



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

ECOLOGIA DE LOS OLIGOQUETOS DE LOS LAGOS
MAARS DE LA PORCION SURORIENTAL DEL
ALTIPLANO MEXICANO

B01148/95
Ej. 1

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A N

MARIA DE JESUS MONTOYA AGUIRRE

LAURA PERALTA SORIANO

DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. JAVIER ALCOGER DURAND

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEXICO

1995





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECEMOS AL:

M. en C. Javier Alcocer Durand

De manera muy especial por toda su dedicación, apoyo y dirección quien supo guiarnos con su experiencia en la realización de este trabajo, además de su amistad.

CONACyT por el otorgamiento de becas-tesis de licenciatura y apoyo económico para la realización de este estudio a través de los proyectos P-220CCOR880369 y 0956-N9111.

Dr. Ralph O. Brinkhurst (Aquatic Resources Center, E.U.A.)

Dra. Mercedes Rosa Marchese (Instituto Nacional de Limnología, Argentina)

Por la ratificación y/o identificación específica de los organismos.

Dr. Fermín Rivera Agüero

Por las facilidades prestadas para el uso de las instalaciones del Proyecto de Conservación y Mejoramiento del Ambiente (CyMA), UIICSE, UNAM *Campus* Iztacala.

M. en C. Alfonso Lugo Vázquez

M. en C. Guillermo J. Horta Puga

M. en C. Manuel Elías Gutierrez

Biol. Felipe de Jesús Cruz López

Por la revisión y sugerencias realizadas al presente trabajo.

Yolanda Molina Laguna

Ma. del Rosario Sánchez Rodríguez

Margarita Ubeda Amezcua

Elva Escobar Briones

Mario Chávez Arteaga

Sandino Estrada ondaca

Julio César Tavera Fabela

Por su apoyo en el trabajo de campo.

Ma. de Lourdes Navarro Heredia

Carlos Cruz Cruz

Hector Miguel Molina Bezies

Guillermo Jimenez Bastida

Porque juntos compartimos las aventuras que implica esta carrera disfrutando de una buena amistad.

Finalmente agradecemos a todos y cada uno de los integrantes que laboran en el proyecto CyMA especialmente los del laboratorio de Ecología Acuática que con su amistad y entusiasmo hicieron más grato el trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres:



Francisco Montoya Martínez
Eulalia Aguirre de Montoya

Con respeto y cariño por su gran amor, comprensión y apoyo que siempre he recibido y por darme la oportunidad de alcanzar una meta más en mi vida, gracias.

A mi hermano Raúl y su esposa Juanita por compartir conmigo su felicidad y por estar a mi lado en los momentos más difíciles, infundiendome valor y confianza.

A ti Edith que has venido a darle alegría a mi vida.

A mis tíos, primos y demás familiares.

A mis amigas y en especial, un agradecimiento a Laura Peralta Soriano y Lourdes Navarro Heredia por su amistad y por el apoyo incondicional que siempre he encontrado en ellas.

DEDICO ESTA TESIS A:

A mi madre,
Vicenta Soriano Cruz

Con cariño y admiración porque siempre me apoyo incondicionalmente siendo un aliciente para que terminara este trabajo.

A mi abuelita,
Juliana Cruz Santiago

Que es el pilar de nuestra familia y una inspiración más para seguir adelante.

A mis tíos,
Sofía Soriano Cruz
Efraín Soriano Cruz
Hugo Sotelo Figueroa
Guadalupe Torres Gil

Que son como unos segundos padres, además de que siempre se han preocupado y alentado para que completara mis estudios hasta el final.

A mis hermanas
Maria Isabel y Alicia Peralta Soriano

Así como a mis primos
Olga, Olivia, Hugo, Efraín Eliel, Erika y Mishell

Los cuales me han brindado su apoyo y alentado para continuar y alcanzar nuevas metas.

A **Juan Manuel Grande Roman** que forma parte de la familia y ha sabido entender la decisión tomada .

A TODOS MIL GRACIAS

CONTENIDO

Indice de Figuras	i
Indice de Tablas	iii
Indice de Apéndices	iii
Resumen	iv
Introducción	1
Area de Estudio	3
Antecedentes	8
Metodología	9
Parámetros Ambientales	9
Biológicos	10
Resultados	13
Caracterización Ambiental	13
Caracterización Biológica	20
Composición Específica	20
Distribución	20
Riqueza Específica y Frecuencia Relativa	22
Abundancia Promedio Anual	22
Abundancia por Estación	23
Abundancia por Taxon	25
Abundancia vs Frecuencia	31
Asociación de Estaciones	32
Análisis de Correlación entre especies	33
Intervalos de Distribución Ambiental	34
Ciclo Reproductivo	36
Índice de Diversidad	37
La Comunidad de Oligoquetos como Indices de Contaminación	38
Las Especies de Oligoquetos como Indicadores de Contaminación	38
Clasificación Trófica	38
Discusión	39
Caracterización Ambiental	39
Caracterización Biológica	40
Distribución	40
Riqueza Específica y Frecuencia Relativa	41
Abundancia General	42
Abundancia por Taxon	45
Intervalos de Distribución Ambiental	47
Ciclo Reproductivo	48
La Comunidad de Oligoquetos como Indices de Contaminación	49
Clasificación Trófica	50
Conclusiones	52
Bibliografía	54

INDICE DE FIGURAS

FIG. 1	Localización geográfica de los lagos maars de Puebla, México.	4
FIG. 2	Localización de las estaciones de muestreo en los lagos maars de los Llanos de San Juan Puebla, México.	6
FIG. 3	Localización de las estaciones de muestreo en los lagos maars de los Llanos de San Andres Puebla, México.	7
FIG. 4	Triángulo sedimentario a modo de SHEPARD de las estaciones de muestreo de los lagos maars de Puebla, México.	14
FIG. 4	Continuación del Triángulo sedimentario a modo de SHEPARD de las estaciones de muestreo de los lagos maars de Puebla, México.	15
FIG. 5	Análisis de Componentes Principales de las estaciones de muestreo con base en las características ambientales.	18
FIG. 6	Dendrograma de asociación de las estaciones de muestreo con base en sus características ambientales.	19
FIG. 7	Variación temporal de la Abundancia (org/m ²) las diferentes estaciones de muestreo.	24
FIG. 8	Variación temporal de la Biomasa (mg/m ²) en las diferentes estaciones de muestreo.	24
FIG. 9	Variación de la Abundancia de <i>L. hoffmeisteri</i> en las catorce estaciones de muestreo.	26
FIG. 10	Variación temporal de la Biomasa de <i>L. hoffmeisteri</i> en las catorce estaciones de muestreo.	27
FIG. 11	Variación temporal de la Abundancia de <i>T. tubifex</i> en las catorce estaciones de muestreo.	27
FIG. 12	Variación temporal de la Biomasa de <i>T. tubifex</i> en las catorce estaciones de muestreo.	28
FIG. 13	Variación temporal de la Abundancia de <i>N. variabilis</i> en las catorce estaciones de muestreo.	28
FIG. 14	Variación temporal de la Biomasa de <i>N. variabilis</i> en las catorce estaciones de muestreo.	29
FIG. 15	Variación temporal de la Abundancia de <i>D. (D.) nivea</i> en las catorce estaciones de muestreo.	29
FIG. 16	Variación temporal de la Biomasa de <i>D. (D.) nivea</i> en las catorce estaciones de muestreo.	30
FIG. 17	Variación temporal de la Abundancia de <i>D. (D.) digitata</i> en las catorce estaciones de muestreo.	30
FIG. 18	Variación temporal de la Biomasa de <i>D. (D.) digitata</i> en las catorce estaciones de muestreo.	31
FIG. 19	Diagrama de frecuencia vs abundancia para el lago de Aljojuca.	31
FIG. 20	Diagrama de frecuencia vs abundancia para el lago de Quechulac.	32
FIG. 21	Dendrograma de asociación de las estaciones de muestreo con base en su composición y abundancia (org/m ²).	33
FIG. 22	Dendrograma de asociación de las estaciones de muestreo con base en su composición y biomasa (mg/m ²).	33

FIG. 23	Intervalos de distribución ambiental de las diferentes especies de oligoquetos de los lagos maars de Puebla.	34
FIG. 24	Intervalos de distribución ambiental de las diferentes especies de oligoquetos de los lagos maars de Puebla.	35
FIG. 25	Intervalos de distribución de las diferentes especies de los oligoquetos de acuerdo al tipo de vegetación presente en los lagos maars de Puebla.	35
FIG. 26	Variación temporal de la abundancia de organismos inmaduros de <i>L. hoffmeisteri</i> .	36
FIG. 27	Variación temporal de la abundancia de organismos maduros de <i>L. hoffmeisteri</i> .	37

INDICE DE TABLAS

1	Características morfométricas de los lagos maars de Puebla, México.	8
2	Parámetros ambientales determinados en la zona litoral de los maars de Puebla, México.	10
3	Características ambientales de la zona litoral de los lagos maars de Puebla, México.	16
4	Porcentajes de Variación de los Componentes Principales de los lagos maars de Puebla, México.	18
5	Listado taxonómico de los oligoquetos acuáticos registrados en la zona litoral de los lagos maars de Puebla, México.	20
6	Distribución de las especies de oligoquetos en las estaciones de muestreo de los lagos maars de Puebla, México.	21
7	Frecuencia de aparición de las especies de oligoquetos de la zona litoral de los lagos maars de Puebla, México.	22
8	Riqueza específica (S), diversidad de Shannon-Wiener (H) y equitatividad (E) en la comunidad de oligoquetos acuáticos de los lagos maars de Puebla, México.	37

INDICE DE APENDICES

1	Comparación de los valores de abundancia promedio de los oligoquetos litorales de los lagos maars de Puebla, México con otros cuerpos acuáticos.	61
2	Comparación de los valores de biomasa promedio de los oligoquetos litorales de los lagos maars de Puebla, México con otros cuerpos acuáticos.	62

RESUMEN

Se estudió la comunidad de oligoquetos de la zona litoral de seis lagos maars ubicados en la porción suroriental del Altiplano Mexicano. Los objetivos fueron determinar la composición específica, la variación espacial y temporal así como establecer las condiciones tróficas y el grado de contaminación orgánica con base en la comunidad de oligoquetos. Se realizaron muestreos estacionales (otoño - otoño) en 14 sitios de muestreo en la zona litoral de los seis lagos maars (5 en Alchichica, 3 en La Preciosa y Aljojuca y 1 para Quechulac Tecuitlapa y Atexcac). La obtención de las muestras se llevó a cabo con la ayuda de una draga Ekman. Los oligoquetos se separaron del resto del macrobentos para su posterior identificación y cuantificación. Al mismo tiempo se determinaron las características ambientales más importantes para el bentos. Ambientalmente la zona litoral se caracterizó por ser templada (17.5 - 24.9°C), de pH básico (8.4 - 9.8 respectivamente) y bien oxigenada (4.9 a 12.3 mg/l); dos lagos resultaron salinos (de 6 a 7 g/l, Atexcac y Alchichica) y el resto dulceacuícolas. Los sedimentos están compuestos principalmente de arenas y en general son ricos en materia orgánica (1.5 a 13.6%) y con un contenido de medio a alto de carbonatos (hasta de 29.0%). El sustrato se encontró desde desnudo hasta totalmente cubierto con vegetación acuática macrofítica así como algas bentónicas. Se obtuvieron un total de ocho especies pertenecientes a tres familias: Naididae [*Dero (Aulophuros) furcatus*, *Dero (Dero) digitata*, *Dero (Dero) nivea*, *Nais variabilis* y *Pristina aequisetata*], Tubificidae (*Limnodrilus hoffmeisteri* y *Tubifex tubifex*) y Enchytraeidae. Los lagos con mayor riqueza específica correspondieron a Aljojuca y Quechulac (7 y 8 taxa respectivamente), mientras que en el resto sólo se registraron dos especies. *L. hoffmeisteri* fue la especie dominante en los seis lagos teniendo su abundancia máxima en invierno con 88,030 org/m² y la mínima en otoño-90 con 133 org/m², representando una biomasa de 5141.2468 y 8.0640 mg/m² respectivamente. Esta variación reflejó el ciclo biológico natural de la especie que se reproduce en invierno. *L. hoffmeisteri* junto con *N. variabilis* fueron caracterizadas como especies saprofitas, mientras que el resto de las taxa como saproxénicas, aunado a que la especie numéricamente dominante y tolerante a la presencia de materia orgánica putrescible fue *L. hoffmeisteri*, la cual es una especie característica de cuerpos acuáticos eutróficos; indicó que la zona litoral de los lagos maars poseen una gran cantidad de materia orgánica correspondiendo a un estatus trófico de eutrofia.

INTRODUCCION

El deterioro de la calidad de las aguas superficiales mexicanas ha ido aumentando de manera alarmante -especialmente en los últimos años- debido al incremento de la población y al desarrollo industrial de las grandes ciudades. Este crecimiento trae consigo, entre otras cosas, un aumento en la descarga de desechos industriales y orgánicos, así como un intenso suministro de aguas de escorrentía procedentes de zonas de agricultura hacia las aguas de los lagos, ríos, embalses y litorales marinos, provocando con ello daños a la flora y fauna acuática y poniendo en peligro especies ecológica y económicamente importantes (Márquez 1986).

La zona litoral corresponde a una zona de interfase entre la tierra de la cuenca de drenaje y el agua abierta de los lagos. La mayor parte de los lagos del mundo muestran áreas relativamente pequeñas y profundidades escasas. Por lo tanto, la flora litoral es la sintetizadora principal de materia orgánica contribuyendo significativamente a la productividad de los lagos y a la regulación del metabolismo de todo el ecosistema lacustre (Wetzel 1981), trayendo consigo un aumento progresivo en la concentración de los nutrientes vegetales (nitrógeno y fósforo) los cuales aceleran y generalizan el proceso de eutrofización de los cuerpos acuáticos. Lo anterior ocasiona un descenso en los niveles de oxígeno disuelto en el fondo, un incremento de la productividad en todos los niveles de la cadena alimenticia, así como una sustitución en las comunidades bentónicas -como en el caso de *Tanytarsus* que es sustituida por *Chironomus* y tubificidos- y el desarrollo desmedido de una vegetación litoral eutrófica (Margalef 1983, Vallentyne 1978). En aguas muy eutróficas el número total de especies es generalmente reducido, mientras que la cantidad de individuos de las especies favorecidas puede verse muy aumentada (Jonasson 1969 in Newrkla y Wijegoonawardana 1987).

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 in Lugo 1993). 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).

Dentro de la clasificación ecológica de la biota de los cuerpos acuáticos la asociación de especies que viven en o sobre el sedimento (litoral y profundo) de los lagos se denomina "bentos" (gr. benthos = profundidad). Los grupos integrantes del bentos se dividen en tres categorías por su tamaño. La macrofauna está integrada por aquellos organismos que son retenidos en un tamiz de 0.59 mm de apertura de malla (APHA *et al.* 1985, Weber 1973, Wetzel y Likens 1979), por ejemplo los oligoquetos, anfípodos, quironómidos, odonatos, efemerópteros, gasterópodos, hirudíneos y otros. A los organismos que pasan a través de esta malla, pero que son retenidos por una de 0.062 mm se les clasifica como meiofauna (Gray 1981), en la cual se incluyen a los nemátodos, algunos bivalvos, estadios juveniles de organismos pertenecientes al macrobentos y otros. Finalmente, el microbentos está integrado por aquellos organismos inferiores a 0.062 mm (Gray 1981), y lo constituyen básicamente protozoarios ciliados, flagelados y sarcodinos.

Los macroinvertebrados bentónicos (MIB) pueden estar definidos por su tamaño y localización, pero no por su posición en la estructura trófica, ya que ninguna comunidad lacustre exhibe tanta diversidad de tipos (especies) y abundancia de organismos como ésta, que presenta un gradiente biótico desde la superficie del sustrato hasta profundidades considerables (aproximadamente siete metros), en relación a las características físicas, químicas y texturales del mismo (Reid y Wood 1976). Muchas de estas especies se desplazan entre la vegetación subacuática u objetos sumergidos; así mismo, pueden ser omnívoros, carnívoros o herbívoros, mientras que otros se nutren de restos orgánicos -detritus- (Weber 1973).

La composición, distribución y densidad (número de individuos por unidad de área) de las comunidades de los MIB de ríos y lagos son estables año tras año si no se perturba el ambiente (APHA *et al.* 1985). Los cambios

en los factores físicos (como la temperatura, la transparencia y la velocidad de la corriente del agua), así como los químicos (concentraciones de salinidad, oxígeno disuelto, la introducción de residuos orgánicos y/o inorgánicos) y los biológicos (como el alimento, la cobertura vegetal, la competencia y otros) hacen que las comunidades bentónicas manifiesten mecanismos adaptativos como el entrar en un estado de reposo hasta que se restablecen condiciones ecológicamente más favorables para las especies, mientras que otras especies pueden dominar o influir sobre otras (Schwoerbel 1975, Verdonshot 1984, Wetzel 1981).

Dentro de sus límites fisiológicos, la capacidad adaptativa de los animales bentónicos respecto a la dinámica de los parámetros ambientales y al alimento disponible, es básica para su distribución, crecimiento, productividad y potencial reproductivo (Wetzel 1981). Por lo anterior, un cuerpo acuático con calidad de agua "aceptable" para la preservación de organismos acuáticos presenta diferentes sustratos que sostienen diversas comunidades de macrobentos en donde la composición y densidad (número de individuos por unidad de área) exhiben un equilibrio en la distribución del número de especies y el número de individuos (APHA *et al.* 1985).

Los MIB llevan a cabo importantes y diversos papeles ecológicos y económicos dentro de la comunidad acuática. Por ejemplo, forman parte de la cadena alimentaria como es el caso de muchas larvas bentónicas de insectos que son la mayor fuente de alimentación de peces pequeños (Lind 1979), algunas otras especies como los mosquitos picadores, moscas negras y almejas asiáticas son de gran importancia para la salud pública; y otros organismos se encuentran implicados en la mineralización y reciclaje de la materia orgánica del sedimento, así como en la disolución de gases. Existen especies de importancia comercial (por ejemplo *Tubifex tubifex* y *Limnodrilus hoffmeisteri*) empleadas como alimento en la acuicultura (Weber 1973). Los organismos bentónicos son utilizados especialmente en estudios de contaminación de cuerpos acuáticos a través de índices de diversidad (Lind 1979).

Uno de los grupos macrobentónicos que destaca por su abundancia, frecuencia y por encontrarse en la mayor parte de los ambientes lacustres es la clase Oligochaeta, organismos pertenecientes al Filo Annelida, con representantes distribuidos en 14 familias (Brinkhurst y Jamieson 1971 in Hiltunen y Klemm 1980). Son de gran importancia ecológica ya que, comúnmente, algunas especies son empleadas para indicar los efectos de la contaminación, así como la naturaleza de ésta, valorando el impacto de desechos municipales, industriales, derrames de aceites, desechos de agricultura e impactos por otros usos de los cuerpos de agua (APHA *et al.* 1985).

James y Evison (1979 in Márquez 1986) establecen que la contaminación al ser un fenómeno biológico, debe medirse con base en ésta por lo que sugieren la utilización de indicadores biológicos, ya que éstos muestran el grado de desequilibrio que se ha causado al ecosistema, mientras que los métodos químicos sólo miden la concentración de los contaminantes responsables. Así mismo, Rolan (1973 in Márquez 1986) señala que la clase y variedad de organismos presentes en un lago son, a menudo, indicadores de contaminación más sensitivos que los métodos físicos y químicos. Tal es el caso de *Tubifex tubifex* que se encuentra en sedimentos arenosos o lodosos de lagos contaminados, especialmente donde el agua presenta entre el 10 y 60% de saturación de oxígeno, o *Wapsa mobilis*, especie muy utilizada como indicadora de la calidad del agua (Hiltunen 1967, Hiltunen y Klemm 1980, Learner 1979, Learner *et al.* 1978).

Por otra parte, los oligoquetos se encuentran implicados en la mineralización y el reciclaje de la materia orgánica que se produce en el agua o procedente de fuentes externas. Así mismo, tienen gran importancia en la transformación de la energía y la circulación de materia en los ecosistemas acuáticos. Este reciclado es acelerado en la zona litoral donde predominan formas pequeñas, mientras que en la eulitoral, con dominancia de formas grandes, estos procesos de recirculación disminuyen (Kasprzak 1984).

Adicionalmente los oligoquetos son de gran importancia biológica ya que forman parte de la cadena trófica como eslabón alimenticio para las comunidades acuáticas de peces pequeños y económica como fuente de alimento para peces de ornato y la piscicultura (Lind 1979). *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus spp.*, *Branchiura sowerbyi* y *Lumbriculus variegatus* son algunas de las especies más utilizadas en la acuicultura comercial (Lietz 1987).

Por lo anteriormente expuesto, el objetivo del presente trabajo es el contribuir al conocimiento de la ecología de los oligoquetos de la zona litoral de seis lagos maars ubicados en la porción suroriental del Altiplano Mexicano. Para cumplir con dicho objetivo, se plantearon las siguientes metas:

1. Caracterizar ambientalmente la zona litoral de los lagos maars de Puebla.
2. Registrar la composición específica de los oligoquetos que habitan la zona litoral de los lagos maars de Puebla.
3. Determinar la distribución y abundancia de los oligoquetos en los lagos maars de Puebla.
4. Reconocer la variación espacial (inter e intra lacustre) y temporal de los oligoquetos de la zona litoral de los lagos maars de Puebla, así como los parámetros ambientales que tienen más influencia en ésta.
5. Establecer el estado trófico y el grado de contaminación orgánica de la zona litoral de los lagos maars de Puebla con base en la composición específica de los oligoquetos e índices biológicos basados en la composición de la comunidad de oligoquetos.

AREA DE ESTUDIO

La región de "Los Llanos de Puebla" o Cuenca de Oriental es una cuenca endorréica limitada al este por el Citlaltépetl, al oeste y noroeste por la Sierra de Puebla -incluyendo la Malinche-, al norte por el Cerro Pizarro y hacia el sur las delimitaciones son imprecisas por falta de alturas considerables (Díaz y Guerra 1979). Comprende un área de 5,250 km² y se localiza a una altura promedio de 2,300 msnm (Reyes 1979) entre las coordenadas 97°09' y 98°03' longitud W y los 18°48' y 19°43' de latitud N.

En los Llanos de Puebla, al este del Estado (Fig. 1), se localizan seis lagos maars (tipo maars de acuerdo a la clasificación de Hutchinson 1957) localmente denominados "axalapazcos" (del náhuatl que significa "vasijas de arena llenas de agua"). Estos son estructuras volcánicas que tienen forma de cono y en cuyo cráter inactivo se aloja un lago alimentado por las aguas del manto freático y, en mucho menor grado, por la precipitación pluvial directa (Alvarez 1950).

Alvarez (1950) clasificó a estos lagos en dos grupos: Techachalco (Alchichica, Atexcac, Quechulac y La Preciosa o Las Minas) en los Llanos de San Juan (Fig. 2) y el de Aljojuca (Aljojuca y Tecuitlapa) en los Llanos de San Andrés (Fig. 3).

El clima de Los Llanos es muy variable y está influenciado notablemente por la altitud, la exposición a los vientos secos y a la sombra edúca que producen los macizos montañosos que los rodean. De acuerdo a García (1988) el clima de los Llanos de San Juan es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica [tipo BS. w''k'(i)jg], en tanto que en los Llanos de San Andrés el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano [tipo C(w, lbig)].

Las diferencias que se presentan en la vegetación están condicionadas por aspectos climáticos, altitudinales y pedológicos. En las partes altas de los volcanes, a partir de la cota de los 4,000 m, se encuentran zacatonales, por debajo de este nivel aparece el bosque de pinos y más abajo el de encinos. En las elevaciones que se localizan en la parte central de la Cuenca, formadas por rocas calizas e ígneas, los elementos más conspicuos son monocotiledóneas arborescentes (p.e. *Yucca filifera* y *Y. elephantipes*) y en las partes bajas persisten individuos aislados de *Juniperus dippeana* (Gasca 1981).

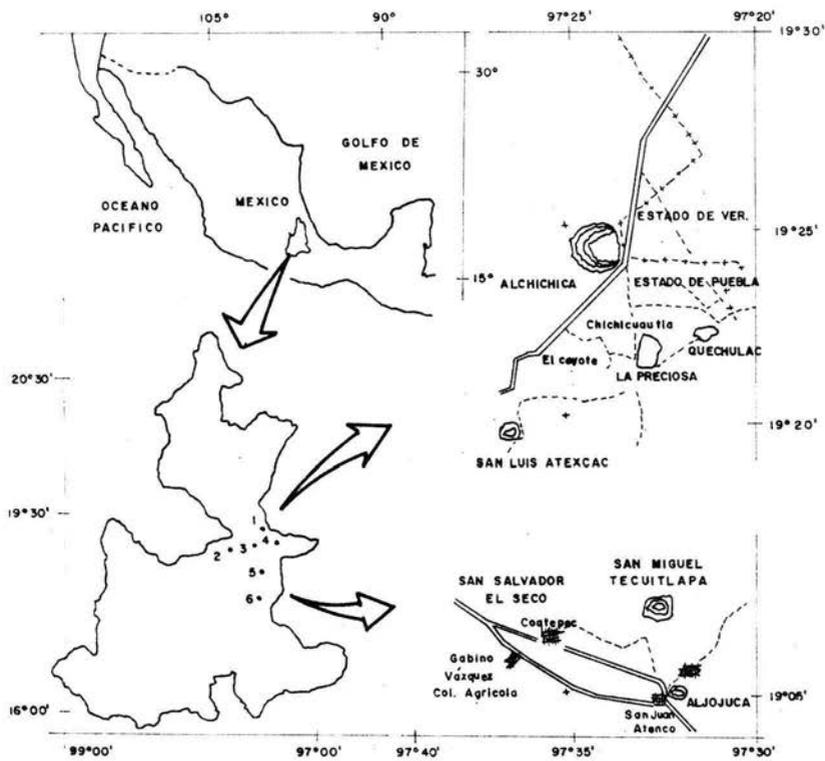


Fig. 1. Localización geográfica de los lagos maars de Puebla, México.
 (Tomado de Arredondo-Figueroa et al. 1983)

El sistema hidrográfico superficial es prácticamente inexistente puesto que la mayor parte de la superficie de la Cuenca corresponde a material de tipo cinerítico de edad reciente, en el que la mayoría de la precipitación pluvial se infiltra debido a la alta permeabilidad de éste. La mayor parte del sistema hidrográfico es de tipo torrencial. Sobresalen los grandes abanicos aluviales que se forman en las laderas de los volcanes que limitan la Cuenca (Gasca 1981).

Otra evidencia del flujo subterráneo es la existencia de los lagos volcánicos que se encuentran en la Cuenca; las características de sus aguas se explican por la interrelación de ellas con las rocas y sedimentos que cruzan subterráneamente; la alimentación de los lagos-maars está en función directa de los mantos acuíferos de la Cuenca (Gasca 1981). Los lagos con mayor concentración iónica son Alchichica y Atexcac con una salinidad media de 8.5 g/l y 6.8 g/l respectivamente, con dominancia de cloruros, sodio y magnesio en ambos y sulfatos en el primero; los de menor concentración iónica son Aljojuca y Tecuitlapa con 0.2 g/l de salinidad. Teniendo como iones principales sodio, magnesio, cloro y bicarbonato (Vilaclara *et al.* 1993).

Las cuencas cónicas y los laderas con pendientes muy pronunciadas caracterizan a todos los lagos, a excepción de Tecuitlapa (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). Los lagos presentan sedimentos arenosos de pH básico (de 8.3 a 9.5) y pobres en nutrientes (Ramírez-García y Novelo 1984).

Alchichica, de forma circular, se localiza a los 19°24'13" de latitud N y 97°24'00" de longitud W, a una altitud promedio de 2,345 msnm. Su composición litológica es básicamente de tezontle y pómez (Reyes 1979). En cuanto a la vegetación acuática presenta dos especies: *Ruppia maritima* y *Cyperus laevigatus* (Ramírez-García y Novelo 1984). Se encuentran el pez aterínido *Poblana alchichica alchichica* De Buen (Alvarez 1950) y el anfibio ambistomático *Ambystoma taylorii* (Brandon *et al.* 1981), como representantes endémicos de los vertebrados acuáticos.

La Preciosa, de forma triangular aproximadamente, se localiza a unos 4 Km al S-SE de Alchichica, está a los 19°21'23" de latitud N y 97°22'27" de longitud W, a una altitud promedio de 2,365 msnm. La cubeta del lago está formada por cenizas semiconsolidadas de pómez y material andesítico muy fino (Reyes 1979). *Scirpus californicus* es el hidrófito dominante de un total de 4 especies (Ramírez-García y Novelo 1984). Los vertebrados acuáticos están representados por el pez aterínido endémico *Poblana letholepis* (Alvarez 1950). También existe la trucha introducida *Oncorhynchus mykiss* (Arredondo y Aguilar 1987 *in* Lugo 1993).

