



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
CAMPUS IZTACALA**

**ECOLOGIA DE LOS MACROINVERTEBRADOS
BENTONICOS DE UN LAGO SALINO SUJETO
A FLUCTUACIONES AMBIENTALES AMPLIAS**

BO 1344/97
e. 3

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

LUIS ALBERTO OSEGUERA PEREZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JAVIER ALCOCER DURAND



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A mis Padres:

Luis Oseguera Barragan y Nora Martha Pérez Cortes por sus esfuerzos y sacrificios que me permitieron obtener este triunfo. A los dos les doy las gracias por enseñarme a valorar lo fácil o difícil que puede ser la vida, pero lo que más les agradezco es el haberme heredado su amor y espíritu de superación que llevan dentro.

*Para ti Pápa
por que nunca te pude decir "Te Quiero"*

*Para ti Mámá
por que "Te Quiero"*

A mi Hermana:

Mayra Selene Oseguera Pérez por brindarme su amor y compañía durante la mayoría de su vida, a pesar, de lo insoportable que muy frecuentemente me comporto con ella.

Gracias "Enana"

A mi Sobrina:

Denís Berenice Calderon Oseguera por todos los momentos felices que me ha dado, que sin saberlo, me han sido de gran ayuda.

Gracias "Gordita"

A Araceli Calderon Cisneros:

Por su amor y cariño demostrado al ayudarme a descubrir un mundo nuevo dentro de mi vida y, permitirme compartirlo con ella.

¡ Te Quiero Ara !



AGRADECIMIENTOS

A la Sr. Consuelo Cortes por cuidarme parte de mi vida y siempre brindarme su apoyo. Ah! también por sus regaños e insultos que me demostraron un gran cariño.

A Javier Morales G. por todas las locuras y aventuras que compartimos gran parte de nuestra vida y confío que continuarán, aunque no tan seguido.

A Gerardo Calderon H. por su ayuda y apoyo incondicional demostrado en los últimos años que tenemos de convivir juntos.

A la familia Oseguera, pero sobre todo a mis tíos Ramiro y Rafael (y sus respectivas familias) por todos aquellos instantes de alegría que compartimos y, espero continúen a pesar de todo.

A mis tíos (as) Raul, Yolanda, Maricela, Rene y Patricia Pérez (y sus respectivas familias) por ayudarme y alentarme a concluir varias metas de mi vida, incluyendo esta.

A mis compañeros y amigos Diana Juárez, Alejandro Rodríguez, Yolotzin Contreras y Rodolfo Robledo, por los momentos gratos que pasamos durante la Carrera, en especial durante las prácticas de campo que nunca se olvidarán.

A Patricia Huerta, Teresa Gonzalez y Juan Orozco por brindarme su amistad y confianza en el poco tiempo que tenemos de conocernos, y espero que a pesar de cualquier cosa que pase continúe nuestra amistad.

Al Doctor Javier Alcocer Durand por alentarme a continuar en el campo de la investigación, mediante la buena dirección de este trabajo. Además, por la confianza y libertad que me dio para trabajar, y en especial, por su amistad y buen humor que hicieron amenos los momentos de trabajo.

A la Doctora Elva Escobar Briones, a los Maestros Alfonso Lugo Vazquez y Jorge Padilla Ramirez y, a los Biólogos Mario Chávez Arteaga y Sergio Stanford Camargo por la cuidadosa revisión y valiosas sugerencias para mejorar la calidad de esta investigación.

A las comentarios hechos por Araceli Calderon y Patricia Huerta para una mejor legibilidad de este trabajo.

Al Dr. D. B. Herbst (Sierra Nevada Aquatic Research Laboratory) y al Dr. D. W. Webb (Illinois Natural History Survey) por la ratificación de las especies Ephydra hians y Culicoides occidentalis respectivamente.

Al los integrantes del laboratorio de Ecología Acuática (Rosario, Lupita Oliva, Angeles, Malinali, Maru y Yola) por su ayuda prestada en la realización de este trabajo. Además agradezco de una forma especial a Laura Peralta Soriano por la amistad demostrada al ayudarme a resolver los problemas dentro del laboratorio.

CONTENIDO

Contenido.....	I
Índice de Figuras.....	III
Índice de Tablas.....	IV
Índice de Anexos.....	IV
Resumen.....	1
Introducción.....	3
Objetivo.....	7
Área de Estudio.....	7
Antecedentes.....	9
Metodología.....	10
Resultados y Discusión.....	13
Caracterización Ambiental.....	13
Temperatura.....	13
Potencial de Hidrogeniones (pH).....	14
Salinidad.....	14
Oxígeno Disuelto.....	15
Potencial de Óxido-reducción (Eh).....	16
Textura y Contenido de Materia Orgánica Sedimentaria.....	16
Clasificación y Ordenación Ambiental.....	17
Caracterización Biológica.....	19
Composición Faunística.....	19
Riqueza Específica (S).....	21
Frecuencia.....	23
Abundancia.....	23
Relación Abundancia-Frecuencia.....	28
Biomasa.....	29
Relación Abundancia-Biomasa.....	31
Clasificación y Ordenación Biológica.....	32
Conclusiones.....	35
Literatura Citada.....	37
Anexos.....	43

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de los lagos Tecuitlapa, Tecuitlapa Norte y Tecuitlapa Sur, Puebla.....	8
Figura 2. Variación temporal de la temperatura en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	13
Figura 3. Variación temporal del pH en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	14
Figura 4. Variación temporal de la salinidad (*=STD, ■=K ₂₅) en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	15
Figura 5. Variación temporal del oxígeno disuelto (*=O.D., ■=% de saturación) en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	15
Figura 6. Variación temporal del potencial redox en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	16
Figura 7. Ubicación del sedimento de Tecuitlapa Norte (N.T.) en el triángulo de texturas (Modificado de Ortíz y Ortíz 1980).....	17
Figura 8. Dendograma de disimilaridad (1-r Pearson) ambiental de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	18
Figura 9. Análisis de Componentes Principales ambientales de Tecuitlapa Norte, Puebla...	18
Figura 10. Relación de la riqueza específica (S) con la salinidad en diferentes cuerpos acuáticos del mundo. (*Tecuitlapa Norte).....	23
Figura 11. Abundancia acumulativa de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	24
Figura 12. Variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos [líneas diagonales (<i>Ephydra hians</i>), blanco (<i>Culicoides occidentalis</i>) y negro (<i>Eristalis</i> , <i>Stratiomys</i> y <i>Limnophora</i>)] en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	24
Figura 13. Variación de la abundancia temporal de <i>Culicoides occidentalis</i> (barras) y la salinidad (líneas) en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	26
Figura 14. Variación temporal de la densidad de <i>Eristalis</i> (líneas diagonales), <i>Limnophora</i> (negro) y <i>Stratiomys</i> (blanco) en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	28
Figura 15. Relación abundancia vs. frecuencia de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	29
Figura 16. Biomasa acumulativa de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	29
Figura 17. Biomasa total de los macroinvertebrados bentónicos [líneas diagonales (<i>Ephydra hians</i>), blanco (<i>Culicoides occidentalis</i>) y negro (<i>Eristalis</i> , <i>Stratiomys</i> y <i>Limnophora</i>)] de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	30
Figura 18. Biomasa de <i>Eristalis</i> (líneas diagonales), <i>Limnophora</i> (negro) y <i>Stratiomys</i> (blanco) en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	31
Figura 19. Comparación de la biomasa y la densidad de <i>Ephydra hians</i> en negro y <i>Culicoides occidentalis</i> en blanco en Tecuitlapa Norte, Puebla.....	32
Figura 20. Dendograma de disimilitud (1-r Pearson) biológica (abundancia) de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	32
Figura 21. Análisis de Componentes Principales biológico (abundancia) de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	33

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características fisicoquímicas de Tecuitlapa Norte (N.I. = No indicado).....	10
Tabla 2. Caracterización ambiental del lago Tecuitlapa Norte, Puebla (PROM=promedio, D.E.=desviación estándar, MAX=valor máximo, MIN=valor mínimo, K25=conductividad estandarizada a 25°C, STD=sólidos totales disueltos, O.D.=oxígeno disuelto, Eh=potencial de óxido-reducción.....	13
Tabla 3. Listado y ordenamiento de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	20
Tabla 4. Comparación de la riqueza específica (S) de Tecuitlapa Norte, Puebla con otros cuerpos acáticos del mundo (*=se indica que carecen de vegetación acuática).....	22
Tabla 5. Frecuencia de aparición de las diferentes especies de macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	23
Tabla 6. Densidad [primer renglón (org/m ²)] y biomasa [segundo renglón (gC/m ²)] de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	25

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Ejes Valores del Análisis de Componentes Principales ambiental de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	43
Anexo 2. Ejes Valores del Análisis de Componentes Principales biológico (abundancia) de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.....	43

RESUMEN

Se estudio la variación temporal de los macroinvertebrados bentónicos en Tecuitlapa Norte, un lago salino, alcalino-sódico de naturaleza perenemente astática. Se realizaron muestreos durante un ciclo anual (diciembre-diciembre). Para cada muestreo se obtuvo una muestra compuesta, integrada por veinte núcleos ($\phi = 6$ cm), con una cobertura total de 0.057 m^2 . Al mismo tiempo se determinaron las características ambientales más importantes para el bentos. Ambientalmente Tecuitlapa Norte es un lago somero (0.5 m) de dimensiones reducidas (aprox. 200×30 m), templado (24.9 ± 4.1 °C), con un pH fuertemente básico (10.63 ± 0.6), salino (19.4-51 g/l), con aguas bien oxigenadas (11.4 ± 3.6 mg/l), un potencial redox indicativo de la predominancia de procesos oxidativos (207 ± 34.3 mV) y con un sedimento de tipo migajón arenosos con un alto contenido de materia orgánica (7.7%). La riqueza específica fue reducida ya que sólo se encontraron cinco especie de dípteros: *Calicoides occidentalis* (Ceratopogonidae), *Ephydra hians* (Ephydrae), *Eristalis* (Syrphidae), *Limnophora* (Muscidae) y *Stratiomys* (Stratiomyidae). La riqueza específica se vió disminuída principalmente por los valores elevados de pH y salinidad. Tanto *Calicoides occidentalis* como *Ephydra hians* son las especies dominates numéricamente y en biomasa por su resistencia a las condiciones alcalino-sódicas. Los valores de densidad ($84,552 \pm 61,939 \text{ org/m}^2$) y biomasa ($12.2 \pm 15.7 \text{ gC/m}^2$) fueron elevados y sin un patrón de variación temporal definido. Las variables ambientales, en especial la salinidad y el pH -pero no su fluctuación-, definieron las especies presentes en el lago. Sin embargo, la variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos no presentó una relación directa con los parámetros ambientales, sino con su ciclo biológico (período de emergencia) el cual, a su vez, estuvo desencadenado por factores ambientales (temperatura y nivel del agua).

INTRODUCCIÓN

El agua dulce presenta una salinidad de aproximadamente 0.2 g/l o menos, mientras que el agua marina alcanza una concentración de 34 g/l. Entre este amplio intervalo de salinidades se encuentran las denominadas aguas salobres (Margalef 1983), características de lagunas costeras y estuarios. El término salobre de acuerdo a Bayly (1969) debe ser referido exclusivamente a la mezcla de agua salada y dulce, esto es, agua marina diluida. Sin embargo, en el interior de los continentes existen cuerpos acuáticos que sobrepasan, a veces por mucho, la salinidad del mar pudiendo presentar concentraciones de hasta 400 g/l. Las aguas continentales de origen no marino se conocen actualmente bajo la denominación de atalasoalinas. Bayly (1991) propuso el término "atalásico" (del griego *a*, no y *thalassa*, mar) para denominar las aguas "alejadas" del mar, sin importar su salinidad, por ende, las aguas atalasoalinas se refieren a las aguas continentales salinas no marinas.

Williams (1981) estableció el límite entre el agua dulce y la atalasoalina en 3 g/l. Este límite, ahora ampliamente aceptado, tiene bases fisicoquímicas y biológicas, como las indicadas por Williams (1996a). Es (a) el punto de cristalización de la calcita; (b) los puntos de menor frecuencia entre las modas, cuando se grafica logarítmicamente la salinidad de todos los lagos del mundo con una área mayor a 100 km²; (c) es la salinidad a la cual los humanos detectan el sabor a "salado"; y (d) es la salinidad por debajo de la cual no se encuentra la biota típica de aguas de elevada salinidad y por encima de la cual la biota de agua dulce no está presente o comienza a desaparecer rápidamente. Hammer *et al.* (1983) hacen una clasificación de este tipo de aguas de acuerdo a su contenido de sales en hiposalinas (3-20 g/l), mesosalinas (20-50 g/l) e hipersalinas (> 50g/l). Los lagos salinos son muy numerosos y se encuentran distribuidos ampliamente, sobre todo en las cuencas endorréicas de las regiones semiáridas (Williams 1989).

Los lagos salinos son característicos de las aguas continentales y con frecuencia son la única fuente de agua en las grandes regiones áridas y semiáridas del mundo. El volumen que albergan estos lagos en la Tierra es de aproximadamente 104,000 Km³, mientras que los de agua dulce contribuyen con 125,000 Km³. Ambos en forma conjunta con los ríos representan tan sólo un 0.017% del agua total del planeta, que es un valor pequeño comparado con el 97.6% que ocupan los océanos (Margalef 1983, Wetzel 1975).

Para que se pueda formar un lago salino es necesario que se cumplan ciertas características climáticas y geológicas que permitan la acumulación de sales. Dentro de estas características se pueden mencionar una tasa de precipitación menor que la de evaporación, la presencia de cuencas endorréicas y, por último, la existencia de sales solubles (Cole 1968, Hammer 1986). Las sales de los lagos atalasoalinos provienen de dos fuentes: el lavado de rocas y suelos locales y, en forma indirecta, del mar por vía atmosférica (Bayly 1967 *in* Bayly 1991,

Williams 1981), aunque Ewald *et al.* (1994) menciona a las erupciones volcánicas y a la contaminación como otras fuentes posibles de introducción de sales a los lagos.

A pesar de su número elevado, no se ha reconocido la importancia que los lagos salinos tienen; esto puede deberse a que, generalmente, se encuentran en lugares inaccesibles y alejados de los centros de investigación, a que el agua salina no se puede usar de la misma manera que el agua dulce y a su baja representatividad con respecto a los mares. Sin embargo, las aguas salinas presentan una gran diversidad de usos tales como los englobados por Alcocer y Williams (1993) en siete grandes rubros: económico, cultural, estético, recreativo, científico, educativo y ecológico. Desde el punto de vista ecológico en particular, son ecosistemas simplificados que permiten implementar estudios que ayudan a entender los procesos que son importantes en la evolución de todas las aguas naturales, incluyendo aquellas expuestas a condiciones extremas (Petrovic 1980).

Es importante distinguir entre tres tipos de lagos salinos: a) los permanentes o perennes que son aquellos que siempre presentan agua aunque es común que su volumen fluctúe, b) los temporales en los cuales se presenta un patrón regular de desecación y llenado, y c) los de llenado episódico los cuales permanecen secos y se llenan en forma esporádica e impredecible (Alcocer y Williams 1993).

Hartland-Rowe (1972 *in* Cole 1979) propuso el término "astático" para los lagos que presentan niveles de superficie fluctuantes. Adicionalmente, el mismo autor definió dos categorías para éstas. La primera incluye a los lagos que se encuentran secos durante un período del año (lagos astáticos estacionales) y, la segunda, a los que su nivel asciende y desciende, pero no llegan a secarse (lagos astáticos perennes). Los lagos astáticos de pequeña extensión, poca profundidad y que se encuentran en cuencas cerradas, suelen presentar aguas con altas concentraciones de sales (Margalef 1983).

