²; posee un relieve accidentado y está surcada por un sistema de ríos y arroyos dispuestos radialmente alrededor del lago. Este drena por el noroeste a través del Río Grande de San Andrés, que finalmente desemboca en el Río Papaloapan.

Las características geomorfológicas de la ribera lacustre son propias de una provincia volcánica. El 70% del perímetro del lago presenta playas de grava o arena de escasos metros de anchura, algunas de las cuales aparecen en forma de terrazas escalonadas debido a la acción erosiva de los cambios en el nivel del agua. Otros rasgos morfológicos importantes están representados por pequeños acantilados, que corresponden a derrames de lava, conos cineríticos, o calderas parcialmente desgarradas. En el lecho del lago pueden reconocerse las subcuenas asociadas con erupciones subacuáticas que formaron islas; los derrames lávicos que se extienden en la ribera sur hasta profundidades de ocho a nueve metros, y un relieve gradualmente plano hacia el centro (Pérez-Rojas y Torres-Orozco, 1992).

La distribución de los sedimentos del fondo del lago varía en función de la profundidad: en su parte central predominan las arcillas, pero hacia las riberas la textura varía gradualmente de los limos arcillosos a las arenas gravosas. En la composición de la fracción fina destaca una notable contribución de material biogénico, representado por frústulas de diatomeas y espiculas de esponja, principalmente. Los sedimentos son ricos en materia orgánica (20 a 30%, en peso) y muy pobres en carbonatos (Pérez-Rojas *et al.*, 1993).

En Laguna Escondida la mayor parte del fondo está cubierto por detritos vegetales alóctonos en distintos estados de descomposición, provenientes en su mayoría de la densa cubierta forestal que rodea el lago. En la composición de los sedimentos destacan los minerales alogénicos de origen volcánico. La materia orgánica de origen alóctono es extremadamente abundante; su proporción varía entre 20 y 30 % en el centro del lago pero alcanza valores de hasta 80% en la orilla

noroccidental. Las elevadas concentraciones de MO indican que la cadena de detritos es muy importante en el metabolismo del lago. La naturaleza y la distribución de los sedimentos sugieren que Laguna Escondida es un sistema mixto, desde un punto de vista trófico, por lo que podría ser tipificado como un lago mesotrófico polihúmico (Pérez-Rojas *et al.*, 2000).

Origen de los lagos

Hay varias teorías sobre la génesis del lago de Catemaco. En un antiguo trabajo sobre el volcán de San Martín Tuxtla se señaló que el lecho del lago correspondía a una caldera formada por la explosión de un volcán (Friedlaender, 1923); pero más recientemente, se propuso que se trata de un represamiento creado por una serie de derrames lávicos (Pérez-Rojas, 1984). Datos preliminares basados en nuestras observaciones sugieren que el lago está emplazado en un antiguo valle formado por el contacto de las emisiones de dos eventos volcánicos del Terciario Superior (3.4 a 1.6 millones de años A.P.), el cual fue obstruido, hacia el norte, por los derrames de una nueva serie de emisiones que afectaron la región durante el Pleistoceno (1.6 a 0.01 millones de años A.P.). En este último evento probablemente estuvo involucrada la falla tectónica que condujo a la formación del Graben de Sontecomapan y que permitió el represamiento de los flujos lávicos sobre su costado sur. El análisis de las fotografías aéreas de la zona de las lagunas del Zacatal y Escondida sugiere para éstas un origen tectónico-volcánico. Ambos cuerpos de agua están contenidos a lo largo de una de las fracturas del sistema de tensión preferencial de la Serie Volcánica San Martín Tuxtla, que conduce el drenaje superficial hacia el Golfo de México (Torres-Orozco *et al.*, 1997).

Características físicas y químicas

La información que sigue procede de estudios previos realizados por el autor y sus colaboradores en los lagos de la región (Torres-Orozco *et al.*, 1994 y 1997, y Torres-Orozco y Pérez-Rojas, 1995). Los lagos Zacatal y Escondida permanecen estratificados desde abril (en el caso del Zacatal, desde su inundación, en junio)

hasta octubre. En noviembre se inicia un proceso de mezcla que culmina en febrero con una condición de homotermia casi absoluta. De acuerdo con lo anterior, ambos lagos pueden considerarse como monomicticos cálidos. La conducta térmica del Lago de Catemaco permite clasificarlo como un ambiente polimictico cálido discontinuo, en donde un proceso de circulación prácticamente constante es interrumpido esporádicamente por breves eventos de estratificación.

Las variaciones de la temperatura son de gran magnitud en los tres lagos y sin duda ejercen una influencia importante en el comportamiento de la producción primaria. En los lagos pequeños, el calentamiento del estrato superficial durante la parte más cálida del año produce un marcado gradiente de temperatura que determina una estratificación bastante estable, pero no sucede igual en el lago de Catemaco, en donde la temperatura de la columna de agua no suele variar más de tres grados centígrados entre la superficie y el fondo.

La dinámica del oxígeno disuelto está estrechamente vinculada con las variaciones de la temperatura. Esta relación es sobre todo evidente en el epilimnio de los lagos Zacatal y Escondida. Durante su fase de estratificación la Laguna Escondida desarrolla un amplio hipolimnio anóxico que se extiende desde los 11 m de profundidad hasta el fondo. Aunque la mezcla primaveral oxigena toda su columna de agua, la reserva de oxígeno se agota rápidamente y a principios del verano sobreviene la anoxia. La Laguna del Zacatal tiene las más altas concentraciones de oxígeno disuelto y éste nunca falta en las aguas del hipolimnio. En el lago de Catemaco el oxígeno está siempre presente en toda la columna de agua.

En los lagos Zacatal y Escondida, la visibilidad del disco de Secchi fluctúa entre 1.0 y 3.4 m. Los valores más altos se registraron en el mes de diciembre y los más bajos durante el verano. El comportamiento de este parámetro en la Laguna del Zacatal es más dinámico que en los otros lagos, y su variación, está relacionada con las fluctuaciones temporales de volumen. En el lago de Catemaco los valores de profundidad del disco de Secchi variaron desde 0.53 m, en las áreas someras, hasta casi 2.0 m en las aguas

abiertas. Esta turbidez tiene un origen eminentemente biogénico pues los sólidos suspendidos son escasos.

En los lagos Zacatal y Escondida, el pH oscila alrededor de la neutralidad a lo largo del ciclo anual, lo que permite la existencia simultánea de bicarbonatos y bióxido de carbono libre. Este último está ausente de las aguas superficiales durante el verano y alcanza su concentración máxima en el hipolimnio durante el otoño. En ambos lagos, los valores mínimos de CO_2 se registraron durante el período de circulación. Laguna Escondida muestra los valores más altos de bióxido de carbono libre y, en general, sus concentraciones guardan una relación inversa con el oxígeno disuelto. En Catemaco, el bióxido de carbono no suele encontrarse libre en las aguas superficiales, y en el fondo, su concentración es baja o moderada. La escasez de CO_2 libre esta relacionada con los altos valores de pH, los cuales fluctúan entre 8.2 y 9.2. A su vez, este pH alcalino puede estar relacionado con tasas muy elevadas de producción primaria.

La alcalinidad total en los tres lagos no presenta variaciones estacionales marcadas y, en general, su distribución vertical es homogénea. Esta alcalinidad es debida principalmente a los bicarbonatos y fluctúa entre los 35 y 80 mg/l. Los valores promedio más altos correspondieron a Laguna Escondida. En el lago de Catemaco la columna de agua constituye una solución diluida, con valores de sólidos disueltos cercanos a los 100 mg/l. De acuerdo con su composición iónica las aguas son de tipo bicarbonatado, moderadas en calcio y relativamente ricas en magnesio. Los cloruros son elevados (10-13 mg/l), quizás por la cercanía del mar y la abundante precipitación pluvial.

Por su dureza, las aguas de Catemaco se clasifican como blandas y dado que la dureza total es ligeramente superior a la alcalinidad total, algo del calcio y el magnesio podría estar asociado con los sulfatos, cloruros, silicatos o nitratos. Los lagos del Zacatal y la Escondida son también de aguas blandas, pues su dureza varía entre los 50 y 150 mg CaCO_3/l . Las mayores concentraciones se presentan en noviembre y las menores en marzo.

En el lago de Catemaco, en general, los nutrientes esenciales para la producción primaria fitoplanctónica se encuentran en altas concentraciones. Así, en el ciclo anual 1992-1993, las formas nitrogenadas arrojaron los siguientes valores promedio: 140 $\mu\text{g/l}$ para amonio, 488 $\mu\text{g/l}$ para nitratos y 30 $\mu\text{g/l}$ para

nitritos; por su parte los ortofosfatos ascendieron a 150 $\mu\text{g/l}$ y el fósforo total a 222 $\mu\text{g/l}$, éstos valores permiten caracterizar al lago de Catemaco como un ambiente eutrófico. Por otra parte, la elevada concentración de clorofila *a*, del orden de 40 $\mu\text{g/l}$, es asimismo indicadora de eutrofia.

JUSTIFICACIÓN

Los estudios de las aguas dulces de México han estado dirigidos principalmente al reconocimiento de su biota. Esta orientación se manifiesta en las numerosas descripciones y listados taxonómicos que constituyen el grueso de la literatura limnológica nacional (véase Alcocer *et al.*, 1993). Los ambientes acuáticos, como tales, han sido poco estudiados hasta la fecha; de igual modo, las investigaciones de campo acerca de la ecología de los organismos que habitan en los lagos apenas se han iniciado.

Históricamente y a escala mundial, el desarrollo de la limnología ha tenido como base el estudio de los lagos de las regiones templadas; sin embargo, en los últimos 30 años un número cada vez mayor de limnólogos ha orientado su atención hacia los lagos tropicales. Aunque la información disponible acerca de éstos todavía es escasa (Havens *et al.*, 1996; Pagano *et al.*, 1999), a medida que ha ido aumentando el número de lagos tropicales estudiados se ha hecho posible formular relaciones estadísticas que revelan sus patrones de comportamiento limnológico. Esto ha permitido reconocer que su comportamiento no se ajusta a las predicciones teóricas, y hasta cierto punto especulativas, que fueron planteadas en los modelos conceptuales vigentes. Así, hoy se sabe que la mayoría de los lagos tropicales tienen fluctuaciones estacionales marcadas, que suelen corresponder con las variaciones en la lluvia, el escurrimiento o la mezcla vertical dentro del lago (Melack, 1996).

El zooplancton dulceacuícola es un componente importante en los ecosistemas acuáticos cuya principal función es la de actuar como eslabón primario y secundario en la cadena

trófica (Hutchinson, 1967; Lind, 1985; Wetzel, 1984). A pesar de su relevancia, poco se conoce hasta la fecha acerca de la ecología e incluso la distribución del limnoplanton tropical (Haberman *et al.*, 1995). En México, las investigaciones limnológicas acerca del plancton son todavía escasas y entre las contribuciones dominan los inventarios y las descripciones taxonómicas. Los trabajos de Alcocer *et al.* (1993), Sarma *et al.* (1996) y Sarma (1999) incluyen la mayoría de las referencias acerca del tema. Hoy en día, el enfoque ecológico en el estudio del limnoplanton de México está apenas surgiendo. El zooplancton del Lago de Catemaco es todavía poco conocido. Los trabajos de Suárez *et al.* (1986) y Tavera (1996) constituyen los únicos estudios previos sobre el tema y la información que ofrecen es relativamente preliminar.

La importancia del estudio de la comunidad zooplanctónica del Lago de Catemaco radica en el hecho de que éste sostiene una importante pesquería del clupeido *Dorosoma cf. mexicana*, localmente conocido como "topote". Dado que el topote es un pez planctívoro, el conocimiento de la estructura y la dinámica de la comunidad del zooplancton del lago puede brindar información relevante para el manejo de su pesquería, la cual enfrenta el riesgo de rebasar su rendimiento máximo sostenible (Torres-Orozco y Pérez-Rojas, 1995).

La migración vertical diaria (MVD), que se define como el desplazamiento vertical de un individuo o grupo de individuos que tiene lugar con una periodicidad diaria (Huntley, 1985), es una conducta frecuentemente observada en todos los phyla presentes en el zooplancton y en algunas formas móviles fototróficas, tanto

en el mar como en las aguas dulces. Hasta la fecha no se tiene noticia de que el fenómeno de la MVD haya sido previamente documentado

en lagos mexicanos, por lo que este estudio es pionero en su tipo.

OBJETIVOS

General:

- Contribuir al conocimiento de la limnología de tres lagos tropicales de la región de Los Tuxtlas.

Particulares:

- Evaluar las características morfométricas y definir los patrones de mezcla de tres cuerpos de agua tropicales de la región de Los Tuxtlas: un estanque temporal, la Laguna del Zacatal y dos lagos permanentes, la Laguna Escondida y el Lago de Catemaco.
- Determinar la composición, abundancia y distribución de la comunidad del zoo-

plancton de las aguas superficiales del Lago de Catemaco: establecer sus variaciones espacio temporales y las probables relaciones entre los parámetros ecológicos y algunos factores ambientales.

- Documentar la naturaleza y amplitud de la migración vertical diaria (MVD) en el plancton animal (crustáceos) y vegetal (microalgas) de la Laguna Escondida, evaluar la probable influencia de algunos factores ambientales en los patrones de migración observados y analizar los resultados obtenidos a la luz de las teorías vigentes sobre el significado adaptativo de la MVD.

en el mar como en las aguas dulces. Hasta la fecha no se tiene noticia de que el fenómeno de la MVD haya sido previamente documentado

en lagos mexicanos, por lo que este estudio es pionero en su tipo.

OBJETIVOS

General:

- Contribuir al conocimiento de la limnología de tres lagos tropicales de la región de Los Tuxtlas.

Particulares:

- Evaluar las características morfométricas y definir los patrones de mezcla de tres cuerpos de agua tropicales de la región de Los Tuxtlas: un estanque temporal, la Laguna del Zacatal y dos lagos permanentes, la Laguna Escondida y el Lago de Catemaco.
- Determinar la composición, abundancia y distribución de la comunidad del zoo-

plancton de las aguas superficiales del Lago de Catemaco: establecer sus variaciones espacio temporales y las probables relaciones entre los parámetros ecológicos y algunos factores ambientales.

- Documentar la naturaleza y amplitud de la migración vertical diaria (MVD) en el plancton animal (crustáceos) y vegetal (microalgas) de la Laguna Escondida, evaluar la probable influencia de algunos factores ambientales en los patrones de migración observados y analizar los resultados obtenidos a la luz de las teorías vigentes sobre el significado adaptativo de la MVD.

Some limnological features of three lakes from Mexican neotropics

Roberto E. Torres-Orozco B.¹, Cecilia Jiménez-Sierra² & Alberto Pérez-Rojas³
*Departamentos de Hidrobiología^{1,3} y Biología², Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa,
Apartado Postal 55-535, C.P. 09340, México, D.F., Mexico*

Received 12 July 1995; in revised form 10 September 1996; accepted 19 September 1996

Key words: tropical lakes, morphometry, mixing patterns, oxygen dynamics, México

Abstract

A limnological survey was conducted in three water bodies from the tropical rain forest region of southeast Veracruz, Mexico, in order to recognize their morphometric characteristics and to define their mixing patterns. These were: a temporary pond, Laguna del Zacatal ($A = 7.64$ ha, $z_m = 13.0$ m); and two permanent lakes, Laguna Escondida ($A = 18.26$ ha, $z_m = 32.5$ m) and Lago de Catemaco ($A = 7254$ ha, $z_m = 22.0$ m). Both El Zacatal and La Escondida are warm monomictic, whereas Lago de Catemaco is polymictic. Our results support the hypothesis that most tropical lakes are prone to winter overturn. Dissolved oxygen showed large variation, from almost constant epilimnetic saturation in all three lakes to hypolimnetic anoxia in Laguna Escondida. Differences in mixing between lakes are determined by the joint influence of morphometry, rainfall and wind.

Introduction

Biological research in the tropical rain forest regions of México has been oriented mainly to the study of biodiversity and the ecological relationships between terrestrial flora and fauna. This orientation, which produced only limited knowledge of freshwaters, not only denotes a bias in the biological research of Mexican scientists, but also a lack of limnological tradition in this country.

The study of Mexican freshwaters has been devoted mainly to the recognition and identification of the aquatic biota. This approach is evident in the numerous descriptions and taxonomic check-lists that make up the bulk of Mexican limnological literature (see Alcocer et al., 1993). The aquatic environment, on its own sake, has been poorly studied to date.

Historically, on a worldwide basis, the lakes of temperate latitudes have been taken as the main source of limnological knowledge, but in the last 20 years an increasing number of limnologists have oriented their attention to tropical lakes. Research in these environments has shown that the behavior of tropical lakes does not always fit the prevailing conceptual models.

Consequently, research in tropical lakes may cause basic changes in limnology.

In this paper we present the results of our investigations about the morphometry and the behaviour of temperature and dissolved oxygen in the water column of three lakes in the region of Los Tuxtlas: Laguna del Zacatal, Laguna Escondida and Lago de Catemaco. The aim is to recognize and define the dynamics of these lakes, and to evaluate them with reference to the prevailing models of lake classification.

Study area

The region of Los Tuxtlas comprises the last remnant of tropical rainforest in the State of Veracruz, Mexico. Laguna del Zacatal and Laguna Escondida are located in the lower slopes of the San Martín volcano, almost at the center of the Los Tuxtlas region, in the vicinity of coordinates $18^{\circ} 35' N$ and $95^{\circ} 06' W$, at 180 and 130 m above sea level. Access to these lakes is gained through a dirt road that links Sontecomapan with Montepío to the north. At km 33.5 lies the Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). From this

point there is a branch of 1.8 km long, WNW oriented, to Laguna Escondida; 1.4 km SSW of Laguna Escondida is Laguna del Zacatal, accessible only by a footpath through the forest.

Laguna del Zacatal is located within the boundaries of the UNAM Station. It is a temporary waterbody, surrounded by tropical rain forest in an almost pristine condition, whose basin remains dry from late April to the end of May, the season of lowest precipitation and highest evaporation. In June, when the rainy season starts, the basin fills in a few days until the water reaches a depth of 13 m. After that, water level fluctuates throughout the wet season in response to variations in rainfall. The lake's volume diminishes rapidly in March, until its total desiccation around April or May (Figure 1a).

Laguna Escondida is near the northern margin of the UNAM reserve, in an area that shows the effects of human activities. Unlike El Zacatal, this is a permanent waterbody that is fed all year long by a stream, and drains northward through a creek that finally reaches the sea near the town of Montepio. Its maximum depth is 32.0 m and the water level does not fluctuate much.

A detailed account of the hydrological characteristics of lakes Zacatal and Escondida was given by Torres-Orozco et al. (1994).

The prevailing climate is hot and humid, with rains in the summer and mainly in autumn, and with an annual mean temperature of 27 °C. Average annual precipitation is about 4900 mm; a rainy season from June to February can be distinguished from a dry season from March to May. May is usually the driest month, and the period with the highest humidity lasts from August to November (Figure 1a). Due to the proximity of the coast, the area is affected by northern winds (locally called 'nortes') during the winter months, which account for nearly 15% of total annual precipitation and produce a temperature decrease of up to 10 °C (Estrada et al., 1985).

Lago de Catemaco is located within coordinates 18° 21'–18° 27' N and 95° 01'–95° 07' W, at 332 m.a.s.l. It belongs to the Papaloapan river watershed. On its northwestern shore lies the city of Catemaco, 165 km away from the city of Veracruz. The main part of its area is cooler and dryer than the area of the other lakes (Soto, 1979). Annual rainfall averages 1935 mm, with a minimum in March (26 mm) and a maximum in September (446 mm), and a mean temperature of 24.1 °C (Figure 1b). North winds dominate from November to January and northeast winds during the rest of the year.