Quechulac, muy cercano a La Preciosa y de forma elipsoidal, se localiza a los 19°21'23" de latitud N y 97°21'14" de longitud W, a una altitud promedio de 2,395 msnm. Los componentes litológicos básicos de su cuenca son cenizas andesíticas y lapilli de pómez (Reyes 1979). Se registran 5 especies de hidrófitos entre las que destacan *Scirpus californicus* y *Potamogeton pectinatus* (Ramírez-García y Novelo 1984). *Poblana alchichica squamata* es el representante endémico de la fauna íctica (Alvarez 1950). Al igual que en La Preciosa, existe la trucha introducida *Oncorhynchus mykiss* (Arredondo y Aguilar 1987 *in* Lugo 1993).

Atexcac, de forma irregular aproximada a una elipse, se ubica en la falda norte de la Sierra de Las Derrumbadas a los 19°21'13" de latitud N y 97°21'19" de longitud W, a una altitud promedio de 2,510 msnm. Este lago no corresponde ni en litología ni en edad al complejo volcánico de los lagos anteriores (Gasca 1982). La flora acuática está representada por 5 especies entre las que destacan *Phragmites australis* y *Cyperus laevignatus* (Ramírez-García y Novelo 1984). En cuanto a la fauna íctica este lago, al parecer, carece de ella (Alvarez 1950).

Aljojuca, de forma casi circular, se sitúa al norte de la Cuenca y en las orillas del poblado de San Juan Atenco a los 19°05'00" de latitud N y los 97°33'14" de longitud W, a una altitud promedio de 2,390 msnm. La cuenca lacustre está formada litológicamente por depósitos cineríticos y piroclásticos muy gruesos, predominando el tezontle y los fragmentos de roca andesítica-basáltica (Reyes 1979). Los hidrófitos relevantes por su abundancia, de un total de 5 especies, son *Potamogeton pectinatus* y *Typha domingensis* (Ramírez-García y Novelo 1984). Este lago tiene fauna introducida constituida por las carpas japonesas *Cyprinus carpio* (Linneo) y *Carassius auratus*, además de una especie de poecílido nativa de la zona (de las vertientes NE, E y S del

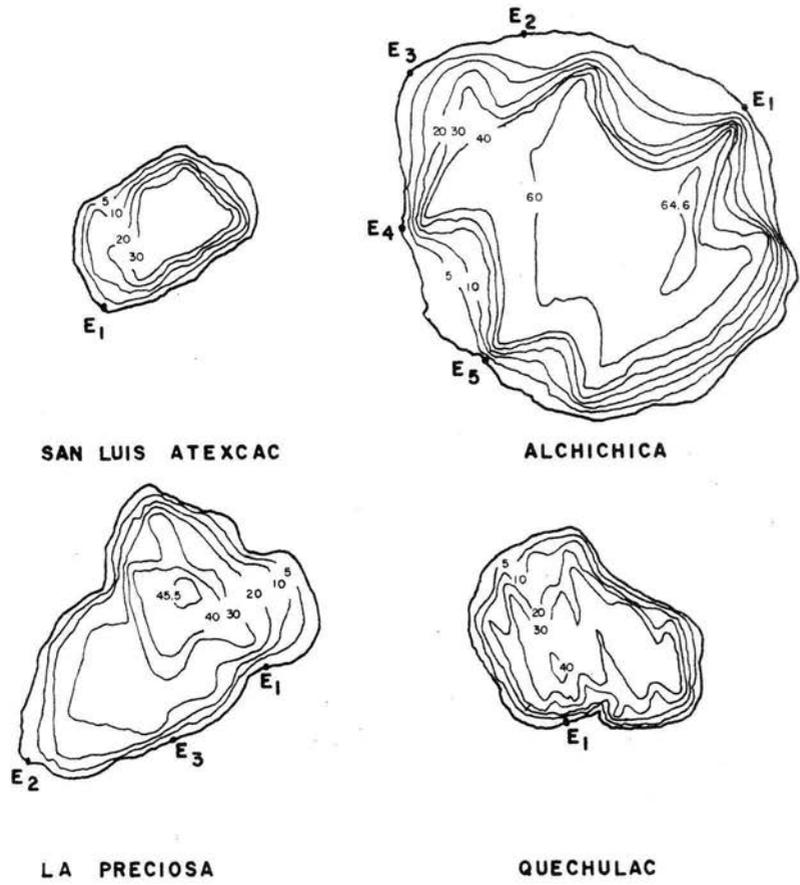


Fig. 2. Localización de las estaciones de muestreo Llanos de San Juan Puebla, México. (Tomado de Arredondo-Figueroa et al. 1983)

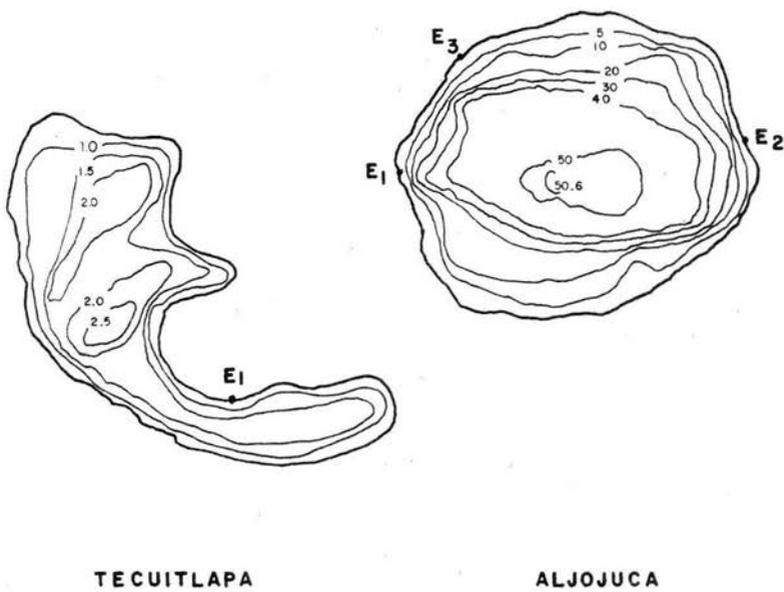


Fig. 3. Localización de las estaciones de muestreo Llanos de San Andres Puebla, México. (Tomado de Arredondo-Figueroa et al. 1983)

Citlaltépetl) *Heterandria jonesi*, la cual pudo haber sido introducida al lago durante una creciente de las corrientes de la vertiente oriental del Citlaltépetl (Alvarez 1981a).

Por último, Tecuitlapa, de forma irregular, se localiza al sur de la Cuenca de Oriental a los 19°07'09" de latitud N y los 97°34'00" de longitud W, a una altitud promedio de 2,390 msnm. Su composición litológica es básicamente de derrames basálticos (Reyes 1979). La flora acuática la constituyen 7 especies entre las cuales *Eleocharis montevidensis*, *Juncus andicola* y *Juncus mexicanus* son las más abundantes (Ramírez-García y Novelo 1984). La fauna íctica, al igual que en Aljojuca, es alóctona constituida por las carpas japoneses *Cyprinus carpio* y *Carassius auratus* (Alvarez 1950).

Las principales características morfométricas de los lagos-cráter, según Arredondo-Figueroa *et al.* (1983), se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Características Morfométricas de los Lagos Maars de Puebla, México. (Modificado de Arredondo *et al.* 1983). (l = longitud máxima, z_m = profundidad máxima, z = profundidad media, L = línea de costa, A = área superficial, V = volumen).

LAGO	l (m)	z_m (m)	z (m)	L (km)	A (km ²)	V (km ³ x 10 ³)
ALCHICHICA	1733 NW-SE	64.0	38.6	5.06	1.81	69.92
LA PRECIOSA	1344 NW-SE	45.0	30.7	3.85	0.78	16.20
QUECHULAC	983 NW-SE	40.0	21.7	3.04	0.50	10.97
ATEXCAC	780 NW-SE	39.0	25.7	2.18	0.29	6.15
ALJOJUCA	871 NE-SW	50.0	26.3	2.53	0.48	11.67
TECUITLAPA	750 NW-SE	2.5	1.4	2.38	0.26	0.35

ANTECEDENTES

Entre los estudios realizados en la región de la Cuenca de Oriental se cuenta con trabajos de diversa índole. Dentro de los trabajos geológicos existen las observaciones y estudios previos sobre los axalapazcos de la Cuenca de Oriental realizadas por Dollfus *et al.* (1867 in Gasca, 1981); los de Ordoñez (1905, 1906 in Gasca 1981) en donde se presenta una descripción general de la morfología de los axalapazcos, así como una secuencia geológica de la zona; Haro (1910 in Gasca 1981) hace comentarios generales de algunos de los lagos; Mooser (1968 in Gasca 1981), al referirse a los axalapazcos, supone que su génesis está relacionada con el vulcanismo en un ambiente cárstico pero no presenta evidencias que apoyen esta suposición; Gasca (1981) explica el origen de los cráteres que actualmente albergan a los axalapazcos. Adicionalmente, en su estudio sobre las regiones naturales del estado de Puebla, Fuentes (1972) describió la climatología, edafología y vegetación de la zona y Reyes (1979) presenta la geología de la Cuenca Oriental.

Entre los estudios limnológicos realizados en el área se encuentran los de la C.F.E. (1960-62) y Díaz y Guerra (1979), que proporcionan algunos datos físicos y químicos de los lagos. La batimetría y morfometría de los mismos fue realizada por Arredondo-Figueroa *et al.* (1983). En 1984 Arredondo *et al.* estudiaron algunos datos físicos y químicos así como el fitoplancton del lago de Alchichica. Ramírez (1983), Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) realizan un estudio limnobotánico de la zona litoral de los lagos cráter. Piña (1984) reportó las variaciones estacionales del fitoplancton en tres de estos lagos. De Buen (1945) describe a *Poblana alchichica alchichica* para el lago de Alchichica. Un estudio sobre la biología de la especie citada lo realizó Vázquez (1982). Alvarez (1949, 1950, 1955a, 1981b) describió la ictiofauna de los lagos y actualizó el estado

taxonómico de los aterinidos de los mismos, lo cual fue discutido posteriormente por Guerra (1986). Para el lago de Alchichica, Taylor (1943) describe a la salamandra ambistomávida endémica *Ambystoma subsalsum*, misma que fue redescrita bajo el nombre de *A. taylorii* por Brandon *et al.* (1981). Una revisión muy superficial de la biología poblacional de esta salamandra es proporcionada por Calderón y Rodríguez (1986). Recientemente Alcocer *et al.* (1993a) describen los principales componentes de la macrofauna bentónica de los axalapazos mexicanos, mientras que Lugo (1993) realizó un estudio de las comunidades litorales de protozoarios mediante el método de colonización de sustratos artificiales y para el lago de Alchichica Alcocer *et al.* (1993b) describen las especies de quiomómidos litorales presentes en este lago.

Otras investigaciones biológicas fueron realizadas por Soto *et al.* (1977) quienes describen la vegetación terrestre comprendida en la región Alchichica-Perote por medio de percepción remota.

METODOLOGIA

El estudio comprendió un ciclo estacional de otoño-89 a otoño-90 con un total de cinco muestreos. Se realizó una salida prospectiva previa al muestreo con el fin de establecer el número y ubicación de las estaciones de muestreo definitivas. Para ello se recorrió la zona litoral de cada uno de los lagos registrando los cambios en la textura y contenido de materia orgánica sedimentaria, la cobertura vegetal y el grado de exposición al oleaje. Lo anterior permitió reconocer la variación o grado de heterogeneidad litoral de los lagos. Con base en lo anterior, se ubicaron las estaciones de muestreo tomando en consideración que el lugar fuera representativo de las condiciones y características de la zona litoral. Es de esta forma que se establecieron un total de 14 sitios de muestreo (cinco en Alchichica, tres en La Preciosa y Aljojuca y una para Quechulac, Tecuitlapa y Atexcac).

Parámetros Ambientales

Se determinaron los parámetros ambientales enlistados en la Tabla 2, ya que son los que mayor influencia tienen sobre los oligoquetos de acuerdo al criterio de Grigelis *et al.* (1981) y Zukaite (1980) (ambos *in* Grigelis 1984). Debido a problemas logísticos fue imposible tomar las muestras al mismo tiempo, pero el orden de muestreo fue mantenido para poder realizar una comparación adecuada.

Con base en los valores promedio de los parámetros ambientales de cada estación de muestreo, se procedió a realizar un análisis representativo de lo que sucede en el cuerpo de agua en base al ordenamiento de componentes principales (ACP) para reconocer los factores ambientales que representaron el mayor grado de variación intra e interlacustre. Posteriormente, se llevó a cabo un análisis de clasificación de cúmulos (cluster) para agrupar las estaciones con características ambientales similares.

La matriz ambiental fue clasificada por medio de un análisis de cúmulos o cluster (AC), el cual es un procedimiento de clasificación divisiva politética recomendado para clasificaciones jerárquicas debido a su efectividad o robustez (Gauch 1982). El esquema de amalgamiento fue la unión completa y como coeficiente de asociación $1 - r$, en donde r es el coeficiente de correlación de Pearson, graficándose $(De/Dm) * 100$ (De = cociente de la distancia de enlace, Dm = distancia de enlace máxima) lo que permitió formar cúmulos de lagos o estaciones con características similares. El análisis de agrupamientos se hizo utilizando el paquete estadístico CSS : STATISTICA Versión 3.0 (1991). Asimismo, la matriz de datos se ordenó con base en un análisis de componentes principales (ACP) (Gauch 1982), empleando el paquete estadístico STATGRAPHICS Versión 2.1 (1985). Al combinar la información obtenida en el dendrograma con la gráfica bi o tridimensional del ACP, se obtiene lo mejor de los "dos mundos" del análisis multivariado (la clasificación y la ordenación) como lo sugiere Pielou (1984). Con ayuda de este análisis, se determinaron y eliminaron aquellas variables que aportaron poca información (Pla 1986).

Tabla 2. Parámetros ambientales determinados en la zona litoral de los lagos maars de Puebla, México.

PARAMETRO	UNIDADES	METODO
pH	pH	Potenciómetro digital Digisense HI 8424 HANNA (± 0.01)
Oxígeno Disuelto	mg/l	Oxímetro YSI 51B (± 0.1)
Temperatura	$^{\circ}\text{C}$	Termistor YSI 51B (± 0.01)
Conductividad	$\mu\text{S/cm}$	Conductímetro YSI 33 (± 0.001)
Salinidad	g/l	Salinómetro YSI 33 (± 0.1)
Cobertura Vegetal	%	Escala DAFOR (Pond Action 1989)
Textura Sedimentaria	phi	Tamizado en seco y pipeteo húmedo (Folk 1974) (± 0.01)
Materia Orgánica Sedimentaria	%	Pérdida en Combustión a 650°C (LOI) (APHA <i>et al.</i> 1985)
Carbonatos Sedimentarios	%	Pérdida en Combustión a 950°C (LOI) (De la Lanza 1986)

Biológicos

Para la obtención de los organismos, se procedió a la extracción del sedimento mediante una draga tipo Ekman (225 cm² de área), propia para fondos de sedimentos finamente divididos compuestos por arenas finas, arcillas, limo y lodo (Weber 1973, Wetzel y Likens 1979) y generalmente empleada en estudios ecológicos y de calidad de agua (cuanti y cualitativos) de comunidades de MIB en diferentes hábitats acuáticos y tipos de sustratos (Hammer *et al.* 1990, Hergenrader y Lessig 1979, Martínez-Ansemil y Prat 1984, Osborne *et al.* 1976, Tudorancea y Green 1975). Las muestras se tomaron por triplicado considerando que para estudios similares [Hiltunen (1969), Osborne *et al.* (1976), Maciorowski *et al.* (1977), Lang (1978), Hergenrader y Lessig (1979), Cowel y Vodopich (1980), Slepukhina (1984), Verdonshot (1987), Hammer *et al.* (1990), Rieradevall y Prat (1991), Takada y Kato (1991), Casellato y Caneva (1994), Rieradevall y Real (1994)] se ha aplicado un esfuerzo de muestra entre 1 y 3 réplicas, lo que ha demostrado generar información adecuada para estudios ecológicos de macroinvertebrados bentónicos aún a pesar de que los organismos presentan una distribución contagiosa o agregada.

El volumen muestreado fue aproximadamente de 4 litros con una profundidad de mordida de 17 cm en promedio. Wetzel y Likens (1979) recomiendan muestrear los primeros cuatro o cinco centímetros de sedimento para tener una muestra representativa de los organismos macrobentónicos. La profundidad mínima de muestreo, en promedio, casi triplicó lo sugerido garantizando una muestra adecuada. La muestra obtenida se virtió en un tamiz de 8 pulgadas de diámetro con una abertura de malla de 0.59 mm (APHA *et al.* 1985, Wetzel y Likens 1979). Posteriormente se procedió a retirar el sedimento sobrante con lavados *in situ*, hasta que los materiales finos fueron eliminados (Lind 1979).

El material recolectado se colocó en bolsas de polietileno previamente etiquetadas y se fijó con formol al 10% para su conservación adicionado con Rosa de Bengala (200 mg/l) como colorante vital para facilitar la separación de los organismos colectados como lo sugieren APHA *et al.* (1985). Las muestras se trasladaron al laboratorio para su posterior tratamiento.

Los oligoquetos fueron separados del resto de los MIB a mano mediante pinzas de relojero y agujas de disección, con ayuda de un microscopio estereoscópico y colocados en frascos viales debidamente etiquetados para su preservación con alcohol al 70%. Los organismos se determinaron a especie y se cuantificaron, para lo cual se

procedió a su aclaramiento de acuerdo a los criterios expuestos por Brinkhurst y Marchese (1991), Hiltunen y Klemm (1980) y Stimpson et al. (1982). Para ello los oligoquetos se sumergieron en alcohol al 30% y, posteriormente, en agua destilada por unos minutos para eliminar el fijador y permitir que el clarificador actuara. Se transfirieron a Lactofenol de Amman por varias horas antes de examinarse ya que el tiempo de aclaramiento depende de la talla y madurez del espécimen. Justo antes de observarlos, se presionaron ligeramente con el cubreobjetos para apreciar mejor las características de importancia taxonómica.

La determinación a especie se llevó a cabo con base en las claves taxonómicas propuestas por Brinkhurst y Marchese (1991), Edmondson (1959), Hiltunen y Klemm (1980), Pennak (1978) y Stimpson et al. (1982). La ratificación y/o identificación específica fue realizada por los Drs. Ralph O. Brinkhurst (Aquatic Resources Center, Estados Unidos de Norteamérica) y Mercedes Marchese (Instituto Nacional de Limnología, Argentina).

La determinación de la biomasa de los oligoquetos se expresó como peso seco y peso seco libre de cenizas como una medida indirecta para determinar la producción secundaria de estos organismos. El peso seco (PS) se determinó de acuerdo a Weber (1973) eliminando el Lactofenol de Amman con lavados consecutivos en diferentes concentraciones de alcohol hasta llegar a agua destilada en donde los organismos se hidrataron nuevamente. Se colocó la muestra en el horno a una temperatura de $105 \pm 5^\circ\text{C}$ hasta obtener un peso constante (aproximadamente 24 hrs). Se enfriaron a temperatura ambiente en un desecador y se pesaron en una balanza analítica con aproximación de ± 0.0001 g. El peso seco libre de cenizas se calculó como pérdida en combustión (LOI) (PSLC) siguiendo los criterios de Lind (1979) y Weber (1973). La muestra (organismos previamente secados al horno) se introdujo en una mufia a $550 \pm 5^\circ\text{C}$ por un lapso de una hora. Se enfriaron las cenizas (C) a temperatura ambiente en un desecador y se pesaron con aproximación de ± 0.0001 g. La biomasa como peso seco libre de cenizas fue calculada de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\text{BIOMASA} = [\text{Mat. Orgánica} + \text{Mat. inorgánica}] - [\text{Mat. Inorgánica}]$$

$$(\text{PSLC}) \quad (\text{MO}) \quad (\text{PS}) \quad (\text{C})$$

Las abundancias de los organismos (individuos/m²), así como sus valores de biomasa (gr/m²) fueron calculados siguiendo el criterio de Grigelis (1984), Krasprzak (1984), Marchese (1987) y Tudorancea y Green (1975), entre otros, los cuales expresan sus resultados por unidad de área.

Los datos biológicos fueron analizados mediante métodos multivariados, específicamente el análisis de cúmulos, para agrupar las estaciones con características biológicas similares (composición específica, densidad y biomasa). Con los datos obtenidos de lo anterior, se establecieron comparaciones de las diferentes especies de oligoquetos entre estaciones del mismo lago y entre lagos. Se elaboraron gráficas de variación temporal de las especies. Asimismo, se analizó gráficamente la posible correlación entre las variaciones biológicas y las ambientales. Se establecieron los intervalos de tolerancia a factores ambientales presentes en los lagos-cráter para cada especie. Para el análisis de la información biológica, la abundancia y biomasa promedio se determinaron para cada taxón. Los datos de abundancia y biomasa se transformaron logarítmicamente [$\log_{10}(n + 1)$] para que los valores elevados no sesgaran los resultados de los análisis multivariados que se efectuaron (Kunz 1988), Mirza y Gray 1981). Para el análisis del agrupamiento de los lagos con base en la presencia o ausencia de las especies se usó el coeficiente de asociación de Jaccard y el método de agrupamiento UPGMA (Crisci y López 1983), empleando el programa ANACOM (Análisis de Comunidades) Versión 3.0 (1991).

Finalmente se aplicaron diversos índices biológicos con la finalidad de determinar la calidad del agua y del hábitat, que son reflejados por la composición de especies, diversidad, densidad poblacional y biomasa; así como las condiciones fisiológicas de las comunidades de organismos acuáticos (Klemm et al. 1990). Con base en lo anterior se procedió a la aplicación de los siguientes índices: Shannon-Wiener (aplicado por Wilhn y Dorris 1968 in Qi 1987, Hendricks et al. 1974 y Kaspzrak 1984 entre otros), el cual estima la diversidad de una comunidad,

mientras que la asociación de especies (por medio de una correlación), determina la presencia o ausencia de una especie en relación a otras especies que constituyen la comunidad, número promedio de individuos por muestra y presencia y/o ausencia de organismos indicadores con base en la clasificación de los organismos de acuerdo a la sensibilidad de contaminación (Hilsenhoff 1987 *in* Klemm *et al.* 1990).

Para establecer el grado de contaminación que se presentó en la zona litoral de los lagos maars se procedió a aplicar diferentes métodos. Goodnight y Whitley (1961 *in* Slepukina 1984) determinaron el grado de contaminación de los cuerpos acuáticos utilizando el porcentaje de oligoquetos de un muestreo dentro de la comunidad del macrobentos clasificando al cuerpo de agua en buenas condiciones si el porcentaje de oligoquetos es menor al 60%, si es entre el 60 y el 80% se clasifica como agua con ligera contaminación y por arriba del 80% el cuerpo de agua presenta una contaminación elevada.

Parele y Astapenok (1975 *in* Slepukina 1984) sugieren el índice $D = T/O$ de donde T es el número de tubificidos y O es el número total de oligoquetos en la muestra. Si $D = 0.3$ las aguas son relativamente puras, $D = 0.3-0.55$ la contaminación es débil, $D = 0.55-0.8$ el cuerpo de agua esta contaminado y si $D = 0.8-1.0$ presenta contaminación elevada. Cuando sólo existen tubificidos en la muestra $D = 1$.

Siguiendo el sistema saprobio de Fjordingstad (1965 *in* Hiltunen 1967), las especies son ubicadas en cuatro categorías de acuerdo a la calidad del ambiente del fondo: 1) saprofóbicas aquellas especies encontradas únicamente en aguas limpias, 2) saprofílicas las encontradas en aguas relativamente limpias, 3) saproxénicas las presentes en aguas con una ligera contaminación y 4) saprobióticas las especies confinadas aparentemente a aguas enriquecidas por materia orgánica.

RESULTADOS

Caracterización Ambiental

La estación uno del lago de Alchichica AL1 (Tabla 3) presentó un pH básico (9.0 ± 0.1), con 7.3 ± 1.1 mg/l de oxígeno disuelto y una temperatura de $20.4 \pm 0.7^\circ\text{C}$ por lo que se consideró como una zona templada y bien oxigenada; la salinidad mostró un valor de 7.2 ± 0.1 g/l. Así mismo, la materia orgánica y los carbonatos registraron valores de $5.6 \pm 2.9\%$ y $1.9 \pm 0.2\%$ respectivamente. El sedimento fue clasificado como una grava arenosa (Ga) (Fig. 4) compuesta en su mayor parte por arenas (57.5%) y gravas (36.7%). La cobertura vegetal, compuesta por *Ruppia maritima*, fue escasa cubriendo sólo un 25% de la estación.

En la estación dos del lago de Alchichica AL2 (Tabla 3) se determinaron valores de pH y salinidad (9.0 ± 0.1 y 7.2 g/l respectivamente) similares a los de AL1, mientras que el oxígeno disuelto así como la temperatura y la materia orgánica (6.5 ± 1.2 mg/l, $18.3 \pm 4.0^\circ\text{C}$ y $5.0 \pm 2.6\%$, respectivamente) fueron un poco más bajos que la estación anterior. El valor de los carbonatos alcanzó $3.2 \pm 0.8\%$. El sedimento es una arena con algo de grava [A(g)] (Fig. 4) con una dominancia de arenas (89.46%). El sustrato está desprovisto de vegetación acuática.

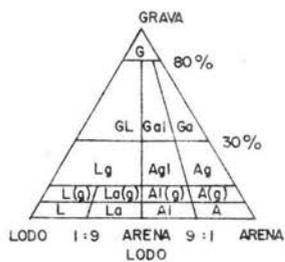
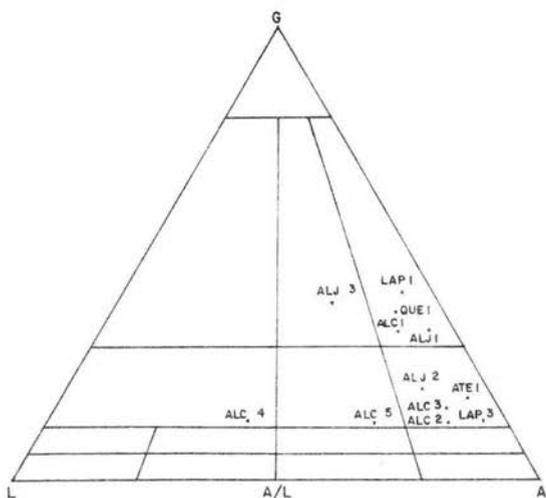
Para la estación tres del lago de Alchichica AL3 (Tabla 3) el pH y el oxígeno disuelto tuvieron valores semejantes a los de AL2, con una temperatura de $20.0 \pm 1.3^\circ\text{C}$ y una salinidad un poco más alta con respecto a las otras estaciones (7.4 ± 0.4 g/l). Por el contrario, la cantidad de materia orgánica sedimentaria ($2.8 \pm 1.9\%$) fue la más baja de las estaciones muestreadas en el lago de Alchichica. Los carbonatos constituyeron un $3.7 \pm 1.1\%$ del sedimento. La textura del mismo se compuso en su mayor parte de arenas (85.3%) dentro de la clasificación de arena con grava (Ag) (Fig. 4). La vegetación acuática, así mismo, estuvo ausente.

En AL4 estación cuatro del lago de Alchichica (Tabla 3) los valores de pH y salinidad (8.9 ± 0.1 y 6.0 ± 2.9 g/l respectivamente) fueron menores en comparación con las otras estaciones de este lago; en contraste los valores de oxígeno disuelto (12.3 ± 1.9 mg/l), temperatura ($24.9 \pm 1.3^\circ\text{C}$), materia orgánica ($8.4 \pm 6.2\%$) y carbonatos sedimentarios ($29.0 \pm 1.9\%$) fueron los más elevados. La textura del sedimento (Fig. 4) fue muy diferente a las demás estaciones ya que, en general, estuvo compuesto de material fino donde los lodos conformaron la mayor parte del sedimento (51.7%) seguido de las arenas (43.3%). La vegetación sumergida estuvo compuesta por *Ruppia maritima* cubriendo totalmente el sedimento de ésta zona.

La quinta estación del lago de Alchichica AL5 (Tabla 3) presentó el mismo valor de pH (9.0 ± 0.1) que las tres primeras estaciones, sin embargo varió considerablemente en los demás parámetros siendo muy semejantes a los de AL4. El oxígeno disuelto fue un poco más reducido (9.1 ± 2.5 mg/l), así como la temperatura ($19.9 \pm 1.7^\circ\text{C}$), materia orgánica ($6.4 \pm 4.3\%$) y carbonatos ($18.3 \pm 4.5\%$); mientras que la salinidad aumentó ligeramente a 7.1 ± 0.3 g/l. La textura del sedimento se clasificó como una arena con grava lodosa (Agl) (Fig. 4), donde las arenas sobresalieron con 77.78%, seguidas de lodos con 16.47%. Así mismo, la cobertura vegetal estuvo compuesta por *Ruppia maritima* y algas bentónicas, siendo la primera la que cubrió gran parte del sedimento (75%) mientras que la segunda cubrió escasamente un 25% de éste.

