



---

---

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**ESTUDIO DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD  
MEIOBENTÓNICA DE DOS HÁBITATS  
CONTRASTANTES DE LA ZONA LITORAL DEL LAGO  
CRÁTER ALCHICHICA, PUEBLA, MÉXICO.**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A:**

**VICTORIA RAMOS HERNÁNDEZ**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. LUIS ALBERTO OSEGUERA PÉREZ**



**TLALNEPANTLA, EDO. DE MÉXICO**

**2017**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## AGRADECIMIENTOS

Mi mayor agradecimiento al Dr. Luis Alberto Oseguera Pérez por permitirme participar en este proyecto, por su orientación y apoyo en todo momento para el desarrollo de este trabajo. Gracias por brindarme tu tiempo, confianza y amistad.

Al Dr. Alfonso Lugo Vázquez por todo el apoyo que me ha brindado, por compartir conmigo sus conocimientos, consejos, tiempo y dedicación, por las charlas y sobre todo por su amistad.

Al Dr. Javier Alcocer Durand, Dr. Arturo Rocha Ramírez y al Biol. José Luis Tello Musi por tomarse el tiempo en la revisión de esta tesis, por sus comentarios y aportaciones para este trabajo.

A la M. en C. Laura Peralta por todos sus consejos, por su amistad incondicional y por nunca dejarnos retroceder, por todos los momentos que hemos pasados juntas. Te admiro, eres increíble.

A la Dra. Rosario Sánchez por las bellas charlas y consejos que ha compartido conmigo y sobre todo por su hermosa amistad.

A la Dra. Carmen Hernández Fonseca y al Biol. Vania J. J. Pérez por la ayuda en el trabajo de campo y laboratorio. Así mismo por su increíble amistad, consejos y apoyo en todo momento.

A los proyectos de financiamiento otorgados por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (PAPIIT IN215512) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (103332) para la realización de este trabajo de investigación

A Mónica Camacho, Grace Rivera, Víctor Ponce, Ángeles Corona, Alí Abadallán Guzmán, Luis Manuel Espinosa, Paola Pérez y a todos mis amigos que han formado parte de mi vida, por sus enseñanzas y comprensión, por hacerme ver que la amistad puede llegar muy lejos.

## DEDICATORIA

A mis padres, Victoria Hernández y Apolinar Ramos, por ser el mayor ejemplo de perseverancia, esfuerzo, amor y vida, los admiro por todo lo que han logrado. Gracias por todo el apoyo que me han brindado en todo momento. Los amo.

A mis hermanas, Guadalupe Ramos y Ana Laura Ramos, por estar siempre a mi lado, por sus consejos, amor y apoyo. Gracias por compartir conmigo bellos momentos, las admiro, son increíbles.

A Daniel Hernández, por todo su apoyo, comprensión y consejos, por nunca dejarme retroceder y sobre todo por todo su amor. Gracias por recordarme que la vida es para reír y disfrutar.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

---

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	6
Objetivos	7
Área de estudio	8
Materiales y métodos	10
Resultados	13
Parámetros ambientales	13
Parámetros biológicos	17
Composición taxonómica y riqueza específica	17
Densidad	19
Jerarquización del meiobentos	23
Biomasa	25
Análisis de correlación de Pearson	28
Discusión	29
Riqueza específica	29
Composición taxonómica	29
Contribución por taxón	32
Densidad	33
Jerarquización del meiobentos	41
Biomasa	41
Conclusiones	45
Literatura citada	47

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

---

<b>Figura 1.</b> A. Ubicación geográfica del Estado de Puebla en la República Mexicana. B. Localización del lago-cráter Alchichica. C. Vista aérea del lago cráter Alchichica.	8
<b>Figura 2.</b> Estaciones de muestreo en la zona litoral del lago cráter Alchichica, Puebla, México. A. Estación ALC1. B. Estación ALC2	10
<b>Figura 3.</b> Variación temporal de las condiciones fisicoquímicas del agua del lago Alchichica, Puebla, México A. Temperatura. B. pH. C. Conductividad. D. Oxígeno disuelto.	15
<b>Figura 4.</b> Variación temporal de las variables del sedimento del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar. A. Carbonatos. B. Clorofila <i>a</i> . C. Cobertura vegetal. D. Materia orgánica. E. Carbono elemental. F. Nitrógeno elemental. G. Textura	16
<b>Figura 5.</b> Variación temporal de la riqueza meiobentónica de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.	19
<b>Figura 6.</b> Variación temporal de la densidad total meiobentónica en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.	20
<b>Figura 7.</b> Abundancia relativa meiobentónica de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.	21
<b>Figura 8.</b> Densidad total y por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.	21
<b>Figura 9.</b> Variación temporal de la densidad por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.	23
<b>Figura 10.</b> Jerarquización de las especies del meiobentos de la estación ALC1, de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.	24
<b>Figura 11.</b> Jerarquización de las especies del meiobentos de la estación ALC2, de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.	24
<b>Figura 12.</b> Variación temporal de la biomasa total meiobentónica en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.	25

<b>Figura 13.</b> Aporte relativo de la biomasa meiobentónica en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.	26
<b>Figura 14.</b> Biomasa total y por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.	27
<b>Figura 15.</b> Variación temporal de la biomasa por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.	28

## ÍNDICE DE TABLAS

---

---

<b>Tabla 1.</b> Características ambientales del agua y del sedimento de ambas estaciones. (Prom - Promedio, DE - Desviación estándar, Máx - Valor máximo, Mín - Valor mínimo, OD - Oxígeno Disuelto, K <sub>25</sub> - Conductividad estandarizada a 25°C).	14
<b>Tabla 2.</b> Lista taxonómica de la meiofauna de la zona litoral del lago cráter Alchichica.	18
<b>Tabla 3.</b> Densidad y biomasa promedios del meiobentos litoral de ambas estaciones (PROM - Promedio (arriba), D.E. - Desviación Estándar (abajo)).	22
<b>Tabla 4.</b> Correlación negativa significativa entre variables biológicas y ambientales.	28
<b>Tabla 5.</b> Número de especies de nemátodos reportadas para distintos lagos oligotróficos.	30



## RESUMEN

El meibentos de los lagos generalmente está conformado por nemátodos, copépodos, ostrácodos, así como estadios larvales de organismos del macrobentos. Sin embargo, la heterogeneidad ambiental de la zona litoral interviene en la composición y distribución de esta comunidad, influyendo así en la dinámica de muchos procesos ecológicos. El objetivo del presente estudio fue comparar la estructura de la comunidad meibentónica de dos hábitats en la zona litoral del lago Alchichica. Se realizaron muestreos bimestrales (entre 2010 y 2011) en dos estaciones de características ambientales contrastantes (ALC1 y ALC2). Se determinó la riqueza taxonómica, la densidad y la biomasa del meibentos, así como los parámetros ambientales asociados al sedimento. En ambas estaciones, las condiciones fisicoquímicas del agua fueron similares, contrario a lo encontrado para los parámetros del sedimento que sí mostraron diferencias. Las principales diferencias se encontraron en la cobertura vegetal (ALC1 =  $2 \pm 3$  % y ALC2 =  $37 \pm 22$  %) y la textura (ALC1 = 71 % gravas y ALC2 = 95 % arenas). La riqueza taxonómica estuvo representada por nemátodos, ostrácodos, copépodos harpacticoides, anfípodos, ácaros, oligoquetos y quironómidos. En ALC1 los nemátodos representaron el 47 % del total de los organismos, mientras que en ALC2 el ostrácodo *Limnocytherina axalapasco* aportó el 58.2 %. Comparando ambas estaciones, la densidad total de ALC1 ( $114,708 \pm 132,417$  ind  $m^{-2}$ ) fue menor que en ALC2 ( $293,146 \pm 177,377$  ind  $m^{-2}$ ). Por otra parte, el principal aporte de biomasa en ambas estaciones estuvo representado por *L. axalapasco* (ALC1 = 90.2 % y ALC2 = 91 %). La biomasa total de ALC1 ( $554 \pm 453$  PH mg  $m^{-2}$ ) fue menor que ALC2 ( $1,192 \pm 708$  PH mg  $m^{-2}$ ). La cantidad de vegetación presente así como la textura fueron las principales características que influyeron en la densidad y biomasa del meibentos entre ambas estaciones, pero no influyeron sobre la composición taxonómica.

## INTRODUCCIÓN

El bentos es el conjunto de organismos de diversos grupos taxonómicos que viven sobre o en los intersticios del sedimento (Wetzel y Likens, 2000) tanto en la zona profunda como en la zona litoral (Wetzel, 2001) de los sistemas acuáticos. La fauna bentónica es clasificada de acuerdo a su tamaño en: macrofauna o macrobentos, meiofauna o meiobentos y microfauna o microbentos (Margalef, 1983; Brönmark y Hansson, 2005; Giere, 2009). Los organismos que son retenidos en un tamiz con una apertura de malla de 0.5 mm integran el macrobentos, a los que pasan a través de este tamiz pero que son retenidos por otro de 0.063 mm de apertura de malla se les llama meiobentos, mientras que la microfauna está integrada por los organismos que no son retenidos por ninguno de los tamices mencionados (Sommerfield y Warwick, 1996).

Los principales representantes de la meiofauna son los nemátodos, copépodos harpacticoides y ostrácodos, los cuales pueden considerarse como organismos permanentes o "eumeiobentos" debido a que pasan todo su ciclo de vida en el meiobentos. Sin embargo, los primeros estadios larvales de la macrofauna, como oligoquetos y larvas de insectos también son parte del meiobentos, por lo que se consideran como organismos temporales o "pseudomeiobentos" (Van de Bund y Spaas, 1996; Hernández 2001; Kurashov, 2002).

La meiofauna está restringida en la zona más superficial del sedimento, donde generalmente es rico en partículas orgánicas, frecuentemente está cubierto con vegetación (Hernández, 2001) y donde la disponibilidad de alimento y la concentración de oxígeno disuelto es mayor (Strayer, 2009). No obstante, la meiofauna además de estar dentro o sobre el sedimento, también se puede encontrar alrededor de plantas acuáticas así como en otros sustratos duros (Giere, 2009; Strayer, 2009).

Estos organismos meiobentónicos juegan un papel importante dentro de las comunidades de invertebrados bentónicos, no solo en términos de diversidad de especies, sino también con respecto a sus densidades poblacionales altas (Stoch *et al.*, 2011), las cuales pueden llegar a ser superiores que en la macrofauna (Schmid-Araya *et*

*al.*, 2002). Su papel dentro de las redes tróficas en los sistemas acuáticos también es importante, ya que aprovechan el detritus disponible, son depredadores de bacterias y de la misma meiofauna, y asimismo, son presas de peces y macroinvertebrados (Schmid-Araya y Schmid, 2000) fungiendo como intermediarios en el flujo de energía entre los elementos microbianos y detríticos, y los organismos de talla mayor (Schmid-Araya *et al.*, 2002). Muchos organismos bentónicos (p. ej. larvas de dípteros, odonatos, tricópteros) parecen depender del meiobentos como alimento, contribuyendo así con más del 50 % del metabolismo zoobentónico total en un lago oligotrófico (Van de Bund y Spaas, 1996; Alcocer *et al.*, 1998; Schmid-Araya y Schmid, 2000). Además, la meiofauna puede formar parte del alimento de consumidores planctívoros en zonas oligotróficas, donde los recursos planctónicos pueden llegar a ser insuficientes (Sierszen *et al.*, 2003). La meiofauna también contribuye en los mecanismos de bioturbación y aceleración del reciclaje de la materia orgánica, así como a la colonización de bacterias y su subsecuente remineralización de nutrientes (Lind, 1985; Schmid-Araya y Schmid, 2000; Hernández, 2001).

La estructura y distribución de la meiofauna está determinada por diversos factores, como las características químicas, físicas y biológicas del sedimento y del agua, así como el impacto del ser humano (Skvortsov, 1997). En general, los principales factores abióticos que permiten al meiobentos establecerse en el sedimento es el tamaño y la compactación del grano (Smol *et al.*, 1994; Strayer, 2009) ya que determina el espacio intersticial que puede ser aprovechado por los organismos. Otro factor es el movimiento del agua, el cual determina la agitación, suspensión, flujo del agua intersticial, erosión y permeabilidad del sedimento. No obstante, los organismos también responden de varias maneras a otras variables abióticas como son la temperatura, pH, oxígeno disuelto y salinidad entre otros (Giere, 2009; Strayer, 2009).

Los factores bióticos que influyen en la estructura de la comunidad meiobentónica, son los componentes del sedimento (detritus, alimento) así como las interacciones biológicas (competencia y depredación) (Lampert y Sommer, 2007; Giere, 2009).

Es común que exista una diferencia estructural en los lagos, siendo la zona litoral la que presenta la mayor heterogeneidad ambiental con relación a la zona profunda (Margalef, 1980) debido a que es la interface entre la tierra y el agua abierta. Además la heterogeneidad ambiental de la zona litoral es altamente variable ya que depende de la geomorfología de la cuenca y de la tasa de sedimentación que se ha producido desde su formación (Wetzel y Likens, 2000; Basset *et al.*, 2006).

Es por ello que la heterogeneidad ambiental interviene en la distribución en forma de parches del meiobentos (Winemiller *et al.*, 2010), por lo que los organismos deben tener una gran capacidad adaptativa que les permita cubrir los requerimientos para alimentarse, crecer y reproducirse a pesar del dinamismo de los parámetros ambientales (Wetzel, 2001). Además, la heterogeneidad ambiental influye en la composición de especies y en la similitud taxonómica de cada hábitat, lo cual se ve reflejado en la dinámica de muchos procesos ecológicos como la estructura trófica y las interacciones entre los organismos (competencia y depredación) y a su vez en todo el ciclo de la materia y de la energía en el sistema (Margalef, 1980; Basset *et al.*, 2006; Winemiller *et al.*, 2010).

Las investigaciones en ecología meiobentónica lacustre en el mundo son escasas, (Giere, 2009; Alcocer y Bernal-Brooks, 2010). La información disponible para la meiofauna en aguas epicontinentales mexicanas es aún más reducida, por lo que es necesario llevar a cabo estudios ecológicos de la meiofauna para conocer su estructura y función en los lagos mexicanos. Además es importante conocer cómo influye la heterogeneidad de la zona litoral en la composición de especies de las comunidades meiobentónicas.

Desafortunadamente, a lo largo del tiempo varios lagos en México han disminuido su tamaño, se han extinguido o bien se han eutrofizado debido a procesos de desertización aunados a las diversas actividades humanas (p. ej. tala de árboles, desviación de afluentes para la agricultura, extracción excesiva de agua subterránea o contaminación del agua) (Alcocer y Bernal-Brooks, 2010). Un ejemplo de esta situación

es el lago Alchichica, cuyo nivel del agua ha disminuido más de un metro durante los últimos años (Alcocer *et al.*, 2004) dejando expuestos una mayor cantidad de estromatolitos, lo que ha originado que se formen zonas con diferentes hábitats, desde los que quedaron aislados completamente del lago hasta los que tienen contacto directo con la zona pelágica del lago con influencia directa del oleaje; lo cual tiene un efecto sobre la diversidad de organismos bentónicos.

## ANTECEDENTES

Entre algunos de los estudios realizados sobre la estructura de la comunidad meiobentónica están los realizados por Anderson y De Henau (1980) quienes trabajaron en nueve lagos de montaña en el occidente de Canadá; Van de Bund y Spaas (1996) estudiaron la meiofauna de 18 lagos holandeses los cuales presentaban características ambientales muy diversas; Skvortsov (1997) estudió la comunidad meiobentónica de 19 lagos subárticos de Rusia, relacionando además la biomasa de los organismos con las características ambientales de cada lago; Timm (2002) estudió la composición meiobentónica presente en los sedimentos a nivel del epilimnion, metalimnion e hipolimnion de 10 lagos de Estonia; Muschiol y Traunspurger (2009) estudiaron la meiofauna litoral de tres lagos ubicados en el volcán Cerro Azul en la Isla Galápagos, Ecuador; y Gusakov y Gagarin (2012) quienes estudiaron la estructura y composición de la meiofauna en los tributarios del lago El'ton en Rusia, y cuyas aguas presentan una salinidad alta (en un rango de 7-32 g L<sup>-1</sup>).

Algunos trabajos realizados en México sobre fauna bentónica han sido los de Alcocer *et al.* (1998) quienes realizaron un estudio de macroinvertebrados bentónicos litorales en los lagos-cráter salinos Alchichica y Atexcac; reportando 50 taxones de los cuales 44 se encontraron en Alchichica y 21 en Atexcac, siendo los organismos más abundantes tres especies de oligoquetos, un anfípodo y 19 especies de quironómidos. Así mismo Hernández (2001) estudió la densidad y biomasa de la meiofauna de la zona litoral de los lagos-cráter Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa, reportando un total de nueve taxones para los tres lagos, encontrando una especie de anfípodo, dos ostrácodos, un copépodo y un cúlido, seguidos por los nemátodos y cuatro especies de anélidos. En el caso de Alchichica, se encontraron un total de seis especies correspondientes a nemátodos, un tubifícido (*Limnodrilus hoffmeisteri*), un anfípodo (*Hyalella azteca*), dos especies de ostrácodos (*Limnocytere* sp.1 y sp.2) y un copépodo (*Bryocamptus*, que actualmente es *Cletocamptus gomezi*). De éstos *L. hoffmeisteri*, *Limnocytere* sp.1 y los nemátodos fueron los más abundantes.

