

49



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MEXICO

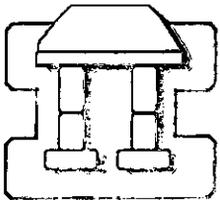
CAMPUS "IZTACALA"

Variación poblacional temporal y vertical del copépodo  
pláctico *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda:  
Calanoida) en un lago salino.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I Ó L O G A  
P R E S E N T A  
GARFIAS ESPEJO | TANIA

Dir. M. EN C. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ



IZTACALA

TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO 2004



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

---

## DEDICATORIA

---

A DIOS: Por acompañarme y guiarme.

A MI MADRE : Enriqueta Espejo Hernández por tu amor, tu ejemplo, el esfuerzo de todos los días y por tu apoyo.

A MI PADRE: Arturo Garfías Groce por tu amor.

A MI HERMANA: Raquel por tu cariño y por todos los momentos que hemos compartido juntas.

A MI SOBRINO: Gerardo por tu alegría, porque te quiero y porque siempre pienso en ti.

A MI TÍA Y A MIS PRIMOS: Lucha , Yanin, Miguel, León y Cinthia por su amistad y su alegría.

A MI ABUELO: Heliodoro Garfías por su cariño.

A LA FAMILIA TOVAR: Por su amistad y apoyo durante todo éste tiempo.

A TÍ: Edgar por tu amor y por todo lo que conlleva.

---

---

## AGRADECIMIENTOS

---

Expreso todo mi agradecimiento al M. En C. Alfonso Lugo Vázquez en primer lugar por la excelente dirección de tesis, por su confianza, su amistad, por resolver mis preguntas, impulsar mi crecimiento profesional al compartir su experiencia y sus conocimientos, además de todo el tiempo y todos los esfuerzos encaminados para la terminación de ésta tesis. Mil gracias maestro.

A la doctora María del Rosario Sánchez por su amistad, su alegría y por su apoyo.

Agradezco a mis sinodales Dra. Nandini Sarma, Dr. Javier Alcocer, Biol. Mario Chávez y Dra. María del Rosario Sánchez por todos sus valiosos y atinados comentarios que contribuyeron al mejoramiento de éste trabajo.

A todos los profesores de la carrera de Biología que contribuyeron en mi formación. Y de manera muy especial a Irma Delfin, Edith Villafranco, Jose Luis Gama, Yolanda Zepeda, Rosario Sánchez y Alfonso Lugo por su amistad, interés y a quienes admiro.

A los integrantes del proyecto CyMa: Deyamira Matuz, Norma, Rolando Tirado, Liliana, Luz, Nora, Martha Goytán, Estela Cuna, Silvana, Jerónimo Flores, Carmen, Maribel, Laura Peralta y Luis Oseguera por compartir su amistad y por las largas horas en el laboratorio.

A todos mis compañeros de la ENEPI por todos los momentos que compartimos durante la carrera. Y a mis amigos Angélica Moreno, Roberto Quezada, Rolando Tirado, Lizbeth Bazabe, Yanira Espinoza, Patricia Mendoza, Manuel Fábila, Ana Tovar, Oralia y Chavela por todas las aventuras y todas las experiencias que vivimos en la escuela, y fuera de ella.

A Rolando Tirado por su amistad, compañerismo y apoyo.

A mis amigos Deyamira Matuz y Alfonso Flores por su amistad, apoyo y sobre todo por su confianza.

Y muy especialmente al Biol. Edgar Tovar Juárez por toda la ayuda, confianza, amistad y comprensión demostrada a lo largo de la carrera. Y por impulsarme a alcanzar todas mis metas.

---

---

## ÍNDICE

---

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Antecedentes.....	5
Hipótesis.....	7
Objetivos.....	7
Descripción del área de estudio.....	8
Material y método.....	10
<i>Trabajo de campo</i> .....	10
<i>Trabajo de laboratorio</i> .....	10
Resultados y discusión.....	12
<i>a) Parámetros ambientales</i> .....	12
Temperatura.....	12
Oxígeno disuelto.....	14
Clorofila <i>a</i> .....	16
Conductividad específica (K <sub>25</sub> ).....	18
pH.....	20
<i>b) Parámetros biológicos</i> .....	22
Densidad.....	22
Biomasa.....	32
Fecundidad.....	39
Proporción sexual.....	42
Correlación.....	44
Conclusiones.....	47
Referencias bibliográficas.....	49
Anexo.....	55

---

---

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

1. Localización geográfica, morfometría y batimetría del Lago Alchichica mostrando la ubicación de la estación de muestreo tomado y modificado de Arredondo-Figueroa <i>et al</i> 1983).....	9
2. Diagramas de isotermas (° C) profundidad-tiempo en el lago Alchichica. 1998 (arriba) 1999 (abajo).....	13
3. Diagrama de isolíneas de concentración de oxígeno disuelto (mg l <sup>-1</sup> ) en el lago Alchichica. 1998 (arriba) 1999 (abajo).....	15
4. Diagrama de isolíneas de concentración de clorofila <i>a</i> (µg l <sup>-1</sup> ) en el lago Alchichica. 1998 (arriba) 1999 (abajo).....	17
5. Distribución mensual y vertical del pH en el lago Alchichica de enero de 1998 a diciembre de 1999.....	19
6. Distribución mensual y vertical de la conductividad (mS cm <sup>-1</sup> ) el lago Alchichica de enero de 1998 a diciembre de 1999.....	20
7. Variación de la distribución (indiv l <sup>-1</sup> ) temporal y vertical de <i>L. novamexicanus</i> por estadio durante la época de circulación (enero a marzo) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	23
8. Variación de la distribución (indiv l <sup>-1</sup> ) temporal y vertical de <i>L. novamexicanus</i> por estadio durante la época de transición (abril-mayo) e inicio de estratificación (junio) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	25
9. Variación de la distribución (indiv l <sup>-1</sup> ) temporal y vertical de <i>L. novamexicanus</i> por estadio durante la época de estratificación (julio a diciembre) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	27
10. Variación temporal y vertical de la biomasa por estadio (µg l <sup>-1</sup> ) de <i>L. novamexicanus</i> durante la época de circulación (enero a marzo) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	33
11. Variación temporal y vertical de la biomasa por estadio (µg l <sup>-1</sup> ) de <i>L. novamexicanus</i> durante la época de transición (abril-mayo) e inicio de estratificación (junio) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	35
12. Variación temporal y vertical de la biomasa por estadio (µg l <sup>-1</sup> ) de <i>L. novamexicanus</i> durante la época de estratificación (julio a diciembre) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	37
13. Fecundidad del copépodo <i>L. novamexicanus</i> (máximo, mínimo y promedio) durante 1998 y 1999 en el lago Alchichica, Puebla.....	41
14. Proporción sexual (hembras y machos) mensual y vertical del copépodo pláctico <i>L. novamexicanus</i> en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	42

## TABLAS

1. Correlación entre la densidad y la biomasa del copépodo pláctico <i>L. novamexicanus</i> con algunos parámetros (temperatura, oxígeno disuelto, clorofila <i>a</i> ) en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.....	45
--	----

---

## RESÚMEN

Los sistemas acuáticos epicontinentales son dinámicos en el tiempo, porque están sujetos a los factores ambientales y sus efectos pueden ser transmitidos a las comunidades de organismos que los habitan. Los copépodos son componentes importantes en la transición de energía hacia otros niveles tróficos en los ambientes acuáticos. En México existen pocos estudios y de corta duración sobre la dinámica de los copépodos que se encuentran en éstos sistemas, aún cuando desempeñan un papel fundamental en su funcionamiento, prevaleciendo los estudios en organismos de tallas grandes. Por ello en el presente estudio se abordó la dinámica poblacional (adultos, nauplios y copepoditos) del copépodo pláctico *Leptodiptomus novamexicanus* en el lago salino Alchichica, Puebla considerando el aspecto temporal (24 meses) y vertical (a lo largo de una columna de agua). Para éste propósito se realizaron muestreos mensuales de enero de 1998 a diciembre de 1999. Las muestras de zooplankton fueron colectadas de una estación a lo largo de una columna de agua (2, 5, 10, 20 y 50 m), para éste propósito se extrajeron seis litros de agua del lago en cada profundidad con una botella tipo Niskin y se filtraron a través de una malla con apertura de 55  $\mu\text{m}$ . En cada muestreo se midieron perfiles verticales de temperatura, oxígeno disuelto, conductividad específica (K 25) y pH con una sonda Hydrolab, también se colectó agua del lago para obtener la concentración de clorofila *a*. En el laboratorio se evaluaron las densidades de copépodos por estadio de desarrollo (hembras, machos, nauplios, copepoditos y ovígeras) mediante un microscopio óptico (a 10X) y una cámara de Sedgwick- Rafter (para observar el zooplankton en un determinado volumen). Además se evaluó la talla (largo por ancho) de los copépodos de acuerdo a su estadio de desarrollo utilizando un micrómetro ocular (a partir de éstos datos se obtuvo la biomasa), y se contó el número de huevos en las ovígeras para obtener la fecundidad. El área limnética del lago resultó hiposalina (134.7 mS  $\text{cm}^{-1}$ ), básica (pH=9.1) y oligotrófica (con 4.4  $\mu\text{g/l}$  de clorofila *a*), con una temperatura promedio de 16.5 °C. El lago es monomítico cálido, circula durante la temporada fría (invierno-primavera) y se encuentra estratificado el resto del año. La densidad de los copépodos osciló de 0-706 y 0-345 org/l y la biomasa de 0-1321.72 y 0-668  $\mu\text{g/l}$  durante 1998 y 1999 respectivamente. Los estadios más abundantes fueron los nauplios (44.5 y 48.5%), seguidos por los copepoditos (39.2 y 41.5%) y adultos (16.22 y 9.98 %) en 1998 y 1999 respectivamente. Los copépodos mostraron diferente distribución de acuerdo a la temporada y al estadio, de ésta manera la máxima densidad y biomasa de los copépodos se encontró en los meses de diciembre, enero y mayo (adultos), marzo (copepoditos), abril y junio (nauplios). Verticalmente también se encontraron diferencias, los adultos fueron más abundantes entre 10 y 20 m, los nauplios de 5-50 m y los copepoditos entre 5-20 m. De forma general el periodo de circulación favoreció el incremento en densidad y biomasa de los copépodos por presentar una elevada disponibilidad de alimento, condiciones homogéneas de oxígeno y de temperatura. La máxima fecundidad se presentó en noviembre de ambos años con 10 y 13 huevos por hembra. La proporción sexual fue de ♀ 1: 1.25 ♂ y de ♀ 1: 1.09 ♂ para 1998 y 1999 respectivamente. La correlación entre la abundancia de los copépodos y los parámetros determinados fue diferente para cada estadio. El oxígeno y la temperatura resultaron ser los parámetros más significativos para los copépodos. También se encontraron correlaciones entre los adultos y copepoditos pero los nauplios no mostraron ninguna correlación significativa con los demás estadios de la población. En términos generales se encontraron similitudes y diferencias importantes entre 1998 y 1999. Las diferencias más relevantes fueron que en 1998 la densidad y biomasa de los copépodos fue mayor a comparación de 1999, la concentración de clorofila *a* fue mayor en 1999 que en 1998, y la duración de la capa anóxica fue más prolongada en 1998 que en 1999. Dentro de las similitudes más relevantes estuvo el incremento en densidad y biomasa de los copépodos durante la época de circulación y la disminución de la densidad y biomasa durante la época de estratificación, así como el patrón de distribución vertical que presentaron los copépodos de acuerdo con su estadio de desarrollo.

---

## INTRODUCCIÓN

---

Los sistemas acuáticos epicontinentales ocupan un volumen inferior al 1% del total de agua que se encuentra sobre el planeta, se encuentran distribuidos generalmente en ríos, lagos, aguas subterráneas y lagunas. La importancia de éstos cuerpos de agua radica en su participación sobre los ciclos hidrológicos y el mantenimiento de la vida, la disponibilidad de agua para la agricultura, la industria, y el uso humano (Wetzel 1983).

Dentro de las comunidades que habitan en los sistemas acuáticos se encuentra el plancton, el cual incluye toda una serie de organismos microscópicos, con limitado poder de locomoción para contrarrestar las corrientes y cuya distribución se encuentra sujeta al movimiento del agua (Wetzel 1983).

La comunidad pláncica se ha dividido tradicionalmente en dos grandes grupos: el fitoplancton y el zooplancton. El primero se compone de organismos autótrofos capaces de sintetizar sus propias reservas alimenticias mediante la fotosíntesis, el segundo está compuesto de organismos heterótrofos incapaces de sintetizar su alimento, los cuales constituyen un elemento muy importante en la transición de energía acumulada por el fitoplancton, bacterias y detritos hacia otros niveles tróficos y en las aguas continentales está representado principalmente por protozoos, rotíferos y crustáceos, éste último grupo compuesto fundamentalmente por cladóceros y copépodos (Margalef 1983, Wetzel 1983).

Los copépodos se distribuyen en todas las aguas y constituyen una fracción muy importante de la biomasa del zooplancton, alcanzando del 35 al 50% tanto en aguas marinas como continentales (Margalef 1983).

La forma de su cuerpo es alargada y cilíndrica con segmentación evidente, está cubierto por anillos quitinosos rígidos unidos por una membrana. Puede dividirse en: a) cabeza con cinco pares de apéndices representados por antenas y partes bucales, b) tórax que presenta seis pares de patas nadadoras y c) abdomen en la parte posterior formado por segmentos abdominales, el cual en las hembras se encuentra modificado en segmento genital (Margalef 1983, Suárez *et al.* 1996). Todos estos apéndices son muy importantes debido a que conforman el aparato locomotor y alimentador de los copépodos. Los dos sexos difieren por numerosos caracteres y son aproximadamente del mismo tamaño (Margalef 1983).

La reproducción es sexual y los huevos fertilizados son transportados por las hembras en uno o varios sacos ovígeros. En el transcurso de su vida pasan por seis estadios llamados nauplio; después cinco estadios llamados copepodito, el sexto y último estadio de copepodito da lugar al adulto (Hutchinson 1967, Moss 1988). En el transcurso de su desarrollo, la locomoción y la dieta cambian paulatinamente junto con el tamaño del copépodo y con sus necesidades metabólicas. Ocupan diferentes posiciones a nivel trófico en la cadena alimenticia: detritívora, herbívora y carnívora con lo que inciden de manera diferente en la organización de los ecosistemas acuáticos (Wetzel 1983, Dussart y Defaye 1995).

Los copépodos como grupo, son uno de los principales responsables de la producción secundaria en muchas comunidades acuáticas debido a su abundancia y a su frecuencia dentro

---

del zooplancton de las aguas dulces (Suárez *et al* 1996) ya que constituyen el alimento de muchos depredadores dulceacuícolas como peces y otros copépodos. Por otro lado son depredadores de bacterias, algas, protozoos, rotíferos, cladóceros y larvas de insectos (Pennak 1978, Dussart y Defaye 1995). Una manera de evitar la depredación y conseguir alimento es el comportamiento migracional tanto vertical como horizontal que presentan muchos copépodos limnéticos en la columna de agua (Suárez *et al.* 1996).

Desde el punto de vista humano el cultivo de los copépodos permite tener una excelente fuente de alimentación para la producción piscícola, en los estudios limnológicos fungen como indicadores biológicos de la calidad de agua, se han utilizado exitosamente como agentes de control biológico en la erradicación de larvas de mosquito (por ejemplo *Aedes polynesiensis* y *A. aegypti* que causan dengue y filariasis) y tienen un alto potencial en la industria del quitosano, por su considerable producción de quitina (Dussart y Defaye 1995, Suárez *et al.* 1996).

Dentro de los copépodos existen cuatro órdenes de vida libre que son: 1) Calanoideos con cuerpo alargado, antenas largas (23-25 segmentos) típicamente plánticos y obtienen su alimento por filtración, 2) Cyclopoideos presentan cuerpo ovoide ensanchado en la región anterior, antenas cortas (6-17 segmentos) generalmente habitan en el litoral o el bentos, pero algunas especies son planctónicas, son depredadores y pueden ser hospederos intermediarios de céstodos o nemátodos 3) Harpacticoides tienen cuerpo alargado con los bordes casi paralelos, antenas pequeñas (5-9 segmentos) se encuentran en zonas litorales o bentónicas sus piezas bucales sujetan y raspan las partículas, finalmente 4) Gelyelloideos que son propios de aguas intersticiales profundas (Williamson 1991, Dussart y Defaye 1995).

Una gran parte del grupo de los copépodos se encuentra representada por los Calanoideos (Margalef 1983). Los Calanoideos son componentes importantes del zooplancton dulceacuícola (Suárez *et al.* 1996). De manera general, la importancia de los calanoideos radica en la dependencia de peces y otros organismos que los utilizan como fuente de alimento (Wetzel 1983).

Los Diaptómidos son los calanoideos más característicos de las aguas dulces (Margalef 1983, Moss 1988) su diversidad de formas es muy amplia (Suárez *et al.* 1996). Generalmente se alimentan de organismos del fitoplancton utilizando su aparato filtrador (Moss 1988). Tienen la capacidad de explotar selectivamente distintas fuentes de alimento, filtrando o depredando de acuerdo con las condiciones que se presenten lo cual se puede traducir en la posibilidad de coexistir en un mismo volumen de agua sin competir con otros organismos. En los diaptómidos se pueden presentar huevos resistentes o durmientes, que reposan latentes durante épocas difíciles y eclosionan hasta que se presentan periodos favorables. La mayoría de los calanoideos diaptómidos tienen solamente una generación por año (Pennak 1978, Suárez *et al.* 1996). El número de especies pertenecientes a esta clase de copépodos es bajo con relación a otros grupos de organismos plánticos.

La duración y desarrollo de las distintas etapas de la vida de los diaptómidos son determinadas en mayor o menor grado por factores ambientales (p. ej. temperatura, luz) y por algunas características del cuerpo de agua (pH, oxígeno disuelto), así como por la presencia de organismos depredadores y la disponibilidad de alimento (Elmore 1983, Williamson 1991).

El estudio de las poblaciones naturales dentro de su ambiente requiere de una cuidadosa evaluación de las relaciones entre la población y su interacción con los factores biológicos, químicos y físicos del ambiente. Los copépodos constituyen poblaciones ideales para estos estudios ya que ellos se encuentran casi en cualquier lugar de un cuerpo de agua, están sujetos a fluctuaciones extremas en densidad, sin embargo las causas no están adecuadamente entendidas, ya que intervienen un gran número de factores ambientales los cuales pueden ser responsables de las variaciones poblacionales (Hazelwood 1961).

Los miembros del género *Diaptomus* por lo tanto son susceptibles a la influencia del ambiente (Williamson 1991, Suárez *et al.* 1996), esto hace que el estudio de estos organismos adquiera un interés peculiar desde el punto de vista ecológico.

Los ambientes acuáticos salinos constituyen una fracción muy importante de las aguas que se encuentran sobre los continentes (0.008% de agua salina respecto al 0.009% de agua dulce). La importancia de éstos cuerpos de agua radica en su valor económico, ocurrencia geográfica, interés científico y en las relaciones naturales que se establecen entre los organismos (Williams 1981, Wetzel 1983).

Existen pocas especies de organismos que se encuentran habitando éstos cuerpos de agua, porque se encuentran sometidas a un alto grado de estrés debido a la alta concentración de las sales disueltas en el agua, de tal modo que existe una correlación negativa entre la riqueza de especies y la salinidad es decir, a mayor salinidad menor es el número de especies, por consiguiente la salinidad puede resultar determinante sobre la fauna y flora de las localidades acuáticas salinas (Williams 1981, Williams *et al.* 1990). Su naturaleza fisicoquímicamente inestable y comportamiento variable hacen que éstos ecosistemas sean únicos cuando se comparan con el ambiente marino o dulceacuicola (Alcocer 1995).

Debido al escaso conocimiento que se tiene en nuestro país sobre las relaciones que se establecen entre las poblaciones de copépodos plácticos con los factores del medio ambiente y por el importante papel que los diaptómidos desempeñan en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, se realizó este trabajo que tiene como objetivo fundamental investigar si las fluctuaciones poblacionales del diaptómido *Leptodiaptomus novamexicanus* guardan alguna relación con las variaciones físicas, químicas y biológicas que se presentan en el lago salino de Alchichica, tanto en el aspecto temporal (dos ciclos anuales) como en el espacial (distribución a lo largo de la columna de agua).

