

03474



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES LITORALES DE
PROTOZOARIOS EN SEIS LAGOS CRATER DEL
ESTADO DE PUEBLA, MEDIANTE EL METODO DE
COLONIZACION DE SUSTRATOS ARTIFICIALES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGIA DE SISTEMAS Y RECURSOS

A C U A T I C O S)

P R E S E N T A:

ALFONSO LUGO VAZQUEZ

Director: M. en C. Javier Alcocer Durand



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

México, D. F.

1993



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 está 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.

INDICE

	Página
Resumen	1
Introducción	2
Zona de estudio	
Características	8
Antecedentes	9
Metodología	12
Resultados y Discusión	15
Referencias Bibliográficas	52
ANEXOS	
Anexo 1. Lista de las especies de protozoos encontradas en los lagos y su ubicación taxonómica.	62
Anexo 2. Cuadro de ausencia-presencia de las especies en los lagos	
Sarcodinos	69
Flagelados	70
Ciliados	72
Anexo 3. Lista de especies de protozoos encontradas en el laboratorio y no registradas previamente en el estudio de campo y su ubicación taxonómica.	74

RESUMEN

Se estudiaron las comunidades litorales de protozoos en 6 lagos cráter, con diferencias en salinidad y estado trófico, del estado de Puebla. Los objetivos del trabajo fueron determinar la composición protozoológica de las comunidades, conocer el proceso de colonización de sustratos de espuma de poliuretano por protozoos y compararlo con el modelo de colonización de islas deshabitadas propuesto por Mac Arthur y Wilson (1963, en Mac Arthur y Wilson 1967). Se buscaron las relaciones entre la composición de la comunidad y algunas de las condiciones físicas y químicas del agua. También se relacionó la tasa de colonización en los sustratos con el estado trófico de los lagos.

Se colocaron 15 sustratos de espuma de poliuretano en un punto de la zona litoral de cada lago (90 en total para los seis lagos). Aproximadamente cada 7 días y hasta los 38-40, se recolectaron tres de esos sustratos y se trasladaron, en bolsas de plástico con agua del lago, al laboratorio. Posteriormente se exprimieron en frascos de vidrio esterilizados y se procedió a la revisión del agua mediante microscopía de luz. Se observó un número suficiente de alícuotas de cada muestra hasta obtener que el número de especies se mantuviera constante. Cada una de las especies determinadas fue contada. Posteriormente se realizaron cultivos y preparaciones para lograr la correcta determinación de algunas de las especies. En cada ocasión en que se recolectaron los sustratos se midieron también los siguientes parámetros: temperatura, oxígeno disuelto, pH y salinidad.

Se encontraron 133 especies de protozoos en los lagos. Los ciliados (57 especies) y los flagelados (53) fueron los grupos con mayor riqueza específica. No existieron diferencias grandes en cuanto al número de especies entre los lagos, pero sí se observó una ligera disminución del número de especies en los dos lagos más salinos. Únicamente el 11% de las especies fue común a todos los lagos y el 50% del total de las especies observadas solamente se presentó en un lago.

La colonización de los sustratos de espuma de poliuretano se comportó de acuerdo con el modelo de Mac Arthur y Wilson en todos los lagos excepto en Atexcac. Tecuitlapa, el lago más eutrófico, mostró los valores más elevados de la tasa de colonización. Los valores de la tasa de colonización en cuatro de los lagos estuvieron de acuerdo con el estado trófico determinado mediante la concentración de clorofila *a* y nutrimentos según los resultados de Garzón (1990).

El presente estudio ratificó la importancia, ya establecida en otros estudios, de los diferentes grupos de los protozoos, especialmente de los bacterívoros, en las cadenas tróficas y flujo de energía en los lagos. También confirmó la utilidad de los sustratos artificiales de espuma de poliuretano como un método efectivo para el estudio de los protozoos en lagos de la zona tropical, con diferencias en clima y latitud.

INTRODUCCION

En la República Mexicana existen 703 cuerpos de agua, de los cuales 611 son presas y 92 lagos (Vidal *et al.* 1985). Algunos de estos últimos, denominados "maars", son de origen volcánico explosivo y están caracterizados dentro del tipo 11 de la clasificación de Hutchinson (1957). Los lagos maars, también llamados lagos cráter, tienen comúnmente diámetros de menos de 2 km, y sus cuencos resultan del contacto de la lava con el agua freática del suelo o la desgasificación súbita del magma; presentan normalmente una forma circular, y pueden ser muy profundos (más de 100 m) en relación a su pequeña área superficial (Wetzel 1975).

Como en todos los lagos, en los maars se presentan diferentes zonas cuya importancia y extensión dependen de la morfometría propia del lago. Entre ellas, la zona litoral corresponde al área de la costa que está habitada por plantas. Se distinguen en esta zona dos regiones: la eulitoral y la infralitoral. La región eulitoral comprende el área entre el nivel más alto y el más bajo del agua en el lago, y es ahí donde se ejerce la acción principal del oleaje. La región infralitoral abarca un área mucho mayor, y en ella se encuentran plantas acuáticas emergentes enraizadas y plantas sumergidas (Ruttner 1975, Wetzel 1975).

Desde el punto de vista biológico, la zona litoral de los lagos tiene un papel relevante, pues la presencia de macrofitas contribuye de manera importante a la productividad general del cuerpo de agua (Margalef 1983). Esta vegetación funciona como una trampa para compuestos orgánicos disueltos y nutrientes inorgánicos (Wetzel y Hough 1973). Además, la vegetación enraizada crea las condiciones adecuadas para la existencia de una abundante y diversa comunidad de organismos en la cual están representados bacterias, protozoos, algas, invertebrados y vertebrados (Wetzel 1975). Entre los principales factores que afectan a esta comunidad están la temperatura, la transparencia, el oxígeno disuelto y la velocidad de la corriente de agua, además de los biológicos como alimento disponible, zonas de protección y competencia (Reid y Wood 1976, Weber 1973).

De los grupos mencionados, los protozoos son componentes habituales de las comunidades de los lagos, tanto del plancton como del microbentos y de las "aufchwus" -comunidades de organismos que viven unidos a la superficie de un sustrato, sin penetrar en él, así como los organismos libres asociados- (Margalef 1983, Ruttner 1975). Los grupos que se encuentran en estos ambientes son los sarcodinos, ciliados y flagelados (Fenchel 1987). Según el criterio de Pratt y Cairns (1985) los protozoos acuáticos desempeñan los papeles tróficos de productores -fitoflagelados y ciliados con zooclorreas simbióticas-, bacterivoros, saprozoicos -que se alimentan de materia orgánica disuelta-, omnivoros, depredadores -devoradores de protozoos y de otros organismos diferentes a las bacterias- y alguivoros. El grupo trófico que predomina en los ambientes

acuáticos es el de los bacterívoros, el cual se supone tiene un papel importante en el reciclamiento de nutrientes y materia orgánica dentro del denominado "microbial loop" (Fintlay *et al.* 1988). Los protozoos constituyen también un eslabón entre el nivel trófico de los desintegradores y los niveles tróficos superiores, permitiendo un flujo notable de energía (Sleigh 1979). Se ha observado la importante intervención de microflagelados en el aprovechamiento de la producción generada por crecimientos explosivos de dinoflagelados, mediante el consumo de las bacterias que degradan a los dinoflagelados muertos (Sherr *et al.* 1982). La importancia del microzooplancton dentro de los procesos ecológicos, como el flujo de energía y los ciclos biogeoquímicos, ha sido bien establecida para ambientes marinos y existen indicios de que un proceso similar puede ocurrir en el ambiente dulceacuático (Pomeroy y Wieke 1988). Un gran número de investigaciones sobre este tema se realizan actualmente en todas las latitudes (Laybourn-Parry *et al.* 1990).

En el caso de la zona litoral de los lagos, los protozoos se encuentran con frecuencia asociados a la vegetación de macrofitas acuáticas y algas filamentosas, o entre el sedimento superficial, mostrando una gran riqueza específica (Fenchel 1987, Margalef 1983). La contribución de las plantas acuáticas litorales a la productividad global del lago es variable, dependiendo de la morfometría del mismo (Wetzel 1975); sin embargo, estas plantas producen una gran cantidad de materia orgánica. Las partículas de detritos que se producen de los tejidos de las macrofitas y sus comunidades microbianas son de gran importancia, especialmente en los ambientes acuáticos someros. Los detritos constituyen microhábitats especializados para numerosos protozoos, los cuales tienen un papel destacado en el flujo de energía canalizado a través de éstos y en la regeneración de los nutrientes, especialmente del fósforo (Caron 1991, Caron y Goldman 1990, Fenchel 1977). Las macrofitas acuáticas y las algas filamentosas asociadas a éstas proporcionan, además, sustrato para la fijación de numerosas especies de protozoos sésiles (Bamforth 1985; Fenchel 1987). A pesar del elevado número de especies que es posible encontrar en esta zona de los lagos, los estudios sobre el papel de los protozoos litorales son escasos (Lee 1980).

El uso de sustratos artificiales de espuma de poliuretano para el estudio de las comunidades de protozoos en cuerpos de agua epicontinentales fue propuesto originalmente por Cairns *et al.* (1969). Este método tiene como características importantes su sencillez y el permitir la obtención de muestras comparables en varios sitios de muestreo y en tiempos diferentes, reduciendo la dificultad en la observación de los diversos grupos taxonómicos y simplificando el conseguir la información de la estructura de la comunidad (Bamforth 1982, Pratt *et al.* 1986). La espuma de poliuretano proporciona un hábitat susceptible de ser aprovechado (como refugio, lugar de fijación y sitio de forrajeo) por diferentes grupos de protozoos y otros organismos microscópicos

(Bamforth 1982). Su aplicación más importante ha sido en estudios de aguas epicontinentales y pueden citarse los trabajos de Yongue *et al.* (1973), Cairns *et al.* (1976), Plafkin *et al.* (1980), Cairns *et al.* (1983) y Pratt *et al.* (1986). La colonización de sustratos artificiales por protozoos y otros organismos también ha permitido la realización de diferentes estudios de ecología de comunidades microbianas en aspectos de sucesión (Yongue y Cairns 1971), relación entre número de especies y volumen del sustrato (McCormick *et al.* 1988), de la influencia de las variaciones estacionales (Pratt *et al.* 1986) y del tiempo de permanencia en el cuerpo de agua (Cairns *et al.* 1973a) sobre la colonización del sustrato por especies de protozoos.

De acuerdo con Cairns (1982), se distinguen dos fases durante el proceso de colonización: en la primera de ellas denominada fase no interactiva, la colonización del sustrato depende de la capacidad de dispersión y del potencial de extinción de los organismos colonizadores, funcionando aquél como un simple colector pasivo. Cuando se alcanza el equilibrio en el número de especies (al hacerse asintótica la curva del número de especies contra el tiempo) se inicia la segunda fase, llamada interactiva. En esta última, los procesos interactivos, como la competencia y la depredación, incrementan su importancia y pasan a ser determinantes en la composición biológica de la comunidad del sustrato.

Otra característica importante es que el proceso de colonización de los sustratos de espuma de poliuretano por los protozoos se comporta de acuerdo con el modelo propuesto por Mac Arthur y Wilson (1963 en Mac Arthur y Wilson 1967) para la colonización por organismos de islas deshabitadas (Cairns *et al.* 1969). El principio de este modelo se basa en que el número de especies en una isla representa el equilibrio dinámico resultante de la inmigración continua de especies hacia la isla y de la extinción también continua, de algunas de las especies residentes. Cuando las tasas de extinción y de inmigración se hacen similares, se alcanza un estado de equilibrio en el cual el número de especies permanece relativamente constante. Las tasas de inmigración y de extinción, y por lo tanto los parámetros del modelo, están determinadas por: a) tamaño de la isla y b) por su distancia a la fuente de colonización; las tasas de extinción son mayores en islas pequeñas y lejanas (Zavala Hurtado 1987). El modelo matemático que describe el proceso de colonización es (Mac Arthur y Wilson 1967):

$$S_t = S_{eq}(1 - e^{-ct})$$

en donde:

S_t = el número de especies presentes en el tiempo t .

S_{eq} = número de especies en el equilibrio para la isla.

G = tasa de incremento de especies o tasa de colonización.

t = tiempo transcurrido.

La curva de colonización resulta de la integración de la diferencia de las tasas de inmigración y de extinción a través del tiempo (Mac Arthur y Wilson 1967).

De acuerdo con Cairns y Henebry (1982) existen cuatro factores cuya influencia es crítica en la colonización de sustratos artificiales como islas y, por lo tanto, en su efectividad como muestreadores. Estos factores son: 1) el tamaño del sustrato 2) la naturaleza del material del sustrato 3) la ubicación del sustrato en el ecosistema y 4) el tiempo que el sustrato es expuesto a la colonización.

El primer factor determina principalmente el número de especies que pueden existir en una isla. El sustrato debe tener un tamaño suficiente para permitir la colonización por un gran número de especies y asegurar que pocas especies ecológicamente importantes sean excluidas. Bamforth (1982), tomando en cuenta la amplia experiencia de Cairns y sus colaboradores en el uso de sustratos artificiales de espuma de poliuretano, establece que un sustrato con dimensiones de 64x72x50 mm resulta adecuado para el muestreo en ambientes naturales. Estas dimensiones resultan de estudios en donde se ha observado que un volumen del sustrato mayor de 200 000 mm³ proporciona una visión representativa del número de especies presentes (ver p. ej. McCormick *et al.* 1988).

El segundo factor es de gran importancia pues diferentes tipos de materiales son colonizados por diferentes números de especies. Entre los sustratos más comúnmente utilizados están portaobjetos de vidrio, cajas de Petri plásticas y espuma de poliuretano (Bamforth 1982). Según Cairns y Henebry (1982) la espuma de poliuretano es el sustrato que proporciona mejores resultados.

En el caso del tercer factor, dependiendo de la posición en que sean colocados los sustratos, pueden comportarse como islas-hábitat que reflejan cercanamente la composición de organismos del ambiente que los rodea, o si están distantes de un microhábitat similar, se comportan como islas deshabitadas que durante el curso de la colonización son afectadas por el total del conjunto de especies de todo el sistema (Cairns y Henebry 1982).

El tiempo de exposición determina en qué fase -interactiva o no interactiva- se encuentra el sustrato en el momento de ser recolectado. El tiempo óptimo de exposición varía de un cuerpo de agua a otro, pero se ha observado en lagos de zonas templadas, que el equilibrio en el número de especies generalmente se alcanza entre una y tres semanas después de la colocación (Plafkin *et al.* 1980).

Es posible obtener los estimadores de los parámetros del modelo para un proceso de colonización específico y probar si el modelo describe adecuadamente los datos mediante una prueba estadística de carencia de ajuste (Draper y Smith 1981). El valor de G (tasa de colonización) en el modelo también puede ser un buen indicador del estatus trófico de un cuerpo de agua, si se le compara con los resultados obtenidos a partir de medidas de productividad como el método de la botella clara y oscura y la concentración de clorofila a (Henebry y Cairns 1984; Plafkin *et al.* 1980).

Como ya se ha mencionado, las ventajas más importantes del uso de sustratos artificiales de espuma de poliuretano para el estudio de los protozoos en cuerpos de agua consisten en la sencillez de aplicación y el permitir la obtención de muestras comparables en varios sitios y tiempos de muestreo, disminuyendo la dificultad en la observación de los diferentes grupos taxonómicos y simplificando la consecución de la información de la estructura de la comunidad (Bamforth 1982, Pratt *et al.* 1986). De acuerdo con Cairns *et al.* (1979) y con Pratt *et al.* (1987) los sustratos de poliuretano colectan mayor número de especies de protozoos que los que se colectan mediante sustratos naturales como piedras, palos, matas de algas, etc.

Algunos investigadores han señalado varias desventajas de los sustratos de espuma de poliuretano y otros, inclusive, se oponen abiertamente a su uso. Bamforth (1982) demostró experimentalmente que los sustratos de espuma de poliuretano pueden llegar a colectar menos del 50% de las especies de protozoos sésiles con relación al número encontrado en otros sustratos, como cajas de Petri y portaobjetos. Esto se debe a que dichos protozoos quedan retenidos entre los poros del sustrato cuando se exprime para obtener la muestra. Anderson (1988) opina igualmente que los protozoos sésiles y de gran tamaño permanecen atrapados en el sustrato cuando se exprime, por lo cual el número de especies de estos tipos de organismos generalmente es subestimado. Foissner *et al.* (1992) afirman que el número de especies de ciliados encontrados en sustratos naturales es mayor que el que se recolecta con sustratos artificiales y consideran inadecuado el uso de estos últimos debido a otros inconvenientes como son la pérdida de los sustratos por vandalismo o corrientes y la necesidad de hacer dos visitas al campo: una para colocar los sustratos y otra para recogerlos. Lo anterior, afirman, se traduce en un mayor costo de la investigación.

Considerando que en sus numerosas investigaciones Cairns y sus colaboradores han demostrado la utilidad de los sustratos de espuma de poliuretano en los estudios de protozoos en cuerpos de agua de latitudes templadas, se decidió aplicar este método para el estudio de los protozoos de seis lagos tropicales mexicanos. Es necesario resaltar que no existen estudios de colonización de sustratos de espuma de poliuretano en lagos ubicados en la zona tropical y tampoco se había aplicado este método en lagos salinos.

Debe mencionarse que las investigaciones acerca de la ecología de protozoos en lagos mexicanos son bastante escasas. En la recopilación efectuada por López-Ochoterena (1970), solamente se mencionan estudios ecológicos de protozoos, principalmente planctónicos, en diversos cuerpos de agua del Valle de México, el Lago de Xochimilco, en la Laguna de San Pedro Xochiltepec, Puebla, en las Lagunas de Zempoala, en los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén y en pequeñas fuentes y el Lago Viejo del Bosque de Chapultepec. Borrór (1982) menciona estudios realizados en el Laboratorio de Protozoología de la UNAM sobre protozoos ciliados en diversos ambientes dulceacuícolas, pero no aporta los datos bibliográficos de la publicación de esos trabajos. Hasta donde se conoce, no existen estudios protozoológicos de los lagos cráter del estado de Puebla y, en general, esta fue la primera vez que se aplicó en México la técnica de la colonización de sustratos artificiales de espuma de poliuretano para el estudio de los protozoos lacustres.

El presente trabajo tiene como objetivo conocer la composición protozoológica de las comunidades litorales en seis lagos cráter ubicados en la misma cuenca, con diferentes condiciones físicas y químicas, mediante el uso de sustratos artificiales de espuma de poliuretano. Se determinan las diferencias en la composición de especies entre los lagos. Se analizan las variaciones en la colonización de los sustratos artificiales entre los lagos y se relacionan con las condiciones ambientales de la zona litoral y el estado trófico. También se hace la comparación de los resultados de la colonización in situ con la colonización realizada en microcosmos de laboratorio donde se simulan las condiciones litorales de los lagos, con el objetivo de explorar el uso de estos microcosmos en lugar del estudio directo en los lagos.

