



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ECOLOGÍA DE LOS ANFÍPODOS (CRUSTACEA: AMPHIPODA)
LITORALES DE LOS LAGOS MAARS DE PUEBLA, MÉXICO

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRÍA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

P R E S E N T A:

BIÓL. LAURA PERALTA SORIANO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JAVIER ALCOCER DURAND

Jurado de Exámen de Grado
Dr. Ramiro Román Contreras
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Dra. Elva Escobar Briones
Dr. Fernando Álvarez Noguera

MEXICO, D. F.

2006



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.

A TI QUE ERES MI GUÍA, INSPIRACIÓN
LA MEJOR AMIGA Y PERSONA
CON LA QUE PUEDO COMPARTIR
TODAS LAS COSA BUENAS Y MALAS
QUIÉN ME ENSEÑA A SER FUERTE Y LEVANTARME
PERO SOBRE TODO POR TU AMOR
MIL GRACIAS TODO ESTE ESFUERZO ES PARA TI

MAMÁ VICKY SORIANO

POR SER UN NUEVO ALISIENTE EN MI VIDA
POR ENSEÑARME DE TU PERSEVERANCIA, Y
TENACIDAD, PERO SOBRE TODO PORQUE ME
DEMUESTRAS
QUE LA VIDA ES MEJOR SI TE DIVIERTES

MAFE

AGRADECIMIENTOS

De forma muy especial, con profunda gratitud y reconocimiento al Dr. Javier Alcocer Durand por permitirme participar este proyecto, y confiar en que podía sacarlo adelante, por su orientación y apoyo en cada momento durante el desarrollo del trabajo de tesis; por ser una excelente guía en la formación del camino limnológico, que me he propuesto seguir. Pero sobre todo por su amistad y todos los buenos y malos momentos que hemos pasado en el campo y laboratorio.

A la Dra. Elva Escobar Briones y al Dr. Fernando Álvarez Noguera, por apoyarme desde el inicio de este proyecto como parte del Comité Tutorial y posteriormente como miembros del Jurado para el Exámen de Grado, con sus acertados comentarios y clara dirección para el enriqueciendo del manuscrito para las adecuaciones pertinentes con su valiosa experiencia.

Al Dr. Alfonso Lugo Vázquez, por el apoyo que me brindo en la realización del análisis estadístico, por aceptar ser parte del Jurado para el Exámen de Grado aportando valiosas ideas y comentarios al presente documento. y porque siempre está presente cuando lo necesito. Gracias por tu amistad.

Al Dr. Ramiro Román Contreras por aceptar y formar parte del Jurado para el Exámen de Grado, así como por la revisión y sugerencias realizadas a éste manuscrito para su mejoramiento.

A Rosario Sánchez, Maria Elena Flores y Luis. A. Oseguera, porque siempre me han apoyado para continuar adelante y hemos compartido muchas cosas.

A los miembros del Proyecto de Investigación en Limnología Tropical y a todas aquellas personas que me rodean, les agradezco a cada una de forma especial por brindarme su amistad y entusiasmo para que este trabajo llegara a su culminación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnológico (CONACyT) por el apoyo financiero otorgado a través de los proyectos 34893-T y 41667.

CONTENIDO

Índice de Figuras	i
Índice de Tablas	ii
RESUMEN	iv
ABSTRAC	v
INTRODUCCIÓN	1
ÁREA DE ESTUDIO	5
ANTECEDENTES	12
METODOLOGÍA	13
Taxonomía	14
Biomasa	14
Estudio Poblacional	15
RESULTADOS	17
Composición Específica	17
Densidad	17
Variación Temporal de la Densidad	18
Densidad por Categoría	19
Juveniles	19
Machos	20
Hembras	20
Hembras Ovíferas	20
Variación Temporal por Categoría	21
Juveniles	21
Machos	21
Hembras	21
Hembras Ovíferas	22
Biomasa	24
Variación Temporal de la Biomasa	25
Biomasa por Categoría	25

Juveniles	25
Machos	26
Hembras	26
Hembras Ovíferas	26
Variación Temporal de la Biomasa para las Cuatro Categorías	28
Tallas	28
Proporciones Sexuales (Machos:Hembras)	33
Proporción Hembras:Hembras Ovíferas	33
Fertilidad	35
Relación Ambiente-Organismo	35
DISCUSIÓN	37
Abundancia	37
Densidad	37
Biomasa	39
Categorías	40
Tallas	40
Desarrollo Reproductivo	44
Fecundidad (Número de Huevos)	45
Proporción de Sexos Machos:Hembras	46
Ambiente Organismo	48
Temperatura	48
Salinidad	48
pH	49
Vegetación	50
Sedimento	51
CONCLUSIONES	52
LITERATURA CITADA	53
APÉNDICE	62

ÍNDICE DE FIGURAS

FIG. 1	Localización geográfica de la Cuenca Oriental, Puebla, México.	6
FIG. 2	Localización de los lagos maars en los Llanos de San Juan y los Llanos de San Andrés	7
FIG. 3	Densidad promedio anual y límites de confianza del anfípodo <i>H. azteca</i> en los lagos maars de Puebla, México.	18
FIG. 4	Variación temporal de la densidad promedio y límites de confianza en la época de estiaje y lluvia del anfípodo <i>H. azteca</i> de los lagos maars de Puebla.	19
FIG. 5	Densidad promedio anual y límites de confianza del anfípodo <i>H. azteca</i> para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México.	22
FIG. 6	Variación temporal de la densidad y límites de confianza en la época de estiaje y lluvias del anfípodo <i>H. azteca</i> para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México.	23
FIG. 7	Biomasa promedio anual y límites de confianza del anfípodo <i>H. azteca</i> en los lagos maars de Puebla, México.	24
FIG. 8	Variación temporal de la biomasa promedio y límites de confianza en la época de estiaje y lluvia del anfípodo <i>H. azteca</i> de los lagos maars de Puebla.	26
FIG. 9	Biomasa promedio anual y límites de confianza del anfípodo <i>H. azteca</i> para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México.	27
FIG. 10	Variación temporal de la biomasa y límites de confianza en la época de estiaje y lluvias del anfípodo <i>H. azteca</i> para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México.	29
FIG. 11	Promedio anual y desviación estándar de la longitud cefálica y la longitud total para cada categoría de <i>H. azteca</i> de los seis lagos maars en el estado de Puebla.	31
FIG. 12	Longitud cefálica y longitud total para las cuatro categorías de los seis lagos maars en el estado de Puebla en la época de estiaje.	32
FIG. 13	Longitud cefálica y longitud total para las cuatro categorías de los seis lagos maars en el estado de Puebla en la época de lluvias.	34

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1	Características morfométricas de los lagos maars de Puebla, México.	62
TABLA 2	Características ambientales de la zona litoral de los lagos maars de Puebla, México.	62
TABLA 3	Densidad promedio anual (ind·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en los seis lagos maars de Puebla.	63
TABLA 4	Variación temporal de la densidad (ind·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en la época de estiaje y lluvias de los seis lagos maars de Puebla.	63
TABLA 5	Densidad promedio anual (ind·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> para cada categoría determinada en los seis lagos maars de Puebla.	63
TABLA 6	Variación temporal de la densidad (ind·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en la época de seca para cada categoría determinada en el lago maars de Puebla.	64
TABLA 7	Variación temporal de la densidad (ind·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en la época de lluvias para cada categoría determinada en el lago maars de Alchichica, Puebla.	64
TABLA 8	Biomasa promedio anual (mg PS·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en los seis lagos maars de Puebla.	64
TABLA 9	Variación temporal de la biomasa (mg PS·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en la época de estiaje y lluvias de los seis lagos maars de Puebla.	65
TABLA 10	Biomasa promedio anual (mg PS·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> para cada categoría determinada en los seis lagos maars de Puebla.	65
TABLA 11	Variación temporal de la biomasa (mg PS·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en la época de estiaje para cada categoría determinada en el lago maars de Alchichica, Puebla.	65
TABLA 12	Variación temporal de la biomasa (mg PS·m ⁻²) de <i>H. azteca</i> en la época de lluvias para cada categoría determinada en el lago maars de Alchichica, Puebla.	66
TABLA 13	Comparación de pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica.	66
TABLA 14	Valores de las pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica, para cada una de las categorías durante el ciclo anual de muestreo para cada uno de los lagos.	66

TABLA 15	Valores de las pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica para cada una de las categorías durante la época de estiaje dentro del muestreo, para cada uno de los lagos.	66
TABLA 16	Valores de las pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica, para cada una de las categorías durante la época de lluvias dentro del muestreo, para cada uno de los lagos.	67
TABLA 17	Proporción del número del total de hembras con respecto a número de machos de <i>H. azteca</i> presentes en los lagos.	67
TABLA 18	Porcentaje (%) de la relación de hembras con respecto a hembras ovígera de <i>H. azteca</i> en los lagos cráter, Puebla.	67
TABLA 19	Promedio del número de huevos presentes de <i>H. azteca</i> en los diferentes lagos de muestreo tanto de forma anual como estacional. Renglón superior promedio \pm desviación estándar, renglón inferior máximos y mínimos de huevos cuantificados.	67
TABLA 20	Comparación de la longitud (mm) de distintas especies de <i>Hyalella</i> de Chile según González (2003) con la <i>H. azteca</i> de los lagos maars de Puebla.	68

RESUMEN

En los cuerpos de agua dulce epígeos resalta la presencia de *Hyaella azteca* como la única especie de anfípodo que se conoce hasta ahora para México. En la Cuenca Oriental se localizan seis lagos maars que muestran un gradiente en salinidad y estado trófico, en los cuales los anfípodos constituyen uno de los componentes dominantes del bentos litoral. Las características de los lagos, que les confiere un grado diferente de complejidad ecológica, representan un experimento natural para comparar la relevancia de este grupo como parte integral de las comunidades litorales macrobentónicas y la variación ambiental intrínseca (expresadas principalmente como salinidad y estado trófico). Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue realizar un análisis comparativo de la variación en tiempo y espacio de la densidad y biomasa de los anfípodos. El muestreo fue de forma trimestralmente a lo largo de un ciclo anual abarcando las dos épocas climáticas contrastantes en la región.

Hyaella azteca fue la única especie encontrada para los seis lagos. No se encontraron diferencias estadísticas entre los morfotipos de los seis lagos. Los valores de densidad y biomasa máximas se encontraron en Atexcac ($15,069 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, $4,052.68 \text{ mg PS m}^{-2}$) y las mínimas en Aljojuca ($737 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, $136.67 \text{ mg PS m}^{-2}$). En general los valores más altos de densidad y biomasa se registraron en la época de estiaje. Los juveniles fueron el componente dominante, seguidos generalmente por los machos y finalmente las hembras y hembras ovígeras. Los machos dominaron la biomasa, mientras que los juveniles aportaron la menor proporción. La proporción sexual estuvo dominada por las hembras (1.2 a 3.47) El número de huevos que presentaron las hembras ovígeras fue de entre 1 y 30 (promedio anual, 5 ± 4).

Hyaella azteca estuvo presente en el amplio intervalo de variables ambientales registradas en los lagos cráter de Puebla. De éstas, solo se encontró una preferencia a los sustratos con cobertura vegetal.

ABSTRACT

Hyalella azteca is the single amphipod species that have been found in Mexican surface water bodies. In the Oriental basin there are six maars lakes displaying a gradient in salinity and trophic state in which the amphipods constitute one of the dominant components of the littoral benthic communities. The special characteristics of the lakes lead to different ecological complexity representing a natural experiment to compare the relevance of this taxon as part of the littoral benthic communities and the intrinsic environmental variability expresses –mainly- as salinity and trophic state. The present study aims to compare the spatial and temporal variation of the amphipod composition, density and biomass of the six maars lakes. Sampling took place every three months along a year, representing the two contrasting periods in the area, the rainy and the dry season. The amphipods were represented by a single species in all the six lakes, *Hyalella azteca*. The six populations showed no statistical differences in their morphotypes. The highest density and biomass values were found in Atexcac (15,069 ind·m⁻², 4,052.68 mg DW m⁻²) and the lowest in Aljojuca (737 ind·m⁻², 136.67 mg DW m⁻²). The highest values of density and biomass were generally found in the dry season. The juveniles were the dominant component of the population followed by males, females, and lastly ovigerous females. The males dominated in biomass; meanwhile the juveniles' biomass was the least. Sex rate favored females (1.2 to 3.47). The number of eggs per ovigerous female ranged between 1 and 30, with an annual average of 5±4. Finally, *H. azteca* were found inhabiting along the wide interval of environmental variables displayed in the maars lakes of Puebla. Among the whole set of measured variables, this species just tended to preferred substrates with high vegetal coverage.

INTRODUCCIÓN

Los crustáceos son el grupo más diverso de los artrópodos, tienen una amplia distribución y ocupan una gran gama de hábitats; si bien la mayoría son principalmente acuáticos también existen algunas formas que se han adaptado a los sistemas terrestres (Barnes & Harrison 1992, Thorp & Covich 2001). Estos organismos son particularmente útiles en estudios acuáticos por ser diversos y abundantes en multitud de hábitats, en donde desempeñan papeles importantes en procesos ecosistémicos; a menudo son indicadores de contaminación; son relativamente fáciles de mantener en cautiverio para estudios de historia de vida; y con frecuencia tienen importancia comercial y cultural (Mathias 1971, Wen 1992a, Gonzalez & Watling 2002).

El superorden Peracarida lo constituyen crustáceos malacostracos de una gran variedad de formas, y aunque pequeños en talla con respecto al promedio de los decápodos, son más abundantes y de más amplia distribución superando frecuentemente en número y diversidad a otros taxa de crustáceos. Los peracáridos están divididos en siete ordenes: Mysidacea, Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Spelaeogriphacea, Mictacea y Thermosbaenacea. De estos siete órdenes, los Amphipoda son uno de los grupos bentónicos más grandes e importantes en los sistemas acuáticos de todo el mundo, tanto en términos de biomasa como de riqueza de especies (Thomas 1993).

Dentro del grupo de los anfípodos se han descrito aproximadamente 7,000 especies (Holsinger 2000) de las cuales cerca del 85% pertenecen al suborden Gammaridae, con más de 4,500 especies; el resto lo constituyen los Hyperiidea (9%), los Caprellidae (6%) y los Ingolfiellidae (<1%) (Bousfield 1973, Schmitz 1992). Con aproximadamente 900 a 1000 especies descritas, los anfípodos de agua dulce son principalmente gammáridos; los Hyperiidae y Caprellidea son exclusivamente marinos, mientras que los Ingolfiellidae constituyen un grupo pequeño altamente especializado, que se encuentran en hábitats tanto marinos como de agua dulce (Hulbert & Villalobos-Figueroa 1982).

Los anfípodos son principalmente marinos (82%) con menores porcentajes en ambientes dulceacuícolas (15%) y terrestres (3%) (Holsinger 2000). En las aguas continentales de América Central, México y las Indias Occidentales están presentes los subórdenes Gammaridea e Ingolfiellidae. Los Gammaridea están representados por las familias Bogidiellidae (1 género, 11 especies), Hadziidae (7 géneros, 15 especies), Hyalellidae (1 género y especie) y Melitidae (1 género y especie); mientras que de los Ingolfiellidea solo se encuentra la familia Ingolfiellidae (1 género y 5 especies) (Hurlbert & Villalobos-Figueroa 1982). La mayor parte de las especies de anfípodos habitantes de las aguas dulces pertenecen a los géneros *Hyalella*, *Chiltonia*, *Corophium*, *Gammarus* y *Paramoera* (Barnard & Barnard 1983, Bousfield 1973).

Dentro de los géneros anteriores, *Hyalella* Smith es conocida solo para las regiones Neártica y Neotropical. Hay cuarenta y cuatro especies descritas del género y una de las más comunes en las aguas epicontinentales es *Hyalella azteca*. Esta especie se encuentra distribuida por toda Norte América, América Central y la parte norte de Sudamérica. La descripción original fue hecha por Saussure en 1858 y está basada en ejemplares obtenidos de una "cisterna" en Veracruz y otros organismos procedentes de la Ciudad de México (Lago de Chapultepec). Sin embargo, la descripción original es muy escueta y las figuras no son claras y adolecen de mayores detalles. Hoy en día la información ecológica y genética sugiere que deben existir varias especies que actualmente se encuentran incluidas en un complejo conocido como *H. azteca*. Las pequeñas diferencias morfológicas entre las especies son el problema para diferenciarlas. Gonzalez & Watling (2002) recientemente realizaron la redesccripción morfológica de *H. azteca* basada en la serie de sintipos establecida por De Saussure y depositada en el Muséum d'Histoire Naturelle, Ville de Genève, Suiza.

Hyalella azteca habita tanto en ecosistemas lóticos como lénticos, en donde se pueden encontrar cientos de organismos por metro cuadrado, sobre todo si se presenta algún tipo de vegetación (Reid & Wood 1976). Se ubican en profundidades de hasta 1m, en aguas alcalinas y salobres, y en elevadas concentraciones de oxígeno disuelto (Pennak 1978). Geisler (1944) sugiere que la tasa de desarrollo

está directamente relacionada con la temperatura. Con relación a la salinidad, Timms *et al.* (1986) consideran que *H. azteca* es un organismo típico dulceacuícola, pero que puede tolerar condiciones de salinidad en el intervalo 5.5–22.5 g·L⁻¹. Así mismo, en el estudio que realizó Colburn (1988) en diversos cuerpos atalasoalinos del Death Valley, California, reportó la presencia de *H. azteca* en un rango similar de salinidad.

Hyalella azteca ha sido objeto de numerosos estudios toxicológicos y poblacionales por su alta capacidad reproductiva y porque presenta un tamaño que se puede manejar fácilmente; sin embargo, se desconoce mucho de su ecología, historia de vida, producción secundaria y biología (Wen 1992b, Gonzalez & Watling 2002). En los cuerpos de agua dulce epígeos resalta la presencia de *H. azteca* como la única especie de anfípodo que se conoce hasta ahora para México (Villalobos-Hiriart *et al.* 1993).

En la Cuenca Oriental se localizan seis lagos maars que muestran un gradiente en salinidad y estado trófico, en los cuales los anfípodos constituyen uno de los componentes dominantes del bentos litoral (Alcocer *et al.* 1993a, b; Alcocer *et al.* 2002). Las características de los lagos, que les confiere un grado diferente de complejidad ecológica, representan un experimento natural para comparar la relevancia de esta especie como parte integral de las comunidades litorales macrobentónicas y la variación ambiental intrínseca (expresadas principalmente como salinidad y estado trófico).

Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue reconocer en forma comparativa la importancia que tienen los anfípodos en las comunidades bentónicas litorales en estos seis lagos que muestran un diferente grado de complejidad expresado a través del gradiente de salinidad y de estado trófico.

Para cumplir con dicho objetivo, se plantearon las siguientes metas:

1. Analizar la composición específica de los anfípodos.
2. Estimar la densidad y biomasa así como su variación en tiempo y espacio.

3. Caracterizar algunos de sus parámetros poblacionales (i.e. densidad y biomasa por categorías, talla, proporción sexual y fecundidad).
4. Relacionar el posible efecto que las variables ambientales ejercen sobre la variación de la estructura de la población de anfípodos así como identificar –de ser posible- cual de ellas ejerce la mayor influencia sobre la distribución, densidad y biomasa de las mismas.

ÁREA DE ESTUDIO

Oriental es una cuenca endorreica (Fig. 1) delimitada al este por el Citlaltépetl, al oeste y noroeste por la Sierra de Puebla -incluyendo la Malinche-, al norte por el Cerro Pizarro y hacia el sur las delimitaciones son imprecisas por falta de alturas considerables (Díaz & Guerra 1979). Comprende un área aproximada de 4,982 km² y se localiza entre las coordenadas 18°57' y 19°44' de latitud N y los 97°10' y 98°05' de longitud W, a una altura promedio de 2,300 msnm (Alcocer *et al.* 1998a).

En los Llanos de Puebla, al este del Estado, se localizan seis lagos tipo maars -de acuerdo a la clasificación de Hutchinson (1957)-, localmente denominados "axalapazcos" (del náhuatl que significa "vasijas de arena llenas de agua") (Fig. 1). Éstos son estructuras volcánicas que tienen forma de cono y en cuyo cráter inactivo se aloja un lago alimentado por las aguas del manto freático y, en mucho menor grado, por la precipitación pluvial directa.

Álvarez (1950) clasificó a estos lagos en dos grupos: Techachalco (Alchichica, Atexcac, Quechulac y La Preciosa o Las Minas) en los Llanos de San Juan, al norte (Fig. 2a), y Aljojuca en los Llanos de San Andrés (Aljojuca y Tecuitlapa), al sur (Fig. 2b).

El clima de Los Llanos es muy variable y está influido notablemente por la altitud, la exposición a los vientos secos y la sombra eólica que producen los macizos montañosos que los rodean. De acuerdo a García (1988), el clima de los Llanos de San Juan es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica [tipo BS₁ w''k'(i')g]; en los Llanos de San Andrés el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano [tipo C(w₁)big].

Las diferencias que se presentan en la vegetación terrestre están condicionadas por aspectos climáticos, altitudinales y pedológicos. En las partes altas de los volcanes, a partir de la cota de los 4,000 m, se encuentran zacatonales, por debajo de este nivel aparece el bosque de pinos y más abajo el de encinos. En

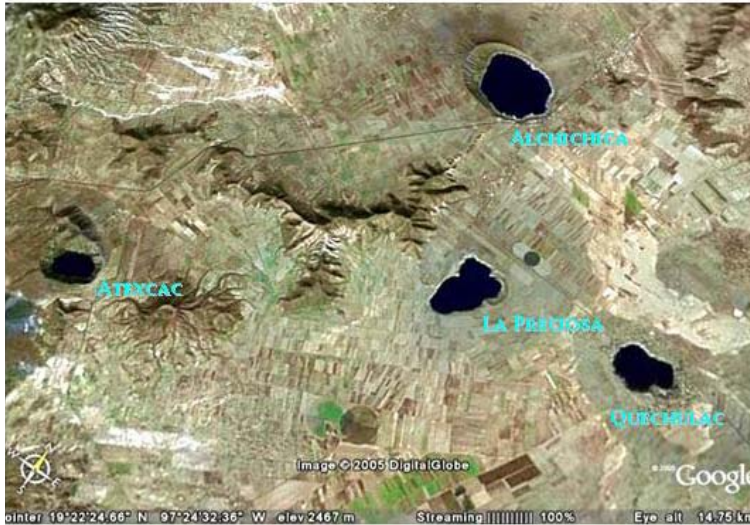
las elevaciones que se localizan en la parte central de la Cuenca, formadas por rocas calizas e ígneas, los elementos más conspicuos son monocotiledóneas arborescentes (p.e., *Yucca filifera* y *Y. elephantipes*) y en las partes bajas persisten individuos aislados de *Juniperus diipeana* (Gasca 1981).



