

-03096



POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Universidad Nacional Autónoma de México



**ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES MEIOBENTÓNICAS DE
DOS LAGOS TROPICALES DE ALTA MONTAÑA: EL SOL Y
LA LUNA, NEVADO DE TOLUCA, MÉXICO**

T E S I S

que para obtener el grado académico de
Maestra en Ciencias
(Limnología)

P r e s e n t a :

MARIBEL ROJAS CANCINO

Director de Tesis:
Dr. Javier Alcocer Durand

Comité Tutorial:
Dra. Elva Escobar Briones
Dra. Margarita Caballero Miranda
Dr. Luis Marin Stillman
Dr. Samuel Gómez Noguera



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE GENERAL

	Pág.	
RESUMEN	1	
INTRODUCCIÓN	2	
ANTECEDENTES	4	
JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	5	
HIPÓTESIS	6	
ÁREA DE ESTUDIO	7	
MÉTODO	10	
RESULTADOS		
	Composición taxonómica y distribución	13
	Riqueza taxonómica	15
DENSIDAD		
	Anual	16
	Variación Temporal	17
	Variación temporal por taxón	18
BIOMASA		
	Anual	20
	Variación Temporal	21
	Variación temporal por taxón	22
	Análisis de Componentes Principales	24
FRECUENCIA-ABUNDANCIA		27
	Frecuencia	28
ANÁLISIS DE RESULTADOS		
	Composición taxonómica y distribución	30
	Riqueza taxonómica	31
	Densidad y biomasa anual	32
	Variación temporal de la densidad y biomasa	33
VARIACIÓN TEMPORAL POR TAXÓN		
	Nemátodos	35
	Oligoquetos	36
	Tardígrados	37
	Copépodos harpacticoides	38
	Análisis de Componentes Principales	39
CONCLUSIONES		40
REFERENCIAS		41

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.	
Fig. 1	Ubicación geográfica del área de estudio	7
Fig. 2	Variación temporal de la densidad (ind.m^{-2}) del meiobentos en El Sol y La Luna.	17
Fig. 3	Variación temporal de la densidad (ind.m^{-2}) por grupos taxonómicos en El Sol.	19
Fig. 4	Variación temporal de la densidad (ind.m^{-2}) por grupos taxonómicos en La Luna.	20
Fig. 5	Variación temporal de la biomasa (mg ph.m^{-2}) del meiobentos en El Sol y La Luna.	22
Fig. 6	Variación temporal de la biomasa promedio (mg ph.m^{-2}) por grupos taxonómicos en El Sol.	23
Fig. 7	Variación temporal de la biomasa promedio (mg ph.m^{-2}) por grupos taxonómicos en La Luna.	24
Fig. 8a	Relación de la densidad (ind.m^{-2}) del meiobentos con las variables ambientales en El Sol.	25
Fig. 8b	Relación de la biomasa (mg ph.m^{-2}) del meiobentos con las variables ambientales en El Sol.	25
Fig. 9a	Relación de la densidad (ind.m^{-2}) del meiobentos con las variables ambientales en La Luna.	26
Fig. 9b	Relación de la biomasa (mg ph.m^{-2}) del meiobentos con las variables ambientales en La Luna.	26

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1 Características ambientales bentónicas de los lagos El Sol y La Luna.	9
Tabla 2 Listado taxonómico del meiobentos de los lagos El Sol y La Luna.	13
Tabla 3 Presencia de los diferentes taxa del meiobentos en El Sol y La Luna.	14
Tabla 4 Variación temporal de la riqueza taxonómica del meiobentos de los lagos El Sol y La Luna.	15
Tabla 5 Promedio anual de la densidad (ind.m^{-2}) y abundancia (%) de los grupos taxonómicos del meiobentos en El Sol y La Luna.	16
Tabla 6 Promedio anual de la biomasa (mg ph.m^{-2}) y su contribución (%) a nivel de grupos taxonómicos del meiobentos en El Sol y La Luna.	21
Tabla 7 Especies dominantes, estacionales y raras del meiobentos en El Sol y La Luna.	28
Tabla 8 Frecuencia de aparición de las especies del meiobentos de los lagos El Sol y La Luna.	29
Tabla 9 Comparación de la densidad y biomasa promedio del meiobentos en El Sol y La Luna, con otros cuerpos acuáticos.	33

ÍNDICE DE APÉNDICES

	Pág.
Apéndice 1	Densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) promedio anual de las especies del meiobentos. 49
Apéndice 2	ANOVA de la densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) anual en El Sol y La Luna. 50
Apéndice 3	ANOVA de la densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) de los grupos taxonómicos en El Sol y La Luna. 51
Apéndice 4	Resultados de las pruebas "Post hoc" utilizando densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) anual para cuatro grupos taxonómicos. 52
Apéndice 5	Muestra los valores de densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) del meiobentos en El Sol. 53
Apéndice 6	Muestra los valores de densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) del meiobentos en La Luna. 54
Apéndice 7a	Porcentaje total de varianza y coeficientes de correlación (r) para la densidad (ind.m^{-2}) en El Sol 55
Apéndice 7b	Porcentaje total de varianza y coeficientes de correlación (r) para la biomasa (mg ph.m^{-2}) en El Sol 55
Apéndice 8a	Porcentaje total de varianza y coeficientes de correlación (r) para la densidad (ind.m^{-2}) en La Luna. 56
Apéndice 8b	Porcentaje total de varianza y coeficientes de correlación (r) para la biomasa (mg ph.m^{-2}) en La Luna. 56

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (Proyecto IN209301) y a la FES IZTACALA (Programa PAPCA 2002).

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

A la Dra. Elva Escobar Briones por su participación en los muestreos durante el trabajo de campo y sus acertados comentarios hechos al presente trabajo.

A los revisores de tesis por todas sus sugerencias:

Dra. Margarita Cabellero Miranda

Dr. Luis E. Marín Stillman

Dr. Samuel Gómez Noguera

A la Dra. Amelia Ocaña (Universidad de Granada, España) por su valiosa contribución en la identificación de nemátodos y su valiosa amistad.

A el laboratorio de limnología y especialmente a Laura Peralta por su apoyo y valiosa amistad.

A Luis Oseguera por toda su ayuda.

*Dedico esta tesis a mis padres Leonardo Rojas y
Josefina Cancino por todo el apoyo y cariño que me han
brindan, gracias por estar conmigo.*

A mis hermanos Victoria, Leonardo y Martín.

A mi sobrino Leonardo (mi pobre angelito).

*A todos aquellos que de alguna manera contribuyeron a mi
formación con sus lazos de amistad.*

RESUMEN

Existe un desconocimiento amplio de la limnología de lagos tropicales de alta montaña, particularmente en México. Así, como de aquellos organismos que habitan en o sobre el sedimento (meiobentos). Este estudio reconoció que el meiobentos de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna, presentaron una composición taxonómica baja con ocho especies y cuatro especies respectivamente en comparación con otros lagos de alta montaña y templados. A pesar de su proximidad geográfica mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la densidad y biomasa anual por lago, siendo mayor para El Sol ($3,316 \pm 4,826 \text{ ind.m}^{-2}$ y $5.14 \pm 18.35 \text{ mg.m}^{-2}$ peso húmedo) con respecto a La Luna ($464 \pm 958 \text{ ind.m}^{-2}$ y $0.19 \pm 0.68 \text{ mg.m}^{-2}$ peso húmedo) al igual como se ha evidenciado con otros grupos taxonómicos (e.g., diatomeas). El grupo taxonómico dominante en cuanto a número de especies y densidad fueron los nemátodos pero en términos de biomasa fueron los oligoquetos debido a la diferencia de talla que existe. La densidad y biomasa de los diferentes grupos taxonómicos fueron correlacionadas positivamente con el pH, materia orgánica sedimentaria y temperatura en El Sol, mientras que para La Luna fueron la temperatura, materia orgánica y vegetación. Sin embargo, a pesar de esta correlación la variación temporal de las comunidades meiobentónicas no presentaron un patrón definido como en las variables ambientales donde se muestran dos épocas (fría de secas y cálida de lluvias). Por el contrario, en El Sol, los valores máximos de densidad se mostraron en época fría y en La Luna se presentaron en época cálida, como se ha demostrado en otros estudios (biomasa del fitoplancton) en donde tampoco existe un patrón definido. Esto se atribuyo a una asociación múltiple de factores; como por ejemplo, el control biológico y las características del hábitat (radiación UV y la acidificación) como factores estresantes de las comunidades acuáticas. La información limnológica acerca de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna es aún fragmentaria y requiere conjuntamente de la comprobación experimental con la obtención de información a largo plazo, conocimiento que permitiría explicar las respuestas de los individuos meiobentónicos a las condiciones abióticas y bióticas.

Palabras claves: meiobentos, densidad, biomasa, lagos tropicales de alta montaña.

INTRODUCCIÓN

Los lagos de alta montaña se definen como ecosistemas lénticos que se ubican por arriba de la cota de la vegetación arbórea (“timberline”), esto es, entre los 3,500 y los 4,800 m snm en las zonas tropicales (Sommaruga 2001). La superficie de estos lagos es reducida (área < 5 ha) y su profundidad oscila entre 5 y 50m. Las condiciones climáticas a las que están expuestos son extremas y su estado trófico corresponde comúnmente a la oligotrofia (Nauwerck 1994).

Los lagos de alta montaña se caracterizan por estar alejados de las actividades humanas y no reciben contaminación local; por esta razón se consideran buenos indicadores de acidificación (regional y global) y de cambio climático global, estudiándose principalmente en lagos templados y alpinos polares por diversos programas (p.e. MOLAR-Mountain Lake Research- EMERGE –European Mountain Lake Ecosystems: Regionalization, diagnostic and socioeconomic Evaluation), siendo escasa la información de la limnología y valor potencial como indicadores en lagos tropicales de alta montaña (Catalan 1994, Marchetto 1994, Alcocer et. al. 2004).

Estos ecosistemas constituyen ambientes extremos para la biota (Sommaruga 2001) incluido el bentos (benthos = profundidad), esto es, los organismos que habitan en o sobre el sedimento, litoral o profundo de los cuerpos acuáticos (Wetzel 1983). Los grupos que lo componen se dividen en tres categorías de acuerdo a su tamaño. La macrofauna está integrada por aquellos organismos que son retenidos por un tamiz de 0.59 mm de apertura de malla (APHA et al. 1985, Weber 1973, Wetzel y Likens 1979); a los que pasan a través de esta malla, pero que son retenidos por una de 0.062 mm se les denomina meiobentos. Finalmente, el microbentos está constituido por organismos inferiores a 0.062 mm (Gray 1981). Debido a la talla reducida que presenta, el meiobentos se le ha prestado poca atención el cual, a pesar de ser abundante, rara vez es identificado a nivel de especie (Thorp y Covich 1991).

El meiobentos al igual que el resto de la biota acuática se encuentra regulado por numerosas variables ambientales tanto de la columna de agua como del sedimento, algunas de las cuales parecen operar directamente para determinar la presencia de ciertas especies, su adaptación, distribución, crecimiento, productividad y potencial reproductivo (Wetzel 1983).

El meiobentos alcanza su densidad máxima en la zona litoral (2 a 3 m) y disminuye considerablemente conforme aumenta la profundidad (Särkkä 1993). El meiobentos está constituido por nemátodos, copépodos harpacticoides, ostrácodos, tardígrados, anfípodos, oligoquetos juveniles y larvas de quironómidos, principalmente. Sin embargo, en la literatura se registran algunas variaciones al respecto ya que también se han encontrado –ocasionalmente- turbeláridos, gastrotricos y cladóceros. Estas variaciones parecen depender de la localidad geográfica y la situación climática del cuerpo de agua estudiado (Giere 1993).

El meiobentos juega un papel ecológico importante en los cuerpos acuáticos. Se alimenta principalmente de detrito, diatomeas, bacterias y protozoos (Higgins y Thiel 1988). Por otro lado, forma parte de la dieta de organismos de niveles tróficos superiores, muchos de ellos de interés comercial, siendo un eslabón importante en la cadena alimenticia al poner disponible para los macroconsumidores materiales de difícil digestión o biota de talla reducida (Herman y Heip 1985, Laserre 1979).

Por su estrategia reproductiva, gran sensibilidad y rápida reacción a los cambios ambientales, la meiofauna puede ser un buen indicador para caracterizar el efecto de las perturbaciones (Radziejewka y Drzycimski 1988, Montagna et al. 1986, Reish 1959, Heip 1980, Herman et al. 1984 a, b, Escobar 1997). Más aún, la importancia de algunos miembros del meiobentos como indicadores biológicos, permite reconocer el estado trófico de los lagos (Wetzel 1983).

ANTECEDENTES

Los registros sobre la densidad y biomasa del meio bentos en aguas mexicanas son escasos y se refieren, principalmente a las aguas marinas (Escobar 1997, Gómez y Hendrickx 1997). La mayoría de los estudios sobre meio bentos en lagos de alta montaña están restringidos a latitudes templadas. En estos últimos, diversos autores han realizado trabajos sobre composición, riqueza taxonómica y abundancia del meio bentos de diferentes cuerpos acuáticos.

Skorvortsov (1997) registra la presencia de nemátodos, oligoquetos, copépodos harpacticoides y ostrácodos en lagos subárticos. Anderson y De Henaue 1980 investigaron el meio bentos de nueve lagos de montaña en Canadá en donde se determinó la densidad y biomasa del meio bentos, especialmente nemátodos, tardígrados y copépodos harpacticoides. Traunspurger (1997) menciona que los nemátodos detritívoros dominan tanto en la zona litoral como profunda del Königssee, Alemania. De acuerdo a Bretschko (1973), los nemátodos presentan una ubicación preferencial en la zona profunda del Lago Kuntai, Austria, debido a que es rica en materia orgánica.

Kownacki et al. (2000) estudian a los macroinvertebrados bentónicos de cuatro lagos de las montañas Tatra, Eslovaquia, registrando que la composición taxonómica -dominada por oligoquetos y quironómidos- depende de factores tales como el sustrato y el estado trófico del lago, más que del efecto de la acidificación presente en éstos. En contraparte, Vranovsky 1994 observan el efecto de la acidificación sobre los organismos bentónicos en lagos al oeste de las montañas Tatra y mencionan que la infauna recibe protección dentro del sedimento cuando las condiciones de la columna de agua son desfavorables. Sommaruga (2001) menciona que la composición taxonómica pobre de los organismos bentónicos en lagos de alta montaña templados se debe a las condiciones extremas imperantes en éstos (p.e., baja temperatura, bajo pH, elevada radiación UV).