The tropical rain forest that once covered all the watershed of Lago de Catemaco has been severely decimated and has been replaced by cattle-farms and some tropical harvests (Torres-Orozco & Pérez-Rojas, 1995). On the northern shores of the lake there are some springs of carbonated water, the produce of which is used by soft-drink industries. Geologically, the region of Los Tuxtlas is characterized by a highly irregular topography, caused by intense vulcanism that affected the area during the Pleistocene and Recent periods. The landscape is dominated by pyroclastic deposits and lava flows only occasionally disrupted by Tertiary marine sediments. Soils are rich in inorganic nutrients, with dense humic horizons (Pérez-Rojas, 1984).

Materials and methods

Bathymetric maps were prepared from perimeter maps, obtained from analysis of aerial photographs (in all three lakes) and topographic maps (in Lago de Catemaco), over which depth data were added. In the case of Laguna del Zacatal, bathymetric data were gathered by means of customary topographic methods during the time the basin was dry; in the permanent lakes, an echosounder (Furuno FG-11/200 Mark-3) was employed. Morphometric parameters were calculated from these maps following Lind (1985) and Wetzel and Likens (1979). Temperature and dissolved oxygen (DO) data were collected on a monthly basis: from May 1986 to May 1987 in lakes Zacatal and Escondida, and from April 1992 to April 1993 in Catemaco, in a station (multiple depths) located at the center of each lake. DO were evaluated by the Winkler method (APHA, 1963) and temperature with a digital thermometer (Cole Parmer 90201-10, -40 to 120 °C \pm 0.2 °C).

Results

Origin

The aerial photographs of lakes Zacatal and Escondida suggests that those lakes have a tectonic-volcanic origin. Both waterbodies are located along a fracture that follows the main system of fractures of the volcanic series of San Martín Tuxtla, which conducts surface drainage to the Gulf of Mexico. The lake of Catemaco has also a volcanic origin; the lake is in an old river valley that runs between the emissions of two volcanic

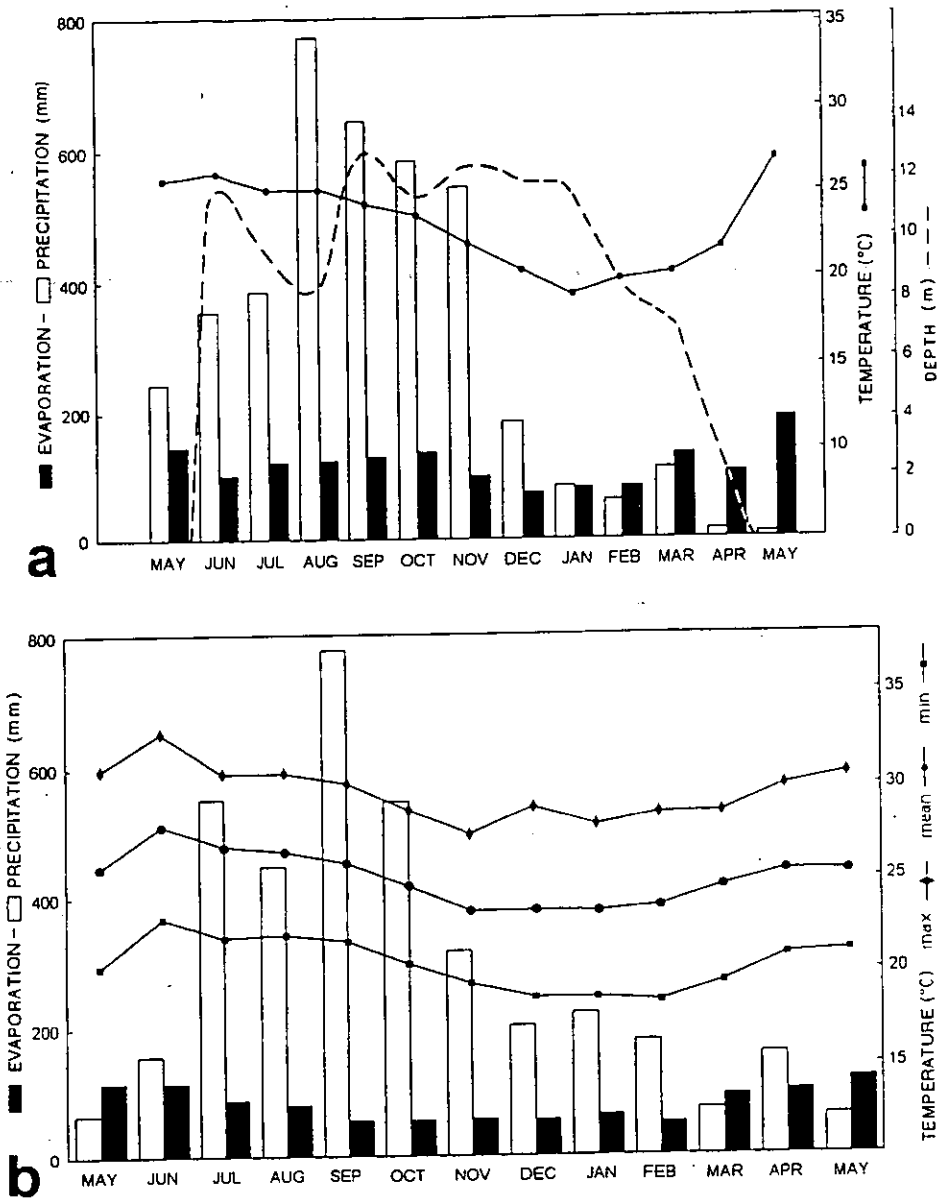


Figure 1. Climograph from the: (a) Escondida and Zacatal lakes area (1986-1987) and (b) Catemaco lake area (1992-1993). Dashed line in a indicates the maximum depth variation in Laguna del Zacatal. Data from Sontecomapan and Catemaco Meteorological Stations respectively, provided by the National Meteorological Service of Mexico.

events from the late Tertiary. This valley appears to be closed, at the north, by lava flows belonging to a new series of emissions that affected the region during Pleistocene times.

Bathymetry and morphometry

Bathymetric maps of the lakes are shown in Figure 2 and Table 1 summarizes the results of morphometric analyses. All values were calculated for the full capacity of each basin.

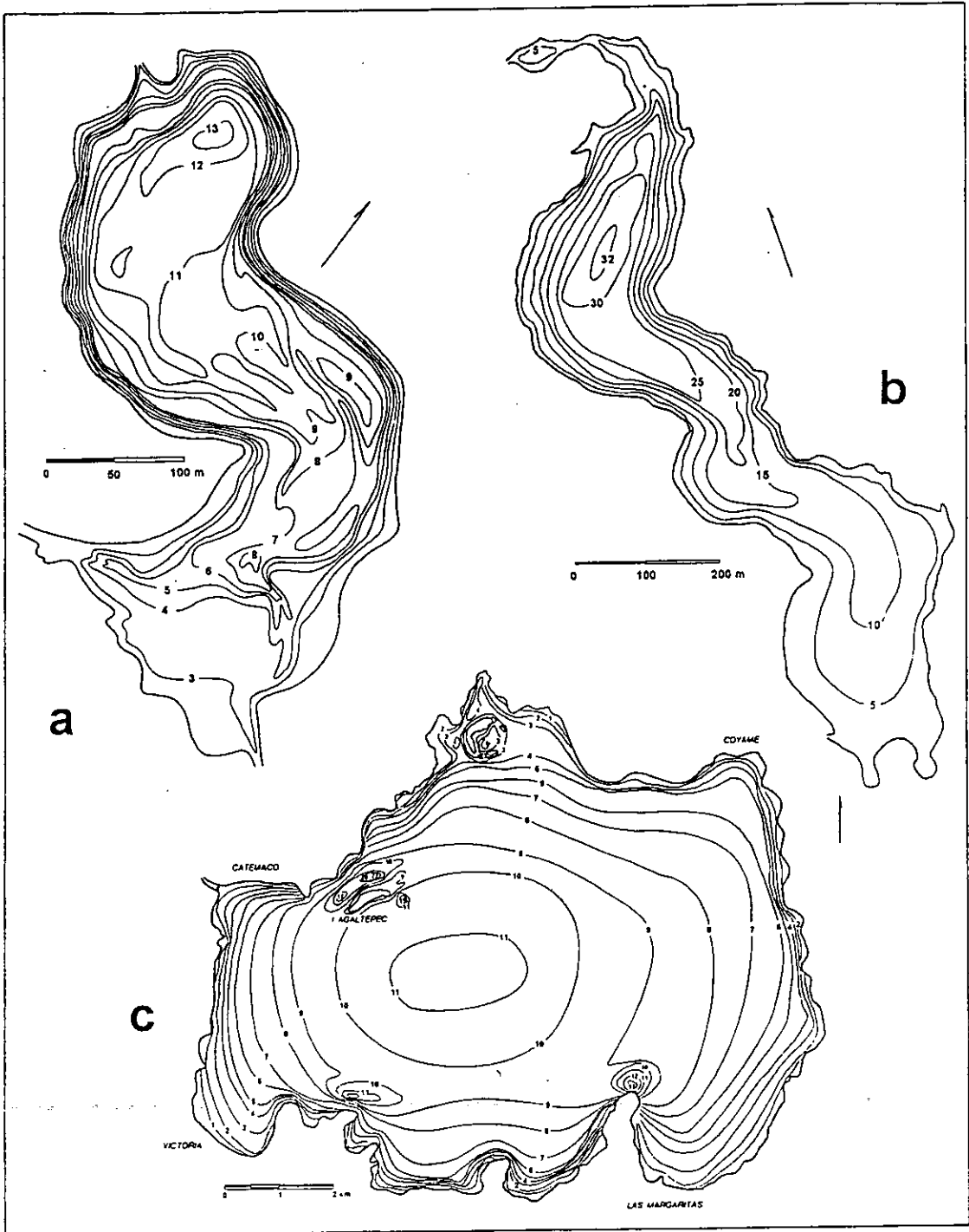


Figure 2. Bathymetric maps of three tropical lakes from Veracruz, Mexico: (a) Laguna del Zacatal, (b) Laguna Escondida and (c) Lago de Catemaco. Isobaths in meters.

Table 1. Morphometric characteristics of three lakes in Los Tuxtlas region, Veracruz, Mexico.

	L. Zacatal	L. Escondida	L. Catemaco
Maximum length (l)	510 m	959 m	12,320 m
Maximum width (b)	216 m	268 m	10,250 m
Mean width (\bar{b})	150 m	190 m	5,890 m
Perimeter (L)	1,630 m	3,340 m	49,750 m
Shoreline development (D_L)	1.66	2.20	1.65
Surface area (A)	76,453 m ²	182,648 m ²	72,542,932 m ²
Volume (V)	537,240 m ³	2,347,950 m ³	551,525,000 m ³
Maximum depth (z_m)	13.0 m	32.5 m	22.0 m
Mean depth (\bar{z})	7.0 m	12.9 m	7.6 m
Relative depth (z_r)	4.2 %	6.7 %	0.23 %
Gravity depth (z_g)	3.9 m	7.9 m	4.1 m
Volume development (D_V)	1.62	1.19	1.04

The main axis of Laguna del Zacatal is oriented SE–NW and is 510 m long. The shoreline development index ($D_L = 1.66$) indicates a subcircular or elliptic form, but isobaths describe a complex topography. La Escondida resembles a sinusoid whose main axis is almost N–S oriented. The shoreline is irregular, but not very contorted, and its D_L index of 2.2 corresponds to an elongated shape. Isobaths depict a form that resembles a flooded river valley. The shape of Lago de Catemaco resembles a square; its main axis is oriented WSW–ENE. Although the value of the length: width relationship (1.2) indicates a nearly circular form, the D_L index reflects irregularities in its contour. The registered maximum depth of 22.0 m corresponds to a small pit that is located between Agaltepec island and the northwestern coast of the lake. Except for this, the lake is a virtually saucer-shaped basin 11 m deep.

Temperature and oxygen

Figure 3 shows the depth-time diagrams of isotherms for the three lakes. Lakes Zacatal and Escondida remained stratified from April to October 1986. In both lakes, a mixing process that begins in November culminates in February in a condition of almost complete homothermy. In Catemaco, temperature isopleths are typical of a polymictic lake; a nearly continuous mixing is sporadically disrupted by brief periods of stagnation, of which the longest one takes place in October. Periods of maximum surface water temperature were coincidental in all three lakes, although seasonal variations were high.

Dissolved oxygen dynamics (Figure 4) were strongly linked with temperature variations. This relationship is clear for lakes Zacatal and Escondida, where concentrations of DO above 100% saturation were detected in the epilimnion during the most of the year. When Laguna Escondida remains stratified, it shows an anoxic hypolimnion extending from a depth of 10 m to the bottom of the lake. The highest DO concentrations were observed in Laguna del Zacatal, where hypolimnetic anoxia was never detected. In Catemaco, dissolved oxygen was always present throughout the water column. Vertical distribution of DO values were highly variable in summer and, in June, notably low concentrations were detected in surface waters.

Discussion

Bathymetry and morphometry

Lake Catemaco is shallow in relation to its surface area. A lake with the surface area of Catemaco usually will have a mean depth exceeding 20 m (Hayes, 1957). The mean depth of Catemaco (7.6 m), which is remarkably smaller than expected, suggests that the original basin's shape has become greatly modified by the constant entry of sediments carried by superficial drainage; this phenomenon has increased lately due to extensive deforestation of the watershed area.

The relative depth (z_r) of Lake Catemaco (0.23%) suggests high instability (i.e., a very low resistance to mixing). On the contrary, lakes Escondida and Zacatal, with z_r values of 6.7 and 4.2%, respectively, have a

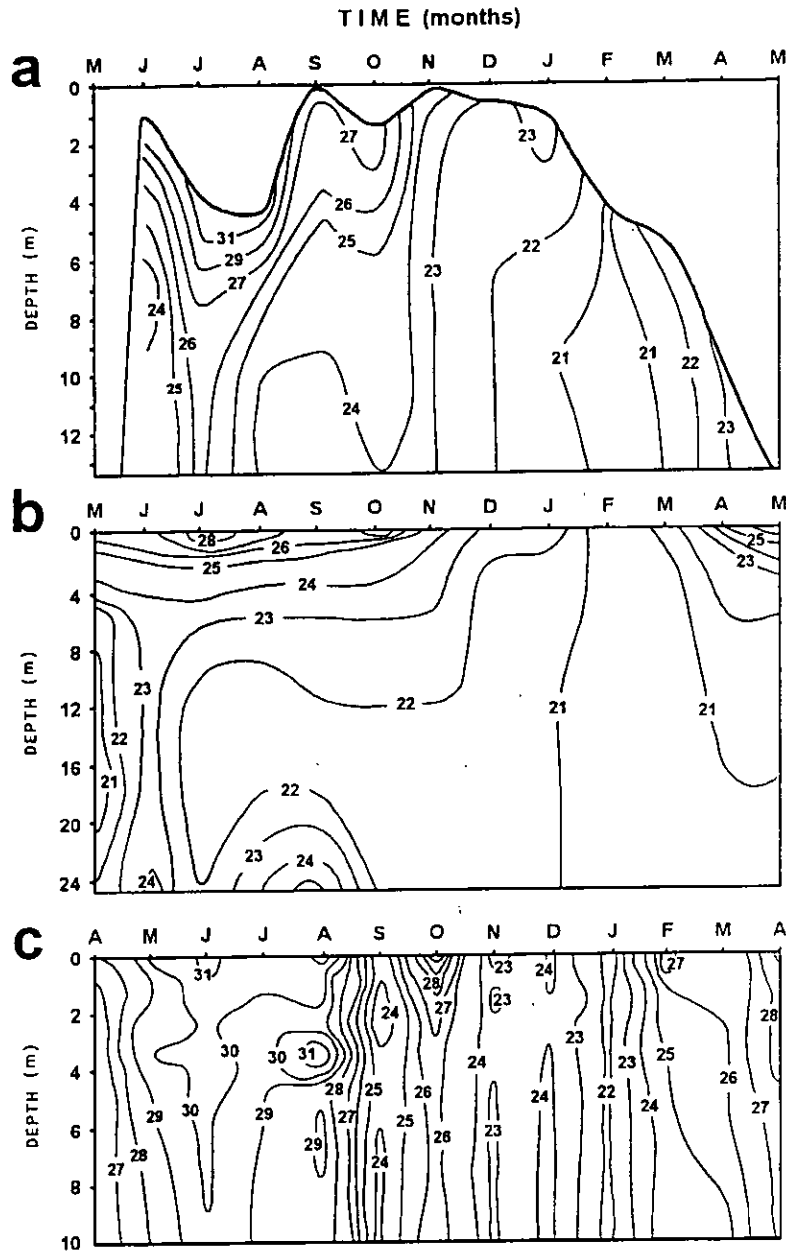


Figure 3. Depth-time diagram, of isotherms (°C) in: (a) Laguna del Zacatal (1986-1987), (b) Laguna Escondida (1986-1987), (c) Lago de Catemaco (1992-1993).

higher stability, though in El Zacatal this diminishes as the water level falls. The morphology of a lake basin has an important influence on physical, chemical and biological factors that collectively determine lake metabolism (Barbosa & Tundisi, 1980; Wetzel, 1984).

The influence of z_r on water mass dynamics can be seen in the temperature and oxygen data.

