

00381
2
2ET



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANÁLISIS HOLÍSTICO DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS
BENTÓNICOS LITORALES DE SEIS LAGOS-CRÁTER CON UN
GRADIENTE DE SALINIDAD

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

M. EN C. JAVIER ALCOCER DURAND

FALLA DE ORIGEN

DIRECTORA DE TESIS: ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES

MÉXICO, D.F.

1995



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Resumen

La presente investigación tuvo como objetivo el estudiar holísticamente la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (MIB) litorales de seis lagos-cráter de diferente salinidad. Los lagos-cráter se localizan en el estado de Puebla, en la cuenca endorréica de Oriental, al extremo suroccidental del Altiplano Mexicano. La zona litoral resultó ser de dulceacuñícola a salina (0.1-7.4 mg.l⁻¹), templada (17.5-24.9°C), de pH básico (8.4-8.8) y con una concentración de oxígeno disuelto de moderada a elevada (4.9-12.3 mg.l⁻¹, 2-1.96%). Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas (0.1-2.6%), con un contenido de materia orgánica (1.5-13.6%) y carbonatos (0.1-29.0%) de bajo a medio. El sustrato se encuentra desde desnudo hasta totalmente cubierto por macrofitas acuáticas y algas bentónicas. Asimismo, la salinidad resultó ser, en forma conjunta con el tipo y porcentaje de cobertura vegetal, el parámetro que establece una mayor variabilidad espacial. Con base en estos parámetros se definieron dos grupos de lagos: los salinos (Alchichica y Atexcac) y los dulceacuñícolas (La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa). Adicionalmente, se registraron un total de 73 especies pertenecientes a cinco phyla (pluteelminetos, nemátodos, anélidos, artrópodos y moluscos). Alchichica presentó la mayor riqueza específica (44 spp) y Atexcac la menor (21 spp). La variación temporal de este parámetro no siguió un patrón definido. La abundancia (densidad) promedio de los MIB fue elevada (17,868-111,219 org.m-2), sin embargo, se determinaron diferencias amplias entre los lagos-cráter. Se conformaron dos grupos, los más abundantes fueron Alchichica, La Preciosa y Aljojuca y los menos abundantes Atexcac, Quechulac y Tecuitlapa. De las 73 especies registradas, solamente tres dominaron numéricamente (>90%): el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (65.6%), el anfípodo talfrido *Hyalella asteca* (26.3%) y el díptero quironómido *Stictochironomus* (2.4%). Las variaciones en composición y abundancia fueron reducidas y sin un patrón determinado. La diversidad específica calculada fue de baja a media (1.21-2.53 bits.ind⁻¹). Los lagos salinos presentaron los valores de diversidad más bajos (1.21-1.24 bits.ind⁻¹), mientras que los dulceacuñícolas los más elevados (1.65-2.53 bits.ind⁻¹). Lo mismo aconteció con la equitatividad la cual fluctuó de baja en los salinos (0.22-0.28) a media en los dulceacuñícolas (0.34-0.52). Se presentan tres patrones de tipos tróficos dominantes: (a) una predominancia de detritívoros en Alchichica (54.91%), La Preciosa (44.76%) y Aljojuca (52.73%), (b) una predominancia de herbívoros en Atexcac (49.54%) y Quechulac (58.21%) y (c) una predominancia de carnívoros en Tecuitlapa (63.31%). La existencia de gran cantidad de material detritico macrofítico favoreció a los detritívoros en el primer grupo. Debido a lo reducido de la zona litoral y a las pendientes pronunciadas en Atexcac y Quechulac, la materia vegetal producida en ésta es exportada al ambiente litoral, por consiguiente, las algas bentónicas y el microfitorobentos son la fuente más importante de materia orgánica en la zona litoral de estos lagos, lo cual favorece el predominio de los herbívoros. En Tecuitlapa, la biomasa preponderante es la de los carnívoros, principalmente de onátoros. Siendo comparativamente reducida la biomasa de herbívoros y detritívoros en Tecuitlapa, se piensa que estos carnívoros se están alimentando principalmente de larvas de peces. Las zonas litorales de los lagos cráter pueden ser ordenados a lo largo de un eje de evolución (sucesión) de menor estabilidad y complejidad a mayor estabilidad y complejidad en la siguiente forma: Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa. Los dos primeros lagos son salinos mientras que los cuatro restantes son dulceacuñícolas. Este hecho indica que la salinidad tiene un efecto sobre la comunidad y reduce la estabilidad del ecosistema disminuyendo, asimismo, su complejidad en gran medida. La salinidad en Alchichica, Atexcac, Quechulac y Aljojuca, inversamente con la diversidad específica. Sin embargo, no se presentó una correlación entre la salinidad y la biomasa ni entre la salinidad y la riqueza específica. La variación global mayor fue espacial (entre lagos) y no temporal y determinada en gran medida por la salinidad. En Atexcac, otros factores que controlan la vegetación, textura sedimentaria y oxígeno disuelto) parecen estar implicados como lo demostró la determinación de correlaciones entre éstos y la abundancia, biomasa, riqueza específica y diversidad. La fauna dominante de MIB de la zona litoral de los lagos-cráter está representada por: (a) organismos dulceacuñícolas tolerantes a la salinidad y (b) organismos típicamente dulceacuñícolas.

Abstract

The goal of this investigation was to study the littoral benthic macroinvertebrate community (BMI) of six crater-lakes with different salinity. The crater-lakes are located in Puebla state, in the Oriental endorheic basin, situated at the southeasternmost portion of the Mexican Plateau. The littoral area of the crater-lakes is from fresh to saline water (0.1-7.4 mg.l⁻¹), temperature (17.5-24.9°C), alkaline (8.4-9.8) and from moderate to highly oxygenated (4.9-12.3 mg.l⁻¹, 72-196%). The sediments are primary sandy (-0.1 a 2.6%) with a low to medium organic matter (1.5-13.6%) and carbonate content (0.1-29.0%). Substrate ranges from entirely covered with aquatic macrophytes and benthic algae to completely devoid of plant coverage. Environmentally, salinity, jointly with plant coverage (percentage and variety -submersed, emergent, etc.-) was the meaningful factor to define the spatial variability of the littoral area. Environmentally two lake groups were defined: the saline (Alchichica and Atexcac) and the freshwater lakes (La Preciosa, Quechulac, Aljojuca, and Tecuitlapa). 73 species belonging to five phyla (platyhelminthes, nematodes, annelids, arthropods, and molluscs) were recognized in the crater-lakes littoral benthic region. Alchichica displayed the highest species richness value (46 spp) meanwhile Atexcac the lowest (21 spp). There was no a temporal species richness fluctuation pattern. Mean BMI abundance (density) was high (17,668-111,219 org.m⁻²); nevertheless, abundance was quite different among the crater-lakes. There were differences to consider two groups of Crater-lakes according to their BMI abundance. Alchichica, La Preciosa and Aljojuca were more abundant than Atexcac, Quechulac and Tecuitlapa. Just three out of 73 species numerically dominated (> 90) the BMI community: the tubificid annelid *Limnodrilus hoffmeisteri* (65.6%), the calitrid amphipod *Myalella ateca* (26.3%) and the chironomid dipteran *Sticcochironomus* (2.4%). Abundance and composition changes were reduced and patternless. Species diversity ranged from low to medium (1.21-2.53 bits.ind⁻¹). Saline lakes displayed the lowest species diversity values (1.21-1.24 bits.ind⁻¹), meanwhile the freshwater lakes exhibited higher values (1.65-2.53 bits.ind⁻¹). The same was true for evenness ranging from low in saline (0.22-0.28) to medium in freshwater (0.34-0.52). There were identified three BMI biomass dominance patterns in the crater-lakes: (a) detritivores in Alchichica (54.9%), La Preciosa (44.76%) and Aljojuca (52.73%), (b) herbivores in Atexcac (49.5%) and Quechulac (59.21%) and finally, (c) carnivores in Tecuitlapa (63.31%). Detritivores dominate where macrophyte detritus is abundant. Atexcac and Quechulac have highly reduce littoral area thus plant matter is mainly exported to the pelagic zone. Thus microphytobenthos and benthic algae compose the main food source to the littoral area favoring herbivores. Herbivores and detritivores biomass is low when compare to carnivores (mainly Odonata) in Tecuitlapa. Proposed explanation considers Odonata are feeding on the abundant fish larvae thus sustaining a high top carnivores biomass. According to BMI community described characteristics, the crater-lakes could be sorted along a succession (evolution) axis from low to high degree of stability and complexity, as follows: Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Aljojuca and Tecuitlapa. Notice the first two lakes displaying the lowest stability-complexity degree are saline meanwhile the subsequent four with a higher stability-complexity grade, are freshwater. This fact suggest salinity influences the community by decreasing ecosystem stability as well as complexity. Salinity highly correlates with abundance and species diversity but not with biomass nor species richness. Spatial variation was more important than the temporal differences and, chiefly, biased by salinity. Nevertheless, other factors (i.e. plant coverage, sediment texture, and dissolved oxygen) seem to be implied in explaining these differences as suggested by their correlations with salinity. The BMI dominant fauna is made up by (a) salinity-tolerant freshwater species and (b) typical freshwater species. This species association is commonly found in lakes exhibit similar salinity values.

Índice General

| | |
|--|------------|
| Resumen/Abstract | i |
| Índice General | iii |
| Índice de Figuras | iv |
| Índice de Tablas | vi |
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1. Objetivo | 4 |
| 1.2. Área de Estudio | 6 |
| 1.3. Antecedentes | 8 |
| 2. Métodos | 11 |
| 2.1. Caracterización Ambiental | 11 |
| 2.2. Caracterización Biológica | 11 |
| 2.3. Interacción Ambiente-Organismo | 17 |
| 3. Resultados y Discusión | 19 |
| 3.1. Caracterización Ambiental de la Zona Bentónica Litoral | 19 |
| Lago-Cráter | 19 |
| Alchichica | 20 |
| Atexcac | 21 |
| La Preciosa | 24 |
| Quachilac | 22 |
| Aljojuca | 22 |
| Tecuitlapa | 23 |
| Parámetros Ambientales | 24 |
| Potencial de Hidrogeniones | 24 |
| Oxígeno Disuelto | 25 |
| Temperatura | 26 |
| Salinidad | 27 |
| Textura Sedimentaria | 27 |
| Contenido de Materia Orgánica en el Sedimento | 28 |
| Carbonatos Sedimentarios | 29 |
| Cobertura Vegetal | 29 |
| Ordenamiento y Clasificación Ambiental | 30 |
| 3.2. Caracterización Biológica de la Zona Bentónica Litoral | 34 |
| Composición Faunística | 34 |
| Riqueza Específica | 43 |
| Frecuencia | 48 |
| Abundancia | 50 |
| Densidad | 53 |
| Relación Abundancia-Frecuencia | 55 |
| Diversidad Ecológica | 60 |
| Estructura Trófica | 63 |
| Productores Primarios | 63 |
| Productores Secundarios | 63 |
| Caracterización Trófica de la Fauna de MIB | 64 |
| Composición Trófica | 69 |
| 3.3. Interacción Ambiente-Organismo | 76 |
| Influencia de la Salinidad en la Estructura y Funcionamiento Comunitario | 76 |
| Salinidad y Abundancia-Biomasa | 76 |
| Salinidad y Riqueza Específica | 77 |
| Salinidad y Composición | 78 |
| Salinidad y Diversidad Específica | 79 |
| Influencia de la Saprobiidad y el Estado Trófico en la Estructura y Funcionamiento Comunitario | 82 |
| 4. Conclusiones | 88 |
| 4.1. Caracterización Ambiental | 88 |
| 4.2. Caracterización Biológica | 88 |
| 4.3. Interacción Ambiente-Organismo | 90 |
| 5. Literatura Citada | 91 |
| 6. Agradecimientos | 105 |

Índice de Figuras

| | |
|--|----|
| Fig. 1. Mapa de localización y ubicación geográfica de la cuenca de Oriental y de los lagos-cráter de Puebla. | 7 |
| Fig. 2. Ubicación de las estaciones de muestreo en los seis lagos-cráter de Puebla. | 12 |
| Fig. 3. Análisis de Componentes Principales ambiental de las estaciones de muestreo de los lagos-cráter de Puebla. | 30 |
| Fig. 4. Dendrograma ambiental de disimilaridad (1 - r de Pearson) de las estaciones de muestreo de los lagos-cráter de Puebla. | 31 |
| Fig. 5. Dendrograma de disimilaridad (1 - r de Pearson) ambiental de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 33 |
| Fig. 6. Dendrograma biológico de similitud (Jaccard) de las estaciones litorales de los lagos-cráter de Puebla. | 40 |
| Fig. 7. Representación gráfica del número de especies de MIB litorales en común entre los lagos-cráter de Puebla. | 41 |
| Fig. 8. Dendrograma biológico de similitud (Jaccard) de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 41 |
| Fig. 9. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla. | 44 |
| Fig. 10. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB litorales de Alchichica. | 44 |
| Fig. 11. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB litorales de La Preciosa. | 45 |
| Fig. 12. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB litorales de Aljojuca. | 45 |
| Fig. 13. Frecuencias de captura de las diferentes especies de los MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla. | 48 |
| Fig. 14. Frecuencias de captura de las diferentes especies de los MIB litorales de Alchichica y Atexcac. | 48 |
| Fig. 15. Frecuencias de captura de las diferentes especies de MIB litorales de La Preciosa y Aljojuca. | 49 |
| Fig. 16. Frecuencias de captura de las diferentes especies de MIB litorales de Quechulac y Tecuiclapa. | 50 |
| Fig. 17. Abundancia porcentual acumulativa de las diferentes especies de MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla. | 51 |
| Fig. 18. Variación temporal de la densidad de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 54 |
| Fig. 19. Variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos de la zona litoral de Alchichica. | 55 |
| Fig. 20. Variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos de la zona litoral de La Preciosa. | 55 |
| Fig. 21. Variación temporal de la densidad de los macroinvertebrados bentónicos de la zona litoral de Aljojuca. | 55 |
| Fig. 22. Frecuencia versus abundancia de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 56 |

- Fig. 23. Relación entre la diversidad y la equitatividad en los lagos-cráter de Puebla. 62
- Fig. 24. Contribución por grupos tróficos de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. 64
- Fig. 25. Contribución porcentual de la biomasa por categorías tróficas de los MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla. 69
- Fig. 26. Esquema diagramático de la cadena alimentaria de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. 71
- Fig. 27. Diagrama teórico de la red alimentaria de la zona bentónica litoral de los lagos-cráter de Puebla. 73
- Fig. 28. Índice saprobio de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla expresada por la comunidad de MIB. 83

Índice de Tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Riqueza de especies registrada para los lagos-cráter de Puebla por grupos taxonómicos. | 10 |
| Tabla 2. Volúmenes muestreados y profundidad de penetración de la draga Ekman en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 14 |
| Tabla 3. Características ambientales promedio y desviación estándar de las estaciones de muestreo en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 19 |
| Tabla 4. Valores de pH y salinidad registrados para los lagos-cráter de Puebla, México. | 24 |
| Tabla 5. Características ambientales promedio y desviación estándar de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 32 |
| Tabla 6. Lista taxonómica de los MIB identificados en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 35 |
| Tabla 7. Ubicación de las diferentes especies de MIB en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla y en las estaciones de muestreo. | 37 |
| Tabla 8. Valores mínimo, máximo, promedio y desviación estándar de la riqueza específica de los MIB de las estaciones de muestreo y de los lagos-cráter de Puebla. | 46 |
| Tabla 9. Especies dominantes de MIB en los lagos-cráter de Puebla. | 57 |
| Tabla 10. Riqueza específica total, diversidad específica, diversidad máxima, diversidad mínima y equitatividad de las estaciones y los lagos-cráter de Puebla. | 61 |
| Tabla 11. Biomasa calculada para los productores primarios en sus componentes microfíticos y macrofíticos, así como del detrito de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 68 |
| Tabla 12. Biomasa calculada para los diferentes grupos tróficos que integran a los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 69 |
| Tabla 13. Grupos formados por similitud taxonómica y trófica para la elaboración del diagrama de la red alimentaria de los MIB de la zona bentónica litoral de los lagos-cráter de Puebla. | 74 |

ANÁLISIS HOLÍSTICO DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS LITORALES DE SEIS LAGOS-CRATER CON UN GRADIENTE DE SALINIDAD

1. Introducción

El concepto de salinidad de las aguas epicontinentales ha causado controversia, sobre todo en lo referente a aquellos tipos de aguas naturales que no son agua dulce o agua marina típica. El agua dulce tiene una salinidad promedio de 0.2 g L^{-1} mientras que el agua marina alcanza un valor de alrededor de 34 g L^{-1} . Entre este intervalo se encuentran las denominadas aguas salobres (Margalef 1983). A pesar de que se han llevado a cabo numerosos simposios (p.e., Venecia 1958, Israel 1969) discutiendo el término "salobre" (Williams 1981a), de acuerdo a Bayly (1969), éste debe ser empleado estrictamente para agua de mar diluida o mezclas de aguas dulce y marina.

Adicionalmente otro término controversial es el de "aguas interiores". De acuerdo a Bayly (en Bayly 1991) la connotación más fuerte de aguas interiores es en el sentido de lejanía del mar. Por lo anterior el mismo autor propuso el término neutral "atalásico" (del Griego *a*, no; *thalassa*, mar) para incluir las "aguas asociadas con el continente, sin importar su salinidad o posición relativa a la línea costera, que nunca han estado unidas al mar en tiempos geológicos recientes...". En el extremo opuesto, las aguas "talásicas" son restringidas a las marinas. Con base en lo anterior, las aguas "atalasohalinas" son simplemente aguas no marinas con un contenido apreciable de sales.

Este término fue introducido por primera ocasión por Bond (citado por Hutchinson 1957) para los "lagos salinos interiores ricos en aniones (excepto cloro) y frecuentemente en cationes (excepto sodio)", sin embargo, el término retomado por Bayly no tiene una connotación relativa a las proporciones iónicas. Cole (1979) denomina talasohalinas a las aguas ricas en cloruro de sodio similares a las marinas o aguas marinas diluidas (salobres), mientras que las atalashalinas son aquellas que presentan una composición iónica diferente. Para Margalef (1983) las aguas talasohalinas son el estado de concentración terminal de las aguas marinas.

Adicionalmente existe el problema de establecer el límite de concentración salina entre las aguas dulces y las atalashalinas. Beadle (1969) menciona que "establecer un límite de salinidad al agua dulce es un procedimiento muy arbitrario" más, con posterioridad, él mismo (Beadle 1974) las delimita a los 5 g L^{-1} al igual que Burgis y Morris (1987). Sin embargo, actualmente, el límite establecido por Williams (1964) en 3 g L^{-1} , y la clasificación propuesta por Hammer et al. (1983, 1990) con la terminología hiposalinas (3 a 20 g L^{-1}), mesosalinas (20 a

50 g L⁻¹) e hipersalinas (mayor a 50 g L⁻¹) son ampliamente aceptados y utilizados.

Las aguas atalashalinas son una de las tres concepciones falsas establecidas por la Limnología templada (Williams 1994), éstas son las siguientes: (a) la biodiversidad y la latitud se correlacionan de tal manera que la biodiversidad es mayor en los trópicos (y, por lo tanto, en los lagos tropicales) decreciendo hacia los polos, (b) que los cuerpos acuáticos temporales no tienen importancia debido a que son, generalmente, pequeños, de biodiversidad baja, conteniendo especies de amplia distribución o cosmopolitas con mecanismos eficientes de dispersión y (c) los cuerpos atalashalinos son hábitats no usuales y raros, de distribución restringida y de muy poco interés científico. Sin embargo, estas concepciones son erróneas. Los cuerpos acuáticos tropicales no son notablemente más diversos que los de otros lados; los cuerpos acuáticos temporales son frecuentemente grandes, muy diversos biológicamente, en los cuales muchas especies presentan una distribución restringida; y, por último, los lagos salinos son numerosos, de amplia distribución y de gran interés científico. Con relación a este último punto, para la mayoría de los limnólogos resulta sorprendente el conocer que el volumen de las aguas salinas epicontinentales, calculado en alrededor de 104,000 km³ (0.008% del volumen total de agua), no es apreciablemente menor que aquel de las dulces con 126,000 km³ (0.009%) (Hammer 1986, Wetzel 1983, Williams 1986).

Esta falta de conocimiento no es sorprendente si se considera que durante la fundación de la asociación limnológica más importante a nivel mundial en 1922, la International Association of Theoretical and Applied Limnology (SIL), August Thienemann y Einar Naumann escribieron que "la Limnología es en realidad... la ciencia del agua dulce como un todo, incluyendo todos los aspectos que afectan al agua dulce ...". Adicionalmente, en uno de los textos de enseñanza más utilizado por los limnólogos de habla inglesa, "Limnology" de Wetzel (Wetzel 1983), se establece que "en términos amplios, la Limnología es el estudio de las relaciones funcionales y la productividad de las comunidades dulcesacuícolas conforme son afectadas por el ambiente físico, químico y biótico".

La falta de atención hacia los lagos salinos es producto de dos factores: el primero es que éstos se encuentran alejados de los centros de investigación donde se concentra la actividad limnológica (México no es la excepción) y, segundo, el hecho de que el agua salina es de menor utilidad que la dulce. Esta falta de conciencia acerca de la cantidad e importancia de las aguas atalashalinas se ha reflejado, en forma predecible, en la poca atención que se les ha prestado. A pesar de ello, los lagos salinos presentan rasgos característicos de interés limnológico así como una gran importancia económica; más aún, representan un componente importante de la biosfera y sus usos y valores

como ecosistemas son innegables (Alcocer y Williams 1993). Los usos y valores de los lagos atalashalinos y de sus sistemas hidrológicos asociados pueden englobarse bajo siete grandes rubros: económico, cultural, estético, recreativo, científico, educativo y ecológico. De éstos destaca el científico debido a que por su comportamiento astatico (variable) y naturaleza fisicoquimicamente inestable, son un ecosistema único y diferente cuando se comparan con el ambiente marino o dulceacuicola (Williams 1981a).

Los lagos salinos son rasgos característicos del paisaje de todos los continentes y, frecuentemente, son la única fuente de agua en las grandes regiones áridas del mundo. Para la formación de los lagos salinos es necesario que se reúnan algunas condiciones climáticas y geológicas que permitan la acumulación de sales, característica de los lagos salinos. Estas incluyen que la evaporación exceda la precipitación, la presencia de cuencas que permitan la acumulación del agua y, finalmente, la disponibilidad de sales solubles (Hammer 1986).

En las áreas continentales se presentan cuatro tipos diferentes de cuencas de drenaje: las exorréicas, en donde hay afluentes y efluentes al sistema; las aréicas, en las cuales casi no existe precipitación pluvial y no hay, prácticamente, un sistema de drenaje superficial; las endorréicas sólo presentan afluentes y son sitio de acumulación final del drenaje; y, por último, las criptorréicas con un sistema de drenaje subterráneo (Bayly y Williams, 1973). Es principalmente en las cuencas endorréicas y, en mucho menor grado en las aréicas, en donde, por la evaporación de las aguas, se forman los depósitos acuáticos salinos en el interior de los continentes. Estos, como se mencionó, son muy numerosos y se encuentran distribuidos ampliamente sobre todo en las cuencas endorréicas de las regiones áridas (Williams, 1989).

El agua pluvial disuelve gran cantidad de substancias conforme pasa a través de la atmósfera, y más aún se adicionan conforme el agua deslava las rocas de la corteza terrestre y percola en el subsuelo hasta que, finalmente, llega a los lagos por conducto de los ríos. Si el clima lo permite, el agua acumulada se va perdiendo por evapo-transpiración mientras que las sales se acumulan en el agua remanente, incrementando su concentración (Burgis y Morris, 1987). Es así como se forman la mayoría de las aguas salinas epicontinentales, aunque también contribuye el proceso de congelación del agua que excluye las sales del hielo permitiendo su concentración en el agua que aún no pasa al estado sólido. Es por este último fenómeno que se encuentran lagos salinos epicontinentales en latitudes altas, por ejemplo en la Antártida, como los estudiados por Burton (1981), Hand y Burton (1981), Tominaga y Fukui (1981) y Wright y Burton (1981).

Uno de los objetivos principales de la ecología es reconocer la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas desde un punto de vista holístico. Margalef (1978) acuñó el término "macroscópico" para

referirse a este nivel de investigación, en donde el determinar los atributos macroscópicos de los ecosistemas proporciona información relevante para el entendimiento del funcionamiento de los mismos. Debido a que existe una tendencia inherente de los ecosistemas a maximizar la homeostasis frente a las fluctuaciones ambientales (Margalef 1963, Odum 1969), se genera un cambio que da por resultado un incremento en la complejidad de los ecosistemas (proceso de sucesión) desde uno inestable de baja complejidad a otro estable y más complejo (Margalef 1977, 1983). Al utilizar sustitutos espacio-tiempo (ecosistemas similares que se encuentren en diferentes estadios de sucesión) se pueda extrapolar este proceso evolutivo.

Los lagos atalashalinos, expuestos a amplios intervalos de estrés ambiental y perturbación -expresada principalmente en función de la salinidad-, presentan un amplio espectro de grados de estabilidad y complejidad. Este hecho hace que los lagos atalashalinos sean una herramienta idónea para probar los conceptos de los atributos macroscópicos de los ecosistemas (Williams 1972, 1981b).

El estudio holístico de sistemas dulceacuícolas es difícil y complejo cuando se compara con sistemas atalashalinos debido a la gran diversidad de especies involucradas, la heterogeneidad del hábitat, la falta de delimitación precisa, y la complejidad de las relaciones tróficas que se establecen en ellos (Williams 1981a). En aguas atalashalinas, las dificultades mencionadas se minimizan (Cole 1979, Bayly y Williams 1973, Williams 1972, 1981a, 1981b) en virtud de que la complejidad, asimismo, se minimiza.

Los cuerpos atalashalinos presentan una diversidad específica menor y, en aquellos muy salinos, ésta se reduce aún más ya que los peces y las macrofitas están ausentes o en número pequeño. Cuando los componentes bióticos se han reducido, la complejidad de las relaciones tróficas entre éstos disminuye por lo que los estudios trofo-dinámicos se facilitan. La mayoría de los lagos atalashalinos son someros [profundidad media < 5m (Hammer 1986)] por lo cual están sujetos a la acción del viento el cual mezcla la totalidad del volumen acuático. Por lo anterior, ni vertical ni horizontalmente se presentan estratificaciones fisicoquímicas y el sustrato se homogeniza (a excepción de los lagos meromícticos), lo cual guía a una reducción en la diversidad específica. Finalmente, los lagos atalashalinos son el depósito final del agua en las cuencas endorréicas. Como lagos terminales, son cuencas cerradas sin salida y, por definición, más delimitados al intercambio que ningún otro ecosistema de talla similar.

1.1. Objetivo

Idealmente, el estudio de los efectos de la salinidad en la distribución de los organismos en los lagos atalashalinos debe ser

cuantitativo, cubrir todas las estaciones, y estar basado en lagos que sean iguales en todos los demás factores a excepción de la salinidad (Timms 1981). Probablemente tal serie no exista en la naturaleza, sin embargo los lagos-cráter de Puebla se aproximan a ésta. El distrito lacustre conformado por los lagos-cráter de Puebla (Alcocer y Escobar 1990) constituye una posibilidad para estudios de sustituciones espacio-tiempo (Delcourt y Delcourt 1991), útiles para analizar los procesos de evolución lacustre. Este grupo de lagos de origen similar y más o menos contemporáneos, presentan un gradiente de salinidad lo cual los convierte en un experimento natural para probar el cambio de los atributos macroscópicos de los ecosistemas a lo largo de su evolución.

Con base en lo anterior, se plantearon las siguientes hipótesis:

- a) la salinidad, dentro del grupo de factores ambientales, es el más importante para determinar las características estructurales y funcionales de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y
- b) el gradiente de salinidad encontrado en los lagos-cráter de Puebla proporciona diferentes estadios evolutivos (estabilidad y complejidad).

El objetivo de la presente investigación fue el de analizar los atributos macroscópicos de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter de diferente salinidad. Se eligió la zona litoral de los lagos ya que, a nivel mundial, presenta la mayor riqueza específica, especialmente entre medio y tres metros de profundidad y puede constituir la zona más importante del lago debido a la elevada producción de biomasa que se presenta (Cantrell 1988, Hammer et al. 1990, Welch 1952, Wetzel 1983, entre otros). Las metas consideradas para cumplir con este objetivo fueron:

- a) reconocer las características ambientales (**Caracterización Ambiental**) de la zona litoral de los seis lagos-cráter,
- b) describir la composición, estructura y funcionamiento de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales (**Caracterización Biológica**) de los seis lagos-cráter y, una vez caracterizada ésta, establecer el orden posible de sucesión que ocupa cada uno de los lagos, desde el menos complejo y menos estable hasta el más complejo y más estable y
- c) correlacionar los posibles patrones de variación comunitaria encontrados con las variables ambientales determinadas, en especial con la salinidad (**Interacción Ambiente-Organismo**).

1.2. Area de Estudio

La región de Los Llanos o Cuenca de Oriental es una cuenca endorréica limitada al este por el Citlaltépetl, al oeste y noroeste por la Sierra Madre de Puebla y al norte por el Cerro Pizarro; hacia el sur la delimitación es imprecisa por falta de alturas considerables (Gasca 1981). Comprende un área de 5,250 km² y una altitud promedio de 2,300msnm (Reyes 1979). En esta Cuenca, al este del estado de Puebla, se localizan los Llanos de San Juan y de San Andrés, planicies en las cuales se ubican seis lagos-cráter (Fig. 1). De acuerdo a Alvarez (1950) son estructuras volcánicas con forma cónica de profundidad relativamente grande y alimentadas principalmente por aguas del manto freático. Alchichica (ALC), Atexcac (ATE), La Preciosa (Las Minas) (LAP) y Quechulac (QUE) se reúnen en los Llanos de San Juan (al norte), mientras que Aljojuca (ALJ) y Tecuiltlapa (TEC) se encuentran en los de San Andrés (hacia al sur, en los contrafuertes occidentales del Pico de Orizaba) (Ramírez-García y Novelo 1984) (Fig. 1). El clima en los Llanos de San Juan es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica, en tanto que en los de San Andrés es templado subhúmedo, con lluvias en verano (García 1988).

Alchichica es de forma circular, presenta una composición litológica básicamente de tezontle y pómez (Reyes 1979). Entre su biota acuática se reconocen dos especies de macrofitos *Ruppia maritima* y *Cyperus laevigatus* (Ramírez-García y Novelo 1984), el pez aterfido endémico *Poblana alchichica alchichica* (Alvarez 1950) y el anfibio ambistomático neoténico, también endémico, *Ambystoma taylori* (Taylor 1943, Brandon et al. 1981). La Preciosa es de forma aproximadamente triangular y su cuenca está formada por cenizas semiconsolidadas de pómez y material andesítico muy fino (Reyes 1979). *Scirpus californicus* es el hidrófito dominante de un total de cuatro especies (Ramírez-García y Novelo 1984); los vertebrados acuáticos están representados por el pez aterfido endémico *Poblana letholepis* (Alvarez 1950) y la trucha arcoiris (introducida). Muy cercano a La Preciosa, Quechulac tiene forma elipsoidal con componentes litológicos básicos constituidos por cenizas andesíticas y lapilli de pómez (Reyes 1979). Se registran cinco especies de hidrófitos entre los que destacan *Scirpus californicus* y *Potamogeton pectinatus* (Ramírez-García y Novelo 1984). *Poblana alchichica squamata* es el representante endémico de la fauna íctica (Alvarez 1950), pero también se encuentra la trucha arcoiris como ictiofauna introducida.

Atexcac, en la falda norte de la Sierra de Las Derrumbadas, presenta una forma irregular aproximada a una elipse. Este lago no corresponde ni en litología ni en edad al complejo volcánico constituido por los tres lagos anteriores, ya que presenta una pared constituida por calizas cuyo origen es Mesozoico y las demás de origen volcánico (Gasca 1981). Su flora acuática está representada por cinco especies entre las

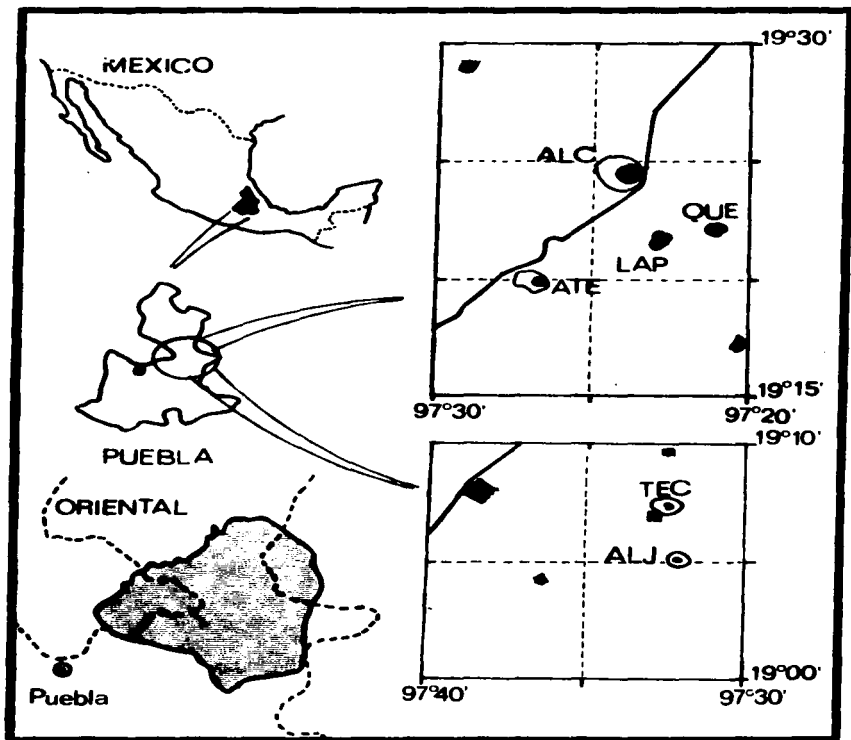


Fig. 1. Mapa de localización geográfica de la cuenca de Oriental y de los lagos-cráter de Puebla. (Modificado de Reyes 1979).

que destacan *Phragmites australis* y *C. laevigatus* (Ramírez-García y Novelo 1984). En cuanto a la fauna ictica, al parecer, carece de ella (Alvarez 1950). Aljojuca se sitúa al norte de la Cuenca y en las orillas del poblado de San Juan Atenco; su forma es casi circular y su cuenca está formada litológicamente por depósitos cineríticos y piroclásticos muy gruesos, predominando el tezontle y los fragmentos de roca andesítica-basáltica (Reyes 1979). Los hidrófitos relevantes por suabundancia entre un total de cinco especies, son *Potamogeton pectinatus* y *Typha dominguenis* (Ramírez-García y Novelo 1984). Este lago posee fauna introducida constituida por las carpas japonesas *Cyprinus carpio* y *Carassius auratus*, además de una especie de poecílido nativa de la zona, *Heterandria jonesi* (Alvarez 1950). Por último, Tecuitlapa se localiza al norte de la cuenca de Oriental y al noroeste de las colonias Ocotenco y San Francisco de Asís. De forma irregular, la composición litológica de este lago es básicamente de derrames basálticos (Reyes 1979). La flora acuática la constituyen un total de siete especies entre las cuales *Eleocharis montevidensis*, *Juncus andicola* y *Juncus mexicanus* son las más abundantes (Ramírez-García y Novelo 1984). La fauna ictica es enteramente alóctona constituida por las carpas *Cyprinus carpio* y *Carassius auratus* (Alvarez 1950).