---

## ANTECEDENTES

---

*Leptodiptomus novamexicanus* (anteriormente *Diptomus novamexicanus*) fue descrito originalmente por Herrick en 1895 después de hallarlo en un tanque de almacenamiento de agua potable en Utah, E.U.A. Posteriormente, Marsh (1907, 1929) en sus trabajos sobre la distribución de los diatómidos en América del Norte, mencionó la presencia de *L. novamexicanus* en los estados norteamericanos de Nuevo Mexico y Utah. En la actualidad se considera que esta especie habita en toda la porción de Norteamérica comprendida entre Canadá y México (Reid 1990).

El primer informe sobre la presencia de esta especie en México fue el de Wilson (1936) en el que se presentó a *L. novamexicanus* como parte de un listado de cladóceros y copépodos provenientes de diversos cenotes y cuevas localizados en la Península de Yucatán.

Osorio-Tafall (1942) describió a partir de ejemplares colectados en el Lago Alchichica, Puebla, una especie muy parecida a *L. novamexicanus* a la que denominó *Diptomus garciai*. Posteriormente, Wilson y Yeatman (1959) concluyeron que *Diptomus garciai* es una sinonimia de *L. novamexicanus*.

A partir de los años ochentas se han realizado diversos trabajos en cuerpos de agua del Altiplano Mexicano; en muchos de ellos se encontró a *L. novamexicanus* como componente importante del zooplancton. Rojas y Sánchez (1987) lo observaron y estudiaron su dinámica poblacional en el embalse La Goleta, Estado de México. Posteriormente, Cruz (1989) y Cruz y Elías (1991) encontraron a la especie formando parte del zooplancton del embalse Danxhó, también en el Estado de México y aportaron datos sobre la dinámica poblacional y la biología de esta especie.

Posteriormente González (1991) estudió los copépodos calanoideos de la presa Trinidad Fabela, Estado de México, encontrando a *L. novamexicanus* como una de las especies más importantes.

Camacho (1996) informó de la presencia de *L. novamexicanus* en la Presa Taxhimay y el bordo Ojo de Agua, en el Estado de México. También observó la presencia de esta especie en el lago de gran altitud "El Sol" ubicado dentro del cráter del volcán Nevado de Toluca.

Dos Santos-Silva *et al.* (1996) informaron de la frecuente asociación entre el calanoideo *Mastigodiptomus montezumae* y *L. novamexicanus* en algunos cuerpos de agua distribuidos a lo largo del eje neovolcánico.

Grimaldo (1996) identificó la presencia de *L. novamexicanus* en un estudio sobre copépodos calanoideos y ciclopoideos distribuidos en diversos cuerpos de agua temporales (charcos) localizados en la parte norte y central del Estado de México. Ocampo (1996) también encontró a *L. novamexicanus* en un bordo piscícola del Estado de México llamado "Herradura Prima".

---

---

Lugo *et al.* (1999) establecieron que *L. novamexicanus* es la única especie de crustáceo limnético presente en el lago Alchichica, Puebla y determinaron el comportamiento temporal y vertical de las densidades de esta especie durante un ciclo anual (1993-94). Este estudio es el antecedente directo del trabajo aquí planteado, y se utilizará como un punto de comparación para conocer las variaciones anuales en la población de éste copépodo.

Finalmente Romano (2000) informó sobre la presencia de *L. novamexicanus* en un bordo del estado de Michoacán, en su estudio sobre los copépodos calanoideos y ciclopoideos de sistemas temporales y permanentes de Jalisco y Michoacán.

Es de resaltarse el hecho de que el presente estudio se llevó a cabo en un cuerpo de agua salino si lo comparamos con los estudios existentes en nuestro país, como se ha mencionado los demás fueron realizados en cuerpos de agua dulceacuícolas. Este hecho resulta interesante debido a la presencia de *L. novamexicanus* en un ambiente con características diferentes a las anteriormente estudiadas.

---

---

## HIPÓTESIS

---

### Hipótesis nula:

La variación de la población de copépodos no depende de las condiciones ambientales sino únicamente de factores biológicos.

### Hipótesis alternativa:

Las condiciones ambientales, además de los factores biológicos, influyen en el comportamiento de la población de copépodos durante dos ciclos anuales y a lo largo de la columna de agua.

## OBJETIVO GENERAL:

Determinar la variación poblacional del crustáceo pláctico *L. novamexicanus* en el lago Alchichica, Puebla durante dos ciclos anuales y a lo largo de la columna de agua.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Determinar la densidad poblacional tanto en el aspecto temporal como en el vertical del copépodo *L. novamexicanus* por estadio de desarrollo (hembras, machos, nauplios, copepoditos, hembras ovíferas).
  2. Determinar la biomasa, a partir de la talla promedio (largo y ancho) por estadio de desarrollo en *L. novamexicanus*,
  3. Cuantificar el número de huevos en las ovíferas para obtener la fecundidad.
  4. Determinar la proporción de sexos.
  5. Establecer si existe alguna relación entre la densidad poblacional de *L. novamexicanus* con algunos parámetros físicos, químicos y biológicos seleccionadas en el lago Alchichica, Puebla.
-

---

## HIPÓTESIS

---

### Hipótesis nula:

La variación de la población de copépodos no depende de las condiciones ambientales sino únicamente de factores biológicos.

### Hipótesis alternativa:

Las condiciones ambientales, además de los factores biológicos, influyen en el comportamiento de la población de copépodos durante dos ciclos anuales y a lo largo de la columna de agua.

## OBJETIVO GENERAL:

Determinar la variación poblacional del crustáceo pláctico *L. novamexicanus* en el lago Alchichica, Puebla durante dos ciclos anuales y a lo largo de la columna de agua.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Determinar la densidad poblacional tanto en el aspecto temporal como en el vertical del copépodo *L. novamexicanus* por estadio de desarrollo (hembras, machos, nauplios, copepoditos, hembras ovíferas).
  2. Determinar la biomasa, a partir de la talla promedio (largo y ancho) por estadio de desarrollo en *L. novamexicanus*,
  3. Cuantificar el número de huevos en las ovíferas para obtener la fecundidad.
  4. Determinar la proporción de sexos.
  5. Establecer si existe alguna relación entre la densidad poblacional de *L. novamexicanus* con algunos parámetros físicos, químicos y biológicos seleccionadas en el lago Alchichica, Puebla.
-

## DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en el lago Alchichica que se encuentra localizado al noroeste del estado de Puebla, en la provincia fisiográfica del eje neovolcánico, donde se cruzan la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Puebla (Álvarez 1950, Arredondo-Figueroa *et al.* 1984) y pertenece a la región de la Cuenca de Oriental (Gasca 1982, Arredondo-Figueroa *et al.* 1984). Se encuentra a una altura de 2345 m.s.n.m entre los 19° 24' 13" de latitud N y 97° 24' 00" de longitud (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983) (Fig. 1).

El lago tiene forma circular, el área litoral presenta una pendiente muy pronunciada. En el extremo oeste del lago se presenta una capa de sales efervescentes características del lugar (Gasca 1981). La longitud máxima es de 1733 metros, la línea de costa de 5.06 Km, el área superficial de 1.81 Km<sup>2</sup>, el volumen de 69.92 X 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> y la profundidad máxima de 64.6 m (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

Alchichica es uno de los seis lagos-cráter conocidos en la región con el nombre de axalapazcos (vocablo náhuatl que significa "vasijas de arena con agua") distribuidos en dos planicies conocidas como los llanos de San Juan y de San Andrés (Fuentes 1972). Alchichica es el lago más grande del grupo en área superficial y volumen (Arredondo-Figueroa *et al.* 1984).

Es un lago hiposalino ( $\approx 8.5 \text{ g l}^{-1}$ ) los cationes en orden de dominancia son  $\text{Na}^+ > \text{Mg}^{++} > \text{K}^+ > \text{Ca}^{++}$  y los aniones  $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{CO}_3^{2-}$  (Vilaclara 1993). Recibe alimentación hídrica de los mantos acuíferos subterráneos de la cuenca y de la precipitación pluvial directa (Álvarez 1950, Gasca 1981).

El clima corresponde al tipo BS1 Kw (i') w'' caracterizándose por ser seco templado con verano cálido y régimen de lluvias en verano. Según la estación meteorológica de Alchichica, la temperatura media anual es de 12.9 °C y la precipitación promedio anual es de 372.1 mm (García 1988). La evaporación es muy alta y causa notorios déficits de agua especialmente en marzo (Arredondo-Figueroa *et al.* 1984).

El suelo es de tipo sierozem con acumulación de CaCO<sub>3</sub> cerca de la superficie, la periferia es de color castaño claro, la vegetación que sostienen estos suelos es de bosque bajo espinoso con predominio de plantas suculentas, su uso principal es para pastoreo de caprinos. La alcalinidad y salinidad de estos suelos reducen la productividad y disminuyen el valor de las tierras agrícolas de la región (Fuentes 1972). Presenta una composición litológica predominantemente de tezontles, brechas y tobas basálticas (Álvarez 1950).

Entre los organismos más relevantes que habitan en el lago se encuentran el pez aterinido *Poblana alchichica* (Álvarez 1950), la salamandra ambistómida neoténica *Ambystoma taylori* (Brandon *et al.* 1981) ambas endémicas del lago y los hidrófitos *Cyperus laevigatus* y *Ruppia marítima* (Ramírez-García y Novelo 1984).

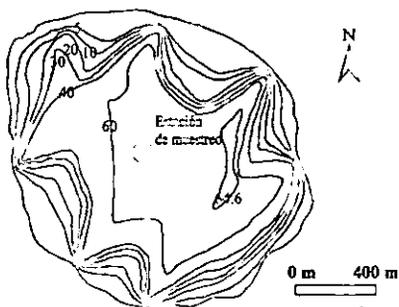
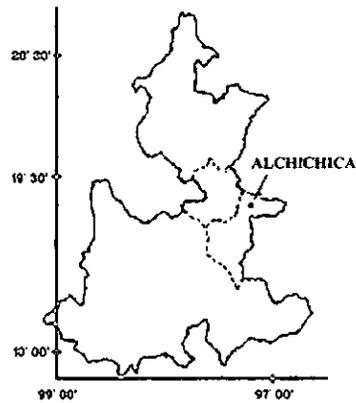
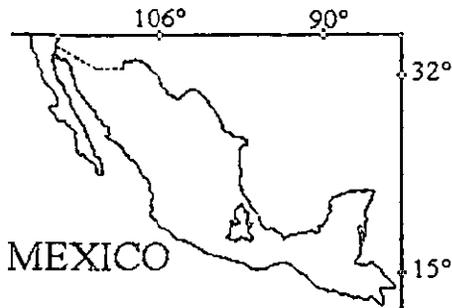


Figura 1. Localización geográfica, morfometría y batimetría del Lago Alchichica mostrando la ubicación de la estación de muestreo (tomado y modificado de Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

---

## MATERIAL Y MÉTODO

---

### *Trabajo de campo*

Se realizaron 24 muestreos mensuales en el lago Alchichica, Puebla de enero de 1998 a diciembre 1999, entre las 9:00 y 13:00 horas. Un muestreo prospectivo mostró que el área limnética del lago es horizontalmente homogénea. Las muestras de zooplankton se obtuvieron en una estación de muestreo localizada en el área central del lago que alcanza una profundidad de 62.6 m.

En cada muestreo (ubicado en el área central del lago) se midieron perfiles verticales de temperatura, conductividad específica ( $K_{25}$ ), oxígeno disuelto, y pH, mediante el empleo de una sonda multiparámetro Hydrolab modelo Datasonde 3/Surveyor 3. La lectura de los perfiles verticales mostró variaciones a lo largo de la columna de agua del lago, los cuales se utilizaron para establecer las zonas de muestreo vertical más representativas. Los parámetros que se midieron fueron seleccionados porque son considerados entre los principales factores que pueden influenciar la distribución y abundancia de los copépodos (Dussart y Defaye 1995).

Adicionalmente, durante cada muestreo se colectaron 5 litros de agua con una botella tipo Niskin en las profundidades del lago antes mencionadas, para medir la concentración de la clorofila *a* en el laboratorio empleando el método de extracción en frío (4 °C) durante 24 h con metanol al 100% (Marker *et al.* 1980) mediante un espectrofotómetro Hewlett Packard 8450A UV/VIS.

Posteriormente se tomaron cinco muestras de zooplankton a lo largo de la columna de agua a 2, 5, 10, 20 (zona fótica), y 50 (zona afótica) metros. Para éste propósito se extrajeron seis litros de agua del lago a cada profundidad utilizando una botella tipo Niskin. Para colectar a los organismos del zooplankton se filtró cada una de las muestras a través de una malla de 55  $\mu\text{m}$  de abertura. Los copépodos fueron removidos de la malla con agua filtrada del lago y preservados con formol hasta una concentración del 4% (Gaviño *et al.* 1996) agregándose el colorante rosa de bengala con la finalidad de hacer resaltar a los organismos (Dussart y Defaye 1995) finalmente se colocaron en recipientes de plástico con tapa, para su transporte y posterior análisis.

### *Trabajo de laboratorio*

En el laboratorio se examinaron 120 muestras (5 x 24 meses) de zooplankton recolectadas para evaluar las densidades de los copépodos de acuerdo con su estadio de desarrollo. Para éste propósito se tomaron alícuotas (1 ml) al azar de cada una de las muestras para su revisión, siendo colocadas en una cámara de Sedgwick-Rafter (A.P.H.A. *et al.* 1985) para su cuantificación con ayuda de un microscopio óptico de contraste de fases Carl Zeiss y aumento de 10X. Generalmente se revisaron 5 alícuotas por muestra. Siempre que fue posible (de acuerdo con la densidad de copépodos presente) se contabilizaron al menos 100

---

organismos de cada muestra para obtener un intervalo de confianza para la media de  $\forall$  20%. (Wetzel y Likens 1979).

Los copépodos fueron cuantificados de acuerdo a su estadio de desarrollo (hembras, machos, copepoditos, nauplios, y hembras ovígeras). Además se registró la talla (largo y ancho del cuerpo de cada organismo), midiéndolos con un micrómetro ocular debidamente calibrado.

Con éstas mediciones se obtuvo la biomasa por estadio, utilizando además como referencia el peso que tienen éstos organismos (Redfield y Goldman 1980) y seleccionando una ecuación de regresión longitud-peso aplicable a los calanoideos (McCauley 1984).

$$\ln w = \ln a + b \ln L$$

Donde:

$\ln w$  = es el logaritmo natural del peso seco ( $\mu\text{g}$ ).

$\ln a$  = es la estimación de la intercepción.

$b$  = es el estimado de la pendiente.

$\ln L$  = es la media geométrica de la longitud de los individuos en una muestra de la población.

En el caso de las hembras ovígeras se registró también el número de huevos presentes, para determinar con esto la fecundidad (Dussart y Defaye 1995).

Para conocer la relación entre las variables ambientales y las fluctuaciones poblacionales de copépodos se aplicó un análisis de correlación utilizando el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (Steel y Torrie 1989).

Los datos biológicos se transformaron utilizando la fórmula  $\log (n+1)$  y las variables ambientales excepto el pH, se transformaron usando  $\log (n)$  (Green 1975). El análisis se realizó utilizando el paquete estadístico Statgraphics versión 5.0 (1991).

---

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

---

### *Parámetros Ambientales*

#### *Temperatura*

Los valores de temperatura en el lago fluctuaron entre 14.5 y 19.5 °C para 1998 y de 14.7 a 19.7 °C en 1999. Lugo *et al.* (1999) encontraron una variación de la temperatura de entre 14.8 y 19.8 °C para los años 1993-1994, datos que corresponden bastante bien con los encontrados en el presente estudio.

En la variación térmica del lago Alchichica pueden reconocerse tres distintas épocas: la época de circulación, la época de estratificación y una época intermedia entre ellas. La época de circulación como tal, se presentó de enero a marzo, pero sus efectos pueden comenzar a manifestarse desde diciembre. La época de transición se ubicaría entre los meses de abril y mayo, con un aumento gradual de temperatura alcanzando los máximos valores anuales entre mayo y junio. Posteriormente de agosto a diciembre los valores fueron disminuyendo (Fig. 2)

Durante la época de circulación se presentaron las menores temperaturas anuales (la mínima en febrero), así como la mínima variación entre la temperatura superficial y la del fondo (enero con 0.2 °C) en 1998 y 1999. En este periodo se encontraron valores aproximados a los 15 °C a lo largo de toda la columna de agua. (Fig. 2)

Gradualmente la temperatura fue aumentando hasta alcanzar su máximo diferencial en la columna de agua en junio de ambos años en donde la diferencia entre la superficie y el fondo fue de 4.9 °C. En este mes la estratificación térmica del cuerpo de agua fue marcada y pueden distinguirse con claridad el epilimnion y el hipolimnion.

Aunque a partir de agosto (1998) y julio (1999) la temperatura superficial comenzó a disminuir y se observó el mismo comportamiento hasta diciembre, durante ésta época el lago se encontró completamente estratificado. Paulatinamente, el enfriamiento del epilimnion fue favoreciendo que la circulación alcanzara una mayor profundidad y entre noviembre y diciembre la mayor parte de la columna de agua se encontrara casi homeoterma, señalando el inicio de un nuevo periodo de mezcla (Fig. 2). Este patrón de circulación durante la época fría y estratificación durante el resto del año, corresponde al de los lagos de tipo monomítico cálido (Wetzel 1983). Wetzel (1983) señala que para este tipo de lagos las temperaturas más bajas se encuentran de diciembre a enero y las más altas se presentan durante junio y julio, considerando que la época de circulación abarca desde enero hasta mayo mientras que la de estratificación sería de junio a diciembre. Lugo *et al.* (1999) llegó a la misma conclusión a partir de los datos de temperatura obtenidos en Alchichica en el periodo 1993-1994. Sin embargo Alcocer y Hammer (1998) mencionan que el periodo de circulación de Alchichica puede ubicarse en la época de invierno-primavera (tres meses) y estar estratificado el resto del año.

---

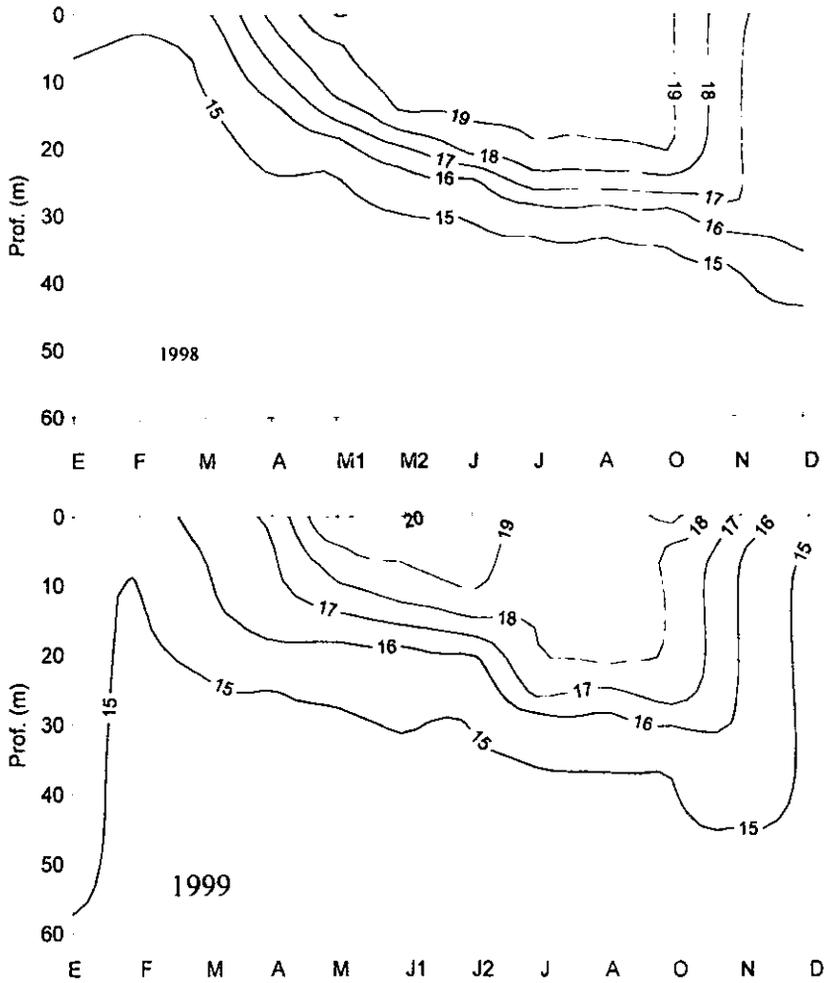


Figura 2. Diagramas de isotermas ( $^{\circ}\text{C}$ ) profundidad-tiempo en el lago Alchichica .  
1998 (arriba) -1999 (abajo).