JUSTIFICACIÓN

Existe un amplio desconocimiento de la limnología de los lagos tropicales de alta montaña; esto es particularmente cierto en México. En el caso del meio bentos, esto se agudiza debido a que particularmente por su tamaño reducido (μm) ha sido ignorado aún en el ambiente marino. Debido a lo anterior, su función ecológica en los lagos tropicales y en particular de los de alta montaña no ha sido establecida con claridad, ni se ha puesto de manifiesto su valor indicador de los efectos que ejercen estos ecosistemas extremos sobre las comunidades meio bentónicas.

OBJETIVO

El propósito de este estudio fue analizar la composición, riqueza taxonómica, densidad y biomasa de las comunidades meio bentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña, El Sol y La Luna (Nevado de Toluca, México) así como evaluar el efecto que tienen algunas variables ambientales sobre las comunidades meio bentónicas.

Metas

Para cumplir con el objetivo anterior se plantearon las siguientes metas.

1. Describir la composición, riqueza taxonómica, distribución, densidad y biomasa de dos lagos tropicales de alta montaña a lo largo de un ciclo anual.
2. Reconocer si existen diferencias importantes entre los dos lagos de alta montaña tropicales estudiados y lagos similares (de alta montaña o alpinos) de regiones templadas.
3. Reconocer si existe una relación entre los factores ambientales determinados sobre los cambios en la comunidad meio bentónica de los dos lagos estudiados.

HIPÓTESIS

Se plantearon las siguientes hipótesis en el presente trabajo :

H1o: Las condiciones extremas prevalecientes en los lagos han llevado a una simplificación en la composición taxonómica de la comunidad meiobentónica.

H1a: La comunidad meiobentónica en los lagos no está simplificada.

H2o: La estructura de la comunidad meiobentónica mostrará diferencias entre ambos lagos a pesar de su proximidad geográfica y origen similar, en respuesta a las condiciones ambientales diferentes y como se ha evidenciado en otros grupos biológicos (e.g., diatomeas).

H2a: Las comunidades meiobentónicas de ambos lagos son similares entre sí.

H3o: La fluctuación temporal en las comunidades meiobentónicas de los lagos responde a cambios en las variables ambientales donde se reconoce una estacionalidad (i.e. temporada fría de secas y la cálida de lluvias).

H3a: La comunidad meiobentónica no está regulada por las condiciones ambientales prevalecientes en los lagos.

ÁREA DE ESTUDIO

El Sol y La Luna son dos lagos tropicales de alta montaña que se ubican dentro de la Cuenca Hidrológica Prioritaria "Nevado de Toluca" en el Estado de México ($19^{\circ} 06' N$ y $99^{\circ} 45' W$) (sensu Arriaga et al. 1998), a una altitud de 4,200 m snm (Fig. 1 A-C).

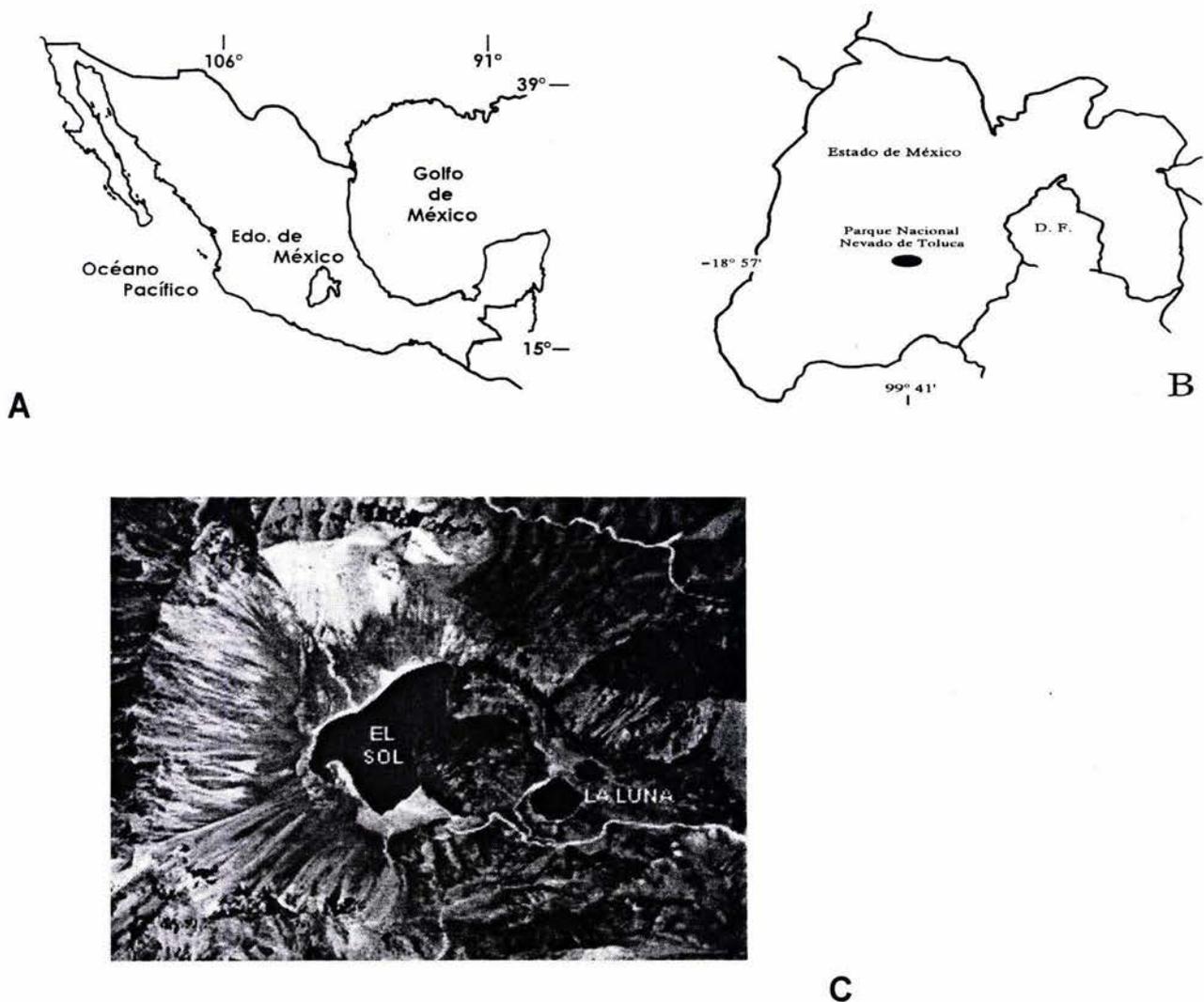


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. A. Estado de México. B. "Nevado de Toluca". C. Fotografía aérea de los lagos El Sol y La Luna.

Son lagos cráter formados aproximadamente hace 11,600 años después de que el volcán presentó su última erupción (Armienta et al. 2000). El cráter del volcán forma una cuenca cerrada (endorréica), siendo las lluvias su principal aporte hídrico en verano y el deshielo en primavera. La vegetación alrededor de los lagos es zacatonal alpino que está compuesto de algunas especies de pastos, musgos y líquenes (Rzedowski 1981).

El clima de la zona va de frío a semifrío húmedo con una temperatura promedio anual de 4.2°C y un rango entre 2.8°C en febrero y 5.8°C en abril. Se presenta una precipitación anual de 1,243.5 mm, con un rango de 17.2 mm en diciembre a 270 mm en julio (García 1988).

El Sol tiene una profundidad máxima de 15 m (profundidad media 6 m) y una superficie que corresponde a 237,321 m² (longitud 795 m, ancho 482 m), mientras que La Luna tiene una profundidad máxima de 10 m (profundidad media de 5 m) y una superficie de 31,083 m² (longitud 227 m, ancho 209 m). Ambos lagos son astáticos perennes esto es, los niveles de agua aumentan y disminuyen como resultado del balance evaporación-precipitación (Alcocer et al. 2004).

Las variables ambientales siguieron un patrón que permitió reconocer dos épocas o estaciones, la fría de secas y la cálida de lluvias. Ambos lagos presentan aguas claras, con una temperatura media anual de 8.6°C y 8.5°C, en El Sol y La Luna respectivamente. Poseen pH ácido que varía entre 5.4 y 4.7, la conductividad en ambos lagos vario entre 16.1-13.7 $\mu\text{S cm}^{-1}$. La textura del sedimento no varió ya que se clasificó como limo para ambos lagos. La vegetación acuática estuvo ausente en El Sol, mientras que en La Luna cubrió totalmente el sedimento. El promedio anual de oxígeno disuelto (OD) en El Sol y La Luna fue de 6.8 mg L⁻¹ como se presentan en la Tabla 1 (Oseguera 2004).

Tabla 1. Características ambientales bentónicas de los lagos El Sol y La Luna (Oseguera 2004). (z_m profundidad máxima, z_{DS} profundidad del disco de Secchi).

Variable	El Sol			La Luna		
	Media	Max	Min	Media	Max	Min
pH	5.4	5.8	5.0	4.7	5.8	4.5
(unidades de pH)						
z_m	11.2	12	10.5	8.3	9	7.1
(m)						
z_{DS}	4.5	6.2	3.0	7.5	9	3.9
(m)						
Oxígeno disuelto	6.8	7.9	5.6	6.8	9.5	5.8
(mg L^{-1})						
temperatura	8.6	10.7	5.4	8.5	10.5	5.5
($^{\circ}\text{C}$)						
Conductividad	16.1	17.5	14.7	13.7	14.9	12.6
($\mu\text{S cm}^{-1}$)						
Textura sedimentaria	6.2	8.2	4.7	6.2	7.2	5.2
(\emptyset)						
Tipo de sedimento	Limo	Limo	Limo	Limo	Limo	Limo
Materia orgánica	12.4	17.4	9.2	17.9	24.1	11.8
(%)						
Clorofila sedimentaria	7.5	18.7	2	3.9	6.7	1.2
($\mu\text{g.cm}^{-2}$)						
Cobertura vegetal	0	0	0	29	100	0
(%)						

MATERIAL Y MÉTODOS

Las muestras de meiobentos se recolectaron mensualmente a lo largo de un ciclo anual (abril 2000- marzo 2001) en la zona profunda de cada uno de los lagos (Fig. 1C). Los lagos son astáticos por lo que su profundidad máxima cambió a lo largo del periodo de muestreo de 10 a 12 m en El Sol y de 7 a 9 m en La Luna.

En cada localidad se recolectó el sedimento utilizando una draga tipo Ekman con un área de cobertura de 225 cm² (15 x 15 x 15 cm) y una profundidad de mordida de 17 cm en promedio. Del sedimento obtenido se tomaron tres núcleos de 4 cm de diámetro (área de cobertura 12.6 cm²) y se aseguró una penetración del nucleador en el sedimento de, al menos, de 10 cm, profundidad que abarca más allá de lo sugerido para muestreos de meiobentos (Giere 1993). Posteriormente, las muestras se conservaron en formol al 10% los primeros ocho meses y los restantes cuatro en alcohol al 96%. Se les adicionó el colorante vital rosa de Bengala para facilitar la separación de los individuos del sedimento (APHA *et al.* 1985).

En el laboratorio, las muestras de meiobentos se tamizaron a través de dos mallas, la primera con una apertura de 0.59 mm para separar al macrobentos (APHA *et al.* 1985, Wetzel y Likens 1979) y posteriormente a través de una de 0.054 mm de apertura para retirar el meiobentos, esto se realizó al mismo tiempo que se lavaron con agua corriente para quitar el exceso de fijador y evitar que se perdiera material tamizado (Gray 1981, Wetzel 1983).

La separación y preclasificación de los organismos se llevó a cabo con la ayuda de pinzas entomológicas, agujas de disección y microscopio estereoscópico (40x). Éstos fueron transferidos a frascos viales previamente etiquetados y se conservaron en alcohol glicerinado al 70%. Para su preidentificación se utilizaron claves generales (Edmonson 1959, Pennak 1978, Hurlbert y Villalobos 1982) y posteriormente se utilizaron claves específicas (McCafferty 1981, Brinkhurst y Marchese 1991, para oligoquetos, Andrassy 1981, Zullini 1982, Ebsary 1982, Ocaña 1989 para nemátodos, Dussart 1967, Dussart y Defaye 2001 para copépodos harpacticoides) y para tardígrados el Dr. Kristensen Reinhardt los identificó).

Los organismos fueron cuantificados para obtener la abundancia (ind/especie). La densidad se calculó por metro cuadrado multiplicando la abundancia de cada especie por el factor de conversión del área de muestreo, esta fue expresada en individuos por unidad de área (ind.m^{-2}) tal como lo hacen Anderson y De Henaue 1980, Skorvortsov 1997, Traunspurger 1997, entre otros. La biomasa se determinó calculando el biovolumen, es decir, a través de medir la longitud y ancho del cuerpo de los organismos y asemejarlo a una figura geométrica. El biovolumen se multiplicó por un factor establecido para cada taxón por Warwick y Price 1979. Para el estudio específico de los nemátodos se efectuaron preparaciones semipermanentes con el fin de realizar dibujos a cámara clara, medir cada organismo y obtener los índices de De Man imprescindibles para la determinación de individuos a nivel de género y especie.

Para la obtención de la biomasa por unidad de área, los biovolúmenes obtenidos fueron multiplicados por el factor correspondiente al área de muestreo. Finalmente el biovolumen (nl) se transformó a peso seco ($\mu\text{g.m}^{-2}$), peso húmedo fijado (mg ph.m^{-2}) y carbono (gC. m^{-2}) mediante el factor de conversión establecido para cada taxón (Gerlach 1971, Féller y Warwick 1988, Giere 1993) para poder realizar comparaciones con otros estudios. En el resto del texto se usará esta nomenclatura miligramos de peso húmedo fijado por unidad de área para expresar la biomasa (mg ph.m^{-2}).

La densidad y biomasa promedio por lago se graficó para observar las diferencias entre los lagos. Se construyeron gráficas con desviación estándar para observar la variación temporal del meiobentos por lago a lo largo del ciclo de muestreo. Así mismo se emplearon gráficas para ver las fluctuaciones de cada uno de los grupos encontrados en cada lago a lo largo del año.

Para realizar el análisis de varianza (ANOVA) y componentes principales (ACP), las variables ambientales (salvo el pH que es en sí un valor logarítmico) y biológicas (densidad y biomasa promedio de cada mes) se transformaron con logaritmo base 10 [$\log_{10} (n+1)$] para que los valores elevados no sesgaran los resultados y así obtener una distribución normal (Elliot 1983, Sokal y Rohlf 1999).