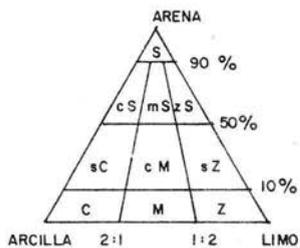
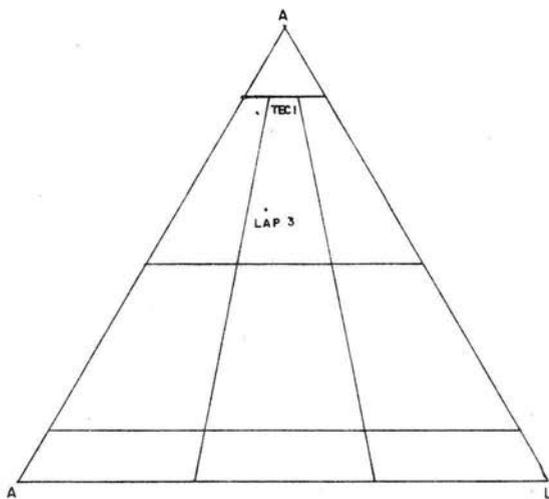
Para el lago de La Preciosa la estación uno LA1 (Tabla 3) presentó un pH básico (9.0 ± 0.2), concentraciones de 6.8 ± 1.0 mg/l de oxígeno disuelto y una temperatura de $18.9 \pm 1.5^\circ\text{C}$. La salinidad fue baja (1.0 g/l) y la materia orgánica alta ($9.4 \pm 4.7\%$) en comparación con las estaciones anteriores. Los carbonatos tuvieron un valor de $5.1 \pm 5.5\%$ en promedio. La textura de esta estación correspondió a la de una grava arenosa (Ga) (Fig. 4) conformada por arenas en un 56.68%, seguidas de las gravas con 39.5%. Esta estación poseé una vegetación acuática representada por *Scirpus californicus* y *Juncus andicola* como macrofitas emergentes y, en mayor porcentaje (75%), algas epiliticas.

La segunda estación del lago de La Preciosa LA2 (Tabla 3) registró valores similares de pH y salinidad a los obtenidos en LA1. A pesar de que el oxígeno disuelto (10.2 ± 2.6 mg/l), la temperatura ($22.3 \pm 2.2^\circ\text{C}$) y los carbonatos ($9.0 \pm 4.9\%$) aumentaron ligeramente, la materia orgánica fue menor ($8.2 \pm 2.6\%$) en comparación con la estación anterior. El sedimento fue caracterizado como arena con algo de grava [A(g)] (Fig. 4) ya que las



- G GRAVA
- GL GRAVA LODOSA
- Gal GRAVA ARENOSA CON LODO
- Ga GRAVA ARENOSA
- Lg LODO CON GRAVA
- Agl ARENA CON GRAVA LODOSA
- Ag ARENA CON GRAVA
- L(g) LODO CON ALGO DE GRAVA
- La(g) LODO ARENOSO CON ALGO DE GRAVA
- Al(g) ARENA LODOSA CON ALGO DE GRAVA
- A(g) ARENA CON ALGO DE GRAVA
- L LODO
- La LODO ARENOSO
- Al ARENA LODOSA
- A ARENA

Fig. 4. Triángulo sedimentario a modo de SHEPARD de los lagos maars de Puebla, México.



- S ARENA
- cS ARENA ARCILLOSA
- mS ARENA LODOSA
- zS ARENA LIMOSA
- sC ARCILLA ARENOSA
- cM LODO ARCILLOSO
- sZ LIMO ARENOSO
- C ARCILLA
- M LODO
- Z LIMO

Fig. 4. Continuación del Triángulo sedimentario a modo de SHEPARD de los lagos maars de Puebla, México.

arenas estuvieron presentes en un 93.74%. Los hidrófitos emergentes *Scirpus californicus* y *Juncus andicola*, el sumergido *Potamogeton pectinatus* así como algas bentónicas cubrieron aproximadamente la mitad del sustrato.

En comparación a las dos estaciones anteriormente mencionadas del mismo lago, en LA3 tercera estación del lago de La Preciosa (Tabla 3) el valor de pH se incrementó (9.2 ± 0.3) así como la materia orgánica ($13.6 \pm 3.5\%$) y los carbonatos ($21.1 \pm 1.9\%$). Por el contrario, el oxígeno disuelto (8.7 ± 1.1 mg/l) y la temperatura ($21.7 \pm 1.9^\circ\text{C}$) disminuyeron en relación a los valores registrados en la estación LA2. La salinidad se mantuvo igual a las otras estaciones. Sin embargo, la textura del sedimento varió notablemente ya que se clasificó como una arena lodosa (mS) (Fig. 4) donde las arenas se encontraron en un 65.48%, seguidas de los lodos (36.52%). La vegetación estuvo representada por *Potamogeton pectinatus* como macrofitas sumergidas cubriendo el 75% del sustrato y, en menor proporción, por algas bentónicas (25%).

Las tres estaciones del lago de Aljojuca presentaron valores de pH básico (9.1 ± 0.2), con una ligera variación en los de temperatura (entre 20.8 ± 2.2 y $21.4 \pm 2.0^\circ\text{C}$). La estación uno AJ1 (Tabla 3) registró el valor más alto de oxígeno disuelto (6.4 ± 2.7 mg/l) y los más bajos de salinidad (0.1 ± 0.1 g/l), materia orgánica ($1.5 \pm 0.2\%$) y carbonatos ($0.1 \pm 0.1\%$). *Potamogeton pectinatus* fue la única especie de macrofitas sumergida que se presentó en ésta estación en un 25% del sedimento y cubriendo un área mayor (50%) se encontraron algas bentónicas.

ESTACION/ PARAMETRO	ALC 1	ALC 2	ALC 3	ALC 4	ALC 5	LAP 1	LAP 2	LAP 3	ALJ 1	ALJ 2	ALJ 3	QUE 1	TEC 1	ATE 1
pH	9.0 0.1	9.0 0.1	9.0 0.1	8.9 0.1	9.0 0.1	9.0 0.2	9.0 0.1	9.2 0.3	9.1 0.2	9.1 0.2	9.1 0.2	8.9 0.2	9.8 0.1	8.4 0.2
OXIGENO DISUELTO	7.3 1.1	6.5 1.2	6.5 1.6	12.3 1.9	9.1 2.5	6.8 1.0	10.2 2.6	8.7 1.1	6.4 2.7	5.7 2.7	4.9 2.3	5.9 1.8	9.3 2.8	6.9 1.5
TEMPERATURA	20.4 0.7	18.3 4.0	20.0 1.3	24.9 1.3	19.9 1.7	18.9 1.5	22.3 2.2	21.7 1.9	21.4 2.0	21.1 3.1	20.8 2.2	17.5 2.0	21.1 0.8	20.2 1.5
SALINIDAD	7.2 0.1	7.2 0.0	7.4 0.4	6.0 2.9	7.1 0.3	1.0 0.0	1.0 0.0	1.0 0.0	0.1 0.1	0.5 0.1	0.4 0.2	0.1 0.1	1.0 0.1	6.0 0.0
MATERIA ORGANICA	5.6 2.9	5.0 2.6	2.8 1.9	8.4 6.2	6.4 4.3	9.4 4.7	8.2 2.6	13.6 3.5	1.5 0.2	1.9 0.4	2.3 1.1	2.8 0.8	7.8 0.4	3.6 3.6
CARBONATOS	1.9 0.2	3.2 0.8	3.7 1.1	29.0 1.9	18.3 4.5	5.1 5.5	9.0 4.9	21.1 1.9	0.1 0.1	0.5 0.4	2.7 0.5	0.7 0.5	4.4 1.6	4.2 0.9
TEXTURA	0.2	1.6	1.3	2.3	1.7	0.1	1.8	2.6	0.3	1.0	-0.1	0.2	2.2	1.1
MACROFITAS EMERGENTES	0	0	0	0	0	25	50	0	0	25	0	100	0	50
MACROFITAS SUMERGIDAS	25	0	0	100	75	0	50	75	25	0	0	0	100	75
ALGAS BENTONICAS	0	0	0	0	25	75	25	25	50	75	25	25	0	25

Tabla 3. Características Ambientales de la Zona Litoral de los Lagos Maars de Puebla, México. ALChicha, LA Preciosa, ALJjojuca, QUEchulac, TECuitlapa y ATExcac. Valores en: pH (unidades de pH), oxígeno disuelto (mg/l), temperatura ($^\circ\text{C}$), salinidad (g/l); materia orgánica (%), carbonatos (%), textura sedimentaria (\emptyset) y vegetación acuática (% de cobertura). La desviación estándar se indica en el región inferior de la media.

Para la segunda estación del lago de Aljojuca AJ2 (Tabla 3), el oxígeno disuelto registró un valor intermedio comparado con las otras estaciones del lago de Aljojuca (5.7 ± 2.7 mg/l), mientras que la salinidad, materia orgánica y carbonatos son más altos que en la estación anterior (0.5 g/l, $1.9 \pm 0.4\%$ y $0.5 \pm 0.4\%$, respectivamente). La cobertura vegetal estuvo conformada por la macrofita emergente *Typha dominguensis* y algas bentónicas en gran abundancia.

En la tercera estación de este mismo lago AJ3 (Tabla 3) el valor del oxígeno disuelto fue el menor registrado para la zona litoral de Aljojuca (4.9 ± 2.3 mg/l) y, por el contrario, obtuvo los valores más altos de materia orgánica ($2.3 \pm 1.1\%$) y carbonatos ($2.7 \pm 0.5\%$). La salinidad fue de 0.4 ± 0.2 g/l siendo un valor intermedio entre las otras dos estaciones de este lago. El sedimento se presentó cubierto en un 25% por algas bentónicas.

El tipo de sedimento que se presentó en AJ1 y AJ2 fue de grava gruesa; la primera estación es de tipo grava arenosa (Ga) compuesto en su mayor parte de arenas 61.9% seguida de gravas 33.7% mientras que para la segunda estación es una arena con grava lodosa (Agl) con 72.9% de arena como la mayor parte (Fig. 4). La textura del sedimento de la tercera estación corresponde a las arenas muy gruesas con un predominio de gravas y arenas en porcentajes similares (47.3% y 42.1% respectivamente), clasificada como grava arena-lodosa (Gal).

La estación situada en el lago de Quechulac (QU1) (Tabla 3) presentó valores de pH básicos (8.9 ± 0.2) con una concentración baja de oxígeno disuelto (5.9 ± 1.8 mg/l) y una temperatura de $17.5 \pm 2.0^\circ\text{C}$. Es un lago con muy bajas concentraciones de sales disueltas (0.1 ± 0.1 g/l). Presentó reducida materia orgánica ($2.8 \pm 0.8\%$) y carbonatos ($0.7 \pm 0.5\%$). El sedimento está compuesto por grava arenosa (Ga) conformado en su mayor parte de arenas (56.1%) y gravas (37.8%). La cobertura vegetal es abundante en macrofitas enraizadas emergentes de la especie *Scirpus californicus* y escasas algas bentónicas.

Para la estación de Atexcac (AT1) (Tabla 3) se determinó un pH básico (8.4 ± 0.2), con una salinidad elevada (6.0 g/l), temperatura de $20.2 \pm 1.5^\circ\text{C}$ y oxígeno disuelto de 6.9 ± 1.5 mg/l. La materia orgánica y los carbonatos sedimentarios presentaron valores promedios de 3.6% y $4.2 \pm 0.9\%$ respectivamente. El 84.08% del sedimento lo componen las arenas, clasificado como arena con grava (Ag) (Fig. 4). Esta zona registró una amplia cobertura vegetal ya que se compuso tanto de macrofitas emergentes (*Phragmites australis*) como sumergidas (*Potamogeton pectinatus*) y algas bentónicas.

La zona de Tecuitlapa muestreada (TE1) (Tabla 3) registró un pH de 9.8 ± 0.1 siendo el valor más alto de todas las estaciones muestreadas, en tanto que el contenido de oxígeno disuelto (9.3 ± 2.8 mg/l), temperatura ($21.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$), salinidad (1.0 g/l), materia orgánica ($7.8 \pm 0.4\%$) y carbonatos ($4.4 \pm 1.6\%$) se registraron como valores intermedios al resto de las estaciones. El sedimento estuvo compuesto en su mayoría de arenas (86%) y en menor porcentaje de lodos, por lo cual se clasificó como arena arcillosa (cS) (Fig. 4). La vegetación presente perteneció a la especie *Potamogeton pectinatus* cubriendo totalmente el sedimento de la estación.

Con el objetivo de obtener el ordenamiento de las estaciones muestreadas se llevó a cabo un análisis de componentes principales (Tabla 4) con base en la matriz transformada logarítmicamente [$\text{Log}(\bar{n} + 1)$] de datos ambientales. Con relación al ordenamiento de las estaciones de muestreo, el análisis de componentes principales ambientales (Fig. 5) mostró una separación sobre el componente dos entre los lagos atalosalinos y los dulceacuicolas. De este conjunto, las estaciones AL4 y AL5 se separaron del resto por su ligeramente menor salinidad y la presencia de macrofitas enraizadas sumergidas. Quechulac; Aljojuca y LA1 se asociaron por la presencia de macrofitas enraizadas emergentes abundantes, separándose del resto de las estaciones de La Preciosa con mayor contenido de oxígeno disuelto, carbonatos, sedimento fino y, al igual que las estaciones AL4 y AL5, por la presencia de macrofitas enraizadas sumergidas. La vegetación acuática (componente uno) que proporciona alimento y una heterogeneidad de hábitats favoreciendo el establecimiento de una diversa fauna bentónica (Beattie 1982, Hammer 1986, Harman 1972), y la salinidad (componente dos), que establece

la problemática de regulación osmótica disminuyendo la diversidad biológica (Williams *et al.* 1990), representan los dos parámetros ambientales más importantes para el ordenamiento de los lagos maars.

Cabe aclarar que no sólo la presencia de vegetación acuática fue importante para el ordenamiento, sino también el tipo de ésta. Hacia la parte positiva del componente uno domina la vegetación enraizada sumergida, hacia la parte negativa del mismo componente predomina la vegetación enraizada emergente, mientras que al centro del componente se encuentran localizadas las estaciones con cobertura vegetal nula o escasa. Sobre el componente dos resultó muy clara la diferenciación con base en la concentración salina. Hacia la parte positiva del mismo las estaciones atalasalinas, mientras que en la porción negativa las dulceacuícolas.

COMPONENTES	% DE VARIANZA	% DE VARIANZA ACUMULADA	EIGENVALORES
1	47.7099	47.7099	1.4448
2	26.6432	74.3531	0.8068
3	10.0485	84.4016	0.3043
4	6.6719	91.0736	0.2020
5	4.4823	95.5559	0.1357
6	3.2418	98.7977	0.0982
7	0.9263	99.7239	0.0280
8	0.2265	99.9504	0.0069
9	0.0495	99.9999	0.0015
10	0.0000	100.0000	0.0000

Tabla 4. Porcentajes de variación de los Componentes Principales de los maars Puebla, México.

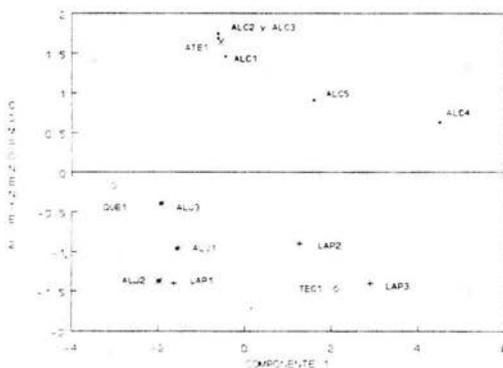


Fig 5. Análisis de Componentes Principales de las estaciones de muestreo con base en las características ambientales.

Para clasificar ambientalmente las estaciones de los lagos maars de Puebla se procedió a realizar un análisis de cúmulo con base en la misma matriz transformada logarítmicamente [$\log(n+1)$] de los datos

ambientales. El dendrograma resultante (Fig. 6) mostró las estaciones similares agrupadas. Se conformaron dos cúmulos con elevada disimilitud (superior al 90%), el primero integrado por los lagos atalasoalinos (Alchichica y Atexcac); mientras que el segundo estuvo conformado por los lagos duceacuicolos (La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecutlapa).

Un primer conglomerado estuvo integrado por las estaciones AL1, AL2 y AL3, siendo estas dos últimas más parecidas entre sí que con la primera. Otro cúmulo se conformó con las estaciones AL4 y AL5 (ambas de menor salinidad que el conjunto AL1-AL2-AL3) y, ésta a su vez, con AT1 compartiendo concentraciones similares de sales disueltas. Posteriormente, los conjuntos AL1-AL2-AL3- y AL4-AL5-AT1 se reunieron para integrar el grupo de lagos atalasoalinos como se mencionó con anterioridad. Cabe aclarar que en el dendrograma de disimilitud la asociación de Atexcac fue con las estaciones cuatro y cinco de Alchichica, mientras que en el análisis de componentes principales fue con la una, dos y tres, lo cual es probablemente resultado de los diferentes algoritmos matemáticos que emplean las técnicas estadísticas utilizadas.

Por otro lado, las tres estaciones de Aljojuca conformaron un solo grupo en el cual AJ1 y AJ2 fueron más parecidas entre sí. Aljojuca se reunió con posterioridad con el conjunto LA1-OU1, compartiendo la presencia de vegetación acuática emergente. Caracterizadas por la presencia de vegetación acuática sumergida, Tecuitlapa se reunió con LA3 y, posteriormente, ambas con LA2. Ambos cúmulos, Aljojuca-Quechulac-LA1 y Tecuitlapa-LA2-LA3, se reunieron entre sí, con un grado elevado de disimilitud, para integrar el cúmulo de lagos dulceacuicolos.

Finalmente, casi con un 100% de disimilaridad se juntaron los dos grandes cúmulos para integrar los seis lagos maars de Puebla. El factor vegetación acuática (grado de cobertura y tipo) clasificó de igual manera a las estaciones que el análisis de componentes principales. Una vez más se ratificó que los dos factores principales para la caracterización ambiental de la zona litoral de los lagos maars fueron vegetación acuática y salinidad. Es importante hacer notar que ni la textura ni el contenido de materia orgánica del sedimento, factores tradicionalmente reconocidos como muy importantes para el bentos (Weber 1973), resultaron determinantes para la clasificación ni para la ordenación de las estaciones. A través del análisis de componentes principales se detectaron claramente los parámetros ambientales más relevantes, mientras que con ayuda del análisis de cúmulos se realizó la agrupación de las estaciones de muestreo, con la indicación del grado de disimilitud entre ellas. Este último punto, no se puede detectar a través del análisis de componentes principales.

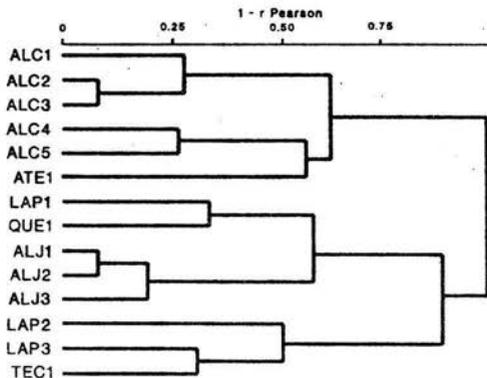


Figura 6. Dendrograma de asociación de las estaciones de muestreo con base en sus características ambientales.

Caracterización Biológica

Composición Específica

De las 210 muestras revisadas se determinaron un total de ocho especies pertenecientes a las familias Naididae, Tubificidae y Enchytraeidae. A pesar de no haberse identificado estos últimos a nivel específico, morfológicamente son muy similares lo que sugiere que se trata de una sola especie. La sistemática de los oligoquetos bentónicos de la zona litoral de los lagos maars, siguiendo los criterios propuestos por Hiltunen y Klemm (1980) y Stimpson *et al.* (1982), se enlista en la Tabla 5.

Tabla 5. Listado Taxonómico de los Oligoquetos Acuáticos Registrados en la Zona Litoral de los Lagos Maars de Puebla, México.

Filo: Annelida

Clase: Clitellata

Subclase: Oligochaeta

Familia: Naididae

Género: *Dero* Oken 1815

Subgénero: *D. (Aulophorus)* Schmarda, 1929

Especie: *D. (A.) furcatus* (Müller, 1773)

Subgénero: *D. (Dero)* Oken 1815

Especie: *D. (D.) digitata* (Müller, 1773)

Especie: *D. (D.) nivea* Alyer, 1929

Género: *Nais* Müller, 1773

Especie: *N. variabilis* Piguet, 1906

Género: *Pristina* Ehrenberg, 1828 emm. Brinkhurst, 1985

Especie: *P. aequisetata* Bourne, 1891

Familia: Tubificidae

Género: *Limnodrilus* Claparède, 1862

Especie: *L. hoffmeisteri* Claparède, 1862

Género: *Tubifex* Lamarck, 1816

Especie: *T. tubifex* (Müller, 1774)

Familia: Enchytraeidae

Especie: *Sp. A.*

Distribución

De las ocho especies registradas, *L. hoffmeisteri* fue la única especie que se presentó en las catorce estaciones de los seis lagos maars, seguido por *T. tubifex* que se ubicó en seis pertenecientes a Alchichica, La Preciosa, Aljojuca y Quechulac. *N. variabilis* se muestreó en seis estaciones correspondientes a Aljojuca, Quechulac,

Tecuitlapa y Atexcac. Las cuatro especies restantes (*D. (A.) furcatus*, *P. aequiseta*, *D. (D.) nivea* y *D. (D.) digitata*) se distribuyeron en Aljojuca y Quechulac, mientras que los enquitréidos sólo se registraron en el lago de Quechulac (Tabla 6).

Sin embargo, cabe mencionar que la distribución de algunas especies estuvo restringida a algunas estaciones dentro del mismo lago; tal es el caso de *T. tubifex* que se registró para el lago de Alchichica sólo en la estación cuatro y para el lago de La Preciosa en las estaciones uno y dos. De los organismos pertenecientes a la familia Naididae, *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* se encontraron en el lago de Aljojuca, registrándose únicamente en la estación uno de dicho lago, mientras que *D. (D.) digitata* se ubicó sólo en las estaciones uno y tres de Aljojuca.

A pesar de que no se encontraron correlaciones significativas, esta aparente "selectividad" de dichas especies por algunas estaciones fue atribuida a las características ambientales registradas en cada una de ellas. Lo anterior se observó en Alchichica en el cual se localizó a *T. tubifex* en donde, al parecer, las condiciones ambientales de la estación influyeron en el desarrollo de este organismo. Dentro del lago de Alchichica, AL4 se diferenció del resto de las estaciones por registrar una salinidad (6.0 ± 2.9 mg/l) ligeramente menores. Así mismo, aparentemente *T. tubifex* prefirió este sitio por su elevada concentración de oxígeno disuelto y por su temperatura cálida donde la materia orgánica, los carbonatos y las macrofitas sumergidas son muy abundantes.

ESPECIE/ ESTACION	ALC 1	ALC 2	ALC 3	ALC 4	ALC 5	LAP 1	LAP 2	LAP 3	ALJ 1	ALJ 2	ALJ 3	QUE 1	TEC 1	ATE 1
<i>D. (A.) furcata</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	X	--	--	X	--	--
<i>D. (D.) digitata</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	X	--	X	X	--	--
<i>D. (D.) nivea</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	X	X	X	X	--	--
<i>N. variabilis</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	X	X	X	X	X	X
<i>P. aequiseta</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	X	--	--	X	--	--
<i>L. hoffmeisteri</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>T. tubifex</i>	--	--	--	X	--	X	X	--	--	X	X	X	--	--
<i>Enchytraeidae</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	X	--	--

Tabla 6. Distribución de las Especies de Oligoquetos en las Estaciones de Muestreo de los Lagos Maars de Puebla, México. ALChicha, LA Preciosa, ALJojuca, QUEchulac, TECuitlapa y ATExcac.

Por otra parte, la presencia de *T. tubifex* en el lago de La Preciosa también se vió restringida a dos estaciones (LA1 y LA2) en las cuales el pH, la materia orgánica y los carbonatos fueron más bajos que los de LA3. Así mismo las macrofitas emergentes en ambas estaciones fueron más abundantes y contribuyeron a esta preferencia. *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* estuvieron presentes en el lago de Aljojuca sólo en la estación de AJ1 en la cual el nivel de oxígeno disuelto fue mayor al de las otras estaciones con una temperatura relativamente cálida, registrando los porcentajes más bajos de materia orgánica y carbonatos. En contraste a los tubífidos, estas dos especies mostraron preferencia por sitios donde la textura del sedimento fue predominantemente de arena-gravosa y con macrofitas sumergidas.

D. (D.) digitata al parecer es una especie que prefiere sitios donde las condiciones ambientales son extremas, es decir, de las tres estaciones de Aljojuca únicamente se registró en AJ1 y AJ3 donde los valores promedio de los parámetros ambientales se ubicaron en el extremo superior. En AJ1 los promedios del oxígeno

disuelto, la temperatura y la cobertura vegetal fueron elevados, en contraste con los de AJ3 los cuales tendieron a ser muy bajos. Por otra parte, los porcentajes de la materia orgánica y los carbonatos en AJ1 fueron bajos y en AJ3 elevados. El tipo de textura preferido por esta especie en los lagos correspondió al de arena-gravosa a arena medio gravosa (AJ1 y AJ3, respectivamente).

Riqueza Específica y Frecuencia Relativa

El lago que registró la mayor riqueza específica fue Quechulac con ocho especies, aunque varió a lo largo del ciclo de muestreo entre invierno y verano seguido de Aljojuca con siete que varió a lo largo del año. Los cuatro lagos restantes presentaron una riqueza específica comparativamente baja ya que en cada uno de ellos sólo se encontraron dos especies: *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex* en Alchichica y La Preciosa, *L. hoffmeisteri* y *N. variabilis* en Tecuitlapa y Atexcac.

De las ocho especies determinados en los seis lagos maars, *L. hoffmeisteri* fue la especie que presentó la mayor frecuencia de aparición con un 99.5% (Tabla 7). A pesar de que *D. (D.) nivea* sólo se registró en Aljojuca y Quechulac, ésta estuvo presente en la mayoría de los muestreos por lo cual su frecuencia de aparición fue de 17.6%. *T. tubifex* y *N. variabilis* registraron un 13.3% y 10.5% respectivamente. Las especies restantes tuvieron una frecuencia de aparición menor (*D. (D.) digitata* con un 5.7%, *P. aequiseta* con 1.4%, *D. (A.) furcatus* con 0.95%, y los enquistreidos con 0.5%.

ESPECIE	FRECUCENCIA (%)
<i>L. hoffmeisteri</i>	99.5
<i>D. (D.) nivea</i>	17.6
<i>T. tubifex</i>	13.3
<i>N. variabilis</i>	10.5
<i>D. digitata</i>	5.7
<i>P. aequiseta</i>	1.4
<i>D. (A.) furcatus</i>	1.0
<i>Enchytraeidae sp. A.</i>	0.5

Tabla 7. Frecuencia de Aparición de las Especies de Oligoquetos de la Zona Litoral de los Lagos Maars de Puebla, México.

Abundancia Promedio Anual

De los seis lagos maars, Alchichica fue el que registró la máxima abundancia promedio de oligoquetos a lo largo del ciclo estacional con $38,247 \pm 21,671$ org/m², seguido de Atexcac con $34,240 \pm 15,468$ org/m². La Preciosa y Aljojuca presentaron valores intermedios con $26,975 \pm 20,498$ y $18,747 \pm 10,162$ org/m² respectivamente. Finalmente, las abundancias promedio mínimas fueron registradas en los lagos de Quechulac con $9,583 \pm 3,277$ org/m² y Tecuitlapa con $7,390 \pm 4,279$ org/m².

Al igual que para la abundancia, Alchichica fue el lago que obtuvo la mayor biomasa promedio anual con $2,210.3435 \pm 1,274.1741$ mg/m², seguida de La Preciosa, Atexcac y Aljojuca con $1,669.8619 \pm 1,293.3887$, $1,571.4203 \pm 715.3938$ y $1,152.8326 \pm 647.8818$ mg/m² respectivamente; mientras que los lagos que registraron el promedio anual de biomasa más bajo fueron Tecuitlapa con 579.0852 ± 330.2414 mg/m² y

Quechulac con $498.6399 \pm 155.8264 \text{ mg/m}^2$.