La diferencia más importante en el comportamiento térmico del lago entre 1998 y 1999 consistió en el mes de inicio de la mezcla. En enero de 1998 el lago se encontró completamente mezclado y lo mismo ocurrió en enero de 1999. Sin embargo, al final del ciclo de 1999, en diciembre ya el lago se encontraba en etapa de completa circulación (Fig. 2). Adicionalmente, la temperatura del epilimnion fue ligeramente mayor para el año de 1998 con relación a la de 1999, lo que podría explicar, junto con el inicio más temprano de la época de frío, la circulación adelantada del lago a fines de 1999.

### *Oxígeno disuelto*

Los valores de oxígeno disuelto (OD) en el lago de Alchichica fluctuaron entre ausente y  $8.6 \text{ mg l}^{-1}$  (1998) y ausente y  $7.7 \text{ mg l}^{-1}$  (1999). La concentración de OD en el lago estuvo fuertemente influenciada por el patrón de circulación y estratificación. De enero a marzo (periodo de circulación) el OD registró valores de  $6-8 \text{ mg l}^{-1}$  (1998) y  $4-7 \text{ mg l}^{-1}$  (1999) a lo largo de toda la columna de agua. Durante enero (el primer mes de circulación) el OD fue encontrado de forma uniforme y elevada a lo largo del cuerpo acuático, hecho asociado a la uniformidad de la temperatura en la columna.

En el mes de abril de ambos años las condiciones de oxigenación se mantuvieron relativamente estables ( $6-8$  y  $3-7 \text{ mg l}^{-1}$ ). Los máximos valores de OD se alcanzaron en mayo (1998 y 1999), coincidiendo en 1998 con un incremento en la concentración de clorofila.

Posteriormente, la concentración de OD fue disminuyendo hasta alcanzar condiciones anóxicas en la parte profunda. En 1998 esto ocurrió desde principios del mes de mayo y en 1999 la anoxia se presentó hasta el mes de julio (Fig. 3). En 1998 las condiciones anóxicas perduraron hasta el mes de diciembre mientras que en 1999 sólo se observaron hasta noviembre.

Durante 1998 y 1999, la capa anóxica se presentó durante la época de estratificación térmica generalmente por debajo de los 40 metros durante la época de estratificación termal. En el epilimnion las concentraciones variaron entre  $4.4$  y  $7.6 \text{ mg l}^{-1}$  en la misma época. Lugo *et al.* (1999) encontraron un comportamiento similar en Alchichica durante 1993 y 1994, donde, la concentración de oxígeno tiende a ser homogénea durante la época fría (periodo de circulación), y a disminuir conforme la temperatura y la profundidad se incrementan. También encontraron un aumento en la concentración de oxígeno asociado a la presencia del florecimiento de *N. spumigea* durante el mes de abril, en el cual también observaron la ausencia de oxígeno disuelto en la parte más profunda de la columna de agua.

El mes de diciembre de 1999 tuvo un comportamiento diferente pues el lago ya estaba en plena circulación y sin embargo se encontraron bajas concentraciones de OD ( $4.4-4.8 \text{ mg l}^{-1}$ ) en toda la columna de agua. De acuerdo con Estévez (1988), una demanda de oxígeno generada por los compuestos fuertemente reducidos que se almacenan en el hipolimnion anóxico durante la estratificación. Al mezclarse el lago estos compuestos alcanzan la parte superficial y consumen oxígeno disminuyendo la concentración del mismo en toda la columna. Se trata de un fenómeno de corta duración pero que puede tener efectos biológicos importantes. Lugo *et al.* (1999) encontraron la presencia de las mismas condiciones de distribución del OD en enero de 1994.

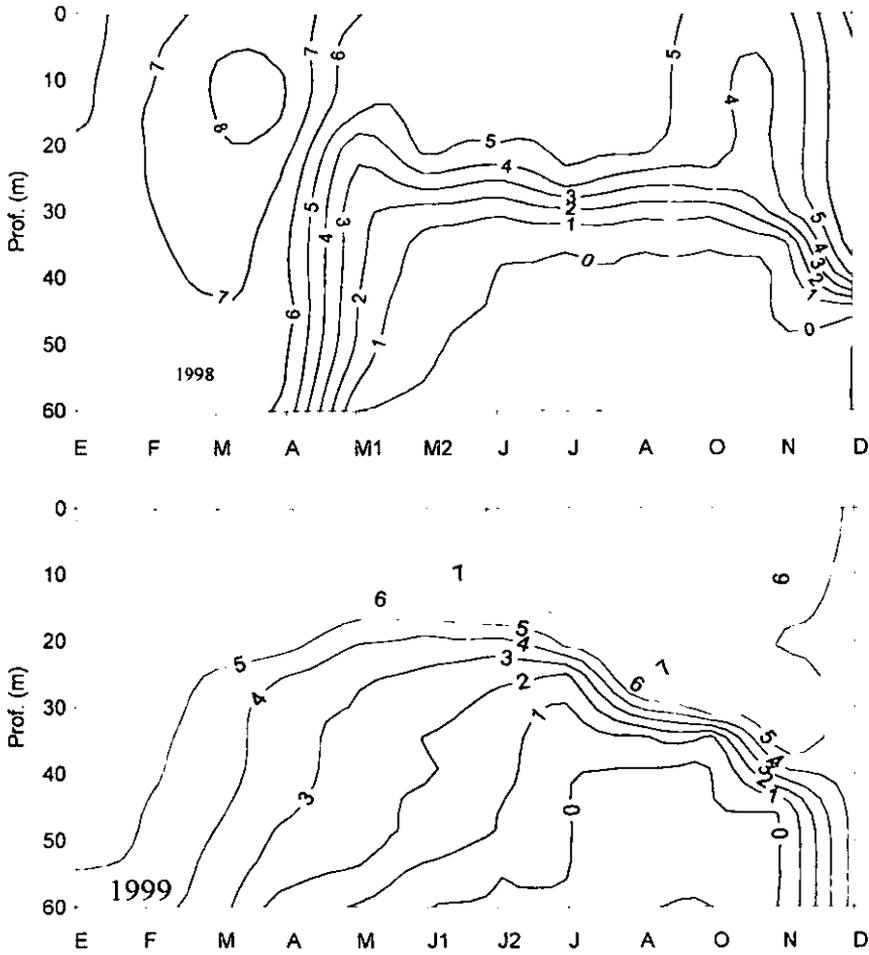


Figura 3. Diagrama de isolíneas de concentración de oxígeno disuelto (mg l<sup>-1</sup>) en el lago Alchichica. 1998 (arriba) -1999 (abajo).

### *Clorofila a*

La concentración de clorofila en el lago de Alchichica varió entre 0.2 y 19.8  $\mu\text{g l}^{-1}$  en 1998 y desde 0.2 hasta 32  $\mu\text{g l}^{-1}$  en 1999.

Durante enero de 1998 y 1999 se presentaron altas concentraciones de clorofila (5.0-9.4 y 8.2-11.3  $\mu\text{g l}^{-1}$  respectivamente). Lo anterior es debido a que el lago se encontraba en el período de mezcla y esto favoreció la liberación de los nutrientes almacenados en el hipolimnion durante la estratificación. La mezcla del agua permitió la distribución aproximadamente homogénea de la clorofila en toda la columna de agua. Cabe mencionar que

en éste mes se presentó el promedio mensual de clorofila más alto con 7.86  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1998) y el segundo valor promedio más alto con 9.62  $\mu\text{g l}^{-1}$  en 1999. De febrero a marzo la concentración de clorofila disminuyó y generalmente fue menor de 5  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1998) o 6  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1999) en toda la columna de agua, éste patrón cambió durante febrero de 1998 (7.5  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) y puede ser atribuido a la disminución en las densidades de zooplancton, especialmente de copépodos.

De acuerdo con Arredondo *et al.* (1984) y Lugo *et al.* (1999) las altas concentraciones de clorofila en el lago Alchichica durante el mes de enero se deben a un florecimiento de fitoplancton dominado en composición por las diatomeas.

El resto del año la concentración de clorofila generalmente fue menor a 5  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1998) y 6  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1999), lo cual sugiere la prevalencia de condiciones oligotróficas con tendencia hacia la mesotrofia en ciertas épocas (Lugo *et al.* 1999, Alcocer y Hammer 1998). Sin embargo se presentaron algunas excepciones.

Por ejemplo en mayo de 1998 la clorofila se elevó (0.4-9.7  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) especialmente en los 30 metros superficiales, debido al surgimiento del florecimiento de *N. spumigena*, el cual también causó la presencia del máximo observado en concentración de OD. En 1999 el inicio del florecimiento se observó también en mayo aunque el incremento de la clorofila únicamente se presentó en el nivel superficial y alcanzó un valor máximo de 6.7  $\mu\text{g l}^{-1}$ . En este último año el florecimiento continuó durante el mes de junio aunque presentó concentraciones de clorofila menores (0.2-6.5  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) a las de 1998. Cooper y Koch (1984) en el lago hiposalino Walker (Nevada, E.U.), observaron la presencia de *N. spumigena* desde el mes de abril y la cianobacteria alcanzó su máxima densidad en mayo. En éste último mes también se presentaron los valores de oxígeno más elevados del lago y los máximos valores de clorofila *a*.

De agosto a noviembre la concentración de clorofila *a* osciló de 0.9 a 19.8  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1998) y de 2 a 32  $\mu\text{g l}^{-1}$  (1999) (Fig.4). Como puede apreciarse, la amplitud entre los valores fue muy evidente. Resulta importante resaltar el hecho de que durante ésta época los valores más elevados de clorofila se presentaron en forma de un máximo profundo de clorofila (MPC). Este es un evento que generalmente ocurre en lagos profundos y estratificados de baja o moderada productividad, donde la zona eufótica se extiende por debajo de la capa donde se presenta la mezcla. En los lagos, el MPC generalmente ocurre por debajo de la termoclina y está asociado a fuertes gradientes de concentración de nutrientes. En otras palabras, cuando

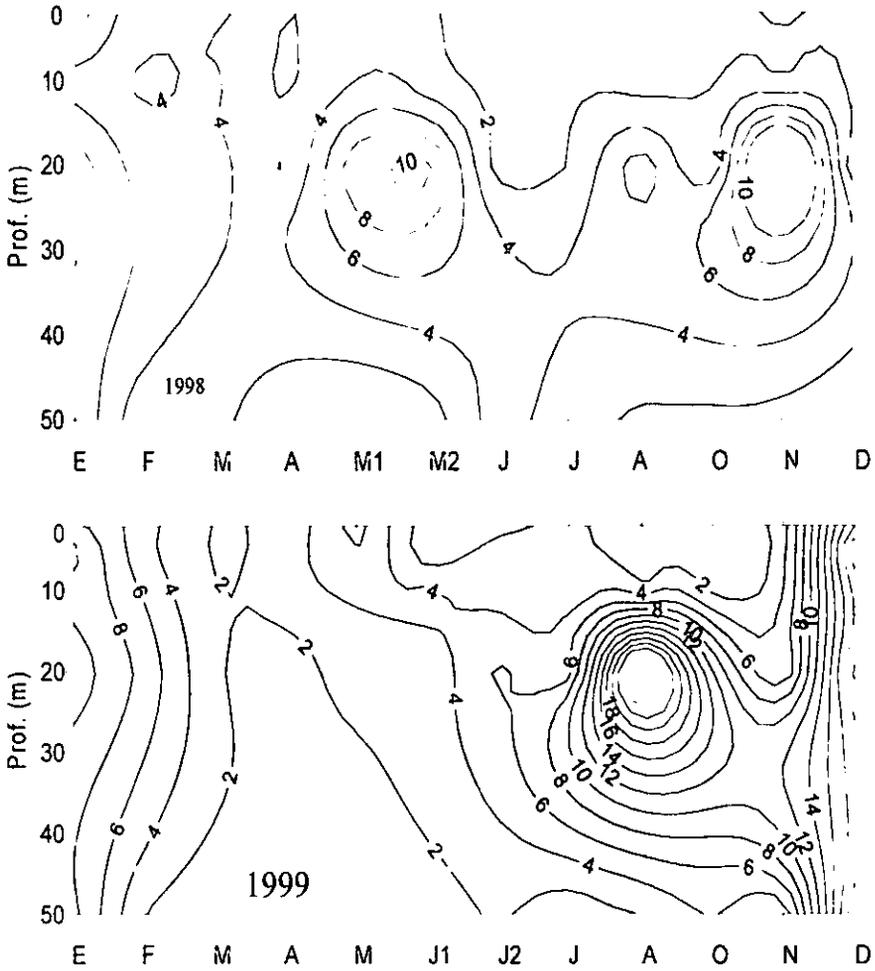


Figura 4. Diagrama de isolíneas de concentración de clorofila *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) en el lago Alchichica. 1998 (arriba) -1999 (abajo).

los nutrientes de la zona eufótica se agotan, una fracción del fitoplancton puede explotar otras fuentes de alimento que se encuentran generalmente por debajo de la termoclina, en las capas profundas del lago. La acumulación de fitoplancton en esas capas profundas se reflejó en la presencia del MPC (Gervais *et al.* 1997). Para el caso del lago de Alchichica el MPC estuvo presente con mayor claridad durante noviembre de 1998 ( $19.8 \mu\text{g l}^{-1}$ ) y agosto ( $32 \mu\text{g l}^{-1}$ ) y octubre ( $12 \mu\text{g l}^{-1}$ ) de 1999, ubicándose entre los 20 y 30 m de profundidad. Coon *et al.* (1987) observaron la presencia de un MPC en el lago Tahoe durante los meses de julio, agosto, septiembre y octubre cerca de los 100 m de profundidad, ubicándose entre una zona superior limitada de nutrientes y otra inferior limitada por la luz. De acuerdo con éstos autores el MPC se presentó como resultado del acúmulo de poblaciones fitoplanctónicas (ya que las algas dominantes del lago carecen de movilidad). Para el lago de Alchichica este mecanismo de acumulación también podría estar presente puesto que la ubicación del MPC generalmente coincidió con la de la base del metalimnion.

Finalmente en diciembre de 1999 se hizo notoria una elevada concentración de clorofila *a* ( $20\text{-}24.7 \mu\text{g l}^{-1}$ ) en toda la columna de agua, ya que en este mes se observó la presencia de una mezcla completa en el lago. Por el contrario durante el mismo mes de 1998, se presentaron las menores concentraciones anuales de clorofila, lo cuál pudo deberse a que la época de circulación todavía no estaba presente.

#### **Conductividad específica ( $K_{25}$ )**

Los valores de conductividad específica a  $25^\circ\text{C}$  ( $K_{25}$ ) oscilaron entre  $13.27$  y  $14.50 \text{ mS cm}^{-1}$  en 1998 y entre  $12.92$  y  $14.18 \text{ mS cm}^{-1}$  en 1999. Como puede apreciarse en la Fig. 5 los intervalos de variación en la columna de agua fueron más amplios en 1998 y menores durante la mayor parte de 1999. La variación temporal durante los dos años fue también bastante diferente.

En 1998 la  $K_{25}$  alcanzó su valor máximo durante el mes de enero, lo cuál podría ser atribuible a que en éste mes se registra la precipitación más baja del año (Arredondo 1983) además de que la época de mezcla resuspende una cantidad importante de solutos que permanecieron en el fondo durante la estratificación. De febrero a mayo la conductividad disminuyó y se mantuvo bastante constante ( $13.30$  a  $13.64 \text{ mS cm}^{-1}$ ), presentando el mes de mayo los valores superiores de este intervalo.

Un ligero incremento de los valores de  $K_{25}$  se presentó durante junio, julio y agosto ( $13.68$  a  $14.07 \text{ mS cm}^{-1}$ ) y los valores mayores se presentaron durante junio y julio. Este incremento puede estar relacionado con la temperatura, puesto que los meses mencionados son de elevada temperatura ambiental en la zona del lago.

En octubre la conductividad descendió de forma importante, hecho que pudo deberse a la influencia de la época de lluvias (Arredondo 1983) que trae un aporte de agua y aumenta el volumen por lo que disminuye la concentración de iones. Durante noviembre la conductividad aumentó por el efecto de la temporada de secas y descendió en diciembre, comportamiento que resulta difícil de explicar.

Durante los tres primeros meses de 1999, la  $K_{25}$  se incrementó de forma gradual y alcanzó su máximo valor en marzo ( $14.18 \text{ mS cm}^{-1}$ ), mes en el cuál se reconoce la mayor evaporación anual lo que trae consigo una disminución de la cantidad de agua y una concentración de iones (Arredondo 1983). En abril se produjo un descenso importante ( $13.29\text{-}13.45 \text{ mS cm}^{-1}$ ), posiblemente causado por algún periodo aislado de lluvias.

De mayo a junio la  $K_{25}$  se elevó ( $13.85$  a  $14.08 \text{ mS cm}^{-1}$ ) ya que son meses cálidos donde se presentan las más altas temperaturas anuales. Desde finales de junio y hasta agosto la conductividad descendió ( $12.96\text{-}13.49 \text{ mS cm}^{-1}$ ) posiblemente por el efecto de la temporada de lluvias y finalmente volvió a incrementarse de forma gradual de octubre a diciembre ( $12.92\text{-}13.97 \text{ mS cm}^{-1}$ ). Los valores más altos observados en este último mes podrían deberse a que se trata de una época de escasa precipitación (Arredondo 1983).

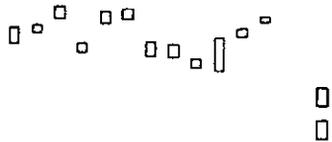
En términos generales los valores de  $K_{25}$  mostraron un comportamiento estable, oscilando entre valores aproximados a  $13 \mu\text{S cm}^{-1}$  (durante los dos años). Lugo *et al.* (1999) señalan que la variación de la  $K_{25}$  en el lago de Alchichica fue de  $12.68$  a  $13.73 \text{ mS cm}^{-1}$  y este intervalo fue un poco menor al medido en el presente estudio. De acuerdo con estos mismos autores estos valores de conductividad corresponden aproximadamente a una salinidad de  $8.5 \text{ g l}^{-1}$ , valor que ubica a Alchichica como un lago hiposalino (Hammer *et al.* 1990).

Conductividad 1998



Meses

Conductividad 1999



Meses

Figura 5. Distribución mensual y vertical de la conductividad ( $\text{mS cm}^{-1}$ ) el lago Alchichica de enero de 1998 a diciembre de 1999.

### pH

Los valores de pH en el lago de Alchichica fluctuaron entre 8.8-10.0 y 8.6-9.2 para 1998 y 1999 respectivamente. Como puede observarse en la Figura 5, los valores de pH generalmente fueron más elevados y variables en 1998 al compararse con 1999.

Durante los meses de enero a mayo de 1998 los valores de pH mostraron una tendencia creciente y alcanzaron su máximo (10.0) en mayo, mes donde se registró un florecimiento de la cianobacteria *N. spumigena*. Entre junio y julio (inicio de la época de lluvias) el pH disminuyó (9.4-9.6 unidades) probablemente debido al aumento de volumen en el lago. Entre agosto y diciembre los valores disminuyeron considerablemente con relación a la época anterior (8.8-9.1) y el mínimo se midió durante agosto, que correspondió a la época de lluvias y a la temporada de estratificación (y de baja densidad de fitoplancton) en el lago. Después de agosto, se observó una ligera pero continuada tendencia de incremento del pH hasta el mes de diciembre.

pH 1998

pH 1999

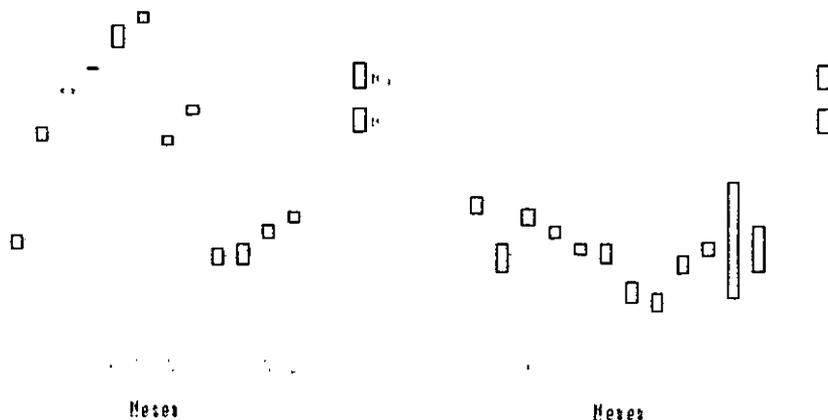


Figura 6. Distribución mensual y vertical del pH en el lago Alchichica de enero de 1998 a diciembre de 1999.

En enero de 1999 los valores medidos fueron apenas superiores a los de diciembre de 1998, pero en febrero de 1999 se presentó un descenso importante del pH en el lago (8.8-9.0). En marzo el pH se incrementó (9.0-9.1) y partir de este mes y hasta julio mostró una ligera pero continuada tendencia descendente (8.6-9.0) con el mínimo precisamente en julio. Finalmente de agosto a diciembre se incrementaron los valores de pH (8.7-9.2), alcanzando en el mes de noviembre el máximo valor, producido quizás por el efecto de la temporada de sequía (Arredondo 1983).