ZONA DE ESTUDIO

Características de la zona

La cuenca de Oriental se localiza entre las coordenadas 97° 09' y 98° 03' de longitud O y los 18° 48' y 19° 43' de latitud N, a una altitud promedio de 2 300 m.s.n.m.; comprende partes de los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Fig. 1), con un área de 5 250 km² (Gasca 1981). En ella se ubican las planicies conocidas como los Llanos de San Juan y los Llanos de San Andrés, al este del estado de Puebla, donde se localizan seis lagos cráter o axalapascos (vocablo náhuatl que significa "vasijas de arena llenas de agua") (Reyes 1979). Los lagos cráter son estructuras volcánicas con forma de cono y en cuyo cráter se aloja un lago; algunos de ellos son relativamente profundos (más de 40 m de profundidad) y son alimentados principalmente por las aguas del manto freático, y en menor medida, por la precipitación pluvial directa (Alvarez 1950). Cuatro de ellos: Alchichica, Atexcac, Quechulac y La Preciosa están ubicados en los Llanos de San Juan, una meseta lacustre al norte de la planicie poblana, mientras que Aljojuca y Tecuitlapa, en los Llanos de San Andrés, se encuentran localizados al pie de los contrafuertes occidentales del Pico de Orizaba (Ramírez-García y Novelo 1984). Alvarez (1950) clasificó a estos lagos en dos grupos con base en su ubicación: el de Techachalco, que incluye a los cuatro primeros, y el de Aljojuca, que incluye a los dos últimos.

El clima en los Llanos de San Juan es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica [BS₁w^k(i')g], en tanto que en los Llanos de San Andrés el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano [C(w₁)big] (García 1988).

En el Cuadro I se presentan algunos datos morfométricos importantes de los lagos.

CUADRO I LOCALIZACION DE LOS LAGOS CRATER Y ALGUNOS DATOS MORFOMETRICOS IMPORTANTES tomados de Arredondo et al. (1983)

LAGO	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud m.s.n.m.	Longitud Máxima m	Profundidad media m	Profundidad máxima m	Perímetro km	A km ²	V millones de m ³
ALCHICHICA	19° 24' 13"	97° 24' 00"	2345	1733	38.55	64	5.06	1.81	69.92
ATEXCAC	19° 21' 13"	97° 27' 19"	2510	760	25.72	39	2.1	0.29	6.15
LA PRECIOSA	19° 21' 23"	97° 22' 27"	2365	1344	30.72	45	3.85	0.78	16.20
QUECHULAC	19° 21' 23"	97° 21' 14"	2395	983	21.71	40	3.04	0.50	10.97
ALJOJUCA	19° 05' 00"	97° 33' 14"	2390	871	26.28	50	2.53	0.49	11.67
TECUITLAPA	19° 07' 09"	97° 34' 00"	2390	750	1.36	25	2.38	0.26	0.35

A partir de los mapas morfométricos presentados por Arredondo et al. (1983) se calculó el área de la zona litoral para cada lago (Cuadro II), por el método de planimetría polar (Wetzel y Likens 1979). Para los efectos del presente estudio se consideró a la zona litoral como el área hasta una profundidad de 5 m, excepto en el caso de Tecuítlapa en donde se tomó hasta 1 m, debido a que en este lago la profundidad máxima fue de solamente 2.5 m.

CUADRO II. Área de la zona litoral de cada lago y el porcentaje que representa con relación al área total del lago (Calculado de Arredondo-Figueroa et al. 1983)

LAGO	Área de la zona	% con respecto al área
	litoral (Km ²)	total
ALCHICHICA	0.318	17.6
ATEXCAC	0.046	15.9
LA PRECIOSA	0.105	13.5
QUECHULAC	0.057	11.4
ALJOJUCA	0.076	17.3
TECUÍTLAPA	0.069	26.5

La forma de los lagos es variable. Algunos tienen forma circular (Alchichica y Aljojuca), otros son elipsoidales (Quechulac y Atexcac), y algunos tienen forma irregular (La Preciosa y Tecuítlapa). La composición geológica de casi todos los conos incluye materiales como tezontle, pómez, material andesítico y depósitos cineríticos y piroclásticos, así como basalto (Reyes 1979). La excepción es el cono de Atexcac, una de cuyas paredes está formada por calizas de origen mesozoico y las restantes por materiales volcánicos (Gasca 1981).

Con excepción de Tecuítlapa, las cuencas cónicas y las playas con pendientes muy pronunciadas caracterizan a todos los lagos (Arredondo et al. 1983). Alchichica es el lago natural más profundo de México (Escobar y Alcocer 1983)

Antecedentes

Los lagos cráter de la Cuenca de Oriental han sido estudiados desde diferentes perspectivas. Uno de los trabajos más antiguos es el realizado por Ordoñez en 1906 quien describió el origen y la constitución geológica de los lagos (citado en Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez 1989). Trabajos posteriores sobre la geología del área fueron el de Fuentes (1972), el de Reyes (1979) y el de Gasca (1981). Datos sobre la composición química de las aguas se encuentran en Arredondo et al. (1984), Díaz y Guerra (1979), Piña (1984), Ramírez-García y Novelo (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989), Taylor (1943) y Vilaclara et al. (en prensa).

Desde el punto de vista biológico, De Buen (1945) describió una nueva especie de Aterínido de los lagos. Alvarez (1950) informó sobre la ictiofauna de los seis lagos, mencionando la presencia de las especies endémicas Poblana alchichica alchichica, en Alchichica y P. alchichica squamata en Quechulac y P. letholepis en La Preciosa. Taylor (1943) y Brandon *et al.* (1981) describieron Ambystoma taylorii, anfibio ambistómido endémico del lago de Alchichica. También se sabe que en los lagos restantes se encuentran otras especies nativas de peces (Heterandria jonesi en Aljojuca y Tecuitlapa) o introducidas por el hombre (Carassius auratus y Cyprinus carpio en Aljojuca y Tecuitlapa, Onchorhynchus mykiss en Quechulac y La Preciosa) (Arredondo y Aguilar 1987). Al parecer, en el lago de Atexcac no existen peces (Alvarez 1950).

Un estudio realizado sobre la vegetación de macrofitas presentes en los lagos menciona la existencia en ellos de 14 especies diferentes (Ramírez-García y Novelo 1984). En Alchichica se encuentran dos especies: Ruppia maritima y Cyperus laevigatus. En Quechulac se registran cinco especies, entre las que destacan Scirpus californicus y Potamogeton pectinatus. En Atexcac, la flora acuática está representada por cinco especies, con predominio de Phragmites australis y C. laevigatus. En La Preciosa predomina Scirpus californicus. Los hidrófitos relevantes en el lago de Aljojuca, entre un total de cinco especies presentes, son P. pectinatus y Typha dominicensis. Finalmente, en Tecuitlapa la flora acuática la constituyen siete especies, entre las cuales Eleocharis montevidensis, Juncus andicola y Juncus mexicanus son las más abundantes. Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) estudiaron las variables físicas y químicas del agua y del sedimento en los lagos y las relacionaron con la composición florística de macrofitas y con la producción de biomasa.

Entre los trabajos que se han ocupado del estudio del fitoplancton de los lagos cráter puede mencionarse el de Arredondo *et al.* (1984) que correlacionó -por estación del año-, datos de la diversidad y distribución vertical del fitoplancton con algunos parámetros físicos y químicos del lago de Alchichica, y el de Piña (1984) quien determinó la variación estacional del fitoplancton en los lagos La Preciosa, Quechulac y Aljojuca. Escobar y Alcocer (1983) y Alcocer y Escobar (1988) realizaron trabajos de recopilación de la información limnológica existente sobre el lago de Alchichica. Garzón (1990) efectuó la caracterización de los lagos desde los puntos de vista saprobio y trófico.

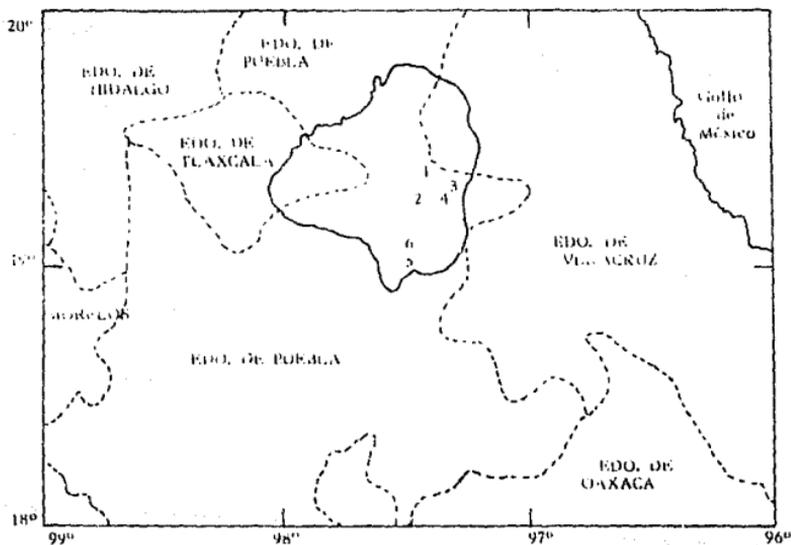


FIGURA 1. Localización de la Cuenca de Oriental mostrando la ubicación de los lagos cráter: 1. Alchichica, 2. Atexcatl, 3. Quechulac, 4. La Preciosa, 5. Aljojuca y 6. Fernitlapa.

METODOLOGIA

Fase de Campo

La presente investigación, en su fase de campo, se realizó entre los meses de mayo y noviembre de 1990. Se colocaron tres series de cinco sustratos artificiales de espuma de poliuretano obtenidos de un mismo lote, en un punto de cada lago. La logística impidió el considerar un mayor número de estaciones de muestreo. De acuerdo con Bamforth (1982) las dimensiones de los sustratos fueron de 64x72x50 mm, que es el tamaño adecuado para el muestreo de poblaciones naturales. Cada sustrato era perforado en el centro y por la perforación se pasaba un trozo de sedal de nylon. En la parte superior del sustrato se amarraba, con el mismo sedal, un envase plástico de rollo de película fotográfica que tenía como finalidad servir de flotador. El otro extremo de la cuerda era amarrado a una piedra que servía de anclaje. Al ser colocados en el agua los sustratos se exprimían para extraer de ellos el aire y facilitar la entrada del agua.

El sitio de colocación se eligió tomando en consideración que el lugar fuera representativo de las características de la zona litoral. En Atexcac los sustratos se colocaron entre vegetación de Phragmites australis, en Aljojuca entre Typha domingensis, en Quechulac y La Preciosa entre Scirpus californicus, mientras que en Tecuítlapa estuvieron entre vegetación de Eleocharis montevidensis. En todos estos lagos la profundidad de la zona en donde se colocaron los sustratos no superó 1 m y aquéllos se encontraban flotando entre unos 20 y 50 cm del fondo. Para el caso de Alchichica, donde no existe vegetación enraizada emergente, los sustratos se colocaron en la parte externa de las concreciones calcáreas que rodean a la zona litoral y la profundidad, en este caso, fue de aproximadamente 1.5 m, encontrándose los sustratos a 1 m del fondo, el cual estaba cubierto por camas de Ruppia maritima. La colocación de los sustratos se realizó pensando en que fueran colonizados principalmente por protozoos litorales, tanto de la vegetación como del sedimento, pues eran esas las fuentes de organismos más cercanas (Cairns y Henebry 1982). En cada lugar donde se colocaron los sustratos se midieron, en cada recolección, las siguientes variables: oxígeno disuelto y temperatura (oxímetro con termistor YSI modelo 51B), pH (potenciómetro Cole-Parmer mod. Digisense) y salinidad (salinómetro YSI mod. 33). Estos parámetros sirvieron para conocer las condiciones ambientales en la zona litoral de los lagos.

Se ha observado que los sustratos en lagos de latitudes mayores alcanzan el equilibrio en el número de especies entre dos y tres semanas después de su colocación, por lo que Cairns et al. (1979) sugieren se muestree por los menos hasta los 21 días posteriores a su colocación. En el presente estudio, debido a la diferencia en latitud y al desconocimiento del tiempo que podrían tardar los sustratos en alcanzar el equilibrio, se decidió alargar

el tiempo de exposición hasta 35 días. Por razones logísticas, la recolección se planeó para realizarse a los 7, 14, 21, 28 y 35 días. Sin embargo, problemas de desaparición de sustratos en diferentes lagos motivaron que el esquema se alterara. Así, la recolección fue a los 7-8, 13-14, 20-21, 26-29 y 38-40 días. Los sustratos fueron recolectados y colocados en bolsas de plástico con agua del lugar en donde se encontraban. Se trasladaron al laboratorio en recipientes mantenidos a la sombra y, a más tardar 24 horas después, se sacaron de las bolsas y se exprimieron en frascos de vidrio de 125 ml de capacidad -boca ancha- previamente esterilizados. En cada caso se determinó el volumen de agua obtenido de los sustratos exprimidos, el cual varió entre 158 y 242 ml. Los frascos se dejaron durante la media hora anterior a su análisis en un lugar fijo, para que los organismos respondieran a una sola fuente de luz. Después de transcurrido este tiempo, se procedió a la observación en el microscopio de las muestras in vivo para reconocer, de manera general, cuales eran las especies presentes. La metodología estuvo basada en la sugerida por Cairns et al. (1979). Una vez realizada la determinación preliminar del tipo y número de especies, se procedió al recuento de organismos utilizando el método de la gota de Lackey (A.P.H.A. et al. 1985) y usando glutaraldehído al 2% como fijador. Se contaron 3 gotas de cada nivel del frasco (superficie, media y fondo) y se obtuvo el número promedio de organismos por mililitro.

En la determinación taxonómica de las especies de protozoos se emplearon las siguientes claves: para amibas Deflandré (1959) y Page (1976 y 1988); para flagelados Calaway y Lackey (1962), Hünel (1979), Huber-Pestalozzi (1941) y Lackey (1959); para ciliados Bick (1972), Curds (1969 y 1982), Curds et al. (1983), Kahl (1930-35), Matthes et al. (1988) y Noland (1959). Las claves generales, útiles para los tres grupos, fueron Finlay et al. (1988), Jahn et al. (1979), Kudo (1982) y Lee et al. (1985).

Posteriormente, y en la medida de lo posible, se realizaron tinciones (Finlay et al. 1988) para confirmar algunas determinaciones específicas. En el caso de los ciliados se emplearon principalmente el método seco de Klein (Curds 1982) y la técnica del carbonato de plata de Fernández-Galiano (1976).

Fase experimental

Para esta fase se implementaron 6 microcosmos, uno para cada lago, constituidos por acuarios de 40 L de capacidad, en los cuales se colocaron agua, sedimentos y vegetación de los lagos cráter, excepto en el caso de Alchichica, donde no existió vegetación. Con el fin de reproducir, hasta lo posible, las condiciones existentes en la zona litoral de los lagos, en los acuarios se mantuvieron condiciones de abundante luz, temperatura de entre 20 y 25° C y buena oxigenación mediante aireación artificial. En cada acuario se colocaron 6 sustratos de espuma de poliuretano con dimensiones iguales a los usados en los lagos y se recolectaron a los 7, 14,

21, 28, 35 y 42 días. La metodología empleada fue similar a la usada durante la fase de campo.

Análisis de la información

A partir de los resultados obtenidos en las dos fases de la investigación se calcularon las abundancias, frecuencias y dominancias de las especies utilizando el programa ANACOM (Análisis de Comunidades), versión 3.0 (1991), el cual también se empleó para realizar el cálculo de los índices de diversidad de Shannon-Wiener y el análisis de agrupamiento de los lagos con base en los datos de presencia-ausencia de las especies durante la fase de campo. Se usó el coeficiente de asociación de Jaccard y el método de agrupamiento UPGMA (Crisci y López 1983). El análisis de agrupamientos con los datos físicos y químicos de los lagos se hizo utilizando el paquete estadístico CSS:STATISTICA versión 3.0 (1991). Para tal efecto se ordenaron los datos de cada lago y se transformaron a logaritmos base 10 con el fin de reducir las diferencias de escala. El pH, debido a que ya es un logaritmo, no se transformó, sino que únicamente se le restaron 8 unidades a todos los valores, para hacerlos de la misma magnitud de los otros parámetros. Se empleó como coeficiente de asociación el valor de $(1-r)$ en donde r es el coeficiente de correlación de Pearson. El agrupamiento se hizo por el método UPGMA (Crisci y López 1983).

A los datos de colonización se les aplicó una regresión no lineal usando el modelo exponencial propuesto por Mac Arthur y Wilson (1963 en Mac Arthur y Wilson 1967). El análisis para la estimación de los parámetros del modelo (G = tasa de colonización y Seq = número de especies en el equilibrio), se realizó usando el paquete estadístico STATGRAPHICS versión 2.1 (1985). La regresión no lineal es efectuada por un procedimiento de estimación por mínimos cuadrados de los parámetros del modelo. Debido a que no se dispone de una solución analítica, el procedimiento utiliza un algoritmo de búsqueda que intenta minimizar la suma de cuadrados residual. El algoritmo utilizado fue desarrollado por Marquardt (Draper y Smith 1981). Las ecuaciones obtenidas fueron sometidas a una prueba de carencia de ajuste (lack of fit) para establecer el grado de ajuste del modelo con los datos obtenidos (Draper y Smith 1981; Kleinbaum *et al.* 1988). Se hizo el análisis de residuos de las ecuaciones resultantes para conocer si se cumplió con los requisitos para considerar adecuado el modelo (Curts 1984). Finalmente, se calcularon los valores de $t_{99\%}$ (tiempo que tarda en alcanzarse el 99% del número de especies en el equilibrio) con base en la fórmula que aparece en Mac Arthur y Wilson (1967).

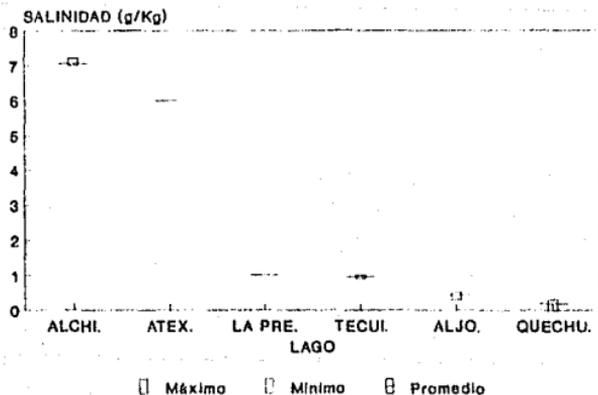
RESULTADOS Y DISCUSION

CONDICIONES FISICAS Y QUIMICAS EN LOS LAGOS

Las condiciones físicas y químicas mostraron una variación importante entre los lagos pero la variación intralago y temporal fue considerablemente menor. En las gráficas 1 a 4 se presentan los valores máximo, mínimo y promedio de las cuatro variables ambientales que se midieron.

La salinidad fue una de las variables que presentó mayor variación entre los lagos. En la gráfica 1 se observa que el lago más salino fue Alchichica, con salinidad casi constante de 7 g/Kg. Le siguió Atexcac, que tuvo una salinidad de 6 g/Kg. Ramírez-García y Novelo (1984) denominan a estos dos lagos "concentrados". Según el criterio de Williams (1964, citado en Hammer *et al.* 1990) las aguas con salinidad superior a 3 g/Kg se consideran como salinas, por lo que Alchichica y Atexcac son lagos salinos. De acuerdo con Hammer *et al.* (1983, citado en Hammer *et al.*, 1990) estos dos lagos son hiposalinos (concentración salina entre 3 y 20 g/Kg). Según Vilaclara *et al.* (en prensa) en Alchichica y Atexcac el orden de magnitud de los cationes es $Na > Mg > K > Ca$, y en los aniones $Cl > HCO_3 > SO_4 > CO_3$.