El análisis de varianza (ANOVA) determinó las diferencias entre los lagos y los diferentes componentes del meiobentos. En aquellos casos en los que fueron determinadas diferencias significativas se realizó la prueba de Bonferroni para realizar comparaciones múltiples a nivel de grupo taxonómicos y lagos para observar

diferencias entre pares de medias (Rieradevall 1999). El análisis de componentes principales (ACP) examinó la comunidad del meiobentos y su relación con las variables ambientales. Todas las pruebas de comparación se realizaron con ayuda del paquete estadístico SPSS (versión 11). Para cada lago se realizó un análisis de Correlaciones de Pearson con el fin de determinar que factores (ambientales) se pueden asociar directamente a la variación de datos biológicos (densidad y biomasa)(Gauch 1982).

Se calculó la frecuencia de aparición y abundancia de cada uno de los individuos del meiobentos en los dos lagos. Se realizaron diagramas bivariados de frecuencia contra abundancia (García 1988) para categorizar las diferentes especies en cuatro clases: dominantes (elevadas frecuencias y abundancias), estacionales (elevadas abundancias y bajas frecuencias), raras (bajas abundancias y frecuencias) y constantes (bajas abundancias y elevadas frecuencias).

RESULTADOS

Composición taxonómica y su distribución

De un total de 72 muestras analizadas en los dos lagos se identificaron cuatro phyla, cuatro clases, seis órdenes, siete familias, nueve géneros y seis especies (Tabla 2). Los cuatro phyla estuvieron constituidos por 50% Nematoda, 30% Annelida, 10% Artropoda y 10% Tardigrada. Los nemátodos estuvieron representados por cuatro géneros (40%) y una especie (10%), los anélidos por tres géneros (30%) y tres especies (30%), mientras que los artrópodos y los tardígrados por una especie cada uno (10%).

Tabla 2. Listado taxonómico del meiobentos de los lagos El Sol y La Luna.

Phyllum	Clase	Orden	Familia	Género/Especie
Nematoda	Adenophorea	Tripylida	Tripilidae	<i>Tobrilus</i> Andrassy, 1959 spp.
			Ironoidea	<i>Ironus</i> Bastian, 1865 sp. <i>Ironus ignavus</i> Bastian, 1865
		Monhysterida	Monhysteridae	<i>Monhystera</i> Bastian, 1865 spp.
		Tylenchida	Tylenchidae	<i>Tylenchus</i> Örley, 1865 sp.
Annelida	Oligochaeta	Plesiopora	Tubificidae	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862 <i>Tubifex tubifex</i> Müller, 1774
			Naididae	<i>Nais pardalis</i> Piguet, 1906
			Artropoda	Copepoda
Tardigrada	Eutardigrada	Parachela	Hypsibiidae	<i>Thulinia ruffoi</i> Thulin, 1928

En El Sol se registraron ocho taxa integrados por cuatro especies de nemátodos (50%), tres especies de anélidos (37.5%) y una especie de tardígrado (12.5%). Por otro lado, en La Luna se registraron cuatro taxa integrados por dos especies de nemátodos (50%), una especie de oligoqueto (25%) y una especie de copépodo harpacticoide (25%). Los nemátodos también fueron el grupo más importante para ambos lagos (Tabla 3).

De los diez taxa registrados, *Tobrilus* spp. y *Limnodrilus hoffmeisteri* fueron los únicos que se presentaron en ambos lagos; *Ironus* sp. y *Epactophanes* cf. *richardi* estuvieron restringidas a La Luna y los seis restantes (*Monyстера* spp., *Ironus ignavus*, *Tylenchus* sp., *Thulinia ruffoi*, *Tubifex tubifex* y *Nais pardalis*) a El Sol.

Tabla 3. Presencia de los diferentes taxa del meiobentos en El Sol y La Luna (1 presente, 0 ausente).

No. de referencia	Taxón	El Sol	La Luna
1	<i>Tobrilus</i> spp.	1	1
2	<i>Ironus</i> sp.	0	1
3	<i>Ironus ignavus</i>	1	0
4	<i>Monyстера</i> spp.	1	0
5	<i>Tylenchus</i> sp.	1	0
6	<i>L. hoffmeisteri</i>	1	1
7	<i>T. tubifex</i>	1	0
8	<i>N. pardalis</i>	1	0
9	<i>E. cf. richardi</i>	0	1
10	<i>T. ruffoi</i>	1	0
Total		8	4

Riqueza taxonómica

La riqueza taxonómica en El Sol y La Luna ascendió a 10 taxa, de las cuales el 80% (8 taxa) correspondieron a El Sol y un 40% (4 taxa) a La Luna. La riqueza taxonómica varió a lo largo del ciclo anual con un promedio de 2 ± 1 en El Sol y de 1 ± 1 en La Luna (Tabla 4). En los dos lagos se registró el número máximo de taxa en febrero con cinco (El Sol) y tres especies (La Luna); el mínimo –ausencia de organismos- se presentó en julio en El Sol y en mayo, noviembre, diciembre y marzo en La Luna.

Tabla 4. Variación temporal de la riqueza taxonómica del meiobentos de los lagos El Sol y La Luna. (X promedio, DE desviación estándar).

Mes	El Sol	La Luna
Abr	4	1
May	2	0
Jun	2	1
Jul	0	2
Ago	4	1
Sep	2	2
Oct	1	2
Nov	1	0
Dic	1	0
Ene	3	1
Feb	5	3
Mar	4	0
Total	8	4
X ± DE	2 ± 1	1 ± 1

Densidad

El Sol

El Sol presentó la densidad máxima con $3,316 \pm 4,826$ ind.m⁻². Los nemátodos fueron más numerosos con una densidad anual de $2,874 \pm 4,649$ ind.m⁻² (Tabla 5). Por especie, *Monhystera* spp. ($2,277 \pm 3,982$ ind.m⁻², 68.7%) y *Tobrilus* spp. (398 ± 1378 ind.m⁻², 12%) mostraron la mayor densidad. En cuanto a los oligoquetos (199 ± 815 ind.m⁻²), *Tubifex tubifex* mostró la densidad máxima (155 ± 681 ind.m⁻², 4.6%), mientras que el valor mínimo fue para *Nais pardalis* y *Limnodrilus hoffmeisteri* (22 ± 133 ind.m⁻², 1% para cada una de las especies) (Apéndice 1). El tardígrado *Thulinia ruffoi* registró una densidad de 243 ± 967 ind.m⁻² (Tabla 5).

Tabla 5. Promedio anual (\pm D.E.) de la densidad (ind.m⁻²) y abundancia (%) de los grupos taxonómicos del meiobentos de El Sol y La Luna. (Segundo renglón valores máximos y mínimos, 0 ausencia de individuos).

Grupo taxonómico	El Sol		La Luna	
	Densidad ind.m ⁻²	Abundancia %	Densidad ind.m ⁻²	Abundancia %
Nemátodos	2874 ± 4649 0-19,894	86.7	332 ± 721 0-3,979	71.3
Oligoquetos	199 ± 815 0-5,570	6	111 ± 432 0-796	24
Copépodos harpacticoides	0	0	22 ± 133 0-2,387	4.7
Tardígrados	243 ± 967 0-4,775	7.3	0 0	0
Total	$3,316 \pm 4,826$	100	464 ± 958	100

La Luna

En La Luna, la densidad anual fue reducida con $464 \pm 958 \text{ ind.m}^{-2}$. Los nemátodos fueron el grupo más numeroso con una densidad anual de $332 \pm 721 \text{ ind.m}^{-2}$ (Tabla 5). *Ironus* sp. presentó la mayor densidad anual ($265 \pm 602 \text{ ind.m}^{-2}$, 57.2%) seguido de *L. hoffmeisteri* ($111 \pm 432 \text{ ind.m}^{-2}$, 23.9%) y *Tobrilus* spp. ($66 \pm 223 \text{ ind.m}^{-2}$, 14.2%). Finalmente, la especie que registró los valores más reducidos de densidad fue *E. cf. richardi* ($22 \pm 133 \text{ ind.m}^{-2}$, 4.7%) (Apéndice 1).

Variación temporal de la densidad

El meiobentos en El Sol presentó su densidad mas alta en el mes de enero del 2001 con $10,345 \pm 8,384 \text{ ind.m}^{-2}$ y el mínimo en julio con la ausencia total de organismos (Fig. 2). En La Luna el valor máximo de densidad se encontró en el mes de octubre con $1,857 \pm 1,838 \text{ ind.m}^{-2}$, disminuyendo considerablemente en los demás meses llegando a estar ausente en marzo, mayo, agosto, noviembre y diciembre (Fig. 2).

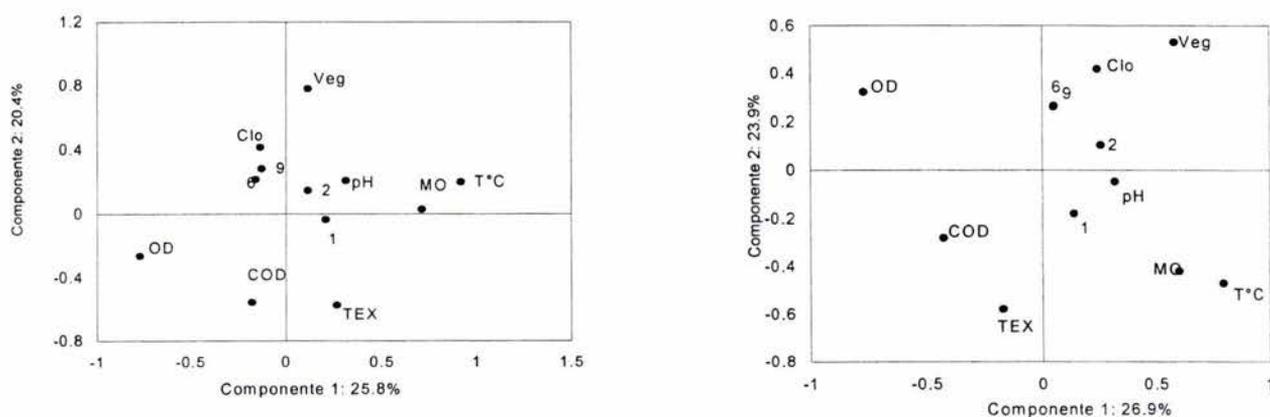


Fig. 2. Variación temporal de la densidad promedio (ind.m^{-2}) del meiobentos en El Sol y La Luna.

La variación temporal de la densidad y biomasa en cada uno de los lagos estudiados no mostró una estacionalidad en particular a lo largo del ciclo de muestreo, como en el caso de las variables ambientales donde se mostró dos épocas (frías de secas y cálidas de lluvias). De acuerdo al ANOVA hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) a lo largo del ciclo de muestreo (densidad y biomasa anual) en los meses de octubre y enero para El Sol y únicamente en octubre para La Luna (Apéndice 2).

Variación temporal de la densidad por taxón

La variación en la densidad y biomasa de los diferentes grupos taxonómicos fue significativamente diferente ($p < 0.05$) a lo largo del tiempo, esta variabilidad no presentó ningún patrón definido como en el caso de las variables ambientales donde se distinguen dos épocas o estaciones fría de secas y la cálida de lluvias (Apéndice 3). Al comparar los grupos taxonómicos presentes en El Sol y La Luna, los nemátodos fueron el taxón con mayor diferencia tanto en densidad como en biomasa de acuerdo a la prueba "Post hoc" (Método de Bonferroni) (Apéndice 4).

El Sol

Los nemátodos contribuyeron con la densidad máxima en el mes de enero con $10,080 \pm 8,011 \text{ ind.m}^{-2}$, estando ausentes en el mes de julio (Fig. 3). *Monythera spp.* presentó su valor máximo en el mes de octubre ($8,488 \pm 10,076 \text{ ind.m}^{-2}$), seguido de *Tobrilus spp.* que contribuyó con la densidad máxima en enero con $3,183 \pm 4,211 \text{ ind.m}^{-2}$. *Ironus ignavus* alcanzó valores máximos de densidad en septiembre con $1,061 \pm 1,216 \text{ ind.m}^{-2}$, manteniéndose constante en los meses de febrero, junio y agosto. Finalmente, *Tylenchus sp.* se presentó esporádicamente en los meses de abril y mayo con valores de densidad bajos ($265 \pm 459 \text{ ind.m}^{-2}$ para cada uno).

Thulinia ruffoi se encontró solo en enero, febrero y marzo; en este último mes se presentó la mayor densidad con $2,387 \pm 2,869 \text{ ind.m}^{-2}$. Por otra parte, los oligoquetos presentaron un pico de densidad en el mes de abril ($2,122 \pm 3,676 \text{ ind.m}^{-2}$). *Tubifex tubifex* alcanzó en este mismo mes la densidad máxima con $1,326 \pm 2,297 \text{ ind.m}^{-2}$ (Apéndice 5). *Nais pardalis* y *Limnodrilus hoffmeisteri* se presentaron en abril y febrero

con densidades de $265 \pm 459 \text{ ind.m}^{-2}$ para cada una. En julio no se encontraron organismos de ninguna de estas dos especies.

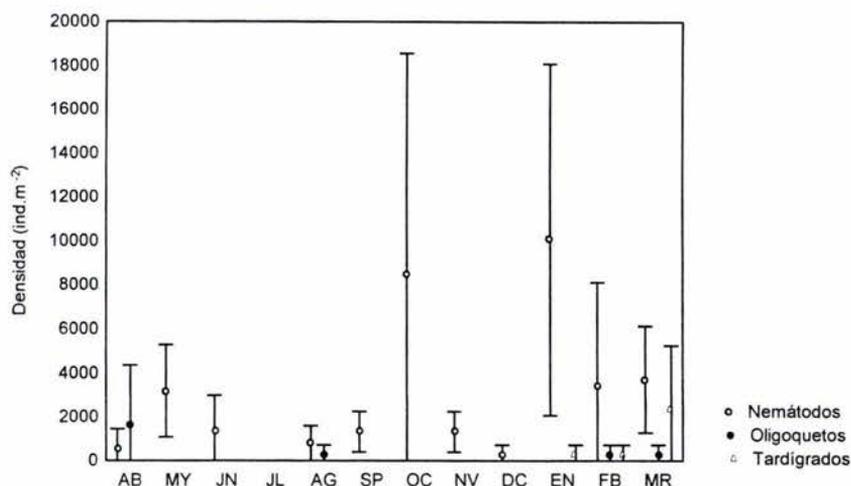


Fig. 3. Variación temporal de la densidad promedio (ind.m^{-2}) por grupos taxonómicos en El Sol.