## OBJETIVOS

### *Objetivo general*

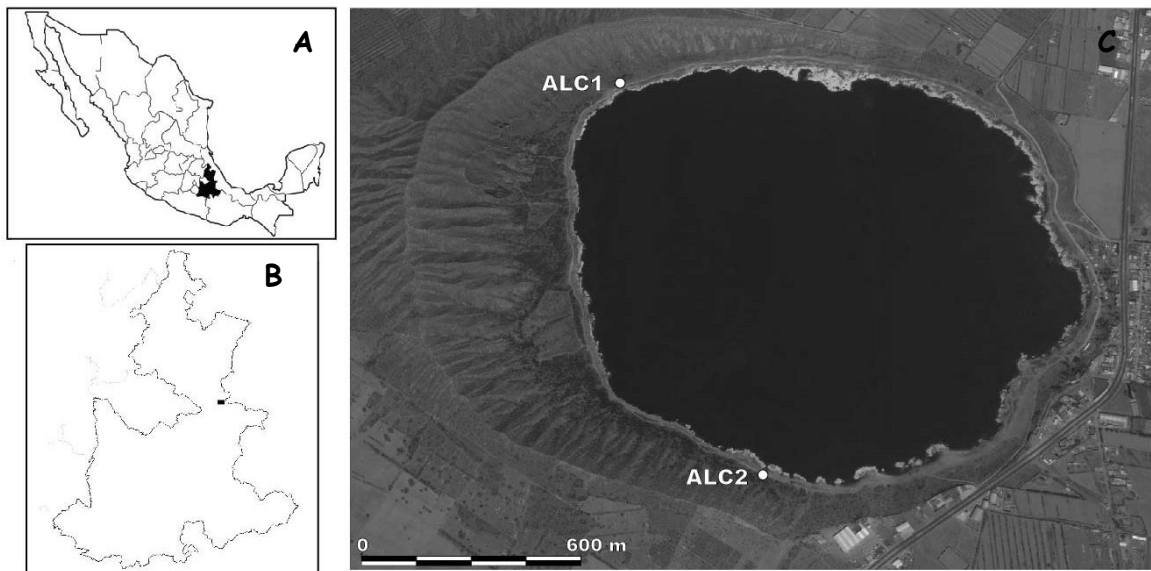
Comparar la estructura de la comunidad meiobentónica de dos hábitats con contrastantes condiciones ambientales en la zona litoral del lago cráter Alchichica.

### *Objetivos particulares*

- Caracterizar ambientalmente cada estación y describir la fluctuación temporal de los parámetros de columna de agua y del sedimento.
- Determinar la riqueza específica del meiobentos litoral de dos estaciones con diferentes condiciones ambientales en el lago cráter Alchichica.
- Determinar la densidad del meiobentos litoral de dos estaciones con condiciones ambientales contrastante en el lago cráter Alchichica.
- Determinar la biomasa del meiobentos litoral de dos estaciones con diferentes condiciones ambientales en el lago cráter Alchichica.
- Describir la variación temporal de la comunidad meiobentónica litoral a lo largo de un ciclo anual en el lago cráter Alchichica y determinar si existe una relación con los parámetros ambientales.

## ÁREA DE ESTUDIO

Alchichica es un lago de tipo "maar" que se localiza en la cuenca endorreica Oriental en el extremo SE del Altiplano Mexicano ( $19^{\circ} 27.7' N$ ,  $97^{\circ} 24.0' O$ ) entre los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz, a una altitud de 2,335 m s.n.m. (Figura 1). La temperatura ambiental anual oscila entre  $-5.5$  a  $30^{\circ} C$  con un valor promedio de  $14.4^{\circ} C$ . El clima es semiárido, con una precipitación anual menor de 500 mm, y una tasa de evaporación anual de 1,690 mm (Alcocer *et al.*, 2014).



**Figura 1.** A. Ubicación geográfica del Estado de Puebla en la República Mexicana. B. Localización del lago-cráter Alchichica. C. Vista aérea del lago cráter Alchichica.

El lago es un cono cinerítico con diferentes alturas debido a la erosión, presenta una reducida zona litoral y un talud muy abrupto con depósitos calcáreos denominados "tufas" (Hernández, 2001). El lago tiene un forma casi circular (área de  $2.3 \text{ km}^2$ ), con una circunferencia de 5.1 km y un diámetro de aproximadamente 1.7 km. Su profundidad máxima es de 62 m, con una media de 40.9 m (Filonov *et al.*, 2006). El principal aporte de agua lo recibe a través del manto freático, es un lago oligotrófico (clorofila *a*  $<5 \mu\text{g}$



L<sup>-1</sup>) (Ramos-Higuera *et al.*, 2008), hiposalino ( $8.5 \pm 0.5$  g L<sup>-1</sup>) y de pH básico (8.7-9.2), los iones dominantes son de sodio y cloruro, así como el magnesio y los bicarbonatos (Armienta *et al.*, 2008).

Los sedimentos de la zona litoral están compuestos principalmente por arenas gruesas y finas con un contenido de material orgánica de bajo a elevado (Hernández, 2001). El sustrato de la zona litoral se encuentra totalmente desnudo en algunas partes, mientras que en otras están cubiertas parcial o totalmente por macrófitas acuáticas (*Ruppia maritima*) y algas bentónicas (Alcocer, 1995; Hernández, 2001).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Trabajo de campo*

Se realizaron muestreos bimestrales (noviembre de 2010, enero, marzo, mayo y julio de 2011) en dos estaciones de la zona litoral con características opuestas que fueron elegidas durante una visita prospectiva. La estación uno (ALC1) se caracterizó por presentar una exposición mayor al oleaje y por tener poca vegetación (Figura 2a), mientras que la estación dos (ALC2) presentó mayor vegetación sumergida y estaba protegida de la acción del oleaje (Figura 2b).



**Figura 2.** Estaciones de muestreo en la zona litoral del lago cráter Alchichica, Puebla, México. **A.** Estación ALC1. **B.** Estación ALC2.

Para la obtención del sedimento se empleó un nucleador manual (3 cm de diámetro; 0.00071 m<sup>2</sup> de área), todas las muestras fueron tomadas por triplicado. Las muestras se fijaron con alcohol al 96% con Rosa de Bengala como colorante vital (APHA *et al.*, 1985).

Durante cada muestreo se midieron la temperatura, el oxígeno disuelto, la conductividad y el pH (a 5 cm del sedimento aproximadamente) con una sonda multiparamétrica de calidad de agua marca Hydrolab modelo DS5 y un SVR4. Adicionalmente se tomaron núcleos de sedimento para la obtención del porcentaje de materia orgánica, cobertura vegetal, textura, clorofila *a*, carbonatos, carbono elemental y nitrógeno elemental.

### ***Trabajo de laboratorio***

Las muestras fueron tamizadas a través de una malla con apertura de 0.50 mm para retener el macrobentos y después por otra con apertura de 0.069 mm para retener el meiobentos. Los organismos se separaron manualmente con apoyo de un microscopio estereoscópico Leica, modelo Zoom 2000 a 40x y 45x de aumento y fueron determinados hasta el nivel taxonómico más bajo posible con ayuda de claves generales (Edmonson, 1959; Pennak, 1978) y trabajos anteriormente realizados (Suárez-Morales *et al.*, 2013; Cohuo-Durán *et al.*, 2014; Cohuo *et al.*, 2016 -en revisión-). Se obtuvo la riqueza taxonómica, y los organismos fueron cuantificados para obtener la densidad. La biomasa (expresada en peso húmedo "PH") se obtuvo hidratando a los organismos (pasándolos por alcohol al 80%, 70%, 50% y finalmente agua desionizada) para posteriormente ser pesados en un comparador de masas modelo UMX5 Comparator, Mettler Toledo.

Para determinar el porcentaje de materia orgánica sedimentaria y carbonatos se utilizó la técnica de pérdida de peso por combustión (LOI) (APHA *et al.*, 1985). El análisis textural del sedimento consistió en obtener el tamaño de sedimento (Folk, 1969), utilizando el método de tamizado en seco para los sedimentos gruesos (gravas y

arenas) y pipeteo en húmedo para los sedimentos finos (limos y arcillas). El porcentaje de cobertura vegetal se realizó obteniendo el peso seco de la vegetación encontrada en cada uno de los núcleos. Para obtener el 100% de cobertura vegetal se tomó como referencia el peso seco promedio de la vegetación obtenida en tres núcleos cubiertos totalmente por vegetación. La determinación de la clorofila *a* del sedimento se realizó siguiendo el método de fluorimetría, utilizando un fluorómetro digital Turner Designs modelo 10-AU (Arar y Collins, 1997). Para la cuantificación de carbono y nitrógeno elemental, las muestras fueron humectadas con agua destilada y se acidificaron con ácido clorhídrico (HCL al 10 %) para eliminar el exceso de carbonatos; posteriormente fueron secados en un horno a 60 °C. El análisis se realizó en un analizador elemental Carbo Erba modelo NC2100 (Veronesi *et al.*, 2002).

### **Análisis de datos**

Para el análisis de la información biológica, los valores de densidad y biomasa se transformaron a logaritmos [ $\log_{10}(n+1)$ ] para que los valores elevados no sesgaran los resultados. Las pruebas estadísticas que se ocuparon para la comparación de las estaciones fueron: prueba t-Student para variables relacionadas y cuando no se obtuvo una distribución normal se empleó una prueba no paramétrica Wilcoxon. Para cada estación de muestreo se realizó un análisis de correlación de Pearson entre las variables ambientales y las biológicas. Para saber si hubo una diferencia entre los meses se hizo una prueba de ANOVA. Todas las pruebas se realizaron con ayuda del paquete estadístico SPSS v18.

Para jerarquizar la dominancia de las especies se elaboró el diagrama de Olmstead-Tuckey para la comunidad meiobentónica, el cual considera especies dominantes, constantes, ocasionales y raras, y que se determinaron a partir de la relación entre la abundancia de los organismos (*I<sub>n</sub>*) y la frecuencia de aparición (%).

## RESULTADOS

### *Parámetros ambientales*

Las condiciones fisicoquímicas del agua de ambas estaciones fueron muy parecidas, con una temperatura alrededor de los 18.0 °C, un pH básico (ALC1 = 8.6), un conductividad de 14.0 mS·cm<sup>-1</sup> y aguas bien oxigenadas (ALC1 = 7.8 mg·L<sup>-1</sup> y ALC2 = 7.9 mg·L<sup>-1</sup>) (Tabla 1). Temporalmente, la temperatura descendió de noviembre a enero 4.7 °C en ALC1 y 4.8 °C en ALC2, siendo enero el muestreo con los valores más bajos (ALC1 = 14.0 °C, ALC2 = 12.9 °C), posteriormente hubo un incremento en los siguientes muestreos alcanzando la temperatura máxima en julio (ALC1 = 21.0 °C, ALC2 = 23.4 °C) (Figura 3a). En promedio, el pH tuvo un valor de 8.6 ± 0.3 en ALC1 con un pH máximo de 9.0 en enero y un mínimo de 8.2 en noviembre, mientras que para ALC2 el pH promedio fue de 8.6 ± 0.1, el valor más bajo se registró en marzo (8.5) y el más alto en enero (8.8) (Figura 3b). La conductividad en ALC1 se incrementó del valor mínimo (12.9 mS·cm<sup>-1</sup>) en noviembre a mayo donde alcanzó su valor máximo (14.9 mS·cm<sup>-1</sup>). En ALC2 hubo ligeros incrementos y decrementos entre los muestreos sin presentarse un patrón, enero tuvo el valor menor (12.6 mS·cm<sup>-1</sup>) y marzo el más elevado (14.4 mS·cm<sup>-1</sup>) (Figura 3c). Finalmente la concentración de oxígeno disuelto presentó pequeñas variaciones en ALC1 con bajadas y subidas entre cada muestreo, en noviembre presentó la concentración más alta (9.8 mg·L<sup>-1</sup>), disminuyendo en enero hasta su concentración más baja (6.8 mg·L<sup>-1</sup>), posteriormente hubo un incremento de marzo a mayo y disminuyó en julio; por el contrario en ALC2 la concentración de oxígeno fue aumentando durante cada muestreo, de noviembre (6.81 mg·L<sup>-1</sup>) a julio (9.33 mg·L<sup>-1</sup>) (Figura 3d).

En los sedimentos los carbonatos fueron similares entre ambas estaciones (53.5 ± 3.7 % y 52.1 ± 3.9 % respectivamente) al igual que la concentración de la clorofila *a* sedimentaria (ALC1 = 0.5 ± 0.3 y ALC2 = 0.7 ± 0.2 µg·cm<sup>-2</sup>), mientras que presentaron diferencias significativas en la cobertura vegetal (ALC1 = 2 ± 3 % y ALC2 = 37 ± 22 %; p = 0.001), la textura (ALC1 = 71 % gravas y ALC2 = 95% arenas; p = 0.001), la materia orgánica (ALC1 = 1.6 ± 0.6 % y ALC2 = 3.4 ± 2.8 %, p = 0.015), el carbono elemental (ALC1

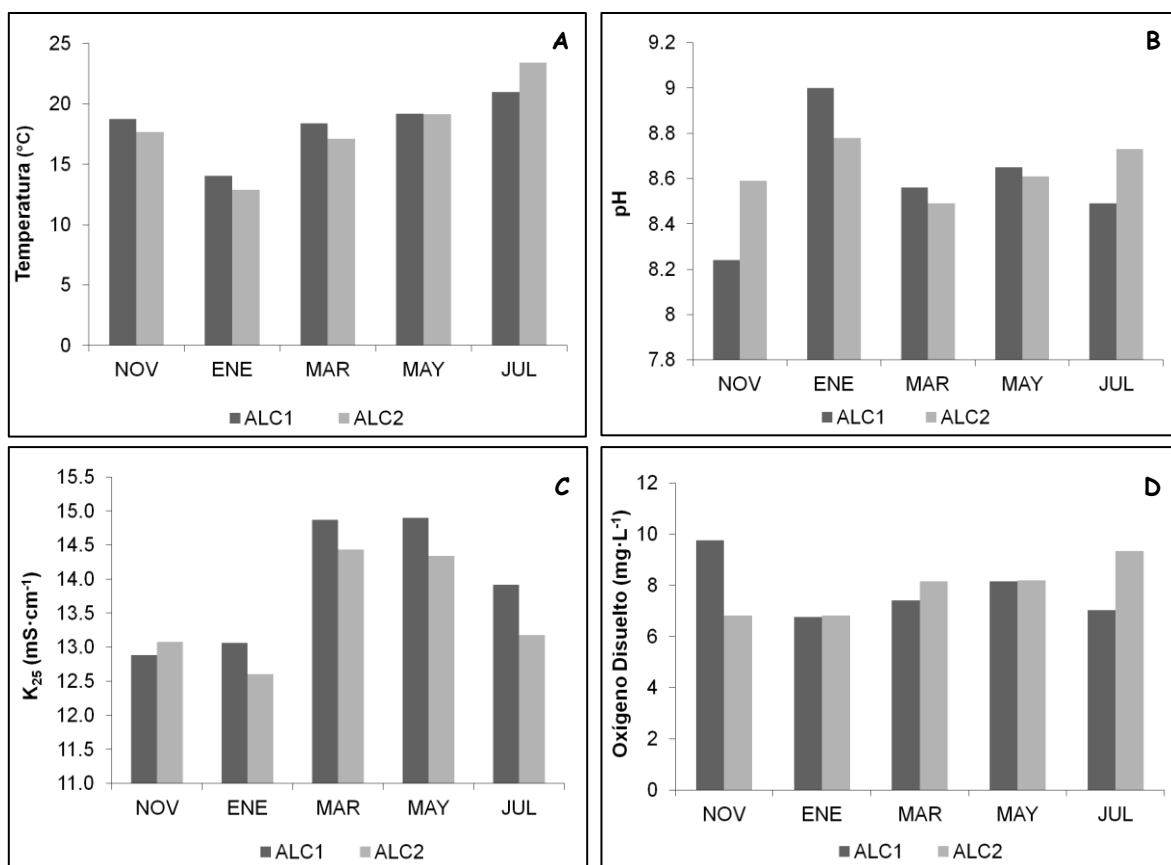
=  $10.6 \pm 7.5$  % y  $ALC2 = 16.5 \pm 8.6$  %;  $p = 0.034$ ) y el nitrógeno elemental ( $ALC1 = 0.6 \pm 0.4$  % y  $ALC2 = 1.2 \pm 0.8$  %;  $p = 0.015$ ) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Características ambientales del agua y del sedimento de ambas estaciones. (**Prom** - Promedio, **DE** - Desviación estándar, **Máx** - Valor máximo, **Mín** - Valor mínimo, **OD** - Oxígeno Disuelto, **K<sub>25</sub>** - Conductividad estandarizada a 25°C).