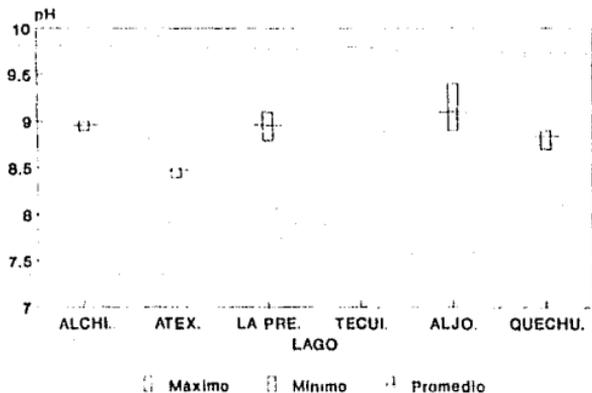
GRAFICA 1. SALINIDAD



Aunque Arredondo *et al.* (1983) mencionan que la composición de ambos lagos es muy parecida a la composición del agua de mar esto no es totalmente cierto pues en el mar los ordenes de magnitud de los iones son: $\text{Na} > \text{Mg} > \text{Ca} > \text{K}$ para los cationes y $\text{Cl} > \text{SO}_4 > \text{HCO}_3 > \text{CO}_3$ para los aniones (Hutchinson, 1957). Lo anterior significa que la composición iónica de Alchichica y Atexcac presenta una proporción más elevada de potasio y bicarbonatos en relación con el agua de mar. Alchichica tiene cantidades importantes de boro (3.79 mM), mientras que en Atexcac el boro (5.37 mM) y el sílice disuelto (1.39 mM) se presentan en concentraciones elevadas (Vilaclara *et al.* en prensa). Los otros cuatro cuerpos de agua tuvieron salinidades notablemente menores (< 1 g/Kg) considerándose como de agua dulce, aunque se ordenaron en forma decreciente de acuerdo con su salinidad, de la siguiente forma: La Preciosa, Tecuitlapa, Aljojuca y Quechulac. La composición iónica de Quechulac y Aljojuca fue cercana mientras que La Preciosa y Tecuitlapa tuvieron composición diferente de los demás lagos y entre ellos (Vilaclara *et al.* en prensa).

Los valores de salinidad encontrados concuerdan con los presentados por Díaz y Guerra (1979) y por Ramírez-García y Novelo (1984), excepto en el caso de Tecuitlapa, en donde a pesar de que se encontraron valores reducidos, fueron el doble de lo expuesto por los autores mencionados. Es probable que esto se deba a un fenómeno de concentración pues existen indicios de que el nivel del lago ha disminuido en los últimos años (Alcocer y Escobar 1990).

GRAFICA 2. pH



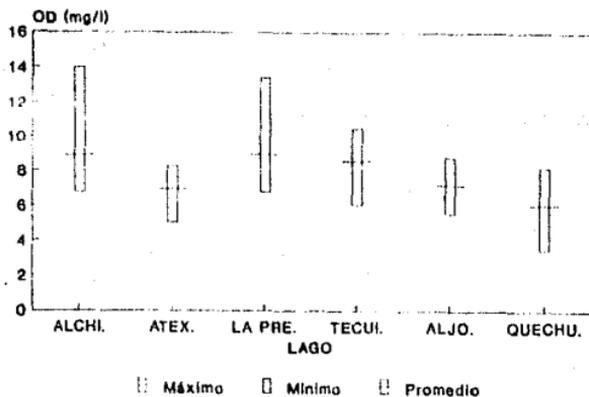
El pH de todos los lagos fue básico con una variación entre 8 y 9.8 unidades (Gráf. 2). La variación principal de este parámetro se presentó entre los diferentes lagos, pues en cada uno de ellos los valores fueron notablemente constantes.

Tecuitlapa resultó ser el lago con los valores más elevados de esta variable, lo cual fue causado principalmente por sus condiciones eutróficas. El pH del resto de los lagos fue definido por el tipo y las cantidades de compuestos que tienen en solución, especialmente de bicarbonatos, cloruros, sodio y potasio. Los lagos de pH menor fueron Quechulac y Atexcac. El primero de ellos es el más diluido de todos, por lo que contiene las menores concentraciones de los compuestos que aumentan el pH. En el caso de Atexcac, a pesar de ser un lago concentrado, se supone que el pH permanece bajo debido a que la elevada concentración de sílice disuelto actúa como un sistema amortiguador (Vilaclara et al. en prensa).

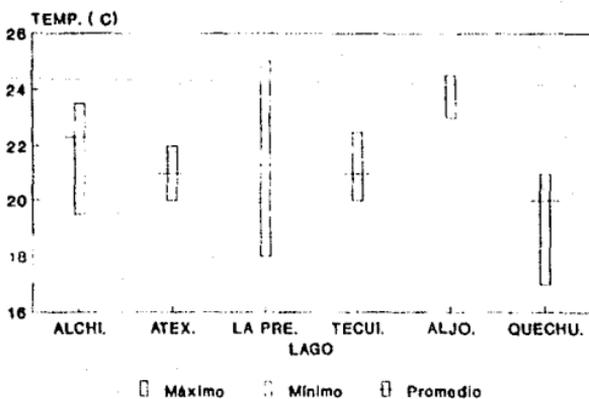
Los valores de pH encontrados en este trabajo concuerdan con los intervalos presentados por Díaz y Guerra (1979) excepto en el caso de Aljojuca, donde los valores de este estudio son casi media unidad de pH mayores. Los valores de pH del presente estudio fueron iguales a los de Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) en Alchichica, Atexcac y Quechulac. Sin embargo, en La Preciosa, Aljojuca y Tecuitlapa los valores hallados en la investigación actual fueron más altos. La diferencia quizá se explique por que estos lagos han presentado en los años recientes un proceso de desecación (Alcocer y Escobar 1990) que ha contribuido a la concentración de las sales en el agua. Cabe mencionar que el estudio de Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez fue realizado en el año de 1984. En el caso de Tecuitlapa la diferencia en la medida es de casi una unidad de pH y, siendo este el único lago eutrófico, puede atribuirse ese aumento de pH, además de a la desecación, al incremento en el número de algas presentes con el consiguiente aumento en la producción.

El oxígeno disuelto (Gráf. 3) presentó su valor mayor en Alchichica (14 mg/L) y el menor en Quechulac (3.5 mg/L). El valor tan alto de esta variable en Alchichica se debió a que el lugar en que se ubicaron los sustratos se encuentra en un área expuesta al viento, el cual agita violentamente la superficie del agua y favorece la difusión del oxígeno desde la atmósfera. En Quechulac, el lugar de colocación de los sustratos estuvo detrás de una cortina de Scirpus californicus, la cual impidió la acción del viento y favoreció, según se observó directamente, la acumulación de materia orgánica demandante de oxígeno para su descomposición. Las condiciones en Atexcac fueron similares y los valores de oxígeno disuelto también fueron bajos, solamente que en este caso las plantas fueron Phragmites australis.

GRAFICA 3. Oxígeno disuelto



Gráfica 4. Temperatura

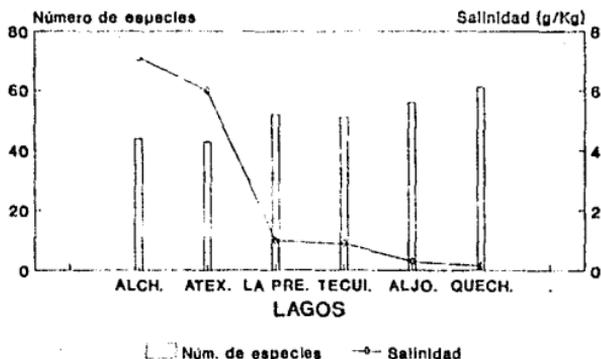


La temperatura (Gráf. 4) presentó una variación moderada (variación máxima de 7 °C en La Preciosa), que estuvo influenciada por el sombreado, el intercambio de agua con el resto del lago y por la hora del día en que se hizo el muestreo. La Preciosa fue el lago que tuvo la mayor variación en la temperatura, lo cual fue causado por la baja profundidad de la capa de agua en el lugar de colocación de los sustratos y la influencia del sol y el viento sobre ella.

La diferencia en la hora de muestreo de los lagos (entre las 10 y las 17 horas) intervino en la variación del pH, la concentración de oxígeno disuelto y la temperatura. Generalmente se muestreó en horas del día con intensa radiación solar, lo cual permitió una intensa actividad fotosintética en la zona litoral, haciendo aumentar el pH y manteniendo la temperatura y la concentración de oxígeno elevadas.

En el presente estudio el factor que mostró una influencia más clara sobre los protozoos fue la salinidad (Gráf. 5). Alchichica y Atezac fueron los lagos que presentaron el menor número de especies, lo cual hace suponer que la salinidad limitó, de forma moderada, la presencia de las mismas, pues de acuerdo con Bamforth (1985) es uno de los factores que más influyen en la distribución de los protozoos, aunque existe una notable variación entre los diferentes grupos en lo que concierne a su tolerancia a las variaciones en la salinidad (Fenchel 1987).

Gráfica 5. Salinidad vs Número de especies en los lagos



El estudio de numerosos lagos salinos ha mostrado que la existencia de una correlación negativa entre la riqueza específica general y la salinidad (Williams *et al.* 1990). La composición taxonómica de las comunidades de Alchichica y Atexcac mostró algunas similitudes, según se vió con el análisis de agrupamientos realizado y que se presenta posteriormente. Lo mismo ocurrió para los dos lagos menos concentrados: Quechulac y Aljojuca. Lo anterior significa la existencia de una cierta relación entre la salinidad y los tipos de protozoos hallados en cada lago, aunque Colburn (1988) y Williams *et al.* (1990) consideran que la salinidad no es el único, ni quizá el más importante factor que determina la presencia de un taxón particular en un lago salino y que otros factores, tanto físicos y químicos como biológicos, intervienen en la presencia o ausencia de una especie determinada. Cabe mencionar que numerosas especies de ciliados encontradas en los lagos han sido observadas en ambientes salobres y marinos de México (Aladro *et al.* 1990).

Los valores de pH medidos en los lagos no pueden considerarse dentro del intervalo óptimo para la proliferación de los protozoos, pues resultaron elevados para la tolerancia de la mayoría de las especies (Kudo 1982). A pesar de esto, se aislaron numerosas especies. Yongue *et al.* (1973) determinaron también un número elevado de especies (176) en un estanque con pH entre 8 y 9 y Curds *et al.* (1986) encontraron una elevada riqueza específica de ciliados en lagos soda del África con valores de pH alrededor de 10.

Tecuitlapa, debido a su condición eutrófica, fue el lago con los valores de pH más elevados (9.8). Puede atribuirse a este factor de estrés una relativa disminución en la riqueza específica pues fue el lago que menor número de especies presentó después de Atexcac y Alchichica. La Preciosa, el lago siguiente en cuanto al pH elevado, presentó un número similar de especies. En Alchichica, la combinación de valores elevados de salinidad y pH pudo restringir, aunque no de manera muy notable, el número de especies presentes. Puede pensarse que las especies de protozoos que habitan en los lagos toleran los valores elevados de pH y se desarrollan en esas condiciones ambientales. Stewart *et al.* (1986) realizaron un análisis multivariado de las condiciones ambientales y de las comunidades de protozoos en 5 cuerpos de agua con muy diferentes condiciones (diferencias en pH, temperatura, alcalinidad, dureza y concentraciones de nutrimentos) y concluyeron que el pH parece ser el factor que mayor influencia tiene sobre la diferente conformación de las comunidades de protozoos en esos cuerpos acuáticos.

La temperatura y el oxígeno disuelto variaron moderadamente en los lagos y no alcanzaron valores extremos, de manera que se consideran de menor influencia sobre el tipo y la cantidad de los protozoos presentes. Las temperaturas oscilaron entre los 20 y los 30 °C, que es un intervalo adecuado para la mayoría de las especies

(Kudo 1982). Según observaciones del propio autor, el oxígeno disuelto se convierte en un factor limitante para muchas especies cuando se encuentra en concentraciones bajas ($< 1 \text{ mg/L}$), pero en este caso, todos los valores medidos fueron muy superiores al límite, por lo cual se supone que no existieron condiciones cercanas a la anaerobiosis dentro de los sustratos. Otro hecho que confirmó lo anterior es que no se encontraron especies de protozoos típicas de bajas concentraciones de oxígeno (p. ej. el flagelado Trepomonas).

Aunque existen numerosos estudios que correlacionan los patrones de distribución de protozoos con variables ambientales como la salinidad, el pH y la temperatura, se considera que éstos hallazgos pueden reflejar o no relaciones causales (Fenchel 1987). En los lagos cráter de Puebla la salinidad y el pH parecen ser factores con influencia sobre los protozoos sin embargo, debe tomarse en cuenta que la estructura de la comunidad depende de una gran cantidad de variables, tanto de tipo físico y químico como biológicas.

Algunos estudios (Yongue y Cairns 1971a) han comprobado que en ocasiones las condiciones físicas y químicas en el agua del interior de los sustratos llegan a ser diferentes con relación al agua exterior. Algunas medidas esporádicas de salinidad y pH en el agua exprimida de los sustratos mostraron valores dentro del intervalo registrado en los lagos, por lo que es posible afirmar que las medidas de las variables físicas y químicas reflejaron las condiciones del agua interior.

RESULTADOS BIOLÓGICOS

Se encontraron, en total, 133 especies de protozoos en los seis lagos, de las cuales 111 fueron determinadas. La ubicación taxonómica de las especies determinadas, de acuerdo con la clasificación de Levine et al. (1980), se muestra en el Anexo I. La nomenclatura empleada para los ciliados está de acuerdo con las propuestas de Foissner (1988), que comprenden varios de los puntos de vista taxonómicos más recientes.

En el caso de las especies de flagelados, la taxonomía y la nomenclatura son muy inciertas y requieren de estudios más profundos (Patterson y Larsen 1991). Numerosos géneros y grupos de flagelados han sido renombrados o reubicados dentro de la clasificación. Varios de los géneros y especies determinados en el presente trabajo se encuentran en este caso. Puede mencionarse que se piensa que numerosas especies del género Monas O.F. Müller pertenecen en realidad al género Spinella Cienkowski (Preisig et al. 1991). Se considera que el género Cercobodo Krassiltschick es un sinónimo de Cercomonas Dujardin (Patterson y Zöffel 1991), e inclusive este grupo de organismos ha sido propuesto para formar un orden aparte (Orden Cercomonadida Vickerman) de la clase Zoomastigophorea (Lee et al. 1985). Copromonas Dobell parece ser un

sinónimo de Petalomonas Stein (Larsen y Patterson 1991). Cyathomonas truncata (Fresenius) Fish es ahora Goniomonas truncata Stein (Hill 1991). Dinomonas vorax Kent y Spiromonas angusta Alexeieff son considerados sinónimos de Alphamonas edax Alexeieff que posteriormente fue asignado al género Colpodella Cienkowski (Patterson y Zölffel 1991). Debido a lo incierto de la taxonomía de este grupo se tomó como base la clasificación de Levine et al. (1980) y se manejó, en lo posible, la nomenclatura moderna.

Numerosas especies halladas en este estudio coincidieron con las encontradas en otras investigaciones similares (Cairns et al. 1969, Cairns et al. 1973b, Pfafkin et al. 1980, Yongue et al. 1973). La distribución cosmopolita de muchas especies de protozoos (Kudo 1982) es la causa de que se encuentren marcadas similitudes en cuanto a las especies halladas en los lagos cráter de Puebla con respecto a las determinadas en otras regiones del mundo, como en el lago Douglas, en Michigan (Cairns et al. 1973b). Por tanto, es posible considerar que la composición protozoológica de las aguas interiores presenta un cierto número de componentes comunes en todas las partes del mundo. Entre estos se puede mencionar a los géneros Monas, Bodo, Pleuromonas, Urotricha, Cyclidium y Cinetochilum, entre otros. Los organismos mencionados tienen, además de una gran capacidad de dispersión y de resistencia a diferentes condiciones ambientales, un elevado potencial competitivo que les permite establecerse rápidamente en los sustratos, permanecer en ellos e impedir que nuevas especies colonizadoras lleguen a establecerse. Debido a estas características, son consideradas como especies "pioneras" (Cairns y Henebry 1982).

En los lagos las especies colonizadoras más típicas fueron Bodo caudatus, Cyclidium glaucoma, Bodo saltans, Cryptomonas ovata, Cinetochilum margaritaceum, Stylonychia notophora, Monas minima, Goniomonas truncata, Aspidisca cicada, Mayorella microperuca y Copromonas subtilis. Estas especies coincidieron en su gran mayoría con las especies pioneras enlistadas por los autores mencionados, lo cual apoya la afirmación de su amplia capacidad de dispersión y de competencia, que favorecen su llegada y permanencia en los sustratos.

Cairns y Yongue (1977) afirman que las comunidades de protozoos son reguladas por factores internos y externos. Entre los principales factores internos están las relaciones interespecíficas y los cambios en la composición de la comunidad a través del tiempo. Los factores externos más importantes son el ambiente físico y químico, el tipo de sustrato, las tasas de colonización y extinción y las perturbaciones. La interacción de todos estos factores determina la composición de la comunidad de protozoos en un cuerpo de agua en un momento determinado. En los lagos cráter existieron evidencias de la influencia de varios de estos factores, como por ejemplo del ambiente físico y químico, de las diferencias en la capacidad de colonización y permanencia de las especies en

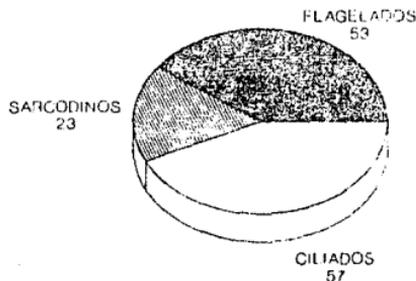
los sustratos, de los cambios que se presentan en la composición de las especies a lo largo del tiempo y de la influencia de las perturbaciones sobre la composición de la comunidad.

En los lagos el mayor número de especies fue de ciliados, sin embargo constituyeron un número prácticamente igual los flagelados, mientras que el número de especies de sarcodinos fue considerablemente menor (Gráf. 6). Pratt *et al.* (1986) encontraron proporciones semejantes de los grupos de protozoos en un pequeño lago eutrófico y Cairns y Henebry (1982) hallaron un resultado similar en estudios de colonización en el laboratorio.

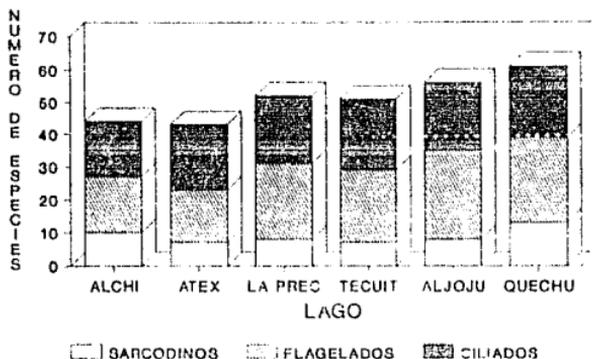
El lago que presentó el mayor número de especies fue Quechulac (61), mientras que los de número menor fueron Atexcac (43 especies) y Alchichica (44 especies). En la Gráfica 7 se presenta el número de especies totales halladas en cada lago y el número de especies de amibas, flagelados y ciliados que formaron este total. Como ya se mencionó, el número total de especies fue un poco menor en los lagos más concentrados y más elevado en Quechulac y Aljojuca, los lagos con menor concentración de sales.

El número de especies encontradas en los sustratos durante la colonización fue similar a lo observado en otros estudios como el de Cairns *et al.* 1973b, realizado en la zona bentónica del lago Douglas, donde se observaron 122 especies; el de Yongue y Cairns 1971b que informa los resultados de colonización por protozoos en sustratos colocados en un pequeño estanque de Carolina del Norte y

Gráfica. 6. Número de especies por grupo de protozoos en los lagos cráter.