Frecuentemente los lagos de elevada concentración salina presentan dos tipos predominantes de agua: cloruro-sódicas (semejante al agua marina pero con una mayor concentración de sulfatos) y alcalino-sódicas. En ambos casos el catión dominante es el sodio (Na^+), cambiando el anión principal, cloruros (Cl^-) en el primer caso y carbonatos (CO_3^{2-}) y/o bicarbonatos (HCO_3^-) en el segundo (Ewald *et al.* 1994). Cole (1979) menciona que lagos con aguas del tipo alcalino-sódico se encuentra entre los ecosistemas acuáticos más estresantes, por conjuntar una elevada salinidad y un pH fuertemente básico.

Los cambios en el nivel del agua de los lagos a través de un ciclo anual tiene efectos considerables sobre los recursos disponibles de las comunidades lacustres y sobre su grado de aislamiento. Consecuentemente, éstos pueden tener implicaciones ecológicas y evolutivas notables (Payne 1986). Un lago somero puede ser definido por la falta de una estratificación térmica bien

establecida (Burgis y Morris 1987). Esto se debe a que un cuerpo de agua somero, al poseer un volumen reducido eleva o reduce su temperatura rápidamente y, por lo tanto, se puede mezclar fácilmente (Payne 1986). Los cambios en el nivel del agua son más evidentes en lagos de poca profundidad (someros) ya que también varía la superficie que cubren. Los estudios realizados para lagos con estas características son pocos, y aún más escasos para los que presentan un tipo de agua alcalino-sódica (Burgis y Morris 1987).

Tanto las comunidades de ambientes marinos como las dulceacuícolas son caracterizadas por sus numerosas especies con bajas densidades y, generalmente, reducida biomasa. En contraste, los ambientes atalasoalinos se caracterizan por su riqueza de especies reducida, elevadas densidades y, algunas veces, elevada biomasa (Perthuisot 1991). Aunque los lagos salinos son dominados por especies de origen dulceacuícola también existen especies originalmente marinas y/o estuarinas. En lagos fósiles se han encontrado asociaciones marinas en sus depósitos sedimentarios (Perthuisot 1991). Por lo anterior se puede decir que la fauna encontrada en los lagos salinos tiene su origen generalmente en ambientes dulces y que algunas especies pueden provenir de ambientes marinos (Bayly 1972).

Los componentes animales de las aguas continentales constituyen un conjunto de organismos de diversos grupos taxonómicos, los cuales no han sido muy bien estudiados, sobre todo en lo que se refiere a los que habitan en o sobre el sustrato (bentos), en especial su dinámica poblacional e interacciones tróficas (Wetzel 1981). Los organismos bentónicos tienen una gran importancia en las comunidades acuáticas, ya que participan en la mineralización y el reciclaje de la materia orgánica, además de tener un papel principal en las cadenas alimentarias de estos sistemas (Lind 1979).

El zoobentos de la zona litoral puede ser extremadamente variado (Cole 1979) e incluye desde protozoos, hasta crustáceos e insectos. En las regiones más profundas la comunidad animal es más sencilla y homogénea, debido a que las condiciones ambientales son más uniformes (Margalef 1983). Los lagos salinos del tipo alcalino-sódico y someros, representan ambientes homogéneos, debido a las condiciones ambientales que en ellas prevalecen, como la mezcla constante por acción del viento, ausencia de macrofitas, etc. (Williams 1972, Alcocer y Williams 1993). Por lo tanto este tipo de lagos presentan ambientes ecológicamente más parecidos a las zonas bentónicas profundas que a las litorales.

En general la distribución y ciclo de vida de los macroinvertebrados bentónicos está influenciado por factores físicos (p.e. temperatura, transparencia, oxígeno disuelto, ciclo hidrológico y la velocidad de la corriente del agua), químicos (p.e. salinidad, residuos orgánicos e inorgánicos) y biológicos (p.e. alimento, cobertura vegetal y competencia) (Colburn 1988, Williams *et al.* 1990, Williams 1996b). Estos factores inducen a las comunidades bentónicas a

adoptar mecanismos adaptativos como el entrar en un estado de reposo hasta que se restablecen condiciones fisiológicamente más favorables para algunas especies, mientras que otras pueden dominar o influir sobre éstas (Wetzel 1981). Dentro de los factores mencionados, la salinidad juega un papel importante, determinando la composición y abundancia de las comunidades (Colburn 1988).

El número de especies presentes en un lago tiende a disminuir conforme el contenido salino aumenta (Hammer 1986, Colburn 1988, Alcocer *et al.* 1993), sin embargo, Williams *et al.* (1990) demuestran que esta correlación inversa (salinidad-riqueza específica) se torna no significativa en intervalos medios de salinidad (10-200 g/L), aunque si se analiza toda la escala de salinidad, ésta relación permanece significativa. Muchos organismos bentónicos poseen mecanismos osmóticos adaptativos gracias a los cuales evitan la depredación y la competencia en ambientes de elevada salinidad, por lo cual se tornan muy abundantes (Hammer 1986, Colburn 1988).

Las aguas salinas epicontinentales no pueden considerarse como ecosistemas forzados debido a que la colonización de estos sistemas se originó del mar y de las aguas dulces. Los organismos que ahí habitan están perfectamente adaptados a su ambiente y sería un error considerarlo forzado, bajo tensión o estrés. Resulta más apropiado llamar a estos sistemas como comunidades en condiciones extremas (Margalef 1983).

El zoobentos ha sido reconocido ampliamente como un indicador de condiciones ambientales como, por ejemplo, la cantidad de materia orgánica (sistemas de los saprobios). Sin embargo, otros factores ambientales ejercen un efecto marcado sobre estas comunidades, tales como la salinidad (sistema de los halobios, Margalef 1983) y el pH como se mencionó con anterioridad; éstos no sólo pueden reducir sino además eliminar el desarrollo de las comunidades de macroinvertebrados en toda su área de afectación (Lind 1979).

Sólo algunos organismos altamente especializados habitan los lagos salinos que presentan salinidades de moderada a elevada (meso a hipersalinos), en especial si son del tipo alcalino-sódico en donde, adicionalmente a la salinidad, se presenta un pH elevado (Hammer 1986).

La expresión de la naturaleza astática sobre la comunidad de los macroinvertebrados bentónicos en un lago alcalino-sódico no ha sido estudiada. A pesar de lo anterior se esperaría que este ambiente extremo seleccionara a unas pocas especies muy especializadas que pudieran desarrollarse abundantemente. Sin embargo, las condiciones ambientales fluctuantes entre amplios intervalos probablemente guiarían a una sucesión taxonómica y a variaciones en la producción secundaria (biomasa/abundancia).

OBJETIVO

El objetivo del presente trabajo es el de reconocer la variación temporal en la composición y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos en un lago alcalino-sódico de naturaleza astática.

Para cumplir con el objetivo mencionado anteriormente se plantearon las siguientes metas:

- Caracterizar ambientalmente al lago y su variación temporal.
- Determinar la composición, abundancia y biomasa de los macroinvertebrados bentónicos y su variación temporal.
- Reconocer las posibles relaciones entre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, el ambiente y su fluctuación temporal.

ÁREA DE ESTUDIO

Tecuitlapa Norte reúne las características requeridas para este estudio, por ser un lago salino del tipo alcalino-sódico y astático. Tecuitlapa Norte se encuentra en la Cuenca de Oriental o región de los Llanos de Puebla, localizada entre los 19° 08' y 19° 30' de latitud norte y los 97° 20' y 97° 51' de longitud oeste (Alvarez 1950). Esta cuenca se encuentra ubicada en parte de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Es una cuenca cerrada -endorrérica- de aproximadamente 4,982 km² de área (Alcocer *et al.* 1997a), cuya base está a 2,300 msnm (Gasca 1982, Reyes 1979). Se le da el nombre de región de los Llanos por poseer dos extensas planicies de origen lacustre: los Llanos de San Juan al norte y los Llanos de San Andrés al sur. En los primeros se encuentran los lagos-cráter Atexcac, La Preciosa, Quechulac y Alchichica y en el segundo se encuentran Aljojuca y Tecuitlapa (Reyes 1979) (Fig. 1 A y B). Estos lagos-cráter son estructuras volcánicas con forma cónica de profundidad relativamente grande y alimentados principalmente por aguas del manto freático (Alvarez 1950).

El clima característico de la zona es templado seco para los llanos de San Juan, con una temperatura media anual de 14.5 °C. El período de lluvias va desde fines de abril hasta octubre y la precipitación no es mayor a los 400 mm al año (Reyes 1979). El clima de los llanos de San de Andrés, es templado subhúmedo, con una temperatura promedio de 13°C. La época de lluvias va mayo a octubre con una precipitación media anual de 706 mm (García, E. 1988).

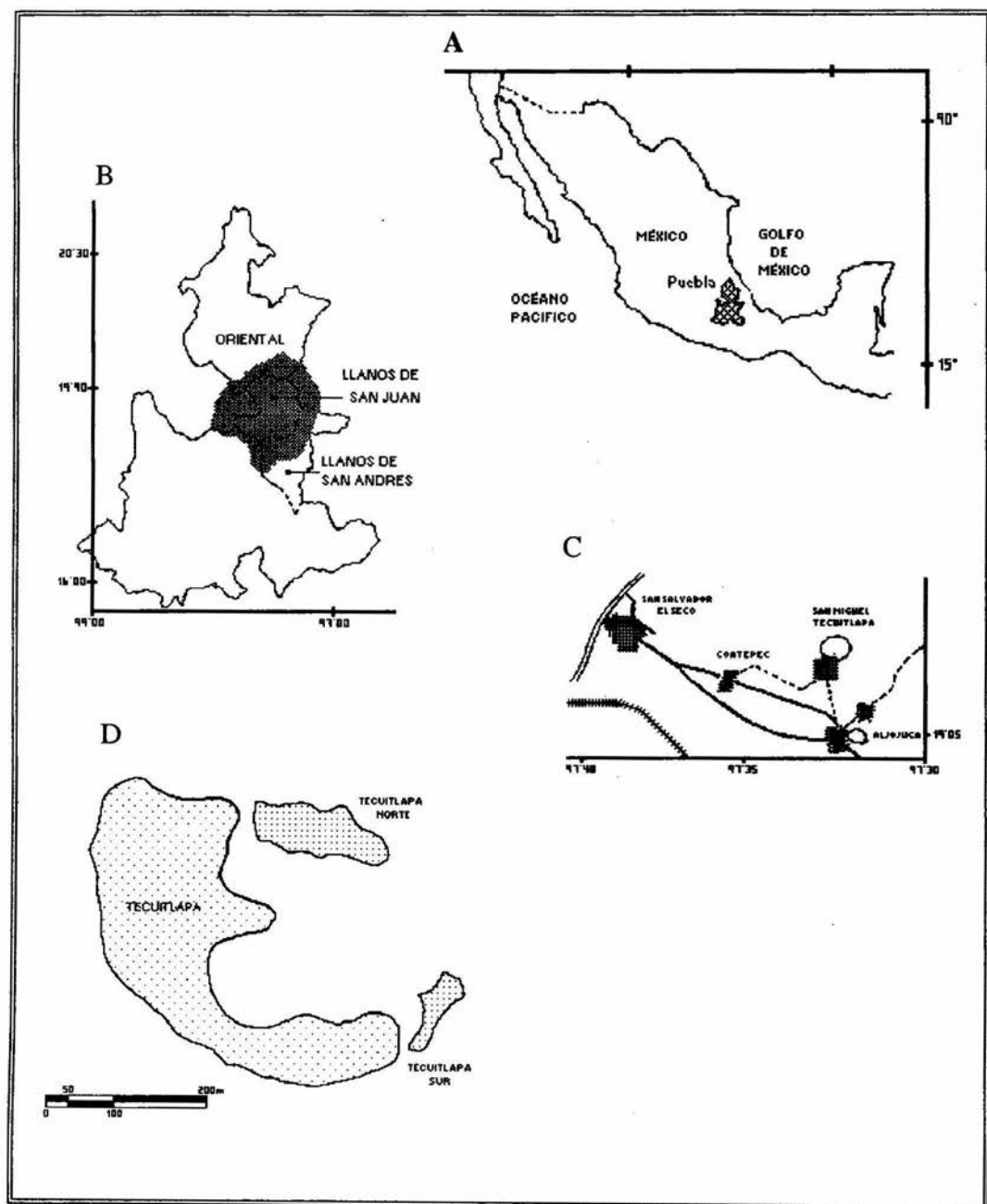


Figura 1. Ubicación geográfica de los lagos Tecuitlapa, Tecuitlapa Norte y Tecuitlapa Sur, Puebla.

La cuenca del lago-cráter Tecuitlapa (Fig. 1 C y D) se originó de una explosión freatomagmática. El cráter ha sido erosionado a través del tiempo y la disminución de la profundidad del lago ha resultado de la acumulación de materiales volcánicos y antropogénicos (Gasca 1982). Es probable que esta acumulación combinada con la disminución del nivel del agua, sea la causa del aislamiento de dos pequeños lagos: Tecuitlapa Norte (al noroeste)-también denominado Atlacoya- y Tecuitlapa Sur (al suroeste) (Fig. 1 D).

Tecuitlapa Norte es un lago somero (una profundidad máxima de 0.5 m) y de dimensiones reducidas (aproximadamente de 200 m de largo por unos 30 m de ancho cuando está a su máximo nivel). Presenta una pendiente poco pronunciada, que muestra su estado de colmatación. Por lo anterior su concentración de sales presumiblemente ha ido aumentando, volviéndose un lago salino del tipo alcalino-sódico (Vilaclara *et al.* 1993). Carece de vegetación acuática macrofítica, sin embargo, presenta una elevada producción primaria (1.5 mg/L de clorofilas) a cargo de la cianobacteria *Spirulina*, además de abundante materia orgánica alóctona (Garzón 1990).

ANTECEDENTES

Las investigaciones realizadas en el área de estudio se refieren principalmente al lago-cráter Tecuitlapa. Entre éstos están las de Alvarez (1950) quien describe la ictiofauna, la de Gasca (1982) sobre su génesis, la de Arredondo-Figueroa *et al.* (1983) sobre su batimetría y morfometría, la de Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) sobre la vegetación acuática y su relación con las variables fisicoquímicas del agua y sedimento. Lugo *et al.* (1993) establecieron el estado trófico con base en los protozoos litorales y Alcocer *et al.* (1993) describen la macrofauna bentónica litoral. Más recientemente, Ubeda y Estrada (1994), Alcocer (1995) y Montoya y Peralta (1995) presentan información de los macroinvertebrados bentónicos.

En lo referente a Tecuitlapa Norte, la información es más escasa aún. Garzón (1990) y Vilaclara *et al.* (1993) proporcionan algunas características fisicoquímicas que son resumidas en la Tabla 1, donde se puede observar su fluctuación. Garzón (1990) y Chávez *et al.* (1993) lo clasifican como un lago hipertrofico e isosaprobio, por sus elevados valores de producción primaria y materia orgánica respectivamente.

En cuanto al estudio de los lagos someros del tipo alcalino-sódico con una naturaleza astática, también son muy escasos, sin embargo, se pueden mencionar los de Alcocer *et al.* (1997b) para un lago mexicano (El Carmen) y los de Williams (1981) y Williams *et al.* (1990) para los lagos del Western Victoria, Australia.

Parámetro	Garzón (1990)	Vilaclara <i>et al.</i> (1993)
Temperatura (°C)	20.5 ± 2	N.I.
pH	10.5 ± 3	10.7 ± 7
Conductividad (K ₂₅) (mS/cm)	19.0 ± 3.201	17.8 ± 3.0
Salinidad (STD) (g/l)	14.98 ± 2.69	16.3 ± 4.1
Oxígeno Disuelto (mg/L)	16 ± 0	N.I.
Saturación de Oxígeno (%)	237 ± 7	N.I.

Tabla 1. Características fisicoquímicas de Tecuitlapa Norte. (N.I. = No indicado).