All three lakes have steep littoral slopes. The volume development index (D_v) compares the basin's shape with that of an inverted cone whose base and height equal the lake's surface area and maximum

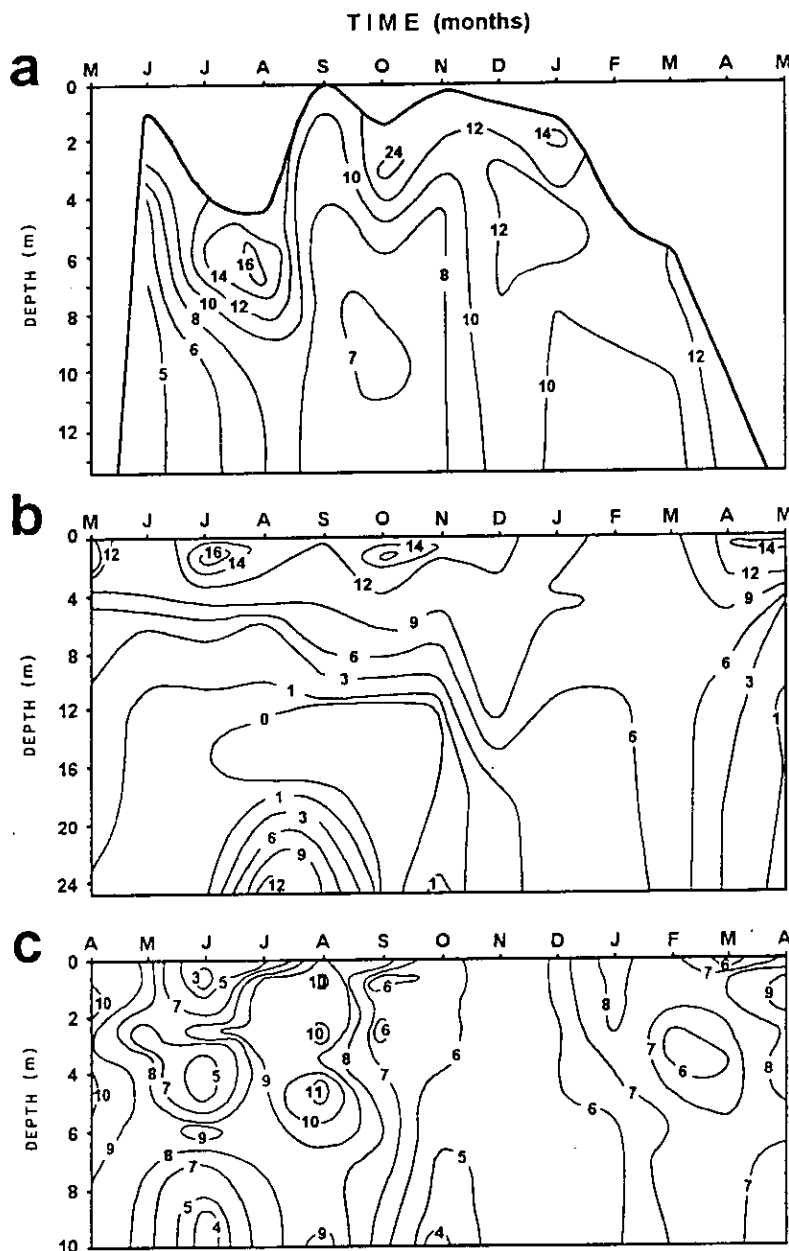


Figure 4. Depth-time diagram of isopleths of dissolved oxygen in mg l^{-1} of (a) Laguna del Zacatal (1986-1987), (b) Laguna Escondida (1986-1987), (c) Lago de Catemaco (1992-1993).

depth, respectively (Cole, 1979). The D_V value of El Zacatal lake (1.62) indicates the form of an elliptic parabola, whereas that of La Escondida closely resembles that of a cone ($D_V = 1.19$). Catemaco's D_V index is scarcely greater than 1, and corresponds almost exactly to a conic form. Notwithstanding this, Catemaco's

maximum depth lies on a small, narrow depression that only contains 2.2% of the lake volume. So, excluding this feature, the basin is virtually flat at a depth of 11 m.

Temperature and oxygen

Regarding temperature dynamics, both Zacatal and Escondida lakes can be considered as warm-monomictic according to Hutchinson & Löffler (1956) classification. This is remarkable, because attending to its geographical location a sort of oligomixis could be expected. The thermal behaviour of these lakes fits well with the model of Lewis (1983a), which predicts warm monomixis for lakes in the size-depth range of lakes Zacatal and Escondida. In these lakes 'nortes' generate important decreases in temperature that, alongside with the strong winds, disrupt water column stratification. The polymixis of Catemaco is also consistent with the Lewis model, from which a discontinuous warm polymictic type of mixis can be predicted.

In both lakes El Zacatal and La Escondida, the warming of the upper strata during the warmest part of the year produces a steep gradient of temperature that determines a fairly stable stratification; the same does not happen in Catemaco, wherein water column temperature does not vary more than 3 °C from surface to bottom. As already suggested, morphometry seems to play the main role in this case.

Recent studies have shown that most tropical lakes, even those closest to the Equator, have well-established and predictable seasonal patterns of stratification and mixing (Talling, 1969; Lewis, 1983a and b, 1984). The thermal regime of the lakes of Los Tuxtlas reinforces this principle.

Between July and September, the virtually anoxic hypolimnion of Laguna Escondida is temporarily modified by the appearance, at the bottom, of a warm and well oxygenated water mass (Figures 3b and 4b). This phenomenon coincides with the time of higher rainfall, and it could be caused by the net superficial inflow of warm and well oxygenated water that, by its having a higher concentration of suspended materials, is denser than the water already in the lake. Upon entering the lake, this water mass could slide over the basin's bottom, remaining there until it loses heat by conduction, or precipitates its suspended material, which would lead to its homogenizing with the rest of the hypolimnetic volume. A similar phenomenon has been documented in the lake Banyoles, in Spain (Abellà; cited by Margalef, 1983), and lake Ranco, in Chile (Campos et al., 1982). In addition, Wetzel (1984) has mentioned some lakes in which currents of a density different than that of the lake in which they penetrate follow the contours of the basin, and in their displacement to deeper parts they act as a means of effective heat transport.

During spring overturn all the water column of Laguna Escondida becomes oxygenated, but this reserve is rapidly depleted and in early summer the hypolimnion becomes anoxic. The well oxygenated hypolimnion of Laguna del Zacatal is probably a result of the joint influence of its shallow depth, which favors diffusion, and a high water turnover rate.

In lake Catemaco, notably low oxygen concentrations were detected on the surface waters in June (Figure 4c), coinciding with a sudden increase in rainfall (at least 250% higher than the previous month: Figure 1b). Because the first torrential rains 'wash' the watershed, drawing along great quantities of organic matter, the coincidence of the events suggests that oxygen depletion results from decomposition of such matter. The discontinuous distribution of dissolved oxygen concentrations in the water column seems to denote a difference in the sinking rate of organic particles of diverse density that locally deplete oxygen availability.

Temporary ponds such as Laguna del Zacatal, are characterized by extreme volume fluctuations throughout the year, which are closely related to changes in the evaporation-precipitation balance. However, since in Laguna del Zacatal a rate of water loss up to 40 cm per day during the driest part of the year hardly could be attributed to evaporation alone (Figure 1a), the placement of the lake on a fracture leads us to suppose that a great amount of the volume is lost by percolation.

Acknowledgments

The staff of Estación de Biología Tropical 'Los Tuxtlas', of the Universidad Nacional Autónoma de México, gave us all kinds of support for our work in Laguna del Zacatal and Laguna Escondida, especially doctors R. Vogt and R. Dirzo. The study of Lago de Catemaco was supported with funds provided by the División de Ciencias Biológicas y de la Salud of the Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. We acknowledge the aid of J. L. Buen Abad and B. Cerda-Ibargüengoitia in Zacatal and Escondida lakes, and our laboratory colleagues and students in Catemaco. A. Galindo-Molina assisted us in the translation of the manuscript and J. L. García-Calderón critically reviewed several previous versions. Dr W. M. Lewis Jr. made very valuable comments on the manuscript.

References

- Alcocer, J., M. Chávez & E. Escobar, 1993. La limnología en México (Historia y perspectiva futura de las investigaciones limnológicas). *Ciencia* 44: 441-453.
- APHA, AWWA & WPCF, 1963. Métodos estándar para el examen de aguas y aguas residuales. Interamericana, México, 609 pp.
- Barbosa, F. A. R. & J. G. Tundisi, 1980. Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of shallow quaternary lakes at eastern Brazil. *Arch. Hydrobiol.* 90: 139-141.
- Campos, H., J. Arenas, W. Steffen, C. Román & G. Agüero, 1982. Limnological study of lake Ranco (Chile). Morphometry, physics, chemistry and plankton. *Arch. Hydrobiol.* 94: 137-171.
- Cole, G. A., 1979. Textbook of Limnology. C. V. Mosby, St. Louis, 426 pp.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada & M. Martínez-Ramos, 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. In A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds), Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, 2. INIREB-Alhambra Mexicana, México: 379-393.
- Hayes, F. R., 1957. On the variation in bottom fauna and fish yield in relation to the trophic level and lake dimensions. *J. Fish Res. Bd Can.* 14: 1-32.
- Hutchinson, G. E. & H. Löffler, 1956. The thermal classification of lakes. *Proc. natn. Acad. Sci. USA* 42: 84-86.
- Lewis, W. M. Jr., 1983a. A revised classification of lakes based on mixing. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 40: 1779-1787.
- Lewis, W. M. Jr., 1983b. Temperature, heat and mixing in lake Valencia, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* 28: 273-286.
- Lewis, W. M. Jr., 1984. A five years record of temperature, mixing and stability for a tropical lake (Lake Valencia, Venezuela). *Arch. Hydrobiol.* 99: 340-346.
- Lind, O. T., 1985. Handbook of common methods in limnology. Kendall-Hunt, Dubuque, 199 pp.
- Margalef, R., 1983. Limnología. Editorial Omega, Barcelona, 1010 pp.
- Pérez-Rojas, A., 1984. Investigaciones geológicas preliminares en el lago de Catemaco, Veracruz, México. Tesis. Fac. de Ingeniería. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 73 pp.
- Soto, M., 1979. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. In A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo & A. Butanda (eds), Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECOSA, México: 70-111.
- Talling, J. F., 1969. The incidence of vertical mixing, and some biological and chemical consequences, in tropical African lakes. *Verh. int. Ver. Limnol.* 17: 998-1012.
- Torres-Orozco B., R. & A. Pérez-Rojas, 1995. El lago de Catemaco. In J. L. García-Calderon & G. De la Lanza (eds), Lagos y Presas de México. Centro de Ecología y Desarrollo, México: 155-175.
- Torres-Orozco B., R., C. Jiménez-Sierra & J. L. Buen Abad E., 1994. Caracterización limnológica de dos cuerpos de agua tropicales de Veracruz, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón.* México 21: 107-118.
- Wetzel, R., 1984. Limnology. W. B. Saunders, Philadelphia, 743 pp.
- Wetzel, R. & G. E. Likens, 1979. Limnological analyses. W. B. Saunders, Philadelphia, 357 pp.

Species composition, abundance and distribution of zooplankton in a tropical eutrophic lake: Lake Catemaco, México

Roberto E. Torres-Orozco B.¹ and Sandra A. Zanatta¹

¹ Departamento de Hidrobiología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apdo. Postal 55-535, C. P. 09340, México, D.F., México, e-mail: rtob@xanum.uam.mx

Received 16-VII-1997. Corrected 6-XI-1997. Accepted 20-I-1998.

Abstract: From April 1992 to May 1993, zooplankton samples were collected monthly by means of horizontal tows in nine sites of the lake. Prior to the towing, temperature of surface water, transparency (Secchi), pH and dissolved oxygen were evaluated. A total of 31 zooplankton forms, including 14 species of rotifers, three copepods, five cladocerans and one ostracod, as well as protozoans (mainly vorticellids and ciliates), were detected. Rotifers were the dominant organisms, mainly *Brachionus havanaensis* (27.6 ind l⁻¹), *B. angularis* (6.9 ind l⁻¹), *Keratella cochlearis* (4.9 ind l⁻¹), *Conochilus unicornis* (10.8 ind l⁻¹) and *C. dossuarius* (3.1 ind l⁻¹). Within crustaceans, higher densities were shown by larvae (nauplii and copepodites) of calanoid (16.8 ind l⁻¹) and cyclopoid (15.6 ind l⁻¹) copepods, as well as *Arctodiaptomus dorsalis* (2 ind l⁻¹), *Mesocyclops edax* (0.5 ind l⁻¹), and the cladocerans *Bosmina longirostris* (1.6 ind l⁻¹) and *Diaphanosoma brachyurum* (0.5 ind l⁻¹). Densities were low, probably because of a high predation pressure imposed by fishes. A gradual increase in total zooplankton density related with a progressive diminution of transparency was observed throughout the sampling period. Zooplankton densities in the stations located at the central part of the lake were higher when compared with those at a more peripheral position. Time variation in rotifer's relative abundance was directly related to temperature fluctuations. The low density and diversity values, the small size of the zooplankters, the presence of an important number of indicator species, and the calanoid copepods: other planktonic crustaceans low ratio, are all indicators of eutrophy. Evidences suggest that the eutrophication process of Lake Catemaco is still progressing rapidly.

Key words: Freshwater zooplankton, composition, distribution, abundance, diversity, tropical limnology, Catemaco Lake, México.

Freshwater zooplankton is an important component in aquatic ecosystems whose main function is to act as primary and secondary links in the food chain (Hutchinson 1967, Lind 1985, Wetzel 1975). Despite its relevance, little is known to date about the ecology or even the distribution of tropical limnoplankton (Haberyan *et al.* 1995). In México, limnological research on plankton is still scant and the available literature is mainly conformed by species check-lists and some taxonomic

descriptions. The works of Alcocer *et al.* (1993) and Sarma *et al.* (1996) include the majority of the references on the subject. Nowadays, the ecological approach in the study of Mexican limnoplankton is just emerging.

Catemaco Lake is placed in a zone that constitutes the northernmost limit of the tropical rain forest ecosystem in the American continent (Dirzo and Miranda 1992). Little is known about the zooplankton of the lake. The

works by Suárez *et al.* (1986) and Tavera (1996) are the only previous studies on the topic and the information offered by them is rather preliminar.

The lake supports an important fishery based on the clupeid fish *Dorosoma cf. mexicana*, locally known as "topote". Since this is a planktivore fish, the study of the structure and dynamics of the zooplankton community of the lake could render relevant information for the management of this resource, because one of the main problems of Lake Catemaco lies in the risk of exceeding its maximum sustainable yield (Torres-Orozco and Pérez-Rojas 1995).

The aim of this study is to determine the composition, abundance and distribution of the zooplankton community in the surface waters of Lake Catemaco, to establish its space-time variations, and to search for probable relationships between these parameters and some environmental factors.

MATERIALS AND METHODS

Lake Catemaco is located at the center of Los Tuxtlas region, to the south of the State of Veracruz, México, within 18° 21' y 18° 27' N and 95° 01' y 95° 07' W, at 332 m.a.s.l. The tropical rainforest that once covered all the watershed of the lake has been severely decimated and has been replaced by cattle-farms and some tropical harvests (Torres-Orozco and Pérez-Rojas 1995). Prevailing climate is hot and humid. Annual rainfall averages 1935 mm, with a minimum in March (25.6 mm) and a maximum in September (445.9 mm), and a mean temperature of 24.1° C. January is the coldest month (19.8 °C) and May the hottest (27.2 °C) (Soto 1979). Winds blow strongly over the lake throughout the year. From February to October, northeast winds with an average speed of 3 m s⁻¹ are dominant. Colder and faster northern winds

blow from November to January. Lake Catemaco has a surface area of 7254 ha, a maximum depth of 22 m and a mean depth of 7.6 m. According its circulation pattern the lake is polymictic, and it is always well oxygenated (Torres-Orozco *et al.* 1996).

Water and zooplankton were sampled on a monthly basis, from April 1992 to May 1993 (except in June 1992), at nine stations located in the limnetic zone of the lake (Fig.1). A tow net (100 µm mesh size, 29 cm diameter in the opening and 99 cm long) was used for zooplankton collection. A superficial circular towing, lasting 4 min at a mean speed of 0.83 m s⁻¹, was done in each station. All of the samples were taken in the daytime, between 9:00 and 17:00 h. Previously to the zooplankton tow, water temperature at surface, Secchi disk transparency, pH (pH meter Corning M103) and dissolved oxygen (Winkler method) were measured.

Zooplankton samples were preserved in 4% neutralized formalin, and stained with Bengal's red before identification and counting. Zooplankton was identified down to genera or species, except for some rare crustaceans. The keys of Edmondson (1959), Koste (1978), Pennak (1978) and Thorp and

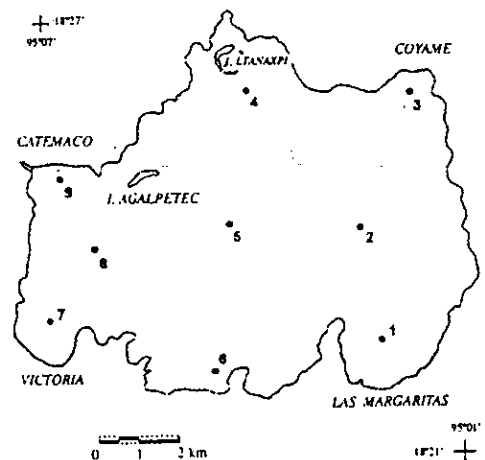


Fig. 1. Lake Catemaco. Collecting sites and toponymy.

Covich (1991). were used for identification. Nauplii (including copepodites) of calanoid and cyclopoid copepods were counted separately and protozoans were grouped under two main categories: ciliates and vorticellids. Counting was made from subsamples taken with a Hansen-Stempel pipet, and placed in a 1.36 ml (l=50, w=20, h=1.36 mm) Sedgwick-Rafter counting cell. Identification and counting were made under an optical microscope (100 x), by the scanning of no less than four randomly chosen longitudinal transects per cell. At least two chambers per sample were analyzed.

As an estimate of the plankton community structure, the Shannon diversity index (Shannon and Wiener 1963), evenness and species richness were also evaluated. The observed patterns of distribution, abundance and diversity of zooplankters were related with temperature, transparency pH and dissolved oxygen variations using non-parametric statistical methods.

RESULTS

The three most important groups of freshwater zooplankton were counted in the analyzed subsamples. Rotifers, with 14 species, dominated the community, followed by crustaceans, represented by three copepods, five cladocerans and one ostracod, and by protozoans, mainly vorticellids and ciliates (Table 1). Acarii, fish and insect larvae were also recorded in very low densities.

