

#9

63



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

DENSIDAD Y BIOMASA DE LA MEIOFAUNA DE LA ZONA LITORAL DE LOS LAGOS-CRATER ALCHICHICA, QUECHULAC Y TECUITLAPA, PUEBLA, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

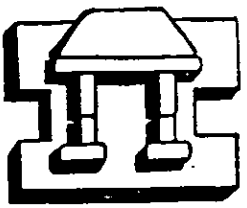
B I O L O G O

P R E S E N T A

MARIA DEL CARMEN HERNANDEZ FONSECA

298500

DIRECTOR DE TESIS: DR. JAVIER ALCOCER DURAND



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEXICO

2001



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

Con cariño

A mis padres:

*Manuel Hernández Rivera.
Juana Fonseca Viguera.*

A mi hermana

Gina

y a mi abuelita

Amalia

Gracias por todo.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por su apoyo económico a través de los proyectos 0956-N9111 y 25430-T, así como a DGAPA (IN204597).

Al Dr. Javier Alcocer por su acertada dirección y apoyo en la realización de este trabajo.

A Laura Peralta por su valiosa ayuda y apoyo durante todo este tiempo.

A Luis Oseguera por su ayuda y observaciones en el presente trabajo.

A los revisores de tesis por todas sus sugerencias:

Dra. Elva Escobar Briones
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
M. en C. Rafael Chavez López
Biol. Felipe de Jesus Cruz López

A todos los integrantes del laboratorio de Limnología, por las facilidades brindadas durante la elaboración de este trabajo, especialmente a la Dra. Rosario Sánchez.

A mis amigas de la prepa: Gaby Campos y Sandra Moncisbays, gracias por su amistad.

A mis amigos y compañeros de la carrera por haber compartido conmigo una parte de su vida:

Adrián, Bárbara, Elba, Isaac, Israel C., Joel, Josefina, Juan, Lalo, Lupita, Lysset, Maribel, Martín, Miguel, Nicolás, Pedro M., Rosalinda, Víctor.

Y a mi amiga por siempre *Rosi* (+).

ÍNDICE GENERAL

Pág.

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVO	6
ÁREA DE ESTUDIO.....	7
ANTECEDENTES.....	11
MÉTODO.....	14
RESULTADOS.....	17
COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA Y SU DISTRIBUCIÓN.....	17
RIQUEZA TAXONÓMICA.....	19
DENSIDAD Y BIOMASA.....	20
Variación por estación.....	20
Variación anual por lago.....	21
Variación temporal por lago.....	21
Variación anual por taxón.....	25
Variación temporal por taxón.....	26
RELACIÓN FRECUENCIA ABUNDANCIA.....	34
DISCUSIÓN.....	35
COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA.....	35
RIQUEZA TAXONÓMICA.....	36
DENSIDAD Y BIOMASA.....	36
Variación anual por lago.....	36
Variación temporal por lago.....	38
Variación anual por taxón.....	38
Oligoquetos.....	39
Ostrácodos.....	40
Nemátodos.....	41
Copépodos harpacticoides.....	41
Anfípodos.....	42
Culícidos.....	43
CONCLUSIONES.....	44
BIBLIOGRAFÍA.....	45

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1. Localización geográfica de la cuenca Oriental y los lagos-cráter de Puebla, México.....	7
Fig. 2. Localización de las estaciones de muestreo en los lagos.....	14
Fig. 3. Dendrograma de similitud (1-r Pearson) basado en la densidad de la meiofauna litoral de las estaciones muestreadas.....	20
Fig. 4. Variación temporal de la densidad para cada uno de los lagos estudiados.....	23
Fig. 5. Variación temporal de la biomasa para cada uno de los lagos estudiados.....	24

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características ambientales de los lagos – cráter Alchichica, Quechulac, Tecuitlapa y Tecuitlapa Norte.....	10
Tabla 2. Lista taxonómica de la meiofauna de la zona litoral de los lagos estudiados.....	17
Tabla 3. Distribución de las especies de meiofauna en la zona litoral de los lagos estudiados.....	18
Tabla 4. Variación temporal de la riqueza específica de la meiofauna litoral por lago.....	19
Tabla 5. Densidad y biomasa promedio anual por taxón para cada uno de los lagos – cráter estudiados.....	22
Tabla 6. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón para Alchichica.....	27
Tabla 7. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón para Quechulac.....	29
Tabla 8. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón para Tecuitlapa.....	31
Tabla 9. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón para Tecuitlapa Norte.....	33
Tabla 10. Especies dominantes, raras y estacionales de la meiofauna de la zona litoral de los lagos – cráter de Puebla.....	34
Tabla 11. Comparación de la densidad y biomasa promedio anual de meiofauna litoral de los lagos – cráter con la de otros cuerpos acuáticos del mundo.....	37

RESUMEN

Se estimó la composición, densidad, biomasa y distribución de la meiofauna en la zona litoral de cuatro lagos - cráter de Puebla a lo largo de un ciclo anual. Estos lagos presentan diferente salinidad y en base a ello se caracterizan por ser salinos (Alchichica y Tecuitlapa Norte) y dulceacuícolas (Quechulac y Tecuitlapa). La riqueza taxonómica fue reducida con tan solo nueve taxa: siete en Quechulac, seis en Alchichica y Tecuitlapa y dos en Tecuitlapa Norte. Los nemátodos, copépodos harpacticoides y ostrácodos forman parte de la meiofauna permanente, mientras que los oligoquetos, anfípodos y culícidos son meiofauna temporal. Cinco taxa fueron dominantes (Nematoda, *Limnocythere* sp.1, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* y *Culicoides occidentalis*), tres raras (*Bryocamptus*, *Hyaella azteca* y *Pristina aquiseta*) y una estacional (*Limnocythere* sp.2).

La distribución de los organismos meiobentónicos fue similar para tres lagos (Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa) que presentaron cuatro taxa en común (*Bryocamptus*, *H. azteca*, *L. hoffmeisteri* y Nematoda); *T. tubifex* y *P. aquiseta* solo fueron registradas en Quechulac y *C. occidentalis* solo en Tecuitlapa Norte. *Limnocythere* sp.2 fue la única especie que estuvo presente en todos los lagos.

Los valores menores de densidad y biomasa promedio anual correspondieron a Tecuitlapa con 8015 ± 8079 org/m² (0.0246 ± 0.0246 gC/m²), seguido por Quechulac con 9815 ± 5047 org/m² (0.1817 ± 0.1649 gC/m²), Alchichica con una densidad de 43578 ± 40566 org/m² (0.3638 ± 0.6643 gC/m²) y, finalmente, Tecuitlapa Norte que presentó valores muy superiores con 56235 ± 64221 org/m² (3.4193 ± 5.2504 gC/m²). Los organismos que tuvieron una contribución mayor a la densidad fueron en general, el oligoqueto *L. hoffmeisteri*, los nemátodos y el culícido *C. occidentalis*, mientras que para la biomasa la mayor contribución correspondió a las especies *L. hoffmeisteri*, *H. azteca*, *Limnocythere* sp.1 y *C. occidentalis*.

Los valores de riqueza taxonómica, densidad y biomasa de los lagos estudiados fueron reducidos en general y no mostraron un patrón de variación temporal definido. La riqueza taxonómica más reducida (2 taxa) y los valores de densidad más elevados y biomasa hasta 10 veces mayores que la del resto de los lagos caracterizaron al lago Tecuitlapa Norte por ser diferente a los demás (tipo alcalino-sódico con elevada salinidad y pH). Fue el único lago en donde ocurrió la especie *C. occidentalis*.

INTRODUCCIÓN

El “bentos” es la asociación de especies que viven en o sobre el sedimento, litoral o profundo, de los cuerpos acuáticos (Wetzel 1981). Los grupos que lo componen se dividen en tres categorías de acuerdo a su tamaño. La macrofauna está integrada por aquellos organismos que son retenidos en un tamiz de 0.59 mm de apertura de malla (APHA *et al.* 1985, Weber 1973, Wetzel y Likens 1979); a los que pasan a través de esta malla, pero que son retenidos por una de 0.062 mm se les denomina meiofauna. Finalmente, el microbentos está constituido por organismos inferiores a 0.062 mm (Gray 1981).

La meiofauna es un componente del bentos cuya contribución a la biomasa e intercambio de energía se desconoce (Feller 1984), ya que se le ha prestado poca atención debido a su talla reducida, especialmente en los ambientes tropicales. Existen pocos estudios de la ecología de la comunidad meiofaunal, especialmente en lagos y aguas corrientes (Schiemer *et al.* 1969, Biro 1973, Särkka y Paasivirta 1972, Holopainen y Paasivirta 1977, Pehofer 1989 todos *in* Martens y Schockaert 1986). Los registros sobre su densidad y biomasa en aguas mexicanas son prácticamente inexistentes, refiriéndose los estudios principalmente a aguas marinas (Escobar *et al.* 1997). Los primeros estudios cuantitativos de la meiofauna lacustre son los de Strayer (1985 *in* Giere 1993).

Este componente bentónico está restringido a los centímetros más superficiales del sedimento, donde éste consiste en arena fina y lodo ricos en partículas orgánicas y frecuentemente está cubierto con vegetación. La concentración de sustancias inorgánicas y orgánicas disueltas es, a menudo, de 40 a 50% más alta que en el resto del agua del lago. La meiofauna está constituida principalmente por nemátodos, copépodos harpacticoides, ostrácodos y oligoquetos juveniles (Giere 1993). Otros grupos se consideran insignificantes. Sin embargo, datos de la literatura muestran muchas variaciones, ya que también se han categorizado estos grupos por su ciclo de vida. Si son organismos que pasan todo su ciclo de vida en el meiobentos se consideran un componente constante o “eumeiobentos”, mientras que los estadios juveniles del macrobentos se consideran representantes temporales o “pseudomeiobentos” (Sergeeva 1999). Estas variaciones parecen depender así mismo de la

localidad geográfica y la situación climática del cuerpo de agua estudiado. Las fluctuaciones estacionales de las variables ambientales determinan la dinámica poblacional y proporcionan comparaciones cuantitativas de lagos climática y estacionalmente diferentes (Giere 1993).

La distribución meiobentónica está relacionada principalmente con variables físicas y químicas (Giere 1993). Así mismo, se sabe que el hábitat de la meiofauna se caracteriza por dos factores principales: tamaño del grano del sedimento (textura) y el movimiento del agua (hidrodinámica). El tamaño y compactación del grano determinan el espacio intersticial aprovechable en medio de éstos por lo que se considera a la meiofauna como habitante del hábitat intersticial (Coull y Bell 1979 *in* Martens y Schockaert 1986). En hábitats arenosos los organismos del meioentos son menos dinámicos presentando una baja diversidad, densidad y riqueza específica; sin embargo, en hábitats lodosos y arcillosos la diversidad y densidad de las especies son altas y todos los órdenes están representados. En general, la meiofauna tiene una capacidad alta para ocupar nuevos nichos ecológicos y responder en una variedad de formas a diversas variables abióticas (temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, etc.). Sin embargo, existen estudios que sugieren que la distribución de la meiofauna es generada por preferencias alimenticias selectivas y, directa o indirectamente, por las interacciones tróficas (Findlay 1981, Fleeger *et al.* 1990, Blanchard 1991, todos citados *in* Giere 1993). La meiofauna generalmente se encuentra en la superficie del sedimento, busca y consume partículas alimenticias de tamaño, forma y calidad determinadas, por lo tanto la estructura de la comunidad es mantenida por un comportamiento alimenticio estrictamente selectivo y altamente especializado (Lampadariou *et al.* 1997).

En general, la correlación entre la estructura del sedimento y la distribución de la meiofauna es grande, particularmente en áreas litorales. Lo anterior está relacionado directamente con la dominancia y diversidad de la meiofauna (Giere 1993), donde el contenido orgánico del sedimento es un factor nutricional decisivo en la densidad y abundancia de los organismos (McLachlan *et al.* 1981 *in* Giere 1993). Su patrón de distribución en la zona litoral refleja la disponibilidad de oxígeno, heterogeneidad del hábitat y recursos alimenticios –todos estos mayores en la zona litoral– (Thorp y Covich 1991), donde las macrofitas reducen la depredación en el macroentos (Hershey 1985 *in* Thorp y Covich 1991), ya que son un refugio

para los organismos que tienen dificultad para escapar de sus depredadores (Thorp y Covich 1991).

La meiofauna juega un papel ecológico importante ya que forma parte de la dieta de organismos de niveles tróficos superiores como la macrofauna y peces de interés comercial (Herman y Heip 1985, Laserre 1979 *in* Escobar *et al.* 1997; Martens y Schockaert 1986; Coull 1973, Lee *et al.* 1976, Tenore 1977, Briggs *et al.* 1979, Bregnballe 1961, Sibert *et al.* 1977, Fenchel 1978, todos *in* Feller 1984), además de su importante intervención en la remineralización de los nutrientes y en poner el detrito disponible para los macroconsumidores (Tenore *et al.* 1977 *in* Coull y Palmer 1984). Por su gran sensibilidad y rápida reacción a los cambios ambientales, su reducida movilidad y su estrategia reproductiva, la meiofauna permite caracterizar el efecto de las perturbaciones (Radziejewka y Drzycimski 1988, Montagna *et al.* 1986, Reish 1959, Heip 1980, Herman *et al.* 1984 a, b, todos *in* Escobar *et al.* 1997), reconocer el estado trófico de los lagos, así como su estadio evolutivo (Wetzel 1981); en sustratos arenosos funcionan primariamente como regeneradores de nutrientes. Representan una contribución importante en los mecanismos de aceleración y bioturbación de las partículas de materia orgánica y la colonización de bacterias y subsecuente remineralización de nutrientes (Feller 1984). Recientemente se han incrementado los estudios de la meiofauna, considerando su importancia como organismos indicadores potenciales de trastornos o daños antropogénicos en los ecosistemas acuáticos (Coull y Chandler 1992 *in* Lampadariou *et al.* 1997).