1.3. Antecedentes

Trabajos de diversa índole han sido realizados en la cuenca de Oriental, incluidos sus depósitos acuáticos. Sobre hidrografía, clima y suelos se encuentran las aportaciones de Alvarez (1950), Fuentes (1972) y Soto et al. (1977). En los aspectos de geomorfología destacan los trabajos pioneros de Ordoñez (1905, 1906) y, más recientemente, el de Gasca (1981) y Moya (1987). Barbour (1973), Fuentes (1972) y Reyes (1979) proporcionan información general sobre el área donde se localizan los lagos-cráter y, en forma menos precisa, los trabajos de Alvarez (1972) y Soto et al. (1977). La batimetría y morfometría de los lagos la presentan Arredondo-Figueroa et al. (1983), y algunos datos sobre las características fisicoquímicas del agua se encuentran en Alvarez (1981), Arredondo-Figueroa et al. (1984), la Comisión Federal de Electricidad (1960-62), Díaz y Guerra (1979), Piña (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) y Taylor (1943). Recientemente Garzón (1990) y Lugo et al. (1993) caracterizan tróficamente los lagos y Vilaclara et al. (1993) describen comparativamente la química básica de los mismos. Recientemente, Cruickshank (1992) modela el acuífero del Valle de Oriental.

Poco se conoce de la biología de los lagos-cráter. Entre los trabajos a detalle se encuentran el estudio de los protozoos (Lugo 1993, Macek et al. 1994). Con relación a la microflora, Vera y Ortiz (1980) estudiaron su diversidad y distribución vertical a lo largo de un ciclo

anual en Alchichica. Con posterioridad, Arredondo-Figueroa et al. (1984) correlaciona el fitoplancton con algunos parámetros fisicoquímicos mediante un análisis de componentes principales. Piña (1984) determina la variación estacional del fitoplancton en La Preciosa, Quechulac y Aljojuca. La vegetación macrofítica de los lagos, su distribución, producción y ecología, es tratada por Ramírez (1983a, 1983b), Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989). La vegetación terrestre de la región Alchichica-Perote es determinada mediante percepción remota por Soto et al. (1977).

Alcocer et al. (1993a, b) describen la macrofauna bentónica de los lagos, así como los quironómidos de Alchichica. La ictiofauna de los lagos-cráter ha sido tema de un sinnúmero de trabajos iniciados por de Buen (1945) con la descripción de *Poblana alchichica*, aterínido endémico de Alchichica, proseguido por los de Alvarez (1949, 1970, 1972, 1981) relacionados con distribución ictiofaunística y los cambios geomorfológicos, los fenómenos de especiación y la taxonomía de los aterínidos. Cortés (1986) resume en forma biográfica los trabajos de Alvarez. Con posterioridad Vázquez (1982) realiza un estudio poblacional sobre *Poblana alchichica*. Guerra (1986) establece la clara diferenciación morfométrica entre los géneros *Poblana* y *Chirostoma*, conclusión opuesta a los resultados de Echelle y Echelle (1984) sobre la evolución genética de los aterínidos de la Mesa Central de México, quienes consideran que *Poblana* forma parte de *Chirostoma*. Información adicional sobre *Poblana* la presentan Barbour (1973) en su historia biogeográfica de *Chirostoma*, Miller (1986) en su trabajo de composición y derivación de la fauna ictica dulceacuicola de México y Arredondo-Figueroa y Aguilar (1987) en su bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas mexicanas. En últimas fechas, Flores (1991) estudia la biología poblacional de *P. letholepis* procedente de La Preciosa.

Con relación a los anfibios de la zona, Taylor (1943) describe un nuevo ambistómido (*Ambystoma subsalsum*) adaptado a las aguas salinas de Alchichica. Tiempo después, Brandon et al. (1981) encuentran que Taylor (1943) basó su descripción en ejemplares de *A. tigrinum* y describen al anfibio endémico de Alchichica bajo el nombre de *A. taylorii*. Calderón y Rodríguez (1986) determinan el estado actual de la población de este anfibio. La Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (1987) cataloga al ambistómido dentro de las especies mexicanas en peligro de extinción. Flores-Villela (1993) cataloga esta especie como endémica del Eje Volcánico Transversal, siendo la localidad tipo Alchichica. Finalmente, Lugo et al. (1994) proveen una descripción general de los lagos-cráter enfatizando la importancia de su conservación.

En conclusión, a pesar de que existe información de las características ambientales y biológicas de los lagos-cráter, en especial de Alchichica, en general el grado de desconocimiento es

elevado, en especial a lo referente a los macroinvertebrados. La riqueza específica de los lagos-cráter (Tabla 1) es poco conocida. Sin embargo, se han registrado especies endémicas de vertebrados en ellos, situación que incita al conocimiento de la biodiversidad de otros grupos taxonómicos. Este estudio contribuye en forma importante al conocimiento de la biodiversidad, densidad y abundancia de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter.

| GRUPO TAXONÓMICO | ALC ¹ | ATE | LAP ² | QUE ³ | ALJ | TEC |
|------------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|
| PROTOZOOS | 44 ⁵ | 43 ⁵ | 52 ⁵ | 61 ⁵ | 56 ⁵ | 51 ⁵ |
| MICROFITAS | 23 ² | ND | 103 ⁶ | 111 ⁶ | 97 ⁶ | ND |
| MACROFITAS | 2 ⁷ | 4 ⁷ | 4 ⁷ | 5 ⁷ | 6 ⁷ | 7 ⁷ |
| ANFIBIOS | 1 ³ | ND | 1 ³ | 1 ³ | ND | 1 ³ |
| PESCES | 1 ⁴ | ND | 1 ¹ | 1 ¹ | 3 ¹ | 2 ¹ |

Tabla 1. Riqueza de especies registrada para los lagos-cráter de Puebla por grupos taxonómicos. ¹ Alvarez 1950; ² Arrudondo et al. 1984; ³ Brandon et al. 1981; ⁴ de Buen 1945; ⁵ Lugo 1993; ⁶ Piña 1984; ⁷ Ramírez-García y Novelo 1984; ND - no existe información; * = lago-cráter con especies endémicas).

2. Metodos

Se realizaron muestreos mensuales en la zona litoral de los seis lagos-cráter de Puebla (en lo sucesivo **ALChichica**, **ATExcac**, **LA Preciosa**, **QUEchulac**, **ALJojuca** y **TECuitlapa**). Se llevó a cabo un ciclo de cinco muestreos trimestrales de septiembre de 1989 a septiembre de 1990. En el resto del texto los muestreos serán denominados **SEP89**, **DIC89**, **MAR90**, **JUN90** y **SEP90**. Con base en una visita prospectiva que consistió en el recorrido y reconocimiento visual de la línea de costa de los seis lagos-cráter, se establecieron a priori 14 estaciones de muestreo que reflejaran la heterogeneidad bentónica de la zona litoral de los lagos expresada como textura y contenido de materia orgánica sedimentario, tipo y grado de cobertura vegetal, grado de exposición, etc. (Fig. 2). En los lagos más homogéneos a priori (Atexcac, Quechulac y Tecuitlapa) se ubicó una sola estación (**ATE1**, **QUE1** y **TEC1**), en los moderadamente heterogéneos (La Preciosa y Aljojuca) fueron tres las estaciones (**LAP1**, **LAP2**, **LAP3**, **ALJ1**, **ALJ2** y **ALJ3**), mientras que en el más heterogéneo (Alchichica) sumaron cinco estaciones en total (**ALC1**, **ALC2**, **ALC3**, **ALC4** y **ALC5**). En adelante, las estaciones serán denominadas por su abreviatura.

2.1. Caracterización Ambiental

Los parámetros físicos y químicos del agua próxima a la zona bentónica litoral de los lagos-cráter fueron determinados *in situ* mediante sensores. Estos fueron pH (potenciómetro), oxígeno disuelto y % de saturación (oxímetro), temperatura (termistor) y salinidad (termohalino-conductímetro). Las características sedimentarias se realizaron transportando una muestra de sedimento tomada con un nucleador de PVC y mantenida en congelación hasta el laboratorio. Para la textura del sedimento se siguieron las técnicas de tamizado en seco para las partículas gruesas-grava y arena- y de pipeteo en húmedo para las finas limos y arcillas- (Folk 1969). El tamaño de las partículas se caracterizó con la escala de clasificación de Wenworth (Folk 1969, Welch 1948). El contenido porcentual de materia orgánica y carbonatos en los sedimentos fue calculado con base en la técnica de pérdida en combustión (**LOI**) a 550°C y 950°C respectivamente (de la Lanza 1986, Hammer et al. 1990, Weber 1973).

Para el análisis de la información ambiental, los datos físicos y químicos se transformaron logarítmicamente para que los valores elevados no sesgaran los resultados de los análisis multivariados que se efectuaron (Kunz 1988, Mirza y Gray 1981). Los datos de pH y de textura, que son en sí valores logarítmicos, solamente se le restó un valor determinado de acuerdo al intervalo del parámetro, para mantener los valores dentro de una escala aceptable de comparación. La matriz

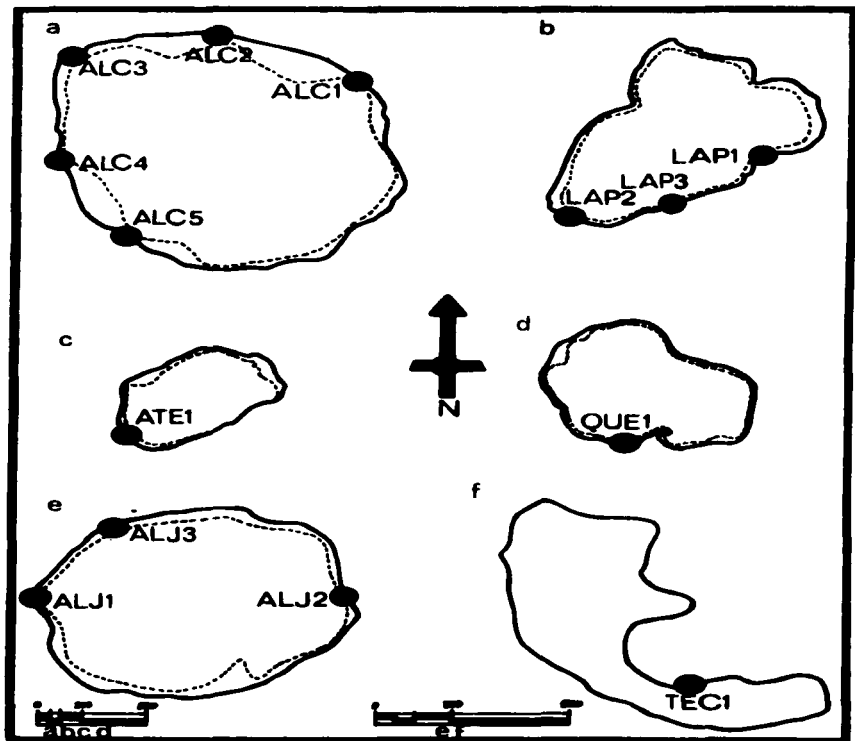


Fig. 2. Ubicación de las estaciones de muestreo establecidas en los seis lagos-cráter de Puebla. (Modificado de Arredondo-Figueroa et al. 1983).

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

2.2. Caracterización Biológica

La obtención de los macroinvertebrados bentónicos (en lo sucesivo MIB) se llevó a cabo utilizando una draga Ekman estándar (6" x 6"). Esta draga permite la captura de un mayor número de taxa y organismos en comparación con las dragas Ponar y Petersen (Weber 1973). La draga Ekman es muy utilizada para la obtención de MIB en estudios de lagos atalasoalinos (p.e., Hammer et al. 1990, Timms 1981, Turodoncea y Harrison 1988) lo cual permite hacer comparaciones valiosas con otras localidades. Este método es de índole cuantitativa ya que involucra una estimación del número y/o biomasa de los componentes de la comunidad de MIB por unidad de área, proporcionando información de su composición y riqueza específica.

En el muestreo prospectivo se calcularon los volúmenes promedio de mordida y la profundidad de penetración de la draga para cada una de las estaciones de muestreo (Tabla 2). Los volúmenes de muestra fluctuaron entre $1.8 \pm 0.2L$ (Quechulac) y $3.5 \pm 0.4L$ (Atexcac), mientras que la profundidad de penetración de la draga fue de 7.8cm (Quechulac) a 15.1cm (Atexcac). En general, en orden creciente tanto de volumen de muestra como de profundidad de mordida, los lagos se ordenaron de la siguiente manera: Quechulac, Aljojuca, Tecuitlapa, Alchichica, La Preciosa y Atexcac. La profundidad de penetración de la draga fue una estimación indirecta del grado de compactación del sedimento y, por lo tanto, de la dificultad para un organismo de penetrar en el sustrato.

Wetzel y Likens (1979) recomiendan muestrear los primeros cuatro o cinco centímetros de sedimento para tener una muestra representativa de los organismos macrobentónicos. La profundidad mínima del muestreo, en

promedio, casi duplicó lo sugerido garantizando una muestra adecuada. A pesar de que algunos organismos (p.e., *Chironomus*) pueden penetrar en el sustrato hasta 20 cm (Welch 1952), sólo lo hacen en sedimentos finos y suaves. La zona litoral de los lagos-cráter presentó sedimentos gruesos de difícil penetración.

| ESTACION | VOLUMEN (L) | PENETRACION (cm) | ESTACION | VOLUMEN (L) | PENETRACION (cm) |
|----------|-------------|------------------|----------|-------------|------------------|
| ALC1 | 3.8 ± 0.8 | 16.4 | LAP1 | 3.3 ± 0.6 | 14.2 |
| ALC2 | 2.2 ± 1.0 | 9.5 | LAP2 | 3.7 ± 0.8 | 15.9 |
| ALC3 | 3.0 ± 0.5 | 12.9 | LAP3 | 2.7 ± 1.2 | 11.6 |
| ALC4 | 3.8 ± 1.6 | 16.4 | ALJ1 | 2.0 ± 0.5 | 8.6 |
| ALC5 | 2.8 ± 0.8 | 12.1 | ALJ2 | 2.5 ± 1.0 | 10.7 |
| ATH1 | 3.5 ± 0.5 | 15.1 | ALJ3 | 2.3 ± 0.8 | 9.9 |
| QUE1 | 1.8 ± 0.3 | 7.8 | TEC1 | 2.7 ± 1.0 | 11.6 |

Tabla 2. Volúmenes muestreados y profundidad de penetración de la draga Ekman en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla.

Las muestras se redujeron en volumen tamizándolas *in situ* (Lind 1979) a través de una malla de 0.59mm de apertura según sugieren Gray (1981) y Metzger (1983) para macrofauna. El tamizado se depositó en bolsas de polietileno previamente marcadas y etiquetadas y, se fijaron con formaldehído al 4% adicionado con Rosa de Bengala (200mg L⁻¹) para facilitar la separación de los MIB del detrito (APHA *et al.* 1985). Una vez en el laboratorio, con ayuda de pinzas entomológicas, agujas de disección y microcopio estereoscópico, se llevó a cabo la separación y preclasificación de los organismos a nivel grupo. Estos fueron transferidos a viales y fijados con alcohol al 70%. La identificación general de los grupos se realizó con base en los criterios de Barnard y Barnard (1983), Burch y Cruz-Reyes (1987), Edmondson (1959), Epler (1992), Holsinger (1972), Mason (1973), McCafferty (1981), Parrish (1975) y Pennak (1978). Adicionalmente, algunos taxa se enviaron para identificación o ratificación por parte de los siguientes taxónomos expertos: Dra. Bohdan Bilyj (Chironomidae), Ralph O. Brinkhurst (Oligochaeta), David B. Herbst (Ephydriidae), Mercedes Marchese (Oligochaeta), Ken J. Tennessen (Odonata) y Robert D. Waltz (Baetidae).

La determinación de la biomasa por unidad de área expresada como peso seco libre de cenizas (AFDW), como una estimación cuantitativa de

la producción secundaria de los MIB, se llevó a cabo bajo los criterios de APHA et al. (1985), Weber (1973) y Wetzel (1983). Para el caso de los gastrópodos, las conchas fueron disueltas en HCl diluido y, en el caso de los tricópteros, éstos fueron extraídos de sus cubiertas eliminándose el exceso de agua. El material húmedo se colocó en un horno a 105°C hasta alcanzar un peso constante (peso seco DW). Una vez seco el material a peso constante, se procedió a su calcinación en una mufla a 550°C por espacio de una hora (LOI), después de lo cual se mantuvieron en un desecador hasta peso constante, pesándose las cenizas restantes (AW). La materia orgánica (AFDW) se obtuvo de la diferencia del peso total menos las cenizas (AW). Los valores de biomasa expresados como gAFDW.m⁻² fueron transformados a gC.m⁻² de acuerdo al criterio de Margalef (1983) el cual indica que el 41.67% del peso seco libre de cenizas es carbono orgánico.

Para el análisis de la información biológica, la abundancia y biomasa promedio se determinaron para cada taxón. Los datos de abundancia y biomasa se transformaron logarítmicamente [$\log_{10}(n+1)$] para que los valores elevados no sesgaran los resultados de los análisis multivariados que se efectuaron (Kunz 1988, Mirza y Gray 1981). Para el análisis del agrupamiento de los lagos con base en la presencia o ausencia de las especies se usó el coeficiente de asociación de Jaccard y el método de agrupamiento UPGMA (Crisci y López 1983), empleando el programa ANACOM (Análisis de Comunidades) Versión 3.0 (1991).

Para la determinación de la composición y estructura de la comunidad bentónica de los lagos-cráter, se calcularon los siguientes parámetros, sugeridos por Hornbach et al. (1989). La riqueza específica (S), constituida por el número de especies presentes en cada lago, así como su densidad (ind.m⁻²) y su frecuencia de aparición. La diversidad específica (D) se calculó de acuerdo al índice de Shannon-Weaver (Pielou 1966) basado en la Teoría de la Información (Margalef en Weber 1973). La diversidad específica está integrada por dos componentes, la riqueza de especies (S) y la distribución del número de individuos en las mismas. Este último término, la equitatividad (E) se calculó con base en la ecuación de Pielou (1966), que es el mismo que el Índice de Redundancia propuesto por Margalef (en Weber 1973) como el cociente D/Dmax, en donde Dmax es una diversidad máxima hipotética basada en una distribución seleccionada arbitrariamente. La correlación D/E y D/S se calculó con el propósito de establecer el factor determinante de la diversidad específica. Todos los parámetros anteriores se determinaron empleando el programa ANACOM (Análisis de Comunidades) Versión 3.0 (1991).

García de León (1988) sugiere categorizar los datos en forma gráfica a través de diagramas bidimensionales debido a que un ordenamiento simple de los datos de dos variables, en este caso frecuencia y abundancia, no es suficiente para encontrar una categorización ya que las variables en cuestión pueden ser

independientes entre sí. Para lograr la clasificación requerida en el análisis bidimensional se emplea algún sistema de referencia auxiliar que puede definirse con el empleo de los valores medios aritméticos de cada variable, estableciendo, de ese modo, cuadrantes cartesianos con coordenadas bien determinadas (García de León 1988). Con base en la elaboración de estos diagramas bivariados de frecuencia (%) versus abundancia [$\log_{10}(n+1)$], se determinaron las especies con valores elevados de frecuencia y abundancia (denominados en lo subsecuente **dominantes**), las que se presentaron frecuentemente pero en bajos números (**frecuentes**), las que fueron muy abundantes durante un corto periodo de tiempo y desaparecieron o fueron muy raras en el resto del muestreo (**temporales**) y las de baja abundancia y frecuencia (**raras**). En forma complementaria, se consideraron para un análisis más profundo sólo aquellos taxa cuya contribución superó el 0.1% del total de la abundancia ya sea de la estación, del lago o del global.

Con el fin de evitar confusiones, se establecen enseguida las definiciones de los términos empleados en los siguientes capítulos para establecer los grupos alimenticios o categorías tróficas de los MIB. Por la talla del alimento que consumen los organismos se clasifican en microvoros y macrovoros. Los **microvoros** son aquellos organismos que consumen alimentos microscópicos (p.e. algas unicelulares, bacterias, algunos hongos, algunos organismos zooplanctónicos y pequeños pedacitos de detrito), mientras que los **macrovoros** consumen alimentos macroscópicos ($> 10\mu$) que incluyen algas filamentosas, plantas acuáticas vasculares, detrito de hojas, la mayoría de los insectos y otros invertebrados acuáticos e insectos y otros animales muertos.

De acuerdo a la clase dominante de alimento que consumen se consideran cuatro tipos: herbívoros, omnívoros, carnívoros y detritívoros. Los **herbívoros** se alimentan de material vegetal vivo. Muchos son herbívoros estrictos, aunque algunos también consumen material animal o detrito. Aquellos organismos que se alimentan de plantas y animales son denominados **omnívoros**. Los **carnívoros** se alimentan de animales vivos. Muchos de ellos son carnívoros obligados pero otros son omnívoros. Finalmente, los **detritívoros** se alimentan de detrito. El **detrito** es aquella materia orgánica vegetal o animal que se encuentra en estado de descomposición.

Con relación a la evaluación de las biomásas de los productores primarios para el diseño de la estructura trófica de los lagos-cráter, se procedió de la siguiente manera. Para el cálculo de la biomasa fitoplanctónica se tomaron las concentraciones promedio de clorofila *a* (mg.m^{-3}) de la zona litoral de los lagos-cráter evaluadas por Garzón (1990). Se consideró que si la profundidad promedio de la zona litoral de los lagos-cráter es de un metro, la misma concentración puede ser expresada por unidad de área (mg.m^{-2}). Finalmente, se siguió el criterio de Rowe (1983), el cual establece que un gramo de clorofila *a*

corresponden a 50 gramos de carbono orgánico. De tal manera que la expresión final de la biomasa fitoplanctónica se realizó en $gC.m^{-2}$.

Para las macrófitas, los valores base de biomasa se tomaron de Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989). Aunque estos autores no lo indican, se consideró que la biomasa presentada correspondió al peso húmedo ($g.m^{-2}$). De acuerdo a Margalef (1983) y Weber (1979), el peso seco es aproximadamente el 10% del peso húmedo (90% del peso húmedo es agua). Una vez más, se siguió el criterio de Rowe (1983), el cual establece que el 33% del peso húmedo es carbono orgánico. De tal manera que la expresión final de la biomasa macrofítica se realizó en $gC.m^{-2}$. Desafortunadamente no existen datos de las biomásas proporcionadas por el microfitorbentos ni las algas filamentosas bentónicas para los lagos-cráter, sin embargo, de acuerdo a Hammer (1986), la biomasa promedio de las algas bentónicas litorales en los lagos atalasoalinos es de 45 mg de clorofila $a.m^{-2}$. Estos, transformados a carbono de acuerdo a la constante de Rowe (1983), representan 2.25 $gC.m^{-2}$.

Para estimar la biomasa del detrito en los sedimentos de la zona litoral de los lagos-cráter, se utilizó el contenido de materia orgánica expresada como porcentaje de AFDW. Considerando que un centímetro cúbico de sedimento arenoso pesa dos gramos y medio (Komar 1976), el contenido porcentual de materia orgánica -detrito- representa el mismo porcentaje de ese peso (p.e., un 1% de materia orgánica corresponde a 0.025 g). De esta manera se obtiene el peso (en gramos) de materia orgánica -detrito- que conforma al sedimento. Este peso (AFDW) es transformado a carbono siguiendo la relación propuesta por Margalef (1981, 1991) de que 2.4 $gAFDW$ equivalen a 1 gC . Por último, se hizo la conversión de $gC.cm^{-2}$ a $gC.m^{-2}$ multiplicando el valor por 1×10^4 , factor de conversión de cm^2 a m^2 .

Finalmente, la biomasa de los MIB determinada como $gAFDW.m^{-2}$ fue transformada a carbono siguiendo la relación propuesta por Margalef (1981, 1991) de que 2.4 $gAFDW$ equivalen a 1 gC .

2.3. Interacción Ambiente-Organismo

Se empleó la correlación clasificatoria de Spearman (SRC, Gauch 1982) para determinar las correlaciones específicas como, por ejemplo, entre salinidad y riqueza específica o entre el estado trófico y la composición faunística como lo sugieren Williams et al. (1990). Esta fue realizada utilizando el paquete estadístico CSS:STATISTICA Versión 3.0 (1991). A partir de los análisis anteriores fue posible establecer los parámetros ambientales que más influyen sobre la composición y estructura de la comunidad de MIB.

Con el fin de reconocer los intervalos de distribución de los MIB de los lagos-cráter con respecto a la salinidad, se analizaron las tablas de presencia-ausencia para cada lago y se compararon con los

valores de salinidad determinados. Además se compararon con las tablas de distribución de los mismos taxa, en otros lagos de diferente salinidad que presentan otros autores como Geddes et al. (1981), Margalef (1977, 1983) y Williams (1981b), entre otros. Con esto se corroboró si las especies registradas en este estudio se reconocen para los intervalos de salinidad presentes en los lagos-cráter.

3. Resultados y Discusión

3.1. Caracterización Ambiental de la Zona Bentónica Litoral

Lagos-Cráter

Los lagos-cráter son cuerpos acuáticos de dulceacuícolas (0.1-1 g L⁻¹) a salinos (6-7.4 g L⁻¹), templados (18.3-24.9°C), básicos (8.4-9.8), con una elevada concentración de oxígeno disuelto (4.9-12.3 mg L⁻¹, 72-196% a las horas del muestreo). Los sedimentos, aunque con una delgada capa superficial de lodo, están compuestos principalmente por arenas (-0.1-2.6φ), con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a medio (1.5-13.6% y 0.1-29%, respectivamente). El sustrato de algunas estaciones se encuentra totalmente desnudo, mientras que en otras las macrofitas acuáticas y algas bentónicas cubren totalmente el fondo.

A continuación (Tabla 3) se presenta la caracterización de la zona bentónica litoral de los lagos-cráter de Puebla, con base en las 14 estaciones establecidas en ellos.

| ESTACION/ PARAMETRO | ALC 1 | ALC 2 | ALC 3 | ALC 4 | ALC 5 | ATE 1 | LAP 1 | LAP 2 | LAP 3 | QUE 1 | ALJ 1 | ALJ 2 | ALJ 3 | TEC 1 |
|----------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| PH | 9.0 0.1 | 9.0 0.1 | 9.0 0.1 | 8.9 0.1 | 9.0 0.1 | 8.4 0.2 | 9.0 0.2 | 9.0 0.1 | 9.2 0.3 | 8.9 0.2 | 9.1 0.2 | 9.1 0.2 | 9.1 0.2 | 9.8 0.1 |
| OXIGENO DISUELTO | 7.3 1.1 | 6.5 1.2 | 6.5 1.6 | 12.3 1.9 | 9.1 2.5 | 6.9 1.5 | 6.8 1.0 | 10.2 2.6 | 8.7 3.1 | 5.9 1.8 | 6.4 2.7 | 5.7 2.7 | 4.9 2.3 | 9.3 2.8 |
| % D SATURACION | 106 16 | 84 16 | 94 23 | 196 30 | 132 36 | 100 22 | 97 14 | 154 39 | 131 17 | 84 27 | 95 40 | 84 40 | 72 34 | 137 41 |
| TEMPERATURA | 20.4 0.7 | 18.3 4.0 | 20.0 1.3 | 24.9 1.3 | 19.9 1.7 | 20.2 1.5 | 18.9 1.5 | 22.3 2.2 | 21.7 1.9 | 20.0 2.0 | 21.4 2.0 | 21.1 3.1 | 20.8 2.2 | 21.1 0.9 |
| SALINIDAD | 7.2 0.1 | 7.2 0.0 | 7.4 0.4 | 6.0 2.9 | 7.1 0.3 | 6.0 0.0 | 1.0 0.0 | 1.0 0.0 | 1.0 0.0 | 1.0 0.0 | 0.1 0.1 | 0.5 0.1 | 0.4 0.2 | 1.0 0.0 |
| MATERIA ORGANICA | 5.6 2.9 | 5.0 2.6 | 2.8 1.9 | 8.4 6.2 | 6.4 4.3 | 3.6 3.6 | 9.4 4.7 | 8.2 2.6 | 13.6 3.5 | 2.8 0.8 | 1.5 0.2 | 1.9 0.4 | 2.3 1.1 | 7.8 0.4 |
| CARBONATOS | 1.9 0.2 | 3.2 0.8 | 3.7 1.1 | 29.0 1.9 | 18.3 4.5 | 4.2 0.9 | 5.1 5.5 | 9.0 4.9 | 21.1 1.9 | 0.7 0.5 | 0.1 0.1 | 0.5 0.4 | 0.4 0.5 | 2.7 1.6 |
| TEXTURA* | 0.2 | 1.6 | 1.3 | 2.3 | 1.7 | 1.1 | 0.1 | 1.8 | 2.6 | 0.2 | 0.3 | 1.0 | -0.1 | 2.2 |
| MACROFITAS EMERGENTES* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 50 | 25 | 50 | 0 | 100 | 0 | 25 | 0 |
| MACROFITAS SUBMERGIDAS* | 25 | 0 | 0 | 100 | 75 | 75 | 0 | 50 | 75 | 0 | 25 | 0 | 0 | 100 |
| ALGAS BENTONICAS* | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 25 | 75 | 25 | 25 | 25 | 50 | 75 | 25 | 0 |

Tabla 3. Características ambientales promedio y desviación estándar de las estaciones de muestreo en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. [pH (unidades de pH), oxígeno disuelto (mg L⁻¹) y % de saturación], temperatura (°C), salinidad (g L⁻¹), materia orgánica (%), carbonatos (%) y textura sedimentaria (φ), vegetación acuática (% de cobertura)].

(* Se realizó un sólo análisis por lo cual no se calcularon desviaciones estándar).

Alchichica

La zona litoral de Alchichica es salina, templada, alcalina (básica), con una concentración de oxígeno disuelto de media a elevada. Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas gruesas a finas, con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a elevado. El sustrato de algunas estaciones se encuentra totalmente desnudo (ALC2, ALC3), mientras que en otras las macrofitas acuáticas y algas bentónicas cubren parcial o totalmente el fondo.

ALC1 (Fig. 2, Tabla 3) presentó un pH básico (9.0 ± 0.1), con 7.3 ± 1.1 mg L⁻¹ ($106 \pm 16\%$) de oxígeno disuelto y una temperatura de $20.4 \pm 0.7^\circ\text{C}$ por lo que se consideró como una zona templada y bien oxigenada; la salinidad mostró un valor de 7.2 ± 0.1 g L⁻¹. La materia orgánica y los carbonatos registraron valores de $5.6 \pm 2.9\%$ y $1.9 \pm 0.2\%$ respectivamente. El sedimento fue clasificado como una grava arenosa (Ga) compuesta en su mayor parte por arenas (57.5%) y gravas (36.7%). La cobertura vegetal, compuesta por *Ruppia maritima*, fue escasa cubriendo sólo un 25% de la estación.

En ALC2 (Fig. 2, Tabla 3) se determinaron valores de pH y salinidad (9.0 ± 0.1 y 7.2 g L⁻¹ respectivamente) similares a los de ALC1, mientras que el oxígeno disuelto así como la temperatura y la materia orgánica (6.5 ± 1.2 mg L⁻¹, $84 \pm 16\%$, $18.3 \pm 4.0^\circ\text{C}$ y $5.0 \pm 2.6\%$, respectivamente) fueron un poco más bajos que la estación anterior. El valor de los carbonatos alcanzó $3.2 \pm 0.8\%$. El sedimento es una arena con algo de grava [A(g)] con una dominancia de arenas (89.5%). El sustrato estuvo desprovisto de vegetación acuática.

En ALC3 (Fig. 2, Tabla 3) el pH y el oxígeno disuelto (9.0 ± 0.1 , 6.5 ± 1.6 mg L⁻¹, $94 \pm 23\%$) tuvieron valores semejantes a los de ALC2, con una temperatura de $20.0 \pm 1.3^\circ\text{C}$ y una salinidad un poco más alta con respecto a las otras estaciones (7.4 ± 0.4 g L⁻¹). Por el contrario, la cantidad de materia orgánica sedimentaria ($2.8 \pm 1.9\%$) fue la más baja de las estaciones muestreadas en el lago de Alchichica. Los carbonatos constituyeron un $3.7 \pm 1.1\%$ del sedimento. La textura del mismo se compuso en su mayor parte de arenas (85.3%) dentro de la clasificación de arena con grava (Ag). La vegetación acuática, así mismo, estuvo ausente.

En ALC4 (Fig. 2, Tabla 3) los valores de pH y salinidad (8.9 ± 0.1 y 6.0 ± 2.9 g L⁻¹ respectivamente) fueron menores en comparación con las otras estaciones de este lago; en contraste los valores de oxígeno disuelto (12.3 ± 1.9 mg L⁻¹, $196 \pm 30\%$), temperatura ($24.9 \pm 1.3^\circ\text{C}$), materia orgánica ($8.4 \pm 6.2\%$) y carbonatos sedimentarios ($29.0 \pm 1.9\%$) fueron los más elevados. La textura del sedimento fue muy diferente a las demás estaciones ya que, en general, estuvo compuesto de material fino donde los lodos conformaron la mayor parte del sedimento (51.7%) seguido de las arenas (43.3%). La vegetación sumergida estuvo compuesta por *Ruppia maritima* cubriendo totalmente el sedimento de esta zona.

ALC5 (Fig. 2, Tabla 3) presentó el mismo valor de pH (9.0 ± 0.1) que las tres primeras estaciones, sin embargo varió considerablemente en los demás parámetros siendo muy semejantes a los de ALC4. El oxígeno disuelto fue un poco más reducido (9.1 ± 2.5 mg L⁻¹, 132±36%), así como la temperatura (19.9 ± 1.7 °C), materia orgánica (6.4 ± 4.3 %) y carbonatos (18.3 ± 4.5 %); mientras que la salinidad aumentó ligeramente a 7.1 ± 0.3 g L⁻¹. La textura del sedimento se clasificó como una arena con grava lodosa (Agl), donde las arenas sobresalieron con 77.8%, seguidas de lodos con 16.5%. Así mismo, la cobertura vegetal estuvo compuesta por *Ruppia maritima* y algas bentónicas, siendo la primera la que cubrió gran parte del sedimento (75%) mientras que las segundas cubrieron escasamente un 25%.

Atexcac

Para ATE1 (Fig. 2, Tabla 3) se determinó un pH básico (8.4 ± 0.2), con una salinidad elevada (6.0 ± 0.0 g L⁻¹), temperatura de 20.2 ± 1.5 °C y oxígeno disuelto de 6.9 ± 1.5 mg L⁻¹ (100±22%). La materia orgánica así como los carbonatos sedimentarios presentaron valores promedios de 3.6 ± 3.6 % y 4.2 ± 0.9 % respectivamente. El 84.08% del sedimento lo componen las arenas, clasificado como arena con grava (Ag). Esta zona registró una amplia cobertura vegetal ya que se compuso tanto de macrofitas emergentes (*Phragmites australis*) como sumergidas (*Potamogeton pectinatus*) y algas bentónicas.

La Preciosa

La zona litoral de La Preciosa es dulceacuícola, templada, alcalina (básica), con una concentración de oxígeno disuelto de media a elevada. Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas gruesas a finas, con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a elevado. El sustrato se encuentra parcialmente cubierto por macrofitas acuáticas y algas bentónicas.

LAP1 (Fig. 2, Tabla 3) presentó un pH básico (9.0 ± 0.2), concentraciones de 6.8 ± 1.0 mg L⁻¹ (97±14%) de oxígeno disuelto y una temperatura de 18.9 ± 1.5 °C. La salinidad fue baja (1.0 ± 0.0 g L⁻¹) y la materia orgánica alta (9.4 ± 4.7 %) en comparación con las estaciones anteriores. Los carbonatos tuvieron un valor de 5.1 ± 5.5 % en promedio. La textura de esta estación correspondió a la de una grava arenosa (Ga) conformada por arenas en un 56.7%, seguidas de las gravas con 39.5%. Esta estación posee una vegetación acuática representada por *Scirpus californicus* y *Juncus andicola* como macrofitas emergentes y, en mayor porcentaje (75%), algas epifíticas.

LAP2 (Fig. 2, Tabla 3) registró valores similares de pH (9.0 ± 0.1) y salinidad (1.0 ± 0.0 g L⁻¹) a los obtenidos en LAP1. A pesar de que el oxígeno disuelto (10.2 ± 2.6 mg L⁻¹, $154 \pm 39\%$), la temperatura ($22.3 \pm 2.2^\circ\text{C}$) y los carbonatos ($9.0 \pm 4.9\%$) aumentaron ligeramente, la materia orgánica fue menor ($8.2 \pm 2.6\%$) en comparación con la estación anterior. El sedimento fue caracterizado como arena con algo de grava (A(g)) ya que las arenas estuvieron presentes en un 93.7%. Los hidrófitos emergentes *Scirpus californicus* y *Juncus andicola*, el sumergido *Potamogeton pectinatus* así como algas bentónicas cubrieron aproximadamente la mitad del sustrato.