Only eleven of the total zooplankton forms reached annual mean densities higher than 1 ind l⁻¹ (Fig. 2). Rotifers were the dominant organisms, mainly *Brachionus havanaensis* (27.6 ind l⁻¹), *B. angularis* (6.9 ind l⁻¹), *K. cochlearis* (4.9 ind l⁻¹), *Conochilus unicornis* (10.8 ind l⁻¹) and *C. dossuarius* (3.1 ind l⁻¹). Within crustaceans, higher densities were shown by larvae (nauplii and copepodites) of calanoid (16.8 ind l⁻¹) and cyclopoid (15.6 ind l⁻¹) copepods, as well as *Arctodiaptomus dorsalis* (2 ind l⁻¹), *Mesocyclops edax* (0.5 ind

TABLE 1

Limnetic zooplankton species of Lake Catemaco (México). Numbers in parentheses are those used in Fig. 7 and refer to the order of dominance of each species in the taxocenoses. n.d.= not determined

Ciliophora		Ostracoda	
		Ostracod n.d.	(27)
Ciliates	(23)	Cladocera	
<i>Vorticella</i> spp.	(12)	Cladoceran n.d.	(30)
		Cladoceran (juvenil)	(22)
Rotatoria		<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	(11)
<i>Brachionus angularis</i>	(8)	<i>Bosmina longirostris</i>	(10)
<i>B. quadridentatus</i>	(26)	<i>Bosminopsis</i> sp.	(21)
<i>B. havanaensis</i>	(1)	<i>Moina micrura</i>	(29)
<i>Epiphanes macrurus</i>	(16)		
<i>Keratella cochlearis</i>	(4)	Copepoda	
<i>Trichocerca capucina</i>	(20)	<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>	(5)
<i>T. porcellus</i>	(17)	Calanoid nauplii	(2)
<i>T. similis</i>	(19)	<i>Mesocyclops edax</i>	(9)
<i>Asplanchna brightwelli</i>	(18)	Cyclopoid nauplii	(3)
<i>Polyarthra vulgaris</i>	(14)	Cyclopoid n.d.	(24)
<i>Filinia longiseta</i>	(13)		
<i>Hexarthra mira</i>	(15)	Other	
<i>Conochilus dossuarius</i>	(7)	Acarii	(25)
<i>C. unicornis</i>	(6)	Dipteran larvae (Chaoboridae)	(31)
		Fish larvae	(28)

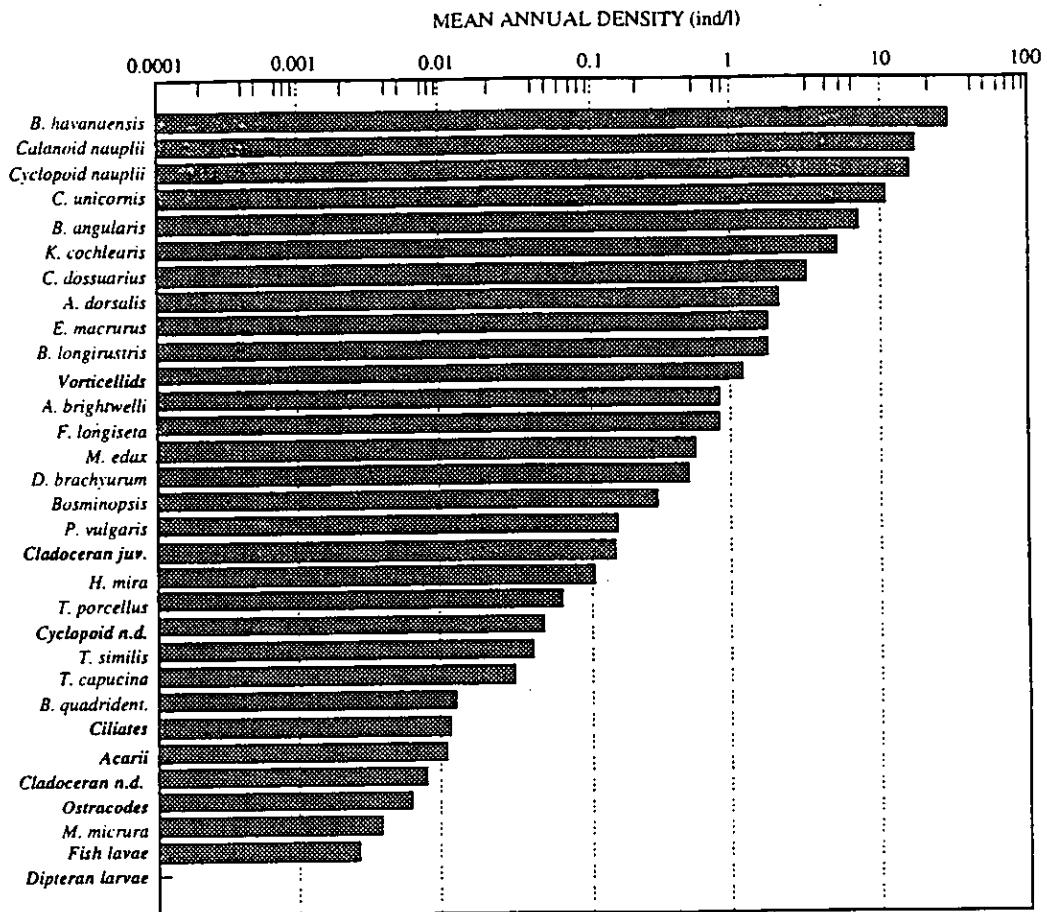


Fig. 2. Annual mean densities (ind l⁻¹) of the zooplankton species of Lake Catemaco.

l⁻¹), and the cladoceran *Bosmina longirostris* (1.6 ind l⁻¹). Our estimate on protozoan populations densities must be lower than its actual value, because of the width of the mesh opening employed.

Spatial and temporal differences in densities of total zooplankton, rotifers, copepods, cladocerans as well as temperature, transparency, pH and DO were assessed by means of the Kruskal-Wallis non-parametric test. Spatially, none of the variables analyzed showed significant differences. On the contrary, all of these differed on a temporary basis. Given the absence of significant spatial differences, the monthly mean values of these variables were thus used to describe their temporal variations.

Time variation of temperature and Secchi disk transparency are shown in Fig. 3. Transparency exhibited a gradual decline throughout the study period. Surface water temperature fluctuated between 30.5 °C, in May 1992, and 21.5°C. in January 1993. In general, a hot period from April to September can be distinguished from a relatively cold one, from October to March. Monthly mean values of pH were rather alkaline. These averaged 8.99 throughout the year and varied from 8.25, in April 1992, to 9.52, in October 1992. Dissolved oxygen (DO) concentrations were always high and showed minor variations. Extreme DO values were detected in August and October 1992, with 10.2 and 6.0 mg l⁻¹, respectively.

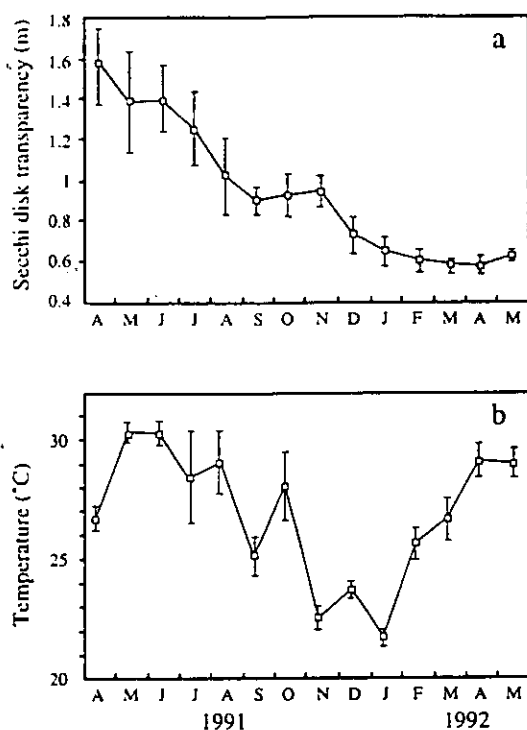


Fig. 3. Seasonal variations of transparency (a) and temperature (b) throughout the study period.

A gradual increase in total zooplankton density was observed along the sampling period (Fig. 4). Regarding spatial variations, although the analysis of the complete data did not yield significant differences, mean densities of total zooplankton in the stations placed at the central part of the lake appear to be higher than those placed in a more peripheral position (Fig. 5). Therefore, the Wilcoxon's non-parametric comparison for two paired samples was applied to the densities of the stations, clustering them within three groups: northern (stations 3, 4 and 9), central (2, 5, 8) and southern (1, 6, 7). This test showed no important differences in density between the northern and southern groups ($z = 0.72$, probability of equality, $p = 47.24\%$), but the central group differed from the northern ($z = 2.44$, $p = 1.48\%$) and the southern one ($z = 1.9245$, $p = 5.42\%$). Station 7, located off the town of Victoria, showed the lowest density.

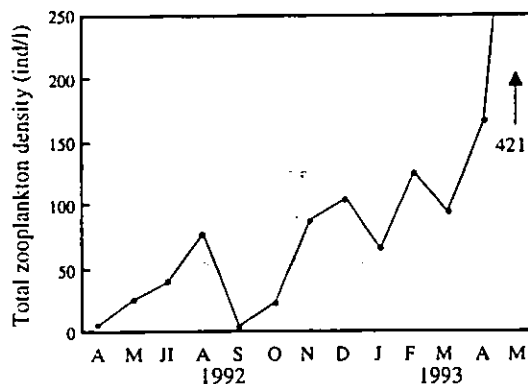


Fig. 4. Temporal variation in zooplankton total density.

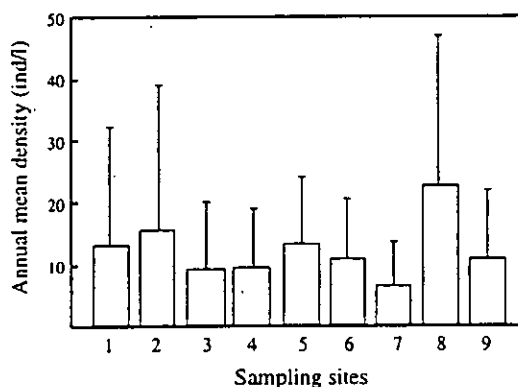


Fig. 5. Differences in zooplankton mean densities by sampling stations.

Monthly variations in the relative abundance of the main zooplankton groups showed that rotifers dominated community composition during most of the year, with abundances over 60% (Fig. 6). Nevertheless, rotifers declined in September 1992, when they were replaced by cladocerans that reached a relative density higher than 75%. In the coldest part of the year (December 1992 to March 1993) copepods, represented mainly by its larval stages, dominated numerically.

When densities of the main zooplankton groups and environmental parameters were correlated (Spearman rank non-parametric correlations) only some of the resulting values

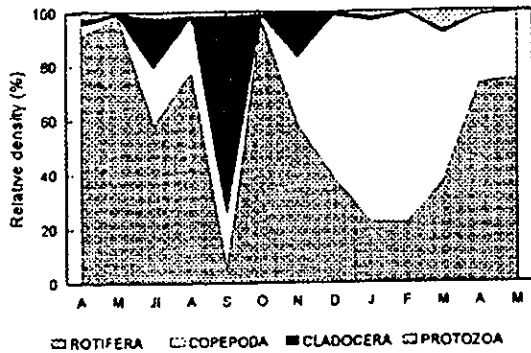


Fig. 6. Seasonal variation of the relative proportions of the main zooplankton groups in Lake Catemaco (1992-1993).

were high enough and of statistical significance. Total zooplankton density was inversely related to Secchi disk transparency ($r_s = -0.50$, $p = 0.0000$); but this correlation was higher when using monthly mean values: $r_s = -0.66$, $p < 0.03$). Rotifer relative density correlated well and positively with temperature ($r_s = 0.62$, $p = 0.0000$). For the crustaceans, correlation with temperature was inverse ($r_s = -0.54$, $p = 0.0000$ for copepods and $r_s = -0.29$, $p > 0.004$ for cladocerans). A positive correlation of pH with Rotifer relative density ($r_s = 0.34$, $p = 0.0007$) and a negative one with Cladocerans ($r_s = -0.29$, $p > 0.003$) were also observed. No significant correlations were obtained between any taxa and DO concentrations.

To establish if any single species or taxon controls the global variations already described, the Olmstead and Tukey (Sokal and Rohlf 1979) association test was used. This test correlates the mean abundance of each species with its frequency of occurrence, and makes it possible to recognize at least four different strategies of habitat usage (Fig. 7). The resulting most frequent and abundant species (superior right quadrant) were chosen to illustrate temporal variation patterns. These were the rotifers *Conochilus unicornis*, *C. dossuarius*, *Brachionus havanaensis*, *B. angularis* and *Keratella cochlearis*; the

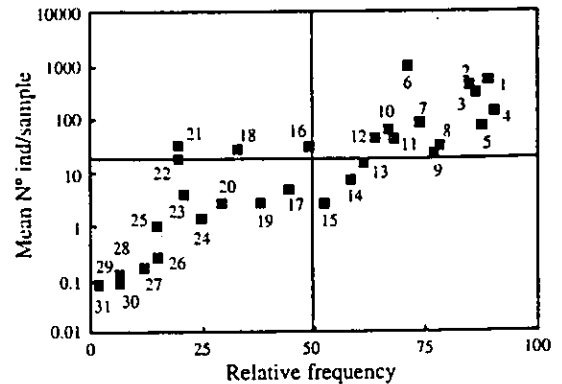


Fig. 7. Olmstead and Tukey association test for the zooplankton species of Lake Catemaco. Numbers correspond to the species listed in Table 1.

copepods *Arctodiaptomus dorsalis* y *Mesocyclops edax*, as well as the nauplii and copepodites of calanoid and cyclopoid copepoda, and the cladocerans *Bosmina longirostris* and *Diaphanosoma brachyurum*.

When monthly variations of the densities of dominant species were plotted (Fig. 8), a sort of succession was observed between some rotifer populations. *Conochilus unicornis*, for example, showed high densities through the first months of the study period but afterwards it declines, giving place to the rise of *C. dossuarius*, *B. havanaensis*, *B. angularis* and *K. cochlearis* populations. As to crustaceans, copepods reached their higher densities during the cold part of the year (from December 1992 to March 1993), though in May 1993 almost all zooplankton densities were also high. Within cladocerans, *Diaphanosoma brachyurum* was always found in low densities, except in July 1992 when its density peaked over 4 ind l⁻¹. Cladoceran *Bosmina longirostris*, nearly absent in the first four months, increased its abundance during the coldest months.

Indices of diversity, evenness and species richness were employed as parameters to define the structure of the zooplankton community in the lake. In this analyses, nauplii (copepodites included) of calanoid and cyclopoid copepods

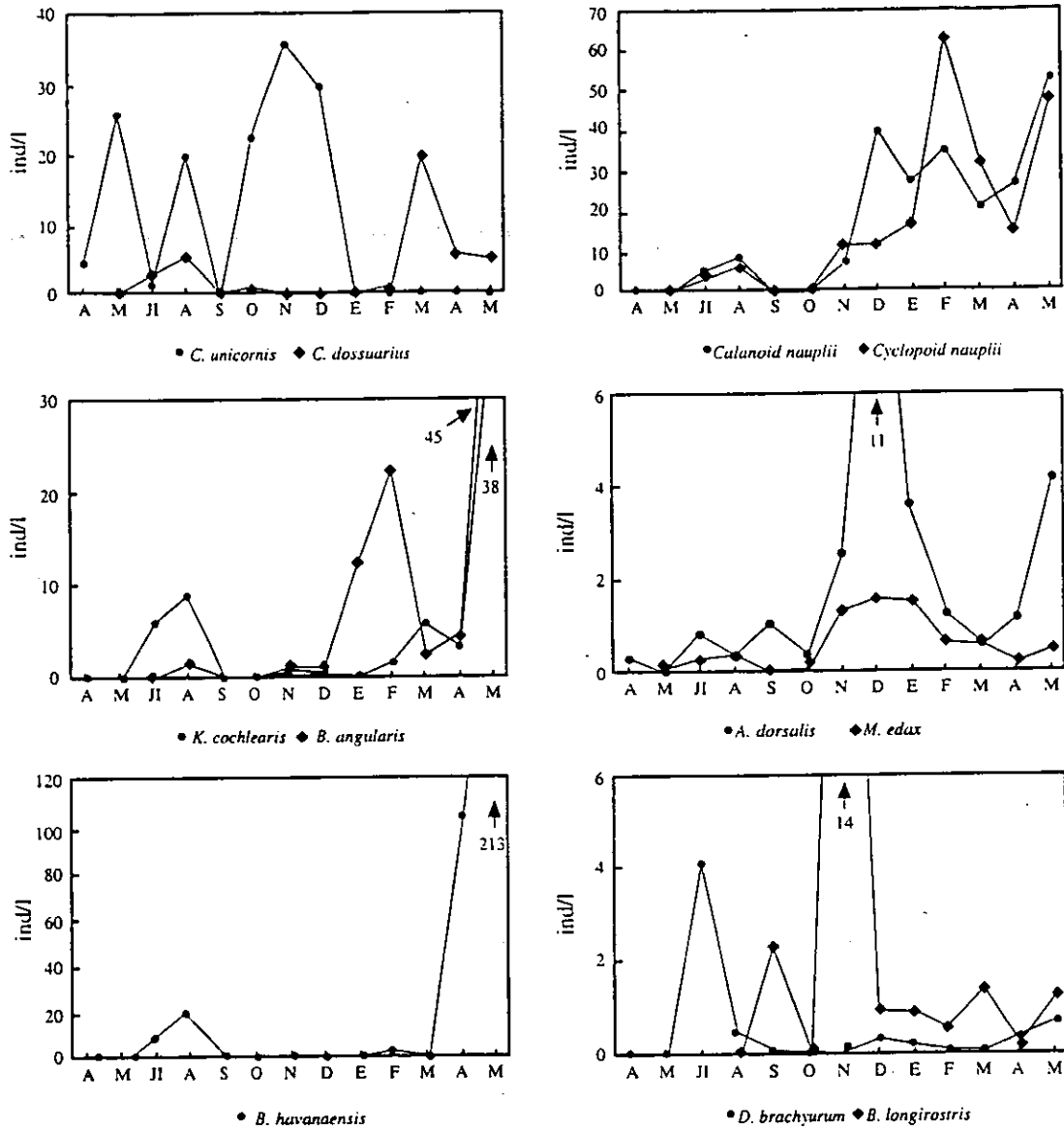


Fig. 8. Temporal shifts in the total abundance of the zooplankton dominant species.

were taken as species because they are too abundant to ignore them and, if not from a taxonomic point of view, they do, in a functional sense, add information to the community (Carrillo *et al.* 1987). None of these parameters showed significant differences (Kruskal-Wallis test) in space, but all of them varied significantly in time. The mean values of this indices were rather low (Fig. 9). In may 1992, low diversity and evenness point to the

dominance of some taxa. The lowest values for this indices were observed in station 5, located at the center of the lake (12.5 species, $H' = 1.13$, $J' = 0.43$), whereas station 9, adjacent to Catemaco City, showed the highest values (15.9 species, $H' = 1.71$, $H' = 0.63$). Nevertheless, spatial differences in this parameters lacked statistical significance even when data were grouped in the same way as described before, when comparing densities in-between zones.

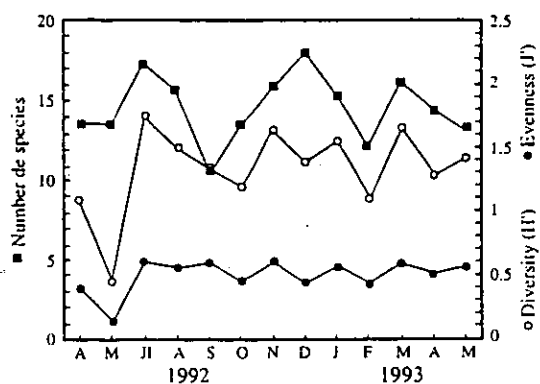


Fig. 9. Seasonal variations in species richness, diversity (H') and evenness (J').

DISCUSSION

Rotifers, with a relative abundance of 57.7%, were identified as the dominant taxa within the zooplankton community of the lake, followed by copepods (31.6%), cladocerans (9.04%) and protozoans (1.5%). Our results differ from those reported by Suárez *et al.* (1986) who, on the basis of samples collected quarterly between 1981 and 1982, found copepods to be the dominant taxa (40%), followed by cladocerans, (21.4%), nauplii of copepods (19.73%) and rotifers (7.9%). Since they only found four species of rotifers (*Brachionus havanaensis*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella americana* and *Filinia* sp.), four of copepods (*Diaptomus albuquerquensis*, *Eucyclops agilis*, *Macrocyclops albidus* and *Halicyclops* sp.) and one cladoceran (*Bosmina longirostris*), the majority of the species cited herein constitute new records for the lake. Within crustaceans, Suárez *et al.* (1986) only found a calanoid species which was identified as *Diaptomus albuquerquensis*; nevertheless, the presence of dorsal keels in the fifth somite of the specimens collected in this study lead us to state that the only calanoid copepod inhabiting Lake Catemaco is actually *Arctodiaptomus dorsalis*.

The scarcity of rotifers in the samples of Suárez *et al.* suggests they used a mesh diameter wider than 100 μm (the type of net

used is not stated in their paper); this could lead to the underestimation of the relative abundance of rotifers, whereas larger zooplankters, like copepods and cladocerans, would be overestimated. The absence in our samples of some of the species recorded by them would imply that our collecting was done far from shallow nearshore sites, usually richer in zooplankton species. Other differences could also be attributed to the huge difference in size of the samples counted (1342 zooplankters counted by Suárez *et al.*, versus 291541 counted by us). Observed differences in zooplankton composition could thus involve differences in the methods used for collection and treatment of the samples. However, the possibility of actual changes in the zooplankton community in the years elapsed between both studies cannot be discarded. In Costa Rican lakes, Haberyan *et al.* (1995) found that the zooplankton community composition can change completely in a matter of a few years. Thus, the probable existence of important interannual shifts in the planktonic fauna of Lake Catemaco points to the need for more studies on an annual basis, as well as on longer terms.