METODOLOGÍA

El muestreo se realizó mensualmente durante un ciclo anual (diciembre-93 a diciembre-94). Se determinaron *in situ* los siguientes parámetros ambientales: pH, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, conductividad específica a 25 °C (K₂₅), temperatura y potencial redox (Eh) con ayuda de un equipo Multisensor de Monitoreo de Calidad del Agua (Hydrolab Datasonde3 y Surveyor 3) para la columna de agua. La salinidad (STD=sólidos totales disueltos) fue calculada con base en el factor 0.916 por la K₂₅, obtenido a partir de los datos de Vilaclara *et al.* (1993). Adicionalmente se tomaron muestras de sedimento para su análisis textural de acuerdo a Bouyoucos (1962 *in* Millar *et al.* 1980) y el contenido de materia orgánica de acuerdo a la técnica de oxidación con ácido crómico y sulfúrico (Walkley y Black 1947 *in* Jakson 1976).

Con la información ambiental obtenida se caracterizó al cuerpo acuático, así como su fluctuación temporal a través de gráficos bivariados tiempo-variable. Los datos físicos y químicos se transformaron logarítmicamente [$\log(n+1)$] para que los valores elevados no sesgaran los resultados de los análisis multivariados que se efectuaron. A los datos de pH solamente se les restó un valor determinado de acuerdo al intervalo del parámetro (9 unidades), para mantener los valores dentro de una escala de comparación aceptable. La matriz ambiental fue clasificada por medio de un análisis de cúmulos o cluster (AC), para agrupar los muestreos con base en sus características ambientales similares (Gauch 1982). El esquema de amalgamamiento fue mediante el método de unión simple y como coeficiente de asociación se utilizó el de 1-r Pearson. Esta clasificación se realizó 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), con el fin de determinar los parámetros que más influencia tienen sobre el ordenamiento (Gauch 1982, García, A. 1988) y eliminar aquellos que aportaron poca información (Pla 1986). El ordenamiento se realizó empleando el paquete estadístico STATGRAPHICS Versión 5.0 (1991). Al combinar la información obtenida en el dendrograma con la gráfica del ACP, se obtiene lo mejor de los dos

mundos del análisis multivariado (la clasificación y la ordenación) como lo sugiere Pielou (1984).

Para la obtención de los macroinvertebrados bentónicos se empleó un nucleador manual de 6 cm de diámetro y 10 cm de altura. Se obtuvo una muestra compuesta integrada por veinte réplicas localizadas al azar con una cobertura total de muestreo de 0.057 m². Las muestras se depositaron en bolsas de plástico previamente marcadas y etiquetadas y, se fijaron con formol al 10% adicionado con rosa de Bengala para facilitar la separación de los organismos del detrito (APHA *et al.* 1985). Una vez en el laboratorio, el sedimento se tamizó a través de una malla de 0.25 mm para garantizar la retención de los estadios juveniles de los organismos macrobentónicos. Con ayuda de pinzas entomológicas, agujas de disección y un microscopio estereoscópico, se llevó a cabo la separación y preclasificación de los organismos a nivel de grupo. Estos fueron transferidos a frascos viales previamente etiquetados y conservados con alcohol glicerinado al 70%.

Los organismos se identificaron en primera instancia con base en las claves generales de Edmondson (1959) y Pennak (1953). Posteriormente se emplearon los criterios de Hurlbert y Villalobos (1982), McCafferty (1981) e Ibañez-Bernal (1989) para la determinación de cada taxón. Adicionalmente algunos taxa se enviaron para su ratificación a taxónomos expertos; al Dr. D.B. Herbst (Ephydriidae), Sierra Nevada Aquatic Research Laboratory, y al Dr. D.W. Webb (Ceratopogonidae), Illinois Natural History Survey.

Se determinó la biomasa (peso húmedo en mg) de los macroinvertebrados bentónicos de acuerdo a APHA *et al.* (1985). Estos valores se transformaron en gC/m², calculados de acuerdo al criterio de Margalef (1983) y Weber (1973), quienes consideran que el 10% del peso húmedo es carbono orgánico.

La abundancia y biomasa se determinaron por taxón. Su fluctuación temporal se analizó a través de gráficos bivariados de tiempo-abundancia/biomasa. Los datos de abundancia se transformaron logarítmicamente [$\log(n+1)$] para que los valores elevados no sesgaran los resultados de los análisis multivariados que se realizaron. Con la matriz biológica se realizó un análisis de cúmulos (AC) para su clasificación y un análisis de componentes principales (ACP) para su ordenación, de manera similar a la información fisicoquímica.

Se aplicó un análisis de correlación múltiple entre ambos tipos de variables (ambientales y biológicas) empleando el paquete estadístico STATGRAPHICS Versión 5.0 (1991). Este análisis se realizó con el propósito de reconocer aquellas variables que más influencia tuvieron sobre la variación temporal de los macroinvertebrados bentónicos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

Temperatura

Tecuitlapa Norte se considera un lago cálido con una temperatura promedio de $24.9 \pm 4.1^\circ\text{C}$ (Tabla 2). Se presentó una gran variación en la temperatura ya que el valor más alto (36.4°C), registrado a principio de la época de lluvias, fue aproximadamente el doble del más bajo (19°C), medido en época de secas, al final del muestreo (Fig. 2). La temperatura fue incrementándose a partir de diciembre-93, hasta llegar a su valor máximo en mayo; este incremento se debe principalmente a la terminación de la época fría de secas (noviembre a abril) e inicio de la época cálida de lluvias (mayo a octubre). Posteriormente sufre un descenso (24°C) y se mantiene más o menos constante hasta noviembre. La temperatura menor se presentó en diciembre-94. La temperatura no sólo varía con respecto a la época del año, sino también de acuerdo a la hora del muestreo. Cabe mencionar que Tecuitlapa Norte por presentar un volumen reducido de agua, se enfría y calienta rápidamente. Lo anterior seguramente explica que Garzón (1990) haya registrado una temperatura promedio más baja y con menor variación (20.5 ± 2).

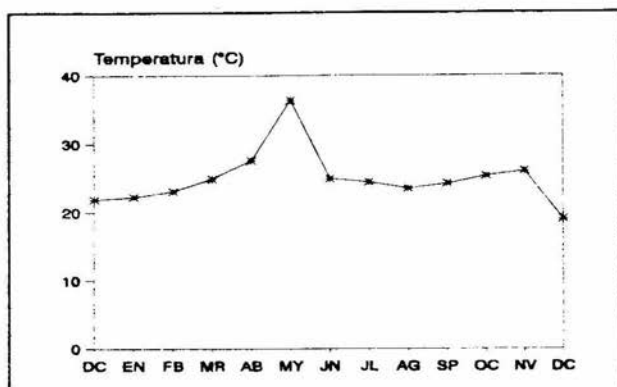


Figura 2. Variación temporal de la temperatura en Tecuitlapa Norte, Puebla.

	PROM.	D. E.	MAX.	MIN.
Temperatura ($^\circ\text{C}$)	24.9	4.1	36.4	19
pH	10.6	0.6	11.6	9.9
K_{25} (mS/cm)	39.7	13.9	55.7	21.2
STD (g/l)	36.3	12.7	51	19.4
O.D. (mg/L)	11.4	3.6	> 15	8.3
O.D. (% Sat)	174	31	> 200	99
Eh (mV)	208	34	260	135

Tabla 2. Caracterización ambiental del lago Tecuitlapa Norte, Puebla. (PROM=promedio, D.E.=desviación estándar, MAX=valor máximo, MIN=valor mínimo, K_{25} =conductividad específica a 25°C , STD=sólidos totales disueltos, O.D.=oxígeno disuelto, Eh=potencial de óxido-reducción)

Potencial de Hidrogeniones (pH)

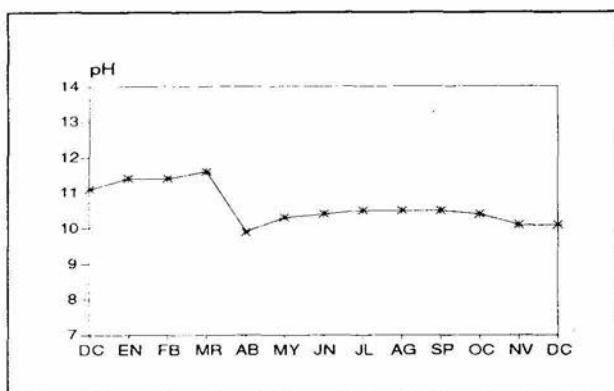


Figura 3. Variación temporal del pH en Tecuitlapa Norte, Puebla.

El valor de pH de Tecuitlapa Norte fue básico, con un promedio de 10.63 ± 0.6 (Tabla 2). Este parámetro mostró constancia a lo largo del ciclo de muestreo (9.9-11.6) indicando aguas con una reserva alcalina elevada (bien amortiguadas). Se observó un aumento pequeño en la época de secas, donde alcanza su valor más alto (11.6), mientras que a principio de lluvias se presentó el valor mínimo (9.9); el resto del ciclo se mantuvo constante alrededor de 9.9 (Fig. 3). Este patrón se puede atribuir a que en la época de lluvias la concentración de OH^- disminuye por dilución y en secas aumenta por concentración. Por lo general, en las aguas dulces el pH básico se debe al catión calcio, que fija carbonato o bicarbonato, pero en los lagos salinos con alta concentración de sodio, el calcio es precipitado rápidamente y entonces el pH elevado se debe al sodio (Margalef 1983). El pH básico de Tecuitlapa Norte se asocia a los siguientes dos factores: (1) El tipo de agua -bicarbonato/carbonato de sodio- (Vilaclara *et al.* 1993). Los bicarbonatos y carbonatos son las formas dominantes de carbono (50 y 50%) cuando el pH es de 10.5 (Wetzel 1983). Burguis y Morris (1987) mencionan que los lagos que están sobre suelos ricos en carbonatos presentan un pH elevado, debido a que los H^+ son neutralizados. (2) Su condición hipereutrófica (Garzón 1990, Chávez *et al.* 1993). La presencia de *Spirulina* en gran cantidad (Garzón 1990) puede elevar el pH. Las cianobacterias toman el CO_2 del agua para realizar la fotosíntesis, lo cual provoca que los bicarbonatos sean transformados en CO_2 liberando un OH^- , lo que produce un incremento en el pH (Esteves 1988, Williams 1981). El valor promedio de pH encontrado para este estudio es muy similar al obtenido por Vilaclara *et al.* (1993) y por Garzón (1990).

Salinidad (STD)/Conductividad(K_{25})

De acuerdo a la clasificación de Hammer *et al.* (1983), Tecuitlapa Norte es un lago mesosalino con una salinidad promedio de 36.3 ± 12.7 g/l (39.7 ± 13.9 mS/cm) (Tabla 2). Este parámetro presentó una gran variación temporal. En la época de secas se incrementó hasta obtener su valor máximo (51 g/l, 55.7 mS/cm) en el mes de marzo, para luego descender hasta su mínimo (19.4 g/l, 21.2 mS/cm) a principios de la época de lluvias en el mes de junio (Fig. 4). Esta variación se debe principalmente a que las sales se concentran en época de secas y se diluyen en la de lluvias.

Garzón (1990) obtuvo una salinidad promedio de 14.98 ± 2.69 g/l (19.0 ± 3.2 mS/cm), Vilaclara *et al.* (1993) mencionan 16.3 ± 4.1 g/l (17.8 ± 3.0 mS/cm). Ambos trabajos presentan valores menores a los registrados en este estudio. Es probable que el aumento en la salinidad a lo largo del tiempo se deba principalmente a la desecación progresiva por la que está pasando el lago, seguramente asociada a una sobreexplotación del manto freático, que es la fuente principal de abastecimiento para este lago (Alvarez 1950).

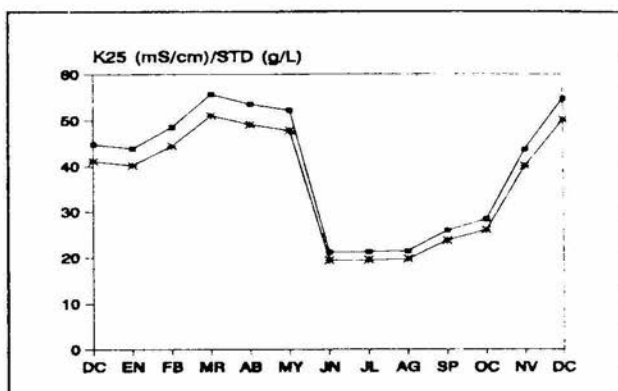


Figura 4. Variación temporal de la salinidad (*=STD, ■=K₂₅) en Tecuitlapa Norte, Puebla.

También puede atribuírsele a la concentración progresiva que existe debido al arrastre (lixiviación) de sales provenientes del suelo que se presentan en la cuenca de drenaje. Cabe mencionar que la desecación ha continuado hasta el grado de que, en 1997, Tecuitlapa Norte se encontró por vez primera totalmente seco en los últimos 15 años (Alcocer com. pers.).

Oxígeno Disuelto

En lo referente al oxígeno disuelto, su concentración fue alta con un promedio de 11.4 ± 3.6 mg/l ($174 \pm 31\%$) (Tabla 2). Este parámetro también presentó una gran variación entre el mínimo de 5.4 mg/l (99%) medido en la época de secas (diciembre de 93) y el máximo que se presentó en la época de lluvias (de abril a julio) con concentraciones superiores a 15 mg/l (200%) (Fig. 5).

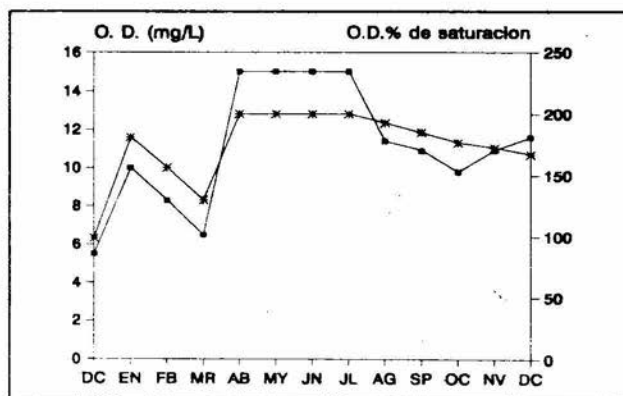


Figura 5. Variación temporal del oxígeno disuelto (*=O.D., ■= % de saturación) en Tecuitlapa Norte, Puebla.

Esta variación se debe principalmente a que en época de lluvias el agua está más diluída y, por lo tanto, puede incrementar su concentración de oxígeno. Los lagos salinos presentan una capacidad disminuída para disolver gases conforme aumenta su contenido de sales (Williams 1981), lo cual se ve reflejado en Tecuitlapa Norte, ya que cuando la salinidad es baja, se presentan valores elevados de oxígeno disuelto. La concentración de oxígeno disuelto también varía de acuerdo la producción fotosintética que realizan las

cianobacterias presentes (*Spirulina*), la hora del muestreo, la temperatura del agua, el viento y la descomposición de la materia orgánica putrescible que se encuentra en el lago.

Potencial de Óxido-reducción (Eh)

Se obtuvo un valor promedio de 207 ± 34.3 mV el cual puede considerarse bajo; sin embargo, los valores de óxido-reducción siempre fueron positivos. Este parámetro presentó una fluctuación amplia a través del tiempo (Fig. 6). A principios de la época de lluvias (abril) se registró el valor máximo (260 mV) lo cual indicó que los procesos de oxidación en el lago se encontraban al máximo. Su valor mínimo (135 mV) se registró a mediados de la época de secas lo que indicó un aumento en los procesos de reducción.