En comparación a las dos estaciones anteriormente mencionadas del mismo lago, en LAP3 (Fig. 2, Tabla 3) el valor de pH se incrementó (9.2 ± 0.3) así como la materia orgánica ($13.6 \pm 3.5\%$) y los carbonatos ($21.1 \pm 1.9\%$). Por el contrario, el oxígeno disuelto (8.7 ± 1.1 mg L⁻¹, $131 \pm 17\%$) y la temperatura ($21.7 \pm 1.9^\circ\text{C}$) disminuyeron en relación a los valores registrados en la estación LAP2. La salinidad se mantuvo igual a las otras estaciones (1.0 ± 0.0 g L⁻¹). Sin embargo, la textura del sedimento varió notablemente ya que se clasificó como una arena lodosa (mS) donde las arenas se encontraron en un 65.5%, seguidas de los lodos (36.5%). La vegetación estuvo representada por *Potamogeton pectinatus* como macrofitas sumergidas cubriendo el 75% del sustrato y, en menor proporción, por algas bentónicas (25%).

Quechulac

QUE1 (Fig. 2, Tabla 3) presentó valores de pH básicos (8.9 ± 0.2) con una concentración relativamente baja de oxígeno disuelto (5.9 ± 1.8 mg L⁻¹, $84 \pm 27\%$) y una temperatura de $17.5 \pm 2.0^\circ\text{C}$. Es un lago con muy bajas concentraciones de sales disueltas (0.1 ± 0.1 g L⁻¹). Presentó materia orgánica reducida ($2.8 \pm 0.8\%$) y carbonatos ($0.7 \pm 0.5\%$). El sedimento estuvo compuesto por grava arenosa (Ga) conformado en su mayor parte de arenas (56.1%) y gravas (37.8%). La cobertura vegetal es abundante en macrofitas enraizadas emergentes de la especie *Scirpus californicus* y escasas algas bentónicas.

Aljojuca

La zona litoral de Aljojuca es dulceacuícola, templada, alcalina (básica), con una concentración de oxígeno disuelto media. Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas gruesas a medias, con un contenido de materia orgánica y carbonatos bajo. El sustrato de algunas estaciones se encuentra casi desnudo mientras que en otras está parcialmente cubierto por macrofitas acuáticas y algas bentónicas.

Las tres estaciones de Aljojuca presentaron valores de pH básico (9.1 ± 0.2), con una ligera variación en los de temperatura (entre

20.8±2.2 y 21.4±2.0°C). La estación ALJ1 (Fig. 2, Tabla 3) registró el valor más alto de oxígeno disuelto (6.4±2.7 mg L⁻¹, 95±40%) y los más bajos de salinidad (0.1±0.1 g L⁻¹), materia orgánica (1.5±0.2%) y carbonatos (0.1±0.1%). *Potamogeton pectinatus* fue la única especie de macrofita sumergida que se presentó en esta estación en un 25% del sedimento y, cubriendo una mayor área (50%), se encontraron algas bentónicas.

Para ALJ2 (Fig. 2, Tabla 3) el oxígeno disuelto registró un valor intermedio comparado con las otras estaciones de Aljojuca (5.7±2.7 mg L⁻¹, 84±40%), mientras que la salinidad, materia orgánica y carbonatos son más altos que en la estación anterior (0.5 g L⁻¹, 1.9±0.4% y 0.5±0.4%, respectivamente). La cobertura vegetal estuvo conformada por la macrofita emergente *Typha domingensis* y algas bentónicas en gran abundancia.

En ALJ3 (Fig. 2, Tabla 3) el valor del oxígeno disuelto fue el menor registrado para la zona litoral de Aljojuca (4.9±2.3 mg L⁻¹, 72±34%) y, por el contrario, obtuvo los valores más altos de materia orgánica (2.3±1.1%) y carbonatos (2.7±0.5%). La salinidad fue de 0.4±0.2 g L⁻¹ siendo un valor intermedio entre las otras dos estaciones de este lago. El sedimento se presentó cubierto exclusivamente por algas bentónicas que cubrieron un 25% del sedimento.

El tipo de sedimento que presentaron ALJ1 y ALJ2 fue grava gruesa; la primera estación es de tipo grava arenosa (Ga) compuesto en su mayor parte de arenas 61.9% seguida de gravas 33.7% mientras que para la segunda estación es una arena con grava lodosa (Agl) con 72.9% de arena como la mayor parte. La textura del sedimento de la tercera estación corresponde a las arenas muy gruesas con un predominio de gravas y arenas en porcentajes similares (47.3% y 42.1% respectivamente), clasificada como grava arena-lodosa (Gal).

Tecuilapa

TEC1 (Fig. 2, Tabla 3) registró un pH de 9.8±0.1 siendo el valor más alto de todas las estaciones muestreadas, en tanto que el contenido de oxígeno disuelto (9.3±2.8 mg L⁻¹, 137±41%), temperatura (21.1±0.8°C), salinidad (1.0 g L⁻¹), materia orgánica (7.8±0.4%) y carbonatos (4.4±1.6%) se registraron como valores intermedios al resto de las estaciones. El sedimento estuvo compuesto en su mayoría de arenas (86.0%) y en menor porcentaje de lodos, por lo cual se clasificó como arena arcillosa (cS). La vegetación presente perteneció a la especie *Potamogeton pectinatus* cubriendo totalmente el sedimento de la estación.

Parámetros Ambientales

Los parámetros utilizados para caracterizar ambientalmente la zona bentónica litoral de los seis lagos-cráter de Puebla se discuten a continuación (Tabla 3). Hay que considerar que algunos parámetros varían con relación a la hora en que se realiza el muestreo (p.e., pH, temperatura y oxígeno disuelto). La discusión que prosigue, está basada en los valores determinados entre las 08:00 y las 18:00 horas, período durante el cual se llevaron a cabo los muestreos. Como se apreciará más adelante, hay evidencias biológicas que indican que la concentración del oxígeno disuelto cerca del sedimento puede reducirse o aún estar ausente durante la noche.

| PARAMETRO | LAGO-CRATER | | | | | | Ref. |
|-----------------------------------|-------------|-------|---------|------|---------|------|------|
| | ALC | ATE | LAP | QUE | ALJ | TEC | |
| pH | 8.5-9.9 | - | - | - | - | - | 1 |
| | 10.2 | 10.0 | 8.5 | 8.2 | 9.8 | 9.6 | 2 |
| | 9.0 | 8.3 | 8.4 | 8.3 | 8.4 | 8.5 | 3,4 |
| | 9.0 | 8.2 | 8.7 | 8.7 | 8.9 | 9.7 | 5 |
| | 8.9-9.0 | 8.4 | 9.0-9.2 | 8.9 | 9.1 | 9.8 | 6 |
| SALINIDAD (g L ⁻¹) | 9.28 | - | - | - | - | - | 7 |
| | 8.24 | 7.47 | 1.95 | 0.61 | 0.90 | 1.26 | 2 |
| | 10.5 | 11.3 | 0.9 | 0.4 | 0.2 | 0.2 | 3 |
| | 14.03 | 13.54 | 2.56 | 1.25 | 2.06 | 1.45 | 4 |
| | 8.5 | 6.8 | 1.3 | 0.4 | 0.7 | 1.0 | 5 |
| | 6.0-7.4 | 6.0 | 1.0 | 0.1 | 0.1-0.5 | 1.0 | 6 |

Tabla 4. Valores de pH (unidades de pH) y salinidad (g L⁻¹) registrados para los lagos-cráter de Puebla, México. ¹Arredondo et al. (1984), ²Alvarez (1950), ³Ramírez-García y Novelo (1984), ⁴Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989), ⁵Vilaciera et al. (1993), ⁶Alcocer et al. (1993) y ⁷Taylor (1943)].

Potencial de Hidrogeniones

El pH de los lagos atalashalinos tiende a ser básico con valores que pueden alcanzar 11 unidades de pH. Otros presentan pHs entre 7.5 y 9.5 pero estos valores pueden incrementarse significativamente si los procesos fotosintéticos son elevados. El pH se incrementa conforme lo hace la alcalinidad; en los lagos salinos esta relación alcalinidad-pH es casi lineal a excepción de los extremos de la curva (Hammer 1986).

La zona litoral de los lagos-cráter presentó características básicas con un pH superior a 8 (Tabla 3). La capacidad amortiguadora (reserva alcalina) de los lagos es elevada como se puede constatar por los valores bajos de desviación estándar. El valor de pH mínimo registrado fue de 8.4 ± 0.2 (ATE1) y el más elevado de 9.8 ± 0.1 (TEC1), con un promedio de 9.0 ± 0.3 unidades de pH. El valor elevado de pH de Tecuitliapa es resultado de dos factores: el tipo de agua dominado por

bicarbonato de sodio (Vilaclara et al. 1993) y su condición eutrófica (Garzón 1990) la cual induce una elevación "artificial" del pH debido a que la intensa producción retira grandes cantidades de CO_2 del medio. Cuando existen florecimientos masivos de macrofitas o algas bentónicas, el pH puede llegar a elevarse alrededor de 11 aunque la alcalinidad sea elevada. Este fenómeno se debe a que el bicarbonato se transforma en CO_2 liberando un OH^- , lo cual incrementa el pH (Esteves 1988).

Los valores de pH registrados fueron muy parecidos a los que reportan Vilaclara et al. (1993) sin embargo, con relación a otros autores (Tabla 4), existió una diferencia que, en algunos casos, llegó a ser mayor a una unidad de pH. Para el caso de Alchichica, la información coincide con la de Vilaclara et al. (1993), Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989), sin embargo la proporcionada por Alvarez (1950) resultó ser muy elevada al compararse con los datos de los demás autores. Arredondo et al. (1984) presenta valores por debajo y por encima de los obtenidos, con una variación apreciable. Como se mencionó, es extraño que se reporte esta variación considerable debido a la elevada reserva alcalina (Vilaclara et al 1993) de los lagos. Para Atexcac, una vez más, Alvarez (1950) proporciona valores de pH muy por encima del resto de los autores.

Sin embargo, en La Preciosa y Quechulac los registros de pH publicados son inferiores a los obtenidos en este estudio pero no muy diferentes a los de Vilaclara et al. (1993). Para Aljojuca el pH se encuentra en valores por encima de los proporcionados por Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) y por debajo de los de Alvarez (1950). Una vez más, la mayor similitud se presentó con los de Vilaclara et al. (1993). Finalmente, salvo por Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) quienes proporcionan valores de pH menores, los valores para Tecuítlapa fueron similares a los de Alvarez (1950) y Vilaclara et al. (1993).

Oxígeno Disuelto

Con relación a los lagos atalascchalinos, el agua presenta una capacidad disminuida para los gases disueltos conforme se incrementa la salinidad, en otras palabras, la saturación ocurre a más bajas concentraciones a una temperatura dada. La concentración varía con relación a la fotosíntesis de las algas, la descomposición orgánica, la temperatura del agua y la acción del viento. Con base en lo anterior se generan variaciones verticales (en la columna de agua), diarias (con relación a la hora del día) y estacionalmente a lo largo del año (Hammer 1986).

El oxígeno disuelto en la zona litoral de los lagos-cráter fue elevado con un mínimo de $4.9 \pm 2.3 \text{ g L}^{-1}$ y $72 \pm 34\%$ (ALJ3), un máximo de $12.3 \pm 1.9 \text{ g L}^{-1}$ y $196 \pm 30\%$ (ALC4) y un promedio de $7.6 \pm 2.0 \text{ g L}^{-1}$ y $100 \pm 20\%$

(Tabla 3). Las estaciones mejor oxigenadas fueron aquellas con una mayor cobertura vegetal (p.e., ALC4) y con mayor exposición a la acción del viento o con una comunicación amplia con la zona limnética (p.e., LAP2). En contraparte, las estaciones con menor concentración de oxígeno disuelto fueron aquellas protegidas y con poca vegetación acuática (p.e., ALW3). En general, la variación temporal en cada sitio de muestreo fue reducida (desviación estándar baja), no así espacialmente (7.4 mg L^{-1} , 124%). Tres factores influyeron en la concentración particular de cada estación: la producción fotosintética y la cantidad de materia orgánica biodegradable, la mezcla y la hora -del muestreo- así como la época del muestreo. En el primer caso, la presencia de organismos fotosintéticos en cantidad apreciable incrementa la liberación de oxígeno al medio circundante. Sin embargo, la presencia de materia orgánica putrescible también influye en la cantidad de oxígeno disuelto presente en un momento dado. La mezcla de la masa acuática de la zona litoral dependió de la acción del viento y del oleaje -regulados por el grado de protección- y del grado de comunicación con la zona limnética del lago. Por último, el factor tiempo es también de consideración con relación al grado de insolación, como se mencionó anteriormente.

Temperatura

La temperatura del agua de la zona litoral de los lagos-cráter fue templada y superior a los 17°C (Tabla 3). Esta fluctuó entre 17.5 ± 2.0 (QUE1) y $24.9 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ (ALC4), con un promedio de $20.6 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$. Resultó evidente del análisis de los datos que son tres los factores que determinan el intervalo de variación (7.4°C) de temperaturas entre las estaciones de los lagos-cráter. El primero es producto de la logística del muestreo. Resulta imposible muestrear en todas las estaciones al mismo tiempo, por lo cual la hora del muestreo implicó una variable. Para disminuir el efecto de ésta, en todos los muestreos se siguió el mismo patrón de visitas. Las estaciones muestreadas a primera hora (alrededor de las 08:00 hrs.) resultaron ser las menos cálidas debido al proceso natural de enfriamiento nocturno (p.e., QUE1). El segundo factor dependió de las características propias de cada estación de muestreo como se verificó por la variación intralacustre. Por ejemplo, ALC4 es la estación más somera, bien protegida y con una comunicación reducida con la zona limnética de Alchichica. Con base en estas características, resultó ser la estación más cálida de todo el lago. Finalmente, el tercer factor es la variación temporal natural relacionada a la época del año (lluvias y secas, esencialmente).

Salinidad

La salinidad es uno de los factores más evidentes para diferenciar ambientalmente los lagos-cráter (Alcocer et al. 1993a). Con base en esta característica se establecen dos grupos de estaciones en los lagos-cráter: aquellas con salinidad superior a 3 g L^{-1} o atalashalinos (Alchichica y Atexcac) y las dulceacuícolas con una concentración salina inferior a los 3 g L^{-1} (los otros cuatro lagos-cráter). Esta concentración divisoria fue establecida por Williams (1964) y es ampliamente aceptada entre los estudiosos de los lagos salinos. El valor de salinidad mínimo fue $0.1 \pm 0.1 \text{ g L}^{-1}$ (QUE1 y ALJ1) y el máximo de $7.4 \pm 0.4 \text{ g L}^{-1}$ (ALC3), promediando $3.8 \pm 3.2 \text{ g L}^{-1}$. Cabe destacar que este parámetro fluctuó en forma reducida a lo largo del tiempo para cada sitio de muestreo como se comprueba al observar la desviación estándar (Tabla 3).

Resulta extraño el hecho de que a pesar de que se basan en el mismo muestreo, las cifras de salinidad proporcionadas en Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) difieren entre sí hasta en casi 4 g L^{-1} ; además, en general, son los registros de salinidad más elevados por lo cual se considera que algunos fueron mal determinados (Tabla 4). Los valores de salinidad para Alchichica y Atexcac aquí registrados fueron inferiores a los proporcionados por Taylor en 1943, Alvarez en 1950 y Vilaclara et al. en 1993, que guardan un gran parecido entre sí. Este observación es más evidente para la estación ALC4 ya que en esta zona existe un pequeño manantial de agua con menor salinidad que la del resto del lago (*obs. pers.*). Para La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa Alvarez (1950) proporciona concentraciones salinas superiores a las de Vilaclara et al. (1993) y a las de este estudio. Sin embargo, las salinidades registradas por Vilaclara et al. (1993) son superiores o iguales a las aquí proporcionadas. Es conveniente considerar que las salinidades publicadas se refieren a la zona limnética, mientras que aquí se presentan las de la zona litoral que por ser más somera puede ser modificada por factores meteorológicos más fácilmente.

Textura Sedimentaria

La textura del sedimento de la zona litoral de los lagos-cráter se caracterizó como gruesa. Este estuvo compuesto predominantemente por arenas y, en menor medida, por gravas (Tabla 3). Las arenas representaron el intervalo dominante con porcentajes que variaron entre 42.1% (ALJ3) y 93.7% (LAP2), con un promedio de $69.3 \pm 16.5\%$. Las gravas fluctuaron entre 0% (LAP3) y 47.3% (ALJ3), con un promedio de $18.0 \pm 16.5\%$. Los lodos (limos más arcillas) representaron un máximo de 51.7% (ALC4) y un mínimo de 3.4% (ATE1); su promedio fue de $12.7 \pm 13.7\%$.

Sin embargo, fueron más importantes las arcillas ($9.0 \pm 8.5\%$) que los limos ($3.7 \pm 5.3\%$). Estos datos texturales concuerdan con lo registrado por Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) en cuanto a que los sedimentos de la zona litoral de los lagos-cráter son predominantemente arenosos. Sin embargo, existe una diferencia con los autores mencionados ya que éstos no describen ni gravas ni arcillas como elementos constitutivos del sedimento.

Contenido de Materia Orgánica en el Sedimento

Desde el punto de vista limnológico la parte más importante de los sedimentos es la fracción orgánica. Al igual que la fracción inorgánica, la orgánica también es ordenada y depositada de acuerdo a su masa y al tamaño de la partícula. Los organismos bentónicos dependen ampliamente de estas sustancias orgánicas para su crecimiento y manutención (Hammer 1986).

La zona litoral de los lagos-cráter presentó sedimentos desde terrígenos caracterizados por un contenido orgánico bajo inferior al 14% (Tabla 3). Ninguna estación mostró sedimentos orgánicos (contenido de materia orgánica $> 30\%$ de acuerdo al criterio de Foth y Turk 1979) característicos de ambientes productivos, ni aún en Tecuítlapa que es eutrófico (Garzón 1990, Lugo 1993). El contenido orgánico fluctuó entre $1.5 \pm 0.2\%$ (ALJ1) y $13.6 \pm 3.5\%$ (LAP3), con un promedio de $5.7 \pm 3.5\%$. Las estaciones con gran cantidad de plantas acuáticas o algas bentónicas presentaron, asimismo, un elevado contenido orgánico, por lo cual es de suponerse que la mayor parte de éste es de procedencia vegetal autóctona. Sin embargo, el aporte vegetal alóctono (anemotrófico *sensu* Hutchinson 1957) de la reducida cuenca de drenaje de cada lago o de las llanuras adyacentes, puede ser importante (*obs. pers.*). Los datos de Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) indican que el tipo de sedimento es terrígeno con bajo contenido de materia orgánica. Salvo para Quechulac, las concentraciones promedio de materia orgánica sedimentaria que presentan dichos autores son inferiores a las determinadas en este estudio. Este hecho puede ser resultado de que dichos autores utilizaron una técnica de oxidación química cuya eficiencia es menor a la obtenida a través de LOI. Sin embargo, sus concentraciones máximas son más parecidas a las que se determinaron. Cabe destacar que se coincide en el hecho de que a pesar de que Tecuítlapa es eutrófico, el contenido orgánico de sus sedimentos no es el más elevado. Alchichica y La Preciosa mostraron los valores máximos superiores debido, muy probablemente, al gran desarrollo de vegetación acuática y algas bentónicas en áreas litorales extensas de los lagos. Cuando se comparan las concentraciones de materia orgánica de los sedimentos de los lagos-cráter con las de otros lagos atalashalinos (Hammer 1986) se observa que el intervalo es similar e inferior al 30%.

Carbonatos Sedimentarios

De manera general, las estaciones con mayor contenido de materia orgánica sedimentaria presentaron, asimismo, las concentraciones mayores de carbonatos ($r=0.8090$, $p<0.01$) (Tabla 3). Al igual que la materia orgánica, el contenido carbonatado de los sedimentos fluctuó entre pobre y abundante con un contribución de casi la tercera parte en peso del sedimento. Los carbonatos oscilaron entre 0.1% (ALJ1) y un máximo de 29% (ALC4), con un promedio de $7.4 \pm 8.9\%$. Debido a la composición química del agua de los lagos-cráter (Vilacalara et al. 1993), es muy probable que las sales precipitadas en el sedimento correspondan a carbonato y bicarbonato de sodio y, en menor medida, a carbonato de calcio. Esta precipitación resulta más evidente en los lagos atalashalinos, en especial en Alchichica en donde se forman depósitos columnares de tufa. En Atexcac los depósitos aunque no son tan evidentes como en Alchichica, se presentan en forma modesta a lo largo de la zona litoral.

Cobertura Vegetal

La cobertura vegetal de la zona litoral de los lagos-cráter resultó muy variable tanto en grado de cobertura vegetal como en el tipo de plantas (Tabla 3). En cuanto al porcentaje de cobertura éste fluctuó entre un sustrato totalmente desnudo en el 14% de las estaciones (ALC2 y ALC3) hasta totalmente cubierto en el 21% de las estaciones (ALC4, QUE1 y TEC1). El 65% restante, mostraron un grado intermedio de cobertura. Las algas bentónicas fueron las más frecuentes (64%), seguidas de las macrofitas sumergidas (57%) y, finalmente, por las macrofitas emergentes (36%). Las principales algas bentónicas observadas son diatomeas así como clorofitas y cianofitas filamentosas. Las macrofitas enraizadas sumergidas pertenecen a las especies *Potamogeton pectinatus* y *Ruppia maritima* y las enraizadas emergentes a *Cyperus laevigatus*, *Eleocharis montevidensis*, *Scirpus californicus*, *Phragmites australis*, *Sporobolus indicus*, *Juncus andicola*, *J. mexicanus*, *Ranunculus cymbalaria*, *Typha domingensis*, *Hydrocotyle verticillata* y *Lilaeopsis schaffneriana* de acuerdo a Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1990).

Ruppia maritima se encontró exclusivamente en Alchichica y Atexcac ya que es una especie característica de lagos atalashalinos, aunque puede encontrarse desde agua dulce hasta ambientes hipersalinos, dominando en los mesohalinos. Sin embargo, algunas de las especies encontradas aunque son más comunes en aguas dulces pueden desarrollarse en aguas hiposalinas como *Potamogeton pectinatus*, *Phragmites australis* y varias especies de *Scirpus* y *Typha* (Hammer 1986).

Ordenamiento y Clasificación Ambiental

Con el objetivo de obtener el ordenamiento de las estaciones muestreadas se llevó a cabo un análisis de componentes principales con base en la matriz transformada logarítmicamente [Log (n+1)] de datos ambientales. Con relación al ordenamiento de las estaciones de muestreo, el análisis de componentes principales ambiental (Fig. 3) mostró una separación sobre el componente dos entre los lagos atalasalinos y los dulceacuícolas. De este conjunto, las estaciones ALC4 y ALC5 se separaron del resto por su ligeramente menor salinidad y la presencia de macrofitas enraizadas sumergidas. Quechulac, Aljojuca y LAPI se asociaron por la presencia de macrofitas enraizadas emergentes abundantes, separándose del resto de las estaciones de La Preciosa con mayor contenido de oxígeno disuelto, carbonatos, sedimento fino y, al igual que las estaciones ALC4 y ALC5, por la presencia de macrofitas enraizadas sumergidas. La vegetación acuática (componente uno), que proporciona alimento y una heterogeneidad de hábitats favoreciendo el establecimiento de una diversa fauna bentónica (Beattie 1982, Hammer 1986, Harman 1972), y la salinidad (componente dos), que establece la problemática de regulación osmótica disminuyendo la diversidad biológica (Williams et al. 1990), representan los dos parámetros ambientales más importantes para el ordenamiento de los lagos-cráter.

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

Para clasificar ambientalmente las estaciones de los lagos-cráter de Puebla se procedió a realizar un análisis de cúmulos con base en la misma matriz transformada logarítmicamente [Log (n+1)] de datos ambientales. El dendrograma resultante (Fig. 4) mostró las estaciones similares agrupadas. Se conformaron dos cúmulos con elevada

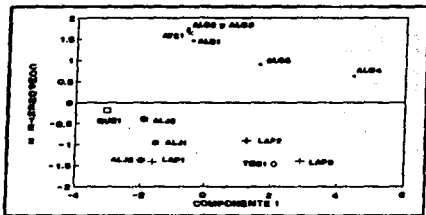


Fig. 3. Análisis de componentes principales ambiental de las estaciones de muestreo de los lagos-cráter de Puebla.

disimilitud (superior al 90%), el primero integrado por los lagos atalasoalinos (Alchichica y Atexcac), mientras que el segundo estuvo conformado por los lagos dulceacuícolas (La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa).

Un primer conglomerado estuvo integrado por las estaciones ALC1, ALC2 y ALC3, siendo estas dos últimas más parecidas entre sí que con la primera. Otro cúmulo se conformó con las estaciones ALC4 y ALC5 (ambas de menor salinidad que el conjunto ALC1-ALC2-ALC3) y, éstas a su vez, con ATE1

compartiendo concentraciones similares de sales disueltas. Posteriormente, los conjuntos ALC1-ALC2-ALC3 y ALC4-ALC5-ATE1 se reunieron para integrar el grupo de lagos atalasoalinos como se mencionó con anterioridad. Cabe aclarar que en el dendrograma de disimilitud la asociación de Atexcac fue con las estaciones cuatro y cinco de Alchichica, mientras que en el análisis de componentes principales fue con la una, dos y tres, lo cual es probablemente resultado de los diferentes algoritmos matemáticos que emplean las técnicas estadísticas utilizadas.

Por otro lado, las tres estaciones de Aljojuca conformaron un solo grupo en el cual ALJ1 y ALJ2 fueron más parecidas entre sí. Aljojuca se reunió con posterioridad con el conjunto LAPI-QUE1, compartiendo la presencia de vegetación acuática emergente. Caracterizadas por la presencia de vegetación acuática sumergida, Tecuitlapa se reunió con LAP3 y, posteriormente, ambas con LAP2. Ambos cúmulos, Aljojuca-Quechulac-LAPI y Tecuitlapa-LAP2-LAP3, se reunieron entre sí, con un grado elevado de disimilitud, para integrar el cúmulo de lagos dulceacuícolas.

Finalmente, casi con un 100% de disimilitud se juntaron los dos grandes cúmulos para integrar los seis lagos-cráter de Puebla. El factor vegetación acuática (grado de cobertura y tipo) clasificó de igual manera a las estaciones que el análisis de componentes principales. Una vez más se ratificó que los dos factores principales para la caracterización ambiental de la zona litoral de los lagos-cráter fueron vegetación acuática y salinidad. Es interesante hacer notar que ni la textura ni el contenido de materia orgánica del sedimento, factores tradicionalmente reconocidos como muy importantes para el bentos (Weber 1973), resultaron determinantes para la clasificación ni para la ordenación de las estaciones. A través del análisis de componentes

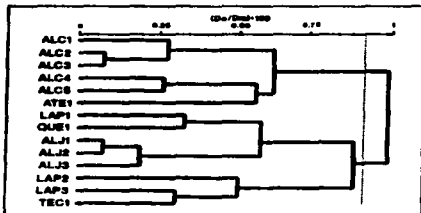


Fig. 4. Dendrograma de disimilitud (1 - r de Pearson) ambiental de las estaciones de muestreo de los lagos-cráter de Puebla.

principales se detectaron claramente los parámetros ambientales más relevantes, mientras que con ayuda del análisis de cúmulos se realizó la agrupación de las estaciones de muestreo, con la indicación del grado de disimilitud entre ellas. Este último punto, no se puede detectar a través del análisis de componentes principales.

| PARAMETRO | L A G O | | | | | |
|------------------------|---------|------|------|------|------|------|
| | ALC | ATE | LAP | QUE | ALJ | TEC |
| PH | 9.0 | 8.4 | 9.0 | 8.9 | 9.0 | 9.8 |
| | 0.1 | 0.2 | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 0.1 |
| OXIGENO DISUELTO | 8.1 | 6.9 | 8.5 | 5.9 | 5.6 | 9.3 |
| | 2.4 | 1.5 | 2.1 | 1.8 | 2.4 | 2.8 |
| % DE SATURACION | 120 | 100 | 123 | 81 | 79 | 137 |
| | 35 | 22 | 30 | 25 | 34 | 41 |
| TEMPERATURA | 20.9 | 20.2 | 20.2 | 17.5 | 18.9 | 21.1 |
| | 2.4 | 1.5 | 2.6 | 2.0 | 6.6 | 0.8 |
| SALINIDAD | 6.7 | 6.0 | 1.0 | 0.1 | 0.3 | 1.0 |
| | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | 0.2 | 0.0 |
| MATERIA ORGANICA | 4.7 | 3.6 | 8.5 | 2.6 | 1.6 | 7.8 |
| | 4.6 | 3.6 | 5.7 | 0.8 | 0.9 | 0.4 |
| CARBONATOS | 11.9 | 4.2 | 11.8 | 0.7 | 1.1 | 5.6 |
| | 11.0 | 0.9 | 8.1 | 0.5 | 1.2 | 1.6 |
| TEXTURA* | 1.4 | 1.1 | 1.5 | 0.2 | 0.4 | 2.2 |
| | 0.7 | | 1.0 | | 0.4 | |
| MACROFITAS EMERGENTES* | 0 | 50 | 25 | 100 | 8 | 0 |
| | 0 | | 20 | | 12 | |
| MACROFITAS SUMERGIDAS* | 40 | 75 | 42 | 0 | 8 | 100 |
| | 40 | | 31 | | 12 | |
| ALGAS BENTONICAS* | 5 | 25 | 42 | 25 | 50 | 0 |
| | 10 | | 24 | | 20 | |

Tabla 5. Características ambientales promedio y desviación estándar (primero y segundo renglones) de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. (pH (unidades de pH), oxígeno disuelto (mg L⁻¹), % de saturación), temperatura (°C), salinidad (g L⁻¹), materia orgánica (%), carbonatos (%), y textura sedimentaria (%), vegetación acuática (% de cobertura)). (* se realizó un sólo análisis por lo cual no se calcularon desviaciones estándar).

Con base en la caracterización a priori de la zona litoral de los lagos-cráter a partir de rasgos reconocidos visualmente durante un recorrido prospectivo, se establecieron 14 estaciones de muestreo que representaron los distintos tipos de hábitats presentes en los lagos. Quechulac, Atexcac y Tecuitlapa estuvieron representados por un sólo tipo de hábitat y, por lo tanto, por una sola estación de muestreo, debido a las siguientes razones. Quechulac y Atexcac presentan una zona litoral reducida debido a la morfometría de la cuenca similar a un cilindro. En contraparte, debido a su someridad, Tecuitlapa mostró una

notable homogeneidad en su zona litoral. La zona litoral de La Preciosa y Aljojuca fueron más diversos y se establecieron tres estaciones de muestreo en cada una de ellas que representaron los tres tipos principales de hábitat en los dos lagos mencionados. Finalmente, por su tamaño y la presencia de precipitados de tufa, la zona litoral de Alchichica fue reconocida como la más diversa con cinco tipos diferentes de hábitats.

Se realizó un análisis de cúmulos ambiental (Fig. 5) a partir de una matriz de datos transformados logarítmicamente ($\log n+1$) de los lagos-cráter (Tabla 5), en la cual se conformaron tres grupos de dos lagos-cráter cada uno. La variable que influyó mayoritariamente en la clasificación fue, una vez más, la cobertura vegetal. Sin embargo, la salinidad no jugó un papel preponderante en este caso. Alchichica resultó similar a Tecuiclapa debido a que ambos presentan vegetación acuática enraizada sumergida abundante y ninguna o pocas algas bentónicas. Atexcac y La Preciosa compartieron la presencia de los tres tipos vegetales designados (macrofitas emergentes, sumergidas y algas bentónicas). Con el mismo grado de disimilitud que el conjunto anterior, Quechulac y Aljojuca presentaron valores muy parecidos de pH, oxígeno disuelto, temperatura, salinidad, carbonatos y textura sedimentaria. Los conglomerados ATE-LAP y QUE-ALJ se reúnen con un casi un 40% de disimilitud entre ambos para finalmente conformar un solo grupo con ALC-TEC con un 99% de disimilitud.

Es importante destacar el hecho de que si bien se observó que existe una diferencia ambiental en los lagos-cráter, especialmente en cuanto a vegetación acuática y salinidad, los valores de las distancias de enlace entre las estaciones fueron reducidas. Finalmente, con posterioridad a la caracterización ambiental, de las 14 estaciones establecidas se concluyó que, por su parecido desde el punto de vista ambiental, las estaciones ALC1, ALC2 y ALC3 pueden ser representadas por una sola

estación. En el caso de Aljojuca sucedió lo mismo, las tres estaciones designadas (ALJ1, ALJ2 y ALJ3) son muy similares lo que indicó que la zona litoral de este lago es muy homogénea ambientalmente. Por último, la zona litoral de La Preciosa resultó heterogénea lo que justificó haber sido representada por tres hábitats característicos (LAP1, LAP2 y LAP3).

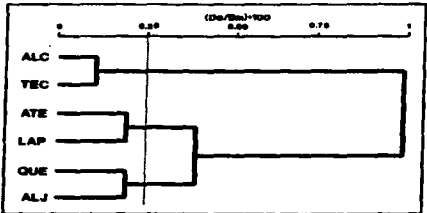


Fig. 5. Dendrograma de disimilitud ($1 - r$ de Pearson) ambiental de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla.

3.2. Caracterización Biológica de la Zona Bentónica Litoral

Composición Faunística

Se revisaron 210 muestras procedentes de 14 estaciones de muestreo tomadas por triplicado durante cinco muestreos. Se identificaron un total de 73 taxa (en lo subsiguiente se utilizará la denominación de especie para designar la categoría taxonómica más baja identificada) (Tabla 6) distribuidas en cinco phyla, seis clases, una subclase, 12 Órdenes, dos subórdenes, 27 familias, 13 subfamilias, diez tribus, 49 géneros y 60 especies. Las especies estuvieron constituidos por un platelminto (1.4%), un nemátodo (1.4%), 11 anélidos (15.1%), 58 artrópodos (79.5%) y dos moluscos (2.1%). Los anélidos presentaron tres hirudíneos (4.1%) y ocho oligoquetos (11%) con dos tubificidos (2.1%), cinco naídidos (6.9%) y un enquitreido (1.4%). El grupo más importante en cuanto a número de especies fue el de los artrópodos. Estos estuvieron constituidos por un anfípodo (1.4%), un decápodo (1.4%) y 56 insectos (76.7%) integrados a su vez por dos efemerópteros (2.1%), tres odonatos (4.1%), un colémbolo (1.4%), cuatro hemípteros (5.8%), cinco tricópteros (6.9%), nueve coleópteros (12.3%) y 32 dípteros (43.8%). Estos últimos fueron dominados por los quironómidos con 29 especies (39.7%), seguidos por un culicido (1.4%), un estratiómido (1.4%) y un efídrido (1.4%). A su vez, de los quironómidos los Chironominae contribuyeron con 13 especies (17.8%) y los Tanypodinae y los Orthocladinae con ocho especies (11%) cada uno.

Es necesario aclarar que dos especies, el efemeróptero baético *Calibaetis pictus*? y el odonato coenagrionido *Ischnura*?, estuvieron representados por solamente un organismo cada uno. Adicionalmente a este hecho, el estado general de los organismos fue malo, lo cual impidió su identificación segura. Con base en lo anterior, los análisis posteriores fueron realizados eliminando estos dos especies, por lo cual se consideraron 71 especies como al 100%.

En los lagos-cráter de Puebla se encontraron entre 21 (Atexcac) y 44 especies (Alchichica), con un promedio de 30. Por estación de muestreo, la variación fue desde 15 (ALC2) hasta 30 especies (TEC1), con un promedio de 21. En ambos casos, el número de especies más elevado registrado duplicó al más bajo.