Siguiendo un orden decreciente de acuerdo a los valores obtenidos de abundancia y biomasa de los seis lagos, se pudo observar que tanto Alchichica como Aljojuca conservaron su posición en dicha sucesión. Ya que Alchichica fue el lago que registró el valor más alto de abundancia y biomasa ocupando el primer lugar; mientras que Aljojuca ocupó el cuarto lugar en esta secuencia en ambas expresiones.

En los cuatro lagos restantes la secuenciación para la abundancia fue segundo y tercer lugar para Atexcac y La Preciosa, en biomasa estos mismos lagos intercambiaron posiciones; por otra parte, Quechulac y Tecuitlapa ocuparon en la escala de abundancia el quinto y sexto lugar, en la escala de biomasa también intercambiaron lugares. Estos cambios de posición observados fueron atribuidos a dos factores: el primero de ellos es la proporción de organismos inmaduros y maduros de *L. hoffmeisteri* ya que los primeros contribuyen con menor biomasa que los segundos. El segundo factor correspondió a las diferentes especies producto de la diferencia en talla de los organismos de cada lago, lo cual influyó en la biomasa total.

Con base en lo anterior, tanto en Atexcac como en Quechulac el número de organismos fue mayor al registrado en La Preciosa y Tecuitlapa, pero el promedio de talla de los organismos de los primeros dos lagos fue menor ($7,085.80 \mu\text{m}$ inmaduros, $10,192.46 \mu\text{m}$ maduros y $9,023.36 \mu\text{m}$ inmaduros, $11,751.51 \mu\text{m}$ maduros respectivamente) al registrado en La Preciosa y Tecuitlapa ($9,951.64 \mu\text{m}$ inmaduros, $9,972.92 \mu\text{m}$ y $10,442.31 \mu\text{m}$ inmaduros, $18,620.67 \mu\text{m}$ maduros respectivamente) en donde los organismos presentaron tallas más grandes.

Abundancia por Estación

A lo largo del ciclo de muestreo, se registraron los valores de abundancia (Fig. 7) y biomasa (Fig. 8) más elevados en AL4 y LA1 en invierno y primavera respectivamente, con $89,689 \text{ org/m}^2$ ($5,196.9023 \text{ mg/m}^2$) el primero y con $81,778 \text{ org/m}^2$ ($5,155.5936 \text{ mg/m}^2$) el segundo. Por el contrario, la abundancia menor se presentó en LA2 y TE1 ambas en otoño-89 con una abundancia de 993 org/m^2 (54.9329 mg/m^2) y 933 org/m^2 (63.7546 mg/m^2) respectivamente, y AJ3 en otoño-90 con 237 org/m^2 (10.5044 mg/m^2). El resto de las estaciones presentaron valores muy semejantes a lo largo del ciclo de muestreo ($26,530 \pm 17,021 \text{ org/m}^2$ con una biomasa de $1,550.9699 \pm 980.8622 \text{ mg/m}^2$).

Siete de las catorce estaciones de muestreo presentaron su abundancia máxima (Fig. 7) en otoño-89 (AL1, AL2, AL5, las tres estaciones del lago de Aljojuca y QU1), así como de biomasa (Fig. 8) a excepción de Quechulac en donde la biomasa máxima se registró en invierno-89 debido al aumento en el número de organismos juveniles de *L. hoffmeisteri*, *D. (D.) nivea* y *D. (D.) digitata*. Las estaciones AL3, LA1 y AT1 presentaron su abundancia y biomasa máxima en primavera, mientras que AL4 junto con LA2 la registraron en invierno y LA3 y TE1 en verano.

Dentro del lago de Alchichica (Fig. 7 y 8, respectivamente) AL1 obtuvo su abundancia más alta en otoño-89 con $35,053 \text{ org/m}^2$ ($2,048.3456 \text{ mg/m}^2$) y en primavera registró la mínima con $12,015 \text{ org/m}^2$ (712.9481 mg/m^2). A lo largo del ciclo estacional su promedio fue de $18,968 \text{ org/m}^2$ ($1,329.1368 \text{ mg/m}^2$). Para AL2, al igual que la anterior, su abundancia máxima fue en otoño-89 con un valor de $39,748 \text{ org/m}^2$ ($2,408.1774 \text{ mg/m}^2$) y en otoño-90 con un valor similar ($36,356 \text{ org/m}^2$ y $12,048.2910 \text{ mg/m}^2$); la abundancia menor para esta segunda estación de Alchichica se registró en verano con $21,081 \text{ org/m}^2$ ($1,213.3824 \text{ mg/m}^2$) con un promedio anual de $29,084 \text{ org/m}^2$ ($1,677.3104 \text{ mg/m}^2$).

En AL3 la abundancia fue aumentando desde otoño-89 hasta la primavera donde obtuvo la abundancia más alta con $45,141 \text{ org/m}^2$ ($2,536.3489 \text{ mg/m}^2$) disminuyendo en los siguientes muestreos, registrándose en otoño-90 ($22,504 \text{ org/m}^2$ y $1,254.7345 \text{ mg/m}^2$) la abundancia menor; su promedio anual fue de $30,776 \text{ org/m}^2$ ($1,729.4580 \text{ mg/m}^2$). AL4 fue la estación que registró tanto el valor más alto como el más bajo de abundancia para todo el lago de Alchichica. El más elevado fue de $89,689 \text{ org/m}^2$ ($5,196.9023 \text{ mg/m}^2$) en invierno y el más bajo en primavera con $11,304 \text{ org/m}^2$ (659.9183 mg/m^2). Con una fluctuación elevada, su promedio anual fue de $45,490 \text{ org/m}^2$

(2,734.0090 mg/m³). La estación que tuvo menos variaciones en cuanto a sus valores de abundancia fue AL5 con un máximo de 73,985 org/m² (4 414.1495 mg/m²) en otoño-89 y un mínimo de 52,385 org/m² (3,053.0110 mg/m²) en invierno. AL5 presentó el promedio de abundancia anual más alto con 63,123 org/m² (3,581.8036 mg/m²).

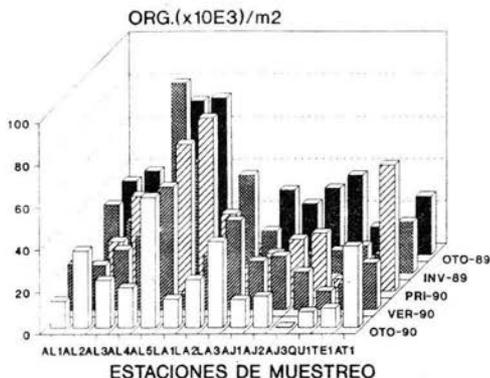


Figura 7. Variación temporal de la Abundancia (org/m²) en las diferentes estaciones de muestreo.

Para La Preciosa (Fig. 7 y 8, respectivamente) la abundancia mayor fue registrada en la estación LA1 con 81,778 org/m² (5,155.5936 mg/m²) en primavera y la menor en LA2 en otoño-89 con 993 org/m² (54.9329 mg/m²). De las tres estaciones de este lago, en la primera de ellas los valores de abundancia tuvieron fluctuaciones mayores a lo largo del ciclo estacional en comparación a las dos estaciones restantes; en verano se presentó la abundancia más baja con 7,378 org/m² (465.1066 mg/m²) y para la segunda estación la abundancia máxima se presentó en invierno con 46,163 org/m² (2,911.1367 mg/m²). A diferencia de las estaciones anteriores de este lago, en LA3 los valores fluctuaron entre 11,452 org/m² (721.8918 mg/m²) y 42,133 org/m² (2,656.4978 mg/m²) registradas en primavera y verano respectivamente. Las abundancias promedio del ciclo estacional para las tres estaciones de La Preciosa fueron muy similares entre sí con 25,532 org/m² (1,608.4080 mg/m²) para LA1, 26,450 org/m² (1,666.0411 mg/m²) en LA2 y 28,942 org/m² (1,152.8571 mg/m²) para LA3.

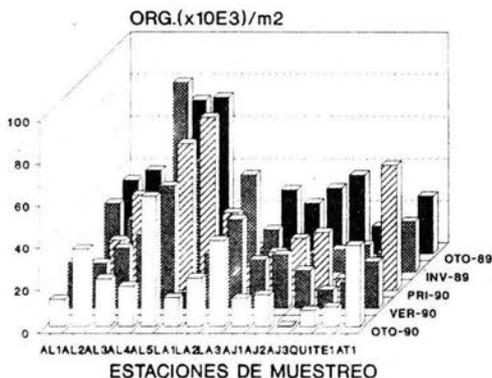


Figura 8. Variación temporal de la Biomasa (mg/m²) en las diferentes estaciones de muestreo.

Las tres estaciones de Aljojuca (Fig. 7 y 8, respectivamente) tuvieron su abundancia máxima en otoño-89 con 24,148 org/m² (1,556.0656 mg/m²), 31,319 org/m² (1,996.5787 mg/m²) y 37,541 org/m² (2,369.0100 mg/m²) respectivamente, siendo este último el valor de abundancia más alto para todo el lago. Tanto AJ1 como AJ2 coincidieron en presentar su abundancia mínima en invierno con 5,141 org/m² (321.5811 mg/m²) y 8,681 org/m² (527.6507 mg/m²) respectivamente, mientras que la abundancia mínima tanto para AJ3 como para el lago (237 org/m², 0.5044 mg/m²) fue en otoño-90. Los promedios anuales de abundancia de cada estación correspondieron a 16,626 org/m² (1,018.5726 mg/m²), 20,918 org/m² (1,287.0681 mg/m²) y 18,696 org/m² (1,152.8571 mg/m²).

Al igual que Aljojuca, Quechulac (Fig. 7 y 8, respectivamente) presentó el valor más alto de abundancia en otoño-89 con 13,224 org/m² y la biomasa en invierno con 655.4160 mg/m². Este hecho se explica por el cambio en la proporción de organismos adultos e inmaduros de *L. hoffmeisteri* la cual disminuyó en esta época del año. Los juveniles de esta misma especie así como de *D. (D.) nivea* y *D. (D.) digitata* aumentaron. La abundancia mínima se presentó en primavera con 5,748 org/m² (289.8272 mg/m²). Los valores del ciclo de muestreo no variaron considerablemente con un promedio anual de 9,583 org/m² (498.6399 mg/m²).

Tecuitlapa (Fig. 7 y 8, respectivamente) fue el lago que registró la abundancia promedio anual menor con 7,390 org/m² ± 4,279 (579.0852 ± 330.2414). La abundancia fluctuó entre 933 org/m² (63.7546 mg/m²) en otoño-89 y 12,222 org/m² (962.5392 mg/m²) en verano.

Por último, en Atexcac (Fig. 7 y 8, respectivamente) se presentó un máximo primaveral con 59,467 org/m² (2,737.5253 mg/m²) y un mínimo en verano con 21,778 org/m² (977.5336 mg/m²). Su promedio anual correspondió a 34,240 org/m² (1,571.4203 mg/m²).

Abundancia por Taxón

De igual forma, se determinaron los picos de abundancia para *L. hoffmeisteri* registrando que en las estaciones de AL1, AL2, AL5, y en los lagos de Aljojuca y Quechulac esta abundancia poblacional correspondió al muestreo estacional de otoño-89, mientras que en las estaciones de AL3, LA1 y ATE ésta se observó en primavera-90; determinándose en invierno-89 en AL4 y LA2 y en verano-90 para LA3 y TEC. Cabe señalar que las biomásas máximas de esta especie correspondieron a las abundancias máximas.

Debido al número reducido de individuos de *T. tubifex*, únicamente fue posible determinar su abundancia y biomasa máxima en AL4 (invierno) y en Quechulac (otoño-89). Asimismo, el registro de *D. (D.) nivea*, *D. (D.) digitata* y *N. variabilis* fue esporádico, por lo que únicamente fue posible hacer la determinación de la abundancia poblacional máxima en AJ1 y QU1 para *D. (D.) nivea* (otoño-90 e invierno respectivamente). La abundancia máxima de *D. (D.) digitata* en QU1 correspondió al invierno, mientras que para *N. variabilis* en AJ1 fue en primavera. Las biomásas máximas de estas especies se presentaron en las mismas estaciones del año.

Con respecto a las tres especies restantes (*P. aequiseta*, *D. (A.) furcatus* y los enquitreidos) no fue posible establecer sus abundancias máximas debido a que el registro obtenido fue muy bajo en comparación con las especies anteriormente señaladas.

L. hoffmeisteri:

L. hoffmeisteri registró la abundancia máxima (Fig. 9) en otoño-89 con 35,052 org/m² y biomasa (Fig. 10) con 2,048.3456 mg/m², en AL1 para tener un drástico descenso en primavera con 12,015 org/m² (712.9481 mg/m²); en verano se observó un aumento a 21,452 org/m² (1,251.9593 mg/m²), para posteriormente volver a bajar a 12,711 org/m² (736.1282 mg/m²) en otoño-90.

En AL2 se registraron dos picos de abundancia correspondientes a los muestreos de otoño-89 y 90 con 39,748 org/m² (2,408.1774 mg/m²) y 36,356 org/m² (2,048.2910 mg/m²) respectivamente. En las estaciones restantes la densidad poblacional de *L. hoffmeisteri* se mantuvo más o menos constante [24,726 (1,395.36),

23,511 (1,321.34029) y 21,081 org/m² (1,213.3824 mg/m²) respectivamente].

AL3 solamente registró un pico de abundancia en primavera con 45,141 org/m² (2,536.3489 mg/m²) disminuyendo en los muestreos restantes con valores muy semejantes con un promedio de 28,746 ± 1.090; siendo otoño-90 donde se registró el valor más bajo con 22,504 org/m² (1,254.7345 mg/m²).

Al inicio del muestreo AL4 registró un número poblacional alto en comparación a las tres estaciones anteriormente mencionadas, sin embargo, en invierno ésta alcanzó su máximo con 88,030 org/m² (5,141.2468 mg/m²). En primavera este número disminuyó hasta 11,304 org/m² (659.9183 mg/m²); en verano y otoño-90 la población de *L. hoffmeisteri* presentó fluctuaciones muy variadas con una media de 42,153 ± 27,592 org/m² (2,604.4081 ± 1,858.5567 mg/m²).

AL5 tuvo dos picos de abundancia de *L. hoffmeisteri* en otoño-89 con 73,985 org/m² (4,141.1495mg/m²) y en primavera con 69,541 org/m² (3,945.7077 mg/m²). En invierno, verano y otoño-90 el nivel poblacional se encontró más o menos constante con un promedio de 57,363 org/l (3,274.0536 mg/m²).

En LA1 se registró en otoño-89 una abundancia de 15,526 org/m² (979.8329 mg/m²) disminuyendo ligeramente en invierno a 9,437 org/m² (595.1401 mg/m²). Sin embargo, su pico poblacional máximo se registró en primavera con 81,778 org/m² (5,155.5936 mg/m²) para disminuir notablemente en verano con 7,378 org/m² (465.1066 mg/m²), volviendo a aumentar en otoño-90 con 13,422 org/m² (846.3669 mg/m²).

En LA2, *L. hoffmeisteri* registró la abundancia mínima al inicio del muestreo (otoño-89) con 993 org/m² (31.7572 mg/m²), para mostrar un máximo de abundancia en invierno con 46,163 org/m² (2,911.1367 mg/m²). Posteriormente, la población de esta especie tendió a disminuir.

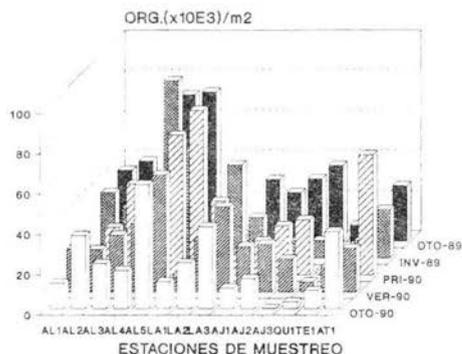


Figura 9. Variación temporal de la Abundancia de *L. hoffmeisteri* en las catorce estaciones de muestreo.

La densidad poblacional de *L. hoffmeisteri* fue disminuyendo considerablemente en LA3, desde el otoño-89 hasta la primavera. Sin embargo, en el verano se dió un marcado aumento hasta alcanzar 42,133 org/m² (2,656.4978 mg/m²), para posteriormente descender ligeramente a 40,593 org/m² (2,560.5677 mg/m²) en otoño-90.

En las tres estaciones de muestreo de Aljojuca se observó que *L. hoffmeisteri* siguió el mismo patrón. En otoño-89 se registró la abundancia máxima con 24,148 (1,56.0656), 31,081 (1,987.7729) y 37,481 org/m² (2,367.5047 mg/m²) para AJ1, AJ2 y AJ3 respectivamente. Prosiguió un marcado descenso en invierno donde AJ1 registró 5,141 org/m² (1,321.5811 mg/m²) y AJ2 y AJ3 8,681 org/m² (572.6503 y 531.3076 mg/m² respectivamente). Esta variación en la biomasa se debió a la diferencia en tallas de los organismos. En primavera la abundancia se incrementó nuevamente en las tres estaciones para volver a disminuir en verano y otoño-90.

En Quechulac *L. hoffmeisteri* tuvo la abundancia máxima en otoño-89 con 7,970 org/m² (482.4294 mg/m²), disminuyendo en invierno y aún más en primavera [desde 6,119 (448.1958) hasta 2,667 org/m² (192.6257 mg/m²) respectivamente]. En verano se observó un aumento a 4,978 org/m² (353.1681 mg/m²), mientras que en otoño-90 nuevamente volvió a descender (3,407 org/m²).

En Tecuitlapa *L. hoffmeisteri* alcanzó su densidad poblacional máxima en verano con 12,193 org/m² (962.1250 mg/m²) y la mínima en otoño-89 con 933 org/m² (63.7546 mg/m²).

Atexcac registró la densidad máxima de *L. hoffmeisteri* en primavera con 59,467 org/m² (2,737.5255 mg/m²) y la mínima en verano con 21,778 org/m² (977.5336 mg/m²), manteniéndose más o menos constante en los muestreos restantes (otoño-89, invierno y otoño-90).

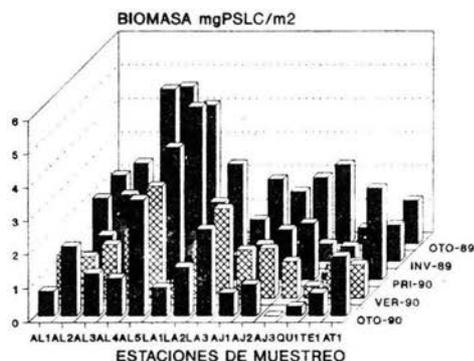


Figura 10. Variación temporal de la Biomasa de *L. hoffmeisteri* en las catorce estaciones de muestreo.

***T. tubifex*:**

T. tubifex (Fig. 11 y 12, respectivamente) sólo se registró en AL4. Su presencia fue esporádica y poco abundante. Se encontró en invierno y verano con 1,659 (55.6555) y 1,067 org/m² (35.7786 mg/m²) respectivamente. Al igual que en Alchichica, *T. tubifex* estuvo presente en La Preciosa en forma esporádica ya que sólo se presentó en otoño-90 en LA1 con 119 org/m² (5.6183 mg/m²) y en LA2 con 489 org/m² (23.1757 mg/m²) en otoño-89 y en verano con 119 org/m² (5.6183 mg/m²).

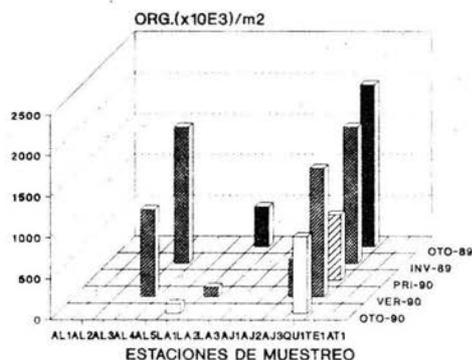


Figura 11. Variación temporal de la Abundancia de *T. tubifex* en las catorce estaciones de muestreo.

Por otra parte, *T. tubifex* se registró únicamente en AJ2 en otoño-89 y en AJ3 en primavera y verano con 148 (6.5479), 74 (3.2740) y 465 org/m² (20.5441 mg/m²), respectivamente. En QU1 *T. tubifex* se encontró en todo el ciclo de muestreo, pero en otoño-89 tuvo una densidad poblacional alta con 1,982 org/m² (72.4211 mg/m²), disminuyendo en invierno y primavera, ésta última con 800 org/m² (29.2451 mg/m²). En verano se observó un ligero aumento, volviendo a disminuir en otoño-90.

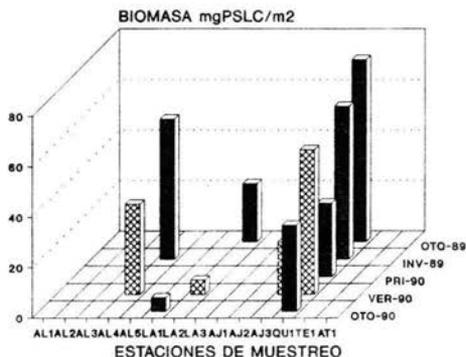


Figura 12. Variación temporal de la Biomasa de *T. tubifex* en las catorce estaciones de muestreo.

***N. variabilis*:**

N. variabilis (Fig. 13 y 14) sólo se registró en AJ1 en primavera con 836 org/m² (11.8555 mg/m²) y otoño-90 con 331 org/m² (4.6896 mg/m²); en AJ2, en primavera con 230 org/m² (3.2582 mg/m²), teniendo su abundancia máxima en verano con 646 org/m² (9.1726 mg/m²) para posteriormente disminuir en otoño-90 a 44 org/m² (0.6306 mg/m²). En AJ3 se registró a esta misma especie en invierno con 21 org/m² (0.3027 mg/m²), alcanzando su pico máximo en verano con 117 org/m² (1.6554 mg/m²) para decrecer en otoño-90 a 17 org/m² (0.2452 mg/m²). En QU1 *N. variabilis* tuvo su densidad máxima en invierno con 205 org/m² (2.7161 mg/m²) no teniendo registro de ésta en otoño-90. Mientras que en TE1 y AT1 sólo se registró una vez en verano con 30 org/m² (0.4142 mg/m²) y 59 org/m² (0.7020 mg/m²) en otoño-90 respectivamente por lo que su comportamiento temporal en ambos lagos no pudo ser determinado.

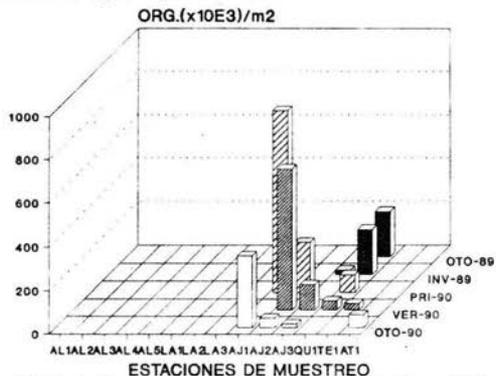


Figura 13. Variación temporal de la Abundancia de *N. variabilis* en las catorce estaciones de muestreo.

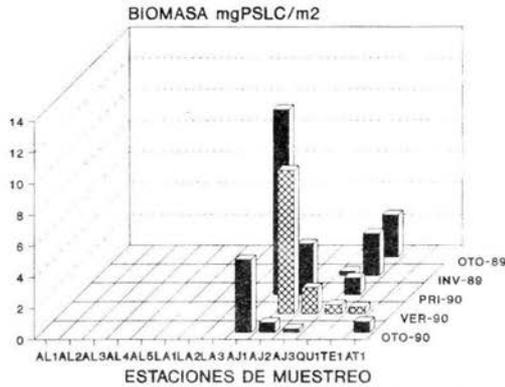


Figura 14. Variación temporal de la Biomasa de *N. variabilis* en las catorce estaciones de muestreo.

***D. (D.) nivea*:**

Para AJ1 se presentaron organismos a partir de la primavera con 98 org/m² (2.4837 mg/m²) para mostrar un pico de abundancia en otoño-90 (Figs. 15 y 16) con 2,375 org/m² (60.3187 mg/m²). En AJ2 esta misma especie se determinó con 89 org/m² en otoño-89. A pesar de que en el invierno no se registraron, en primavera incrementó su número para seguir aumentando hasta el verano donde alcanza su máximo con 924 org/m² (23.4687 mg/m²). En otoño-90 nuevamente desaparecieron.

La densidad poblacional de *D. (D.) nivea* en AJ3 fue aumentando en otoño-89 e invierno-89 con 59 (1.5053 mg/m²) y 1,614 org/m² (40.9904 mg/m²) respectivamente. Aunque en primavera no se registró ningún organismo, en verano se presentan 774 org/m² (19.6627 mg/m²) para posteriormente volver a disminuir en otoño-90.

En QU1 *D. (D.) nivea* tuvo su densidad máxima en invierno con 4,251 org/m² (129.6046 mg/m²), observándose un descenso en verano de 1,804 org/m² (54.9996 mg/m²).

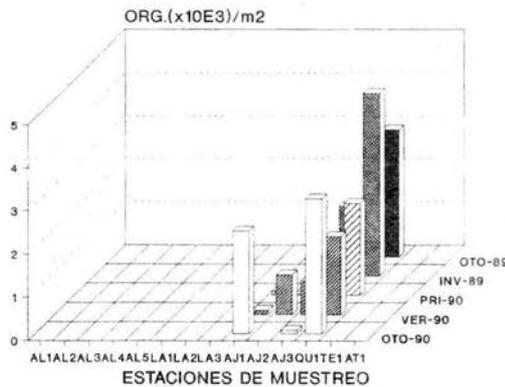


Figura 15. Variación temporal de la Abundancia de *D. (D.) nivea* en las catorce estaciones de muestreo.

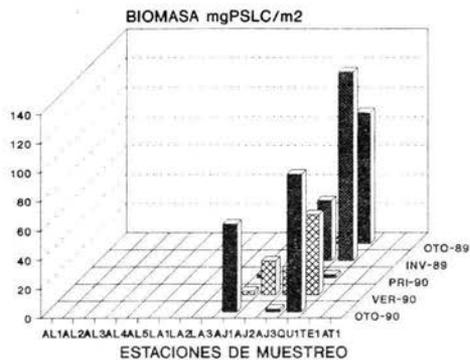


Figura 16. Variación temporal de la Biomasa de *D. (D.) nivea* en las catorce estaciones de muestreo.

D. (D.) digitata:

D. (D.) digitata (Figs. 17y 18, respectivamente) se encontró en AJ1 en otoño-90 con 59 org/m² (1.3671 mg/m²) y en AJ3 en invierno y verano con 261 (6.0999) y 52 org/m² (1.2106 mg/m²), respectivamente; mientras que en QU1 su densidad máxima correspondió al muestreo de invierno con 507 org/m² (14.2791 mg/m²).

D. (D.) furcatus:

Se registró solamente en el muestreo de otoño-90 en AJ1 y en QU1 con 63 (1.5747) y 22 org/m² (3.9454 mg/m²) respectivamente, siendo imposible establecer su comportamiento temporal a lo largo del ciclo de muestreo.

P. aquiseta:

Se registró únicamente en AJ1 en otoño-90 con 22 (0.1884 mg/m²) y en QU1 en los muestreos de otoño-89 y 90 con 28 org/m² (0.2677mg/m²) y 44 org/m² (0.4213 mg/m²); por lo que, al igual que la especie anterior, no fue factible establecer su comportamiento.

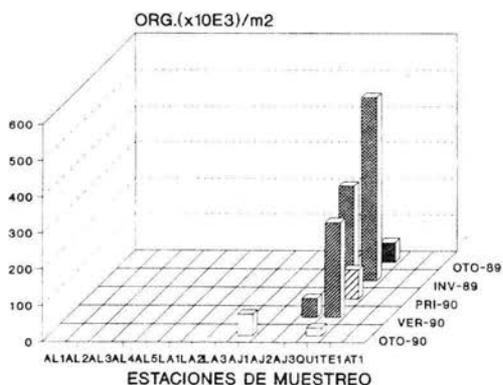


Figura 17. Variación temporal de la Abundancia de *D. (D.) digitata* en las catorce estaciones de muestreo.

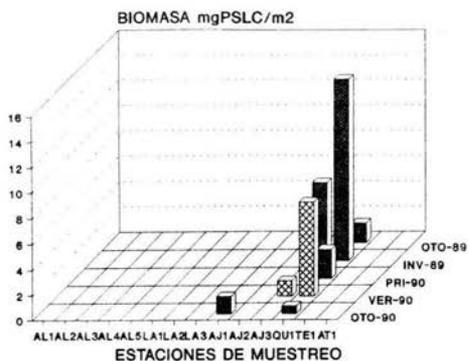


Figura 18. Variación temporal de la Biomasa de *D. (D.) digitata* en las catorce estaciones de muestreo.

Enchytraeidae Sp. A.:

Sólo se determinaron en QU1 con 30 org/m² (0.3782 mg/m²) en otoño-89.