FIGURA 1. Localización geográfica de la Cuenca Oriental, Puebla, México.

El sistema hidrográfico superficial es prácticamente inexistente puesto que la mayor parte de la superficie de la Cuenca corresponde a material de tipo cinerítico de edad reciente, y en su mayoría la precipitación pluvial se infiltra debido a la alta permeabilidad de éste (Gasca 1981); por lo tanto, gran parte del sistema hidrográfico es de tipo torrencial. Los escurrimientos son arroyos pequeños limitados a la ladera occidental de la sierra Cofre de Perote-Pico de Orizaba y a las laderas oriental y norte del volcán La Malinche. Los arroyos se asocian a abanicos aluviales en las laderas de estos volcanes. Los arroyos de temporal más sobresalientes se originan en el parteaguas occidental de la cuenca, recibiendo el agua de los pequeños arroyos de las laderas de La Malinche. Los arroyos que bajan por la ladera occidental de la sierra Cofre de Perote-Pico de Orizaba se pierden al

llegar a la llanura de la cuenca debido a que su agua se infiltra hacia el subsuelo. Todos los demás escurrimientos de temporal desaparecen por la infiltración de sus aguas mucho antes de llegar a la parte más baja de la cuenca que corresponde a las lagunas de Totolcingo y Tepeyahualco (SPP/INEGI 1984a, b, c).



a



b

FIGURA 2. Localización de los lagos maars en los Llanos de San Juan (a) y los Llanos de San Andrés (b).

El sistema hidrológico subterráneo de la cuenca está mejor desarrollado que el superficial; la mayor parte de los escurrimientos pluviales se infiltran hacia el subsuelo formándose un manto acuífero extenso, el cual constituye un recurso hídrico muy valioso (Alcocer *et al.* 2004). En la Cuenca Oriental el manto acuífero se encuentra a una profundidad de menos de un metro bajo la superficie en las

regiones más bajas. La regeneración del manto freático es el resultado de la precipitación pluvial y por una fuerte afluencia de los cerros adyacentes, especialmente de la región de La Malinche. Las aguas procedentes de los escurrimientos temporales en el periodo de lluvias se infiltran hacia el subsuelo en las partes bajas de las laderas de los cerros, regenerando el manto subterráneo (Cruickshank 1992). Debido a la cantidad de agua contenida en dicho manto y a su escasa profundidad, el agua subterránea aflora hacia la superficie formando las lagunas de Totolcingo (El Carmen) y Tepeyahualco (El Salado) y los lagos-maars Alchichica, Atexcac, Quechulac, La Preciosa, Aljojuca y Tecuitlapa (Gasca 1981, Cruickshank 1992). Las características químicas de las aguas de los lagos-maars se explican por la interrelación de las aguas freáticas con las rocas y sedimentos que cruzan en el subsuelo; la alimentación de los lagos maar está en función directa de los mantos acuíferos de la Cuenca (Álvarez 1950, Cruickshank 1992). Los lagos con mayor concentración iónica son Alchichica y Atexcac con una salinidad media de $8.5 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ y $6.8 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, respectivamente, con dominancia de cloruros, sodio y magnesio en ambos, más sulfatos en el primero. Los de menor concentración iónica son Aljojuca y Quechulac con $0.7 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ y $0.4 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ de salinidad, respectivamente, teniendo como iones principales sodio, magnesio, cloro y bicarbonato (Vilaclara *et al.* 1993).

Las cuencas cónicas y las laderas con pendientes muy pronunciadas caracterizan a todos los lagos, a excepción de Tecuitlapa (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). Los lagos presentan sedimentos arenosos de pH básico (de 8.3 a 9.5) y pobres en nutrientes (Ramírez-García & Novelo 1984). Las principales características morfométricas de los lagos maars se enlistan en la Tabla 1 (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

Alchichica presenta una forma circular y su composición litológica es básicamente de tezontle y pómez (Reyes 1979). La zona litoral de Alchichica es salina ($7.0\pm 0.6 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$), templada ($20.7\pm 2.5^\circ\text{C}$), básica (9.0 ± 0.1), con una concentración de oxígeno disuelto de media a elevada ($6.5\text{-}12.3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas gruesas a finas, con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a elevado (2.8-8.4% y 1.9-29%, respectivamente). El sustrato de algunas áreas se encuentra totalmente

desnudo, mientras que en otras las macrofitas acuáticas y algas bentónicas cubren parcial o totalmente el fondo (Alcocer 1995) (Tabla 2). La vegetación acuática está representada por dos especies: *Ruppia maritima* y *Cyperus laevigatus* (Ramírez-García & Novelo 1984). Como representantes endémicos de los vertebrados acuáticos se encuentran el pez aterínido *Poblana alchichica* De Buen (Álvarez 1950) y el anfibio ambistomátido *Ambystoma taylorii* (Brandon *et al.* 1981).

La cubeta de La Preciosa está formada por cenizas semiconsolidadas de pómez y material andesítico muy fino y su forma es triangular (Reyes 1979). La zona litoral de este lago se caracteriza por ser dulceacuícola con aguas templadas ($21.0 \pm 1.8^\circ\text{C}$), básica (9.1 ± 0.1) y con una concentración de oxígeno disuelto de media a elevada ($8.6 \pm 1.7 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Los sedimentos están compuestos principalmente de arenas gruesas a finas, con un contenido de materia orgánica y carbonatos de bajo a elevado (8.2-13.6% y 5.1-21.1%, respectivamente). El sustrato se encuentra parcialmente cubierto por macrofitas acuáticas y algas bentónicas (Alcocer 1995) (Tabla 2), destacando *Scirpus californicus* como el hidrófito dominante de un total de 4 especies (Ramírez-García & Novelo 1984). Los vertebrados acuáticos están representados por el pez aterínido endémico *Poblana letholepis* (Álvarez 1950), y por la trucha introducida *Onchorhynchus mykiss* (Arredondo-Figueroa & Aguilar 1987).

Los componentes litológicos básicos de la cuenca de Quechulac son cenizas andesíticas y lapilli de pómez presentando una forma elipsoidal (Reyes 1979). Su zona litoral presenta valores de pH básicos (8.9 ± 0.2) con una concentración relativamente baja de oxígeno disuelto ($5.9 \pm 1.8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) y una temperatura de $17.5 \pm 2.0^\circ\text{C}$. Es un lago con muy bajas concentraciones de sales disueltas ($0.1 \pm 0.1 \text{ g}\cdot\text{L}$). El sedimento está compuesto de grava arenosa (Ga) conformado en su mayor parte de arenas (56.1%) y gravas (37.8%). El contenido de materia orgánica es reducido ($2.8 \pm 0.8\%$) al igual que el de carbonatos ($0.7 \pm 0.5\%$). La cobertura vegetal es abundante en macrofitas enraizadas emergentes cubriendo el 100% del sustrato (Tabla 2, Alcocer 1995) de las cuales se han registran 5 especies de hidrófitos entre las que destacan *Scirpus californicus* y *Potamogeton pectinatus* (Ramírez-García & Novelo 1984) con escasa cantidad de algas bentónicas. *Poblana*

squamata es el representante endémico de la fauna íctica (Álvarez 1950). Al igual que en La Preciosa, existe *Onchorhynchus mykiss* introducida (Arredondo-Figueroa & Aguilar 1987).

Atexcac no corresponde ni en litología ni en edad al complejo volcánico de los lagos anteriores (Gasca 1981) y su forma es irregular, aproximada a una elipse. Para la zona litoral de este lago se reporta un pH básico (8.4 ± 0.2), con una salinidad elevada (6.0 ± 0.0 g), temperatura de $20.2 \pm 1.5^\circ\text{C}$ y oxígeno disuelto de 6.9 ± 1.5 mg·L⁻¹. El 84.08% del sedimento lo componen las arenas, clasificado como arena con grava (Ag). La materia orgánica así como los carbonatos sedimentarios presentan valores promedio de $3.6 \pm 3.6\%$ y $4.2 \pm 0.9\%$, respectivamente (Tabla 2). En dicha zona el tipo de cobertura vegetal es amplio ya que está compuesto tanto de macrofitas emergentes (*Phragmites australis*) como sumergidas (*Potamogeton pectinatus*) y algas bentónicas (Alcocer 1995, Ramírez-García & Novelo 1984). Al parecer no existe fauna íctica en este lago (Álvarez 1950).

La cuenca lacustre de Aljojuca está formada litológicamente por depósitos cineríticos y piroclásticos muy gruesos, predominando el tezontle y los fragmentos de roca andesítica-basáltica su forma es casi circular (Reyes 1979). La zona litoral es dulceacuícola, templada ($21.1 \pm 0.3^\circ\text{C}$), básica (9.0 ± 0.1), con una concentración de oxígeno disuelto media (5.7 ± 0.8 mg·L⁻¹). Los sedimentos están compuestos principalmente por arenas gruesas a medias, con un contenido de materia orgánica y carbonatos bajos. El sustrato en algunas áreas está casi desnudo, mientras que el resto de la superficie está parcialmente cubierto (Tabla 2). Los hidrófitos relevantes por su abundancia de un total de 5 especies, son *Potamogeton pectinatus* y *Typha dominguensis* (Ramírez-García & Novelo 1984). Este lago tiene fauna introducida constituida por las carpas japonesas *Cyprinus carpio* (Linneo) y *Carassius auratus* (Linneo), además de una especie de poecílido nativa de la zona (de las vertientes NE, E y S del Citlaltépetl) *Heterandria jonesi*, la cual pudo haber sido introducida al lago durante una creciente de las corrientes de la vertiente oriental del Citlaltépetl (Álvarez 1981a).

Por último, la composición litológica de Tecuitlapa es básicamente de derrames basálticos y no presenta una forma definida (Reyes 1979). Alcocer (1995) registró para la zona litoral de este lago un valor de pH de 9.8 ± 0.1 siendo un valor alto, en cuanto al contenido de oxígeno disuelto ($9.3 \pm 2.8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, $137 \pm 41\%$), temperatura ($21.1 \pm 0.8 \text{ }^\circ\text{C}$), salinidad ($1.00 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$), dichos valores se registraron como valores intermedios en comparación con las características físico-químicas de los lagos anteriores. El sedimento estuvo compuesto en su mayoría de arenas (86.0%) y en menor porcentaje de lodos, por lo cual se clasificó como arena arcillosa (cS); su contenido de materia orgánica ($7.8 \pm 0.4\%$) y carbonatos ($4.4 \pm 1.6\%$) son intermedios (Tabla 2). La vegetación presente pertenece a la especie *Potamogeton pectinatus* cubriendo totalmente el sedimento. Ramírez-García & Novelo (1984) reportaron que la flora acuática la constituyen 7 especies entre las cuales *Eleocharis montevidensis*, *Juncus andicola* y *J. mexicanus* son las más abundantes. La fauna íctica, al igual que en Aljojuca, es alóctona constituida por las carpas japonesas *Cyprinus carpio* y *Carassius auratus* (Álvarez 1950).

ANTECEDENTES

Existe un elevado número de trabajos realizados en la Cuenca Oriental, México, que cubren gran diversidad de tópicos. Sin embargo, el conocimiento está restringido a unos pocos trabajos sobre los cuerpos acuáticos en particular. Entre los anteriores se encuentran la caracterización trófica y saprobia de los lagos (Lugo *et al.* 1993), la química básica de los mismos (Vilaclara *et al.* 1993), la hidrodinámica de Alchichica (Alcocer *et al.* 2000, Filonov & Alcocer 2002) y finalmente la importancia de su conservación (Lugo *et al.* 1994, Alcocer *et al.* 1998).

Acerca de la biota de los mismos se encuentran trabajos sobre el fitoplancton (Oliva *et al.* 2001), zooplancton (Lugo *et al.* 1993, Macek *et al.* 1994, Lugo *et al.* 1998, Lugo *et al.* 1999), ictiofauna (Guerra 1986), así como el trazado de la red trófica de Alchichica utilizando isótopos estables (Escobar *et al.* 1998).

Con relación a los antecedentes sobre fauna bentónica existen los siguientes trabajos. Alcocer *et al.* (1993 a, b, Alcocer *et al.* 2002) para los seis lagos y Alcocer *et al.* (1998b) para Alchichica y Atexcac describen la macrofauna bentónica. Alcocer *et al.* (1997) determinaron la macrofauna bentónica de El Carmen, Alcocer *et al.* (1999) del lago Tecuitlapa Norte y Alcocer *et al.* (2001) del lago Tecuitlapa Sur. Peralta *et al.* (2002) estudiaron los oligoquetos presentes en los seis lagos maars de Puebla y recientemente se describió una nueva especie de isópodo para el lago Alchichica (Escobar & Alcocer 2002, Alcocer & Escobar 2005).

METODOLOGÍA

La estrategia de colecta incluyó una salida prospectiva y el muestreo basado en ésta. La salida prospectiva tuvo como objetivo establecer el número y ubicación de las localidades de muestreo. Para ello se recorrió la zona litoral de cada lago tomando en consideración las siguientes características: textura y contenido de materia orgánica del sedimento superficial, tipo y grado de cobertura vegetal, así como el grado de exposición al oleaje.

Lo anterior permitió reconocer la heterogeneidad ambiental de la zona litoral de los lagos y determinar un total de 14 sitios de muestreo (5 en **ALChichica**, 3 en **LA Preciosa** y **ALJojuca** y 1 en **QUEchulac**, **TECuitlapa** y **ATExcac**). Los muestreos se realizaron trimestralmente durante un año abarcando las dos épocas climáticas principales que García (1988) define para la zona de estudio: una época estiaje y fría (9.2-13°C) de Noviembre a Abril y la otra cálida (14.5-15.4°C) y húmeda de Mayo a Octubre.

Para la obtención de los organismos se procedió a la extracción del sedimento en cada localidad con una draga tipo Ekman de 15x15x15 cm (área = 0.0225m²), propia para trabajar en sedimentos finamente divididos compuestos por arenas finas, arcillas y limos (Weber 1973, Wetzel & Likens 1979). Las muestras se tomaron por triplicado con el fin de obtener representatividad estadística. Las muestras así obtenidas se vertieron en un tamiz con una abertura de malla de 0.59mm para retener los macroinvertebrados bentónicos (Wetzel & Likens 1979, Gray 1981, APHA *et al.* 1985). Posteriormente, se procedió a retirar el sedimento sobrante con lavados *in situ*, evitando la pérdida de los organismos, hasta que los materiales finos fueron eliminados (Lind 1979).

El material tamizado se colocó en bolsas de polietileno previamente etiquetados (nombre del lago, número de localidad, número de réplica y fecha) y se fijaron con formol al 10% para su conservación adicionado con Rosa de Bengala (200 mg/L) como colorante vital que facilitó la separación de los organismos

recolectados del resto de la muestra -detrito- (APHA *et al.* 1985). Las muestras fueron transportadas al laboratorio para su procesado y tratamiento posteriores.

Los anfípodos se separaron a mano del resto del bentos empleando pinzas de relojero, y con ayuda de un microscopio estereoscópico; posteriormente fueron colocados en frascos viales debidamente etiquetados. Para la preservación de los organismos se adicionó alcohol al 70%. Los organismos fueron identificados hasta especie, sexados, separados por categorías y cuantificados.

TAXONOMÍA

La identificación se llevó a cabo disectando a los organismos y empleando las claves de Edmondson (1959) y Pennak (1978) a nivel general y, a nivel específico, las de Barnard & Barnard (1983) y Bousfield (1973). Posteriormente se realizaron comparaciones bibliográficas con las descripciones originales de la especie encontrada, (i.e., De Saussure 1858) y la redescrición realizada por González & Watling (2002).

BIOMASA

La relación entre la longitud cefálica (mm) (**LC**) y el peso seco (PS mg) ($\log PS = -0.023 + 2.578 \log LC$; $P < 0.001$, $r = 0.93$, $n = 88$) fue empleada para convertir la densidad de los organismos en biomasa, como lo sugiere Mathias (1971). Esta ecuación fue desarrollada para organismos colectados en el lago Blue Chalk y aplicada para otras poblaciones (France 1993). Lindeman & Momot (1983) no encontraron una diferencia significativa entre el peso de machos y hembras, ni una diferencia de peso de forma estacional, por lo que este estudio se basó en se asume que esta relación, en general, es válida y aplicable para el caso de los lagos de Oriental. La biomasa se convirtió posteriormente a peso seco (mg PS m^{-2}).

ESTUDIO POBLACIONAL

Para el estudio poblacional de los anfípodos se determinaron los siguientes parámetros:

- 1) Densidad de la especie registrada ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$).
- 2) Categorías. Se procedió a la separación de los organismos en cuatro categorías:
 - i Juveniles: Organismos carentes de oosteguitos en las coxas de los pereiópodos y conos o papilas genitales en la región ventral del pereión.
 - ii Machos: Organismos con conos o papilas en los últimos segmentos del pereión.
 - iii Hembras: Organismos con oosteguitos pero sin huevecillos.
 - iv Hembras Maduras (Ovígeras): Organismos con sacos ovígeros en las coxas de los cuatro primeros pares de pereiópodos y con huevecillos presentes.
- 3) Fecundidad. Los huevecillos presentes en cada hembra fueron removidos y cuantificados bajo un microscopio de disección.
- 4) Intervalo de talla de cada estadio de desarrollo. La longitud total (**LT**) y la longitud cefálica (**LC**) de una muestra representativa (se realizó una prueba estadística para determinar el número mínimo de organismos a medir con el 95% de confianza y sólo cuando el número de organismos fue menor al estimado se midió toda la muestra) de cada muestra fueron medidas con un micrómetro ocular calibrado.
- 5) Los organismos que se separaron en cada una de las categorías indicadas fueron cuantificados y medidos. La densidad de los organismos ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) fue calculada siguiendo el criterio de France & LaZerte (1987) y Krasprzak (1984) entre otros, los cuales expresan sus resultados por unidad de área.

El análisis de resultados se organizó en dos partes. La primera consistió en el cálculo de la estadística básica de la densidad y biomasa; mientras que la segunda, se llevó a cabo con base en análisis multivariados.

Para cada lago se determinó el tipo de distribución de las poblaciones y una vez determinado, se calculó la media correspondiente a una distribución contagiosa de acuerdo a la fórmula propuesta por Elliott (1983), y con un intervalo de confianza (**IC**) del 95%.

El análisis de medias se realizó con una prueba de Tukey con un nivel de significancia de 0.5 con el programa estadístico SPSS.

Se utilizó la prueba exploratoria de datos de caja y bigote (Box and Whiskers) con el programa STATISTICA (1999) para resumir la distribución de las variables (densidad, biomasa, tallas y fecundidad). En esta prueba se presenta la tendencia central y la ocurrencia de la variabilidad. Este tipo de estadístico coloca una caja alrededor del punto medio (media o mediana) la cual representa el rango seleccionado (error estándar, desviación estándar, valores mínimos y máximos).

Para la ordenación de la matriz de los datos biológicos se tomaron en cuenta los valores de densidad y biomasa para cada categoría. Para el análisis de la información ambiental, los datos físicos y químicos se transformaron logarítmicamente ($\ln n+1$) para que los valores elevados no sesgaran los resultados de los análisis multivariados que se aplicaron (Kunz 1988, Mirza & Gray 1981). A los datos de pH y textura (tamaño de grano), que son en sí valores logarítmicos, solamente se les restó un valor determinado de acuerdo al intervalo del parámetro, para mantener los valores dentro de una escala aceptable de comparación.

Para determinar la supuesta relación entre variables ambientales y biológicas se aplicó un análisis de correlación no paramétrica, utilizando el coeficiente de correlación de Spearman (Gauch 1982), con ayuda del programa STATGRAPHICS Versión 1991.

RESULTADOS

Con la finalidad de analizar la dinámica de los anfípodos en cada lago se agruparon los datos obtenidos de densidad y biomasa de las distintas estaciones de muestreo de cada lago. Se decidió que para los análisis comparativos entre los lagos los datos obtenidos de densidad y biomasa se agruparan en un solo valor y aquellas estaciones que manifestaron un comportamiento marcadamente distinto fueron tratadas por separado. De manera similar y con base en García (1981), se agruparon los muestreos en las dos épocas climáticas características (cálida de lluvias y fría de estiaje), ya que muestran una marcada diferencia en temperatura y precipitación.

Para los lagos Alchichica, Aljojuca y La Preciosa, con 5, 3 y 3 estaciones respectivamente, se aplicó una prueba de análisis de comparación de medias para determinar si se presentaban diferencias significativas entre las estaciones de cada uno de ellos. Solo la estación ALC4 fue significativamente diferente del resto de las estaciones de Alchichica con valores promedio anuales de densidad y biomasa muy por debajo de la media general. Para Aljojuca y La Preciosa ninguna de sus estaciones tuvo una diferencia significativa.

COMPOSICIÓN ESPECÍFICA

Se revisaron un total de 210 muestras de los seis lagos-maars correspondientes a un ciclo anual (dos muestreos en la época de estiaje y tres en lluvias), en las cuales se determinó un solo morfotipo de anfípodo correspondiente a *Hyalella azteca* (Saussure 1858).