La Luna

Al igual que en El Sol, en La Luna los nemátodos mostraron su densidad máxima en octubre, siendo este mes donde *Ironus sp.* contribuyó a los valores de densidad máximos con $1,592 \pm 1,378 \text{ ind.m}^{-2}$. En junio, julio y octubre *Tobrilus spp.* registró la misma densidad ($265 \pm 459 \text{ ind.m}^{-2}$) (Apéndice 6).

El copépodo harpacticoide *Epactophanes cf. richardi* se encontró únicamente en febrero con una densidad de $265 \pm 459 \text{ ind.m}^{-2}$. Los oligoquetos estuvieron representados por una sola especie (*Limnodrilus hoffmeisteri*) la cual alcanzó su máxima densidad en febrero con $796 \pm 1,378 \text{ ind.m}^{-2}$ (Fig. 4). La mayoría de las especies no se encontraron en marzo, mayo, agosto, noviembre y diciembre.

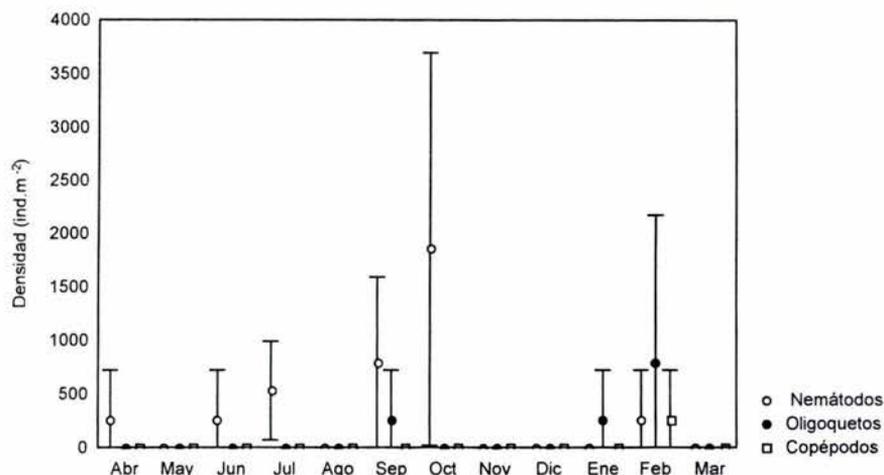


Fig. 4. Variación temporal de la densidad promedio (ind.m⁻²) por grupos taxonómicos en La Luna.

Biomasa

La biomasa en El Sol no mostró ningún patrón definido a lo largo del ciclo de muestreo. El Sol presentó una elevada biomasa anual (5.14 ± 18.35 mg ph.m⁻²) en forma comparativa con La Luna que mostró valores de biomasa reducidos (0.19 mg ph.m⁻²). Los oligoquetos contribuyeron con la mayor biomasa para ambos lagos (Tabla 6). En El Sol *Tubifex tubifex* registró valores de 3.6 ± 16.3 mg ph.m⁻² (74%), mientras que en La Luna *Limnodrilus hoffmeisteri* contribuyó con un 83% (0.15 ± 0.52 mg ph.m⁻²). Los valores más bajos de biomasa correspondieron a los nemátodos *Tylenchus* sp. (0.0003 ± 0.0001 mg ph.m⁻², 0.01%) en El Sol y *Tobrilus* spp. en La Luna (0.0002 ± 0.0008 mg ph.m⁻², 0.1%).

Tabla 6. Promedio anual (\pm D.E.) de la biomasa (mg ph.m^{-2}) y su contribución relativa (%) a nivel de grupos taxonómicos del meiobentos en El Sol y La Luna. (0 ausencia de individuos).

Grupo taxonómico	El Sol		La Luna	
	Biomasa mg ph.m^{-2}	Biomasa %	Biomasa mg ph.m^{-2}	Biomasa %
Nemátodos	0.38 ± 1.79 0-0.12	7.4	0.001 ± 0.001 0-0.001	0.5
Oligoquetos	4.18 ± 16.35 0-92.31	81.3	0.15 ± 0.52 0-2.26	83
Copépodos: harpacticoides	0	0	0.03 ± 0.21	16.5
Tardígrados	0.58 ± 1.96 0-8.39	11.3	0 0-1.25	0
Total	5.14 ± 18.35	100	0.19 ± 0.68	100

Variación temporal de la biomasa

Existieron diferencias significativas en la biomasa a lo largo del ciclo de muestreo en los dos lagos. Los valores de biomasa máximos en El Sol se presentaron en febrero, marzo y abril, siendo este último mes donde alcanzó un pico con $34.22 \pm 59.27 \text{ mg ph.m}^{-2}$, para disminuir el resto del ciclo de muestreo (Fig. 5). La Luna mostró una biomasa comparativamente baja con respecto a El Sol con su máximo valor en el mes de febrero con $0.27 \pm 0.46 \text{ mg ph.m}^{-2}$, para disminuir en el resto del ciclo, sin presentar una tendencia a lo largo del ciclo de muestreo (Fig. 5).

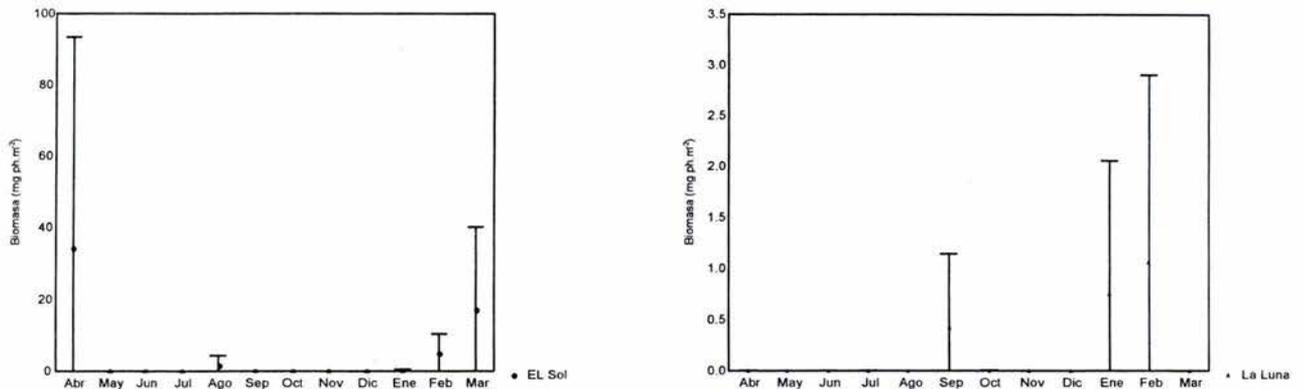


Fig. 5. Variación temporal de la biomasa promedio (mg ph.m⁻²) del meiobentos en El Sol y La Luna.

Variación temporal de la biomasa por taxón

La biomasa por taxón si presentó diferencias significativas a lo largo del ciclo de muestreo, siendo los nemátodos el grupo taxonómico con mayores diferencias con respecto a los demás taxones.

El Sol

Los oligoquetos presentaron su biomasa máxima en abril (26.2 ± 45.4 mg ph.m⁻²). En abril *Tubifex tubifex* presentó los valores más elevados de biomasa del meiobentos con 30.8 ± 53.3 mg ph.m⁻². La máxima biomasa de *Nais paradalis* y *Limnodrilus hoffmeisteri* fueron en abril con 3.5 ± 6 mg ph.m⁻² y febrero con 3.6 ± 6 mg ph.m⁻², respectivamente. Los tardígrados únicamente se presentaron en los primeros meses del ciclo de muestreo (enero, febrero y marzo) siendo este último mes el de mayor biomasa con 5.3 ± 4.6 mg ph.m⁻² (Fig. 6). Finalmente, los nemátodos presentaron valores de biomasa reducidos (< 1 mg ph.m⁻²). Por especie, *Monytera* spp. registró su biomasa mayor en agosto (0.03 ± 0.05 mg ph.m⁻²), mientras que en abril se localizaron los valores mínimos (0.0001 ± 0.0002 mg ph.m⁻²). Al igual que las especies anteriores *Tylenchus* sp. registró en abril su biomasa menor *Ironus ignavus* y *Tobrilus* sp. presentaron su biomasa máxima en el mes de agosto con 0.4 ± 0.7 mg

ph.m⁻² y 0.7 ± 1.1 mg ph.m⁻² respectivamente. No existe ninguna tendencia a lo largo del ciclo de muestreo.

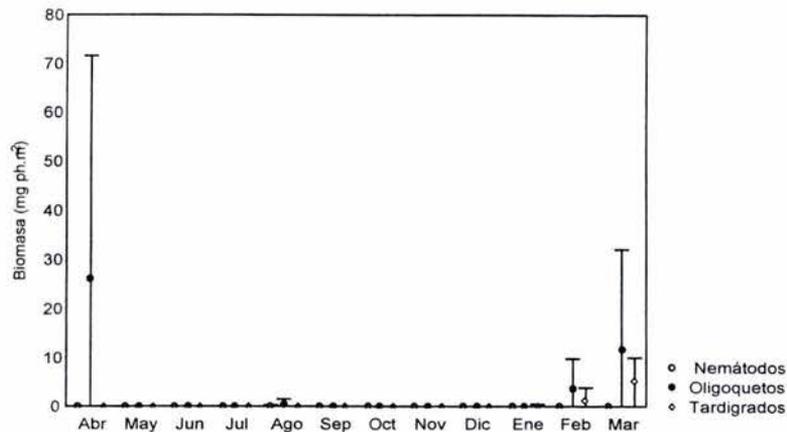


Fig. 6. Variación temporal de la biomasa promedio (mg ph.m⁻²) por grupos taxonómicos en El Sol.

La Luna

Los oligoquetos presentaron la mayor biomasa en enero (0.75 ± 1.3 mg ph.m⁻²), seguido de los copépodos harpacticoides quienes contribuyeron con su biomasa máxima en febrero (0.42 ± 0.72 mg ph.m⁻²) (Fig. 5b). Los nemátodos presentaron la menor biomasa. Por especie, *Ironus sp.* presentó su biomasa máxima en octubre (0.003 ± 0.002 mg ph.m⁻² (Apéndice 7), mientras que *Tobrilus sp.* solo se encontró en junio, julio y octubre; siendo julio el de mayor biomasa (0.001 ± 0.002 mg ph.m⁻²). *Epactophanes cf. richardi* se presentó en febrero con una biomasa de 0.4 ± 0.7 mg ph.m⁻². Finalmente, *Limnodrilus hoffmeisteri* presentó su biomasa máxima en enero con 0.8 ± 1.3 mg ph.m⁻². Al igual que en el anterior lago tampoco se presenta una tendencia a lo largo del ciclo de muestreo.

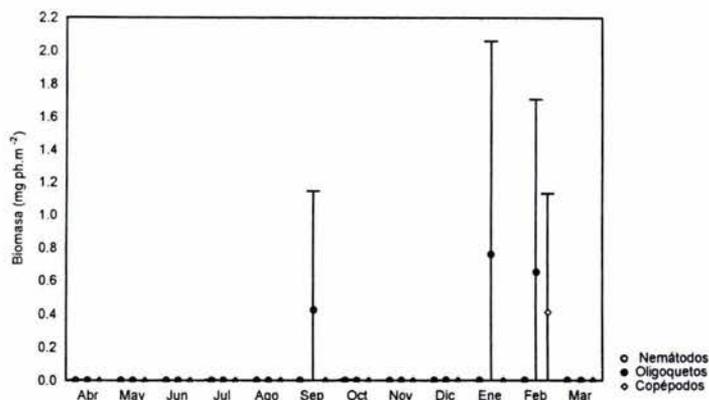


Fig. 7. Variación temporal de la biomasa promedio (mg ph.m⁻²) por grupos taxonómicos en La Luna.

Análisis de Componentes Principales de la densidad y biomasa

Se aplicaron dos ACP para cada lago estudiado con base en la matriz transformada [$\log_{10} (n+1)$] de densidad y biomasa y con relación a las variables ambientales para cada lago estudiado. En El Sol, el primer componente explica un 36% y el segundo componente un 24.6% del total de la varianza (60.6% de la varianza).

El primer componente estuvo correlacionado positivamente con las siguientes variables el pH ($r=0.777$) y la temperatura ($r=0.669$). Simultáneamente fue correlacionado negativamente con la concentración de clorofila *a* sedimentaria (Apéndice 7a). En la figura 8a las especies *T. tubifex*, *Tylenchus* spp. y *N. pardalis* estuvieron relacionadas positivamente con la materia orgánica, la temperatura y el pH, mientras que *L. hoffmeisteri*, *Monytera* spp, *Ironus Ignavus*, *Tobrilus* spp y *T. ruffoi* se localizaron en el área negativa de este factor con preferencias a la clorofila *a* sedimentaria y oxígeno disuelto.

El componente 2 describió condiciones relacionadas con la materia orgánica ($r=0.746$) y la temperatura ($r=0.499$) (Apéndice 7a).

La correlación de Pearson señaló que *Tylenchus* sp. se relacionó significativamente con el pH ($p<0.05$); *Tobrilus* spp. y *T. ruffoi* estuvieron relacionadas

significativamente con la temperatura ($p < 0.05$ y $p < 0.01$ respectivamente); *Ironus ignavus* con materia orgánica y *T. tubifex* con la clorofila *a* ($p < 0.05$).