En Alchichica se encontraron 44 especies (Tabla 7): un platelminto (2.3%), un nemátodo (2.3%), cuatro anélidos (9.1%), 37 artrópodos (84.1%), y un molusco (2.3%). Los anélidos estuvieron compuestos por dos oligoquetos (4.5%) y dos hirudíneos (4.5%). De los artrópodos, se presentaron un anfípodo (2.3%) y 36 insectos (81.8%). El grupo de los insectos estuvo representado por un efemeróptero (2.3%), dos odonatos (4.5%), tres hemípteros (6.8%), cinco tricópteros (11.4%), ocho coleópteros (18.2%) y 17 dípteros (38.6%). Estos últimos se dividieron

en un culicido (2.3%), un estratiómido (2.3%), un efídrido (2.3%) y 14 quironómidos (31.8%) pertenecientes siete a Chironominae (15.9%), cuatro a Tanypodinae (9.1%) y tres a Orthocladinae (6.8%).

En ALC1 se determinaron 17 especies (Tabla 7), un platelminto (5.9%), tres anélidos (17.6%) y 13 artrópodos (76.5%). De los tres anélidos uno es oligoqueto (5.9%) y dos hidrudíneos (11.8%). Los artrópodos incluyen un crustáceo anfípodo (5.9%) y 12 insectos (70.6%). De este grupo, dos son odonatos (11.8%), dos hemípteros (11.8%), dos tricópteros (11.8%) y seis dípteros quironómidos (35.3%). Tres Chironominae (17.6%) y tres Tanypodinae (17.6%) constituyeron los quironómidos.

15 especies se identificaron en ALC2 (Tabla 7), tres anélidos (20%) -integrados por un oligoqueto (6.7%) y dos hirudíneos (13.3%) - y 12 artrópodos (80%) constituidos de la siguiente manera: un crustáceo anfípodo (6.7%) y 11 insectos (73.3%). De estos últimos, dos son hemípteros (13.3%), tres tricópteros (20%) y seis dípteros quironómidos (40%) divididos, a su vez, en dos Chironominae (13.3%), tres Tanypodinae (20%) y un Orthocladinae (6.7%).

Un platelminto (6.3%), tres anélidos (18.8%), 11 artrópodos (68.8%) y un molusco (6.3%), un total de 16 especies, se determinaron en ALC3 (Tabla 7). Un oligoqueto (6.3%) y dos hirudíneos (12.5%) conformaron los anélidos, mientras que un crustáceo anfípodo (6.3%) y diez insectos (62.5%) integraron los artrópodos. Estos últimos son cuatro tricópteros (25%) y seis (37.5%) dípteros quironómidos: tres Chironominae (18.8%), dos Tanypodinae (12.5%) y un Orthocladinae (6.3%).

ALC4 resultó ser la estación más rica del lago con 28 especies: un nemátodo (3.6%), tres anélidos (10.7%), 23 artrópodos (82.1%) y un molusco (3.6%) (Tabla 7). Los anélidos estuvieron representados por dos oligoquetos (7.1%) y un hirudíneo (3.6%), mientras que los artrópodos por un crustáceo anfípodo (3.6%) y 22 insectos (78.6%). De este último grupo, una es efemeróptero (3.6%), dos odonatos (7.1%), tres hemípteros (10.7%), dos tricópteros (7.1%), ocho coleópteros (28.6%) y seis dípteros (21.4%). Los dípteros son un culicido (3.6%), un estratiómido (3.6%), un efídrido (3.6%) y tres (10.7%) quironómidos (dos Chironominae -7.1% y un Tanypodinae -3.6%).

La última estación de Alchichica, ALC5, fue la segunda en riqueza específica del lago con 26 especies (Tabla 7): un platelminto (3.8%), tres anélidos (11.5%) y 22 artrópodos (84.6%). Los anélidos son un oligoqueto (3.8%) y dos hirudíneos (7.7%). De los artrópodos, uno es un crustáceo anfípodo (3.8%) y las restantes 21 especies (80.8%), insectos. De éstos, hay un efemeróptero (3.8%), dos odonatos (7.7%), dos hemípteros (7.7%), dos tricópteros (7.7%), cuatro coleópteros (15.4%) y diez dípteros quironómidos (38.5%). De los diez quironómidos, tres son Chironominae (11.5%), cuatro Tanypodinae (15.4%) y tres Orthocladinae (11.5%).

| ESPECIE | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | | | | |
|---------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|--|--|--|--|
| 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 12 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 13 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 14 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 16 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 17 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 19 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 20 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 21 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 23 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 25 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 26 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 27 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 28 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 29 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 30 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 31 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 32 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 33 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 34 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 35 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 36 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 37 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 38 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 39 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 40 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 41 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 42 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 43 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 44 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 45 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 46 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 47 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 48 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 49 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 50 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 51 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 52 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 53 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 54 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 55 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 56 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 57 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 58 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 59 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 60 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 61 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 62 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 63 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 64 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 65 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 66 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 67 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 68 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 69 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 70 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 71 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| TOTAL | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Tabla 7. Ubicación de las diferentes especies de MIB en la zona litoral de los lagos-caráter de Puebla y en las estaciones de muestreo. (No. = número de referencia, 1 = presente, 0 = ausente).

Se reconocieron 21 especies en Atexcac (Tabla 7). Un platelminto (4.8%), tres anélidos (14.3%) y 17 artrópodos (81%). Los anélidos estuvieron integrados por dos oligoquetos (9.5%) y un hirudíneo (4.8%). Los artrópodos presentes fueron un anfípodo (4.8%) y 16 insectos (76.2%) de los cuales nueve fueron dípteros (42.9%), un efemeróptero (4.8%), dos odonatos (9.5%), un hemíptero (4.8%), dos tricópteros (9.5%) y un coleóptero (4.8%). De los dípteros presentes, ocho (38.1%) fueron quironómidos y uno (4.8%) culicido. Finalmente, cuatro (19%) quironómidos pertenecieron a Chironominae, tres (14.3%) a Tanypodinae y uno (4.8%) a Orthocladinae.

La Preciosa presentó un total de 28 especies (Tabla 7) distribuidos de la siguiente manera: un nemátodo (3.6%), cinco anélidos (17.9%) y 22 artrópodos (78.6%). Dos oligoquetos (7.1%) y tres hirudíneos (10.7%) integraron los anélidos, mientras que un anfípodo (3.6%), un decápodo (3.6%) y 20 insectos (28.6%) comprendieron los artrópodos. Los insectos fueron dominados por ocho dípteros (28.6%) y, contribuyendo con porcentajes menores, un efemeróptero (3.6%), dos odonatos (7.1%), tres hemípteros (10.7%), dos tricópteros (7.1%) y cuatro (14.3%) coleópteros. Las Chironominae fueron los dípteros más diversos con cuatro especies (14.3%), seguidos por los Orthocladinae con tres especies (10.7%) y, finalmente, los Tanypodinae con una especie (3.6%).

En LAP1 se presentaron un nemátodo (4.5%), cinco anélidos (22.7%) y 16 artrópodos (72.7%) (Tabla 7). Dos oligoquetos (9.1%) y tres hirudíneos (13.6%) formaron los anélidos. De los artrópodos, dos son crustáceos (9.1%) -un anfípodo y un decápodo (4.5% cada uno)- y 14 (63.6%) insectos. Un efemeróptero (4.5%), un odonato (4.5%), un hemíptero (4.5%), dos tricópteros (9.1%), dos coleópteros (9.1%) y siete dípteros quironómidos (31.8%) conformaron los insectos. A su vez, los quironómidos son cuatro Chironominae (18.2%), un Tanypodinae (4.5%) y dos Orthocladinae (9.1%).

Cinco anélidos (26.3%) y 14 artrópodos (73.7%) se registraron en LAP2 (Tabla 7). De los primeros, dos son oligoquetos (10.5%) y tres hirudíneos (15.8%), mientras que de los segundos, dos son crustáceos (10.5%), un anfípodo y un decápodo con 5.3% respectivamente) y los restantes 12 (63.2%) son insectos. Los insectos se distribuyen en un efemeróptero (5.3%), un odonato (5.3%), dos hemípteros (10.5%), dos coleópteros (10.5%) y seis dípteros quironómidos (31.6%). De estos últimos, tres son Chironominae (15.8%) y tres Orthocladinae (15.8%).

Por último, LAP3 presentó 21 especies (Tabla 7), cuatro anélidos (19%) y 17 artrópodos (81%). Los primeros son un oligoqueto (4.8%) y tres hidrudíneos (14.3%). Los artrópodos son dos crustáceos (9.5%), un anfípodo (4.8%) y un decápodo (4.8%), y 15 insectos (71.4%). De los insectos se presentó un efemeróptero (4.8%), dos odonatos (9.5%), tres hemípteros (14.3%), dos tricópteros (9.5%), un coleóptero (4.8%) y seis dípteros quironómidos (28.6%) con cuatro Chironominae (19%) y dos

Orthocladinae (9.5%).

Quechulac albergó 29 especies (Tabla 7): un platelminto (3.5%), 11 anélidos (37.4%), 16 artrópodos (55.2%) y un molusco (3.5%). De los 11 anélidos, ocho (27.6%) fueron oligoquetos y tres (10.3%) hirudíneos. En cuanto a los artrópodos, dos fueron crustáceos (6.9%) -un anfípodo (3.5%) y un decápodo (3.5%) - y 14 insectos (48.3%). De estos últimos, se encontraron un efemeróptero (3.5%), un odonato (3.5%), un colémbolo (3.5%), un tricóptero (3.5%) y diez dípteros, un estratiómodo (3.5%) y nueve quironómidos (31%). Los quironómidos se dividieron en cinco Chironominae (17.2%), tres Tanypodinae (10.3%) y un Orthocladinae (3.5%).

Se registraron 27 especies en Aljojuca, pertenecientes solamente a dos grupos (Tabla 7): cinco anélidos oligoquetos (18.5%) y 22 artrópodos (81.5%). Una vez más, los insectos dominaron el grupo de los artrópodos con 20 especies (74.1%) seguidos por un anfípodo (3.7%) y un decápodo (3.7%). Los primeros se integraron por un efemeróptero (3.7%), un odonato (3.7%), seis coleópteros (22.2%) y 12 quironómidos (44.4%). Estos últimos se dividieron en ocho Chironominae (29.6%), un Tanypodinae (3.7%) y tres Orthocladinae (11.1%).

La estación más rica de Aljojuca es ALJ1 con 22 especies (Tabla 7): seis anélidos oligoquetos (27.3%) y 16 artrópodos (72.7%). Los artrópodos son dos crustáceos (9.1%) (un anfípodo y un decápodo -4.5% cada uno-) y 14 insectos (63.6%) distribuidos en un efemeróptero (4.5%), un odonato (4.5%), tres coleópteros (13.6%) y nueve dípteros quironómidos (40.9%). Los quironómidos son siete Chironominae (31.8%) y dos Orthocladinae (9.1%).

18 especies se identificaron en ALJ2 (Tabla 7), cuatro anélidos oligoquetos (22.2%) y 14 artrópodos (77.8%) con dos crustáceos (11.1%) y 12 insectos (66.7%). Un anfípodo (5.6%) y un decápodo (5.6%) en el primer grupo y un hemíptero (5.6%), dos coleópteros (11.1%) y nueve dípteros quironómidos (50%) en el segundo. Siete Chironominae (38.9%), un Tanypodinae (5.6%) y un Orthocladinae (5.6%) conformaron los quironómidos.

ALJ3 fue la estación más pobre en lo referente al número de especies con 14 (Tabla 7): cinco anélidos oligoquetos (35.7%) y nueve artrópodos (64.3%) con dos crustáceos (14.3%) y siete insectos -dípteros quironómidos- (50%). Un anfípodo (7.1%) y un decápodo (7.1%) constituyeron los crustáceos, mientras que seis Chironominae (42.9%) y un Orthocladinae (7.1%) conformaron los quironómidos.

Por último, Tecuitlapa albergó 30 especies (Tabla 7): cinco anélidos (16.7%), 24 artrópodos (80%) y un molusco (3.3%). Dos oligoquetos (6.7%) y tres hirudíneos (10.0%) representaron a los anélidos. Los artrópodos, por su parte, estuvieron divididos en un anfípodo (3.3%) y 23 insectos (76.7%). A su vez, los insectos se integraron por un efemeróptero (3.3%), un odonato (6.7%), tres hemípteros (10.0%), un tricóptero (3.3%), seis coleópteros (20.0%) y

diez dípteros quironómidos (33.3%). Estos últimos se dividieron a su vez cinco Chironominae (16.7%), dos Tanypodinae (6.7%) y un Orthocladinae (3.3%).

Se realizó un análisis de conglomerados con base en la matriz de presencias-ausencias de especies por estación de muestreo (clasificación aglomerativa, modo Q, unión media no ponderada, índice binario de Jaccard) (Fig. 6). Con base en su composición específica, se observó lo siguiente. Con una similitud de casi un 59%, las tres estaciones de La Preciosa conformaron un cúmulo. De igual forma, las tres estaciones de Aljojuca también formaron un cúmulo con un 52% de similitud. Con un 40% de similitud, se reunieron las

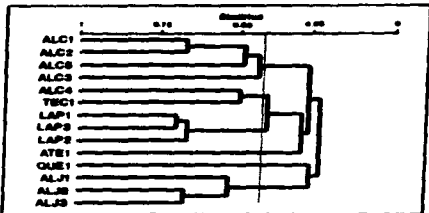


Fig. 6. Dendrograma biológico de similitud (Jaccard) de las estaciones litorales de los lagos-cráter de Puebla.

estaciones ALC1, ALC2, ALC3 y ALC5. La única estación que resultó ser diferente de Alchichica, fue ALC4, la cual presentó un 50% de similitud con Tecuítlapa, debido a que ambas comparten un elevado número de especies en común, además de ser las más ricas específicamente. La Preciosa se une con un 30% de similitud al conjunto ALC4-TEC1. Estas, a su vez, resultaron similares (30%) a Atexcac. El grupo de La Preciosa, Atexcac, Tecuítlapa y ALC4 se reúne con las otras cuatro estaciones de Alchichica con un 27% de similitud. Con un 25% de similitud, Quechulac se reúne con Aljojuca. Ambos grupos, ALJ-QUE y ALC-ATE-LAP-TEC, comparten una similitud reducida (19%). En conclusión, por su composición específica, las tres estaciones de La Preciosa resultan similares al igual que las tres de Aljojuca. De las cinco estaciones de Alchichica, la única diferente resulta ser ALC4 que resultó ser más parecida a Tecuítlapa que a las otras estaciones del mismo lago.

Los lagos que más especies en común compartieron (Fig. 7) fueron Alchichica (en especial ALC4) y Tecuítlapa, y Alchichica (en especial ALC4) y La Preciosa (23 y 22 especies respectivamente). Si se considera a la riqueza específica de Alchichica fue de 44 especies, la de Tecuítlapa de 30 y la de La Preciosa de 28, el porcentaje de especies comunes resultó elevado, especialmente entre La Preciosa y Tecuítlapa (93.3%), siendo menor entre Alchichica y Tecuítlapa (68.2%) y Alchichica y La Preciosa (63.6%). Posteriormente, Tecuítlapa y La Preciosa compartieron 17 especies. Alchichica y Atexcac y Alchichica y Quechulac, 15 especies, seguidos de Alchichica y Aljojuca con 14. Con 13 especies comunes se encontró a Quechulac con La Preciosa y Quechulac con Aljojuca. Atexcac y Tecuítlapa con 12, seguidos de Atexcac con La

Preciosa y Tecuitlapa con Quechulac con 11. Con diez especies, Atexcac y Quechulac, La Preciosa y Aljojuca y Aljojuca y Tecuitlapa. Finalmente, el menor número de especies compartidas, ocho, se presentó entre Aljojuca y Atexcac.

Este mismo hecho fue reflejado a través del análisis de conglomerados aplicado a la matriz de presencias-ausencias de especies por lago (clasificación aglomerativa, modo Q, unión media no ponderada, índice binario de Jaccard) realizado (Fig. 8). Se aprecia la formación de un primer grupo integrado por Alchichica y La Preciosa a los que se une Tecuitlapa, los lagos-cráter que compartieron el mayor número de especies comunes. A este cúmulo (ALC-LAP-TEC) se une Atexcac, con un grado menor de similitud. Por otra parte, se unen Quechulac y Aljojuca conformando un conglomerado de baja similitud. Finalmente, se forma un solo cúmulo con el conjunto de todos los lagos a un nivel de similitud reducido (0.25).

A pesar de la riqueza específica encontrada en los lagos-cráter, pocas de estas especies han sido registradas para lagos similares en otras partes del mundo. Destacan, por ejemplo, los lagos australianos y neozelandeses estudiados por Timms (1981, 1982, 1983), Williams y Kokkinn (1988) y Williams et al. (1990). Estos autores muestrearon un número elevado de lagos atalasoalinos mostrando un intervalo muy amplio de salinidades, sin embargo los taxa en común fueron escasos. Entre éstos se pueden citar tricládidos, nemátodos, los coleópteros hidrófilos *Berosus munitipennis* y *B. australiae*, los anélidos naídidos *Nais* y *Dero* (*Dero*) *digitata*, anélidos hirudíneos, el odonato coenagrionídeo *Ischnura heterosticta*, dípteros efídridos, los dípteros quironómidos *Procladius villosimanus*, *P. paludicola*, *Cryptochironomus*, *Polypedilum*, *Chironomus occidentalis*, *Corynoneura*, *Tanytarsus* y *Dicrotendipes* y el molusco gastrópodo *Physa*.

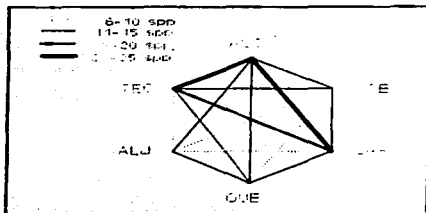


Fig. 7. Representación gráfica del número de especies de MIB litorales en común entre los lagos-cráter de Puebla.

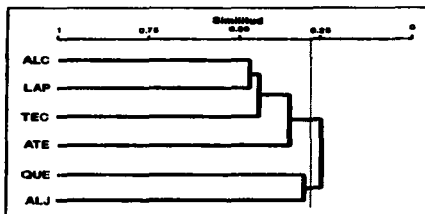


Fig. 8. Dendrograma biológico de similitud (Jaccard) de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla.

Asimismo, en la región del Paroo, New South Wales, Australia, Timms (1993) encuentra la misma situación descrita previamente, riquezas específicas elevadas pero pocas especies en común con los lagos-cráter como los dípteros quironómidos *Cricotopus*, *Procladius pruinosus*, *Chironomus tepperi*, *Dicrotendipes*, *Polypedilum nubifer* y *Tanytarsus barbitarsis*, el díptero culicido *Culex australicus*, dípteros estratiómidos y el coleóptero hidrofílo *Berosus*.

Algo similar sucede cuando se comparan los lagos-cráter con los lagos etíopes (Tudorancea y Harrison 1988), en donde el número de especies en común es aún más reducido (el anélido tubificido *Tubifex*, el díptero quironómido *Tanytarsus horni*, efemerópteros, tricópteros y nemátodos). Algunos lagos salinos del Asia Central como el Balkhash en Kazakhsan, el Issyk-Kul en Kirghizia y el complejo lacustre del lago Chany en Novosibirsk, aunque generalmente muy ricos específicamente, comparte pocos elementos biológicos similares con los lagos-cráter como son los dípteros quironómidos *Chironomus salinarius*, *C. plumosus*, *C. anthracinus*, *C. defectus*, *C. cineulatus*, *C. tentans*, *Stictochironomus pictulus*, *Tanytarsus*, *Cricotopus bicinctus* y *Procladius*, el anélido tubificido *Tubifex tubifex*, el anélido naidido *Nais pardalis*, anélidos enquistreidos, anfípodos y moluscos (Aladin y Plotnikov 1993).

A diferencia de los lagos anteriores de Asia y Oceanía, el Pyramid Lake en Norteamérica presentó un número elevado de especies en común con los lagos-cráter, por ejemplo, el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*, el molusco gastrópodo *Physa*, el anfípodo talitrido *Hyalella azteca*, el odonato coenagrionido *Enallagma praevarum*, el odonato aeshnido *Aeshna*, el coleóptero hidrofílo *Tropisternus*, el efemeróptero baétido *Callibaetis*, el hemíptero naucórido *Ambrysus*, el hemíptero notonéctido *Notonecta*, el tricóptero policentrópido *Polycentropus*, el díptero efídrido *Ephydra*, el díptero estratiómido *Stratiomyis* y los dípteros quironómidos *Chironomus*, *Cryptochironomus* y *Procladius*, entre otros. Asimismo, en el estudio de Colburn (1988) en diversos cuerpos atalasoalinos (3 a 25 g L⁻¹) del Death Valley, California, un número elevado de familias, géneros o especies de salinidades bajas y medias (3 a 20 g L⁻¹) fueron registrados en los lagos-cráter. Entre éstos se pueden citar los siguientes: el anfípodo talitrido *Hyalella azteca*, el efemeróptero baétido *Callibaetis californicus*, el odonato aeshnido *Aeshna interrupta*, el odonato coenagrionido *Ischnura*, los coleópteros hidrofílos *Berosus styliferus*, *B. californicus* y *Tropisternus ellipticus*, coleópteros curculiónidos y estafilínidos, los dípteros quironómidos *Chironomus tenuicaudatus*, *Corynoneura*, *Tanytarsus stellatus* y *Cryptochironomus*, dípteros culicidos y estratiómidos, los hemípteros notonéctidos *Notonecta unifasciata* y *Buenoa margaritacea*, hemípteros corixidos y gastrópodos físidios. En forma similar, los lagos-cráter comparten un número importante de especies comunes con los lagos de Alberta y Saskatchewan, Canadá (Timms

TEC1 con 30 fue la más rica específicamente. ALC1 presentó 17 especies (23.9%), ALC2 15 (21.1%), ALC3 16 (22.5%), ALC4 28 (39.4%) y ALC5 26 (36.6%). En ATEL se encontraron 21 especies (29.6%). En el caso de La Preciosa, en LAP1 se determinaron 22 especies (31%), 19 (26.8%) en LAP2 y 21 en LAP3 (29.6%). En QUE1 se registraron 29 especies (40.9%). Se presentaron 22 (31%) especies en ALJ1, 18 (25.4%) en ALJ2 y 14 (19.7%) en ALJ3. Finalmente, en TEC1 se registraron 30 especies (42.3%).

La variación temporal de la riqueza específica en los lagos-cráter (Fig. 9) fluctuó entre 47 especies (65.3%) en SEP90 y 59 (81.9%) especies en DIC89.

La variación temporal de la riqueza específica global de los lagos-cráter presentó un pico en DIC89 (59 especies, 81.9%) permaneciendo estable el resto del ciclo con 47 (65.3%) a 50 (69.4%) especies (Fig. 9).

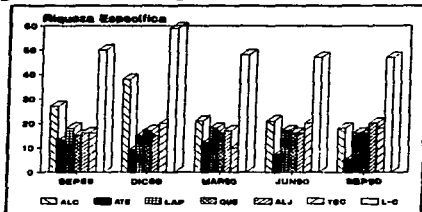


Fig. 9. Variación temporal de la riqueza específica de los MIS litorales de los lagos-cráter (L-C) de Puebla.

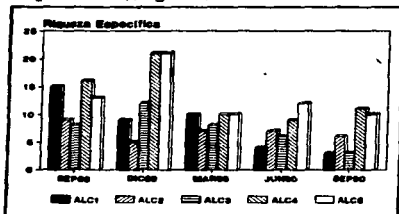


Fig. 10. Variación temporal de la riqueza específica de los MIS litorales de Alchichica.

mantiene aproximadamente constante a lo largo del ciclo salvo por un ligero mínimo en DIC89 (Fig. 10). ALC3 muestra un máximo en DIC89 para disminuir y permanecer estable el resto del ciclo (Fig. 10). ALC4 presenta un máximo en DIC89 después del cual disminuye hasta un mínimo en JUN90 para posteriormente ascender ligeramente en SEP89 (Fig. 10). ALC5 presenta, asimismo, un pico en DIC89 para disminuir en MAR90. En JUN90 vuelve a incrementarse para disminuir nuevamente en SEP90 a un nivel similar al de MAR90 (Fig. 10).

Atexcac mostró una ligera disminución en DIC89 para después aumentar a su nivel original en MAR90 y, finalmente, desarrollar una

El número de especies de Alchichica se elevó súbitamente en DIC89 para después disminuir por debajo del nivel de SEP89 en MAR90, mantenerse estable en JUN90 y terminar con una tendencia descendente en SEP90. ALC1 presenta un pico en SEP89 para disminuir en DIC89, después de lo cual muestra un ligero incremento en MAR90 para terminar con una tendencia descendente el resto del ciclo (Fig. 10). ALC2 se

tendencia negativa en JUN90 y SEP90 (Fig. 9). La Preciosa y Quechulac presentaron fluctuaciones menores manteniéndose aproximadamente al mismo nivel a lo largo del ciclo de muestreo (Fig. 9). En LAPI se observa una disminución ligera de SEP89 a DIC89 para posteriormente incrementarse hasta un máximo en MAR90 y volver a descender hacia el resto del ciclo (Fig. 11). LAP2 muestra una clara tendencia ascendente hasta alcanzar un máximo en JUN90 para, con posterioridad, descender (Fig. 11). LAP3 parte de un máximo en SEP89 con una clara tendencia descendente el resto del ciclo (Fig. 11).

Aljojuca mostró una tendencia más o menos clara hacia un incremento ligero de la riqueza específica a lo largo del muestreo (Fig. 9). Por estaciones (Fig. 12), la tendencia general es a presentar una curva con dos valles (DIC89 y JUN90) separados por tres crestas (SEP89, MAR90, SEP90).

Finalmente, Tecuitlapa incrementó su riqueza específica en DIC89 con relación a SEP89, sin embargo, para MAR90 disminuyó a su nivel mínimo a partir del cual se incrementó nuevamente en JUN90 para volver a descender en SEP90 (Fig. 9).

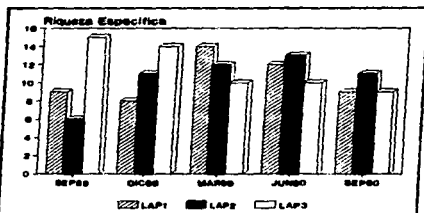


Fig. 11. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB litorales de La Preciosa.

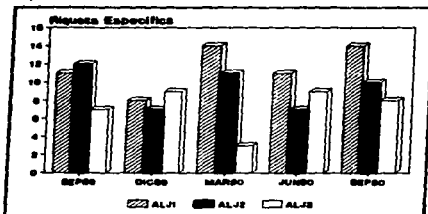


Fig. 12. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB litorales de Aljojuca.

de la siguiente manera (Tabla 8). TEC1 fue la estación más rica (17 especies), seguida muy de cerca por QUE1 (16 especies). Les siguen ALC4 y ALC5 con aproximadamente 13 especies. Posteriormente están ALJ1 y LAP3 con 12 especies y LAP2 y LAP1 con 11 y diez especies respectivamente,

Por estación (Tabla 8), TEC1 resultó ser la estación con mayor riqueza específica total con 30 especies (41.7%), seguida por ALC4 con 28 (38.9%), ALC5 con 26 (36.1%), LAPI y ALJ1 con 22 (30.6%), LAP3 y ATE1 con 21 (29.2%), LAP2 con 19 (26.4%), ALJ2 con 18 (25%), ALC1 con 17 (23.6%), ALC3 con 16 (22.2%), ALC2 con 15 (20.8%) y, finalmente, ALJ3 con 14 especies (19.4%). En orden descendente de riqueza específica promedio las estaciones de muestreo de los lagos-cráter se comportaron

ALJ3 y ATE1 con nueve especies, ALC1 con ocho y, finalmente, ALC3, ALJ3 y ALC2 con siete especies cada una.

| ESTACION/LAGO | MIN-MAX | PROM±DE | EST | MIN-MAX | PROM±DE |
|---------------|---------|----------|-------------|---------|----------|
| ALC1 (n=15) | 3-15 | 8.2±4.9 | LAP1 (n=15) | 8-14 | 10.4±2.5 |
| ALC2 (n=15) | 5-9 | 6.8±1.5 | LAP2 (n=15) | 6-13 | 10.6±2.7 |
| ALC3 (n=15) | 3-12 | 7.4±3.3 | LAP3 (n=15) | 9-15 | 11.6±2.7 |
| ALC4 (n=15) | 9-21 | 13.4±5.0 | LAP (n=45) | 15-18 | 16.8±1.3 |
| ALC5 (n=15) | 10-21 | 13.2±4.5 | ALJ1 (n=15) | 8-14 | 11.2±2.7 |
| ALC (n=75) | 18-38 | 25.0±8.0 | ALJ2 (n=15) | 7-12 | 9.4±2.3 |
| ATE1 (n=15) | 5-13 | 9.2±3.3 | ALJ3 (n=15) | 3-9 | 7.2±2.5 |
| QUE1 (n=15) | 15-17 | 16.0±0.7 | ALJ (n=45) | 15-20 | 16.8±1.9 |
| TEC1 (n=15) | | | 10-20 | | 16.8±4.1 |

Tabla 8. Valores MINimo, MAXimo, PROMedio y Desviación Estándar de la riqueza específica de los MIB de las estaciones de muestreo y de los lagos-cráter de Puebla.

En la zona litoral vegetada del lago Purrumbete (0.4 g L^{-1}), Australia, Timms (1981) encontró un total de 52 especies, cifra muy superior a las encontradas en los lagos-cráter de salinidad similar, sin embargo, en los lagos atalashalinos Bullenmerri (8 g L^{-1}) y Gnotuk (58 g L^{-1}), el mismo autor registró solamente ocho y seis especies respectivamente. En este caso, los lagos-cráter atalashalinos superaron ampliamente a los australianos. Si la comparación se establece ahora con la zona litoral rocosa desprovista de vegetación de los mismos lagos, el número de especies se reduce a 25, 7 y 4 especies respectivamente, sin embargo el patrón continúa siendo el mismo, el lago dulceacuicola es el más rico específicamente y los atalashalinos los menos. En su estudio de 24 lagos de diferente salinidad entre 0.9 y 203.9 g L^{-1} del Western District en Australia, Timms (1983) encontró solamente 27 especies. Sin embargo, el número de especies por lago fluctuó entre 2 y 16, cifras inferiores a las de los lagos-cráter con 21 a 44 especies. Williams y Kokkinn (1988) encontraron en el Lake Eyre South, Australia, una fauna bentónica aún más pobre que en los lagos mencionados, representada solamente por nueve especies (un quironómido, dos coleópteros, un efídrido y seis ostrácodos). Williams et al. (1990) encontraron una riqueza específica de alrededor de 100 especies de MIB en 79 lagos en un intervalo de salinidades de 0.3 a 343 g L^{-1} . A pesar de que este número es muy elevado, desafortunadamente, no se indica la cifra registrada en cada lago para conocer la riqueza individual. Asimismo, algunos lagos de baja salinidad ubicados en la antigua Unión Soviética (Aladin y Plotnikov 1993) son muy ricos específicamente con valores que superan las 140 especies. En contraparte, algunos lagos salinos de Mongolia poseen una riqueza específica extremadamente pobre como es el caso del

lago Ureg con un total de dos especies: un molusco y un anfípodo (Egorov 1993). Timms (1982) registra una riqueza específica de nueve especies para el lago atalasalino Sutton en Nueva Zelanda, cifra reducida comparada con Alchichica y Atexcac.

En el caso del lago atalasalino Pyramid Lake (5.11 g L⁻¹), Galat et al. (1981) encontraron 35 géneros de MIB, número inferior a Alchichica pero superior a Atexcac. Colburn (1988) encontró en una serie de cuerpos acuáticos atalasalinos del Death Valley, California, 47 especies de MIB en los hábitats de baja salinidad (3-5 g L⁻¹), 38 en los de salinidad moderada (10-20 g L⁻¹) y ocho en los alta (> 25 g L⁻¹). Alchichica presentó una riqueza similar a la de los hábitats de baja salinidad, Atexcac más parecida con los de salinidad media, mientras que los lagos-cráter dulceacuifolos ocuparon una posición intermedias entre los de moderada y elevada salinidad. Timms et al. (1986) encontraron 58 especies en 22 lagos de Saskatchewan, Canadá, en un intervalo de 1 a 88 g L⁻¹. Sin embargo, esta cifra se reduce a 23 especies en salinidades superiores a los 3 g L⁻¹. Ambos valores son inferiores a los encontrados en los lagos-cráter. Hammer et al. (1990) encontraron una riqueza específica de 76 especies en 18 lagos de Alberta y Saskatchewan, Canadá, en un intervalo de salinidad de 3 a 126 g L⁻¹. Esta riqueza global fue muy parecida a la de los lagos-cráter. Adicionalmente, por lago, estos autores obtuvieron una riqueza máxima entre 29 y 31 especies en los de aguas menos salinas, cifra similar a las encontradas en los lagos-cráter dulceacuifolos (27 a 30 especies). En Atexcac y, especialmente en Alchichica, la riqueza fue mayor que la registrada por Hammer et al. (1990). En su estudio de diez lagos y dos arroyos con un amplio intervalo de salinidades en la región de Lipetz Sur, Bolivia, Dejoux (1993) registró un total de 49 especies en los hábitats dulceacuifolos y 35 en los atalasalinos, cifras similares a los lagos-cráter. Por cuerpo acuático, la riqueza fluctuó entre 2 y 16 en los dulceacuifolos y de 2 a 18 en los atalasalinos, cifras en promedio inferiores a las determinadas en este estudio.

En general, se observa que la riqueza específica de los lagos-cráter es elevada y comparable con la de otros distritos lacustres, en especial de Norte y Sudamérica, ya que los lagos australianos poseen una fauna empobrecida, especialmente en los dulceacuifolos y subsalinos (Timms 1985). Asimismo, Alchichica y Atexcac presentaron riquezas específicas elevadas y similares a otros lagos atalasalinos norte y sudamericanos.

Frecuencia

La frecuencia de captura de las diferentes especies en los muestreos de los lagos-cráter se presenta en la Fig. 13. En ésta se observa que 52 especies se presentaron en 0.01 a 10% de las muestras, diez especies de 10 a 20%, cuatro especies (los dípteros quironómidos *Apedilum elachistus* y *Chironomus* (*s. str.*) *stigmatetus*, el efemeróptero baético *Callibaetis montanus*, y el crustáceo decápodo Cambaridae) de 20 a 30% de las muestras, dos especies (el odonato coenagrionido *Enallagma praevarum* y el díptero quironómido *Stictochironomus*) entre el 30 y el 40%, y una especie entre 40 y 50% (el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2), entre 80 y 90% (el anfípodo talitrido *Hyalella azteca*) y entre 90 y 100% (el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*).

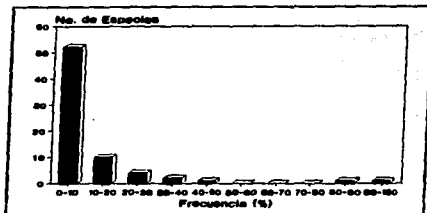


Fig. 13. Frecuencia de captura de las diferentes especies de los MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla.

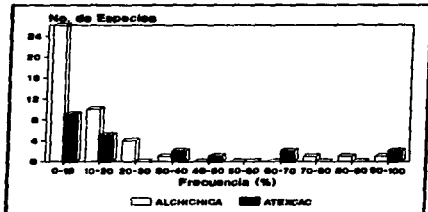


Fig. 14. Frecuencia de captura de las diferentes especies de MIB litorales de Alchichica y Atexcac.

y 100%. Nueve especies presentaron una frecuencia de aparición de 0.01 a 10% en Atexcac (Fig. 14), cinco especies entre 10 y 20%, dos (el hemiptero naucórido *Ambrysus* y el odonato coenagrionido *Enallagma praevarum*) entre 20 y 30%, una (el efemeróptero baético *Callibaetis montanus*) entre 40 y 50%, dos (los dípteros quironómidos *Apedilum elachistus* y *Stictochironomus*) entre 60 y 70% y dos especies (el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y el anélido tubificido *Limnodrilus*

En Alchichica (Fig. 14) se registraron 26 especies entre 0.01 y 10% de las muestras, diez entre 10 y 20%, cuatro (el hemiptero naucórido *Ambrysus*, el coleóptero hidrofilido *Berosus*, y los dípteros quironómidos *Micropsectra* sp 1, *Micropsectra* sp 2) entre 20 y 30%, una especie (el odonato coenagrionido *Enallagma praevarum*) entre 30 y 40%, una (el anfípodo talitrido *Hyalella azteca*) entre 70 y 80%, una (el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2) entre 80 y 90% y una (el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*) entre 90 y 100%.

hoffmeisteri) entre 90 y 100%.