Tal como lo señalan Lugo *et al.* (1999) en el lago Alchichica los valores de pH muestran la prevalencia de condiciones alcalinas en el agua del lago. Estos autores mencionan que los valores de pH oscilaron de 8.6 a 9.2 en 1993-1994, intervalo que concuerda exactamente con el observado durante 1999 pero inferior al medido en el año de 1998. Además, observaron que el florecimiento de *N. spumigena* (que en su estudio se presentó en el mes de abril) trajo consigo un incremento en los valores de pH.

## Parámetros biológicos

### Densidad

La densidad global de *L. novamexicanus* en el lago de Alchichica varió entre 0 y 706 org l<sup>-1</sup> en 1998 y entre 0 y 345 org l<sup>-1</sup> en 1999. A lo largo del período estudiado, las larvas nauplio fueron el estadio de desarrollo que contribuyó en mayor medida a la densidad (44.5% y 48.5% en 1998 y 1999 respectivamente), seguido por los copepoditos (39.2 y 41.5%). Los copépodos adultos fueron consistentemente mucho menos abundantes en las muestras cuantificadas y predominaron los machos (9.0 y 5.2%) sobre las hembras (7.2 y 4.7%).

El comportamiento temporal y vertical que presentó la densidad poblacional de los copépodos, mostró ser variable a lo largo del tiempo (meses), espacio (superficie-fondo), periodo (circulación y estratificación), y también mostró diferencias de acuerdo con el estadio de desarrollo (nauplios, copepoditos, adultos).

Los meses de enero a marzo abarcaron la época de mezcla en el lago. La temperatura fue baja y casi homogénea y el oxígeno disuelto se encontró distribuido desde la superficie hasta el fondo del lago. La mezcla tuvo como resultado un aporte de nutrientes del fondo hacia todo el cuerpo de agua, con lo que se incrementó la disponibilidad de alimento para los productores primarios, y en segundo término para los consumidores primarios (zooplancton)

Gracias a estas condiciones favorables, durante enero de 1998 la densidad poblacional de los copépodos fue elevada y varió entre 60 y 438 org l<sup>-1</sup>. En éste mes se alcanzaron las máximas densidades puntuales de hembras (74 org l<sup>-1</sup>), machos (151 org l<sup>-1</sup>) y hembras ovígeras (22 org l<sup>-1</sup>). En contraste, para el mes de febrero la densidad disminuyó considerablemente (7-100 org l<sup>-1</sup>). Debido a la homogeneidad de la columna de agua, los organismos se distribuyeron en todas las profundidades muestreadas durante ambos meses (Fig.7).

En enero y febrero de 1999 la densidad poblacional fue notablemente menor (1-68 org l<sup>-1</sup>), en relación con la misma temporada del año anterior. Al igual que en 1998, los organismos se encontraron distribuidos a lo largo de toda la columna de agua (Fig. 7). Las menores densidades observadas en enero de 1999 con respecto al año anterior pudieron deberse a que durante la fase inicial de la época de circulación tienden a dispersarse en toda la columna de agua solutos químicamente reducidos producidos durante la época de estratificación, los cuáles podrían haber tenido un efecto poco favorable para éstos organismos (Saunders y Lewis 1988).

En marzo de 1998 y 1999 se observaron las densidades globales mensuales más altas (706 y 345 org l<sup>-1</sup>). Esto se debió principalmente al aporte de los copepoditos, quienes también alcanzaron sus densidades máximas con 692 y 304 org l<sup>-1</sup> respectivamente, siendo el único estadio de desarrollo que coincidió en presentar su máximo pico de densidad en el mismo mes durante ambos años. Verticalmente, las mayores densidades se ubicaron principalmente alrededor de los 10 m de profundidad (Fig. 7). Las condiciones que se presentaron en éste mes parecen ser las óptimas para el desarrollo de éste estadio (regular cantidad de oxígeno y clorofila así como una pequeña variación entre temperatura superficial y del fondo).

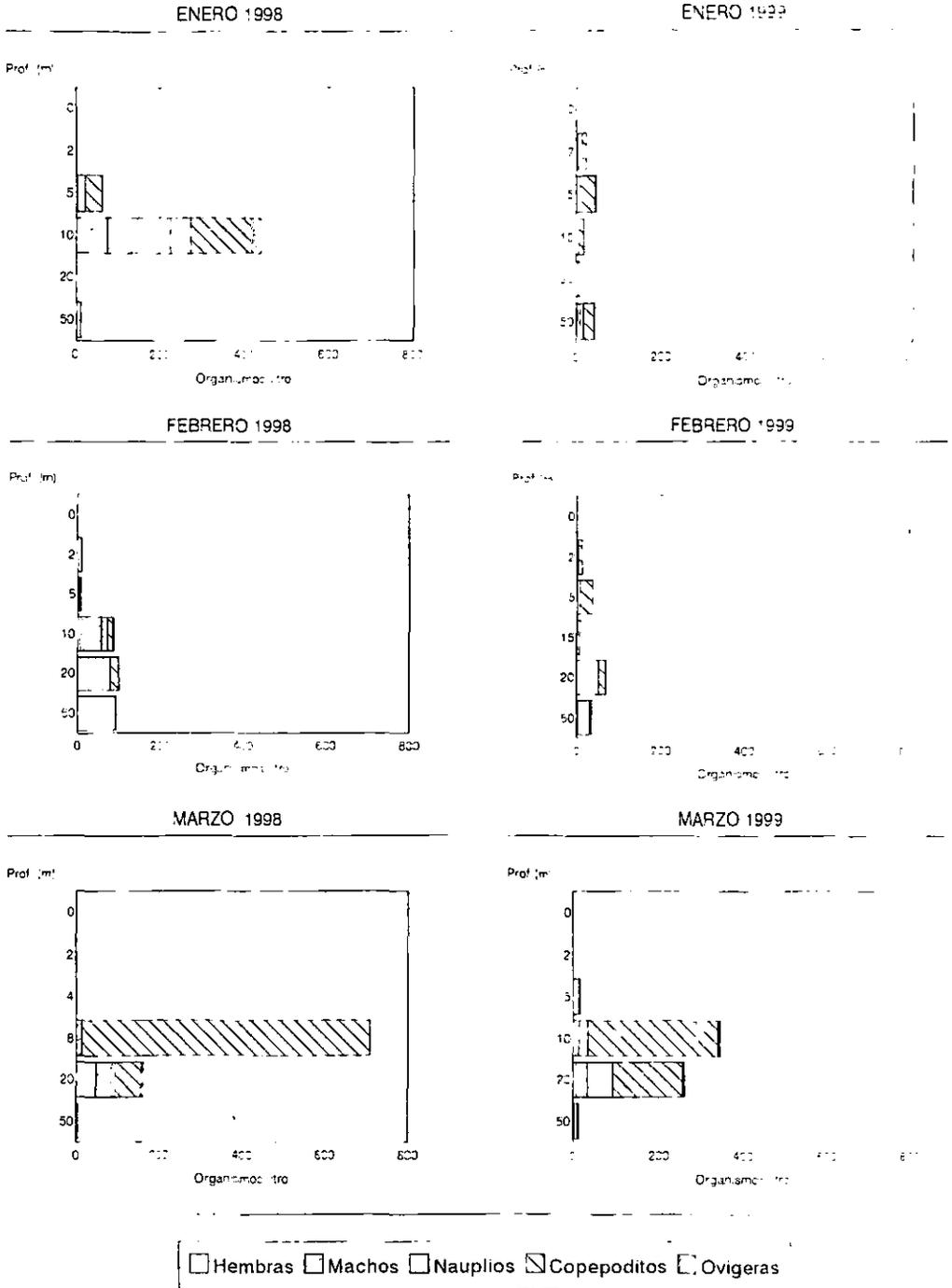


Figura 7. Variación de la distribución ( $\text{indiv l}^{-1}$ ) temporal y vertical de *L. novamexicanus* por estadio durante la época de circulación (enero a marzo) en el lago Alchichica. 1998 y 1999.

A partir de abril, y hasta el mes de mayo la temperatura del lago en la capa superior se incrementó, lo cual se reflejó en una estratificación térmica incipiente. Al mismo tiempo, el oxígeno disuelto comenzó a disminuir en la parte más profunda, considerándose esta época como una etapa de transición entre la circulación y la estratificación. El rasgo más característico e importante de esta época fue el surgimiento de un florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena*. En los dos años estudiados, este florecimiento fue de magnitud considerablemente menor a los observados en otros años como 1988, 1994 y 1995 (Garzón 1990, Lugo *et al.* 1999, Oliva. com. pers.). En 1998 el florecimiento fue mayor y se presentó en el mes de mayo, mientras que el de 1999, más leve se observó en junio.

En el mes de abril de ambos años disminuyó la densidad de los copépodos ( $1-78 \text{ org l}^{-1}$  y  $2-161 \text{ org l}^{-1}$ ). En ambos casos los nauplios fueron los más abundantes y para el año de 1999 alcanzaron su máxima densidad anual ( $108 \text{ org l}^{-1}$ ). En cuanto a su ubicación vertical, se observaron profundas diferencias en el mismo mes de los dos años, pues durante 1998 la densidad más elevada se encontró en la profundidad de 50 m. Mientras que en 1999 las mayores abundancias se observaron en la parte superior del lago (alrededor de 10 m). Es importante señalar que la concentración de oxígeno a ésta profundidad en abril de 1999 fue superior a  $6 \text{ mg l}^{-1}$  lo cuál explica la presencia de éstos organismos en una zona tan profunda (Fig. 8).

En mayo, la densidad poblacional se mantuvo casi constante ( $0-59 \text{ org l}^{-1}$  y  $4-112 \text{ org l}^{-1}$ ) para 1998 y 1999 con relación al mes anterior. En 1998 la forma más abundante fueron las larvas nauplio, mientras que en 1999 predominaron los copepoditos. En este último año, las hembras presentaron en mayo su densidad máxima anual ( $11 \text{ org l}^{-1}$ ) ubicándose preferentemente alrededor de los 5 m de profundidad y esto coincidió con el inicio del florecimiento de *Nodularia*.

El mes de junio, tanto en 1998 ( $20-158 \text{ org l}^{-1}$ ) como en 1999 ( $2-125 \text{ org l}^{-1}$ ), presentó densidades de copépodos un poco mayores con respecto a mayo. En ambos años predominaron durante este mes los nauplios. Asociadas a una estratificación térmica definida, las mayores densidades se observaron a 25 m de profundidad. Para el año de 1999, durante este mes se presentó el florecimiento de *N. spumigena*.

Los meses de junio a octubre se incluyen en el período de clara estratificación. En este lapso el hipolimnion alcanzó su máximo grosor, abarcando desde el fondo hasta los 40 m de profundidad. Toda esta capa profunda careció de oxígeno. Paulatinamente, los nutrientes se agotaron en el epilimnion y los valores de clorofila fueron muy bajos. En algunos de estos meses fue posible observar la presencia de un máximo profundo de clorofila, localizado en la base del metalimnion (30 m).

Los resultados de los meses de julio de ambos años fueron diferentes. En 1998 la densidad global se incrementó ( $1-333 \text{ org l}^{-1}$ ) con respecto a junio y este incremento estuvo muy relacionado con la presencia del máximo anual de los nauplios ( $323 \text{ org l}^{-1}$ ).

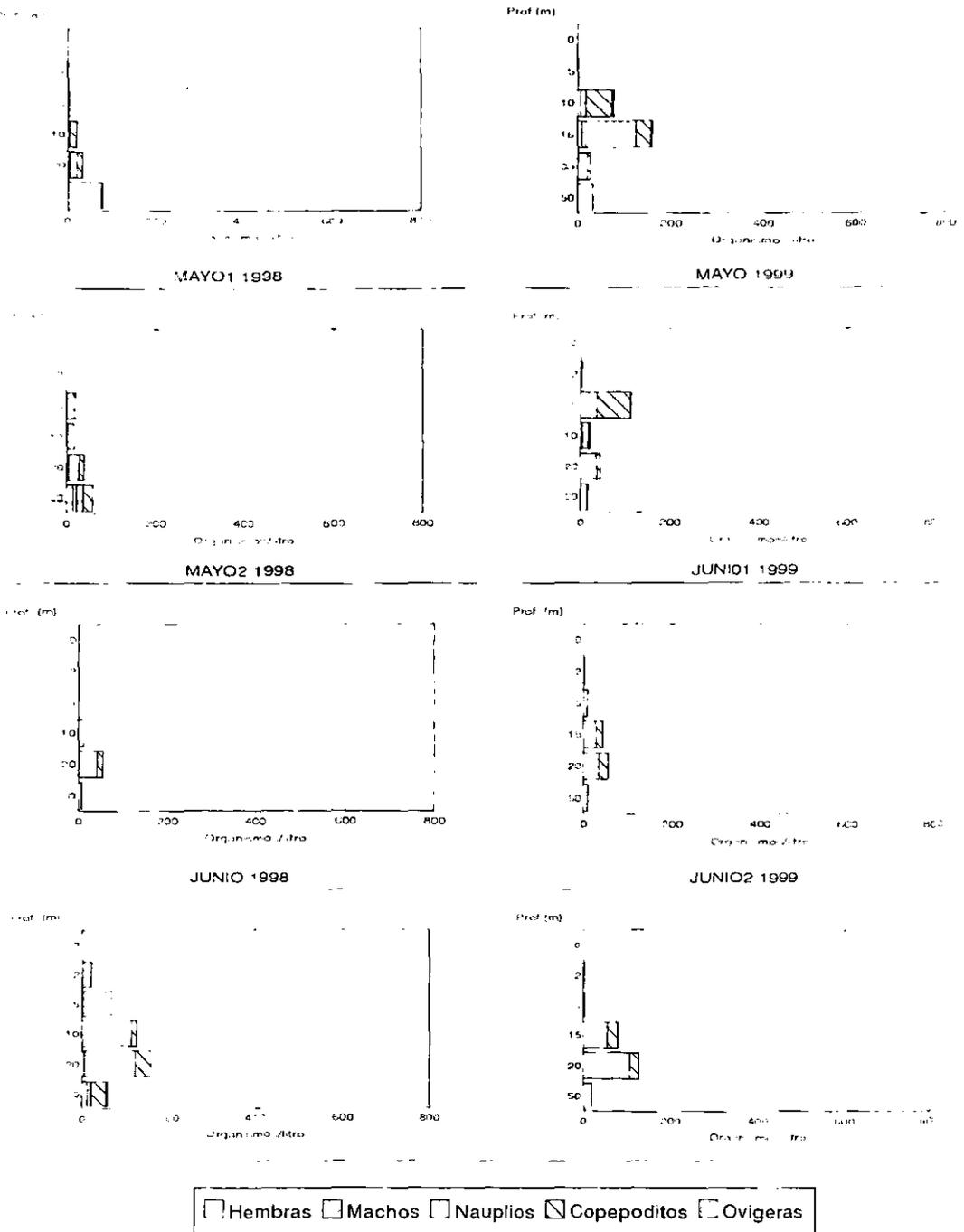


Figura 8. Variación de la distribución (indiv l<sup>-1</sup>) temporal y vertical de *L. novamexicanus* por estadio durante la época de transición (abril-mayo) e inicio de estratificación (junio) en el lago Alchichica. 1998 y 1999.

Para el año 1999 la densidad se mantuvo constante con relación al mes anterior, aunque también predominaron los nauplios. La distribución de los organismos en la columna de agua se observó preferentemente en las profundidades de 5-20 m (1998) y 25 m (1999), ésta última correspondió al nivel del metalimnion puesto que el lago se encontraba ya claramente estratificado.

Después de pasar por la temporada más cálida, la densidad poblacional disminuyó considerablemente y llegó a ser la más baja del año entre los meses de agosto y octubre de 1998 y 1999. El intervalo de densidades en estos dos meses para 1998 fue 0-28 org l<sup>-1</sup> mientras que para el mismo período de 1999 fue de 0-32 org l<sup>-1</sup>. Las bajas densidades poblacionales podrían ser atribuidas al agotamiento del alimento en el epilimnion por efecto de la estratificación (Saunders y Lewis 1988). En ambos años los nauplios fueron más abundantes en agosto y los copepoditos predominaron en octubre. Las densidades mayores se presentaron entre los 5 y los 30 m de profundidad.

Posteriormente, la temperatura inició su descenso y favoreció el enfriamiento de la capa superficial, aumentando el grosor del epilimnion. Este descenso del nivel del epilimnion favoreció la liberación de nutrientes desde la parte superior del hipolimnion, por lo que pudieron incrementarse ligeramente la densidad de fitoplancton y la concentración de clorofila *a*. Esto explica que en el mes de noviembre de ambos años se haya observado un leve incremento en las densidades de los copépodos (0-58 org l<sup>-1</sup> en 1998 ; de 6-53 org l<sup>-1</sup> en 1999). Los nauplios continuaron siendo el estadio más abundante en éste mes durante los dos años. En noviembre de 1998 las mayores densidades se encontraron en la capa superficial (< 20 m) mientras que en 1999 la distribución fue casi homogénea en toda la columna de agua. Esta diferencia puede explicarse porque en noviembre de 1999 el lago se encontraba casi completamente mezclado y la capa anóxica se presentó únicamente en la porción más profunda. Debe resaltarse que en noviembre de 1998 se observó un máximo profundo de clorofila localizado a los 30 m, que no tuvo relación con las densidades más elevadas de copépodos, que se observaron por encima de los 20 m.

Diciembre de ambos años tuvo como característica común el incremento de las densidades. Sin embargo, la magnitud fue diferente (1-252 org l<sup>-1</sup> para 1998 y 32-81 org l<sup>-1</sup> en 1999). También el estadio de desarrollo predominante fue diferente, pues en 1998 dominaron los copepoditos mientras que en 1999 fueron los nauplios. La distribución de los organismos también fue diferente pues en 1998 las mayores densidades se observaron entre los 5 y 10 m, en tanto que en 1999 los copépodos se distribuyeron de manera bastante homogénea a lo largo de toda la columna de agua. Estas diferencias parecen estar relacionadas con la variación en las condiciones del lago en ambos años. En diciembre de 1998 el lago todavía presentaba una porción anóxica en el fondo del lago. En cambio, en diciembre de 1999 el lago ya presentaba una mezcla completa de la columna de agua.

Como se ha mencionado, la densidad de los copépodos fue variable a lo largo del tiempo y dependió de las condiciones que se presentaron en el medio.

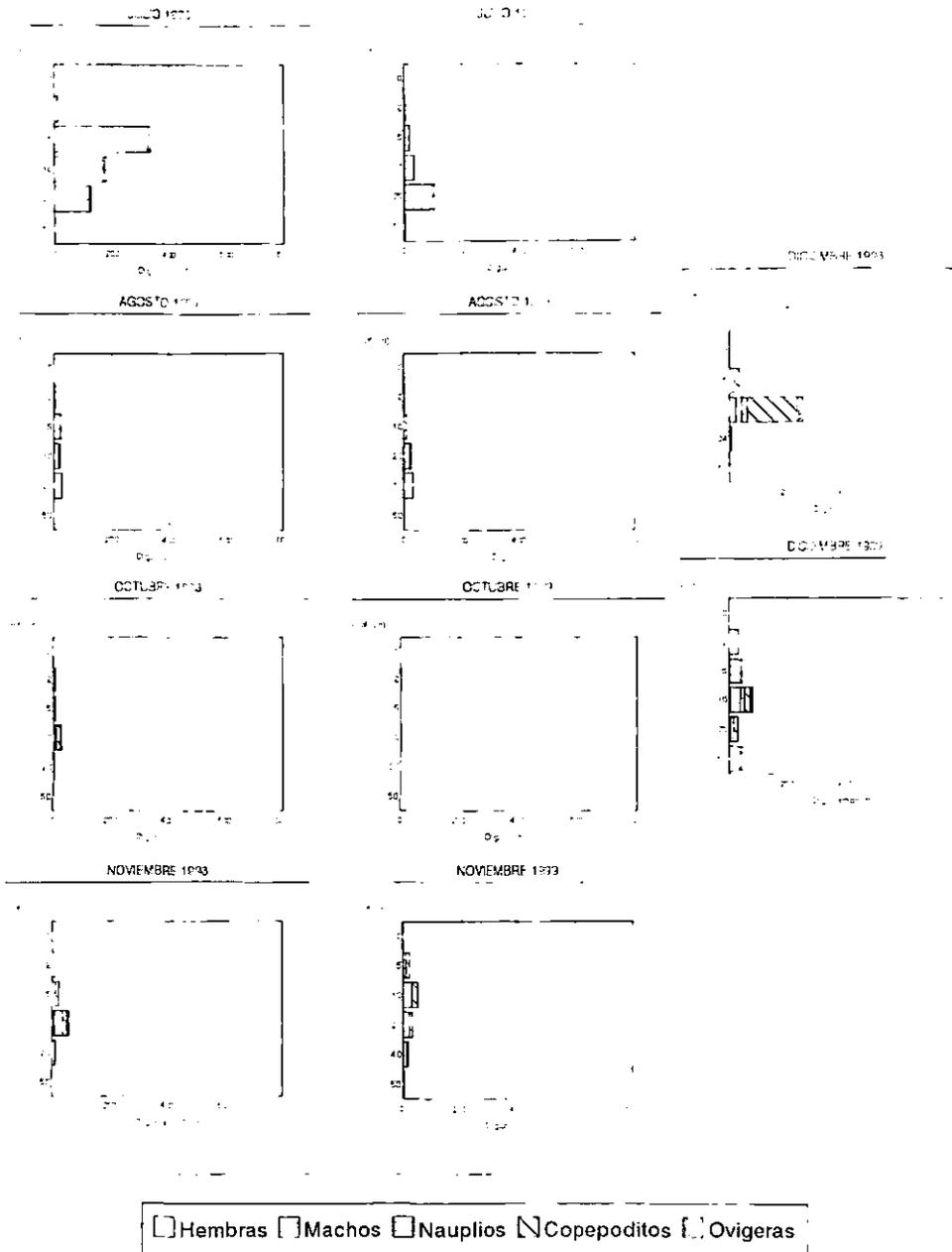


Figura 9. Variación de la distribución (indiv l<sup>-1</sup>) temporal y vertical de *L. novamexicanus* por estadio durante la época de estratificación (julio a diciembre) en el lago de Alchichica, 1998 y 1999.