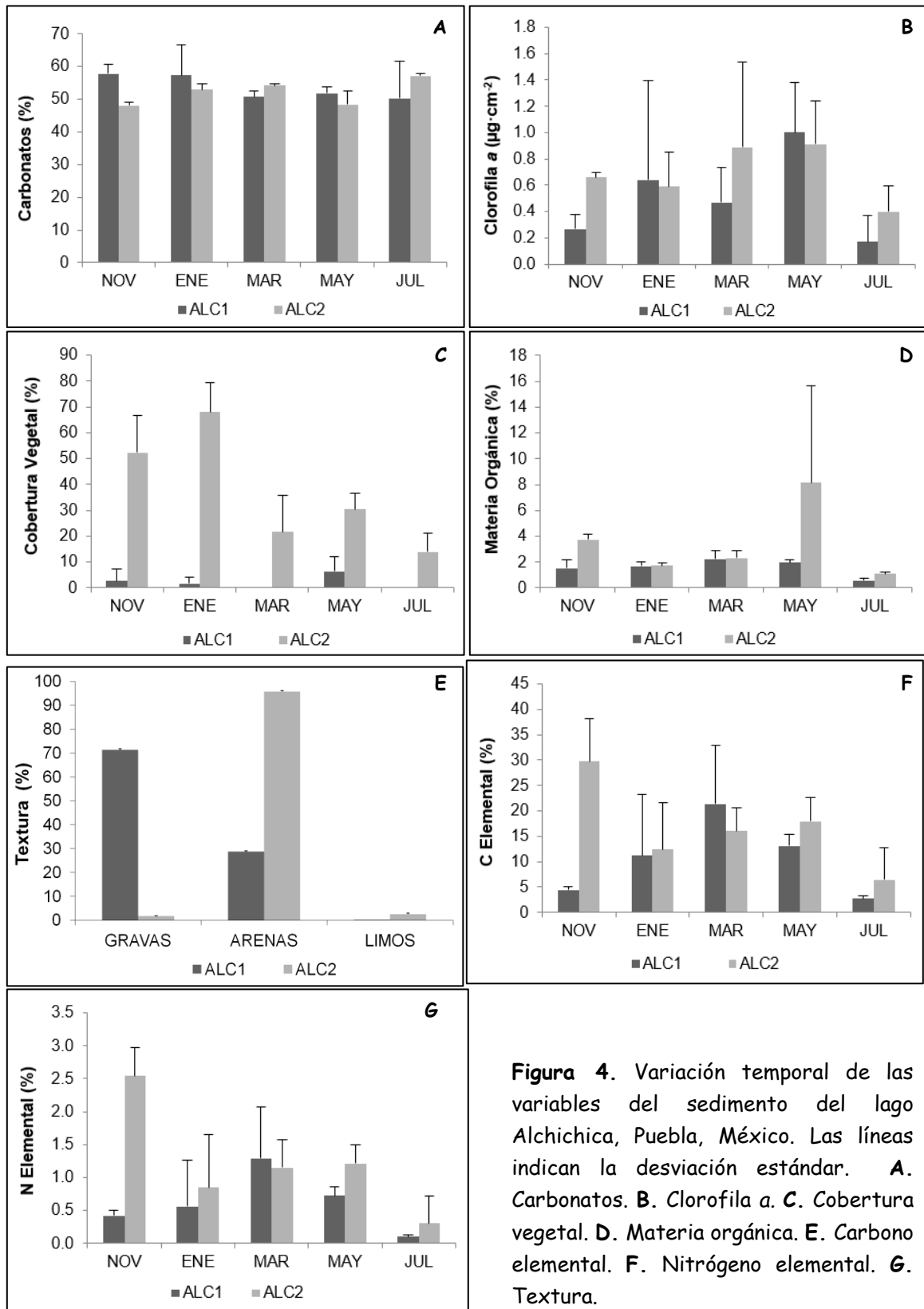
Agua	ALC1			ALC2		
	Mín	Máx	Prom ± DE	Mín	Máx	Prom ± DE
Temperatura (°C)	14.0	21.0	18.3 ± 2.6	12.9	23.4	18.0 ± 3.8
pH	8.24	9.00	8.59 ± 0.28	8.49	8.78	8.64 ± 0.12
K <sub>25</sub> (mS · cm <sup>-1</sup> )	12.9	14.9	13.9 ± 0.9	12.6	14.4	13.5 ± 0.8
OD (mg · L <sup>-1</sup> )	6.75	9.76	7.82 ± 1.21	6.81	9.33	7.86 ± 1.07
Sedimentos	ALC1			ALC2		
Carbonatos (%)	50.3	57.8	53.5 ± 3.7	48.1	57.1	52.1 ± 3.9
Clorofila a (µg · cm <sup>-2</sup> )	0.17	1.00	0.51 ± 0.33	0.40	0.91	0.69 ± 0.21
Cobertura vegetal (%)	0	6.4	2.1 ± 2.6	14.0	68.00	37.3 ± 22.4
Materia orgánica (%)	0.6	2.2	1.6 ± 0.6	1.1	8.2	3.4 ± 2.8
"C" elemental (%)	2.8	21.4	10.6 ± 7.5	6.5	29.8	16.5 ± 8.6
"N" elemental (%)	0.1	1.3	0.6 ± 0.4	0.3	2.5	1.2 ± 0.8
Textura (%)	Arenas	Gravas		Gravas	Arenas	
	28.52	71.43	-	1.75	95.31	-

Temporalmente, para la estación ALC1 noviembre presentó el porcentaje de carbonatos más alto ( $57.8 \pm 2.8$  %) seguido de enero ( $57.3 \pm 9.2$  %), posteriormente en marzo disminuyó a  $50.6 \pm 2.0$  %, en mayo incrementó ligeramente obteniendo un valor de  $51.8 \pm 2.1$  % y en julio volvió a disminuir alcanzando el porcentaje más bajo ( $50.2 \pm 11.3$  %). Por el contrario para ALC2, noviembre fue el muestreo con el porcentaje de carbonatos más bajo ( $48.1 \pm 0.9$  %) se incrementó en enero ( $42.9 \pm 1.8$  %) y marzo ( $54.1 \pm 0.5$  %), y disminuyó en mayo ( $48.4 \pm 4.2$  %) pero incrementó nuevamente en julio siendo el muestreo con el porcentaje más elevado ( $57.1 \pm 0.6$  %) (Figura 4a). La concentración de clorofila a varió en cada muestreo; sin embargo, para ambas estaciones los valores más altos se presentaron en mayo ( $ALC1 = 1.00 \pm 0.38$  µg · cm<sup>-2</sup> y  $ALC2 = 0.91 \pm 0.33$  µg · cm<sup>-2</sup>) y los más bajos en julio ( $ALC1 = 0.17 \pm 0.20$  µg · cm<sup>-2</sup> y  $ALC2 = 0.40 \pm 0.19$  µg · cm<sup>-2</sup>) (Figura 4b). El porcentaje de cobertura vegetal difirió contrastantemente entre

estaciones, en ALC1 la cobertura disminuyó de  $2.6 \pm 4.5 \%$  en noviembre a  $1.6 \pm 2.7 \%$  en enero, en los muestreos de marzo y julio no hubo cobertura vegetal, y mayo presentó el porcentaje más alto ( $6.4 \pm 5.5 \%$ ) mientras que en ALC2, el porcentaje de cobertura incrementó de noviembre ( $52.4 \pm 14.2 \%$ ) a enero ( $68 \pm 11.2 \%$ ) siendo el muestreo donde se registró el valor más alto, posteriormente disminuyó en marzo ( $21.6 \pm 14.2 \%$ ) e incrementó en mayo ( $30.4 \pm 6.2 \%$ ) y nuevamente bajó en julio para obtener el valor más bajo ( $14 \pm 7.3 \%$ ) (Figura 4c).



**Figura 3.** Variación temporal de las condiciones fisicoquímicas del agua del lago Alchichica, Puebla, México **A.** Temperatura. **B.** pH. **C.** Conductividad. **D.** Oxígeno disuelto.



**Figura 4.** Variación temporal de las variables del sedimento del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar. **A.** Carbonatos. **B.** Clorofila a. **C.** Cobertura vegetal. **D.** Materia orgánica. **E.** Carbono elemental. **F.** Nitrógeno elemental. **G.** Textura.



El porcentaje de materia orgánica en ALC1 aumentó de noviembre a marzo, siendo este último muestreo el que presentó el valor más alto ( $2.2 \pm 0.6 \%$ ), posteriormente fue disminuyendo hasta julio, a su porcentaje más bajo ( $0.6 \pm 0.1 \%$ ); en ALC2 el porcentaje disminuyó de noviembre a enero, incrementó en marzo y mayo alcanzando el mayor valor ( $8.1 \pm 7.5 \%$ ) y disminuyendo en julio hasta su porcentaje más bajo ( $1.1 \pm 0.1 \%$ ) (Figura 4d). El carbono y el nitrógeno elemental en ALC1 fueron mayores en marzo ( $C = 21.4 \pm 11.6 \%$ ,  $N = 1.3 \pm 0.8 \%$ ) e inferiores en julio ( $C = 2.8 \pm 0.5\%$ ,  $N = 0.1 \pm 0.04 \%$ ), mientras que en ALC2 fueron más altos en noviembre ( $C = 29.8 \pm 8.4 \%$ ,  $N = 2.5 \pm 0.4 \%$ ) y más bajos en julio ( $C = 6.5 \pm 6.3 \%$ ,  $N = 0.3 \pm 0.4 \%$ ) (Figura 4e y 4f).

### **Parámetros biológicos**

#### **Composición taxonómica y riqueza específica**

En total se encontraron tres filos, seis clases, cuatro órdenes, cinco familias, cuatro géneros y cuatro especies.

La riqueza para las dos estaciones estuvo representada por los grupos Nematoda, Arthropoda con dos especies de ostrácodos (*Limnocytherina axalapasco* y *Candona alchichica* n. sp.), un copépodo harpacticoide (*Cletocamptus gomezi*), un anfípodo (*Hyaella azteca*), quironómidos y ácaros; y Annelida con oligoquetos (Tabla 2).

En ambas estaciones se presentó una variación temporal de la riqueza durante los muestreos. En ALC1, enero fue el muestreo con mayor riqueza específica (8), seguida de noviembre y mayo (5) mientras que marzo (4) y julio se encontró la menor riqueza específica (3) (Figura 5). Los nemátodos, los oligoquetos y *L. axalapasco* estuvieron presentes en los cinco muestreos, los quironómidos en tres muestreos (noviembre, enero y marzo), los ácaros, anfípodos (enero y mayo) y *C. gomezi* (noviembre y enero) se presentaron en dos muestreos y finalmente *C. cf. patzcuaro* sólo estuvo en enero. En ALC2, marzo fue el muestreo con la riqueza específica mayor (7), seguida de noviembre, enero y mayo (6), y julio con la riqueza específica más baja (2) (Figura 5). Al

igual que en ALC1, los nemátodos y *L. axalapasco* estuvieron presentes en los cinco muestreos mientras que *C. alchichica*, *C. gomezi* y los oligoquetos estuvieron ausentes sólo en julio. Los anfípodos estuvieron en tres muestreos (noviembre, marzo y mayo) los quironómidos solo se encontraron en marzo y los ácaros en enero.

**Tabla 2.** Lista taxonómica de la meiofauna de la zona litoral del lago cráter Alchichica.

---



---

Filo: Nematoda

Filo: Arthropoda

    Clase: Ostracoda

        Orden: Podocopida

            Familia: Limnocytheridae

                Género: *Limnocytherina*

                    Especie: *Limnocytherina axalapasco* (Cohuo-Durán, Pérez y Karanovic, 2014)

            Familia: Candonidae

                Género: *Candona*

                    Especie: *Candona alchichica* (Cohuo, Hernández, Pérez y Alcocer, 2016 - en revisión-)

    Clase: Maxillopoda

        Orden: Harpacticoida

            Familia: Canthocamptidae

                Género: *Cletocamptus*

                    Especie: *Cletocamptus gomezi* (Suárez-Morales, Barrera-Moreno y Ciro-Pérez, 2013)

    Clase: Malacostraca

        Orden: Amphipoda

            Familia: Hyalellidae

                Género: *Hyalella*

                    Especie: *Hyalella azteca* (De Saussure, 1858)

    Clase: Insecta

        Orden: Diptera

            Familia: Chironomidae

    Clase: Arachnida

Filo: Annelida

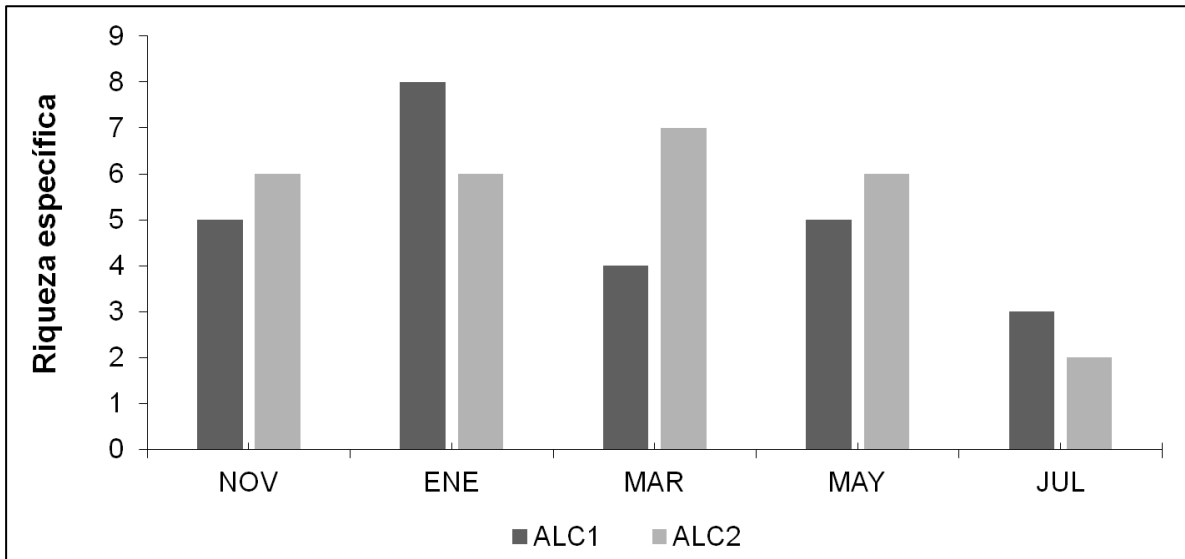
    Clase: Oligochaeta

---



---

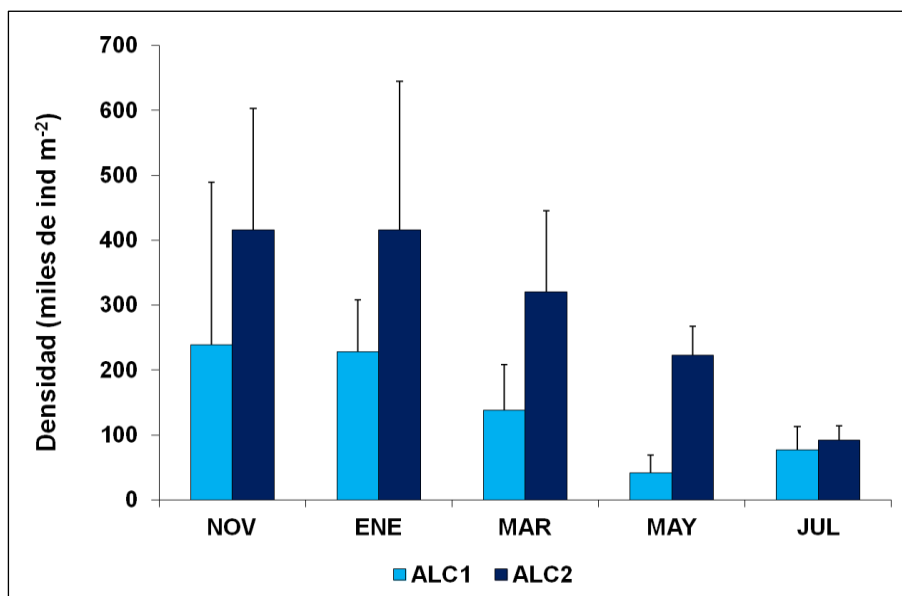
En enero y julio, la riqueza específica en ALC1 fue más alta que en ALC2, mientras que en noviembre, marzo y mayo fue mayor en ALC2. Por otra parte, en ambas estaciones la riqueza específica más baja se encontró en julio (Figura 5).



**Figura 5.** Variación temporal de la riqueza meiobentónica de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.

### **Densidad**

La densidad total del meiobentos varió para ALC1 entre  $41,382 \pm 27,403$  ind  $m^{-2}$  y  $238,967 \pm 250,789$  ind  $m^{-2}$  con un promedio de  $114,708 \pm 132,417$  ind  $m^{-2}$  que fue significativamente menor ( $p = 0.007$ ) al encontrado en la estación ALC2 con un promedio de  $293,146 \pm 177,377$  ind  $m^{-2}$ , con un intervalo entre  $91,549 \pm 22,001$  ind  $m^{-2}$  y  $415,962 \pm 186,859$  ind  $m^{-2}$ . También durante los cinco muestreos, la densidad en ALC2 fue gráficamente mayor (Figura 6) pero no se encontró una diferencia estadística ( $p = 0.353$  NOV,  $0.913$  ENE,  $0.162$  MAR,  $0.735$  JUL), a excepción del muestreo de mayo donde sí se encontró una diferencia significativa ( $p = 0.006$ ). En ALC1, la densidad más alta se registró en noviembre ( $238,967 \pm 250,789$  ind  $m^{-2}$ ) y fue disminuyendo cada mes hasta mayo, donde tuvo la densidad más baja ( $41,382 \pm 27,403$  ind  $m^{-2}$ ), posteriormente hubo un incremento en julio. En contraparte, en ALC2 la densidad más alta fue en noviembre ( $415,962 \pm 186,859$  ind  $m^{-2}$ ) y enero ( $415,493 \pm 229,422$  ind  $m^{-2}$ ), disminuyendo en los muestreos siguientes y registrando la densidad más baja en julio ( $91,549 \pm 22,001$  ind  $m^{-2}$ ) (Figura 6).