En el caso de La Preciosa (Fig. 15), 14 especies se muestrearon con una frecuencia entre 0.01 y 10%, tres (el hemíptero notonéctido *Buenoa*, el díptero quironómido *Paectrocladius* (*s. str.*) y el anélido tubificido *Tubifex tubifex*) entre 10 y 20%, una especie (el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 1) entre 20 y 30%, tres (los dípteros quironómidos *Chironomus* (*s. str.*) *stigmaterus* y *Cricotopus silvestris* y el odonato coenagrionido *Enallagma praevarum*) entre 30 y 40%, una especie (el díptero quironómido *Apedilum elachistus*) entre 40 y 50%, tres (el efemeróptero baético *Callibaetis montanus*, el crustáceo decápodo *Cambaridae* y el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2) entre 50 y 60%, una especie (el díptero quironómido *Stictochironomus*) entre 80 y 90% y, finalmente, dos (el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*) entre 90 y 100%. Quechulac (Fig. 16) presentó ocho especies con frecuencia de aparición inferior al 10%, seis entre 10 y 20%, dos (el molusco planorbido *Helisoma* y el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 1) entre 20 y 30%, cinco entre 30 y 40%, dos (los anélidos naídidos *Dero* (*Dero*) *digitata* y *Nais variabilis*) entre 40 y 50%, una especie (el díptero quironómido *Chironomus* (*s. str.*) *stigmaterus*) entre 50 y 60%, una (el crustáceo decápodo *Cambaridae*) entre 70 y 80% y cuatro (el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y los anélidos naídidos *Dero* (*Dero*) *nivea* y tubificidos *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Tubifex tubifex*) entre 90 y 100%.

La frecuencia de captura de las diferentes especies en Aljojuca se presenta en la Fig. 15. En ésta se aprecia que 13 especies se muestrearon entre 0.01 y 10% de las muestras, tres especies (el anélido naídido *Dero* (*Dero*) *digitata* y los dípteros quironómidos *Dicoretendipes* sp 1 y *Paralimnophyes*) entre 10 y 20%, tres más (el crustáceo decápodo *Cambaridae*, el díptero quironómido *Chironomus* (*s. str.*) sp 2 y el anélido naídido *Nais variabilis*) entre 20 y 30%, cuatro especies entre 30 y 40%, una especie (el anélido naídido *Dero* (*Dero*) *nivea*) entre 40 y 50%, una (el díptero quironómido *Stictochironomus*) entre 50 y 60% y dos especies (el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*) entre 90 y 100%. Por último, en Tecuítlapa (Fig. 16) se presentaron seis especies entre 0.01 y 10% y entre 10 y 20%. Tres especies (los dípteros quironómidos *Paratanytarsus* y *Tanytarsus* y el díptero estratiómido

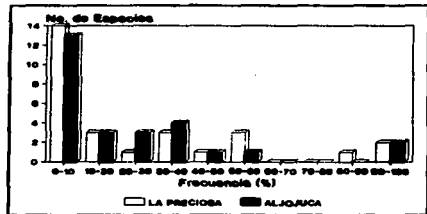


Fig. 15. Frecuencia de captura de las diferentes especies de MIB litorales de La Preciosa y Aljojuca.

Stratiomys) se registraron con una frecuencia entre 20 y 30%, tres más (el hemíptero notonéctido *Buena*, el díptero quironómido *Parachironomus tenuicaudatus* y el coleóptero hidrofflido *Tropisternus*) entre 30 y 40%, una (el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 3) entre 40 y 50%, tres (el hemíptero naucórido *Ambrysus*, el efemeróptero baético *Callibaetis montanus* y el díptero quironómido *Micropectra* sp 1) entre 50 y 60%, dos especies (el insecto hemíptero *Corixidae* y el díptero quironómido *Cricotopus* (*s. str.*) *sp silvestris* gr.) entre 60 y 70%, cuatro (los dípteros quironómidos *Chironomus* (*s. str.*) sp 1 y *Chironomus* (*s. str.*) *stigmae*terus, el odonato coenagrionídeo *Enallagma praevarum* y el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2) entre 70 y 80% y, finalmente, dos más entre 90 y 100% (el anfípodo talítrido *Hyaella azteca* y el anélido tubífido *Limnodrilus hoffmeisteri*).

Abundancia

A pesar de la elevada riqueza específica global que se determinó en los lagos-cráter (73 especies), solamente 20 especies mostraron una abundancia igual o mayor al 0.1%.

De éstas, únicamente tres contribuyeron con casi el 95% del total de los MIB litorales (Fig. 17). El anélido tubífido *Limnodrilus hoffmeisteri* constituyó el 65.6% del total de los organismos recolectados, seguido por el anfípodo talítrido *Hyaella azteca* (26.3%) y el díptero quironómido *Stictochironomus* (2.4%). Las otras 17 especies contribuyeron con un porcentaje que varió entre 0.1 y 0.7%. Estas estuvieron integradas por nueve quironómidos, tres oligoquetos, dos hirudíneos, un odonato, un efemeróptero y un decápodo. El restante 5% fue integrado por otras 51 especies.

Alchichica presentó 12 especies con una abundancia igual o superior a 0.1%, sin embargo solamente dos especies alcanzaron el 95.2% del total. El anélido tubífido *Limnodrilus hoffmeisteri* constituyó el 68.8% del total de los organismos recolectados, seguido por el anfípodo talítrido *Hyaella azteca* (27.3%). Las otras diez especies contribuyeron con un porcentaje que varió entre 0.1 y 0.9% y estuvo integrado por cinco quironómidos, dos hirudíneos, un tubífido, un odonato y un coleóptero. En ALC1 cinco especies contribuyeron con una abundancia igual o superior al 0.1% y tres sumaron un 98.5% del total: el anélido tubífido *Limnodrilus hoffmeisteri* (57.8%), el anfípodo talítrido *Hyaella azteca* (39.7%) y el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2 (1.1%).

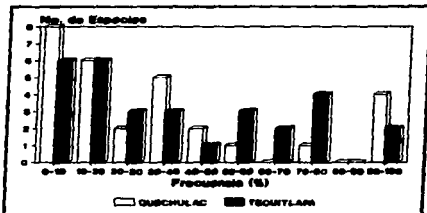


Fig. 16. Frecuencia de captura de las diferentes especies de los MIB litorales de Quechulac y Tecuítlapa.

Los dos quironómidos restantes contribuyeron entre 0.3 y 0.7%.

Tres de las 15 especies de ALC2 reunieron el 99.7% de la abundancia total. El anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (81.1%), el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* (16.1%) y el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2 (2.4%). En ALC3 fueron cinco las especies con un porcentaje igual o superior al 0.1%. Sin embargo, cuatro contribuyeron con un 99.2%. Estas son, el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (74.6%), el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* (22.4%), el anélido hirudíneo *Hirudinea* sp 2 (1.2%) y el díptero quironómido *Cricotopus (Isocladius) triannulatus* (1%).

En ALC4 se reconocieron 13 especies con una abundancia igual o superior al 0.1%, de las cuales cuatro sumaron el 96.3%: el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (91%), el díptero quironómido *Tanypus (Apelopia)* (3.1%), el anélido tubificido *Tubifex tubifex* (1.1%) y el odonato coenagrionido *Enallagma* (1%). Las restantes nueve especies -cuatro coleópteros, un quironómido, un efídrido, un nemátodo, un hirudíneo y un efemeróptero- contribuyeron entre un 0.1 y 0.9%. Esta es la única estación de muestreo en la cual el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* estuvo pobremente representado (0.05%). ALC5 estuvo representada por seis especies que igualaron o superaron el 0.1% de abundancia; dos de ellas, el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (56.8%) y el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* (40.5%), reunieron el 97.3%. La contribución porcentual de las otras cuatro especies (un odonato, un quironómido y dos hirudíneos) varió entre 0.2 y 0.7%.

Sóloamente cinco especies igualaron o superaron un porcentaje del 0.1% en Atexcac, de éstas cuatro sumaron un 98.8% del total (Fig. 17). El anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* constituyó el 63.2% del total de los organismos recolectados, seguido por el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* (32.3%), los dípteros quironómidos *Apedilum elachistus* (2.1%) y *Stictochironomus* (1.3%) y, finalmente, el efemeróptero baético *Callibaetis montanus* (0.8%).

En La Preciosa fueron 12 las especies que contribuyeron con un porcentaje igual o superior al 0.1% (Fig. 17). Tres fueron los más importantes en cuanto a su contribución alcanzando un 96.6% del total; el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (73.8%), el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* (16.9%) y el díptero quironómido *Stictochironomus* (5.9%). Las nueve especies restantes fluctuaron entre

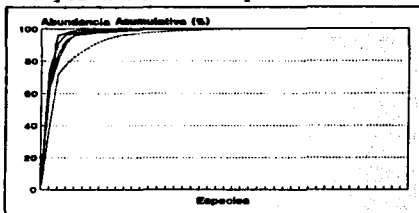


Fig. 17. Abundancia porcentual acumulativa de las especies de MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla. (--- = Tecuítlapa).

0.1 y 0.6%. Estas fueron tres quironómidos, dos hirudíneos, un efemeróptero, un odonato, un oligoqueto y un cambárido. Las tres estaciones de La Preciosa siguieron el mismo patrón. En LAP1 el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (73.5%), el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (14.4%) y el díptero quironómido *Stictochironomus* (9.5%) reunieron el 97.4% de la abundancia total. Otras cuatro especies integradas por un decápodo, un efemeróptero y dos hirudíneos contribuyeron con 0.2-0.7%.

En LAP2 10 especies superaron el 0.1% de abundancia; tres de ellas constituyen el 96.2%: el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (78.8%), el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (9.9%) y el díptero quironómido *Stictochironomus* (7.5%). Con entre 0.1 y 0.8% contribuyeron tres quironómidos, un decápodo, un hirudíneo, un oligoqueto y un efemeróptero. Finalmente, LAP3 presentó el mismo patrón, el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (70%), el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (24.8%) y el díptero quironómido *Stictochironomus* (1.6%) sumaron el 96.4% de la abundancia total. Nueve especies adicionales (cuatro quironómidos, dos hirudíneos, un efemeróptero, un decápodo y un odonato) presentaron una abundancia entre 0.1 y 0.6%.

14 especies superaron la contribución del 0.1% en Quechulac, sin embargo tan sólo cuatro sumaron el 96.2% del total (Fig. 17). Estos fueron el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (63.8%), el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (17.6%), el oligoqueto naídido *Dero* (*Dero*) *nivea* (10%) y el oligoqueto tubificido *Tubifex tubifex* (4.9%). Las diez restantes fluctuaron en abundancia entre 0.2 y 0.7% y fueron representadas por tres quironómidos, tres hirudíneos, dos oligoquetos, un efemeróptero y un cambárido.

En Aljojuca se muestrearon 13 especies cuyo porcentaje de representación fue igual o mayor al 0.1% (Fig. 17). Cinco de ellas fueron las más representativas constituyendo un 97.4% del total: el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (68%), el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (16.5%), los dípteros quironómidos *Stictochironomus* (8.1%) y *Cladotanytarsus viridiventris* (3.2%) y el oligoqueto naídido *Dero* (*D.*) *nivea* (1.5%). Los restantes cinco quironómidos, dos oligoquetos y un cambárido, fluctuaron entre 0.1 y 0.6%. Cinco especies de ALJ1 sumaron 98.2% de la abundancia total. El anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (57.6%), el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (30.1%), el díptero quironómido *Stictochironomus* (7.6%), el oligoqueto naídido *Dero* (*D.*) *nivea* (1.9%) y el díptero quironómido *Cladotanytarsus viridiventris* (1.2%). Con porcentajes entre 0.1 y 0.8% se presentaron tres quironómidos, un oligoqueto y un decápodo.

Nueve especies presentaron una abundancia igual o superior al 0.1% en ALJ2; cuatro de ellas sumaron el 97.4%, el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (69.1%), el díptero quironómido *Stictochironomus* (13.2%), el anfípodo talitrido *Hyaella azteca* (8.9%),

y el díptero quironómido *Cladotanytarsus viridiventris* (6.2%). Con 0.1 a 0.7% contribuyeron tres quironómidos y dos oligoquetos. En ALJ3 fueron 13 las especies que superaron el 0.1%. El anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (79.1%), el anfípodo talítrido *Hyalella azteca* (9.9%), el oligoqueto naidido *Dero* (*D.*) *nivea* (2.2%), el díptero quironómido *Stictochironomus* (2.2%), el díptero quironómido *Chironomus* (*s. str.*) *sp* 2 (2%), el díptero quironómido *Cladotanytarsus viridiventris* (1.9%) y el díptero quironómido *Chironomus* (*s. str.*) *stigmaterus* (1.1%) conjuntaron el 98.4% de la abundancia total. Con una contribución menor, 0.1-0.4%, se presentaron tres oligoquetos, dos quironómidos y un decápod.

Finalmente y a diferencia de los demás lagos-cráter, en Tecuitlapa la dominancia numérica porcentual se distribuyó mayoritariamente entre 21 especies (Fig. 17). Nueve de ellas, que contribuyeron con un 95.3% del total, fueron las más importantes: en orden decreciente, el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* (38.9%), el anfípodo talítrido *Hyalella azteca* (33.1%), el díptero quironómido *Chironomus* (*s. str.*) *stigmaterus* (6.1%), el odonato zigóptero *Enallagma praevarum* (4.7%), los dípteros quironómidos *Cricotopus* (*s. str.*) *sp. silvestris* gr. (3.7%), *Chironomus* (2.8%) y *Micropeetra sp 1* (2.8%), el hirudíneo *Hirudina sp. 2* (2%) y el efemeróptero baético *Callibaetis montanus* (1.2%). Las 12 especies restantes integradas por tres hemípteros, dos coleópteros, dos hirudíneos, dos quironómidos, un odonato, un curculiónido y un estratiómido contribuyeron con porcentajes menores entre 0.1 y 0.9%.

Densidad

De acuerdo a su abundancia promedio, en ALC5 se presentaron las densidades más elevadas (111,219±40,891 org.m⁻²), prácticamente duplicando a la siguiente estación en orden decreciente de abundancia ATE1 (54,158±27,711 org.m⁻²). En orden decreciente de densidad se encontraron ALC4 (49,365±37,490 org.m⁻²), LAP3 y ALC3 (41,345±14,877 y 41,277±22,652 org.m⁻² respectivamente). A continuación se encontró ALC1 (39,374±27,222 org.m⁻²) y, de forma similar, ALC2, LAP1 y LAP2 (con 35,848±16,777, 34,711±34,249 y 33,427±23,591 org.m⁻², respectivamente). Otro grupo de abundancia similar lo representaron ALJ2 (29,640±15,596 org.m⁻²), QUE1 (28,599±20,207 org.m⁻²) y ALJ1 (27,526±24,904 org.m⁻²). Finalmente, las estaciones con menor abundancia promedio fueron ALJ3 (22,746±18,218 org.m⁻²) y TEC1 (17,868±9,898 org.m⁻²).

Por lago, Alchichica presentó la mayor densidad (831,251±423,772 org.m⁻²) seguido de La Preciosa (547,418±52,046 org.m⁻²) y Aljojuca (399,567±43,256 org.m⁻²). Por debajo de estos tres lagos-cráter, se presentaron Atexcac (54,158±27,711 org.m⁻²), Quechulac (28,599±20,206 org.m⁻²) y, con la menor densidad promedio, Tecuitlapa (17,868±9,898 org.m⁻²).

Al igual que para la riqueza específica, no se detectó ningún patrón temporal definido en la variación de la abundancia en los lagos-cráter (Fig. 18). Atexcac, La Preciosa y Tecuítlapa mostraron un pico de abundancia promedio en MAR90 los dos primeros y en DIC89 el último, disminuyendo los valores hacia el inicio (SEP89) y el final (SEP90) del ciclo de muestreo. En ambos septiembrés las abundancias fueron similares para los tres lagos-cráter. Sin embargo, Alchichica presentó una tendencia decreciente desde SEP89 hasta SEP90. Quechulac mostró una tendencia creciente desde SEP89 hasta SEP90, en donde se presentó su pico de abundancia. Finalmente, Aljojuca fue el lago más irregular iniciando con un descenso de abundancia de SEP89 a DIC89, aumentando hacia MAR90 y permaneciendo estable hasta JUN90, para volver a disminuir en SEP90. Las abundancias mínimas de Aljojuca se presentaron en DIC89 y SEP90.

Todas las estaciones de Alchichica, a diferencia del comportamiento general del lago, presentaron patrones diferentes entre sí (Fig. 19). ALC1 partió de su abundancia máxima en SEP89 con un patrón de disminución hasta MAR90, para presentar un segundo pico de abundancia, menor que el primero, en JUN90, para disminuir seguidamente hasta su abundancia mínima en SEP90. ALC2 mostró una homogeneidad de abundancia a lo largo del ciclo de muestreo. Sin embargo, es posible reconocer tres picos de abundancia similar en SEP89, MAR90 y SEP90, separados por dos mínimos de abundancia, también similares entre sí, en DIC89 y JUN90.

El pico de abundancia de ALC3 se presentó a mediados del muestreo (MAR90), disminuyendo a niveles similares hacia el inicio (SEP89) y final (SEP90) del mismo. Dos picos de abundancia se presentaron en ALC4, el mayor en DIC89 y otro menor en JUN90. Entre ambos picos se localizó un mínimo en MAR90, no muy inferior al valor registrado en SEP90. Finalmente, ALC5 con las abundancias más elevadas, presentó su máximo en MAR90. Este no fue muy diferente al valor de SEP89 y separado del pico de MAR90 por un leve descenso en DIC89. Con posterioridad, los valores de abundancia permanecieron constantes durante JUN90 y SEP90 en donde se localizaron los valores mínimos.

En el caso de las estaciones de La Preciosa, se observó (Fig. 20) que LAP1 y LAP2 siguieron el mismo patrón general que todo el lago, esto es, un máximo de abundancia a mediados del muestreo -en MAR90 para LAP1 y en DIC89 para LAP2-. En contraparte, LAP3 presentó su abundancia

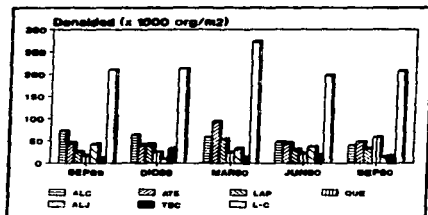


Fig. 18. Variación temporal de la densidad de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla.

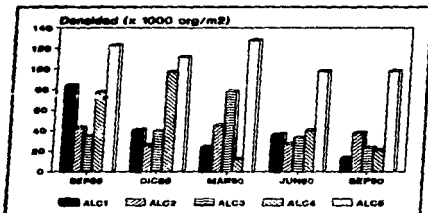


Fig. 19. Variación temporal de la densidad de los MIB de la zona litoral de Alchichica.

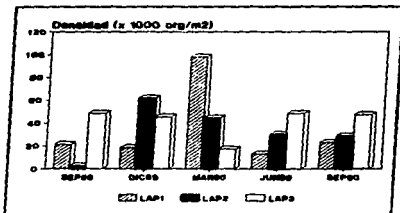


Fig. 20. Variación temporal de la densidad de los MIB de la zona litoral de La Preciosa.

mínima en este mismo periodo (MAR90), incrementándose numéricamente hacia el inicio (SEP89) y final (SEP90) del muestreo, en los cuales alcanzó una abundancia similar. Para Aljojuca sucedió lo mismo que para La Preciosa, las estaciones individuales definieron el patrón mostrado por todo el lago en general (Fig. 17). Todas las estaciones disminuyeron su abundancia de SEP89 a DIC89, para después iniciar un incremento en MAR90 alcanzando un máximo en JUN90. Con posterioridad, la abundancia vuelve a disminuir en SEP90 con valores inferiores a los obtenidos en SEP89, pero ligeramente superiores al mínimo invernal.

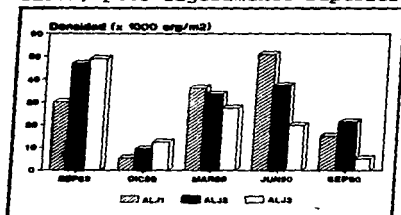


Fig. 21. Variación temporal de la densidad de los MIB de la zona litoral de Aljojuca.

Relación Abundancia-Frecuencia

Por sus características de abundancia y frecuencia, se determinaron un total de 19 especies dominantes (Fig. 22) en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. De éstas, siete fueron quironómidos (*Stictochironomus*, *Apedilum elachistus*, *Chironomus* (s. str.) *stigmaterus*, *Paratanytarsus*, *Cricotopus* (s. str.) *sp silvestris* gr., *Micropsectra* sp 1, *Chironomus* sp 1), tres oligoquetos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Dero* (*Dero*) *nivea*, *Tubifex tubifex*), dos hemipteros (*Ambrysus*, *Corixidae*), dos hirudíneos (*Hirudinea* sp 2, *Hirudinea* sp 1), un coleóptero (*Berosus*), un efemeróptero (*Callibaetis montanus*), un decápodo (*Cambaridae*), un odonato (*Enallagma praevarum*) y un anfípodo (*Hyaella azteca*).

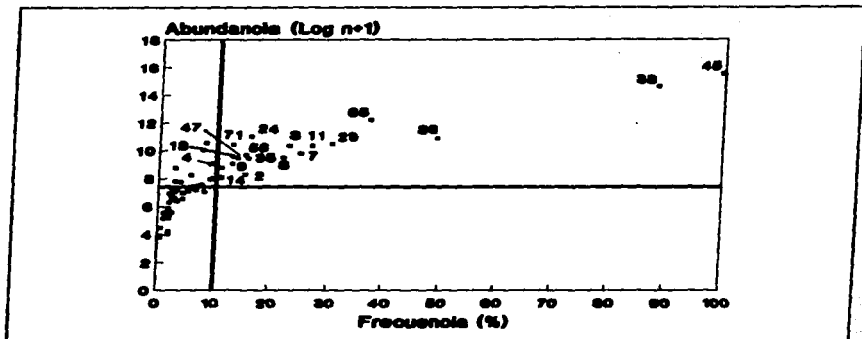


Fig. 22. Frecuencia versus abundancia de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. (Los números hacen referencia a las especies indicadas en la Tabla 7).

Por su abundancia y frecuencia, en Alchichica se determinaron 13 especies dominantes: seis quironómidos (*Apedilum elachistus*, *Limnophyes*, *Micropsectra* sp 1, *Micropsectra* sp 2, *Paratanytarsus*, *Tanytus* (*Apelopia*)), dos hirudíneos (*Hirudinea* sp 1, *Hirudinea* sp 2), un hemíptero (*Ambrysus*), un coleóptero (*Berosus*), un odonato (*Enallagma praevarum*), un anfípodo (*Hyalella azteca*) y un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri*).

Siete especies fueron abundantes en Atexcac de acuerdo a su abundancia y frecuencia: dos quironómidos (*Apedilum elachistus*, *Stictochironomus*), un hemíptero (*Ambrysus*), un efemeróptero (*Callibaetis montanus*), un odonato (*Enallagma praevarum*), un anfípodo (*Hyalella azteca*) y un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri*).

En La Preciosa fueron diez las especies dominantes: cuatro quironómidos (*Apedilum elachistus*, *Chironomus* (s. str.) *stigmaterus*, *Cricotopus* (s. str.) *sp silvestris* gr., *Stictochironomus*), un efemeróptero (*Callibaetis montanus*), un odonato (*Enallagma praevarum*), un decápodo (Cambaridae), un hirudíneo (*Hirudinea* sp 2), un anfípodo (*Hyalella azteca*) y un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri*).

Diez especies fueron dominantes en Quechulac: cinco oligoquetos (*Dero* (*Dero*) *digitata*, *Dero* (*Dero*) *nivea*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Nais variabilis*, *Tubifex tubifex*), dos quironómidos (*Chironomus* (s. str.) *stigmaterus*, *Dicrotendipes neomodestus*), un efemeróptero (*Callibaetis montanus*), un decápodo (Cambaridae) y un anfípodo (*Hyalella azteca*).

11 especies fueron dominantes por su abundancia y frecuencia en Aljojuca, seis quironómidos (*Chironomus (s. str.) sp 1*, *Chironomus (s. str.) sp 2*, *Chironomus (s. str.) stigmaterus*, *Cladotanytarsus viridiventris*, *Paratanytarsus*, *Stictochironomus*), tres oligoquetos (*Dero (Dero)*, *nivea*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Nais variabilis*), un decápodo (Cambaridae) y un anfípodo (*Hyaella azteca*).

| Especies | L-C | ALC | ATE | LAP | QUE | ALJ | TEC |
|----------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 2 | X | X | X | - | - | - | X |
| 3 | X | X | X | X | - | - | - |
| 4 | X | X | - | - | - | - | - |
| 7 | X | - | X | X | X | - | X |
| 8 | X | - | - | X | X | X | - |
| 9 | X | - | - | - | - | X | X |
| 10 | - | - | - | - | - | X | - |
| 11 | X | - | - | X | X | X | X |
| 13 | - | - | - | - | - | X | - |
| 14 | X | - | - | - | - | - | X |
| 18 | X | - | - | X | - | - | X |
| 23 | - | - | - | - | X | - | - |
| 24 | X | - | - | - | X | X | - |
| 25 | - | - | - | - | - | - | - |
| 29 | X | X | X | X | X | - | X |
| 35 | X | X | - | - | - | - | - |
| 36 | X | X | - | X | - | - | X |
| 37 | - | - | - | - | - | - | X |
| 38 | X | X | X | X | X | X | X |
| 45 | X | X | X | X | X | X | X |
| 46 | - | X | - | - | - | - | - |
| 47 | X | X | - | - | - | - | X |
| 48 | - | X | - | - | - | - | - |
| 49 | - | - | - | - | X | X | - |
| 56 | X | X | - | - | - | X | - |
| 65 | X | - | X | X | - | - | - |
| 67 | - | X | - | - | - | - | - |
| 70 | - | - | - | - | - | - | X |
| 71 | X | - | - | - | X | - | - |

Tabla 9. Especies dominantes (X) de MIB en los lagos-cráter de Puebla (L-C). (Consúltese la Tabla 7 para referirse qué especie identifica cada número).

Los especies que se reconocieron como dominantes en Tecuitlapa fueron 13: cuatro quironómidos (*Chironomus (s. str.) sp 1*, *Chironomus*

(*s. str.*) *stigmaterus*, *Cricotopus silvestris*, *Micropectra sp 1*), dos hemípteros (*Ambrysus*, *Corixidae*), dos hirudíneos (*Hirudinea sp 2*, *Hirudinea sp 3*), un efemeróptero (*Callibaetis montanus*), un odonato (*Enallagma praevarum*), un coleóptero (*Tropisternus*), un anfípodo (*Hyalella azteca*) y un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri*). En la Tabla 9 se presenta un análisis comparativo de las 29 especies reconocidas como dominantes en los lagos-cráter y que contribuyeron con un mayor porcentaje al total de los organismos muestreados. Los especies que constituyeron cuando menos el 1% de la abundancia general quedaron registradas, asimismo, como organismos dominantes. El resto de los organismos dominantes cuya abundancia fue menor, se presentaron frecuentemente a lo largo del muestreo.

Dos especies resultaron ser dominantes en los seis lagos-cráter: el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri* y el anfípodo talitrido *Hyalella azteca*. Tres especies fueron dominantes en cuatro de los seis lagos-cráter: el efemeróptero baético *Callibaetis montanus*, el díptero quironómido *Chironomus (s. str.) stigmaterus* y el odonato coenagrionídeo *Enallagma praevarum*. Cinco especies se encontraron como especies dominantes en tres de los seis lagos-cráter: el hemíptero naucórido *Ambrysus*, los dípteros quironómidos *Apedilum elachistus* y *Stictochironomus*, el crustáceo decápodo *Cambaridae* y el anélido hirudíneo *Hirudinea sp 2*.

Seis especies fueron dominantes en dos lagos-cráter: los dípteros quironómidos *Chironomus (s. str.) sp 1*, *Cricotopus (s. str.) sp silvestris gr.*, *Micropectra sp 1* y *Paratanytarsus* y los oligoquetos naididos *Dero (Dero) nivea* y *Nais variabilis*. Finalmente, 13 especies fueron dominantes solamente en un lago-cráter: los dípteros quironómidos *Chironomus (s. str.) sp 2*, *Cladotanytarsus viridiventris*, *Dicrotendipes neomodestus*, *Limnophyes*, *Micropectra sp 2* y *Tanytus (Apelopia)*, el oligoqueto tubificido *Tubifex tubifex*, el oligoqueto naidido *Dero (Dero) digitata*, los anélidos hirudíneos *Hirudinea sp 1* e *Hirudinea sp 3*, los coleópteros hidrofílicos *Berosus* y *Tropisternus* y el insecto hemíptero *Corixidae*.

Alchichica y Atexcac presentaron las mayores abundancias promedio (55,337 y 54,158 org.m⁻², respectivamente) y, asimismo, las menores riquezas específicas promedio (9.8 y 9.2 especies). En contraparte, Tecuiclapa y Quechulac mostraron elevados valores de riqueza específica promedio (16.8 y 16 especies respectivamente), así como los valores de abundancia más reducidos (178,681 y 28,599 org.m⁻²). En la porción intermedia, con valores promedio de abundancia y riqueza específica, se localizan La Preciosa (36,495 org.m⁻², 10.9 especies) y Aljojuca (26,638 org.m⁻², 9.4 especies). Sin embargo, la correlación entre la abundancia y la riqueza específica de las estaciones de muestreo de los lagos-cráter no fue significativa ($p < 0.10$).

Comparativamente a los lagos-cráter, en los lagos de Victoria,

Australia (Timms 1981), el mayor porcentaje de la abundancia total del macrobentos litoral (80-90%) está compuesta por una a tres especies mientras que el número mayor de especies contribuyen con un porcentaje reducido e inferior al 1%. En el caso de los lagos victorianos el anfípodo endémico *Austrochiltonia subtenuis* destacó por su abundancia superior al 99% en los lagos Purrumbete y Bullenmerri. En los lagos-cráter el anfípodo *Hyaletella azteca* fue la segunda especie dominante en todo el intervalo de salinidades, constituyendo un porcentaje máximo del 64%. Lo mismo se apreció en el Waldsee lake, Canadá, en donde 11 especies constituyeron el 98% del total de la fauna bentónica (Swanson y Hammer 1983), en 26 lagos de Saskatchewan y Alberta en donde siete especies constituyeron el mayor porcentaje de la biomasa bentónica (Timms et al. 1986) y en los lagos Abijata y Shala, Etiopía, en donde entre dos y cuatro especies constituyeron más del 90% de los MIB litorales (Tudorancea y Harrison 1988). Aladin y Plotnikov (1993) mencionan el hecho de que algunos lagos atalasoalinos del Asia Central aunque poseen un elevado número de especies, solamente una o dos especies de quironómidos, oligoquetos, moluscos y anfípodos de las más de 140 especies registradas son dominantes y contribuyen con los valores de biomasa más elevados. La respuesta a este comportamiento es hipotetizada por Colburn (1988) y Herbst (1988) mediante la exposición de dos diferentes mecanismos: el límite inferior de tolerancia a la salinidad es controlado biológicamente (depredación, competencia, etc.), mientras que el límite superior está regulado por factores fisiológicos. Sin embargo, cuando la especie ha resuelto el problema fisiológico de osmoregulación inicial, es capaz de vivir en un intervalo amplio de salinidades. Dentro de este intervalo, la depredación, la disponibilidad de alimento, la competencia y otras interacciones biológicas y, probablemente, otros factores físicos y químicos -incluyendo la salinidad misma- parecen regular la persistencia o la tasa de extinción y, por lo tanto, la diversidad biológica de ese ecosistema (Williams et al. 1990).

Destaca el hecho de que en los lagos victorianos (Timms 1981) los oligoquetos no constituyeran un porcentaje importante (<0.9%) en el litoral como sucedió en los lagos-cráter, en donde *Limnodrilus hoffmeisteri* contribuyó hasta con un 74%. Sin embargo, entre 0.5 y 45m de profundidad del lago dulceacuicola Purrumbete se encontraron tanto *Limnodrilus hoffmeisteri* como *Tubifex tubifex*, estando ausentes en los dos lagos atalasoalinos. En el Bullenmerri dominaron el quironómido *Chironomus duplex* y el oligoqueto *Antipodrilus timmsi*, mientras que en el Gnotuk fue el quironómido *Tanytarsus barbitarsis*. A pesar de que en otros lagos del Western District de Australia los crustáceos y los quironómidos dominan en forma global, el mismo autor (Timms 1983) encontró que los oligoquetos (p.e. *Antipodrilus timmsi*) son importantes en salinidades entre 1 y 15g L⁻¹ y, usualmente, dominantes entre 6 y 11g

L⁻¹. Adicionalmente, los crustáceos (p.e. el anfípodo *Austrochiltonia subtenuis*) y los quironómidos (p.e. *Procladius*, *Chironomus duplex*) son importantes, mientras que otros insectos nunca son dominantes. Esta última observación concuerda plenamente con lo obtenido en los lagos-cráter en los que dominan un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri*), un anfípodo (*Hyalella azteca*) y un quironómido (*Stictochironomus*), y el resto de los insectos se encontraron en baja abundancia.

A diferencia de los lagos anteriores, los oligoquetos, representados exclusivamente por *Limnodrilus hoffmeisteri*, fueron segundos en importancia en la zona litoral del Pyramid lake, California, con un 33% del total de los MIB (Galat et al. 1981). Los quironómidos constituyeron el 65% del total de la fauna, siendo *Pseudochironomus* el género más importante con un 20%. Los quironómidos constituyeron un tercer lugar de importancia en los lagos-cráter después de los oligoquetos y los anfípodos. El género más abundante de este último grupo fue *Stictochironomus*.

Contrastando con los lagos anteriores, en los lagos etíopes Abijata y Shala Tudorancea y Harrison (1988) reconocieron a los ostrácodos como los elementos dominantes del macrobentos constituyendo 71 y 58% del total, respectivamente. Sin embargo, en segundo lugar de dominancia, se encontraron quironómidos (con un predominio de *Cladotanytarsus pseudomancus*) en el primero y oligoquetos (básicamente *Tubifex*) en el segundo.

Los lagos-cráter comparten la característica de que unos pocos especies constituyen el mayor porcentaje de la abundancia global de los lagos. Sin embargo, los grupos preponderantes varían, aparentemente, de un continente a otro. Desde este punto de vista, se comportan de una manera parecida a los lagos norteamericanos. Es muy probable que este comportamiento sea continental y que, cuando se estudien los lagos atalashalinos centro y sudamericanos, se compruebe esta tendencia insinuada en el trabajo de Dejoux (1993) en Bolivia.