Muestrear cuantitativamente, así como investigar más a fondo la meiofauna de los lagos es mucho más fácil y accesible que otros sistemas de agua dulce como los ríos. Sin embargo, frecuentemente no existen datos cuantitativos sobre la abundancia de la meiofauna en lagos, su fluctuación y producción, aunque su potencial ecológico sea alto, por lo que resulta necesario realizar estudios sobre la meiofauna lacustre (Giere 1993).

La información existente para la meiofauna es escasa en aguas interiores mexicanas, por lo que resulta necesario hacer estudios de la ecología de la meiofauna para conocer su estructura y función dentro de los cuerpos acuáticos. México posee en general un número reducido de cuerpos acuáticos lénticos. A lo largo del Cinturón Volcánico Transmexicano (CVTM) se

encuentran numerosos lagos-cráter tipo “maars”. La cuenca de estos lagos es de origen volcánico explosivo, catalogado como Tipo 11 de la clasificación de Hutchinson (1957). Son depresiones pequeñas con diámetros menores a 2 kilómetros, presentan formas casi circulares y pueden ser muy profundos (más de 100 m) con relación a su pequeña área superficial (Wetzel 1979). En la Cuenca Oriental, en el extremo oriental del Eje Neovolcánico Mexicano, se localizan seis lagos-cráter o axalapazcos (del náhuatl que significa “vasijas de arena llenas de agua”) que son alimentados principalmente por las aguas del manto freático, y en menor medida por la precipitación pluvial directa (Álvarez 1950). Cada uno de los lagos puede ser considerado como un ecosistema en diferente grado de complejidad ecológica (Alcocer y Escobar 1990), establecido por la concentración salina, como lo menciona Williams (1972), así como por su estado trófico.

OBJETIVO

El objetivo de este trabajo fue determinar la estructura de la comunidad meiobentónica litoral (composición, riqueza específica, densidad y biomasa), y describir su variación estacional a lo largo de un ciclo anual en cuatro lagos cráter de Puebla (Alchichica, Quechulac, Tecuitlapa y Tecuitlapa Norte). Debido a que el enfoque de este estudio fue exploratorio, se considera de naturaleza descriptiva, y por tal motivo no se prueba hipótesis alguna.

ÁREA DE ESTUDIO

Oriental es una cuenca endorréica limitada al este por el Citlaltépetl, al oeste y noroeste por la Sierra de Puebla –incluyendo la Malinche-, al norte por el Cerro Pizarro y hacia el sur las delimitaciones son imprecisas por falta de alturas considerables (Díaz y Guerra, 1979). Comprende un área de 4,982 km² (Alcocer *et al.* 1998a) y se localiza a una altura mínima de 2,312 msnm, entre las coordenadas 18°56'51" - 19°43'25" N y 97°07'10" - 98°03'04" W (Alcocer *et al.* 1998b) (Fig. 1).

Los lagos – cráter se encuentran en la parte oriental y sur de la cuenca (Reyes 1979). Álvarez (1950) clasificó a estos lagos en dos grupos: Techachalco (Alchichica y Quechulac) en los Llanos de San Juan y el de Aljojuca (Tecuítlapa y Tecuítlapa Norte) en los Llanos de San Andrés.

El clima en los Llanos de San Juan es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica, mientras que en los de San Andrés es templado subhúmedo con lluvias en verano (García 1988).

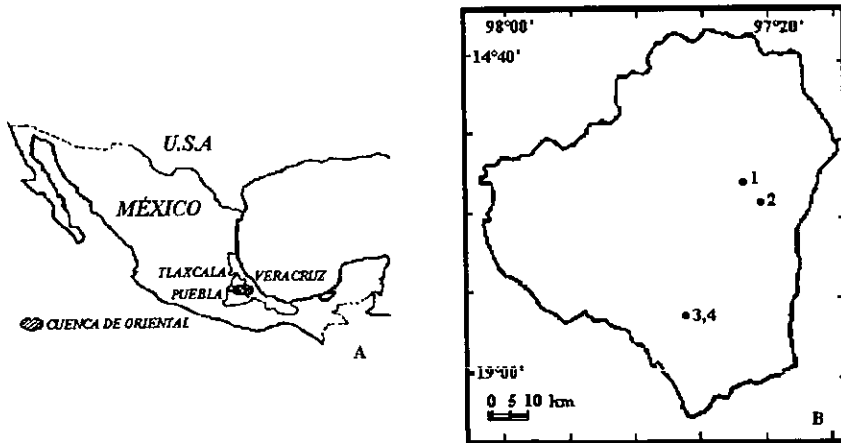


Fig. 1. Localización geográfica de la cuenca Oriental (A) y lagos-cráter de Puebla, México (B) (1 = Alchichica, 2 = Quechulac, 3 = Tecuítlapa, 4 = Tecuítlapa Norte) (tomado de Alcocer *et al.* 1998a).

El lago de Alchichica se localiza a los 19°24'13" N y a los 97°24'00" W (Fig. 1), a una altura de 2,345 msnm. Es un cono cinerítico con diferentes alturas en la corona debidas a la erosión diferencial. La composición litológica no es simétrica, capas de pómez y tezontle están interestratificadas con derrames basálticos (Reyes 1979). Posee un clima seco, con dos máximos de lluvias separados por dos estaciones secas. La forma es circular con un longitud máxima de 1,733 m. Su área es aproximadamente de 2 km², con un volumen de 70 millones de metros cúbicos y una profundidad máxima de 64.6 m (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). Las paredes de la cuenca son muy inclinadas incrementándose bruscamente la profundidad para finalizar en una plataforma de 60 m ligeramente desplazada hacia el NE y cortado por una más profunda de 64 m. La altura mínima desde el nivel del agua, en el lado este, es de escasos 20 m, en cambio en la parte oeste el desnivel es de unos 100m y corresponde al desnivel máximo desde el espejo del agua a la cima (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

Alchichica es un lago salino, con una zona litoral templada, de pH básico y una concentración de oxígeno disuelto de media a elevada (Tabla 1). Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas gruesas y finas con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a elevado. El sustrato en algunas zonas se encuentra totalmente desnudo, mientras que en otras están cubiertas parcial o totalmente por macrofitas acuáticas (*Ruppia maritima*) y algas bentónicas (Alcocer 1995).

El lago de Quechulac se localiza a los 19°21'11" N y 97°21'14" W (Fig. 1), a una altura promedio de 2,395 msnm. Posee una forma elipsoidal, cuenta con paredes abruptas, las isobatas siguen la forma de la línea de costa, a 30 m hay una planicie irregular (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). Su cráter es simétrico formado por cenizas andesíticas y lapilli de pómez, presenta una erosión más avanzada que Alchichica (Reyes 1979). Es un lago

dulceacuícola, cuya zona litoral presenta aguas oxigenadas, templadas y con un pH básico (Tabla 1). Presenta un sedimento grueso terrígeno compuesto por grava arenosa, con cantidad baja de materia orgánica y carbonatos. El sustrato se encuentra cubierto escasamente por algas bentónicas y vegetación monofítica (Alcocer 1995). Se han registrado cinco especies de hidrófitos entre las que destacan *Scirpus californicus* y *Potamogeton pectinatus* (Ramírez-García y Novelo 1984).

Tecuitlapa se localiza a los 19°07'09" N y 97°34'00" W con una altura promedio de 2,390 msnm. Presenta una forma irregular en proceso degenerativo (Fig. 1). Su profundidad media es menor a la del resto de los lagos (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). La composición litológica de este cráter es básicamente de derrames basálticos (Reyes 1979). Es un lago dulceacuícola (Tabla 1), con aguas templadas, básicas y bien oxigenadas; presenta un sedimento rico en materia orgánica y moderada de carbonatos. La textura del sedimento superficial es mediana y está compuesta por arena muy fina (Alcocer 1995). La flora acuática la constituyen un total de siete especies entre las cuales destacan *Eleocharis montevidensis*, *Juncus andicola* y *Juncus mexicanus* (Ramírez-García y Novelo 1984).

Tecuitlapa Norte es un lago pequeño (aproximadamente de 200 m de largo por unos 30 m de ancho cuando está a su máximo nivel) situado al noroeste de Tecuitlapa (Fig. 1). Es un lago somero (0.5 m) de dimensiones reducidas. Presenta una pendiente poco pronunciada (Oseguera 1997). Por su concentración de sales ha sido caracterizado como un lago salino del tipo alcalino-sódico, con un pH básico (Tabla 1). Carece de vegetación acuática macrofítica, pero presenta una cantidad elevada de *Spirulina* (Vilaclara *et al.* 1993 in Alcocer *et al.* 1999) y una gran cantidad de materia orgánica de origen alóctono (Garzón 1990 in Alcocer *et al.* 1999). El sedimento es arenoso con contenido alto de materia orgánica (Alcocer *et al.* 1999).

Tabla 1. Características ambientales de los lagos-cráter Alchichica (ALC), Quechulac (QUE), Tecuítlapa (TEC) y Tecuítlapa Norte (TECN) (Tomado de Alcocer 1995 y *Oseguera 1997).

ESTACIÓN/LAGO	ALC1	ALC2	ALC3	ALC4	ALC5	ALC	QUE	TEC	TECN*
Salinidad (g/L)	7.2	7.2	7.4	6	7.1	6.0-7.4	0.1	1	36.3
pH (unidades de pH)	9	9	9	8.9	9	8.9-9	8.9	9.8	10.6
Temperatura (°C)	20.4	18.3	20	24.9	19.9	20.9	17.5	21.1	24.9
Oxígeno disuelto (mg/L)	7.3	6.5	6.5	12.3	9.1	8.1	5.9	9.3	11.4
Tamaño de grano (ø)	0.2	1.6	1.3	2.3	1.7	1.4	0.2	2.2	
Materia orgánica (%)	5.6	5	2.8	8.4	6.4	4.7	2.8	7.8	7.7
Macrófitas emergentes (%)	0	0	0	0	0	0	100	0	0
Macrófitas sumergidas (%)	25	0	0	100	75	40	0	100	0
Algas bentónicas (%)	0	0	0	0	25	5	25	0	100

ANTECEDENTES

Dentro de los trabajos geológicos que describen la cuenca de Oriental están los realizados por Dolfus *et al.* (1867 *in* Gasca, 1981) que son observaciones y estudios previos sobre los axalapazcos de la Cuenca Oriental; Ordoñez (1905, 1906 *in* Gasca 1981) quien realiza una descripción general de la morfología de los axalapazcos así como una secuencia geológica de la zona; Haro (1910 *in* Gasca 1981) hace comentarios generales de algunos de los lagos; Moser (1968 *in* Gasca 1981) supone que la génesis de los axalapazcos está relacionada con el vulcanismo en un ambiente kárstico; Gasca (1981) explica el origen volcánico explosivo de los cráteres que actualmente albergan a los axalapazcos. En cuanto a las regiones naturales del Estado de Puebla, Fuentes (1972) describe la climatología, edafología y vegetación de la zona mientras que Reyes (1979) realiza un estudio de la geología de la Cuenca Oriental.

En relación a los estudios biológicos, Taylor (1943) describe una especie de ajolote *Ambystoma subsalsum*, adaptado a las aguas salinas de Alchichica. Posteriormente Brandon *et al.* (1981) encuentra que Taylor basó su descripción en ejemplares de *A. tigrinum* y describen al anfibio endémico de Alchichica bajo el nombre de *A. taylorii*. Calderón y Rodríguez (1986) determinan el estado actual de la población de este anfibio catalogado por la Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (1987) como una especie mexicana en peligro de extinción. Flores-Villela (1993) cataloga esta especie como endémica del Eje Volcánico Transversal, siendo la localidad tipo Alchichica. Para este mismo lago, De Buen (1945), menciona una nueva especie y subespecie del género *Poblana* (*Poblana alchichica alchichica*), mencionando su posible origen. Un estudio sobre la biología de la especie citada lo realizó Vázquez (1982). Guerra (1986) establece la clara diferenciación morfométrica entre los

géneros *Poblana* y *Chirostoma*, conclusión opuesta a los resultados de Echelle y Echelle (1984) sobre la evolución genética de los aterínidos de la Mesa Central de México, quienes consideran que *Poblana* forma parte de *Chirostoma*. Información adicional sobre *Poblana* la presenta Barbour (1973) en su historia biogeográfica de *Chirostoma*. Por otra parte Miller (1986) trabaja con la composición y derivación de la fauna íctica dulceacuícola de México. Otras investigaciones biológicas fueron realizadas por Soto *et al.* (1977) quienes describen la vegetación terrestre comprendida en la región de Alchichica-Perote por medio de percepción remota.

Respecto a la microflora, Vera y Ortiz (1980) estudiaron su diversidad y distribución vertical a lo largo de un ciclo anual en Alchichica. Con posterioridad, Arredondo *et al.* (1984) correlacionan el fitoplancton del lago de Alchichica con algunos parámetros fisicoquímicos mediante el análisis de componentes principales. La vegetación macrofítica de los lagos, su distribución, producción y ecología es estudiada por Ramírez (1983a, 1983b), Ramírez-García y Novelo (1984), mientras que Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) realizan un estudio limnobotánico de la zona litoral de los lagos cráter. Lugo (1993) realizó un estudio de las comunidades litorales de protozoarios mediante el método de colonización de sustratos artificiales; Lugo *et al.* (1994) proveen una descripción general de los lagos cráter, enfatizando la importancia de su conservación. Además, Lugo *et al.* (1998) realizan un estudio de los protozoarios litorales de dos lagos cráter salinos (Alchichica y Atexcac) utilizando un métodos de colonización. Posteriormente, Lugo *et al.* (1999) discuten la distribución del copépodo *Leptodiptomus novamexicanus* y Garfias (2000) estudia la variación poblacional temporal y vertical de la misma especie. Tirado (2001) describe la composición y variación de la asociación de rotíferos plánticos.

Entre los trabajos de recopilación de la información limnológica existente sobre el lago de Alchichica se reconocen los de Escobar y Alcocer (1983) y Alcocer y Escobar (1988). Garzón (1990) efectúa la caracterización de los lagos desde dos puntos de vista, saprobio y trófico. Alcocer *et al.* (2000) estudian la estratificación de la columna de agua en Alchichica así como sus implicaciones.