According to our results, the zooplankton community of Lake Catemaco is typical of an eutrophic environment. Many species cited by Gannon and Stemberger (1978) as indicators of eutrophy abounded in our samples, at least occasionally. Examples of them were rotifers *Brachionus angularis*, *B. quadridentatus*, *Keratella cochlearis*, *Filinia longiseta*, *Polyarthra vulgaris*, *Trichocerca capucina* and *Conochilus dossuarius*, and the cladoceran *Bosmina longirostris*. Furthermore, the calanoid copepods: total planktonic crustaceans low ratio, proposed by them as a useful indicator of the trophic state, points to the same conclusion, since only one calanoid species was detected within planktonic crustaceans.

Densities were low for most zooplankton populations. Nilssen (1984) has addressed that zooplankton communities could be very simplified in the tropics, and very low

densities are not infrequent in tropical lakes. In Lake Victoria, for instance, Gophen *et al.* (1993) found only five species of copepods with densities from 3 to 106 ind l⁻¹, six species of cladocerans and 10 species of rotifers, with 0 to 50 ind l⁻¹. In turn, in Lake Naivasha (Kenya), a lake characterized by the absence of vertebrate zooplanktivores and the virtual absence of invertebrate predators, Mavuti and Litterick (1981) found three species of copepods, 11 cladocerans and 12 rotifers, and a total zooplankton density that fluctuated between 250 to 60 ind l⁻¹ throughout the year. The low density of the zooplankton in Lake Catemaco cannot be considered a symptom of food limitation because phytoplankton is very rich and, though not all phytoplankton species are edible, there is enough biomass to support much more zooplankton than that which is actually found (Tavera 1996). The explanation for these low densities must thus lie in ecological relationships, like competition and predation. Nevertheless, since all the collections were made during daytime in surface waters, the low densities observed could also involve the occurrence of migratory behavior in the zooplankters. Thus, at the time of the sampling, zooplankters could be concentrated in the deeper layers of the lake, searching for shelter; this could lead to underestimate densities, as well as the species richness and composition. Although diel vertical migration has not been studied in Lake Catemaco, such behavior has been observed in a neighboring lake, Laguna Escondida, 17 km northward from Catemaco (Torres-Orozco and Estrada 1997).

A sort of succession observed in the populations during the study (Fig. 8) suggests competition, and there are some clues that could be interpreted as evidences of high predation pressure. One of these is the small size of zooplankters. Within the crustaceans we didn't find daphnids nor other large cladocerans, and taxocenoses appeared dominated by two small copepod species and their nauplii and copepodite stages. Since

predator avoidance in zooplankton is often attained through the reduction of body size (Hutchinson, 1967), this fact alone suggests that predation pressure is high. Furthermore, it is well established that large zooplankters are eaten by a higher number of predator species (Zaret 1980, Dodson 1988), and that increased planktivore pressures can lead to the extermination of large species and their subsequent replacement by smaller ones (Brooks 1968, Gannon and Stemberger 1978, Zaret and Suffern 1976).

The most abundant fishes of Lake Catemaco are the shad *Dorosoma cf. mexicana*, (locally named topote), the caracin *Bramocharax caballeroi* and the poecilids: *Xiphophorus milleri*, *Xiphophorus n. sp.*, *Poecilia catemaconis*, *Poeciliopsis catemaco*, and *Heterandria n. sp.*, as well as two native cichlid species of *Cichlasoma* and the exotic *Tilapia aurea* (Miller and Van Conner 1997). Almost all of them are planktivorous in some stage of their life cycles. Adults of *Dorosoma cf. mexicana* fed almost exclusively on phytoplankton (Tavera 1996) but, although the food preferences of the juveniles of this shad have not been studied so far in Lake Catemaco, it is known that species of *Dorosoma* feed on zooplankton at early stages (Barger and Kilambi 1980, Dettmers and Stein 1992). Poecilids are mainly omnivores, and feed on a mixture of terrestrial and aquatic invertebrates, detritus, algae, and vascular plants (Meffe and Snelson 1989); given their opportunistic character, they also can be considered as important zooplankton predators.

The yields of the topote fishery in Lake Catemaco reached a mean of 673 ton yr⁻¹ in the 80's (Torres-Orozco and Pérez-Rojas 1995); this could give some idea of the magnitude of predation pressure imposed by its larvae and juveniles on zooplankton. We must add to the above pressure the one exerted by poecilids and other fish species that, at least at its early stages, predate on zooplankton.

The abundance of the zooplankton community showed a temporal pattern of variation that correlates inversely with Secchi disk transparency (Fig. 3). Thus, since transparency is a good indicator of phytoplankton and organic matter abundance in a lake (José de Paggi 1993), this relationship is seen as a response of zooplanktic populations to an increase in food availability. The shift of the physical and chemical features of the lake towards eutrophy can also be related with the observed changes in zooplankton community composition. In lakes where planctivores abound, though, it can be difficult to distinguish which of these changes come as a result of predation, eutrophication or both (Gannon and Stemberger 1978). The answer to this question requires further studies.

The monthly fluctuations in rotifer relative abundance were directly related with water temperature variations (compare figs. 6 and 3). It has been demonstrated that abundance of rotifers closely follows temperature variations, because temperature has a major influence on their reproductive rate, feeding, movement and longevity (Ruttner-Kolisko 1974, Wetzel 1975). From December to March, low water temperatures led to a decrease of rotifer populations and their replacement by copepods, represented mainly by their larvae.

Regarding spatial variations, zooplankton densities in stations located at the center of the lake were high when compared to those placed in a more peripheral position. Spatial differences in density seem to be related with prevailing winds and the pattern of water currents imposed by them. Prevailing winds from the Gulf of México enter the Catemaco watershed through an opening in the surrounding sierra located to the north of the town of Coyame, and cross the lake in a NE-SW direction. The wind's direction, influenced by the shape of the lake, produces water currents that spin clockwise, trailing sestonic particles off the shores and accumulating them in the central area (as in the vortex of a swirl). Station 7 showed the lowest

abundances throughout the study period. This could be related with the high hydrodynamics of the zone, where a constant wind produces high turbulence and heavy waves nearshore. These conditions disfavour the development of zooplankton populations.

Mean values of the diversity and evenness indexes as well as species richness calculated for this study were rather low and typical of eutrophic waters (Carrillo *et al.* 1987). Also, the small body size of zooplanktic species, the presence of an important number of indicator species, the calanoid copepods: other planktonic crustaceans low ratio, and the low densities observed, are all indicators of eutrophy. Furthermore, it is very probable that the eutrophication process of Lake Catemaco is progressing rapidly; such a tendency was observed even in the brief lapse of the months considered in this study. Evidences of this are the progressive decrease of transparency and the substitution of *Conochilus unicornis* by *C. dossuarius*, an indicator species of eutrophy.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported with funds provided by the División de Ciencias Biológicas y de la Salud of the Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa. We thank the help in the field work of our colleagues and students, specially to Alberto Pérez-Rojas, Elizabeth Camps, Mónica Estrada and Emilio Revueltas. S.S.S. Sarma assisted us in the identification of the rotifer species and Marco A. Pérez-Hernández in the statistical analyses. José Luis García-Calderón and Anselmo Galindo Molina made valuable comments on the manuscript.

RESUMEN

Entre abril de 1992 y mayo de 1993, se realizaron mensualmente recolectas subsuperficiales de zooplancton, con red, en nueve localidades del lago, en donde también

se determinaron la temperatura superficial, la visibilidad del disco de Secchi, el pH y la concentración de oxígeno disuelto. Entre las 31 formas de plancton detectadas en las distintas submuestras se registraron 14 especies de rotíferos, tres de copépodos, cinco de cladóceros y un ostráco-do, además de protozoarios, principalmente vorticélicos y ciliados. Los rotíferos fueron los organismos más abundantes: *Brachionus havanaensis* fue la especie dominante, seguida por *Conochilus unicornis*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis* y *Conochilus dossuarius*. Entre los copépodos destacaron *Arctodiaptomus dorsalis* y *Mesocyclops edax*, además de sus nauplios y copepoditos, y entre los cladóceros *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, y *Bosminopsis* sp. Las densidades observadas en los grupos dominantes del zooplankton fueron bajas; sin embargo, a lo largo del periodo de estudio se observó un incremento paulatino en la densidad zooplantónica total, relacionado con una disminución progresiva de la visibilidad del disco de Secchi. Las densidades más altas se detectaron en los sitios más alejados de la costa. Las variaciones estacionales en la abundancia relativa de los rotíferos estuvieron estrechamente relacionadas con las fluctuaciones de la temperatura. Los bajos valores de densidad y diversidad, el pequeño tamaño de los zooplankters, la presencia de un importante número de especies indicadoras y la baja razón copepodos calanoides: otros crustáceos planctónicos, son todos indicadores de condiciones eutróficas. Además, existen evidencias de que el proceso de eutrofización del lago está avanzando aceleradamente.

REFERENCES

- Alcocer, J., M. Chávez & E. Escobar. 1993. La limnología en México (Historia y perspectiva futura de las investigaciones limnológicas). *Ciencia* 44: 441-453.
- Barger, L. E. & R. V. Kilambi. 1980. Feeding ecology of larval shad, *Dorosoma*, in Beaver Reservoir, Arkansas. U. S. Fish and Wildlife Service, Biological Services Program FWS/OBS80/43: 136-145.
- Brooks, J. L. 1968. The effects of prey size selection by lake planktivores. *Syst. Zool.* 17: 272-291.
- Carrillo, P., L. Cruz-Pizarro, R. Morales & P. Sánchez-Castillo. 1987. Cambios estacionales en las comunidades de fitoplancton y de zooplankton de la Albufera de Adra. *Limnética* 3: 243-254.
- Dettmers, J. M. & R. A. Stein. 1992. Food consumption by larval gizzard shad: zooplankton effects and implications for reservoir communities. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 121: 494-507.
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1992. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente Americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Dodson, S. 1988. The ecological roll of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behaviour in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1431-1439.
- Edmondson, W. T. 1959. *Fresh water biology*. Wiley, New York. 1248 p.
- Gannon, J. E. & R. S. Stemberger. 1978. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 97: 16-35.
- Gophen, M., P. B. O. Ochumba, U. Pollinger & L. S. Kaufman. 1993. Nile perch (*Lates niloticus*) invasion in Lake Victoria (East Africa). *Ver. Internat. Ver. A. Limnol.* 25: 856-859.
- Haberyan, K. A., G. Umaña V., C. Collado & S. P. Horn. 1995. Observations on the plankton of some Costa Rican lakes. *Hydrobiologia* 312: 75-85.
- Hutchinson, G. E. 1967. *A treatise on limnology, Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, New York. 1115 p.
- José de Paggi, S. 1993. Composition and seasonality of planktonic rotifers in limnetic and littoral regions of a floodplain lake (Parana river system). *Rev. Hydrobiol. trop.* 26: 53-63.
- Koste, W. 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk berg. von Max Voigt. Überordnung Monogononta. Vol. 1-2.* 673 p. + 234 pl.
- Lind, O.T. 1985. *Handbook of common methods in limnology*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa. 199 p.
- Mavuti, K. M. & M. R. Litterick. 1981. Species composition and distribution of zooplankton in a tropical lake, Lake Naivasha, Kenya. *Arch. Hydrobiol.* 93: 52-58.
- Meffe, G. K. & F. F. Snelson Jr. 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. p. 13-31. In G. K. Meffe & F. F. Snelson Jr. (eds), *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Miller, R. R. & J. Van Conner. 1997. Peces de Catemaco. p. 451-456. In E. González-Soriano, R. Dirzo & R. C. Vogt (eds), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Nilssen, J. P. 1984. Tropical lakes -functional ecology and future development: the need for a process-oriented approach. *Hydrobiologia* 113: 231-242.

- Pennak, R. W. 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. Wiley, New York. 803 p.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. Planktonic rotifers, biology and taxonomy. *Binnengewässer (Supplement)* 26: 1-146.
- Sarma, S. S. S., M. Elías-Gutiérrez & C. Serranía. 1996. Rotifers of high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, México. *Hidrobiológica* 6: 33-38.
- Shannon, C. E. & W. Wiener. 1963. The mathematical theory of communication. University of Illinois, Urbana.
- Sokal, R. S., & F. S. Rohlf. 1979. *Biometría*. Blume, Barcelona. 832 p.
- Soto, M. 1979. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. p. 70-111. In A. Gómez-Pompa, S. del Amo & A. Butanda (eds), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. CECSA, México, D. F.
- Suárez M., E., L. Segura & M. A. Fernández. 1986. Diversidad y abundancia del plancton en la Laguna de Catemaco, Veracruz durante un ciclo anual. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 13: 313-316
- Tavera, R. L. 1996. Phytoplankton of the tropical Lake Catemaco. Ph. D. Thesis. Univ. of South Bohemia. Faculty of Biological Sciences. Czech Republic. 63pp. + 15 figs. & 14 tabs.
- Thorp, H. J. & A. P. Covich. 1991. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, San Diego. 911 p.
- Torres-Orozco B., R., C. Jiménez-Sierra & A. Pérez-Rojas. 1996. Some limnological features of three lakes from Mexican neotropics. *Hydrobiologia* 431: 91-99.
- Torres-Orozco B., R. & M. Estrada Hernández. 1997. Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical. *Hidrobiológica* 7: 33-40.
- Torres-Orozco B., R. & A. Pérez-Rojas. 1995. El Lago de Catemaco. p. 155-175. In G. de la Lanza & J. L. García Calderón (eds), *Lagos y Presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, México, D.F.
- Wetzel, G. R. 1975. *Limnology*. W. B. Saunders, Filadelfia, Pensilvania. 743 p.
- Zaret, T. M. 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale University, New Haven, Connecticut. 187 p.
- Zaret, T. M. & J. S. Suffern. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* 21: 804-813.

Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical

Roberto E. Torres-Orozco B.
y Mónica Estrada-Hernández

Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apdo. Postal 55-535, C.P. 09340, México, D.F. México.

Torres-Orozco B., R. E. y M. Estrada-Hernández, 1997. Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical. *Hidrobiológica* 7: 33-40.

RESUMEN

Entre el 27 y 28 de mayo de 1994, se colectaron muestras de plancton y de agua cada tres horas en una estación (niveles múltiples) ubicada en el centro de Laguna Escondida, un lago monomíctico cálido de la selva tropical lluviosa de Veracruz, México, con el fin de reconocer los patrones de migración vertical diaria (MVD) de los elementos dominantes de la comunidad planctónica y sus probables relaciones con algunos factores hidrológicos. El zooplancton estuvo dominado por dos copépodos y un cladócero, y el fitoplancton por volvocáceas y diatomeas. La composición por tallas del plancton animal y vegetal sugiere la existencia de fuertes presiones de pacimiento y depredación. Se detectó conducta migratoria en todos los elementos dominantes del plancton, con excepción de las diatomeas. La migración fue nocturna en *Tropocyclops prasinus* (con una velocidad máxima en ascenso, v_a , de 0.48 m h^{-1} y una amplitud, m , de 3.45 m), en *Moina micrura* ($v_a = 0.52 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.2 \text{ m}$) y en los nauplios y copepoditos ($v_a = 0.62 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.2 \text{ m}$); crepuscular en *Thermocyclops inversus* ($v_a = 0.84 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.1 \text{ m}$) e inversa en las volvocáceas (*Eudorina* sp. en $\approx 90\%$; $v_a = 0.48 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.7 \text{ m}$). No se encontraron relaciones estadísticamente significativas entre los patrones de MVD y las características físicas y químicas de la columna de agua; empero, ya que existen indicios de que el alimento no está concentrado en las aguas superficiales sino a los 5 m de profundidad, se sugiere que nuestros resultados son compatibles con la hipótesis que propone que el ascenso nocturno del zooplancton involucra un beneficio térmico, más que trófico.

Palabras clave: Lagos tropicales, plancton, migración vertical diaria, *Thermocyclops inversus*, *Tropocyclops prasinus*, *Moina micrura*, *Eudorina* sp., México.

ABSTRACT

From 27 to 28 May 1994, plankton and water samples were collected every 3 h at multiple depths at a station placed in the middle of Laguna Escondida, a warm monomictic lake from the tropical rain forest of Veracruz, Mexico, in order to recognize the patterns of diel vertical migration (DVM) of the main groups of the plankton community and to relate them with some hydrological parameters. The zooplankton community in the lake appeared to be dominated by two species of copepods and one cladoceran, whereas, in the phytoplankton, volvocaceae and diatoms dominated. Size composition of both zooplankton and phytoplankton suggests that predation and grazing pressures are high in the lake. Exceptuating diatoms, all of the main plankton groups showed migratory behavior. Migration was nocturnal in *Tropocyclops prasinus* (with an upward maximum velocity, uv , of 0.48 m h^{-1} and a migration amplitude, m , of 3.45 m), in *Moina micrura* ($uv = 0.52 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.2 \text{ m}$) and in the naupliar and copepodite stages of copepods ($uv = 0.62 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.2 \text{ m}$). Twilight migration was observed in *Thermocyclops inversus* ($uv = 0.84 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.1 \text{ m}$) and inverse migration in the volvocaceae (*Eudorina* sp. in $\approx 90\%$; $uv = 0.48 \text{ m h}^{-1}$, $m = 3.7 \text{ m}$). No significant relationships were detected between DVM patterns and the physical and chemical parameters of the water column. Nevertheless, given that food for zooplankton is probably concentrated at 5 m deep and not near surface, we suggest that our results supports the hypothesis that nocturnal upward migration of zooplankton involves a thermal, rather than a trophic, benefit.

Key words: Tropical lakes, plankton, diel vertical migration, *Thermocyclops inversus*, *Tropocyclops prasinus*, *Moina micrura*, *Eudorina* sp., Mexico.

INTRODUCCIÓN

La migración vertical diaria (MVD), que se define como el desplazamiento vertical de un individuo o grupo de individuos que ocurre con una periodicidad diaria (Huntley, 1985), es una conducta frecuentemente observada en todos los phyla presentes en el zooplancton y en algunas formas móviles fototróficas, tanto en el mar como en las aguas dulces.

En el zooplancton, este fenómeno fue reconocido por primera vez hace más de 150 años y existen numerosos estudios relacionados con su documentación e interpretación biológica (revisados por McLaren 1963; Hutchinson, 1967; Rankin, 1985). La mayor parte de las investigaciones sugieren que la MVD sirve como un término medio ("compromise") adaptativo entre dos presiones de selección antagónicas: maximizar el forraje para el crecimiento y la reproducción, y minimizar el contacto espacial con los peces planctívoros que se alimentan mediante la detección visual de sus presas en las aguas superficiales (Kerfoot, 1985; Johnsen y Jakobsen, 1987; Levy, 1990). De acuerdo con esta hipótesis, si se restringen los ascensos a la superficie a los períodos nocturnos y se pasa la parte iluminada del día en partes más profundas de la columna de agua -en donde la oscuridad imperante reduce el riesgo de la depredación-, el zooplancton puede lograr beneficios en la supervivencia (Zaret y Suffern, 1976; Stich y Lampert, 1981; Gilwicz, 1986a) que compensan la disminución de las oportunidades de forraje en las aguas profundas. Sin embargo, recientemente se ha propuesto que la conducta migratoria está estructurada por la disyuntiva entre un alto riesgo de depredación en las aguas superficiales y un crecimiento reducido en las aguas más profundas, lo cual implica que en la MVD son más importantes los gradientes verticales de temperatura que los de alimento (Loose y Davidowicz, 1994).