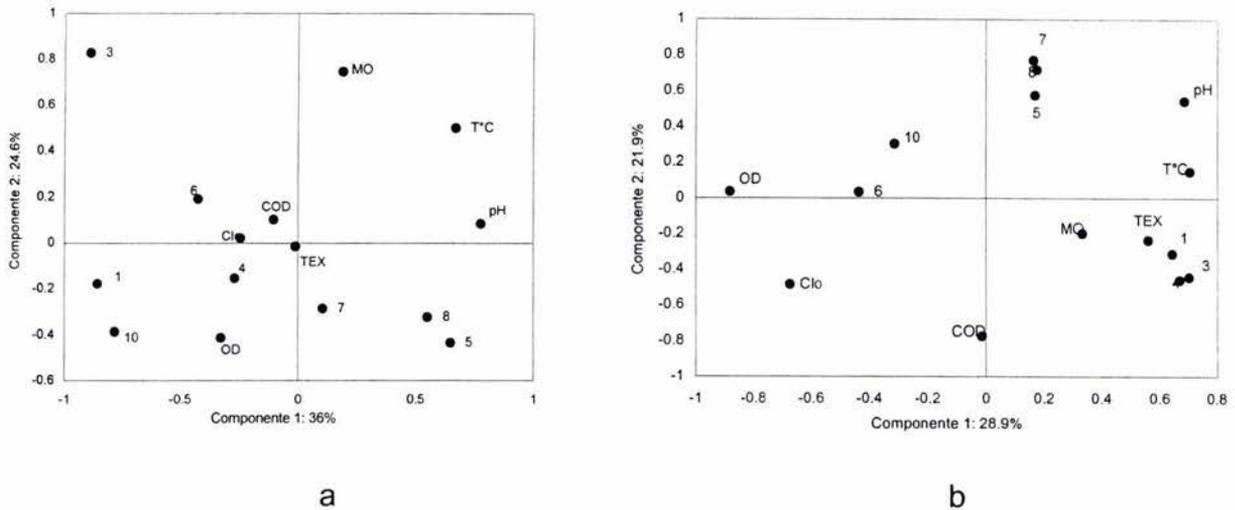


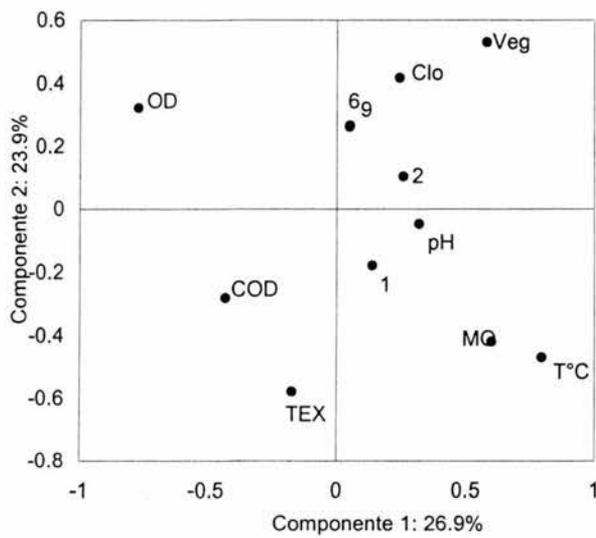
Fig.8. a =Relación de la densidad promedio (ind.m^{-2}) y b =biomasa promedio(mg ph.m^{-2}) del meiobentos con las variables ambientales en El Sol (Los números son referencia de la Tabla 3).

En cuanto a la biomasa las variables ambientales más importantes fueron para el primer componente el oxígeno disuelto ($r = -0.882$) y la temperatura ($r = 0.705$). En la figura 8b las especies *Tobrilus* spp., *I. Ignavus*, *Monhystera* spp., *Tylenchus* sp., *N. pardalis* y *T. tubifex* estuvieron relacionadas positivamente con el pH, Temperatura, materia orgánica y textura, mientras que en la parte negativa se encuentra *L.hoffmeisteri* y *T. ruffoi* para este componente. Mientras que para el segundo componente la conductividad ($r = -0.775$) y el pH ($r = 0.542$) fueron las variables con mayor peso estadístico. (Apéndice 7b).

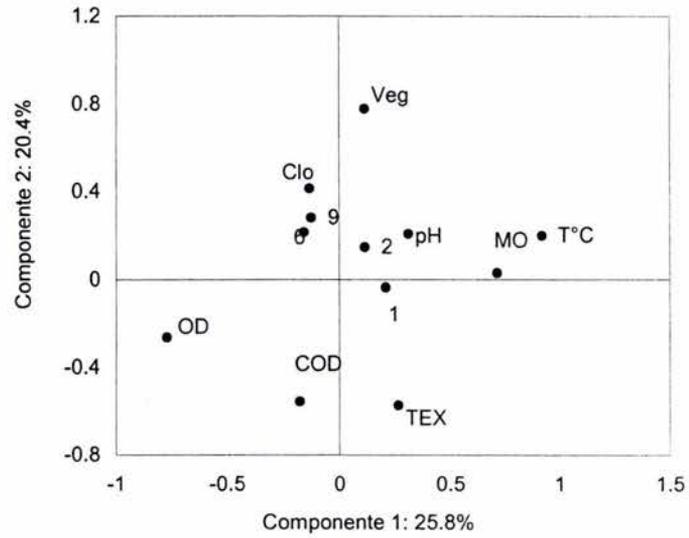
Con base en la correlación de Pearson, las especies *T. ruffoi* y *T. tubifex* estuvieron relacionadas significativamente con la conductividad ($p < 0.05$).

En La Luna el primer componente explicó un 26.9% y el segundo componente un 23.9% del total de la varianza. Entre ambos componentes se explicó el 50.8% de la varianza total.

El primer componente estuvo correlacionado positivamente con la temperatura ($r=0.795$) y negativamente con el oxígeno disuelto (-0.770). Las especies presentes en La Luna estuvieron relacionadas positivamente con la clorofila *a* sedimentaria, vegetación, pH, materia orgánica y temperatura (Fig.9a).



a



b

Fig. 9. a =Relación de la densidad promedio (ind.m^{-2}) y b =la biomasa promedio (mg ph.m^{-2}) del meiobentos del meiobentos con las variables ambientales en La Luna (Los números son referencia de la Tabla 3).

Sin embargo, el segundo componente mostró una relación negativa con la textura ($r=-0.578$) y positiva con la vegetación ($r=0.531$) (Apéndice 8a).

La correlación de Pearson señala que las especies agrupadas como *Ironus* sp. mostró una relación significativa con la vegetación ($p<0.05$), mientras que *L. hoffmeisteri* con la clorofila *a* sedimentaria ($p<0.05$).

En cuanto a la biomasa las variables ambientales más importantes fueron para el primer componente, con una relación positiva, la temperatura ($r=0.918$) y negativa con el oxígeno disuelto ($r=-0.771$). Las especies *Tobrilus* spp. e *Ironus* sp. se relacionaron positivamente con la vegetación, pH, materia orgánica, textura y temperatura. Mientras que en la parte negativa están *L. hoffmeisteri* y *E. cf. richardi* relacionadas con oxígeno disuelto, conductividad y clorofila. En el segundo componente la vegetación y la conductividad fueron las variables más importantes en el meiobentos (Apéndice 8b). En la figura 9b se presento la relación de las variables ambientales con la biomasa de las diferentes especies.

Con base en la correlación de Pearson, la única especie que mostró una relación significativa ($p<0.01$) fue *L. hoffmeisteri* con la clorofila *a* sedimentaria.

Relación abundancia-frecuencia

Los diagramas bivariados de frecuencia con respecto a la abundancia permitieron separar a los taxa en tres categorías: dominantes (elevada frecuencia y abundancia), estacionales (elevada abundancia y baja frecuencia) y raras (baja frecuencia y abundancia). Las especies dominantes fueron diferentes para ambos lagos: En El Sol fueron dominantes *Monysthera* spp. y *Tobrilus* spp., mientras que en La Luna fue *Ironus* sp. (Tabla 7). Las especies catalogadas como estacionales fueron *T. ruffoi* y *T. tubifex* en El Sol y *E. cf. richardi* (3%) en La Luna. Finalmente, las demás especies se caracterizaron como componentes raros. No existieron especies constantes.

Tabla 7. Especies dominantes (D), estacionales (E) y raras (R) del meiobentos en El Sol y La Luna. (0 ausencia de individuos).

Taxón	El Sol	La Luna
<i>Tobrilus</i> spp.	D	R
<i>Ironus ignavus</i>	R	R
<i>Ironus</i> sp.	0	D
<i>Monysthera</i> spp.	D	0
<i>Tylenchus</i> sp.	R	0
<i>L. hoffmeisteri</i>	R	R
<i>T. tubifex</i>	E	0
<i>N. pardalis</i>	R	0
<i>E. cf. richardi</i> .	0	E
<i>T. ruffoi</i>	E	0

Frecuencia

De las ocho especies determinadas en El Sol, *Monysthera* spp. fueron las especies que mostraron la mayor frecuencia de aparición con 58% y la menor fue para *L. hoffmeisteri* y *Nais pardalis* con 35%. En La Luna, la frecuencia de aparición de los nemátodos (*Ironus* sp.) fue mayor con un 25%, siendo los copépodos harpacticoides (*E.cf. richardi*) los que registraron una menor frecuencia de aparición (Tabla 8).

Tabla 8. Frecuencia de aparición de las especies del meiobentos de los lagos El Sol y La Luna.

Especie/Género	El Sol	La Luna
	Frecuencia (%)	Frecuencia (%)
<i>Tobrilus</i> spp.	17	8
<i>Ironus ignavus</i>	14	----
<i>Ironus</i> sp.	----	25
<i>Monysthera</i> spp.	58	-----
<i>Tylenchus</i> sp.	6	-----
<i>L. hoffmeisteri</i>	3	6
<i>T. tubifex</i>	6	-----
<i>N. pardalis</i>	3	-----
<i>E.cf. richardi</i>	-----	3
<i>T. ruffoi</i>	11	-----

ANÁLISIS DE RESULTADOS

Composición específica y distribución

La composición taxonómica en ambos lagos estudiados presentó grupos característicos del meio bentos permanente (nematodos, tardígrados y copépodos harpacticoides) y meio bentos temporal (oligoquetos juveniles). La composición específica resultó ser similar a la mencionada por diversos autores para algunos lagos de alta montaña templados (Anderson y De Henau 1980; Traunspurger 1997; Brestchko 1973), lagos oligotróficos de Europa (Holopainen y Paasivirta 1977, Milbrink, 2002), lagos templados de Norte América (Strayer 1985) y lagos subárticos rusos (Skorvortsov 1997).

La presencia de los componentes del meio bentos fue diferente para El Sol y La Luna, lo cual sugiere que la composición está relacionada con las variables ambientales ya que se presentan diferencias tanto físicas como químicas entre ambos. Es probable que algunas especies pudieran haber sido excluidas de La Luna por el pH más ácido. El efecto del pH (4.0 a 5.0) sobre la riqueza de especies ha sido documentado por varios autores Crisman *et al.* 1980; Collins *et al.* 1981 y Allard y Moreau 1987 quienes mencionan que el pH combinado con la presencia de aluminio en el agua y sedimento resultan tóxicos para las comunidades bentónicas disminuyendo la composición de especies. Tal es el caso de otras comunidades presentes en La Luna donde el efecto del pH ha excluido a algunas especies de diatomeas (Caballero-Miranda 1996) y reducido el crecimiento de algas y biomasa del fitoplancton (Alcocer *et al.* 2004). Sin embargo, otros estudios indican que la distribución del meio bentos también puede ser generada por preferencias alimenticias selectivas y directa o indirectamente, por las interacciones tróficas (Findlay 1981, Fleeger *et al.* 1990, Blanchard 1991, Giere 1993).

Riqueza taxonómica

La riqueza taxonómica determinada en el presente estudio fue baja en comparación con otros estudios como se explica a continuación. En lagos canadienses se han encontrado en total 40 especies meiobentónicas (Anderson y DeHenau 1980), en el Königssee, Alemania, 51 especies en total (Traunspurger 1997), mientras que en lagos al norte de Rusia se han observado en total de 43 especies (Skvortsov 1997). Estas cifras son muy superiores a las encontradas en El Sol y en La Luna (sin dejar de considerar que el grupo taxonómico de los nemátodos podrían incrementar la riqueza taxonómica entre 10 y 50 especies al identificarse).

Cabe señalar que las comunidades bénticas de los lagos tropicales no suelen registrar una riqueza taxonómica más alta que en los lagos templados (Lewis 1996). Sin embargo, también es conocido que el meiobentos es más diverso en hábitats con menor estrés natural físico y químico, lo cual permite un desarrollo óptimo de esta comunidad (Heip *et al.* 1988). Por lo tanto se puede asumir que la estabilidad ambiental, tiempo, heterogeneidad espacial, competencia, depredación y productividad incrementa la diversidad del meiobentos (Särkkä 1993).

Especialmente en lagos que presentan condiciones extremas en la calidad del agua, por ejemplo bajo pH, se presenta una disminución en la riqueza taxonómica. Por lo anterior se puede pensar que entre los factores que afectan la riqueza taxonómica en estos lagos, quizás el pH sea el más importante, ya que por debajo de pH 5.4 se presenta una disminución gradual en el número de especies, algunas de las cuales son eliminadas totalmente debido a la sensibilidad que presentan (Hann *et al.* 1999). Este efecto parece ser particularmente importante en La Luna, el cual presenta un pH promedio de 4.71 ± 0.36 , estas condiciones extremas en la calidad del agua, por ejemplo el pH bajo, provoca disminución en la riqueza taxonómica (Heino 200).

Con base en lo anterior, se acepta la primera hipótesis que indica que las comunidades meiobentónicas de los lagos del Nevado de Toluca están simplificadas con respecto a otros lagos de alta montaña templados, lagos oligotróficos de Europa, lagos templados de Norte América y lagos subárticos rusos con un total de diez

especies (ocho en El Sol y tan solo cuatro en La Luna). Esta riqueza taxonómica es reducida aún comparada con los lagos anteriores.

Densidad y biomasa anual

Al comparar los valores de densidad y biomasa de El Sol y La Luna con respecto a otros lagos de alta montaña (Tabla 9) se apreció que con respecto a los lagos canadienses (Anderson y DeHenau 1980), los lagos de México son notoriamente más bajos. Sin embargo, resultan parecidos a los lagos rusos (Skvortsov 1997) y al Königssee, Alemania (Traunspurger 1997). Lo anterior permite reconocer que los intervalos en los valores de densidad y de biomasa meibentónica son amplios en los lagos de alta montaña.

Goncalves y Scharf (2001), Raddum y Skjelkvale (2001) y Raddum y Fjellheim (2002) consideran que el factor más importante en la estructura de la comunitaria béntica es la sensibilidad que las poblaciones de las diferentes especies tienen a las perturbaciones físicas y químicas (p.e., bajos valores de pH, temperatura y de capacidad amortiguadora) que reducen tanto la densidad como la biomasa bentónica. Esto concuerda con el análisis de componentes principales aplicado a los lagos estudiados donde existe una correlación positiva con el pH y la temperatura, es decir, a mayor aumento de pH y temperatura mayor densidad y biomasa.