Alcocer *et al.*(1993a) describen los principales componentes de la macrofauna bentónica litoral de los axalapazcos mexicanos, mientras que Alcocer *et al.* (1993b) describen las especies de quironómidos litorales presentes en el lago de Alchichica. Posteriormente Ubeda y Estrada (1994), determinan la variación temporal de las comunidades macrobentónicas de los lagos-cráter, Montoya y Peralta (1995) realizan un estudio de la ecología de los oligoquetos de estos lagos. Oseguera (1997) realiza un estudio de la ecología de los macroinvertebrados bentónicos en Tecuitlapa Norte. Finalmente Escobar *et al.*(1998) describieron la composición de isótopos estables de carbono de las comunidades litorales y pelágicas en el lago de Alchichica.

MÉTODO

Se llevaron a cabo cinco muestreos bimestrales (Marzo, Mayo, Julio, Septiembre y Noviembre) durante 1990 en la zona litoral de los lagos-cráter Alchichica, Quechulac, Tecuitlapa y Tecuitlapa Norte, cubriendo un ciclo anual. Mediante una visita prospectiva se reconoció *a priori* la heterogeneidad de la zona litoral de los lagos, a través de las características texturales y contenido de materia orgánica sedimentaria, cobertura vegetal y grado de exposición al oleaje, entre otras. En los lagos más homogéneos se estableció una sola estación, tal fue el caso de Quechulac, Tecuitlapa y Tecuitlapa Norte. El lago más heterogéneo fue Alchichica donde fueron seleccionadas cinco estaciones (ALC1 – ALC5) (Fig.2). Quechulac es un lago de pendientes pronunciadas y escasa zona litoral. Tecuitlapa es un lago somero con mezclado continuo. Finalmente, Tecuitlapa Norte, además de somero es de dimensiones reducidas. Lo anterior justificó la elección de una sola estación de muestreo. Alchichica es el más grande de los lagos de la zona, con presencia de extensos afloramientos de “tufa” (CaCO_3 , MgCO_3) que propician una diversa zona litoral.

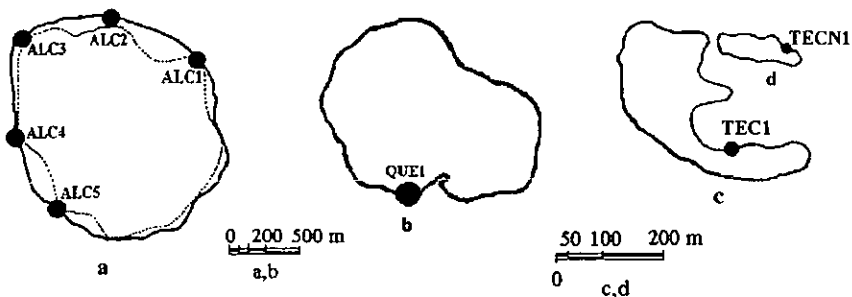


Fig. 2. Localización de las estaciones de muestreo en los lagos (a= Alchihica, b = Quechulac, c = Tecuitlapa, d = Tecuitlapa Norte).

La caracterización ambiental de la zona litoral se tomó de Alcocer (1995) y Oseguera (1997).

La obtención de organismos se realizó utilizando un nucleador manual de 4 cm de diámetro (con un área de cobertura aproximada de 12.6 cm²), con base en el criterio de Wells (1971 *in* Giere 1993) quien recomienda un área mínima de muestra de 10 cm². Esta técnica es la más recomendada para obtener meiofauna; es un método de índole cuantitativa usado para estudios de comportamiento, abundancia y monitoreos históricos, ya que estima el número y/o biomasa de los componentes de la comunidad de meiobentos por unidad de área, proporcionando información de su composición y riqueza específica (Alcocer 1995). Esta estrategia asegura que los organismos no escapen y se evite una subestimación de la densidad (Anderson y De Henau 1980). Se aseguró una penetración del nucleador en el sedimento de, al menos, 10 cm, ya que esta profundidad abarca más allá de lo sugerido para muestreos de meiobentos. La agregación del meiobentos en intervalos de pocos centímetros es frecuente, dependiendo del tipo de sustrato. Estos centímetros superiores son el refugio de la mayoría de meiofauna y se considera que poseen el 71% del total de la meiofauna presente (Giere 1993). Las muestras fueron tomadas por triplicado para dar una confiabilidad estadística y fueron reducidas en volumen tamizándolas *in situ*, a través de dos mallas, la primera con una abertura de 0.59 mm para retener el macrobentos (APHA *et al.* 1985, Wetzel y Likens 1979), y posteriormente a través de una de 0.062 mm de abertura de malla para retener la meiofauna (Gray 1981, Wetzel 1983). El tamizado fue colocado en bolsas de polietileno previamente etiquetadas y fijado con formaldehído al 10% adicionado con Rosa de Bengala (200 mg /L) para facilitar la separación de organismos (APHA *et al.* 1985). La separación y preclasificación de los organismos se llevaron a cabo en el laboratorio con la ayuda de pinzas entomológicas, agujas de disección y microscopio estereoscópico. Posteriormente, los organismos se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de claves generales (Edmonson 1959, Pennak 1978) y específicas para cada grupo encontrado (Brinkhurst *et al.* 1991). Los organismos fueron cuantificados para obtener la densidad (organismos/m²) y abundancia (organismos/especie). La densidad se expresó por unidad de superficie tal como lo hacen Grigelis (1984), Kasprzak (1984), Marchese (1987) y Tudorancea y Green (1975), entre otros autores.

La biomasa se determinó calculando el biovolumen, midiendo la longitud y ancho del cuerpo del organismo (se midieron un mínimo de 25 individuos para obtener las medidas promedio), estas dimensiones fueron multiplicadas por un factor establecido para cada taxón (Warwick y Price 1979 *in* Higgins y Thiel 1988). Los biovolúmenes obtenidos fueron multiplicados por el número de individuos presentes por unidad de área. Finalmente el biovolumen (nl) se transformó a peso seco ($\mu\text{g}/\text{m}^2$) y carbono (gC/m^2) mediante los factores propuestos por Gerlach 1971; Feller y Warwick 1988 (todos *in* Giere 1993) para poder realizar comparaciones con otros estudios.

Los datos biológicos obtenidos fueron transformados logarítmicamente [$\log(n+1)$] con el fin de que los valores más elevados no sesgaran los resultados. Posteriormente se aplicó un análisis de conglomerados [STATISTICA 6.0 (1998)] mediante un método de unión simple y como coeficiente de asociación se utilizó el de 1-r Pearson, los resultados fueron expresados a través de un dendrograma de similitud donde fueron agrupadas las estaciones con características biológicas similares (composición, densidad y biomasa). Además, el análisis permitió establecer comparaciones en la variación temporal de dichos parámetros entre las estaciones y los lagos. Posteriormente se elaboraron diagramas bivariados de frecuencia (%) *versus* abundancia [$\log_{10}(n+1)$] con el fin de categorizar los taxa encontrados, considerando **dominantes** aquellas con valores elevados de frecuencia y abundancia, **estacionales** las que fueron muy abundantes durante un corto periodo de tiempo y desaparecieron o se presentaron esporádicamente el resto de muestreo y **raras** las de baja abundancia y frecuencia. Finalmente, se analizaron los factores ambientales que mayor influencia tuvieron en la composición, distribución, densidad y biomasa de la meiofauna de los lagos.

RESULTADOS

COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA Y SU DISTRIBUCIÓN

Se determinaron un total de nueve taxa de meiofauna para la zona litoral de los cuatro lagos-cráter estudiados, los cuales pertenecen a tres phyla, tres clases, cinco ordenes, dos subordenes, cinco familias, ocho géneros y, al menos, nueve especies (en lo sucesivo se denominará "especie" a la categoría taxonómica más baja identificada). El grupo que presentó el mayor número de especies fue el de los artrópodos (5 taxa), el cual estuvo constituido por un anfípodo, dos ostrácodos, un copépodo y un culícido, seguido por los nemátodos y anélidos con cuatro especies (Tabla 2).

Tabla 2. Lista taxonómica de la meiofauna de la zona litoral de los lagos estudiados.

PHYLLUM	CLASE	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO/ESPECIE
Nematoda				Nematoda
Annelida	Oligochaeta	Plesiopora	Tubificidae	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Tubifex tubifex</i>
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Naididae	<i>Pristina aequiseta</i>
		Ostrácoda	Talitridae	<i>Hyalella azteca</i>
	Insecta	Copepoda	Cytheridae	<i>Limnocythere</i> sp.1
				<i>Limnocythere</i> sp.2
			Diptera	Ceratopoginidae

En Alchichica se encontraron un total de seis especies (Tabla 3), correspondiendo a un nemátodo, un tubífido, un anfípodo, dos especies de ostrácodos y un copépodo. Todos estos taxa estuvieron presentes en las cinco estaciones establecidas a lo largo del muestreo, excepto *H. azteca* que estuvo ausente en ALC4.

Tabla 3. Distribución de las especies de meiofauna en la zona litoral de los lagos estudiados (1=presente, 0=ausente), Alchichica (ALC), Quechulac (QUE), Tecuitlapa (TEC) y Tecuitlapa Norte (TECN).

ESPECIE	ALC1	ALC2	ALC3	ALC4	ALC5	ALC	QUE	TEC	TECN
<i>Bryocamptus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>C. occidentalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>H. azteca</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Limnocythere</i> sp.1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Limnocythere</i> sp.2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>L. hoffmeisteri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Nematoda	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>P. aequisetata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>T. tubifex</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
TOTAL	6	6	6	5	6	6	7	6	2

Para Quechulac el número de especies fue de siete, con un nemátodo, tres tubificidos, un anfípodo, una especie de ostrácodo y un copépodo. A excepción del mes de Noviembre, los nemátodos se presentaron el resto del ciclo de muestreo. Dentro del grupo de oligoquetos *T. tubifex* y *L. hoffmeisteri* se registraron durante casi todos los meses, *L. hoffmeisteri* estuvo ausente en Septiembre. Por otra parte, *P. aequisetata* se registró en Mayo y Julio. *H. azteca* estuvo ausente sólo en Septiembre. El ostrácodo *Limnocythere* sp.2 se registró en Marzo, Mayo y Septiembre. Mientras que *Bryocamptus* sólo se registró para los dos primeros muestreos (Marzo y Mayo).

En Tecuitlapa se presentaron seis especies. El grupo de los nemátodos fue el único que estuvo presente durante todo el ciclo de muestreo. *L. hoffmeisteri* se registró en Julio, mientras que *H. azteca* durante Marzo y Septiembre. Las dos especies de ostrácodos fueron registradas para este lago, *Limnocythere* sp.1 se presentó durante los dos primeros meses de muestreo, mientras que *Limnocythere* sp.2 en Marzo. Por último, *Bryocamptus* se registró en los meses de Marzo y Septiembre.

Finalmente, dos fueron las especies registradas para Tecuitlapa Norte; la más importante numéricamente fue *C. occidentalis* que tuvo una aparición durante todo el ciclo anual, excepto en Noviembre donde no se presentó. *Limnocythere* sp.2 estuvo presente durante todo el ciclo anual.

RIQUEZA TAXONÓMICA

Alchichica presentó la riqueza taxonómica promedio más alta con 6 ± 0 (promedio \pm desviación estándar), seguido por Quechulac (4.8 ± 1.7), Tecuitlapa (2.6 ± 1.5) y finalmente, Tecuitlapa Norte con 1.8 ± 0.4 (Tabla 4).

Tabla 4. Variación temporal de la riqueza específica de la meiofauna litoral por lago (X= promedio, DE= Desviación Estándar).

LAGO	MARZO	MAYO	JULIO	SEPTIEMBRE	NOVIEMBRE	X \pm DE
ALCHICHICA	6	6	6	6	6	6 ± 0
QUECHULAC	6	7	5	3	3	4.8 ± 1.7
TECUI TLAPA	5	2	2	3	1	2.6 ± 1.5
TEC. NTE.	2	2	2	2	1	1.8 ± 0.4

La riqueza específica se mantuvo constante en Alchichica durante el ciclo de muestreo con seis especies, en Quechulac se observó una variación temporal de la riqueza específica presentando el valor mayor en Mayo con un total de siete especies, las cuales disminuyeron durante los dos meses restantes, registrándose tres especies en Septiembre y Noviembre. En Tecuitlapa el número de especies fue en general reducido a lo largo del ciclo de muestreo, en Marzo se presentó la riqueza mayor con un valor de cinco especies, en los meses restantes se mantuvo estable con dos especies y Noviembre con una sola especie. Finalmente, en Tecuitlapa Norte, durante los primeros cuatro muestreos se registraron dos especies y en Noviembre una.

DENSIDAD Y BIOMASA

Variación por estación

El dendrograma de similitud (Fig. 3) obtenido con base en la composición y densidad (org/m^2) de la meiofauna en las estaciones de muestreo mostró lo siguiente. Las cinco estaciones de Alchichica (ALC1, ALC2, ALC3, ALC4 y ALC5) formaron un solo grupo, siendo más parecidas entre ellas ALC1 y ALC2 y por su parte ALC3 y ALC5. De las estaciones de los lagos restantes TEC1 resultó ser más parecida a las de Alchichica, seguida por QUE1 y finalmente TECN1 que quedó separada del resto por las características propias del lago (por ejemplo, su elevada salinidad y pH), el número reducido de especies que registró (2) y la densidad elevada de una de ellas (*C. occidentalis*).

Con base en estos resultados, de aquí en adelante los resultados se presentan con base en el análisis de clasificación y se procedió agrupando las cinco estaciones (ALC1 a ALC5) como Alchichica (ALC).