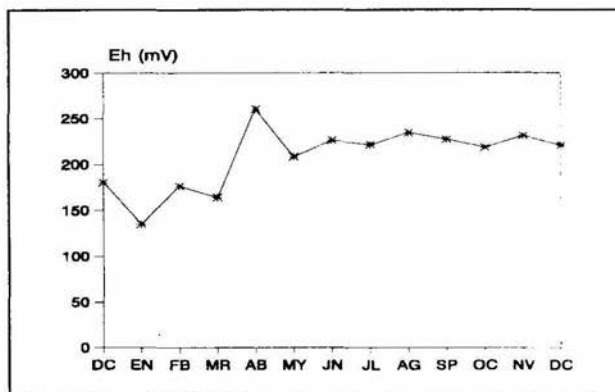


Figura 6. Variación temporal del potencial redox en Tecuítlapa Norte, Puebla.

El potencial redox varía con respecto al oxígeno disuelto que se encuentre disponible para los procesos de oxidación de la materia orgánica, por lo tanto, es lógico encontrar el valor máximo en la época de lluvias, que es cuando se presenta una concentración mayor de oxígeno disuelto.

Textura y Contenido de Materia Orgánica Sedimentaria

El tipo de sedimento que se encontró en Tecuítlapa Norte es clasificado como migajón arenoso según Bouyoucos (1962 in Millar 1980), el cual presenta un 68% de arenas y, una menor cantidad de limos (24%) y arcillas (8%) (Fig. 7). Cabe señalar que este tipo de sedimento es homogéneo en todo el lago debido a su someridad (< 0.5 m) y mezcla constante. Es comparable -por su homogeneidad más no por su textura- con las zonas profundas de otros lagos (Williams 1972). Este tipo de sedimento es similar a los mencionados por Ramírez-García y Novelo (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989), Ubeda y Estrada (1994), Montoya y Peralta (1995) y Alcocer (1995) para la zona litoral de los seis lagos-cráter cercanos a la zona.

La materia orgánica sedimentaria fue de 7.7% que es elevada, según Walkley y Black (1947 in Jackson 1976), permitiendo catalogar al sedimento como orgánico (M.O. > 3%). Este contenido alto de materia orgánica se atribuye a dos fuentes: (1) autóctona por la existencia de una cantidad elevada de producción primaria (*Spirulina*) y (2) alóctona de carácter antrópogénico, el cual consiste en el

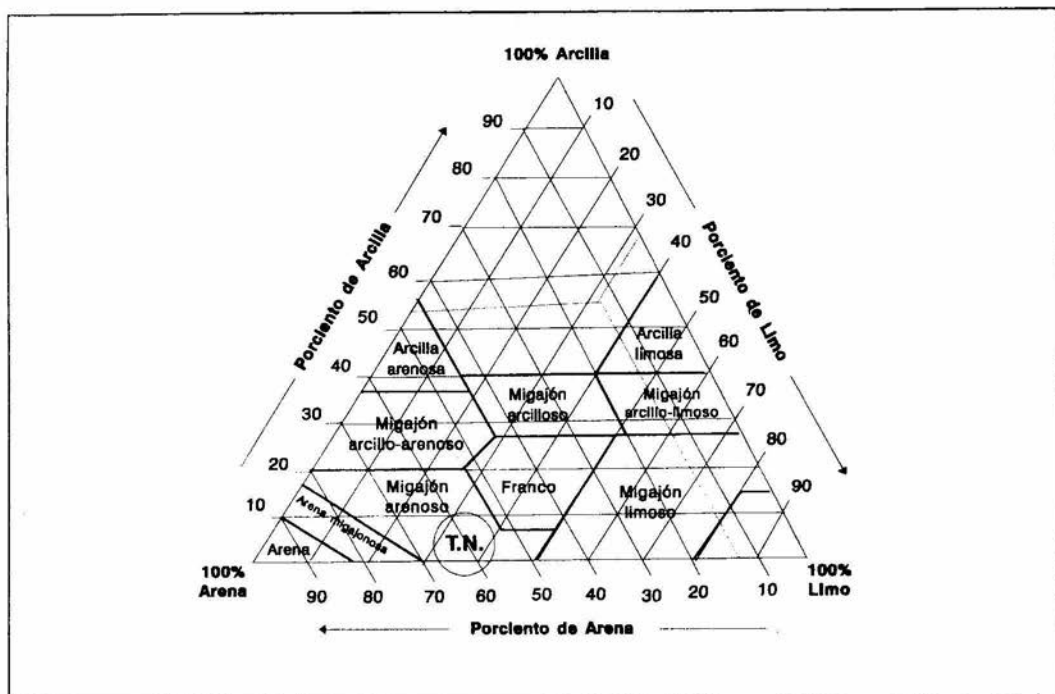


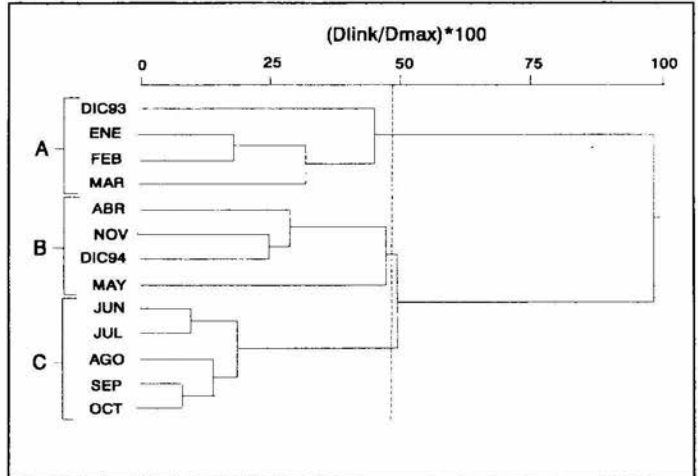
Figura 7. Ubicación del sedimento de Tecuitlapa Norte (T.N.) en el triángulo de texturas (Modificado de Ortíz y Ortíz 1980).

lavado del capulín para la extracción de la semilla. La materia orgánica (pulpa) se deposita en el fondo. Este aporte alóctono de materia orgánica puede ser benéfico para algunos organismos bentónicos los cuales dependen de la materia alóctona para su crecimiento y manutención (Hammer 1986). Ubeda y Estrada (1994), Montoya y Peralta (1995) y Alcocer (1995) encontraron valores similares de materia orgánica para la zona litoral de los seis lagos-cráter cercanos a la zona.

Clasificación y Ordenación Ambiental

El dendrograma de disimilitud ($1-r$ de Pearson) obtenido del análisis de conglomerados (Fig. 8) de las características fisicoquímicas, muestra tres cúmulos bien definidos con una disimilitud de casi el 50%. Un primer grupo (A) lo conforman los meses de enero, febrero y marzo, siendo los dos primeros más parecidos entre sí que con el último. Con una mayor disimilitud ($>49\%$), se les une posteriormente diciembre-93. Estos meses son característicos de la época de secas para esta región (García, E. 1988). Otro segundo grupo lo conforman septiembre y octubre que son parecidos entre sí, a los cuales se les unen posteriormente agosto, junio y julio (C). Los meses de este grupo son típicos de la época de lluvias (García, E. 1988). En un tercer grupo se incluyen noviembre y

diciembre-94 que son similares entre sí, y a los cuales se les unen posteriormente abril y finalmente mayo (B). Los meses de este tercer cúmulo se localizan en los extremos de cada época (secas y lluvias), por lo que se consideraron como meses de transición o transitorios entre ambos períodos. Abril y mayo se consideraron como la transición de secas a lluvias, y noviembre y diciembre-94 de lluvias a secas.



Con el fin de obtener el ordenamiento ambiental temporal se realizó un Análisis de

Figura 8. Dendrograma de disimilaridad (1-r Pearson) ambiental de Tecuítlapa Norte, Puebla.

Componentes Principales (Fig. 9). El porcentaje de varianza que explican los tres primeros componentes es de casi el 100%, donde el primer componente es el que proporciona la mayor información (Anexo 1). El ACP muestra una separación clara sobre el componente dos expresado principalmente por la salinidad (siendo más elevada hacia la parte negativa del componente). Se pueden considerar tres grupos, el primero lo conforma el período de diciembre-93 a marzo, con una mayor salinidad (A). Estos meses presentan una separación entre sí sobre el componente uno, debido a

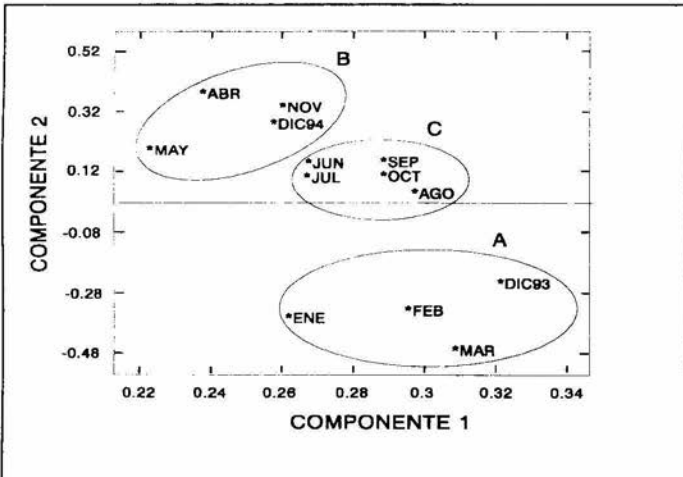


Figura 9. Análisis de Componentes Principales ambientales de Tecuítlapa Norte, Puebla.

diferencias de pH, siendo más alto hacia los valores mayores del componente uno. El segundo grupo (C) incluye a los meses de junio a octubre y, el tercero, lo conforman abril, mayo, noviembre y diciembre-94 (B). El último grupo (B) se separa del segundo (C) por su elevada concentración de oxígeno disuelto y su potencial redox más positivo. Cabe mencionar que estos grupos también se separan sobre el componente uno por efecto del pH. Por lo tanto, el pH (componente uno) y la

salinidad (componente dos), representan los parámetros más importantes para el ordenamiento ambiental. Es claro que ambas características (pH y salinidad) son particularidades de lagos alcalino-sódicos y, representan una problemática de regulación osmótica, lo que disminuye la diversidad biológica y disolución de gases (O_2) que estrza una vía metabólica (Cole 1979, Williams *et al.* 1990). Los grupos mostrados en el ACP confirman los formados a través del AC.

De acuerdo a los análisis realizados anteriormente (AC y ACP) se pueden establecer tres temporadas bien marcadas. (A) La época de secas que comprende de diciembre 93 a marzo, con un pH elevado y una elevada salinidad. (B) La época de lluvias que abarca de junio a octubre, con valores de pH y salinidad menores. Y, (C), la época de transición con valores intermedios entre ambas temporadas. Abril y marzo son meses transitorios de secas a lluvias y, noviembre y diciembre-94 de lluvias a secas. Es importante mencionar que diciembre-93 y diciembre-94, se comportaron de diferente manera, a pesar de que se esperaba un comportamiento similar. En 1993 diciembre presentó características de la época de secas, mientras que en 1994, de transición de lluvias a secas. Esta diferencia, se debe a que la época de lluvias fue más corta en 1993, provocando que se presentaran valores ambientales superiores a los de 1994.

En resumen, Tecuitlapa Norte es un lago somero (0.5 m), templado ($24.9 \pm 4.1^\circ C$), con un pH fuertemente básico (10.63 ± 0.6), mesosalino (36.3 ± 12.7 g/l), con aguas bien oxigenadas (11.4 ± 3.6 mg/l), un potencial redox positivo indicativo de la predominancia de los procesos oxidativos (207 ± 34.3 mV) y con un sedimento de tipo migajón arenoso con alto contenido de materia orgánica (7.7%). Salvo el pH que resulta ser bastante homogéneo, los demás parámetros ambientales presentan una fluctuación temporal elevada asociada, principalmente, a las épocas de fría de secas (diciembre-abril) y cálida de lluvias (mayo-noviembre).

CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA

Composición Faunística

Se analizaron en total trece muestras compuestas integradas por veinte réplicas cada una. Se identificaron un total de cinco especies (en lo sucesivo se utilizara la denominación de "especie" para designar a la categoría taxonómica más alta identificada) las cuales pertenecen al Phylum Arthropoda, Clase Insecta, Orden Diptera. Las especies encontradas fueron *Ephydra hians* (Ephydriidae), *Culicoides occidentalis* (Ceratopogonidae), *Eristalis sp.* (Syrphidae), *Stratiomys sp.* (Stratiomyidae) y *Limnophora sp.* (Muscidae) (Tabla 3). Es importante destacar que las cinco especies fueron dípteros (Insecta), los cuales son reportados por Williams y Feltnate (1992) como un grupo resistente a condiciones ambientales extremas (altas temperaturas, elevada salinidad y un pH extremo) y común en aguas temporales. Dentro de los dípteros, las familias Ceratopogonidae y Ephydriidae son

características de ambientes extremos, mientras que Muscidae y Syrphidae son tolerantes, y por último Stratiomyidae no resiste estas condiciones. En cuanto a su presencia en aguas temporales, la familia Ceratopogonidae es común en lagos que tienen agua poco tiempo, Muscidae y Syrphidae pueden tener un buen desarrollo en estos ambientes mientras que, Stratiomyidae y Ephydriidae se encuentran en lagos que presentan agua un tiempo mayor (Williams y Feltmate 1992).

Phylum: Arthropoda

Clase: Insecta

Orden: Diptera

Familia: Ceratopogonidae

Género: *Culicoides*

Especie: *C. occidentalis sonorensis* Jorgensen 1969

Familia: Ephydriidae

Género: *Ephydra*

Especie: *E. hians* Say 1930

Familia: Muscidae

Género: *Limnophora* Robineau-Desvoidy

Familia: Stratiomyidae

Género: *Stratiomys* Geoffroy

Familia: Syrphidae

Género: *Eristalis* Latreille

Tabla 3. Listado y ordenamiento taxonómico de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

Williams (1996b) menciona ceratopogónidos, efídridos, sírfidos, estratiómidos y múscidos para tres lagos temporales de agua dulce en Ontario. Williams y Hynes (1976, 1977) registraron ceratopogónidos, efídridos y sírfidos en dos arroyos temporales de Ontario. Williams (1983) encontró efídridos, ceratopogónidos, estratiómidos y múscidos en un lago temporal en Ontario. Ceratopogónidos y efídridos son registrados por Timms (1988) y Williams *et al.* (1990) para diversos cuerpos acuáticos Australianos, con un intervalo de salinidades de 0.3 a 343 g/l. Williams y Kokkinn (1988) encontraron efídridos en las investigaciones realizadas en el lago Eyre South (25-272 g/l). En la región del Paroo, Australia, Timms (1993) encuentra estratiómidos. Dejoux (1993) registra efídridos y ceratopogónidos para los lagos bolivianos (1.5-81.4 g/l) de la región de Lipez Sur. En lagos canadienses (3-126 g/l), Hammer *et al.* (1990) encontraron efídridos y ceratopogónidos. Colburn (1988) registró efídridos, ceratopogónidos y estratiómidos en diversos cuerpos salinos (2- >25 g/l) del Death Valley, California. Efídridos y estratiómidos fueron observados por Alcocer *et al.* (1993) y Galat *et al.* (1988) en los lagos de Alchichica (6-7 g/l), Puebla y Pyramid (5.11 g/l), Nevada, respectivamente. Herbst (1988) encuentra efídridos y estratiómidos en el lago Abert (20-30 g/l), Oregon. En el lago Mono (80-90 g/l),

California, este mismo autor encontró efídridos, estratiómidos y ceratopogónidos. Herbst (1990) y Herbst y Bradley (1993) encontraron efídridos en los estudios realizados en los lagos Abert, Oregon y Mono, California. Asimismo, Stephens (1990) encuentra efídridos al estudiar el lago Great Salt (20-26 g/l), Utah. En el lago Lawrence, EUA, Williams y Williams (1976) reportan efídridos. Alcocer *et al.* (1997b) encuentra efídridos en Totolcingo (1.3-19.5 g/l), Puebla. En una pantano salado de Georgia, Magon *et al.* (1990) encuentran ceratopogónidos y Linley *et al.* (1970) los reportan para Vero Beach, Florida. Tanto efídridos como ceratopogónidos son registrados por Hayford *et al.* (1995) para un arroyo termal en Colorado.