**Figura 6.** Variación temporal de la densidad total meiobentónica en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.

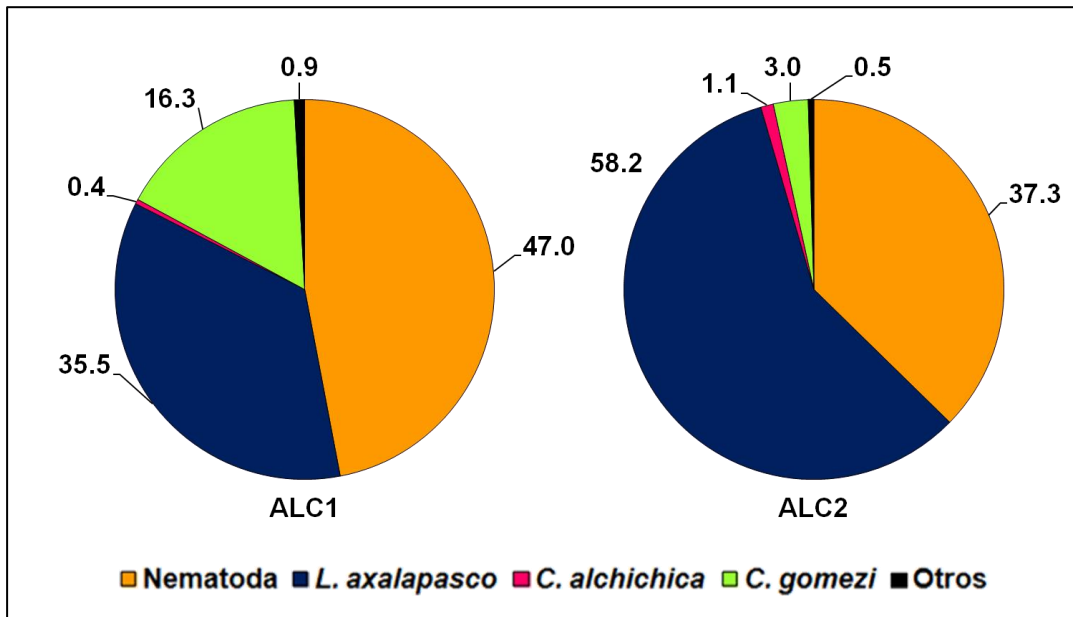
Comparando la variación temporal de la densidad total, en ALC1 no hay diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre los muestreos. Para ALC2 sólo julio fue menor significativamente ( $p = 0.005, 0.006$  y  $0.018$ ) con respecto a los tres primeros muestreos (Figura 6).

### **Variación por taxón**

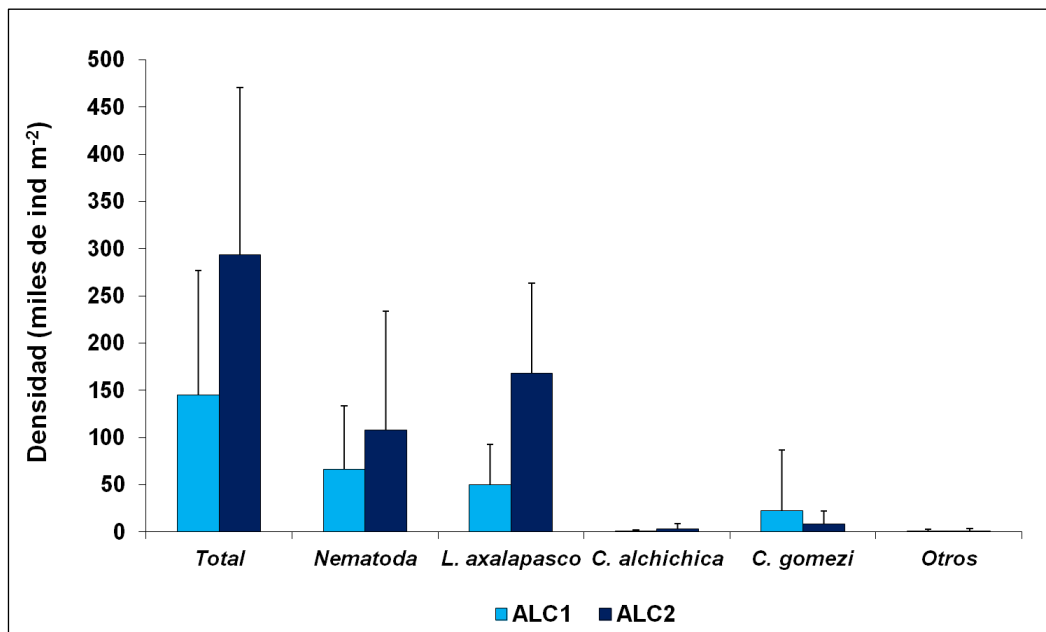
En ALC1 los nemátodos aportaron el 47 % de la meiofauna total, seguido de *L. axalapasco* (35.5 %), *C. gomezi* (16.3 %), otros (0.9 %) y *C. alchichica* (0.4 %). En contraparte, en ALC2 *L. axalapasco* aportó el 58.2 %, seguido por los nemátodos (37.3 %), *C. gomezi* (3 %), *C. alchichica* (1.1 %) y otros (0.5 %) (Figura 7).

La densidad de *L. axalapasco* ( $49,993 \pm 42,620$  ind m<sup>-2</sup>) y *C. alchichica* ( $563 \pm 1,829$  ind m<sup>-2</sup>) en ALC1 fue menor significativamente ( $p = 0.016$  y  $0.018$  respectivamente) a la encontrada en ALC2 (*L. axalapasco* =  $168,075 \pm 95,460$  ind m<sup>-2</sup> y *C. alchichica* =  $3,099 \pm 5,614$  ind m<sup>-2</sup>). A pesar que no hubo una diferencia significativa ( $p = 0.228$ ) se puede observar en la figura 7 que la densidad de los nemátodos fue menor en ALC1 ( $66,258 \pm 67,267$  ind m<sup>-2</sup>) que en ALC2 ( $107,793 \pm 125,807$  ind m<sup>-2</sup>). Por el contrario la densidad

de *C. gomezi* fue mayor en ALC1 ( $22,911 \pm 63,989$  ind  $m^{-2}$ ) que ALC2 ( $8,545 \pm 13,462$  ind  $m^{-2}$ ); sin embargo, tampoco se encontró una diferencia significativa ( $p = 0.169$ ) (Figura 8) (Tabla 3).



**Figura 7.** Abundancia relativa meiobentónica de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.



**Figura 8.** Densidad total y por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.

**Tabla 3.** Densidad y biomasa promedios del meiobentos litoral de ambas estaciones (**PROM** - Promedio (arriba), **D.E.** - Desviación Estándar (abajo)).

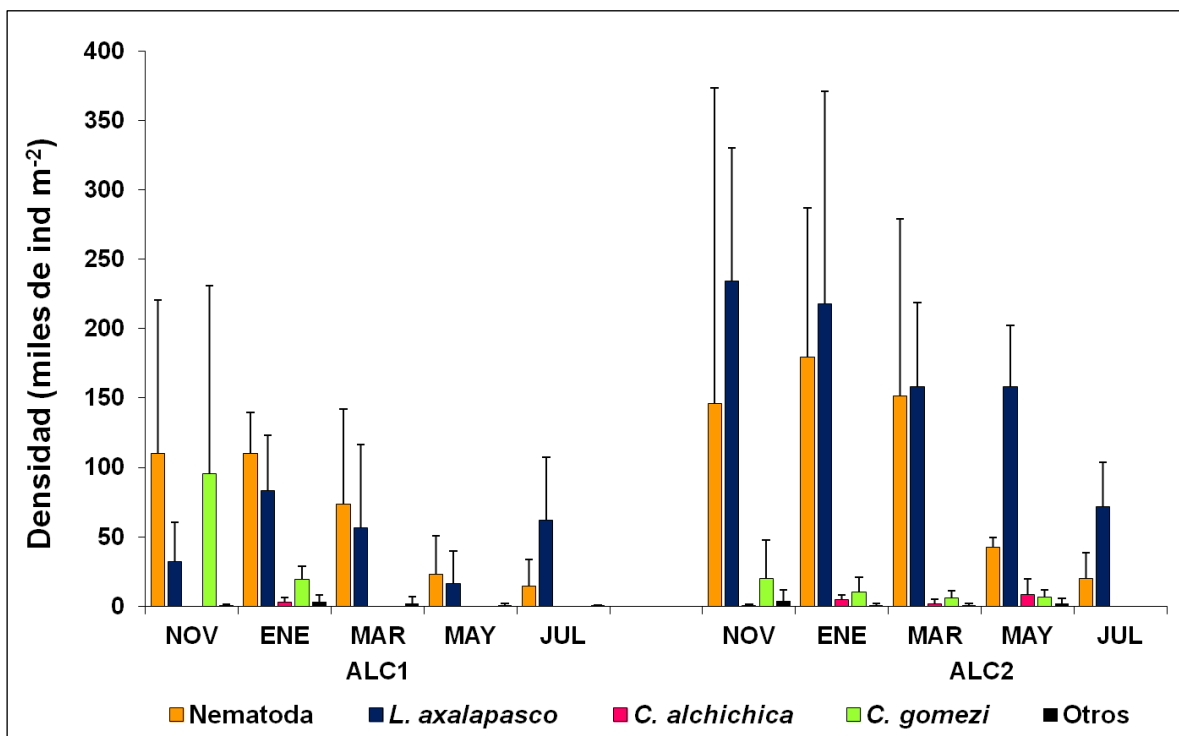
PROM ± D.E.	ALC1		ALC2	
	Densidad (ind m <sup>-2</sup> )	Biomasa PH (mg m <sup>-2</sup> )	Densidad (ind m <sup>-2</sup> )	Biomasa PH (mg m <sup>-2</sup> )
Nemátodos	66,258	26.6	107,793	35.0
	67,267	28.6	125,807	39.5
<i>L. axalapasco</i>	49,993	484.5	168,075	1,073.1
	42,620	458.8	95,460	701.7
<i>C. alchichica</i>	563	2.6	3,099	59.0
	1,829	7.4	5,614	129.4
<i>C. gomezi</i>	22,911	18.0	8,545	7.3
	63,989	40.5	13,462	9.4
Otros	1,246	5.5	1,408	4.5
	1,869	15.7	2,472	13.5
TOTAL	114,708	553.9	293,146	1,192.4
	132,417	453.1	177,377	708.0

### **Variación temporal por taxón**

En ALC1, la densidad mayor de los nemátodos se encontró en noviembre y enero (109,859 ± 110,973 y 110,329 ± 29,285 ind m<sup>-2</sup> respectivamente) a partir de donde comenzó a disminuir hasta registrar su valor más bajo en julio (14,554 ± 19,226 ind m<sup>-2</sup>). A pesar de que *L. axalapasco* estuvo presente en los cinco muestreos no mostró un patrón definido a lo largo del periodo de muestreo, la densidad mayor se observó en enero (83,568 ± 39,495 ind m<sup>-2</sup>) y la densidad menor en mayo (16,164 ± 23,288 ind m<sup>-2</sup>). *C. gomezi* estuvo presente sólo al inicio del periodo de muestreo con la densidad mayor en noviembre (95,305 ± 135,390 ind m<sup>-2</sup>) y la densidad menor en enero (19,249 ± 9,378 ind m<sup>-2</sup>). Finalmente *C. alchichica* sólo se encontró en enero con una densidad de 2,817 ± 3,726 ind m<sup>-2</sup> (Figura 9).

En ALC2, la densidad mayor de los nemátodos se encontró en enero (179,343 ± 107,563 ind m<sup>-2</sup>) para posteriormente disminuir hasta registrar su valor más bajo en julio (19,718 ± 18,949 ind m<sup>-2</sup>). La densidad mayor para *L. axalapasco* se observó en

noviembre ( $234,272 \pm 95,964 \text{ ind m}^{-2}$ ) disminuyendo en los muestreos siguientes registrando la densidad más baja en julio ( $71,831 \pm 31,714 \text{ ind m}^{-2}$ ). *C. gomezi* no se encontró en julio, la densidad mayor se registró en noviembre ( $19,718 \pm 28,134 \text{ ind m}^{-2}$ ) y los valores menores en marzo y mayo ( $6,103 \pm 4,946 \text{ ind m}^{-2}$  y  $6,573 \pm 4,946 \text{ ind m}^{-2}$  respectivamente). Finalmente *C. alchichica* al igual que el taxón anterior, estuvo presente en los primeros cuatro muestreos registrando la densidad mayor en mayo ( $8,451 \pm 11,179 \text{ ind m}^{-2}$ ) y el valor más bajo en noviembre ( $469 \pm 813 \text{ ind m}^{-2}$ ) (Figura 9).



**Figura 9.** Variación temporal de la densidad por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.

### **Jerarquización del meiobentos**

La comunidad meiobentónica presentó como dominantes a los nemátodos y al ostrácodo *L. axalapasco* en ambas estaciones, los cuales alcanzaron valores altos de frecuencia y abundancia; como raros a *C. alchichica* en ambas estaciones y *C. gomezi* en ALC2, ya que contrario a las anteriores su abundancia y frecuencia fueron bajas;

mientras que en ALC1 *C. gomezi* se presentó como especie temporal por alcanzar valores altos de abundancia pero valores bajos de frecuencia (Figura 10 y 11).

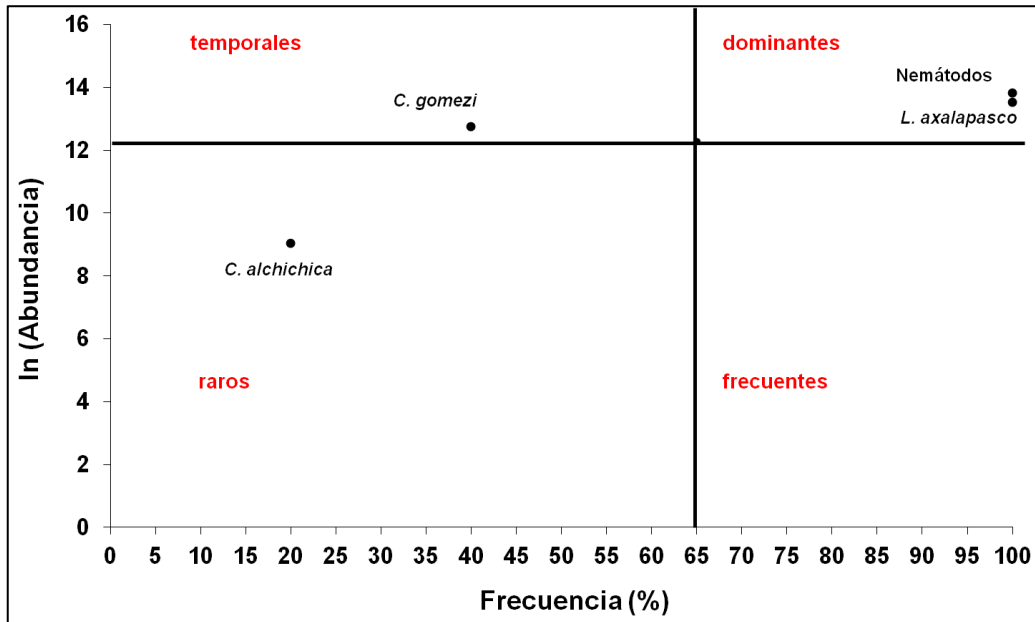


Figura 10. Jerarquización de las especies del meiobentos de la estación ALC1, de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.