Abundancia-Frecuencia

Los diagramas bivariados de abundancia-frecuencia permitieron separar a los diferentes especies en tres categorías: dominantes (elevada abundancia y frecuencia), estacionales (elevada abundancia y baja frecuencia), y raras (bajas abundancias y frecuencia).

Los diagramas de abundancia-frecuencia se realizaron sólo en los lagos con una riqueza específica mayor a dos: Aljojuca (Fig. 19) y Quechulac (Fig. 20). En ambos lagos *L. hoffmeisteri* y *D. (D.) nivea* se ubicaron como dominantes, aunque en Aljojuca estas dos especies mostraron una diferencia considerable, comparada con el lago de Quechulac en donde mostraron valores similares de abundancia y frecuencia. En Quechulac, *T. tubifex* se localizó en este mismo cuadrante como especie dominante, mientras que en Aljojuca fue rara.

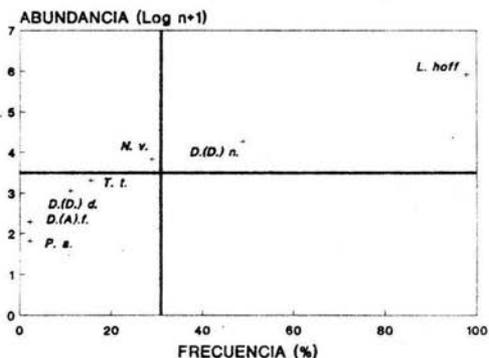


Figura 19. Diagrama de frecuencia vs abundancia para el lago de Aljojuca.

En lo que respecta a las especies estacionales, éstas fueron diferentes para ambos lagos. En Aljojuca *N. variabilis* se comportó como estacional mientras que ésta fue rara en Quechulac. En Quechulac *D. (D.) digitata* fue estacional y rara en Aljojuca. Así mismo, ambos lagos tuvieron cuatro especies dentro del cuadrante de raras, en Aljojuca se registró a *T. tubifex*, *D. (D.) digitata*, *D. (A.) furcatus* y *P. aquiseta* y en Quechulac a *D. (A.) furcatus*, *N. variabilis*, *P. aquiseta* y Enchytraeidae.

Esta diferencia de categorización específica para ambos lagos se vió afectada, probablemente, por el tipo de vegetación (Learner *et al.* 1978, Paoletti *et al.* 1984 y Verdonshot 1984) presente en cada uno, macrofitas emergentes en Quechulac y algas bentónicas predominantemente en Aljojuca.

Para los lagos restantes no fue necesario realizar dicho diagrama ya que sólo se presentaron dos especies en cada uno de ellos con *L. hoffmeisteri* como dominante, mientras que *T. tubifex* y *N. variabilis* como raras.

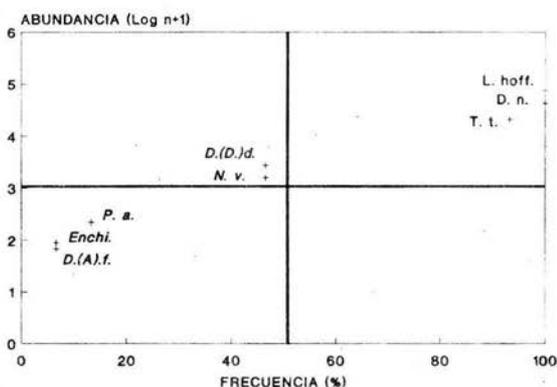


Figura 20. Diagrama de frecuencia vs abundancia para el lago de Quechulac.

Asociación de Estaciones

Con el fin de reconocer la variación de la abundancia y la biomasa de la comunidad biótica en el espacio y el tiempo, esto es entre los diferentes sitios de muestreo a lo largo del ciclo, se aplicó un análisis de cúmulos.

Por abundancias (Fig. 21) las estaciones que presentaron una disimilitud menor fueron AL2 y AL5 (1.68%); posteriormente conforman un grupo al unírseles AL3 y AL1 con una disimilitud de 2.79 y 3.91% respectivamente.

Por otra parte, al primer grupo se relacionaron en orden creciente de disimilitud LA3 (6.2%), AT1 (7.3%), TE1 (8.9%), LA1 (16.8%), LA2 (19.0%) y AL4 (21.8%). AJ1 y AJ2 se asociaron con una disimilitud de 31.28% formando un grupo que se unió al anterior con una disimilitud de 50.3%. Por último, AJ3 y QU1 conformaron un tercer cúmulo con un 53.6% de disimilitud, que se reúne al conjunto anterior con un nivel de 95.5% de disimilitud.

El análisis de cúmulos de las biomásas (Fig. 22) mostró la formación de dos grupos principales: el primero de ellos formado por las estaciones de AL3 y AL5 con un 98.9% de similaridad; el segundo grupo se conjunto con 1.68% de disimilitud formado por AL2 y LA3, a este posteriormente se unió AL1 siendo diferente en un 3.4%, mientras que al primer grupo se anexo AT1 teniendo el 96.1% de semejanza para formar un sólo grupo con una disimilitud de 5.6%. Al grupo anterior se le fueron uniendo, una a una, las siguientes estaciones conforme aumentaba la diferencia de los porcentajes entre sí, siendo la estación de Tecuitlapa la primera en unirse a este grupo a los 7.8% seguido de LA1, AJ2 y AJ1 con un 15.6%, 19.0% y 20.7% de disimilitud con respecto al grupo inicial.

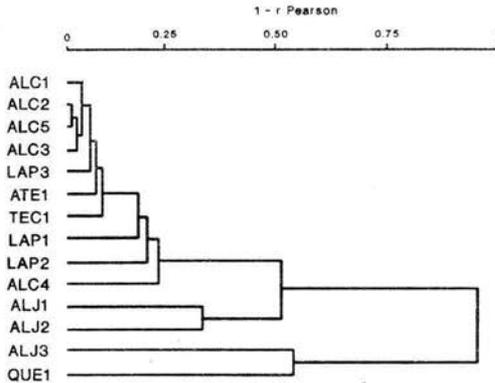


Figura 21. Dendrograma de Asociación de las estaciones de muestreo con base en su composición y abundancia (org/m³).

Por otra parte AL4 y LA2 conformaron un nuevo grupo teniendo una diferencia de 24.0% entre sí y uniéndose al grupo anterior con una similitud de 64.2%; finalmente AJ3 y QU1 se integraron con una disimilitud de 53.6% y 94.5% respectivamente al grupo anterior. En general los grupos más diferentes son aquellos que presentaron la riqueza específica mayor.

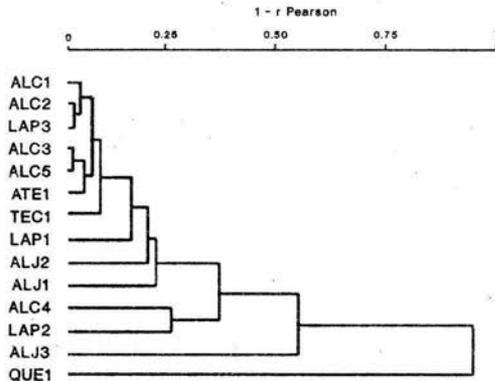


Figura 22. Dendrograma de Asociación de las estaciones de muestreo con base en su composición y biomasa (mg/m³).

Análisis de correlación entre especies

Se aplicó un análisis de correlación empleando el coeficiente de correlación de Pearson entre las especies determinadas con un nivel de significancia del 95% con el propósito de observar la relación existente entre las distintas especies de oligoquetos registradas. Así, se obtuvo que la presencia de *L. hoffmeisteri* ejerció una correlación negativa no solamente sobre algunas de las especies de la familia Naididae (*D. (D.) nivea*, *D. (D.) digitata* y *N. variabilis*) sino también sobre *T. tubifex*. Esta correlación negativa tuvo mayor influencia con *D. (D.) nivea* (-0.36) y *D. (D.) digitata* (-0.31) y, en menor grado, con *N. variabilis* (-0.26) y *T. tubifex* (-0.25) quienes tendieron

a disminuir su número poblacional mientras que *L. hoffmeisteri* la incrementó. Por el contrario *D. (D.) nivea* es una especie que coexiste con *D. (D.) digitata* (0.83) y con *N. variabilis* (0.74), siendo estos valores elevados en donde las especies se presentaron independientemente de que la otra especie también se presente. Por otra parte, *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* son especies que pueden encontrarse juntas ya que presentaron un valor de correlación de 0.82, mientras que las correlaciones más bajas correspondieron a las de *D. (D.) digitata* con los Enquitreidos y a la de *N. variabilis* con *P. aequiseta* ambas con 0.28 y a las de *N. variabilis* con *T. tubifex* y con los Enquitreidos con 0.27.

Intervalos de Distribución Ambiental

Se determinó el intervalo de distribución de cada taxón con relación a los diferentes parámetros ambientales. En lo referente al pH (Fig. 23), se observó que *L. hoffmeisteri* (L.h.) y *N. variabilis* (N.v.) se presentaron entre 8.4 a 9.8 unidades de pH; *T. tubifex* (T.t.), *D. (A.) furcatus* (D.A.f.), *D. (D.) digitata* (D.D.d) y *D. (D.) nivea* (D.D.n.) estuvieron dentro de 8.4 a 9.1, seguidas de *P. aequiseta* (P.a.) con un rango menor (8.9-9.2).

Con respecto al oxígeno disuelto (O.D.) (Fig. 23) los valores registrados fluctuaron desde 4.9 a 12.3 mg/l encontrándose a las dos especies de la familia Tubificidae (*L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*) en todo este intervalo, seguidos de *N. variabilis* la cual se registró de 4.9 a 9.3 mg/l. *D. (D.) digitata* y *D. (D.) nivea* ambas con la misma condición de oxígeno disuelto de 4.9 a 6.4 mg/l y aún más reducido para *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* quienes se encontraron tan sólo entre los 5.9 a 6.4 mg/l.

La temperatura (T°C) (Fig. 23) fue el parámetro que registró la menor variación, ya que todas las especies se presentaron a partir de los 17.5°C con la única diferencia de que los tubificidos estuvieron en un intervalo más amplio, localizándose hasta una temperatura de 24.9°C, mientras que los naididos se encontraron hasta los 21.4°C.

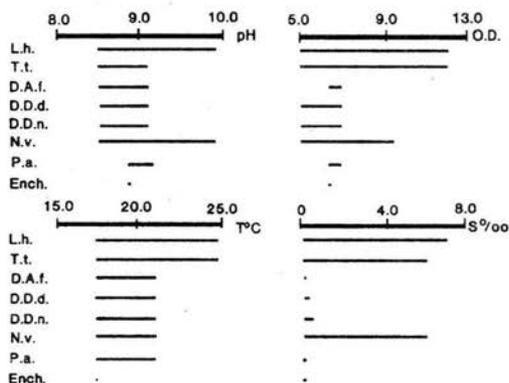


Figura 23. Intervalos de distribución ambiental de las diferentes especies de oligoquetos de los lagos maars de Puebla.

Los valores obtenidos de salinidad (S‰) fluctuaron desde 0.1 g/l hasta 7.4 g/l. *L. hoffmeisteri* fue la única especie que estuvo presente en este rango amplio (Fig. 23), seguida de *T. tubifex* y *N. variabilis* quienes registraron un rango de salinidad entre los 0.1 y 6.0 g/l; en un intervalo más pequeño se presentó *D. (D.) digitata* y *D. (D.) nivea* ya que este fue de 0.1 a 0.4 g/l y de 0.1 a 0.5 g/l respectivamente. *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* se localizaron en el valor de salinidad más bajo registrado el cual fue de 0.1 g/l.

Como en los parámetros anteriores, *L. hoffmeisteri* mostró un intervalo amplio en cuanto a la concentración de materia orgánica sedimentaria (M.O.) con valores desde 1.5 hasta 13.6% (Fig. 24). *T. tubifex* se distribuyó entre los 1.9 a 9.4% y *N. variabilis* en 1.5 a 7.8%, menor intervalo que el de las dos primeras especies. Mientras tanto que, para las cuatro especies de nauidos, se determinó un rango de 1.5 a 2.8%.

Las concentraciones de carbonatos sedimentarios (CO₃) fluctuaron entre 0.1 y 29.0% donde, nuevamente, *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex* fueron predominantes en un rango amplio que fue para la primera especie desde 0.1 a 29.0% y de 0.5 a 29.0% para la segunda (Fig. 24). *N. variabilis* se registró en un intervalo menor a las especies anteriores (0.1 a 4.4%), al igual que *D. (D.) digitata* y *D. (D.) nivea*, quienes se localizaron dentro del mismo rango (0.1 a 2.7%) y *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* de 0.1 a 0.7%.

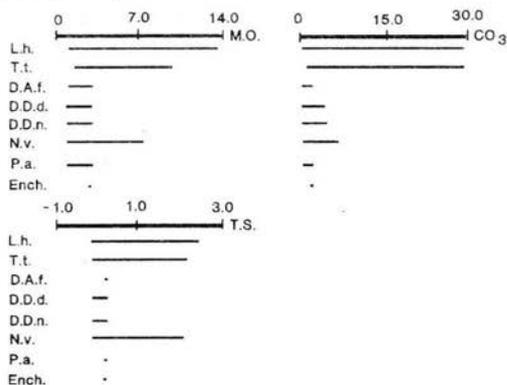


Figura 24. Intervalos de distribución ambiental de las diferentes especies de oligoquetos de los lagos maars de Puebla.

En cuanto a la textura del sedimento (T.S.), *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *N. variabilis* (Fig. 24) estuvieron presentes en sedimentos compuestos desde arenas muy gruesas hasta arenas finas sólo que con intervalos diferentes (-0.1 a 2.6, -0.1 a 2.3 y -0.1 a 2.2 Ø, respectivamente). *D. (D.) digitata* y *D. (D.) nivea* fueron localizadas en sustratos desde arena muy gruesa a gruesa (-0.1 a 0.3 Ø). Asimismo, *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta* se localizaron en el mismo tipo de sustrato de arena gruesa (0.2 - 0.3 Ø).

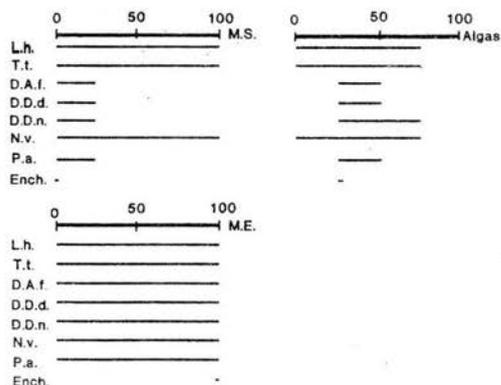


Figura 25. Intervalos de distribución de las diferentes especies de oligoquetos de acuerdo al tipo de vegetación presente en los lagos maars de Puebla.

La cobertura vegetal (Fig. 25) en las estaciones de muestreo estuvo compuesta por macrofitas enraizadas emergentes (ME), macrofitas enraizadas sumergidas (MS) y algas bentónicas (Algas). Las siete especies de oligoquetos se distribuyeron en sedimentos desde desnudos hasta totalmente cubiertos (0-100%) por las macrofitas enraizadas emergentes. Con respecto a las macrofitas enraizadas sumergidas tanto *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *N. variabilis* se encontraron en sustratos desde desnudos hasta completamente cubiertos (0-100%), mientras que *D. (A.) furcatus*, *D. (D.) digitata*, *D. (D.) nivea* y *P. aequiseta* tuvieron un rango menor de distribución con un sedimento desnudo o escasamente cubierto (25%) por macrofitas enraizadas sumergidas. En cuanto a la presencia de las algas bentónicas *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *N. variabilis* se distribuyeron en un sustrato desde desnudo hasta cubierto parcialmente (75%), *D. (D.) nivea* entre un 25 y un 75%, mientras que *D. (A.) furcatus*, *D. (D.) digitata* y *P. aequiseta* se encontraron en un intervalo ligeramente inferior que la especie anterior (25-50%).

En el caso de los enquitreidos, que sólo se presentaron en el lago de Quechulac, no fue posible establecer el intervalo de distribución ambiental salvo por los valores ambientales característicos de dicho cuerpo de agua. Presentó un pH ligeramente básico de 8.9, con una concentración de oxígeno disuelto de 5.9 mg/l, una temperatura de 17.5°C y una salinidad de 0.1 g/l. El sustrato presentó 2.8% de materia orgánica y 0.7% de carbonatos; con un sedimento de arena gruesa (0.2Ø) cubierto totalmente por macrofitas emergentes enraizadas (100%) y algas bentónicas (25%).

Ciclo Reproductivo

El único taxón que se registró en los seis lagos maars a lo largo del ciclo estacional de muestreo fue *L. hoffmeisteri* siendo de esta forma posible establecer su período de reproducción para cada lago por la amplia distribución y abundancia, no así para las demás taxa.

Los datos obtenidos de la abundancia de *L. hoffmeisteri* en la zona litoral de los lagos reflejó una proporción aproximada de siete organismos inmaduros por cada organismo maduro de esta especie.

Durante el muestreo los individuos inmaduros de *L. hoffmeisteri* dominaron en las catorce estaciones muestreadas (Fig. 26), principalmente en la estación de otoño-89, la cual sugiere que probablemente la época de reproducción acababa de suceder, ya que normalmente cuando se tiene una mayor proporción de inmaduros con respecto a los maduros, los primeros son producto de una reciente reproducción. Es así que en otoño-89 QU1 y TE1 registraron una densidad poblacional mayor de inmaduros, mientras que AL1, AL3, AL5 y AJ3 la presentaron en otoño-90. AL2, AL4, LA2, LA3 y AJ1 tuvieron una población mayor en primavera, LA1 y AT1 en verano y AJ2 en invierno.

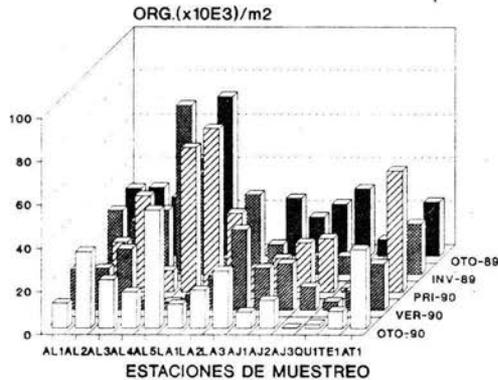


Figura 26. Variación temporal de la abundancia de organismos inmaduros de *L. hoffmeisteri*.

Así mismo, los individuos maduros de *L. hoffmeisteri* estuvieron presentes en la gran mayoría de las muestras (Fig. 27) y, al igual que los inmaduros mostraron preferencia por la estación de otoño, ya que en otoño-89 las estaciones de AL2, AL3, AL4, LA1, AJ2 y AT1 presentaron una densidad poblacional de maduros mayor y LA3, AJ1 y QU1 en otoño-90. Las cinco estaciones de muestreo restantes registraron esta población mayor en los muestreos de invierno (AL5), primavera (AL1 y TE1) y verano (LA2 y AJ3).

De las cinco especies de naídidos registradas en los lagos maars, únicamente se observó el comportamiento

de tres de ellas en dos lagos (Aljojuca y Quechulac) ya que sólo se presentaron en estos lagos. *D. (D.) nivea* y *D. (D.) digitata* mostraron un comportamiento similar en ambos lagos en cuanto a la época de incremento poblacional la cual se registró en invierno y otoño para *D. (D.) nivea* y en invierno para *D. (D.) digitata*. La disminución de la primera especie se registró principalmente en primavera y verano, así mismo, *D. (D.) digitata* tuvo una marcada disminución en verano estando ausente en otoño y primavera en Aljojuca y disminuyendo en otoño y primavera en Quechulac.

N. variabilis no registró un mismo comportamiento en ambos lagos; en Aljojuca fue más abundante en primavera con una disminución constante en el resto del ciclo de muestreo, en Quechulac ésta máxima abundancia se registró en otoño/89 e invierno declinando en primavera y verano, con una marcada ausencia en otoño/90.

Con respecto a las otras dos especies de nauidos *D. (A.) furcatus* y *P. aequisetata*, así como a los organismos de la familia Enchytraeidae el registro obtenido en el presente estudio no permitió establecer su comportamiento temporal en los lagos donde se registraron.

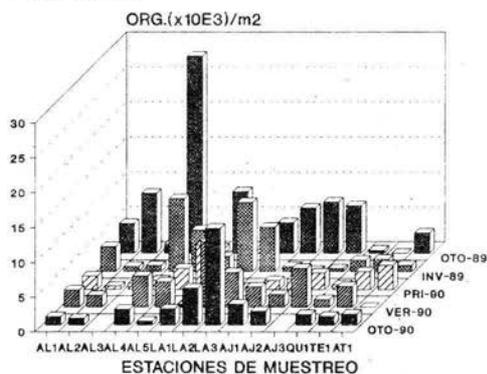


Figura 27. Variación temporal de la abundancia de organismos maduros de *L. hoffmeisteri*.

Índice de Diversidad

Con la aplicación del índice de diversidad de Shannon-Wiener (Tabla 8) la diversidad (H) mostró valores en un intervalo de 0.003 a 1.123 en la zona litoral de los lagos maars, teniendo que el valor más alto de diversidad se registró en Quechulac (1.123), seguido de Aljojuca con 0.182, los valores medios se presentaron en Alchichica (0.020) y en La Preciosa (0.013), mientras que en Atexcac y Tecuitlapa se registraron los valores más bajos (0.007 y 0.003, respectivamente). Determinando que los valores de diversidad para estos lagos son reducidos.

Quechulac fue el lago que registró la mayor equitatividad (E) con 0.540 y Tecuitlapa la menor con 0.004, siendo que para el resto de los lagos esta tendió a fluctuar de 0.010 (Atexcac) a 0.093 (Aljojuca).

LAGO	S	H	Hmáx	Hmín	E	R
ALCHICHICA	2	0.020	0.693	0.000	0.028	0.972
LA PRECIOSA	2	0.013	0.693	0.000	0.019	0.981
ALJOJUCA	7	0.182	1.946	0.000	0.093	0.907
QUECHULAC	8	1.123	2.079	0.002	0.540	0.460
TECUITLAPA	2	0.003	0.693	0.000	0.004	0.996
ATEXCAC	2	0.007	0.693	0.000	0.010	0.991

Tabla 8. Riqueza específica (S), diversidad de Shannon-Wiener (H) y equitatividad (E) de la comunidad de oligoquetos acuáticos de los lagos maars de Puebla, México.

La Comunidad de Oligoquetos como Índices de Contaminación

Las especies y densidades de los oligoquetos permitieron determinar la contaminación orgánica de la zona litoral de los lagos maars, ya que este grupo ha sido enlistado frecuentemente como bioindicador de contaminación orgánica.

Aplicando el método analítico de Goodnight y Whitley (1961 in Slepukhina 1984) para los valores de abundancia de los oligoquetos se obtuvo que las estaciones de AL5, QU1 y TE1 pueden ser catalogadas como zonas de aguas limpias por presentar un porcentaje por debajo del 60% en relación con el total del macrobentos (Ubeda y Estrada 1994) (de 33.5 a 56.8%). Por otra parte, en la mayoría de las estaciones (AL1, AL3, LA1, LA2, LA3, AJ1, AJ2 y AT1) los porcentajes de la comunidad de oligoquetos fluctuaron entre el 60.4 y el 79.1% siendo así clasificadas como zonas de contaminación ligera. AL2, AL4 y AJ3 fueron las estaciones que registraron una contaminación más marcada, ya que la contribución de los oligoquetos con respecto al total de los organismos bentónicos superó el 80%. Siguiendo el mismo método con los valores de biomasa se determinó que casi todas las estaciones, a excepción de AL2, AL3 y AJ3, presentaron contaminación ligera, mientras que el resto de las estaciones obtuvieron valores menores al 60% (9.15 a 57.44%) por lo que se consideraron como zonas de aguas limpias.

Con base en lo anterior AL1 se encontró entre aguas limpias a ligeramente contaminada; AL2 presentó contaminación de ligera a fuerte; AL3 se ubicó en la clasificación de aguas con contaminación ligera; AL4 registró los valores para el índice de contaminación más amplios ya que su rango fue desde aguas limpias hasta aguas que presentaron una marcada contaminación; AL5 fue la única estación del lago de Alchichica clasificada como de aguas limpias.

Todas las estaciones del lago de La Preciosa así como las dos primeras de Aljojuca (AJ1 y AJ2) se catalogaron como zonas de contaminación ligera. AJ3 se determinó con una mayor contaminación quedando dentro de la clasificación de aguas con contaminación ligera a fuerte. Las zonas litorales de QU1 y TE1 fueron consideradas como de aguas limpias y AT1 varió de agua limpia a de contaminación ligera.

Aplicando el método de Parele y Astapenok (1975 in Slepukhina 1984) a los valores de abundancia se pudo apreciar que sólo la zona litoral de las estaciones de AJ1 y QU1 fluctuaron de aguas contaminadas a fuertemente contaminadas y el resto de las estaciones se ubicaron como zonas de contaminación elevada. Cabe mencionar que en las cinco estaciones del lago de Alchichica y en las tres de La Preciosa únicamente se registraron tubificidos lo que dio un valor resultante de uno, por lo que la zona litoral fue considerada de contaminación fuerte.

Las Especies de Oligoquetos como Indicadores de Contaminación

L. hoffmeisteri, *T. tubifex* y *N. variabilis* han sido clasificados como organismos tolerantes a la contaminación orgánica (Hilsenhoff 1987 in Klemm *et al.* 1990) que pueden encontrarse en hábitas desde limpios hasta contaminados. Son generalmente capaces de sobrevivir bajo condiciones anaerobias. Mientras que *D. (D.) nivea*, *D. (D.) digitata* y *P. aequiseta* se clasifican como organismos facultativos ya que tienen un rango de tolerancia amplio y frecuentemente están asociadas con niveles moderados de contaminación orgánica.

Clasificación Trófica

Autores como Chapman y Brinkhurst (1984), Lang y Reymond (1992), Martínez-Ansemil y Prat (1984), Osborne *et al.* (1976), Probst (1987) y Särkkä y Aho (1980) han utilizado a los oligoquetos para establecer el estado trófico de diversos cuerpos acuáticos aunado a que la abundancia de *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex* están relacionadas al estado eutrófico de dichos cuerpos acuáticos. Con base en los resultados obtenidos en cuanto a la abundancia y dominancia de *L. hoffmeisteri* en la zona litoral de los lagos maars, se estableció que dicha zona presentó características y condiciones propias de un estado eutrófico por la gran cantidad de materia orgánica registrada además de que el 98% de la abundancia relativa de las especies de oligoquetos encontradas correspondió a *L. hoffmeisteri*.

DISCUSION

Caracterización Ambiental

La zona litoral de los lagos maars, al igual que cualquier otro cuerpo acuático, está sujeta a fluctuaciones medio ambientales a lo largo del tiempo, de ahí la necesidad de utilizar parámetros ambientales que permitan establecer esos cambios y determinar de que forma influyen en las comunidades de organismos que habitan dicho cuerpo acuático y tomando como referencia los diversos estudios realizados en los lagos en estudio por autores como Alvarez (1950), Arredondo *et al.* (1984), Díaz y Guerra (1979), Lugo (1993), Ramírez-García y Novelo (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989), Vázquez (1982) y Vilaclara *et al.* (1993) en los que se han medido diversos parámetros físico-químicos (como pH, oxígeno disuelto, temperatura y salinidad) así como biológicos (materia orgánica y vegetación) no se han observado grandes variaciones en cuanto a los aquí reportados por lo cual se establece que las diferencias no son significativas y por lo cual se puede establecer con base en los valores promedio de los parámetros ambientales determinados para la zona litoral de los lagos maars, la siguiente caracterización ambiental.

Los seis lagos maars son cuerpos de agua de pH básico poco variable encontrándose el valor más elevado en TE1 (9.8 ± 0.1 unidades de pH) y el más bajo en AT1 (8.4 ± 0.2 unidades de pH). Los valores de pH encontrados en Alchichica y Tecuitlapa, concuerdan con los reportados por Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989), para los demás lagos estos mismos autores reportaron valores de pH por debajo de los aquí mencionados; mientras que los valores encontrados por Alvarez (1950) son superiores con una diferencia de aproximadamente una unidad de pH, con excepción de Aljojuca y La Preciosa que sólo difieren en media unidad de pH.

De igual forma tanto para Lugo (1993) como para Vilaclara *et al.* (1993) Tecuitlapa resultó ser el lago con pH más elevado (9.7 unidades de pH), mientras que Atexcac fue el lago con menor pH (8.5 y 8.2 unidades de pH respectivamente); para el primer lago este valor se explica debido a sus condiciones eutróficas, mientras que para el segundo a pesar de ser un lago concentrado se piensa que el pH permanece bajo debido a que su elevada concentración de sílice disuelto actúa como sistema amortiguador (Vilaclara *et al.* 1993).