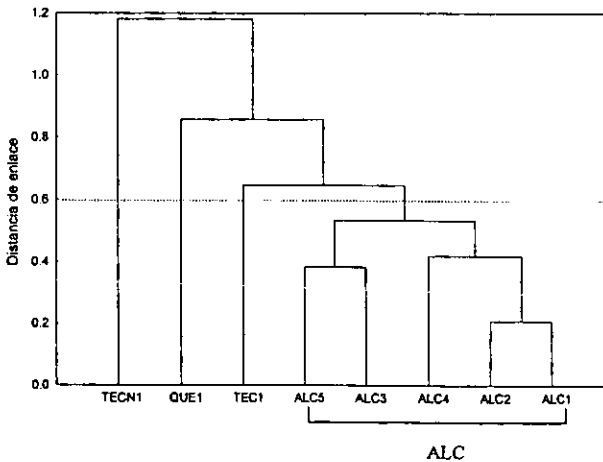


Fig. 3 Dendrograma de similitud (1-r Pearson) basado en la densidad de la meiofauna litoral de las estaciones muestreadas. ALC (Alchichica), QUE1 (Quechulac), TEC1 (Tecuítlapa) y TECN1 (Tecuítlapa Norte).

Variación anual por lago

Tecuitlapa Norte registró la mayor densidad promedio anual con 56235 ± 64221 org/m² y biomasa que corresponde 3.4193 ± 5.2504 gC/m². Alchichica ocupó el segundo lugar con 43578 ± 40566 org/m² (0.3638 ± 0.6643 gC/m²), seguido por Quechulac con 9815 ± 5047 org/m² (0.1817 ± 0.1649 gC/m²) y, finalmente, el de menor densidad fue Tecuitlapa con 8015 ± 8079 org/m² (0.0246 ± 0.0259 gC/m²) (Tabla 5).

Variación temporal por lago

Se puede observar (Fig. 4a) que Alchichica registró su densidad mayor en Marzo con 64033 ± 46593 org/m² y la menor en Mayo con 24404 ± 22020 org/m²; mientras que el mayor valor de la biomasa (Fig. 5a) se presentó en Noviembre con 0.6433 ± 1.3278 gC/m² y el menor durante Julio con 0.1834 ± 0.1368 gC/m².

En Quechulac (Fig. 4b) el valor mayor se presentó en Marzo con 15385 ± 4326 org/m² el cual fue disminuyendo paulatinamente hasta alcanzar valores de 6366 ± 1299 org/m² durante Septiembre. La biomasa fue reducida comparada con los otros lagos, el valor más alto se obtuvo en Julio con 0.263 ± 0.2572 gC/m² y el menor de 0.0385 ± 0.0239 gC/m² durante Septiembre (Fig. 5b).

Para Tecuitlapa la densidad mayor se presentó en Septiembre con 23077 ± 1592 org/m² (Fig. 4c), la cual disminuyó drásticamente en Noviembre con un valor de 1592 ± 1125 org/m², mientras que la biomasa mayor se obtuvo en Mayo con 0.0441 ± 0.027 gC/m² y la menor en Julio con 0.0062 ± 0.0044 gC/m² (Fig. 5c).

Finalmente, Tecuitlapa Norte (Fig. 4d) presentó la densidad mayor en Mayo con 113000 ± 94307 org/m², la cual disminuyó considerablemente para alcanzar en Noviembre un valor de 5570 org/m²; los valores de biomasa fueron elevados (Fig. 5d), en Septiembre se registró el valor mayor de todo el muestreo con 6.3074 ± 7.4602 gC/m² y el valor menor se presentó en Noviembre con 0.0847 gC/m².

TABLA 5. Densidad y biomasa promedio anual por taxón (primer renglón representa el promedio y el segundo la desviación estándar) para cada uno de los lagos cráter estudiados. DEN= densidad, ABUN= abundancia, BIO= biomasa

ESPECIES	ALCHICHICA				QUECHULAC				TECUILTLAPA				TECUILTLAPA NORTE			
	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	BIO %	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	BIO %	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	BIO %	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	BIO %
Nematoda	8211 15517	18.6	0.0079 0.0554	2.2	4244 3422	43.2	0.0017 0.0039	2.3	6366 7281	79.4	0.0055 0.0083	22.2	-	-	-	-
<i>L. hoffmeisteri</i>	16353 19411	37.4	0.1352 0.174	37.2	2016 1989	20.5	0.0046 0.0048	6.2	57 205	0.7	0.00053 0.0019	2.1	-	-	-	-
<i>T. tubifex</i>	-	-	-	-	1167 1262	11.9	0.0095 0.0154	12.8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. aquiseta</i>	-	-	-	-	477 1418	4.9	0.0007 0.002	0.9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. azteca</i>	4065 7460	9.2	0.0854 0.606	23.5	796 1592	8.1	0.0562 0.193	75.7	171 444	2.1	0.0012 0.0039	4.9	-	-	-	-
<i>Limnocythere</i> sp.1	8987 10284	20.6	0.1276 0.1771	35.07	-	-	-	-	739 1426	9.2	0.0125 0.0245	50.6	-	-	-	-
<i>Limnocythere</i> sp.2	1617 3308	3.7	0.0051 0.0121	1.4	743 1848	7.6	0.0014 0.0034	1.9	341 1230	4.3	0.004 0.0143	16.2	12799 13037	23	0.2253 0.2543	7
<i>Bryocampius</i>	4695 11284	10.5	0.0026 0.0063	0.7	371 641	3.8	0.0002 0.0003	0.3	341 888	4.3	0.001 0.0027	4	-	-	-	-
<i>C. occidentalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43436 66126	77	3.194 5.2058	93
TOTAL	43578 40566	100	0.3638 0.6643	100	9815 5047	100	0.1817 0.1649	100	8015 8079	100	0.0246 0.0259	100	56235 64221	100	3.4193 5.2504	100

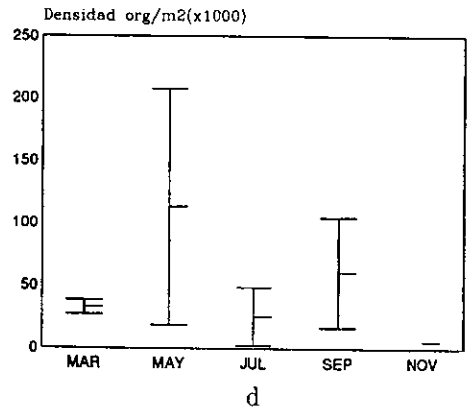
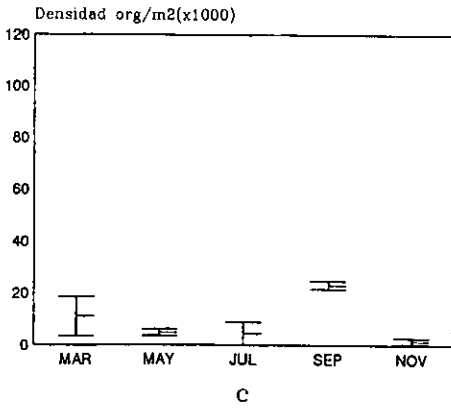
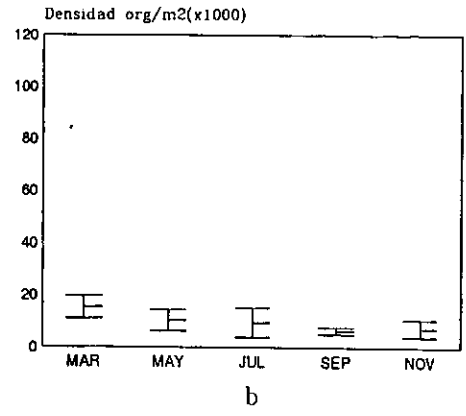
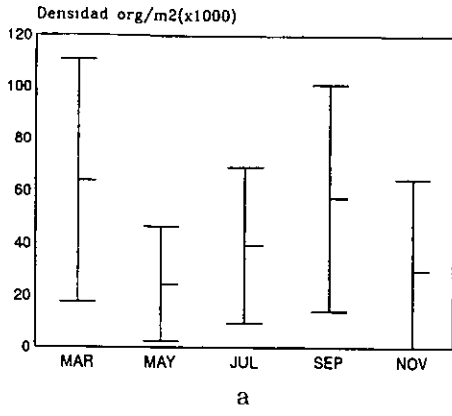


Fig. 4. Variación temporal de la densidad (miles de org/m²) para cada uno de los lagos estudiados. a=Alchichica, b=Quechulac, c=Tecuitlapa y d=Tecuitlapa Norte (Nótese la diferencia de escala en Tecuitlapa Norte)

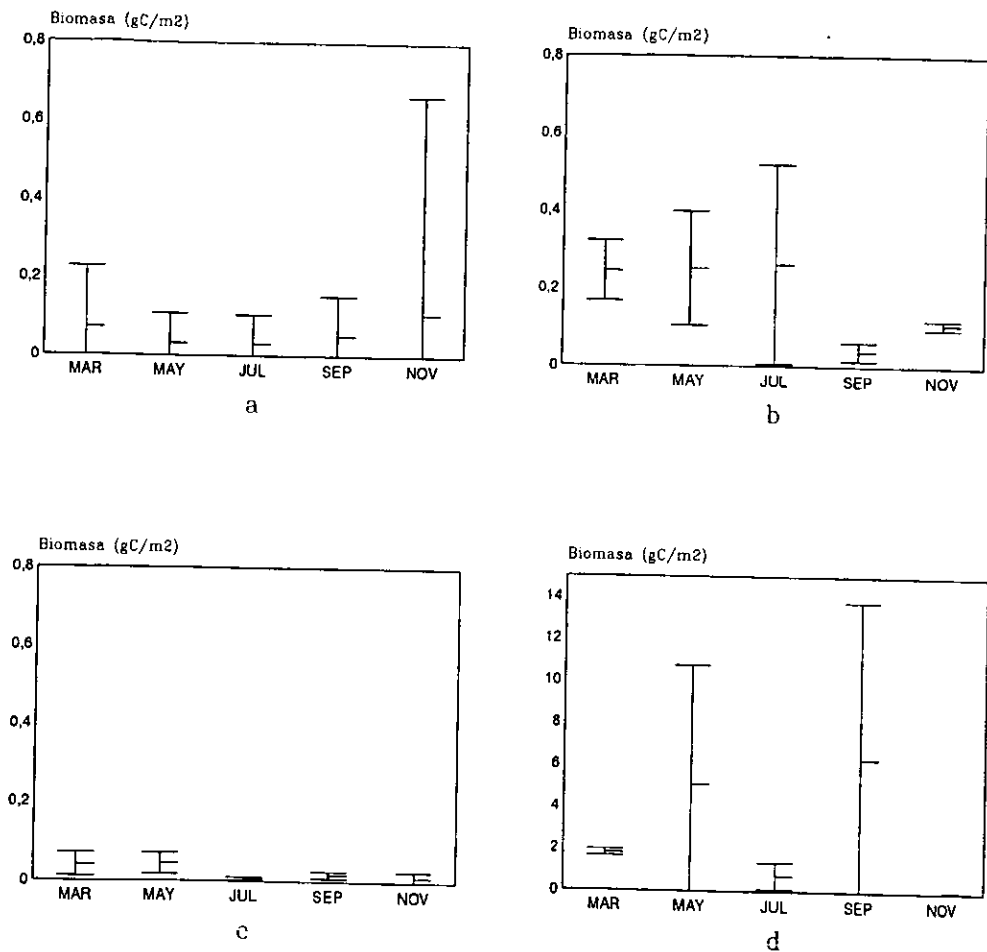


Fig. 5. Variación temporal de la biomasa (gC/m²) para cada uno de los lagos estudiados. a=Alchichica, b=Quechulac, c=Tecuítlapa y d= Tecuítlapa Norte (Nótese la diferencia de escala en Tecuítlapa Norte)

Variación anual por taxón

De las nueve especies registradas para Alchichica a lo largo de un año, *L. hoffmeisteri* fue la que contribuyó con la densidad más elevada con 16353 ± 19411 org/m² que constituyó el 37.4% de la abundancia promedio anual. Las especies se ordenaron jerárquicamente por la contribución a la abundancia promedio anual de la siguiente forma: *Limnocythere* sp.1 con 8987 ± 10284 org/m² (20.6%), los nemátodos con una densidad de 8211 ± 15517 org/m² (18.6%), *Bryocamptus* con 4695 ± 11284 org/m² (10.5%), *H. azteca* con 4065 ± 7460 org/m² (9.2%) y *Limnocythere* sp.2 con 1617 ± 3308 org/m² (3.7%) (Tabla 5). El comportamiento de la biomasa fue un poco diferente. *L. hoffmeisteri* fue nuevamente el taxón que contribuyó con el valor más elevado de biomasa 0.1352 ± 0.174 gC/m² (37.2%), seguido por *Limnocythere* sp.1 con 0.1276 ± 0.1771 gC/m² (35.07%), *H. azteca* 0.0854 ± 0.606 gC/m² (23.5%) y Nematoda 0.0079 ± 0.0554 gC/m² (2.2%). El resto de las especies tuvieron valores de biomasa que contribuyeron con el 0.7 al 1.4%.

En Quechulac los nemátodos fueron los que presentaron la densidad mayor con 4244 ± 3422 org/m² (43.2%), seguidos por *L. hoffmeisteri* 2016 ± 1989 org/m² (20.5%), *T. tubifex* 1167 ± 1262 org/m² (11.9%), *H. azteca* 796 ± 1592 org/m² (8.1%) y *Limnocythere* sp. 2 con 743 ± 1848 org/m² (7.6%), mientras que las dos especies restantes contribuyeron con porcentajes que oscilaron entre 3.8 y 4.9%. Sin embargo, *H. azteca* fue la que contribuyó con el porcentaje de biomasa más elevado el cual fue de 75.7% (0.0562 ± 0.193 gC/m²), en segundo término estuvo *T. tubifex* con 0.0095 ± 0.0154 gC/m² (12.8%), *L. hoffmeisteri* 0.0046 ± 0.0048 gC/m² (6.2%) y el resto de las especies contribuyeron a la biomasa promedio anual con porcentajes por debajo del 2.3%.