De las comparaciones hechas anteriormente es evidente que las cinco especies de macroinvertebrados bentónicos son capaces de resistir los cambios ambientales provocados por la naturaleza astática de los lagos. Los efídridos y ceratopogónidos son los más frecuentemente encontrados ya que, además, toleran amplios intervalos de salinidad (Cole 1968, McCafferty 1981, Wirth y Morris 1985, Herbst 1990) que se presentan en algunos lagos salados del mundo.

Es raro encontrar estratiómidos en salinidades altas; éstos sólo se encontraron en salinidades moderadas (Colburn 1988), sin embargo son más frecuentes en cuerpos de agua dulce. Los registros para múscidos y sirfidos fueron pocos, esto se puede atribuir a que ambos organismos son especies de agua dulce principalmente. Sin embargo, se puede justificar su presencia en Tecuítlapa Norte, ya que ambas especies están muy relacionadas con cuerpos de agua con un alto contenido de materia orgánica (McCafferty 1981), la cual está presente en grandes cantidades en este lago.

Riqueza Específica (S)

Tecuítlapa Norte presentó una riqueza específica de cinco macroinvertebrados bentónicos con un promedio de 2 ± 1 especies. El mes de noviembre fue el más rico ya que se presentaron las cinco especies (*Calicoides occidentalis*, *Ephydra hians*, *Stratiomys*, *Eristalis* y *Limnophora*), le sigue octubre el cual presentó tres especies, estando ausentes *Eristalis* y *Limnophora*. La menor riqueza específica se presentó en el mes de mayo donde sólo se encontró una especie (*Calicoides occidentalis*). En el resto del ciclo de muestreo se registraron las mismas dos especies (*Ephydra hians* y *Calicoides occidentalis*). Cabe señalar que el incremento en la riqueza específica se observó en la época de transición entre lluvias y secas, lo cual puede atribuirse a que la modificación ambiental abrió nuevos nichos y/o microhábitats, para algunas especies con un ciclo de vida rápido.

Como se aprecia claramente en la Tabla 4, la riqueza específica de Tecuítlapa Norte es comparable con la de otros lagos salinos de diferentes continentes, donde el número de especies presentes se reduce a medida que la salinidad se incrementa (Fig. 10). En el intervalo de salinidades encontradas en Tecuítlapa Norte, la riqueza específica fue similar a la de otros lagos en el mundo. Pero no sólo la salinidad influye en el número de especies presentes en este lago, sino que es

No	Lago	País	S	Salinidad (g/l)	Referencia
1	Western District	Australia	142	0.3-343	Williams <i>et al.</i> (1990)
2	Death Valley	EUA	47	3-5	Colburn (1988)
3	Alchichica	México	44	6-7	Alcocer (1995)
4	Death Valley	EUA	38	10-20	Colburn (1988)
5	Pyramid Lake	EUA	35	5.11	Galat <i>et al.</i> (1981)
6	Wakan	Canada	30	2.8-3.4	Hammer <i>et al.</i> (1990)
7	Atexcac	México	21	6	Alcocer (1995)
8	Polques	Bolivia	18	4.9	Dejoux (1993)
9	Deep	Australia	17	0.9	Timms (1983)
10	Abert Lake	EUA	14	20-30	Herbst (1998)
11	Eyre South	Australia	9	25-272	Williams y Kokkinn (1988)
12	Death Valley	EUA	8	> 25	Colburn (1988)
13	Mono Lake	EUA	7	80-90	Herbst (1988)
14	Tecuitlapa Norte*	México	5	19.4-51	Este trabajo
15	Totolcingo*	México	3	1.3-19.5	Alcocer <i>et al.</i> (1997)
16	Little Manitou*	Canada	2	2.8-3.4	Hammer <i>et al.</i> (1990)
17	Aroma*	Canada	2	111.3-126.3	Hammer <i>et al.</i> (1990)
18	West Twin*	Australia	2	14.8	Timms (1983)
19	Werowrap*	Australia	2	20.9	Timms (1983)
20	Missen's*	Australia	2	82	Timms (1983)
21	Honda	Bolivia	1	35	Dejoux (1993)
22	Sutton	Nueva Zelanda	1	39	Timms (1982)
23	Pujio	Bolivia	1	45	Dejoux (1993)
24	Chair Khota	Bolivia	1	120	Dejoux (1993)

Tabla 4. Comparación de la riqueza específica (S) de Tecuitlapa Norte, Puebla con otros cuerpos acuáticos del mundo (*= se indica que carecen de vegetación acuática).

probable que también la ausencia de vegetación macrofítica disminuya la diversidad de hábitats para el establecimiento de los organismos bentónicos y con ello la riqueza específica (Cantrell 1988, Alcocer y Williams 1993). Otro factor que reduce la riqueza específica en Tecuitlapa Norte es la poca

profundidad que presenta, ya que esto disminuye la heterogeneidad del hábitat (Williams 1972), haciendo que el ambiente sea más similar a una zona bentónica profunda que a una zona litoral. Con relación al grado de permanencia temporal del lago, Williams (1996b) menciona que para los lagos temporales de agua dulce en Ontario, la riqueza específica crece conforme estos permanecen con aguamás tiempo. Sin embargo en Tecuitlapa Norte la riqueza específica es menor a pesar de que presenta agua durante todo el año (perenne). Aunque

en los lagos temporales dulceacuícolas y en Tecuitlapa Norte se presentan fluctuaciones ambientales, en los primeros se encuentra una mayor riqueza específica y en el segundo una menor. Esta diferencia se debe principalmente a que en Tecuitlapa Norte se presentan valores elevados de pH y salinidad, por lo que se considera como uno de los sistemas más estresados.

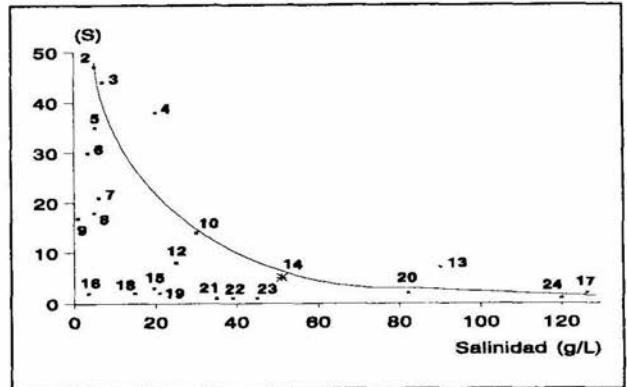


Figura 10. Relación de la riqueza específica (S) con la salinidad en diferentes cuerpos acuáticos del mundo (Los números hacen referencia a los lagos indicados en la Tabla 4).

Frecuencia

La frecuencia de aparición de la diferentes especies de Tecuitlapa Norte se muestra en la Tabla 5. En esta se observa que *Culicoides occidentalis* se presentó en un 100% de los muestreos y *Ephydra hians* en un 92.3%. Con una menor frecuencia de aparición se encontró a *Stratiomys* con 15.4% y, a *Eristalis* y a *Limnophora* con 7.7%.

Especies	<i>C. occidentalis</i>	<i>E. hians</i>	<i>Stratiomys</i>	<i>Eristalis</i>	<i>Limnophora</i>
Frecuencia	100%	93.3%	15.4%	7.7%	7.7%

Tabla 5. Frecuencia de aparición de las diferentes especies de macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

Abundancia

De las cinco especies de macroinvertebrados bentónicos, sólo dos se presentaron en gran abundancia. Estas dos especies contribuyeron con casi el 100% del total de los organismos colectados. *Culicoides occidentalis* fue la que mayor abundancia presentó (75.99%), seguida de *Ephydra hians* (23.96%). Las otras tres especies (*Eristalis*, *Limnophora* y *Stratiomys*) que se

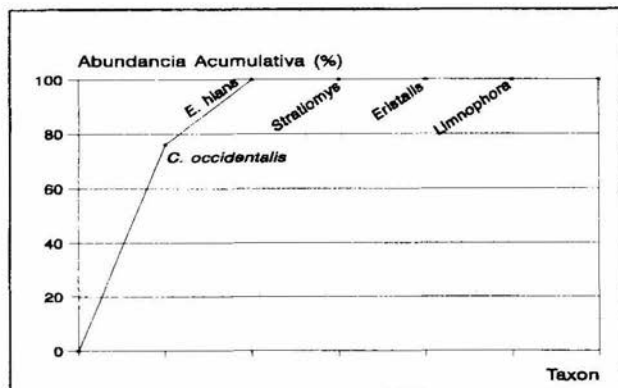


Figura 11. Abundancia acumulativa de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

donde el primer mes pertenece al final de la época de secas y el segundo es el comienzo de la transición de secas a lluvias. Le siguen, muy parecidos entre sí, diciembre-93 y diciembre-94 (156,911 y 144,929 org/m² respectivamente), el primero pertenece a la época de secas y el segundo a la transición de lluvias a secas. Otro grupo con densidades similares se presentó durante la época de lluvias, representado por junio (72,719 org/m²), julio (74,122 org/m²) y agosto (75,507 org/m²). Por debajo de estos meses se presentaron febrero (61,035 org/m²) y enero (50,806 org/m²), ambos meses pertenecen a la época de secas. A continuación se encontró que mayo y septiembre (41,473 y 43,420 org/m² respectivamente), son muy similares entre sí. Cabe señalar que el primero es un mes de transición de secas a lluvias, y el segundo pertenece a la parte final de la época de lluvias. Finalmente, los meses con menor densidad fueron octubre (11,473 org/m²) que es con el que finaliza la época de lluvias, y noviembre (1,208 org/m²) que es un mes de transición de lluvias a secas (Fig. 12).

Es importante mencionar que la variación de las densidades no presenta un patrón temporal definido como el encontrado ambientalmente (secas y lluvias). A pesar de lo anterior, se observa (Fig. 12) que las densidades son mayores en los meses de transición de secas a lluvias (abril) y, en algunos de la época de secas (diciembre-93 y

encontraron, sólo contribuyeron con el 0.05% del total de los organismos colectados (Fig. 11). Es común que en ambientes estresados como Tecuitlapa Norte, sólo las especies resistentes a esas condiciones tengan una elevada abundancia.

La densidad promedio para los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte fue de $84,552 \pm 61,939$ org/m² (Tabla 6). Las densidades más altas se presentaron en marzo (183,350 org/m²) y abril (182,219 org/m²),

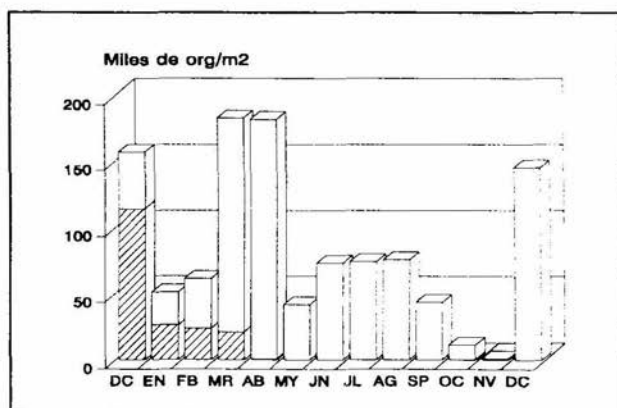


Figura 12. Variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos [líneas diagonales (*Ephydra hians*), blanco (*Culicoides occidentalis*) y negro (*Eristalis*, *Stratiomys* y *Limnophora*)] en Tecuitlapa Norte, Puebla.

marzo). Estas densidades altas se pueden atribuir a que en este período la salinidad y el pH son elevados lo que favorece que las especies que resisten estas condiciones incrementen su población, y las que no las toleran son desplazadas. Sin embargo, la variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos al parecer está más asociada con la biología de cada especie encontrada. Se observa que las mayores densidades se presentaron en marzo y abril los cuales presentan una elevada salinidad (35.6 y 34.3 g/l, respectivamente), por lo que la salinidad puede ser un factor importante para el crecimiento poblacional de cada especie. Lo anterior se puede atribuir a que los organismos capaces de resolver el problema de regulación osmótica a elevadas salinidades, no presentan problemas de competencia interespecífica ni depredación, lo cual les permite un buen desarrollo aumentando sus poblaciones (Colburn 1988, Dejoux 1993, Williams *et al.* 1990).

ESPECIE	PROM.	D.E.	MAX.	MIN.
<i>C. occidentalis</i>	70,136 3.3	57,920 3.2	181,175 9.4	596 0.02
<i>E. hians</i>	14,373 8.9	31,652 15.2	114,158 50.1	0 0
<i>Eristalis</i>	4 0.02	14 0.07	52 0.3	0 0
<i>Limnophora</i>	3 0.005	10 0.02	35 0.06	0 0
<i>Stratiomys</i>	39 0.008	131 0.03	473 0.09	0 0
TOTAL	84,552 12.2	61,939 15.7	183,350 52.6	596 0.2

Tabla 6. Densidad [primer renglón (org/m^2)] y biomasa [segundo renglón (gC/m^2)] de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla. (PROM=promedio, D.E.=desviación estándar, MAX=valor máximo, MIN=valor mínimo).

La especie más abundante fue *Culicoides occidentalis*, con un promedio de $70,136 \pm 57,920$ org/m^2 (Tabla 6). Su mayor densidad se presentó en los meses de marzo ($162,491$ org/m^2), abril ($181,175$ org/m^2) y diciembre-94 ($144,859$ org/m^2), los dos último pertenecen a la transición entre la época de lluvias y secas, y el primero al final de la de lluvias. Por debajo se encuentran diciembre-93 y mayo ($42,754$ y $41,473$ org/m^2 respectivamente), el primer mes pertenece a la época de secas y, el segundo es transitorio entre lluvias y secas; similar a éstos están febrero ($37,526$ org/m^2) y septiembre ($43,140$ org/m^2) que pertenecen a las épocas de lluvias y secas respectivamente. Le sigue enero ($24,596$ org/m^2), que es el primer mes de la época de secas y octubre ($11,052$ org/m^2) que se presenta al final de la época de lluvias. La menor densidad se registró en el mes de noviembre (596 org/m^2) el cual pertenece a la transición de lluvias a secas (Fig. 12).

La variación temporal de las densidades de *Culicoides occidentalis* se puede atribuir a dos

factores. El primero es la salinidad, ya que esta especie es tolerante a elevadas salinidades (Wirth y Morris 1985, MaCafferty 1981) lo cual le permite evitar problemas de depredación y competencia interespecífica por alimento y espacio en ambientes salinos, favoreciendo su aumento numérico. En Tecuitlapa Norte se observó que las densidades mayores de *Culicoides occidentalis* se presentaron en los meses con una salinidad elevada (marzo, abril y dic-94) y las densidades menores se encontraron en los meses con salinidades bajas (mayo y junio). Por lo anterior se podría establecer una relación gráfica entre la salinidad y la densidad de *Culicoides occidentalis* (Fig. 13); sin embargo, el análisis de correlación múltiple no muestra una correlación significativa ($p < 0.1$) con la salinidad ni con los demás parámetros ambientales. El segundo factor que interviene en la variación temporal de las densidades de esta especie, es el período de emergencia.