Diversidad Ecológica

La diversidad específica es un descriptor del grado de organización de la comunidad (Gillar 1984, Rodó y Comín 1993). La diversidad específica de los lagos-cráter fluctuó entre 1 y 3 bits.ind⁻¹, por lo cual se consideró de baja a media correspondiente a ambientes de contaminación (estrés) moderada (Branco 1984). Tecuítlapa mostró la diversidad específica promedio de Shannon-Wiener (D) más elevada con 2.5 bits.ind⁻¹, mientras que la mínima se calculó para Alchichica con 1.2 bits.ind⁻¹. Los otros cuatro lagos-cráter presentaron diversidades intermedias con 1.2, 1.6, 1.7 y 2.2 bits.ind⁻¹ para Atexcac, La Preciosa, Quechulac y Aljojuca respectivamente (Tabla 10). Los valores de equitatividad (E) fluctuaron desde bajos (< 0.25) hasta medios (~ 0.5),

siguiendo el mismo orden ascendente que la diversidad: Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa. La equitatividad mínima fue de 0.2 en Alchichica y la máxima de 0.5 en Tecuitlapa (Tabla 10). En forma intermedia se encontraron Atexcac con 0.3, La Preciosa con 0.3, Quechulac con 0.4 y Aljojuca con 0.5. Resalta el hecho de que la riqueza específica (S) no se correlacionó en el mismo patrón que la diversidad y equitatividad y que, en este caso, el lago con mayor riqueza (Alchichica) fue el de menor diversidad específica y equitatividad, aunque el lago con menor riqueza específica (Atexcac) presentó asimismo valores bajos de diversidad y equitatividad. Tecuitlapa con el valor más elevado de diversidad y equitatividad presentó el segundo lugar en cuanto a riqueza específica con 30 especies, pero no muy diferente de Quechulac, La Preciosa y Aljojuca con 29, 28 y 27 especies respectivamente.

| ESTACION | S | D | Dmáx | Dmín | E |
|-------------|----|-------|-------|-------|-------|
| ALC (n=75) | 44 | 1.211 | 5.459 | 0.013 | 0.220 |
| ALC1 (n=15) | 17 | 1.182 | 4.087 | 0.007 | 0.289 |
| ALC2 (n=15) | 15 | 0.835 | 3.907 | 0.006 | 0.214 |
| ALC3 (n=15) | 16 | 1.019 | 4.000 | 0.006 | 0.255 |
| ALC4 (n=15) | 28 | 0.721 | 4.807 | 0.009 | 0.150 |
| ALC5 (n=15) | 26 | 1.210 | 4.700 | 0.004 | 0.257 |
| ATE1 (n=15) | 21 | 1.240 | 4.392 | 0.006 | 0.282 |
| LAP (n=45) | 28 | 1.649 | 4.807 | 0.015 | 0.343 |
| LAP1 (n=15) | 22 | 1.266 | 4.459 | 0.100 | 0.248 |
| LAP2 (n=15) | 19 | 1.175 | 4.248 | 0.009 | 0.277 |
| LAP3 (n=15) | 21 | 1.248 | 4.392 | 0.008 | 0.284 |
| QUE1 (n=15) | 29 | 1.721 | 4.858 | 0.016 | 0.354 |
| ALJ (n=45) | 27 | 2.238 | 4.755 | 0.018 | 0.471 |
| ALJ1 (n=15) | 22 | 1.596 | 4.459 | 0.012 | 0.358 |
| ALJ2 (n=15) | 18 | 1.519 | 4.170 | 0.009 | 0.364 |
| ALJ3 (n=15) | 14 | 1.270 | 3.807 | 0.009 | 0.334 |
| TEC1 (n=15) | 30 | 2.533 | 4.907 | 0.025 | 0.516 |

Tabla 10. Riqueza específica total (S), diversidad específica (D), diversidad máxima (Dmáx), diversidad mínima (Dmín) y equitatividad (E) de las estaciones y de los lagos-cricer de Puebla.

Las diversidades máximas (Dmáx) calculadas fluctuaron entre 5.5 bits.ind⁻¹ (Alchichica) y 4.4 bits.ind⁻¹ (Atexcac). Las diversidades

máximas siguieron el mismo patrón que la riqueza específica, esto es, conforme aumentó la riqueza específica lo hizo la diversidad máxima (Tabla 10). Sin embargo, las diversidades, mínimas (D_{min}) no se comportaron de manera similar a las máximas. El valor de diversidad mínima más elevado fue 0.03 bits.ind⁻¹ en Tecuítlapa y el inferior de 0.01 bits.ind⁻¹ en Atexcac (Tabla 10). En este caso Alchichica intercambió lugar con Aljojuca.

En Alchichica la diversidad específica y equitatividad más bajas se presentaron en ALC4 (0.721 bits.ind⁻¹ y 0.150 respectivamente) que fue, asimismo, la estación con mayor riqueza específica (Tabla 10) y una de las más abundantes. Le siguió ALC2 con 0.835 bits.ind⁻¹ la cual fue la más pobre en número de especies y con abundancias reducidas. ALC3, la estación con la mayor abundancia y elevada riqueza específica, presentó el valor más elevado de diversidad con 1.2 bits.ind⁻¹. Las otras dos estaciones, ALC1 y ALC3, mostraron valores intermedios de diversidad y riqueza específica. En ALC1 se calculó el valor más elevado de equitatividad (0.3).

En LAP2 (Tabla 10) se registraron los valores más bajos de diversidad (1.2) y riqueza específica (19 especies). En contraparte, en LAP1 se encontraron los más elevados con 1.3 de diversidad y 22 especies. Sin embargo, fue LAP3 la que con valores intermedios de riqueza específica y diversidad, obtuvo la equitatividad más elevada con 0.3. Las tres estaciones de Aljojuca presentaron valores de diversidad y equitatividad similares fluctuando entre 1.3 y 1.6 la primera y entre 0.3 y 0.4 la segunda. Sin embargo, en cuanto a riqueza específica si se presentó una diferencia de más del 50% entre ALJ3 y ALJ1.

La diversidad mostró una correlación elevada y significativa con la equitatividad ($y=0.19x+0.04$, $r=0.96$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.01$) (Fig. 23), no así con la riqueza específica ($y=5.84x+13.56$, $r=0.55$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.10$).

Los valores de diversidad de los MIB se mantuvieron similares a lo largo del tiempo en la zona litoral de los lagos-cráter. La diversidad específica fluctuó entre 1.3 en la MAR90 y 1.7 en el DIC89; ésta fue calculada en 1.5 en SEP89 y JUN90 y, finalmente, 1.6 en SEP90. Asimismo, tanto la diversidad máxima como la mínima no sufrieron una variación apreciable; la primera fluctuó entre 5.6 y 5.9, mientras que la segunda

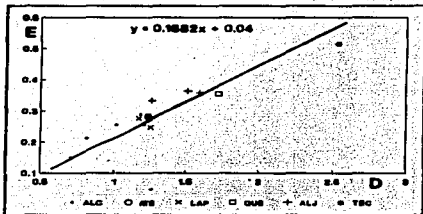


Fig. 23. Relación entre la diversidad (D) y la equitatividad (E) en los lagos-cráter de Puebla.

lo hizo entre 0.001 y 0.002. En cuanto a equitatividad, el intervalo de variación fue de 0.1 entre la MAR90 (0.2) y el DIC69 (0.3). Los valores más elevados de diversidad y equitatividad se presentaron en forma contemporánea con la riqueza específica más elevada (59 especies).

Estructura Trófica

Con base en el conocimiento actual de los lagos-cráter aún no es posible cuantificar con certeza su dinámica trófica. Sin embargo, existe suficiente información para sumarizar descriptivamente la estructura trófica. En la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla se encontraron cuatro niveles tróficos. El nivel base está constituido por los productores primarios y el detrito. El segundo nivel está compuesto por los consumidores primarios (herbívoros y detritívoros). En el tercer nivel se encuentran los consumidores secundarios integrados por los carnívoros primarios y los omnívoros. En este último caso, los omnívoros se presentaron exclusivamente en tres lagos-cráter (La Preciosa, Quechulac y Aljojuca). Finalmente, en el cuarto nivel se encuentran los carnívoros secundarios o tope. La proporción determinada para cada nivel varía en cada lago-cráter como será explicado más adelante.

Productores Primarios

Los productores primarios que se reconocieron en la zona litoral de los lagos-cráter se dividieron en dos tipos biológicos de acuerdo al criterio de Margalef (1983): microfítos y macrófítos, división fundamentada en la distancia sobre la que es efectivo el transporte del material asimilado, menor de 10 cm en los primeros y mayor a esta cantidad en los segundos. Dentro de los microfítos se reconocieron: (a) microfítobentos (constituido por diatomeas bentónicas, principalmente y epítas), (b) algas filamentosas bentónicas (p.e., *Cladophora*) y (c) fitoplancton (p.e., las cianofíceas *Nodularia* y *Microcystis*). Los macrófítos están integrados por diversas especies de plantas vasculares enraizadas sumergidas y enraizadas emergentes.

Productores Secundarios

Los productores secundarios de la zona litoral se dividieron (con base en información bibliográfica) en cuatro grandes grupos de heterótrofos del macrobentos: los herbívoros, los carnívoros (primarios y secundarios), los omnívoros y los detritívoros (Fig. 24). De las 71 especies, 41 (57.7%) representaron a los herbívoros, 19 (26.8%) a los carnívoros [14 primarios (19.7%) y 5 secundarios (7.1%)], 10 (14.1%) a los detritívoros y se reconoció un (1.4%) omnívoro. Por la talla de las partículas ingeridas, 36 especies (50.7%) se caracterizaron como

macrovoras, mientras que 35 (49.3%) como microvoras. El hecho de encontrar solamente una especie omnívora concuerda con la premisa teórica de tramas alimenticias de que en la naturaleza la omnivoría no es extensiva; los omnívoros, por consiguiente, se alimentan de especies que están en niveles tróficos adyacentes. Adicionalmente, un incremento en el número de componentes omnívoros gufa a un decremento en la estabilidad del ecosistema (Giller 1984).

Caracterización Trófica de la Fauna de MIB

Las características tróficas de las especies recolectadas en la zona litoral de los lagos-cráter se pudiera interpretar de acuerdo a las clasificaciones faunísticas de Cole (1979), Dermott et al. (1977), Edmondson (1959), Hammer (1986), Hutchinson (1993), Margalef (1983), McCafferty (1981), Pennak (1978), Wetzel (1983) y Williams y Feltmate (1992) en las siguientes posiciones tróficas.

Los turbeláridos son un grupo carnívoro o carroñero característico de aguas dulces, encontrándose ocasionalmente en aguas atalasoalinas. Son depredados comúnmente por odonatos, nemátodos, anélidos, crustáceos e insectos. Su contribución fue reducida. En las mismas características se encuentran los nemátodos, organismos generalmente detritívoros, que son considerados meiobentónicos.

Los anélidos oligoquetos son organismos considerados dominantes de la fauna bentónica profunda -también denominado bentos pelágico- y de menor importancia en la zona litoral. Sin embargo, y como se mencionó con anterioridad, estos organismos son el grupo más importante en número y biomasa- de la zona litoral de los lagos-cráter, muy probablemente favorecidos por la disponibilidad de materia orgánica existente, como se mencionó anteriormente en la caracterización saprotrofica de los lagos-cráter. Los tubificidos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*) y los enquitréidos son detritívoros microvoros, mientras que los naididos (*Dero Aulophorus furcatus*, *D.D. digitata*, *D.D. nivea*, *Nais variabilis*, *Pristina aquiseta*) son herbívoros (Learner et al. 1978, Prat 1993). Los hirudíneos son característicos de zonas litorales dulceacuícolas, aunque se han registrado en lagos hiposalinos como es el caso de los lagos-cráter. Habitan en aguas templadas con vegetación macrofítica y rocas, siendo los fondos suaves lodosos o arcillosos un hábitat poco usual. Estos

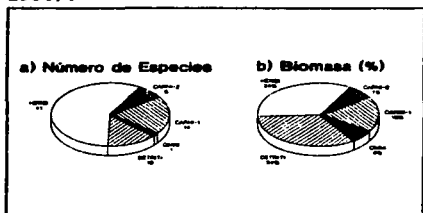


Fig. 24. Contribución por grupos tróficos (Herbívoros, Detritívoros, Carnívoros, Omnívoros) de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla.

organismos son poco abundantes y tróficamente diversificados. Por falta de una determinación taxonómica más precisa, en este estudio se consideraron carnívoros ya que es el tipo de alimentación predominante reconociéndose como depredadores de moluscos, insectos y oligoquetos y seguido por hábitos detritívoros-omnívoros y herbívoros.

Los anfípodos son frecuentemente los miembros más importantes de las comunidades litorales de ambientes dulceacuicolas, hipo y mesohalinos. Por su gran tamaño deben de encontrarse en sitios que ofrezcan protección contra los depredadores (peces, aves, insectos acuáticos depredadores y anfibios), habitando principalmente entre las macrofitas. Aunque algunos autores los consideran omnívoros y carroñeros, la especie *Hyalella azteca* es esencialmente herbívora y en menor proporción detritívora (Cole y Watkins 1977). Esta característica ha sido constatada para la misma especie en estos lagos-cráter con base en su proporción C/N (28.2:5.4), la cual resultó estar cercana a la de los productores primarios, especialmente a la de algas filamentosas bentónicas (31.7:5.76) (Alcocer y Escobar, datos inéditos). Los decápodos (cambáridos) son de menor importancia aún en los lagos hiposalinos. Esta observación también fue consistente con lo observado en los lagos-cráter en donde sólo resultaron importantes -sobre todo por su contribución en biomasa- en tres lagos dulceacuicolas, estando ausentes de los salinos debido, posiblemente, a su baja capacidad osmoreguladora. Son organismos típicamente omnívoros y carroñeros de aguas someras con vegetación macrofítica en donde se protegen de sus depredadores (peces, aves, ranas y tortugas).

Los insectos en general son miembros comunes de la zona litoral. Estos son dominantes en los lagos de Norteamérica y algunas partes de Europa. En los lagos-cráter su contribución comparativa con la de los oligoquetos y anfípodos fue muy reducida en número, sin embargo fue muy amplia en cuanto a riqueza específica. Los efemerópteros conforman junto con los hemípteros, coleópteros y odonatos la fauna litoral más común, mientras que los quironómidos tienden a predominar en los sedimentos profundos. De baja abundancia en los lagos-cráter, los efemerópteros, representados por *Callibaetis montanus*, aparecieron frecuentemente. Habitan comúnmente entre la vegetación acuática sumergida y han sido registrados en lagos atalasalinos. Son organismos oportunistas, principalmente herbívoros, aunque pueden comer detrito ocasionalmente.

Los odonatos muestran pocos representantes en estos ambientes atalasalinos. Se puede citar a *Enallagma clausum*, el mismo género que se encontró en todos los lagos-cráter. Esta especie prefiere los lagos atalasalinos, sin embargo, fue más abundante en el dulceacuicola Tecuítlapa en virtud a sus hábitos trepadores de vegetación macrofítica la cual es dominante en dicho lago. Este grupo carnívoro contribuyó con una biomasa elevada en Tecuítlapa, especialmente *Aeshna dugesi*. De los colémbolos no existe mucha información en la literatura, han sido poco

estudiados. Se sabe que consumen detrito y los microorganismos, hongos, tejidos y residuos vegetales asociados al mismo; ocasionalmente ingieren organismos muertos.

Los hemípteros (Corixidae y Notonectidae) representan una parte muy importante del ambiente litoral lacustre, especialmente en las aguas atalashalinas. Los corixidos (Corixidae) se cuentan entre la macrofauna acuática más abundante de aguas hipo a mesohalinas, aunque una tercera parte de las especies está restringida a aguas dulces o hiposalinas. Los notonectidos se presentan en mucho menor abundancia que los corixidos. Ambos grupos son de hábitos más nectónicos que bentónicos, por lo cual en los muestreos del bentos suelen ser subestimados (Hammer 1986, Pennak 1978). En los lagos-cráter su presencia fue reducida. Los corixidos, aunque considerados omnívoros por algunos autores (Tones citado por Hammer 1986), son herbívoros y, en ocasiones, carroñeros o depredadores de larvas de quironómidos y otros dípteros, copépodos y cladóceros. Se han visto también consumiendo material flocculento integrado por un conjunto de residuos, algas, protozoos y metazoarios microscópicos. A diferencia de este grupo, los notonectidos (*Notonecta*, *Buenoa*) y los naucóridos (*Ambrysus*) son depredadores (consumidores secundarios).

Característicos de aguas dulces, los tricópteros se asocian a la zona litoral, especialmente hasta una profundidad de medio metro en donde su contribución es reducida (normalmente menos del 1% del total de los MIB). En los lagos-cráter, se encuentran también en aguas hiposalinas. Como grupo presentan una diversidad trófica amplia incluyéndose omnívoros, herbívoros, detritívoros y carnívoros. Asimismo, la forma de conseguir el alimento varía ampliamente; algunos son ramoneadores, otros filtradores de detritos, algunos más son filtradores con redes, etc. Los leptocóridos (*Oecetis*), los limneflidos (*Grensia*?) y los hidrotrífidos (*Oxyethira*) son herbívoros, mientras que los policentropódidos (*Polycentropus*) son detritívoros.

Los coleópteros son muy comunes en ambientes litorales y presentan una gran riqueza específica. A pesar de que son buenos nadadores, no se consideran nectónicos. En ámbitos atalashalinos son tres las familias más características: Dytiscidae, Hydrophilidae y Gyrinidae. Sólomente las dos primeras se encontraron en los lagos-cráter, además de la Staphylinidae, Chrysomelidae y Curculionidae. La mayoría de los coleópteros son de ambientes hiposalinos. Como grupo presentan una gran diversidad trófica, sin embargo son esencialmente consumidores secundarios (carnívoros depredadores) y, en menor grado consumidores primarios (herbívoros). Algunos grupos presentan estadios larvarios carnívoros, mientras que como adultos son herbívoros (p.e., Hydrophilidae). Los estafilínidos (*Stenus*) son carnívoros y depredan activamente. Los crisomélidos (*Donacia*) son herbívoros de macrófitas acuáticas. Los hidrotrífidos (*Tropisternus*, *Berosus*) son detritívoros y carroñeros de vegetación acuática, aunque ocasionalmente consumen

plantas y algas vivas. Los ditísicos (*Laccodytes*, *Hydroporus*) son un grupo carnívoro tanto en sus fases larvaria como adulta, depredador característico de odonatos, peces, ajolotes y otros metazoarios. Finalmente, los curculiónidos (*Curculionidae*) son herbívoros, consumiendo la vegetación acuática emergente o sumergida entre la que habitan, así como residuos vegetales.

Los dípteros se encuentran ubicados preferencialmente en el bentos profundo de los lagos, sin embargo algunas familias son residentes de la zona litoral (p.e., *Culicidae*, *Ephydriidae*, *Stratiomyidae*) y presentan una gran diversidad de especies (Hammer 1986). Esta característica se cumplió ampliamente en los lagos-cráter en donde se registraron 32 especies (45% del total). Los culícidos (*Culex*) habitan un intervalo de salinidades amplio, sin embargo algunos prefieren las aguas atalashalinas. En estas últimas pueden llegar a ser muy numerosos. Son primariamente herbívoros y ramonean el perifiton (algas, protozoos, residuos orgánicos) o filtran las partículas a través de cepillos bucales, sin embargo también llegan a consumir otras larvas de mosquitos, entomostráceos y rotíferos. Los estratiómidos (*Stratiomys*) son comunes en las zonas someras ricas en vegetación y residuos orgánicos de lagos atalashalinos. Consumen algas, residuos orgánicos y pequeños metazoarios. En aguas de elevada salinidad y alcalinas, los efídridos (*Ephydra packardii*?) son muy abundantes, incluso más comunes que los estratiómidos. Por lo anterior su presencia en aguas dulces o hiposalinas es reducida como se constató en los lagos-cráter. Aún estando a escasos metros de un pequeño estanque rico en efídridos (Tecuitlapa Norte), en el dulceacuícola Tecuitlapa no se encontró esta especie (*obs. pers.*). Son organismos estrictamente litorales que consumen micrófitas, especialmente clorofíceas y cianofíceas y se les considera herbívoros micróvoros.

Sin lugar a dudas, el grupo de dípteros con mayor diversidad son los quironómidos. Se pueden encontrar hasta 60 especies en un sólo cuerpo acuático. Se encuentran tanto en sitios con vegetación acuática como en sustratos desnudos. Algunas especies son solitarias, otras se encuentran en elevada densidad. Generalmente son más abundantes en el bentos profundo, pero se encuentran también en la zona litoral. Ejemplo de ello es la presencia comparativamente importante de *Stictochironomus* ocupando el tercer lugar de la abundancia global de los lagos-cráter. Los quironómidos (*Apedilum elachistus*, *Dicrotendipes neomodestus*, *Dicrotendipes sp1*, *Dicrotendipes sp2*, *Chironomus stigmaterus*, *Chironomus sp1*, *Chironomus sp2*, *Cryptochironomus fulvus*, *Stictochironomus*, *Parachironomus tenuicaudatus*, *Cladotanytarsus viridiventris*, *Paratanytarsus*, *Endotribelos hesperium*) son herbívoros y micrófagos que atrapan su alimento -plancton y detrito- construyendo redes en la entrada de sus tubos, las cuales consumen una vez que se han colmatado. Los tanipódidos (*Tanytus* *Apelopia*, *Procladius* *Holotanytus*, *P.*

Pisilotanytus, *Tanytarsus*, *Micropsectra spl.*, *Micropsectra sp2*, *Paramerina smithae*, *Labrundinia pilosella*) son depredadores (carnívoros) de otras larvas de insectos y oligoquetos. Finalmente, los ortocladinos (*Cricotopus*, *C. Inocladus triannulatus*, *C. silvestris*, *Psectrocladius*, *Paralimnophyes*, *Linnophyes*, *Coxyoneura*, *Bryophaenocladus*) son también herbívoros micrófagos que consumen preferencialmente algas del sedimento.

Los moluscos normalmente se consideran poco importantes en los lagos atalasoalinos, aún en los subsalinos e hiposalinos. De igual forma se pueden apreciar en este estudio. Se ven favorecidos en ambientes de aguas duras con pH elevado. El número de especies mayor se encuentra en la zona litoral a una profundidad inferior a los tres metros, sin embargo algunas especies son propias del bentos profundo. Los moluscos son típicamente herbívoros y ramonean la capa de algas que cubre la vegetación acuática, la materia vegetal muerta y, muy ocasionalmente, materia animal muerta (carroñeros). Tanto *Physa* como *Helisoma* son consumidos comúnmente por peces, aves, anfibios, hiruífidos, coleópteros, hemípteros y odonatos.

| LAGO | BIOMASA (gC.m ⁻²) | | | | | |
|-------------|-------------------------------|------|--------|--------|----------------------------|---------|
| | A.B. | FIT | MAC | P.P. | DET | TOTAL |
| ALCHICHICA | 2.25 | 1.85 | 10.00 | 14.1 | 489.58 (291.67-875.00) | 503.68 |
| ATEXCAC | 2.25 | 0.10 | 267.96 | 270.31 | 375.00 | 645.31 |
| LA PRECIOSA | 2.25 | 0.30 | 331.32 | 333.87 | 885.42 (856.17-1115.67) | 1219.29 |
| QUECHULAC | 2.25 | 1.00 | 224.40 | 227.65 | 270.83 | 498.48 |
| ALJOJUCA | 2.25 | 0.60 | 91.31 | 94.16 | 166.67 (156.25-239.58) | 260.83 |
| TECUITLAPA | 2.25 | 4.85 | 154.44 | 161.54 | 812.50 | 974.04 |

Tabla 11. Biomasa calculada para los productores primarios (P.P.) en sus componentes microfíticos (A.B. = algas bentónicas, FIT = fitoplancton) y macrofíticos (MAC = macrofíticos), así como del detrito (DET) de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla.

La biomasa de los productores primarios, calculada con base en los datos de Garzón (1990) para el fitoplancton y Ramírez-García y Novelo (1984) para las macrofitas, se presenta en la Tabla 11. Como fue mencionado en la metodología, los datos de la biomasa de las algas bentónicas para los lagos-cráter se estimaron de acuerdo a Hammer (1986) y Rowe (1983), mientras que los del detrito se calcularon con base en el contenido de materia orgánica sedimentaria.

En la Tabla 12 se presentan las biomásas aportadas por los diferentes grupos tróficos del macrobentos litoral de los lagos-cráter,

obtenidos en este estudio.

En los lagos oligotróficos pequeños los aportes alimenticios pueden tener su origen principal de su cuenca adyacente (material alóctono como polen u hojas) o bien de la producida en el lago principalmente por vía detritiva (macrófitas), no de las generada en el epilimnion (fitoplancton) (Prat 1993). Estas características se presentaron en la mayoría de los lagos-cráter de Puebla. Sin embargo y a pesar de que Tecuítlapa se distingue por ser eutrófico, la biomasa microfítica es reducida al compararla con la macrofítica. De tal manera que se puede considerar que la misma tendencia se presenta en todos los lagos. La fuente principal de materia orgánica común es la vegetal macrofítica.

| LAGO | BIOMASA (g.c.m ⁻²) | | | | | |
|-------------|--------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|--------|
| | HERBIV | DETRITI | OMNIV | CARNI-1 | CARNI-2 | TOTAL |
| ALCHICHICA | 0.3579 (0.1214-0.5988) | 0.9450 (0.5581-1.5052) | 0.0000 (0.0000-0.0000) | 0.2021 (0.0240-0.3105) | 0.2160 (0.0000-0.5318) | 1.7210 |
| ATEXCAC | 0.7981 | 0.6568 | 0.0000 | 0.0240 | 0.1320 | 1.6109 |
| LA PRECIOSA | 0.4215 (0.3124-0.6228) | 0.7102 (0.4713-0.7630) | 0.3071 (0.2101-0.4117) | 0.0850 (0.0622-0.0980) | 0.0627 (0.0188-0.1556) | 1.5867 |
| QUECHULAC | 0.6109 | 0.1690 | 0.2328 | 0.0353 | 0.0015 | 1.0495 |
| ALJOJUCA | 0.3725 (0.1759-0.5551) | 0.4759 (0.4182-0.5316) | 0.0521 (0.0224-0.0760) | 0.0000 (0.0000-0.0000) | 0.0020 (0.0000-0.0045) | 0.9025 |
| TECUITLAPA | 0.7110 | 0.2598 | 0.0000 | 0.3323 | 1.3426 | 2.6457 |

Tabla 12. Biomasa calculada para los diferentes grupos tróficos que integran a los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. (HERBIVOROS, DETRITIVOROS, OMNIVOROS, CARNIVOROS primarios -1 y secundarios -2).

Composición Trófica

En Alchichica (Fig. 25), la biomasa porcentual de los detritívoros fue la mayor [54.91% (45.6-65.4%)], seguido por los carnívoros y herbívoros en porcentajes similares [24.3% (17.5-27.4%) y 20.8% (7.7-29.6%) respectivamente]. En Atexcac (Fig. 25) predominó la biomasa de los herbívoros (49.54%) seguido de cerca por los detritívoros con 40.77% y, por último, los carnívoros con 9.68%. En La Preciosa (Fig. 25) los detritívoros proporcionaron la mayor biomasa

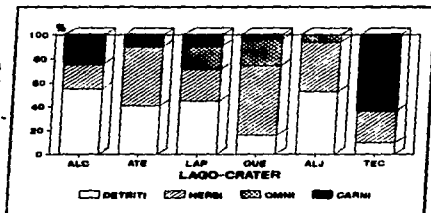


Fig. 25. Contribución porcentual de la biomasa (g.c.m⁻²) por categorías tróficas de los MIB de los lagos-cráter de Puebla.

[44.76% (41.4-50.2%)] , seguida por los herbívoros [26.57% (22.5-29.9%)] , cifra similar a la alcanzada por los omnívoros [19.36% (12.0-25.4%)] y , finalmente, los carnívoros con un 9.31% (5.7-14.5%). En Quechulac (Fig. 25) dominaron los herbívoros (58.21%) , seguido de los omnívoros (22.18%) , quienes desplazaron a un tercer puesto a los detritívoros (16.1%) y , en último lugar, los carnívoros (3.51%). En Aljojuca (Fig. 25) dominaron los detritívoros [52.73% (40.5-65.3%)] seguidos por los herbívoros [41.28% (24.2-53.5%)] y , con cifras reducidas, los omnívoros [5.78% (2.4-10.5%)] y los carnívoros [0.22% (0.0-0.24%)] . En Tecuitlapa (Fig. 25) la biomasa de los carnívoros fue la más elevada con 63.31% , proseguida por los herbívoros (26.87%) y los detritívoros (9.82%). En general, la biomasa predominante se dió a nivel herbívoros (Atexcac y Quechulac) o detritívoros (Alchichica, La Preciosa y Aljojuca). La excepción fue Tecuitlapa en la cual los carnívoros fueron los que aportaron la mayor biomasa.

Esta última observación resulta interesante ya que, siendo Tecuitlapa un lago con vegetación acuática y fitoplancton abundantes debido a su avanzado estado de eutrofia, los aportes alimenticios son eminentemente autóctonos vía fitoplancton o macrófitas. Con ello se deberían de haber visto favorecidos los organismos herbívoros principalmente vía fitoplancton y/o los detritívoros vía fitoplancton no palatable o macrófitas debido a que, en éstas últimas, la descomposición del material rico en celulosa es muy lento (Margalef 1983). Sin embargo, aunque el número de especies herbívoras en Tecuitlapa fue el más elevado, la biomasa aportada por éstas fue reducida. En contraparte, los odonatos carnívoros *Aeshna dugesi* y *Enallagma praevarum* predominaron en este lago. Este hecho coincide con lo encontrado en el lago George en que a pesar de que la biomasa fitoplanctónica es muy elevada, los herbívoros son reducidos debido a que pocos organismos consumen el alga (cianobacteria) dominante *Microcystis* -el mismo género que en Tecuitlapa- (Payne 1986). Las cianobacterias coloniales así como las diatomeas filamentosas son consideradas por Galat et al. (1981) como no palatables; por lo tanto, este tipo de algas entran en la red alimentaria vía detrito y no herbívoros una vez que han sido "acondicionadas" (incremento en su valor nutricional) por los microorganismos.

Adicionalmente, hay que recordar que Tecuitlapa posee la biomasa promedio más elevada de todos los lagos-cráter (6.3496 g.m⁻²). Una posible explicación a la dominancia de biomasa de carnívoros en Tecuitlapa, es que los odonatos se están alimentando mayoritariamente de larvas de peces o presentan canibalismo, como lo menciona McCafferty (1981). Lo anterior es posible ya que Tecuitlapa posee una gran cantidad de carpas introducidas (*Cyprinus carpio* y *Carassius auratus*) en número superior a la de los demás lagos-cráter (Alvarez 1950). Siendo un lago somero y rico en vegetación sumergida, la proximidad de los odonatos y

Las larvas de peces facilita su depredación.

La biomasa combinada de los herbívoros, que obtienen su alimento de la vía autotrófica y de los detritívoros que lo hacen por vía detritívora (Fig. 25), fue predominante en cinco de los seis lagos-cráter: 75.7% (72.6-82.5%) en Alchichica, 90.3% en Atexcac, 71.33% (67.8-73.5%) en La Preciosa, 74.31% en Quechulac y 94.01% (89.5-97.5%) en Aljojuca. Sin embargo, una vez más, en Tecuitlapa resultó ser muy reducida en comparación con los otros lagos-cráter con un 36.69%, ya que las larvas de odonatos son de talla superior al resto de los invertebrados. *Aeshna dugesi* que domina numéricamente y en biomasa a *Enallagma praevarum* debido a su mayor robustez explica esta diferencia.

En la Fig. 26 se presenta la cadena alimentaria generalizada para la zona bentónica litoral de los lagos-cráter de Puebla. La asignación de las especies a los distintos niveles tróficos fue bibliográfica. Esto limita el poder establecer valores de asimilación ya que, como lo menciona, Rigler (1980), demasiadas especies animales ocupan posiciones intermedias; sin embargo, para el cálculo realizado se asignaron a un nivel determinado. La fuente de aporte de material orgánico al sistema bentónico litoral son los productores primarios: algas del fitoplancton, macrófitos sumergidos y emergentes y microfitoros. En los lagos-cráter, la contribución fitoplanctónica fue reducida en comparación con la macrofítica (1:5.4 en Alchichica hasta 1:11,044 en La Preciosa), que a su vez fue catalogada dentro de la porción inferior (máxima de $1 \text{ kgDW}\cdot\text{m}^{-2}$) del intervalo de biomasa registrado para ambientes tropicales (0.5 a $4.3 \text{ kgDW}\cdot\text{m}^{-2}$). A pesar de que Tecuitlapa es un lago eutrófico en el cual se determinó la mayor biomasa fitoplanctónica ($4.85 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$) de los lagos-cráter, las macrófitas sumergidas se desarrollan en forma masiva proporcionando una biomasa elevada ($154.44 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$), aunque moderada al compararla con la de otros lagos-cráter. Lo anterior concuerda ampliamente con lo observado por Payne (1986) quien menciona que la biomasa de las plantas acuáticas es muy alta comparado con la de otros elementos de la comunidad. Más aún, cuando se comparan productores primarios la diferencia puede ser de varios órdenes de magnitud, como en este caso.

Los lagos con mayor presencia de macrófitas emergentes (p.e. La Preciosa, Atexcac y Quechulac) presentaron una mayor biomasa de productores primarios debido a que los macrófitos emergentes requieren

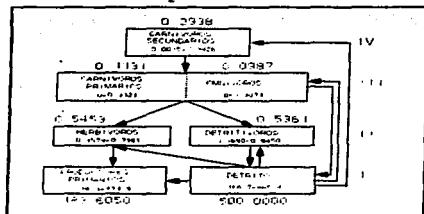


Fig. 26. Esquema diagramático de la cadena alimentaria de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla (Valores en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$).

de la elaboración de una estructura de soporte tridimensional para capturar la luz, la cual perdura por largos periodos de tiempo retrasando su incorporación a otros niveles tróficos. En Alchichica, Aljojuca y Tecuítlapa se presentaron los valores menores de biomasa macrofítica. Es muy probable que esto se deba a que las enraizadas sumergidas poseen en general menor biomasa que las emergentes debido a que, por estar flotando en el agua, no requieren de una estructura de soporte tan compleja como la de las emergentes y, además están constituidas por agua en un gran porcentaje (Payne 1986). Adicionalmente, en su mayor proporción, las macrofitas pasan al siguiente nivel trófico por la vía detrítica y no por la vía de la herbivoría (Margalef 1983). Consecuentemente, los herbívoros presentes en la zona litoral de los lagos-cráter son alguívoros en su mayor parte (p.e., el anfípodo talitrido *Hyaletta azteca* y el díptero quironómico *Stictochironomus*) y, en forma minoritaria, consumidores de vegetación macrofítica (p.e., los tricópteros hidrofilidos y los coleópteros crisomélidos y curculiónidos). Este hecho no es extraño ya que pocas especies encuentran palatables los materiales celulósicos por lo que, como se mencionó, las macrofitas favorecen la vía detrítica y no la herbivoría.

Aunque muchos autores han descrito que la energía fitoplanctónica fluye a través de la vía de la herbivoría, información reciente apoya la hipótesis de que la vía de los detritos puede ser de igual importancia (Galat et al. 1981). En cinco de los seis lagos-cráter se presenta una de las dos situaciones anteriores: la energía fluyendo predominantemente a través de los herbívoros (Atexcac y Quechulac) o de los detritívoros (Alchichica, La Preciosa y Aljojuca). En Alchichica, Atexcac y Aljojuca, al existir una gran cantidad de material vegetal detrítico, los detritívoros se ven favorecidos por esta situación y se desarrollan en forma abundante (p.e., el anélido tubífido *Limnodrilus hoffmeisteri*). Cuando el alimento principal es detrítico, los detritívoros pequeños (como los oligoquetos) se favorecen y, en consecuencia, los microcarnívoros (p.e., el díptero quironómico *Procladius*) frente a los fitófagos (p.e., el díptero quironómico *Chironomus*) (Prat 1993).