Gráfica 7. Número Total de Especies por lago y grupo

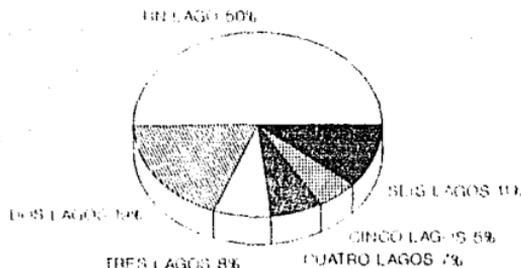


en el que se observaron 96 especies. Existen también otros trabajos en donde los números fueron considerablemente mayores, por ejemplo el de Pratt *et al.* (1986) en un estanque donde se observaron 265 especies y el de Yongue *et al.* (1973) en dos pequeños cuerpos de agua muy cercanos entre sí pero con condiciones ambientales muy diferentes y en los que se informa la presencia de 398 especies.

Puede considerarse que la riqueza de especies de protozoos litorales en los lagos, de acuerdo con los resultados del presente estudio fue moderada, si se compara con los números hallados en los trabajos mencionados anteriormente. Un factor que es necesario tomar muy en cuenta consiste en que los sustratos únicamente fueron colocados en un punto de cada lago, lo cual limitó notablemente la posibilidad de encontrar números mayores de especies. En los otros estudios el número de estaciones muestreadas fue varias veces mayor, hecho que favoreció la aparición de números más elevados de especies.

En la gráfica 8 se presentan los porcentajes de especies comunes entre los lagos. Se observa que únicamente el 11% (15) del total de las especies fue común a los seis lagos. En cambio, el 50% (67) solamente fueron encontradas en un lago. Las especies observadas en dos lagos (25) fueron el 19%. Puede considerarse que existió un pequeño grupo de especies comunes a todos o a casi todos los lagos, pero la mayoría de las especies fueron propias de un lago.

Gráfica 8. Porcentajes de aparición de las especies en los lagos.



En el Anexo 2 se muestra la lista de las especies indicándose los lagos en que fueron halladas. Las especies comunes a los seis lagos fueron: Monas vivipara, Monas minima, Copromonas subtilis, Rhynchomonas nasuta, Bodo caudatus, Bodo saltans, Bodo repens, Petalomonas steinii, Mayorella microseruca, Actinophrys sol, Aspidisca cicada, Cinetochilum margaritaceum, Cyclidium glaucoma, Stylonychia notophora y Trochilia minuta. Las especies que se encontraron en 5 de los 6 lagos fueron: Trichamoeba osseosacus, Bodo minimus, Cryptomonas ovata, Pleuromonas jaculans, Chilodonella uncinata, Litonotus fasciola y las amibas del grupo limax.

Las especies encontradas en cuatro lagos fueron: Actinosphaerium eichorni, Anisonema ovale, Bodo globosus, Goniomomonas truncata, Coleps hirtus, Cyclidium citrullus, Halteria grandinella, Oxytricha sp. y Urotricha farcta.

Yongue et al. (1973) compararon las comunidades de protozoos de dos pequeños estanques muy cercanos entre sí pero con condiciones de pH y dureza muy diferentes. Del total de especies que identificaron en los dos estanques un pequeño número (3.4%) estuvo presente en ambos. En el presente estudio ocurrió algo similar, aunque el porcentaje de especies comunes en los seis lagos fue mayor (11%) que el observado por los autores anteriores. Esto se ha interpretado como que existe un grupo de especies de protozoos que es capaz de tolerar un amplio intervalo de condiciones ambientales y presentar, además, una gran capacidad de dispersión, lo cual se

refleja en una elevada persistencia en los sustratos (Yongue *et al.* 1973). Otras especies, en cambio, son menos tolerantes a estas variaciones, lo cual las hace más raras en los diferentes ambientes y, por tanto, en los sustratos. La presencia de una especie en un sustrato, en un momento determinado, depende principalmente de su potencial de dispersión, de su tolerancia a los cambios en las condiciones físicas y químicas del ambiente y de su capacidad competitiva frente a otras especies, tanto las ya establecidas en el sustrato como las que continuamente llegan a intentar colonizarlo (Yongue *et al.* 1973, Cairns y Yongue 1977).

En el Cuadro III se presentan los valores de número de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), índice de diversidad máxima (H'_{max}) y equitatividad (E) para las comunidades de protozoos litorales de los lagos. Para el cálculo de este índice se consideraron las cuentas de números de individuos de cada especie por mililitro de agua exprimida de los sustratos.

CUADRO III. Valores del Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') para las comunidades litorales de protozoos de los lagos

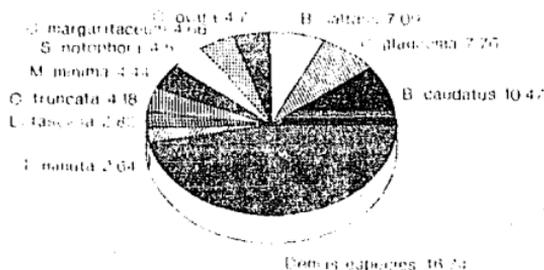
LAGOS	S	H'	H'_{max}	E
QUECHULAC	61	3.562	4.111	0.866
LA PRECIOSA	52	3.266	3.951	0.827
ALCHICHICA	44	3.203	3.784	0.846
ATEXCAC	43	3.016	3.761	0.802
ALJOJUCA	50	3.252	4.025	0.808
TECUITLAPA	51	3.270	3.932	0.832

El mayor valor del índice de diversidad se presentó en Quechulac (3.562) mientras que el menor correspondió a Atexcac (3.016). La equitatividad, que es una medida de la distribución de los individuos entre las especies (Begon *et al.* 1986), también mostró su valor mayor en Quechulac (0.866) y el menor en Atexcac (0.802). Esto significa que en Quechulac la mayoría de las especies se presentan en números similares, mientras que en Atexcac pocas especies se presentaron con números elevados y muchas con números bajos. Resaltó el hecho de que los menores valores de la diversidad se observaron en Atexcac, Tecuitlapa y Alchichica. En estos tres lagos puede considerarse que existe un cierto grado de estrés sobre los organismos debido, en el caso del primero y el último, a la salinidad, y en Tecuitlapa debido a las condiciones eutróficas. Wilhm (1967, citado en Washington 1984) estableció mediante el uso de los valores del Índice de Diversidad de Shannon-Wiener en comunidades de invertebrados acuáticos, que valores de 3-5 corresponden a aguas limpias. Si este criterio es aplicable a los valores de diversidad de las comunidades de protozoos puede concluirse que en todos los lagos el agua no está contaminada. Como ya se mencionó, los valores del índice de diversidad muy cercanos

a 3 en Alchichica, Atexcac y Tecuítlapa son un reflejo de otros factores de estrés y no de la presencia de elevadas cantidades de materia orgánica contaminante en los lagos.

En la gráfica 9 se presentan los porcentajes de dominancia, según el coeficiente simple de dominancia (Krebs 1978) de las 10 especies más importantes considerando los seis lagos y basándose en los datos de frecuencia y abundancia de las especies. De éstas, 5 correspondieron a flagelados y 5 a ciliados. *Bodo caudatus* fue la especie que dominó globalmente en los lagos. Se trata de una especie de flagelado euribionte (es decir, capaz de resistir grandes variaciones de diversos factores ambientales), que ha sido observada en formas morfológicamente indistinguibles en ambientes marinos, de agua dulce y edáficos (Zhukov 1991); habita típicamente en ambientes donde existe descomposición de materia orgánica, con la consecuente presencia de números elevados de bacterias (Calaway y Lackey 1962). Este hecho, unido a la presencia entre las especies dominantes de otros protozoos devoradores de bacterias como los flagelados *B. saltans* (también euribionte) y *Monas minima*, y el ciliado *Cyclidium glaucema*, indicó la existencia en los sustratos, y en la zona litoral de los lagos, de abundantes cantidades de bacterias. Lo anterior sugiere que en la zona litoral de todos los lagos existe un proceso intenso de descomposición de materia orgánica. Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) midieron el porcentaje de materia orgánica presente en el sedimento de la zona litoral de los lagos y establecieron la presencia de cantidades

Gráfica 9. Especies dominantes en los seis lagos.



importantes. La Preciosa es el lago con el valor más alto (5.6%) mientras que Tecuítlapa resultó con el valor menor (1.5%).

Los flagelados predominantes fueron los del grupo tradicionalmente conocido como "flagelados heterótrofos", el cual carece de una definición precisa. Una definición operativa es: protistas de vida libre que se mueven y/o alimentan por medio de flagelos y que se alimentan exclusivamente de forma heterótrofa o, si presentan plastos, son también capaces de ingerir partículas (Patterson y Larsen 1991). Ya se mencionó que *B. caudatus* dominó en todos los lagos, excepto en Tecuítlapa, en donde *B. saltans*, una especie parecida pero más pequeña, fue la dominante. En este punto es necesario mencionar que algunos autores (Hänel 1979, Vickerman 1991) consideran que *B. saltans* es la misma especie que *P. jaculans*. Lo anterior es importante porque según ha señalado Fenchel (1986) *P. jaculans* está especializado en el consumo de bacterias suspendidas en el agua, las que conduce hacia su citostoma por medio de movimientos de su flagelo anterior. *B. caudatus*, en cambio, consume bacterias unidas débilmente a la superficie de partículas detritales en suspensión (Caron 1991). El mismo autor señala que la importancia de las partículas de detritos como microhábitats para los flagelados se hace mayor a lo largo de un gradiente que va de la eutrofia hacia la oligotrofia. Esto explicaría la dominancia de *B. saltans* (*P. jaculans*) en Tecuítlapa, lago eutrófico en el cual las bacterias se encuentran en números mayores que en los lagos oligotróficos (Beaver y Crisman 1982) y principalmente en forma no agregada. En estas condiciones la estrategia de alimentación de *B. saltans* (*P. jaculans*) es más efectiva. En los lagos oligotróficos la importancia de las partículas detritales como fuente de alimentación para los flagelados es mayor pues los números de bacterias libres son más bajos. En este caso la estrategia de alimentación de *B. caudatus* es más adecuada y le permite dominar sobre otras especies.

En contraste, los ciliados presentaron mayor diversidad de papeles tróficos, tales como bacterívoros, algívoros, rapaces y omnívoros (Pratt y Cairns 1985). También se observaron números menores de especies de sarcodinos, la mayoría de ellos devoradores de bacterias y omnívoros (especialmente devoradores de algas). *Cyclidium glaucoma* fue el ciliado más común, y se trata de una especie de muy amplia distribución que ha sido registrada en medios dulceacuáticos, salobres y marinos (Aladro *et al.* 1990).

En el Cuadro IV se muestran las 10 especies dominantes en cada lago y el porcentaje de dominancia de cada una de ellas, así como el porcentaje acumulado de las 10.

CUADRO IV. Especies dominantes en cada lago y su porcentaje de dominancia

ESPECIES	LAGOS					
	QUECHU	LA PRE	ALCHI	ATEXC	ALJO	TECUI
Actinophrys sol						2.76
Aspidisca cicada		3.14		2.11		
Bodo caudatus	7.24	15.30	12.07	12.48	11.95	2.80
Bodo saltans		7.70	4.64	5.08	6.70	16.02
Chilodonella uncinata					7.39	
Cinetochilum margaritaceum	4.07	2.01		4.03	13.34	
Copromonas subtilis				2.57		
Cryptomonas ovata	9.01			15.44	4.88	
Cyclidium cilrullus	3.58					
Cyclidium glaucoma	6.53	4.36	11.56	12.01	7.07	6.56
Cyathomonas truncata	4.34	9.58				
Entosiphon sulcatum	6.02					
Flagelado 7				3.50		
Glenodinium quadridens		7.42				
Hemidinium nasutum						7.83
Litonotus fasciola			3.98			7.87
Mayorella microeruca	3.34					
Mesodinium acarus	4.00					
Monas minima	6.48	4.12		4.09	7.02	
Monas socialis		6.48				
Monas termo			7.62			
Peridinium sp.			3.98			
Pleuromonas jaculans		4.93				
Rhynchomonas nasula			6.30		4.28	
Sphaerophrys sol						2.76
Stylonychia notophora			5.65	12.01	2.51	6.20
Tachysoma polilonella					2.79	
Trochilia minuta			4.60			4.80
Uronema marinum			6.26			
TOTALES	56	65.9	67.5	73.3	67.9	64.4

En este cuadro queda claro el porqué *Bodo caudatus* es la especie dominante cuando se consideran los seis lagos en conjunto. Puede observarse que esta especie aparece entre las 10 dominantes en todos los lagos, y en todos ellos, con excepción de Tecuítlapa, aparece en el primero o segundo lugar de dominancia. También se observa que en el lago de Atexcac las 10 especies dominantes incluyen el valor más elevado de porcentaje de dominancia, mientras que en Quechulac se presenta el valor más bajo. Lo anterior indica que en Atexcac un grupo pequeño de especies se encuentra en números elevados, mientras que en Quechulac la dominancia se encuentra más dispersa y un mayor número de especies tienden a dominar la comunidad. Esto corresponde con la información que proporcionó la equitatividad.

Beaver y Crisman (1982) establecieron, mediante el estudio de los ciliados planctónicos en 20 lagos de agua dulce de Florida, que existen diferencias importantes en los grupos dominantes de ciliados de acuerdo con el estado trófico del lago. En lagos eutróficos predominan, en cuanto a número de organismos, los Scuticociliatidos, Oligotricos y Haptoridos. En cambio, en los lagos oligotróficos predominan los Oligotricos

Según los mismos autores también se presenta un cambio en el tamaño de las especies dominantes pues en los lagos oligotróficos predominan ciliados entre 40 y 50 μm , mientras que en los eutróficos las especies dominantes miden entre 20 y 30 μm . Es posible que las diferencias en el tamaño de las especies de ciliados dominantes se deban a las diferencias en el tamaño del alimento disponible en uno u otro ambiente. En los lagos oligotróficos el alimento principal lo constituyen algas, las cuales son de mayor tamaño. En cambio, en los lagos eutróficos predominan las bacterias, por lo que los ciliados bacterívoros, de menor tamaño, son favorecidos. Esto confirma que existen diferencias en las comunidades de protozoos de lagos con diferente estado trófico y contribuye a explicar el porqué Tecuitlapa presentó la mayor diferencia en cuanto a composición taxonómica.

En los resultados del presente estudio no se observó la tendencia señalada por Beaver y Crisman (1982), pues los grupos de ciliados dominantes fueron variados. En Tecuitlapa se encontró entre los dominantes (Cuadro IV) Cyclidium glaucoma, Scuticociliatido, pero también dominaron Litonotus fasciola, Plurostomatido, Sphaerophrya sol, Suctor, Stylonychia notophora, Hipotrico y Trochilia minuta, Hipostomatido. Puede notarse la ausencia entre las especies dominantes de ciliados Haptoridos y Oligotricos. Solamente la primera y la última de las especies mencionadas tienen un tamaño entre 20 y 30 μm . En los lagos restantes, aún en los más oligotróficos, tampoco se notó una dominancia clara de los Oligotricos. Entre las razones que pueden explicar lo anterior puede mencionarse que en la zona litoral de los lagos, a diferencia de la zona pelágica, el tipo de alimento de que disponen los ciliados es más variado, lo cual favorece que puedan coexistir organismos de tamaño y alimentación diferente. Además, los sustratos de espuma de poliuretano permiten la presencia en su interior tanto de algas (especialmente diatomeas) como de bacterias, propiciando la presencia de ciliados fitófagos y bacterívoros.

Gráfica 10. Grupos Tróficos de Protozoos en los Lagos



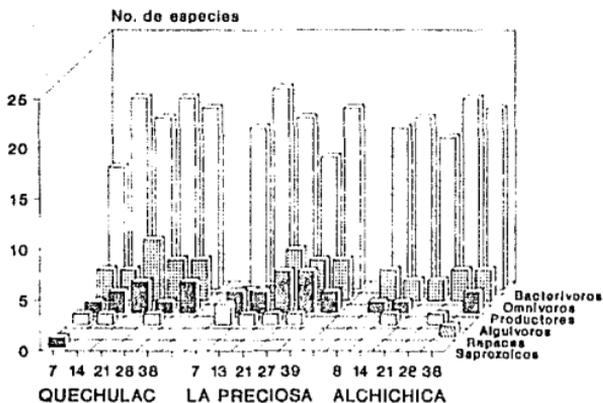
B: Bacterívoros-detritivores A: Algívoros S: Saprozóicos
P: Autótrofos R: Rapaces N: Omnívoros no selectivos

En la gráfica 10 se presenta el número de especies, para cada grupo trófico (según Pratt y Cairns 1985), presente en los lagos. En todos los casos, el grupo con mayor número de especies fue el de los bacterívoros (p. ej. *Bodo*, *Cyathomonas*, *Monas*, *Cyclidium*). El segundo grupo en importancia, excepto en Aljojuca, fue el de los protozoos con alimentación omnívora, es decir, aquéllos que se alimentan de algas, principalmente diatomeas que colonizan los sustratos, bacterias y detritos (p. ej. *Mavorella*, *Pelomyxa*, *Lacrymaria*). Los productores (*Cryptomonas*, *Chlamydomonas*), rapaces (*Sphaerophrys*) y saprozóicos estuvieron representados por números menores de especies.

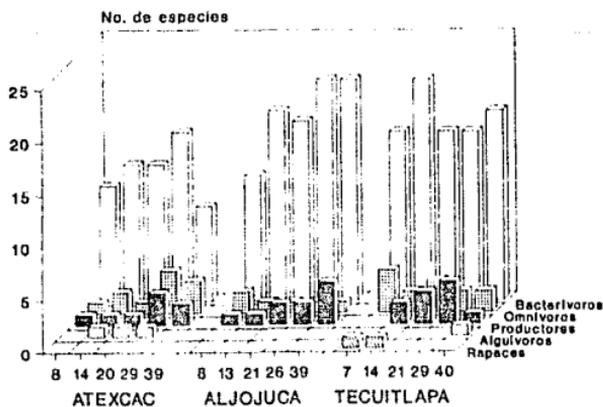
En las gráficas 11 y 12 se presenta la variación en los grupos tróficos de protozoos durante el proceso de colonización.

Según lo observado por Pratt y Cairns (1985) en diferentes ambientes acuáticos, los bacterívoros son el grupo predominante, seguido por los productores. Ya se mencionó que en los lagos cráter (excepto en Aljojuca) esto no ocurre de la misma manera, y que los productores ocuparon generalmente el tercer lugar en número de especies, desplazados por el grupo de los omnívoros no selectivos.

Gráfica 11. Variación de los grupos tróficos durante la colonización.



Gráfica 12. Variación de los grupos tróficos durante la colonización.



La situación anterior también se presentó cuando se analizó la variación en el número de especies de cada grupo trófico durante la colonización. Entre las causas de lo anterior pueden mencionarse las siguientes:

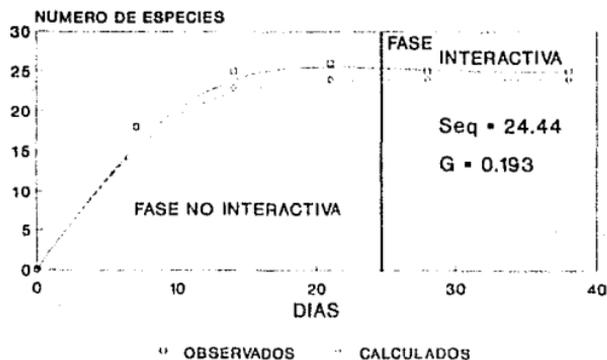
1) los tiempos de colecta de los sustratos empleados por Pratt y Cairns (1985) generalmente fueron diferentes de los empleados en este estudio. Según los mismos autores, los productores son el grupo dominante durante los primeros días de la colonización de los sustratos (1 y 3 días) pero son superados por los bacterívoros a partir del día 7. Como en el presente estudio la primera colecta de los sustratos se hizo a los 7 días, es posible que en este tiempo el número de especies de productores ya se encontrara en declinación.