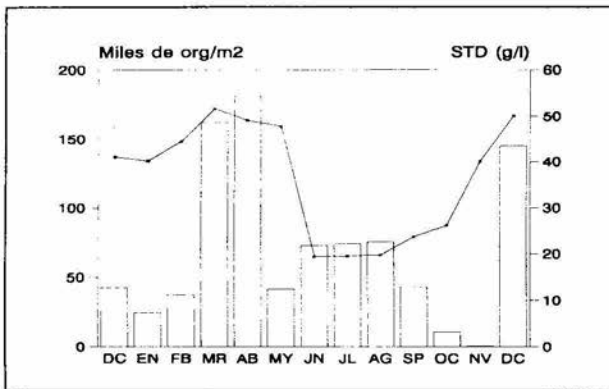


Figura 13. Variación de la abundancia temporal de *Culicoides occidentalis* (barras) y la salinidad (líneas) en Tecuitlapa Norte, Puebla.

En abril se presentaron una gran cantidad de pupas lo cual llevó a una disminución en la densidad del siguiente mes. Linley *et al.* (1970), encuentran que la emergencia de *Culicoides furens*, responde al incremento de la temperatura, y mencionan que la máxima emergencia se registra en un rango de 25 a 30°C. En Tecuitlapa Norte se presenta un comportamiento similar, ya que la emergencia de *Culicoides occidentalis* se presenta en el mes de abril con una temperatura de casi 28°C. Otra temporada de emergencia para esta especie se encontró en el mes de septiembre y octubre, sin embargo en esta ocasión el

disparador de la emergencia de *Culicoides occidentalis* fue el descenso paulatino del nivel del agua ya que, como Linley y Adams (1972) encuentran, las larvas de *Culicoides* (en este caso *C. mellus*) forman sus pupas y emergen también en respuesta al descenso en el nivel del agua.

La densidad promedio de *Culicoides occidentalis* fue de 119,760 org/m² (máxima de 162,491 org/m²) la cual es aproximadamente 160 veces mayor a la encontrada por Magnon *et al.* (1990) para tres especies de *Culicoides* en un pantano salado de Georgia. Hammer *et al.* (1990) obtuvieron una densidad promedio de 720 org/m² para el ceratopogónido *Bezzia magnisetula* en el lago Killarney. Esta densidad es casi 166 veces menor a la encontrada en este estudio para *Culicoides occidentalis*. En un arroyo termal con un pH básico (8.6), Hayford *et al.* (1995) reporta 1,365 org/m² como la densidad más alta para los ceratopogónidos, ésta, comparada con la máxima densidad encontrada en Tecuitlapa Norte es muy reducida. De las comparaciones hechas anteriormente se puede decir que la densidad de *Culicoides occidentalis* en Tecuitlapa Norte es muy elevada.

Ephydra hians fue la segunda especie más abundante con un promedio de $14,373 \pm 31,652$ org/m² (Tabla 6). La mayor densidad se presentó en el mes de diciembre-93 ($114,158$ org/m²), que es un mes transitorio de lluvias a secas. Le siguen enero ($26,210$ org/m²), febrero ($23,508$ org/m²) y marzo ($20,859$ org/m²), que son los meses que conforman la época de secas. A continuación está abril ($1,044$ org/m²) y, con una menor abundancia, agosto (122 org/m²), septiembre (280 org/m²) y octubre (421 org/m²), que son meses de la época de lluvias. Finalmente, los meses con menor densidad fueron junio (35 org/m²), julio (87 org/m²), noviembre (52 org/m²) y diciembre-94 (70 org/m²), donde los dos primeros pertenecen a la época de lluvias y el último es transitorio entre lluvias y secas. En el mes de mayo no se encontró ningún organismo (Fig. 12).

La variación temporal de la densidad de *Ephydra hians* no presenta ninguna correlación significativa ($p < 0.1$) con los parámetros físico-químicos medidos en este estudio, por lo que su comportamiento está relacionado, al parecer a su ciclo de vida y, en especial, al período de emergencia. Herbst (1990) encuentra que *Ephydra hians* comienza a pupar a una temperatura de 20°C , y que a temperatura mayor el tiempo de formación de la pupa es menor. En Tecuitlapa Norte la densidad comienza a descender en el mes de enero cuando la temperatura del lago es de 22.3°C , lo cual favorece la formación de pupas y, por lo tanto, la emergencia de los adultos. En abril la temperatura es de casi 28°C , por lo que la gran mayoría de larvas pasan a pupas rápidamente para emerger posteriormente. Lo anterior explica porqué en el mes de mayo no se encontró ninguna larva de *Ephydra hians*. Herbst (1990) menciona que en lagos salinos de poca profundidad, *Ephydra hians* es capaz de completar de dos a tres ciclos dependiendo de las condiciones de calentamiento local. Sin embargo, en Tecuitlapa Norte a pesar de que siempre se presenta una temperatura "adecuada", sólo se observó un período de emergencia masivo bien marcado. A pesar de lo anterior, es importante mencionar que durante todo el tiempo de muestreo se presentaron adultos (Alcocer com. pers.), lo cual indica que existe emergencia a todo lo largo del año. Tecuitlapa Norte presenta las condiciones favorables para el buen desarrollo de *Ephydra hians* como es la disponibilidad de gran cantidad de alimento (por el florecimiento permanente de *Spirulina*), altas salinidades y elevado pH.

La densidad promedio de *Ephydra hians* en Tecuitlapa Norte ($186,845$ org/m²) es elevada en comparación con las reportadas por Herbst y Bradley (1993) para los fondos de sustrato suave de la zona somera del lago Mono ($50,000$ org/m²), sin embargo fue menor a la encontrada para fondos rocosos y con vegetación ($1,000,000$ org/m²) que son, al parecer, más apropiados para la agregación y persistencia de sus estadios inmaduros. Alcocer *et al.* (1997) encuentran una densidad promedio de aproximadamente $16,000$ org/m² en el lago Totolcingo, la cual es casi doce veces menor a la encontrada en Tecuitlapa Norte. Herbst (1988, 1990) reporta densidades promedio de $1,850$ y $14,050$ org/m², para los sustratos suaves y con vegetación respectivamente en el lago Mono. Estas densidades son bajas comparadas con las que se obtuvieron para este estudio a pesar de la ausencia de vegetación en Tecuitlapa Norte. Por último, Hammer *et al.* (1990) reporta una densidad promedio de 387 org/m² en el lago Little Manitou, la cual es muy reducida si se compara con la obtenida en

Tecuitlapa Norte.

La tercera especie más abundante fue *Stratiomys* con un promedio de 39 ± 131 org/m² (Tabla 6). Cabe señalar que esta especie sólo se presentó en los meses de octubre (35 org/m²) y noviembre (473 org/m²) alcanzando su mayor densidad en este último que es un mes de transición de lluvias a secas (Fig. 14). La presencia de esta especie puede deberse a que, cuando aparece, la salinidad es moderada (26 g/l), por lo que el problema de osmoregulación se ve reducido (McCafferty 1981). Además, aprovecha la emergencia de *Culicoides occidentalis*, por lo que el espacio y el alimento quedan disponibles. *Stratiomys* se alimenta tanto de algas bentónicas como de detrito, mientras que *Culicoides occidentalis* sólo de detrito y *Ephydra hians* de algas. Esta especie presentó un ciclo de vida rápido, ya que en octubre se encontraron larvas y en noviembre se encontraron gran cantidad de pupas. Por lo anterior *Stratiomys* emergió en noviembre y esto explica su ausencia en los meses siguientes.

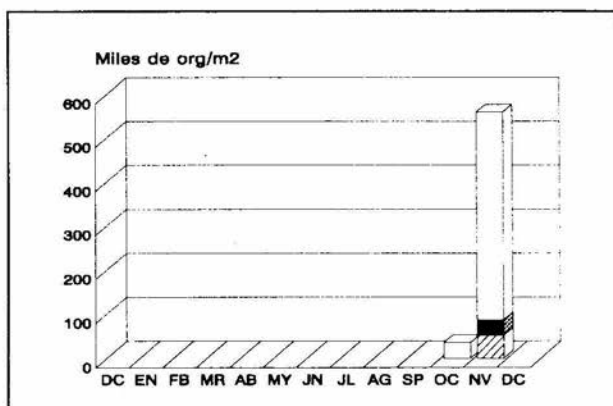


Figura 14. Variación temporal de la densidad de *Eristalis* (líneas diagonales), *Limnophora* (negro) y *Stratiomys* (blanco) en Tecuitlapa Norte, Puebla.

Las especies con menor abundancia fueron *Eristalis* y *Limnophora* con un promedio de 4 ± 14 y 3 ± 10 org/m² respectivamente (Tabla 6). Ambas especies sólo fueron encontradas en noviembre, que es un mes transitorio de lluvias a secas. *Eristalis* presentó una densidad de 52 org/m², mientras que *Limnophora* tan sólo 32 org/m² (Fig. 14). La presencia de estas especies se relacionó, como en el caso anterior, con la emergencia de *Culicoides occidentalis*. Tanto *Eristalis* como *Limnophora* están asociados a cuerpos de agua con un alto contenido de materia orgánica, ya que se alimentan principalmente de detrito. Es muy probable que estas especies no alcanzaran densidades elevadas, debido a la elevada salinidad de Tecuitlapa Norte.

Relación Abundancia-Frecuencia

El diagrama bivariado de abundancia-frecuencia (Fig. 15), permitió separar las diferentes especies de Tecuitlapa Norte en dos categorías: dominantes (elevada abundancia y frecuencia) y raras (baja abundancia y frecuencia). Se encontraron como dominantes a *Culicoides occidentalis* y a *Ephydra hians*, ya que ambas especies son capaces de resistir condiciones elevadas de salinidad y pH, lo que favorece su desarrollo permitiendo aprovechar este tipo de habitats. Además son capaces de tolerar amplias fluctuaciones de temperatura y oxígeno disuelto (Stephens 1990, McCafferty 1981).

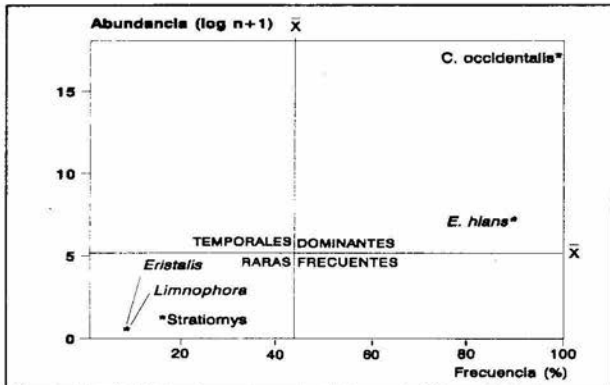


Figura 15. Relación abundancia vs. frecuencia de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

Herbst (1988, 1990) reporta a *Ephydra hiars* como especie dominante de los lagos Mono y Abert. Asimismo, Alcocer *et al.* (1997b) la encuentran como dominante en el lago Totolcingo. Como raras se encuentran *Stratiomys*, *Eristalis* y *Limnophora*, esto se debe principalmente a que estas especies son típicas dulceacuícolas y no resisten fluctuaciones ambientales amplias (McCafferty 1981), por lo que sólo se presentan en algunos muestreos y con bajas densidades.

Biomasa

Sólamente dos especies de macroinvertebrados bentónicos tuvieron un aporte de biomasa importante. Estas especies contribuyeron casi con el total de la biomasa. La especie que más biomasa aportó fue *Ephydra hiars* (72.85%), seguida de *Culicoides occidentalis* (26.89%). El aporte de *Eristalis*, *Stratiomys* y *Limnophora* (0.16, 0.06 y 0.04% respectivamente) fue mínimo (Fig. 16). El porcentaje de aporte de biomasa de *E. hiars* es similar al encontrado por Hammer *et al.* (1990) en el lago Little Manitou (85.5%) y mayor al registrado por los mismos autores en los lagos Aroma (54.8%) y Reflex (20.2%). El porcentaje de aporte de *C. occidentalis* fue mucho mayor al encontrado por Hammer *et al.* (1990) para los lagos Basin, Kitlarney y Redberry (2.9, 4.9 y 1.4% respectivamente).

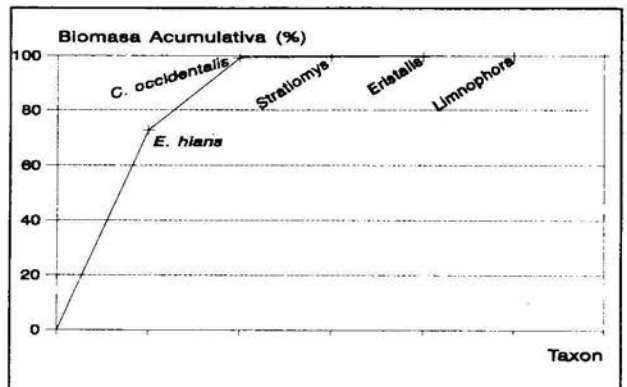


Figura 16. Biomasa acumulativa de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

El promedio anual de la biomasa de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte fue de $12.2 \pm 15.7 \text{ gC/m}^2$ (Tabla 6). La mayor biomasa se presentó en el mes de diciembre-93 (52.6 gC/m^2), que es un mes de la época de secas. Le siguen enero, febrero y marzo (25.6 , 22.3 y 27.5

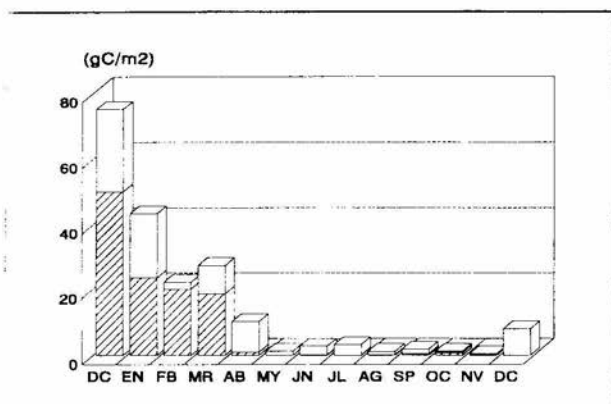


Figura 17. Biomasa total de los macroinvertebrados bentónicos (líneas diagonales (*Ephydra hians*), blanco (*Culicoides occidentalis*) y negro (*Eristalis*, *Limnophora* y *Stratiomys*) de Tecuitlapa Norte, Puebla.

iluvias y los dos últimos a la época de lluvias. Finalmente, el mes con el menor aporte de biomasa fue noviembre (0.5 gC/m^2) que es transitorio de lluvias a secas (Fig. 17).

La variación de la biomasa no presentó un patrón definido con respecto a los cambios temporales (lluvias y secas). La variación a lo largo del tiempo se asoció, principalmente, a la talla y al estadio de la especie dominante que se presentó en cada mes.

La especie que mayor aporte de biomasa tuvo fue *Ephydra hians* con un promedio de $88.7 \pm 152 \text{ gC/m}^2$ (Tabla 6). Su mayor biomasa se presentó en el mes de diciembre-93 (50.1 gC/m^2), que es un mes de la época secas. A continuación se presentaron enero, febrero y marzo (23.6 , 20.3 y 18.8 gC/m^2 respectivamente). A estos le siguen abril (0.9 gC/m^2) y octubre (0.8 gC/m^2), siendo el primero transitorio de secas a lluvias y con el segundo termina la época de lluvias. Por debajo se encuentra diciembre-94 (0.4 gC/m^2), que es transitorio de lluvias a secas. Parecidos entre sí, se presentaron julio y agosto (0.1 y 0.2 gC/m^2 respectivamente) que son meses de la época de lluvias. Finalmente, el mes con menor biomasa fue junio (0.02 gC/m^2), con el cual empieza la época de lluvias. Cabe señalar que en mayo esta especie estuvo ausente (Fig. 17).