Para Tecuitlapa fueron pocas las especies que contribuyeron con valores considerables para la densidad promedio anual del lago. El grupo de los nemátodos presentó una abundancia de 79.4% que correspondió a una densidad de 6366 ± 7281 org/m², seguido por *Limnocythere* sp.1 739 ± 1426 org/m² (9.2%), *Limnocythere* sp.2 341 ± 1230 org/m² (4.3%), *Bryocamptus* con 341 ± 888 org/m² (4.3%) y las dos especies restantes contribuyeron a la densidad con porcentajes por debajo de 2.1%. Las especies de ostrácodos y los nemátodos fueron las que

contribuyeron a la biomasa con los porcentajes mayores, *Limnocythere* sp.1 con 0.0125 ± 0.0245 gC/m² (50.6%), *Limnocythere* sp.2 con 0.004 ± 0.0143 gC/m² (16.2%) y los nemátodos con 0.0055 ± 0.0083 gC/m² (22.2 %), mientras que las especies restantes contribuyeron a la biomasa promedio anual con porcentajes menores al 4.9%.

La especie más abundante para Tecuitlapa Norte fue *C. occidentalis* con una densidad promedio anual de 43436 ± 66126 org/m² (77%) y una biomasa promedio anual de 3.194 ± 3.194 gC/m² (93%), seguida por *Limnocythere* sp. 2 con 12799 ± 13037 org/m² (23%) cuya contribución en biomasa fue de 0.2253 ± 0.2543 gC/m² (7%).

Variación temporal por taxón

En Alchichica las seis especies que se registraron tuvieron una presencia ininterrumpida en todos los muestreos. El comportamiento de *L. hoffmeisteri* fue muy variable, ya que en el mes de Marzo se registró la mayor densidad y biomasa de todo el período con 30346 ± 27468 org/m² (47.4%) y 0.2330 ± 0.2608 gC/m² (54.3%), el porcentaje de ambas variables fue elevado para dicho mes, sin embargo se observó que tanto la densidad como la biomasa disminuyeron considerablemente en Mayo a 4191 ± 6309 org/m² (0.0550 ± 0.0960 gC/m²) y en los meses posteriores se observó nuevamente un incremento, sobre todo en el mes de Septiembre donde alcanzaron una densidad de 20743 ± 17103 org/m² y biomasa 0.1832 ± 0.1581 gC/m² (Tabla 6). Los nemátodos presentaron su densidad más elevada en Septiembre con 14059 ± 25639 org/m² (24.4%) y disminuyó considerablemente en Noviembre a 1819 ± 2969 org/m² (6.1%), mientras que el valor más elevado de biomasa se registró en Marzo (0.0320 ± 0.1137 gC/m²) siendo éste el 7.5% del promedio mensual, el cual disminuyó hasta alcanzar su valor menor en Noviembre con 0.0003 ± 0.0004 gC/m² (Tabla 6). *H. azteca* fue constante; la densidad mayor se presentó en el mes de Marzo con 5942 ± 8794 org/m², la cual mostró una disminución considerable en los siguientes meses hasta registrar 895 ± 838 org/m² en el mes de Julio. Posteriormente hubo un aumento importante en los dos meses restantes hasta alcanzar 4547 ± 10281 org/m² en Noviembre, y es precisamente en este mes en que se registró la biomasa más elevada para esta especie con 0.3705 ± 1.286 gC/m² que correspondió al 57.6% de la biomasa total del mes antes mencionado.

TABLA 6. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón (primer renglón representa el promedio y el segundo la desviación estándar) para Alechichica.
DEN= densidad, ABUN= abundancia, BIO= biomasa

ESPECIES	MARZO						MAYO						JULIO						SEPTIEMBRE						NOVIEMBRE					
	DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO	
	ORG/m ²	%	gC/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ²	%	gC/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ²	%	gC/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ²	%	gC/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ²	%	gC/m ³	%	gC/m ³	%
<i>Nematoda</i>	12573	19.6	0.032	7.5	4191	17.2	0.0008	0.4	6864	17.5	0.001	0.5	14059	24.4	0.0019	0.6	1819	6.1	0.0003	0.05	13266	0.1137	0.0018	0.0023	25639	0.0033	2969	0.0004		
<i>L. hoffmeisteri</i>	30346	47.4	0.233	54.3	4191	17.2	0.055	28.6	15816	40.3	0.117	63.8	20743	36	0.1832	60	9777	33	0.0753	11.7	27468	0.2608	0.096	16091	17103	0.1581	10563	0.0561		
<i>H. azteca</i>	5942	9.3	0.0136	3.2	4828	19.8	0.0112	5.8	895	2.3	0.0056	3.06	2440	4	0.008	2.6	4547	15.3	0.3705	57.6	8794	0.0219	0.0206	838	4226	0.0125	10281	1.286		
<i>Limnocythere</i> sp.1	10027	15.7	0.146	34	7799	32	0.1185	61.6	3581	9.1	0.0487	26.6	10186	18	0.1042	34.1	10857	36.6	0.1876	29.2	7571	0.1307	0.1166	4466	8209	0.0937	17348	0.3099		
<i>Limnocythere</i> sp.2	1008	1.6	0.0026	0.6	2281	9.3	0.0062	3.2	1293	3.3	0.0032	1.7	1432	2.5	0.0037	1.2	1819	6.1	0.0092	1.4	1706	0.0043	0.0142	2318	2744	0.0075	3564	0.019		
<i>Bryocampinus</i>	4138	6.5	0.0017	0.4	1114	4.6	0.0007	0.4	10842	27.6	0.0079	4.3	8700	15.1	0.0044	1.4	853	2.9	0.0004	0.06	9056	0.0037	0.0013	21738	13437	0.0068	1740	0.0009		
TOTAL	64033	100	0.4289	100	24404	100	0.1923	100	39291	100	0.1834	100	57561	100	0.3053	100	29671	100	0.6433	100	46593	0.324	0.2018	22020	43594	0.206	34997	1.3278		

Otro grupo importante fue el de los ostrácodos. *Limnocythere* sp.1 presentó la densidad y biomasa mínima en Julio con 3581 ± 4466 org/m² (0.0487 ± 0.0794 gC/m²), presentando un aumento en los meses restantes hasta alcanzar en el mes de Noviembre su valor máximo en densidad con 10857 ± 17348 org/m² (36.6%) y biomasa con 0.1876 ± 0.3099 gC/m² (29.2%). Para *Limnocythere* sp.2 el valor máximo en densidad se presentó en Mayo con 2281 ± 4904 org/m² y en Noviembre el de biomasa con 0.0092 ± 0.019 gC/m²; el valor mínimo en ambas variables se registró en Marzo con 1008 ± 1706 org/m² y 0.0026 ± 0.0043 gC/m². *Bryocampus* alcanzó su densidad y biomasa máxima en Julio con 10842 ± 21738 org/m² (0.0079 ± 0.0128 gC/m²), éste último valor representó el 4.3% de la biomasa promedio mensual, ambos valores presentaron una disminución y en Noviembre se observaron los valores mínimos con 853 ± 1740 org/m² y 0.0004 ± 0.0009 gC/m².

En Quechulac los nemátodos presentaron la densidad más elevada en Marzo con 7427 ± 1353 org/m² (29.1%), teniendo una disminución considerable posteriormente para mantenerse constante durante los siguientes tres meses, y estuvo ausente en Noviembre. Respecto a la biomasa, el valor más importante se presentó en Mayo con 0.0063 ± 0.0071 gC/m² que contribuyó con el 2.2% de la biomasa promedio del mes, la cual disminuyó y se mantuvo constante durante Julio y Septiembre con un valor de 0.0006 ± 0.00002 gC/m². Es importante mencionar que en Septiembre aunque la biomasa representó el 15.4% de la biomasa total, la densidad fue la menor (4509 ± 1635 org/m²) (Tabla 7), lo cual se debió a que los organismos, fueron más pequeños.

Este lago fue el único que presentó tres especies de oligoquetos. *T. tubifex* fue el taxón que estuvo presente a lo largo de todo el ciclo de muestreo. En lo que se refiere a la densidad, presentó su valor mayor hacia la mitad del período de muestreo durante el mes de Julio con 1592 ± 1719 org/m² (16.7%), coincidiendo con el de biomasa (0.0205 ± 0.0233 gC/m²) que representó 74.5% de la biomasa promedio del mes. Por otra parte *P. aequiseta* estuvo restringida a dos muestreos, siendo Julio, al igual que *T. tubifex*, cuando alcanzó su densidad mayor con 1857 ± 2626 org/m² y biomasa de 0.0025 ± 0.0036 gC/m². En los meses de Marzo, Mayo y Julio *L. hoffmeisteri* presentó valores reducidos, no encontrándose en Septiembre y presentando la densidad más elevada en Noviembre con 4244 ± 1635 org/m², mientras que el valor de la biomasa fue mayor durante Marzo (0.0105 ± 0.0038 gC/m²) contribuyendo con un

TABLA 7. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón (primer renglón representa el promedio y el segundo la desviación estándar) para Quechulac.
DEN= densidad, ABUN= abundancia, BIO= biomasa

ESPECIES	MARZO						MAYO						JULIO						SEPTIEMBRE						NOVIEMBRE						
	DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		DEN		ABUN		BIO		
	ORG/m ³	%	ORG/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ³	%	ORG/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ³	%	ORG/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ³	%	ORG/m ³	%	gC/m ³	%	ORG/m ³	%	ORG/m ³	%	gC/m ³	%	
<i>Nematoda</i>	7427	48.3	0.001	4	4509	43.6	0.0063	2.2	4775	50	0.0006	2.2	4509	70.8	0.0006	15.4															
	1353		0.0001		3695		0.0071		3438		0.0002		1635		0.0001																
<i>L. hoffmeisteri</i>	2387	15.5	0.0105	41.8	2918	28.2	0.0022	0.8	531	5.6	0.0027	9.8													4244	57.1	0.0077	26.5			
	650		0.0038		1985		0.0019		750		0.0038														1635		0.0022				
<i>T. tabi/ex</i>	1326	8.6	0.008	31.9	796	7.7	0.0142	5	1592	16.7	0.0205	74.5	1061	16.7	0.0016	41									1061	14.3	0.0032	11			
	1353		0.0113		650		0.0161		1719		0.0233		1501		0.0023										375		0.0016				
<i>P. acquiseta</i>	-	-	-	-	531	5.1	0.0009	0.3	1857	19.4	0.0025	9.1																			
					750		0.0013		2626		0.0036																				
<i>H. azteca</i>	265	1.7	0.0005	2	796	7.7	0.261	91.3	796	8.3	0.0012	4.4																			
	375		0.0007		650		0.3646		650		0.0012																				
<i>Limnocythere sp.2</i>	2387	15.6	0.0044	17.5	531	5.1	0.0011	0.4																							
	3376		0.0062		750		0.0015																								
<i>Bryocampius</i>	1592	10.3	0.0007	2.8	265	2.6	0.0003	0.11																							
	1250		0.0001		375		0.0004																								
TOTAL	15385	100	0.2455	100	10345	100	0.2519	100	9549	100	0.263	100	6366	100	0.0385	100	0.0239								7427	100	0.1097	100			
	4326		0.078		4058		0.1473		5551		0.2572		1299		0.0239		3270								3270		0.0114				

41.8% para la biomasa promedio total de Marzo. La menor la presentó durante Mayo con 0.0022 ± 0.0019 gC/m². El anfípodo *H. azteca* en Septiembre estuvo ausente, pero alcanzó su máxima densidad en Noviembre con 2122 ± 3001 org/m²; mientras que la biomasa fue mayor durante Mayo con 0.2610 ± 0.3646 gC/m² que correspondió al 91.3% de la biomasa promedio de este mes. *Limnocythere* sp.2 se registró en tres muestreos con densidades bajas. Su densidad y biomasa máximas las alcanzó en Marzo con 2387 ± 3376 org/m² (0.0044 ± 0.0062 gC/m²) y mostraron una notable disminución en Mayo, estando ausente en Julio y Noviembre. En Septiembre la biomasa fue de 0.0017 ± 0.0023 gC/m², ésta contribuyó con un porcentaje alto (43.6%) a la biomasa promedio del mes. La densidad de *Bryocamptus* fue reducida, sólo se presentó durante los dos primeros meses de muestreo; en Marzo registró una densidad y biomasa promedio mensual de 1592 ± 0 org/m² (0.0007 ± 0.0001 gC/m²), la cual disminuyó considerablemente en Mayo con 265 ± 375 org/m² y 0.0003 ± 0.0004 gC/m².

En **Tecuitlapa**, los nemátodos se presentaron durante todo el ciclo de muestreo al igual que en Alchichica. En Septiembre se registró la densidad máxima con 21486 ± 1592 org/m² (Tabla 8), siendo además el valor más elevado de todas las localidades en donde se presentaron estos organismos, éste valor disminuyó drásticamente en Noviembre con 1592 ± 1125 org/m², coincidiendo con el valor más elevado de biomasa que representó el 100% (0.0114 ± 0.0148 gC/m²) de la biomasa promedio del mes y su valor más pequeño de biomasa se alcanzó en Marzo con 0.0019 ± 0.0014 gC/m² (4.6%). Por otra parte, *Bryocamptus* se registró sólo en dos meses, Marzo con una densidad y biomasa promedio mensual de 1061 ± 1501 org/m² y 0.0034 ± 0.0049 gC/m², y Septiembre con 3846 ± 7937 org/m² y 0.0017 ± 0.0017 gC/m².