DENSIDAD

La densidad promedio anual de *H. azteca* más elevada se encontró en Atexcac con 15,069 ind·m⁻² (n=15), Quechulac, La Preciosa y Alchichica mostraron

densidades intermedias con $5,362 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($n=15$), $3,698 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($n=45$), y $2,015 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($n=75$), respectivamente. Finalmente, las densidades promedio anual más bajas fueron registradas en Tecuitlapa con $1,723 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($n=15$) y Aljojuca con $737 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($n=45$) (Tabla 3 y Fig. 3). Aplicando una prueba de Tukey ($p \leq 0.05$) para comparación de medias las diferencias significativas fueron para Alchichica-Atexcac ($p=0.004$) y Quechulac ($p=0.016$); Aljojuca es diferente de Atexcac y Quechulac ($p=0.000$), así como de La Preciosa ($p= 0.001$) y de Atexcac-Tecuitlapa ($p= 0.031$).

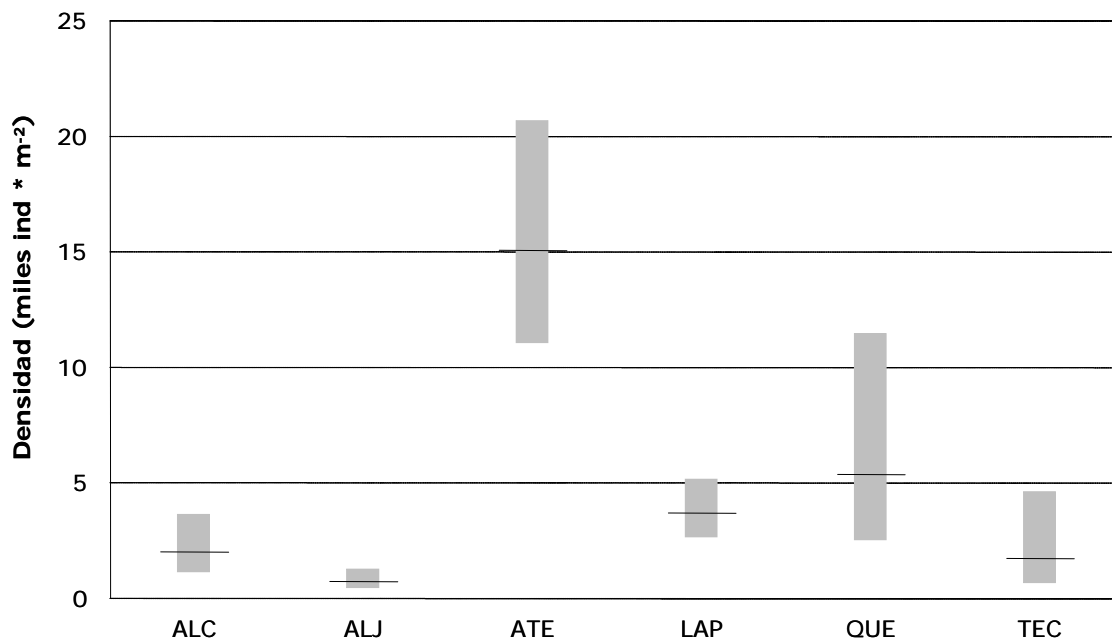


FIGURA 3. Densidad promedio anual y límites de confianza del anfípodo *Hyalella azteca* en los lagos maars de Puebla, México.

VARIACIÓN TEMPORAL DE LA DENSIDAD

Para la época de estiaje y de forma decreciente en los valores de densidad, los lagos ocuparon el siguiente orden: Atexcac, Quechulac, La Preciosa, Tecuitlapa, Aljojuca y Alchichica; posiciones similares se encontraron para la época de lluvias salvo que Tecuitlapa y Aljojuca intercambiaron lugares (Tabla 4). El valor promedio más elevado de densidad fue $18,517 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (estiaje) y $13,208 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (lluvias) para Atexcac; y los valores más bajos fueron para Alchichica con $225 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (estiaje) y $395 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (lluvias). En general, los valores más altos se registraron en

la época de estiaje con excepción de Alchichica y Aljojuca que tuvieron un incremento de organismos hacia la época de lluvias (Tabla 4; Fig. 4).

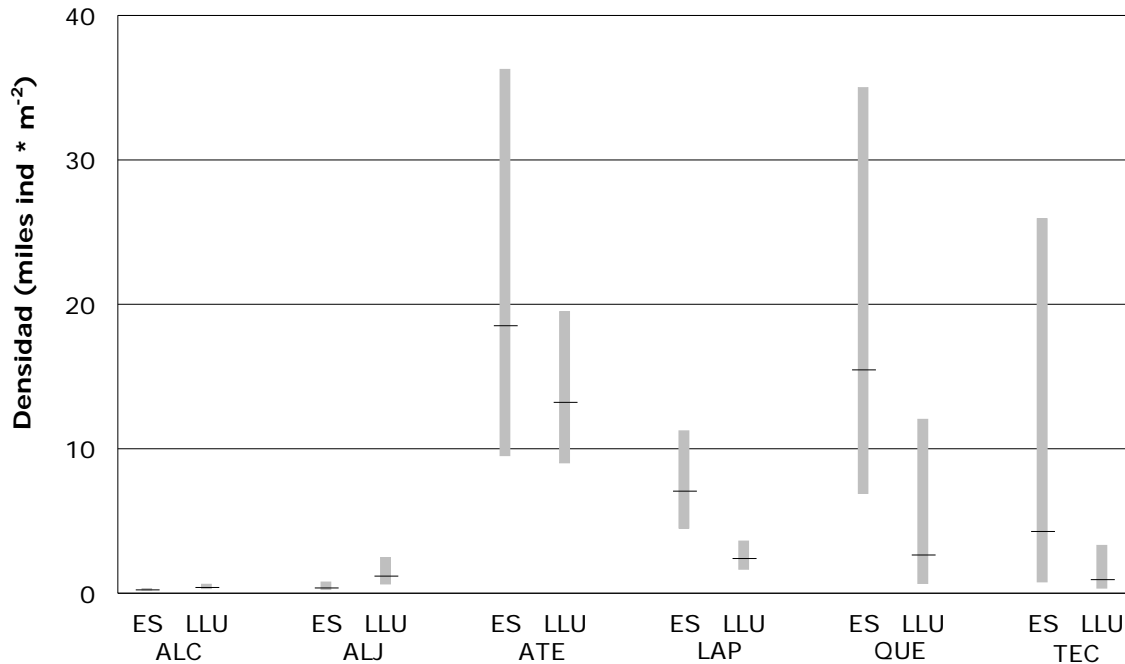


FIGURA 4. Variación temporal de la densidad promedio y límites de confianza en la época de estiaje y lluvias del anfípodo *Hyalella azteca* de los lagos maars de Puebla. (**ES**= estiaje, **LLU**= lluvias).

DENSIDAD POR CATEGORÍA

JUVENILES (JUV)

Los juveniles dominaron de forma general en todos los lagos y épocas de muestreo. El valor de densidad promedio anual más alto para la categoría de juveniles se registró en Atexcac con 7,200 ind·m⁻², seguido de Quechulac con 3,377 ind·m⁻² y el menor en Aljojuca y Tecuitlapa con 451 y 694 ind·m⁻², respectivamente (Tabla 5, Fig. 5). La variación anual de la densidad entre los dos lagos restantes fue similar en un rango de 1,154 a 1,723 ind·m⁻², no existiendo una diferencia significativa según la prueba de medias.

MACHOS (MAC)

En cuanto a los machos, el valor de densidad promedio anual más elevado se presentó en Atexcac con $2,784 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, con un intervalo de variación reducido (Tabla 5, Fig. 5), seguido de Quechulac con $1,123 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. Las densidades de los lagos restantes fueron más bajas dentro de un intervalo de $196 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Aljojuca) y $661 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (La Preciosa) y las principales diferencias significativas de medias se dieron entre Aljojuca-Alchichica ($p=0.0067$) y Aljojuca-La Preciosa ($p=0.0033$).

HEMBRAS (HEM)

Las densidades máximas promedio anual para hembras se cuantificaron en Atexcac con $1,851 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, seguido de Quechulac ($1,218 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$); los promedios más bajos se encontraron en Aljojuca con $178 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Tabla 5, Fig. 5). Para los lagos restantes el intervalo de variación fue de $472 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Tecuitlapa) y $654 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (La Preciosa); aunque el intervalo de variación entre estos tres últimos lagos es marcado, estadísticamente no existe una diferencia significativa.

HEMBRAS OVÍGERAS (HOV)

Las densidades máximas promedio de hembras ovígeras se cuantificaron en Atexcac con $1,706 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, seguida de Quechulac ($1,001 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$); las densidades menores se encontraron en Aljojuca con $136 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Tabla 5, Fig. 5). Al igual que en la categoría anterior, no existe una diferencia significativa entre los valores de densidad de los lagos restantes.

En resumen, los juveniles fue la categoría dominante para todos los lagos (37.82 al 53.18 %), seguido de los machos con excepción en Tecuitlapa y Quechulac que fueron superados por las hembras y/o hembras ovígeras (Tabla 5). En todos los lagos las densidades de las hembras estuvieron por arriba de las hembras ovígeras, y esta última categoría salvo excepciones, fue la de menor densidad en comparación con las otras. Para todas las categorías la posición de los lagos se mantuvo constante y en forma decreciente fueron: Atexcac-Quechulac-La Preciosa-Achichica-Tecuitlapa-Aljojuca.

VARIACIÓN TEMPORAL POR CATEGORÍA

JUVENILES

Para ambas épocas de muestreo (estiaje y lluvias) Atexcac, Quechulac y La Preciosa mantuvieron las mayores densidades (Tabla 6 y 7). En forma decreciente para la época de estiaje se presentaron Tecuitlapa, Aljojuca y Alchichica, en la época de lluvias Tecuitlapa y Aljojuca intercambiaron posiciones.

Con excepción de Quechulac, donde los valores de densidad de las hembras fueron mayores que la de los juveniles en la época de estiaje (Tabla 6 Fig. 6), esta categoría –los juveniles- fue la dominante para ambas épocas teniendo Atexcac el valor más elevado [9,608 ind·m⁻² (estiaje) y 6,014 ind·m⁻² (lluvias)] y Alchichica el más bajo [181 ind·m⁻² (estiaje) y 280 ind·m⁻² (lluvias)].

MACHOS

Al igual que para los juveniles, las tres primeras posiciones fueron las mismas en ambas épocas. En el estiaje en forma decreciente se presentó Tecuitlapa-Alchichica-Aljojuca y de igual forma que para los juveniles Tecuitlapa y Aljojuca, intercambiaron posiciones en lluvias (Tabla 6 y 7).

Los valores de densidad más altos para cada época se presentaron en Atexcac (3,934 y 2,276 ind·m⁻² respectivamente) y los más bajos en Aljojuca (126 ind·m⁻² estiaje) y Tecuitlapa (170 ind·m⁻² lluvias) (Fig. 6).

HEMBRAS

Las posiciones para esta categoría durante la época de estiaje fue Quechulac-Atexcac-La Preciosa-Tecuitlapa-Alchichica-Ajojuca; mientras que para la época de lluvias Atexcac pasó a la primera posición y Aljojuca a la última (Tabla 6 y 7).

Los valores más altos fueron observados en Quechulac (2, 599 ind·m⁻² estiaje) y Atexcac (1,637 ind·m⁻² lluvias), presentándose las densidades más bajas en Aljojuca (107 ind·m⁻² estiaje) y Alchichica (185 ind·m⁻²) (Fig. 6).

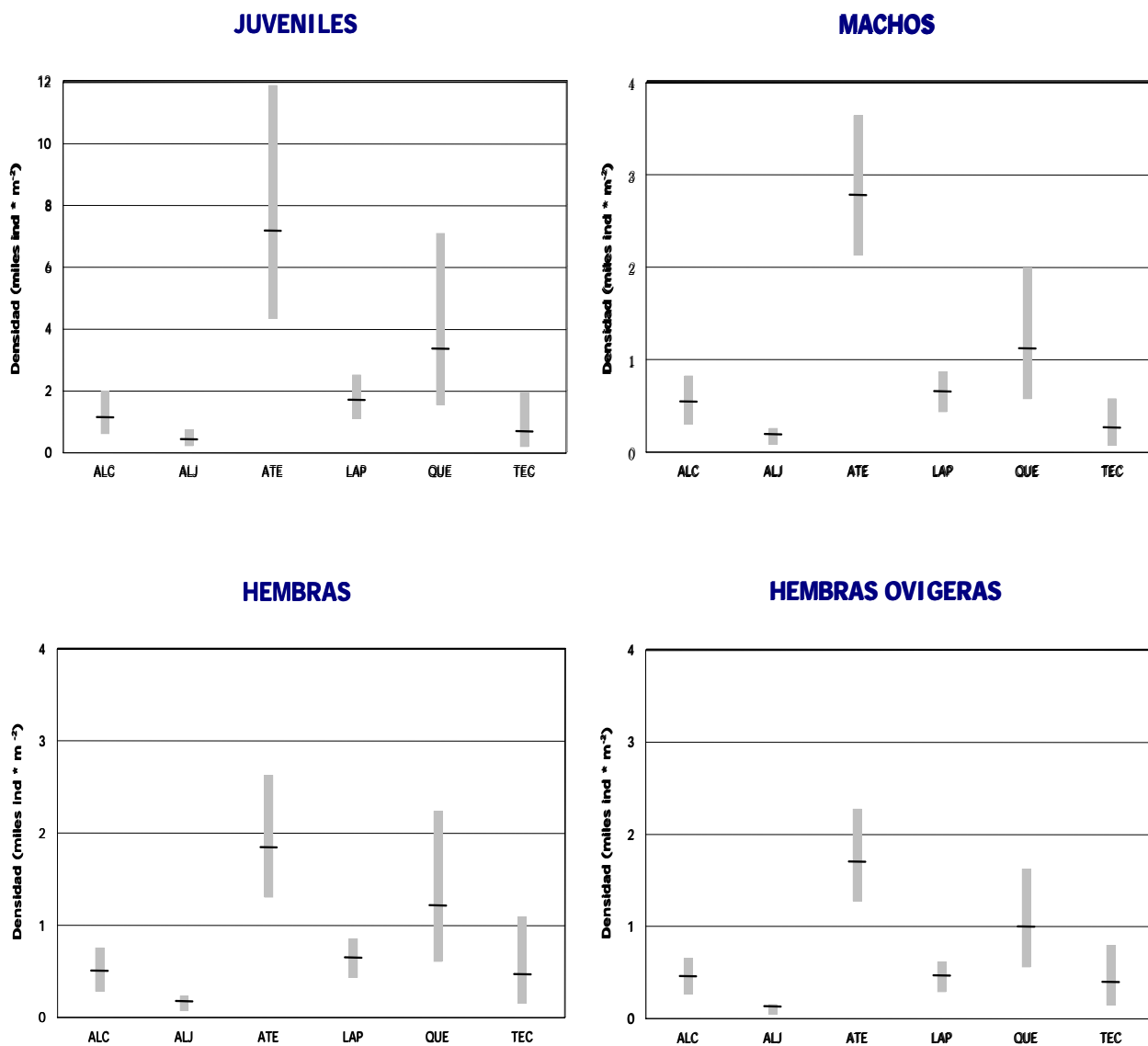


FIGURA 5. Densidad promedio anual y límites de confianza del anfípodo *Hyalella azteca* para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México. (Nota: la escala de la gráfica de los juveniles es diferente a las otras categorías).

HEMBRAS OVÍGERAS

En esta categoría, de acuerdo a la posición por su dominancia numérica fue la siguiente: Atexcac-Quechulac-Tecuitlapa-La Preciosa-Alchichica-Aljojuca en la época

de estiaje; para la época de lluvias Tecuitlapa cambia posición con La Preciosa y Alchichica con Aljojuca (Tabla 6 y 7).

Las densidades más elevadas se registraron para ambas épocas en Atexcac (2,160 y 1,530 ind·m⁻², respectivamente) y las mínimas es Aljojuca (87 ind·m⁻² estiaje) y Alchichica (173 ind·m⁻² lluvias) (Fig. 6).

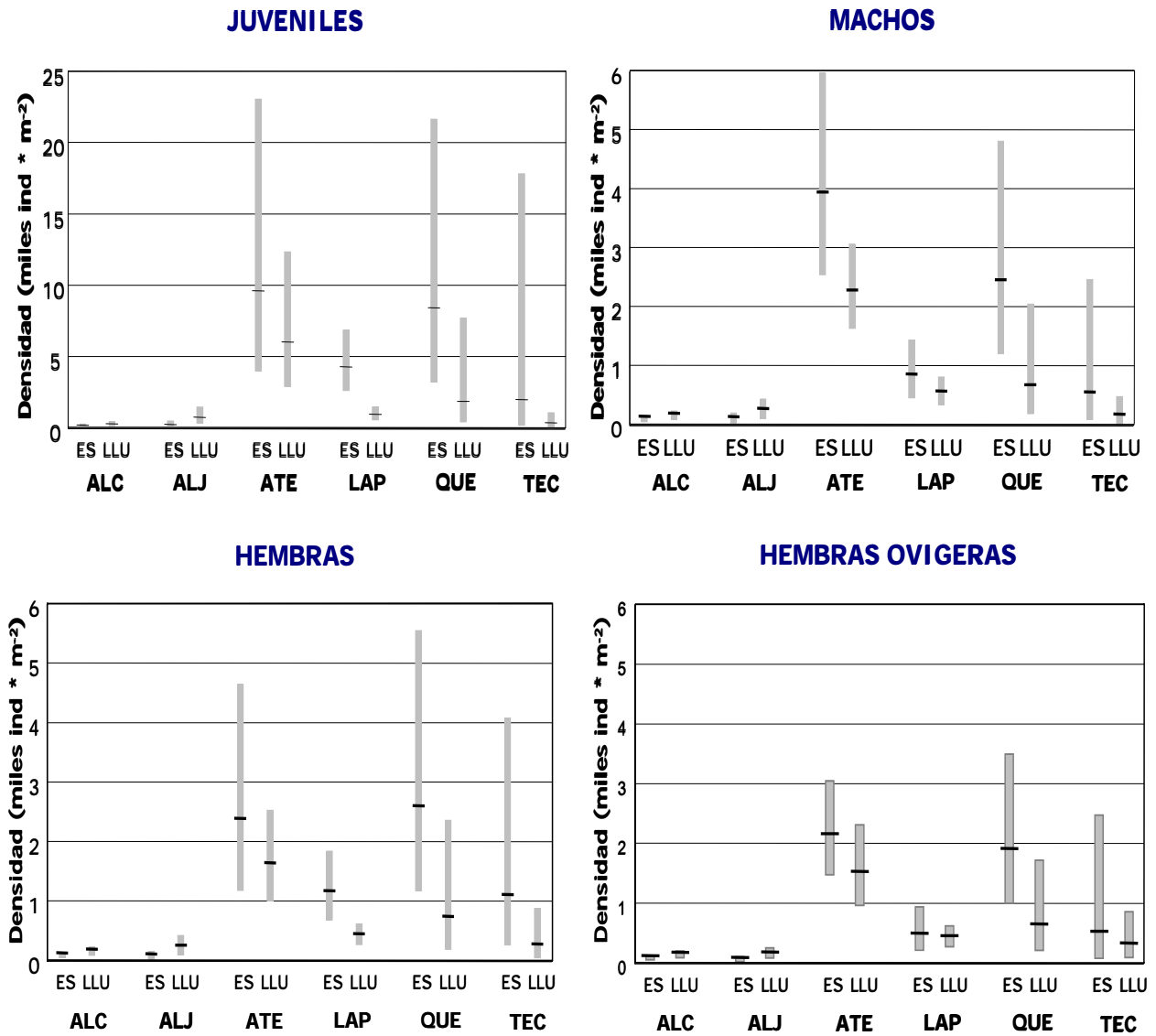


FIGURA 6. Variación temporal de la densidad y límites de confianza en la época de estiaje y lluvias del anfípodo *Hyalella azteca* para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México. (Nota: la escala de la gráfica de los juveniles es diferente a las otras categorías).

En general, los juveniles representaron la categoría dominante para ambas épocas; los machos en Alchichica, Aljojuca y Atexcac ocuparon la segunda posición y la tercera posición en La Preciosa, Quechulac y Tecuitlapa; en los lagos restantes

las hembras ocuparon la tercera y segunda posición, respectivamente. Finalmente, las hembras ovígeras presentaron las densidades más bajas para la época de estiaje. Para la época de lluvias no se presentó un patrón claro de dominancia.

BIOMASA

La biomasa ($\text{mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$) promedio anual para los seis lagos se encontró en un rango de $136.67 \text{ mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$ (Aljojuca) a $4,052.68 \text{ mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$ (Atexcac). Los valores obtenidos para Alchichica ($295.75 \text{ mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$), Tecuitlapa ($658.39 \text{ mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$), La Preciosa ($894.37 \text{ mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$) y Quechulac ($1,811.25 \text{ mg PS} \cdot \text{m}^{-2}$), se ubicaron en posiciones intermedias con una tendencia hacia los valores bajos de biomasa (Tabla 8, Fig. 7).

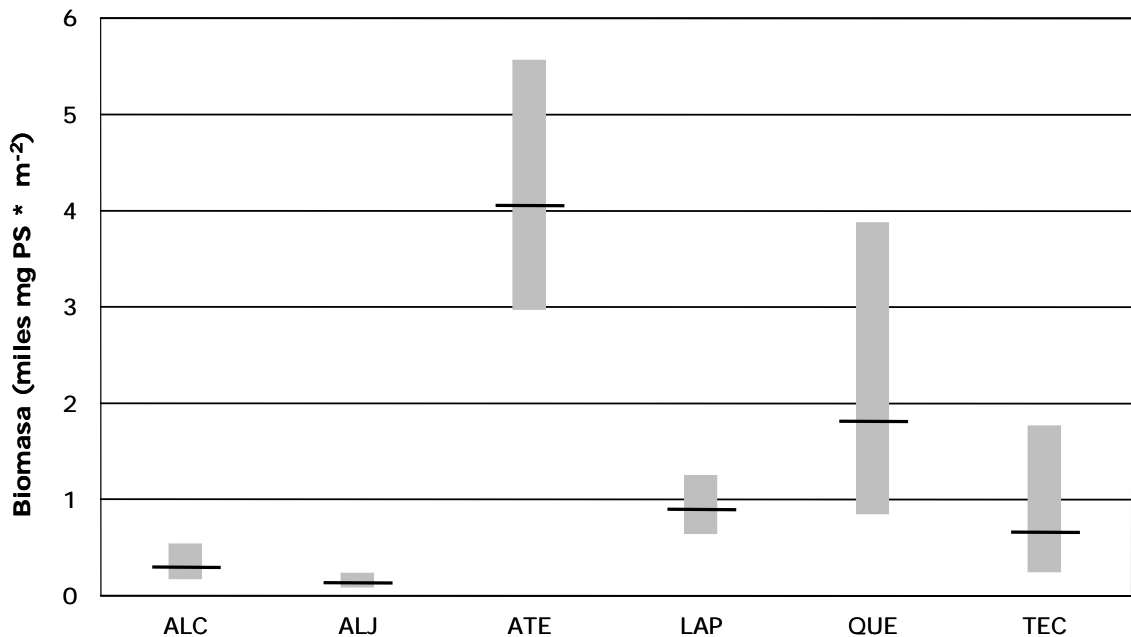


FIGURA 7. Biomasa promedio anual y límites de confianza del anfípodo *Hyalella azteca* en los seis lagos maars de Puebla.