A éste respecto tenemos los trabajos de Cruz (1989), González (1991), Rojas y Sánchez (1988), y Ocampo (1999) para ésta misma especie, quienes encontraron que el periodo más favorable para el desarrollo de los copépodos se situó en los meses de enero, marzo y mayo, durante los cuáles los organismos alcanzaron sus máximas densidades. Esta información muestra una buena correspondencia con los datos que se obtuvieron en el presente trabajo, a pesar de que en todos los demás casos se trata de cuerpos de agua someros (<10 m de profundidad) de los que se desconoce el patrón de mezcla-estratificación, aunque por su baja profundidad podría suponerse que se trata de cuerpos acuáticos polimícticos (Alcocer *et al.* en prensa).

La variación de las condiciones ambientales ha demostrado influenciar la densidad de la población de *L. novamexicanus*. Lugo *et al.* (1999) encontraron para esta misma especie en Alchichica durante el periodo 1993- 1994 que las mayores densidades de organismos se encontraron asociadas con el periodo de circulación, seguido de un periodo de estratificación con bajas cantidades de organismos. De acuerdo con las investigaciones de Redfield y Goldman (1978, 1979) para ésta misma especie, las condiciones ambientales impuestas por el periodo de estratificación del lago Castle gobernaron la distribución vertical de los copépodos y propiciaron una conducta migratoria distinta para cada estadio de desarrollo. En el caso de Alchichica la distribución diferencial de los estadios estuvo asociada con los cambios que se presentaron durante las épocas de circulación y estratificación.

De acuerdo con Dussart y Defaye (1995) el hecho de que cada estadio responda de una manera diferente a las condiciones ambientales puede considerarse como un comportamiento inherente a su condición, ya que aunque los organismos pertenezcan a una misma especie, sus características morfológicas y funcionales son diferentes. Por ejemplo, se esperaría que las larvas nauplio tuvieran un limitado poder de locomoción (y por lo tanto de distribución), a comparación de los copepoditos y los adultos; éstos últimos presentarían mayor poder de locomoción, por la presencia de apéndices natatorios completamente desarrollados (y por lo tanto mayor distribución vertical).

El presente estudio mostró varias diferencias importantes con respecto al de Lugo *et al.* (1999) que abarcó parte de los años de 1993 y 1994. Estos autores señalan que las hembras adultas fueron el estadio más abundante en el lago y que las mayores densidades se presentaron en los meses de enero y abril. En el presente estudio los nauplios fueron el estadio que presentó las densidades más altas y los meses de máxima abundancia fueron enero y marzo. El pico de abundancia de abril de 1994 se asoció con la presencia del florecimiento de *N. spumigena*, mientras que en 1998 y 1999 no se observaron densidades muy altas cuando estuvo presente el florecimiento. Una diferencia importante fue la magnitud del mismo, que en 1994 alcanzó concentraciones de clorofila *a* de hasta  $17 \mu\text{g l}^{-1}$  mientras que en 1998 y 1999 la magnitud fue considerablemente menor. Lugo *et al.* (1999) mencionan la posibilidad de que *L. novamexicanus* sea capaz de consumir a la *Nodularia*, aunque el incremento de sus densidades durante el florecimiento podría ser favorecido por otras especies que acompañan a la *Nodularia*. A éste respecto Galat *et al.* (1981) consideran que esta cianobacteria filamentosa no es consumida por el zooplankton del lago Pirámide. Los resultados de la actual investigación parecen señalar que *L. novamexicanus* no consume a *Nodularia*, o que la consume en bajas cantidades.

Otra diferencia importante se observó en las densidades. Lugo *et al.* (1999) cuantificaron densidades menores a las encontradas en el presente estudio, pues el intervalo de variación se encontró entre 0 y un poco más de 250 org l<sup>-1</sup>.

El hecho de que los adultos mostraran bajas densidades aún con el florecimiento de *N. spumigena*, podría explicarse ya que al parecer no es la cantidad de alimento lo que puede favorecer la presencia de los organismos sino que lo que afecta es el cambio en la composición de especies fitoplanctónicas y consecuentemente se produce un cambio en las características del alimento (Saunders y Lewis 1988).

De acuerdo con Galat *et al.* (1981) dentro de los grupos que frecuentemente dominan los lagos salinos, se incluyen las diatomeas unicelulares que son consideradas palatables, y en el segundo grupo se incluye a *N. spumigena* considerada como no palatable. Mientras que algunos autores han encontrado que los copépodos pueden alimentarse con cianobacterias, otros opinan que la mayoría de las veces los organismos tienden a evitarlas debido a que sintetizan algunas sustancias tóxicas, que ejercen diversos efectos negativos sobre los organismos (Fulton 1998, Carmichel 1994). Por otro lado Lugo *et al.* (1999) sugieren que el florecimiento de *N. spumigena* en el lago Alchichica parece favorecer de algún modo el incremento de la población de *L. novamexicanus*, aunque mencionan que el copépodo podría estar aprovechando el incremento de otras especies de algas, básicamente clorofita y cianobacterias unicelulares, que también aumentan sus densidades durante el florecimiento. Los estudios de Brett *et al.* (1994) en el lago Castle sugieren que el alimento es determinante en la densidad que muestra ésta especie y mencionan que éste organismo no sólo consume células de fitoplancton sino que también suprime de forma importante a varias especies de ciliados plánticos.

A diferencia de los copepoditos, los nauplios mostraron su máxima abundancia en diferentes meses: julio (1998) y abril (1999), ubicándose a 5 y 16 m respectivamente. Los picos correspondieron a la época de primavera y verano, la diferencia más notable entre éstas épocas fue que en abril se presentaron condiciones de oxígeno disuelto en toda la columna de agua y en julio se presentaron condiciones anóxicas en el fondo del lago, pero como se mencionó anteriormente los nauplios se ubicaron en las capas superiores del lago donde había oxígeno que pudo ser utilizado por éstos, y no en las capas profundas donde el oxígeno era escaso o ausente.

El dominio de larvas y copepoditos sobre los adultos de esta misma especie también ha sido señalado por Redfield y Vincent (1979) en el lago Castle, durante la época de estratificación (junio-septiembre), con 0-75 adultos, nauplios y copepoditos cada uno con 200 (10<sup>3</sup> m<sup>-2</sup>) en 1974, así como 12-75 adultos, 0-305 nauplios, y 0-225 copepoditos (10<sup>3</sup> m<sup>-2</sup>) durante 1975 respectivamente. Sin embargo, en 1976 debido a una severa epidemia fúngica que afectó la fecundidad, mermó la población de copépodos a menos de 125 organismos 10<sup>3</sup> m<sup>2</sup>. El decremento de la población se debió a la disminución de los nauplios causada por la disminución de la natalidad. Además, encontraron que de junio a septiembre los adultos disminuían, y que en junio y julio se alcanzaba el máximo pico de nauplios, mientras que en julio y septiembre se alcanzaba el máximo pico de copepoditos.

De acuerdo a las observaciones de Cooper y Koch (1984) en el lago Walker, los adultos de *Diatomus sicilis* (como es el caso de *L. novamexicanus*) también declinan su número después de primavera, debido al menos en parte, al efecto nocivo del surgimiento de un florecimiento de *N. spumigena*. En el lago Pirámide, ésta misma especie de copépodo mostró que los adultos alcanzaban su máxima densidad en abril y mayo, y cuando llegaba el verano (julio-agosto) y la temperatura llegaba a su máximo, decrecían su población (Galat *et al.* 1981).

En lo que concierne a la distribución vertical de los copépodos, durante los dos años de estudio la población de *L. novamexicanus* generalmente alcanzó su mayor abundancia entre los 5 y los 20 m (1998) y entre los 5 y los 30 m (1999) de profundidad. Un patrón de distribución vertical parecido para los diatómidos fue observado por Cooper y Koch (1984) en el lago Walker (con una profundidad máxima de 30 m), donde las mayores densidades correspondieron a 5 y 10 m y las mínimas se presentaron en la superficie (1 m) y fondo (>20 m).

La distribución vertical de los diferentes estadios de desarrollo en Alchichica mostró un comportamiento interesante. Durante 1998 todos los estadios presentaron sus densidades mayores preferentemente a la profundidad de 10 m (hembras 55.5%, machos 77%, copepoditos 75.7% y ovígeras 78.8%) con excepción de los nauplios que se distribuyeron más ampliamente entre los 5 y los 20 m (28.3 % a los 5 m, 26.8% a los 10 m y 27% a los 20 m). Para el año de 1999 nuevamente los machos, copepoditos y hembras ovígeras prefirieron los 10 m de profundidad (machos 43.2%, hembras 34.2%, copepoditos 43 % y ovígeras 51.2%). Las larvas nauplio presentaron sus mayores densidades (38.8%) a los 20 m de profundidad.

Los muestreos en los que algunos estadios se encontraron con densidades importantes a los 50 m fueron: nauplios (febrero-abril), copepoditos (mayo), hembras, machos y ovígeras (mayo y junio), de 1998, así como hembras y machos (enero-febrero), nauplios y copepoditos (diciembre) en 1999.

Los organismos que se encontraron a 50 m durante los meses de diciembre, enero y febrero, posiblemente se encontraron en el fondo, porque que durante éstos meses se presentó alta disponibilidad de alimento y las condiciones de temperatura y oxígeno fueron homogéneas, debidas al periodo de circulación. Los organismos que se encontraron de abril a junio, probablemente se encontraron en condiciones de dormancia debido a las condiciones poco favorables impuestas por el agotamiento de oxígeno en el fondo y la poca disponibilidad de alimento en el epilimnion (Dussart y Defaye 1995).

El patrón de distribución vertical de esta misma especie observado Redfield y Goldman (1980) durante el periodo de estratificación (junio-septiembre) del lago Castle mostró algunas diferencias con el de Alchichica. Estos autores encontraron que durante el día los nauplios de *L. novamexicanus* se distribuyeron en altas concentraciones en la parte superficial (la mayoría de 1 a 6 metros), los copepoditos se encontraron en las partes medias (abundantes de 5 a 12 metros) y los adultos se repartieron en las capas más profundas (10 a 20 metros). En Alchichica, donde los datos corresponden a la distribución durante la mañana, el grupo más frecuentemente observado a la mayor profundidad también fueron los adultos, pero las larvas de Alchichica prefirieron profundidades mayores que las larvas del lago Castle y los

copepoditos de Alchichica prefirieron profundidades menores que las larvas. Lugo *et al.* (1999) encontraron el mismo patrón general de distribución vertical de los copépodos en Alchichica.

Pinet *et al.* (1988) y Estévez (1988) mencionan que la distribución de los copépodos en la columna de agua suele ser muy heterogénea. Para el primer autor ésta distribución no sólo es función de la densidad, sino que varía con algunos factores como la estratificación y la mezcla por inducir patrones de distribución en el zooplancton. Para el segundo factores como la temperatura, el pH, la concentración de OD y de H<sub>2</sub>S, además de la depredación y la competencia son los que mayor influencia ejercen. De estos factores, los que parecen tener mayor importancia en Alchichica son el oxígeno disuelto y la presencia de sulfuro de hidrógeno en la parte del fondo del lago. La temperatura, que mostró una variación moderada, parece tener una importancia secundaria. La depredación tampoco parece ser muy elevada (Flores 1998).

De acuerdo con Lampert (1989) la amplitud de movimientos y el patrón de migración vertical de los copépodos puede ser muy diferente entre especies e inclusive entre estadios de la misma especie. Este efecto generalmente es más pronunciado en lagos estratificados y profundos (como es el caso de Alchichica). El patrón de migración vertical del zooplancton puede ser atribuible a varias causas, entre las principales se encuentran la disminución del costo metabólico (conservación de energía al migrar a las capas frías del agua), la explotación óptima de los recursos alimenticios, evitar los daños que la luz solar tiene sobre los organismos y el evitar depredadores, ya que con el movimiento a grandes profundidades los organismos pueden reducir la probabilidad de ser detectados visualmente por los depredadores (Lampert 1989, Haney 1988, Zaret y Suffern, 1976).

Como se mencionó anteriormente, el único pez que se encuentra habitando en Alchichica es el aterínido *Poblana alchichica*, que se supone es un consumidor de zooplancton. Sin embargo el contenido estomacal de éste pez, muestra que su alimentación está basada principalmente en organismos litorales o bénticos y su consumo de copépodos resultó variable con valores promedio de entre 22.4 y 53.3% del contenido estomacal en la época de estratificación y valores promedio de 11.0 a 30.5 % en la época de circulación (Flores 1998). Bajo éstas circunstancias, la baja presión de depredación que aparentemente soporta *L. novamexicanus* podría explicar el hecho de que los organismos puedan permanecer en la zona fótica durante el día y explotar los recursos existentes. De acuerdo con Lampert (1989) bajo condiciones oligotróficas (como es el caso de Alchichica), la disponibilidad de alimento en el fondo es muy pobre, así que los organismos del zooplancton asumen el riesgo a ser depredados y permanecen en las capas superiores de los cuerpos de agua.

De acuerdo a todo lo mencionado, puede decirse que el patrón de distribución vertical que presentaron los copépodos puede ser homogéneo o heterogéneo en el espacio, de acuerdo con la variación temporal. La distribución espacial no sólo puede ser función de la densidad, sino que puede variar con algunas características del ambiente y de los organismos (disponibilidad de alimento, temperatura, oxígeno y estadio de desarrollo) los cuáles pueden variar temporalmente por estar sujetos a las condiciones ambientales. Así como por la influencia de los periodos de circulación y estratificación del lago.

## Biomasa

La biomasa es una medida que expresa el total de materia que constituye a un ser vivo, y puede medirse en peso fresco, peso seco, contenido de carbón, pigmentos, ATP etc. (Wetzel 1983). En el presente estudio todos los datos de biomasa se presentan como  $\mu\text{g}$  de biomasa como peso seco por litro de agua del lago ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

Tal y como lo señala Margalef (1983), la densidad de la población tiene influencia sobre la biomasa. Para el caso del lago Alchichica el comportamiento de la densidad y la biomasa fue muy parecido, coincidiendo generalmente los máximos y mínimos de ambas variables. Por tanto, los valores de biomasa de 1998 fueron mayores que los observados durante 1999.

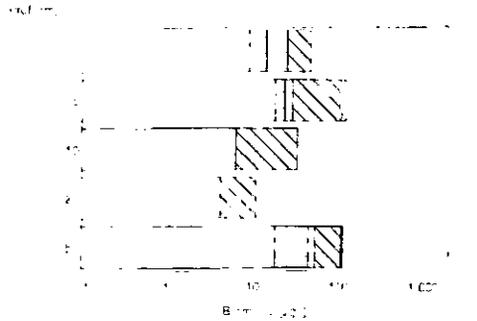
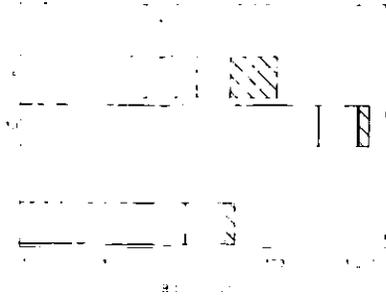
La biomasa poblacional puntual en el lago Alchichica fluctuó entre 0 y  $1377.7 \mu\text{g l}^{-1}$  ( $\bar{x} = 116.8 \mu\text{g l}^{-1}$ ) durante 1998 y entre 0 y  $797.4 \mu\text{g l}^{-1}$  ( $\bar{x} = 77.4 \mu\text{g l}^{-1}$ ) en 1999. En términos de biomasa por individuo, durante 1998 y 1999 los copépodos del lago Alchichica mostraron diferencias de acuerdo con su edad y sexo. En éste sentido las hembras ovígeras fueron el grupo con mayor biomasa (5.3 a  $5.5 \mu\text{g}$  por ind.), seguidas por las hembras (4.4 y  $4.51 \mu\text{g}$  por ind.) y los machos (4 y  $5.3 \mu\text{g}$  por ind.) quienes mostraron una biomasa parecida. Al final se encontraron los copepoditos (1.91 y  $2.2 \mu\text{g}$  por ind.) y los nauplios (1.06 y  $1.07 \mu\text{g}$  por ind.) que como puede observarse, presentaron la menor biomasa de todos los estadios aunque debido a sus elevadas densidades, dominaron la biomasa poblacional. Redfield y Goldman (1980) en el lago Castle también realizaron el cálculo de la biomasa para ésta misma especie pero sólo durante la época de estratificación del lago. Encontraron que los nauplios ( $0.2 \mu\text{g}$  por ind.), y copepoditos ( $2.1 \mu\text{g}$  por ind.) fueron los organismos con menor biomasa, mientras que los adultos ( $3.2 \mu\text{g}$  por ind.) presentaron la biomasa más elevada. Posteriormente, Brett *et al.* (1994) en otro trabajo realizado durante la temporada de estratificación del mismo lago, encontró una biomasa de  $3.6 \mu\text{g}$  por individuo para los adultos. De forma general se puede apreciar que los copépodos del lago Alchichica presentan un mayor tamaño y biomasa que los del lago Castle, sin embargo hay que tomar en cuenta que éstos últimos corresponden al periodo de estratificación y posiblemente por eso tengan menor biomasa.

De enero a marzo (periodo de circulación) de 1998 y 1999 todos estadios de desarrollo de la población contribuyeron de forma importante a la biomasa, destacando especialmente los adultos y copepoditos, quienes se distribuyeron a lo largo de toda la columna de agua (Fig.10). En enero de 1998 la biomasa fue elevada y los adultos, tanto machos como hembras, fueron quienes contribuyeron con la mayor parte ( $604 \mu\text{g l}^{-1}$  y  $325.6 \mu\text{g l}^{-1}$  respectivamente), seguidos por los copepoditos ( $273.13 \mu\text{g l}^{-1}$ ) y las hembras ovígeras ( $116.6 \mu\text{g l}^{-1}$ ). Para el mes de febrero la biomasa disminuyó, y fue formada principalmente por machos ( $200 \mu\text{g l}^{-1}$ ) y nauplios ( $96 \mu\text{g l}^{-1}$ ). En contraste, en enero y febrero de 1999 los valores de biomasa fueron considerablemente menores a 1998 y su principal componente fueron los copepoditos ( $74.8$  y  $63.8 \mu\text{g l}^{-1}$  respectivamente).

En el mes de marzo de ambos años se presentó la máxima biomasa mensual, cuyo principal componente fueron los copepoditos ( $1321.7$  en 1998 y  $668.8 \mu\text{g l}^{-1}$  para 1999).