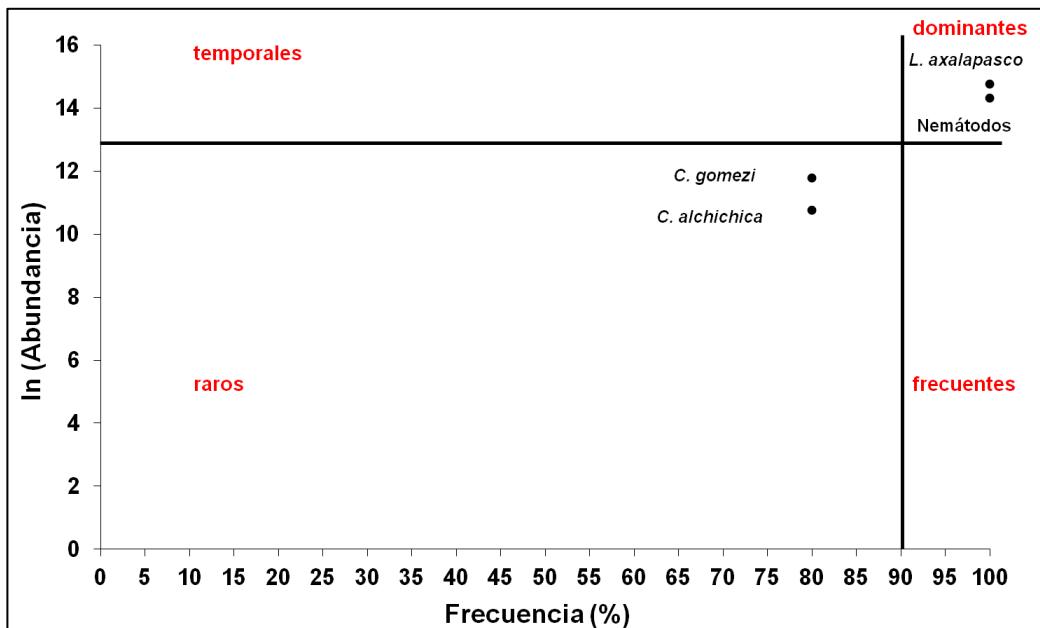
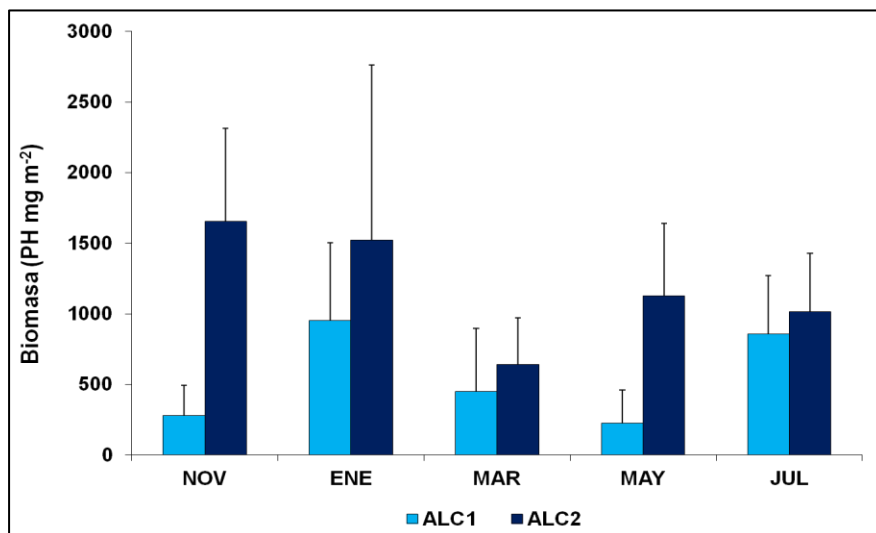


Figura 11. Jerarquización de las especies del meiobentos de la estación ALC2, de la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.



## Biomasa

La biomasa total de ALC1 varió entre  $228 \pm 232$  PH mg m<sup>-2</sup> y  $953 \pm 553$  PH mg m<sup>-2</sup> con un promedio de  $554 \pm 453$  PH mg m<sup>-2</sup>, el cual fue significativamente menor ( $p = 0.007$ ) que la encontrada en la estación ALC2, donde se obtuvo un promedio de  $1,192 \pm 708$  PH mg m<sup>-2</sup>, con un intervalo entre  $640 \pm 330$  PH mg m<sup>-2</sup> y  $1,656 \pm 656$  PH mg m<sup>-2</sup>. A pesar que gráficamente en los cinco muestreos la biomasa de la estación ALC1 fue menor a la de ALC2 sólo se encontró diferencia significativa en el muestreo de mayo ( $p = 0.004$ ) (Figura 12). En ALC1, enero registró la biomasa más alta ( $953 \pm 553$  PH mg m<sup>-2</sup>), seguido de julio ( $858 \pm 411$  PH mg m<sup>-2</sup>), marzo ( $451 \pm 445$  mg m<sup>-2</sup>), noviembre ( $280 \pm 212$  PH mg m<sup>-2</sup>) y finalmente mayo con la biomasa más baja ( $228 \pm 232$  PH mg m<sup>-2</sup>), no obstante no hubo diferencias significativas ( $p = 0.218$ ) entre los muestreos. En contraparte, en ALC2 la biomasa más alta se registró en noviembre ( $1,656 \pm 656$  PH mg m<sup>-2</sup>), seguido de enero ( $1,521 \pm 1,242$  PH mg m<sup>-2</sup>), mayo ( $1,129 \pm 511$  PH mg m<sup>-2</sup>), julio ( $1,015 \pm 414$  PH mg m<sup>-2</sup>) y marzo con la biomasa más baja ( $640 \pm 330$  PH mg m<sup>-2</sup>) (Figura 12); para esta estación tampoco hubo una diferencia significativa ( $p = 0.377$ ) en la variación temporal.

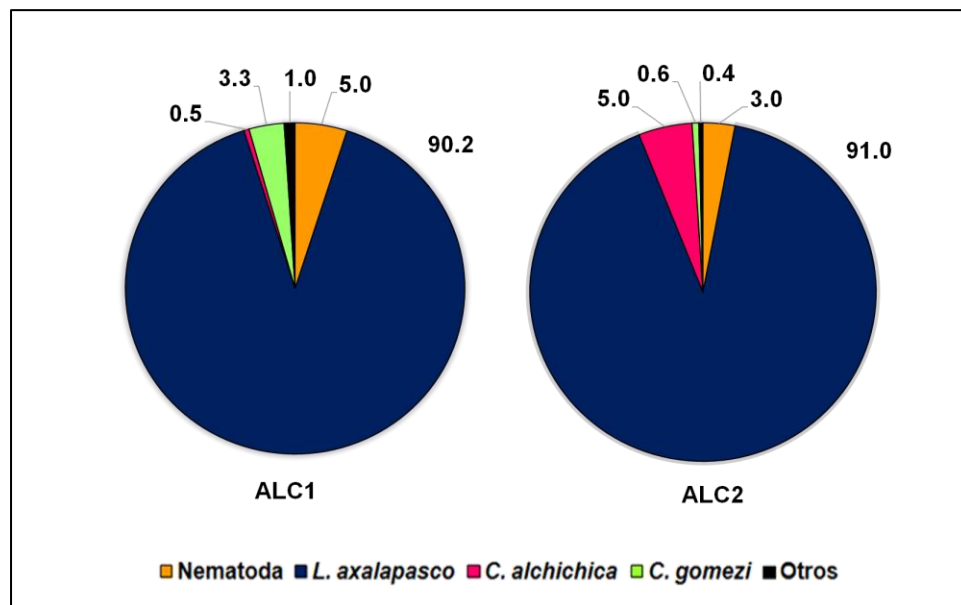


**Figura 12.** Variación temporal de la biomasa total meiobentónica en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.

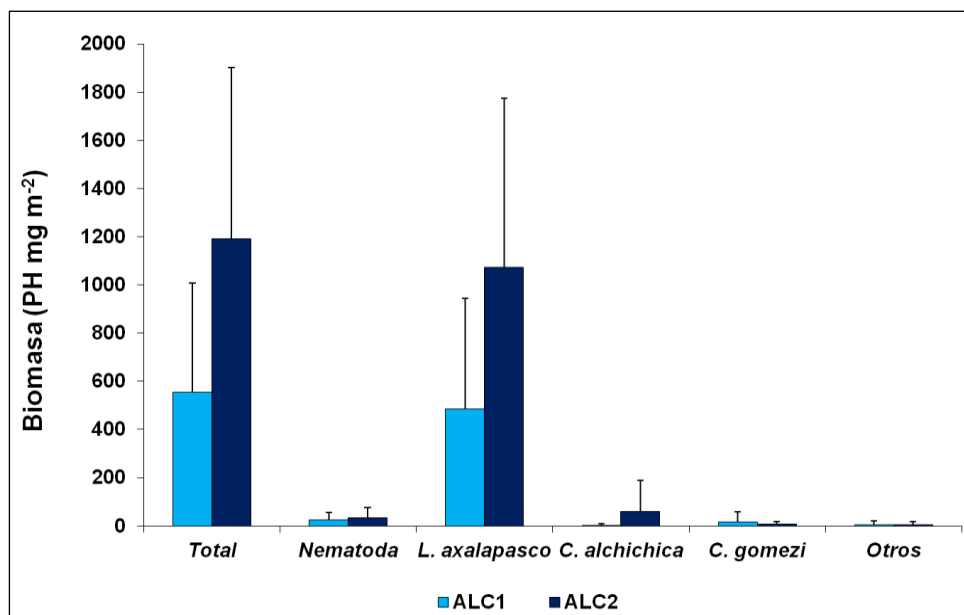
### Variación por taxón

El mayor aporte de biomasa en ALC1 estuvo representado por *L. axalapasco* (90.2 %), seguido de los nemátodos (5 %), *C. gomezi* (3.3 %), *C. Alchichica* (0.5 %) y los otros grupos solo aportaron el 1 %. En ALC2, *L. axalapasco* también aportó la mayor parte de la biomasa (91 %) seguido por *C. Alchichica* (5 %), los nemátodos (3 %), *C. gomezi* (0.6 %) y otros (0.4 %) (Figura 13).

La biomasa de los ostrácodos en ALC2 (*L. axalapasco* =  $1,073 \pm 702$  PH mg m<sup>-2</sup>; *C. alchichica* =  $59 \pm 129$  PH mg m<sup>-2</sup>) fue significativamente mayor ( $p = 0.044$  y  $0.018$  respectivamente) a la encontrada en ALC1 (*L. axalapasco* =  $484 \pm 459$  PH mg m<sup>-2</sup>; *C. alchichica* =  $3 \pm 7$  PH mg m<sup>-2</sup>). A pesar de que *C. gomezi* presentó una mayor biomasa en ALC1 ( $18 \pm 40$  PH mg m<sup>-2</sup>) que en ALC2 ( $7 \pm 9$  PH mg m<sup>-2</sup>) no se encontró una diferencia significativa ( $p = 0.209$ ). Finalmente la biomasa de los nemátodos fue similar en ambas estaciones (ALC1 =  $27 \pm 29$  PH mg m<sup>-2</sup> y ALC2 =  $35 \pm 39$  PH mg m<sup>-2</sup>) (Figura 14) (Tabla 3).



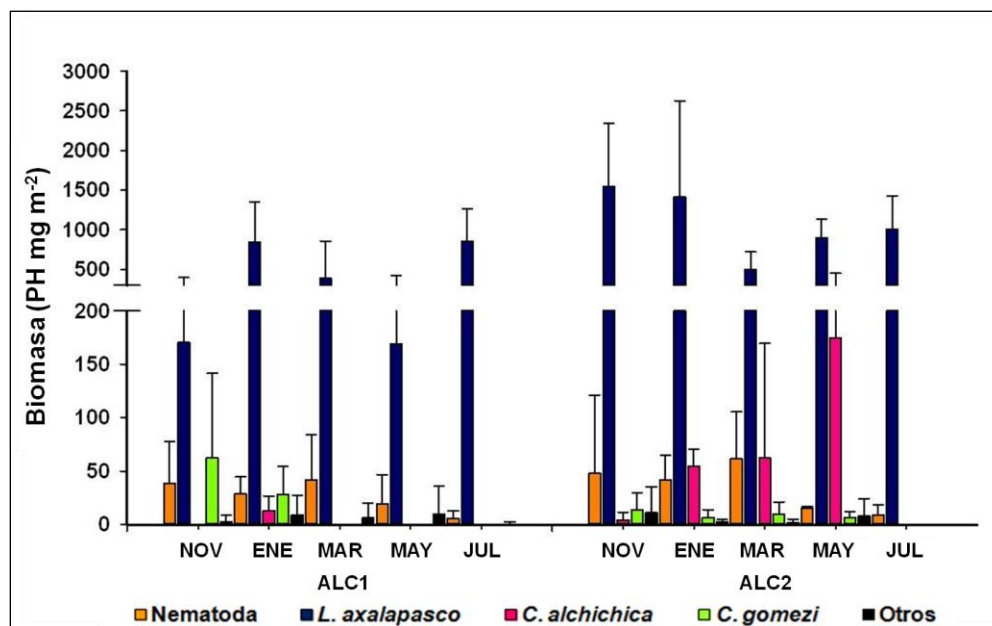
**Figura 13.** Aporte relativo de la biomasa meiobentónica en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México.



**Figura 14.** Biomasa total y por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.

### **Variación temporal por taxón**

Para ALC1, el valor más alto registrado para *L. axalapasco* fue en julio ( $850.7 \pm 416$  PH mg m<sup>-2</sup>) y el más bajo en mayo ( $169 \pm 252.4$  PH mg m<sup>-2</sup>). Por el contrario, para ALC2 el valor más alto registrado fue en noviembre ( $1,547.4 \pm 795$  PH mg m<sup>-2</sup>) y el más bajo en marzo ( $500 \pm 222.2$  PH mg m<sup>-2</sup>). Sin embargo esta especie no mostro un patrón en la variación de su biomasa en ninguna de las estaciones a lo largo del ciclo de muestreo (Figura 15). Por otra parte, tanto en ALC1 como en ALC2 el valor de biomasa más alto para los nemátodos fue en marzo ( $41.3 \pm 42.8$  PH mg m<sup>-2</sup> y  $61.5 \pm 44$  PH mg m<sup>-2</sup> respectivamente) y el más bajo en julio (ALC1 =  $5.6 \pm 7.4$  PH mg m<sup>-2</sup> y ALC2 =  $9.8 \pm 9.6$  PH mg m<sup>-2</sup>). Para ALC1, *C. alchichica* solo se presentó en enero ( $13.1 \pm 13.4$  PH mg m<sup>-2</sup>) mientras que en ALC2 el valor más alto registrado fue en mayo ( $174.6 \pm 274.9$  mg m<sup>-2</sup>) y el más bajo en noviembre ( $4.2 \pm 7.3$  PH mg m<sup>-2</sup>). Finalmente, *C. gomezi* sólo se encontró en noviembre ( $62 \pm 79.3$  PH mg m<sup>-2</sup>) y enero ( $27.9 \pm 26.2$  PH mg m<sup>-2</sup>) en ALC1 y en ALC2 el valor más alto se encontró en noviembre ( $13.3 \pm 16.7$  PH mg m<sup>-2</sup>) y el más bajo en enero ( $6.6 \pm 7.1$  PH mg m<sup>-2</sup>) sin encontrarse en julio (Figura 15).



**Figura 15.** Variación temporal de la biomasa por especie del meiobentos en la zona litoral del lago Alchichica, Puebla, México. Las líneas indican la desviación estándar.

### **Análisis de correlación de Pearson**

En ALC1 se presentaron correlaciones negativas significativas ( $p < 0.05$ ) entre *L. axalapasco* con la cobertura vegetal, *C. alchichica* con la temperatura y *C. gomezi* con la conductividad. Por otra parte, en ALC2, la densidad total, los nemátodos y *L. axalapasco* tuvieron una correlación negativa con la temperatura y el oxígeno disuelto (Tabla 4).

**Tabla 4.** Correlación negativa significativa entre variables biológicas y ambientales.

Densidad	Parámetro ambiental	r	p
<i>L. axalapasco</i>	Cobertura vegetal	-0.880	0.049
<i>C. alchichica</i>	Temperatura	-0.921	0.026
<i>C. gomezi</i>	Conductividad	-0.912	0.031
Total	Temperatura	-0.893	0.041
Total	Oxígeno disuelto	-0.934	0.020
Nemátodos	Temperatura	-0.894	0.041
<i>L. axalapasco</i>	Oxígeno disuelto	-0.955	0.011

## DISCUSIÓN

### Riqueza específica

El número de especies encontradas fue bajo, lo cual coincide con lo descrito por Hernández (2001) quién reportó un total de nueve especies para el mismo lago. No obstante, en otros lagos se han encontrado números superiores. Por ejemplo, en la zona litoral de varios lagos holandeses se presentaron 16 especies sin considerar seis grupos que no fueron determinados hasta especie (Van de Bund y Spaas, 1996), para la zona litoral de lagos subárticos rusos se registró un total de 43 especies de fauna meiobentónica (Skvortsov, 1997), el lago Donuzlav localizado en Crimea presentó 126 especies de meiofauna para la zona litoral (Sergeyeva, 1999), mientras que en tres lagos ubicados en el volcán Cerro Azul en las Islas Galápagos, Ecuador se encontraron un total de 27 especies (Muschiol y Traunspurger, 2009). El número de especies bajo se debe a que Alchichica es un lago hiposalino (salinidad =  $8.5 \pm 0.52 \text{ g L}^{-1}$ ; conductividad =  $13 \pm 0.5 \text{ mS cm}^{-1}$ ), mientras que los otros lagos son de agua dulce presentando valores de conductividad que van de 0.084 a  $3.56 \text{ mS cm}^{-1}$  (Van de Bund y Spaas, 1996; Muschiol y Traunspurger, 2009). La salinidad es considerada un factor importante en la regulación de la estructura de las comunidades en sistemas acuáticos (Ruiz *et al.*, 2013), y de acuerdo con Wolfram *et al.* (1999) varios estudios han presentado una relación negativa entre la concentración de sal y la diversidad de especies bentónicas. Además, cabe señalar que las comunidades bentónicas, a diferencia de los lagos templados, no suelen registrar una riqueza taxonómica alta en zonas tropicales (Lewis, 1996).

### Composición taxonómica

Los taxa más representativos de la meiofauna en las estaciones del lago estudiado fueron los nemátodos, los ostrácodos y los copépodos harpacticoides, lo cual es semejante a lo reportado por otros autores para la zona litoral de Alchichica y otros cuerpos de agua (p. ej., Smol *et al.*, 1994; Hernández, 2001; Stoch *et al.*, 2011; Gusakov

y Gagarin, 2012). Sin embargo, también se han reportado a los ácaros y las larvas de quironómidos como grupos dominantes del meioentos (Stoch *et al.*, 2011; Gusakov y Gagarin, 2012), lo cual difirió con el presente estudio, ya que a pesar de que estuvieron presentes, estos grupos no tuvieron una contribución significativa ni a la densidad ni a la biomasa. Cabe mencionar que dos de las especies encontradas son microendémicas: el copépodo harpacticoide *C. gomezi* y el ostrácodo *L. axalapasco* (Alcocer *et al.*, 2014).