De forma esporádica y con valores reducidos de biomasa y densidad, *L. hoffmeisteri* sólo se registró durante el mes de Julio con una densidad de 265 ± 375 org/m² y biomasa de 0.0025 ± 0.0035 gC/m² y el anfípodo *H. azteca* sólo se registró durante Marzo y Septiembre con densidades y biomasa de 265 ± 375 org/m² (0.0003 ± 0.0005 gC/m²) y 796 ± 796 org/m² (0.008 ± 0.008 gC/m²), respectivamente. Aunque la presencia de los ostrácodos también fue esporádica, las dos especies con talla mayor fueron quienes porcentualmente tuvieron el aporte mayor de biomasa en los meses de Marzo y Mayo. *Limnocythere* sp.1 tuvo una densidad de 1061 ± 1501 org/m² y biomasa 0.0175 ± 0.0248 gC/m² (42%) durante Marzo, ambas especies

TABLA 8. Variación temporal de la densidad y biomasa promedio anual por taxón (primer renglón representa el promedio y el segundo la desviación estándar) para Tecuitlapa.
DEN= densidad, ABUN= abundancia, BIO= biomasa

ESPECIES	MARZO			MAYO			JULIO			SEPTIEMBRE			NOVIEMBRE		
	DEN ORG/m ²	ABUN %	BIO gC/m ²	DEN ORG/m ²	ABUN %	BIO gC/m ²	DEN ORG/m ²	ABUN %	BIO gC/m ²	DEN ORG/m ²	ABUN %	BIO gC/m ²	DEN ORG/m ²	ABUN %	BIO gC/m ²
<i>Nematoda</i>	7162 4548	64.3 0.0019 0.0014	4.6 0.0019 0.0014	2387 2832	50 0.0033 0.0043	7.5 0.0033 0.0043	4244 4423	94 0.0037 0.0047	59.7 0.0037 0.0047	21486 1592	82 0.0077 0.0026	42.2 0.0077 0.0026	1592 1125	100 100	100 0.0114 0.0148
<i>L. hoffmeisteri</i>	-	-	-	-	-	-	265 375	6 0.0035	0.0025 0.0035	40.3	-	-	-	-	-
<i>H. azteca</i>	265 375	2.4 0.0003 0.0005	0.7	-	-	-	-	-	-	796 796	3 0.008 0.008	46	-	-	-
<i>Limnocythere</i> sp.1	1061 1501	9.5 0.0175 0.0248	42.06 0.0175 0.0248	2387 1719	50 0.0407 0.0308	92.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnocythere</i> sp.2	1592 2251	14.3 0.0185 0.0262	44.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryocamptus</i>	1061 1501	9.5 0.0034 0.0049	8.2	-	-	-	-	-	-	3846 7937	15 0.0017 0.0017	9.8	-	-	-
TOTAL	11141 7493	100 0.0298	100 0.0298	4775 1299	100 0.027	100 0.027	4509 4326	100 0.0441 0.0441	100 0.062 0.062	23077 1592	100 0.0171 0.0171	100 0.0171 0.0171	1592 1125	100 100	100 0.0114 0.0148

mostraron un aumento durante el mes de Mayo alcanzando valores de $2387 \pm 1719 \text{ org/m}^2$ ($0.0407 \pm 0.0308 \text{ gC/m}^2$) y correspondiendo al 92.5% de la biomasa mensual. *Limnocythere* sp.2 se presentó sólo en Marzo con una densidad de $1592 \pm 2251 \text{ org/m}^2$ y biomasa de $0.0185 \pm 0.0262 \text{ gC/m}^2$ (44.5%).

La especie *C. occidentalis* presentó el mayor aporte de biomasa y densidad a lo largo del ciclo de muestreo en Tecuitlapa Norte fue. La mayor densidad promedio mensual se presentó en Septiembre con $43237 \pm 36883 \text{ org/m}^2$ (71.5%) que al igual que la biomasa con $6.0277 \pm 7.2857 \text{ gC/m}^2$ (95.6%) disminuyó drásticamente para presentar un valor mínimo en Noviembre donde estos organismos estuvieron ausentes (Tabla 9). Por su parte, *Limnocythere* sp.2, a diferencia de la especie anterior, estuvo presente en todos los muestreos realizados. La densidad mayor de *Limnocythere* sp.2 se alcanzó en Mayo con $37401 \pm 375 \text{ org/m}^2$, mes en el que se registró la biomasa menor con $0.0101 \pm 0.0144 \text{ gC/m}^2$, la densidad disminuyó considerablemente en los tres meses restantes, alcanzando el valor mínimo en Noviembre con 5570 org/m^2 , mientras que la biomasa mayor se presentó en Marzo con 0.4049 ± 0.2888 (22.6%).

TABLA 9. Densidad y biomasa promedio anual por taxón (primer renglón representa el promedio y el segundo la desviación estándar) para Tecuítlapa Norte.
DEN= densidad, ABUN= abundancia, BIO= biomasa

ESPECIES	MARZO			MAYO			JULIO			SEPTIEMBRE			NOVIEMBRE		
	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³	DEN ORG/m ³	ABUN %	BIO gC/m ³
<i>Limnocythere</i> sp.2	15915 10345	47.6 0.4049	22.6 0.2888	37401 375	95.9 0.0144	0.0101 0.0144	15915 15915	62.5 0.2676	36.8 0.2676	17242 10156	28.5 0.2797	4.4 0.1951	5570 10156	100 0.0847	100 0.0847
<i>C. occidentalis</i>	17507 15120	52.4 0.4051	1.3873 0.4051	77.4 93936	4.1 5.6505	5.0541 5.6505	9549 7162	99.8 0.3669	37.5 0.3669	63.2 36883	43237 36883	71.5 7.2857	6.0277 7.2857	95.6 7.2857	- -
TOTAL	32627 5551	100 0.1504	100 0.1504	113000 94307	100 5.6648	5.0642 5.6648	25465 23077	100 0.6345	100 0.6345	60479 43967	100 6.3074	100 7.4602	5570 43967	100 0.0847	100 0.0847

RELACIÓN FRECUENCIA-ABUNDANCIA

En el marco integral de la comunidad meio bentónica (Tabla 10), cinco taxa fueron dominantes (*Nematoda*, *Limnocythere* sp.1, *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *C. occidentalis*), tres raros (*Bryocamptus*, *H. azteca* y *P. aequiseta*) y un taxón estacional (*Limnocythere* sp.2).

Tabla 10. Especies dominantes (D), raras (R) y estacionales (E) de la meiofauna de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. (* Indica unicidad de las especies registradas.)

ESPECIES	ALCHICHICA QUECHULAC TECUITLAPA TECUITLAPA GLOBAL				
	NORTE				
<i>Bryocamptus</i>	R	R	R	-	R
<i>C. occidentalis</i>	-	-	-	D*	-
<i>H. azteca</i>	R	R	R	-	R
<i>Limnocythere</i> sp.1	D	-	E	-	D
<i>Limnocythere</i> sp.2	R	R	R	R	E
<i>L. hoffmeisteri</i>	D	D	R	-	D
Nematoda	D	D	D	-	D
<i>P. aequiseta</i>	-	R*	-	-	-
<i>T. tubifex</i>	-	D*	-	-	-

Las especies dominantes en Alchichica fueron: Nematoda, *L. hoffmeisteri* y *Limnocythere* sp.1. Las tres restantes, *Bryocamptus*, *H. azteca* y *Limnocythere* sp.2, fueron raras. Quechulac presentó tres especies dominantes (Nematoda *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*) y cuatro raras (*Bryocamptus*, *H. azteca*, *Limnocythere* sp.2 y *P. aequiseta*). En Tecuitlapa, los nemátodos fueron el taxón dominante, mientras *Bryocamptus*, *H. azteca*, *Limnocythere* sp.2 y *L. hoffmeisteri* fueron taxa raros; *Limnocythere* sp.1 se consideró un taxón estacional. Finalmente, en Tecuitlapa Norte *C. occidentalis* resultó ser la especie dominante y *Limnocythere* sp.2 la especie rara.

DISCUSIÓN

COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

Los taxa más representativos de la meiofauna en los lagos-cráter estudiados fueron los nemátodos, los copépodos harpacticoides y los ostrácodos, lo cual coincide con varios autores que mencionan a estos grupos como los más característicos de la meiofauna en diversos lagos (Neel 1948, Holopainen y Paasivirta 1977 *in* Giere 1993). Otros grupos tales como los oligoquetos, anfípodos y los culícidos, se consideran "meiofauna temporal" ya que constituyen estadios inmaduros y larvas de componentes de la macrofauna bentónica (Heip *et al.* 1988). Algunos de estos grupos (p.e. *H. azteca* y *L. hoffmeisteri*) se han encontrado como parte importante e incluso dominante de la macrofauna bentónica de estos mismos lagos (Alcocer 1995, Montoya y Peralta 1995, Oseguera 1997).

De las especies encontradas en los lagos-cráter, algunas también han sido registradas para la meiofauna de otros lagos, tal es el caso de *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex*, en la zona litoral del lago Léman (Lafont 1987), y *H. azteca* y dípteros culícidos que han sido encontrados en diversos cuerpos atalosohalinos (Colburn 1988 *in* Alcocer 1995).

La distribución y diversidad de la meiofauna fue diferente para cada lago y aunque las condiciones ambientales son determinantes para la presencia de estos componentes bentónicos, estudios recientes apoyan que el patrón de distribución de la meiofauna es generado por preferencias alimenticias selectivas y directa o indirectamente controlada por las interacciones tróficas (Findlay 1981, Fleeger *et al.* 1990, Blanchard 1991 todos *in* Giere 1993). Lo anterior implica que las variables físicas y químicas pudieran estar jugando un papel secundario en la distribución y abundancia de la meiofauna.

La riqueza específica por taxón fue relativamente baja (sin considerar a las especies que pudieran estar representando a los nemátodos), ya que cada taxón mayor estuvo representado por uno ó dos taxa. Aunque ésto no es un caso excepcional, ya que se sabe que algunas especies de meioENTOS son altamente restringidas geográficamente, mientras que otras son de distribución amplia. Algunos grupos de meiofauna pueden presentar entre 20 y 30 especies mientras que otros solamente dos ó cinco especies (Pennak 1978).

RIQUEZA TAXONÓMICA

El número de especies determinadas para los cuatro lagos estudiados fue bajo (sin dejar de considerar la posible contribución en especies de los nemátodos), ya que en otros estudios se ha encontrado un número muy superior de taxa. Cabe señalar que las comunidades bénticas, a diferencia de los lagos templados, no suelen registrar una riqueza taxonómica alta en latitudes tropicales (Tudorancea *et al.* 1989 *in* Lewis 1996). El lago Donuzlav localizado en Crimea presentó 126 especies de meiofauna para la zona litoral pertenecientes a 13 grupos (Sergeeva 1999), mientras que en otros se han observado 43 especies (Skvortsov 1997). Sin embargo, se sabe que la meiofauna es más diversa en habitats donde hay menos estrés natural tanto físico como químico, lo cual permite un óptimo desarrollo de comunidades (Heip *et al.* 1988). Por lo tanto, se puede asumir que la estabilidad ambiental de un cuerpo acuático incrementa la diversidad de meiofauna, junto con otros factores como tiempo, heterogeneidad espacial, competencia, depredación y productividad. Se sabe que la productividad en las zonas más superficiales es un factor determinante para la diversidad de la meiofauna bentónica de un lago, teniendo una correlación positiva con la biomasa (Särkkä 1993).

DENSIDAD Y BIOMASA

Variación anual por lago

El lago que presentó la mayor densidad y biomasa fue Tecuitlapa Norte. En contraste, fue el lago que tuvo la menor riqueza específica, hecho seguramente relacionado con sus condiciones ambientales extremas (Tabla 1), lo cual pudiera estar induciendo una riqueza específica baja (Cole 1979, Williams *et al.* 1990 *in* Oseguera 1997). Esto se explica porque sólo algunas especies tolerantes puedan sobrevivir en habitats extremadamente salinos, favoreciéndose con espacio y alimento lo que resulta en un incremento en su densidad (Rybac 1969, Prejs 1977, Särkkä 1975 todos *in* Newrkla y Wijegoonawardana 1987).

Comparando los valores obtenidos en este estudio con los de otros cuerpos acuáticos (Tabla 11), se puede observar que la biomasa de los lagos cráter Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa Norte fue parecida a la de otros cuerpos acuáticos, mientras que la de Tecuitlapa fue considerablemente baja; sin embargo la densidad en todos los casos estuvo muy por debajo de los otros lagos, excepto algunos valores de densidad registrados para 19 lagos rusos (Skvortsov 1997). Esto probablemente se debe a que la mayoría de los lagos mencionados en la Tabla 11 presentan un sedimento compuesto en su mayoría por limos, lo cual estimula el desarrollo de los organismos, además de tener la influencia de algún factor antropogénico, como descarga de aguas eutróficas (Sergeeva 1999). Por su parte, algunos de los lagos rusos antes mencionados, son poco profundos (< 2m) y el sedimento de la zona litoral está dominado por arenas, siendo una característica que no favorece la presencia de organismos meiobentónicos (Sergeeva 1999). Por ello se considera que el tamaño de grano del sedimento es muy importante en la composición y distribución de la meiofauna (Sanders 1958, Web y Hill 1958, Wieser 1959 *in* Wieser 1960).

Tabla 11. Comparación de la densidad y biomasa promedio anual de meiofauna litoral de los lagos-cráter con la de otros cuerpos acuáticos del mundo.

LAGO	PAIS	DENSIDAD Org/m ²	BIOMASA (g/m ² Peso Humedo)	REFERENCIA
Donuzlav	Crimea	312,000	0.4507	Sergeeva (1999)
19 lagos de Bolshezemelskaya	Rusia	200-4,500	0.38 - 17.61	Skvortsov (1997)
Lower Waterton	Canadá	170,000	2.7	Anderson y De Henau (1980)
Cameron	Canadá	270,000	13	"
Linnet	Canadá	140,000	5	"
Herbert	Canadá	240,000	2.8	"
Emerald	Canadá	1,478,000	4	"
Edith	Canadá	147,000	8.5	"
Pyramid	Canadá	149,000	1.8	"
Moligne	Canadá	252,000	10	"
Patricia	Canadá	280,000	13.5	"
Alchichica	México	43,578	2.8973	Presente estudio
Quechulac	México	9,815	1.8116	"
Tecuitlapa	México	8,015	0.0574	"
Tecuitlapa Norte	México	56,235	8.3806	"

Variación temporal por lago

La variación temporal de la densidad y biomasa en cada uno de los lagos estudiados no mostró un patrón definido. Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa Norte presentaron sus valores más elevados de densidad durante los primeros meses de muestreo (Marzo y Mayo) lo cual coincide con el inicio de la época de lluvias. En el resto del muestreo (Julio, Septiembre y Noviembre) se observó una disminución en los valores de densidad, probablemente en respuesta a la disminución del nivel del agua (básicamente en Tecuitlapa Norte) ya que Noviembre es un mes de transición entre la época de lluvias y secas. En los tres casos la disminución de la densidad de la meiofauna estuvo acompañada por una reducción de la biomasa. La tendencia que mostraron los valores de biomasa y densidad se pueden explicar debido a que existe una marcada diferencia en las tallas que presentan los organismos de las comunidades de meiobentos, estas variaciones de talla parecen depender de la localidad geográfica, la situación climática del cuerpo de agua y disponibilidad de alimento, por lo cual se pueden observar fluctuaciones estacionales marcadas en la dinámica poblacional (Giere 1993). Adicionalmente, las condiciones ambientales influyen en la densidad y biomasa de la meiofauna, pero también su composición y abundancia están asociadas a escalas de espacio, tiempo y disponibilidad de recursos alimenticios (Thiel 1983, Thiel *et al.* 1987 *in* Escobar *et al.* 1997).