2) en los trabajos de Cairns y colaboradores generalmente se colocan los sustratos en la zona pelágica, no en la zona litoral. Por tanto las posibilidades de colonización por parte de flagelados autótrofos planctónicos es mucho mayor, y los mismos autores mencionan que son especies de este grupo las primeras colonizadoras. En los sustratos colocados en la zona litoral la posibilidad de colonización inicial por formas planctónicas es más reducida, y los elevados números de diatomeas que existen en el lugar favorecen la colonización rápida por parte de este grupo. Entonces, las diatomeas prosperan y disponen de la luz y los nutrientes presentes, haciendo más difícil el establecimiento de otras especies autótrofas -entre ellas las flageladas planctónicas- que se presentan más tarde en el proceso de colonización.

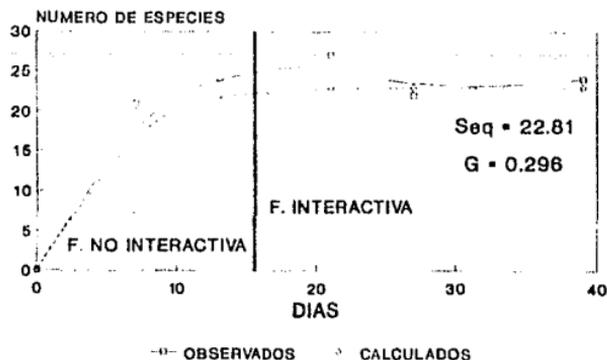
3) los elevados números de diatomeas favorecen también el desarrollo de las especies de protozoos que son capaces de alimentarse de ellas. Muchas de estas especies corresponden al grupo de los omnívoros no selectivos, los cuales se alimentan indistintamente de bacterias, algas y detritos. Lo anterior se confirmó ya que la mayoría de las especies de este grupo que se encontraron en los lagos fueron observadas devorando diatomeas.

En las gráficas 13 a 18 se presentan las curvas observadas y las ajustadas mediante el modelo de colonización de los sustratos artificiales por protozoos, y se indica la parte correspondiente a la fase no interactiva y a la interactiva con base en el valor de 99% (tiempo necesario para alcanzar el 99% de las especies en el equilibrio) obtenido con el modelo. Los esquemas representan las tendencias en el comportamiento del número de especies con respecto al tiempo. El número máximo de especies encontradas en un sustrato

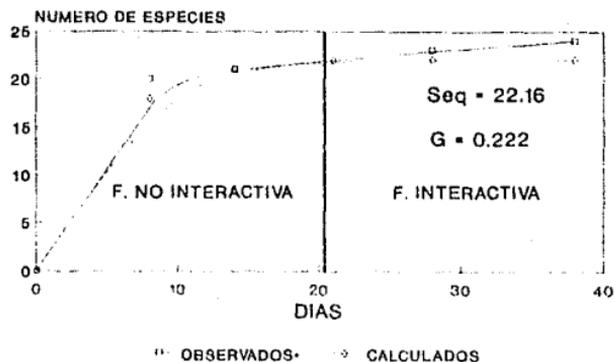
Gráfica 13. Colonización
Quechulac



Gráfica 14. Colonización
La Preciosa

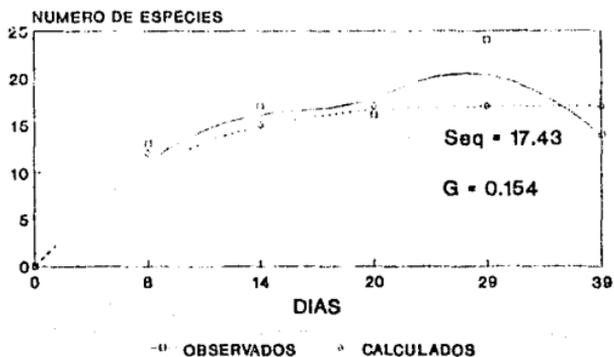


**Gráfica 15. Colonización
Alchichica**



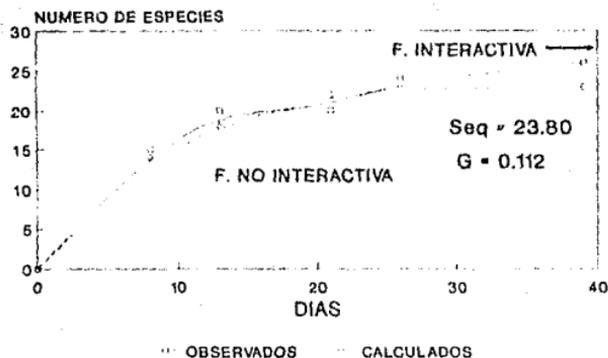
• Se eliminó el dato de 21 días

**Gráfica 16. Colonización
Atexcac***

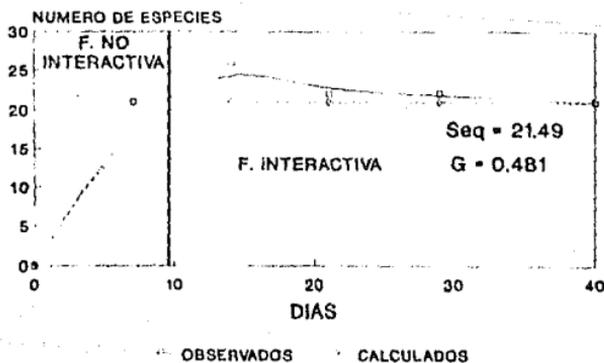


• Los datos no ajustaron con el modelo

Gráfica 17. Colonización
Aljojuca



Gráfica 18. Colonización
Tecuitlapa



fue de 27 y correspondió a La Preciosa (21 días, Gráf. 14), mientras que el menor fue de 13 encontrado en Atexcac (7 días, Gráf. 16). La colonización en todos los lagos siguió un patrón de aumento paulatino hasta alcanzar un máximo y, posteriormente, un estado de equilibrio en donde el número de especies presentes se mantuvo prácticamente constante.

El lago que con mayor rapidez alcanzó el equilibrio fue Tecuitlapa (Gráf. 18), pues el número máximo de especies se presentó a los 14 días y, posteriormente, a partir de los 21, disminuyó y permaneció constante. Las curvas de Quechulac y La Preciosa se comportaron de forma similar (Gráfs. 13 y 14), alcanzando su máximo después de los 20 días.

Atexcac requirió de un lapso mayor para alcanzar el máximo de especies (28 días, Gráf. 16). Aljojuca presentó el máximo a los 40 días (Gráf. 17). Según la Gráfica 15 Alchichica alcanzó el equilibrio aproximadamente a los 21 días, sin embargo debe mencionarse que el número de especies encontrado en ese muestreo fue anormalmente bajo, por lo cual se decidió eliminar el dato. El esquema representa la curva de colonización ajustada sin el dato de 21 días.

Se observó que los sustratos mostraron en todos los lagos los valores mayores de colonización en los primeros 14 días, hecho que coincide con los señalado por Cairns *et al.* (1973b) para sustratos colocados en la zona bentónica del lago Douglas. Como en los lagos cráter los sustratos también estuvieron colocados cerca del fondo, las condiciones en ambos casos fueron similares.

La colonización de los sustratos en todos los lagos presentó las dos fases mencionadas por Cairns y Henebry (1982). Sin embargo, la duración de una y otra en cada uno de ellos fue variable. Tecuitlapa presentó una fase no interactiva corta (aproximadamente 10 días), alcanzando el equilibrio rápidamente. Un resultado similar lo encontraron Pratt *et al.* (1986) en un pequeño lago eutrófico en Washington y atribuyeron la elevada velocidad de colonización al estado trófico. En Aljojuca la fase no interactiva tuvo una larga duración y el equilibrio se alcanzó aproximadamente a los 42 días. Estas variaciones están relacionadas con la tasa de colonización (número de especies nuevas que colonizan el sustrato por unidad de tiempo), la cual corresponde con el estado trófico del cuerpo de agua estudiado. Las mayores tasas de colonización se presentan en lagos eutróficos y las menores en lagos oligotróficos (Plafkin *et al.* 1980).

En el cuadro V se muestran los resultados del análisis de regresión no lineal y de la prueba de carencia de ajuste que se realizaron con los datos de colonización de los lagos.

CUADRO V. RESULTADOS DEL ANALISIS DE REGRESION NO LINEAL PARA LOS DATOS DE COLONIZACION EN LOS SEIS LAGOS

LAGO	G	±	Error est.	Seq	±	Error est.	199% días	F	Carencia de ajuste ($\alpha=0.05$)
Aljojuca	0.112	±	0.012	23.81	±	0.774	41.5	3.297	No significativa
Atexcac	0.154	±	0.062	17.44	±	1.58	29.9	24.34	Significativa
Quechulac	0.193	±	0.018	24.45	±	0.437	23.9	0.975	No significativa
Alchichica*	0.222	±	0.026	22.16	±	0.470	20.8	1.96	No significativa
La Preciosa	0.296	±	0.054	22.81	±	0.523	15.6	1.111	No significativa
Tecuitlapa	0.481	±	0.193	21.49	±	0.445	9.6	1.059	No significativa

199% Aljojuca: Extrapolado más allá de los datos reales

* Se eliminó el dato de 21 días

Tecuitlapa, el lago más eutrófico, presentó el valor mayor de G y el t99% menor. El menor valor de G, y por tanto el mayor de t99%, se encontró en Aljojuca. Los lagos menos concentrados, Quechulac y Aljojuca tuvieron los valores más altos de Seq y el valor menor se presentó en Atexcac, uno de los lagos salinos.

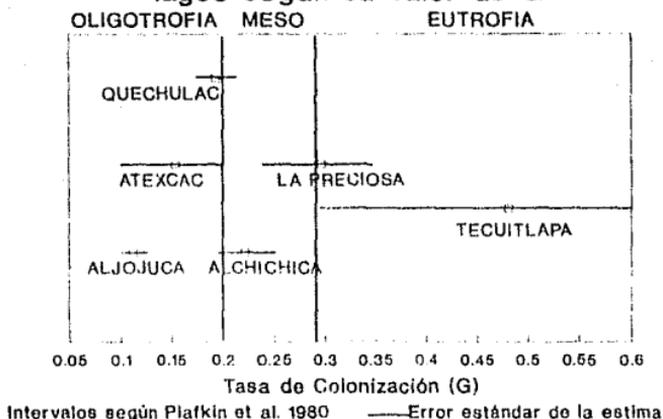
La ecuación de regresión de Atexcac resultó con una carencia de ajuste significativa. Esto significa que no hubo una buena concordancia entre los valores previstos por la ecuación de regresión y los valores observados. Por lo anterior puede considerarse que la colonización en este lago no se ajustó al modelo. A pesar de lo anterior, en el Cuadro V se presentan los valores estimados para este lago de los parámetros G y Seq, mencionándose que deben tomarse con las reservas del caso.

Es importante señalar que la prueba de carencia de ajuste, aunque útil para conocer si el modelo se ajusta adecuadamente a los datos, no debe ser el único criterio para determinar la calidad del mismo. De acuerdo con Curts (1984) y con Draper y Smith (1981) el "análisis de los residuos" es el criterio básico para evaluar lo adecuado que es el modelo de regresión, sea este lineal o no lineal, para un conjunto de datos.

Por medio del análisis gráfico se verificó que los residuos de las regresiones cumplieran con las suposiciones de normalidad, media igual a cero, independencia y homoscedasticidad. En el caso de Alchichica, permitió detectar la existencia de valores extremos para los datos de 21 días por lo cual se decidió eliminar ese tiempo de muestreo y realizar nuevamente el análisis de regresión.

En Alchichica la eliminación del dato del día 21 se debió a que se encontraron valores anormalmente bajos del número de especies. Según Plafkin *et al.* (1980) esto puede deberse a situaciones de perturbación del proceso de colonización. Aunque en el presente caso no se tienen evidencias claras de que haya ocurrido una perturbación en los sustratos y sólo es posible suponer que otro factor alteró el proceso.

Gráfica 19. Ubicación trófica de los lagos según su valor de G

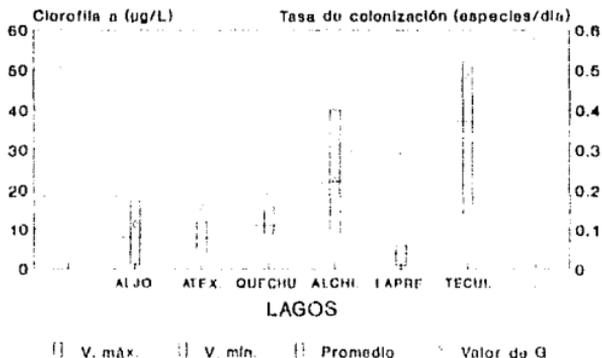


Plafkin *et al.* (1980) y Henebry y Cairns (1984) han señalado la relación que existe entre los valores de la tasa de colonización G, y el estado trófico de los cuerpos de agua. Valores mayores de G corresponden a cuerpos de agua eutróficos.

En la gráfica 19 se presenta la posición trófica de cada uno de los lagos estudiados en relación con los intervalos de variación del parámetro G, según el criterio de Plafkin *et al.* (1980). Se observa que a Aljojuca y Atexcac les corresponden condiciones oligotróficas, a Quechulac y Alchichica condiciones intermedias entre la oligotrofia y la mesotrofia, en tanto que La Preciosa es mesotrófico con tendencia eutrófica y Tecuitlapa es claramente eutrófico.

Garzón (1990) obtuvo concentraciones litorales de clorofila "a" (fitoplanctónica) y valores de nutrientes en los lagos. Con base en sus datos, los clasificó de la siguiente forma de acuerdo con su estado trófico: La Preciosa y Atexcac, oligotróficos; Alchichica oligo-mesotrófico, Quechulac y Aljojuca mesotróficos y Tecuitlapa eutrófico. Al comparar estos resultados con los de la gráfica 20 se observa que para cuatro de los lagos el valor de G arrojó resultados muy similares a los de la concentración de clorofilas y nutrientes. La discrepancia más importante se presentó en los casos de Aljojuca y La Preciosa. El valor de G de Aljojuca lo ubicaría como oligotrófico. Los datos de Garzón (1990) indican

Gráfica 20. Concentración de clorofila vs tasa de colonización



que es mesotrófico. En la gráfica 20 se presenta la relación entre los valores de concentración de clorofila *a* en la zona litoral de los lagos (según Garzón 1990) y los valores del parámetro *G*, tasa de colonización. Se observa también claramente que las mayores discrepancias se presentan en los casos de Aljojuca y La Preciosa.

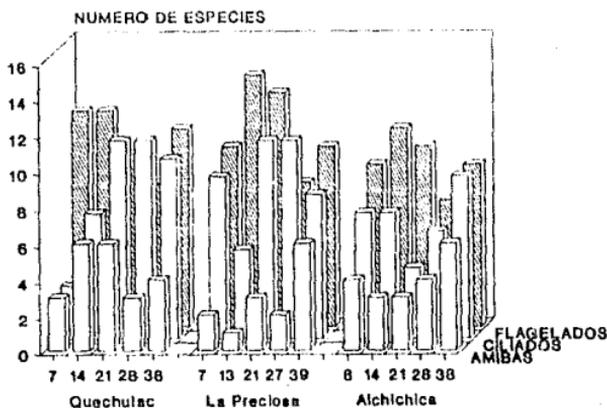
La posible explicación para esta diferencia radica en que la zona litoral de Aljojuca es usada intensivamente para el lavado de ropa. Entre los productos de lavado más ampliamente usados se encuentran (según observaciones realizadas) detergentes y blanqueador (hipoclorito de sodio). Se piensa que estos compuestos pueden tener un efecto tóxico sobre las especies de protozoos litorales, causando que la colonización se produzca por especies que vienen desde puntos más lejanos del lago -en donde el tóxico está más diluido- y aumentando el tiempo de colonización. Lo anterior se reflejaría en una colonización lenta de los cubos de poliuretano y, por tanto, en bajos valores de *G*.

En el caso de La Preciosa, la concentración de clorofila "*a*" indica que se trata de un lago oligotrófico, sin embargo el valor de *G* señala condiciones mesotróficas o ligeramente eutróficas (Plafkin *et al.* 1980). Esto último puede deberse a las características particulares del lugar en donde fueron colocados los sustratos, pues se trató de una zona muy somera en donde existen abundantes macrofitas y gran cantidad de algas

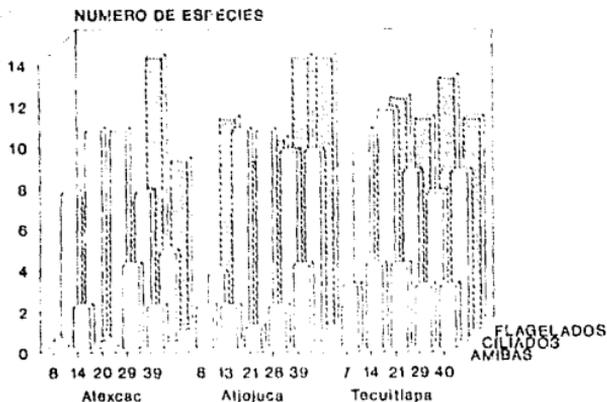
filamentosas, además de proporciones importantes de materia orgánica en el sedimento (Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez 1989). La tasa de colonización encontrada sería un reflejo de las condiciones particulares del lugar donde se colocaron los sustratos, las cuales son diferentes de las que prevalecen en la totalidad del lago.

También se debe resaltar que los resultados de tasas de colonización y su relación con el estatus trófico deben ser manejados con cuidado cuando los sustratos han sido colocados en la zona litoral. La tasa de colonización muestra adecuadamente el estatus trófico del sitio de colocación, pero para lagos de gran tamaño, o con una gran diversidad de características litorales, los resultados puntuales pueden no reflejar convenientemente la condición trófica global del cuerpo de agua. En el caso de los lagos cráter, Alchichica fue el que presentó el problema de forma más aguda, puesto que posee una gran diversidad de hábitats en su zona litoral. Por ello, la colocación de los sustratos en este lago se hizo en una zona más profunda para evitar las condiciones diferentes causadas por la presencia de concreciones calcáreas en la zona litoral. Estas concreciones forman pequeñas "lagunas", más o menos aisladas del resto del lago, en donde las condiciones ambientales son notablemente diferentes. Lo anterior también señala la importancia de obtener muestras en diferentes puntos del lago para tener una visión global más completa de las condiciones del mismo.

Gráfica 21. Proporción de sarcodinos, flagelados y ciliados por muestreo



Gráfica 22. Proporción de sarcodinos, flagelados y ciliados por muestreo



Las gráficas 21 y 22 muestran la variación en los números de especies de ciliados, flagelados y amibas a lo largo del proceso de colonización en los diferentes lagos.

Al analizar los cambios en el número de especies de flagelados, ciliados y amibas durante el proceso de colonización se observó que los lagos presentaron dos patrones diferentes. En el primero, que incluyó a Quechulac, La Preciosa, Alchichica y Aljojuca, el grupo predominante durante el inicio de la colonización (hasta los 14 días) fue el de los flagelados. Posteriormente, el número de especies de ciliados se incrementa y se hace similar o ligeramente superior al número de especies de flagelados.