En Atexcac y, especialmente, en Quechulac donde predominan los herbívoros (p.e., el anfípodo talitrido *Hyaletta azteca*), la forma de la cuenca presenta pendientes pronunciadas, por lo cual son los dos lagos que poseen la zona litoral más reducida. Es probable que el material detrítico de las macrofitas no permanezca en la reducida zona litoral, sino que sea exportado por las corrientes al ambiente límnetico (pelágico). Consecuentemente, el material vegetal disponible es probablemente en forma mayoritaria microfítico (microfitobentos), lo cual favoreció la dominancia de fitófagos. Por último, la dominancia de carnívoros en Tecuítlapa fue explicada con anterioridad y está fundamentada en los hábitos piscívoros o caníbales de los odonatos

| | GRUPO TAXONOMICO | ABREVIATURA | IDENTIFICADOR DE ESPECIE |
|----|---|-------------------|--|
| 1 | Tricladida | Tricla | 69 |
| 2 | Nematoda | Nemat | 50 |
| 3 | Tubificidae y Enchytraeidae | Tubif Enquit | 30,45,71 |
| 4 | Naididae | Naidido | 22-24,49,59 |
| 5 | Hirudinea | Hirudi | 35-37 |
| 6 | Amphipoda | Anfipo | 38 |
| 7 | Cambaridae | Cambari | 8 |
| 8 | Baetidae | Efemer | 7 |
| 9 | Odonata | Odon | 1,29 |
| 10 | Isotomidae | Colem | 42 |
| 11 | Corixidae | Corixi | 14 |
| 12 | Notonectidae y Naucoridae | Notonec Naucor | 2,6,51 |
| 13 | Leptoceridae, Limnephilidae e Hydroptilidae | H Tricop | 33,41,53,63 |
| 14 | Policentropodidae | D Tricop | 58 |
| 15 | Staphylinidae y Dytiscidae | C-2 Coleop | 40,44,64 |
| 16 | Chrysomelidae y Curculionidae | H Coleop | 12,21,28 |
| 17 | Hydrophilidae | D Coleop | 4,39,70 |
| 18 | Culicidae, Stratiomyidae y Ephydriidae | Diptera Varios | 20,32,66 |
| 19 | Chironominae y Orthocladinae | Quiro Ortocla | 3,5,9-11,13, 15-19, 25-27,31,46,53,54,56,62,65 |
| 20 | Tanypodinae | Tanypo | 43,47,48,55,60,61,67,68 |
| 21 | Mollusca | Molus | 34,57 |

Tabla 13. Grupos formados por similitud taxonómica y trófica para la elaboración del diagrama de la red alimentaria de los MIB de la zona bentónica litoral de los lagos-cráter de Puebla.

De acuerdo a Payne (1986) la complejidad de un ecosistema producto del número de especies, su equitatividad y la frecuencia y grado de interacciones entre éstas, se expresan como complejidad. Asimismo, los ecosistemas más complejos se han considerado tradicionalmente más estables, aunque existe evidencia de que esto puede ser al revés. En general, la zona litoral de los lagos-cráter presenta una riqueza

específica de MIB de moderada a elevada lo cual los sitúa como sistemas potencialmente complejos. Sin embargo, en todos ellos la equitatividad o grado de repartición de la abundancia entre las especies es muy reducida, lo cual sugiere una baja complejidad. El número de interacciones entre las especies se desconoce, sin embargo se propone un diagrama teórico-bibliográfico (Fig. 27) que, para los fines de este trabajo, representa un avance en el conocimiento del funcionamiento del ecosistema.

Si bien la riqueza específica no refleja una tendencia clara del efecto de la salinidad sobre la estabilidad de los lagos-cráter, la equitatividad ($r = -0.61$, $p < 0.05$) y la diversidad específica ($r = -0.63$, $p < 0.05$) muestran claramente que los lagos más salinos son los que presentan la menor equitatividad y diversidad específica, signos ambos de estabilidad reducida. Con base en esta información, el eje de evolución de menor a mayor estabilidad y, por lo tanto, complejidad del ecosistema, sería el siguiente: Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuítlapa.

Resulta extraño el hecho de que el único lago-cráter eutrófico sea el que presenta la mayor complejidad y estabilidad ya que, una característica asociada a la eutrofización es la disminución en la diversidad y equitatividad, con un aumento en la densidad (Margalef 1983). A este respecto surgen dos posibilidades. La primera es que, como se ha demostrado (Odum 1980), pueden existir dos intervalos diferentes de diversidades óptimas: uno de diversidad elevada, correspondiente a los ecosistemas movidos por una fuente baja de energía (solar) y otro, de baja diversidad, correspondiente a los ecosistemas subvencionados con grandes cantidades de materia o energía, como es el caso de Tecuítlapa. La segunda es que, a pesar de que en forma global los lagos-cráter varían de estado trófico, los macroinvertebrados bentónicos revelan que la zona litoral de todos ellos es eutrófica y, por lo tanto, las diferencias que presentan son mínimas.

Con base en lo anterior, se puede considerar que los lagos-cráter salinos resultaron más simplificados que los dulceacuicolas. Un apoyo a lo anterior es que el porcentaje conformado por las dos especies más importantes siguió un patrón decreciente muy similar al expresado por la diversidad: Alchichica (98%), Atexcac (95%), La Preciosa (91%), Aljojuca (84%), Quechulac (81%) y Tecuítlapa (72%).

De acuerdo a Williams y Feltmate (1992) la influencia de la estabilidad (permanencia en el tiempo) y la adversidad del hábitat (expresada por la salinidad, pH o contaminación) sobre el número y tipo de ordenes de insectos acuáticos refleja que la adversidad ambiental reduce la diversidad. Como la estabilidad del hábitat está expresada en término de variación temporal del volumen acuático y, en los lagos-cráter, éste no varió en forma apreciable durante el muestreo, la estabilidad se consideró similar para todos ellos. Lo que si resultó

diferente es la adversidad de hábitat.

Los lagos-cráter se localizan entre la adversidad baja y media de acuerdo a su contenido salino (baja en los dulceacuifcolas y media en los atalasalinos). Los taxa de insectos favorecidos por esta circunstancia son los tricópteros y los dípteros y, en mucho menor medida, los colémbolos, los efemerópteros, los hemípteros, los coleópteros y los odonatos. La adversidad reduce la variedad de órdenes de insectos favoreciendo sólo a los halotolerantes y halobiontes. Sin lugar a dudas, los dípteros fueron el grupo de insectos más favorecido los cuales representaron una elevada riqueza específica. Sin embargo, del total de insectos, sólo el díptero quironómido *Stictochironomus* presentó una abundancia superior al 1%.

3.3. Interacción Ambiente-Organismo

Influencia de la Salinidad en la Estructura y Funcionamiento Comunitario

En este apartado se discuten las hipótesis planteadas en la introducción acerca de la importancia del factor salinidad en la estructuración y funcionamiento comunitario. Hay que recordar que si bien existe una división entre la estructura (fluctuación espacio-temporal en el número de individuos y especies) y la función (tipo y cantidad de energía que fluye a través del sistema) de los ecosistemas, ésta es artificial, ya que cuando se estudia el cambio temporal de la biomasa o números, se están midiendo cambios tanto funcionales como estructurales (Gray 1981).

Salinidad y Abundancia-Biomasa

Se ha establecido que los lagos hipersalinos poseen una baja abundancia y biomasa mientras que muchos lagos hiposalinos las presentan elevadas (Hammer 1986), sin embargo se ha encontrado que las abundancias máximas ($\approx 3,200 \text{ org.m}^{-2}$) y biomasa ($\approx 7 \text{ gDW.m}^{-2}$) se registran a salinidades intermedias alrededor de los 14 g L^{-1} (Timms et al. 1986).

Coincidiendo con lo registrado por Timms (1981, 1983) en los lagos australianos de salinidad entre 7 y 8 g L^{-1} , en los lagos-cráter se presentó un pico de biomasa en Alchichica ($\approx 7 \text{ g L}^{-1}$) con una biomasa promedio de 4.1304 g.m^{-2} . Sin embargo, la biomasa determinada en Tecuitlapa con una salinidad promedio de 1 g L^{-1} fue de 6.3496 g.m^{-2} . Lo mismo se detectó en Atexcac (6.0 g L^{-1}) que, aunque presentó una biomasa superior (3.8662 g.m^{-2}) a los dulceacuifcolas Quechulac (2.5187 g.m^{-2}) y Aljojuca (2.1660 g.m^{-2}), fue similar a la del también dulceacuifcola La Preciosa con 3.8079 g.m^{-2} . La falta de correlación entre la salinidad y la biomasa y la salinidad y la abundancia ha sido descrita por Timms et

a1. (1986) para lagos canadienses. Sin embargo, la abundancia se comportó de manera similar a lo descrito por Timms (1981, 1983) para lagos australianos con un pico de abundancia en los dos lagos más salinos (54,158-55,337 org.m⁻²) y menores abundancias en los dulceacuícolas (17,868-36,495 org.m⁻²).

La explicación de la elevada biomasa de Tecuitlapa, que se encuentra por encima de lo esperado de acuerdo a su salinidad (Hammer 1986), deriva en parte de su estado trófico (eutrófico) como ha sido establecido para otros lagos de características similares como el Humboldt Lake (Timms et al. 1986). A pesar de lo anterior, Tecuitlapa es el lago con menor abundancia. La explicación a este comportamiento es que, en biomasa, los organismos dominantes (larvas de odonatos) son de mayor talla promedio que la del resto, esto es, un número reducido de organismos proporcionan la mayor biomasa.

El ordenamiento de los lagos-cráter de mayor a menor biomasa (TEC<ALC<ATE<LAP<QUE<ALJ) no correspondió al ordenamiento en cuanto a su salinidad (QUE<ALJ<LAP<TEC<ATE<ALC). La curva de regresión entre la salinidad y la biomasa linearizada logarítmicamente de las estaciones de los lagos-cráter tuvo una correlación baja y no significativa ($y=0.137x+3.195$, $r=0.26$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.10$). Asimismo, el ordenamiento de los lagos-cráter de menor a mayor abundancia (TEC<ALJ<QUE<LAP<ATE<ALC) tampoco correspondió al ordenamiento en cuanto a su salinidad (QUE<ALJ<LAP<TEC<ATE<ALC). Sin embargo, la curva de regresión entre la salinidad y la abundancia linearizada logarítmicamente de los lagos-cráter mostró una correlación elevada y altamente significativa ($y=0.0393x+5.611$, $r=0.67$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.01$).

Salinidad y Riqueza Específica

La correlación negativa observada en un amplio intervalo de salinidades entre la riqueza específica y la salinidad (Hammer 1986) sustenta la creencia general de que ésta es muy importante en la determinación de la fauna presente en cualquier localidad (Williams et al. 1990). Sin embargo, también es importante considerar el intervalo de salinidades implicado en el análisis. De cualquier manera, existen una serie de estudios que apoyan la existencia de una tendencia general hacia la disminución de la riqueza específica con un incremento en la salinidad, por ejemplo los de Aladin y Plotnikov (1993), Colburn (1988), Dejoux (1993), Egorov (1993) y Hammer et al. (1990) entre otros.

Los lagos-cráter se encuentran en el intervalo de los lagos dulceacuícolas y los "más dulces" de los atalashalinos. En este intervalo se presentan, comúnmente, las riquezas específicas más elevadas como fue encontrado por Timms et al. (1986) para lagos canadienses. De hecho, estos autores encontraron una regresión

significativa a 0.01% entre la riqueza específica y la salinidad. A pesar de que Williams et al. (1990) demuestran la falta de correlación entre la salinidad y la riqueza específica a salinidades intermedias (10-30, 30-50, 50-100 y 100-200 g L⁻¹), en los extremos de la escala (0.3-10 y > 200 g L⁻¹) ésta permanece altamente significativa. Sin embargo, dentro de los lagos-cráter, cuyas salinidades se encuentran en el intervalo altamente significativo encontrado por Williams et al. (1990), no se definió un patrón característico ya que, el ordenamiento de los lagos de menor a mayor riqueza específica (ATE<ALJ<LAP<QUE<TEC<ALC) no correspondió al ordenamiento en cuanto a su salinidad (QUE<ALJ<LAP<TEC<ATE<ALC). La curva de regresión entre la salinidad y la riqueza específica linearizada logarítmicamente de las estaciones de los lagos-cráter presentó un valor bajo de correlación no significativa ($y = -0.299x + 22.267$, $r = 0.18$, $n = 14$, $g.l. = 12$, $p < 0.10$).

Salinidad y Composición

Williams et al. (1990) mencionan que la salinidad, en forma general, determina la composición comunitaria en los lagos. De hecho, en intervalos de salinidad amplios se muestra una correlación significativa entre ambos parámetros, no así en intervalos medios de salinidad. No obstante, hasta una salinidad alrededor de 10 g L⁻¹, la correlación es altamente significativa. Las especies que habitan en salinidades intermedias poseen, asimismo, intervalos de tolerancia amplios, cuando se comparan con las que se encuentran en salinidades inferiores a los 10 g L⁻¹. En este último caso, que es el espectro que incluye a los lagos-cráter, presenta especies con intervalos de tolerancia estrechos.

Estas características harían presuponer que en los seis lagos-cráter se presentaría una composición comunitaria similar. Sin embargo, éste no es el caso. Como se explicó con anterioridad (ver composición faunística), existió una variación tanto en la riqueza específica como en la abundancia (biomasa).

De lo anterior se puede concluir que los lagos como distrito lacustre, compartieron un número bajo de especies comunes, a pesar de que este hecho no concuerda con lo sugerido por Hammer et al. (1990), Timms et al. (1986) y Williams et al. (1990), entre otros, con relación a que los grupos de lagos poseen una fauna en común.

Timms et al. (1986) reconoce al anélido tubificido *Limnodrilus profundicola* y al díptero quironómico *Procladius freemani* como organismos típicos de agua dulce tolerantes a cierto grado de salinidad (1.3-3.2 g L⁻¹) y al anfípodo talítrido *Hyalella asteca*, al donato coenagrínido *Enallagma clausum* y a los dípteros quironómicos *Chironomus annularis* y *Cryptochironomus* como organismos típicos de agua dulce más tolerantes a la salinidad (5.5-22.5 g L⁻¹). Mientras que los dípteros quironómicos *Tanytus nubifer* y *Cricotopus ornatus* son organismos

halofílicos que habitan en intervalos de salinidad amplios pero no son típicos en aguas subsalinas (5-29.4 g L⁻¹). Finalmente, el díptero efídrido *Ephydra* es un halobionte presente solamente en aguas salinas (71 g L⁻¹). De manera similar, Hammer et al. (1990) reconoce un grupo de organismos propios de aguas poco salinas (3-10 g L⁻¹) indicado por la presencia importante de los dípteros quironómidos *Chironomus plumosus* y *Procladius freemani*, otro de aguas hipo-mesohalinas (10-38 g L⁻¹) indicado por el anfípodo talítrido *Hyalella azteca*, el odonato coenagrionido *Enallagma clausum* y los dípteros quironómidos *Chironomus annularis* y *Cryptochironomus*. Hay que aclarar que, a pesar de que el anfípodo talítrido *Hyalella azteca* fue abundante en este grupo, es indicador de un amplio intervalo de salinidades. En el tercer grupo, el díptero quironómido *Cricotopus ornatus* fue el indicador de mesohalinidad (30-63 g L⁻¹). Finalmente, Williams et al. (1990) presentan los intervalos de salinidad en donde registraron a una biota diversa, de los cuales se pueden mencionar a los de aguas hiposalinas (0-6 g L⁻¹) como el molusco gastrópodo *Physa*, el díptero quironómido *Corynoneura* y los anélido hirudíneos; los de ámbitos mesohalinos (0-60 g L⁻¹) representados por oligoquetos, efídridos, los dípteros quironómidos *Chironomus occidentalis*, *Paratanytarsus*, *Procladius paludicola* y el coleóptero hidrofílido *Berosus australiae*. En los hábitats hipersalinos (5-105 g L⁻¹) se presentó el díptero quironómido *Tanytarsus*.

Con base en los taxa (familias, géneros o especies) que se registraron en los lagos anteriores y que resultaron ser dominantes en los lagos-cráter, se pudo caracterizar a la biota de MIB litorales como constituida por organismos típicamente dulceacuifícolas tolerantes a la salinidad y por organismos dulceacuifícolas característicos. Hay que hacer notar que se presentaron algunas especies indicadoras de ambientes meso e hipersalinos pero de ninguna manera importantes numéricamente ni en biomasa.

Salinidad y Diversidad Específica

A pesar de que existen diversos autores que establecen que la diversidad disminuye conforme se incrementa la salinidad (Hammer 1986), en pocos estudios se ha obtenido una correlación estadísticamente significativa, como es el caso presentado por Timms et al. (1986) en lagos canadienses. Sin embargo, el mismo autor (Timms 1981, 1983) no encontró un patrón bien definido sino simplemente una tendencia estadísticamente no significativa para los lagos australianos.

En los lagos-cráter se presentó también una tendencia más que un patrón bien establecido. El ordenamiento de los lagos de menor a mayor diversidad (ALC<ATE<LAP<QUE<ALJ<TEC) no correspondió, estrictamente, al ordenamiento en cuanto a su salinidad (QUE<ALJ<LAP<TEC<ATE<ALC). La curva de regresión entre la salinidad y la diversidad específica

linearizada logarítmicamente de las estaciones de los lagos-cráter presenté una correlación inversa y significativa ($y = -0.0264x + 0.1892$, $r = 0.64$, $n = 14$, $g.l. = 12$, $p < 0.05$). En este caso, los lagos más salinos fueron los menos diversos, mientras que los dulceacuícolas fueron los más diversos, lo cual apoya la existencia de un patrón general de correlación negativa entre la salinidad y la diversidad observada por Hammer (1986), Timms (1981), Timms et al. (1986) y otros.

En general, la salinidad tiene un efecto sobre la diversidad de los lagos-cráter, siendo más reducida en los lagos salinos y más elevada en los dulceacuícolas. Asimismo, se puede establecer que la salinidad, de una u otra forma, determinó la estabilidad y por lo tanto la complejidad de los lagos, siendo ambas más reducidas en los lagos salinos y más elevadas en los dulceacuícolas. Con base en lo anterior, el orden propuesto de sucesión para los lagos-cráter puede ser establecido sencillamente en dos pasos: de los atalashalinos (Alchichica y Atexcac) caracterizados por una menor diversidad, estabilidad y complejidad a los dulceacuícolas (La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa) con una mayor diversidad, estabilidad y complejidad. Al realizar este mismo análisis para cada lago-cráter, la tendencia no es tan marcada y se encuentran algunas modificaciones. Sin embargo, si se considera que las diferencias de salinidad entre los lagos dulceacuícolas son mínimas (0.1 a 1 g L⁻¹) en comparación con la diferencia entre los dulceacuícolas (0.1 - 1 g L⁻¹) y los salinos (6 - 7.4 g L⁻¹), esta variación en el orden esperado resulta comprensible.

La conclusión de un sinnúmero de trabajos realizados en diversas localidades (p.e., Colburn 1988, Galat et al. 1988, Hammer y Haseltine 1988, Melack 1988, Timms 1983, Wood y Talling 1988) indica que, aunque existe una tendencia global o general a relacionar la salinidad con la composición, la abundancia, la diversidad y la riqueza específica de las comunidades, se presentan excepciones lo que hace difícil establecer un patrón definido a este respecto. Al parecer, otros factores adicionales a la salinidad pueden estar implicados. Las observaciones aquí presentadas apoyan la idea, sumariada por Williams et al. (1990), con respecto a que a pesar de que la salinidad es un factor abiótico importante para determinar una serie de parámetros comunitarios como la composición, la abundancia, la diversidad y la riqueza específica, posiblemente otros factores bióticos y abióticos en forma conjunta con la salinidad pudieran explicar las variaciones particulares en cada localidad u organismo.

Con base en lo anterior, se presentan a continuación otros factores ambientales que pueden estar implicados en la estructura y funcionamiento de las comunidades de MIB litorales de los lagos-cráter de Puebla. La presencia y porcentaje de cobertura vegetal favorece un incremento en la riqueza específica y la abundancia (Hammer et al. 1990, Swanson y Hammer 1983, Timms 1981). En los lagos-cráter esta relación se

presentó en forma evidente con la riqueza específica ($y=0.027x+1.1556$, $r=0.72$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.05$), pero no con la biomasa ($p<0.10$) ni con la abundancia ($p<0.10$). El trabajo de Magalhães (1993) coincide parcialmente con lo observado en los lagos-cráter y señala que la riqueza específica y la abundancia siguen el mismo patrón que la biomasa vegetal. Lo anterior sugiere que la vegetación acuática está funcionando como aprovisionadora de microhábitats (Beattie 1982, Harman 1972) y, en menor medida, como fuente de alimento, pero no como sitio de protección rico en organismos.

Otro parámetro muy relacionado con los organismos bentónicos es la textura del sedimento (Weber 1973). Swanson y Hammer (1983), Prat (1993) y Timms (1981) encontraron que la riqueza específica era mayor en sedimentos gruesos -principalmente arenas- (que proporcionan una mayor heterogeneidad y bajas posibilidades de depósitos orgánicos) de zonas protegidas, que en sedimentos finos limosos floculentos o sujetos a la acción del oleaje y del viento. En el caso de los lagos-cráter se encontró una relación entre la biomasa y la textura sedimentaria ($y=0.1316x+0.3715$, $r=0.66$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.05$). Las biomazas mayores se presentaron en los sedimentos más finos. Esta controversia aparente se explica al considerar que todos los sedimentos de los lagos-cráter son principalmente gravas y arenas y, en mucho menor medida, lodos. Adicionalmente, las zonas más protegidas fueron, asimismo, las que presentaron mayor biomasa coincidiendo con los autores mencionados. Sin embargo, al igual que Rieradevall et al. (1993), no se encontró una correlación significativa entre la abundancia (densidad) y la textura sedimentaria. En forma conjunta, la relación entre biomasa y contenido de materia orgánica en el sedimento fue elevada ($y=0.0299x+0.3553$, $r=0.65$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.05$). La interpretación de esta combinación es que el contenido de materia orgánica está en relación con la textura sedimentaria ($r=0.62$, $p<0.05$), lo cual es una fuente de alimento para los organismos que incrementan su biomasa. La concentración de carbonatos sedimentarios también presentó una relación elevada con la biomasa ($y=0.0124x+0.433$, $r=0.69$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.05$), este hecho derivado de su correlación con la textura ($r=0.73$, $p<0.01$). Sumarizando, los sedimentos más finos presentaron mayores concentraciones de materia orgánica y carbonatos, así como biomazas más elevadas.

Prat (1993) encontró que para los embalses españoles el oxígeno es un factor importante en la variedad y la abundancia de los MIB. En los lagos-cráter, el oxígeno disuelto se correlacionó con la biomasa de MIB ($y=0.0624x+0.0502$, $r=0.74$, $n=14$, $g.l.=12$, $p<0.01$) y, en menor medida ($r=0.51$, $p<0.10$), con la riqueza específica. En este momento es conveniente aclarar que, aunque estadísticamente las correlaciones mencionadas con la biomasa y riqueza específica son significativas, de la exploración gráfica de las mismas se aprecia que más que patrones definitivos, éstas son tendencias generales.

En conclusión, la presencia de vegetación acuática abundante, textura arenosa con contenido elevado de material orgánico y carbonatos, buena oxigenación y protección a la acción del viento y oleaje (que se traduce en una estabilidad sedimentaria) favorecen una mayor riqueza específica y biomasa de MIB. Se puede observar que, como se mencionó con anterioridad, en forma adicional a la salinidad, otros parámetros ambientales como los citados parecen jugar también un papel importante en la determinación de la biomasa de los MIB, principalmente y, en menor medida, en la riqueza específica de los mismos.

Influencia de la Saprobiidad y el Estado Trófico en la Estructura y Funcionamiento Comunitario

Para evaluar el estado de forzamiento (*sensu* Margalef 1983) de los sistemas litorales de los lagos-cráter, se emplearon las dos aproximaciones consideradas por Tuffery (1979) y Vernaux (1979) con base en los MIB: indicadores comunitarios (p.e., diversidad específica) e indicadores biológicos.

Como se mencionó anteriormente, la diversidad específica calculada para la zona litoral de los diferentes lagos-cráter con base en los MIB indica claramente que existe una "contaminación moderada" *sensu* Branco (1984). El término "contaminación", en este caso, indica la presencia de un agente estresante de la comunidad de MIB, pudiendo ser la saprobiidad o el estado trófico.

Si se analiza la composición y estructura comunitaria de los MIB de acuerdo a indicadores biológicos, se presenta una situación clara de la influencia de la materia orgánica. Con respecto a la composición (especies indicadoras), los organismos característicos de los lagos-cráter son el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*, el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y el díptero quironómido *Stictochironomus*. De acuerdo a Weber (1973) y Klemm et al. (1990), tanto *Limnodrilus hoffmeisteri* como *Stictochironomus* son especies tolerantes a la presencia de materia orgánica putrescible, mientras que *Hyalella azteca* es considerada facultativa.

Tradicionalmente, densidades elevadas de tubificidos han sido consideradas indicadoras de contaminación orgánica, especialmente si el porcentaje de saturación de oxígeno es del 10 al 60% (Brinkhurst 1971, 1975). Sin embargo, si bien en este estudio las densidades de tubificidos son equiparables a las encontradas en ambientes contaminados con materia orgánica, los porcentajes de saturación de oxígeno determinados fueron superiores al 70% en todos los casos. A pesar de lo anterior, se tendría que tomar en cuenta que el número de organismos puede ser significativo especialmente en aquellos casos en los que la contaminación orgánica es evidente. Sin embargo, las mismas especies indicadoras pueden estar presentes también en aguas limpias y sus

microhábitats pueden estar "natural o aparentemente contaminados" por hojas u otro tipo de material orgánico de descomposición lenta, tal como se detectó en varias de las estaciones muestreadas. Lo anterior sugiere que la zona litoral de los lagos-cráter no se encuentra alterada por un exceso de materia orgánica *sensu estricto*.

La presencia de una especie no es un indicador seguro de contaminación, por lo que el análisis de la comunidad es el indicador más útil (Wilber 1969). Por ejemplo, baste mencionar que *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Tubifex tubifex* se han encontrado formando parte de tres tipos diferentes de asociaciones: la indicadora de contaminación orgánica, la de aguas limpias y la de aguas eutróficas (Brinkhurst y Cook 1974, Margalef 1983). La diferencia entre una y otra asociación radica en el porcentaje de dominancia de estas especies, así como con qué otras especies se encuentran coexistiendo. Con base en lo anterior, se procedió a evaluar la estructura comunitaria como indicador biológico.

Con el objeto de determinar el grado de saprobiedad expresada por toda la comunidad de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter y no solamente por los organismos dominantes, se calculó el índice saprobio de Pantle y Buck (citado por Sládeček 1973). El valor saprobio de las especies determinadas se obtuvo de las listas de organismos como indicadores de saprobiedad de Sládeček (1973) y Sládeček et al.

(1981). Cuando las especies no se encontraron citadas, se recurrió a considerar el valor saprobio del género. Los valores del índice fluctuaron entre 2.36 (S-mesosaprobiedad) en Quechulac, hasta 3.11 (α -mesosaprobiedad) en La Preciosa (Fig. 28). El ordenamiento de los lagos-cráter fue, de menor a mayor saprobiedad: QUE (2.36) < TEC (2.71) < ATE (2.91) < ALC [3.0 (2.82-3.35)] < LAP [3.11 (3.03-3.20)] < ALJ [3.04 (2.88-3.19)]. Cabe hacer notar que, a pesar de que Quechulac es S-mesosaprobio (2.36), se encuentra muy cerca del inicio de la α -mesosaprobiedad (2.50). El índice de Pantle y Buck confirma el estado saprobio de la zona litoral expresado por las especies dominantes.

A pesar de ser procesos diferentes, la saprobiedad y el estado trófico tienen una expresión comunitaria similar, por lo que es difícil separarlos. La saprobiedad se refiere al contenido de materia orgánica putrescible e intensidad de su descomposición que existe en un ambiente

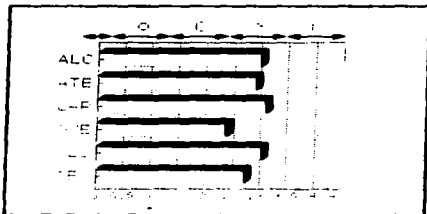


Fig. 28. Índice saprobio (S) de la zona litoral de los lagos-cráter expresada por la comunidad de MIB. (x = xeno, o = oligo, s = beta, a = alfa y p = polisaprobiedad).

(Persoone y De Pauw 1978, Sládecek 1979), mientras que el estado trófico hace referencia a la tasa de suministro de dicha materia orgánica, ya sea autóctona o alóctona, y está muy relacionado con la disponibilidad de nutrimentos al sistema (Rothé 1969). Asimismo, frecuentemente existe una correspondencia entre ambos procesos, la cual es definida por Sládecek (1979). La equivalencia trófica de los intervalos saprobios determinados en los lagos sería eutrofia para la α -mesosaprobiedad y mesotrofia para la β -mesosaprobiedad.

A pesar de que generalmente los MIB se emplean como indicadores de saprobiedad, también pueden ser utilizados como indicadores del estado trófico o eutrofización (Hooper 1969). Esto deriva del hecho de que tanto el fitoplancton como las macrofitas se modifican cuali y cuantitativamente al haber un incremento en el suplemento de nutrimentos y, con ello, la cantidad y calidad de materia orgánica producida. Esto modifica a su vez el tipo de sustrato y otros parámetros ambientales, lo cual se refleja en la composición y abundancia del bentos, que se torna más parecido al de zonas profundas con sustrato homogéneo, falta de luz, ausencia de vegetación y reducción o ausencia de oxígeno disuelto (Jónasson 1969). De acuerdo a Prat (1993), *Stictochironomus* es un indicador de eutrofia, mientras que los tubificidos -especialmente *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Tubifex tubifex*- son mencionados por Cole (1979) y Margalef (1983) como típicos de lagos eutróficos. Por lo anterior, las especies dominantes indican que la zona litoral de los lagos-cráter se encuentra tróficamente en el intervalo de la eutrofia, lo cual es apoyado por los valores reducidos del índice de diversidad como una expresión comunitaria.

Tanto la saprobiedad como el estado trófico se encuentran correlacionados inversamente con la diversidad, esto es, a mayores valores de saprobiedad y estado trófico la diversidad se reduce. A primera vista, éste no fue el caso de los lagos-cráter. De hecho, el eutrófico α -mesosaprobio Tecuítlapa fue el lago más diverso, situación opuesta a lo esperado. La respuesta a esta controversia aparente radica en el hecho de que la zona litoral de todos los lagos se encuentran en el mismo intervalo de saprobiedad (α -mesosaprobiedad). Aún Quechulac, que numéricamente es β -mesosaprobio (2.36), se encuentra muy próximo a la α -mesosaprobiedad (2.50) siguiendo el criterio de Foissner (1992). La equivalencia trófica de este intervalo de saprobiedades ($S = 2.36-3.11$) de acuerdo a Sládecek (1979) ubica a la zona litoral de los lagos-cráter en la eutrofia. En otras palabras, las diferencias saprobias y de estado trófico entre la zona litoral de los lagos-cráter son reducidas, por lo cual no existe un gradiente saprobio ni trófico en los mismos.

En conclusión, tanto las especies como la comunidad de los MIB de los lagos-cráter de Puebla indican que la zona bentónica litoral en donde éstos prosperan presenta, en comparación con otros sistemas descritos, gran cantidad de materia orgánica (β y α -mesosaprobiedad) con

una elevada tasa de suministro de nutrimentos (eutrofia). Sin embargo, salvo Tecuitlapa que es típicamente eutrófico (Vilaclara et al. 1993) de aguas color verde brillante, los demás lagos presentan características de agua limpias y claras. El oxígeno disuelto y los elevados porcentajes de saturación de oxígeno dificultan el asociar a la zona litoral con sistemas eutróficos y α -mesosaprobios.

La situación se torna más compleja cuando estos resultados se comparan con otros estudios realizados en los lagos-cráter. Garzón (1990) caracterizó saprobialmente la zona litoral de los lagos-cráter con base en la DBO₅. Con base en estos valores, Atexcac, La Preciosa y Quechulac resultan oligosaprobios, mientras que Alchichica, Aljojuca y Tecuitlapa son β -mesosaprobios. Como se puede notar, no existe coincidencia alguna entre los resultados evidenciados por la DBO₅ y los indicados por los MIB.

Desde el punto de vista del estado trófico, Garzón (1990) determinó éste para los lagos-cráter con base en la concentración de clorofila α fitoplanctónica y los nutrimentos (N-NO₃ y P-PO₄). Atexcac y La Preciosa resultan oligotróficos, Alchichica, Quechulac y Aljojuca mesotróficos y Tecuitlapa eutrófico. Vilaclara et al. (1993) mencionan que Atexcac es oligotrófico, Aljojuca oligo-mesotrófico y Tecuitlapa eutrófico. Recientemente Macek et al. (1994) confirman las características oligotróficas de Atexcac con base en la concentración de clorofila α .

Información adicional la presenta Lugo (1993), quien a través del análisis de las tasas de colonización de sustratos artificiales por protozoos en la zona litoral de los lagos-cráter, establece los estados tróficos de la zona litoral de los lagos-cráter de la siguiente manera: Atexcac y Aljojuca oligotróficos, Alchichica y Quechulac oligo-mesotróficos, La Preciosa mesotrófico y Tecuitlapa eutrófico. Los estados tróficos de La Preciosa y Aljojuca no coinciden con los determinados por Garzón (1990) y parcialmente con los de Vilaclara et al. (1993); sin embargo, Lugo (1993) propone las hipótesis que explican estas diferencias, considerando que las evaluaciones de Garzón son correctas.

De la comparación anterior se observa que los estados tróficos reflejados por la clorofila α y los nutrimentos solamente coinciden con los indicados por los MIB en el caso de Tecuitlapa. Existen diversos puntos que deben ser aclarados para explicar esta diferencia. El primero y quizás más importante, es que tanto la clorofila α como los nutrimentos fueron determinados en la columna de agua litoral, mientras que los MIB reflejan las características del sustrato y la capa de agua inmediata a éste. En el caso de los sustratos artificiales, su ubicación era a media agua y no cerca del fondo, por lo cual resultan similares a las de columna de agua litoral. La diferencia, por lo tanto, deriva del hecho de estar valorando diferentes microhábitats: el litoral bentónico y el litoral limnético.

Las evaluaciones biológicas (p.e., utilizando MIB) de las características saprobias y del estado trófico de un cuerpo acuático suman los procesos que se han venido desarrollando a lo largo del tiempo, por lo cual son mejores indicadores que determinaciones puntuales de parámetros aislados (p.e., nutrientes) que presentan una situación instantánea que puede no ser representativa del cuerpo acuático en cuestión. En especial, los MIB por ser relativamente sedentarios y de larga vida son ideales para estudiar cambios durante largos periodos (Mason 1984), como lo prueba el desarrollo de un gran número de índices para determinar la calidad del agua con base en ellos (Klemm et al. 1990).

Los valores de α -mesosaprobiedad y eutrofia indicados por los MIB para la zona litoral de los lagos-cráter, parece ser más bien un reflejo de abundante materia orgánica vegetal detritica (de degradación lenta) de origen autóctono (macrofitas y microfitorrentos) y alóctono. En apoyo a este último punto se puede mencionar que, a pesar de que las cuencas de drenaje de los lagos son muy reducidas, el transporte anemotrófico (sensu Hutchinson 1957) es muy importante sobre todo en la parte central llana de la cuenca (en donde están situados los lagos), como lo demuestra el hecho de encontrar cantidades importantes de polen de pináceas en Atezacac (obs. pers.), aunque los bosques de pino se localizan en la periferia de la cuenca.

En forma adicional, las aguas eutróficas e hipertróficas presentan variaciones amplias en la concentración de oxígeno disuelto, con supersaturaciones en el día y subsaturaciones en la noche (Barica 1980). Para verificar esta característica sería necesario llevar a cabo un ciclo de 24 horas que constatará si el régimen de oxígeno disuelto se encuentra desbalanceado como se esperaría de un sistema altamente productivo.

Seguidamente, la zona litoral representa un sitio de producción y acúmulo temporal de material orgánico (autóctono y alóctono) que es continuamente exportado al resto del lago. La zona litoral constituye un porcentaje reducido del volumen total de los lagos, por lo cual esta materia orgánica se "diluye" al ser exportada al resto del volumen lacustre, disminuyendo su impacto *in situ*.