Prejs 1977, señala que la especies meibentónicas están relacionadas con las condiciones de oxígeno disuelto en el fondo, donde el contenido de oxígeno disuelto es mayor (9 mg/l a 8m de profundidad) existe una mayor densidad, con respecto en los lagos estudiados estos mostraron una correlación negativa con el oxígeno, de acuerdo a Rabette 1999, una correlación negativa con el oxígeno muestra especies tolerantes a bajas cantidades de oxígeno, es decir, que en el presente estudio los individuos meibentónicos de estos lagos son tolerantes a bajas cantidades de oxígeno

Tabla 9. Comparación de la densidad y biomasa promedio del meiobentos en El Sol y La Luna, México con otros cuerpos acuáticos de alta montaña.

Lago	País	Tipo	Densidad ind.m ⁻²	Biomasa g ph.m ⁻²	Ref.
Lower Waterton	Can	Templado	170,000	2.0	Anderson y De Henau (1980)
Linnet	Can	Templado	130,000	3.2	idem
Edith	Can	Templado	147,000	8.5	idem
Pyramid	Can	Templado	149,000	1.8	idem
Maligne	Can	Templado	252,000	10.0	idem
Patricia	Can	Templado	280,000	17.5	idem
Emerald	Can	Templado	1,478,000	4.0	idem
Varios	Rus	Templado	200-4,500	0.003-0.9	Skvortsov 1997
Königssee	Ale	Templado	1,207	2.0	Traunspurger 1997
El Sol	Méx	Tropical	3,316±4,826 0-19,894	0.005±0.018 0-0.103	Presente estudio
La Luna	Méx	Tropical	464±958 0-3,979	0.0002±0.007 0-003	idem

Variación temporal de la densidad y la biomasa

Los valores de densidad y biomasa varían a lo largo del ciclo de muestreo lo cual puede estar relacionado con las condiciones ambientales que resultan favorables o desfavorables durante ciertos periodos, permitiendo el crecimiento o disminución de estos individuos (Bretschko 1973). En el caso del presente estudio no se reconoció un patrón estacional de variación definido para las variables biológicas (riqueza de especies, abundancia, biomasa). En ambos lagos se presentan picos de densidad y biomasa a lo largo de diferentes meses del ciclo de muestreo.

La variación temporal de la densidad y biomasa en cada uno de los lagos estudiados fue debida a la diferencia marcada en las tallas que presentan los organismos del meio bentos es decir, encontramos en algunos meses únicamente oligoquetos (>1mm) que son de mayor talla y en otros a grupos taxonómicos pequeños menor a 1 mm (nemátodos, tardígrados y copépodos harpacticoides).

Las variaciones de talla parecen depender de la localidad geográfica, la situación climática del cuerpo de agua, incluyendo exposición del viento, factores químicos (muchos relacionados con la cantidad de oxígeno disueltos), adaptaciones fisiológicas, calidad y cantidad del alimento, el tipo de substrato y la competencia intra e interespecífica, muchas de las cuales son factores estresantes que influyen en la presencia de tallas menores. La combinación de estos factores en cada lago explican la variación temporal en la densidad y biomasa (Giere 1993, Rieradevall et al. 1999).

Adicionalmente, Richerson *et al.* (1986) señalan que la variación estacional en densidad y biomasa puede deberse también a factores como la profundidad, la cantidad y naturaleza de la producción primaria, persistencia de la radiación solar, todas ellas condiciones que llevan a variaciones temporales en los lagos. Este es probablemente el caso de El Sol y La Luna, lagos que responden a factores diversos a la vez lo que conduce a cambios en la densidad y biomasa de las poblaciones.

Con relación a lo anterior, se acepta parcialmente la hipótesis que indica que la estructura de la comunidad meio bentónica mostrará diferencias entre ambos lagos a pesar de su proximidad geográfica y origen similar. Sin embargo, la evidencia que permitiera afirmar que estas diferencias en composición, densidad y biomasa sean en respuesta a las condiciones ambientales diferentes requiere comprobarse experimentalmente a futuro. La principal diferencia ambiental entre los lagos es el pH más ácido en La Luna. Sin embargo, cabe hacer notar que tanto Caballero-Miranda (1996) como Camacho (1996), Cervantes y Gutiérrez (1996) y Sarma et al. (1996) reconocieron diferencias importantes en la composición específica de las diatomeas y zooplancton, respectivamente de El Sol y La Luna asociándolo al pH. Adicionalmente, el número de especies de diatomeas (ocho de un total de veintidós especies, esto es, alrededor del 36%) y zooplancton (tres de un total de catorce especies, esto es, alrededor del 21%) comunes a ambos lagos es bajo, observándose en este estudio

también con el meiobentos (con una similitud de dos de un total de diez especies, esto es, alrededor del 20%).

Variación temporal por taxón

Nemátodos

Los nemátodos son el grupo taxonómico de mayor importancia dentro del meiobentos de los cuerpos acuáticos. En el presente estudio fueron el componente meiobentónico más abundante y dominante, al igual que en otros estudios de ecosistemas dulceacuícolas (Anderson 1992, Traunspurger *et al.* 1996).

Con base en el trabajo de Traunspurger (1992) las variaciones temporales pueden atribuirse a la suma de condiciones óptimas o efectos drásticos para su crecimiento (alimento aprovechable, vegetación y baja cantidad de depredadores durante las épocas frías) lo que coincide con El Sol donde tenemos en los meses fríos densidades máximas. Sin embargo en La Luna ocurre lo contrario; durante los meses un poco más cálidos encontramos densidades mayores, por lo que la fluctuación temporal de los nemátodos presenta dificultades para hacer una generalización alrededor de las densidades máximas a lo largo del ciclo de muestreo y bien puede deberse a un control biológico o la posición trófica respecto al tipo de alimentación de cada grupo de nematodos, por ejemplo: los Monistéridos, son fundamentalmente algívoros, alimentándose sobre todo de diatomeas, aunque varios autores añaden un carácter bacteriófago. En concreto el género *Tobrilus* son depredadores típicos y por último los grupos que presentan estiletos (Tylenchida) son esencialmente fitófagos. Por lo que los valores de biomasa pequeños pueden ser consecuencia de la baja cantidad de material alóctono y el tamaño del fitoplacton (3g/m^{-2}) el cual es un recurso importante para muchos nemátodos (Ocaña 1992).

Mencionando otros estudios (Lago de alta montaña Kuhtai en Austria) que los nemátodos pueden presentar de dos a tres generaciones por año, como en el caso de *Tobrilus* (las generaciones se presentan en septiembre-octubre, noviembre/diciembre y enero), *Monhystera* (enero y junio) e *Ironus* (enero y octubre y abril y julio) donde encontramos los picos máximos de densidad y biomasa (Bretschko 1973). Lo anterior coincide parcialmente con algunos de los picos de densidad máxima reconocidos a

nivel de género en los nemátodos de El Sol y La Luna, asociado a condiciones óptimas para su crecimiento y baja depredación.

Los nemátodos de El Sol y La Luna son tolerantes a valores bajos de pH (i.e., 3 y 3.5), su crecimiento y reproducción pueden verse

En el presente estudio las variables ambientales que influyeron probablemente en la densidad y biomasa fueron la materia orgánica que se correlacionó positivamente ($p < 0.05$) con *Ironus ignavus*. *Tobrilus* spp. presentó una correlación negativa con la temperatura ($p < 0.05$), las especies *Monysthera* spp. mostró una correlación negativa con la materia orgánica, lo anterior debido a que son especies características de lagos oligotróficos y en el caso de *Tylenchus* sp. ésta exhibió una relación positiva con la temperatura. A pesar de presentar una correlación significativa con las variables ambientales no existió una tendencia temporal en su variación.

Mientras que en La Luna la especie *Ironus* sp. estuvo correlacionada positivamente con la vegetación ($p < 0.05$), esto probablemente se atribuyó a que éstos son organismos de (o que alcanzan una) mayor talla en comparación a los presentes en El Sol y que ésta (la vegetación sumergida) proporciona heterogeneidad espacial y refugio contra depredadores así mismo su carácter depredador permite que se concentren alrededor de madrigueras hechas por el macrobentos y entre las raíces (Wu y Liang 1999).

Oligoquetos

Los oligoquetos fueron el segundo grupo taxonómico más importante del meiobentos en estos lagos. La densidad de oligoquetos en lagos oligotróficos en el bentos de lagos de alta montaña se caracteriza de acuerdo a Milbrink *et al.* (2002) por presentar valores bajos, de alrededor de 300 ind.m⁻², y una riqueza de especies baja, de entre una y tres especies. Estas características concuerdan con lo encontrado en El Sol y La Luna. Asimismo, los oligoquetos son dominantes en términos de biomasa por su mayor talla de acuerdo con Petridis y Sinis (1997), tal como fue el caso en el presente estudio.

Los tubificidos (*T.tubifex* y *L. hoffmeisteri*) son especies euribiontes por su elevada tolerancia a diferentes factores ambientales (pH 4.5-9, 9-31.5°C, así como condiciones anóxicas a bien oxigenadas 16.9 mg OD.l⁻¹) lo cual ha permitido que su distribución sea mundial (Pascari y Dimentman 1984, Verdonschot 1984). Sin embargo, no todas las especies se caracterizan por habitar en intervalos ambientales amplios. Tal es el caso de *N. pardalis* que únicamente se presentó en El Sol.

En condiciones oligotróficas *T. tubifex* es generalmente una especie dominante y *L. hoffmeisteri* es el complemento ideal (Milbrink 2002), lo que concuerda con El Sol donde ambas especies se presentaron. Por otra parte, *L. hoffmeisteri* también se presentó en La Luna, esto debido a que es una especie que se ha encontrado en intervalos más amplios comparado con *T. tubifex* (Montoya y Peralta 1995).

Algunos autores (Allard y Moreau 1987) mencionan que la disminución en la densidad de los oligoquetos está relacionada con el pH del lago y la liberación de metales tóxicos, especialmente aluminio. Sin embargo en el presente estudio las especies de oligoquetos estuvieron correlacionadas positivamente ($p < 0.05$) con la clorofila *a* sedimentaria, probablemente a que sea una de sus fuentes de alimentación.

Tardígrados

Los tardígrados son el grupo menos conocido del meiobentos lacustre tanto en México como a nivel mundial. Los cambios en su densidad pueden deberse a las variables ambientales (temperatura, contaminación, etc.) y esta correlacionada con una variedad de condiciones ambientales, incluyendo temperatura, textura y alimento disponible. En el presente estudio estas variaciones estuvieron correlacionadas negativamente con la temperatura ($p < 0.01$). Sin embargo, al igual que en los grupos anteriores, otros factores como la competencia, depredación, alimento aprovechable y parasitismo juegan un papel importante en la densidad, biomasa y composición de las especies. Los depredadores potenciales de los tardígrados incluyen a los nemátodos, otros tardígrados y larvas de insectos; sin embargo también pueden influir el parasitismo por parte de protozoos y hongos (Ramazzotti y Maucci 1983).

La reproducción de los tardígrados ocurre durante todo el año en el caso de especies intersticiales de ambientes templados, sin embargo los picos de abundancia en El Sol se presentaron en enero, febrero y marzo, probablemente relacionado con condiciones tróficas favorables (enero se presenta la mayor cantidad de clorofila y febrero moderada materia orgánica) ya que la materia orgánica aprovechable es importante para la distribución y reproducción de estos organismos (Somme 1996, Nelson 2002).

Copépodos harpacticoides

La riqueza taxonómica de copépodos bénticos es mucho mayor en otros lagos, como en el caso de Stechlin, Alemania, donde se mencionan 14 especies de harpacticoides (Flossner et al. 1985 *in* Sarvala 1998). En los lagos estudiados, la presencia de los copépodos harpacticoides estuvo restringida a una especie y con una densidad y biomasa reducida en comparación con otros estudios, los cuales mencionan que los copépodos harpacticoides pueden alcanzar una densidad promedio anual de 250,000 ind.m⁻² y una biomasa de 0.12gC.m⁻² (Sarvala 1998). La densidad baja presentada en el presente estudio posiblemente responde a la reducida tolerancia que tienen a condiciones adversas, ya que son organismos muy sensibles (Sarkka 1992). Además, los copépodos harpacticoides son muy selectivos en su alimentación, por lo que en muchas ocasiones sus recursos alimenticios son reducidos, lo cual se refleja directamente en la composición, densidad y biomasa (Särkkä 1993).

La tercera hipótesis que menciona que la fluctuación temporal en las comunidades meiobentónicas de los lagos responde a cambios en las variables ambientales se rechaza en este estudio. Las variables ambientales siguieron un patrón establecido que permitió reconocer épocas o estaciones, la fría de secas y la cálida de lluvias. Sin embargo, ni en conjunto, ni como grupos taxonómicos, ni como especies, se apreció una clara variación temporal de la meiofauna. Esto podría deberse a que son lagos poco profundos donde existe con frecuencia una circulación parcial o total del agua, además de la intervención de una serie de variables tanto ambientales como biológicas que en conjunto están regulando las comunidades meiobentónicas en El Sol y La Luna.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

En el Sol se observa que la variable ambiental que tiene una fuerte correlación con la densidad y biomasa es el pH y en, segundo término, la temperatura. La acidificación en los lagos de alta montaña, por mínima que sea, representa una disminución en la calidad del hábitat para los organismos acuáticos (Kéller et al. 2003) y aunque algunas especies de invertebrados bentónicos son capaces de tolerar hábitats extremadamente ácidos, su distribución suele estar restringida debido a que estos ambientes frecuentemente contienen concentraciones de iones y metales tóxicos para la mayoría de los organismos (Goncalves y Scharf 2001) provocando directamente la reducción de riqueza taxonómica y densidad de los organismos que habitan el sedimento (Lake et al. 2000).

En La Luna, las variables más importantes para la densidad fueron la temperatura y el oxígeno disuelto mientras que para la biomasa fueron la textura y la vegetación, probablemente a que la heterogeneidad del hábitat y la deposición de partículas finas puede alterar el tamaño del sedimento, reduciendo los espacios intersticiales lo cual podría limitar la presencia de ciertos organismos y sólo favorecer a organismos detritívoros capaces de consumir altas concentraciones de materia orgánica sedimentaria en forma de fitodetritus (concentración de clorofila *a*) (Vanaverbeke et al. 1997).

Es de esperarse que en la variación de la densidad y biomasa de las comunidades meiobentónicas de El Sol y La Luna estén actuando, en ambas regiones una asociación múltiple de factores; como por ejemplo, el control biológico y la complejidad del hábitat. Al respecto, en sistemas de alta montaña se mencionan con frecuencia a la radiación UV y la acidificación como factores estresantes de las comunidades acuáticas sobre todo en los organismos con poca movilidad (Hader 1998).