La biomasa de *Ephydra hians* en Tecuitlapa Norte varía de 0.02 a 50.1 gC/m^2 , estos valores son mayores a los obtenidos por Herbst (1988) y Herbst y Bradley (1993) para esta misma especie en los lagos Mono y Abert (0.4 - 3.6 y 0.7 - 1.5 gC/m^2 respectivamente). Alcocer *et al.* (1997b), registra que *Ephydra hians* presenta una biomasa de 0.0156 - 0.156 gC/m^2 para Totolcingo, la cual es muy pequeña comparada con la obtenida para la misma especie en Tecuitlapa Norte. De las comparaciones hechas anteriormente, se puede decir que la biomasa de *Ephydra hians* en Tecuitlapa Norte es mucho

gC/m^2 , respectivamente) que son los meses que conforman la época de secas. Por debajo de estos se presentaron marzo (10.5 gC/m^2) y diciembre-94 (8.1 gC/m^2), los cuales son meses de transición entre lluvias y secas. A continuación se encontró junio y julio (2.6 y 3.3 gC/m^2 respectivamente) con los cuales comienza la época de lluvias. Con un menor aporte de biomasa está septiembre (1.9 gC/m^2) que pertenece a la época de lluvias. Otro grupo con aporte similar de biomasa lo conforman mayo (1.2 gC/m^2), agosto (1.2 gC/m^2) y octubre (1.3 gC/m^2), donde el primero pertenece a la transición de secas a

mayor a la de otros lagos con características similares.

La segunda especie que más aporte de biomasa tuvo fue *Culicoides occidentalis* con un promedio de $3.3 \pm 3.2 \text{ gC/m}^2$ (Tabla 6). La mayor biomasa se presentó en los meses de marzo, abril y diciembre-94 (8.7 , 9.4 y 8.1 gC/m^2 , respectivamente). El primer y el último mes pertenecen a la época de secas y el segundo es transitorio entre lluvias y secas. Le sigue julio (3.2 gC/m^2) que pertenecen a la época de lluvias. Otros meses parecidos en el aporte de biomasa son diciembre-93, enero y febrero (2.5 , 2.0 y 2.0 gC/m^2 , respectivamente), que son meses de la época de secas. A continuación se encuentra mayo (1.2 gC/m^2), agosto (1.0 gC/m^2) y septiembre (1.4 gC/m^2), los dos últimos pertenecen a la época de lluvias y el primero es transitorio de secas a lluvias. Con un menor aporte de biomasa está octubre (0.5 gC/m^2), que es transitorio de lluvias a secas. Finalmente, la biomasa más baja se presentó en el mes de noviembre (0.02 gC/m^2), que es transitorio de lluvia a secas (Fig. 17).

La biomasa promedio para *Culicoides occidentalis* en Tecuitlapa Norte es casi ciento diez veces mayor a la que encontró Hayford *et al.* (1995) para los ceratopogónidos (0.03 gC/m^2) en un arroyo termal en Colorado.

Con un aporte de biomasa menor se encontró a *Eristalis* con un promedio de $0.02 \pm 0.07 \text{ gC/m}^2$ (Tabla 6). Esta especie sólo se presentó en el mes de noviembre (0.3 gC/m^2), que es transitorio de lluvias a secas. Por último con un aporte de biomasa mínimo se presentaron *Stratiomys* y *Limnophora* con promedios de 0.008 ± 0.03 y $0.005 \pm 0.02 \text{ gC/m}^2$ respectivamente (Tabla 6). La primera se encontró en octubre (0.01 gC/m^2) y noviembre (0.09 gC/m^2), que son los meses de transición de lluvias a secas. La segunda sólo se encontró en noviembre (0.06 gC/m^2) (Fig. 18). Estas tres especies presentan un aporte de biomasa menor debido a que sus densidades fueron reducidas.

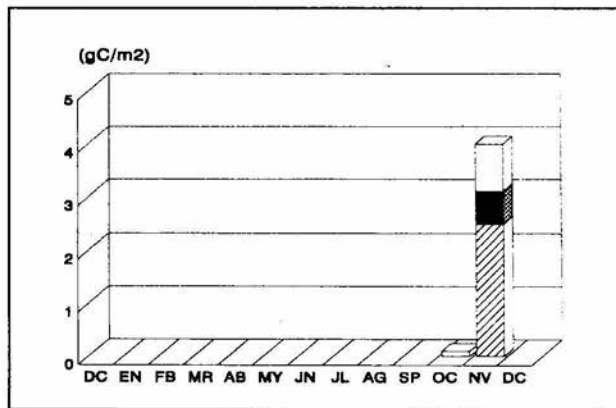


Figura 18. Biomasa de *Eristalis* (líneas diagonales), *Limnophora* (negro) y *Stratiomys* (blanco) en Tecuitlapa Norte, Puebla.

Relación Abundancia-Biomasa

En la Tabla 5 se aprecia que *Culicoides occidentalis* presenta una densidad promedio ($70,136 \text{ org/m}^2$) casi cinco veces mayor a la de *Ephydra hians* ($14,373 \text{ org/m}^2$). Sin embargo, en cuanto al

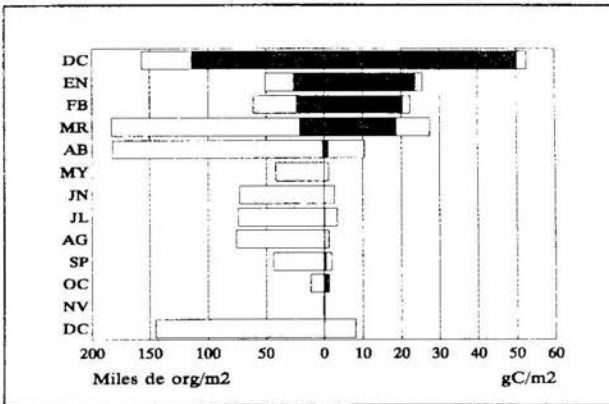


Figura 19. Comparación de la biomasa y la densidad de *Ephydra hians* en negro y *Culicoides occidentalis* en blanco en Tecuitlapa Norte, Puebla.

aporte de biomasa la situación se invierte ya que *Ephydra hians* presentó una biomasa promedio (8.9 gC/m^2) que casi es tres veces mayor a la de *Culicoides occidentalis* (3.3 gC/m^2). Lo anterior se debe principalmente a la diferencia de la talla entre ambas especies, ya que *Ephydra hians* presenta un tamaño mayor al de *Culicoides occidentalis* (Pennak 1953, Edmondson 1959, McCaffety 1981). De la relación entre la abundancia y la biomasa (Fig. 19) es claro que *Culicoides occidentalis* domina numéricamente y *Ephydra hians* en biomasa. Además, se puede observar que

no se presenta ningún patrón temporal en cuanto al aporte de biomasa, con las densidades obtenidas para cada mes, lo cual se puede atribuir al estadio en el que se encuentra cada una de las especies. A pesar de que las especies que mayor talla presentan son *Eristalis* y *Limnophora*, su aporte de biomasa es insignificante comparado con el de las especies dominantes. Lo anterior se debe a que *Eristalis* y *Limnophora* sólo se presentan en el mes de noviembre y en bajas densidades.

Clasificación y Ordenación Biológica

En la Figura 20 se observa el dendrograma de disimilitud ($1-r$ Pearson) biológica, el cual muestra un gran grupo con una disimilitud del 1% (1). Este grupo (1) lo conforman los meses diciembre-93 a abril (1A) y junio a septiembre y diciembre-94 (1B). Posteriormente con una disimilitud del 40% se les unen mayo (2) y octubre (3). Finalmente, con casi el 100% de disimilitud, se les une noviembre (4). Es importante mencionar que la clasificación

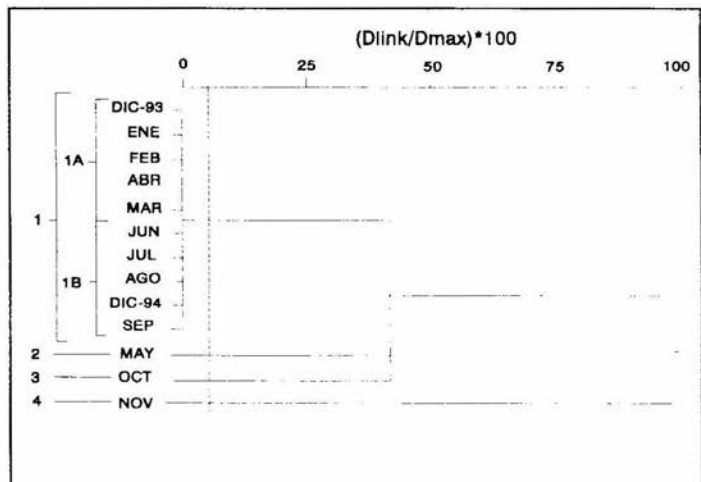


Figura 20. Dendrograma de disimilitud ($1-r$ Pearson) biológica (abundancia) de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

obtenida se estableció principalmente con base en la riqueza específica de cada mes y, en menor grado, por la variación de las abundancias. En los meses que conforman el primer grupo sólo se presentan dos especies (*Ephydra hians* y *Culicoides occidentalis*). Sin embargo, existe una división en dos grupos por su abundancia. El periodo de diciembre-93 a abril (1A) conforman el grupo con mayor abundancia y el período de junio a septiembre junto con diciembre-94 (1B), el de menor abundancia. El segundo y tercer grupo son muy parecidos entre sí, aunque no en la riqueza específica ya que el grupo tres presentó a *Culicoides occidentalis*, *Ephydra hians* y *Stratiomys* y el grupo dos sólo a *Culicoides occidentalis*. Sin embargo, su parecido se debe a que en el grupo tres, *Ephydra hians* y *Stratiomys* presentan densidades tan bajas que se pueden interpretar como cero, lo que dejaría a una sola especie con una abundancia de >99%. En el mes de noviembre se presentaron las cinco especies de macroinvertebrados bentónicos, por lo cual es totalmente diferente a todos los demás meses.

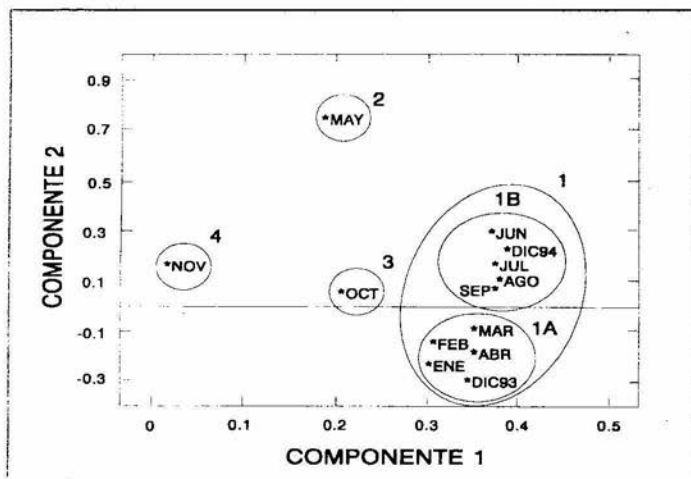


Figura 21. Análisis de Componentes Principales biológico (abundancia) de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla.

Con el fin de obtener un ordenamiento temporal de las abundancias de los macroinvertebrados bentónicos en Tecuitlapa Norte, se realizó un ACP (Fig. 21). Los tres primeros componentes explican casi el 100% de la varianza, siendo el componente uno el que mayor información proporciona (Anexo 2). Se muestra una separación sobre el componente uno que refleja principalmente la riqueza específica, siendo mayor hacia el origen. En el componente dos la separación está dada por la variación de las abundancias,

encontrándose las mayores densidades hacia la parte negativa del componente. Se pueden considerar dos grandes grupos y tres meses aislados. El primer grupo (1A) lo conforman de diciembre-93 a abril, los cuales presentan las mayores abundancias. Con abundancias menores se encuentran de junio a septiembre y diciembre-94 que conforman el segundo grupo (1B). En ambos grupos se encuentran presentes *Ephydra hians* y *Culicoides occidentalis* por lo que no presentan una separación sobre el componente uno. Sobre el componente uno se alejan octubre (3) y noviembre (4), esto se debe a que en el primero se encuentran *Ephydra hians*, *Culicoides occidentalis* y *Stratiomys*, y en el segundo todas las especies de macroinvertebrados bentónicos por lo cual se encuentra más alejado. Por último está el mes de mayo (2) que contiene una menor abundancia y sólo presenta a *Culicoides occidentalis*. Los grupos obtenidos en el ACP refuerzan los cúmulos que se formaron en el AC.

De los análisis anteriores (AC y ACP) se presentan cuatro grupos. El grupo uno se divide en dos, el grupo 1A que incluye de diciembre-93 a abril, que son meses con elevadas densidades de *Culicoides occidentalis* y *Ephydra hians*. En grupo 1B se encuentran de junio a septiembre y diciembre-94, los cuales presentan las mismas especies que el grupo 1A, sólo que con menores densidades. El grupo dos consta de mayo en el cual sólo presentó *Culicoides occidentalis* con bajas densidades. El tercer grupo también incluye sólo un mes (octubre), en el cual se presentan *Ephydra hians*, *Culicoides occidentalis* y *Stratiomys*, en densidades reducidas. El cuarto y último grupo sólo está integrado por noviembre, el cual alberga a las cinco especies en densidades bajas.

Se puede resumir que Tecuítlapa Norte presentó una baja riqueza específica, ya que sólo se encontraron cinco especies de dípteros: *Culicoides occidentalis* (Ceratopogonidae), *Ephydra hians* (Ephydrae), *Eristalis* (Syrphidae), *Limnophora* (Muscidae) y *Stratiomys* (Stratiomyidae). La reducida riqueza específica se atribuyó a los elevados valores de pH y salinidad presentes en Tecuítlapa Norte. Como especies dominantes se encontraron a *Culicoides occidentalis* y *Ephydra hians*, mientras como otras a *Eristalis*, *Limnophora* y *Stratiomys*. Tanto la densidad ($84,552 \pm 61,939 \text{ org/m}^2$) como la biomasa ($12.2 \pm 15.7 \text{ gC/m}^2$) de los macroinvertebrados bentónicos fueron elevadas, sin embargo, no presentaron un patrón de variación temporal estacional (lluvias-secas) definido. La mayor densidad ($183,350 \text{ org/m}^2$) y biomasa (52.6 gC/m^2) se presentaron en la época de secas y las menores ($1,208 \text{ org/m}^2$ y 0.5 gC/m^2 , respectivamente) en la transición de lluvias a secas.

La variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos no tiene una relación directa con los parámetros ambientales, sino con el período de emergencia de las especies dominantes. *Culicoides occidentalis* presentó dos períodos de emergencia, el primero a principio de la época de secas (influenciada por el incremento de la temperatura) y el segundo en la transición de lluvias a secas (en respuesta a la disminución en el nivel del agua). *Ephydra hians* sólo presentó un período de emergencia masiva en la época de secas influenciada por el incremento de la temperatura.

A pesar de los amplios intervalos de fluctuación de los parámetros ambientales, no se llevó a cabo una sucesión taxonómica, permaneciendo como especies dominantes *Culicoides occidentalis* y *Ephydra hians*; ambas especies son características de ambientes alcalino-sódicos.

CONCLUSIONES

Tecuitlapa Norte es un lago astático perenne caracterizado por presentar una reducida área superficial y profundidad, elevada salinidad, pH fuertemente básico y agua alcalino-sódica. Sus aguas son templadas y bien oxigenadas. Los parámetros que mayor variación tuvieron fueron la temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto y el potencial redox.

Ambientalmente, Tecuitlapa Norte presentó tres épocas bien marcadas y delimitadas por la salinidad y el pH: a) Época de secas, que comprendió de diciembre-93 a marzo, b) Época de lluvias, que abarca de junio a octubre y c) Época de transición donde abril, mayo son la transición de secas a lluvias y, noviembre y diciembre-94 son la transición de lluvias a secas.

La riqueza específica de Tecuitlapa Norte fue reducida ($S=5$) producto, principalmente, de sus valores extremos de salinidad y pH.

Los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte estuvieron integrados por cinco generos de dípteros: *Culicoides occidentalis* (Ceratopogonidae), *Ephydra hians* (Ephydriidae), *Limnophora* (Muscidae), *Stratiomys* (Stratiomyidae) y *Eristalis* (Syrphidae).