Variación anual por taxón

En cada lago un grupo o especie contribuyó en mayor porcentaje a la densidad o biomasa. En general, los grupos más abundantes fueron los oligoquetos, ostrácodos, nemátodos y, en Tecuitlapa Norte los culícidos. Este hecho coincide con otros estudios que mencionan a los nemátodos y copépodos harpacticoides como los taxa más abundantes (Gómez y Hendrickx 1997). Otros estudios citan a los nemátodos como el componente dominante seguidos por los copépodos harpacticoides (Sergeeva 1999, Skvortsov 1997). Otros autores más, mencionan a las larvas de insectos y oligoquetos como los contribuyentes principales a la biomasa y a los nemátodos y copépodos respecto a la abundancia (Anderson y De Henau 1980). Además se sugiere que la diversidad de los oligoquetos dentro de la meiofauna puede ser mayor que la de

los crustáceos, lo cual se atribuye a diferencias en su historia evolutiva, la cual sería mayor en los oligoquetos lo que refleja que el grupo ha estado viviendo mayor tiempo en los sistemas béticos lacustres dando como resultado una mayor efectividad en su adaptación (Särkkä 1993).

Oligoquetos

La presencia de los oligoquetos es muy importante, principalmente la de *L. hoffmeisteri*, que en Alchichica fue el grupo que contribuyó con el porcentaje mayor de biomasa y densidad promedio anual del lago. Su densidad de 16357 ± 19411 org/m² (37.4%) fue muy superior a la que se presentó en el Lago Donuzlav, la cual fue de 751 org/m² (Sergeeva 1999) y en nueve lagos canadienses donde la abundancia de este grupo osciló entre 0.1% y 6.6% para la zona litoral (Anderson y De Henau 1980). También existen datos que muestran una elevada abundancia (46.7%) de esta especie para el lago Lower Waterton (Anderson y De Henau 1980). Con referencia al valor de biomasa promedio anual (1.4643 g/m² peso húmedo), podría considerarse bajo ya que *L. hoffmeisteri* puede alcanzar valores de producción anual hasta de 40 g/m² (peso fresco) en sistemas dulceacuícolas (Poddubnaya 1980m in Lafont 1987). La dominancia de *L. hoffmeisteri* en Alchichica se puede deber a que los sedimentos presentaron abundante materia orgánica, la cual es un factor muy importante para la presencia de estos organismos (Marchese 1987). En Quechulac *L. hoffmeisteri* presentó una abundancia y densidad menor, lo cual puede ser un reflejo que las condiciones del sedimento en el lago son menos favorables para esta especie (Hoffmann *et al.* 1987). También se presentó otra especie, *P. aequiseta*, que también registró valores reducidos de ambas variables. Tanto *T. tubifex* como *P. aequiseta* son especies características de lugares con poco movimiento y donde hay fluctuaciones en la cantidad de materia orgánica en el sedimento (Marchese 1987). *L. hoffmeisteri* y *T. tubifex* son especies dominantes en Quechulac (Tabla 10). Lo anterior sugiere una coexistencia entre ambas especies. La literatura menciona la coexistencia de dos o tres especies de oligoquetos, específicamente de las dos especies anteriores, ya que presentan un mecanismo de mutualismo que consiste en que cada especie tiene concentraciones de bacterias asociadas a las heces fecales de otras especies de la comunidad, teniendo mayor cantidad de alimento disponible (Milbrink 1987).

La variación temporal de la densidad y biomasa de *L. hoffmeisteri* en Alchichica fue amplia, los picos de densidad y biomasa se dieron en el mes de Marzo. En Quechulac, por su parte, presentó su mayor densidad durante Noviembre y biomasa en Marzo. Lo anterior coincide con lo que se menciona en otros estudios (Lafont 1987), donde *L. hoffmeisteri* puede presentar dos periodos de reproducción con puestas intensivas de organismos en un año, la primera puede ser durante la primavera y la segunda entre los meses de Septiembre y Noviembre, coincidiendo estos últimos con la máxima eclosión de organismos juveniles. A pesar de esta tendencia el ciclo de vida de *L. hoffmeisteri* es difícil de interpretar, ya que los organismos juveniles son registrados a lo largo de todo el año y su ciclo puede durar de 2 a 3 años (Lafont 1987). También puede suceder lo mismo con *T. tubifex*, cuya presencia es continua a lo largo de todo el año y alcanzan densidades promedio que van de 260 a 1300 org/m² en verano (Wagner 1987), valores cercanos a éstos fueron observados en Quechulac, contribuyendo con un porcentaje importante en la densidad y la biomasa durante algunos meses, lo cual se considera característico de esta especie.

Ostrácodos

La biomasa y densidad de este grupo fue más elevada en Alchichica, lo cual se podría deber a que la zona litoral está bien oxigenada. Se sabe que los ostrácodos presentan sus mayores densidades en la zona litoral y van disminuyendo a profundidades mayores. Se han encontrado valores de hasta 36000 org/m² en un lago austriaco (Newrkla y Wijegoonawardana 1987), cantidad que está muy por encima de la encontrada en el presente estudio con valores promedio que oscilaron entre 341 ± 1230 y 12799 ± 13037 org/m² para *Limnocythere* sp.2. Este corresponde al valor más alto en Tecuítlapa Norte, el cual supera la densidad y biomasa de *Limnocythere* sp.1, lo cual podría indicar que la *Limnocythere* sp.2 está mejor adaptada para resistir condiciones adversas y su presencia en este último lago sería justificada por su escasa profundidad, ya que se ha reconocido una evidente preferencia de los ostrácodos por lagos poco profundos (Skvortsov 1997), en donde habitan la capa más superficial de la zona litoral, lugar que cubre sus necesidades alimenticias (detrito, bacterias, etc.) (Giere 1993).

Nemátodos

Estos organismos tienen una importancia excepcional dentro de la meiofauna de los cuerpos acuáticos (Traunspurger 1997). Es probable que sean los animales meiobentónicos más abundantes y comunes en los lagos (Strayer 1985 *in* Thorp y Covich 1991). Los nemátodos en los lagos muestran una preferencia por habitats de la zona litoral donde las algas son muy comunes, lo cual podría ser un recurso alimenticio (Traunspurger 1997). Las densidades más elevadas se observaron en Alchichica (densidad promedio anual de 8211 ± 15517 org/m²) aunque su presencia fue variable a lo largo del ciclo de muestreo en cada lago. Sergeeva (1999) y Anderson y De Henau (1980) reconocieron densidades promedio anuales del orden de 408850 org/m² y con biomásas aproximadas a 0.16 gC/m². En el presente estudio los porcentajes de contribución de los nemátodos alcanzan valores mucho menores (2.2% a 8.5%) lo cual indica que este grupo participa con un aporte menor a la biomasa de cada lago. Sin embargo, la presencia de los nemátodos es constante pero sin mostrar ningún patrón temporal definido. Además, suelen presentar una abundancia elevada que sólo contribuye con el uno a 15% de la biomasa meiobentónica de lagos (Thorp y Covich 1991). Dentro del meiobentos, estos organismos en particular son fuente primordial de alimentación para organismos de niveles superiores, por lo que su importancia principal es trófica (Sergeeva 1999). Su presencia en Alchichica probablemente se vió favorecida por la disponibilidad de alimento en el sedimento en la zona litoral donde la presencia de desechos vegetales es un buen recurso alimenticio, que junto con el tamaño de grano y la disponibilidad de oxígeno en el sedimento son importantes para el desarrollo de este taxón, ya que son organismos intersticiales (Traunspurger 1997).

Copépodos harpacticoides

El número de especies de copépodos bénticos es mucho mayor en otros lagos, como en el de Stechlin, Alemania, donde se mencionan 14 especies de harpacticoides (Flossner *et al.* 1985 *in* Sarvala 1998). Estos estudios recientes mencionan que los lagos más eutróficos pueden tener un número reducido de especies de copépodos (Ponyi 1969, Rey y Dupin 1973, Sarkka 1995 *in* Sarvala 1998). En los lagos cráter estudiados, la presencia de los harpacticoides estuvo

restringida a una especie y con densidad promedio reducida; la cual varió entre 341 ± 888 y 4695 ± 11285 org/m² y la biomasa promedio de 0.0002 ± 0.0003 a 0.0026 ± 0.0063 gC/m². Estos valores están por debajo de los que se han encontrado en otros estudios, los cuales mencionan que los copépodos harpacticoides pueden alcanzar una densidad promedio anual de 250,000 org/m² y una biomasa de 0.12 gC/m² (Sarvala 1998). La densidad de *Bryocamptus* fue mayor en Alchichica, sin embargo, la salinidad del lago pudo haber sido un factor estresante que impidió un mejor desarrollo de estos organismos (Lampadariou *et al.* 1997). Aunque los copépodos son numerosos en lagos, la mayoría de los autores coinciden al registrar que siempre la aportación de estos crustáceos en la biomasa en un sistema acuático será muy pequeña. La presencia de *Bryocamptus* en Quechulac y Tecuitlapa fue esporádica. En Quechulac la abundancia del grupo fue menor que los grupos restantes. Aunque se esperaría que la abundancia de copépodos harpacticoides fuera -en general- mayor, se sabe que estos organismos pueden presentar densidades promedio reducidas que pueden ir de 550 a 52,500 org/m² (Sergeeva 1999). Una característica de los copépodos harpacticoides es su talla pequeña; se sabe que muchos de estos organismos pueden permanecer como nauplios durante todo su desarrollo, alcanzando un tamaño reducido. Con respecto a la biomasa, se ha registrado (Skvortsov 1997) que este tipo de copépodos juega un papel menor en la red alimenticia de la zona litoral de los lagos, mientras que la biomasa puede ser más alta en las zonas más profundas. La abundancia baja presentada por *Bryocamptus* para el resto de los lagos posiblemente se debe a que esta especie comúnmente no tiene tolerancia a condiciones adversas, ya que son organismos muy sensibles, lo cual los hace útiles como indicadores de eutrofización (Sarkka 1992 *in* Sarvala 1998). Además, los copépodos harpacticoides son muy selectivos en su alimentación, por lo que en muchas ocasiones sus recursos alimenticios son muy reducidos, lo cual se refleja directamente en su diversidad, densidad y biomasa (Särkkä 1993).

Anfípodos

La presencia de *H. azteca* fue muy importante, sobre todo en lo referente a su aporte en la biomasa de los lagos. La densidad promedio mayor se presentó en Alchichica (4066 ± 7460 org/m²) lo cual se justificó debido a que el sustrato de este lago contiene mayor materia

orgánica, mientras que en Quechulac fue tan sólo de 796 ± 1592 org/m²; su contribución a la biomasa promedio anual fue la más importante para este lago con el 75.7%. Aunque este grupo es considerado -generalmente- macrofauna, la presencia de estadios juveniles es común en la meiofauna y estos organismos contribuyen más a la biomasa de la especie por su talla mayor, la cual está fuertemente influenciada por la calidad del sedimento (France 1993).

Culicidos

C. occidentalis fue el componente principal de la comunidad de meiobentos en Tecuitlapa Norte. Estas larvas de insecto se consideran representantes temporales del meiobentos ya que los adultos son aéreos. Su presencia a lo largo del ciclo de muestreo es promovida por la presencia temporal de agua y por las condiciones del lago, como la elevada salinidad y pH, la composición iónica y su elevada producción (Oseguera 1997). Esta especie, adaptada a ambientes extremos (Williams y Feltrate 1992 in Oseguera 1997), responde a una estrategia (ser tolerante a salinidades elevadas) para evitar la depredación y la competencia por alimento y espacio (Wirth y Morris 1985, McCafferty 1981 in Oseguera 1997). *C. occidentalis* no mostró un patrón definido en cuanto a su densidad, pero el mayor valor se encontró en Septiembre, que corresponde a la época de secas. La menor densidad se presentó en Noviembre, en el cual estuvo ausente, lo cual seguramente está relacionado con su periodo de emergencia masiva como lo registró Oseguera (1997). Los valores de biomasa fueron en general muy elevados, y tampoco siguieron un patrón de variación definido. Los valores de biomasa de *C. occidentalis* estuvieron muy por arriba de los presentados por los otros taxa encontrados en los lagos muestreados. Incluso superó los valores reconocidos en otros estudios donde mencionan una abundancia promedio total para larvas de insecto en el meiobentos de 9.2% y un porcentaje de biomasa total (peso húmedo) de 45.5% (Anderson y De Henau 1980).

CONCLUSIONES

La meiofauna de los lagos cráter está constituida por nueve taxa: Nematoda, *Bryocamptus*, *Limnocythere* sp.1 y *Limnocythere* sp.2 que se reconocieron como meiobentónicos estrictos; y *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex*, *P. aequiseta*, *H. azteca* y *C. occidentalis* que constituyeron la meiofauna temporal.

La riqueza taxonómica es baja (dos a siete especies). Este hecho puede estar relacionado con que el sedimento de la zona litoral de los lagos es predominantemente arenoso, lo cual es un factor desfavorable (ausencia de alimento) para el desarrollo de la meiofauna. Tecuitlapa Norte presentó la riqueza taxonómica menor (dos especies) debido probablemente a sus condiciones ambientales extremas (elevada salinidad y pH), mientras que el resto de los lagos presentaron una riqueza específica entre seis (Alchichica, Tecuitlapa) y siete (Quechulac) especies.