Estos valores, en general, concuerdan con los registrados por Ramírez-García y Novelo (1984). Las diferencias más notorias se presentaron en los lagos de La Preciosa y Aljojuca; Ramírez-García y Novelo (1984) reportaron un pH de 8.4 para ambos lagos, siendo menor al determinado en este trabajo. Estas diferencias quizás se expliquen porque estos lagos han presentado en años recientes un proceso de desecación (Alcocer y Escobar 1990) la cual ha contribuido a la concentración de sales en el agua.

La zona litoral de los seis lagos es templada y bien oxigenada. La variación térmica máxima fue de 24.9°C en AL4 hasta $17.5 \pm 2.0^{\circ}\text{C}$ en QU1. Para el oxígeno disuelto, las mayores concentraciones se presentaron en AL4 (12.3 ± 1.9 mg/l), mientras que las menores en AJ3 (4.9 ± 2.3 mg/l).

Lugo (1993) reportó el valor más alto para el lago de Alchichica sólo que con una concentración más alta (14 mg/l) debido a que su lugar de muestreo se ubicó en una zona expuesta al viento, el cual agita violentamente la superficie de agua y favorece la difusión del oxígeno de la atmósfera. El valor más bajo se obtuvo en Quechulac (3.5 mg/l) con la estación situada detrás de una cortina de *Scirpus californicus*, la cual impidió la acción del viento y favoreció, según lo observó directamente el autor, la acumulación de materia orgánica demandante de oxígeno para su descomposición.

Los valores de salinidad registrados para los lagos de Alchichica y Atexcac (7.4 ± 0.4 y 6.0 ± 0.0 g/l, respectivamente) los clasificaron como aguas salinas siguiendo el criterio de delimitación propuesto por Williams (1964), donde las aguas con salinidad superior a 3 g/l se consideran como salinas. De acuerdo con Hammer *et al.* (1983) in Hammer 1990) estos dos lagos son hiposalinos (concentraciones salinas entre 3 y 20 g/l). Ramírez-García y Novelo (1984) los denominan como lagos "concentrados" reportando valores similares a los registrados en el presente estudio, así como Díaz y Guerra (1979) y Lugo (1993). Los cuatro lagos restantes son considerados por

los mismos autores como lagos "diluidos" con valores entre 0.2 y 0.9 g/l, estos valores fueron similares a los registrados en este trabajo ya que fluctuaron entre 0.1 y 1.0 g/l. Es por esto que Ramírez-García y Novelo (1984) los consideran como lagos dulces.

El contenido de materia orgánica de los sedimentos registró una amplia variación, desde $13.6 \pm 3.5\%$ para LA3 hasta $1.5 \pm 0.2\%$ en AJ1. En general son sedimentos ricos en materia orgánica con valores superiores a 5% de materia orgánica. AL3, Aljojuca, Quechulac y Atexcac que presentaron valores inferiores al 5%, se consideran como sedimentos terrígenos pobres en materia orgánica. En cuanto al contenido de carbonatos, AJ1 también presentó los valores más reducidos ($0.1 \pm 0.1\%$) en comparación con AL4 ($29.0 \pm 1.9\%$) a la que correspondió el valor más alto. AL4 se localiza por detrás de una zona de precipitación y depósito de carbonato cálcico. Posiblemente este hecho favoreció, por erosión, el incremento de la concentración de carbonatos en el sedimento.

Superficialmente, el sedimento de los seis lagos está compuesto por materiales finos, sin embargo, la textura predominante es la arenosa. En general el sedimento más fino se encontró en LA3 (2.6Ø) seguido de AL4 (2.3Ø), mientras que los demás lagos presentaron materiales más gruesos (arena y grava principalmente), como fue el caso de AJ3 (-0.1Ø)

El sedimento de los lagos fluctuó desde desnudo hasta totalmente cubierto por vegetación. Esta cobertura vegetal estuvo compuesta por macrofitas emergentes, macrofitas sumergidas y algas bentónicas. AT1 presentó una gran cobertura vegetal (75%) registrando *Phragmites australis*, *Potamogeton pectinatus* y algas bentónicas. Por el contrario los sustratos de AL2 y AL3 estuvieron completamente desnudos y, AL1 con escasa vegetación (25%) de *Ruppia maritima*. *Scirpus californicus* fue el macrófito emergente de mayor distribución en los lagos (QU1, LA1 y LA2), seguido de *Juncus andicola* que sólo estuvo presente en el lago de La Preciosa a excepción de LA3. *Typha domingensis* y *Phragmites australis* fueron las especies con menor distribución localizándose únicamente en AJ2 y AT1 respectivamente.

De las macrofitas sumergidas *Potamogeton pectinatus* fue la especie de mayor distribución (LA2, LA3, AJ1, TE1 y AT1); mientras que *Ruppia maritima* estuvo restringida a los lagos de Alchichica y Atexcac.

La algas bentónicas se distribuyeron en la mayor parte de las estaciones (AL5, La Preciosa, Aljojuca, QU1 y AT1), pero con menor abundancia ya que sólo cubrieron entre un 25 y 75 % del sedimento de dichas estaciones.

Caracterización Biológica

Distribución

La distribución cosmopolita de algunas especies principalmente de la familia Tubificidae (*L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*) y Enchytraeidae, es muestra de una elevada amplitud trófica ya que han sido encontrados en lagos desde oligo hasta eutróficos, aunque siempre en estos últimos con una densidad mucho mayor (Hiltunen 1967, Lang 1978, 1984, Martínez-Ansemil y Prat 1984, Milbrink 1978, Osborne *et al.* 1976, Milbrink 1983 in Probs 1987, Särkkä y Aho 1980). Sin embargo en los lagos maars esta última aseveración aparentemente no se presentó, ya que la mayor densidad de *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex* se obtuvo en el lago de Alchichica el cual es considerado como oligo-mesotrófico por Garzón (1990), mientras que en Tecuitlapa, clasificado como eutrófico, la densidad fue muy inferior.

Alcocer (com. per.) describe para cada uno de estos lagos el grupo trófico de macroinvertebrados bentónicos predominante (herbívoros, carnívoros o detritívoros). En Alchichica y La Preciosa la forma de alimentación principal es detritívora, debido a la elevada concentración de materia orgánica la cual favorece el desarrollo abundante de *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*. En Tecuitlapa, a pesar de contar con una gran cantidad de materia orgánica disponible por su estado trófico, los carnívoros son dominantes limitando, de esta forma, el desarrollo de otras especies.

L. hoffmeisteri y *T. tubifex* han sido considerados como especies euribiontes por su elevada tolerancia a diferentes factores medioambientales lo cual les ha permitido una distribución mundial (Pascas-Gluzman y Dimentman 1984, Verdonshot 1984). La capacidad de tolerar intervalos amplios de factores fisicoquímicos se demostró en la zona litoral de los lagos maars. Ambas especies se encontraron en agua dulce y salina y a lo largo de los intervalos de oxígeno disuelto, contenido de materia orgánica, carbonatos y textura del sedimento presentes en ellos. *L. hoffmeisteri* se presentó en intervalos más amplios comparado con *T. tubifex*.

Para autores como Learner *et al.* (1978) y Särkkä (1987) los nauidos son organismos que viven también en un intervalo amplio de hábitats acuáticos, distribuidos principalmente en las zonas litorales; sin embargo, estudios realizados en distintos cuerpos acuáticos en diferentes zonas geográficas demostraron que estos organismos tienen preferencias. Por ejemplo, Brinkhurst (1967), Paoletti y Sambugar (1984) y Verdonshot (1984), determinaron la preferencia de los nauidos por los cuerpos acuáticos ricos en vegetación flotante o con florecimientos algales. Diferentes especies de esta familia (*N. variabilis*, *N. pardalis*, *N. pseudoptusa*, *D. (D.) digitata* y *D. dorsalis*) han sido registradas tanto en la zona litoral como en la zona profunda, por ejemplo en la bahía de Saginaw (Brinkhurst 1967), en los embalses españoles (Martínez-Ansemil y Prat 1984) y en cuerpos de agua del NW de Overijssel, Alemania (Verdonshot 1984).

Por otra parte, especies como *D. (D.) digitata*, *P. aequiseta* y otros nauidos son organismos que evitan los medios con elevada cantidad de materia orgánica (Lafont 1984; Brinkhurst 1978 y Hiltunen 1976 ambos *in* Learner 1979). En los lagos maars factores como la cantidad de vegetación sumergida y las algas bentónicas (que contribuyen con gran cantidad de materia orgánica vegetal), así como el contenido de materia orgánica en los sedimentos en gran medida derivada de las anteriores fueron, al parecer, determinantes para la distribución de las especies de nauidos [*D. (A.) furcatus*, *D. (D.) digitata*, *D. (D.) nivea* y *P. aequiseta*] ya que se registraron principalmente en estaciones (AJ1, AJ2, AJ3 y QU1) con bajo contenido de materia orgánica (entre 1.5 y 2.8) y sustrato parcialmente cubierto por algas bentónicas y escasa vegetación sumergida.

La concentración salina es otro factor que limita la distribución de algunas especies de nauidos (Learner *et al.* 1978). En la zona litoral de los lagos maars las especies de nauidos se presentaron en donde las concentraciones de salinidad fueron las más bajas, como es el caso de Aljojuca y Quechulac, ya que la mayoría de los nauidos son especies intolerantes a condiciones salinas a excepción de dos, *N. variabilis* y *N. communis* que son capaces de tolerar concentraciones de salinidad por arriba de 3 g Cl/l (Learner y Edwards 1963 *in* Learner *et al.* 1978). Es muy probable que esta sea la razón de la presencia de *N. variabilis* en Atexcac, en forma conjunta con la cobertura vegetal (50 - 75%). Además, esta especie es característica de cuerpos de agua donde se presentan florecimientos de algas (Learner *et al.* 1978, Verdonshot 1984) los cuales son comunes en Atexcac (obs. pers.).

Con base en lo arriba citado, en AL4 y AT1 las condiciones medioambientales representaron una limitación para la distribución de *N. variabilis* a pesar de que ambas estaciones presentaron la misma concentración de salinidad (6.0 mg/l), considerando que la cobertura vegetal en la primera estación sólo estuvo representada por macrofitas sumergidas, reduciendo de esta forma la disponibilidad de microhábitats para esta especie. En las estaciones donde se presentó *N. variabilis* los valores de carbonatos son menores a 4.4%.

Riqueza Específica y Frecuencia Relativa

La riqueza específica de los oligoquetos en la zona litoral de Alchichica, La Preciosa, Tecuitlapa y Atexcac fue similar a la registrada por Osborne *et al.* (1976) en seis lagos de Florida en los que encontraron sólo dos taxa de oligoquetos. *L. hoffmeisteri* fue la especie común en cuatro de estos lagos, en otro se registró un lumbricúlido como organismo dominante, mientras que en el lago restante no se presentaron oligoquetos. En los lagos maars *L. hoffmeisteri* fue dominante en todos ellos.

En el lago de Vorderer Finstertaler, Austria, el número de especies de oligoquetos encontrado dentro de la comunidad del zoobentos fue de tres especies incluyendo a *T. tubifex* como la especie más común así como

organismos de la familia Enchytraeidae (Bretschko 1975). La diversidad fue inferior a la registrada en la zona litoral de Aljojuca y Quechulac pero similar a la de Alchichica, La Preciosa, Atexcac y Tecuitlapa.

Sin embargo, al realizar una comparación del número de especies encontradas en el presente estudio, con los numerosos trabajos realizados por otros autores (Brinkhurst 1967, Coates y Stacer 1994, Gluzman de Pascar 1987, Hiltunen 1967, Howmiller 1974, Lafont 1987, Lang 1984, Lang y Raymond 1992, Martínez-Ansemil 1987, Reynoldson 1978, Särkkä 1987, Särkkä y Aho 1980, Slepukhina 1984, Timms 1982, Verdonshot 1984 y Verdonshot *et al.* 1982) en diversos lagos del mundo se observó que la composición de especies registrada por estos autores fue de 10 a 41 especies, número elevado con respecto a las 8 determinadas para los lagos maars.

Tanto en Aljojuca como en Quechulac el número de especies de naídidos fue más alto en comparación con las especies de tubificidos que se registraron en los otros lagos maars, relación similar a los estudios realizados en el lago Michigan (Hiltunen 1967), en las aguas de Israel y en la península del Sinaí (Pascar-Gluzman y Dimentman 1984). *D. (D.) digitata*, *D. (D.) nivea* y *D. (A.) furcatus* fueron especies comunes a estos cuerpos acuáticos.

De igual forma Learner *et al.* (1978) encontraron un número importante de especies de naídidos (29 especies) en algunos ríos de Inglaterra; algunas de las especies que se encontraron tanto en estos ríos como en los lagos maars fueron *Nais variabilis*, *Pristina aequisetata* y *D. (D.) digitata*; con las mismas características de abundancia baja.

En general puede considerarse que la riqueza específica de oligoquetos litorales en los lagos maars, de acuerdo con los resultados del presente estudio fue baja al compararse con el número de especies de oligoquetos citados con anterioridad, pero similar a lo registrado en los lagos de Florida y de Vorderer Finstertaler, Australia.

Hay que tomar en cuenta que los muestreos donde la riqueza específica fue superior a la de los lagos maars correspondieron principalmente a la zona profunda, factor que aparentemente favorece el desarrollo de un número mayor de especies. Normalmente, los oligoquetos son especies más comunes del bentos profundo que del litoral (Lang 1984, Martínez-Ansemil y Prat 1984, Probst 1987, Särkkä 1987 y Verdonshot 1984).

Lang (1984) considera que la frecuencia de aparición de las especies de oligoquetos en los lagos está relacionada con la densidad de los mismos y que, las especies más frecuentes en general, son las más abundantes en la comunidad. En el caso de los lagos maars estas observaciones se aprecian claramente ya que *L. hoffmeisteri* es la especie más abundante y más frecuente.

En los trabajos realizados por el mismo autor en los lagos Neuchâtel y Léman, Suiza, se registró a *T. tubifex* como la especie con mayor porcentaje de aparición (94.8 y 62.4% respectivamente), mientras que Martínez-Ansemil y Prat (1984) encontraron que las especies con mayor frecuencia de aparición en los embalses españoles fueron *T. tubifex* y *D. (D.) digitata*. Los mismos autores reportan a *L. hoffmeisteri* como una especie de baja frecuencia de aparición (23.4 y 4.6% respectivamente). En contraparte, en la zona litoral de los lagos maars es *L. hoffmeisteri* la especie con mayor frecuencia de aparición (99.52%) mientras que *T. tubifex* y *D. (D.) digitata* presentaron valores inferiores (13.33 y 5.71% respectivamente). Es muy probable que este hecho se deba a que los trabajos anteriores se realizaron a grandes profundidades (entre 100 y 120 m. de profundidad) y no litoral. Apoyando de esta forma las observaciones de Probst (1987) y Särkkä (1987) para quienes *L. hoffmeisteri* es una especie que domina intensamente en las zonas poco profundas y decrece numéricamente conforme aumenta la profundidad.

Abundancia General

Maciorowski *et al.* (1977) establecieron para el río Kanawha, Virginia, que la abundancia de los oligoquetos en la zona litoral fue superior (2,835 org/m²) a la determinada por Kasprzak (1984) en la zona litoral del lago Zbechy, Polonia, (769 org/m²), mientras que Slepukhina (1984) en el río Sukhona y en los estanques del norte del Cáucaso determinó una densidad de oligoquetos superior (5,000 y 6,000 - 8,000 org/m² respectivamente) a la de los autores anteriormente mencionados. Todos los autores anteriores refieren los diferentes cuerpos de agua con

nivel de contaminación elevado. Asimismo, en el lago oligotrófico Ladoga, Rusia, Slepukhina (1984) registró una densidad elevada de oligoquetos (4,000 org/m²) en aquellos lugares que estuvieron sujetos a la influencia humana y a contaminación orgánica. En el lago eutrófico Mjøsa, Noruega, la abundancia de los oligoquetos excedió los 10,000 org/m² (Holtan 1979b in Milbrink 1994). Estas densidades se consideraron bajas con relación a las determinadas en los lagos maars con 7,390 a 38,247 org/m².

Sin embargo, Lang (1984) determinó en el lago Léman, Suiza, clasificado como meso-eutrófico una densidad muy superior de entre 50,000 y 430,000 org/m².

Newrka y Wijegoonawardana (1987) establecieron que los oligoquetos son capaces de incrementar el número de individuos bajo condiciones de estrés orgánico; y éstos pueden desplazar a otros macroinvertebrados bentónicos (MIB) bajo esta misma condición (Qi 1987). Sin embargo, son pocas las especies que pueden adaptarse y prosperar bajo estas características, por lo que dicho estrés reduce la estructura de la comunidad a un número menor de especies que toleran un intervalo amplio de condiciones y que a su vez se reproducen rápidamente cuando el medio es favorable alcanzando densidades muy elevadas (Branco 1984, Qi 1987).

Así mismo, autores como Brinkhurst (1967), Hiltunen (1969, 1967), Lafont (1984), Lang (1978), Maciorowski *et al.* (1977), Martínez-Ansemil y Prat (1984), Milbrink (1978), Särkkä y Aho (1980), Slepukhina (1984) y Timms (1982), señalan que la abundancia de algunas especies de oligoquetos, entre las que se encuentran *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*, presentan una correlación positiva con el estado trófico de los lagos y con el grado de contaminación orgánica.

Dentro de las estaciones de muestreo de los lagos maars, LA3 con el valor más alto de contenido de materia orgánica sedimentaria (13.6%), presentó como único oligoqueto a *L. hoffmeisteri* confirmando lo antes expuesto, ya que su desarrollo (número de organismos) no se vió afectado bajo condiciones de estrés debido a su capacidad adaptativa a cambios físico-químicos. Las estaciones LA1, AL4 y LA2 también exhibieron un alto contenido de materia orgánica registrando exclusivamente a las dos especies euribiontes *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*. Sin embargo, no se presentó una relación estadísticamente significativa, más bien una tendencia, entre el porcentaje de materia orgánica y el número de especies, individuos o biomasa como ha sido sugerido por Lang (1978), Maciorowski *et al.* (1977), Marchese (1987), Milbrink (1978), Osborne (1976), Qi (1987) y Verdonshot (1987) quienes han registrado un número mayor de especies y/o individuos de oligoquetos en los sitios ricos en materia orgánica; ya que en QU1 se obtuvieron ocho taxa con un promedio de 2.8% de materia orgánica. De igual forma, se observó que la abundancia mayor de oligoquetos se determinó en AL5 (63,123 org/m²) con 6.4% de materia orgánica, mientras que en TE1 la cantidad de materia orgánica fue superior (7.8%) pero la abundancia fue menor (7,390 org/m²).

Como se mencionó con anterioridad la gran abundancia de *L. hoffmeisteri* en la zona litoral de los lagos maars pudo haber sido favorecida, principalmente, por la concentración elevada de materia orgánica, tanto de origen alóctono como autóctono. La gran cantidad de materia orgánica promueve procesos de descomposición y crea un ambiente pobre en oxígeno (Newrka y Wijegoonawardana 1987) provocando a su vez una disminución en el número de especies de MIB. Tanto los tubificidos como otros organismos (quironómidos y culicidos) son capaces de tolerar este estrés, como es el caso de *L. hoffmeisteri* quien tiene la capacidad de tolerar hasta veintitrés días en condiciones anóxicas (Chapman y Brinkhurst, 1984) debido al tipo de hemoglobina (eritrocruorina) presente en su sangre.

Es muy probable que durante la noche la concentración de oxígeno disuelto de la zona bentónica litoral disminuya ya que la presencia abundante de *L. hoffmeisteri* así lo indica.

La temperatura, el tipo de sustrato, la microflora del fondo y la cobertura vegetal son factores determinantes para la distribución, composición de especies y desarrollo de los oligoquetos acuáticos (Grigelis *et al.* 1981, Verdonshot 1981, Zukaite 1980 todos in Grigelis 1984). Es así que una fauna bentónica compuesta prácticamente de tubificidos (y quironómidos) se atribuye a la ausencia de vegetación acuática como lo sugiere Jónasson (1969)

para el lago Esrom, Dinamarca. En los lagos maars esta observación se constató ya que en las estaciones que estuvieron casi ó totalmente desnudas (AL1, AL2, AL3 y AJ3) la abundancia de oligoquetos fue superior al resto del macrobentos representando entre el 63 y el 82% del total del macrobentos. La razón de lo anterior es que la disminución de la diversidad de hábitats que se asocia a la ausencia de vegetación acuática, origina un sustrato homogéneo que permite el desarrollo de un gran número de oligoquetos que con el tiempo llegan a desplazar a otros organismos y a reducir la diversidad de las especies bentónicas (Slepukhina 1984).

En Alchichica, La Preciosa y Aljojuca el sustrato presentó una cobertura vegetal que fluctuó desde desnudo hasta totalmente cubierto, así como la textura del sedimento la cual varió considerablemente (entre arena gravosa y arena fina) en las zonas muestreadas del mismo lago. Mientras que en Quechulac, Tecuítlapa y Atexcac, estas condiciones fueron homogéneas (con cobertura vegetal elevada) en los tres lagos. Las características que se presentaron en los tres primeros lagos favorecieron la abundancia de *L. hoffmeisteri* principalmente en Alchichica.

Cuando la temperatura del agua aumenta y se presenta un mayor desarrollo de vegetación acuática, los tubificidos principalmente *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*, tienden a disminuir su crecimiento (número de organismos) (Verdonschot 1984, 1987). Sin embargo, estas condiciones favorecen el desarrollo de los naídidos ya que éstos prefieren temperaturas cálidas con un desarrollo de vegetación abundante en donde pueden aumentar el número de organismos (Learner *et al.* 1978, Paoletti y Sambugar 1984, Verdonschot 1984, Verdonschot *et al.* 1982). En los lagos maars esto no se observó, aún en las estaciones donde se registró un mayor desarrollo de vegetación acuática (AL4, LA2, QU1, TE1 y AT1) y temperatura elevada (AL4), los tubificidos dominaron numéricamente sobre los naídidos.

A través de diversos estudios se ha podido apreciar que existe una relación entre la textura y el contenido de materia orgánica y la distribución y la abundancia de especies (Timm 1962 a, b *in* Wetzel 1975). Así mismo, diversos estudios han establecido que la frecuencia de aparición y abundancia de los oligoquetos está relacionada con el sedimento como fue expresado por Verdonschot (1984), quien determinó que la abundancia de *L. hoffmeisteri* está directamente relacionada con el contenido de limo del sedimento, ya que los sedimentos finos contienen las abundancias mayores de tubificidos (Lafon 1984), observaciones apoyadas por Slepukhina (1984) quién encontró que la falta de un sedimento apropiado ocasiona un desarrollo escaso o la ausencia de estos organismos.

Sin embargo, para Brinkhurst (1964 b *in* Brinkhurst 1967) los resultados obtenidos en la bahía de Saginaw del lago Huron, E.U.A. no mostraron una correlación significativa entre la abundancia de la especie con el tamaño de las partículas del sedimento. Esto mismo fue observado en la zona litoral de los lagos, en donde, al parecer, el tipo de sedimento no fue un factor determinante en la abundancia de los oligoquetos, ya que los tubificidos se presentaron en sedimentos desde arenas muy gruesas hasta arenas finas; mientras que los naídidos hasta arenas medianas. Hay que tomar en cuenta que la variación de textura que se presentó es reducida, es decir, casi todos los sedimentos son arenas.

La profundidad es otro factor que determina las densidades de los oligoquetos en los lagos (Probst 1987, Särkkä 1987). En los lagos maars *L. hoffmeisteri* como especie dominante es típica de los cuerpos acuáticos someros, aunque está presente en un intervalo amplio de profundidades (Martínez-Ansemil y Prat 1984, Probst 1987, Särkkä 1987). Por otra parte, *T. tubifex* parece incrementar su abundancia conforme aumenta la profundidad (Martínez-Ansemil y Prat 1984, Milbrink 1983 *in* Probst 1987, Särkkä 1987) al igual que los naídidos, los cuales son más numerosos en sitios de aguas relativamente profundas (Martínez-Ansemil y Prat 1984, Särkkä 1987, Verdonschot 1984). Este hecho explica la dominancia de *L. hoffmeisteri* en la zona litoral de los lagos maars.

En cuanto a la competencia y depredación, *L. hoffmeisteri* es una especie que incrementa su densidad rápidamente cuando la mayoría de sus competidores están ausentes, por ejemplo los quironómidos que compiten con éstos por el espacio y el alimento (Milbrink 1978). Entre las familias de oligoquetos de los lagos maars, no se dió una competencia por la forma de alimentación, ya que *L. hoffmeisteri* es una especie que se alimenta

principalmente de detrito (Dermontt *et al.* 1977, Pennak 1978), mientras que los naídidos basan su alimentación en diatomeas y algas bentónicas unicelulares (Wachs 1967 *in* Learner *et al.* 1978), aunque no se puede descartar la existencia de una competencia por el espacio entre las especies ya que el tipo de alimentación promueve la búsqueda de aquellos sustratos ricos en materia orgánica (Dermontt *et al.* 1977).

Conjuntamente, los depredadores naturales de los oligoquetos pudieron influir en la densidad de las diferentes especies de oligoquetos en los lagos maars, al ser consumidos posiblemente por dípteros como *Chironomus* (Moss 1980, Roback 1974, Ruttner 1963, Wetzel 1975), hirudíneos y decápodos (McCall y Tevesz 1982) y, posiblemente, por los hemípteros como *Notonecta* y *Buena* (Pennak 1978), así como odonatos, tricópteros, coleópteros y peces, todos ellos presentes en estos lagos (Alcocer *et al.* 1993).

Con respecto a la biomasa de los organismos bentónicos, en general, aumenta conforme el grado de trofismo es mayor, ya que un cuerpo acuático eutrófico presenta una mayor producción animal que uno oligotrófico debido a la relación existente entre el alimento (producción primaria) y la producción de materia orgánica de los animales bentónicos (Barnes y Mann 1980; Jónasson 1964, 1965 ambos *in* Jonasson 1969, Ruttner 1963, Wetzel 1975). Grandes cantidades de materia orgánica en cuerpos de agua como el lago Ginebra en Suiza, Michigan en EUA, así como en seis lagos de Florida y tanto en la bahía de Toronto, Ontario, como en el río Kanawha, Virginia, han permitido el desarrollo de densidades elevadas de tubificidos, principalmente de *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *Pelosclex multisetus* (Hiltunen 1967, Lang 1978; Birthwell y Arthur 1980, Brinkhurst y Jamieson 1971, Johnson y Brinkhurst 1971, Ladle 1971 *in* MacCall y Tevesz 1982, Maciorowski 1977, Osborne *et al.* 1976).

La abundancia de estos organismos en la zona litoral de los lagos maars en general fue alta (Apéndice 1), aunque en algunos cuerpos acuáticos como en Toronto, Canadá, esta densidad fue mayor a la que se registró en los lagos en estudio (Apéndice 1); los valores de biomasa fueron muy semejantes a las registradas por autores como Alcocer (1986) y Guzmán (1989) en los lagos de Chapultepec, México, los cuales son muy productivos debido a sus condiciones eutróficas (Apéndice 2) e inferiores a las registradas por Brinkhurst y Cook (1974), Okland (1964 *in* Wetzel 1975), Wetzel (1975) y Yanling (1987), en otros lagos eutróficos del mundo (Apéndice 2).

La mayor parte de la biomasa de oligoquetos presentes en los lagos maars la constituyó principalmente *L. hoffmeisteri*, con un máximo en Alchichica (1.1493 g.PS/m²), seguida de *D. (D.) nivea* y *T. tubifex* en el lago de Quechulac (0.0904 y 0.0529 g.PS/m² respectivamente). Sin embargo, los valores tanto de *L. hoffmeisteri* como de *T. tubifex* son comparativamente bajos con los de Andreani *et al.* (1981) en su trabajo de los depositos de Pietra del Pertusillo, Italia, en donde se obtuvieron valores de 27.5 g. PS/m² para *L. hoffmeisteri* y de 35 g.PS/m² para *T. tubifex*. Cabe señalar que la biomasa de *L. hoffmeisteri* en el lago Zbechy, Polonia (Kasprzak 1984) fue menor a la registrada en cuatro de los lagos maars (Alchichica, La Preciosa, Atexcac y Aljojuca), y mayor que en los dos restantes (Tecuitlapa y Quechulac).

Abundancia por Taxón

Por taxón, las abundancias registradas para los oligoquetos pueden variar desde cientos hasta varios millones por metro cuadrado (Palmer 1968 *in* McCall y Tevesz 1982). *L. hoffmeisteri* se presentó en varios miles de organismos por metro cuadrado mientras que los naídidos sólo contribuyeron con decenas. Hiltunen (1969) registró en el lago Erie a *L. hoffmeisteri* con un promedio de 10,692 org/m². Brinkhurst (1967) registró a esta misma especie como la más abundante para el lago Huron. Asimismo, Kasprzak (1984), Marchese (1987) y Särkkä (1987) concuerdan en que *L. hoffmeisteri* es la especie dominante tanto en el lago Zbechy como en un canal sin nombre de Polonia, en el río Paraná, Argentina, y en los lagos Kuhmano, Vatia y Torronselkä, Finlandia, principalmente en sedimentos con materia orgánica abundante.