De forma similar a la densidad, Atexcac presentó la biomasa promedio anual más elevada de los seis lagos y Aljojuca la más baja. Alchichica y Tecuitlapa intercambiaron posiciones; esto es, los valores de densidad fueron más elevados en

Alchichica con respecto a los de Tecuitlapa y los valores de biomasa de Tecuitlapa fueron más elevados que en Alchichica. Lo anterior se debe a que existe un mayor número de juveniles y de tamaño más pequeño en Alchichica, por lo que su contribución en biomasa es reducida. Los lagos restantes conservaron la misma posición tanto para la densidad como para la biomasa (Fig. 4 y Fig. 7).

VARIACIÓN TEMPORAL DE LA BIOMASA

Los valores de biomasa promedio en la mayoría de los lagos fueron más elevados en la época de estiaje, con excepción de Alchichica y Aljojuca, cuyos valores fueron más altos en la época de lluvias (54.56 y 202.86 mg PS·m⁻², respectivamente) (Tabla 9, Fig. 8). En ambas épocas los valores más altos se registraron en Atexcac con 5,841.04 mg PS·m⁻² (estiaje) y 3,094.55 mg PS·m⁻² (lluvias); por el contrario, los valores más bajos se registraron en Alchichica con 35.52 mg PS·m⁻² (estiaje) y 54.56 (lluvias). Los lagos restantes mantuvieron la misma posición para ambas épocas; el segundo en biomasa fue Quechulac con 1,811.25 mg PS·m⁻² (estiaje) y 810.08 mg PS·m⁻² (lluvias); y siguiendo en orden decreciente se presentaron La Preciosa, con 1,688.33 mg PS·m⁻² (estiaje) y 586.44 mg PS·m⁻² (lluvias); Tecuitlapa, con 1,562.30 mg PS·m⁻² (estiaje) y 375.46 mg PS·m⁻² (lluvias); y finalmente Aljojuca, con 81.88 mg PS·m⁻² (estiaje) y 202.86 mg PS·m⁻² (lluvias).

BIOMASA POR CATEGORÍA

JUVENILES (JUV)

De forma general, los juveniles fueron los organismos que aportaron menos biomasa promedio a lo largo del ciclo anual con excepción de La Preciosa en donde esta categoría estuvo por arriba de las hembras. Los juveniles en Atexcac fueron dominantes en biomasa (189.40 mg PS·m⁻²) y en el extremo opuesto estuvo Aljojuca (9.93 mg PS·m⁻²) con el valor más bajo (Fig. 9).

MACHOS (MAC)

Los machos dominaron en biomasa en todos los lagos a excepción de Tecuitlapa en donde lo hicieron las hembras ovígeras ($64.82 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$). La mayor biomasa promedio anual de machos se encontró en Atexcac ($279.06 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$) y la menor en Aljojuca ($18.58 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$) (Fig. 9).

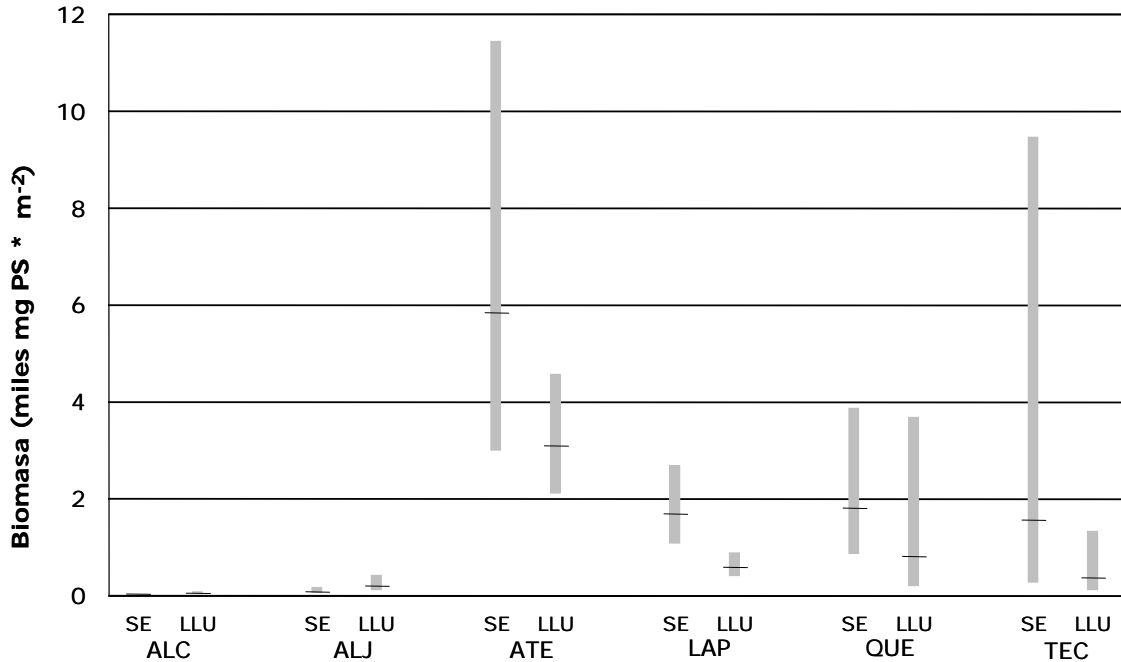


FIGURA 8. Variación temporal de la biomasa promedio y límites de confianza en la época de estiaje y lluvias del anfípodo *Hyalella azteca* de los seis lagos maars de Puebla.

HEMBRAS (HEM)

La biomasa que aportaron las hembras fue más alto en Atexcac con $127.33 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$ (36.01%), seguido de Quechulac con $105.53 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$ (29.84%); los valores de biomasa más bajos se registraron en Aljojuca y Alchichica con $11.23 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$ (3.18%) y $17.95 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$ (5.08%), respectivamente (Fig. 9).

HEMBRAS OVÍGERAS (HOV)

Como ya se mencionó con anterioridad, las hembras ovígeras correspondieron a la categoría dominante en Tecuitlapa presentando los valores de biomasa promedio anual más altos ($64.82 \text{ mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$), contribuyendo con el 37.89% de la

biomasa para este lago. En los lagos restantes las hembras ovígeras permanecieron por debajo de los machos (que ocupan la segunda posición) contribuyendo entre el 22.55% (Atexcac) y el 28.53% (Alchichica) del total de la biomasa para cada uno de los lagos (Tabla 10, Fig. 9).

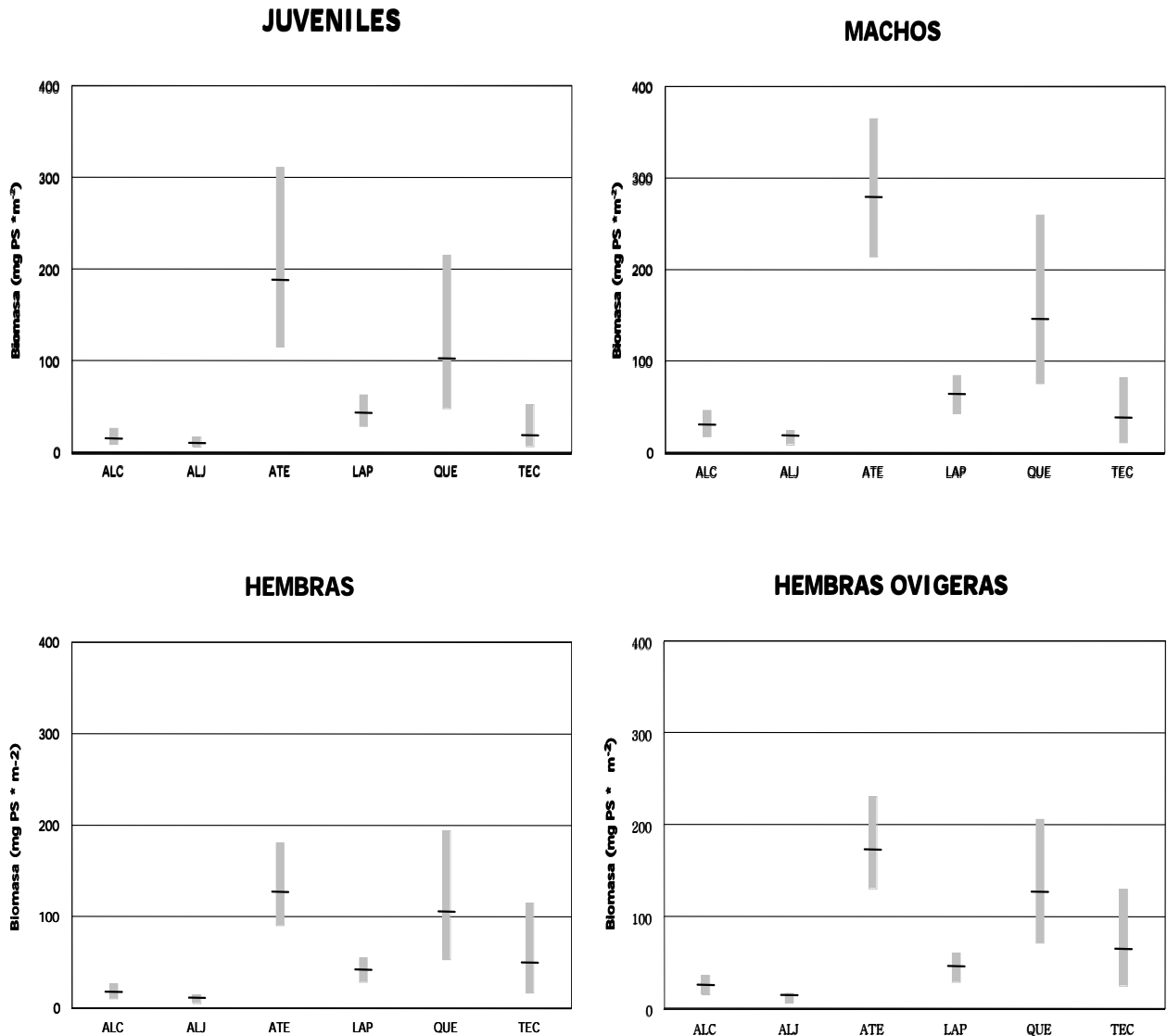


FIGURA 9. Biomasa promedio anual y límites de confianza del anfípodo *H. azteca* para cada categoría determinada en los seis lagos maars de Puebla.

Para las cuatro categorías establecidas en los seis lagos maars, Atexcac presentó los valores de biomasa más altos a lo largo del ciclo de muestreo y Quechulac se ubicó en la segunda posición. La tercera y cuarta posición la

ocuparon La Preciosa y Tecuitlapa, respectivamente. Finalmente, Alchichica y Aljojuca se ubicaron en las últimas posiciones (quinta y sexta respectivamente) (Tabla 10, Fig.9).

VARIACIÓN TEMPORAL DE BIOMASA PARA LAS CUATRO CATEGORIAS

En la mayoría de los casos la época de estiaje presentó los valores más elevados de biomasa en comparación con la época de lluvias. Para las dos épocas (estiaje y lluvias) Atexcac fue el lago con los valores de biomasa más elevados para las cuatro categorías en la época de estiaje (JUV 284.73 mg PS·m⁻², MAC 435.63 mg PS·m⁻², HEM 201.55 mg PS·m⁻², HOV 251.73 mg PS·m⁻²) y para la época de lluvias (JUV 142.06 mg PS·m⁻², MAC 209.22 mg PS·m⁻², HEM 92.53 mg PS·m⁻², HOV 137.59 mg PS·m⁻²) (Fig. 10). Los menores valores de biomasa se obtuvieron en Alchichica tanto para la época de estiaje (JUV 2.40 mg PS·m⁻², MAC 7.27 mg PS·m⁻², HEM 4.51 mg PS·m⁻², HOV 6.41 mg PS·m⁻²) como para la de lluvias (JUV 3.60 mg PS·m⁻², MAC 10.35 mg PS·m⁻², HEM 6.23 mg PS·m⁻², HOV 9.59 mg PS·m⁻²).

TALLAS

A pesar de las aparentes diferencias morfométricas (i.e. LC y LT) presentes entre los organismos de los distintos lagos, la comparación estadística de las pendientes de las tallas (Tabla 13) muestran que no existe una diferencia significativa, por lo cual se puede decir que los morfotipos son semejantes a lo largo del año y en cada una de las épocas de muestreo, entre las estaciones del mismo lago y entre lagos. A lo largo del año y en las diferentes épocas los organismos más pequeños fueron los juveniles, seguidos de las hembras y de las hembras ovígeras; finalmente, los machos fueron los de mayor talla.

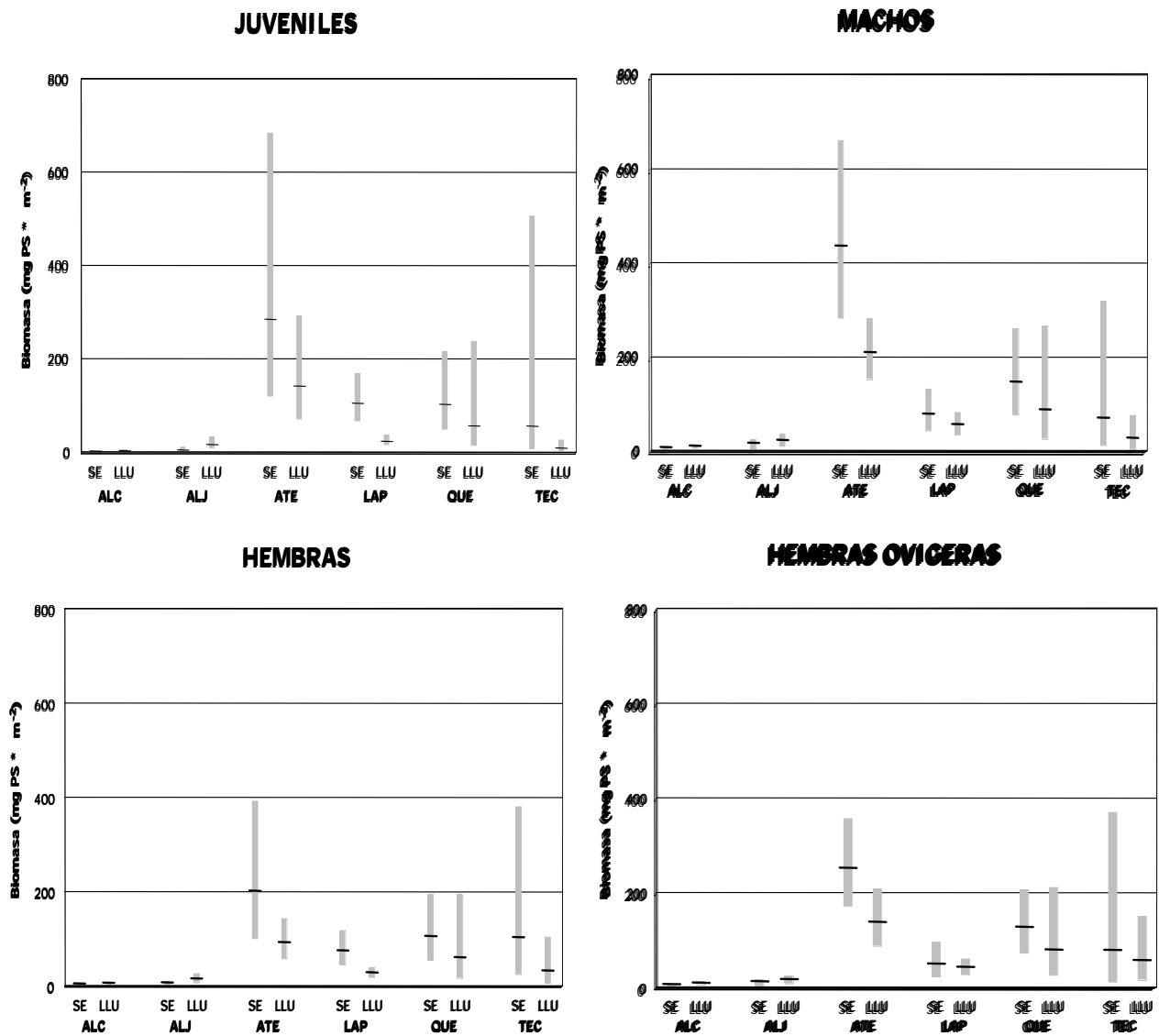


FIGURA 10. Variación temporal de la biomasa, en la época de estiaje y lluvias del anfípodo *H. azteca* para cada categoría determinada en los lagos maars de Puebla, México.

Los morfotipos que presentaron más diferencias fueron las hembras ovígeras (Tabla, 14, 15 16) de Atexcac, tanto en la talla promedio anual como en las épocas de muestreo; esta categoría también fue diferente para Aljojuca y Quechulac en la época de estiaje.

Como se puede apreciar en la figura 11, los valores de las medias para los seis lagos estuvieron dentro de un intervalo de variación anual de la LC para los juveniles entre 0.183 ± 0.038 mm y 0.253 ± 0.053 mm para Alchichica y Quechulac,

respectivamente; para la LT el rango en esta misma categoría se presentó entre 1.685 ± 0.348 mm y 1.962 ± 0.482 mm para Alchichica y Aljojuca, respectivamente.

En Alchichica tanto las hembras como las hembras ovígeras presentaron intervalos de tallas de LC y LT entre los 0.273 ± 0.044 mm (2.687 ± 0.519 mm) y 0.327 ± 0.044 mm (3.402 ± 0.505 mm) respectivamente; y entre 0.415 ± 0.078 mm (4.084 ± 1.089 mm) y 0.494 ± 0.080 mm (5.237 ± 0.825 mm) respectivamente, en Tecuitlapa. De las cuatro categorías establecidas los machos fueron los organismos de mayor talla con un intervalo de variación entre 0.324 ± 0.062 (LC) para Alchichica y 3.221 ± 0.688 mm (LT) para Atexcac; y 0.465 ± 0.087 mm (LC) y 4.621 ± 1.013 mm (LT) en Tecuitlapa.

Durante la época de estiaje (Fig. 12) los organismos de Alchichica fueron los de menor talla para las cuatro categorías: 0.184 ± 0.040 mm (1.691 ± 0.361 mm) para los juveniles; 0.277 ± 0.044 mm (2.709 ± 0.503 mm) para las hembras, 0.323 ± 0.041 mm (3.375 ± 0.488 mm) para las hembras; ovígeras; y 0.319 ± 0.058 mm (3.200 ± 0.649 mm) para los machos.

En contraparte, los organismos más grandes para los juveniles se determinaron en Quechulac (0.254 ± 0.045 mm LC) y Tecuitlapa (LT 1.956 ± 0.527 mm); en el caso de las hembras y hembras ovígeras, los organismos más grandes se encontraron en Tecuitlapa (LC 0.400 ± 0.057 mm; LT 3.760 ± 0.829 mm y LC 0.480 ± 0.071 mm; LT 4.936 ± 0.665 mm, respectivamente). Los machos más grandes se presentaron en Quechulac, con una longitud cefálica de 0.451 ± 0.079 mm; y en Tecuitlapa con una longitud total de 4.375 ± 0.969 mm.