En el caso de las poblaciones de fitoplancton móvil, toda vez que existe una inhibición de la fotosíntesis por encima de cierta intensidad de luz y una drástica reducción por debajo de otra, se ha propuesto que la migración puede ayudar a mantener una mayor eficiencia del uso de la luz a lo largo del día (Tilzer, 1973).

En México, la mayor parte de los estudios limnológicos realizados hasta la fecha son eminentemente descriptivos y entre las contribuciones dominan los inventarios. Por esta razón, los estudios ecológicos son aún escasos y no se tiene noticia de que el fenómeno de la MVD haya sido previamente documentado en los lagos mexicanos. En virtud de lo anterior, este trabajo tiene como objetivos: (a) documentar la naturaleza y amplitud de la MVD en el plancton animal

(crustáceos) y vegetal (microalgas) de un lago tropical de México; (b) evaluar la probable influencia de algunos factores ambientales en los patrones de migración observados y (c) analizar los resultados obtenidos a la luz de las teorías vigentes sobre el significado adaptativo de la MVD.

ÁREA DE ESTUDIO

Laguna Escondida se localiza en el sureste del Estado de Veracruz, en las estribaciones del volcán de San Martín y casi al centro de la región de Los Tuxtlas. Esta región constituye actualmente el área más septentrional de la distribución del ecosistema de selva tropical lluviosa en el continente Americano (Dirzo y Miranda, 1991). El clima de la zona corresponde a un cálido-húmedo, con lluvias en verano y otoño y una temperatura media anual de 27°C. La precipitación media anual es del orden de los 4,900 mm, pero es posible distinguir una época de "lluvias", de junio a febrero, y otra de "secas", de marzo a mayo (Soto-Esparza, 1979).

El lago se ubica en las vecindades de la intersección de las coordenadas 18°35' de latitud norte y 95°06' de longitud oeste, a una altitud de 130 m.s.n.m., muy cerca del límite norte de los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México, en una zona donde ya es evidente el impacto de las actividades humanas. Posee una superficie de 18.23 ha y una profundidad máxima de 32.5 m. Es un lago monomictico cálido; circula entre enero y marzo y permanece estratificado el resto del año. Entre junio y octubre el hipolimnio suele ser anóxico, lo que indudablemente repercute en la distribución de la biota en la columna de agua. Sus principales rasgos limnológicos han sido descritos recientemente por Torres-Orozco *et al.* (1996). El plancton no ha sido estudiado previamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre el 27 y 28 de mayo de 1994 se realizó un ciclo diario de muestreos cada tres horas en una estación ubicada en el centro del lago, en donde la profundidad es de 17 m. El plancton fue recolectado con una trampa del tipo Schidler-Patalas de 30.85 l de capacidad, provista de una red con malla de 54 µm, la cual fue accionada a los 0.25, 1.0, 2.0, 3.0, 5.0 y 8.0 m de profundidad. Al mismo tiempo se tomaron muestras de agua para evaluar: temperatura, CO₂, pH, oxígeno disuelto y nutrimentos (amonio, nitritos, nitratos, ortofosfatos y fósforo total), de acuerdo con las

técnicas convencionales (APHA, AWWA y WPCF, 1992). Durante el día se midió también la visibilidad del disco de Secchi.

El plancton fue preservado en formalina neutralizada al 4% y coloreado con rosa de bengala antes de proceder a la identificación y cuenta. Para la identificación del zooplancton se emplearon las claves de Edmondson (1959), Pennak (1978), Thorp y Covich (1991) y Koste (1978), y para el fitoplancton los trabajos de Bourrelly (1968, 1970 y 1972) y Whitford y Schumacher (1969).

Para la cuenta del plancton, a partir de un volumen inicialmente aforado a 15 ml, se tomaron submuestras con una pipeta Hensen-Stempel, las cuales fueron colocadas en una cámara de sedimentación Sedgwick-Rafter de 1.1 ml de capacidad ($l=50$, $a=20$, $h=1.1$ mm). La cuenta se efectuó bajo un microscopio óptico, a 100 aumentos, analizando tantos campos o transectos longitudinales como fuera necesario para contar al menos 100 individuos de la especie más abundante, pero nunca más de tres cámaras completas (=20% de la muestra total). Este procedimiento permite estimar la abundancia de los organismos presentes en una muestra con una confianza del 80% (Schwöerbel, 1975). Los transectos y los campos fueron escogidos al azar utilizando una tabla de números aleatorios. Las distintas especies de microcrustáceos fueron contadas por separado, mientras que los elementos del fitoplancton fueron asignados a uno de los dos taxa que se reconocieron como dominantes: diatomeas y volvocáceas.

Los patrones de migración vertical se establecieron con base en el comportamiento de la profundidad de gravedad de la población (z_{50}), definida como la profundidad, medida de la superficie hacia el fondo, a la cual se integran el 50% de los individuos de una población o taxa. Ésta se calculó graficando la abundancia acumulativa contra la profundidad para localizar, por interpolación, la profundidad correspondiente al 50% de la población muestreada. El procedimiento es similar al del cálculo de la profundidad de gravedad (z_v) en estudios de morfometría lacustre (Wetzel, 1984). La amplitud de la migración vertical (M) se evaluó como la magnitud extrema de la oscilación diaria en la z_{50} .

RESULTADOS

El zooplancton de Laguna Escondida estuvo compuesto principalmente por los copépodos ciclopoideos *Thermocyclops inversus* y *Tropocyclops prasinus* aff. *aztequei*, sus nauplios y copepoditos, y por los cladóceros *Moina micrura*, *Bosmina longirostris* y *Daphnia* sp., aunque los dos últimos fueron

muy escasos (abundancia relativa <0.3%). Otras especies presentes fueron los rotíferos *Keratella cochlearis*, *K. tropica*, *Conochilus dossuarius*, *Hexarthra mira*, *Brachionus havanaensis*, *B. calyciflorus*, *Synchaeta pectinata*, *Trichocerca pusilla* y *T. similis*.

En el fitoplancton dominaron las diatomeas y las volvocáceas. Entre las primeras destacaron por su abundancia y frecuencia *Synedra ulna* y *Aulacoseira granulata*, seguidas por *Synedra acus*, *Nitzschia closterium* y *Navicula* sp. Las volvocáceas presentes y sus abundancias relativas fueron como sigue: *Eudorina elegans* (63%), *Eudorina* sp. (27.7%), *Pandorina* sp. (9.1%) y *Volvox tertius* (0.2%). Otros elementos del fitoplancton fueron *Scenedesmus* y *Thalassiosira*.

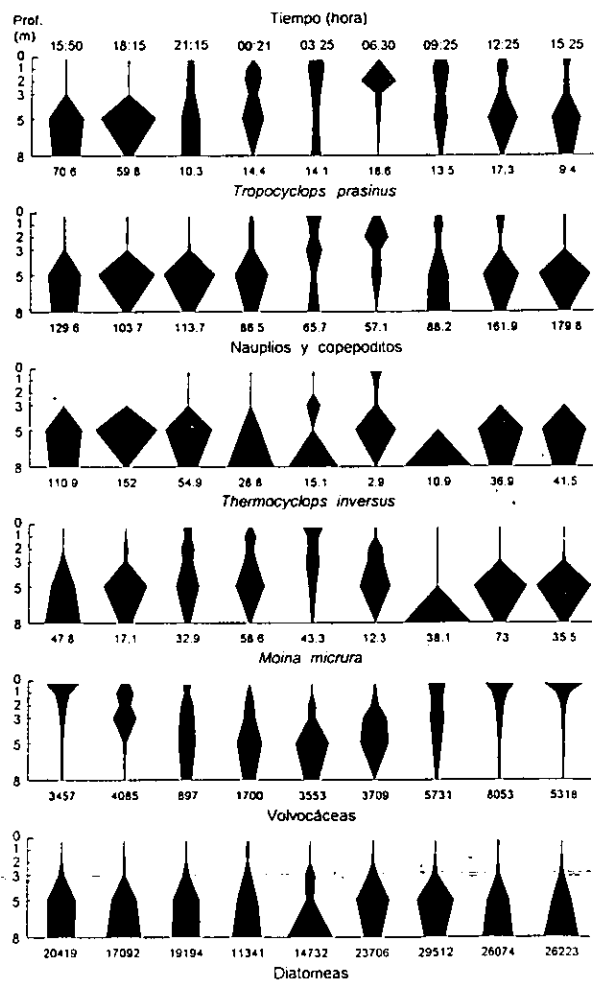


Figura 1 Patrones de migración vertical diaria de los elementos dominantes del plancton de Laguna Escondida; 27-28 de mayo de 1994. Los números bajo cada polígono son la densidad de población expresada en ind/cm³ (o colonias, según el caso) hasta la profundidad máxima de muestreo (8.25 m).

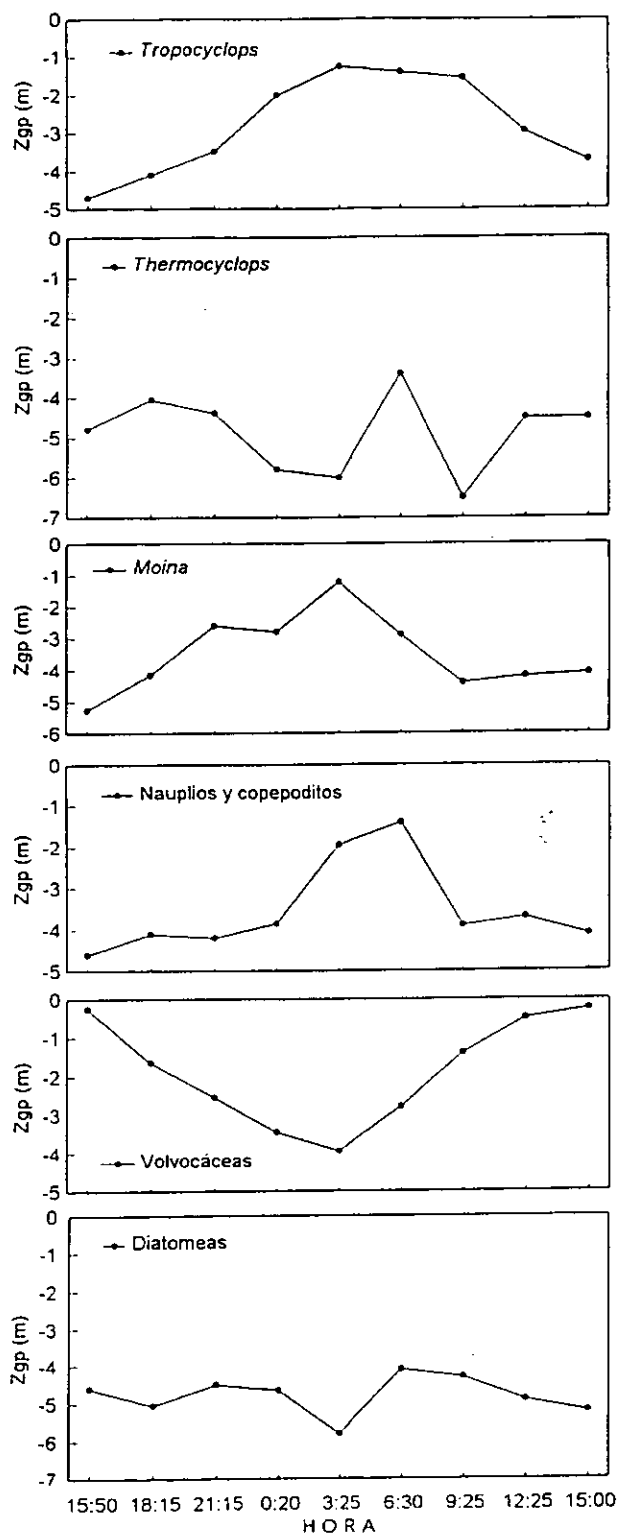


Figura 2. Variación diaria de la profundidad de gravedad (z_{gp}) de los taxa dominantes del plancton de Laguna Escondida entre el 27 y 28 de mayo de 1994.

Tabla 1. Amplitud (M) y velocidad máxima de las migraciones del plancton en ascenso (\uparrow) y descenso (\downarrow) en Laguna Escondida.

Taxón	M (m)	velocidad (m/h)	dirección (horas)
<i>Tropocyclops prasinus</i>	3.45	0.48	\uparrow (21:15-00:21)
		0.47	\downarrow (09:25-12:25)
<i>Thermocyclops inversus</i>	3.1	0.84	\uparrow (03:25-06:30)
		1.06	\downarrow (06:30-09:25)
Nauplios y copepoditos	3.2	0.62	\uparrow (00:21-03:25)
		0.86	\downarrow (06:30-09:25)
<i>Moina micrura</i>	3.2	0.52	\uparrow (00:21-03:25)
		0.55	\downarrow (03:25-06:30)
Volvocaceae	3.7	0.48	\uparrow (06:30-09:25)
		0.41	\downarrow (15:50-18:15)
Diatomeas	1.7	0.55	\uparrow (03:25-06:30)
		0.37	\downarrow (00:21-03:25)

La conducta migratoria fue evidente en casi todos los taxa analizados (Figura 1). Se reconocieron los tres patrones básicos de migración: nocturna, con sólo un máximo en la superficie, generalmente entre el ocaso y el alba; crepuscular, con dos máximos en superficie, asociados con las horas del ocaso y el alba; e inversa, cuando el descenso ocurre en la noche y el ascenso en el día (Hutchinson, 1967). La mayoría de los crustáceos efectuaron migración nocturna; sin embargo, los movimientos de *Thermocyclops* sugieren una migración del tipo crepuscular. Las volvocáceas mostraron un patrón de migración inversa pero en las diatomeas no se observó una clara conducta migratoria pues, salvo un descenso observado entre las 00:20 y 06:30 horas, permanecieron a través del día en la vecindad de los 5 m de profundidad (Fig. 2).

La máxima amplitud de migración correspondió a las volvocáceas y la mínima a las diatomeas (Tabla 1). Entre los crustáceos la variación fue escasa y fluctuó entre 3.1 m, en *Thermocyclops*, y 3.45 m, en *Tropocyclops*. Las diferencias en la velocidad de migración en ascenso entre los crustáceos estuvieron relacionadas directamente con la amplitud de la migración. Así, la mayor velocidad correspondió a *Thermocyclops* (0.84 m h^{-1}) y la menor a *Tropocyclops* (0.48 m h^{-1}). Las mayores densidades de zoopláncton se detectaron durante las horas del día a los 5 m de profundidad, alcanzando valores de 500 ind l^{-1} para *Thermocyclops*, copepoditos y nauplios; y de 200 a 250 ind l^{-1} para *Tropocyclops* y *Moina*.

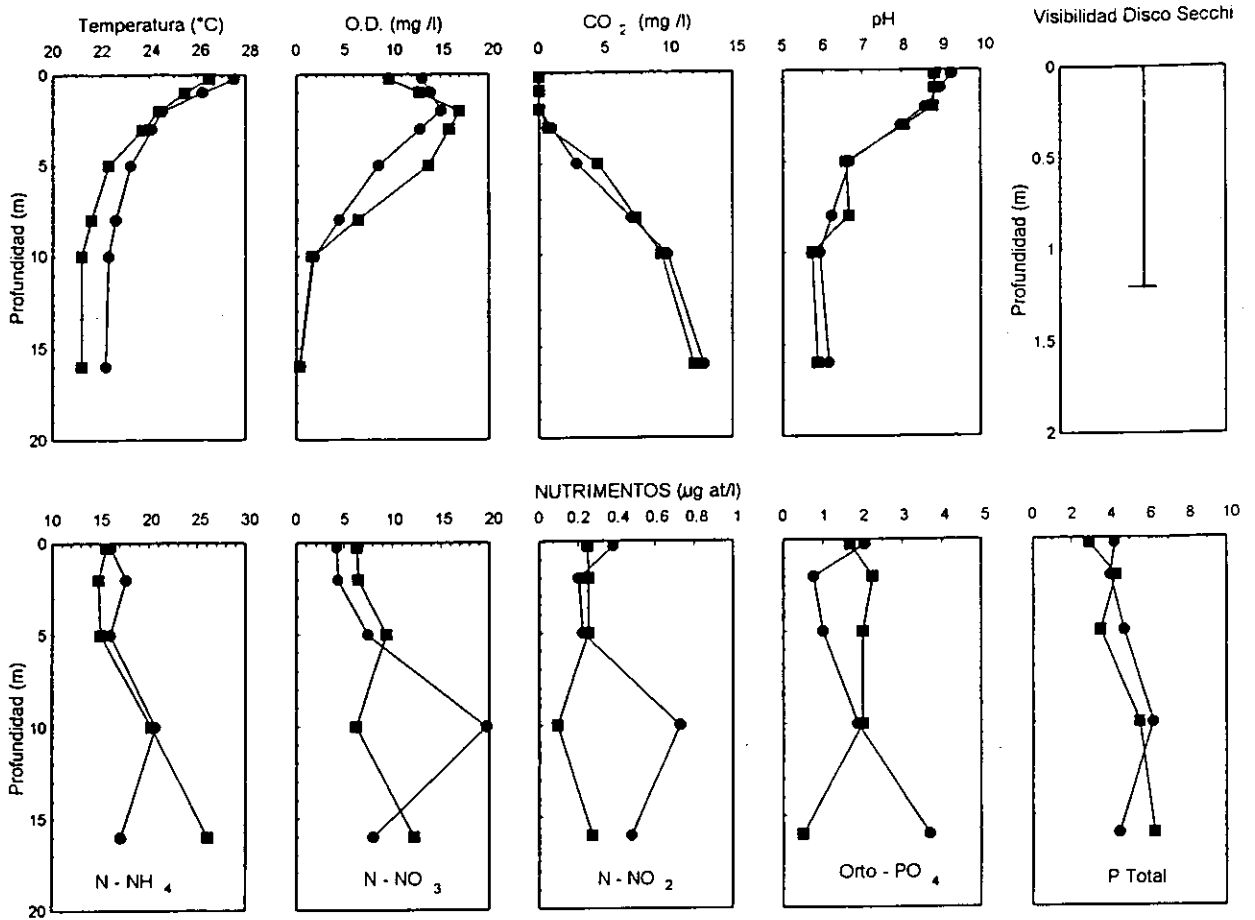


Figura 3. Variación vertical de los factores ambientales en dos momentos contrastantes del día 28 de mayo de 1994. Línea con cuadros, 03:25 horas; línea con círculos, 15:25 horas.

En las fechas que se efectuó el estudio, la variación diaria de la mayoría de los factores ambientales fue relativamente escasa; por ello, en la figura 3 sólo se muestran como ejemplo dos momentos contrastantes del ciclo: las 3:25 y 15:25 horas del día 28 de mayo. Los perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, bióxido de carbono y pH indican que el lago estaba estratificado. Por esta razón, todos los movimientos verticales observados en el plancton involucraron el tránsito de las poblaciones a través de la termoclina. En la superficie, la temperatura promedio del agua fue de $27.5 (\pm 0.72)^\circ\text{C}$, mientras que a los 8 m de profundidad fue de $22.8 (\pm 1.2)^\circ\text{C}$. En la porción de la columna de agua en donde se observaron los principales movimientos la diferencia de temperatura fue de 3.0°C (26.4° a 1.0 m vs. 23.4° a 5.0 m de profundidad). Aunque el lago estaba estratificado, los nutrientes en el epilimnio se mantuvieron en concentraciones compatibles con los requerimientos algales (Fig. 3).