Los nemátodos de vida libre tienen una gran importancia dentro de la meiofauna de sistemas acuáticos ya que son considerados como uno de los grupos más comunes, abundantes y con mayor riqueza de especies del meioentos (Traunspurger y Drews, 1996; Abebe *et al.*, 2001; Michiels y Traunspurger, 2005a; Giere, 2009; Estifanos *et al.*, 2013) dependiendo de la región (Tabla 5). No obstante, la dificultad de identificación de estos organismos hasta especie es una de las razones por las que en muchos estudios de meiofauna se les considera en conjunto (Michiels y Traunspurger, 2004). Además no hay trabajos de taxonomía de nemátodos para sistemas acuáticos tropicales.

**Tabla 5.** Número de especies de nemátodos reportadas para distintos lagos oligotróficos.

Lago	País	Nº de especies	Referencia
Tana	Etiopia	40	Abebe <i>et al.</i> (2001)
Largen	Suecia	18	Peters y Traunspurger (2005)
Langsjön	Suecia	22	"
Storsjön	Suecia	14	"
Hökesjön	Suecia	67	Ristau y Traunspurger (2011)

Se han registrado algunas especies de los géneros *Cletocamptus* para la meiofauna de otros sistemas acuáticos; por ejemplo, los copépodos harpacticoides *Cletocamptus confluens* y *C. retrogressus* se reportaron en tributarios del lago El'ton en un rango de salinidad de 7-32 g L<sup>-1</sup> (Gusakov y Gagarin, 2012); mientras que la especie que está en Alchichica, *C. gomezi* se encuentran en aguas hiposalinas (ALC1 = 8.9 ± 0.6 g L<sup>-1</sup>, ALC2 =

$8.7 \pm 0.5 \text{ g L}^{-1}$ ); sin embargo, también entra en el rango de salinidad reportado por Gusakov y Gagarin (2012).

Por otra parte, el género *Candona* se ha reportado en un amplio intervalo de salinidad. *Candona* spp. y *C. marchica* se encontraron en los tributarios del lago El'ton en un intervalo de 7 a  $32 \text{ g L}^{-1}$  (Gusakov y Gagarin, 2012) mientras *C. candida*, *C. neglecta* y *C. cf. lindneri* fueron encontradas en manantiales en el sudeste alpino en Italia en salinidades menores a  $1 \text{ g L}^{-1}$  (Stoch et al., 2011). En el caso del género *Limnocythere* se han encontrado especies, como *L. inopinata* en aguas con una salinidad de  $10.6 \text{ g L}^{-1}$  (De Deckker, 1981); sin embargo, se ha observado que *L. sappaensis* y *L. staplini* habitan en diferentes lagos con la misma salinidad pero con una composición iónica diferente (Smith y Delorme, 2010). Las dos especies de ostrácodos encontrados en Alchichica ocupan un hábitat con una salinidad similar a las anteriores ( $ALC1 = 8.9 \pm 0.6 \text{ g L}^{-1}$ ,  $ALC2 = 8.7 \pm 0.5 \text{ g L}^{-1}$ ) entrando además en el rango registrado para los tributarios del lago El'ton.

Benzie (1989) observó que la diversidad y el número de especies de ostrácodos incrementa de zonas desnudas a donde hay más asociaciones de macrofitas, lo cual se relaciona con el incremento en la cantidad de detritus. Lo anterior es contradictorio a lo encontrado en este estudio ya que las dos especies se encontraron en ambas estaciones a pesar que  $ALC2$  tiene una mayor cobertura vegetal.

A pesar de que *Hyalleana azteca* es considerada como una especie típicamente dulceacuícola se ha observado que puede tolerar condiciones de baja salinidad (Peralta, 2006) como en Alchichica ( $8.5 \pm 0.52 \text{ g L}^{-1}$ ). Esto coincide con lo reportado por Colburn (1988) para diversos cuerpos atalashalinos del Death Valley, California, cuya salinidad estuvo en un rango de 2 a  $8 \text{ g L}^{-1}$ . En México, *H. azteca* se ha encontrado en los lagos de agua dulce Quechulac ( $0.5 \text{ g L}^{-1}$ ) y Tecuitlapa ( $1.9 \text{ g L}^{-1}$ ) (Hernández, 2001) como en el lago hiposalino Atexcac ( $7.7 \text{ g L}^{-1}$ ) (Alcocer et al., 1998) que también son lagos tropicales. En este estudio, la salinidad del agua en la que se encontró a *H. azteca* fue

ligeramente más alta ( $ALC1 = 8.9 \pm 0.6 \text{ g L}^{-1}$ ,  $ALC2 = 8.7 \pm 0.5 \text{ g L}^{-1}$ ) a lo reportado por Peralta para el mismo lago (2006).

En este trabajo no se determinaron las especies de oligoquetos presentes debido a que los organismos encontrados eran juveniles. Sin embargo, Alcocer *et al.* (1998) y Hernández (2001) encontraron juveniles de *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Tubifex tubifex* en la zona litoral de Alchichica como meiofauna temporal y que los adultos son parte de la macrofauna. Ambas especies pueden tolerar salinidades de hasta  $10 \text{ g L}^{-1}$  (Govedich *et al.*, 2010), sin embargo Rodríguez *et al.* (2006) mencionan que *L. hoffmeisteri* puede tolerar hasta  $15 \text{ g L}^{-1}$ , mientras que Brinkhurst y Cook (1980) mencionan que *T. tubifex* se puede encontrar a una salinidad de  $22 \text{ g L}^{-1}$ .

### **Contribución por taxón**

En el lago Alchichica los nemátodos fueron uno de los grupos que más contribuyeron ( $ALC1 = 47.0 \%$ ,  $ALC2 = 37.3 \%$ ) a la meiofauna total. Lo anterior coincide con lo reportado por otros autores; Raspopov *et al.* (1996) para el lago Ladoga, donde los nemátodos fueron el grupo más representativo; Michiels y Traunspurger (2004) en el lago Obersee, Alemania; Michiels y Traunspurger (2005b) para siete de 11 lagos alpinos; Ristau y Traunspurger (2011) en ocho lagos del sur de Suecia; finalmente Gusakov y Gagarin (2012) en tributarios del lago El'ton. Para Quechulac y Tecuitlapa, que son lagos que comparten la misma cuenca que Alchichica, los nemátodos también presentaron una contribución elevada (43.2 y 79.4 % respectivamente). Hernández (2001) reportó que en el lago Alchichica los nemátodos son el tercer grupo que más contribuye con 18.6 %. Sin embargo, su contribución fue menor a la encontrada en este trabajo debido a que ella incluyó un número mayor de estaciones.

Al igual que los nemátodos, los ostrácodos son uno de los grupos más aportan, lo que concuerda con lo encontrado en este trabajo donde fueron el segundo grupo que más contribuyó en  $ALC1$  (35.9 %) y los más abundantes en  $ALC2$  (59.3 %). Esto mismo



ha sido reportado para otros cuerpos de agua, Stoch *et al.* (2011) reportó para manantiales italianos que los ostrácodos fueron el segundo grupo con mayor contribución (32 %) y en los tributarios del lago El' ton también fueron los segundos más abundantes aportando el 26 % de la meiofauna total (Gusakov y Gagarin, 2012).

Kiss (2007) en el lago Fehér, Hungría, observó que cuando la cobertura vegetal es mayor, la contribución de los ostrácodos incrementa. Lo anterior coincide a lo encontrado en este estudio, ya que el porcentaje de cobertura vegetal y la contribución de los ostrácodos en ALC1 son inferiores que en ALC2.

Los copépodos harpacticoides fueron el tercer grupo que mas contribuyó en ambas estaciones (ALC1 = 16.3 % , ALC2 = 3 %), lo que ha sido reportado para otros sistemas acuáticos del mundo. Raspopov *et al.* (1996) reportaron para el lago Ladoga que la contribución de los copépodos harpacticoides fueron entre 6.6 % y 20.4 %; Stoch *et al.* (2011) reportaron en manantiales alpinos italianos que este taxon fue el que más contribuyó (39 %); finalmente Gusakov y Gagarin (2012) encontraron que los copépodos harpacticoides fueron el tercero más abundante con  $13 \pm 8$  % para tributarios del lago El' ton.

## Densidad

Los valores de densidad meiobentónica fueron superiores en la estación ALC2 ( $293,146 \pm 177,377$  ind  $m^{-2}$ ) que en la estación ALC1 ( $114,708 \pm 132,417$  ind  $m^{-2}$ ). Comparando con otros lagos, se presentaron densidades menores y en otros casos mayores a las de Alchichica. En la zona litoral del lago Ladoga la densidad promedio en sitios poco perturbados fue de 107,800 ind  $m^{-2}$  y en sitios contaminados de 186,900 ind  $m^{-2}$ , no obstante se observó que las densidades eran mayores principalmente cuando habían macrófitas en los sitios de muestreo (Raspopov *et al.*, 1996). En lagos subárticos rusos la densidad fue de 200 a 4,500 ind  $m^{-2}$ , todos los lagos estudiados están poco o fuertemente contaminados por petróleo (Skvortsov, 1997) por lo que sus densidades son mucho menores a las encontradas en este estudio. En los lagos "Principal", "Lado" y

"Cono" ubicados en el volcán Cerro Azul en la isla Galapagos en Ecuador, tuvieron densidades de 11,200,000 ind m<sup>-2</sup>, 7,270,000 ind m<sup>-2</sup> y 1,650,000 ind m<sup>-2</sup> respectivamente, y la diferencia entre estas densidades con respecto a Alchichica puede deberse a que la salinidad de los tres lagos fue inferior (2.8 g L<sup>-1</sup>, 0.4 g L<sup>-1</sup> y 1 g L<sup>-1</sup> respectivamente) (Muschiol y Traunspurger, 2009) a la de Alchichica. No obstante la salinidad fue mayor en tributarios del lago El' ton (7 - 32 g L<sup>-1</sup>), donde la densidad promedio fue de 641,000 ± 241,000 ind m<sup>-2</sup> (Gusakov y Gagarin, 2012) la cual fue mucho mayor a la encontrada en Alchichica. Para México, Hernández, (2001) encontró en el lago Alchichica una densidad promedio de 43,578 ± 40,566 ind m<sup>-2</sup> (cabe mencionar que para este estudio se consideraron cinco estaciones) mientras que para Quechulac y Tecuitlapa registró una densidad de 9,815 ± 5,047 ind m<sup>-2</sup> y de 8,015 ± 8,079 ind m<sup>-2</sup> respectivamente.

La densidad mayor encontrada en ALC2 se puede atribuir a que en ésta dominan las arenas, lo que favorece el establecimiento del meiobentos. El tamaño de grano del sedimento es un factor clave ya que determina las condiciones espaciales del sedimento, estableciendo el volumen o tamaño de los poro intersticiales por donde los organismos pueden moverse (Giere, 2009). Además en ALC2 existe una cobertura vegetal mayor que provee refugio y protección contra los depredadores (Benzie, 1989; Thomaz *et al.*, 2008). Ésta estación también presenta los promedios más altos de materia orgánica, clorofila *a*, carbono y nitrógeno elemental, los cuales son un reflejo de la cantidad de alimento disponible para el meiobentos (Giere, 2009). La materia orgánica es un elemento importante como un recurso alimenticio dentro de las redes tróficas (Schmid-Araya *et al.*, 2002), tanto que un aumento en la cantidad de materia orgánica se refleja en el aumento de la densidad meiobentónica e incluso puede modificar la composición de la comunidad (Giere, 2009). Austen y Widdicombe (2006) demostraron experimentalmente que un enriquecimiento orgánico del sedimento conduce a un aumento en el número de organismos meiobentónicos. Por otra parte, la cantidad de clorofila *a* se relaciona con la biomasa del microfitobentos presente y estos organismos

son un recurso importante de alimento para la fauna bentónica (Miller *et al.*, 1996; Giere, 2009) observándose una correlación positiva entre el microfitobentos y el número de organismos meiobentónicos (Ólafsson, 1992). Finalmente, el carbono y nitrógeno elemental forman parte del detritus y este es base nutricional importante de las comunidades bentónicas (Lampert y Sommer, 2007; Giere, 2009).

La variación temporal de la densidad del meiobentos mostró una relación gráfica con la temperatura y de acuerdo con Giere (2009) generalmente la mayor densidad se presenta a temperaturas más frías. Además en ALC2 la densidad del meiobentos fue mayor en los meses en los que la cobertura vegetal fue mayor debido que, como se mencionó arriba proporciona refugio contra depredadores.

Las densidades del meiobentos presentaron desviaciones estándar muy grandes, esto se debe a que la meiofauna tiene una distribución en forma de parches, esta característica está relacionada con la heterogeneidad ambiental y la variabilidad temporal. Un parche es un área no lineal relativamente homogénea que difiere de su entorno (Winemiller *et al.*, 2010).

### **Nemátodos**

Debido a su diversidad elevada, los nemátodos pueden ocupar una gran variedad de nichos alimenticios debido a sus diversos tipos de alimentación (Traunspurger y Drews, 1996; Estifanos *et al.*, 2013) por lo que la disponibilidad de alimento es un factor de gran importancia para su composición, densidad y distribución (Traunspurger, 1992; Michiels y Traunspurger, 2005b). A pesar de lo anterior, la disponibilidad de alimento (materia orgánica, C y N elemental, Clorofila *a* sedimentaria) no fue diferente significativamente ( $p > 0.05$ ) entre las dos estaciones por lo que no se puede considerar un factor que determine la diferencia de densidad de nemátodos entre las dos estaciones.

No obstante, por ser animales intersticiales, un factor importante para ellos es la textura del sedimento, ya que se desarrollan mejor en sedimentos de grano fino que en los de grano grueso (Coull, 1988; Giere, 2009), prefiriendo principalmente las arenas (Smol *et al.*, 1994; Van de Bund y Spaas, 1996; Skvortsov, 1997). Lo anterior coincide con lo encontrado en este estudio, ya que en ALC1 los sedimentos fueron más gruesos (gravas = 71.4 %) y la densidad de los nemátodos fue menor ( $66,258 \pm 67,267 \text{ ind m}^{-2}$ ) mientras que en ALC2 predominaron las arenas (95.3 %) y fue donde se presentó la densidad mayor ( $107,793 \pm 125,807 \text{ ind m}^{-2}$ ). Algo similar se observó en el cuerpo de agua Oosterschelde, en Los Países Bajos, donde la densidad de los nemátodos fue más alta ( $5,000,000 \text{ ind m}^{-2}$ ) cuando se encontró una cantidad mayor de arenas finas. Cuando se hallaron arenas más gruesas y gravas la densidad fueron menores ( $1,500,000 \text{ ind m}^{-2}$ ) (Smol *et al.*, 1994).

La variación temporal de la densidad de los nemátodos se correlacionó negativamente con la temperatura del agua presentándose las densidades mayores durante la época fría-seca y la menor en la época cálida-lluviosa. Sin embargo, no hay estudios que confirmen que este parámetro influya en la variación temporal de la densidad de estos organismos, pero si se han encontrado densidades altas de nemátodos en aguas con baja temperatura (Eisendle, 2008). En un lago alpino en Austria, el nemátodo *Tobrilus grandipapellatus* presentó una densidad de  $235,000 \text{ ind m}^{-2}$  en invierno y  $60,000 \text{ ind m}^{-2}$  en verano; sin embargo, la diferencia entre épocas puede estar relacionado con la disponibilidad de oxígeno disuelto (Poinar, 2010) más que con la temperatura.

### **Ostrácodos**

La densidad de los ostrácodos fue elevada en ambas estaciones con respecto a otros lagos, presentando un promedio de  $50,557 \pm 43,266 \text{ ind m}^{-2}$  en ALC1 y  $171,174 \pm 94,687 \text{ ind m}^{-2}$  en ALC2. En el Lago Ladoga, Rusia se han reportado densidades de 11,790 y 12,890  $\text{ind m}^{-2}$  (Raspopov *et al.*, 1996). En otro estudio realizado en Holanda, los

ostrácodos estuvieron presentes en ocho de 18 lagos, en los cuales la densidad más alta fue de 5,000 ind m<sup>-2</sup> y la más baja de 500 ind m<sup>-2</sup> (Van de Bund y Spaas, 1996). La densidad de las dos especies (*L. axalapasco* y *C. alchichica*) fue menor en ALC1 que en ALC2. Hernández *et al.* (2010) trabajaron con cinco estaciones de la zona litoral de Alchichica, de las cuales dos son similares a las de este estudio (L2 - ALC1 y L4 - ALC2). Estos autores también encontraron que la densidad de los ostrácodos fue menor (*Limnocythere inopinata* = 367 ± 671 y *Candona* sp = 5,020 ± 4,613 ind m<sup>-2</sup>) en la estación abierta y más elevada en la estación protegida (1,876 ± 4,957 y 9,095 ± 6,428 ind m<sup>-2</sup> respectivamente). Las altas densidades podrían deberse a las características que presenta la estación ALC2 (un porcentaje alto de cobertura vegetal, sedimentos finos y protección contra la acción de las olas).