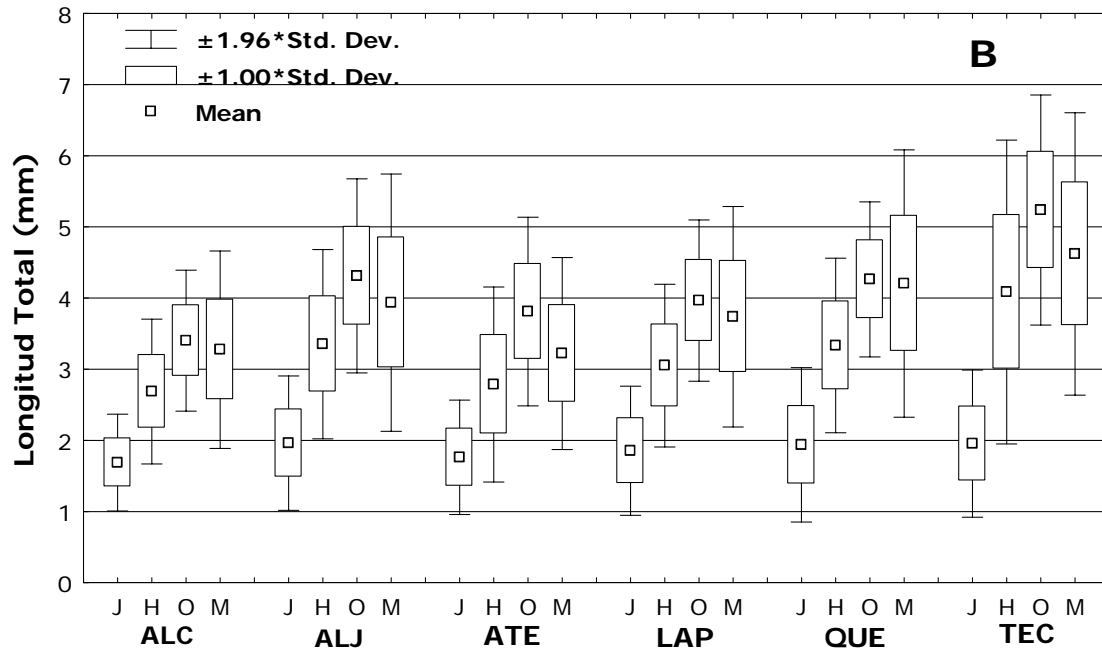
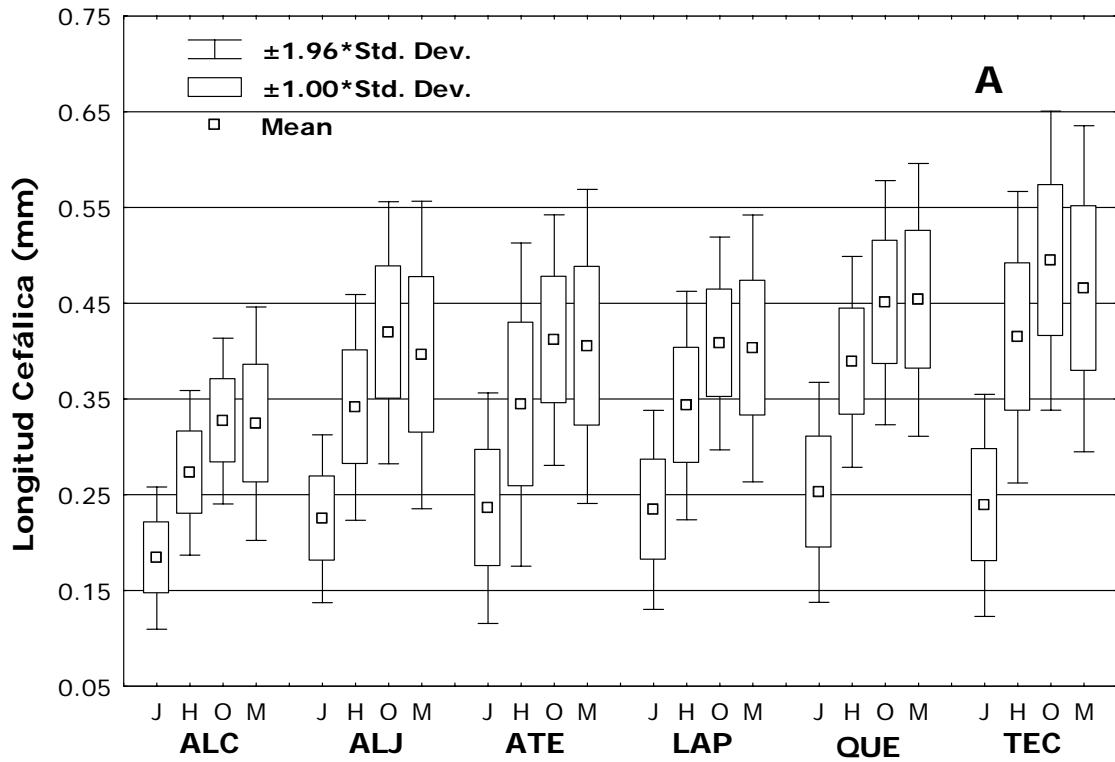


FIGURA 11. Promedio anual y desviación estándar de la longitud cefálica (A) y longitud total (B) (mm) para las cuatro categorías de *H. azteca* (J= juveniles, H= hembras, O= hembras ovígeras, M= machos) de los seis lagos maars en el estado de Puebla; (ALC= Alchichica, ALJ= Aljojuca, ATE= Atexcac, LAP= La Preciosa, QUE= Quechulac y TEC= Tecuitlapa).

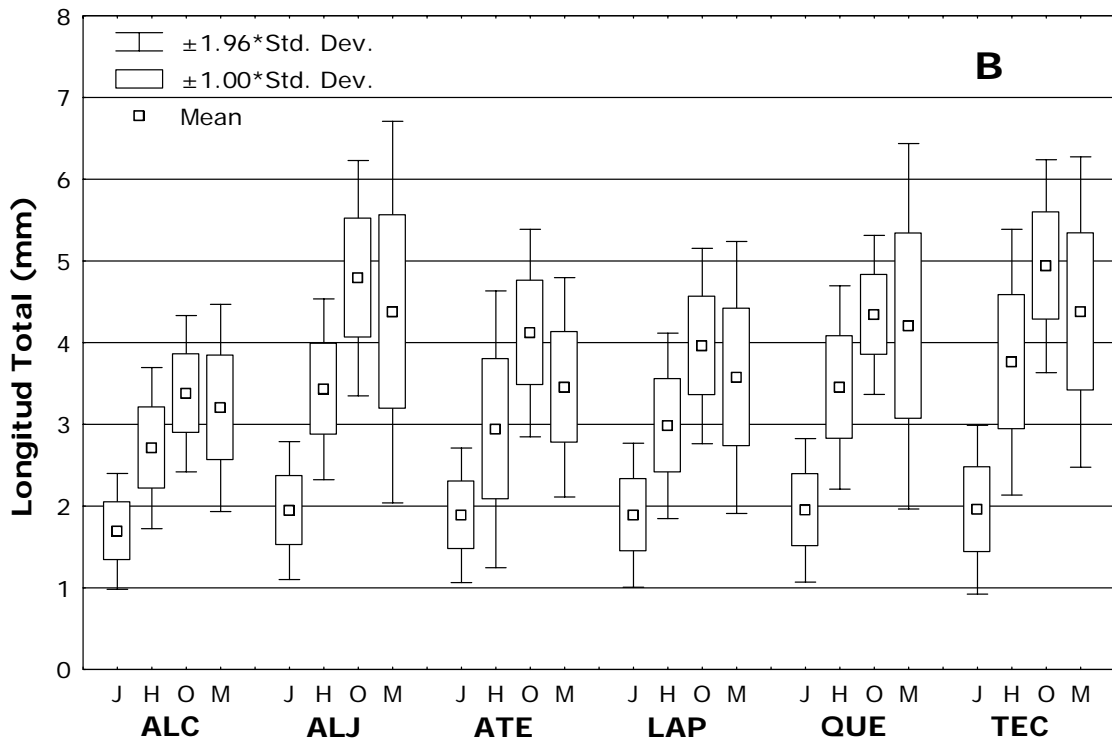
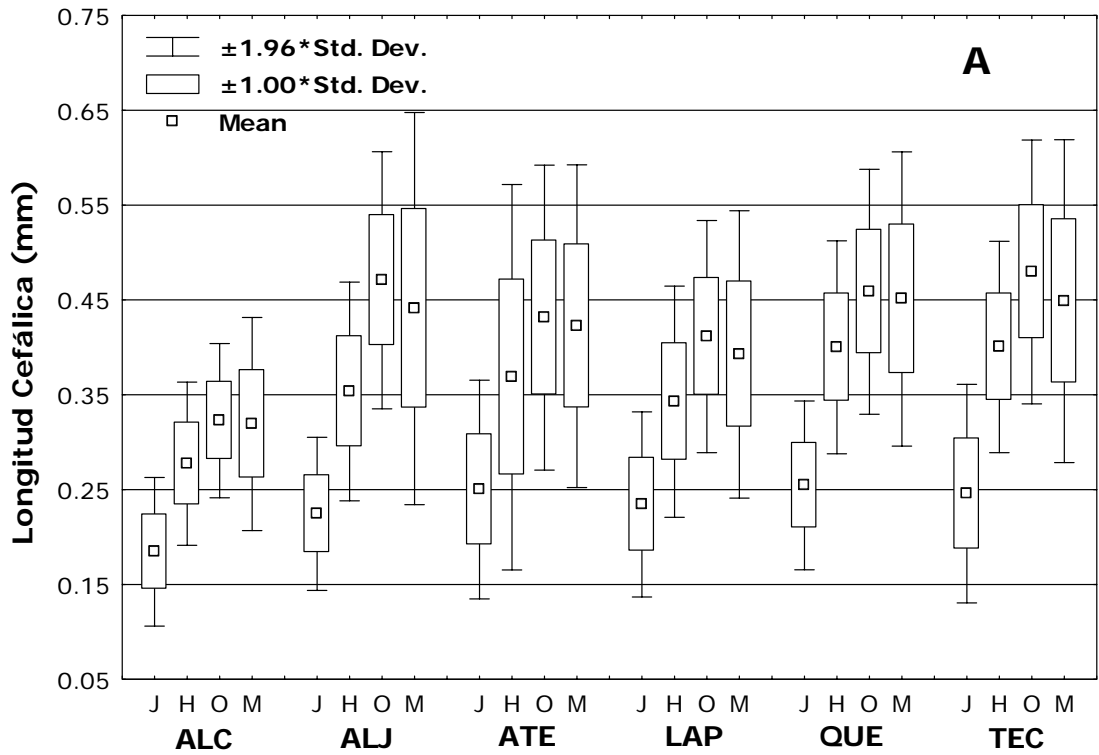


FIGURA 12. Longitud cefálica (A) y longitud total (B) (mm) para las cuatro categorías (J= juveniles, H= hembras, O= hembras ovígeras, M= machos) de los seis lagos maars en el estado de Puebla en la época de estiaje.; (ALC= Alchichica, ALJ= Aljojuca, ATE= Atexcac, LAP= La Preciosa, QUE= Quechulac y TEC= Tecuitlapa).

Para la época de lluvias (Fig. 13) los juveniles [0.183 ± 0.036 mm (1.685 ± 0.333 mm)], hembras [0.269 ± 0.042 mm (2.659 ± 0.526 mm)] y hembras ovígeras [0.327 ± 0.047 mm (3.385 ± 0.522)] más pequeños se localizaron en Alchichica, al igual que en la época de estiaje. Con respecto a los machos, los organismos más pequeños se determinaron en el caso de la longitud cefálica en Alchichica (0.324 ± 0.065 mm) y para la longitud total las tallas más pequeñas estuvieron en Atexcac (3.056 ± 0.651 mm). En contraparte, y a excepción de los juveniles, las tallas de las categorías restantes fueron más elevadas en Tecuitlapa con hembras [0.431 ± 0.095 mm (4.469 ± 1.234 mm)], hembras ovígeras [0.507 ± 0.085 mm (5.487 ± 0.865 mm)] y machos [0.491 ± 0.081 mm (5.003 ± 0.970 mm)]. Para el caso de los juveniles, la longitud cefálica más alta se registró en Quechulac (0.251 ± 0.066 mm), y la longitud total en Aljojuca (1.967 ± 0.498 mm).

PROPORCIONES SEXUALES (MACHOS : HEMBRAS)

La proporción de sexos en todos los lagos y en ambas épocas, estuvo dominada por las hembras. La dominancia fue mayor en Tecuitlapa a lo largo del año y en cada una de las épocas; esto es, por cada macho presente hubo una correspondencia de 3.25 (anual), 3.13 (estiaje) y 3.47 (lluvias) hembras. La proporción más baja se encontró en Atexcac con 1.33 en un promedio anual, 1.20 en estiaje y 1.49 durante la época de lluvias.

PROPORCIÓN HEMBRAS : HEMBRAS OVÍGERAS

Del total de las hembras cuantificadas (hembras y hembras ovígeras), con excepción de La Preciosa en la época de lluvias (51.71%), las hembras presentaron más organismos durante el ciclo anual y en ambas épocas de muestreo (Tabla 18).

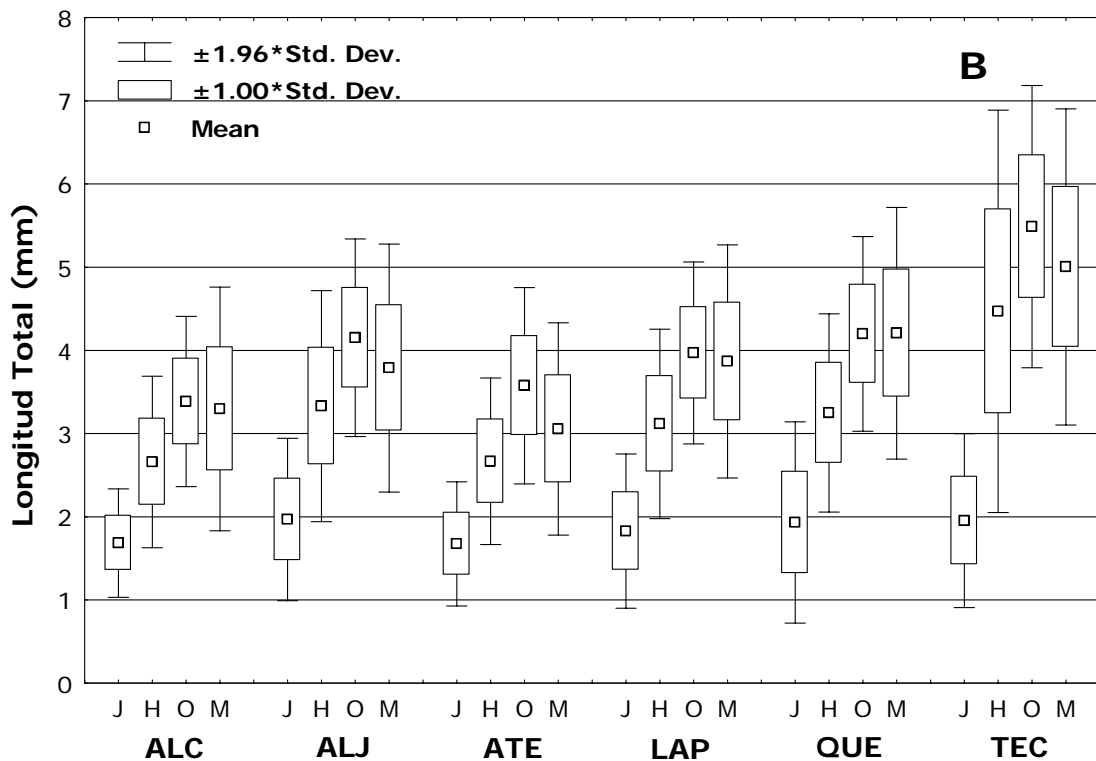
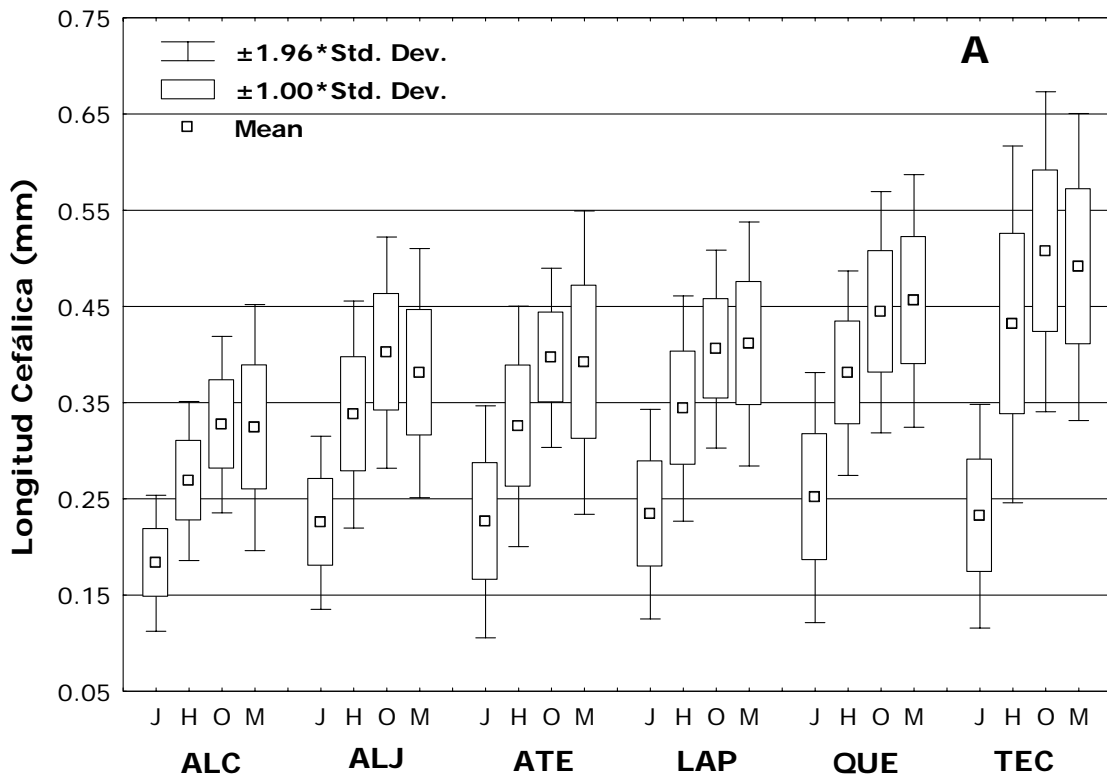


FIGURA 13. Longitud cefálica (A) y longitud total (B) (mm) para las cuatro categorías (J= juveniles, H= hembras, O= hembras ovígeras, M= machos) de los seis lagos maars en el estado de Puebla en la época de lluvias.; (ALC= Alchichica, ALJ= Aljojuca, ATE= Atexcac, LAP= La Preciosa, QUE= Quechulac y TEC= Tecuitlapa).

FERTILIDAD

El número de huevos que presentaron las hembras ovígeras fue entre 1 y 30; por cada hembra se puede esperar encontrar entre 5 ± 3 y 8 ± 6 huevos durante el ciclo anual; entre 5 ± 3 y 13 ± 8 en la época de estiaje; y en la época de lluvias entre 5 ± 3 y 7 ± 4 .

No es posible establecer una relación entre el tamaño del organismo y el número de huevos presentes debido a la pérdida evidente de éstos durante la captura y separación, ya que el tamaño del marsupio que presentaban no correspondía al número de huevos encontrados. En promedio, el número de huevos fue semejante tanto anual como por época de muestreo (estiaje y lluvias) (Tabla 19).

RELACIÓN AMBIENTE–ORGANISMO

La evaluación de los factores ambientales de la zona litoral de los lagos maars no pudo llevarse a cabo con la misma frecuencia (en espacio y tiempo) que el muestreo biológico. Con base en lo anterior, no fue posible aplicar un análisis de correlación de Spearman -como se tenía planeado- para determinar el posible efecto que las variables ambientales -determinadas en la zona litoral de los lagos maars- pudieron ejercer sobre la variación de la estructura de la población de los anfípodos (densidad y biomasa)

Hyalella azteca estuvo presente en el amplio intervalo de variables ambientales que muestran los lagos maars de Puebla. En cuanto a pH se encontró entre 8.4 (Atexcac) y 9.8 (Tecuitlapa); desde aguas dulces ($0.1 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ en Quechulac y Aljojuca) hasta hiposalinas ($7.4 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ en Alchichica); los organismos se presentaron en aguas templadas (desde $17.5 \text{ }^\circ\text{C}$ en Quechulac hasta $24.9 \text{ }^\circ\text{C}$ en Alchichica) y bien oxigenadas (desde $4.9 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en Aljojuca hasta $12.3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en Alchichica).

Las características del sedimento habitado por *H. azteca* estuvo compuesto principalmente por materiales finos (limos y arcillas), aunque la textura predominante fue la arenosa; el contenido de materia orgánica varió de 1.5% hasta 13.6%. Los organismos fueron encontrados habitando en un amplio rango de tipos de vegetación (i.e., macrofitas emergentes, macrofitas sumergidas y algas bentónicas) y de cobertura vegetal (desde sustratos desnudos hasta totalmente cubiertos por vegetación).

DISCUSIÓN

ABUNDANCIA

En los lagos maars de Puebla el anfípodo *H. azteca* se encuentra entre las tres especies principales que constituyen el bentos de la zona litoral, contribuyendo con el 90% de la abundancia (Alcocer 1995, Alcocer *et al.* 2002) y a lo largo del ciclo anual. Los anfípodos también son un componente importante en la comunidad del lago Marion; son los organismos más abundantes del macrobentos seguidos de dípteros que son abundantes pero de forma estacional, no así los anfípodos que son relativamente abundantes durante todo el año (Mathias 1971). *H. azteca* es un anfípodo de amplia distribución y de importante abundancia en los lagos dulceacuícolas, hipo y mesohalinos (Timms *et al.* 1986, Alcocer *et al.* 2002)

DENSIDAD

Los valores de densidad de los anfípodos determinados para la zona litoral de los lagos maars de Puebla solo son comparables cuando se consideran los valores de densidad por categoría y estación de muestreo. Aikins & Kikuchi (2001) determinaron para la laguna Gamo, Japón, un total de 4 especies con una densidad máxima de 16,363 ind·m⁻² (julio) y mínima de 501 ind·m⁻² (diciembre). Naleoa *et al.* (1988 in Fitzgerald & Gardner 1993) reportaron al anfípodo *Diporeia hoyi* del lago Michigan en densidades de 11,400 ind·m⁻², cifras comparables con las densidades anuales encontradas en este estudio (i.e. > 13,000 ind·m⁻²). Mathias (1971) encuentra que las densidades de *H. azteca* en zonas someras (menos de 0.3 m) alcanzan hasta los 5,000 ind·m⁻² y decrecen 10 veces entre los 0.5 y 3 m.

Reid & Wood (1976) determinaron para el lago Simcoe, Ontario, que la densidad de anfípodos es mayor en la zona litoral -hasta los 10 m de profundidad-, con un promedio de entre 112 y 138 ind·m⁻², disminuyendo conforme aumenta la

profundidad. Alcocer (1988), para el lago de Chapultepec, México; Pickard & Benke (1996) para un pequeño estanque en el sureste de los Estados Unidos; y Mathias (1971) para el lago Marion en Columbia Británica, reportaron densidades más bajas de *H. azteca* con 2-12 ind·m⁻², 904 ind·m⁻² y 1,952 ind·m⁻², respectivamente. En profundidades superiores a los tres metros, las densidades de los anfípodos fueron más constantes, con alrededor de 100 ind·m⁻². Los valores de densidad de las zonas someras en el lago Marion son más parecidos a los encontrados de forma anual y estacional en el caso de La Preciosa y Quechulac (densidad anual) y La Preciosa y Tecuitlapa (época de estiaje).