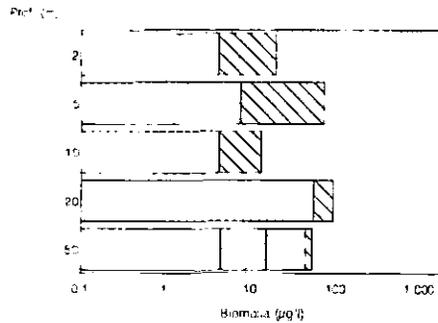
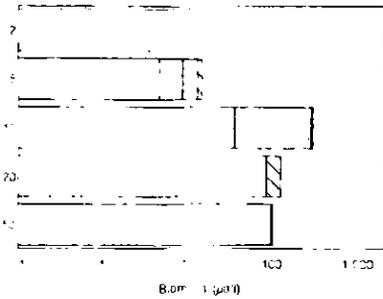
ENERO 1998

ENERO 1999



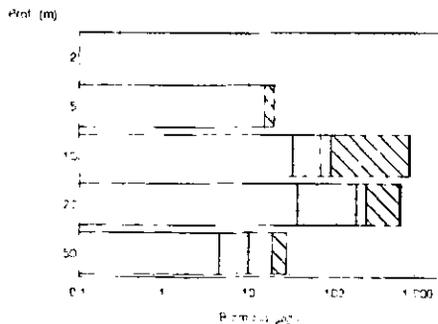
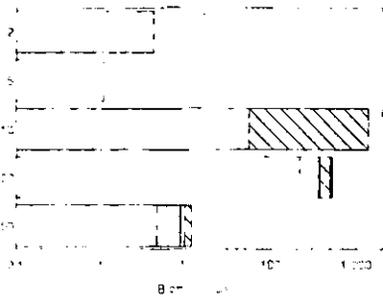
FEBRERO 1998

FEBRERO 1999



MARZO 1998

MARZO 1999



Hembras  
  Machos  
  Nauplios  
  Copepoditos  
  Ovígeras

Figura 10. Variación temporal y vertical de la biomasa por estadio ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) de *L. novamexicanus* durante la época de circulación (enero a marzo) en el lago de Alchichica. 1998 y 1999.

En éste mes los adultos también contribuyeron de manera notoria a la biomasa tanto en 1998 (211.2  $\mu\text{g/l}$  hembras y 152  $\mu\text{g/l}$  machos), como en 1999 (36.1  $\mu\text{g l}^{-1}$  hembras y 143.1  $\mu\text{g l}^{-1}$  machos). El hecho de que durante éstos meses todos los estadios presentaran una biomasa notable (en especial los adultos) puede ser atribuido a la elevada disponibilidad de alimento (fitoplancton) generado por los efectos del periodo de mezcla en el lago. La elevada disponibilidad de alimento ha demostrado tener múltiples beneficios para los copepodos, como son el incremento en la fecundidad (adultos), el aumento del crecimiento (copepoditos y nauplios) y la mayor sobrevivencia de los organismos (Gilyarov 1982).

Durante la temporada de transición (abril a mayo) de 1998 y 1999 la biomasa disminuyó y los copepoditos y nauplios generalmente fueron dominantes y contribuyeron con la parte principal de la biomasa (Fig. 11). La biomasa del mes de abril de ambos años estuvo formada principalmente por los nauplios. Al inicio del mes de mayo las hembras (61.6  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) fueron uno de los principales componentes. Para mediados de mayo ya no se observaron adultos, siendo los nauplios (43.5  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) y copepoditos (24.8  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) los únicos componentes de la biomasa. En mayo de 1999 también fue importante la contribución de las hembras (49.6  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) pero los copepoditos fueron los dominantes (162.8  $\mu\text{g l}^{-1}$ ). El hecho de que en éste mes se elevara la biomasa de las hembras podría ser atribuible al florecimiento de *N. spumigea*, ya que se ha probado que algunos diaptómidos pueden explotar éste recurso alimenticio ante la ausencia de otra fuente de alimento. Sin embargo, las cianobacterias generalmente son de baja calidad nutricional para los organismos que las consumen (De Mot. y Moxter 1991).

A partir del mes de junio se observó el periodo de estratificación en el lago. En 1998 los nauplios dominaron (375  $\mu\text{g l}^{-1}$ ), sobre los copepoditos (79  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) y los adultos (27  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) en este mes. Al inicio de junio de 1999 sólo se encontraron nauplios (113.42  $\mu\text{g/l}$ ) y copepoditos (50.6  $\mu\text{g/l}$ ), pero a la mitad del mismo mes reaparecieron los adultos (17  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) aunque continuaron dominando los nauplios (102  $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

En julio de ambos años los nauplios siguieron con su dominio de la biomasa en Alchichica (342.4  $\mu\text{g l}^{-1}$  y 102.7  $\mu\text{g l}^{-1}$  para 1998 y 1999) y hubo poca contribución de los demás estadios de desarrollo (0-19.1  $\mu\text{g l}^{-1}$  y 0-17.6  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (Fig. 12). En los meses siguientes, correspondientes también a la época de estratificación, los valores de biomasa en el lago fueron considerablemente bajos. Esto puede explicarse porque la contribución de biomasa naupliar registró un descenso muy notorio y esto no fue compensado por el incremento gradual pero pequeño de los demás componentes de la población.

El descenso más notable de biomasa se registró en los meses de agosto y octubre, ambos con un máximo de 30  $\mu\text{g/l}$  (1998 y 1999). Como se mencionó con anterioridad, éste descenso podría explicarse por la baja disponibilidad de fitoplancton en el epilimnion (Coon *et al.* 1987, Saunders y Lewis 1988). Según afirma Gilyarov (1982) la baja disponibilidad de alimento afecta la dinámica poblacional de los copepodos incrementado su mortalidad.



En noviembre de 1998 y 1999 la biomasa de nauplios y copepoditos se mantuvo baja y constante ( $30 \mu\text{g/l}$ ), mientras que la de los adultos varió de  $0\text{-}32 \mu\text{g l}^{-1}$  (1998) y  $0\text{-}5 \mu\text{g l}^{-1}$  (1999). Con respecto al mes anterior, en diciembre de 1998 se incrementó considerablemente la biomasa de copepoditos ( $332.3 \mu\text{g l}^{-1}$ ) y adultos ( $90 \mu\text{g l}^{-1}$ ) mientras que la de los nauplios se mantuvo relativamente estable ( $19.1 \mu\text{g l}^{-1}$ ). En diciembre de 1999 también se observó un aumento, aunque menor, de la biomasa. En este caso fue dominada por los machos ( $185.5 \mu\text{g l}^{-1}$ ) quienes presentaron en este mes su valor máximo de biomasa, las hembras ovígeras también presentaron en este mes su valor máximo ( $49.6 \mu\text{g l}^{-1}$ ), lo cual pudo estar asociado a que el lago se encontraba completamente mezclado y con elevados valores de concentración de clorofila *a*.

Como se ha mencionado anteriormente los efectos del periodo de circulación del lago Alchichica favorecen el incremento de la biomasa de todos los componentes de la población (en especial de los adultos) principalmente por el aporte de alimento que se genera en ésta temporada. En cambio, durante la época de estratificación el alimento tiende a ser escaso y cambia la composición de especies fitoplanctónicas, lo cual afecta adversamente a las densidades y biomasa de los copépodos.

En cuanto a la distribución vertical de la biomasa, esta también siguió al patrón de las densidades. Durante los dos años de estudio la población de *L. novamexicanus* en su conjunto, generalmente alcanzó su mayor biomasa entre los 5 y 20 m de profundidad en 1998 y entre los 5 y los 30 m en 1999. Sin embargo, en algunas ocasiones se encontraron biomásas apreciables en la profundidad de 50 m. Esto ocurrió en 1998 para los muestreos de mayo 1 y junio, formado principalmente por adultos y copepoditos; para febrero y abril donde los mayores contribuyentes fueron los nauplios y en junio formado por hembras ovígeras.

En 1999 estos valores altos de biomasa en la profundidad únicamente se observaron en enero (machos) y febrero (machos y hembras). En cuanto al patrón variable de distribución de los organismos a lo largo de la columna de agua, se han propuesto diversas hipótesis para explicarlo. Las más aceptadas son: 1) que promueve el flujo genético, 2) que previene el establecimiento de poblaciones aisladas, reduciendo la especiación, y 3) que induce una gran productividad fitoplanctónica que puede resultar en un régimen alimenticio continuo (Barnes y Mann 1991).

Las épocas de circulación y estratificación en los lagos, a través de su influencia sobre el tipo y la densidad del fitoplancton, suelen afectar las densidades y la biomasa del zooplancton. Un ejemplo es el lago Valencia, Venezuela donde después del periodo de circulación (noviembre-abril) se incrementó la biomasa zooplanctónica ( $20\text{-}120 \mu\text{g l}^{-1}$ ) en comparación de la época de estratificación (abril-noviembre), donde los valores de biomasa descendieron ( $30\text{-}80 \mu\text{g l}^{-1}$ ). Los organismos adultos de *Notodiptoms* fueron depredados intensamente por los peces en la época de estratificación, mientras que los nauplios y copepoditos mostraron mayor mortandad debido a otros factores diferentes a los de la depredación, como fue el inadecuado suministro de alimento (Saunders y Lewis 1988).

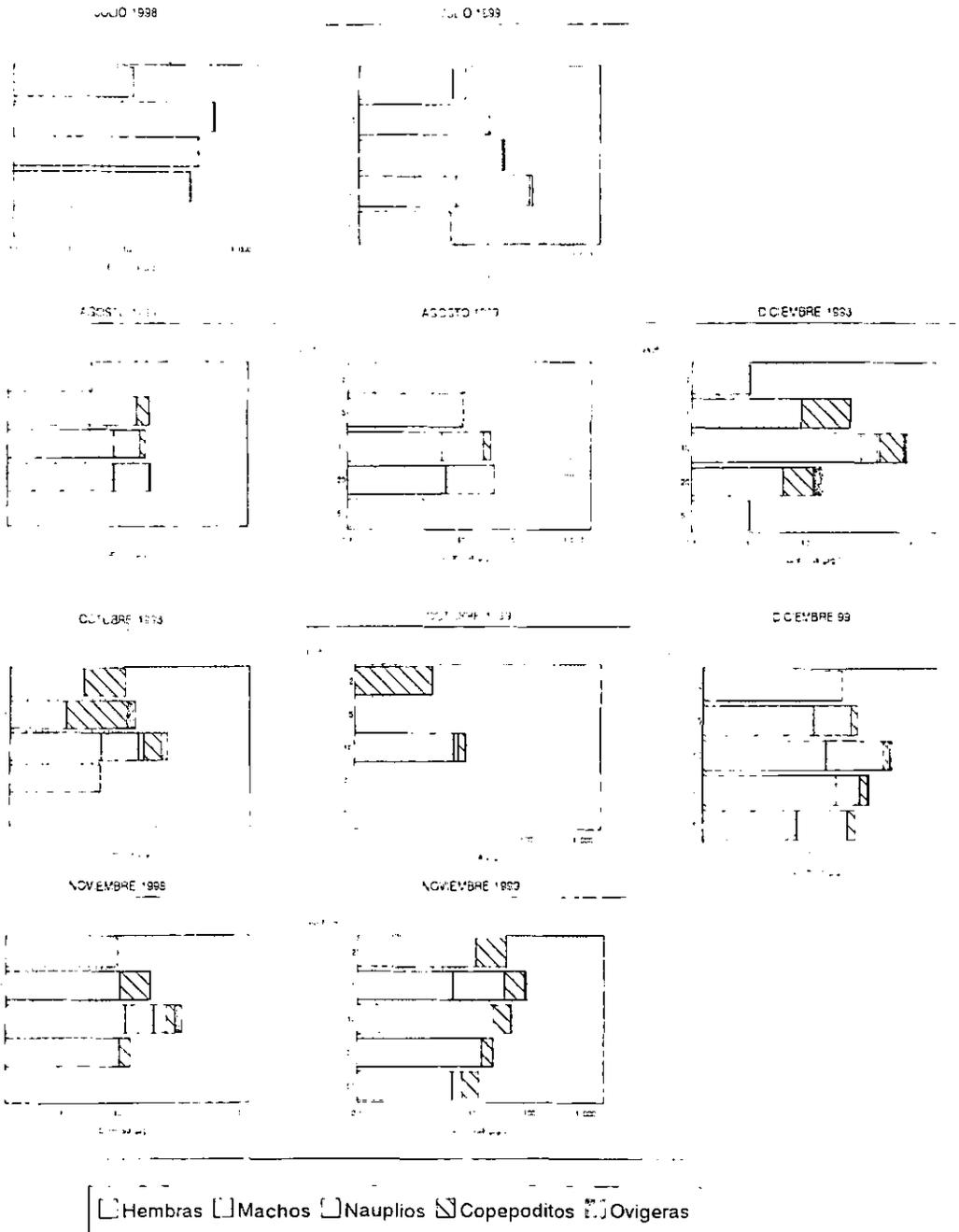


Figura 12. Variación temporal y vertical de la biomasa por estadio ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) de *L. novamexicanus* durante la época de estratificación (julio a diciembre) en el lago de Alchichica, 1998 y 1999.

Coincidiendo con lo anterior, existen otros trabajos donde se concluye que el zooplancton puede ser afectado por la variación en la calidad de alimento durante las épocas de circulación y estratificación. Las características del alimento pueden ser detectadas en mayor o menor grado por los organismos que lo consumen y éstos pueden llegar a evitar la ingesta de ciertas partículas o consumirlas en bajas cantidades. A éste respecto se tienen los estudios de Brett *et al.* (1994) en el lago Castle quienes demostraron que el zooplancton mostró un amplio espectro en respuestas y estrategias selectivas para discriminar entre partículas de morfología similar y de diferente sabor. En experimentos con diversos organismos del zooplancton del mencionado lago y que incluyeron a *L. novamexicanus* observaron que esta especie consumió de manera importante al fitoplancton, aunque demostró su selectividad consumiendo preferentemente a *Peridinium inconspicuum* y *Arthrodesmus sp.* y en último término a *Microcystis flos-aquae* y *Dinobryon bavaricum*. De acuerdo con el estudio mencionado, ésta selección dependió de la composición fitoplanctónica, variando el consumo entre cuando existió dominio de algas comestibles (ej. diatomeas y flagelados) y cuando dominaron algas coloniales difíciles de ser consumidas o de pobre calidad nutricional (como las cianobacterias).

Un estudio adicional mostró en el lago Castle que *L. novamexicanus* puede suprimir a diversas especies de ciliados planctónicos. Esto sugiere que pueden los copépodos pueden ser efectivos en la transferencia de energía incorporando a los ciliados a otros niveles tróficos, aunque existe la posibilidad de que los ciliados solo experimentaran una interferencia mecánica y no fueran asimilados, en éste estudio *L. novamexicanus* consumió de forma preferente a *Strobilidium* y evitó la ingesta de *Askenasia* (Wiackowski *et al.* 1994). Un ejemplo más a éste respecto se encontró el lago Orglethorpe, Georgia donde se investigaron las diferencias temporales de la comunidad zooplanctónica, durante la época de estratificación (abril-octubre) y mezcla (noviembre-marzo) los cuales reflejaron diferencias en los tamaños y cualidades del alimento disponible durante ambas épocas. Los grupos algales característicos de la época fría incluyeron especies de alta calidad (diatomeas, flagelados) y los números de bacterias fueron pequeños. Al comienzo del verano los crustáceos declinaron su biomasa lo cual no fue atribuido a la temperatura sino al predominio de algas poco comestibles (crisofitas, criptomonas, cianofitas filamentosas, algas verdes) y al incremento de las bacterias (Porter *et al.* 1996). En éste lago, al igual que en el lago Valencia y en el lago Alchichica, el periodo de estratificación se caracterizó por rápido desarrollo de anoxia en el hipolimnion, y el periodo de circulación proporciona una temperatura apropiada para la regeneración de los nutrientes.

Como se ha mencionado la población de los copépodos puede ser regulada por varios factores. En las poblaciones con diferentes estadios, donde la larva difiere fuertemente de los adultos (como es el caso de *L. novamexicanus*), los factores que los regulan cambian simultánea e inevitablemente y los organismos se desarrollan, con requerimientos particulares de alimento y son vulnerables a los factores ambientales, impuestos por las temporadas (Gilyarov 1982).

La competencia intraespecífica de los copépodos suele constituir un proceso importante de regulación en las poblaciones naturales, los individuos de la misma especie pueden competir por un recurso de suministro limitado, siendo el alimento y el espacio los recursos ambientales que más frecuentemente escasean (Emmel 1975). Esta competencia puede ser menor ya que los requerimientos alimenticios de los individuos de una especie son determinados por sus rasgos

característicos, como puede ser el tamaño del individuo, que posiblemente reduce el problema de supervivencia, crecimiento y reproducción en un ambiente de escaso alimento (Healey 1967).

Como se ha mencionado los nauplios y los copepoditos mostraron un patrón de migración vertical superior al de los adultos y generalmente mostraron, en su conjunto, superar en biomasa a los adultos durante la época de estratificación. Un patrón inverso ha sido señalado por Redfield y Goldman (1980) en el lago Castle, donde los nauplios migran en amplitudes menores a las de los adultos, los juveniles muestran migrar de una forma parecida a los adultos, y éstos últimos exhiben la mayor magnitud de migración (aunque el macho migra un poco más) y según éstos autores la migración por edad parece ser independiente de la dinámica poblacional.

El hecho de que los nauplios y los copepoditos dominaran la biomasa durante la época de estratificación posiblemente sea debido a su posibilidad de explotación de otras fuentes de alimento, que no pudieron ser igualmente aprovechadas por los adultos o que no fueron lo suficientemente adecuadas para soportar su desarrollo, ya que al cambiar las temporadas también se da un cambio en la disponibilidad y composición de especies fitoplanctónicas del lago Alchichica (Arredondo *et al.* 1984, Lugo *et al.* 1999). Algunos autores han señalado que los copepodos adultos difieren en su alimentación de los segmentos más pequeños, porque no poseen las mismas estructuras bucales para alimentarse. Las larvas pueden ingerir partículas de menor tamaño, los adultos partículas de mayor tamaño y los copepoditos son capaces de explotar ambos tamaños de partícula (Paffenhöfer 1988, Fernández 1979).

La depredación es otro factor muy importante en el control de la composición de las poblaciones de copépodos. Se ha demostrado que los nauplios y los copepoditos generalmente son poco explotados como recurso por los depredadores en comparación de los adultos, y que la reducción en las densidades de estos estadios de tallas pequeñas se debe primordialmente a la falta de alimento disponible (Saunders y Lewis 1988).

### **Fecundidad**

La fecundidad es el número total de huevos producidos por las hembras (Dussart y Defaye 1995). En el lago Alchichica la fecundidad de *L. novamexicanus* osciló entre 1-10 huevos/hembra (1998) y 1-13 huevos/hembra (1999).

Otros estudios han encontrado diferencias y similitudes en la fecundidad de esta especie, tal es el caso de Redfield 1979 (3-5 h/h), Cruz 1989 (11 h/h), Rojas y Sánchez 1988 (7 h/h), Gonzáles 1991 (9 h/h), Ocampo 1996 (14 h/h) y Lugo *et al.* 1999 (7 h/h).

La máxima fecundidad de *L. novamexicanus* se presentó durante noviembre de 1998 y 1999. Durante ambos años el número de huevos por hembra generalmente fue inferior a 6 y 4 h/h respectivamente. Pero en diciembre y enero de ambos años el número de huevos fue considerablemente mayor y varió entre 8 y 9 h/h.

La máxima fecundidad encontrada para ésta misma especie por otros autores se ha registrado en los meses de diciembre (Cruz 1989), junio (Rojas y Sánchez 1988), noviembre

(González 1991), y julio (Ocampo 1996). Así como en la época de circulación (enero-marzo) del lago Alchichica (Lugo *et al.* 1999) y estratificación (junio a septiembre) en el lago Castle E. U., motivo por el cual no se puede establecer si en ésta época se presenta la máxima fecundidad anual Redfield (1979).

La máxima densidad de hembras portadoras de huevos (ovígeras) se presentó durante enero de 1998 (22 ovígeras/l) y diciembre de 1999 (9 ovígeras/l). Otros autores han encontrado que la máxima densidad se presenta en los meses de enero y marzo con 12 y 49 ovígeras/l (Rojas y Sánchez 1988 y Ocampo 1996 respectivamente).

El mes de máxima fecundidad (noviembre) no correspondió a los de mayor abundancia en ovígeras (enero y diciembre). Este comportamiento también ha sido observado para ésta especie por otros autores (Rojas y Sánchez 1988, Cruz 1989, González 1991 y Ocampo 1996), y se ha sugerido que puede tratarse de una estrategia a la que recurren dichos organismos para la conservación de sus poblaciones, cuando las condiciones ambientales son favorables (muchas ovígeras produciendo pocos huevos) o desfavorables (pocas ovígeras produciendo muchos huevos) (Edmondson *et al.* 1962). Durante enero 1998 y diciembre de 1999 (máxima densidad de ovígeras) se presentó la máxima concentración anual promedio de clorofila, lo cual podría representar condiciones favorables para el desarrollo de éstos organismos.