Con respecto a lo anterior, estudios desarrollados en la columna de agua localizada en la porción central de los lagos han mostrado que se genera una capa profunda anóxica (de los 30m de profundidad al fondo) en la mayor parte del año (alrededor de nueve meses). Lo anterior evidencia la existencia de suficiente material orgánico (autóctono y/o alóctono) como para desarrollar un hipolimnion anaerobio, característico de los lagos eutróficos templados. Cabe aclarar que, en los lagos tropicales, la desoxigenación del hipolimnion es más rápida que en los templados debido a su temperatura relativamente más elevada (Esteves 1988). Aunado a lo anterior, Vilaclara et al. (1993) mencionan la posible existencia

de actividad volcánica remanente la cual puede influir -en algunos lagos, p.e. en Aljojuca- en el consumo químico de oxígeno disuelto en forma apreciable.

De lo anterior cabe mencionar lo importante de ubicar adecuadamente o situar la presencia de los productores primarios para caracterizar el estado trófico de un cuerpo acuático. En este caso, los productores primarios (microfitobentos) se localizan en el bentos y no en la columna de agua (fitoplancton); por lo cual la estimación de la producción fitoplanctónica no refleja la realidad de la zona litoral.

4. Conclusiones

4.1. Caracterización Ambiental

La zona litoral de los lagos-cráter es de dulceacuícola a salina, templada, de pH básico y con una concentración de oxígeno disuelto de moderada a elevada. Los sedimentos, aunque con una delgada capa superficial de lodo, están compuestos principalmente por arenas, con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a medio. El sustrato se encuentra desde desnudo hasta totalmente cubierto por macrofitas acuáticas y algas bentónicas. Ambientalmente, la salinidad y el tipo de la vegetación acuática (macrofitas, microfitas, sumergida, emergente) y el porcentaje de cobertura del sustrato por ésta, son los parámetros más importantes para diferenciar la zona litoral de los lagos-cráter. Considerando a las estaciones de muestreo, la salinidad es el parámetro más importante que permite reconocer dos grandes grupos: el primero integrado por las estaciones litorales de los lagos salinos (Alchichica y Atexcac) y, el otro, por las estaciones litorales de los lagos dulceacuícolas (La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa). Sin embargo, por lagos, la vegetación acuática es más relevante que la salinidad y permite separar dos grupos: las zonas litorales de Alchichica y Tecuitlapa que presentan predominantemente vegetación enraizada sumergida y las zonas litorales de Atexcac, La Preciosa, Quechulac y Aljojuca con vegetación enraizada emergente.

4.2. Caracterización Biológica

73 especies de MIB pertenecientes a cinco phyla (platelmintos, nemátodos, anélidos, artrópodos y moluscos) se reconocieron en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla. Biológicamente, los lagos-cráter con mayor similitud taxonómica son, por un lado, Alchichica, La Preciosa y Tecuitlapa y en menor grado Atexcac y, Quechulac y Aljojuca, por el otro. Por su composición taxonómica (especies), los lagos-cráter de Puebla presentan una fauna de MIB similar a otros lagos de Norteamérica, parecida a los europeos y diferente de los australianos. La mayor diferencia proviene de que la fauna australiana está empobrecida en insectos, grupo que -sin lugar a dudas- se encuentra muy bien representado en los lagos-cráter. La riqueza específica determinada es elevada y similar a otros lagos salinos. La fluctuación temporal de la riqueza específica es baja y sin ningún patrón de variación definido. Por su frecuencia de muestreo, el número mayor de especies se encontraron en pocas ocasiones, mientras que unas cuantas se encontraron casi siempre. La abundancia de los MIB registrada en la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla es elevada y similar a otros lagos salinos y dulceacuícolas. No se detecta un patrón de variación temporal de la

abundancia. Un número reducido de especies contribuyó con la mayor parte de la abundancia. Este comportamiento es común en otros lagos de características similares. Tres especies representan más del 90% de la abundancia de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter: el anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*, el anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y el díptero quironómido *Stictochironomus*. Un total de 19 especies de las 73 que componen la comunidad de MIB bentónicas de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla, se caracterizan como dominantes por sus elevados valores de abundancia y frecuencia. El anélido oligoqueto *Limnodrilus hoffmeisteri* es dominante en la macrofauna bentónica litoral de los lagos-cráter. Esta característica es poco usual ya que esta especie es registrada como dominante del bentos profundo y no del litoral, así como de lagos dulceacuícolas y no salinos. Contrariamente a lo esperado, los lagos-cráter compartieron un reducido número de especies comunes (cuatro de 71 especies) a pesar de pertenecer a un mismo distrito lacustre. Se reconocieron los siguientes grupos tróficos en los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla: herbívoros, carnívoros primarios, omnívoros y carnívoros secundarios. Se presentan tres patrones tróficos con relación a la biomasa dominante de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter: (a) una predominancia de detritívoros en Alchichica, La Preciosa y Aljojuca, (b) una predominancia de herbívoros en Atexcac y Quechulac y (c) una predominancia de carnívoros en Tecuítlapa. La existencia de gran cantidad de material detrítico macrofítico favoreció a los detritívoros en Alchichica, La Preciosa y Aljojuca, especialmente al anélido tubificido *Limnodrilus hoffmeisteri*. Debido a lo reducido de la zona litoral y a las pendientes pronunciadas en Atexcac y Quechulac, la materia vegetal producida en ésta es exportada al ambiente limnético. Por consiguiente, las algas bentónicas y el microfítobentos son la fuente más importante de materia orgánica lo cual favorece el predominio de los herbívoros, en especial, del anfípodo talitrido *Hyalella azteca* y del efemeróptero baético *Callibaetis montanus*. En Tecuítlapa, la biomasa preponderante es de carnívoros, particularmente del odonato anisóptero *Aeshna dugesi*. Siendo comparativamente reducida la biomasa de herbívoros y detritívoros en Tecuítlapa, se piensa que este organismo se alimenta de la abundante fauna íctica (larvas de carpas) que captura entre la vegetación acuática de la amplia zona litoral. Con base en una de moderada a elevada riqueza específica (mayor complejidad), reducida equitatividad (menor complejidad) y un grado moderado de interacciones (mayor complejidad), el eje de evolución de menor a mayor complejidad y, por lo tanto, estabilidad es: Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuítlapa. Aparentemente, la tendencia de los MIB de la zona litoral es a optimizar su diversidad en el intervalo los de ecosistemas subvencionados (de baja diversidad).

4.3. Interacción Ambiente-Organismo

Se presentó una correlación inversa entre la riqueza específica de los MIB de la zona litoral de los lagos-cráter de Puebla y la abundancia de los mismos. Los lagos con mayor riqueza específica presentan menor abundancia y viceversa. Los lagos salinos presentaron la menor diversidad y los dulceacuifcolas la mayor. Por su valor de diversidad los lagos-cráter se ordenan, de menor a mayor de la siguiente manera: Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Aljojuca y Tecuitlapa. Al parecer, la salinidad influye sobre la diversidad de los MIB litorales de los lagos-cráter. Sin embargo, ésto es un patrón general más que una correlación elevada. La salinidad se correlacionó con la abundancia y, en menor medida, con la diversidad específica, pero no con la biomasa ni con la riqueza específica. La fauna de MIB dominante de la zona litoral de los lagos-cráter está representada por: (a) organismos dulceacuifcolas tolerantes a la salinidad y (b) organismos típicamente dulceacuifcolas. Esta característica es compartida por otros lagos con valores de salinidad en el intervalo registrado para los lagos. Adicionalmente a la salinidad, otros factores influyen sobre los MIB litorales de los lagos-cráter. Estos son: presencia, tipo y porcentaje de cobertura vegetal (correlación elevada con la riqueza específica), textura del sedimento (correlación elevada con la biomasa) y oxígeno disuelto (correlación elevada con la biomasa).

5. Literatura Citada

- Aladin, N.V. y I.S. Plotnikov. 1993. Large saline lakes of former USSR: a summary review. *Hydrobiologia* 267: 1-12.
- Alcocer, J. y E. Escobar. 1990. The drying-up of the Mexican Plateau axalapazos. *Salinet* 4: 34-36.
- Alcocer, J. y W.D. Williams. 1993. *Lagos salinos mexicanos*. In: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO. México. pp. 849-865.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993a. La macrofauna bentónica de los axalapazos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33: 409-415.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993b. Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 444-447.
- Alvarez, J. 1949. Correlación entre la distribución ictiofaunística y los cambios geomorfológicos. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 14: 39-45.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. esc. Nal. Cienc. Biol.* VI(1-4): 81-107.
- Alvarez, J. 1970. *Peces mexicanos (Claves)*. Inst. Nal. de Inv. Biol.-Pesqu., Com. Nal. Cons. Pesca. México. 165pp.
- Alvarez, J., 1972. Algunos ejemplos de especiación en peces mexicanos. *Acta Politécnica Mexicana* 13(60): 81-89.
- Alvarez, J., 1981. *Plásticas hidrobiológicas*. CECSA, México, 167pp.
- APHA, AWWA y WPCF. 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Association. Nueva York. 1,193pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enríquez, R.M. Castillo-Domínguez y M.A. Valladolid-Guerrero. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8(1): 37-47.

- Arredondo, J.L., O. Vera y A.O. Ortiz. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos, de datos limnológicos, en el Lago de Alchichica, Puebla. *Biotica* 9(1): 23-39.
- Arredondo-Figueroa, J.L. y C. Aguilar. 1987. *Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna*. In: S. Gómez y V. Arenas (eds.). *Contribuciones en Hidrobiología*. UNAM. México. pp. 91-133.
- Barbour, C. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3: 533-556.
- Barica, J. 1980. Why hypertrophic ecosystems?. In: J. Barica y L.R. Mur (eds.). *Hypertrophic ecosystems*. Developments in Hydrobiology 2. Dr. W. Junk Publishers. La Haya. ix-xi.
- Barnard, J.L. y C.M. Barnard. 1983. *Freshwater Amphipoda of the world. II. Handbook and bibliography*. Hayfield Associates. Virginia. 359-830pp.
- Bayly, I.A.E. 1969. Salt and brackish waters. Introductory comments. *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 17: 419-420.
- Bayly, I.A.E. 1991. On the concept and nature of athalassic (non-marine) saline waters. *Salinet* 5: 76-80.
- Bayly, I.A.E. y W.D. Williams. 1973. *Inland waters and their ecology*. Longman Australia. Victoria. 314pp.
- Beadle, L.C. 1969. Osmotic regulation and the adaptation of freshwater animals to inland saline waters. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 17: 421-429.
- Beadle, L.C. 1974. *The inland waters of tropical Africa*. Longman. Londres. 365pp.
- Beattie, D.M. 1982. Distribution and production of the larval chironomid population in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 287-306.
- Branco, S.M. 1984. *Limnología sanitaria, estudio de la polución de aguas continentales*. OEA. Serie Biología, Monografía 28. Washington. 120pp.

- Brandon, R.A., E.J. Maruska y W.T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico. *Bull. Southern California Acad. Sci.* **80(3)**: 112-125.
- Brinkhurst, R.O. 1971. *A guide for the identification of British aquatic oligochaeta*. Freshwater Biological Association. Sci. Pub. 22. Windermere. 55pp.
- Brinkhurst, R.O. 1975. *Oligochaeta*. In: F.K. Parrish (ed.). Keys to water quality indicative organisms of the southeastern United States. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati. pp. 69-85.
- Brinkhurst, R.O. y D.G. Cook. 1974. *Aquatic earthworms (Annelida: Oligochaeta)*. In: C.W. Hart y S.L.H. Fuller (eds.). Pollution ecology of freshwater invertebrates. pp. 143-156.
- Buen, F. de. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México* **16**: 475-532.
- Burch, J.B. y A. Cruz-Reyes. 1987. *Clave genérica para la identificación de gasterópodos de agua dulce en México*. Instituto de Biología, UNAM. México. 46pp.
- Burgis, M.J. y P. Morris. 1987. *The natural history of lakes*. Cambridge University Press. Cambridge. 218pp.
- Burton, H.R. 1981. Chemistry, physics and evolution of Antarctic saline lakes. *Hydrobiologia* **82**: 339-362.
- Calderón, S.I.A. y M.T. Rodríguez. 1986. Estado actual de las especies del género *Ambystoma* (Amphibia: Caudata) de algunos lagos y lagunas del Eje Neovolcánico Central. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 55pp.
- Cantrell, M.A. 1988. Effect of lake level fluctuations on the habitats of benthic invertebrates in a shallow tropical lake. *Hydrobiologia* **158**: 125-131.
- Colburn, E.A. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. *Hydrobiologia* **158**: 215-226.
- Cole, G.A. 1979. *Textbook on Limnology*. The C. V. Mosby Company. San Luis. 426pp.

- Cole, G.A. y R.L. Watkins. 1977. *Hyaella montezuma*, a new species (Crustacea: Amphipoda) from Montezuma Well, Arizona. *Hydrobiologia* 52: 175-184.
- Comisión Federal de Electricidad. 1960-62. Análisis químico de las lagunas de El Carmen, Alchichica, Quechulac, La Preciosa y Atexcac en Puebla. Oficina de Estudios, Sección Hidrología. C.F.E. México. Reporte Inédito.
- Cortés, M.T. 1986. José Alvarez del Villar. *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.* 30: 8-18.
- Crisci, J.V. y M.F. López. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. OEA. Serie Biología. Monografía 26. Washington. 132pp.
- Cruickshank, C. 1992. Relación entre las aguas superficiales y las subterráneas en una cuenca. *Ingeniería Hidráulica en México* 7(11): 56-63.
- Dejoux, C. 1993. Benthic invertebrates of some saline lakes of the Sud Lipez region, Bolivia. *Hydrobiologia* 267: 257-267.
- Delcourt, H.R. y P.A. Delcourt. 1991. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. Chapman & Hall. Londres. 242pp.
- Dermott, R.M., J. Kalff, W.C. Leggett y J. Spence. 1977. Production of *Chironomus*, *Procladius* and *Chaoborus* at different levels of phytoplankton biomass in Lake Memphremagog, Quebec-Vermont. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 34: 2,001-2,007.
- Díaz, E. y Guerra, C. 1979. Estudio limnológico de los axalapazos del estado de Puebla. Resultados preliminares. *Memorias del Seminario de Ecología*. I.P.N. La Paz. México. 20pp.
- Echelle, A.A. y Echelle, A.F. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": atherinid fishes on the Mesa Central of Mexico. In: A.A. Echelle & I. Kornfield (eds.) *Evolution of fish species flocks*. University of Maine Press at Orono, Maine. pp. 93-110.
- Edmondson, W.T. 1959. *Fresh-water biology*. John Wiley & Sons. Nueva York. 1,248pp.

- Egorov, A.N. 1993. Mongolian salt lakes: some features of their geography, thermal patterns, chemistry and biology. *Hydrobiologia* 267: 13-21.
- Epler, J.H. 1992. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of Florida. State of Florida Department of Environmental Regulation. Orlando. 8/pp.
- Esteves, F.A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Interciencia/FINEP. Río de Janeiro. 575pp.
- Flores, E. 1991. Aportaciones al estudio del "charal" *Poblana letholepis* (Pisces: Atherinidae) del lago maar La Preciosa (Las Minas), Puebla, México. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 55pp.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. *Special Publications of Carnegie Museum of Natural History* 17: 73pp.
- Foissner, W. 1992. Evaluating water quality using protozoa and saprobity indexes. In: J.J. Lee y A.T. Soldo (eds.). *Protocols in protozoology*. Society of Protozoologists. Lawrence. pp. B11.1-B11.20.
- Folk, R.L. 1969. *Petrología de rocas sedimentarias*. UNAM. México. 405pp.
- Foth, H.D. y L.M. Turk. 1979. *Fundamentos de la ciencia del suelo*. Continental. México. 528pp.
- Fuentes, A.L. 1972. *Regiones naturales del estado de Puebla*. UNAM. México. 143pp.
- Galat, D.L., E.L. Lider, S. Vigg y S.R. Robertson. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U.S.A. *Hydrobiologia* 82: 281-317.
- Galat, D.L., M. Coleman y R. Robinson. 1988. Experimental effects of elevated salinity on three benthic invertebrates in Pyramid Lake, Nevada. *Hydrobiologia* 158: 133-144.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. México. 217pp.
- García de León, A. 1988. *Generalidades del análisis de cúmulos y del análisis de componentes principales*. Divulgación Geográfica, Instituto de Geografía, UNAM. México. 29pp.

- Garzón, M.A. 1990. Caracterización saprotrófica de los lagos cráter de la región de Los Llanos, Pue. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 101pp.
- Gasca, D.A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental. Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección Científica Prehistoria No. 98. Inst. Nal. Antrop. Hist. de México. México. 55pp.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 298pp.
- Geddes, M.C., P. De Deckker, W.D. Williams, D.W. Morton y M. Topping. 1981. On the chemistry and biota of some saline lakes in Western Australia. *Hydrobiologia* 82: 201-222.
- Giller, P.S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall. Nueva York. 176pp.
- Gray, J.S. 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge. 185pp.
- Guerra, M.C. 1986. Análisis taxonómico poblacional de peces aterinidos (*Chiostoma* y *Poblana*), de las cuencas endorréicas del extremo sur del altiplano mexicano. *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.* 30: 81-113.
- Hammer, U.T. 1986. *Saline lake ecosystems of the world*. Dr W. Junk Publishers. Dordrecht. 616pp.
- Hammer, U.T., Shames, J. y Haynes, R.C. 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* 105: 1-26.
- Hammer, U.T. y J.M. Heseltine. 1988. Aquatic macrophytes in saline lakes of the Canadian prairies. *Hydrobiologia* 158: 101-116.
- Hammer, U.T., Sheard, J.R. y Kranabetter, J. 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- Hand, R.M. y H.R. Burton. 1981. Microbial ecology of an Antarctic saline lake. *Hydrobiologia* 82: 363-374.
- Harman, W.N. 1972. Benthic substrates: their effect on fresh-water mollusca. *Ecology* 53: 271-277.

- Herbst, D.B. 1988. Comparative population ecology of *Ephydra hians* Say (Diptera: Ephydriidae) at Mono Lake (California) and Albert Lake (Oregon). *Hydrobiologia* 158: 145-166.
- Holsinger, J.R. (1972). *The freshwater amphipod crustaceans (Gammaridae) of North America*. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati. 89pp.
- Hooper, F.F. 1969. *Eutrophication indices and their relation to other indices of ecosystem change*. In: National Academy of Sciences. *Eutrophication: causes, consequences, correctives*. N.A.S. Washington. pp. 225-235.
- Hornbach, D.J., T. Deneka, B.S. Payne y A.C. Miller. 1989. Benthic macroinvertebrate community structure in a backwater lake of Pool 2, upper Mississippi river. *J. Freshwat. Ecol.* 5(2): 131-138.
- Hutchinson, E.G. 1957. *A treatise on Limnology. Chemistry of lakes*. John Wiley & Sons. Nueva York. Vol. I, Parte 2. 1051pp.
- Hutchinson, E.G. 1993. *A treatise on Limnology. The zoobenthos*. John Wiley & Sons. Nueva York. Vol. IV. 944pp.
- Jónasson, P.M. 1969. *Bottom fauna and eutrophication*. In: National Academy of Sciences. *Eutrophication: causes, consequences, correctives*. N.A.S. Washington. pp. 274-305.
- Klemm, D.J., P.A. Lewis, F. Fulk y J.M. Lasorchak. 1990. *Macroinvertebrate field and laboratory methods for evaluating the biological integrity of surface waters*. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati. 256pp.
- Komar, P.D. 1976. *Beach processes and sedimentation*. Prentice-Hall. Nueva Jersey. 429pp.
- Kunz, I. 1988. El uso de la estadística para la construcción de clasificaciones y regionalizaciones. *Serie Varia* 1(11): 34pp.
- Lanza, G. de la. 1986. Materia orgánica en los sedimentos del sistema lagunero Huizache y Caimanero: importancia, comportamiento y significado en modelos de predicción. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 13(1): 251-286.

- Learner, M.A., G. Lochhead y B.D. Hughes. 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwater Biology* 8: 357-375.
- Lind, O.T. 1979. *Handbook of common methods in Limnology*. C.V. Mosby Company. San Luis. 199pp.
- Lugo, A. 1993. Estudio de las comunidades litorales de protozoarios en seis lagos cráter del estado de Puebla, mediante el método de colonización de sustratos artificiales. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 76pp.
- Lugo, A., J. Alcocer, M.R. Sánchez y E. Escobar. 1993. Trophic status of tropical lakes indicated by littoral protozoan assemblages. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 441-443.
- Lugo, A., J. Alcocer, M. Chávez, G. Vilaclara, M. Gaytán y M.R. Sánchez. 1994. Los axalápazos de Puebla. Seis joyas en el desierto. *Información Científica y Tecnológica* 16(209): 32-36.
- Macek, M., G. Vilaclara y A. Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Marine Microbial Food Webs* 8(1-2): 235-249.
- Magalhães, F. 1993. Macroinvertebrates of lotic systems -Malcata natural reserve- (Portugal). *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33: 339-346.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *Amer. Nat.* 97: 357-374.
- Margalef, R. 1977. *Ecología*. Omega. Barcelona. 951pp.
- Margalef, R. 1978. *Perspectivas de la teoría ecológica*. Blume. Barcelona. 110pp.
- Margalef, R. 1981. *Ecología*. Editorial Planeta. Barcelona. 252pp.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1,010pp.
- Margalef, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions Universitat de Barcelona. Barcelona. 290pp.
- Mason, C.F. 1984. *Biología de la contaminación del agua dulce*. Alhambra. Barcelona. 289pp.

- Mason, W.T. Jr. 1973. *An introduction to the identification of chironomid larvae*. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati. 90pp.
- McCafferty, W.P. 1981. *Aquatic Entomology*. Science Books International. Boston. 446pp.
- Melack, J.M. 1988. Primary producers dynamics associated with evaporative concentration in a shallow, equatorial soda lake (Lake Elmenteita, Kenya). *Hydrobiologia* 158: 1-14.
- Miller, R.R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.* 30: 121-153.
- Mirza, F.B. y J.S. Gray. 1981. The fauna of benthic sediments from the organically enriched Oslofjord, Norway. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 54: 181-207.
- Moya, J.C. 1987. Análisis geomorfológico de la cuenca de Oriental, estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz, México. Tesis de Maestría en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM. México. 188pp.
- Northcote, T.G. y T.G. Halsey. 1969. Seasonal changes in the limnology of some meromictic lakes in southern British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 21: 1763-1787.
- Odum, E.P. 1969. Strategy of ecosystems development. *Science* 164: 262-269.
- Odum, E.P. 1980. *La diversidad como función del flujo de energía*. In: W.H. van Dobben y R.H. Lowe-McConnell (eds.). *Conceptos unificadores en Ecología*. Editorial Blume. Barcelona. pp. 14-18.
- Ordoñez, E. 1905. Los xalapazcos del estado de Puebla. 1a. Parte. *Parergones del Instituto Geológico de México* 1(9): 293-344.
- Ordoñez, E. 1906. Los xalapazcos del estado de Puebla. 2a. Parte. *Parergones del Instituto Geológico de México* 1(10): 347-393.
- Parrish, F.K. 1975. *Key to water quality indicative organisms of the southeastern United States*. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati. 195pp.
- Payne, A.I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. John Wiley & Sons. Chichester. 301pp.

- Pennak, W.R. 1978. *Fresh-water invertebrates of the United States*. John Wiley and Sons. Nueva York. 803pp.
- Persooone, G. y N. De Pauw. 1978. *Systems of biological indicators for water quality assessment*. In: O. Revera (ed.). *Biological aspects of freshwater pollution*. Pergamon Press. Oxford. pp. 39-75.
- Pielou, E.C. 1966. Shannon's formula as a measurement of specific diversity: its use and its misuse. *Amer. Nat.* **100**: 463-466.
- Pielou, E.C. 1984. *The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination*. John Wiley & Sons. Nueva York. 263pp.
- Piña, E.P. 1984. Variación estacional del fitoplancton en tres axalapazos de la cuenca de la Oriental, Puebla. Tesis de Licenciatura. Esc. Nac. Cienc. Biol., IPN. México. 41+4+45pp.
- Pla, L.E. 1986. *Análisis multivariado: método de componentes principales*. OEA. Serie Matemáticas, Monografía 27. Washington. 94pp.
- Prat, N. 1993. El zoobentos de los lagos y embalses españoles. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* **33**: 11-22.
- Ramírez, G.P. 1983a. Estudio de la distribución y producción de la vegetación acuática en seis lagos cráter de Puebla. Tesis de Licenciatura. ENEP Zaragoza, UNAM. México. 28pp.
- Ramírez, G.P. 1983b. Aspectos ecológicos de la vegetación acuática en seis lagos cráter de Puebla. *Memorias de la II Semana Botánica*. ENEP Iztacala, UNAM. México. 42-43.
- Ramírez-García, P. y A. Novelo. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. México* **46**: 75-88.
- Ramírez-García, P. y F. Vázquez-Gutiérrez. 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de Puebla. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* **16**(1): 1-16.
- Reyes, C.M. 1979. *Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala*. Colección Científica Prehistoria No. 71. Inst. Nal. Antrop. Hist. México, México. 50pp.

- Rieradevall, M., C. Ibañez, I. Muñoz, M. Real y N. Prat. 1993. Grupos de macroinvertebrados del bentos del lago de Sanabria y su relación con la granulometría del sedimento. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33: 309-314.
- Rigler, F.H. 1980. El concepto de flujo de energía y el flujo de nutrientes entre niveles tróficos. In: W.H. van Dobben y R.H. Lowe-McConnell (eds.). Conceptos unificadores en Ecología. Editorial Blume. Barcelona. pp. 19-35.
- Rodh , W. 1969. Crystallization of eutrophication concepts in northern Europe. In: National Academy of Sciences. Eutrophication: causes, consequences, correctives. N.A.S. Washington. pp. 50-64.
- Rod , X. y F.A. Com n. 1993. Estructura y din mica del plancton en la laguna de Gallocanta durante 1981. *Actas del VI Congreso Espa ol de Limnologia* 33: 213-219.
- Rodr guez, J. 1993. Avances en el estudio de redes tr ficas en Limnologia y Oceanografia. *Actas del VI Congreso Espa ol de Limnologia* 33: 23-29.
- Rowe, G.T. 1983. Biomass and production of the deep-sea macrobenthos. In: G.T. Rowe (ed.). Deep-sea biology. John Wiley & Sons. Nueva York. pp. 97-121.
- Secretar a de Desarrollo Urbano y Ecolog a. 1987. Status UICN para especies de fauna silvestre. Dir. Gral. Cons.-Ecol. Rec. Nat. SEDUE. M xico. Reporte In dito.
- Sl decek, V. 1973. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. Planktonk.* 7(I-IV): 1-218.
- Sl decek, V. 1979. Continental systems for the assesement of river water quality. In: A. James y L. Evison (eds.). Biological indicators of water quality. John Wiley & Sons. Chichester. Cap tulo 3.
- Sl decek, V., M. Zelinka, J. Rothschein y V. Moravcov . 1981. *Biologicky rozbor povrchov  vody*. Koment r K CSN 830532.  asti 6: Stanoven  saprobn ho indexu. Vydavatelstv . 185pp.
- Soto, M., F. Lozano, A. D ez, C. Mej a y J. Villa. 1977. Estudio piloto de la vegetaci n en la regi n Alchichica-Perote por medio de percepci n remota. *Biotica* 2(3): 19-36.

- Swanson, S.M. y U.T. Hammer. 1983. Production of *Cricotopus ornatus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae) in Waldsea Lake, Saskatchewan. *Hydrobiologia* 105: 155-164.
- Taylor, E.H. 1943. A new Ambystomid salamander adapted to brackish water. *Copeia* 3: 151-156.
- Timms, B.V. 1981. Animal communities in three Victorian lakes of differing salinity. *Hydrobiologia* 81: 181-194.
- Timms, B.V. 1982. A study of the benthic communities of twenty lakes in the South Island, New Zealand. *Freshwater Biology* 12: 123-138.
- Timms, B.V. 1983. A study of benthic communities in some shallow saline lakes of western Victoria, Australia. *Hydrobiologia* 105: 165-177.
- Timms, B.V. 1985. An investigation of sampling strategies for lake benthos. *N.Z.J. Mar. Fresh-wat. Res.* 19: 71-78.
- Timms, B.V. 1993. Saline Lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia. *Hydrobiologia* 267: 269-289.
- Timms, B.V., U.T. Hammer y J.W. Sheard. 1986. A study of benthic communities in some saline lakes in Saskatchewan and Alberta, Canada. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* 71: 759-77.
- Tominaga, H. y F. Fukui. 1981. Saline lakes at Syowa Oasis, Antarctica. *Hydrobiologia* 82: 375-389.
- Tudorancea, C. y A.D. Harrison. 1988. The benthic communities of the saline lakes Abijata and Shala (Ethiopia). *Hydrobiologia* 158: 117-124.
- Tuffery, G. 1979. *Incidencias ecológicas de la polución de las aguas corrientes, reveladores biológicos de la polución.* In: P. Pesson (ed.). *La contaminación de las aguas continentales.* Mundo-Prensa. Madrid. pp. 215-255.
- Vázquez, H. M. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de *Poblana alchichicae alchichicae* De Buen (Pisces, Atherinidae) del lago cráter de Alchichica, Pue. Tesis de Licenciatura, Esc. Nal. Cien. Biol., IPN. México. 30pp.

- Vera, M.O. y L.M.O.A. Ortíz. 1980. Estudio de la diversidad del fitoplancton y su distribución vertical a lo largo de un ciclo anual y su relación con algunos parámetros físicos y químicos en el lago cráter de Alchichica, Puebla, México. Reporte de Servicio Social. CBS, Zootécnia. UAM Iztapalapa, México. 51pp.
- Vernaux, J. 1979. *Fundamentos biológicos y ecológicos del estudio de la calidad de las aguas continentales, principales métodos biológicos*. In: P. Pesson (ed.). La contaminación de las aguas continentales. Mundo-Prensa. Madrid. pp. 267-331.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 435-440.
- Ward, H.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58: 236-244.
- Weber, C.I. 1973. (ed.). *Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents. Macroinvertebrates*. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati. 38pp.
- Welch, P.S. 1948. *Limnological methods*. McGraw-Hill. Nueva York. 381pp.
- Welch, P.S. 1952. *Limnology*. McGraw-Hill. Nueva York. 538pp.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. Saunders. Filadelfia. 743pp.
- Wetzel, R.G. y G.E. Likens. 1979. *Limnological analyses*. W.B. Saunders. Filadelfia. 357pp.
- Wilber, C.G. 1969. *The biological aspects of water pollution*. Charles C. Thomas. Springfield. 296pp.
- Williams, D.D. y B.W. Feltmate. 1992. *Aquatic insects*. CAB International. Wallingford. 358pp.
- Williams, W.D. 1964. A contribution to lake typology in Victoria, Australia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15: 158-163.
- Williams, W.D. 1972. The uniqueness of salt lake ecosystems. In: Z. Kajak y A. Hillbricht-Ilkowska (eds.). Productivity problems in freshwaters. IBP-UNESCO. Polonia. pp. 349-361.

- Williams, W.D. 1981a. Inland salt lakes: An introduction. *Hydrobiologia* 81: 1-14.
- Williams, W.D. 1981b. The limnology of saline lakes in Western Victoria: a review of some recent studies. *Hydrobiologia* 82: 233-260.
- Williams, W.D. 1986. *Limnology, the study of inland waters: a comment on perceptions of studies of salt lakes, past and present*. In: P. De Deckker y W.D. Williams (eds.). *Limnology in Australia*. CSIRO/Dr W. Junk Publishers. Melbourne. pp. 471-484.
- Williams, W.D. 1989. International consortium for salt lake research. Proposal. *Salinet* 1: 2-3.
- Williams, W.D. 1994. Constraints to the conservation and management of tropical inland waters. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 24: 357-363.
- Williams, W.D. y M.J. Kokkinn. 1988. The biogeographical affinities of the fauna in episodically filled salt lakes: a study of Lake Eyre South, Australia. *Hydrobiologia* 158: 227-236.
- Williams, W.D., A.J. Boulton y R.G. Taaffe. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
- Wood, R.B. y J.F. Talling. 1988. Chemical and algal relationships in a salinity series of Ethiopian inland waters. *Hydrobiologia* 158: 29-67.
- Wright, S.W. y H.R. Burton. 1981. The biology of Antarctic saline lakes. *Hydrobiologia* 82: 319-338.

Agradecimientos

El autor desea agradecer a las siguientes personas e Instituciones por el apoyo recibido para la realización de este trabajo de tesis.

Económico: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través de los proyectos P-220CCOR88069 y 0956-IN911

Logístico: Jefatura de la Carrera de Biología y Jefatura de la División de Investigación de la UNAM Campus Iztacala.

Identificación de Material Biológico: Bohdan Bilyj (Chironomidae), Ralph O. Brinkhurst (Oligochaeta), David B. Herbst (Ephydriidae), Mercedes Marchese (Oligochaeta), Ken J. Tennessen (Odonata), Robert D. Waltz (Baetidae).

Trabajo de campo y laboratorio: M.R. Sánchez, Y. Molina, M. Ubeda, S. Estrada, J.C. Tavera y demás compañeros del Laboratorio de Ecología Acuática del Proyecto CyMA de la UIICSE.

Asesoría Legal: Dra. María del Refugio González Domínguez y Lic. Rafael Rocher Gómez, Dirección de la Defensoría de los Derechos Universitarios, UNAM.

Al Dr. Samuel Gómez Aguirre por su asesoría como miembro de mi Jurado de Exámen de Conocimientos de Area y adecuación del manuscrito de Tesis Doctoral como miembro del Jurado de Exámen de Grado. Por compartir conmigo su tiempo y sus valiosas experiencias.

A los Drs. Manuel Guzmán Arroyo y José Luis Arredondo Figueroa por su apoyo, amistad y conocimientos vertidos a lo largo de la planeación y realización de este trabajo de Tesis Doctoral como miembros de mi Comité Tutorial y del Jurado de Exámen de Grado. Por haberme introducido a la Limnología.

A la Dra. Irma Aurora Rosas Pérez por sus atinados comentarios como miembro de mi Jurado de Exámen de Conocimientos de Area y la revisión exhaustiva y adecuación del manuscrito de Tesis Doctoral como miembro del Jurado de Exámen de Grado. Asimismo, por las horas de fructífero intercambio de ideas y experiencias que influyeron de manera definitiva en el presente manuscrito.

Al Dr. Fermín Rivera Agüero por la ayuda prestada para el desarrollo de este trabajo de Tesis Doctoral, así como por su apoyo incondicional en los momentos decisivos del mismo. Por sus comentarios como miembro del Jurado de Exámen de Grado.

A la Dra. Guadalupe de la Lanza Espino por sus comentarios acertados como miembro del Jurado de Exámen de Conocimientos de Área.

Al M. en C. Alfonso Lugo Vázquez, mi inseparable compañero de aventuras limnológicas, por su amistad y por compartir largas horas de trabajo de campo y de laboratorio, así como por su asesoría e intercambio de buenas ideas.

A los M. en C. Mario Chávez Arteaga y Gloria Vilaclara Fatjo sin cuyo apoyo el Laboratorio de Ecología Acuática del proyecto CyMA no sería lo que actualmente es.

A los Drs. William D. Williams, Thomas G. Northcote, Francisco A. Comín, U. Theodore Hammer y Stuart H. Hurlbert por haberme motivado al estudio de los lagos atalasehalinos, así como por su apoyo y asesoría en este campo.

Deseo dar un agradecimiento especial a la Dra. Elva Escobar Briones por su amistad y apoyo incondicional que me ha prestado no sólo como Directora de este trabajo de Tesis Doctoral, sino a lo largo de mi carrera profesional. Le agradezco ampliamente las interminables horas invertidas en prolífica discusión científica que han resultado en mi maduración profesional. Por apoyarme y motivarme desinteresadamente en el desarrollo de mi carrera limnológica, una vez más, gracias.

Finalmente, a mis padres Javier Alcocer y Graciela Durand por su paciencia y motivación; a Alfonso Escobar y Elva Briones por su estímulo; a mis amigos Fernando Izquierdo, Enrique Kato y Carlos Hernández por su apoyo; a mis alumnos pasados y presentes por su ayuda; y a todos aquellos que de una u otra forma han compartido conmigo este trabajo. A mi fiel e inseparable compañero Devon quién, a últimas fechas, me ha dado un motivo adicional para disfrutar de la vida.