De acuerdo a Kiss (2007) la distribución y la densidad de los ostrácodos está particularmente influenciada por la presencia de macrofitas y la cantidad de oxígeno disuelto ya que conforme la cobertura vegetal y el oxígeno disuelto incrementan, la densidad de ostrácodos también aumenta. Lo anterior coincide con lo encontrado en este trabajo ya que ALC2 tiene diez veces más cobertura vegetal que ALC1, aunque la concentración de oxígeno disuelto es similar en ambas estaciones. La presencia de vegetación es un factor importante porque representa disponibilidad de alimento para los organismos, además de que les provee de refugio para protegerse de los depredadores (Thomaz *et al.*, 2008).

Por otra parte, la cantidad de oxígeno no fue un parametro importante para la distribución de los ostrácodos debido a que las concentraciones fueron similares en ambas estaciones, además el rango encontrado en Alchichica no representó una limitante para el desarrollo de los ostrácodos en el meiobentos.

Otro factor que determina la distribución de los ostrácodos en la zona litoral es la exposición al oleaje ya que esta genera movimientos dentro de los sedimentos y la vegetación evitando que se establezcan y queden expuestos a la depredación (Giere, 2009). Lo anterior explica por qué la densidad en ALC2 es más elevada que ALC1, ya que

la primera está protegida de la acción del oleaje mientras que la segunda tiene una exposición directa a las olas. El tamaño del grano del sedimento también es importante en la distribución de los ostrácodos; sin embargo, este varía entre los ensambles de ostrácodos, algunas especies (p. ej. *Limnocythere inopinata* y *L. sanctipatricii*) se desarrollan exitosamente en sedimentos de grano fino en el lago Neuchatel, Suiza (Ruiz *et al.*, 2013) mientras que otras especies (p. ej. *L. ceriotuberosa* y *L. staplini*) pueden encontrarse en sedimentos finos y gruesos (Smith y Delorme, 2010), además en arroyos alpinos de Nueva Zelanda se reportaron abundancias altas de ostrácodos en sedimentos de grano grueso (gravas) (Suren, 1992). De acuerdo con Cohuo-Durán *et al.* (2014) *L. axalapasco* tiene una preferencia por sedimentos arenosos lo que concuerda con lo encontrado para Alchichica, donde las densidades más altas de *L. axalapasco* y de *C. alchichica* se presentaron en ALC2 donde el sedimento está conformado principalmente por arenas (95.3%), comparado con ALC1 que presentó un porcentaje mayor de gravas (71.4%).

Las densidades de las dos especies de ostrácodos presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ), siendo mayor la de *L. axalapasco*. Lo anterior se puede explicar debido a que esta especie pertenece completamente a la meiofauna por su tamaño (macho:  $0.064 \pm 0.008$  mm de largo; hembra:  $0.68 \pm 0.006$  mm de largo, Cohuo-Durán *et al.*, 2014) por lo que en las muestras se retuvieron estadios larvales, juveniles y adultos. Por otra parte *C. alchichica* es una especie que pertenece al macrobentos (macho:  $1.23 \pm 0.04$  mm de largo, hembra:  $1.17 \pm 0.05$  mm de largo, medidas de *Candona* sp. reportada para Alchichica; Hernández, 2015) por lo que en las muestras solo se encontraron los estadios larvales y juveniles en el meiobentos.

Temporalmente, *L. axalapasco* presentó las mayores densidades en los muestreos de noviembre y enero mientras que en ALC1 fue en julio. La temperatura del agua es un factor importante que influye en la variación temporal, así como el desarrollo de los ostrácodos (De Deckker y Forester, 1988; Roca y Wansard, 1997). Ruiz *et al.* (2013) encontraron que en algunas especies de ostrácodos su desarrollo se ve favorecido a

temperaturas bajas, este puede ser el caso para *L. axalapasco* ya que las densidades mayores se encontraron en la época fría-seca.

Con respecto a la variación temporal de la densidad de *C. alchichica*, los valores más altas se presentaron en enero y mayo sin observarse ninguna relación con los parámetros ambientales. Sin embargo, debido a que esta especie es del pseudomeiobentos, puede ser que las densidades mayores estén relacionadas con los periodos de reproducción ya que los organismos encontrados son estadios larvales (Smith y Delorme, 2010; Karanovic, 2012).

### ***Copépodos harpacticoides***

Las densidades obtenidas en este estudio ( $ALC1 = 22,911 \pm 63,989 \text{ ind m}^{-2}$  y  $ALC2 = 8,545 \pm 13,462 \text{ ind m}^{-2}$ ) fueron similares a las reportadas por Raspopov *et al.*, (1996) que van desde  $21,990 \text{ ind m}^{-2}$  (sitio sin disturbio) a  $12,350 \text{ ind m}^{-2}$  (sitio contaminado) para el lago Ladoga. Van de Bund y Spaas (1996) encontraron un rango de 8,800 a 11,500  $\text{ind m}^{-2}$  en los lagos holandeses, el cual es similar al encontrado en ALC1. En México se han reportado densidades de  $371 \pm 641 \text{ ind m}^{-2}$  en Quechulac y  $341 \pm 888 \text{ ind m}^{-2}$  en Tecuitlapa mientras que para Alchichica fue de  $4,695 \pm 11,284 \text{ ind m}^{-2}$  (Hernández, 2001). En un estudio reciente para el lago Alchichica (Alcocer *et al.*, 2014) se encontraron densidades que fueron de  $159 \pm 356 \text{ ind m}^{-2}$  a  $10,451 \pm 10,789 \text{ ind m}^{-2}$ , con un promedio de  $4,106 \pm 10,962 \text{ ind m}^{-2}$ . Sin embargo, de acuerdo con Evans y Stewart (1977) los copépodos harpacticoides suelen ser un componente menor en el bentos total.

Las diferencia en las densidades de *C. gomezi* entre ambas estaciones (aunque no fue significativa) del lago Alchichica, puede atribuirse al tamaño del sedimento, ya que Reid y Williamson (2010) encontraron que la densidad y abundancia de los copépodos harpacticoides en las comunidades bentónicas tienden a incrementarse en los sedimentos donde el tamaño de las partículas es grande. En Alchichica, la estación con mayor densidad fue ALC1 donde el sedimento está compuesto principalmente por gravas, mientras que en ALC2 la textura es compuesta por arena.

La variación temporal de *C. gomezi* no presentó un patrón definido a lo largo del periodo de muestreo, presentando un sólo pico en noviembre para la estación ALC1. Algo similar ocurrió con *Cletocamptus helobius* en un estuario de Louisiana, el cual en un muestreo incrementó drásticamente su densidad alcanzando su valor máximo; este incremento fue atribuido a la temporada de la actividad reproductiva; sin embargo, no hay una explicación para el descenso drástico de la densidad. No obstante se considera que la competencia y depredación pueden ser un factor que puede influir en este descenso (Fleeger, 1985). Por otro lado Hicks y Coull (1983) encontraron que el momento en que estos organismos pueden alcanzar su mayor densidad es variable y es común que sean por breves periodos de tiempo e incluso la misma especie puede alcanzar su máxima densidad en momentos diferentes aunque estén en hábitats cercanos.

### **Otros**

Los anfípodos, los oligoquetos y los quironómidos presentaron valores muy bajos de densidad y biomasa, ya que son organismos macrobentónicos; sin embargo, los estadios juveniles son representantes temporales de la meiofauna y las mayores densidades y biomásas se encontraron en la fracción de la macrofauna (Alcocer *et al.*, 1998; Timm, 2002). Sin embargo, Hernández (2001) reportó que para el lago Alchichica, el oligoqueto *Limnodrilus hoffmeisteri* aportó el 37.4 % de la abundancia total de la meiofauna, mientras que en este estudio aportaron menos del 1 %. Esto podría deberse en parte a que el tamiz para retener la macrofauna utilizado por Hernández (2001) tenía una apertura de malla de 0.59 mm y el utilizado en este estudio fue de menor tamaño (0.50 mm) por lo que más organismos juveniles de la macrofauna pudieron quedar retenidos en este tamiz que en el de 0.59 mm.



## Jerarquización del meiobentos

Por presentar abundancias y frecuencias superiores, los nemátodos y *L. axalapasco* fueron categorizados como especies dominantes para ambas estaciones, *C. alchichica* como rara para ambas estaciones, mientras que *C. gomezi* como especie temporal en ALC1 y rara en ALC2, lo cual fue similar a lo reportado por Hernández (2001) para el lago Alchichica. Los nemátodos también fueron dominantes para la zona litoral de los lagos Quechulac y Tecuitlapa (los cuales se encuentran en la misma Cuenca que Alchichica), el copépodo harpacticoide *Bryocamptus* sp. y el ostrácodo *Limnocythere* sp.2 fueron especies raras para ambos lagos, mientras que *Limnocythere* sp.1 fue una especie temporal para la zona litoral del lago Quechulac (Hernández, 2001).

## Biomasa

Los valores de biomasa ( $1,192 \pm 708$  PH  $\text{mg m}^{-2}$ ) meiobentónica fueron superiores en la estación ALC2 que en ALC1 ( $554 \pm 453$  PH  $\text{mg m}^{-2}$ ). Comparando con otros lagos, en la mayoría de los casos la biomasa fue menor en Alchichica. En la zona litoral del lago Ladoga la biomasa varió entre  $4,504$   $\text{mg m}^{-2}$  y  $9,246$   $\text{mg m}^{-2}$  (Raspopov *et al.*, 1996). En lagos subárticos rusos el intervalo de la biomasa fue de 384 a  $17,613$  PH  $\text{mg m}^{-2}$ , la cual fue determinada mediante diversas fórmulas (Skvortsov, 1997); por ejemplo, realizando mediciones y mediante curvas de regresión de talla-peso (Ankar y Elmgren, 1976). En tributarios del lago El' ton la biomasa promedio ( $10,000 \pm 3,000$   $\text{mg m}^{-2}$ ) (Gusakov y Gagarin, 2012) también fue mayor a la encontrada en este trabajo. En México, el lago Alchichica presentó una biomasa de  $363.8 \pm 664.3$   $\text{mgC m}^{-2}$  ( $2,897.3$  PH  $\text{mg m}^{-2}$ ), la biomasa en Quechulac fue de  $181.7 \pm 164.9$   $\text{mgC m}^{-2}$  ( $1,811.6$  PH  $\text{mg m}^{-2}$ ), y en Tecuitlapa fue de  $24.6 \pm 25.9$   $\text{mgC m}^{-2}$  ( $57.4$  PH  $\text{mg m}^{-2}$ ); cabe mencionar que la biomasa en los tres lagos se obtuvo como biovolumen (Hernández, 2001).

## **Nemátodos**

A pesar de que estos organismos presentan abundancias elevadas, los valores de biomasa generalmente son bajos (Abebe *et al.*, 2006) contribuyendo entre el 1 y el 15 % de la biomasa meiobentónica de los lagos (Poinar, 2010). Lo anterior se observó en la zona litoral de Alchichica ya que a pesar de que los nemátodos fueron muy abundantes sólo contribuyeron con el 3 y 5 % para ALC1 y ALC2 respectivamente. Hernández (2001) también encontró un aporte bajo de la biomasa de los nemátodos para Alchichica (2.2 %) y en el lago cráter Quechulac (2.3 %); sin embargo, para el lago Tecuitlapa el aporte fue de 22.2 %.

Así mismo, en otras regiones del mundo se ha observado que los nemátodos no tienen un aporte significativo a la biomasa total. En el lago Ladoga, en Rusia, el aporte fue entre 1.4 % y 1.6 % (Raspopov *et al.*, 1996); en 19 lagos subárticos rusos aportaron en un rango de 0.04 % a 12.7 % (Skvortsov 1997); en el lago Obersee, Alemania, el aporte de biomasa estuvo entre 0.9 % y 1.9 % (Michiels y Traunspurger, 2004); en ocho lagos del sur de Suecia, el aporte de biomasa estuvo entre 7 - 36 % (Ristau y Traunspurger, 2011); finalmente en los tributarios del lago El'ton hubo un aporte del 13 % de la biomasa (Gusakov y Gagarin, 2012).

## **Ostrácodos**

Los ostrácodos pueden proporcionar gran parte de la biomasa en algunos lagos (Scharf, 1988) tal como se observó en Alchichica donde *L. axalapasco* en ALC1 tuvo una biomasa total de  $484 \pm 459$  PH mg m<sup>-2</sup> (90.2 %) y *C. alchichica* una biomasa de  $3 \pm 7$  PH mg m<sup>-2</sup> (0.5 %), mientras que en ALC2 *L. axalapasco* aportó  $1,073 \pm 702$  PH mg m<sup>-2</sup> (91 %) y *C. alchichica*  $59 \pm 129$  PH mg m<sup>-2</sup> (5 %). Cabe mencionar que las diferencias en la biomasa de las dos especies de ostrácodos se debe (como ya se explicó para la densidad) a que *L. axalapasco* pertenece al eumeiobentos mientras que *C. alchichica* pertenece al pseudomeiobentos. Lo obtenido en Alchichica coincide con lo reportado para otros

países. En el lago Ladoga, los ostrácodos aportaron  $440 \text{ mg m}^{-2}$ , es decir el 10 % de la biomasa total para una estación de muestreo, así como  $711 \text{ mg m}^{-2}$  que representó el 7.7 % de la biomasa total para la otra estación (Raspopov *et al.*, 1996). En un estudio realizado en 19 lagos subárticos rusos el mayor aporte de biomasa fue de  $483 \text{ mg m}^{-2}$  (23.6 %), mientras que el más bajo fue de  $4 \text{ mg m}^{-2}$  (0.7 %) (Skvortsov, 1997). En tributarios del lago El' ton los ostrácodos aportaron la mayor biomasa con  $36 \pm 13 \%$  (Gusakov y Gagarin, 2012). En lagos cráter mexicanos de la misma cuenca que Alchichica, Hernández (2001) registró valores de biomasa para el ostrácodo *Limnocythere* sp.2 de  $1.4 \pm 3.4 \text{ mgC m}^{-2}$  (1.9 %) en Quechulac,  $12.5 \pm 24.5 \text{ mgC m}^{-2}$  (50.6 %) para *Limnocythere* sp.1 y  $4 \pm 14.3 \text{ mgC m}^{-2}$  (16.2 %) para *Limnocythere* sp.2 en el lago Tecuitlapa. Para Alchichica se reportó una biomasa de  $127.6 \pm 177.1 \text{ mgC m}^{-2}$  (35.07 %) para *Limnocythere* sp.1 y  $5.1 \pm 12.1 \text{ mgC m}^{-2}$  (1.4 %) para *Limnocythere* sp.2, aunque cabe mencionar que para el lago Alchichica se consideraron cinco estaciones y la biomasa de los lagos se obtuvo por biovolumen.

Además se observó que el tamaño de los organismos influye en el aporte de biomasa; por ejemplo, los nemátodos y de *L. axalapasco* presentaron densidades altas pero en biomasa el ostrácodo contribuyó 16.7 veces más en ALC1 y 30.7 veces más en ALC2 que los nemátodos.

### ***Copéodos harpacticoides***

La biomasa de *C. gomezi* fue baja comparada con los ostrácodos y los nemátodos, aportando sólo el 3.3 % y 0.6 % de la biomasa total del meiobentos para ALC1 y ALC2 respectivamente. Estos resultados fueron similares a los de otros lagos; Anderson y De Henau (1980) estudiaron el meiobentos de nueve lagos de montaña canadienses, donde los copéodos harpacticoides aportaron entre el 0.3 y 6.1 % de la biomasa total meiobentónica; Sarvala (1998) observó que la biomasa de los copéodos representó entre el 7 - 9 % para el lago Pääjärvi y entre el 0.7 - 2.3 % en el lago Suomunjärvi. El aporte de este copéodo para los lagos mexicanos fue de 0.3 % para Quechulac y de 4

% para Tecuitlapa. En el lago Alchichica aportaron el 0.7 % de la biomasa total meiobentónica (Hernández, 2001).

Los valores de biomasa de los copépodos harpaticoides en otros lagos van de 1,400 mg m<sup>-2</sup> en el lago Uchinsky (Sakharova, 1970); de 357 mg m<sup>-2</sup> a 283 mg m<sup>-2</sup> en el lago Ladoga (Raspopov *et al.*, 1996); de 1 a 266 mg m<sup>-2</sup> en lagos subárticos rusos (Skvortsov, 1997). En este estudio la biomasa de *C. gomezi* fue muy baja comparado con los valores anteriores (ALC1 = 18 ± 40.5 mg m<sup>-2</sup>, ALC2 = 7.3 ± 9.4 mg m<sup>-2</sup>).

A pesar de que *C. gomezi* estuvo presente en cuatro muestreos en ALC2 y solo en dos para ALC1 la mayor biomasa se encontró en ALC1. Sarvala (1998) reportó algo similar, ya que en el lago Uchinsky en Rusia la biomasa de los copépodos harpaticoides fue mayor en sedimentos gruesos como los presentes en ALC1 y menor en sedimentos mas finos.

## Otros

Es común que la presencia de estadios juveniles de la macrofauna contribuyan más a la biomasa de las especies por presentar una talla mayor (Hernández, 2001); sin embargo, no fue el caso en este trabajo.