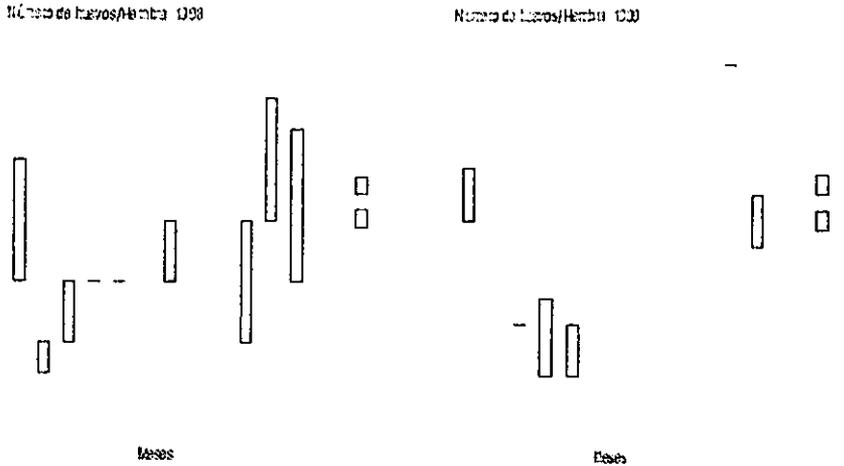
Las altas fecundidades encontradas durante enero y diciembre pueden haberse debido a que en éstos meses se presenta la influencia del periodo de circulación del lago lo que trajo consigo, un aporte importante de clorofila *a*, y oxígeno disuelto, además de presentarse temperaturas bajas y uniformes distribuidas a lo largo de la columna de agua, éste último factor ha sido reconocido por muchos autores como el responsable de una alta producción de huevos en las hembras (Edmondson *et al.* 1962, Vijverberg 1977, 1980).

Las altas fecundidades encontradas durante enero y diciembre pueden haberse debido a que en éstos meses se presenta la influencia del periodo de circulación del lago lo que trajo consigo, un aporte importante de clorofila *a*, y oxígeno disuelto, además de presentarse temperaturas bajas y uniformes distribuidas a lo largo de la columna de agua, éste último factor ha sido reconocido por muchos autores como el responsable de una alta producción de huevos en las hembras (Edmondson *et al.* 1962, Vijverberg 1977, 1980).

Aunque en el presente trabajo no se encontró correlación entre las ovígeras y concentración de clorofila, la influencia que tiene el alimento sobre la fecundidad está considerada como fundamental para la producción de los huevos en los copépodos, y se han encontrado importantes decrementos y mortalidad en las poblaciones ante la falta de alimento (Edmondson *et al.* 1962, Gilyarov 1982)

Las ovígeras se distribuyeron generalmente de 5-10 m (1998) y 10 m (1999) de profundidad. Por lo que de manera general se puede deducir que el oxígeno juega un papel importante en la distribución de éstos organismos, tal como lo señala Beadle (1963) en su estudio sobre la distribución de los copépodos en el lago Nkugute, de acuerdo a sus observaciones las ovígeras siempre se encontraron en las capas oxigenadas del lago y nunca en las capas pobres en oxígeno. Por otra parte se ha encontrado que la viabilidad de los huevos depende de ciertos requerimientos de oxígeno para su desarrollo, y su ausencia puede

deteriorar su producción, éste fenómeno ha sido observado también en los cladóceros (Vijverberg 1976).



**Figura 13. Fecundidad del copépodo *Leptodiptomus novamexicanus* (máximo, mínimo y promedio) durante 1998 y 1999 en el lago Alchichica, Puebla.**

Sólo se observaron diferencias en su distribución durante junio de 1998 y enero de 1999 meses en los que las ovígeras se encontraron a 50 m. La presencia de ovígeras en junio probablemente se explicaría por la muerte de los organismos o el periodo de dormancia que los diaptómidos presentan cuando las condiciones ambientales no son favorables (en éste caso la presencia de anoxia y la baja disponibilidad de alimento). En su contraparte la presencia de huevos en enero podría explicarse por las condiciones ambientales (época de circulación) caracterizada por presentar disponibilidad de alimento y oxígeno.

No se registró ninguna ovígera durante mayo 2, junio y agosto (1998), ni durante junio, julio, agosto y octubre (1999). La ausencia de hembras portadoras de huevos durante éstos meses de estratificación podría ser atribuible principalmente a la falta de alimento disponible, y al agotamiento de oxígeno, por otra parte Redfield (1979) ha sugerido que los huevos de *L. novamexicanus* sufren el ataque de hongos, que merman las poblaciones de ovígeras, disminuyendo la fecundidad durante junio, julio, agosto y septiembre, que corresponden a los meses de estratificación en el lago Castle.

Al parecer la población de *L. novamexicanus* produce huevos la mayor parte del año (1998 y 1999), pero la fecundidad cambia gradualmente conforme a las temporadas.

### Proporción de sexual

La densidad de las hembras osciló de 0-98 org/l (1998) y de 0-29 org/l (1999), mientras que la densidad de los machos se encontró entre 0-158 org/l (1998) y 0-47 org/l (1999). Como puede apreciarse los machos presentaron mayores densidades que las hembras en ambos años.

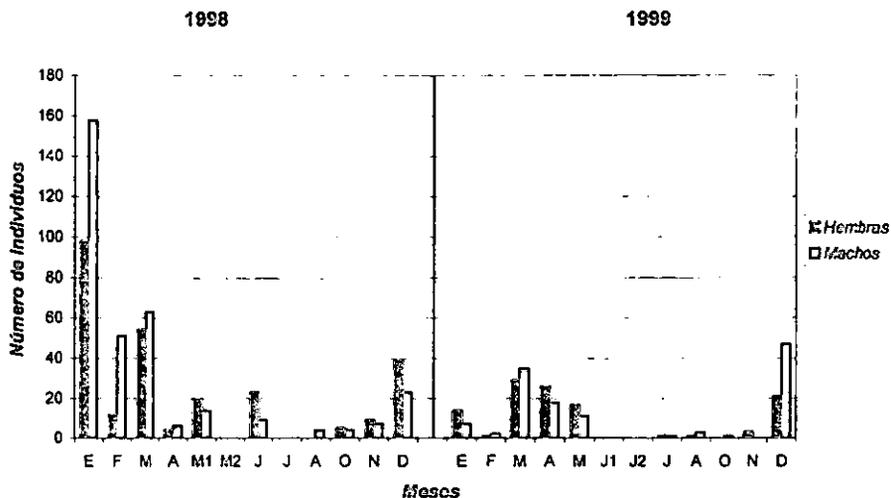


Figura 14. Proporción sexual (hembras y machos) mensual y vertical del copépodo pláctico *Leptodiptomus novamexicanus* en el lago Alchichica durante 1998 y 1999.

La proporción sexual que se encontró en el presente trabajo fue de 1 hembra a 1.25 machos (1998) y 1 hembra a 1.09 machos (1999), lo cual refleja las mayores abundancias de machos con respecto a las de hembras. Valores similares de proporción sexual han sido determinados para *L. novamexicanus* por otros autores (Cruz 1989, Rojas y Sánchez 1987, Gonzáles 1991 y Lugo *et al.* 1999) siendo generalmente ligeramente superiores a 1, ya que los machos resultaron numéricamente más abundantes que las hembras. Este hecho podría explicarse porque al haber mayor abundancia de machos que de hembras se garantizaría la fecundidad de éstas últimas. Sin embargo, Lugo *et al.* (1999) encontraron en Alchichica en 1993-1994 una proporción sexual diferente, donde las hembras resultaron numéricamente superiores a los machos. A este respecto Dussart y Defaye (1995) mencionan que la proporción sexual de los copépodos en un cuerpo de agua es variable y puede llegar a revertirse de un año a otro.

En general puede considerarse que la principal época reproductiva coincidió con la temporada invernal y el inicio de la primavera manteniéndose conservadoramente durante los demás meses.

Las máximas densidades de ambos sexos se alcanzaron durante enero de 1998 (hembras y machos), en mayo y diciembre de 1999 (hembras y machos respectivamente). Durante éstos meses se presentó una alta disponibilidad de alimento y la temperatura en general fue baja. Otros autores encontraron que las máximas densidades de ambos sexos para ésta misma especie se presentan durante enero (Ocampo 1996), mayo (Cruz 1989, González 1991) así como febrero y mayo (Rojas y Sánchez 1988), de manera general puede decirse que la mayor época reproductiva de ésta especie posiblemente encuentra condiciones favorables para su desarrollo durante éste periodo, al menos en éstos cuerpos de agua, donde se presenta la mayor abundancia de ambos sexos.

Fueron notables altas densidades de ambos sexos durante marzo y diciembre de 1998, así como abril de 1999. El resto del año se presentaron densidades para ambos sexos menores a 23 org/l (1998) y 17 org/l (1999). De forma general se observó que la abundancia de los organismos resultó ser mas favorecida durante el periodo de circulación que el de estratificación del lago.

Las hembras se distribuyeron generalmente de 10-20 m (1998) y 5-20 m (1999) de profundidad, mientras que los machos se encontraron de 10-20 m durante ambos años. Lo cuál podría considerarse una estrategia a la que los organismos recurren para no ser capturados por los depredadores visuales (peces), al migrar hacia capas profundas con lo cuál reducirían el riesgo de ser depredados y tendrían más posibilidades de sobrevivir (Zaret y Suffern 1976).

Sólo se observaron diferencias de distribución en mayo 1 y junio de 1998 (ambos sexos), así como enero y febrero de 1999 (machos) donde los organismos fueron más abundantes a 50 m. La presencia de copépodos en mayo 1 y junio probablemente se explicaría por la muerte de los organismos o el periodo de dormancia que los éstos recurren cuando las condiciones ambientales no son favorables (en éste caso la presencia de anoxia, temperaturas altas y baja disponibilidad de alimento) (Dussart y Defaye 1995). En su contraparte la presencia de organismos durante enero y febrero podría explicarse por las condiciones ambientales (época de circulación) caracterizada por presentar alimento disponible, oxígeno y temperaturas bajas.

No se registró la presencia de alguno dos los sexos en mayo 2, julio, y agosto de 1998, así como junio, julio, octubre y noviembre de 1999, los cuáles se caracterizaron por presentar los efectos del periodo de estratificación como por ejemplo el contraste térmico marcado, anoxia y en general bajas concentraciones de clorofila. A éste respecto en otros estudios se encontró que los adultos de *L. novamexicanus* también declinan su población durante los meses de abril a septiembre con menos de 5 org/l (Cruz 1989, Rojas y Sánchez 1988) y junio con menos de 1 org/l (Ocampo 1996), lo cuál sugiere que durante éstos meses en otros cuerpos de agua también se presentan condiciones desfavorables para el desarrollo de los diaptómidos.

**Correlación entre parámetros ambientales y biológicos.**

Durante 1998 y 1999 se encontró una correlación entre los siguientes factores:

El oxígeno disuelto se correlacionó directamente con la densidad y biomasa de los copepoditos ( $r = 0.17$  y  $r = 0.18$ ). La clorofila *a* se correlacionó de forma inversa con la temperatura ( $r = - 0.30$ ). La temperatura se correlacionó directamente con el oxígeno disuelto ( $r = 0.34$ ) e indirectamente con la densidad y biomasa de las hembras ( $r = - 0.16$  y  $r = - 0.16$ ) y machos ( $r = - 0.17$  y  $r = - 0.18$ ). Ver tabla 1.

La correlación que se encontró entre la temperatura y el oxígeno disuelto, podría explicarse ya que durante mayo de 1998 y junio de 1999 se presentó un florecimiento de *Nodularia spumigea*, que elevó la concentración de OD solamente a 20 m de profundidad, aún con la presencia de altas temperaturas en el lago, ya que generalmente la presencia de altas concentraciones de OD distribuidas a lo largo de la columna de agua (2-50m) siempre fue observada durante la temporada fría de ambos años (Lugo *et al.* 1999).

De acuerdo a la relación encontrada en el presente trabajo entre temperatura y clorofila, (al disminuir la temperatura aumentara la concentración de clorofila y que al aumentar la temperatura disminuyera la concentración de clorofila), Arredondo *et al.* 1984, en su trabajo sobre la distribución del fitoplancton en el lago Alchichica, comenta que la temperatura puede limitar el desarrollo del fitoplancton. Según sus observaciones la temperatura constituye un factor importante en la distribución y abundancia de las especies del fitoplancton, también encontró que en la época de invierno la presencia de especies fitoplanctónicas es muy abundante, (podría pensarse que la concentración de clorofila también) siendo ésta temporada donde se presenta la temperatura más baja de todo el año.

La relación encontrada entre la concentración de oxígeno disuelto y la abundancia de los copepoditos, puede explicarse ya que el oxígeno tiene una influencia positiva para la sobrevivencia de los diaptómidos, tal y como lo señalan Hazelwood y Parker (1961), quienes encontraron para el lago Kepple que cuando el oxígeno se encuentra en bajas concentraciones o ausente, decrece el número de copépodos o no se presenta ningún organismo y que al incrementar la concentración de oxígeno también se incrementa el número de copépodos. Aún cuando los demás estadios no se correlacionaron con el oxígeno disuelto, Beadle (1963) sugiere que este factor es muy importante en la distribución de los nauplios y adultos.

La relación inversa entre la temperatura y la abundancia en hembras y machos encontrada en éste trabajo, también ha sido reportada por Rojas y Sánchez (1988) en el embalse la Goleta, para ésta misma especie con un coeficiente de correlación de  $r = -0.93$ , donde la mínima temperatura observada concuerda con la mayor abundancia de la especie y la máxima temperatura corresponde con densidades bajas.

En el caso de Alchichica durante el periodo de circulación se presentó la temperatura más baja del año (1998-1999) y un elevado aporte de alimento lo cuál podría explicar la relación inversa entre la abundancia de los copépodos adultos y la temperatura. Aunque en el presente estudio no se encontró ninguna relación significativa entre la temperatura y la

abundancia de los nauplios y copepoditos, de acuerdo con las observaciones experimentales de Vijverberg (1980) en el lago Tjeukemeer, sí se establecen relaciones significativas entre la temperatura y los copépodos de tallas pequeñas, en el sentido de que al incrementarse la temperatura los nauplios disminuían su desarrollo y los copepoditos el tamaño de su cuerpo (biomasa). En el caso de Alchichica se observó de manera general que el periodo de circulación favoreció el incremento de copepoditos y el de estratificación fue favorable para los nauplios, aunque estos también aumentaron su abundancia en la época de mezcla.

Tabla 1. Correlación de parámetros físicos, químicos y biológicos del lago Alchichica durante 1998 y 1999. Donde: (H) Hembras, M (Machos), N (Nauplios, C (Copepoditos), O (Ovígeras), D (Densidad), y B (Biomasa).

T	T	O.D	Cl a	HD	MD	ND	CD	OD	HB	MB	NB	CB	OB
T	1												
O.D	$r = 0.34$ $p = 0.00$	1											
Cl a	$r = -0.29$ $p = 0.00$		1										
HD	$r = -0.16$ $p = 0.08$			1									
MD	$r = -0.17$ $p = 0.06$			$r = 0.89$ $p = 0$	1								
ND						1							
CD		$r = 0.17$ $p = 0.06$		$r = 0.25$ $p = 0.0$	$r = 0.29$ $p = 0.00$		1						
OD				$r = 0.79$ $p = 0.0$	$r = 0.81$ $p = 0$		$r = 0.34$ $p = 0.00$	1					
HB	$r = -0.16$ $p = 0.08$			$r = 1$ $p = 0.0$	$r = 0.89$ $p = 0$		$r = 0.25$ $p = 0.01$	$r = 0.79$ $p = 0.0$	1				
MB	$r = -0.18$ $p = 0.05$			$r = 0.87$ $p = 0.0$	$r = 1$ $p = 0.0$		$r = 0.3$ $p = 0.00$	$r = 0.82$ $p = 0.0$	$r = 0.88$ $p = 0.0$	1			
NB						$r = 1$ $p = 0$					1		
CB		$r = 0.18$ $p = 0.06$		$r = 0.25$ $p = 0.01$	$r = 0.29$ $p = 0.00$		$r = 1$ $r = 0$	$r = 0.35$ $p = 0.00$	$r = 0.25$ $p = 0.01$	$r = 0.3$ $p = 0.00$		1	
OB				$r = 0.79$ $p = 0.00$	$r = 0.81$ $p = 0.00$		$r = 0.34$ $p = 0.00$	$r = 1$ $p = 0.00$	$r = 0.79$ $p = 0.0$	$r = 0.82$ $p = 0.0$		$r = 0.35$ $p = 0.00$	1

$r$  : coeficiente de correlación producto-momento de Pearson, con una probabilidad inferior a 0.1,  $n = 120$  y con un nivel de confianza del 90% (Steel y Torrie 1989).

Las correlaciones significativas más relevantes que se presentaron entre los copépodos fueron las siguientes: hembras-machos ( $r = 0.89$ ), copepoditos-ovígeras ( $r = 0.34$ ) y ovígeras-hembras ( $r = 0.79$ ). En general las hembras, machos, copepoditos y ovígeras presentaron entre sí una correlación directa, y no tuvieron ninguna correlación con los nauplios, los cuales a su vez no se correlacionaron con ningún parámetro. (Tabla 1).

La relación entre hembras y machos podría ser atribuida al comportamiento reproductivo de la especie, ya que un incremento en la abundancia de ambos sexos, aseguraría la fecundación de una forma más eficiente (Margalef 1983). En cuanto a la relación copepoditos-ovígeras ésta podría explicarse por la fecundidad de las hembras, ya que un incremento en la producción de huevos, se traduciría en una mayor abundancia de copepoditos, lo cuál también ha sido observado para *Diatomus sicilis* en el lago salino Leonor (Edmondson *et al.* 1962). Respecto a la relación ovígera-hembra, Vijverberg (1977) encontró en el lago Tjeukemeer que la fecundidad puede ser influenciada en mayor medida por la estructura poblacional de las hembras que por la disponibilidad de alimento, en este lago las variaciones temporales fueron muy pequeñas (1969-1971) y sólo se encontraron mínimas diferencias. En el caso del lago Alchichica el periodo en que las ovígeras y las hembras alcanzaron su máxima (época de circulación) y mínima (época de estratificación) abundancia si presentaron marcadas diferencias ambientales y de disponibilidad de alimento.

Las relaciones que se encontraron entre los copépodos y los parámetros, sugiere que los estadios de la población (adultos, copepoditos y nauplios) se ven influenciados de forma diferente por los parámetros, siendo más evidentes en unos casos que en otros. Por otro lado Cruz (1989), González (1991) y Ocampo (1996) señalan que en general los copépodos de ésta especie no muestran relaciones significativas entre su abundancia y los parámetros, mencionando que el comportamiento de los organismos podría adjudicarse más a la propia biología de la especie y a su relación con otros organismos del medio, que a los parámetros físicos y químicos (en el caso del oxígeno disuelto y temperatura).

Aunque en éste caso no se encontró ninguna relación significativa, entre la abundancia de los copépodos y la clorofila *a*, durante éste estudio se encontró que los efectos de la alta disponibilidad de alimento (época de circulación) favorecieron el incremento en la densidad y la biomasa de los copépodos, mientras que la baja disponibilidad de alimento (época de estratificación) contribuyeron a la reducción de la población.