Por el contrario, la densidad poblacional de *T. tubifex* en los lagos maars fue inferior a la obtenida por Lang (1984) en los lagos Léman y Neuchâtel, Suiza, quien registró a esta especie como la más abundante, así como en el lago Kuhnamo, Finlandia, donde alcanzó hasta 100,000 org/m² a una profundidad de 16 m., y en los lagos

Torronselkä y Poronselkä, Finlandia, donde *T. tubifex* tuvo abundancias de 1,500 a 5,000 org/m² en profundidades de 8 a 42 m. (Särkkä 1987). Estas abundancias fueron superiores a la registrada en la zona litoral de los lagos de Puebla, donde llegó a alcanzar hasta 1,982 org/m² como abundancia máxima en el muestreo de otoño-89.

La abundancia y biomasa de los oligoquetos en la zona litoral de los lagos presentó un sólo pico de crecimiento a lo largo del ciclo de muestreo. Este aumento pudo estar relacionado al periodo de crecimiento y/o reproducción de las diferentes especies de oligoquetos, principalmente de *L. hoffmeisteri* por ser la especie dominante. Este pico de abundancia se presentó en otoño-89 en la mayoría de las estaciones, mientras que en otras fue en invierno, primavera o verano. En el río Támesis, Inglaterra, Kennedy (1966) registró un sólo pico de abundancia de *L. hoffmeisteri* en los meses de invierno. Sin embargo, dichas observaciones contrastaron en gran medida con las hechas por el mismo autor quién en otros cuerpos acuáticos de Inglaterra reportó que *L. hoffmeisteri* presentaba dos picos de abundancia. Por ejemplo en el canal Unión de Shropshire, Inglaterra, las máximas densidades y biomasa ocurrieron en otoño e invierno, mientras que en el lago Windermere, Inglaterra, los dos picos de abundancia se observaron en invierno y primavera con una marcada disminución en verano. En el lago Bala, Inglaterra, los dos picos de abundancia se registraron en otoño y primavera, no encontrándose en los meses de invierno. Asimismo, en el lago Zbechy, Polonia, (Kasprzak 1984) los dos picos se presentaron en primavera y otoño, disminuyendo en los meses de verano. En el lago Léman cerca de Thonon, Suiza, los picos poblacionales se registraron en primavera y verano, con una disminución continua hasta otoño (Lafont 1987).

Estas fluctuaciones amplias en las poblaciones de *L. hoffmeisteri* (abundancia y biomasa) observadas en diferentes cuerpos acuáticos es justificada por Kasprzak (1984) quién determinó que éstas están conectadas con la reproducción de los tubificidos. La regularidad con que estos procesos ocurren es el resultado de las diferentes fases de su ciclo de vida, particularmente del desarrollo, absorción y regeneración del aparato reproductor el cual sucede según la edad del individuo, donde el tiempo de vida en promedio va de dos a tres años (Timm 1974 in Kasprzak 1984, Lafont 1987). Al segundo año de vida algunos tubificidos, entre ellos *L. hoffmeisteri* (Lafont 1987), son capaces de reproducirse dos veces al año, mientras que en su primer y tercer año de vida, sólomente se reproducen una vez (Archipova 1976, Poddubnaya 1980 ambos in Kasprzak 1984). Kennedy (1966) atribuye esta característica a dos factores, el primero está relacionado con la habilidad que tiene *L. hoffmeisteri* para adaptar su ciclo de vida a las diferentes condiciones que se registran en las localidades donde habita; el segundo se refiere a las condiciones de productividad de cada sitio lo cual influye directamente en el ciclo de vida de *L. hoffmeisteri*. Es así que en los hábitats menos productivos, los organismos juveniles de *L. hoffmeisteri* tardan más tiempo en alcanzar la madurez sexual y, por lo tanto, el periodo de reproducción se inicia después del primer año de vida, siendo más corto y más estrictamente estacional, registrándose los aumentos poblacionales principalmente en primavera y verano, mientras que en los hábitats más productivos los oligoquetos empiezan a reproducirse antes de tener un año de vida y puede ser durante todo el año con un incremento de actividad en invierno (Kennedy 1966).

En los lagos maars a pesar de estar tan cerca geográficamente unos de otros, el comportamiento de *L. hoffmeisteri* fue disimilar en todos ellos, debido, posiblemente a las diferentes características ambientales de las estaciones y a las condiciones de productividad en cada uno de ellos como fue sugerido por Kennedy (1966). Bajo esta aseveración, de las catorce estaciones muestreadas, AL4 fue considerada como el sitio más productivo, ya que el aumento poblacional de *L. hoffmeisteri* se presentó en invierno, mientras que las menos productivas estuvieron representadas en las estaciones de muestreo semiprotegidas (LA1 y AT1 en donde su pico de abundancia se presentó en primavera) y desprotegidas (AL3, LA3 y TE1 con el pico de abundancia en primavera y verano en las dos últimas). Para el resto de las estaciones su condición de productividad se consideró como intermedia, con el aumento poblacional de *L. hoffmeisteri* en otoño.

La presencia de *T. tubifex* en Quechulac presentó un sólo pico de abundancia en otoño-89 con una ligera disminución en invierno y verano, con un marcado decremento en primavera. Asimismo, Lafont (1987) observó el

comportamiento de *T. tubifex* en el lago Léman, Suiza, registrando un pico de abundancia únicamente al igual que en Quechulac pero, en este caso en primavera, para posteriormente declinar y permanecer baja durante el verano y el otoño. En los estanques de la provincia de Overijssel, Alemania, *T. tubifex* registró dos picos de abundancia en invierno y primavera (Brinkhurst y Kennedy 1965, Plannkuche 1977 ambos in Verdonschot 1987). Con base en estas observaciones y con los resultados obtenidos en los lagos maars es muy probable suponer que *T. tubifex*, al igual que *L. hoffmeisteri*, es una especie que adapta su ciclo de vida a las condiciones medioambientales y de productividad de cada hábitat; sin embargo en ninguno de los trabajos anteriores se señala la relación entre los periodos reproductivos de esta especie y la productividad del hábitat como en el caso de *L. hoffmeisteri*.

Intervalos de Distribución Ambiental

Con los diversos trabajos realizados sobre oligoquetos y su relación con los diferentes parámetros físicos y químicos que pueden llegar a influir en la distribución de oligoquetos se ha podido determinar que *L. hoffmeisteri* es una especie capaz de distribuirse ampliamente en diferentes cuerpos de agua bajo diversas condiciones ambientales en donde el pH oscila entre 4.5 y 9.0, la temperatura va de 9 a 31.5°C y el oxígeno disuelto de 6.2 a 16.9 mg/l (Osborne 1976, Särkkä y Aho 1980, Verdonschot 1984). Así mismo, es una especie predominante en sitios con escasa vegetación, aunque no deja de presentarse en lugares donde la vegetación acuática es abundante (Verdonschot 1984). En la zona litoral de los lagos maars *L. hoffmeisteri* se presentó a un pH ligeramente más básico (9.8 unidades de pH) del mencionado y a una temperatura y oxígeno similares. Igualmente fue dominante tanto en sustratos desnudos como totalmente cubiertos por vegetación.

Por otra parte, *T. tubifex* a pesar de pertenecer a la misma familia de *L. hoffmeisteri* mostró ser menos tolerante en cuanto al intervalo de pH (8.4 - 9.1) en el presente estudio. Pascas-Gluzman y Dimentman (1984) determinaron los intervalos de algunos parámetros ambientales para *T. tubifex* en aguas de Israel y la Península del Sinaí, siendo considerablemente más amplios en cuanto a pH (7.1-9.5), temperatura (12-32°C) y oxígeno disuelto (3.7 a 16 mg/l) que los registrados en la zona litoral de los lagos maars. *T. tubifex* al igual que *L. hoffmeisteri* es una especie capaz de habitar aguas salobres, salinas y dulces (Pascas-Gluzman y Dimentman 1984).

Sin embargo, no todos los oligoquetos se caracterizan por habitar en intervalos ambientales amplios. Tal es el caso de la familia Naididae la cual ha sido registrada en rangos muy reducidos. Sin embargo, existen excepciones como es el caso de *N. variabilis* que fue registrada por Verdonschot (1984) en el lago Overijssel a un pH de 7.3 - 7.6, menor a los registrados en el presente estudio (8.4 - 9.8) y en concentraciones más elevadas de oxígeno disuelto (12.1 - 14.7 mg/l) a las determinadas en los lagos maars (4.9 - 9.3 mg/l) y caracterizada por preferir sitios con un mayor desarrollo de vegetación o florecimiento algal, como fue observado por el mismo autor, en los lagos maars, esta aseveración fue constatada ya que dicha especie se registró en los sitios con una vegetación sumergida densa o bien donde se presentan florecimientos de algas.

Pascas-Gluzman y Dimentman (1984) encontraron que *D. (D.) nivea* se presentó a un pH de 8.4 siendo menor a los valores registrados en Aljojuca y Quechulac, por otra parte, los valores de temperatura se encuentran dentro del intervalo registrado en el estudio de las aguas de Israel y la Península del Sinaí (2.5 - 30°C) en una concentración de oxígeno disuelto mayor (6.8 mg/l), en comparación a la de los lagos maars, donde se registró *D. (D.) nivea*. Para *D. (A.) furcatus* estos mismos autores indican un pH entre 7.0 y 8.5 dicho intervalo se encuentra ligeramente por debajo al que se presentó en QU1 y AJ1 (8.9 - 9.1) tanto los valores de temperatura y oxígeno disuelto caen dentro del intervalo registrado en Israel y la Península de Sinaí (19 - 25°C y 1.3 - 10.3 mg/l respectivamente). Mientras que *D. (D.) digitata* habitó en temperaturas entre los 14 y 16°C siendo menor a la de los lagos maars que fluctuaron entre los 17.5 y 21.4°C (QU1 y AJ1 respectivamente), sin embargo, el intervalo de concentración de oxígeno donde se registró dicha especie fue más amplio en el estudio de las aguas de Israel y la Península de Sinaí (2.5 a 7.5 mg/l) al que se determinó en los lagos maars (5.9 - 6.4 mg/l). Por otra parte, Verdonschot (1984) registró a *D. (D.) digitata* a un pH inferior (7.4) al de los lagos maars (8.9 - 9.1), pero en sitios

con concentraciones altas de oxígeno disuelto (12.7-13.2 mg/l) ya que las estaciones donde se registró dicha especie (QU1, AJ1 y AJ3) las concentraciones de oxígeno fueron más bajas (4.9 - 6.4 mg/l), y con un alto desarrollo de vegetación flotante cubriendo entre el 15.8 y el 40.3% del sustrato (Pascas-Gluzman y Dimentan 1984), al igual que en las estaciones de QU1, AJ1 y AJ3 donde el desarrollo de la vegetación fue alto, pero predominando las macrofitas emergentes y las algas bentónicas.

Pristina aequisetata es una especie que habita en sitios con reducidas cantidades de materia orgánica (Brinkhurst 1978 in Learner 1979), tal como en las estaciones AJ1 y QU1.

Ciclo Reproductivo

Por otra parte, tanto los tubificidos como los nauidos son organismos que se reproducen de forma asexual y sexual. En los tubificidos la manera de reproducción principal es la sexual, mientras que la asexual solamente se presenta cuando las condiciones del hábitat son desfavorables y existe una competencia con otros organismos, principalmente por el espacio, lo que impulsa a éstos a reproducirse asexualmente ya que el número de individuos generados es mucho mayor que por vía sexual (Pennak 1978).

En este caso, no se puede demostrar que existe una competencia entre *L. hoffmeisteri* y otros organismos (quironómidos principalmente), sin embargo, esta posibilidad no se puede descartar ya que ambos grupos compiten por el mismo espacio. Bajo este hecho la presencia abundante de *L. hoffmeisteri* lleva a suponer que las condiciones medio ambientales de los lagos maars fueron las que permitieron el gran desarrollo de dicha especie, por lo que quizás no se presentó una reproducción de tipo asexual; ya que de haberse registrado este tipo de reproducción, no se hubieran encontrado organismos sexualmente maduros y en su lugar se tendrían individuos unidos formando cadenas (Pennak 1978).

En los nauidos ocurre lo contrario, ya que tienden a reproducirse principalmente por la vía asexual formando zooides (Learner *et al.* 1978, Learner 1979, Loden 1981) cuando las condiciones medio ambientales son favorables. La ventaja es una respuesta rápida al ambiente directamente asociada con un incremento poblacional (Buse 1971, Cohen 1966, Gruffydd 1965, Roughgarden 1972 todos in McElhone 1978, Loden 1981), siendo generalmente más abundantes durante los meses de verano como fue confirmado por varios autores (Learner *et al.* 1978), quienes estudiaron una gran variedad de hábitats acuáticos. En esta estación el crecimiento de los organismos y la reproducción asexual son simultáneas en respuesta a las temperaturas elevadas y a la gran cantidad de alimento disponible (Learner *et al.* 1978).

La reproducción sexual en muchas especies de estos organismos suele ser rara ya que las poblaciones producen pocos o ningún individuo sexualmente maduro (Learner *et al.* 1978; Stephenson 1930 y Timm 1967 in McElhone 1978). Esta vía de reproducción predomina en los cuerpos de agua donde las condiciones de estrés son constantes (Loden 1981). Una vez iniciada la reproducción sexual, la abundancia de las especies de nauidos generalmente tiende a disminuir, ya que la producción de descendientes es mucho menor que por la vía asexual, la cual cesa virtualmente una vez que los organismos han madurado sexualmente (Liebman 1942, Piguet 1909, Poddubnaja 1968, Sperber 1948 todos in Learner *et al.* 1978). Así mismo, existen pocas indicaciones de que la reproducción sexual tenga una función multiplicativa importante entre las especies de nauidos ya que, para diversos autores (Sperber 1948 y Timm 1967 in Learner *et al.* 1978), la reproducción asexual tiende a predominar.

La zona litoral de Aljojuca y Quechulac registró el número mayor de especies de nauidos, sin embargo, el número de organismos de algunas especies [*D. (A.) furcatus* y *P. aequisetata*] fue muy bajo y en algunos casos su presencia fue esporádica (principalmente en Aljojuca), por lo que no fue posible establecer el comportamiento estacional. *D. (A.) furcatus* y *P. aequisetata* estuvieron presentes sólo en el muestreo de otoño-90 de manera similar a lo encontrado por Loden (1981) con un pico estacional de *D. (A.) furcatus* en otoño. Asimismo, Brinkhurst (1978 in Learner 1979) señala que *P. aequisetata* es una especie rara que generalmente está ausente en los meses de primavera como se observó en Aljojuca y Quechulac. El número mayor de organismos de *D. (D.) digitata* se

presentó en invierno en ambos lagos, encontrándose ausente en algunos muestreos de Aljojuca (otoño-89, primavera y verano). *D. (D.) nivea* mostró dos picos de abundancia (invierno y otoño-90) tanto en Aljojuca como en Quechulac, contrastando con los resultados de Loden (1981) quien estableció el pico estacional de ambas especies (*D. (D.) digitata* y *D. (D.) nivea*) en primavera, lo mismo que para *N. variabilis*. Esta última especie se comportó de igual forma en el lago de Aljojuca donde presentó el número más elevado de organismos. En Quechulac éste se presentó en invierno. En Tecuitlapa y Atexcac sólo se registró en un muestreo (verano y otoño-90 respectivamente) con un número reducido de organismos, inferior a los de Aljojuca y Quechulac.

En los hábitats acuáticos que están sujetos a fluctuaciones rápidas del nivel del agua y temperatura, la mayoría de los nauidos tienden a madurar sexualmente, lo que conduce a un período de reproducción sexual corto y a la posterior depositación de capullos. Estos tienen la capacidad de sobrevivir a largos periodos de estrés ambiental, lo que conduce a una disminución en el número de organismos y, en ocasiones, a su desaparición por completo durante un tiempo hasta que las condiciones medio ambientales del cuerpo acuático son favorables para su desarrollo (Loden 1981). Con base en estas observaciones, se puede inferir que las condiciones medio ambientales de los lagos maars, no resultaron enteramente propicias para el desarrollo de los nauidos, los cuales estuvieron presentes con abundancias muy bajas en general y ausentes algunas de ellas durante largos periodos como en el caso de *D. (A.) furcatus* y *P. aequiseta*.

Aunque para diversos autores (Ladle 1971, Mason 1977, Watling 1975 todos en Learner *et al.* 1978), la desaparición de nauidos en algunos meses del año -generalmente a finales de invierno y primavera- es debido a que los organismos penetran más profundo en el sustrato (hasta los 20 cm.) como consecuencia de las condiciones adversas de la superficie (temperatura, niveles de oxígeno, alimento, etc.). Sin embargo, en estudios de distribución vertical de nauidos en los sustratos del R. Cynon (Hughes 1975 *in* Learner *et al.* 1978) no se observó ninguna evidencia de que algo similar ocurriera. Esto lleva a establecer que las observaciones hechas por Loden (1981) con respecto a la disminución y/o ausencia de los nauidos en ciertos meses del año es más acertada que la de los autores anteriormente mencionados ya que, como se señaló con anterioridad, los nauidos son organismos que requieren un nivel de oxígeno elevado y altas temperaturas por lo que al penetrar en el sustrato como lo menciona Hughes (1975 *in* Learner *et al.* 1978) estarían ellos mismos favoreciendo su desaparición por el simple hecho de que la concentración de oxígeno la temperatura y el alimento son menores conforme se penetra en el sedimento.

En los lagos maars, posiblemente las condiciones medio ambientales de la zona litoral y el estado trófico de la misma, fueron factores limitantes para la presencia y desarrollo de estas especies, observándose un crecimiento poblacional mayor de *D. (D.) nivea* y *N. variabilis* (ambas en Quechulac) y *D. (D.) digitata* (Aljojuca y Quechulac) en los meses de invierno que es cuando se presenta el período más productivo de los lagos posterior a la fase de mezclado lo que suministra alimento, favoreciendo de esta forma la reproducción asexual de dichas especies. *D. (D.) furcatus*, *P. aequiseta* (Aljojuca y Quechulac) y *D. (D.) nivea* (Aljojuca) fueron favorecidas en los meses de otoño debido, probablemente, a un incremento en el alimento estacional y a una liberación de los posibles efectos inhibidores de las altas temperaturas del verano como fue sugerido por Loden (1981). Asimismo, el aumento poblacional primaveral de *N. variabilis* en Aljojuca, pudo ser consecuencia del período productivo registrado en invierno aunado al inicio del aumento de la temperatura, así como al aumento en la disponibilidad de alimento producto de un "bloom" algal.

La Comunidad de Oligoquetos como Indices de Contaminación

La fauna bentónica de los lagos suele ser usada como indicadora del estado trófico del mismo y es empleada para observar la respuesta de éstos a la contaminación orgánica (Brinkhurst 1966, Milbrink 1980, Wielderholm 1976 *in* Milbrink 1994). Numerosas investigaciones realizadas en los grandes lagos de Norteamérica (Carr y Hiltunen 1965, Howmiller y Beeton 1971, Wright 1955 todos en Slepukina 1984) han considerado la presencia de una gran densidad de oligoquetos como un índice de contaminación orgánica. A pesar de ello, en algunos sitios

contaminados los oligoquetos se encuentran ausentes o en número reducido debido a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto, a la falta de un sedimento apropiado o a la presencia de metales pesados entre otras causas. Por estas razones, algunos autores (Finogenova y Alimov 1976 in Slepukhina 1984) consideran que el uso absoluto de oligoquetos para evaluar la contaminación de un cuerpo acuático resulta, hasta cierto punto, riesgoso.

Sin embargo, autores como Goodnight y Whitley (1961 in Slepukhina 1984) y Parele y Astapenok (1975 in Slepukhina 1984) utilizaron métodos analíticos empleando a los oligoquetos para evaluar la calidad del río Sukhona y de los estanques del norte del Cáucaso. En ambos cuerpos de agua los resultados fueron buenos, ya que mostraron el grado de contaminación que presentaban. Los mismos métodos fueron empleados en el presente estudio para determinar el grado de polución de la zona litoral de los lagos maars, en la que se determinó que el nivel de contaminación orgánica, en general, fue de moderada a fuerte, ya que la densidad de los oligoquetos (principalmente de *L. hoffmeisteri*) presentes en la zona litoral fue superior al resto del bentos confirmando de esta forma lo expuesto por los autores mencionados anteriormente.

El enriquecimiento orgánico observado en la zona litoral de los lagos en estudio es debido, aparentemente, a dos vías de contribución, la primera de ellas de origen autóctono (macrófitas, fitoplancton y algas bentónicas) y, la segunda, de origen alóctono (debido a la escorrentía de la cuenca de captación los cuales llegan a depositar los nutrientes y materia orgánica acarreados a la zona litoral de dichos lagos) propiciando, de esta forma, un hábitat adecuado para el desarrollo de los oligoquetos, principalmente de *L. hoffmeisteri*.

La presencia de *L. hoffmeisteri* en grandes densidades conformando la fauna bentónica de un lago es indicadora de contaminación (Brinkhurst 1966 in Cole 1979) y el desarrollo masivo de algunas especies de oligoquetos es evidencia indudable de grandes cantidades de materia orgánica en el cuerpo de agua acompañada de una reducción aguda en la diversidad de especies del bentos, lo que indica la presencia de una excesiva cantidad de material orgánico (Carr y Hiltunen 1965, Howmiller y Beeton 1971, Wright 1955 todos en Slepukhina 1984). En la zona litoral de los lagos en estudio este fenómeno se presentó, ya que *L. hoffmeisteri* dominó ampliamente sobre el resto de las especies de oligoquetos, disminuyendo notablemente la riqueza específica de oligoquetos y, en general, del macrobentos en Alchichica, Atexcac y La Preciosa, principalmente. A su vez, esto lleva a considerar que la zona litoral de los lagos maars está caracterizada por contener una gran cantidad de materia orgánica, favoreciendo el desarrollo de *L. hoffmeisteri*.

La saprobiedad es el estado de la calidad del agua con respecto al contenido de materia orgánica putrescible (Sládeček, 1973) reflejado por la composición de especies de la comunidad. Una comunidad indica el nivel de saprobiedad prevaleciente sobre un periodo de tiempo suficientemente largo como para que éste se desarrolle. Todos los organismos acuáticos pueden servir como un indicador y siguiendo el criterio establecido por Fjerdingstad (1965 in Hiltunen 1967) de acuerdo al sistema saprobio, las especies de oligoquetos de la zona litoral de los lagos maars fueron caracterizadas de la siguiente manera: *L. hoffmeisteri* y *N. variabilis* como especies saprofílicas, y el resto de los taxa, saproxénicos. De esta manera y por la abundancia de *L. hoffmeisteri* se estableció que la zona litoral de todos los lagos a excepción de Quechulac presentan una elevada concentración de materia orgánica, probablemente como resultado de las dos vías de contribución (autóctona y alóctona), mientras que en Quechulac esta concentración tendió a ser moderada.

Clasificación Trófica

En cuanto a la clasificación trófica de la zona litoral de los lagos maars ha sido realizada por autores como Garzón (1990) mediante las concentraciones de clorofila "a" fitoplanctónica y de nutrientes (N y P), así como por Lugo (1993) con base en la tasa de colonización de sustratos artificiales por protozoarios. Vilaclara *et al.* (1993) también llevaron a cabo una clasificación de los lagos maars por medio de la concentración de clorofila "a" en la columna de agua.

Tanto los resultados de Garzón (1990) como los de Vilaclara *et al.* (1993) coincidieron en la siguiente clasificación trófica: La Preciosa y Atexcac son oligotróficos, Alchichica oligo-mesotrófico, Aljojuca y Quechulac mesotróficos y Tecuitlapa eutrófico. En los resultados de Lugo (1993) se observaron variaciones ya que la zona litoral de La Preciosa fue clasificada como mesotrófica con tendencia a eutrófica, atribuido a que en el lugar en donde fueron colocados los sustratos la zona es muy somera con abundantes macrofitas con una gran cantidad de algas filamentosas y proporciones importantes de materia orgánica en el sedimento (Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez 1989). Mientras que Aljojuca se clasificó como oligotrófico, teniendo como posible explicación el hecho de que la zona litoral de dicho lago es usada intensivamente para el lavado de ropa lo que ocasiona que los compuestos usados (detergentes y blanqueador) pueden tener un efecto tóxico sobre las especies de protozoos litorales haciendo más lenta la colonización de dicha zona; Quechulac en condiciones intermedias entre la oligotrofia y la mesotrofia, para el resto de los lagos no se presentaron diferencias significativas.

Asimismo, Ubeda y Estrada (1994) determinaron con base en la dominancia de especies del macrobentos de la zona litoral de los lagos cráter correspondió a un estatus trófico entre meso y eutrófico.

En el presente estudio se estableció una clasificación trófica en la zona litoral de los lagos maars con base en la abundancia y dominancia de las especies de oligoquetos determinadas; teniendo que dichas zonas presentaron condiciones propias de un estatus eutrófico por la elevada cantidad de materia orgánica registrada, lo que permitió una gran abundancia de *L. hoffmeisteri*, especie relacionada al estatus eutrófico de los cuerpos acuáticos como ha sido sugerido por Chapman y Brinkhurst (1984) en sus estudios ecológicos en diferentes cuerpos acuáticos, por Lang y Raymond (1992) en el lago Geneva, Suiza, Martínez-Ansemil y Prat (1984) en los embalses españoles; así como por Osborne *et al.* (1976) en seis lagos de Florida, Probst (1987) en el lago Constance, entre Austria, Suiza y Alemania y por Särkkä y Aho (1980) en el lago District, Finlandia.

CONCLUSIONES

Fisicoquímicamente, los lagos cráter presentaron características propias a pesar de tener un mismo origen (volcánico) y de estar tan cerca uno del otro. Con base en los parámetros ambientales determinados para la zona litoral de los lagos maars de Puebla, ésta se caracterizó por presentar un pH básico poco variable, templada y bien oxigenada. Alchichica y Atexcac se clasificaron como lagos salinos, mientras que los lagos de Aljojuca, La Preciosa, Quechulac y Tecuitlapa son dulceacuícolas.

El sedimento estuvo compuesto principalmente de arenas las cuales fluctuaron de finas a gruesas. El contenido de materia orgánica de los sedimentos registró una amplia variación. En general son sedimentos ricos en materia orgánica y con un contenido de carbonatos de medio a alto. El sedimento de los lagos se encontró desde desnudo hasta totalmente cubierto por macrofitas emergentes, sumergidas y algas bentónicas.

Los oligoquetos de la zona litoral de los lagos maars estuvieron constituidos por un total de ocho especies pertenecientes a tres familias: Naididae [*Dero (Aulophuros) furcatus*, *Dero (Dero) digitata*, *Dero (Dero) nivea*, *Nais variabilis* y *Pristina aequisetata*], Tubificidae [*Limnodrilus hoffmeisteri* y *Tubifex tubifex*] y Enchytraidae *Sp. A*.

Los lagos con mayor riqueza específica fueron Quechulac y Aljojuca donde se registraron 8 y 7 especies respectivamente, mientras que los lagos restantes sólo presentaron dos especies. Asimismo, en Quechulac y Aljojuca se registró la mayor diversidad (1.123 y 0.182 bits, respectivamente).

De las ocho especies encontradas, *L. hoffmeisteri* fue la única que se presentó en todas las estaciones de muestreo con una frecuencia de aparición del 99.5%, siendo de esta forma la especie dominante seguida de *T. tubifex*, *N. variabilis* y *D.(D.) nivea* con 17.6, 13.3 y 10.5%, respectivamente.

Alchichica registró la abundancia media anual máxima con 38,247 org/m² y Tecuitlapa la mínima con 7,390 org/m². La biomasa mínima se presentó en Quechulac con 498.6399 mg/m² y la máxima en Alchichica con 2,210.3435 mg/m². Los valores de abundancia y biomasa más elevados se observaron en otoño-89 y los mínimos en primavera.

Los patrones de variación en la abundancia y biomasa de las diferentes especies se atribuyeron a las épocas de reproducción y crecimiento de los organismos, principalmente de *L. hoffmeisteri* que fue la especie dominante en la zona litoral de los lagos maars. La abundancia de *L. hoffmeisteri* en los lagos se asoció a un suplemento alimenticio adecuado y a una baja presión de depredación.

El desarrollo masivo de *L. hoffmeisteri* limitó el crecimiento poblacional de las otras especies de oligoquetos, ya que generalmente tiende a presentarse un fenómeno de competencia por el espacio disponible.