Algunos individuos son sensibles a la radiación UV. Sin embargo, en la mayoría de los invertebrados acuáticos es escasa, los resultados en cada uno de ellos se pueden apreciar a corto o largo plazo, pero a causa de ello, algunos individuos más sensibles tienden a ser eliminados, por lo tanto podría haber un cambio en la composición, riqueza taxonómica e integridad del ecosistema (Cywinska et al. 2000).

CONCLUSIONES

- La comunidad meiobentónica de los lagos estudiados consistió de dos tipos de componentes meiobentónicos, los permanentes (nemátodos, tardigrados y copépodos harpacticoides) y los temporales (oligoquetos juveniles).
- Se reconoció una simplificación en la comunidad meiobentónica constituida por un total de diez taxa, ocho presentes en El Sol y cuatro en La Luna. Sólo dos taxa fueron comunes a ambos lagos.
- La estructura de la comunidad meiobentónica (composición, densidad y biomasa) presentó diferencias entre ambos lagos: El Sol posee mayor densidad y biomasa ($3,316 \pm 4,826$ ind.m², 4.86 ± 18.35 mg.m⁻²) que La Luna (464 ± 958 ind.m², 0.19 ± 0.67 mg.m⁻²).
- La variabilidad observada en ambos lagos es resultado de una asociación múltiple de factores; como por ejemplo, el control biológico y las características del hábitat. Al respecto, en sistemas de alta montaña se mencionan con frecuencia a la radiación UV y la acidificación como factores estresantes de las comunidades acuáticas.
- Las taxa dominantes de los lagos fueron los nemátodos (en cuanto a densidad) y los oligoquetos (en cuanto a biomasa). Esta discrepancia está asociada a la diferencia de talla que presentan las especies, los oligoquetos son considerablemente más grandes que los nemátodos.
- La variación temporal en la densidad y biomasa del meiobentos estuvo ausente (ni como comunidad, ni por grupo, ni por especie) en ambos lagos, en contraste a la estacionalidad ambiental reconocida (épocas fría de secas y cálida de lluvias) en ambos lagos.
- La información limnológica acerca de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna es aún fragmentaria y requiere conjuntamente de la comprobación experimental con la obtención de información a largo plazo, conocimiento que permitiría explicar las respuestas de los individuos meiobentónicos a las condiciones abióticas y bióticas.

REFERENCIAS

(Formato: Hidrobiología)

- Alcocer, J., L.A. Oseguera, E. Escobar, L. Peralta y A. Lugo, 2004. Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountain, tropical lakes in Central Mexico. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. En prensa.
- Allard, M. y G. Moreau, 1987. Effects of experimental acidification on a lotic macroinvertebrate community. Hydrobiologia. 144: 37-49.
- Anderson, R.V., 1992. Free-living nematode associations in Pool 19 Mississippi River. Journal Freshwater Ecology. 7:243-250.
- Anderson, R.V. y A. M. DeHenau, 1980. An Assessment of the meiobenthos from nine mountain lakes in Western Canada. Hydrobiologia. 70:257-264.
- Andrássy, I., 1981. Revisión of the order Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters. Opusc. Zool. Budapest 17/18:13-47.
- APHA, AWWA y WPCF, 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Publication Health Assoc. Washington.
- Armienta, M. A., S. De la Cruz-Reyna y J.L. Macías, 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocateptl, El Chichón y el Nevado de Toluca volcanoes, Mexico. Journal of Volcanology and Geothermal. 97(1-4): 105-125.
- Arriaga, L., V. Aguilar, J. Alcocer, R. Jiménez, E. Muñoz y E. Vázquez (Coords.), 1998. Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas y mapa (escala 1: 4,000,000). CONABIO. México.
- Blanchard, G.F., 1991. Measurement of meiofauna grazing rates on microphytobenthos is primary production a limiting factor?. Journal Experimental Marine Biology Ecology. 147: 37-46.
- Bretschko, G., 1973. Benthos production of a high-mountain lake: Nematoda. Mitteilungen Internationalen Vereinigung Limnologie. 18-3: 1421-1428.
- Brinkhurst, R.O. y M.R. Marchese, 1991. Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. Colección Climax 6. Santa Fe, Argentina.

- Burgis, M.J. y P. Morris, 1987. The Natural History of Lakes. Cambridge University Press. Cambridge.
- Caballero, M.M., 1996. The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Research* 11: 227-240.
- Camacho, M., 1996. Análisis de los órdenes Calanoida y Cyclopoida (Crustacea:Copepoda) en diversos reservorios naturales y artificiales del Edo. de México. Tesis Licenciatura. ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Catalan, J., L. Camarero, E. Ballesteros, E. y M. Felip, 1994. Nitrogen in the Pyrenean lakes (Spain). *Hydrobiologia* 274: 17-27.
- Cervantes, A. y M. Gutiérrez, 1996. Cladóceros del Estado de México, aportaciones sobre biología y sistemática. Edo. de México, Tesis Licenciatura. ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cervantes, M.A., M.A. Gutiérrez. y M.E. Gutiérrez, 2000. Description of *Ilyocryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomopoda), a new species from a high altitude crater lake in the volcano Nevado de Toluca, Mexico. *Crustaceana* 73(3): 311-321.
- Collins, N.C., A. P. Zimmerman y R. Knoechel, 1981. Comparisons of benthic infauna and epifauna biomasses in acidified and non-acidified Ontario lakes. In R.Singer, Effects of acidic precipitation on benthos, proceedings of a symposium. North American Benthological Society, Springfield.
- Crisman, T.L., R.L. Schulze, P.L. Brezonik y S.A. Bloom, 1980. Acid precipitation: the biotic response in Florida lakes. In D. Drablos y A. Tollan. Ecological impact of acid precipitations, proceedings of an international conference, SNSF project, Oslo.
- Cywinska, A., D. Crump y D. Lean, 2000. Influence of UV radiation on four freshwater invertebrates. *Photochemistry and Photobiology*. 72-5: 652-659.
- Dussart, B.H., 1967. Les copepods des eaux continentales. D'Europe occidentale. Tome I: Calanoides et Harpacticoides. Editions N. Boubée y CIE. 3, place Saint-André-des-Arts, Paris.
- Dussart, B.H., D.Defaye, 2001. Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Introduction to the Copepoda. 2a.edicion. Backhuys Publishers.

- Ebsary, B.A., 1982. Canadian species of *Tobrilus* (Nematoda: Tobrilidae) with description of three new species. *Canadian Journal of Zoology*. 60: 3048-3062.
- Edmonson, W.T., 1959. *Fresh-water biology*. Wiley. Nueva York.
- Elliott, J.M., 1983. *Statistical analysis of sample of benthic invertebrates*. The Freshwater Biological Association.
- Escobar, E., M. López, L.A. Soto, M. Signoret, 1997. Densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos regiones del Golfo de México. *Ciencias Marinas* 23 (4): 463-489.
- Féller, R.J. y R.M. Warwick, 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Washington.
- Findlay, S.E.G., 1981. Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud and sandflat. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 12: 471-484.
- Fleeger, J.W., M. A. Palmer y E.B. Mosey, 1990. On the scale of aggregation of meiobenthic copépods on a tidal mudflat. *Marine Ecology*. 11: 227-237.
- García, E., 1988. *Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlos a las condiciones climatológicas de la República Mexicana)*. García. México.
- García A., 1988. *Generalidades de análisis de cúmulos y de análisis de componentes principales*. Instituto de Geografía, UNAM
- Gauch H.G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press.
- Gerlach, S.A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*. 6: 176-190.
- Giere, O., 1993. *The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer-Verlag. 328 pp.
- Goncalves, G. R. y B. W. Scharf, 2001. Review of Benthic Invertebrate fauna in extremely acidic environments (pH<3). *Mine Water and Environment*. 20:114-121.
- Gómez, N.S.E., y M.E. Hendrickx., 1997. Distribution and abundance of meiofauna in a Subtropical Coastal Lagoon in the south-eastern Gulf of California, México. *Marine Pollution Bulletin*. 34-7: 582-587.
- Gray, J.S., 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hader, D.P., H.D.Kumar, R.C. Smith y R.C.Worrest, 1998. Effects on aquatic ecosystems. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 46: 53-68.

- Hann, J.B. y Turner, A.M, 1999. Exploitation by microcrustacea of a new littoral habitat in an acidified lake. *Hydrobiologia*. 416: 65-75.
- Heino, J., 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia*. 418: 229-242.
- Heip, C., 1980. Meiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality. *Rapports pour V Réunion de Conseil International pour l'Exploration sur Mer*, 179:182-187.
- Heip, C., R.M. Warwick, M.R. Carr, P.M.J. Herman, R. Huys, N. Smol y K.V. Holsbeke, 1988. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Friefjord/Langesundfjord. *Marine Ecology*. 46: 171-180.
- Herman, P.M.J y C. Heip, 1985. Secondary production of the harpacticoid copepod *Paranychocamptus nanus* in a brackishwater habitat. *Limnology and Oceanography*. 30:1060-1066.
- Herman, P.M.J., C. Heip y B. Guillemijn, 1984a. Production of *Tachidius discipes* (Copepoda: Harpacticoida). *Marine Ecology Progress. Ser.* 17: 271-278.
- Herman, P.M.J., G. Vranken y C. Heip, 1984b. problems in meiofauna energy-flow studies. *Hydrobiologia*, 118:21-28.
- Higgins, R.P. y H. Thiel, 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Holopainen, I.J. y L. Paasivirta, 1997. Abundance and biomass of the meiozoobenthos in te oligotrophic and mesohumic Lake Pääjärvi, Southern Finland. *Ann, Zool. Fennici*. 14: 124-134.
- Hurlbert, S.H. y A. Villalobos-Figueroa, 1982. Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies. San Diego State University. California.
- Kéller, W., J. Heneberry y S.S. Dixit, 2003. Decreased acid deposition and the chemical recovery of Killarney, Ontario, Lakes. *Ambio*. 32-3: 183-189.
- Kinzie, R. y A.T. Banaszak, 1998. Effects of ultraviolet radiation on primary productivity in a high altitude tropical lake. *Hydrobiology*. 385:23-32.
- Kownacki, A., J. Galas, E. Dumnicka y S. Mielewczyk, 2000. Invertebrate communities in permanent and temporary high mountain lakes (Tatra Mts). *Annales de Limnologie*. 36-3: 181-188.

- Lake, P.S., M.A. Palmer, P. Biro, J. Cole, A.P. Covich, C. Dahm, J. Gibert, W. Goedkoop, K. Martens y J. Verhoeven, 2000. Global Change and the biodiversity of freshwater ecosystems: Impacts on linkage between above-sediment and sediment biota. *Bioscience*. 50-12: 1099-1107.
- Laserre, P., 1979. Ecology of marine meiobenthos. In: Mem. Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur, UNESCO. Montevideo.
- Lewis, W.M., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing. Amsterdam.
- Marchetto, A., A. Barbieri., R. Mosello y G.A. Tartari, 1994. Acidification and weathering processes in high mountain lakes in Southern Alps. *Hydrobiologia* 274:75-82.
- Margalef, R., 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona.
- McCafferty, W.P., 1981. *Aquatic entomology*. Science Books International. Boston.
- Milbrink, G., T. Timm y S. Lundberg, 2002. Indicative profundal oligochaete assemblages in selected small Swedish lakes. *Hydrobiologia*. 468: 53-61.
- Montagna, P.A., J.E. Bauer., M.C. Prieto., D. Hardin y R.B. Spies., 1986. Benthic metabolism in natural coastal petroleum seep. *Marine Ecology Progress*. 34:31-40.
- Montoya, M.J. y L. Peralta, 1995. *Ecología de los oligoquetos de los lagos maars de la porción suroriental del Altiplano Mexicano*. Tesis de Licenciatura. U.N.A.M. FES Iztacala. México.
- Nauwerck, A., 1994. A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in northern Swedish Lapland. *Hydrobiologia*. 274: 91-100.
- Nelson, Diane., (2002). Current status of the Tardigrada: Evolution and Ecology. *Integ. y Comp. Biol.* 42:652-659.
- Ocaña, A., 1989. *Claves de identificación de las especies de nemátodos dulceacuícolas de la península ibérica (ordenes: Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida y Enoplida)*. Universidad de Granada, España.
- Ocaña, A., 1992. Relationship between nematode species and physico-chemical characteristics of spring water. III: pH, oxygen and Iron. *Nematology. Mediteranea*. 20:181-186.

- Oseguera, Pérez, L.A., 2004. Ecología de las comunidades bentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- Pascar, G. y C. Dimentman, 1984. Distribution and habitat characteristics of Naididae and Tubificidae in the inland water of Israel and the Sinai Peninsula. *Hydrobiologia* 115: 197-205.
- Pennak, W.R., 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. Wiley. Nueva York.
- Petridis, D. y A. Sinis, 1997: The benthic fauna of Lake Mikri Prespa. *Hydrobiologia* 351: 95-105.
- Prejs, K., 1977. Litoral and profundal benthic nematodes of lakes with different trophy. *Ekologia Polska*. 25: 21-30.
- Rabette, C., y N. Lair. 1999. Spatial and temporal distribution of benthic stages of *Cyclops vicinus* and *Chaoborus flavicans* in relation to abiotic factors and benthic fauna. *Hydrobiologia*. 390: 61-72.
- Raddum, G. G. y B.L. Skjelkvale, 2001. Critical limit of acidifying compounds to invertebrates in different regions of Europe. *Water, Air, and Soil Pollution*. 130: 825-830.
- Raddum, G. G. y A. Fjellheim, 2002. Species composition of freshwater invertebrates in relation to chemical and physical factors in high mountains in Southwestern Norway. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus*. 2: 311-328.
- Radziejewska, T., (1984). Meiofauna communities in organically enriched estuarine environments. Berlin. *Limnologica*. 15:425-427.
- Ramazzotti, G. y W. Maucci, 1983. II. Phylum Tardigrada. *Memorie dell' Instituto Italiano Idrobiol.* 41: 1-1012.
- Reish, D.J., 1959. An ecological study of pollution in Los Angeles, Long Beach harbors, California. Allan Hancock Foundation, Publ. Occasional papers, 22:1-19.
- Rieradevall, M., N. Bonada y N. Prat, 1999. Substrate and depth preferences of macroinvertebrates along a transect in a Pyrenean high mountain lake (Lake Redó, NE Spain). *Limnetica* 17: 127-134
- Rzedowski, J., 1981. Vegetación de México. Limusa, México.