El segundo patrón de colonización, mostrado por Atexcac y Tecuítlapa, consiste en el predominio de las especies de ciliados en el inicio de la colonización (7 a 14 días) y un posterior incremento del número de especies de flagelados para convertirse en el grupo dominante durante la fase final del estudio.

Cairns y Henebry (1982) mencionan que el comportamiento típico de los sustratos es alcanzar una relación de flagelados:ciliados (F:C) de alrededor de 1.0 aproximadamente a los 21 días. Los resultados de Quechulac, La Preciosa, Aljojuca y Tecuítlapa mostraron relaciones F:C cercanas a 1.0 a los 21 días, pero en Alchichica (2.5) y Atexcac (0.0) se presentaron los valores extremos y que están alejados del valor previsto. A lo anterior hay

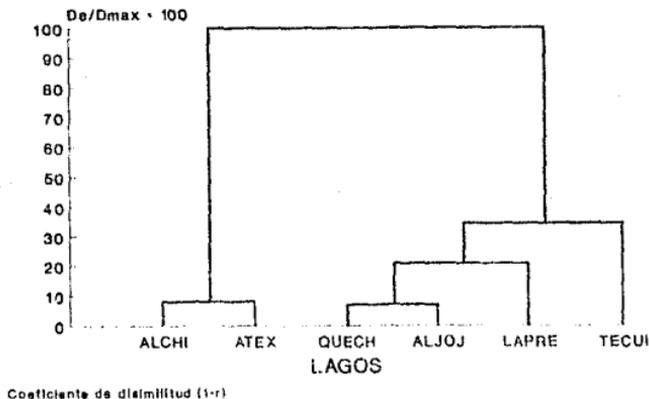
que agregar que en Alchichica se eliminó el dato de 21 días en el análisis de regresión debido a que se presentó un número anormalmente bajo de especies y los datos de colonización de Atexcac no se ajustaron al modelo. Resulta notable que en los dos lagos salinos la colonización haya presentado irregularidades, y se puede plantear la hipótesis de que la salinidad causa un estrés sobre las comunidades de protozoos en los sustratos provocando un comportamiento anormal de la colonización.

Los mismos autores opinan que la relación F:C corresponde, de manera general, a la relación entre autótrofos y heterótrofos en las comunidades de protozoos y que la disminución en la relación F:C de la comunidad podría indicar una sucesión de manera similar a como el descenso de la relación productividad-respiración indica una sucesión en el ecosistema hacia el estado de madurez. Se considera que esto no es totalmente aplicable pues no es adecuado asignar todas las especies de flagelados al grupo trófico de los productores. De hecho, como ya se mencionó, en el presente estudio un gran número de especies de flagelados pertenecieron al grupo de los devoradores de bacterias.

Los datos de esta investigación apoyan, en algunos casos las afirmaciones de Cairns y Henebry (1982), pero en otros aspectos difieren notablemente. El comportamiento de la relación F:C en Atexcac y Tecuítlapa es una clara muestra de lo anterior. Una hipótesis para explicar esto consiste en pensar que la colonización se produce, primero, por los organismos que están disponibles en los alrededores del lugar en donde es colocado el sustrato. En la mayoría de los casos son especies de flagelados las primeras en llegar al sustrato, colonizarlo y proliferar. Pero es probable que en ciertas circunstancias sean especies de ciliados las primeras colonizadoras de los sustratos y se conviertan en el grupo dominante durante la fase inicial. Para que esto pueda ocurrir es necesario que las condiciones ambientales en el interior del sustrato sean favorables y permitan el establecimiento de los ciliados. Un aspecto muy importante consiste en la existencia de suficientes cantidades de alimento (principalmente bacterias y algas) en el sustrato. Al aumentar la materia orgánica aumentan también los números de bacterias y se favorece la colonización por flagelados. La duración del presente estudio no permitió observar la fase en la cual las especies de ciliados son claramente dominantes.

Para comparar las similitudes y diferencias entre los lagos de acuerdo con las condiciones físicas y químicas del agua en su zona litoral y las comunidades de protozoos establecidas en los sustratos artificiales, se realizaron dos análisis de agrupamientos (Gráfs. 23 y 24). En el primero de ellos se utilizaron los datos de las variables físicas y químicas medidas registradas durante el estudio. Se empleó como medida de disimilitud el valor $(1-r)$ en donde r es el coeficiente de correlación. En la gráfica 23 se presenta el dendrograma resultante. En el eje de las x se graficó

Gráfica 23. Dendrograma de asociación
Variables físicas y químicas

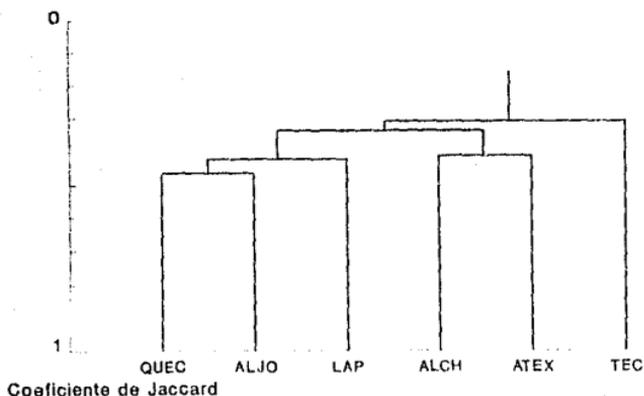


el porcentaje de diferencia (distancia de unión/distancia máxima de unión)*100. La distancia mínima de unión fue de 0.000369 (Quechulac-Aljojuca) y la máxima 0.0003973 (Alchichica-Atexcac con el resto de los lagos).

Los valores de (1-r) entre todos los lagos fueron muy bajos, lo cual significa que son muy similares entre sí. Sin embargo, los lagos más parecidos resultaron Aljojuca y Quechulac, los menos salinos y cuya composición iónica es similar. El segundo grupo lo formaron Alchichica y Atexcac, que son los dos más salinos y también similares en cuanto a la composición iónica. Posteriormente se unen al primer grupo La Preciosa y Tecuitlapa, los otros dos lagos de agua dulce. La diferencia mayor se presentó entre el grupo formado por los cuatro lagos de agua dulce (diluidos) y aquél formado por los dos lagos salinos (concentrados). Esto confirmó la importancia de la salinidad como parámetro para diferenciar a los lagos.

Se realizó también un análisis de agrupamientos con los datos de ausencia-presencia de las especies en cada lago (Ver Anexo 2). Con esto se buscó asociar a los lagos más parecidos en cuanto a la composición de la comunidad de protozoos litorales. En la Gráfica 24 se presenta el dendrograma.

Gráfica 24. Dendrograma de Asociación de los lagos según sus especies comunes



Se observa que los coeficientes de asociación de Jaccard fueron bajos (< 0.5) lo cual indica que las comunidades de protozoos litorales de los lagos no resultaron muy parecidas en cuanto a su composición de especies. Los lagos más semejantes fueron los dos menos salinos: Aljojuca y Quechulac. El segundo grupo se formó con los dos lagos más salinos: Alchichica y Atexcac. Posteriormente se unió al primer grupo el otro lago poco concentrado: La Preciosa. Estos dos grupos se unieron y al final se agrupó con ellos el lago de Tecuítlapa, el único eutrófico.

Si se comparan los resultados anteriores con el análisis de agrupamientos realizado con las variables físicas y químicas se observa que hay un alto grado de coincidencia. La salinidad es el principal factor químico que separa a los lagos y también se refleja en la composición de las comunidades de protozoos. Sin embargo, en el análisis de los datos biológicos aparece un segundo factor de separación que es el estado trófico. Las condiciones eutróficas de Tecuítlapa tuvieron un efecto sobre la composición taxonómica de la comunidad de protozoos litorales que condujo a la presencia de un mayor número de especies diferentes en relación con el resto de los lagos.

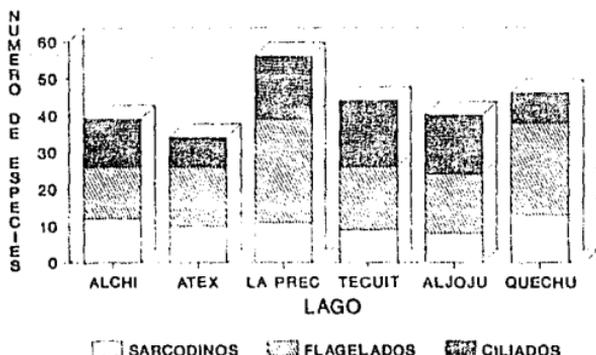
RESULTADOS BIOLÓGICOS DE LA FASE DE LABORATORIO

Durante el estudio de laboratorio se encontraron 111 especies de protozoos de las cuales 21 (19%) no habían sido observadas en la fase de campo. En el Anexo III se muestra la ubicación taxonómica de estas especies.

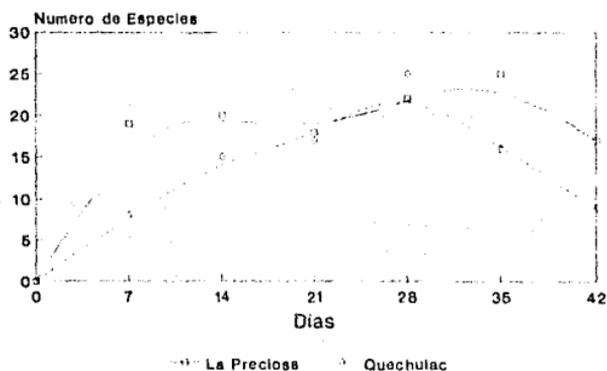
En la gráfica 25 se presenta el total de especies halladas en cada lago durante la fase de laboratorio y los números de ciliados, flagelados y sarcodinos que se encontraron. El comportamiento del número de especies por lago fue diferente a lo observado en el campo pues La Preciosa resultó ser el lago con mayor número de especies (56) seguido por Quechulac (46), Tecuitlapa (44) y Aljojuca (40). Los dos lagos salinos, Alchichica (39) y Atexcac (34), presentaron los valores menores. Se observó que en todos los lagos, con excepción de La Preciosa, el número de especies hallado en el laboratorio fue menor al observado en el campo.

En las gráficas 26 a 28 se presenta la colonización de los sustratos en los acuarios. Es notorio el menor número de especies que colonizaron éstos y el hecho de que el proceso de colonización fue mucho más irregular que el ocurrido en el campo. En este caso el número más elevado de especies fue de 25 (Quechulac 28 días) y el menor 8 (Atexcac 28 días y Quechulac 7 días).

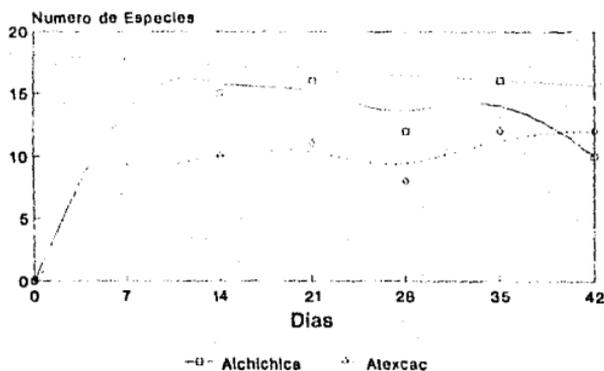
Gráfica 25. Número total de especies por lago y grupo. Fase de laboratorio



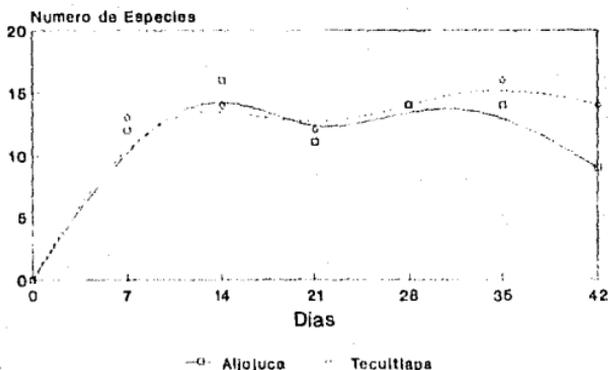
Grafica 26. Colonizacion en Laboratorio
La Preciosa y Quechulac



Grafica 27. Colonizacion en Laboratorio
Alchichica y Atexcac



Grafica 28. Colonización en Laboratorio
Aljojuca y Tecuittlapa



Los resultados de la colonización efectuada en el laboratorio indican diferencias importantes con el desarrollo del proceso en los lagos. En general, puede considerarse que el número de especies fue menor y el comportamiento de la colonización se tornó muy errático. Entre los factores que pudieron influir para la obtención de estos resultados inadecuados están: 1) la presencia en los acuarios de un menor número de fuentes potenciales de organismos colonizadores hacia los sustratos; 2) la cercanía de los sustratos, que pudo permitir el paso de especies de unos a otros; 3) las diferencias en las condiciones ambientales en relación a las que se presentaron en los lagos.

En el Cuadro VI se presentan los resultados del análisis de regresión no lineal para los procesos de colonización en los acuarios. Se observa que, como era de esperarse, los resultados de G y de Seq obtenidos en el laboratorio difieren considerablemente de los determinados para la colonización efectuada directamente en los lagos. Se observa también que los errores estándar asintóticos de las estimaciones de los parámetros son, en la mayoría de los casos, muy grandes, lo cual indica una gran incertidumbre en las estimaciones. Debido a la falta de repeticiones en los sustratos colocados en el laboratorio, no fue posible aplicar la prueba de carencia de ajuste para las ecuaciones obtenidas (Kleinbaum *et al.* 1988). Los datos del lago de Alchichica no ajustaron en lo absoluto con el modelo de regresión utilizado.

**Cuadro VI. RESULTADOS DEL ANALISIS DE REGRESION
NO LINEAL PARA LA COLONIZACION EN EL LABORATORIO**

LAGO	G	±	Error. est.	Seq	±	Error est.	199% días
Aljojuca	0.462	±	0.877	12.75	±	1.27	10.0
Atexcac	0.106	±	0.040	11.36	±	1.17	43.5
Quechulac	0.140	±	0.135	16.78	±	3.57	32.9
Alchichica			No	ajustó			
La Preciosa	0.370	±	0.334	20.44	±	1.48	12.5
Tecuitlapa	0.371	±	0.216	14.02	±	0.65	12.4

Puede concluirse que los resultados de campo del presente estudio confirmaron, en su mayor parte, los hallazgos de Cairns y colaboradores (Cairns *et al.* 1969, 1973b, 1976, Cairns y Henebry 1982, Henebry y Cairns 1984, Plafkin *et al.* 1980, Yongue *et al.* 1971, 1973) quienes han estudiado durante largo tiempo diferentes aspectos del uso de los sustratos artificiales de espuma de poliuretano como un método de colecta y estudio de los protozoos en cuerpos de agua naturales. La comunidad de protozoos que se desarrolló en los sustratos reflejó las diferencias en las condiciones ambientales de las zonas litorales entre los lagos, especialmente las variaciones en la salinidad. El estudio de la composición protozoológica de las comunidades permitió conocer, de una manera sencilla y efectiva, cuáles son las especies de protozoos más numerosas e importantes en la zona litoral de los lagos. Los sustratos colocados en los lagos fueron colonizados por los protozoos de acuerdo con el modelo de colonización de islas deshabitadas de Mac Arthur y Wilson (Cairns *et al.* 1969), a pesar de no cumplir totalmente con los supuestos del modelo en el sentido que los sustratos no estaban muy alejados de las posibles fuentes de colonización (generalmente los sustratos se colocan en la zona pelágica). Los valores de la estimación del parámetro G del modelo mostraron una buena relación con el estado trófico de cada lago, con excepción de Atexcac en donde hubo una carencia de ajuste significativa. Las muestras obtenidas a través de los sustratos reflejaron las diferencias físicas, químicas y biológicas de los lagos y proporcionaron un buen número de especies de protozoos, algunas de las cuales pueden suponerse típicamente litorales pero otras fueron características del plancton, lo cual habla de la capacidad muestreadora de los sustratos. Sin embargo, un mayor número de estaciones y réplicas en cada lago seguramente hubiera proporcionado una visión más completa de las diferentes especies de protozoos que viven en la zona litoral. Esto no fue posible debido a que el tiempo necesario para revisar adecuadamente más muestras hubiera impedido realizar el estudio comparado en los seis lagos.

Una aportación valiosa del presente estudio consiste en comprobar que la mayor parte de la teoría que soporta el uso de sustratos de espuma de poliuretano para el estudio de los protozoos es válida en cuerpos de agua de latitudes bajas y clima subtropical. Hasta la fecha, los estudios al respecto se habían realizado en cuerpos de agua en latitudes mayores y climas templados o fríos. Puede concluirse que la colonización de los sustratos se comporta de la misma manera aún en cuerpos de agua de climas diferentes. También es este el primer estudio en donde se compara la colonización en cuerpos de agua dulce y cuerpos de agua atalasohalinos, verificándose la influencia de la salinidad sobre las comunidades de protozoos.

Recientemente Foissner *et al.* (1992), con base en una comparación del número de especies de ciliados encontradas en los sustratos naturales de un río y sustratos artificiales colocados *ex profeso* concluyeron que los sustratos artificiales no son un buen método para recolectar protozoos y que el número de especies en los sustratos naturales es mayor que en los artificiales. Los resultados de estos autores no son totalmente comparables con las del grupo de Cairns y colaboradores por dos razones fundamentales: 1) a diferencia de Cairns y su grupo, Foissner únicamente estudia las especies de ciliados; 2) uno de los sustratos artificiales usados por Foissner *et al.* no es espuma de poliuretano sino cubos hechos de esponjas marinas naturales, las cuales tienen una consistencia diferente al poliuretano y esto pudo causar diferencias en los resultados.

Otros aspectos de las críticas de Foissner *et al.* (1992) sobre el uso de los sustratos artificiales, son adecuados. Un problema muy importante de este método de estudio consiste en la desaparición de los sustratos, ya sea por causas naturales (variaciones en la corriente, vientos, etc.) o humanas (vandalismo). La desaparición de los sustratos supone una grave alteración del esquema de la investigación y un incremento en los costos debido a la necesidad de hacer viajes extra para reponer y recolectar los sustratos perdidos. Como en nuestro país es muy común el vandalismo, causado principalmente por la curiosidad e ignorancia de algunas personas, debe tomarse en cuenta adecuadamente este aspecto antes de decidir si se opta por el uso de sustratos artificiales para un estudio particular de protozoos en un cuerpo de agua. Otra opción consiste en la colocación de letreros de advertencia (quizá señalando algún falso peligro o riesgo) que logren disuadir a las personas de apoderarse o mover los sustratos. Se considera que el problema de la desaparición de los sustratos no incide directamente en la efectividad de los mismos como método de muestreo.