Para detectar las posibles relaciones entre los factores ambientales y el comportamiento migratorio de los organismos del plancton, se realizaron análisis de correlación simple y múltiple (Spearman); sin embargo, ninguna de las combinaciones intentadas arrojó valores de significancia estadística. La virtual ausencia de *Thermocyclops* por encima de los 4.0 m de profundidad a través del día sugiere que en su migración alcanza profundidades por debajo de los 8.0 m, lo que implica cierta tolerancia a condiciones de baja tensión de oxígeno.

DISCUSIÓN

Lo primero que llama la atención al observar bajo el microscopio el plancton de Laguna Escondida es su tamaño; mientras que en el fitoplancton dominan las formas grandes, como *Synedra ulna* y *Aulacoseira granulata*, entre los

microcrustáceos no se observan copépodos calanoides ni cladóceros de gran talla y la taxocenosis aparece dominada por dos copépodos ciclopoideos pequeños, además de sus nauplios y copepoditos. Hutchinson (1967) ha señalado que si bien las diatomeas grandes son probablemente más difíciles de comer que las pequeñas, en el zooplancton sucede lo contrario y la evasión de los depredadores se logra frecuentemente con una disminución de la talla corporal. Está bien documentado que un incremento en la presión de planctívoros puede llevar a la exterminación de las especies grandes de dáfidos y su subsecuente reemplazo por especies más pequeñas (Brooks, 1968; Zaret y Suffern, 1976). Igualmente, se ha señalado que las especies más grandes son presa de un número mayor de especies de depredadores (Zaret, 1980; Dodson, 1988). En virtud de lo anterior, la composición por tamaños del plancton de Laguna Escondida sugiere la existencia de intensas presiones de pacimiento y depredación.

La ictiofauna de Laguna Escondida está compuesta principalmente por los poecílidos *Xiphophorus helleri*, *Xiphophorus maculatus*, *Poecilia mexicana*, *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmecae*, además de especies de *Astyanax*, *Cichlasoma*, *Agonostomus* y *Synbranchus* (Meyer y Espinosa-Pérez, 1990). Los poecílidos son abundantes, pero no existen estimaciones del tamaño de sus poblaciones en el lago. Es muy probable que estos peces sean los principales depredadores del plancton, pues la gran mayoría son omnívoros y comen una mezcla de invertebrados terrestres y acuáticos, detritos, algas y plantas vasculares, tomando con frecuencia el ítem más abundante (Meffe y Snelson, 1989).

Evidencias recientes, derivadas tanto de observaciones en el campo (Zaret y Suffern, 1976; Stich y Lampert, 1981; Gliwicz, 1986b; Gilwicz y Pijanowska, 1988; Bollens y Frost, 1989; Levy, 1990) como de trabajos experimentales (Johnsen y Jakobsen, 1987; Dodson, 1988; Leibold, 1990; Neill, 1990; Loose y Dawidowicz, 1994), soportan el punto de vista de que la conducta migratoria en el zooplancton ha sido seleccionada como un medio para evitar a los depredadores visuales, principalmente a los peces. Pero si bien existe consenso en señalar que el descenso diurno del zooplancton conlleva el beneficio de abatir la depredación, los beneficios del ascenso nocturno son aún tema de discusión.

Aunque difieren en los detalles, la mayoría de los estudios coinciden en señalar que la MVD es una adaptación que permite encarar la disyuntiva entre la evasión de los depredadores y las oportunidades de forraje (Dodson, 1990) o, dicho en otras palabras, entre el riesgo de morir de hambre en las aguas profundas y el riesgo de ser comido

en la superficie (Johnsen y Jakobsen, 1987). Si aceptamos que en esta hipótesis se da por hecho que las aguas superficiales son más ricas en alimento, el ascenso nocturno resulta una respuesta lógica a un imperativo de índole trófica.

Existe, sin embargo, una posible explicación alternativa. Aunque la abertura de malla de la red empleada para la colecta del plancton (54 μm) sin duda permitió el escape de las formas del micro y nanofitoplancton, que muy probablemente constituyen el alimento principal del zooplancton migrante, también es posible que la posición preferencial de las diatomeas, alrededor de los 5 m de profundidad, sea un buen indicador de la distribución del alimento en la columna de agua de Laguna Escondida. Si tal suposición fuese correcta, ¿que beneficio obtendría el zooplancton en su ascenso nocturno cuando el alimento se deja atrás? Aunque se descartara el beneficio trófico se retendrían los beneficios derivados de la temperatura más alta que impera en las aguas superficiales: un crecimiento más rápido y, por ende, una reducción del tiempo necesario para alcanzar la edad reproductiva.

En varias ocasiones se ha sugerido que las especies migrantes del zooplancton obtienen ventajas en su adecuación si pasan la mayor parte del día en las aguas superficiales más cálidas (Stich y Lampert, 1981; Orcutt y Porter, 1983; Leibold, 1990), pero apenas recientemente Loose y Dawidowicz (1994), con base en los resultados obtenidos en una serie de experimentos de laboratorio y en el análisis de las evidencias de campo, descartaron el beneficio trófico como elemento fundamental de la disyuntiva que da origen a la conducta migratoria del zooplancton y propusieron que la MVD es un comportamiento de defensa antipredadores estructurado por el balance costo-beneficio ("trade-off") entre un alto riesgo de depredación en las aguas superficiales y un crecimiento reducido en las aguas profundas.

La conducta migratoria fue muy clara en los microcrustáceos y las volvocáceas, pero no en las diatomeas. Éstas, sin embargo, también mostraron cambios en su ubicación espacial. Dado que las diatomeas no poseen estructuras especializadas para el movimiento activo, los cambios en su posición en la columna de agua sugieren la existencia de corrientes verticales cuya dirección e intensidad cambian a través del día. Así, por ejemplo, el descenso de las diatomeas que se observa hacia las 3:25 horas podría reflejar el enfriamiento nocturno del agua superficial, la cual, al perder calor, aumentaría su densidad y se precipitaría hacia partes más profundas de la columna de agua, arrastrando consigo al plancton con menor capacidad natatoria. Por otra parte, la permanencia de la comunidad

de diatomeas alrededor de los 5 m de profundidad a lo largo del día sugiere que en este nivel las especies dominantes encuentran la combinación de factores ambientales más adecuada para su desarrollo (ver Fig. 3).

Las amplitudes de migración del zooplancton de Laguna Escondida fueron moderadas (Tabla 1). La transparencia ejerce una importante influencia en la distribución vertical y la amplitud de los movimientos de migración en el zooplancton, e incluso se han desarrollado modelos para predecir M a partir de la profundidad del disco de Secchi (p.ej. Dodson, 1990). Así, en los ambientes en donde la transparencia es alta, y/o en donde las poblaciones de peces planctívoros exhiben a su vez conducta migratoria, se registran las mayores amplitudes de migración (Johnsen y Jakobsen, 1987). Pero si en Laguna Escondida la visibilidad del disco de Secchi es baja (1.2 m) y los principales peces depredadores prefieren las aguas someras (la boca superior y el dorso deprimido de los poecílidos son adaptaciones características de peces que se alimentan en la superficie) y no migran, una migración de gran amplitud significaría un gasto inútil de energía para el zooplancton, pues a las presas les bastaría con colocarse unos cuantos metros de profundidad por debajo del depredador para reducir sustancialmente el riesgo de ser comidas.

La mayor M registrada en el plancton de Laguna Escondida correspondió a la comunidad de las volvocáceas (3.7 m), la cual estuvo constituida en más de un 90% por especies de *Eudorina*. Aunque las M en el fitoplancton móvil no suelen rebasar a las observadas en el zooplancton, se sabe que en el lago tropical Cahora Bassa *Volvox* realiza una migración vertical de más de 18 m de amplitud, con velocidades de desplazamiento vertical de 1.8 a 3.6 m por hora (Sommer y Gliwicz, 1986).

La ausencia de relaciones aparentes entre los movimientos verticales de los crustáceos del plancton y las características físicas y químicas del agua concuerda con las observaciones de Huntley (1985), quien señaló que la mayoría de los factores físicos y químicos de la columna de agua no parecen ser importantes para la MVD y que si bien estos factores pueden actuar como influencias modificadoras no ejercen el control del proceso. Por su parte, en el caso del fitoplancton móvil, Sommer y Gliwicz (1986) y Salonen *et al.* (1984) explicaron el descenso nocturno de *Volvox* como una adaptación a la falta de fósforo disponible en las capas de agua superiores; en nuestros datos, sin embargo, la relación entre las volvocáceas y el fósforo no es clara, pues aunque el lago estaba estratificado y las concentraciones de ortofosfatos y fósforo total fueron mayores en la superficie las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó con el financiamiento otorgado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana -Iztapalapa. Agradecemos a nuestros compañeros de laboratorio Alberto Pérez Rojas, Elizabeth Camps, Emilio Revueltas y Sandra Zanatta su asistencia en el trabajo de campo; al personal de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM, su apoyo y hospitalidad, y a Kurt Dreckmann y José Luis García Calderón, la lectura crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- APHA, AWWA y WPCF, 1992. Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales. Díaz de Santos, Madrid. 872 p.
- BOLLENS, S. M. y B. W. FROST, 1989. Zooplanktivorous fish and variable diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography* 34(6): 1072-1083.
- BOURRELLY, P., 1968. *Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. II. Les algues jeunes et brunes: Chrysophycees, Phaeophycees, Xanthophycees et Diatomées*. N. Boubée, Paris. 438 p.
- BOURRELLY, P., 1970. *Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. II. Les algues bleues et rouges: Les Eugleniens, Peridiniens et Cryptomonadines*. N. Boubée, Paris. 569 p.
- BOURRELLY, P., 1972. *Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. I. Les algues vertes*. N. Boubée, Paris. 560 p.
- BROOKS, J. L., 1968. The effects of prey size selection by lake planktivores. *Systematic Zoology* 17: 272-291.
- DIRZO, R. y A. MIRANDA, 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- DODSON, S., 1988. The ecological roll of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behaviour in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 33 (6, part. 2): 1431-1439.
- DODSON, S., 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35(5): 1195-1200.
- EDMONDSON, W. T., 1959. *Fresh Water Biology*. Wiley, New York. 1248 p.
- GLIWICZ, Z. M., 1986a. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- GLIWICZ, Z. M., 1986b. A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* 67: 883-897.
- GLIWICZ, Z. M. y J. PIJANOWSKA, 1988. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton. *Bulletin of Marine Science* 43: 695-709.

- HUNTLEY, M., 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. pp. 71-90. En: M. A. RANKIN (Comp.). Migration: Mechanism and adaptive significance. *Contributions in Marine Science (Suppl.)* 27.
- HUTCHINSON, G. E., 1967. *A treatise on Limnology, Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, New York. 1115 p.
- JOHNSEN, G. H. y P. J. JAKOBSEN, 1987. The effect of food limitation on vertical migration in *Daphnia longispina*. *Limnology and Oceanography* 32(4): 873-880.
- KERFOOT, W. C., 1985. Adaptive value of vertical migration: Comments on the predation hypothesis and some alternatives. pp. 91-113. En: M. A. RANKIN (Comp.). Migration: mechanisms and adaptive significance. *Contributions in Marine Science (Suppl.)* 27.
- KOSTE, W., 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Ein Bestimmungswerk berg. von Max Voigt. Überordnung Monogononta. Vol. 1-2. 673 p. + 234 pl.
- LEIBOLD, M. A., 1990. Resources and predators can affect the vertical distributions of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35(4): 938-944.
- LEVY, D. A., 1990. Reciprocal diel vertical migration behaviour in planktivores and zooplankton in British Columbia Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1755-1764.
- LOOSE, C. J. y P. DAWIDOWICZ, 1994. Trade-off in diel vertical migration by zooplankton. *Ecology* 75(8): 2255-2263.
- McLAREN, I. A., 1963. Effects of temperature on the growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 20: 685-727.
- MEFFE, G. K., y F. F. SNELSON JR., 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. pp.13-31. En: G. K. MEFFE y F. F. SNELSON JR. (Eds). *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- MEYER, M. K. y H. ESPINOSA-PÉREZ, 1990. *Priapella olmecae* sp. n.: a new species from Veracruz (México) (Teleostei: Poeciliidae). *Zoologische Abhandlungen* 45(12): 121-126.
- NEILL, W. E., 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* 345: 525-526.
- ORCUTT, J. D., JR., y K. G. PORTER, 1983. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 28(4): 720-730.
- PENNAK, R. W., 1978. *Fresh-Water Invertebrates of the United States*. Wiley, New York. 803 p.
- RANKIN, M. A. (Comp.), 1985. Migration: mechanisms and adaptive significance. *Contributions in Marine Science (Supplement)* 27.
- SALONEN, K., R. Y. JONES y L. ARVOLA, 1984. Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. *Freshwater Biology* 14: 431-438.
- SCHWÖERBEL, J., 1975. *Métodos de hidrobiología*. H. Blume, Madrid. 262 p.
- SOMMER, U. y Z. M. GLIWICZ, 1986. Long range vertical migration of *Volvox* in tropical lake Cahora Bassa (Mozambique). *Limnology and Oceanography* 31(3): 656-653.
- SOTO ESPARZA, M., 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. pp. 70-111. En: A. GÓMEZ-POMPA et al. (Comps.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. CECSA, México.
- STICH, H. B. y W. LAMPERT, 1981. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* 294(1): 396-398.
- THORP, H. J., y A. P. COVICH, 1991. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego. 911 p.
- TILZER, M. M., 1973. Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. *Limnology and Oceanography* 18: 15-30.
- TORRES-OROZCO B., R., C. JIMÉNEZ-SIERRA y A. PÉREZ-ROJAS, 1996. Some limnological features of three lakes from Mexican Neotropics. *Hydrobiologia* 341: 91-99.
- WETZEL, R., 1984. *Limnology*. W. B. Saunders, Philadelphia. 743 p.
- WHITFORD, L. A. y G. R. SCHUMACER, 1969. *A manual of fresh water algae in North Carolina*. The North Agriculture Experimental Station, USA. 313 p.
- ZARET, T. M., 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, CT. 187 p.
- ZARET, T. M. y J. S. SUFFERN, 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography* 21(6): 804-813.

Recibido: 2 de septiembre de 1997.

Aceptado: 7 de octubre de 1997.

CONCLUSIONES

Morfometría y algunos rasgos físicos y químicos de tres lagos de la Región de los Tuxtlas

La Laguna del Zacatal posee un área de 7.64 ha, una profundidad máxima de 13.0 m y un volumen de 537.238 m³. En Laguna Escondida estos valores son: A= 18.26 ha, z_m= 32.5 m, V= 2.347 Mm³ y en el Lago de Catemaco: A= 7.254.29 ha, z_m= 22.0 m, V= 551.52 Mm³.

La profundidad media del Lago de Catemaco (7.6 m) es notablemente inferior a la esperada para un lago de su área superficial. Esto sugiere que la forma original de su cubeta ha sido profundamente alterada por el ingreso constante de sedimentos que son acarreados hacia el lago por el drenaje superficial. Este fenómeno se ha incrementado en últimas fechas debido a la intensa deforestación que ha sufrido su cuenca.

El valor de la profundidad relativa obtenido para Catemaco (z_r = 0.229%) sugiere que la columna de agua es muy inestable (*i.e.*, ofrece muy poca resistencia a la mezcla). Por el contrario, Laguna Escondida y Laguna del Zacatal, con valores de z_r de 6.7 y 4.1%, respectivamente, poseen una estabilidad elevada. La influencia de la profundidad relativa en la dinámica de las masas de agua de los tres lagos se evidencia claramente en sus procesos de estratificación y mezcla.

El índice de desarrollo del volumen de Laguna del Zacatal (D_v = 1.62) indica que la cubeta tiene la forma de una parábola elíptica, mientras que la de Laguna Escondida es muy semejante a la de un cono (D_v = 1.18). En el caso de Catemaco el índice obtenido sugiere una forma cónica; pero ya que salvo una pequeña y profunda depresión de 22 m, la cubeta es virtualmente plana a los 11 m de profundidad, la forma de su cubeta corresponde más bien con la de una parábola elíptica (D_v = 2.07). Los altos valores de D_v se interpretan generalmente como el resultado natural de la evolución de una cubeta lacustre, ya que este índice se hace progresivamente mayor debido a la acumulación constante de sedimentos.

Atendiendo a su dinámica térmica, tanto Laguna del Zacatal como Laguna Escondida pueden considerarse como lagos monomícticos cálidos. Esta monomixis está determinada aparentemente por el clima local, pues los "nortes" producen importantes descensos en la temperatura que aunados a los fuertes vientos rompen la estratificación de la columna de agua. El patrón de mezcla del Lago de Catemaco es del tipo polimíctico cálido discontinuo. La combinación de una gran superficie y una baja profundidad facilita el trabajo del viento para mantener el cuerpo de agua en una condición de mezcla casi constante. Estos resultados son compatibles con la hipótesis que sostiene que la gran mayoría de los lagos tropicales tienen patrones estacionales de estratificación y mezcla bien establecidos y predecibles.

El hipolimnio de Laguna Escondida es prácticamente anóxico entre julio y septiembre. Cabe señalar que la anoxia hipolimnética es reconocida comunmente como un síntoma de eutrofia. Por su parte, el hipolimnio siempre bien oxigenado de Laguna del Zacatal parece ser el resultado de la influencia conjunta de la baja profundidad, que favorece la difusión, y una alta tasa de renovación, mediada por un constante aporte pluvial. En el Lago de Catemaco, las concentraciones de oxígeno disuelto tienen una distribución irregular en la columna de agua a principios del verano: en estas fechas, las primeras lluvias torrenciales lavan la cuenca y arrastran hacia el lago grandes cantidades de MO que al ser oxidadas en distintos niveles de la columna de agua deprimen localmente la disponibilidad de oxígeno.

La dramática pérdida de volumen que experimenta la Laguna del Zacatal durante su fase de desecación difícilmente puede ser atribuida tan sólo a la evaporación. El emplazamiento del lago en una fractura sugiere que gran parte del volumen se pierde por percolación. Debido a que su tasa de renovación es muy acelerada, el agua del lago se mantiene en un estado de dilución constante, incluso durante su fase de desecación.

El zooplancton del Lago de Catemaco

En la comunidad del zooplancton del Lago de Catemaco dominan los rotíferos, con una abundancia relativa del 57.7%, seguidos por los copépodos (31.6 %), los cladóceros (9.04 %) y los protozoarios (1.5 %).

La mayoría de las especies registradas en este trabajo constituyeron nuevos registros para el lago. Las diferencias observadas en la composición del zooplancton con respecto a estudios previos parece involucrar diferencias metodológicas; sin embargo, no debe descartarse la posibilidad de que hayan ocurrido cambios reales en la composición en los últimos años. La probable existencia de cambios interanuales importantes en la fauna planctónica del lago de Catemaco es un aspecto que requiere de más estudios anuales o de mayor duración.

La comunidad del zooplancton del Lago de Catemaco es típica de un ambiente eutrófico. Muchas especies reconocidas como indicadores de eutrofia fueron abundantes al menos ocasionalmente. La baja razón copépodos calanoides: total de crustáceos planctónicos apunta a la misma conclusión, pues entre los crustáceos planctónicos solo se detectó una especie de calanoide.

Las densidades observadas en la mayoría de las poblaciones del zooplancton fueron bajas, situación que no es rara en los lagos tropicales. Las bajas densidades del zooplancton en el Lago de Catemaco no deben considerarse un síntoma de limitación de alimento. Su explicación más bien debe buscarse en las interacciones ecológicas, como la competencia y la depredación. Tampoco debe descartarse la probable existencia de conducta migratoria entre los zooplancters, pues las densidades se evaluaron a partir de colectas efectuadas durante el día y en las aguas superficiales.