En la laguna Gamo (Aikins & Kikuchi 2001), las densidades más altas de anfípodos se presentaron en el verano (junio y agosto), mientras que para los lagos del presente estudio los valores de densidad para *H. azteca* fueron los más bajos durante la época de lluvias. Es preciso mencionar que las densidades de los anfípodos de la laguna de Gamo fueron de 6,282 ± 2,581.6 ind·m⁻² para *Corophium uenoi* y 221 ± 198.3 ind·m⁻² para *Grandidierella japonica*, mientras que *H. azteca* en los lagos maars de Puebla estuvieron entre 395 y 13,208 ind·m⁻². Por otro lado, las densidades en invierno se presentaron en un rango de 2 ± 0.9 y 914 ± 304.7 ind·m⁻², mientras que en este estudio, con excepción de Alchichica (225 ind·m⁻²) y Aljojuca (364 ind·m⁻²) en donde las densidades de *H. azteca* se encuentran por debajo del valor más alto para esta época en la laguna Gamo, los lagos restantes tuvieron valores de densidad muy por arriba de los que encontraron Aikins & Kikuchi (2001).

Al igual que lo determinado por France (1993) para los lagos de la parte Cental de Ontario, la población de *Hyalella* está constituida principalmente por organismos juveniles de entre el 32 y 64% de la población. En los lagos en estudio, los juveniles también fueron los dominantes, aportando entre el 43 y el 53% de la población de *H. azteca*.

BIOMASA

Son muy pocos los trabajos en los que se calcula la biomasa de los anfípodos, a pesar de que estos organismos conforman en muchas ocasiones, la mayor parte de la biomasa de la comunidad macrobentónica (Schram 1986). *H. azteca* y otras varias especies de *Gammarus* dominaron la biomasa de macroinvertebrados bentónicos en las áreas someras de los Grandes Lagos St. Lawrence (Barton & Hynes 1976, Clemens 1950, Winnell & Jude 1987 todos en Borgmann & Munawar 1989). En el estudio realizado para el lago Marion, Columbia Británica, Mathias (1971) determinó que *H. azteca* en aguas someras (0–1.5 m) presentó un valor de 0.2113 mg PS·m⁻² (2191 ind·m⁻²) para el otoño; aumentando a 0.4102 mg PS·m⁻² (781 ind·m⁻²) para la siguiente primavera. Haciendo una estimación entre la diferencia en el número y tamaño de los organismos entre el otoño y la primavera calculó que en el invierno el peso promedio fue de 0.1989 mg PS·m⁻² (1486 ind·m⁻²). En los lagos maars los valores de biomasa estuvieron muy por encima a los mencionados, aún para Alchichica y Aljojuca, donde los valores de biomasa fueron los más bajos en la época de estiaje [35.52 mg PS·m⁻² (225 ind·m⁻²) y 81.88 mg PS·m⁻² (395 ind·m⁻²)] y para la época de lluvias [54.56 mg PS·m⁻² (395 ind·m⁻²) y 202.86 mg PS·m⁻² (202 ind·m⁻²)].

Los organismos con una talla cercana a 1 mm en los lagos maars correspondió a los juveniles, en Alchichica estos organismos presentaron una talla promedio de 1.685±0.348 mm de longitud correspondiente a un peso de 0.013 mg; en Aljojuca la talla fue de 1.962±0.482 mm, y un peso de 0.022 mg, estos valores de biomasa son igualados a los encontrados por Othman & Pascoe (2001). En aquellos casos de este estudio, donde los anfípodos presentaron más de 3 mm de longitud total, los valores de biomasa fue menor a lo reportado por Othman & Pascoe (2001), como es el caso de las hembras ovígeras en Alchichica 3.402±0.505 mm (0.055 mg), las hembras 4.084±1.089 mm (0.105 mg), y hembras ovígeras 5.237±0.825 mm (0.162 mg) en Tecuitlapa, así como los machos en Atexcac con 3.221±0.688 mm (0.100 mg) y en Tecuitlapa con 4.621±1.013 mm (0.141 mg).

CATEGORÍAS

Diversos autores han demostrado que tanto el crecimiento como el desarrollo de los anfípodos están afectados por varios factores ambientales, particularmente la temperatura (Bovee 1950, Cooper 1965, De March 1977, 1978), el fotoperíodo (De March 1977), el oxígeno disuelto (Nebeker *et. al.* 1992), el pH (De March 1978, Pilgrim & Burt 1993) y la calidad del alimento (Hargrave 1970a, Morre & Farrar 1996, Wellborn 1994a, b). Al parecer, las condiciones ambientales en la zona litoral de los lagos maars de Puebla se encuentran en los intervalos requeridos por *H. azteca* ya que se presentan organismos desde juveniles hasta adultos durante todo el ciclo de muestreo, siendo los primeros dominantes. Lo anterior contrasta con lo encontrado por Mathias (1971) en el lago Marion, en donde la producción de huevos y juveniles ocurre a finales de la primavera e inicio del verano alcanzando el estado adulto hasta el otoño; además, éstos no se reproducen hasta el año siguiente para posteriormente desaparecer de la población. El ciclo de vida de *Hyaella* en el lago Ontario ha sido objeto de varios estudios. Diversos autores han encontrado que *Hyaella* es estrictamente univoltínica (Hargrave 1970b, Mathias 1971) y en muy pocas ocasiones puede ser bivoltínica (Biette 1969 en France 1993) o incluso trivoltínica (Edwards & Cowell 1992 en France 1993). Stephenson (1986, en France 1993) considera que la población de *Hyaella* en el lago Ontario Central es estrictamente bivoltínica. La constante presencia de organismos juveniles junto con organismos adultos y hembras reproductivamente activas (hembras ovígeras) durante todo el ciclo anual de muestreo en los lagos maars, hace suponer que estas poblaciones de anfípodos presentan un comportamiento multivoltínico.

TALLAS

Observaciones realizadas por De March (1978) sobre el tamaño que adquiere *H. azteca* sugirió que éste depende del tipo de alimento y que además está inversamente relacionado con la temperatura, ya que un cambio de ésta durante las etapas tempranas del estadio juvenil puede implicar modificaciones en el tamaño,

los tamaños más grandes se presentaron en temperaturas bajas entre 10 y 15 °C. En los anfípodos de los lagos maars el tamaño en el adulto aparentemente no está correlacionado con la temperatura; contrariamente a lo antes mencionado, los organismos más grandes -en términos generales- se presentaron en la época más cálida que corresponde al estiaje. Sin embargo, es posible que las temperaturas más altas en los lagos de Puebla hayan propiciado un estado de desarrollo o maternidad temprana, ya que como se mencionó anteriormente, siempre se encontraron organismos juveniles. Hay que considerar entonces que cuando los organismos se comienzan a reproducir tempranamente la talla que alcanzan es menor porque la energía la invierten en la reproducción y no en crecimiento (Strong 1972, France 1992, Wellborn 1994b).

Emlen & Oring (1977 en Wen 1993) reportaron que los juveniles presentan tallas de longitud cefálica de 0.32-0.60mm. En el lago Marion, Columbia Británica, los juveniles de *H. azteca* presentaron valores medios de longitud cefálica de 0.416, 0.398 y 0.360 mm en aguas someras (0-1.5 m), medias (1.5–3.0 m) y profundas (3.0–4.0 m), respectivamente, (Mathias 1971), mientras que en los lagos maars los juveniles presentaron tallas más pequeñas (0.18-0.25 mm). La diferencia de tamaños en el trabajo de Mathias (1971) es debido en parte a las bajas temperaturas (10 °C) en las zona más profunda; en los lagos maars, al parecer, este factor no es la causa que determina el tamaño de forma directa, porque las temperaturas más bajas que se registraron fueron alrededor de 17 °C, haciendo mención de que los valores ambientales solo se tomaron de forma puntual una vez al día y es muy probable que en la noche la temperatura descienda.

De March (1978) en forma experimental demostró que a temperaturas de entre 18 y 23 °C los machos adultos presentaron un rango de longitud cefálica entre los 0.57 ± 0.07 y 0.67 ± 0.06 mm de longitud cefálica, mientras que las hembras a las mismas temperaturas estuvieron en el orden de 0.48 ± 0.06 y 0.59 ± 0.06 mm; ambos madurar entre 32 y 46 días. A los cinco meses de edad de los organismos, el incremento en la longitud cefálica a las mismas temperaturas es de entre 0.77 ± 0.12 y 0.80 ± 0.04 mm para los machos y de entre 0.66 ± 0.06 y 0.72 ± 0.06 mm para las hembras. Las longitudes cefálicas tanto de los machos como de las

hembras ovígeras que se registraron en los lagos maars fueron más pequeñas a los antes mencionados. Las longitudes de los machos están en un rango de entre 0.32 ± 0.06 y 0.47 ± 0.09 mm mientras que en las hembras ovígeras fue de entre 0.33 ± 0.04 y 0.49 ± 0.08 mm.

Autores como Kruschwitz (1978), Lindeman & Momot (1983) y France (1993) han determinado que los organismos adultos alcanzan la madurez por arriba de 0.45 mm de longitud cefálica durante el verano, aunque Cooper (1965) y Richman (1986, en France 1993) reportan un intervalo de maduración de entre 0.20 y 0.35 mm. Estos últimos valores son muy semejantes a los encontrados en el presente estudio ya que los organismos considerados como adultos presentaron longitudes cefálicas promedio anual alrededor de 0.32-0.49 mm y no se encontraron diferencias importantes en cada una de las épocas (0.32-0.48 mm en estiaje y 0.32-0.51 mm en lluvias). Para Emlen & Oring (1977, en Wen 1993) el intervalo del tamaño en la longitud cefálica para los anfípodos adultos con edades de 1 o más años fue de 0.58-0.82mm, valores superiores a los encontrados en el presente trabajo.

Geisler (1944) y Kruschwitz (1978) reportaron tallas de longitud para *H. azteca* entre 4 a 6 mm en los organismos adultos, valores que son semejantes a los encontrados en el presente estudio; las tallas más grandes de machos se encontraron en Tecuitlapa con un intervalo de 3.22 ± 0.69 a 4.62 ± 1.01 mm (anual). De las dos categorías de hembras reconocidas en este trabajo, las hembras ovígeras fueron las de mayor talla alcanzando una longitud de 3.40-5.24 mm. Tanto para los machos como para las hembras las tallas encontradas en este estudio son más pequeñas que las determinadas por Bousfield (1973) que considera una longitud total para *H. azteca* de 8 mm para los machos adultos y de 6 mm para las hembras adultas. González (2003) presenta tamaños de longitudes para diferentes especies del género *Hyalella* (Tabla 20) y haciendo una comparación con los valores obtenidos para *H. azteca* en los lagos maars, las longitudes de los organismos en estos sistemas son más pequeños tanto en machos como en hembras, como se puede apreciar en la tabla 20 donde las tallas de los machos más grandes en los lagos maars son de alrededor de los 4.62 mm (Tecuitlapa) y las hembras ovígeras,

que es la categoría más grande de las hembras, es de 5.24 mm; y los valores más pequeños que reporta González son de 6.9 mm (machos) y 5.5 mm (hembras) para la especie *H. cocha*.

Othman & Pascoe (2001), en su estudio de crecimiento y reproducción de *H. azteca* en condiciones de laboratorio, encontraron una diferencia significativa ($p < 0.01$) entre el tamaño de machos (6.5 mm) y hembras (5.8 mm) adultos, lo cual se confirma para los organismos encontrados en los lagos maars de Puebla. Por lo general, los machos adultos son de mayor tamaño que las hembras. Diversos autores han explicado que la diferencia en tamaño entre sexos está dada por la talla a la cual los organismos se aparean. Esto es, los machos de tallas grandes se aparean con hembras de igual o similar talla para tener una mayor probabilidad de fertilización. El apareamiento de *H. azteca* involucra un desarrollo complejo para llevar a cabo la precopulación en donde existe una competencia por la posesión de hembras (Kruschwitz 1972, Wen 1992a). Brinkhead & Clarkson (1980) y Greenwood & Adams (1984 ambos en Wen 1993) han propuesto que las parejas deben ser homogéneas en cuanto a su tamaño, teniendo como resultado que los machos alcancen un tamaño mayor para poder transportar o sostener a las hembras grandes mientras se aparean teniendo la ventaja de maximizar la fertilización, mientras que en las parejas de menor tamaño la ventaja es un gasto energético menor en la locomoción.

La selección natural, a través de la depredación, juega un papel importante en el entorno de muchos aspectos de la biología de la presa, incluyendo la tasa de desarrollo, el tamaño del cuerpo, el nivel de desarrollo, los patrones ontogenéticos de reproducción, los patrones de movimiento y la morfología (Wellborn 1994a). De igual forma, el tamaño del cuerpo de cada individuo es el resultado de la interacción entre el organismo con los componentes ambientales físicos y biológicos (Wellborn 1994b). El potencial reproductivo puede aumentar conforme el tamaño del cuerpo como es posible observar en algunas especies de anfípodos, este desarrollo implica que la maduración puede demorarse hasta alcanzar un tamaño más grande, que en algunas ocasiones es mucho más favorable para la fertilización. Una demora en la maduración es esperada cuando el beneficio en el incremento de las futuras

fecundidades es mayor que la pérdida de la reproducción presente, teniendo como base la diversificación de recursos de la reproducción para el crecimiento. En los hábitats acuáticos lénticos, las poblaciones de *Hyalella* están aisladas y la variación en el tamaño del cuerpo y las características en las historias de vida entre las poblaciones son comunes (Strong 1972, France 1992, Wellborn 1994b). Existen dos posibles explicaciones para las tallas pequeñas de los anfípodos de Alchichica y Atexcac. La primera de ellas se basa en la presencia de las poblaciones ícticas – depredadores- en Alchichica. Flores (1998) encontró que el pez *Poblana alchichica* consume anfípodos como parte de su dieta, siendo un componente principal en las tallas pequeñas y especialmente durante la época de mezcla (época de estiaje). Es posible que la presencia de depredadores como el pez *Poblana alchichica*, así como la de distintas aves y anfibios (*Ambystoma taylori*), sea un factor biológico que influya en el tamaño de los anfípodos, ya que las tallas registradas en este lago fueron las más pequeñas y estadísticamente existe una diferencia significativa ($p \leq 0.05$) con los demás lagos, excepto con Atexcac. En este no existen peces pero sí anfibios (*Ambystoma tigrinum*) y aves. La segunda explicación se basa en la diferencia de salinidad que presentan Alchichica y Atexcac más alta, con relación al resto de los lagos. Se ha reportado (Williams 1981, Williams *et. al.* 1990) que la salinidad es un factor importante para la distribución de las especies.

DESARROLLO REPRODUCTIVO

La etapa de reposo reproductivo -que ocurre típicamente en los meses de invierno- implica un cese total del desarrollo de los huevos así como de la conducta reproductiva. No se conoce si la etapa de reposo reproductivo ocurre solo en las hembras o en ambos sexos. Esta etapa puede no presentarse o hacerlo en algún momento dentro de la fase adulta (De March 1977). Las observaciones realizadas en laboratorio y campo indican que la intensidad de luz, el fotoperiodo, la temperatura y posiblemente el alimento afectan la tasa reproductiva de *H. azteca*. Los resultados de los experimentos sugieren que a 20°C se induce y concluye la etapa de reposo reproductivo. Mientras que entre 10 y 15°C existe un retraso en

éstas (De March 1977). De acuerdo a lo anterior, los anfípodos de los lagos maars probablemente no presentaron reposo reproductivo ya que durante la época de temperaturas más bajas se encontraron hembras ovígeras con un número de entre 20 y 30 huevecillos.

FECUNDIDAD (NÚMERO DE HUEVOS)

Diversos factores ambientales afectan el desarrollo y reproducción de *H. azteca*. Embury (1911), Bovee (1949, 1950), Cooper (1965), Strong (1972), De March (1977, 1978) y Wen (1992b) encontraron que el tiempo de maduración y tamaño de los adultos es afectado por la temperatura. El fotoperiodo determina si se presenta o no la fase de reproducción, mientras que la temperatura controla la tasa de la misma (Strong 1972). El tiempo de producción de huevos varía de acuerdo al estado de madurez de los organismos. Othman & Pascoe (2001) en organismos cultivados en laboratorio, cuantificaron un promedio de 9 neonatos por cada hembra (rango 3-7). Dehdashti & Lightner (1991) demostraron que las hembras adultas producen de 15 a 17 individuos en un periodo menor a los 14 días en su primera generación y después necesitan de 35 ± 0.8 días para su segunda generación. De los trabajos que indican el número de huevos encontrados en hembras de *H. azteca*, Mathias (1971) cuantificó 34.7 (aguas someras), 41.5 (aguas medias) y 42.8 (aguas profundas) huevos por hembra de *H. azteca* en el Lago Marion, COLUMBIA BRITÁNICA, De March (1978) reportó que las hembras adultas pueden producir entre 1 y 30 huevos dependiendo del tamaño de la hembra. Geisler (1944) encontró un promedio de 18 huevos por marsupio en los meses cálidos

El número de huevos también está correlacionado con el tamaño de las hembras maduras, éstas pueden producir entre 1 y 30 huevos en cada marsupio dependiendo de su tamaño (Strong 1972, De March 1981). El tiempo de incubación depende de la temperatura, los huevos tardan en incubarse entre 10 y 20 días a una temperatura de 20°C (Bovee 1950, Cooper 1965). Sin embargo, De March

(1978) encontró que a 10°C los huevecillos tardan alrededor de 59 días mientras que a 18-23°C el periodo es de entre 33 y 90 días.

En el caso del presente estudio el número de huevecillos determinado varió de 1 a 30. Sin embargo, la cuantificación de los mismos en cada marsupio fue un tanto relativa ya que hubo pérdida de algunos embriones durante la manipulación de los organismos, en ocasiones se encontraron huevecillos sueltos en el sedimento. Adicionalmente, la revisión cuidadosa de los sacos ovígeros sugirió que el tamaño de los mismos correspondería a un número diferente de huevos. Othman & Pascoe (2001) encontraron una correlación lineal significativa ($p < 0.05$) entre la longitud de las hembras adultas y el número de huevos presentes (media 5.8 mm, rango 4.9-6.8 mm; $r = 0.598$). Esta misma observación fue hecha por Cooper (1965) y Wen (1992b), quienes encontraron que el tamaño del marsupio en las hembras está estrechamente correlacionado con el tamaño de las mismas. Solo por observaciones directas bajo el microscopio se apreció que en las hembras adultas con huevecillos más grandes el número de éstos los mismos fue mayor y en algunas ocasiones también de mayor tamaño.

PROPORCIÓN DE SEXOS MACHOS:HEMBRAS

Borgman & Munawar (1989) mencionan que la densidad poblacional tiene una relación inversa y significativa con la fecundidad. En una población de *H. azteca*, Moore & Farrar (1996) redujeron la cantidad de alimento y determinaron que el desarrollo y la reproducción se ven afectados; además, demostraron que se presenta un retraso en la maduración sexual y un descenso en la proporción machos:hembras. La reducción en la proporción sexual sugiere el incremento en la susceptibilidad de los machos, reduciendo su proporción. Los machos de *H. azteca* pueden madurar más rápidamente que las hembras, como sucede en algunos otros anfípodos, entonces la tasa de mortalidad se acentúa en los machos que mueren tempranamente como respuesta al incremento en los niveles de estrés, vía la reducción de la cantidad de alimento. El retraso en la maduración sexual y la

disminución en la proporción machos:hembras pueden reducir la oportunidad de reproducción presentando un arreglo con una supervivencia total baja y una reducción en el tamaño de maduración sexual para eliminar la reproducción cuando existen proporciones bajas. Lo anterior podría ser una posible explicación a la diferencia de proporciones en los sexos que se presenta en los lagos maars de Puebla aunque no fue posible establecerlo de forma estadística debido a que no se contó con un número suficiente de datos.

Hyalella azteca es un organismo con la capacidad de procrear y desarrollarse rápidamente en temperaturas altas (25°C) y largos fotoperiodos (Borgmann & Munawar 1989, Strong 1972). Strong (1972) estudió ocho poblaciones de *Hyalella* en Oregon y encontró que estas se reproduce entre los 12 y los 40°C; en los lagos de montaña (Suttle, Lost, Blair y Hunter Hot Springs) y en los costeros (Siltcoos, Sutton y Tahkenitch y Elbow) la reproducción ocurre durante los meses de verano cuando la temperatura es superior a los 12°C, ya que las bajas temperaturas extienden el periodo de incubación. Como se ha mostrado en los trabajos anteriores, la temperatura es uno de los factores que determina en cierta medida el periodo de reproducción, aunque hay que tomar en cuenta que dichos trabajos fueron realizados en zonas templadas con un marcado periodo de estacionalidad, donde las temperaturas fluctúan en un amplio intervalo y los organismos se ven obligados a presentar periodos de reposo en su desarrollo.

Los anfípodos de este estudio no presentaron a lo largo del ciclo de muestreo una etapa de reposo o periodo en la que solo se cuantificaran organismos juveniles o adultos. A pesar de que las temperaturas registradas en estos lagos fluctuaron entre los 17.5 y 24.9°C (seguramente el intervalo es más amplio) y entran dentro de los rangos marcados por Strong (1972), las estaciones no son tan extremas como en otros sitios y siempre se presentaron organismos tanto juveniles como adultos.

AMBIENTE-ORGANISMO

Estudios previos realizados con *H. azteca* han demostrado que su densidad y abundancia puede depender de factores ambientales tales como la temperatura (Edwards & Cowell 1992, Pilgrim & Burt 1993), el pH (Stephenson & Mackie 1986, France 1987, France & Stokes 1987, Pilgrim & Burt 1993), la química del agua y del sedimento (Stephenson 1986 in France 1993, Gibbons & Mackie 1991), así como la profundidad y el tipo de vegetación presente (Mathias 1971, Lindeman & Momot 1983, Pickard & Benke 1996, Reid & Wood 1976).