A éste respecto Brett *et al.* (1994) sugieren que la población de *L. novamexicanus* en el lago Castle, muestra el típico efecto del zooplancton herbívoro al decrecer la biomasa fitoplanctónica, e incrementar su propia biomasa, también encontraron que los copépodos suprimían la abundancia del microzooplancton (particularmente de los ciliados), de acuerdo con esto Brett y Goldman (1994) profundizaron sobre el impacto que tiene el zooplancton en los ciliados del lago Castle, y encontraron que la biomasa del zooplancton se incrementaba como resultado del consumo de ciliados, lo cuál nos podría sugerir que los copépodos del lago Alchichica también podrían explotar otras fuentes de alimento (diferente al fitoplancton) y de esta manera seguir incrementando su biomasa

---

## CONCLUSIONES

---

Después de evaluar mensualmente durante 1998 y 1999 la distribución poblacional temporal y vertical del copépodo plántico *L. novamexicanus* en el lago Alchichica se establecieron las siguientes conclusiones:

- De acuerdo con las hipótesis planteadas Ho: la variación de la población de copépodos no depende de las condiciones ambientales sino únicamente de factores biológicos y Ha: las condiciones ambientales, además de los factores biológicos, influyen en el comportamiento de la población de copépodos durante dos ciclos anuales y a lo largo de la columna de agua se aceptó la hipótesis alternativa pero sólo parcialmente.
  - Las condiciones ambientales establecieron dos épocas importantes en el lago (mezcla y estratificación). En la mezcla hubo disponibilidad de nutrientes para el fitoplancton y en la estratificación los nutrientes fueron escasos. La disponibilidad de fitoplancton contribuyó en la distribución y abundancia de los copépodos pero de forma indirecta ya que al disminuir la cantidad de alimento aumentó la de los copépodos.
  - La presencia del oxígeno disuelto tuvo un efecto directo ya que al disminuir la concentración de oxígeno en el agua también lo hizo la población de los copépodos.
  - Durante ambos años la distribución temporal de los copépodos, fue influenciada por la época de mezcla y estratificación del lago. En la mezcla los copépodos generalmente se distribuyeron a lo largo de la columna de agua mientras que durante la estratificación la mayoría se distribuyó por encima de la capa anóxica del lago.
  - En ambos años el patrón de distribución temporal y vertical que presentaron los copépodos no sólo estuvo en función de su densidad, sino que varió con algunas características del ambiente y de los organismos (disponibilidad de alimento, temperatura, oxígeno y estadio de desarrollo) los cuales variaron temporalmente por estar sujetos a las condiciones ambientales.
  - La densidad y biomasa de los adultos y copepoditos resultó favorecida por los efectos del periodo de circulación, a diferencia de los nauplios que fueron mayormente favorecidos en la época de estratificación termal del lago.
  - En 1998 la densidad y biomasa de los copépodos fue más elevada que en 1999.
  - El comportamiento temporal y vertical de los copépodos fue diferente para cada estadio de desarrollo (hembras, machos, nauplios, copepoditos y ovígeras).
  - En 1998 los adultos alcanzaron su máxima densidad y biomasa en el mes de enero, pero en 1999 la alcanzaron durante diciembre y mayo, mientras que los nauplios la presentaron en julio de 1998 y abril de 1999.
-

- 
- En marzo de ambos años los copepoditos alcanzaron su máxima densidad y biomasa.
  - El estadio que dominó por su densidad y biomasa durante ambos años fue el naupliar, seguido por el copepodito y finalmente el adulto.
  - En ambos años los nauplios mostraron la mayor distribución vertical seguidos por los copepoditos, machos, hembras y las ovígeras que tuvieron el menor patrón de distribución vertical de todos los estadios.
  - Durante ambos años los nauplios y copepoditos siempre estuvieron presentes en el lago Alchichica. Los adultos sólo estuvieron presentes una parte del año y desaparecieron durante la época de estratificación.
  - En noviembre de ambos años las ovígeras presentaron su mayor fecundidad.
  - Ambos años coincidieron en presentar una proporción sexual inclinada ligeramente a favor de los machos.
  - En ambos años la densidad y biomasa de los adultos y los copepoditos se correlacionó, pero los nauplios no tuvieron relación con ningún estadio de la población.
  - Durante ambos años la correlación entre parámetros y estadios fue diferente. Las hembras y los machos tuvieron relación con la temperatura y los copepoditos con el oxígeno disuelto, pero los nauplios no se correlacionaron significativamente con ningún un parámetro.
  - Aunque durante los dos años de estudio la clorofila *a* no haya presentado correlación significativa con los copépodos, su elevada concentración durante la época de circulación coincidió con el incremento en densidad y biomasa de los copépodos. Lo cuál representa una relación indirecta entre el fitoplancton y los copépodos, donde la disponibilidad de alimento controla la abundancia de los copépodos.
  - La concentración de clorofila *a* fue ligeramente mayor en 1999 que en 1998.
  - La época estratificación termal fue más prolongada en 1998 que en 1999.
-

---

**LITERATURA CITADA**


---

- ✓ Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 1-104 p.
- ✓ Alcocer, J. Y Hammer, U.T. 1998. Saline lake ecosystems of Mexico. *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 1: 291-315.
- ✓ Álvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos - estado de Puebla (México). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* VI: 81- 107.
- ✓ A.P.H.A., A.W.W.A., y W.P.F.C. 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. 16 ed. *Am. Public Health Association, Washington, D.C.* 1268 p.
- ✓ Arredondo-Figueroa, J.L., Borrego-Enríquez, L.E., Castillo-Domínguez, R. M., y Valladolid-Laredo, M. A. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca de Oriental Puebla, México. *Biótica* 8: 34-47.
- ✓ Arredondo, J.L., Vera, O., y Oríz, A.O. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos de datos limnológicos en el lago de Alchichica, Puebla. *Biótica* 9: 23-39.
- ✓ Beadle, L.C., 1963. Anaerobic life in a tropical crater lake. *Nature*. 200: 1223-1224.
- ✓ Barnes. R.S.K. Y Mann, K.H. 1991. *Fundamentals of Aquatic Ecology*. Blackwell. Gran Bretaña. 1-270 p.
- ✓ Brandon, A., Maruska, J., y Rumph, T. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica Puebla, México. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* 80: 112- 125.
- ✓ Brett, M.T., Wiackowski, K., Lubnow, F.S., Solger, A.M., Elser, J.J. Y Goldman, C.R. 1994. Species-dependent effects of zooplankton on planktonic ecosystem processes in Castle lake. *Ecology*. 75: 2243-2254.
- ✓ Camacho, M. 1996. Análisis de los órdenes Calanoidea y Cyclopoida (Crustacea: Copepoda) en diversos reservorios naturales y artificiales del Estado de México. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM Campus Iztacala. Tlalnepantla, México. 76 p.
- ✓ Carmichel, W.W. 1994. Toxinas de cianobacterias. *Investigación y Ciencia*. Marzo, 22-29.
- ✓ Coon, T.G., Lopez, M., Richerson, P.J., Powell, T.M y Goldman, C.R. 1987. Tahoe summer dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *J. Plank. Res.* 9: 327-344.

- 
- ✓ Cooper, J.J., y Koch, D.L., 1984. Limnology of a desert terminal lake, Walker Lake, Nevada, U.S.A. *Hydrobiologia*. 118: 275-292.
  - ✓ Cruz, F. 1989. Estudio de algunos aspectos de la biología de lo calanoideos del embalse Danxhó, Estado de México. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM *Campus Iztacala*, Tlalnepantla, México. 66 p.
  - ✓ Cruz, F., y Elías, M. 1991. Aspectos de la Biología de *Diaptomus novamexicanus* (Calanoida: Diaptomidae) en un sistema de escasa transparencia. Programa y resúmenes del XI Congreso Nacional de Zoología. Mérida, Yucatán. 148 p.
  - ✓ De Mott, W.R., Moxter, F. 1991. Foraging cyanobacteria by copepods responses to chemical defenses and resource abundance. *Ecology*. 72: 1820-1834.
  - ✓ Dos Santos-Silva, E.N., Elías-Gutiérrez, M., y Silva-Briano, M. 1996. Redescription and distribution of *Mastigodiatomus montezumae* (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) in Mexico. *Hydrobiologia*. 328: 207-213.
  - ✓ Dussart, B.H. y Defaye, D. 1995. *Introduction to copepoda*. SPB. Amsterdam. 277 p.
  - ✓ Edmondson, W. T., Comita, G. W., y Anderson, G. C. 1962. Reproductive rate of copepods in nature and its relation to phytoplankton population. *Ecology*. 43: 625-634.
  - ✓ Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., y Romano-Marquez, B. 1999. A new species of *Leoptodiatomus* (Copepoda, Diaptomidae) from Northwestern Mexico with comments on the distribution of the genus. *J. Plank. Res.* 21: 603-614.
  - ✓ Elmore, J.L. 1983. Factors influencing *Diaptomus* distributions; An experimental study in subtropical Florida. *Limnol. Oceanogr.* 28: 522-532.
  - ✓ Emmel, T.C. 1975. *Ecología y Biología de las poblaciones*. Interamericana. México. 1-182 p.
  - ✓ Estévez, F. De A. 1988. *Fundamentos de Limnología*. Interciencia/FINEP, Río de Janeiro 575p.
  - ✓ Fuentes, A.L. 1972. *Regiones naturales del estado de Puebla*. Inst. Geografía UNAM. México. 143 p.
  - ✓ Fernández, F. 1979. Nutrition studies in the Nauplius Larva of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.* 53: 131-147.
  - ✓ Flores, E. 1998. Estudio poblacional de tres especies de Poblana (Pisces: Atherinopsidae) en tres lagos cráter de Puebla, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 101 p.
-

- 
- ✓ Fulton, R.S. y Paerl, H.W. 1988. Zooplankton feeding selectivity for unicellular and colonial *Microcystis aeruginosa*. *Bull. Mar. Sci.* 43: 500-508.
  - ✓ García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificaciones climáticas de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. México. 217 p.
  - ✓ Galat, D.L., Lider, E.L., Vigg, S., y Robertson, S. R. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid lake, Nevada, U.S.A. *Hidrobiologia*. 82: 281-317.
  - ✓ Garzón, M. A. 1990. Caracterización Saprotrofica de los Lagos Cráter de la Región de los Llanos, Pue. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM *Campus Iztacala, Tlalnepantla, México*. 101 p.
  - ✓ Gasca, A. 1981. *Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz*. Colección Científica Prehistoria 98. INAH. México. 55 p.
  - ✓ Gaviño, G., Juárez, C., y Figueroa, H. 1996. *Técnicas biológicas selectas de laboratorio y de campo*. Limusa. México. 308 p.
  - ✓ Gervais, F., Padisák, K.J. y Koschel, R. 1997. Do light quality and low nutrient concentration favour picocyanobacteria below the thermocline of the oligotrophic lake Stechlin. *J. Plank. Res.* 19: 771-781.
  - ✓ González, M. 1991. Contribución al conocimiento biológico y ecológico de los copépodos: Calanoidea en la Presa Trinidad Fabela. Estado de México. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM *Campus Iztacala, Tlalnepantla, México*. 51 p.
  - ✓ Green, R.H. 1975. *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. Wiley. Toronto. 257 p.
  - ✓ Grimaldo, D. 1996. Copépodos (Crustácea: Calanoidea, Cyclopoida) en algunos cuerpos de agua temporales del Estado de México. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM *Campus Iztacala, Tlalnepantla, México*. 55p.
  - ✓ Gilyarov, A.M. 1982. Factors regulating the number in populations of freshwater planktic crustaceans. *Hidrobiological Journal*. 18: 21-33.
  - ✓ Hammer, T.U., Sheard, J.S., y Kranabetter, J. 1990. The distribution and abundance of littoral benthic fauna in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia*. 105: 1-26.
  - ✓ Hazelwood, P.H., y Parker, R.A. 1961. Population dynamics of some freshwater zooplankton. *Ecology*. 42: 266-274.
  - ✓ Healey, M.C. 1967. The seasonal and diel vertical changes in distribution of *Diatomus* in a small eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 12: 34-39.
  - ✓ Haney, J.F. 1988. Diel patterns of zooplankton behavior. *Bull. Mar. Sci.* 43: 583-603.
-

- 
- ✓ Hutchinson, E. 1967. *A treatise on limnology. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Vol. 2. Wiley. Nueva York. 1115 p.
  - ✓ Lampert, W. 1989. The adaptative significance of diel vertical migration of zooplankton. *Func. Ecol.* 3: 21-27.
  - ✓ Lugo, A., González, M.E., Sánchez, M.R. y Alcocer, J. 1999. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. *Rev. Biol. Trop.* 47: 147-154.
  - ✓ Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1010 p.
  - ✓ Marker, A.F.H., Crowther, C.A. y Gunn, R.J.M. 1980. Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll *a* and phaeopigments by spectrophotometry. *Archiv. Hydrobil. Beih. Ergebnisse Limnol.* 14: 52-69.
  - ✓ Marsh, D.C. 1907. A revision of the North America species of *Diptomus*. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts and Lett.* 15: 381-516.
  - ✓ Marsh, D.C. 1929. Distribution and key of the North American copepods of the genus *Diptomus*, with the description of a new species. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 75: 1-27.
  - ✓ McCauley, E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. pp. 229-265 In: Downing, A. y Rigler, F. (ed.) *A manual on methods for the assessment secondary productivity in fresh waters*. Blackwell, Gran Bretaña.
  - ✓ Moss, B. 1988. *Ecology of fresh waters. Man and Medium*. Blackwell. Gran Bretaña. 417 p.
  - ✓ Ocampo, L.M. 1996. Dinámica del zooplancton en un estanque temporal utilizado para el cultivo de carpa en el Estado de México. Tesis de Licenciatura. UNAM Campus Iztacala, Tlalnepantla, México. 42 p.
  - ✓ Osorio-Tafall, B.F. 1942. Un nuevo "*Diptomus*" del México Central (Copepoda, Diptomidae). *Rev. Brasil. Biol.* 2: 147-154.
  - ✓ Pennak, R. 1978. *Fresh-water invertebrates of the United States*. Wiley. Nueva York. 803 p.
  - ✓ Pinel-Allou, B., Downing, J.A., Pérusse, M., M., y Blummer, G.C. 1988. Espatial heterogeneity in freshwater zooplankton: variation whit body size, depth, and scale. *Ecology.* 69: 1393-1400.
  - ✓ Porter, K.G., Saunders, P.A., Haberyan, K.A., Macubbin, A.E., Jacobson, T.R. Y Hodson, R.E. 1984. Annual cycle of autotrophic and heterotrophic production in a small, monomictic Piedmont lake (Lake Oglethorpe): Analog for the effects of climatic warming on dimictic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1041-1051.
-

- 
- ✓ Redfield, G.W. y Goldman C.R. 1978. Diel vertical migration and dynamics of zooplankton biomass in the epilimnion of Castle, Lake, California. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 381-387.
  - ✓ Redfield, G.W. y Goldman, C.R. 1979. Stages of infection and ecological effects of a fungal epidemic on the eggs of a limnético copepod. *Freshw. Biol.* 9: 503-510.
  - ✓ Redfield, G. y Goldman, C.R. 1980. Diel vertical migration by males, females, copepodids and nauplii in a limnetic population of *Diaptomus* (Copepoda). *Hydrobiologia* 74: 241-248.
  - ✓ Ramírez-García, P. y Novelo, A. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 46: 75- 88.
  - ✓ Reid, J.W. 1990. Continental and coastal free-living copepoda (Crustacea) of Mexico, Central America and the Caribbean Region, p. 175-213. *En*: Navarro, D.L. y Robinson, J.G. (eds.). *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO) y Program of Studies in Tropical Conservation, The University of Florida. Chetumal.
  - ✓ Romano, M.B. 2000. Copépodos (Crustácea: Calanoidea, Cyclopoida) en diversos sistemas acuáticos temporales y permanentes de los estados de Michoacán y Jalisco, un enfoque taxonómico. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM *Campus Iztacala, Tlalnepantla, México*. 73 p.
  - ✓ Rojas, M.L. y Sánchez, R. 1987. Aportación a la biología y ecología de *Diaptomus novamexicanus* (Copepoda-Calanoidea) del embalse La Goleta, Estado de México. *Memorias del IX Congreso Nacional de Zoología*. Villahermosa, Tabasco. 1: 176-182.
  - ✓ Saunders, J.F., y Lewis, W.M. 1988. Dynamics and control mechanism in a tropical zooplankton community (Lake, Valencia, Venezuela). *Ecological Monographs*. 58: 337-353.
  - ✓ Steel, R.G.D. y Torrie, J.H. 1989. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Mc Graw-Hill. México. P. 622.
  - ✓ Suárez-Morales, E., Reid, J.W., Illife, T.M. y Fiers, F. 1996. Catálogo de los copépodos (Crustácea) continentales de la península de Yucatán, México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) y El Colegio de la Frontera del Sur. México. 296 p.
  - ✓ Vijverberg, J. 1976. The effect of food quantity and quality on the growth, birth-rate and longevity of *Daphnia hyalina* Leydig. *Hydrobiologia*. 51: 99-108.
  - ✓ Vijverberg, J. 1977. Population structure, life histories and abundance of copepods in Tjeukemmer, the Netherlands. *Freshw. Biol.* 7: 579-597.
-

- 
- ✓ Vijverberg, J. 1980. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, the Netherlands. *Freshw. Biol.* 10: 317-340.
  - ✓ Vilaclara, G., Chávez, M., Lugo, A., y Gaytán, M. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla, State, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25:435-440.
  - ✓ Wetzel, R.A. 1983. *Limnology*. Saunders. Filadelfia. 767 p.
  - ✓ Wetzel, R.G. y Likens, G.E. 1979. *Limnological Analyses*. Saunders, Filadelfia. 357 p.
  - ✓ Wiackowski, K., Brett, M.T., y Goldman, C. R. 1994. Differential effects of zooplankton species on the ciliate community structure. *Limnol. Oceanogr.* 39: 486-492.
  - ✓ Williams, W.D. 1981. Inland salt lakes: An introduction. *Hydrobiología* 81: 1-14.
  - ✓ Williams, W.D., Boulton, A.J., y Taaffe, R.G. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
  - ✓ Williamson, C. 1991. Copepoda. pp 787-822. En: Thorp, J. y Covich, A. (ed.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic. San Diego, California.
  - ✓ Wilson, C.B. 1936. Copepods from cenotes and caves of Yucatan with notes on cladocerans. *Carn. Inst. Wash. Publ.* 457: 77-88.
  - ✓ Wilson, M.S. y Yeatman, H.C. 1959. Free-living copepoda. pp.735-861 En: Edmondson, W.T. (ed.) *Fresh Water Biology*. Wiley. Nueva York.
  - ✓ Zaret, T.M., y Suffern, J.S. 1976. Vertical migration in zooplankton a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* 21: 804-813.
-

## ANEXO 1. Distribución y descripción del copépodo plánetico *L. novamexicanus*.

SUBCLASE : COLEPODA  
 ORDEN : CALANOIDA  
 FAMILIA : DIAPTOMIDAE  
 SUBFAMILIA : DIAPTOMINAE

### *Leptodiaptomus novamexicanus* (Herrick, 1895)

Los copépodos dulceacuícolas del género *Leptodiaptomus* son de las especies con mayor distribución en Norte América. Actualmente en México, el género *Leptodiaptomus* se encuentra representado por 7 especies: *L. mexicanus*, *L. stelloides*, *L. connexus*, *L. assiniboiaensis*, *L. cf. sinicauda*, *L. dodsoni* n. sp. y *L. novamexicanus* (Eliás-Gutiérrez *et al.* 1999).

Distribución: *L. novamexicanus* se distribuye en los estados de Puebla, Campeche y Yucatán (Suárez-Morales *et al.* 1996). Otros trabajos desarrollados en cuerpos de agua ubicados a lo largo de la porción central de México, han mostrado que *L. novamexicanus* es una especie ampliamente distribuida en el área, localizándose en cuerpos de agua temporales, y permanentes: embalses, bordos, estanques, lagunas y lagos cráter (Rojas & Sánchez, Cruz 1989, Gonzáles 1991, Camacho 1996, Grimaldo 1996, Ocampo 1996, Lugo *et al.* 1999 y Romano 2000).

Las poblaciones de copépodos están representadas por tres estadios definidos (adultos, copepoditos y nauplios) cada estadio puede caracterizarse por sus rasgos particulares. En éste caso los estadios de *L. novamexicanus* pueden distinguirse por las siguientes características:



**Nauplio:** es el estadio más pequeño de la población y se desarrolla a partir de huevos fertilizados, su cuerpo es ovalado y carente de segmentación, posee tres pares de apéndices ('ocomotores y alimenticios'), que van aumentando después de cada muda. Morfológicamente es diferente al adulto y generalmente existen seis estadios naupliares (N1-N6).



**Copepodito:** Morfológicamente es más parecido a la forma adulta, su cuerpo es alargado y segmentado, hay mayor desarrollo de antenas, mandíbulas, y otros apéndices (locomotores y alimenticios). A lo largo de su desarrollo experimentan seis mudas sucesivas (C1-C6), la última da lugar al adulto (los adultos ya no presentan mudas).



**Macho:** Su talla es generalmente menor que la de las hembras, poseen un par de antenas largas la derecha está geniculada (modificada), presentan una modificación en el segmento genital que tiene forma de gancho y se utiliza para sujetar a la hembra durante la cópula. Su cuerpo es segmentado, y sus apéndices (locomoción y alimentación) están desarrollados.



**Hembra:** Generalmente es de mayor talla que el resto de la población, su cuerpo es segmentado, posee un par de antenas largas, apéndices locomotores y de alimentación desarrollados. Los huevos fertilizados los lleva sujetos ventralmente al segmento genital y son llevados en un saco llamado ovigero (de ahí el nombre de ovigeras), el número de huevos es variable.