Una suerte de sucesión observada en las poblaciones a lo largo del estudio sugiere competencia, pero algunos rasgos del zooplancton evidencian una alta presión de depredación, principalmente su pequeño tamaño. Casi todos los peces del lago son planctívoros en alguna etapa de sus ciclos de vida. Se sabe que los juveniles de las especies de *Dorosoma* consumen zooplancton y los poecílidos, aunque omnívoros,

también son importantes depredadores de zooplancton.

La abundancia del zooplancton mostró una fuerte correlación inversa con la visibilidad del disco de Secchi. Esta relación que se interpreta como una respuesta de las poblaciones zooplanctónicas a un incremento en la disponibilidad de alimento. Dada la abundancia de planctívoros, es difícil distinguir cuáles de los cambios en la composición son atribuibles a la depredación, a la eutrofización o a ambos factores. Dar respuesta a esta interrogante requiere de futuros estudios.

Las fluctuaciones mensuales en la abundancia relativa de los rotíferos están directamente relacionadas con las variaciones de la temperatura del agua. Las bajas temperaturas llevaron a la declinación de las poblaciones de rotíferos y a su remplazo por las larvas de copépodos.

Las mayores densidades de zooplancton se registraron en las estaciones ubicadas lago adentro. Estas diferencias espaciales parecen estar determinadas por el patrón de corrientes superficiales que imponen los vientos dominantes.

Los valores promedio de diversidad, equitatividad y riqueza de especies calculados en este estudio fueron más bien bajos y, por ende, característicos de ambientes eutróficos. Apuntan a la misma conclusión el tamaño pequeño de los zooplancters, un importante número de especies indicadoras, la baja razón copépodos calanoides: otros crustáceos planctónicos y las bajas densidades observadas.

La disminución progresiva de la transparencia del agua observada durante el desarrollo de este trabajo y la sustitución de *Conochilus unicornis* por *C. dossuarius*, una especie indicadora de eutrofia, sugieren que el proceso de eutrofización del lago de Catemaco está avanzando aceleradamente.

Migración vertical diaria en el plancton de Laguna Escondida

El zooplancton de Laguna Escondida estuvo dominado por dos copépodos y un cladóceros, y el fitoplancton por volvocáceas y diatomeas.

Mientras que en el fitoplancton dominan las formas grandes, en el zooplancton dominan dos copépodos ciclopoideos pequeños, además de sus nauplios y copepoditos. Esta composición por tamaños sugiere la existencia de intensas presiones de pacimiento y depredación. Los pocílidos, que abundan en el lago, son probablemente los principales depredadores del plancton.

La conducta migratoria fue muy clara en los microcrustáceos y las volvocáceas, pero no en las diatomeas. Éstas, sin embargo, también mostraron cambios en su ubicación espacial, lo que sugiere la existencia de corrientes verticales cuya dirección e intensidad cambian a través del día. Por otra parte, la permanencia de la comunidad de diatomeas alrededor de los 5 m de profundidad a lo largo del día sugiere que en este nivel las especies dominantes del fitoplancton encuentran la combinación de factores ambientales más adecuada para su desarrollo.

La migración fue nocturna en *Tropocyclops prasinus* (con una velocidad máxima en ascenso, VA , de 0.48 m h^{-1} y una amplitud, M , de 3.45 m), en *Moina micrura* ($VA= 0.52 \text{ m h}^{-1}$, $M= 3.2 \text{ m}$) y en los nauplios y copepoditos ($VA= 0.62 \text{ m h}^{-1}$, $M= 3.2 \text{ m}$); crepuscular en *Thermocyclops inversus* ($VA= 0.84 \text{ m h}^{-1}$, $M= 3.1 \text{ m}$) e inversa en las volvocáceas (*Eudorina* sp. en $\approx 90\%$; $VA= 0.48 \text{ m h}^{-1}$, $M= 3.7 \text{ m}$).

Las amplitudes de migración del zooplancton de Laguna Escondida fueron moderadas. Ya que en Laguna Escondida la visibilidad del disco de Secchi es baja (1.2 m) y los principales peces depredadores prefieren las aguas someras y no migran, una migración de gran amplitud significaría un gasto inútil de energía para el zooplancton. La mayor amplitud de migración registrada en el plancton de Laguna Escondida correspondió a la comunidad de las volvocáceas (3.7 m), constituida en más de un 90 % por especies de *Eudorina*.

No se detectó ninguna relación entre los movimientos verticales del plancton y las características físicas y químicas del agua. Si bien el descenso nocturno de *Volvox* ha sido explicado como una adaptación a la falta de fósforo disponible en las capas de agua

superiores, la relación entre las volvocáceas y el fósforo no fue clara en nuestro estudio pues aunque el lago estaba estratificado y las concentraciones de ortofosfatos y fósforo total eran mayores en la superficie las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

Aunque tradicionalmente se ha considerado que la MVD es una adaptación que permite encarar la disyuntiva entre el riesgo de morir de hambre en las aguas profundas y el de ser comido en la superficie, nuestros resultados, aunque no del todo concluyentes, parecen ser compatibles con una hipótesis más reciente que propone que la MVD es un comportamiento de defensa anti-depredadores estructurado por el balance costo-beneficio entre un alto riesgo de depredación en las aguas superficiales y un crecimiento reducido en las aguas profundas.

Consideraciones finales

Los lagos de la Región de Los Tuxtlas son ambientes tropicales de alta productividad cuya explotación y manejo se ha realizado de manera improvisada, sin la mediación de los estudios pertinentes. Aunque ya es posible apreciar algunos indicios de deterioro ambiental, el estado de salud de los lagos puede considerarse todavía satisfactorio. Este calificativo debe tomarse con reservas pues, de prevalecer las condiciones actuales, el deterioro ambiental puede llegar a una situación extrema.

Entre los problemas que enfrentan éstos lagos merecen atención prioritaria: la eutrofización; la contaminación orgánica; la falta de control en el uso de detergentes, fertilizantes y pesticidas en sus cuencas; la introducción de especies exóticas; la escasa atención que se ha dado a la protección de las especies endémicas; la tala de los bosques y la consecuente pérdida del suelo, que modifica el régimen hídrico y acelera el azolvamiento de las cubetas lacustres, entre otros.

El estado trófico del Lago de Catemaco puede mejorarse controlando el drenaje de agua enriquecida con nutrimentos mediante la construcción de instalaciones para la disposición y el tratamiento de aguas servidas. Asimismo, se espera que la reciente creación de la "Reserva

Mientras que en el fitoplancton dominan las formas grandes, en el zooplancton dominan dos copépodos ciclopoideos pequeños, además de sus nauplios y copepoditos. Esta composición por tamaños sugiere la existencia de intensas presiones de pacimiento y depredación. Los poecilidos, que abundan en el lago, son probablemente los principales depredadores del plancton.

La conducta migratoria fue muy clara en los microcrustáceos y las volvocáceas, pero no en las diatomeas. Éstas, sin embargo, también mostraron cambios en su ubicación espacial, lo que sugiere la existencia de corrientes verticales cuya dirección e intensidad cambian a través del día. Por otra parte, la permanencia de la comunidad de diatomeas alrededor de los 5 m de profundidad a lo largo del día sugiere que en este nivel las especies dominantes del fitoplancton encuentran la combinación de factores ambientales más adecuada para su desarrollo.

La migración fue nocturna en *Tropocyclops prasinus* (con una velocidad máxima en ascenso, VA, de 0.48 m h^{-1} y una amplitud, M, de 3.45 m), en *Moina micrura* (VA= 0.52 m h^{-1} , M= 3.2 m) y en los nauplios y copepoditos (VA= 0.62 m h^{-1} , M= 3.2 m); crepuscular en *Thermocyclops inversus* (VA= 0.84 m h^{-1} , M= 3.1 m) e inversa en las volvocáceas (*Eudorina* sp. en $\approx 90\%$; VA= 0.48 m h^{-1} , M= 3.7 m).

Las amplitudes de migración del zooplancton de Laguna Escondida fueron moderadas. Ya que en Laguna Escondida la visibilidad del disco de Secchi es baja (1.2 m) y los principales peces depredadores prefieren las aguas someras y no migran, una migración de gran amplitud significaría un gasto inútil de energía para el zooplancton. La mayor amplitud de migración registrada en el plancton de Laguna Escondida correspondió a la comunidad de las volvocáceas (3.7 m), constituida en más de un 90 % por especies de *Eudorina*.

No se detectó ninguna relación entre los movimientos verticales del plancton y las características físicas y químicas del agua. Si bien el descenso nocturno de *Volvox* ha sido explicado como una adaptación a la falta de fósforo disponible en las capas de agua

superiores, la relación entre las volvocáceas y el fósforo no fue clara en nuestro estudio pues aunque el lago estaba estratificado y las concentraciones de ortofosfatos y fósforo total eran mayores en la superficie las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

Aunque tradicionalmente se ha considerado que la MVD es una adaptación que permite encarar la disyuntiva entre el riesgo de morir de hambre en las aguas profundas y el de ser comido en la superficie, nuestros resultados, aunque no del todo concluyentes, parecen ser compatibles con una hipótesis más reciente que propone que la MVD es un comportamiento de defensa anti-depredadores estructurado por el balance costo-beneficio entre un alto riesgo de depredación en las aguas superficiales y un crecimiento reducido en las aguas profundas.

Consideraciones finales

Los lagos de la Región de Los Tuxtlas son ambientes tropicales de alta productividad cuya explotación y manejo se ha realizado de manera improvisada, sin la mediación de los estudios pertinentes. Aunque ya es posible apreciar algunos indicios de deterioro ambiental, el estado de salud de los lagos puede considerarse todavía satisfactorio. Este calificativo debe tomarse con reservas pues, de prevalecer las condiciones actuales, el deterioro ambiental puede llegar a una situación extrema.

Entre los problemas que enfrentan éstos lagos merecen atención prioritaria: la eutrofización; la contaminación orgánica; la falta de control en el uso de detergentes, fertilizantes y pesticidas en sus cuencas; la introducción de especies exóticas; la escasa atención que se ha dado a la protección de las especies endémicas; la tala de los bosques y la consecuente pérdida del suelo, que modifica el régimen hídrico y acelera el azolvamiento de las cubetas lacustres, entre otros.

El estado trófico del Lago de Catemaco puede mejorarse controlando el drenaje de agua enriquecida con nutrimentos mediante la construcción de instalaciones para la disposición y el tratamiento de aguas servidas. Asimismo, se espera que la reciente creación de la "Reserva

de la Biosfera de Los Tuxtlas", mediante decreto presidencial emitido en noviembre de 1998, coadyuve a promover entre los habitantes de la región un mayor interés en la conservación de sus recursos. En los lagos de la Región de Los Tuxtlas, al igual que en muy diversos ambientes que se explotan en nuestro país, es preciso instrumentar programas de

investigación multidisciplinaria, tendientes a obtener un conocimiento adecuado de los mecanismos que regulan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Sólo en la medida en que se logre este conocimiento podremos comenzar a hablar, más allá de las falsas pretensiones, del aprovechamiento racional de los recursos naturales.

LITERATURA CITADA

- Alcocer, J., M. Chávez y E. Escobar. 1993. La limnología en México (historia y perspectiva futura de las investigaciones limnológicas). *Ciencia (México)* 44: 441-453.
- Arredondo, J. L. y C. Aguilar. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna pp. 91-133. *In*: S. Gómez-Aguirre, y V. Arenas (Comps.) Contribuciones en Hidrobiología; Memoria de la Reunión "Alejandro Villalobos" (24 al 26 de octubre de 1983). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Biotechs. Siglo XXI. (inédito). Estudio para la determinación del potencial acuícola de los embalses epicontinentales mayores de 10,000 hectáreas (Primera fase). Contrato DGE-EP-18-90. Dir. Gral. de Acuicultura. Secretaría de Pesca. México, D.F. 1991.
- Cadena, I., Martínez, J. y E. Peña. (inédito). III Avance del inventario nacional de cuerpos de agua epicontinentales, rendimiento potencial e importancia para la acuicultura. Departamento de Pesca. Dir. Gral. de Acuicultura, Ofna. de Sistemas de Referencia. Laboratorio Central "El Zarco". Sección del Hábitat y Recursos Bióticos en Aguas Continentales. Area de Geografía e Inventario Nacional de Cuerpos de Agua Lénticos.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1992. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente Americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. pp. 379-393. *In*: A. Gómez-Pompa y S. Del Amo R. (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra Mexicana, México. v. 2
- Friedlaender, I. 1923. Ueber das vulkangebiet von San Martín Tuxtla in Mexiko. *Zeitschr. Vulkanologie*, 7 (3): 162-187.
- Havens, K. E., T.L. East & J.R. Beaver. 1996. Experimental studies of zooplankton-phytoplankton nutrient interactions in a large subtropical lake (lake Okeechobee, Florida, USA). *Freshwat. Biol.*, 36: 579-597.
- Haberyan, K. A., G. Umaña V., C. Collado y S. P. Horn. 1995. Observations on the plankton of some Costa Rican lakes. *Hydrobiologia* 312: 75-85.
- Huntley, M. 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. pp. 71-90. *In*: M. A. Rankin (Comp.). *Migration: Mechanism and adaptive significance. Contributions in Marine Science (Suppl.)* 27.
- Hutchinson, G. E., 1967. *A Treatise on Limnology. Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, Nueva York. 1115 p.
- Lind, O.T. 1985. *Handbook of common methods in limnology*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa. 199 p.
- Melack, J.M. 1996. Recent developments in tropical limnology. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 211-217.
- Pagano, M. L. Saint-Jean, R. Arfi, M. Bouvy y D. Guiral. 1999. Zooplankton food limitation and grazing impact in a eutrophic brackish-water tropical pond (Cote d'Ivoire, West Africa). *Hydrobiologia* 390: 83-98.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

de la Biosfera de Los Tuxtlas". mediante decreto presidencial emitido en noviembre de 1998, coadyuve a promover entre los habitantes de la región un mayor interés en la conservación de sus recursos. En los lagos de la Región de Los Tuxtlas, al igual que en muy diversos ambientes que se explotan en nuestro país, es preciso instrumentar programas de

investigación multidisciplinaria, tendientes a obtener un conocimiento adecuado de los mecanismos que regulan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Sólo en la medida en que se logre este conocimiento podremos comenzar a hablar, más allá de las falsas pretensiones, del aprovechamiento racional de los recursos naturales.

LITERATURA CITADA

- Alcocer, J., M. Chávez y E. Escobar. 1993. La limnología en México (historia y perspectiva futura de las investigaciones limnológicas). *Ciencia (México)* 44: 441-453.
- Arredondo, J. L. y C. Aguilar. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna pp. 91-133. In: S. Gómez-Aguirre, y V. Arenas (Comps.) Contribuciones en Hidrobiología; Memoria de la Reunión "Alejandro Villalobos" (24 al 26 de octubre de 1983). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Biotechs, Siglo XXI. (inédito). Estudio para la determinación del potencial acuícola de los embalses epicontinentales mayores de 10,000 hectáreas (Primera fase). Contrato DGE-EP-18-90. Dir. Gral. de Acuicultura. Secretaría de Pesca. México, D.F. 1991.
- Cadena, I., Martínez, J. y E. Peña. (inédito). III Avance del inventario nacional de cuerpos de agua epicontinentales, rendimiento potencial e importancia para la acuicultura. Departamento de Pesca. Dir. Gral. de Acuicultura. Ofna. de Sistemas de Referencia. Laboratorio Central "El Zarco". Sección del Hábitat y Recursos Bióticos en Aguas Continentales. Area de Geografía e Inventario Nacional de Cuerpos de Agua Lénticos.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1992. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente Americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. pp. 379-393. In: A. Gómez-Pompa y S. Del Amo R. (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra Mexicana, México. v. 2
- Friedlaender, I. 1923. Ueber das vulkangebiet von San Martín Tuxtla in Mexiko. *Zeitschr. Vulkanologie*, 7 (3): 162-187.
- Havens, K. E., T.L. East & J.R. Beaver. 1996. Experimental studies of zooplankton-phytoplankton nutrient interactions in a large subtropical lake (lake Okeechobee, Florida, USA). *Freshwat. Biol.*, 36: 579-597.
- Haberyan, K. A., G. Umaña V., C. Collado y S. P. Horn. 1995. Observations on the plankton of some Costa Rican lakes. *Hydrobiologia* 312: 75-85.
- Huntley, M. 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. pp. 71-90. In: M. A. Rankin (Comp.). *Migration: Mechanism and adaptive significance. Contributions in Marine Science (Suppl.)* 27.
- Hutchinson, G. E., 1967. *A Treatise on Limnology, Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, Nueva York. 1115 p.
- Lind, O.T. 1985. *Handbook of common methods in limnology*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa. 199 p.
- Melack, J.M. 1996. Recent developments in tropical limnology. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 211-217.
- Pagano, M. L. Saint-Jean, R. Arfi, M. Bouvy y D. Guiral. 1999. Zooplankton food limitation and grazing impact in a eutrophic brackish-water tropical pond (Cote d'Ivoire, West Africa). *Hydrobiologia* 390: 83-98.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

- Pérez-Rojas, A. 1984. *Investigaciones geológicas preliminares en el Lago de Catemaco, Veracruz, México*. Tesis Facultad de Ingeniería, UNAM, México, 73p.
- Pérez-Rojas, A. y R. Torres-Orozco B. 1992. Geomorfología y batimetría del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 19 (1): 17-22.
- Pérez-Rojas, A., R. Torres-Orozco B. y A. Z. Márquez-García. 1993. Los sedimentos recientes del lago de Catemaco, Veracruz, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 20(1): 67-76.
- Pérez-Rojas, A., R. Torres-Orozco B., E. Morales G. y E. Pérez M. 2000. Textura, composición y contenido de materia orgánica de los sedimentos recientes de un lago tropical de México. *Hidrobiológica* 10(1): 41-50.
- Sarma S. S. S. 1999. Checklist of rotifers (Rotifera) from Mexico. *Environment & Ecology* 17(4): 978-983.
- Sarma, S. S. S., M. Elías-Gutiérrez & C. Serranía. 1996. Rotifers of high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, México. *Hidrobiológica* 6: 33-38.
- Soto Esparza, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. pp. 70-111. *In:*
- A. Gómez-Pompa. et al. (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. CECOSA, México, D.F.
- Suárez, E., L. Segura y M. A. Fernández. 1986. Diversidad y abundancia del plancton en la Laguna de Catemaco, Veracruz, durante un ciclo anual. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 13 (3): 313-316.
- Tavera, R. L. 1996. *Phytoplankton of the tropical Lake Catemaco*. Ph. D. Thesis. Faculty of Biological Sciences. Univ. of South Bohemia. Czech Republic. 63 pp. + 15 figs. y 14 tabs.
- Torres-Orozco B., R. y A. Pérez-Rojas. 1995. El Lago de Catemaco. pp. 155-175. *In:* G. De la Lanza y J.L.García-Calderón (Comps.). *Lagos y presas de México*. CECODES, México, D.F.
- Torres-Orozco B., R., C. Jiménez-Sierra y J. L. Buen Abad E. 1994. Caracterización limnológica de dos cuerpos de agua tropicales de Veracruz, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 21(1-2): 107-117.
- Torres-Orozco B., R., C. Jiménez-Sierra, J. L. Buen Abad y A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. pp. 33-41. *In:* E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (Comps.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- Wetzel, R. 1984. *Limnology*. W.B. Saunders Co. Philadelphia, 743p.