A pesar de no haberse encontrado una correlación estadísticamente significativa, la salinidad así como la cobertura vegetal limitaron de alguna manera la presencia de algunas especies de oligoquetos, principalmente de la familia Naididae, favoreciendo a especies como *L. hoffmeisteri* que tiene la capacidad de adaptarse a un intervalo amplio de condiciones ambientales.

Con base en la relación porcentual oligoquetos/resto del macrobentos, la zona litoral de los lagos maars se caracterizó por contener una cantidad elevada de materia orgánica. El enriquecimiento orgánico presente en la zona litoral de los lagos maars es probablemente una consecuencia de dos vías de contribución, una de origen autóctono y otra alóctona.

De acuerdo al sistema de saprobios, las especies de oligoquetos de la zona litoral fueron caracterizadas como saprofílicas (*L. hoffmeisteri* y *N. variabilis*) y saproxénicas (*D.(D.) furcatus*, *D.(D.) digitata*, *D.(D.) nivea*, *P. aequisetata*, *T. tubifex* y Enchytraeidae), dominando numéricamente y en biomasa las primeras. Lo anterior indicó que la zona litoral de los lagos maars de Puebla se encuentra enriquecida con una elevada cantidad de materia orgánica.

La dominancia numérica de *L. hoffmeisteri* y *N. variabilis* en la zona litoral de los lagos maars indican la existencia de una gran cantidad de materia orgánica en Alchichica, La Preciosa, Aljojuca, Tecuitlapa y Atexcac, siendo ésta moderada en Quechulac.

Siendo *L. hoffmeisteri* la especie numéricamente dominante y tolerante a la presencia de material orgánico putrescible, además de ser considerada como una especie característica de cuerpos eutróficos indicó que el estatus trófico de la zona litoral de los lagos maars es eutrófico.

BIBLIOGRAFIA

- ALCOCER, J. 1988. Caracterización hidrobiológica de los lagos de Chapultepec, México. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. U.N.A.M. 88pp.
- ALCOCER, J. y E. ESCOBAR. 1990. The Drying up of the Mexican Plateau Axalapazcos. *Salinet* 4: 34-36.
- ALCOCER, J., A. LUGO, S. ESTRADA, M. UBEDA y E. ESCOBAR. 1993a. La macrofauna bentónica de los axalapazcos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33: 409-415.
- ALCOCER, J., A. LUGO, S. ESTRADA, M. UBEDA y E. ESCOBAR. 1993b. Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 444-447.
- ALVAREZ, J. 1949. Correlación entre la distribución ictiofaunística y los cambios geomorfológicos. *Bol. Soc. Geol. Méx.* 14: 39-45.
- ALVAREZ, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Mex.* 6(1-4): 81-107.
- ALVAREZ, J. 1955a. Algunos casos particulares en los lagos mexicanos Tequesquitengo, Pátzcuaro, Aljojuca y Tecuitlapa. In: *Pláticas hidrobiológicas*. Memorandum Técnico. 101. Dir. Gral. Distrs. de Riego. Depto. de Planeación, Investigación y Estadística. S.R.H. México. 55-58.
- ALVAREZ, J. 1981a. Algunos casos particulares en lagos mexicanos. Cap. 14. In: *Pláticas Hidrobiológicas*. C.E.C.S.A. México. 15-21.
- ALVAREZ, J. 1981b. Algunos casos mexicanos referentes a lo tratado en la plática anterior. Cap. 23. In: *Pláticas Hidrobiológicas*. C.E.C.S.A. México. 147-152.
- ADREANI, L., C. BONACINA y G. BONOMI. 1981. Production and population dynamic in profundal lacustrine Oligochaeta. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21:967-974.
- APHA, AWWA, WPCF (eds.). 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. A.P.H.A. (Ed.). Washington. 1,268pp.
- ARREDONDO-FIGUEROA, J.L., L.E. BORREGO-ENRIQUEZ, R.M. CASTILLO-DOMINGUEZ y M.A. VALLADOLID-LAREDO. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8(1): 37-47.
- ARREDONDO, J.L., O. VERA y A.O. ORTIZ. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos, de datos limnológicos, en el lago de Alchichica, Puebla. *Biótica* 9(1): 23-39.
- BARNES, R.S.K. y K.H. MANN. 1980. *Fundamentals of aquatic ecosystems*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 229pp.
- BEATTIE, D.M. 1982. Distribution and production of the larval chironomid population in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 287-306.
- BRANCO, S.M. 1984. *Limnología sanitaria, estudio de la polución de las aguas continentales*. Serie Biología, Monografía 28. Sría. Gral. O. E. A., Prog. Reg. Des. Cient. y Tecnol. (Ed.). Washington. 120pp.
- BRANDON, R.A., E.J. MARUSKA y W.T. RUMPH. 1981. A new specie of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, México. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 80: 112-125.
- BRETSCHKO, G. 1975. Annual benthic biomass distribution in a high-mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 1279-1285.
- BRINKHURST, R. O. 1964. Observations on the biology of the Tubificidae (Oligochaeta). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15: 855-863.
- BRINKHURST, R.O. 1967. The distribution of aquatic oligochaetes in Saginaw Bay, Lake Huron. *Limnol. Oceanog.* 12: 137-143
- BRINKHURST, R.O. y D.G. COOK. 1974. Aquatic earthworms (Annelida: Oligochaeta). In: Hard, C. y S. Fuller (Eds.). 1974. *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*. Academic Press. Nueva York. 389pp.

- BRINKHURST, R.O. y M.R. MARCHESE. 1991. Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. *Colección Climax* No. 6. 2a edición. Santa Fe, Argentina. 207pp.
- CALDERON, A. I. y M.T. RODRIGUEZ. 1986. Estado actual de las especies del género *Ambystoma* (Amphibia: Caudata) de algunos lagos y lagunas del eje Neovolcánico Central. Tesis Profesional. ENEP Iztacala, U.N.A.M. México. 55pp.
- CASTELLATO, S. y F. CANEVA. 1994. Composition and distribution of bottom oligochaete fauna of a north Italian eutrophic lake (Lake Ledro). *Hydrobiologia* 278: 87-92.
- CHAPMAN, P.M. y BRINKHURST, R.O. 1984. Lethal and sublethal tolerances of aquatic oligochaetes with reference to their use as a biotic index of pollution. *Hydrobiologia* 115: 139-144.
- COATES, K.A. y D.F. STACEY. 1994. Oligochaetes (Naididae, Tubificidae, Enchytraeidae and Alluroideidae) of Guyana, Peru and Ecuador. *Hydrobiologia* 278: 79-84.
- COLE, G.A. 1979. *Textbook of Limnology*. Mosby. San Luis. 426pp.
- COMISION FEDERAL DE ELECTRICIDAD. 1960-62. Análisis químicos del agua de las lagunas de El Carmen, Alchichica, Quechulac, La Preciosa y Atexcac en Puebla. Oficina de Estudios, Sección de Hidrobiología. C.F.E. México. Reporte inédito. s/pp.
- COWELL, B.C. y D.S. VODOPICH 1981. Distribution and seasonal abundance of benthic macroinvertebrates in a subtropical Florida Lake. *Hydrobiologia* 78: 97-105.
- CRISCI, J.V. y M.F. LOPEZ 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. OEA. Serie Biología, Monografía 26. Washington. 132pp.
- DE BUEN, F. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 16 (2): 475-532.
- DE LA LANZA, G. 1986. Materia orgánica en los sedimentos del sistema lagunar Huizache y Caimanero: importancia, comportamiento y significado en modelos de predicción. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol.* 13(1): 251-286.
- DERMOTT, R.M., J. KALFF, W.C. LEGGETT y J. SPENCE. 1977. Production of *Chironomus*, *Procladius* and *Chaoborus* at different levels of phytoplankton biomass in lake Memphremagog, Quebec-Vermont. *J. Fish Res. Bd. Canada.* 34: 2001- 2007.
- DIAZ, E. y C. GUERRA. 1979. Estudio limnológico de los axalapascos del Estado de Puebla: resultados preliminares. In: *Memorias del Seminario de Ecología*. I.P.N. La Paz, México. 20pp.
- EDMONSON, W.T. 1959. *Fresh-water biology*. 2a edición. John Wiley & Sons. Nueva York. 1248pp.
- FOLK, R.L. 1969. *Petrología de las rocas sedimentarias*. U.N.A.M., México. 405pp.
- FUENTES, L. 1972. *Regiones naturales del Estado de Puebla*. U.N.A.M. México. 143pp.
- GARCIA, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. E. García. México. 217 pp.
- GARZON, 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. 102pp.
- GASCA, A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz. *Colección Científica Prehistoria*. 98 Inst. Nal. Antrop. Hist. México. 55 + iii pp.
- GAUCH, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 298pp.
- GLUZMAN DE PASCAR, C. 1987. Aquatic oligochaeta in some tributaries of the Río de La Plata, Buenos Aires, Argentina. *Hydrobiologia* 144: 125-130.
- GRAY, J.S. 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge. 185pp.
- GRIGELIS, A. 1984. Ecology and importance of oligochaeta in the biocenosis of zoobenthos in lakes of the National Park of the Lithuanian SSR. *Hydrobiologia* 115: 211-214.

- GUERRA, C. 1986. Análisis taxonómico poblacional de peces aterínidos (*Chirostoma* y *Poblana*) de las cuencas endorréicas del extremo sur del Altiplano Mexicano, *An. Esc. nac. Cienc. biol. México*. 30: 81-113.
- GUZMAN, M.A. 1989. La macrofauna béntica y su relación con la dinámica físico-química de los lagos de Chapultepec (época de lluvias), Bosque de Chapultepec, México. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala U.N.A.M. 66pp.
- HAMMER, U.T. 1986. *Saline lake ecosystems of the world*. Dr W. Junk Publishers. Dordrecht. 616pp.
- HAMMER, U.T., J.S. SHEARD y J. KRANABETTER. 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- HARMAN, W.N. 1972. Benthic substrates: their effect on fresh-water mollusca. *Ecology* 53: 271-277.
- HENDRICKS, A., D. HENLEY, J.T. WYATT, K.L. DICKSON y J.K. SILVEY. 1974. Utilization of diversity indices in evaluating the effect of a paper mill effluent on bottom fauna. *Hydrobiologia* 44: 463-474.
- HERGENRADER, G. L. y D.C. LESSIG. 1979. Eutrophication of the salt valley reservoirs, 1968-73. III. The macroinvertebrate community: its development, composition, and change in response to eutrophication. *Hydrobiologia* 75: 7-25.
- HILTUNEN, J.K. 1967. Some oligochaetes from Lake Michigan. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 86(4): 433-454.
- HILTUNEN, J.K. 1969. Distribution of oligochaetes in Western Lake Erie 1961. *Oceanogr.* 14(2): 260-264.
- HILTUNEN, J.K. y D.J. KLEMM. 1980. *A guide to the Naididae (Annelida: Clitellata: Oligochaeta) of North America*. U.S. Environmental Protection Agency. EPA/670/4-73-001. Cincinnati. 41pp.
- HOWMILLER, R.P. 1974. Some Naididae and Tubificidae from Central America. *Hydrobiologia* 44(1): 1-12
- HUTCHISON, G.E. 1957. *A treatise on Limnology*. Vol.1, Parte 1. *Geography, physical and chemistry of lakes*. John Wiley & Sons. Nueva York. 1015pp.
- JONASSON, P.M. 1969. Bottom fauna and eutrophication. In: National Academy of Science. *Eutrophication: causes, consequences, correctives*. N.A.S. Washington. 274-305.
- KASPRZAK, K. 1984. The oligochaetes (Annelida, Oligochaeta) in a lake and a canal in the agricultural landscape of Poland. *Hydrobiologia* 115: 171-174.
- KENNEDY, C.R. 1965. The distribution and habitat of *Limnodrilus* Claparède (Oligochaeta: Tubificidae). *Oikos* 16(1-2): 26-38.
- KENNEDY, C.R. 1966. The life history of *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta: Tubificidae) and its adaptive significance. *Oikos* 17(2): 158-168.
- KLEMM, D.J., P.A. LEWIS, F. FULK y J.M. LAZORCHAK. 1990. *Macroinvertebrate field and laboratory methods for evaluating the biological integrity of surface waters*. U.S. Environmental Protection Agency. EPA/600/4-90/030. Cincinnati. 255pp.
- KUNZ, I. 1988. El uso de la estadística para la construcción de clasificaciones y regionalizaciones. *Serie Varia* 1(11): 34pp.
- LAFONT, M. 1984. Oligochaete communities as biological descriptors of pollution in the fine sediments of rivers. *Hydrobiologia* 115: 127-129.
- LAFONT, M. 1987. Production of Tubificidae in the littoral zone of lake Léman near Thonon-les-Bains: A methodological approach. *Hydrobiologia* 155: 179-187.
- LANG, C. 1978. Factorial correspondence analysis of oligochaeta communities according to eutrophication level. *Hydrobiologia* 57(3): 241-247.
- LANG, C. 1984. Eutrophication of Lakes Léman and Neuchâtel (Switzerland) indicated by oligochaete communities. *Hydrobiologia* 115: 131-138.
- LANG, C. y O. REYMOND. 1992. Reversal of eutrophication in Lake Geneva: evidence from the oligochaete communities. *Freshwater Biology* 28: 145-148.

- LEARNER, M.A. 1979. The distribution and ecology of the Naididae (Oligochaeta) which inhabit the filter-beds of sewage-works in Britain. *Water Research* 13: 1291-1299.
- LEARNER, M.A., G. LOCHHEAD y B.D. HUGHES. 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwater Biology* 8: 357-375.
- LIETZ, D.M. 1987. Potential for aquatic oligochaetes as live food in commercial aquaculture. *Hydrobiologia* 155: 309-310.
- LIND, O.T. 1979. *Handbook of common methods in Limnology*. The C.V. Mosby Co. San Luis. 199 pp.
- LODEN, M.S. 1981. Reproductive ecology of Naididae (Oligochaeta). *Hydrobiologia* 83: 115-123.
- LUGO, A. 1993. Estudio de las comunidades litorales de protozoarios en seis lagos cráter del estado de Puebla, mediante el método de colonización de sustratos artificiales. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos). Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México. 76pp.
- MCCALL, P.L. y M.J. TEVESZ (Eds.). 1982. *Animal-sediment relations. The biogenic alteration of sediments*. Plenum Press (Ed.). Nueva York. 336pp.
- MACIOROWSKI, A.F., E.F. BENFIELD y A.C. HENDRICKS. 1977. Species composition, distribution, and abundance of oligochaetes in the Kanawha River, West Virginia. *Hydrobiologia* 54(1): 81-91.
- MARCHESE, M.R. 1987. The ecology of some benthic oligochaeta from the Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia* 155: 209-214.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona. 950pp.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1010pp.
- MARQUEZ, J.L. 1986. Los organismos bentónicos como indicadores de la calidad del agua de los ríos Amacuzac y Balsas. Tesis Profesional. Licenciatura en Biología. ENEP Iztacala, UNAM. México. 73pp.
- MARTINEZ-ANSEMIL, E. y N. PRAT. 1984. Oligochaeta from profundal zones of Spanish reservoirs. *Hydrobiologia* 115: 223-230.
- McELHONE, M.J. 1978. A population study of littoral dwelling Naididea (Oligochaeta) in a shallow mesotrophic lake in North Wales. *Journal of Animal Ecology* 47: 615-626.
- MILBRINK, G. 1978. Indicator communities of oligochaetes in Scandinavian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2406-2411.
- MILBRINK, G. 1994. Oligochaetes and water pollution in two deep Norwegian lakes. *Hydrobiologia* 278: 213-222.
- MIRZA, F.B. y J.S. GRAY. 1981. The fauna of benthic sediments from the organically enriched Oslofjord, Norway. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 54: 181-207.
- MOSS, B. 1980. *Ecology of fresh waters*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 332pp.
- NEWRKLA, P. y N. WIJEGONAWARDANA. 1987. Vertical distribution and abundance of benthic invertebrates in profundal sediments of Mondsee, with special reference to oligochaetes. *Hydrobiologia* 155: 227-234.
- OSBORNE, J.A., M.P. WANIELISTA e Y.A. YOUSEF. 1976. Benthic fauna species diversity in six central Florida lakes in summer. *Hydrobiologia* 48(2): 125-129.
- PAOLETTI, A. y B. SAMBUGAR. 1984. Oligochaeta of the middle Po River (Italy): principal component analysis of the benthic data. *Hydrobiologia* 115: 145-152.
- PASCAR-GLUZMAN, C. y C. DIMENTMAN. 1984. Distribution and habitat characteristics of Naididae and Tubificidae in the inland waters of Israel and the Sinai Peninsula. *Hydrobiologia* 115: 197-205.
- PENNAK, R.W. 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 803pp.
- PESSON, P. 1979. *La Contaminación de las aguas continentales*. Mundi-Prensa. Madrid. 331pp.
- PIELOU, E.C. 1984. *The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination*. John Wiley & Sons. Nueva York. 263pp.
- PIÑA, E.P. 1984. Variación estacional del fitoplancton en tres axalapazcos de la Cuenca de la Oriental. Puebla. Tesis de Licenciatura. Esc. Nac. Cienc. Biol., IPN. México. 41 pp. + VIII Figuras + XV Tablas.

- PLA, L.E. 1986. *Análisis multivariado: método de componentes principales*. OEA. Serie Matemáticas, Monografía 27. Washington. 94pp.
- PGND ACTION. 1989. National pond survey methods boocklet. Pond Action. Oxford. s/pp.
- PROBST, L. 1987. Sublittoral and profundal oligochaeta fauna of the Lake Constance (Bodensee-Obersee). *Hydrobiologia* 155: 277-282.
- Qi, S. 1987. Some ecological aspects of aquatic oligochaetes in the lower Pearl River (People's Republic of China). *Hydrobiologia* 155: 199-208.
- RAMIREZ, P. 1983. Estudio de la distribución y producción de la vegetación acuática en seis lagos cráter de Puebla. Tesis de Licenciatura. E.N.E.P. Zaragoza, UNAM. México. 28pp.
- RAMIREZ-GARCIA, P. y A. NOVELO. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del Estado de Puebla. México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 46: 75-88.
- RAMIREZ-GARCIA, P. y F. VAZQUEZ-GUTIERREZ. 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. Autón. México.* 16(1): 1-16.
- REID, G.K. y R.D. WOOD. 1976. *Ecology of inland waters and estuaries*. 2a edición. D. Van Nostrand Company. Nueva York. 485pp.
- REYES, M. 1979. Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. *Colección Científica Prehistoria*. 71. Inst. Nat. Antrop. Hist. México. 62 pp. + 1 Plano.
- REYNOLDSON, T.B. 1978. Observation on the typology of some Alberta lakes with special reference to their oligochaete faunae. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 190-191.
- RIERADEVALL, M. y N. PRAT. 1991. Benthic fauna of Banyoles Lake (NE Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1020-1023.
- RIERADEVALL, M. y M. REAL. 1994. On the distribution patterns and population dynamics of sublittoral and profundal oligochaeta fauna from Lake Banyoles (Catalonia, NE Spain). *Hydrobiologia* 278: 139-149.
- ROBACK, S.S. 1974. Insects (Arthropoda: Insecta). In: Hart, C.W. y S.L.H. Fuller. *Pollution ecology of freshwater invertebrates*. Cap. 5. Academic Press. Nueva York. 313-376.
- RUTTNER, F. 1963. *Fundamentals of Limnology*. University of Toronto Press. Toronto. 307pp.
- SÄRKKÄ, J. 1987. The occurrence of oligochaetes in lake chains receiving pulp mill waste and their relation to eutrophication on the trophic scale. *Hydrobiologia* 155: 259-266.
- SÄRKKÄ, J. y J. AHO. 1980. Distribution of aquatic oligochaeta in the Finnish Lake District. *Freshwater Biology* 10: 197-206.
- SCHWOERBEL, J. 1975. *Métodos de Hidrobiología. (Biología del Agua Dulce)*. Herman Blume. Madrid, España. 262pp.
- SLÁDECEK, V. (1973). System of water quality from the biological point of view. *Ergebn Limnol.* 7 (IV): 1-217
- SLEPUKHINA, T.D. 1984. Comparison of different methods of water quality evaluation by means of oligochaetes. *Hydrobiologia* 115: 183-186.
- SOTO, F., F. LOZANO, A. DIEZ, C. MEJIA y J. VILLA. 1977. Estudio piloto de la vegetación en la región de Alchichica - Perote por medio de percepción remota. *Biótica* 2(3): 19-36.
- SOKOLOVA, N.Y. y E.I. IZVEKOVA. 1986. Benthos of lake Glubokoe. *Hydrobiologia*. 141: 89-93.
- STIMPSON, K.S., D.J.KLEMM y J.K. HILTUNEN. 1982. *A guide to the freshwater Tubificidae (Annelida: Clitellata: Oligochaeta) of North America*. U.S. Environmental Protection Agency. EPA/600/3-82-033. Cincinnati. 61pp.
- TAKADA, K. y K. KATO. 1991. Benthic oxygen consumption in Lake Suwa. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1091-1094.
- TAYLOR, E.H. 1943. A new ambystomid salamander adapted to brackish water. *Copeia* 3: 151-156.

- TIMMS, B. V. 1982. A study of the benthic communities of twenty lakes in the South Island, New Zealand. *Freshwater Biology* 12: 123-138.
- TUDORANCEA, C. y R.H. GREEN. 1975. Distribution and seasonal variation of benthic fauna in Lake Manitoba. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* No. 19. 616-623.
- TUDORANCEA, C., R.H. GREEN y J. HUEBNER. 1979. Structure, dynamics and production of the benthic fauna in Lake Manitoba. *Hydrobiologia*. 64(1): 59-95.
- UBEDA, M. y S. ESTRADA. (1994). Variación temporal de las comunidades macrobentónicas de los lagos de la región de los Llanos, Puebla, México. (composición, abundancia, distribución, asociaciones). Tesis de Licenciatura. ENEP. Iztacala, U.N.A.M. 44pp.
- VALLENTYNE, R.J. 1978. *Introducción a la Limnología. Los lagos y el hombre*. Omega. Barcelona, España. 169pp.
- VAZQUEZ, M. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de *Poblana alchichicae alchichicae* De Buen (Pisces, Atherinidae) del lago cráter de Alchichica, Pue. Tesis Profesional. Licenciatura en Biología. Esc. Nal. Cienc. Biol., IPN. México, 30 + XI pp.
- VILA CLARA, G., M. CHAVEZ, A. LUGO, H. GONZALEZ y M. GAYTAN. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 435-440
- VERDONSCHOT, P. F. M. 1984. The distribution of aquatic oligochaetes in the fenland area of N. W. Overijssel (The Netherlands). *Hydrobiologia* 115: 215-222.
- VERDONSCHOT, P. F. M. 1987. Aquatic oligochaetes in ditches. *Hydrobiologia* 155: 283-292.
- VERDONSCHOT, P. F. M., M. SMIES y A. B. J. SEPERS. 1982. The distribution of aquatic oligochaetes in brackish inland waters in the SW Netherlands. *Hydrobiologia* 89: 29-38.
- WEBER, C.I. (ed). 1973. *Biological field and laboratory methods*. U.S. Environmental Protection Agency. EPA-670/4-73-001. Cincinnati. 38pp.
- WELCH, P.S. 1952. *Limnology*. McGraw-Hill Book Company. Nueva York. 381pp.
- WETZEL, R.G. 1975. *Limnology*. Saunders. Filadelfia. 743pp.
- WETZEL, R.G. 1981. *Limnología*. Omega. Barcelona, España. 680 pp.
- WETZEL, R.G. y G.E. LIKENS. 1979. *Limnological analyses*. W.B. Saunders Co. Filadelfia. 357pp.
- WILLIAMS, W.D. 1964. A contribution to lake typology in Victoria, Australia. *Verh. int. Ver. Limnol.* 15: 158-163.
- WILLIAMS, W.D., A.J. BOULTON y R.G. TAAFFE. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
- YANLING, L. 1987. Preliminary study of the aquatic oligochaeta of the Changjiang (Yangtze) river. *Hydrobiologia* 155: 195-198.

APENDICE

APENDICE 1. Comparación de los valores de Abundancia Promedio de los Oligoquetos litorales de los lagos Maars de Puebla, México con otros cuerpos acuáticos.

NOMBRE Y PAIS	ABUNDANCIA (Ind/m ³)	ESTATUS TROFICO	REFERENCIA
Alchichica, MEX.	38,247		Este trabajo
La Preciosa, MEX.	26,975		IDEM
Aljojuca, MEX.	18,747		IDEM
Quechulac, MEX.	9,583		IDEM
Tecuitlapa, MEX.	7,390		IDEM
Atexcac, MEX.	34,240		IDEM
Borrevan, NOR.	622	Eutrófico	Okland 1964 in Wetzel 1975.
Changjiang, CHIN.	936	No Mencionado	Yanling 1987.
CHAPULTEPEC, MEX.			
Lago Viejo A	2,263	Eutrófico	Alcocer 1988.
Lago Viejo N	8,021	IDEM	IDEM
Lago Mayor	2,637	IDEM	IDEM
Lago Menor	132	IDEM	IDEM
CHAPULTEPEC, MEX.			
Lago Viejo A	6,202	Eutrófico	Guzmán 1989.
Lago Viejo N	24,428	IDEM	IDEM
Lago Mayor	2,834	IDEM	IDEM
Lago Menor	637	IDEM	IDEM
Chud-pskov, URSS.	885	No Mencionado	Timms 1962 in Wetzel 1975.
Dojran, YUG.	2,474	Eutrófico	Sapkarev 1975 in Alcocer 1988.
Dojran, YUG.	1,115	IDEM	Sapkarev 1980 in Alcocer 1988.
Embalses Españoles	12,500	Diversos	Pratt 1976 in Alcocer 1988.
Esrom, DIN.	1,747	Eutrófico	Macan 1974 in Welch 1952.
Esrom, DIN.	1,250	IDEM	Wetzel 1975.
Kuhnamo, FIN.	1,000	IDEM	Särkkä 1987.
Ladoga, URSS.	4,000	IDEM	Slepukina 1984.
Léman, SUIZA.	4,000	Meso-eutrófico	Lang 1984.
Mendola, EUA.	1,485	Eutrófico	Brock 1985 in Alcocer 1988.
Michigan, EUA.	214	Desconocido	EEggleton 1931, 1932 in Welch 1952.
Mjõsa, NOR.	10,000	Eutrófico	Holtan 1979 in Milbrink 1994.
R. Kanawha, VIR.	2,835	IDEM	Maciorowkis et al. 1977.
R. Sukhona, URSS.	6,000	IDEM	Slepukina 1984.
Simcoe, CAN.	71	Desconocido	Welch 1952.
Third Sister, USA.	4,720	IDEM	Eggleton 1931 in Welch 1952.
Thonotosassa, EUA.	4,202	Hipertrófico	Cowell y Vodopich 1981.
Toronto, CAN.	81,000	Eutrófico	Brinkhurst y Cook 1974.
Zhechy, POL.	769	IDEM	Kasprzak 1984.

APENDICE 2. Comparación de los valores de Biomasa Promedio de los Oligoquetos litorales de los lagos Maars de Puebla, México con otros cuerpos acuáticos.

NOMBRE Y PAIS	BIOMASA (gPS/m ²)	ESTATUS TROFICO	REFERENCIA
Alchichica, MEX.	0.77		Este Trabajo
La Preciosa, MEX.	0.59		IDEM
Aljojuca, MEX.	0.15		IDEM
Quechulac, MEX.	0.06		IDEM
Tecuitlapa, MEX.	0.20		IDEM
Atexcac, MEX.	0.55		IDEM
Borrevan, NOR.	3.33	Eutrófico	Okland 1964 in Wetzel 1975.
Chapultepec, MEX.			
Lago Viejo A	0.62	IDEM	Alcocer 1988.
Lago Viejo N	1.43	IDEM	IDEM
Lago Mayor	0.40	IDEM	IDEM
Lago Menor	0.02	IDEM	IDEM
Chapultepec, MEX.			
Lago Viejo A	0.81	Eutrófico	Guzmán 1989.
Lago Viejo N	1.50	IDEM	IDEM
Lago Mayor	0.13	IDEM	IDEM
Lago Menor	0.02	IDEM	IDEM
Esrom, DIN.	1.28	IDEM	Wetzel 1975.
Gezhouba, CHINA.	1.11	No Mencionado	Yanling 1987.
Glubokoe, URSS.	0.48	Eutrófico	Sokolova e Izvekova 1986.
Sanxia, CHINA.	0.97	No Mencionado	Yanling 1987.
Toronto, CAN.	45.50	Eutrófico	Brinkhurst y Cook, 1974
Wielkopolska, POL.	0.62	IDEM	Kasprzak 1984.
Wujang, CHINA.	0.23	No Mencionado	Yanling 1987.
Yingang-Chongqing, CHINA.	0.73	IDEM	IDEM
Zzechy, POL.	0.15	Eutrófico	Kasprzak 1984.