El presente estudio confirmó también la importancia de los protozoos dentro del funcionamiento de los cuerpos de agua naturales. Los protozoos que se alimentan de bacterias tienen un papel fundamental en la transferencia de la energía, desde los

descomponedores (bacterias) de la materia orgánica producida por las macrofitas, hasta los niveles tróficos más altos y por ello son el grupo predominante. Sin embargo, los protozoos devoradores de algas, especialmente de diatomeas, fueron también de gran importancia en la zona litoral de los lagos. Esto significa otra vía de transmisión de la energía, en este caso desde los productores microscópicos hacia los niveles superiores. Este doble papel de enlace de los protozoos para el paso de la energía desde los descomponedores y productores hacia los niveles más altos parece fundamental en el funcionamiento de la zona litoral de los lagos cráter.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aladro, L. Ma. A., Martínez, M. Ma. E. y Mayén, E.R. 1990. Manual de Ciliados Psamófilos Marinos y Salobres de México. Cuadernos del Instituto de Biología, U.N.A.M. México. 174 pp.
- Alcocer, J. y Escobar, E. 1988. Limnology of Alchichica Lake (México). Memorias del IV International Symposium on Athalassic (Inland) Saline Lakes. Banyoles. s/p.
- Alcocer, J. y Escobar, E. 1990. The drying up of tne Mexican Plateau axalapzcos. Salinet 4:34-36.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la Región de los Llanos, estado de Puebla (México) An. Esc. Nac. Cienc. Biol. 6: 81-107.
- Anderson, R.O. 1988. Comparative Protozoology, Ecology, Physiology, Life History. Springer-Verlag, Nueva York. 482 pp.
- A.P.H.A., A.W.W.A. y W.P.F.C. 1985. Standard Methods for the examination of water and waste water. 16 Ed., A.P.H.A. (ed.). Washington, D.C. 1268 pp.
- Arredondo, J.L., Borrego, L.E., Castillo, R.M. y Valladolid, M.A. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca de Oriental, Puebla, México. Biotica 8: 37-47.
- Arredondo, J.L., Vera, O., y Ortiz, A.O. 1984. Análisis de Componentes Principales y Cúmulos de datos limnológicos, en el lago de Alchichica, Puebla. Biotica 9: 23-39.
- Arredondo, J.L. y Aguilar, C. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna. En: Gómez, A.S. y Arenas, F.V. (eds.) Contribuciones en Hidrobiología. U.N.A.M., México. pp. 91-133
- Bamforth, S.S. 1982. The Variety of Artificial Substrates Used for Microfauna. En: Cairns, J.Jr. (ed.). Artificial Substrates. Ann Arbor Science Publishers, Michigan. pp. 115-130.
- Bamforth, S.S. 1985. Ecology of Protozoa. En: Lee, J.J., Hutner, S.H. y Bovee, E.C. (eds.). An Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoologists, Kansas. pp. 7-12.
- Brandon, R.A., Maruska, E.J. y Rumph, W.T. 1931. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico. Bull. Southern California Acad. Sci. 80: 112-125.

Beaver, J.R. y Crisman, T.L. 1982. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. Limnol. Oceanogr. 27: 243-256.

Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1986. Ecology: Individuals, Populations, and Communities. Blackwell Sci. Pub., Londres. 876 pp.

Bick, H. 1972. An Illustrated Guide to Ciliated Protozoa used as biological indicators in freshwater ecology. W.H.O. Ginebra. 198 pp.

Borrer, A.C. 1982. Ciliophora. En: Hurlbert, S.H. y Villalobos-Figueroa, A. (eds.). Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies. San Diego State University Ed., San Diego. pp. 54-58.

Cairns, J.Jr. 1982. Freshwater Protozoan Communities. En: Bull, A.T. y Watkinson, A.R.K. (eds.). Microbial Interactions and Communities, Vol. I. Academic Press, Londres. pp. 249-285.

Cairns, J.Jr., Dahlberg, M.L., Dickson, K.L., Smith, N.R. y Waller, W.T. 1969. The relationship of fresh-water protozoan communities to the Mac-Arthur-Wilson equilibrium model. Am. Nat. 103: 439-454.

Cairns, J.Jr., Yongue, W.H. y Boatman, H. 1973a. The relationship between number of protozoa species and duration of habitat immersion. Rev. Biol. 9: 35-42.

Cairns, J.Jr., Yongue, W.H. y Boatman, H.Jr. 1973b. The protozoan colonization of polyurethane foam units anchored in the benthic area of Douglas Lake, Michigan. Trans. Amer. Microsc. Soc. 92: 648-656.

Cairns, J.Jr., Yongue, W.H.Jr. y Kaesler, R.L. 1976. Qualitative Differences in Protozoan Colonization of Artificial Substrates. Hydrobiologia 51: 233-237.

Cairns, J.Jr. y Yongue, W.H. 1977. Factors Affecting the Number of Species in Freshwater Protozoan Communities. En: Cairns, J.Jr. (ed.). Aquatic Microbial Communities. Garland Publish. Inc., Nueva York. pp. 257-303.

Cairns, J.Jr., Kuhn, D.L. y Plafkin, J.L. 1979. Protozoan Colonization of Artificial Substrates. En: Weitzel, R.L. (Ed.). Methods and Measurements of Peryphyton Communities: A Review. ASTM STP 690, American Society for Testing and Materials, Filadelfia. pp. 34-57.

Cairns, J.Jr. y Henebry, M.S. 1982. Interactive and Noninteractive Protozoan Colonization Processes. En: Cairns, J.Jr. (ed.). Artificial Substrates. Ann Arbor Science Publishers, Michigan. pp. 23-70.

Cairns, J.Jr., Plafkin, J.L., Kaesler, R.L. y Lowe, R.L. 1983. Early colonization patterns of diatoms and protozoa in fourteen freshwater lakes. J. Protozool. 30: 47-51.

Calaway, T.W. y Lackey, J.B. 1962. Waste treatment protozoa, Flagellates. Florida Engineers Series No. 3, University of Florida, Florida. 140 pp.

Caron, D.A. y Goldman, J.C. 1990. Protozoan nutrient regeneration. En: Capriulo, G.M. (ed.). Ecology of marine protozoa. Oxford University Press, Nueva York. pp. 283-306.

Caron, D.A. 1991. Heterotrophic flagellates associated with sediment detritus. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 77-92.

Colburn, E.A. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. Hydrobiologia 158: 215-226.

Crisci, J.V. y López, A. Ma. F. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C. 132 pp.

Curds, C.R. 1969. An illustrated key to the British Freshwater Ciliated Protozoa commonly found in activated sludge. Water Pollution Research Technical Paper No. 12, Londres. 90 pp.

Curds, C.R. 1982. British and Other Freshwater Ciliated Protozoa. Part 1. Ciliophora: Kinetofragminophora. Cambridge University Press, Cambridge. 387 pp.

Curds, C.R., Gates, M.A. y Roberts, D. McL. 1983. British and Other Freshwater Protozoa. Part 2. Ciliophora: Oligochyemophora and Polyhymenophora. Cambridge University Press, Cambridge. 474 pp.

Curds, C.R., Bamforth, S.S. y Finlay, B.J. 1986. Report on the freshwater workshop in Kisumu, Kenya (30 June-5 July 1985). Insect Sci. Applic. 7: 447-449.

Curts, J.B. 1984. Introducción al análisis de residuos en biología. Biotica 9: 271-278.

De Buen, F. 1945. Investigaciones sobre la ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. 16: 475-532.

Deflandré, G. 1959. Rhizopoda and Actinopoda. En: Edmonson, W.T. (ed.). Fresh Water Biology. 2a. Ed. W.T. Wiley, Nueva York. pp. 232-264.

- Díaz, E. y Guerra, C. 1979. Estudio limnológico de los axalapascos del estado de Puebla. Resultados preliminar. Memorias del Seminario de Ecología, I.P.N., La Paz, México 20 pp.
- Draper, N.R. y Smith, D. 1981. Applied Regression Analysis. 2a. Ed. John Wiley & Sons, Nueva York. 709 pp.
- Escobar, E. y Alcocer, J. 1983. Limnological characterization of Alchichica lake, Mexico. Memorias del XXII SIM International Congress. Lyon, Francia. pág. 93.
- Fenchel, T. 1977. The significance of bacterivorous protozoa in the microbial community of detrital particles. En: Cairns J.Jr. (ed.). Aquatic Microbial Communities. Garland Publishing Inc. Nueva York, pp. 529-544
- Fenchel, T. 1986. The Ecology of Heterotrophic Microflagellates. Adv. Microb. Ecol. 9: 57-97.
- Fenchel, T. 1987. Ecology of Protozoa. The Biology of Free-Living Phagotrophic Protist. Science Tech Publishers y Springer-Verlag, Michigan. 197 pp.
- Fernández-Galiano, D. 1976. Silver impregnation of protozoa: procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method. Trans. Am. Microsc. Soc. 95: 557-560.
- Finlay, B.J., Rogerson, A. y Cowling, A.J. 1988. A beginners guide to the collection, isolation, cultivation and identification of freshwater protozoa. Natural Environment Research Council (CCAP), Windermere. 78 pp.
- Foissner, W. 1988. Taxonomic and nomenclatural revision of Sládeček's list of ciliates (Protozoa: Ciliophora) as indicators of water quality. Hydrobiologia 166: 1-64.
- Foissner, W., Unterweger, A. y Henschel, T. 1992. Comparison of Direct Stream Bed and Artificial Substrate Sampling of Ciliates (Protozoa, Ciliophora) in a Mesosaprobic River. Limnológica 22: 97-104.
- Fuentes, A.L. 1972. Regiones naturales del estado de Puebla. Dirección de Publicaciones de la Universidad Nacional Autónoma de México. 143 pp.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. E. García (ed.), México. 217 pp.
- Garzón, M.A. 1990. Caracterización Saprotrofica de los lagos cráter de la Región de los Llanos, Pue. Tesis de Licenciatura (Biología). E.N.E.P. Iztacala, UNAM. México. 102 pp.

- Gasca, D.A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección Científica Prehistoria No. 98. Inst. Nal. Antrop. Hist. de México, México. 55 pp.
- Hammer, U.T., Sheard, J.C. y Kranabetter, J. 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. Hydrobiologia 197: 173-192.
- Hänel, K. 1979. Systematik und Ökologie der farblosen Flagellaten des Abwässers. Arch. Protistenkd. 121: 73-137.
- Henebry, M.S. y Cairns, J.Jr. 1984. Protozoan colonization rates and trophic status of some freshwater wetland lakes. J. Protozool. 31: 456-467.
- Hill, D.R.A. 1991. Diversity of heterotrophic cryptomonads. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 235-240.
- Huber-Pestalozzi, G. 1941. Das Phytoplankton des Subwassers. Systematik und Biologie. Chrysophyceen, Farblose Flagellaten, Heterokonten. En: Thieneman, A. Die Binnengewässer. Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Vol. 16, parte 2. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 365 pp.
- Hutchinson, G.E. 1957. A Treatise on Limnology. Geography, Physics and Chemistry of Lakes. Vol. 1. John Wiley & Sons, Nueva York. 1015 pp.
- Jahn, T.L., Bovee, E.C. y Jahn, F.F. 1979. How to Know the Protozoa. 2 ed. W.C. Brown, Iowa. 279 pp.
- Kahl, A. 1930-1935. Urtiere Order Protozoa. I Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der Marinen Tintinnidae. En: Dahl, F. Die Tierwelt Deutschlands. Teil 18(1930), 21(1931), 25(1932), 30(1935). Gustav Fischer, Jena. 886 pp.
- Kleinbaum, D.G., Kupper, L.L. y Muller, K.E. 1988. Applied Regression Analysis and other Multivariable Methods. 2a. Ed. PWS-Kent Publishing Company, Boston. 718 pp.
- Krebs, Ch. J. 1978. Ecology. The experimental Analysis of Distribution and Abundance. 2a. Ed. Harper & Row Publishers, Nueva York. 678 pp.
- Kudo, R.R. 1982. Protozoología. C.E.C.S.A., México. 905 pp.
- Lackey, J.B. 1959. Zooflagellates. En: Edmonson, W.T. (ed.). Fresh Water Biology. 2a. Ed. W.T. Wiley, Nueva York. pp. 190-231.

- Larsen, J. y Patterson, D.J. 1991. The diversity of heterotrophic euglenids. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 205-218.
- Laybourn-Parry, J., Olver, J., Rogerson, A. y Duvergé, P.L. 1990. The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. Hydrobiologia 203: 99-110.
- Lee, J.J. 1980. Informational Energy Flow as an Aspect of Protozoan Nutrition. J. Protozool. 27: 5-9.
- Lee, J.J., Hutner, S.H. y Bovee, E.C. 1985. An Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoologist, Kansas. 629 pp.
- Levine, N.D., Corliss, J.O., Cox, F.E.G., Deroux, G., Grain, J., Honigberg, B.M., Leedale, G.F., Loeblich, A.R.III, Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E.G., Page, F.C., Poljansky, G., Sprague, V., Vavra, J. y Wallace, F.G. 1980. A Newly Revised Classification of the Protozoa. J. Protozool. 27: 37-58.
- López-Ochoterena, E. 1970. Historia de las Investigaciones sobre Protozoarios de Vida Libre de México. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 31: 1-15.
- Mac Arthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Nueva Jersey. 203 pp.
- Matthes, D., Guhl, W. y Haider, G. 1988. Suctorina und Urceolariidae (Peritricha). Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 309 pp.
- McCormick, P.V., Pratt, J.R., Jenkins, D.G. y Cairns, J.Jr. 1988. A Comparison of Protozoan, Algal, and Metazoan Colonization of Artificial Substrates of Differing Size. Trans. Am. Microsc. Soc. 107: 259-268.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Ed. Omega, Barcelona. 1010 pp.
- Noland, L.E. 1959. Ciliophora. En: Edmonson, W.T. (ed.). Fresh Water Biology. 2a. Ed. W.T. Wiley, Nueva York. pp. 265-297.
- Page, F.C. 1976. An Illustrated Key of Freshwater and Soil Amoebae. Freshwater Biological Association, Ambleside. 155 pp.
- Page, F.C. 1988. A New Key to Freshwater and Soil Gymnamoebae. Freshwater Biological Association, Ambleside. 122 pp.
- Patterson, D.J. y Larsen, J. 1991. General introduction. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 1-5.

- Patterson, D.J. y Zülffel, M. 1991. Heterotrophic flagellates of uncertain taxonomic position. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 427-476.
- Piña, E.P. 1984. Variación Estacional del Fitoplancton en tres axalapascos de la Cuenca de Oriental, Puebla. Tesis de Licenciatura (Biología), Esc. Nal. Cienc. Biol., I.P.N., México. 41 pp.
- Plafkin, J.L., Kuhn, D.L., Cairns, J.Jr. y Yongue, W.H.Jr. 1980. Protozoan Species Accrual on Artificial Islands in Differing Lentic and Wetland Systems. Hydrobiologia 75: 161-178.
- Pomeroy, L.R. y Wieke, W.J. 1980. Energetics of microbial foodwebs. Hydrobiologia 159: 7-18.
- Pratt, J.R. y Cairns, J.Jr. 1985. Functional Groups in the Protozoa: Roles in Differing Ecosystems. J. Protozool. 32: 415-423.
- Pratt, J.R., Lang, B.Z., Kaesler, R.L. y Cairns, J.Jr. 1986. Effect of seasonal changes on protozoans inhabiting artificial substrates in a small pond. Arch. Protistenkd. 131: 45-57.
- Pratt, J.R., Horwitz, R. & Cairns, J.Jr. 1987. Protozoan communities of the Flint River-Lake Blackshear ecosystem. Hydrobiologia 148: 159-174
- Preisig, H.R., Vors, N. y Hällfors, G. 1991. Diversity of heterotrophic heterokont flagellates. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 361-400.
- Ramírez-García, P. y Novelo, A. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. Bol. Soc. Bot. Mex. 46: 75-88
- Ramírez-García, P. y Vázquez-Gutiérrez, F. 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de Puebla. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Auton. Mexico 16: 1-16.
- Reid, G.K. y Wood, R.D. 1976. Ecology of Inland Waters and Estuaries. 2a. Ed. D. Van Nostrand Co., Nueva York. 485 pp.
- Reyes, C.M. 1979. Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. Colección Científica Prehistoria. Inst. Nal. Antrop. Hist. de México, México. 62 pp.
- Ruttner, F. 1975. Fundamentals of Limnology. 3a. Ed. University of Toronto Press, Toronto. 307 pp.

- Sherr, B.F., Sherr, E.B. y Berman, T. 1982. Decomposition of organic detritus: A selective role for microflagellate Protozoa. Limnol. Oceanogr. 27: 765-769.
- Sleigh, R. 1979. Biología de los Protozoos. H. Blume Editores, Madrid. 399 pp.
- Stewart, P., Smith, E., Pratt, J., McCormick, P. y Cairns, J.Jr. 1986. Multivariate Analysis of Protist Communities in Lentic Systems. J. Protozool. 33: 152-156.
- Taylor, E.H. 1943. A new ambystomid salamander adapted to brackish water. Copeia 3: 151-156.
- Vidal, L. J., Valero, G.M. y Rangel, M.R. 1985. Frontera Acuicola. S.A.R.H., Comisión del Plan Nacional Hidráulico, México. 216 pp.
- Vickerman, K. 1991. Organization of the bodonid flagellates. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 159-176.
- Vilaclara, G., Lugo, A., Chávez, M., González, H. y Aguirre, J.F. 1989. Avances del Estudio Comparado de los Lagos Cráter de la Región de los Llanos (Pue.) I: Los Descriptores con Tendencia Conservativa. Memorias del VIII Coloquio de Investigación de la E.N.E.P. Iztacala, U.N.A.M., México, s/p.
- Vilaclara, G., Chávez, M., Lugo, A., González, H. y Gaytán, M. (en prensa). Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, México. Verh. Internat. Verein. Limnol.
- Washington, H.G. 1984. Diversity, Biotic and Similarity Indices. A Review with Special Relevance to Aquatic Ecosystems. Wat. Res. 18: 653-694.
- Weber, C.I. (ed.) 1973. Biological field and Laboratory Methods for Measuring the Quality of Surface Waters and Effluents. U.S.A. Environmental Protection Agency, Environmental Monitoring Service, EPA-670/4-73-001, Cincinnati.
- Wetzel, R.G. y Hough, R.A. 1973. Productivity and Role of aquatic macrophytes in lakes. An assessment. Pol. Arch. Hydrobiol. 20: 9-19
- Wetzel, R.G. 1975. Limnology. W.B. Saunders, Co., Filadelfia. 743 pp.
- Wetzel, R.G. y Likens, G.E. 1979. Limnological Analyses. W.B. Saunders Co., Filadelfia. 357 pp.
- Williams, W.D., Boulton, A.J. y Taaffe, R.G. 1990. Salinity as determinant of salt lake fauna: a question of scale. Hydrobiologia 197: 257-266.

- Yongue, W.H. y Cairns, J.Jr. 1971a. Microhabitat pH differences from those of the surrounding water. Hydrobiologia 38: 453-461.
- Yongue, W.H.Jr y Cairns, J.Jr. 1971b. Colonization and succession of fresh-water protozoans in polyurethane foam suspended in a small pond in North Carolina. Notula Naturae Acad. Nat. Sci. Pa. 443: 1-13
- Yongue, W.H.Jr., Cairns, J.Jr. y Boatman, H.Jr. 1973. A comparison of Fresh-water Protozoan Communities in Geographically Proximate but Chemically Dissimilar Bodies of Water. Arch. Protistenkd. 115: 154-161.
- Zavala Hurtado, J.A. 1987. La teoría de biogeografía de islas en el diseño de reservas naturales. Ciencia y Desarrollo. 74: 91-95
- Zhukov, R.F. 1991. The diversity of bodonids. En: Patterson, D.A. y Larsen, J. (eds.). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Clarendon Press, Oxford. pp. 177-184.

ANEXOS

ANEXO I. Lista de Especies de Protozoos encontradas en los Lagos Cráter y su ubicación taxonómica de acuerdo con Levine et al. (1980).¹

Phylum I. Sarcomastigophora Hcnigberg y Balamuth, 1963.

Subphylum I. Mastigophora Diesing, 1866.

Clase 1. Phytomastigophorea Calkins, 1909.

Orden 1. Cryptomonadida Senn, 1900

Cryptomonas ovata Ehrenberg, 1838
Goniomonas truncata Stein, 1878

Orden 2. Dinoflagellida Bütschli, 1884.

Glenodinium quadridens (Stein, 1883)
Gymnodinium eurytopum Skuja, 1948
Hemidinium nasutum Stein, 1883
Peridinium sp.