TEMPERATURA

La distribución de *H. azteca* cerca del fondo está en función de la temperatura del agua. Geisler (1944) sugiere que el desarrollo de esta especie está directamente relacionado con la temperatura. El tamaño de maduración tanto para hembras como para machos de *H. azteca* en el lago Erick, Manitoba, parece estar determinado por la temperatura durante su desarrollo. Una temperatura de entre 10 y 15°C produce animales relativamente grandes pero al mismo retrasa su desarrollo reproductivo. Las temperaturas entre 20 y 23°C producen organismos relativamente pequeños, mientras que a 18°C se producen animales de tamaño intermedio. Los tiempos de maduración y de desarrollo embrionario estuvieron inversamente relacionados con la temperatura (De March 1977). A pesar de lo anterior, parece ser que en los lagos maars de Puebla no se presentó ninguna relación entre la temperatura y el tamaño o desarrollo de *H. azteca*. Se requeriría de trabajo experimental para poder comprobar si existe o no una correlación entre ambas variables.

SALINIDAD

Con relación a la salinidad, Timms *et al.* (1986) consideran que *H. azteca* es un organismo típicamente dulceacuícola, pero que puede tolerar condiciones de salinidad de 5.5–22.5 g·L⁻¹. Así mismo, en el estudio que Colburn (1988) realizó

sobre diversos cuerpos atalasoalinos (3 a $25 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$) de Death Valley, California, entre otros organismos reportó a *H. azteca*. Los lagos maars de la Cuenca Oriental presentan un gradiente de salinidad muy amplio y siguiendo el criterio de Williams (1981) quien considera que por debajo de los $3 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ de salinidad son sistemas dulces y por arriba de éste son salinos, los lagos en estudio son considerados desde dulceacuícolas (Aljojuca, La Preciosa, Quechulac y Tecuitlapa) hasta aquellos con salinidades por arriba de los $6 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ (Alchichica y Atexcac). Al parecer, la salinidad no es –por lo menos el único- factor que determine la densidad, biomasa y talla de *H. azteca* en los lagos maars, ya que los valores más altos tanto de densidad como de biomasa se presentaron en Atexcac seguido de Quechulac siendo el primero un lago salino y el segundo dulceacuícola. Si embargo existe la posibilidad de que la salinidad sea el factor determinante en el tamaño de *H. azteca* en Atexcac y Alchichica, donde los organismos son más pequeños; porque si se compara con los organismos encontrados en Tecuitlapa, que es un lago dulceacuícola, las tallas son más grandes, por arriba de los 4.5 mm para los organismos adultos. Al igual que para la temperatura, se requiere de trabajo experimental para evaluar los efectos de esta variable sobre *H. azteca*.

pH

Diversos autores como Stephenson & Mackie (1986) han determinado que en lagos con valores de pH por debajo de 5.6 , *H. azteca* está ausente; sin embargo, los mismos autores sugieren que la eliminación de *H. azteca* en lagos acidificados puede ser debida más bien a la solubilización de sustancias tóxicas que actúan durante el periodo de su nacimiento. La disminución del pH de los lagos Crosson & Heney (France & Stokes 1987) por debajo de 5.0 para adultos y de 5.5 para juveniles de *H. azteca*, es causante del incremento en su mortalidad. La información anterior indica que el pH ácido es más importante para determinar la presencia o la ausencia de *H. azteca*. Los lagos maars de la Cuenca Oriental presentan un pH básico y estable a lo largo del año, por lo que no debe representar un problema para la presencia y desarrollo de esta especie de anfípodo.

VEGETACIÓN

Los anfípodos, por su gran tamaño, deben de encontrarse en sitios que ofrezcan protección contra sus depredadores (peces, aves, insectos acuáticos y anfibios), habitando principalmente entre las macrofitas. Sin embargo, la relación entre los sustratos primarios (algas) y los anfípodos es susceptible a cambios estacionales de biomasa y el estado fisiológico de la especie en relación a los factores ambientales, como la temperatura y la radiación solar (Aikins & Kikuchi 2001). El desarrollo de la vegetación (macrofitas y algas filamentosas) ofrece diversas oportunidades para el crecimiento de algunos organismos del bentos, proporcionando la oportunidad de ocupar niveles superiores en una estratificación vertical, sobre todo en la zona litoral (Mathias 1971, Reid & Wood 1976). Trabajos como los de Mathias (1971) y Hargrave (1970a, b, c) establecen que existe una relación entre la densidad de los organismos y la vegetación en el lago Marion, Columbia Británica, particularmente por la presencia de *Potamogeton epihydrus*. Cooper (1965) encontró de igual forma una asociación (refugio y alimento) entre *H. azteca* y las raíces de las plantas acuáticas. En los lagos costeros de Oregón (Siltcoos, Sutton y Tahkenitch y Elbow) *Hyalella* es encontrada en grandes abundancias entre las comunidades de algas, desarrollándose sobre troncos, rocas y juncos, así como *Elodea* en aguas con profundidades menores a 2m. *Hyalella* se protege eficientemente entre los 5 y 10 mm superficiales de las densas algas (Strong 1972).

A pesar de que en la zona litoral de los lagos maars estudiados se presentaron diversas plantas acuáticas tanto sumergidas como emergentes, además de algas bentónicas, en el presente trabajo no se pudo establecer de forma estadística una correlación entre densidad y/o biomasa de anfípodos y la presencia de vegetación. Pero de forma visual aunado a la densidad y la biomasa, al parecer la presencia de las algas bentónicas y el microfitobentos en la zona litoral de los lagos, son la fuente más importante de materia orgánica para los organismos bentónicos, en especial de *H. azteca*, ya que en estos lagos la presencia de macrofitas sumergidas y algas bentónicas favorecieron la abundancia de estos organismos; como sugieren Lindeman & Momot. (1983) y Wen (1992b), el alimento

puede ser el factor más importante que afecta la densidad y distribución de *H. azteca*. Hargrave (1970a, b, c) aisló una población de *H. azteca* en la Columbia Británica, Canadá y demostró de forma experimental que el crecimiento de ésta está correlacionado con el incremento en la producción primaria epibéntica como parte fundamental en su dieta.

SEDIMENTO

Matsumasa (1994 en Aikins & Kikuchi 2001) ha demostrado que la estructura física de los sustratos es un factor importante que influye en gran medida en la densidad de los pequeños crustáceos. Hargrave (1970a 1970b 1970c) demostró que el desarrollo de *H. azteca* es afectado significativamente por diferentes cantidades de microflora en la dieta ya que prefiere seleccionar sedimento con alta concentración de microorganismos. Otros factores asociados al sedimento (amonio, sulfato de hidrógeno, pH, etc.) pueden también afectar el desarrollo y la reproducción.

En resumen, la ubicuidad de *H. azteca* en el amplio intervalo de variables ambientales presentes en los lagos investigados y la falta de correlación estadística, sugieren que la variación en densidad y abundancia de *H. azteca* es producto de la interacción de variables tanto ambientales como biológicas que a través de la presente investigación no pudieron ser comprobados. Para develar los factores que determinan la densidad y biomasa de *H. azteca* en los lagos maars de Puebla es necesario llevar a cabo experimentos que puedan demostrar la relación entre éstas variables y el organismo.

CONCLUSIONES

El gradiente ecológico presente en los lagos cráter de Oriental, expresado por la salinidad (lagos de agua desde dulce a salada) y el estado trófico (lagos desde oligo hasta eutróficos), no se vio reflejado en los anfípodos.

En cuanto a la composición, se encontró solo una especie de anfípodo habitando la zona litoral de los seis lagos cráter de Oriental, *Hyalella azteca*. Esta es la única especie –epígea- de anfípodos registrada para las aguas epicontinentales de México.

Respecto a la densidad y biomasa, los valores promedio más altos se presentaron en Atexcac (15,069 ind m⁻² y 4,052.68 mg PS m⁻², respectivamente) y los más bajos en Aljojuca (737 ind m⁻² y 136.67 mg PS m⁻², respectivamente). Sin embargo, Atexcac se ubica en la quinta posición en el gradiente de salinidad y la segunda en el de estado trófico, mientras que Aljojuca en la segunda y primera posiciones, respectivamente.

De las variables ambientales medidas, ninguna mostró una correlación significativa con la densidad ni con la biomasa de los anfípodos. Sin embargo, se presentó una tendencia a encontrar las mayores densidades y biomasa en los sustratos con mayor cobertura vegetal. La vegetación acuática proporciona alimentación y un sitio para la protección contra los depredadores y reproducción de los anfípodos.

El intervalo de variables ambientales medidas en los lagos cráter de Oriental no representa, al parecer, una limitante para el desarrollo de los anfípodos ya que los valores de densidad y biomasa registrados en éstos superan los citados en la literatura. Los valores registrados en la época fría de estío fueron superiores a los de la de cálida de lluvias.

En cuanto a la estructura de la población, los juveniles representaron el estadio de mayor abundancia. A diferencia de lo citado en la literatura en donde se menciona que los juveniles solo se presentan durante el verano, en los lagos cráter de Oriental se presentaron y fueron numéricamente dominantes a lo largo del ciclo anual. Es probable que las temperaturas más cálidas en estos lagos, así como disponibilidad de alimento propicien una reproducción continua (sin periodos de reposo reproductivo) y por ende la presencia de juveniles.

Las hembras superaron a los machos (1.33 a 3.25) en una proporción similar a lo registrado en la bibliografía. Lo mismo sucedió con el número de huevos en las hembras ovigeras (promedio 5±4 y hasta un máximo de 30 huevecillos por hembra).

LITERATURA CITADA

- Aikins S. & E. Kikuchi. 2001. Studies on habitat selection by amphipods using artificial substrates within an estuarine environment. *Hydrobiologia*. **457**: 77-86.
- Alcocer, J. 1988. Caracterización hidrobiológica de los lagos de Chapultepec, México. Tesis de Maestría (Oceanografía Biológica y Pesquera). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. 81pp.
- Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 106pp.
- Alcocer, J. & Escobar, E. 2005. On the ecology of *Caecidotea williamsi* Escobar-Briones & Alcocer (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from Alchichica saline lake, Central Mexico. *Hydrobiologia*. Aceptado
- Alcocer, J., E. Escobar-Briones, L. Peralta & F. Álvarez. 2002. Population structure of the macrobenthic amphipod *Hyalella azteca* Saussure (Crustacea: Peracarida) on the littoral zone of six crater lakes. En: Escobar-Briones, E & F. Álvarez eds. *Modern approaches to the study of crustacea*. 111-116.
- Alcocer Durand, J., O.A. Escolero Fuentes & L.E. Marín Stillman. 2004. Problemática del agua de la cuenca Oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. pp. 57-77. En: B. Jiménez & L.E. Marín (eds.), D. Morán, O. Escolero & J. Alcocer (coords.). *El agua en México vista desde la Academia*. Academia Mexicana de Ciencias. México. 403 pp.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar & M. Sánchez. 1997. The macrobenthic fauna of a former perennial and now episodically filled Mexican saline lake. *International Journal of Salt Lake Research* **5(3)**: 261-274.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez & G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**: 3166-3169.
- Alcocer, J., A. Lugo, M. R. Sánchez, M. Chávez & E. Escobar. 1998a. Threats to the saline lakes of the Oriental Basin, Mexico, by human activities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **26**: 1383-1386.

- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda & E. Escobar. 1993a. La macrofauna bentónica de los axalapazcos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología*. **33**: 409-415.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda & E. Escobar. 1993b. Littoral Chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 444-447.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo & L. Peralta. 1998b. Littoral benthos of the saline crater lakes of the basin of Oriental, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research* **7**: 87-108.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo, L. M. Lozano & L. A. Oseguera. 2001. Benthos of a sesanally-astatic, saline, soda lake in México. *Hidrobiología* **466**: 291-297.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo & L. Oseguera. 1999. Benthos of a perennially-astatic, saline soda lake in Mexico. *International Journal of Salt Lake Research* **8**: 113-126.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Mex.* **6(1-4)**: 81-107.
- APHA, AWWA, WPCF (eds), 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. A.P.H.A. (Ed.). Washington. 1,268pp.
- Arredondo-Figueroa, J. L. & C. Aguilar. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna. p. 91-133 In: S. Gómez & V. Arenas (eds). *Contribuciones en Hidrobiología*. UNAM. México. 278pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enriquez, R.M. Castillo-Domínquez & M.A. Valladolid-Guerrero. 1983. Batimetría y Morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biótica* **8(1)**: 37-47.
- Barnard, J.L. & C.M. Barnard. 1983. *Freshwater Amphipoda of the world*. Hayfield Associates. Virginia. 830pp.
- Barnes, R. D. & F. W. Harrison 1992 *Crustacea* in Harrison F. W. Editor Microscopic anatomy of Invertebrates Vol 9. 652pp.
- Borgmann, U. & M. Munawar. 1989. A new standardized sediment bioassay protocol using the amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Hydrobiologia* **188/189**: 425-531.

- Bousfield, E. L. 1973. Shallow-water Gammaridean Amphipoda of New England. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press London. 1389pp.
- Bovee, E. C. 1949. Studies on the thermal death of *Hyaletta azteca* (Saussure). *Biol. Bull.* **96**: 123-128.
- Bovee, E. C. 1950. Some effects of temperature on the rates of embryonic, postembryonic and adult growth in *Hyaletta azteca*. *Iowa Academy of Science.* **57**: 439-444.
- Colburn, E. A. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. *Hydrobiologia.* **158**: 215-226.
- Cooper, W. E. 1965. Dynamic and production of a freshwater amphipod, *Hyaletta azteca*. *Ecological Monographs.* **35**: 377-394.
- Cruickshank, C. 1992. Relación entre las aguas superficiales y las subterráneas en una cuenca. *Ingeniería Hidráulica en México.* **7(11)**: 56-63.
- De March, B. G. E. 1977. The effects of photoperiod and temperature on the induction and termination of reproductive resting stage in the freshwater amphipod *Hyaletta azteca* (Saussure). *Can. J. Zool.* **55**: 1959-1600.
- De March, B. G. E. 1978. The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyaletta azteca* (Saussure) *Can. J. Zool.* **56**: 1801-1806.
- Dehdashti, B. & D. V. Lightner 1991. Observations on the biology of *Hyaletta azteca* (Amphipoda) in a closed system. A study of a model ecosystem in microgravity. *Crustaceana.* **61(3)**: 233-240.
- Díaz, E. & Guerra, C. 1979. Estudio limnológico de los axalapazcos del estado de Puebla. Resultados preliminares. Memorias del Seminario de Ecología. I.P.N. La Paz. México. 20pp.
- Edmondson, W.T. (ed). 1959. Fresh-water biology. John Wiley & Sons. Nueva York. 1248pp.
- Edwards, T. D. & B. C. Cowell. 1992. Population dynamics and secondary production of *Hyaletta azteca* (Amphipoda) in Typha stands of a subtropical Florida lake. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **11**: 69-79.
- Elliott, J. M. 1983. *Some methods for the statistical analysis of sample of benthic invertebrates.* Freshwater Biological Association. 160pp.

- Embody, G. C. 1911. A preliminary study of the distribution, food and reproductive capacity of some fresh-water amphipods. *Int Rev Hydrobiol. Biol. Suppl. III Serie* 1-33.
- Escobar Briones, E., J. Alcocer, E. Cienfuegos & P. Morales, 1998. Carbon stable isotopes ratios of pelagic and littoral communities in Alchichica crater-lakes, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research*. **7**: 345-355.
- Escobar-Briones, E. & J. Alcocer. 2002. *Caecidotea williamsi* (Crustacea: Isopoda: Asellidae), a new species from a saline crater-lake in the eastern Mexican Plateau. *Hydrobiologia*. **477**: 93-105.
- Filonov, A. & J. Alcocer. 2002. Internal waves in a tropical crater lake: Alchichica, Central México. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **28**: 1857-1860.
- Fitzgerald, S. A. & W. S. Gardner. 1993. An algal carbon budget for pelagic-bentic coupling in lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 547-560.
- Flores, N. 1998. Estudio poblacional de tres especies de Poblana (Pisces: Atherinopsidae) en tres lagos cráter de Puebla, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 100pp.
- France, R. L. 1987. Test of biotic and abiotic environmental determinants of amphipod (*Hyaella azteca*) preamphiplexus. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 478-482.
- France, R. L. 1992. Biogeographical variation in size-specific fecundity of the amphipod *Hyaella azteca*. *Crustaceana*. **62(3)**: 240-248.
- France, R. L. 1993. Inter-relationships among demographic traits comprising amphipod production and turnover. *Hydrobiologia*. **271**: 71-74.
- France R. L. & B. D. LaZerte. 1987. Empirical hypothesis to explain the restricted distribution of *Hyaella azteca* (Amphipoda) in anthropogenically acidified lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1112-1121.
- France, R. L. & P. M. Stokes. 1987. Life stage and population variation in resistance and tolerance of *Hyaella azteca* (Amphipoda) to low pH. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. **44**: 1102-1111.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). E. García. México. 217pp.

- Gasca, A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental. Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección Científica Prehistoria 98. Inst. Nal. Antrop. Hist. México. 55 + iii pp.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 298pp.
- Geisler, F. S. 1944. Studies on the postembryonic development of *Hyaella azteca* (Saussure). *Biological Bulletin*. Vol **86**: 6-22.
- Gibbons, W. N. & G. L. Mackie. 1991. The relationship between environmental variable and demographic patterns of *Hyaella azteca* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the North American Benthological Society*. **10**: 444-454.
- González E. R. 2003. The fresh water amphipod *Hyaella* Smith, 1874 in Chile (Crustacea: Amphipoda). *Revista Chilena de Historia Natural*. **76**: 623-637.
- Gonzalez E. R. & L. Watling. 2002. Redescription of *Hyaella azteca* from its type locality, Vera Cruz, Mexico (Amphipoda: Hyalellidae). *Journal of Crustacean Biology*. **22(1)**: 173-183.
- Gray, J.S. 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge. 185pp.
- Guerra, M.C. 1986. Análisis taxonómicos poblacional de peces aterínidos (Chirostoma y Poblana), de las cuencas endorréicas del extremo sur del altiplano mexicano. *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.* **30**: 81-113.
- Guerra-Magaña, C. 1986. Análisis taxonómico poblacional de peces aterínidos (Chirostoma y Poblana) de las cuencas endorreicas del extremo sur del Altiplano Mexicano. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.* **30**: 81-113.
- Hargrave, B.T. 1970a. The utilization of benthic microflora by *Hyaella azteca* (Amphipoda). *J. Anim. Ecol.* **39**: 427-437.
- Hargrave, B.T. 1970b. The distribution, grow and seasonal abundance of *Hyaella azteca* (Amphipoda) in relation to sediment microflora. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. **27**: 352-387.
- Hargrave, B.T. 1970c The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **15**: 21-30.
- Holsinger, J. R. (August 2000). The amphipod homepage. <http://web.odu.edu/sci/biology/amphome>

- Hulbert, S. H. & A. Villalobos-Figueroa (eds.). 1982. Aquatic biota of Mexico, Central Africa and the West Indies. Amphipod. J. R. Holsinger. San Diego State University. San Diego 209-214.
- Hutchison, E.G. 1957. A treatise on Limnology. Chemistry of lakes. John Wiley & Sons. Nueva York. Vol.I, Parte 2. 1051pp.
- Kunz, I. 1988. El uso de la estadística para la construcción de clasificaciones y regionalizaciones. *Serie Varia*. **1(11)**: 34pp.
- Krasprzak, K. 1984. The oligochaetes (Annelida, Oligochaeta) in a lake and a canal in the agricultural landscape of Poland. *Hydrobiologia*. **115**: 171-174.
- Kruschwitz, L. G. 1978. Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyalella azteca*. *Proc. Okla. Acad. Sci.* **58**:16-21.
- Lind, O.T. 1979. Handbook of common methods in Limnology. The C.V. Mosby Co. San Luis. 199 pp.
- Lindeman, D. H. & W. T. Momot 1983. Production of the amphipod *Hyalella azteca* (Saussure) in a northern Ontario lake. *Canadian Journal of Zoology*. **61**: 2051-2059.
- Lugo, A. J. Alcocer, M. R. Sánchez & E. Escobar. 1993. Trophic status of tropical lakes indicated by littoral protozoan assemblages. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 441-443.
- Lugo, A. J. Alcocer, M. R. Sánchez & E. Escobar. 1998. Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. *Hydrobiologia* **381**: 9-13.
- Lugo, A., E. González, M. Sánchez & J. Alcocer. 1999. Distribution of *Leptodiatomus novamexianus* (Copepoda: Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* (suplemento 1): 141-148.
- Mathias, J. A. 1971. Energy flow and secondary production of the amphipod *Hyalella azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **28**: 711-726.
- Mirza, F. B. & J. S. Gray. 1981. The fauna benthic sediments from the organically enriched Oslofjord, Norway. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **54**: 181-207.

- Moore, D. W. & J. D. Farrar 1996. Effect of growth on reproduction in the freshwater amphipod *Hyalella azteca* (Saussure). *Hydrobiologia*. **328**: 127-134.
- Nebeker, A. V., S. T. Onjukka, D. G. Stevens, G. A. Chapman & S. E. Dominguez. 1992. Effects of low dissolved oxygen on survival, growth and reproduction of *Daphnia*, *Hyalella* and *Gammarus*. *Envir. Toxicol. Chem.* **11**: 373-379.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M. R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamic in the deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*. **466**: 299-306.
- Othman M. S. y D. Pascoe 2001. Growth, development and reproduction of *Hyalella azteca* (Saussure, 1858) in laboratory culture. *Crustaceana*. **74 (2)**: 171-181.
- Pennak, R.W. 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*. John Wiley & Sons. Inc. Nueva York. 803pp.
- Peralta L., E. Escobar, J. Alcocer & A. Lugo. 2002. Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central México: species composition, density and biomass. *Hydrobiologia*. **467**: 109-116.
- Pickard D. P. & A. C. Benke. 1996. Production dynamics of *Hyalella azteca* (Amphipoda) among different habitats in a small wetland in the southeastern USA. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **15(4)**: 537-550.
- Pilgrim, W. & M. D. B. Burt. 1993. Effect of acute pH depression on the survival of the freshwater amphipod *Hyalella azteca* at variable temperature: field and laboratory studies. *Hydrobiologia*. **254**: 91-98.
- Ramirez-García, P. & A. Novelo. 1984. La vegetación acuática vascular de los seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. México*. **46**: 75-88.
- Reid, G.K. & R.D. Wood. 1976. *Ecology of Inland Waters and Estuaries*. 2a. Ed. D. Van Nostrand Co., Nueva York. 485pp.
- Reyes, C.M. 1979. Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. *Colección Científica Prehistoria No. 71. Inst. Nal. Antrop. Hist. México, México*. 50pp.
- Schmitz E. H. 1992. Amphipoda. Microscopic Anatomy of Invertebrates *Crustacea*. Vol. **9**: 443-528
- Schram, F. R. 1976. *Crustacea*. Oxford University. Press New York Oxford. 606pp.
- Stephenson, M. & G. L. Mackie. 1986. Lake acidification as a limiting factor in the distribution of the freshwater amphipod *Hyalella azteca*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. **43**: 288-292.