## CONCLUSIONES

- La meiofauna del lago Alchichica estuvo integrada por ocho taxa (nemátodos, los ostrácodos *Limnocytherina axalapasco* y *Candona alchichica*, el copépodo harpacticoides *Cletocamptus gomezi*, el anfípodo *Hyaella azteca*, quironómidos, ácaros y oligoquetos) que estuvieron presentes en ambas estaciones.
- La riqueza taxonómica fue baja comparada con la de otras regiones del mundo y los taxa dominantes fueron los nemátodos y *L. axalapasco* por presentar las densidades y frecuencias más altas.
- Tanto la densidad como la biomasa total presentaron diferencias significativas entre ambas estaciones siendo ambas mayores en ALC2.
- Los nemátodos y *L. axalapasco* fueron los que tuvieron mayor porcentaje de contribución en Alchichica. En ALC1 los nemátodos aportaron el 47 % y *L. axalapasco* el 35.5 % del total, mientras que en ALC2 *L. axalapasco* aportó el 59.3 % y los nemátodos el 37.3 % del total del meiobentos.
- La densidad y biomasa de *C. alchichica* fueron bajas debido a que este ostrácodo pertenece al pseudomeiobentos, por lo que en las muestras solo se encontraron estadios larvales y juveniles.
- Contrario a las otras especies, la densidad y biomasa de *C. gomezi* fueron mayores en ALC1 donde le favoreció los sedimentos gruesos.
- La variación temporal de los organismos en ALC1 se debió principalmente a la temperatura (*C. alchichica*), la cobertura vegetal (*L. axalapasco*) y la conductividad (*C. gomezi*), mientras que en ALC2 se debió principalmente a la temperatura del agua.
- En ninguna de las dos estaciones se observó un patrón definido en la variación temporal de la biomasa meiobentónica.

- Las dos estaciones fueron similares en cuanto a las variables fisicoquímicas del agua, pero difieren en la textura sedimentaria, el grado de cobertura vegetal y el grado de protección al oleaje. ALC2 con sedimentos más finos, mayor presencia de vegetación y menor exposición al oleaje muestra los valores más elevados de densidad y biomasa de la meiofauna.

## LITERATURA CITADA

- Abebe E., J. Mees y A. Coomans. 2001. Nematode communities of Lake Tana and other inland water bodies of Ethiopia. *Hydrobiologia*. 462:41-73.
- Abebe E., W. Traunspurger y I. Andrásy. 2006. Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. CABI Publishing. 699 pp.
- 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. 106 pp.
- Alcocer J.; E. Escobar; A. Lugo y L. Peralta. 1998. Littoral benthos of the saline crater lakes of the basin of Oriental, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research*. 7:87-108.
- Alcocer J., O. A. Escolero y L. E. Marín. 2004. Problemática del agua de la Cuenca Oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. El agua en México vista desde la Academia. Academia Mexicana de Ciencias. México. 57-77 p.
- Alcocer J. y F.W. Bernal-Brooks. 2010. Limnology in Mexico. *Hydrobiologia*. 644:15-68.
- Alcocer J., M.C. Hernández, L.A. Oseguera y E. Escobar. 2014. On the ecology of *Cletocamptus gomezi* Suárez-Morales, Barrera-Moreno y Ciros-Pérez 2013 (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) micro-endemic to Lake Alchichica, Central Mexico. *Journal of Limnology*. 10.4081/jlimnol.2014.1070.
- Anderson S. y A.M. De Henau. 1980. An assessment of the meiobenthos from nine mountain lakes in western Canada. *Hydrobiologia*. 70:257-264.
- Ankar S. y R. Elmgren. 1976. The benthic macro- and meiofauna of the Asko Landsort area. A stratified random sampling survey. Contribution from the Asko Laboratory. Univ. of Stockholm. Sweden. 11: 115 pp.
- APHA, AWWA y WPCF, 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association. New York. 1193 pp.
- Arar E. J. y G. B. Collins. 1997. In Vitro Determination of Chlorophyll "a" and pheophytin "a" in marine and freshwater algae by Fluorescence (445.0). U.S. Environmental protection Agency.

- Armienta M. A., G. Vilaclara, S. de la Cruz-Reyna, S. Ramos, N. Cenicerros, O. Cruz, A. Aguayo y F. Arcega-Cabrera. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *J. Volcan. Geothermal Res.* 178:249-258.
- Austen M. C. y S. W. Widdicombe. 2006. Comparison of the response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 330:96-104.
- Basset A., N. Galuppo y L. Sabetta. 2006. Environmental heterogeneity and benthic macroinvertebrate guilds in italian lagoons. *Transitional Waters Bulletin.* 1:48-63.
- Benzie J. A. H. 1989. The distribution and habitat preference of ostracods (Crustacea: Ostracoda) in a coastal sand-dune lake, Loch of Strathbeg, north-east Scotland. *Freshwater Biology.* 22:309-321.
- Brinkhurst R. O. y D. C. Cook. 1980. *Aquatic oligochaete biology.* Plenum Press. 530 pp.
- Brönmark C. y L. A. Hansson. 2005. *The biology of lakes and ponds.* 2<sup>nd</sup> edition. Oxford University Press. 285 pp.
- Cohuo-Durán S., L. Pérez y I. Karanovic. 2014. On *Limnocytherina axalapasco*, a new freshwater ostracod (Podocopida: Limnocytheridae) from Mexican crater lakes. *International Journal of Tropical Biology.* 62(1):15-32.
- Cohuo S., M. C. Hernández, L. Pérez y J. Alcocer. 2016. *Candona alchichica* (Podocopida: Candonidae), a new ostracod species from saline, tropical Lake Alchichica, Mexico. Artículo en revisión.
- Colburn E. A. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. *Hydrobiologia.* 158:215-226.
- Coull B. C. 1988. Ecology of the marine meiofauna. Introduction to the Study of Meiofauna. Smithsonian Inst. Press, Washington D.C. 18-38.
- De Deckker. 1981. Ostracods of athalassic saline lakes. *Hidrobiologia.* 81:131-144.
- De Deckker P. y R. M. Forester. 1988. The use of ostracods to reconstruct continental palaeoenvironmental records. Elsevier. 175-199.
- Edmonson E. T. 1959. *Fresh-water biology.* 2<sup>nd</sup> ed. John Wiley and Sons. Nueva York. 1248 pp.



- Eisendle U. 2008. Spatiotemporal distribution of free-living nematodes in glacial-fed stream reaches (Hohe Tauern, Eastern Alps, Austria). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 40(3):470-480.
- Estifanos T. K.; W. Traunspurger y L. Peters. 2013. Selective feeding in nematodes: a stable isotope analysis of bacteria and algae as food sources for free-living nematodes. *Nematology*. 15:1-13.
- Evans M. S. y J. A. Stewart. 1977. Epibenthic and benthic microcrustaceans (copepods, cladocerans, ostracods) from a nearshore area in southeastern Lake Michigan. *Limnology and oceanography*. 22(6):1059-1066.
- Filonov A., I. Tereshchenko y J. Alcocer. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophys. Res. Lett.* 33 L07404. DOI: 10.1029/2006GL025901.
- Fleeger J. W. 1985. Meiofaunal densities and copepod species composition in a Louisiana, U.S.A., Estuary. *Transactions of the American Microscopical Society*. 104(4):321-332.
- Folk R. L. 1969. *Petrología de las rocas sedimentarias*. UNAM. 405 pp.
- Giere O. 2009. *Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments*. 2<sup>nd</sup> edition. Springer-Verlag. Alemania. 527 pp.
- Govedich F., B. A. Bain, W. E. Moser, S. R. Gelder, R. W. Davies y R. O. Brinkhurst. 2010. Annelida (Clitellata): Oligochaeta, Branchiobdellida, Hirudinida, and Acanthobdellida. In Thorp J.H. y A.P. Covich (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. 3<sup>rd</sup> ed. Elsevier. 1056 pp.
- Gusakov V. A. y V. G. Gagarin. 2012. Meiobenthos composition and structure in highly mineralized tributaries of Lake El'ton. *Arid ecosystems*. 2(4):232-238.
- Hernández M. C. 2001. Densidad y biomasa de la meiofauna de la zona litoral de los lagos-cráter Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa, Puebla, México. Tesis profesional. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. México. 51 pp.
- Hernández M. C. 2015. Dinámica ecológica de la comunidad bentónica profunda de un lago oligotrófico tropical. Tesis doctoral. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 82 pp.
- Hernández M. C., E. Escobar y J. Alcocer. 2010. Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81:S133-S140.

- Hicks G. R. F. y B. C. Coull. 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 21:167-175.
- Karanovic I. 2012. Recent freshwater ostracods of the world. Springer. 608 pp.
- Kiss A. 2007. Factors affecting spatial and temporal distribution of Ostracoda assemblages in different macrophyte habitats of a shallow lake (Lake Fehér, Hungary). *Hydrobiologia*. 585:89-98.
- Kurashov E. A. 2002. The role of meiobentos in lake ecosystems. *Aquatic Ecology*. 36:447-463.
- Lampert W. y U. Sommer. 2007. *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. 2<sup>nd</sup> edition. Oxford University Press. 324 pp.
- Lewis W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*. 43-64.
- Lind O. 1985. *Handbook of common methods in Limnology*. 2<sup>nd</sup> edition. Kendall. 153 pp.
- Marchese M. R. 1987. The ecology of some benthic Oligochaeta from the Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia*. 155:209-214.
- Margalef R. 1980. *Ecología*. Ediciones Omega. 851 pp.
- Margalef R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. 1010 pp.
- Michiels I. C. y W. Traunspurger. 2004. A three year study of seasonal dynamics of a zoobenthos community in a eutrophic lake. *Nematology*. 6(5):655-669.
- Michiels I. C. y W. Traunspurger. 2005a. Seasonal variation of biodiversity and assemblage structure in freshwater nematodes. *Archiv fur Hydrobiologie*. 163(2):183-194.
- Michiels I. C. y W. Traunspurger. 2005b. Benthic community patterns and the composition of feeding types and reproductive modes in freshwater nematodes. *Nematology*. 7(1):21-36.
- Miller D. C., R. J. Geider y H. L. MacIntyre. 1996. Microphytobenthos: The ecological role of the "Secret Garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries*. 19(2):202-212.

- Muschiol D. y W. Traunspurger. 2009. Life at the extreme: meiofauna from three unexplored lakes in the caldera of the Cerro Azul volcano, Galápagos Islands, Ecuador. *Aquatic Ecology*. 43:235-248.
- Ólafsson E. 1992. Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: the effects of decaying macrofauna. *Oecologia*. 90:37-42.
- Pennak W. R. 1978. *Fresh-water invertebrates of the United States*. John Wiley and Sons. Nueva York. 803 pp.
- Peralta S., L. 2006. *Ecología de los anfípodos (Crustacea: Amphipoda) litorales de los lagos maars de Puebla, México*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, División de Estudios de Posgrado. UNAM. México. 68 pp.
- Peralta L., E. Escobar, J. Alcocer y A. Lugo. 2002. Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central Mexico: species composition, density and biomass. *Hydrobiologia*. 467:109-116.
- Peters L. y W. Traunspurger. 2005. Species distribution of free-living nematodes and other meiofauna in littoral periphyton communities of lakes. *Nematology*. 7(2):267-280.
- Poinar G. O. 2010. Nematoda and Nematomorpha. In Thorp J.H. y A.P. Covich (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. 3<sup>rd</sup> ed. Elsevier. 1056 pp.
- Ramos-Higuera E., J. Alcocer, E. Ortega-Mayagoitia y A. Camacho. 2008. Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* 8(1):105-113.
- Raspopov I. M., I. N. Andronikova, O. N. Dotsenko, E. A. Kurashov, G. I. Letanskaya, V. E. Panov, M. A. Rychkova, I. V. Telesh, O. A. Tchernykh y F. F. Vorontsov. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation. *Hydrobiologia*. 322:39-47.
- Reid J. W. y C. E. Williamson. 2010. Copepoda. In Thorp J.H. y A.P. Covich (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. 3<sup>rd</sup> ed. Elsevier. 1056 pp.
- Ristau K. y W. Traunspurger. 2011. Relation between nematode communities and trophic state in southern Swedish lakes. *Hydrobiologia*. 633:121-133.

- Roca J. R. y G. Wansard, 1997. Temperature influence on development and calcification of *Herpetocypris brevicaudata* Kaufmann, 1990 (Crustacea: Ostracoda) under experimental conditions. *Hydrobiologia*. 347:91-95.
- Rodríguez P., J. Arrate, M. Martínez-Madrid, T. B. Reynoldson, V. Schumacher y J. Viguri. 2006. Toxicity of Santander Bay sediments to the euryhaline freshwater oligochaete *Limnodrilus hoffmeisteri*. *Hydrobiologia*. 564:157-169.
- Ruiz F., M. Abad, A. M. Bodergat, P. Carbonel, J. Rodríguez-Lázaro, M. L. González-Regalado, A. Toscano, E. X. García y J. Prenda. 2013. Freshwater ostracods as environmental tracers. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 10:1115-1128.
- Sakharova M. I. 1970. Seasonal dynamics of microbenthos of the Uchinsky Water Reservoir. *Zool*. 49:1767-1774.
- Sarvala J. 1998. Ecology and role of benthic copepods in northern lakes. *Journal of Marine Systems*. 15:75-86.
- Scharf B. W. 1988. Living Ostracods from the Nature Reserve "Hördter Rheinaue" (Germany). In Hanai T., N. Ikeya y K. Ishizaki (Eds.) *Evolutionary biology of Ostracoda: Its fundamentals and applications*. Elsevier. 11:501-517.
- Schmid-Araya J. M. y P. E. Schmid. 2000. Trophic relationships: integrating meiofauna into a realistic benthic food web. *Freshwater Biology*. 44:149-163.
- Schmid-Araya J. M., A. G. Hildrew, A. Robertson, P. E. Schmid y J. Winterbottom. 2002. The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology*. 83(5): 1271-1285.
- Sergeyeva N. G. 1999. Meiobenthos of Lake Donuzlav. *Hydrobiological Journal*. 35(2):75-89.
- Sierszen M. E., M. E. McDonald y D. A. Jensen. 2003. Benthos as the basis for arctic lake food webs. *Aquatic Ecology*. 37:437-445.
- Skvortsov V. V. 1997. Meiobenthos communities of some subarctic lakes. *Hydrobiologia*. 342/343:117-124.
- Smith A. J. y L. D. Delorme. 2010. Ostracoda. In Thorp J.H. y A.P. Covich (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. 3<sup>rd</sup> ed. Elsevier. 1056 pp.

- Smol N., K. A. Willems, J. C. R. Govaere y A. J. J. Sandee. 1994. Composition, distribution and biomass of meiobentos in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Hydrobiologia*. 282/283:197-217.
- Somerfield P. J. y R. M. Warwick. 1996. Meiofauna in marine pollution monitoring programmes. A laboratory manual. Directorate of Fisheries Research (MAFF), Lowestoft (UK). 71 pp.
- Stoch F., R. Gerecke, V. Pieri, G. Rossetti y B. Sambugar. 2011. Exploring species distribution of spring meiofauna (Annelida, Acari, Crustacea) in the south-eastern Alps. *Journal of Limnology*. 70(1):65-76.
- Strayer D. L. 2009. Benthic invertebrate fauna, lakes and reservoirs. In: Gene E. Likens. *Encyclopedia of Inland Waters*. Vol.2. Oxford: Elsevier. 191-204 p.
- Suárez-Morales E., O. Barrera-Moreno y J. Ciros-Pérez. 2013. A new species of *Cletocamptus* Shmankewitsch, 1875 (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) from a high altitude saline lake in Central Mexico. *Journal of Limnology*. 72(2):313-325.
- Suren A. M. 1992. Meiofaunal communities associated with bryophytes and gravels in shaded and unshaded alpine streams in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 26:115-125.
- Thomaz S. M., E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higiuti y L. M. Bini. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*. 53:358-367.
- Timm T. 2002. Meiobenthos in some Estonian small stratified lakes. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol*. 51(3):184-203.
- Traunspurger W. 1992. A study of the free-living freshwater nematodes of hard substrates in the littoral of the oligotrophic Königssee (National Park Berchtesgaden, F.R.G.). *SPIXIANA*. 15(3):233-238.
- Traunspurger W. y C. Drews. 1996. Vertical distribution of benthic nematodes in an oligotrophic lake: seasonality, species and age segregation. *Hydrobiologia*. 331:33-42.
- Van de Bund W. J. y S. J. H. Spaas. 1996. Benthic communities of exposed littoral sand-flats in eighteen dutch lakes. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*. 30(1):15-20.

- Veronesi M. L., A. Barbieri y W. Hanselmann. 2002. Phosphorus, carbon and nitrogen enrichment during sedimentation in a seasonally anoxic lake (Lake Lugano, Switzerland). *Journal of Limnology*. 61:215-223.
- Wetzel R. G. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. 3<sup>rd</sup> edition. Elsevier Academic Press. 1006 pp.
- Wetzel R. G. y G. E. Likens. 2000. *Limnological Analyses*. 3<sup>rd</sup> edition. Springer. 429 pp.
- Winemiller K. O., A. S. Flecker y D. J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*. 29(1):89-99.
- Wolfram G., K. Donabaum, M. Schagerl y V. A. Kowarc. 1999. The zoobenthic community of shallow salt pans in Austria - preliminary results on phenology and the impact of salinity on benthic invertebrates. *Hydrobiologia*. 408/409:193-202.