Orden 3. Euglenida Bütschli, 1884.

Suborden 2. Euglenina Bütschli, 1884

Strombomonas sp.

Suborden 3. Rhabdomonadina Leedale, 1967

Rhabdomonas minima Huber-Pestalozzi, 1955

Suborden 4. Sphenomonadina Leedale, 1967.

Notoselenus apocamptus Stokes, 1884
Petalomonas carinata Francé, 1897
P. medicanellata Stein, 1878
P. steinii Klebs, 1893
Copromonas subtilis Dobell, 1908

Suborden 5. Heteronematina Leedale, 1967.

Anisonema ovale Klebs, 1883
Entosiphon sulcatum (Dujardin) Stein 1878
Peranema trichophorum (Ehrenberg) Stein 1959
Triangulomonas sp.

¹Algunos organismos no pudieron ser determinados: 10 pertenecientes al Subphylum Mastigophora (incluyendo 3 pertenecientes al Orden Dinoflagellida) y 12 del Phylum Ciliophora.

Orden 4. Chryomonadida Engler, 1898.

- Monas amoebina Meyer, 1898
M. guttula Eherenberg, 1830
M. minima Meyer, 1897
M. socialis Kent, 1881
M. termo (Müller, 1773)
M. vivipara (Ehrenberg) Kent, 1881
Ochromonas sp.

Orden 8. Volvocida Francé, 1894.

- Chlamydomonas sp.
Furcilla lobosa Stokes, 1890

Clase 2. Zoomastigophorea Calkins, 1909.

Orden 1. Choanoflagellida Kent, 1880.

- Monosiga ovata Kent, 1878
Proterospongia haackeli Kent, 1882
Salpingoeca buetschlii Lemmerman, 1914

Orden 2. Kinetoplastida Honigberg, 1963 enmend. Vickerman, 1976.

Suborden 1. Bodonina Hollande, 1952 enmend. Vickerman, 1976.

- Bodo angustus (Dujardin) Bütschlii, 1883
B. caudatus (Dujardin) Stein, 1878
B. edax Klebs, 1892
B. globosus Stein, 1878
B. minimus Klebs, 1892
B. repens Klebs, 1892
B. saltans Ehrenberg, 1838
Bodomorpha minima Hollande, 1952
Cercomonas granulifera Hollande, 1952
Dinomonas vorax Kent, 1881
Pleuromonas jaculans Perty, 1852
Rhynchomonas nasuta (Stokes) Klebs, 1892
Spiromonas angusta (Aléxéieff, 1929)

Incertae sedis

Macappella lapsa² Patterson y Zölffel, 1991

Subphylum III. Sarcodina Schmarda, 1871.

Superclase 1. Rhizopoda von Siebold, 1845.

Clase 1. Lobosea Carpenter, 1861.

Subclase 1. Gymnamoebia Haeckel, 1862.

Orden 1. Amoebida Ehrenberg, 1830.

Suborden 1. Tubulina Bovee y Jahn, 1966.

Polychaos timidum Bovee, 1972

Saccamoeba sp.

Trichamoeba osseosaccus Schaeffer, 1926

T. verrucosa (Ehrenberg, 1838)

Suborden 2. Thecina Bovee y Jahn, 1966.

Vannella mikoides Bovee, 1965

V. platypodia (Gläser, 1912)

Suborden 4. Conopodina Bovee y Jahn, 1966.

Mayerella microeruca Bovee, 1970

M. oclawaha Bovee, 1970

Vexillifera sp.

Suborden 5. Acanthopodina Page, 1976.

Filamoeba nolandi Page, 1967

Orden 2. Schizopyrenida Singh, 1952.

Amibas limax

Naegleria sp.

Vahlkampfia sp.

Orden 3. Pelobiontida Page, 1976.

Pelomyxa palustris Greef, 1874

²Esta especie es ubicada por Kudo (1982), quien utiliza una clasificación muy antigua, dentro del Orden Polimastigida. Este orden no aparece en la clasificación de Levine et al. (1980).

Subclase 2. Teastacealobosia De Saedeleer, 1934.

Orden 1. Arcellinida Kent, 1880.

Cochliopodium actinophorum (Auerbach, 1856)
C. minus Page, 1976

Orden 2. Trichosida Möbius, 1889.

Clase 6. Filosea Leydi, 1879.

Orden 2. Gromiida Claparède y Lachmann, 1859.

Euglypha tuberculata Dujardin, 1841

Clase 7. Granuloreticulosea De Saedeleer, 1934.

Orden 1. Athalamida Haeckel, 1862.

Gymnophrys cometa Cienkowski, 1876

Superclase 2. Actinopoda Calkins, 1909.

Clase 4. Heliozoa Haeckel, 1866.

Orden 2. Actinophryda Hartmann, 1913.

Actinophrys sol Ehrenberg, 1830
Actinosphaerium arachnoideum Penard, 1904
A. eichhornii (Ehrenberg) Stein, 1857
Ciliophrys infusionum Cienkowski, 1867

Orden 4. Centrohelida Kühn, 1926.

Raphidiophrys pallida Schulze, 1874

Phylum VII. Ciliophora Doflein, 1901.

Clase 1. Kinetofragminophorea de Puytorac et al., 1974.

Subclase 1. Gymnostomatia Bütschli, 1889.

Orden 1. Prostomatida Schewiakoff, 1896.

Suborden 1. Haptorina Corliss, 1974.

Trachelophyllum pusillum (Perty, 1852)
Chaenea sp.

Suborden 2. Frostomatina Schewiakoff, 1896.

Holophrya simplex Schewiakoff, 1893

Suborden 3. Prorodontina Corliss, 1974.

Coleps hirtus (O.F. Müller, 1786)

Piacus sp.

Urotricha farcta Claparède y Lachmann, 1859

Suborden 4. Haptorina Corliss, 1974.

Enchelys simplex Kahl, 1926

Lacrymaria olor (O.F. Müller, 1786)

Orden 2. Pleurostomatida Schewiakoff, 1896.

Amphileptus claparedi Stein, 1867

Litonotus fasciola (O.F. Müller, 1773)

L. lamella (O.F. Müller, 1773)

Subclase 3. Hypostomatia Schewiakoff, 1896.

Superorden 2. Phyllopharyngidea de Puytorac et al., 1974.

Orden 1. Cyrtophorida Fauré-Fremiet, en Corliss, 1956.

Suborden 1. Chlamyodontina Deroux, 1976.

Trithigmostoma cucullulus (O.F. Müller, 1786)

Chilodonella uncinata (Ehrenberg, 1838)

Suborden 2. Dysteriina Deroux, 1976.

Trochilla minuta (Roux, 1901)

Trochilodes recta (Kahl, 1928)

Subclase 4. Suctororia Claparède y Lachmann, 1858.

Orden 1. Suctorida Claparède y Lachmann, 1858

Suborden 1. Exogenina Collin, 1912.

Sphaerophrya soliformis Lauterborn, 1908

Clase 2. Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974.

Subclase 1. Hymenostomatia Delage y Hérouard, 1896.

Orden 1. Hymenostomatida Delage y Hérouard, 1896.

Suborden 1. Tetrahymenina Fauré-Fremiet, en Corliss,
1956.

Cinetochilum margaritaceum (Ehrenberg, 1831)
Platynematum sociale (Penard, 1922)
Sathrophilus agitatedus Stokes, 1888

Suborden 3. Peniculina Fauré-Fremiet, en Corliss, 1956.

Clathrostoma viminalis Penard, 1922
Frontonia leucas (Ehrenberg, 1833)
Malacophrys rotans Kahl, 1931
Paramecium del complejo aurelia
P. polycarum Woodruff, 1924
P. putrinum Claparède y Lachmann, 1859

Orden 2. Scuticociliatida Small, 1967.

Suborden 1. Philasterina Small, 1967.

Dexiotricha plaqia Stokes, 1885
Uronema marinum Dujardin, 1841

Suborden 2. Pleuronematina Fauré-Fremiet, en Corliss,
1956.

Cyclidium citrullus Cohn, 1865
C. glaucoma O.F. Müller, 1773
Pleuronema coronatum Kent, 1881

Subclase 2. Peritrichia Stein, 1859.

Orden 1. Peritrichida Stein, 1859.

Suborden 1. Sessilina Kahl, 1933.

Cothurnia oblonga Kahl, 1935
Vorticella communis Fromental, 1876
V. convallaria (Linnaeus, 1758)
Zoothamnium sp.

Clase 3. Polyhymenophorea Jankowski, 1967.

Subclase 1. Spirotrichia Bütschli, 1889.

Orden 1. Heterotrichida Stein, 1859.

Suborden 1. Heterotrichina Stein, 1859.

Blepharisma sp.
Stentor coeruleus Pallas, 1776

Orden 3. Oligotrichida Bütschli, 1887.

Suborden 1. Oligotrichina Bütschli, 1887.

Halteria grandinella (O.F. Müller, 1773)

Mesodinium acarus Stein, 1863

Strobilidium gyrans Schewiakoff, 1893

Strombidium sulcatum Claparède y Lachmann, 1859

Orden 4. Hypotrichida Stein, 1859.

Suborden 2. Sporadotrichina Fauré-Fremiet, 1961.

Aspidisca cicada (O.F. Müller, 1786)

Euplotes patella (O.F. Müller, 1773)

Oxytricha sp.

Tachysetoma pellionellum (O.F. Müller, 1773)

Stylonychia notophora Stokes, 1885

ANEXO II. Cuadro de ausencia-presencia de las especies en los lagos

SARCODINOS		QUECH.	LA PRE.	ALCHI.	ATEX.	ALJO.	TECUI.
LAGO	ESPECIES						
	<i>Actinosphaerium arachnoideum</i>	+					
	<i>Actinosphaerium eichorni</i>	+	+	+	+		
	<i>Actinophrys soi</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Ciliophrys infusionum</i>	+			+		
	<i>Cochliopodium actinophorum</i>					+	
	<i>Cochliopodium minus</i>		+				
	<i>Euglypha tuberculata</i>						+
	<i>Filamoeba nolandii</i>	+		+			+
	<i>Gymnophrys cometa</i>			+	+		
	<i>Limax amibas</i>	+	+	+	+	+	
	<i>Mayorella microeruca</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Mayorella oclawaha</i>	+					
	<i>Naegleria</i> sp.						
	<i>Pelomyxa palustris</i>			+			
	<i>Polychaos timidum</i>						+
	<i>Rhaphidiophrys pallida</i>		+				
	<i>Saccamoeba</i> sp.	+					
	<i>Trichamoeba osseosaccus</i>	+		+	+	+	+
	<i>Trichamoeba villosa</i>						+
	<i>Vahlkampfia</i> sp.	+		+		+	
	<i>Vanella mira</i>					+	
	<i>Vanella platypodia</i>	+	+			+	
	<i>Vexillifera</i> sp.			+			

FLAGELADOS (1)

LAGO	QUECH.	LA PRE.	ALCHI.	ATEX.	ALJO.	TECUI.
ESPECIE						
Anisonema ovale	+	+	+		+	
Bodo angustus				+		
Bodo caudatus	+	+	+	+	+	+
Bodo edax	+			+	+	
Bodo globosus	+		+	+		+
Bodo minimus	+	+	+		+	+
Bodo repens	+	+	+	+	+	+
Bodo saltans	+	+	+	+	+	+
Bodomorpha minima						+
Cercomonas granulifera		+			+	
Chlamydomonas sp.				+		
Copromonas subtilis	+	+	+	+	+	+
Cryptomonas ovata	+	+	+	+	+	
Goniomonas truncata	+	+			+	+
Dinoflagelado 1 (L.P. peq.21)		+				
Dinoflagelado 2 (L.P. 27)		+				
Dinoflagelado 3 (Aj 39)					+	
Dinomonas vorax	+					+
Entosiphon sulcatum	+				+	
Flagelado 1 (Fito L.P.)		+				
Flagelado 2 (Aj 13)					+	
Flagelado 3 (Fito Aj 26)					+	
Flagelado 4 (Aj 26)					+	
Flagelado 5 (Fito Te 14)						+
Flagelado 6 (Fito Te 29)						+
Flagelado 7 (At 14)				+		

FLAGELADOS (2)

LAGO	QUECH.	LA PRE.	ALCHI.	ATEX.	ALJO.	TECUI.
ESPECIE						
<i>Furcilla lobosa</i>						+
<i>Glenodinium cuadridentis</i>		+				
<i>Gymnodinium eurytopum</i>				+		
<i>Hemidinium nasutum</i>						+
<i>Macapella lapsa</i>					+	
<i>Monas amoebina</i>		+			+	+
<i>Monas guttula</i>			+			
<i>Monas minima</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Monas socialis</i>		+			+	
<i>Monas termo</i>			+			+
<i>Monas vivipara</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Monosiga ovata</i>	+		+		+	
<i>Notoselenus apocamptus</i>						+
<i>Ochromonas</i> sp.	+	+				
<i>Peranema trichophorum</i>	+	+			+	
<i>Peridinium</i> sp.			+			
<i>Petalomonas carinata</i>						+
<i>Petalomonas mediocanellata</i>	+				+	
<i>Petalomonas steinii</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pleuromonas jaculans</i>	+	+	+		+	+
<i>Proterospongia haeckeli</i>	+					
<i>Rhabdomonas minima</i>	+					
<i>Rhynchomonas nasuta</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Salpingoeca buetschlii</i>	+					
<i>Spiromonas angusta</i>	+	+				
<i>Strombomonas</i> sp.				+		
<i>Triangulomonas</i> sp.	+				+	

CILIADOS (1)

LAGO	QUECH.	LA PRE.	ALCHI.	ATEX	ALJO.	TECUI.
ESPECIE						
<i>Amphileptus claparedii</i>					+	+
<i>Aspidisca cicada</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Blepharisma</i> sp.				+		
<i>Chaenea</i> sp.	+	+				
<i>Chilodonella uncinata</i>	+		+	+	+	+
Ciliado 1 (Q 28)	+					
Ciliado 2 (Q 39)	+					
Ciliado 3 (L.P. 27)		+				
Ciliado 4 (L.P. 27)		+				
Ciliado 5 (L.P. 39)		+				
Ciliado 6 (L.P. 39)		+				
Ciliado 7 (Te 7)						+
Ciliado 8 (Te 21)						+
Ciliado 9 (Te 29)						+
Ciliado 10 (At 14)				+		
Ciliado 11 (At 14)				+		
Ciliado 12 (At 20)				+		
<i>Cinetochilum margaritaceum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Clathrostoma viminale</i>				+		
<i>Coleps hirtus</i>	+	+			+	+
<i>Cothurnia oblonga</i>			+			
<i>Cyclidium citrullus</i>	+	+	+		+	
<i>Cyclidium glaucoma</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Dexiotricha plagia</i>	+	+			+	
<i>Enchelys simplex</i>			+			
<i>Euplotes patella</i>	+	+		+		
<i>Frontonia leucas</i>					+	
<i>Halteria grandinella</i>	+		+	+		+
<i>Holophrya simplex</i>	+		+			

CILIADOS (2)

LAGO

ESPECIE

	QUECH.	LA PRE	ALCHI.	ATEX.	ALJO.	TECUI.
Lacrymaria olor		+				+
Litonotus fasciola		+	+	+	+	+
Litonotus lamella					+	+
Malacophrys rotans		+				
Mesodinium acarus	+		+		+	
Oxytricha sp.	+		+	+	+	
Paramecium del complejo aurelia						+
Paramecium polycarum						+
Paramecium putrinum					+	+
Placus sp.		+		+		
Platynematum sociale	+					
Pleuronema coronatum					+	
Sathrophilus agitalus	+					
Sphaerophrya soliformis			+			+
Stentor coeruleus	+					
Strobilidium gyrans		+				
Strombidum sulcatum	+					
Stylonychia notophora	+	+	+	+	+	+
Tachysoma pellionella				+	+	
Trachelophyllum pusillum				+	+	
Trithigmostoma cucullulus	+	+				
Trochilia minuta	+	+	+	+	+	+
Trochilicides recta					+	
Uronema marinum			+	+		
Uroticha farcta	+	+			+	+
Vorticella communis			+	+		
Vorticella convallaria						+
Zoothamnium sp.						+

ANEXO III. Ubicación taxonómica según Levine et al. (1980) de las especies encontradas en el estudio en laboratorio no registradas en el estudio de campo.

Phylum I. Sarcomastigophora Honigberg y Balamuth, 1963.

Subphylum I. Mastigophora Diesing, 1866.

Clase 1. Phytomastigophorea Calkins, 1909.

Orden 3. Euglenida Bütschli, 1884.

Suborden 1. Eutreptiina Leedale, 1967.

Distigma proteus Ehrenberg, 1838

Orden 4. Chrysomonadida Engler, 1898.

Bicosoeca lacustris James-Clark, 1867

Orden 8. Volvocida France, 1894.

Collopyction triciliatum Carter 1865

Clase 2. Zoomastigophorea Calkins, 1909.

Orden 1. Choanoflagellida Kent, 1880.

Codonosiga botrytis (Ehrenberg) Kent, 1880

Orden 2. Kinetoplastida Honigberg, 1963, enmend.

Vickerman, 1976

Suborden 1. Bodonina Hollande, 1952, enmend. Vickerman,
1976.

Phyllomitus amilophagus Klebs, 1892

Subphylum III. Sarcodina Schmarda, 1871.

Superclase 1. Rhizopoda von Siebold, 1845.

Clase 1. Lobosea Carpenter, 1861.

Subclase 1. Gymnamoebia Haeckel, 1862.

Orden 1. Amoebida Ehrenberg, 1830.

Suborden 1. Tubulina Bovee y Jahn, 1966.

Glaeseria mira (Gläser, 1912)
Hartmannella sp.
Polychaete dubium (Schaeffer, 1916)
Saccamoeba limax (Dujardin, 1841)
Saccamoeba stagnicola Page, 1974

Suborden 2. Thecina Bovee y Jahn, 1966.

Thecamoeba verrucosa (Ehrenberg, 1838)

Suborden 4. Conopodina Bovee y Jahn, 1966.

Mayerella bicornifrons Bovee, 1970
Mayerella bigemma (Schaeffer, 1918)

Subclase 2. Teastacealobosia De Saedeleer, 1934.

Orden 1. Arcellinida Kent, 1880.

Arcella vulgaris Perty, 1852

Orden 2. Trichosida Möbius, 1889.

Clase 6. Filosea Leydi, 1879.

Orden 1. Aconchulinida De Saedeleer, 1934.

Nuclearia sp. Cienkowski

Phylum VII. Ciliophora Doflein, 1901.

Clase 1. Kinetofragminophorea de Puytorac et al., 1974.

Subclase 1. Gymnostomatia Bütschli, 1889.

Orden 2. Pleurostomatida Schewiakoff, 1896.

Litonotus fusidens (Kahl, 1926)

Subclase 3. Hypostomatia Schewiakoff, 1896.

Superorden 1. Nassulidea Jankowsky, 1967.

Orden 2. Nassulida Jankowsky, 1967.

Suborden 2. Microthoracina Jankowsky, 1967

Drepanomonas dentata Fresenius, 1858

Subclase 4. Suctoria Claparède y Lachmann, 1858.

Orden 1. Suctorida Claparède y Lachmann, 1858.

Suborden 1. Exogenina Collin, 1912.

Podophrya fixa (O.F. Müller, 1786)

P. sandi Collin, 1911

Clase 2. Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974.

Subclase 2. Peritrichia Stein, 1859.

Orden 1. Peritrichida Stein, 1859.

Suborden 1. Sessilina Kahl, 1933.

Rhabdostyla nebulifera Fromentel, 1874