- Sarkka, J., 1992. Effectos of eutrophication and organic loading on the occurrence of profundal harpacticoids in a lake in southern Finland. *Environmental Monitory Assess.* 21: 211-223.
- Sarkka, J., 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: bathymetric differences and influence of environmental factors. *Aquatic Sciences.* 55: 197-205.
- Sarvala, J., 1998. Ecology and role of benthic copepods in northern lakes. *Journal of Marine Systems.* 15: 75-86.
- Somme, L., 1996. Anhydrobiosis and cold tolerance in tardigrades. *Europe Journal Entomology.* 93: 349-357.
- Särkkä, J., 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: Bathymetric differences and influence of environmental factors. *Aquatic Sciences* 55(3): 197-205.
- Sarma, S.S.S., M. E. Gutiérrez, C. Serranía, 1996. Rotifers from high altitude lakes at Nevado de Toluca volcano. *Hidrobiológica* 6: 33-38.
- Sarvala, J., 1998. Ecology and role of benthic copepods in northern lakes. *Journal of Marine Systems* 15: 75-86.
- Skorvortsov, V., 1997. Meiobenthos communities of some subartic lakes. *Hydrobiologia.* 342/343: 117-124.
- Sokal, R., F.J. Rohlf., 1999. *Introducción a la Bioestadística.* Reverté. México. 362 pp.
- Sommaruga, R., 2001. The role of solar UV radiation in the ecology lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology.* 62: 35-42.
- Strayer, D. y G.E. Likens, 1986. An energy budget for zoobenthos of Mirror Lake, New Hampshire. *Ecology* 67: 303-313.
- Thorp, J.H. y A.P. Covich, 1991. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates.* Academic Press. 911pp.
- Traunspurger, W., 1992. A study of free-living freshwater nematodes of hard substrates in the littoral of the oligotrophic Königssee (National Park Berchtesgadesn, FRG). *Spixiana.* 15: 3 233-238.
- Traunspurger, W., 1996. Vertical distribution of benthic nematodes in an oligotrophic lake: seasonality, species and age segregation. *Hydrobiologia.* 331: 33-42.

- Traunspurger, W., 1997. Distribution of benthic nematodes in the littoral of an oligotrophic lake (Königssee, National Park Berchtesgaden, FRG). *Archiv Hydrobiologia*. 135: 393-412.
- Vanaverbeke, J. y Matinez, A.P., Dahms, U.H., Schminke, K.H., 1997. The metazoan meiobenthos along a depth gradient in the Arctic Laptev Sea with special attention to nematode communities. *Polar biology*. 18:391-401.
- Verdonschot, P. F. M., 1984. The distribution of aquatic oligochaetes in the fenland area of N. W. Overijssel (The Netherlands). *Hydrobiologia* 115: 215-222.
- Vranovsky, M., F. Sporka y J. Tomajka, 1994. The effect of anthropogenic acidification on the hydrofauna of the lake of the West Tatra mountain (Slovakia). *Hydrobiologia*. 274:163-170.
- Warwick, R.M., y R. Price., 1979. Ecological and Metabolic Studies on Free-living Nematodes from an Estuarine Mud-flat. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 9:257-271.
- Weber, C.I., 1973. Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents. *Macroinvertebrates*. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati.
- Wetzel, R.G., 1983. *Limnology*. Saunders. Filadelfia.
- Wetzel, R.G. y G.E. Likens, 1979. *Limnological analyses*. Saunders. Filadelfia.
- Wu, J. y Y. Liang, 1999. A comparative study of benthic nematodes in two Chinese lakes with contrasting sources of primary production. *Hydrobiologia* 411: 31-37.
- Zullini, A., 1982. Guide per il riconoscimento delle specie animali dell'acque interne italiane 17. Nematodi. Consiglio Nazionale delle Ricerche AQ/a/190. Verona.

Apéndice 1. Densidad (ind.m⁻²) y biomasa (mg ph.m⁻²) promedio anual, contribución relativa de la abundancia (%) y biomasa (%) de las especies del meiobentos (primer renglón representa el promedio y el segundo la desviación).

Especie	EL SOL				LA LUNA			
	Densidad Ind.m ⁻²	Abundancia %	Biomasa mg ph.m ⁻²	Biomasa %	Densidad Ind.m ⁻²	Abundancia %	Biomasa mg ph.m ⁻²	Biomasa %
<i>Tobrilus</i> spp.	398 1378	12	0.0437 0.2049	0.9	66 223	14.2	0.0002 0.0008	0.1
<i>Ironus</i> sp.	0	0	0	0	265 602	57.2	0.0006 0.0014	0.3
<i>Ironus ignavus</i>	155 459	4.7	0.0543 0.3253	1.1	0	0	0	0
<i>Monhystera</i> spp.	2277 3982	68.7	0.0032 0.0141	0.1	0	0	0	0
<i>Tylenchus</i> sp.	44 185	1.3	0.0003 0.0001	0.01	0	0	0	0
<i>L. hoffmeisteri</i>	22 133	1	0.2991 1.7948	6.2	111 432	23.9	0.1517 0.5247	81.1
<i>T. tubifex</i>	155 681	4.6	3.5900 16.3	73.9	0	0	0	0
<i>N. pardalis</i>	22 133	0.7	0.2874 1.7244	5.9	0	0	0	0
<i>E.cf. richardi</i>	0	0	0	0	22 133	4.7	0.0346 0.2078	18.5
<i>Thulinia rufoi</i>	243 967	7.3	0.5796 1.9609	4	0	0	0	0
Total	3316 4826	100	4.86 18.35	100	464 958	100	0.1871 0.6679	100

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Apéndice 2. Análisis de varianza de la densidad (ind.m⁻²) y biomasa (mg ph. m⁻²) anual en El Sol y La Luna. (SS = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, MS =suma de cuadrados medios, F =Fisher, P =nivel de significancia, * = significativo).

Factor Principal	Variable	SS	gl	MS	F	P
Densidad Anual	Mes	216185058.7	11	18653187.16	2.184	0.03*
	Mes-zona	170378306.8	11	15488936.98	1.722	0.1*
	Error	345882808.2	44	8997336.551		
Factor Principal	Variable	SS	gl	MS	F	P
Biomasa Anual	Mes	1804.181	11	164.016	0.937	0.11*
	Mes-zona	1836.442	11	166.949	0.953	0.14*
	Error	7705.405	44	175.126		

Apéndice 3. Análisis de varianza de la densidad (ind.m⁻²) y biomasa (mg ph. m⁻²) de los grupos taxonómicos del meiobentos en El Sol y La Luna. (SS = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, MS = suma de cuadrados medios, F = Fisher, P = nivel de significancia).

Factor Principal	Variable	SS	gl	MS	F	P
Densidad	Mes	54046297.87	11	4913299.807	1.903	0.04*
	Mes-grupo	158142708.7	33	4792203.295	1.856	0.01*
	Error	568020944.3	220	2581913.383		
Factor Principal	Variable	SS	gl	MS	F	P
Biomasa	Mes	11506.362	11	1046.033	1.342	0.12*
	Mes-grupo	31869.792	33	965.751	1.239	0.18*
	Error	162911.954	209	779.483		

Apéndice 4. Resultados de las pruebas "Post hoc" (Prueba de Bonferroni) utilizando densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph. m^{-2}) anual para cuatro grupos taxonómicos (1= nemátodos, 2= copépodos, 3= oligoquetos y 4= tardígrados) (* = significativo).

	Grupo taxonómico	Densidad	Biomasa
Nemátodos	2*	1481.10	0.2223
	3*	1447.93	8.0959
	4*	1591.63	0.0491
Copépodos	1*	1481.10	0.2223
	3	33.17	7.8738
	4	110.53	0.2713
Oligoquetos	1*	1447.93	8.0959
	2	33.17	7.8738
	4	143.69	8.1450
Tardígrados	1*	1591.63	0.0491
	2	110.53	0.2713
	3	143.69	8.1450

Apéndice 5. Muestra los valores de densidad (ind.m⁻²) y biomasa (mg ph.m⁻²) del meiobentos en El Sol.

Especie	Abril 01, 2000				May 01, 2000				Jun 10, 2000			Jul 22, 2000		Ago 2, 2000				Sep 30, 2000				Oct 28, 2000							
	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	DEN Ind.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %
<i>Tobrilus</i> spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	25	0.3922	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ironus ignavus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	265	20	0.0002	0	33	265	25	0.6507	40	1061	80	0.0010	91	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monhystera</i> spp.	265	12.5	0.0001	0.0003	2918	92	0.0021	91	1061	80	0.0004	0	67	265	25	0.0284	2	265	20	0.0001	9	8488	100	0.0011	100	459	0.0002	10076	0.0013
<i>Tylenchus</i> sp.	265	12.5	0.0001	0.0003	265	8	0.0002	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. tubifex</i>	1326	62.5	30.77	89.92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	25	0.5443	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. pardalis</i>	265	12.5	3.4487	10.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thulinia ruffoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	2122	100	34.22	100	3183	100	0.0023	100	1326	100	0.0006	0	100	1061	100	1.6143	100	1326	100	0.0011	100	8488	100	0.0011	100	459	0.0009	10076	0.0013
	3676		59.27		2105		0.0015		1657		0.0006			459		2.7959		919											

Especie	Nov 18, 2000				Dic 16, 2000				Enero 20, 2001				Feb 26, 2001				Mar 31, 2001			
	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %	DEN Ind.m ⁻²	ABUN %	BIO mg ph.m ⁻²	BIO %
<i>Tobrilus</i> spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	3183	30.7	0.0014	0.6	796	20	0.0003	0.01	531	8.3	0.1306	0.76
<i>Ironus ignavus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	6.7	0.0001	0.002	0	0	0	0
<i>Monhystera</i> spp.	1326	100	0.0003	100	265	100	0.0002	100	6897	66.7	0.0031	1.4	2387	59.9	0.0009	0.02	3183	50	0.0015	0.009
<i>Tylenchus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	6.7	3.5897	71.9	0	0	0	0
<i>T. tubifex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	4	11.7505	68.2
<i>N. pardalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	459	0	20.3524	0
<i>Thulinia ruffoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	265	2.6	0.2140	98	265	6.7	1.4026	28.1	2387	37.4	5.3387	31
Total	1326	100	0.0003	100	265	100	0.0002	100	10345	100	0.2186	100	3979	100	4.9936	100	6366	100	17.2213	100
	919		0.0002		459		0.0003		8384		0.3737		4211		5.4263		2869		22.9449	

Apéndice 6. Muestra los valores de densidad (ind.m^{-2}) y biomasa (mg ph.m^{-2}) del meiobentos en La Luna.

Especie	Abril 01, 2000			May 01, 2000			Jun 10, 2000			Jul 22, 2000			Ago 02, 2000			Sep 30, 2000		
	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %	DEN Ind.m^{-2}	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %	DEN Ind.m^{-2}	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %
<i>Tobrilus spp.</i>	0	0	0	0	0	265	100	0.0011	100	265	50	0.0012	70.6	0	0	0	0	0
						459		0.0020		459		0.0020						
<i>Ironus sp.</i>	265	100	0.0015	100	0	0	0	0	0	265	50	0.0005	29.4	0	796	75	0.0013	1
	459		0.0027							459		0.0008			0		0.0007	
<i>L.hoffmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	25	0.4188	99
															459		0.7253	
<i>E. cf.richardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	265	100	0.0015	100	0	265	100	0.0011	100	530	100	0.0016	100	0	1061		0.4201	100
	459		0.0027			459		0.0020		459		0.0018			459		0.7250	

Especie	Oct 28, 2000			Nov 18, 2000			Dic 16,2000			Ene 20, 2001			Feb 26, 2001			Mar 31, 2001		
	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %	DEN Ind.m^{-2}	DEN Ind.m^{-2}	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %	DEN Ind.m^{-2}	ABUN %	BIO mg ph.m^{-2}	BIO %	DEN Ind.m^{-2}			
<i>Tobrilus spp.</i>	265	14	0.0003	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	459		0.0006															
<i>Ironus sp.</i>	1592	86	0.0029	91	0	0	0	0	0	0	265	20	0.0005	1	0			
	1378		0.0032								459		0.0009					
<i>L.hoffmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	265	100	0.7541	100	796	60	0.6470	60	0			
							459		1.3061		1378		1.1207					
<i>E. cf.richardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	265	20	0.4156	39	0			
											459		0.7198					
Total	1857	100	0.0032	100	0	0	265	100	0.7541	100	1326	100	1.0632	100	0			
	1838		0.0037				459		1.3061		2297		1.8414					

Apéndice 7a. Porcentaje total de varianza y coeficiente de correlación (r) para la densidad (ind.m⁻²) en El Sol.

Densidad	Componente 1 (r)	Componente 2 (r)
Temperatura	0.669	0.499
pH	0.777	0.084
Oxígeno disuelto	-0.326	-0.414
Conductividad	-0.103	0.101
Textura	-0.011	-0.016
Materia orgánica	0.190	0.746
Clorofila	-0.243	0.020
% de varianza	36	24.6

Apéndice 7b. Porcentaje total de varianza y coeficiente de correlación (r) para la biomasa (mg ph.m⁻²) en El Sol

Biomasa	Componente 1 (r)	Componente 2 (r)
Temperatura	0.705	0.147
pH	0.685	0.542
Oxígeno disuelto	-0.882	0.034
Conductividad	-0.014	-0.775
Textura	0.560	-0.237
Materia orgánica	0.333	-0.200
Clorofila	-0.673	-0.485
% de varianza	28.9	21.8

Apéndice 8a. Porcentaje total de varianza y coeficiente de correlación (r) para la densidad (ind.m⁻²) en La Luna.

Apéndice 8b. Porcentaje total de varianza y coeficiente de correlación (r) para la biomasa (mg ph.m⁻²) en Luna.

Densidad	Componente 1 (r)	Componente 2 (r)
Temperatura	0.795	-0.469
pH	0.319	-0.047
Oxígeno disuelto	-0.770	0.323
Conductividad	-0.426	-0.280
Textura	-0.171	-0.578
Materia orgánica	0.600	-0.419
Clorofila	-0.243	0.418
Vegetación	0.580	0.531
% de varianza	26.9	23.9

Biomasa	Componente 1 (r)	Componente 2 (r)
Temperatura	0.918	0.197
pH	0.311	0.206
Oxígeno disuelto	-0.771	-0.263
Conductividad	-0.177	-0.556
Textura	0.265	-0.574
Materia orgánica	0.712	0.028
Clorofila	-0.133	0.414
Vegetación	0.114	0.779
% de varianza	25.8	20.4