La densidad de los macroinvertebrados bentónicos fue elevada ($84,552 \pm 61,939 \text{ org/m}^2$) pero no presentó un patrón de variación temporal definido, sin embargo, la mayor densidad ($183,350 \text{ org/m}^2$) se presentó a final de la época de secas y la menor ($1,208 \text{ org/m}^2$) en la transición de lluvias a secas.

Culicoides occidentalis y *Ephydra hians* sobresalieron como especies dominantes por su resistencia a las condiciones alcalino-sódicas presentes en Tecuitlapa Norte. *Eristalis*, *Limnophora* y *Stratiomys* se encontraron asociados a la elevada materia orgánica presente en Tecuitlapa Norte. Sin embargo, estos fueron especies raras por ser característicamente dulceacuícolas.

La variación temporal de la densidad de *Culicoides occidentalis* se asoció, principalmente, a sus periodos de emergencia. *Culicoides occidentalis* presentó dos temporadas de emergencia, la primera a final de la época de secas, influenciada por el incremento en la temperatura y la segunda, en la transición de lluvias a secas, probablemente en respuesta a la disminución del nivel del agua.

La variación temporal de la densidad de *Ephydra hians* no presentó ninguna relación directa con los parámetros ambientales, pero sí con su periodo de emergencia. *Ephydra hians* sólo presentó una temporada de emergencia masiva, la cual se llevó a cabo en la época de transición de secas a lluvias; ésta posiblemente fue influenciada por el incremento de la temperatura.

Los valores de biomasa no presentaron un patrón de variación temporal marcado, sin embargo la mayor biomasa (52.6gC/m^2) se presentó a principio de la época de secas y la menor (0.5gC/m^2) en la transición de lluvias a secas, coincidiendo con la abundancia.

La densidad de *Culicoides occidentalis* fue casi cinco veces mayor a la de *Ephydra hians*, pero en cuanto a la biomasa *Ephydra hians* casi triplicó a la de *Culicoides occidentalis*.

Biológicamente, Tecuítlapa Norte presentó cuatro períodos a lo largo del ciclo de muestreo, determinadas por su riqueza específica y su densidad. El período uno se divide en dos; el que presentó altas densidades (diciembre-93 a abril) y el de bajas densidades (junio a septiembre y diciembre-94). En ambos casos se encontró a *Culicoides occidentalis* y *Ephydra hians*. El período dos con bajas densidades de *Culicoides occidentalis* (mayo). El período tres con reducidas densidades de *Culicoides occidentalis*, *Ephydra hians* y *Stratiomys* (octubre) y finalmente, en el período cuatro (noviembre) se presentaron las cinco especies de macroinvertebrados bentónicos en bajas densidades.

LITERATURA CITADA

- Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 106pp.
- Alcocer, J. y W.D. Williams. 1993. Lagos salinos mexicanos. pp. 849-865. In: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO y CIQRO. México.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993. La macrofauna bentónica de los axalapazos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33: 409-415.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar y M. Sánchez. 1997b. The macrobenthic fauna of a former perennial and now episodically filled Mexican saline lake. *International Journal of Salt Lake Research* 5: 1-14.
- Alcocer, J., A. Lugo, M.R. Sánchez, M. Chávez y E. Escobar. 1997a. Threats to the saline lakes of the Oriental Basin, Mexico, by human activities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1-4.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 6(1-4): 81-107.
- APHA, AWWA y WPCF. 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Association. Nueva York. 1,193pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enríquez, R.M. Castillo-Domínguez y M.A. Valladolid-Guerrero. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8(1): 37-47.
- Bayly, I.A.E. 1969. Salt and brackish waters. Introductory comments. *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 17: 419-420.
- Bayly, I.A.E. 1972. Salinity tolerance and osmotic behavior of animals in athalassic saline and marine hypersaline water. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 233-268.
- Bayly, I.A.E. 1991. On the concept and nature of athalassic (non-marine) saline waters. *Salinet* 5: 76-80.
- Burgis, M.J. y P. Morris. 1987. *The natural history of lakes*. Cambridge University Press. Cambridge. 218pp.

- Cantrell, M.A. 1988. Effect of lake level fluctuations on the habitats of benthic invertebrates in a shallow tropical lake. *Hydrobiologia* **158**: 125-131.
- Chávez, M., G. Vilaclara, A. Lugo, J. Alcocer, M.R. Sánchez y M. Gaytán. 1993. *El distrito lacustre de Oriental: ejemplo de gradientes limnológicos de una cuenca endorréica actual*. pp. 48-50. In: Memorias del First International Conference on Climatic Change in Mexico. UMEC y UNAM. Taxco.
- Colburn, E.A. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. *Hydrobiologia* **158**: 215-226
- Cole, G.A. 1968. *Desert limnology*. pp. 423-386. In: Brown, G.W. (ed.). Desert biology. Academic Press. Nueva York.
- Cole, G.A. 1979. *Textbook of Limnology*. The C.V. Mosby Company. San Luis. 426pp.
- Dejoux, C. 1993. Benthic invertebrates of some saline lakes of the Sud Lipez region, Bolivia. *Hydrobiologia* **30**:8-18.
- Edmondson, W.T. 1959. *Fresh-water biology*. John Wiley & Sons. Nueva York. 1,248pp.
- Esteves, F.A. 1988. *Fundamentos de limnología*. Interciencia/FINEP. Río de Janeiro. 575pp.
- Ewald, U., E. Seele y J. Alcocer. 1994. Tequesquite -A Story with loose ends (The occurrence of natural soda in Mexico). *Journal of Salt-History* **2**: 71-100.
- Galat, D.L., E.L. Lider, S. Vigg y S.R. Robertson. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U.S.A. *Hydrobiologia* **82**: 281-317.
- Galat, D.L., M. Coleman y R. Robinson. 1988. Experimental effects of elevated salinity on three benthic invertebrates in Pyramid Lake, Nevada. *Hydrobiologia* **158**: 133-144.
- García, A. 1988. *Generalidades del análisis de cúmulos y del análisis de componentes principales*. Instituto de Geografía, UNAM. México. 29pp.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. México. 217pp.
- Garzón, M.A. 1990. Caracterización saprotrófica de los lagos cráter de la región de Los Llanos, Pue. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 101pp.

- Gasca, A. 1982. *Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz*. Colección Científica Prehistoria No. 98. Inst. Nal. Atrop. Hist. de México. México. 55pp.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 298pp.
- Hammer, U.T. 1986. *Saline lake ecosystems of the world*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 616pp.
- Hammer, U.T., J. Shames y R.C. Haynes. 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* **105**: 1-26
- Hammer, U.T., J.S. Sheard y J. Kranabetter. 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hidrobiologia* **158**: 145-166.
- Hayford, B.L., J.E. Sublette y S.J. Herrmann. 1995. Distribution of chironomids (Diptera: Chironomidae) and ceratopogonids (Diptera: Ceratopogonidae) along a Colorado thermal spring effluent. *Journal of the Kansas Entomological Society* **68(2)**: 77-92.
- Herbst, D.B. 1988. Comparative population ecology of *Ephydra hians* Say (Diptera: Ephydriidae) at Mono Lake (California) and Abert Lake (Oregon). *Hydrobiologia* **158**: 145-166.
- Herbst, D.B. 1990. Distribution and abundance of the alkali fly (*Ephydra hians*) Say at Mono Lake, California (USA) in relation to physical habitat. *Hydrobiologia* **197**: 193-205.
- Herbst, D.B. y T.J. Bradley. 1993. A population model for the alkali fly at Mono Lake: depth distribution and changing habitat availability. *Hydrobiologia* **267**: 191-201.
- Hurlbert, S.H. y A. Villalobos-Figueroa. 1982. *Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies*. San Diego state University, California. 529pp.
- Ibañez-Bernal, S. 1991. *Algunas consideraciones sobre la morfología y taxonomía de la familia Ceratopogonidae (Diptera), con especial referencia en los grupos hematófagos de México*. pp. 100-104. In: Memorias del Curso Teórico-Práctico de artrópodos transmisores de enfermedades. Facultad de Veterinaria y Zootecnia, UNAM.
- Jackson, M.L. 1976. *Análisis químicos del suelo*. Omega. España. 662pp.
- Lind, O.T. 1979. *Handbook of common methods in limnology*. C.V. Mosby Company. San Luis. 199pp.

- Linley, J.R., F.D.S. Evans y H.T. Evans. 1970. Seasonal emergence of *Culicoides furens* (Diptera: Ceratopogonidae) at Vero Beach, Florida. *Annals of the Entomological Society of America* **63**(5): 1332-1339.
- Linley, J.R. y G.M. Adams. 1972. Ecology and behaviour of immature *Culicoides melleus* (Coq.) (Dipt., Ceratopogonidae). *Bull. Ent. Res.* **62**: 113-127.
- Lugo, A., J. Alcocer, M.R. Sánchez y E. Escobar. 1993. Trophic status of tropical lakes indicated by littoral protozoan assemblages. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 441-443.
- Magon, G.J., D.V. Hagan, D.L. Kline y J.R. Linley. 1990. Habitat characteristics and phenology of larval *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) from a coastal Georgia salt marsh. *Environmental Entomology* **19**(4): 1068-1074.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1,010pp.
- McCafferty, W.P. 1981. *Aquatic entomology*. Science Books International. Boston. 448pp.
- Millar, C.E., Turk, L.M. y H.D. Foth. 1980. *Fundamentos de la ciencia del suelo*. CECSA. México. 527pp.
- Montoya, M.J. y L. Peralta. 1995. Ecología de los oligoquetos de los lagos maars de la porción suroriental del Altiplano Mexicano. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 62pp.
- Ortíz, V.B. y C. Ortíz. 1980. *Edafología*. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 331pp.
- Payne, A.I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. John Wiley & Sons. Chichester. 301pp.
- Pennak, W.R. 1978. *Fresh-water invertebrates of the United States*. John Wiley & Sonc. Inc. Nueva York. 803pp.
- Perthuisot, J.P. 1991. On the concept and nature of athalassic (non-marine) saline water. *Salinet* **6**: 86-90.
- Petrovic, G. 1980. Physico-chemical aspect of alkaline ponds in Yugoslavia. pp. 89-95. In: M. Dokulil, H. Metz & D. Jewson (ed.). *Shallow Lakes. Contributions to their Limnology* **3**.
- Pielou, E.C. 1984. *The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination*. John Wiley & Sons. Nueva York. 263pp.

- Pla, L.E. 1986. *Análisis multivariado: método de componentes principales*. OEA. Serie Matemáticas, Monografía 27. Washington. 94pp.
- Ramírez-García, P. y A. Novelo. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. México*. **46**: 75-88.
- Ramírez-García, P. y F. Vázquez-Gutiérrez. 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.
- Reyes, C.M. 1979. *Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala*. Colección Científica Prehistoria No 71. Inst. Nal. Antrop. Hist. México. México. 50pp.
- Stephens, D.W. 1990. Changes in lake levels, salinity and the biological community of Great Salt Lake (Utah, USA), 1847-1987. *Hydrobiologia* **197**: 139-146.
- Timms, B.V. 1982. A study of the benthic communities of twenty lakes in the South Island, New Zealand. *Freshwater Biology* **12**: 123-138.
- Timms, B.V. 1983. A study of benthic communities in some shallow saline lakes of western Victoria, Australia. *Hydrobiologia* **105**: 165-177.
- Timms, B.V. 1993. Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia. *Hydrobiologia* **267**: 269-289.
- 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, UNAM. 44pp.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 435-440.
- Weber, C.I. 1973. (ed.). *Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents*. Macroinvertebrates. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati. 38pp.
- Wetzel, R.G. 1975. *Limnology*. Saunders. 1a ed. Filadelfia. 743pp.
- Wetzel, R.G. 1981. *Limnología*. Omega. Barcelona. 679 pp.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. Saunders. 2a ed. Florida. 767pp.

- Williams, D.D. 1983. The natural history of a nearctic temporary pond in Ontario with remarks on continental variation in such habitats. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **68(2)**: 239-253.
- Williams, D.D. 1996b. Environmental constraints in temporary fresh water and their consequences for the insect fauna. *J.N. Am. Benthol. Soc.* **13(4)**: 634-650.
- Williams, D.D. y B.W. Feltmate. 1992. *Aquatic insects*. Cab. International. Oxon. 358pp.
- Williams, D.D. y H.B. Hynes. 1976. The ecology of temporary streams. I. The fauna of two Canadian streams. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **61(6)**: 761-787.
- Williams, D.D. y H.B. Hynes. 1977. The ecology of temporary streams. II. General remarks on temporary streams. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **62(1)**: 53-61.
- Williams, D.D. y N.E. Williams. 1976. Aspects of the ecology of the faunas of some brackish-water pools on the St. Lawrence north shore. *Canadian Field-Naturalist* **90(4)**: 410-415.
- Williams, W.D. 1972. *The uniqueness of salt lake ecosystems*. pp. 349-361. In: Z. Kajak y A. Hillbricht-Ilkowska (eds.). Productivity problems in freshwaters. IBP-UNESCO. Polonia.
- Williams, W.D. 1981. The limnology of saline lakes in Western Victoria: a review of some recent studies. *Hydrobiologia* **82**: 233-260.
- Williams, W.D. 1989. International consortium for salt lake research. Proposal. *Salinet* **1**: 2-3.
- Williams, W.D. 1996a. The largest, highest and lowest lakes of the world: saline lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **26**: 61-79.
- Williams, W.D. y M.J. Kokkinn. 1988. The biogeographical affinities of the fauna in episodically filled salt lakes: a study of Lake Eyre South, Australia. *Hydrobiologia* **158**: 227-236.
- Williams, W.D., A.J. Boulton y R.G. Taaffe. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hidrobiologia* **158**: 29-67
- Wirth, W.W. y C. Morris. 1985. The taxonomic complex, *Culicoides variipennis*. pp. 165-175. In: A. R. Liss. (ed.). *Bluetongues and related orbiviruses*.

ANEXOS

# Componente	Varianza (%)	% acumulativo	Eigenvalores
1	75.13901	75.13901	2.96548
2	22.58812	97.72713	0.89148
3	2.06794	99.79507	0.08161
4	0.20493	100.00000	8.08×10^{-3}
5	0.00000	100.00000	2.93×10^{-11}
6	0.00000	100.00000	3.98×10^{-13}
7	0.00000	100.00000	2.97×10^{-13}
8	0.00000	100.00000	1.14×10^{-13}
9	0.00000	100.00000	1.05×10^{-13}
10	0.00000	100.00000	2.38×10^{-14}
11	0.00000	100.00000	3.37×10^{-15}
12	0.00000	100.00000	9.38×10^{-17}
13	0.00000	100.00000	-1.00×10^{-16}

Anexo 1. Eigenvalores y porcentaje de varianza del Análisis de Componentes Principales ambiental de Tecuitlapa Norte, Puebla

# Componente	Varianza (%)	% acumulativo	Eigenvalores
1	91.31762	91.31762	1.60062
2	7.81940	99.13702	0.08811
3	0.85925	99.99628	0.02953
4	0.00372	100.00000	8.29×10^{-5}
5	0.00000	100.00000	4.60×10^{-15}
6	0.00000	100.00000	2.27×10^{-15}
7	0.00000	100.00000	6.21×10^{-16}
8	0.00000	100.00000	1.36×10^{-16}
9	0.00000	100.00000	1.24×10^{-16}
10	0.00000	100.00000	9.79×10^{-18}
11	0.00000	100.00000	-1.96×10^{-17}
12	0.00000	100.00000	-4.05×10^{-17}
13	0.00000	100.00000	-5.22×10^{-17}

Anexo 2. Eigenvalores y porcentaje de varianza del Análisis de Componentes Principales biológico (abundancia) de los macroinvertebrados bentónicos de Tecuitlapa Norte, Puebla