- Strong, D. R. 1972. Life history variation populations of an amphipod *Hyalella azteca*. *Ecology*. **53**: 1103-1111.
- SPP/INEGI (secretaría de Programación y Presupuesto / Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1984a. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales, Ciudad de México. E14-2, esc. 1:250 00.
- SPP/INEGI (secretaría de Programación y Presupuesto / Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1984b. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales, Veracruz. E14-3, esc. 1:250 00.
- SPP/INEGI (secretaría de Programación y Presupuesto / Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1984c. Carta Hidrológica de Aguas Superficiales, Orizaba. E14-6, esc. 1:250 00.
- Thomas, J. D. 1993. Biological monitoring and tropical biodiversity in marine environments: A critique with recommendations, and comments on the use of amphipods as bioindicators. *Journal of Natural History*. **27**:795-806.
- Throp, J. H. & A. P. Covich (eds). 2001. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. San Diego. 1056pp.
- Timms, B. V., U. T. Hammer & J.W. Sheard. 1986. A study of benthic communities in some saline lakes in Saskatchewan and Alberta, Canada. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **71**: 759-777.
- Vilaclara, G., M.Chávez, A. Lugo, H. González & M. Gaytan. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verth. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 435-440.
- Weber, C.I. (ed). 1973. *Biological field and laboratory methods*. U.S. Environmental Protection Agency. EPA-670/4-73-001. Cincinnati. 38pp.
- Wellborn, G. A. 1994a. Size-biased predation and prey life histories: A comparative study of freshwater amphipod populations. *Ecology*. **75(7)**: 2104-2117.
- Wellborn, G. A. 1994b. The mechanistic basis of body size differences between two *Hyalella* (Amphipoda) species. *Journal of Freshwater Ecology*. **9(2)**: 159-168.
- Wen, Y. H. 1992a. Life history and production of *Hyalella azteca* (Crustacea: Amphipoda) in a hypereutrophic prairie pond in southern Alberta. *Can. J. Zool.* **70**: 1417-1424.
- Wen, Y. H. 1992b. Sexual dimorphism and mate choice in *Hyalella azteca* (Amphipoda). *Am. Midl. Nat.* **129**: 153-160.

- Wen, Y. H. 1993. Sexual dimorphism and mate choice in *Hyalella azteca* (Amphipoda). *Am. Midl. Nat.* **129**: 153-160.
- Wetzel, R.G. & G.E. Likens. 1979. *Limnological analyses*. W.B. Saunders Co. Filadelfia. 357pp.
- Williams, W. D. 1981. Inland salt lakes: An introduction. *Hidrobiología* **81**: 1-14.
- Williams, W. D., A. J. Boulton & R. G. Taaffe. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia*. **197**: 257-266.

APENDICE

TABLA 1. Características morfométricas de los lagos maars de Puebla, México. (Modificado de Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). (l = longitud máxima, z_M = profundidad máxima, z = profundidad media, L = línea de costa, A = área superficial, V = volumen).

LAGO	LATITUD N	LONGITUD W	ALTITUD (MSNM)	L (M)	ZM (M)	Z (M)	L (KM)	A (KM ²)	V (M x 10 ⁶)
ALCHICHICA	19°24'13"	97°24'00"	2,345	1733 NW-SE	64.0	38.6	5.06	1.81	69.92
ALJOJUCA	19°05'00"	97°33'14"	2,390	871 NE-SW	50.0	26.3	2.53	0.49	11.67
ATEXCAC	19°21'13"	97°21'19"	2,510	780 NW-SE	39.0	25.7	2.18	0.29	6.15
LA PRECIOSA	19°21'23"	97°22'27"	2,365	1344 NW-SE	45.0	30.7	3.85	0.78	16.20
QUECHULAC	19°21'23"	97°21'14"	2,395	983 NW-SE	40.0	21.7	3.04	0.50	10.97
TECUITLAPA	19°07'09"	97°34'00"	2,390	750 NW-SE	2.5	1.4	2.38	0.26	0.35

TABLA 2. Características ambientales de la zona litoral de los lagos maars de Puebla, México. [Promedio (primer renglón) y desviación estándar (segundo renglón) de las estaciones de muestreo: **AL**Chicha, **LA** Preciosa, **AL**Jojuca, **QUE**chulac, **TEC**uitlapa y **ATE**xcac. Valores en: pH (unidades de pH), oxígeno disuelto (mg·L⁻¹), temperatura (°C), salinidad (g·L⁻¹); materia orgánica (%), carbonatos (%), textura sedimentaria (phi) y vegetación acuática (% de cobertura). (Modificado de Alcocer *et al.* 1998).

ESTACIÓN/ PARÁMETRO	ALC 1	ALC 2	ALC 3	ALC 4	ALC 5	ALJ 1	ALJ 2	ALJ 3	ATE 1	LAP 1	LAP 2	LAP 3	QUE 1	TEC 1
PH	9.0	9.0	9.0	8.9	9.0	9.1	9.1	9.1	8.4	9.0	9.0	9.2	8.9	9.8
	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.3	0.2	0.1
OXÍGENO DISUELTO	7.3	6.5	6.5	12.3	9.1	6.4	5.7	4.9	6.9	6.8	10.2	8.7	5.9	9.3
	1.1	1.2	1.6	1.9	2.5	2.7	2.7	2.3	1.5	1.0	2.6	1.1	1.8	2.8
TEMPERATURA	20.4	18.3	20.0	24.9	19.9	21.4	21.1	20.8	20.2	18.9	22.3	21.7	17.5	21.1
	0.7	4.0	1.3	1.3	1.7	2.0	3.1	2.2	1.5	1.5	2.2	1.9	2.0	0.8
SALINIDAD	7.2	7.2	7.4	6.0	7.1	0.1	0.5	0.4	6.0	1.0	1.0	1.0	0.1	1.0
	0.1	0.0	0.4	2.9	0.3	0.1	0.1	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0
MATERIA ORGÁNICA	5.6	5.0	2.8	8.4	6.4	1.5	1.9	2.3	3.6	9.4	8.2	13.6	2.8	7.8
	2.9	2.6	1.9	6.2	4.3	0.2	0.4	1.1	3.6	4.7	2.6	3.5	0.8	0.4
CARBONATOS	1.9	3.2	3.7	29.0	18.3	0.1	0.5	2.7	4.2	5.1	9.0	21.1	0.7	4.4
	0.2	0.8	1.1	1.9	4.5	0.1	0.4	0.5	0.9	5.5	4.9	1.9	0.5	1.6
TEXTURA	0.2	1.6	1.3	2.3	1.7	0.3	1.0	-0.1	1.1	0.1	1.8	2.6	0.2	2.2
MACROFITAS EMERGENTES	0	0	0	0	0	0	25	0	50	25	50	0	100	0
MACROFITAS SUMERGIDAS	25	0	0	100	75	25	0	0	75	0	50	75	0	100
ALGAS BENTÓNICAS	0	0	0	0	25	50	75	25	25	75	25	25	25	0

TABLA 3. Densidad promedio anual (ind.m⁻²) de *H. azteca* en los seis lagos maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	2,015	1,059	3,639
ALJOJUCA	737	373	1,257
ATEXCAC	15,069	10,980	20,681
LA PRECIOSA	3,698	2,580	5,168
QUECHULAC	5,362	2,454	11,467
TECUITLAPA	1,723	593	4,613

TABLA 4. Variación temporal de la densidad (ind.m⁻²) de *H. azteca* en la época de estiaje y lluvias de los seis lagos maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS** = Límite de Confianza Superior.

LAGO	SECAS			LLUVIAS		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	225	89	336	395	188	627
ALJOJUCA	364	116	785	1,179	508	2,476
ATEXCAC	18,517	9,396	36,277	13,208	8,884	19,498
LA PRECIOSA	7,062	4,372	11,251	2,403	1,531	3,622
QUECHULAC	15,461	6,776	35,006	2,647	536	12,044
TECUITLAPA	4,281	661	25,940	939	218	3,324

TABLA 5. Densidad promedio anual (ind.m⁻²) de *H. azteca* para cada categoría determinada en los seis lagos maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior. Renglón inferior porcentaje (%).

LAGO	JUV			MAC			HEM			HOV		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	1,154 43.15	609	1,995	549 20.52	303	825	511 19.10	281	758	461 17.23	261	653
ALJOJUCA	451 46.94	215	742	196 20.40	84	257	178 18.53	70	233	136 14.13	50	153
ATEXCAC	7,200 53.18	4,364	11,894	2,784 20.56	2,128	3,642	1,851 13.67	1,303	2,628	1,706 12.60	1,279	2,275
LA PRECIOSA	1,723 49.14	1,114	2,520	661 18.86	434	871	654 18.65	431	858	468 13.34	287	617
QUECHULAC	3,377 50.26	1,551	7,107	1,123 16.71	574	1,996	1,218 18.13	606	2,239	1,001 14.90	557	1,625
TECUITLAPA	694 37.82	199	1,942	270 14.72	73	578	472 25.73	152	1,093	399 21.73	145	797

TABLA 6. Variación temporal de la densidad (ind·m⁻²) de *H. azteca* en la época de estiaje para cada categoría determinada en los lago maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI**= Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	JUV			MAC			HEM			HOV		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	181	67	252	131	46	146	122	41	130	117	39	120
ALJOJUCA	222	53	463	126	23	190	107	14	152	87	6	107
A TEXCAC	9,608	3,953	23,051	3,934	2,535	5,957	2,386	1,173	4,637	2,160	1,462	3,054
LA PRECIOSA	4,270	2,605	6,838	849	446	1,426	1,165	678	1,837	495	204	943
QUECHULAC	8,410	3,217	21,642	2,448	1,193	4,800	2,599	1,165	5,544	1,912	988	3,496
TECUITLAPA	1,967	173	17,814	543	74	2,449	1,102	2 5 1	4,069	527	66	2,477

TABLA 7. Variación temporal de la densidad (ind·m⁻²) de *H. azteca* en la época de lluvias para cada categoría determinada en los lago maars de Alchichica, Puebla. **X**= media derivada, **LCI**= Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	JUV			MAC			HEM			HOV		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	280	130	406	184	80	230	185	81	229	173	77	204
ALJOJUCA	723	304	1,458	264	103	430	250	91	419	183	68	255
A TEXCAC	6,014	2,879	12,332	2,276	1,627	3,056	1,637	999	2,526	1,530	949	2,313
LA PRECIOSA	941	545	1,460	560	325	805	445	260	609	451	261	623
QUECHULAC	1,838	392	7,704	668	171	2,029	735	181	2,353	651	195	1,725
TECUITLAPA	347	67	1,037	170	12	465	269	35	866	331	78	857

TABLA 8. Biomasa promedio anual (mg PS·m⁻²) de *H. azteca* en los lagos maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI**= Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	295.75	155.43	534.11
ALJOJUCA	136.67	69.17	233.10
A TEXCAC	4,052.68	2,952.98	5,561.97
LA PRECIOSA	894.37	623.98	1,249.89
QUECHULAC	1,811.25	828.95	3,873.48
TECUITLAPA	658.39	226.60	1,762.71

TABLA 9. Variación temporal de la biomasa (mg PS m⁻²) de *H. azteca* en la época de estiaje y lluvias de los lagos maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	ESTIAJE			LLUVIAS		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	35.52	14.05	53.05	54.56	25.97	86.60
ALJOJUCA	81.88	26.09	176.57	202.86	87.41	426.02
ATEXCAC	5,841.04	2,963.89	11,443.30	3,094.55	2,081.46	4,568.26
LA PRECIOSA	1,688.33	1,045.23	2,689.81	586.44	373.64	883.94
QUECHULAC	1,811.25	828.95	3,873.48	810.08	164.04	3,685.89
TECUITLAPA	1,562.30	241.22	9,466.48	375.46	87.17	1,329.11

TABLA 10. Biomasa promedio anual (mg PS·m⁻²) de *H. azteca* para cada categoría determinada en los maars de Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior. Renglón inferior porcentaje (%).

LAGO	JUV			MAC			HEM			HOV		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	15 16.84	7.91	25.93	30.70 34.47	16.94	46.13	17.95 20.15	9.87	26.62	25.41 28.53	14.39	36
ALJOJUCA	9.93 17.97	4.74	16.34	18.58 33.63	7.96	24.36	11.23 20.33	4.42	14.70	14.51 26.26	5.33	16.32
ATEXCAC	187.99 24.50	113.94	310.55	279.06 36.36	213.30	365.06	127.33 16.59	89.64	180.79	173.01 22.55	129.71	230.71
LA PRECIOSA	42.79 22.0	27.67	62.58	63.99 32.90	42.01	84.31	41.91 21.55	27.62	54.98	45.78 23.54	28.07	60.35
QUECHULAC	102.17 21.26	46.92	215.02	146.03 30.39	74.64	259.55	105.53 21.96	52.50	193.98	126.80 26.39	70.56	205.84
TECUITLAPA	18.48 10.80	5.30	51.73	38.13 22.29	10.31	81.64	49.66 29.03	15.99	115	64.82 37.89	23.56	129.48

TABLA 11. Variación temporal de la biomasa (mg PS·m⁻²) de *H. azteca* en la época de estiaje para cada categoría determinada en el lago maars, Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	JUV			MAC			HEM			HOV		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	2.40	0.89	3.34	7.27	2.55	8.10	4.51	1.52	4.81	6.41	2.14	6.57
ALJOJUCA	4.77	1.14	9.94	16.14	2.95	24.34	7.34	0.96	10.42	12.34	0.85	15.18
ATEXCAC	284.73	117.14	683.10	435.63	280.71	659.65	201.55	99.08	391.69	251.73	170.39	355.92
LA PRECIOSA	105.03	64.07	168.19	78.06	41.01	131.12	74.51	43.36	117.48	49.83	20.54	94.93
QUECHULAC	102.17	46.92	215.02	146.03	74.64	259.55	105.53	52.50	193.98	126.80	70.56	205.84
TECUITLAPA	55.84	4.91	505.67	70.20	9.57	316.63	102.77	23.41	379.46	78.47	9.83	368.84

TABLA 12. Variación temporal de la biomasa ($\text{mg PS}\cdot\text{m}^{-2}$) de *H. azteca* en la época de lluvias para cada categoría determinada en los lago maars, Puebla. **X**= media derivada, **LCI** = Límite de Confianza Inferior, **LCS**= Límite de Confianza Superior.

LAGO	JUV			MAC			HEM			HOV		
	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS	X	LCI	LCS
ALCHICHICA	3.60	1.67	5.22	10.35	4.50	12.94	6.23	2.73	7.71	9.59	4.27	11.31
ALJOJUCA	16.06	6.75	32.39	22.04	8.60	35.89	15.36	5.59	25.75	17.38	6.46	24.21
ATEXCAC	142.06	68.01	291.31	209.22	149.56	280.92	92.53	56.47	142.77	137.59	85.34	208
LA PRECIOSA	23.55	13.64	36.54	56.37	32.71	81.03	28.57	16.69	39.09	43.23	25.02	59.72
QUECHULAC	56.48	12.05	236.75	87.24	22.33	264.99	60.21	14.83	192.76	79.30	23.75	210.12
TECUITLAPA	8.62	1.66	25.75	27.18	1.92	74.35	32.12	4.18	103.40	57.50	13.55	148.86

TABLA 13. Comparación de pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica.

LAGO / EPOCA	ANUAL	ESTIAJE	LLUVIAS
ALCHICHICA	0.9290	0.9221	0.9320
ALJOJUCA	0.9178	0.9305	0.9108
ATEXCAC	0.7478	0.7488	0.7336
LA PRECIOSA	0.8629	0.8603	0.8668
QUECHULAC	0.8530	0.8281	0.8726
TECUITLAPA	0.8753	0.8682	0.8868

TABLA 14. Valores de las pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica, para cada una de las categorías durante el ciclo anual de muestreo para cada uno de los lagos.

LAGO/CATEGORÍA	JUV	MAC	HEM	HOV
ALCHICHICA	0.8010	0.8813	0.8130	0.7696
ALJOJUCA	0.7948	0.8269	0.7917	0.7134
ATEXCAC	0.6191	0.6040	0.6793	0.4104
LA PRECIOSA	0.7368	0.7385	0.6636	0.5743
QUECHULAC	0.7824	0.6486	0.6541	0.5063
TECUITLAPA	0.7058	0.6966	0.7489	0.5731

TABLA 15. Valores de las pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica para cada una de las categorías durante la época de estiaje, para cada uno de los lagos.

LAGO/CATEGORÍA	JUV	MAC	HEM	HOV
ALCHICHICA	0.8036	0.8575	0.8641	0.7411
ALJOJUCA	0.7303	0.9137	0.7867	0.4837
ATEXCAC	0.5211	0.6619	0.6961	0.4994
LA PRECIOSA	0.7745	0.7709	0.6081	0.6666
QUECHULAC	0.6954	0.6894	0.6021	0.4170
TECUITLAPA	0.7588	0.7493	0.5435	0.6199

TABLA 16. Valores de las pendientes de las medidas de la Longitud Total vs. Longitud Cefálica, para cada una de las categorías durante la época de lluvias, para cada uno de los lagos.

LAGO/CATEGORÍA	JUV	MAC	HEM	HOV
ALCHICHICA	0.7967	0.8965	0.7696	0.8056
ALJOJUCA	0.8117	0.7328	0.7998	0.7516
ATEXCAC	0.6756	0.5368	0.6074	0.2566
LA PRECIOSA	0.7170	0.6959	0.7342	0.5030
QUECHULAC	0.8136	0.6089	0.6814	0.5764
TECUITLAPA	0.6723	0.5692	0.8583	0.5425

TABLA 17. Proporción del número del total de hembras con respecto a número de machos de *H. azteca* presentes en los lagos.

LAGO/CATEGORÍA	ANUAL	ESTIAJE	LLUVIAS
ALCHICHICA	1.62	1.49	1.71
ALJOJUCA	1.51	1.28	1.59
ATEXCAC	1.33	1.20	1.49
LA PRECIOSA	1.60	1.73	1.43
QUECHULAC	2.03	1.88	2.12
TECUITLAPA	3.25	3.13	3.47

TABLA 18. Porcentaje (%) de la relación de hembras con respecto a hembras ovígera de *H. azteca* en los lagos crater, Puebla.

LAGO	ÉPOCA CATEGORÍA	ANUAL		ESTIAJE		LLUVIAS	
		HEM	HOV	HEM	HOV	HEM	HOV
ALCHICHICA		57.76	42.24	54.68	45.32	59.77	40.23
ALJOJUCA		65.60	34.40	60.34	39.66	66.90	33.10
ATEXCAC		53.90	46.10	55.63	44.37	52.28	47.72
LA PRECIOSA		56.37	43.63	61.58	38.42	48.29	51.71
QUECHULAC		61.64	38.36	59.70	40.30	62.89	37.11
TECUITLAPA		58.98	41.02	64.08	35.92	50.93	49.07

TABLA 19. Promedio del número de huevos presentes de *H. azteca* en los diferentes lagos de muestreo tanto de forma anual como estacional. Renglón superior promedio \pm desviación estándar, renglón inferior máximos y mínimos de huevos cuantificados.

LAGO/ÉPOCA	ANUAL	ESTIAJE	LLUVIAS
ALCHICHICA	5 \pm 3	5 \pm 3	5 \pm 3
	22 - 1	22 - 1	16 - 1
ALJOJUCA	8 \pm 6	13 \pm 8	6 \pm 4
	38 - 1	38 - 2	25 - 1
ATEXCAC	5 \pm 3	7 \pm 4	6 \pm 3
	20 - 1	20 - 1	16 - 1
LA PRECIOSA	6 \pm 4	6 \pm 4	6 \pm 3
	18 - 1	18 - 1	18 - 1
QUECHULAC	6 \pm 3	7 \pm 4	6 \pm 3
	19 - 2	19 - 2	17 - 2
TECUITLAPA	8 \pm 6	9 \pm 7	7 \pm 4
	30 - 1	30 - 1	19 - 1

TABLA 20. Comparación de la longitud (mm) de distintas especies de *Hyaella* de Chile según González (2003) con *H. azteca* de los lagos maars de Puebla. Los valores para *H. azteca* en los lagos maars son el valor promedio anual. (Machos= **M**, Hembras= **H**, Hembras ovígeras= **HO**).

ESPECIE	LAGO	MACHO	HEMBRA	MODIFICADO
<i>H. araucana</i>		11.1	9.8	Grosso y Peralta (1999)
<i>H. chiloensis</i>		8.1	7.4	González y Watling (2001)
<i>H. costera</i>		7.1	6.1	González y Watling (2001)
<i>H. fossamancinii</i>		9.4	5.6	Cavalieri (1959)
<i>H. francisca</i>		12.8	11.4	González y Watling (2003)
<i>H. kochi</i>		6.9	5.5	González y Watling (2001)
<i>H. simplex</i>		7.8	8.1	González y Watling (2003)
<i>H. azteca</i>		7.8	5.6	González y Watling (2002)
	Alchichica	3.28	2.69 H	3.40 HO
	Aljojuca	3.94	3.35 H	4.31 HO
<i>H. azteca</i>	Atexcac	3.22	2.79 H	3.81 HO
	La Preciosa	3.74	3.05 H	3.96 HO
	Quechulac	4.20	3.33 H	4.26 HO
	Tecuitlapa	4.62	4.08 H	5.24 HO