Tecuitlapa fue el lago con la densidad menor (8015 ± 8079 org/m²) y biomasa (0.0246 ± 0.0259 gC/m²) promedio anual, mientras que Tecuitlapa Norte mostró los valores más elevados con 56235 ± 64221 org/m² y 3.4193 ± 5.2504 gC/m², respectivamente.

Los valores de biomasa fluctuaron de forma independiente a los de la densidad, ya que la primera variable se relaciona con el tamaño de los organismos, como en el caso del anfípodo *H. azteca* que presentó una abundancia pequeña pero con biomasa elevada. Por otra parte, los nemátodos, que fueron un taxón muy importante numéricamente, su contribución a la biomasa fue reducida, dado su talla minúscula.

Los taxa dominantes de 3 de los lagos fueron los oligoquetos, ostrácodos, nemátodos y, sólo en Tecuitlapa Norte, los culícidos.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos - cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 106pp.
- Alcocer, J. y Escobar, E. 1988. Limnology of Alchichica Lake (México). *Memorias del IV International Symposium on Athalassic (Inland) Saline Lakes*. Banyoles. S/p.
- Alcocer, J. y Escobar, E.. 1990. The Drying up of the Mexican Plateau Axalapazcos. *Salinet* 4: 34-36.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo y L. Peralta. 1998b. Litoral benthos of the saline crater lakes of he basin of Oriental, México. *International Journal of Salt Lake Research*. 7: 87-108.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo y L.Oseguera. 1999. Benthos of a perennially-astatic, saline, soda lake in México. *International Journal of Salt Lake Research*. 8: 113-126.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratificacion and its implications in the Tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27 :
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993a. La macrofauna bentónica de los axalapazcos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33:409-415.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993b. Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 444-447.
- Alcocer, J., A. Lugo, M.R. Sánchez, M. Chávez y E. Escobar. 1998b. Tretas to the saline lakes of the Oriental Basin, Mexico, by human activities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1383-1386.
- Álvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. esc. Nal. Cienc. Biol.* VI (1-4): 81-107.
- Anderson, R. S. y A. M. De Henau. 1980. An assessment of the meiobenthos from nine mountain lakes in western Canada. *Hydrobiologia*. 70: 257-264.
- APHA, AWWA y WPCF. 1985. *Standard methods for the examination of water an wastewater*. American Public health Assolciation. Nueva York. 1, 193pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enriquez, R.M. Castillo-Dominguez 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.

- Arredondo, J.L., O. Vera y A.O. Ortiz. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos de datos limnológicos, en el lago de Alchichica, Puebla. *Biótica* 9 (1): 23-39.
- Barbour, C. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3: 533-556.
- Brandon, R.A., E.J. Maruska y W.T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, México. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 80 (3): 112-125.
- Brinkhurst, R.O. y M.R. Marchese. 1991. *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica*. Colección Climax No. 6, 2ª edición. Argentina. 207pp.
- Buen, F. De. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 16: 475-532.
- Calderón, S.I.A. y M.T. Rodríguez. 1986. Estado actual de las especies del género *Ambystoma* (Amphibia: Caudata) de algunos lagos y lagunas del Eje Neovolcánico Central. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, U.N.A.M. México. 55pp.
- Coull B. y M. Palmer. 1984. Campo experimental en ecología de meiofauna. *Hydrobiologia*. 118: 1-19.
- Díaz, E. y C. Guerra. 1979. Estudio limnológico de los axalapazcos del Estado de Puebla: resultados preliminares. In: *Memorias del Seminario de Ecología*. I.P.N. La Paz, México. 20pp.
- Echelle, A.A. y Echelle, A.F. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": atherinid fishes on the Mesa Central of México. In: A.A. Echelle & I. Kornfield (eds.). *Evolution of fish species flocks*. University of Maine. pp. 93-110.
- Edmonson, E.T. 1959. *Fresh-water biology*. 2ª edición. John Wiley & Sons. Nueva York. 1248pp.
- Escobar, E. y Alcocer, J. 1983. Limnological characterization of Alchichica lake, México. *Memorias del XXII SIL International Congress*. Lyon, Francia. pág. 93.
- Escobar, E., M. López, L.A. Soto, M. Signoret. 1997. Densidad y Biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos regiones del Golfo de México. *Ciencias Marinas*. 23 (4): 463-489.
- Escobar, E., J. Alcocer, E. Cienfuegos, P. Morales. 1998. Carbon stable isotopes ratios of pelagic and littoral communities in Alchichica crater-lake, México. *International journal of salt Lake Research*. 7: 345-355.

- Feller, J.R. 1984. Serological tracers or meiofaunal food webs. *Hydrobiologia*. **118**: 119-125.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. *Special Publications of Carnegie Museum of Natural History*. **17**:73pp.
- France, R.L. 1993. Production and turnover of *H. azteca* in central Ontario Canadá compared with other regions. *Freshwater Biology*. **30**: 343-349.
- Fuentes, A.L. 1972. *Regiones naturales del Estado de Puebla*. U.N.A.M. México. 143pp.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. México. 217pp.
- Garfias, E. T. 2000. Variación poblacional temporal y vertical del copépodo pláctico *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda:Calanoida) en un lago salino. Tesis de Licenciatura. UNAM FES Iztacala. 57pp.
- Garzón, M.A. 1990. Caracterización Saprotrofica de los lagos cráter de la Región de los Llanos, Pue. Tesis de Licenciatura (Biología) E.N.E.P. Iztacala. U.N.A.M. México. 102pp.
- Gasca, D.A. 1981. *Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz*. Colección Científica Prehistoria. No. 98 Inst. Nal. Antrop. Hist. de México. 55pp.
- Giere, O. 1993. *The microscopic fauna in Aquatic sediments*. Springer-Verlag. Alemania. 328pp.
- Gómez S.E. y M. E. Hendrickx. 1997. Distribution and Abundance of Meiofauna in a Subtropical Coastal Lagoon in the South-eastern Gulf of California, México. *Marine Pollution Bulletin*. **34** (7): 582-587.
- Gray, J.S. 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge. 185pp.
- Grigelis, A. 1984. Ecology and importance of oligochaeta in the biocenosis of zoobenthos in lakes of the National Park of the Lithuanian SSR. *Hydrobiologia*. **115**: 211-214.
- Guerra, C. 1986. Análisis taxonómico poblacional de peces aterínidos (*Chirostoma* y *Poblana*) de las cuencas endorréicas del extremo sur del Altiplano Mexicano. *An. Esc. nac.Cienc. biol.* México. **30**: 81-113.
- Heip, C., R.M. Warwick, M.R., Carr, P.M.J. Herman, R. Huys, N. Smol y K.V. Holsbeke. 1988. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Frierfjord/Langesundfjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **46**: 171-180.

- Higgins, R.P. y H. Thiel. 1988. *Introduction of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. 488pp.
- Hoffmann, K.H., E. Hipp y U. A. Sedlmeier. 1987. Aerobic and anaerobic metabolism of the freshwater oligochaete *Tubifex* sp. *Hydrobiologia*. 155 : 157-158.
- Hutchinson, E.G. 1957. *A treatise on Limnology. Chemistry of lakes*. John Wiley & Sons. Nueva York. Vol. IV. 944pp.
- Kasprzak, K. 1984. The oligochaetes (Annelida, Oligochaeta) in a lake and a canal in the agrgricultural landscape of Poland. *Hydrobiologia*. 115: 171-174.
- Lafont, M. 1987. Production of tibificid in the littoral zone of Léman Lake, near of Thonon-les-Brains. *Hidrobiologia*. 55: 179-187.
- Lampadariou N., M.C. Austen, N. Robertson y G. Vlachonis. 1997. Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in iraklion harbor, Greece. *Vie Milieu*. 47(1): 9-24.
- Lewis W.M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*. 43-64.
- Lugo, A. 1993. Estudio de las comunidades litorales de protozoarios en seis lagos-cráter del estado de Puebla, mediante el método de colonización de sustratos artificiales. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos). Facultad de Ciencias U.N.A.M. México. 76pp.
- Lugo, A., J. Alcocer, M. Chávez, G. Vilaclara, M. Gaytán y M.R. Sánchez. 1994. Los axalapazcos de Puebla. Seis joyas en el desierto. *Información Científica y tecnológica*. 16 (209): 32-36.
- Lugo, A., M.E. González, M.R. Sánchez y J. Alcocer. 1999. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda:Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. *Rev. Biol. Trop.* 47(1) : 141-148.
- Lugo, A., J. Alcocer, R. Sánchez, E. Escobar. 1998. Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. *Hydrobiologia*. 381: 9-13.
- Marchese, M.R. 1987. The ecology of some benthic oligochaeta from the Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia*. 155: 209-214.
- Martens P.M. y Schockaert. 1986. The importance of turbellarians in the marine meiobenthos: a review. *Hidrobiologia*. 132: 295-303.

- Milbrink, G. 1987. Mutualistic relationships between cohabiting tubificid species. *Hydrobiologia*. 155: 193.
- Miller, R.R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *An. Esc. nac. Cienc. biol.* 30: 121-153.
- 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. U.N.A.M. *Campus Iztacala*. México. 62pp.
- Newrkla, P. y N. Wijegoonawardana. 1987. Vertical distribution and abundance of benthic invertebrates in profundal sediments of Mondsee, with special reference to oligochaetes. *Hydrobiologia*. 155: 227-234.
- Oseguera, L. 1997. Ecología de los Macroinvertebrados bentónicos de un lago salino sujeto a fluctuaciones ambientales amplias. Tesis de Licenciatura. U.N.A.M. *Campus Iztacala*. México. 43pp.
- Pennak, W.R. 1978. *Fresh-water invertebrates of the United States*. John Wiley and Sons. Nueva York. 803 pp.
- Ramírez, G.P. 1983a. Estudio de la distribución y producción de la vegetación acuática en seis lagos cráter de Puebla. Tesis de Licenciatura. ENEP Zaragoza, U.N.A.M. México. 28pp.
- Ramírez, G.P. 1983b. Aspectos ecológicos de la vegetación acuática en seis lagos cráter de Puebla. *Memorias de la II Semana Botánica*. ENEP Iztacala, U.N.A.M. México. 42-43.
- 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. Nal. Autón. Mex.* 16 (1) : 1-16.
- Reyes, M. 1979. *Geología de la Cuenca de Oriental, Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala*. Colección Científica Prehistoria. 71. Inst. Nal. Antrop. Hist. México. 50pp.
- Särkkä, J. 1987. The occurrence of oligochaetes in lake chains receiving pulp mill waste and their relation to eutrophication on the trophic scale. *Hydrobiologia*. 155: 259-266.
- Sarvala, J. 1998. Ecology and role of benthic copepods in northern lakes. *Journal of Marine Systems*. 15: 75-86.

- Särkkä, J. 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: bathymetric differences and influence of environmental factors. *Aquatic Sciences*. **55**: 197-205.
- Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. 1987. Status UICN para especies de fauna silvestre. Dir. Gral. Cons. Ecol. Rec. Nat. SEDUE. México. Reporte Inédito.
- Sergeeva, N.G. 1999. Meiobenthos of Lake Donuzlav. *Hydrobiological Journal*. **35** (2) : 75-89.
- Skvortsov, V. V. 1997. Meiobenthos communities of some subarctic lakes. *Hydrobiologia*. **342/343**: 117-124.
- Soto, F., F. Lozano, A. Diez, C. Mejía y J. Villa. 1977. Estudio piloto de la vegetación en la región de Alchichica-Perote por medio de percepción remota. *Biótica*. **2**(3): 19-36.
- Taylor, E.H. 1943. A new Ambystomid salamander adapted to brackish water. *Copeia* **3**: 151-156.
- Thorp, J.H. y A.P. Covich. 1991. *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, Inc. 911pp.
- Tirado, C.R. 2001. Composición y variación de la asociación de rotíferos plancticos del lago Alchichica, Puebla. Tesis de Licenciatura. UNAM FES Iztacala. 51pp.
- Traunspurger, W. 1997. Bathymetric seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake. *Vie Milieu*. **47**(1): 1-7.
- Tudorancea, C. y R.H. Green. 1975. Distribution and seasonal variation of benthic fauna in Lake Manibota. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 616-623.
- Ubeda, M. y S. Estrada. 1994. Variación temporal de las comunidades macrobentónicas de los lagos de la región de los llanos de Puebla, México (composición, abundancia, distribución, asociaciones). Tesis de Licenciatura. U.N.A.M. *Campus Iztacala*. México. 44pp.
- Vázquez, M. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de *Poblana alchichicae alchichicae* De Buen (Pisces, Atherinidae) del lago cráter de Alchichica, Pue. Tesis de Licenciatura de Biología. Esc. Nal. Cienc. Biol., I.P.N. México, 30 + XI pp.
- Vera, M. O. Y L.M.O.A. Ortiz. 1980. Estudio de la diversidad del fitoplancton y su distribución vertical a lo largo de un ciclo anual y su relación con algunos parámetros físicos y químicos en el lago cráter de Alchichica, Puebla, México. Reporte de Servicio Social. CBS, Zootécnica. UAM Iztapalapa, México. 51pp.

- Wagner, B. 1987. Population dynamics of oligochaetes in a high mountain lake. *Hydrobiologia*. **155**: 191.
- Weber, C.I. (ed). 1973. *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. y G.E. Likens. 1979. *Limnological analyses*. W. B. Saunders. Filadelfia. 357pp.
- Wetzel, R.G. 1981. *Limnología*. Omega. Barcelona. 680pp.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. Saunders. Filadelfia. 743pp.
- Wieser, W. 1960. Benthics studies in Buzzards Bay "The meiofauna". *Limnology and Oceanography*. **5 (2)**: 121-137.
- Williams, W.D. 1972. *The uniqueness of salt lake ecosystems*. In: Z. Kajak y A. Hillbricht-Ilkowska (eds.). Productivity problems in freshwaters. IBP-UNESCO. Polonia.