



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(LIMNOLOGÍA)

**DINÁMICA ECOLÓGICA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA PROFUNDA DE UN
LAGO OLIGOTRÓFICO TROPICAL**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
M. EN C. MARIA DEL CARMEN HERNÁNDEZ FONSECA

TUTOR:
DR. JAVIER ALCOCER DURAND
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:
DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDÍA
FACULTAD DE CIENCIAS
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

MÉXICO, D. F. NOVIEMBRE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



**DINÁMICA ECOLÓGICA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA PROFUNDA
DE UN LAGO OLIGOTRÓFICO TROPICAL**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)**

P R E S E N T A:

M. EN C. MARÍA DEL CARMEN HERNÁNDEZ FONSECA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JAVIER ALCOGER DURAND

COMITÉ TUTORAL:

DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDÍA

DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO

MÉXICO D. F., NOVIEMBRE, 2015

AGRADECIMIENTOS

- ◆ Mi más sincero agradecimiento al Dr. Javier Alcocer Durand, por ser mi formador en el ámbito de la investigación, por su confianza, comprensión y apoyo durante todos este tiempo.
- ◆ A los miembros del jurado, que siempre estuvieron en la mejor disposición de compartir sus conocimientos y brindar comentarios acertados durante el desarrollo de este proyecto.
- ◆ Al Dr. Narcís Prat por el apoyo brindado y su valiosa aportación para estudiar al grupo de quironómidos.
- ◆ A mis compañeros y amigos: Dr. Luis Oseguera Pérez, M. en C. Vania Jonathan Pérez Rodríguez, M. en C. José David Pineda Rojas, M. en C. León Felipe Álvarez Sánchez y M. en C. Armando Rodríguez Rocha por su invaluable apoyo en campo; que indiscutiblemente este trabajo no hubiera sido posible sin su ayuda.
- ◆ A la Dra. María del Rosario Sánchez Rodríguez, por sus consejos y todo el apoyo que me brindó para presentar mi examen de candidatura.
- ◆ Al M. en C. Juan Antonio Barrón Sevilla, por su amistad y apoyo en el análisis estadístico.
- ◆ A la M. en C. Laura Peralta Soriano, por su apoyo a lo largo de toda mi formación, sus consejos y sobre todo por ser mi amiga.
- ◆ A la Biol. María Elba Rocha Rey por ser mi compañera y amiga de tantos años y por el ánimo que me brindó en este proceso.
- ◆ Al Dr. Enrique Chong Quero, por su apoyo incondicional, muchas gracias.
- ◆ A la M. en C. Andrea del Pino Bastida y Victoria Ramos Hernández por su amistad y por los buenos momentos que compartí con ellas en campo y laboratorio.
- ◆ A los proyectos de financiamiento otorgados por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (103332), la DGAPA (PAPIIT IN215522) y UNAM FES Iztacala (PAPCA 2013) para la realización de este trabajo de investigación.

DEDICATORIA

CON MUCHO CARIÑO:

A MIS PADRES

Y

HERMANA

POR EL APOYO INCONDICIONAL DE SIEMPRE, MUCHAS GRACIAS.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES.....	8
JUSTIFICACIÓN	9
HIPÓTESIS.....	11
OBJETIVOS.....	11
OBJETIVO GENERAL	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	12
METAS:	12
ÁREA DE ESTUDIO	13
MATERIALES Y MÉTODOS	16
CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	16
CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA.....	18
IDENTIFICACIÓN.....	19
ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	20
CARACTERÍSTICAS DE LOS ORGANISMOS BENTÓNICOS.....	21
RESULTADOS	22
CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	22
CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA.....	26
COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA	26
<i>Candona</i> sp.	27
<i>Chironomus</i> sp.	29
DISTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA	30
DENSIDAD Y BIOMASA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA PROFUNDA	31
Dinámica poblacional de <i>Candona</i> sp.	35
Estructura poblacional de <i>Candona</i> sp.	37
Dinámica poblacional de <i>Chironomus</i> sp.....	42
Estructura poblacional de <i>Chironomus</i> sp.	44
DISCUSIÓN	46

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	46
CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA.....	47
COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA	47
OSTRACODA	49
DÍPTERA.....	51
DISTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD.....	52
DENSIDAD Y BIOMASA DE LA COMUNIDAD	52
PAPEL DE LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO.....	54
PAPEL DEL OXÍGENO DISUELTO.....	54
EFECTOS DE LA ANOXIA EN LOS INVERTEBRADOS BENTÓNICOS.....	55
PAPEL DEL SULFURO DE HIDRÓGENO (H ₂ S).....	56
ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS PARA COLONIZAR LA ZONA PROFUNDA.....	57
Ciclo de vida de <i>Candona</i> sp.....	58
Preferencias ecológicas de <i>Candona</i> sp.	60
Ciclo de vida de <i>Chironomus</i> sp.	61
Preferencias ecológicas de <i>Chironomus</i> sp.....	63
CONCLUSIONES	65
LITERATURA CITADA	67

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Diagrama conceptual de la ruta que sigue el carbono orgánico particulado en la zona pelágica de un cuerpo acuático profundo (modificado de Lake et al. 2000).....	10
FIGURA 2. Ubicación geográfica del lago Alchichica, Puebla, México.	14
FIGURA 3. Mapa batimétrico y perfil del lago Alchichica, Puebla (E1 a E4 identifican las estaciones de muestreo).....	15
FIGURA 4. Variación temporal (promedio \pm desviación estándar) de las concentraciones de oxígeno disuelto (OD) en la zona profunda (≥ 50 m) del lago Alchichica. El símbolo (■) muestra diferencia ($p < 0.05$).	24
FIGURA 5. Variación temporal (promedio \pm desviación estándar) del flujo de clorofila <i>a</i> (Chl- <i>a</i>) en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (■) muestra diferencia ($p < 0.05$).	25
FIGURA 6. Variación temporal (promedio \pm desviación estándar) del flujo de carbono total particulado (CTP) en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (■) muestra diferencia ($p < 0.05$).	26
FIGURA 7. Características morfológicas cefálicas de <i>Chironomus</i> sp.	29
FIGURA 8. Densidad promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos en cada una de las zonas de estudio. Letras diferentes (a, b, c, d) muestran diferencia significativa ($p < 0.05$).	31
FIGURA 9. Variación temporal de la densidad (promedio \pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos de la zona profunda del lago Alchichica en función de la concentración de oxígeno disuelto (OD) y el flujo de clorofila <i>a</i> (Chl- <i>a</i>).	32
FIGURA 10. Biomasa promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos en cada una de las zonas de estudio. Letras diferentes (a, b, c, d) muestran diferencia significativa ($p < 0.05$).	34
FIGURA 11. Variación temporal de la biomasa (promedio \pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos de la zona profunda del lago Alchichica en función de la concentración de oxígeno disuelto (OD) y el flujo de clorofila <i>a</i> (Chl- <i>a</i>).	35

FIGURA 12. Variación temporal de la densidad (a) promedio (\pm desviación estándar) y biomasa (b) promedio (\pm desviación estándar) de <i>Candona</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (*) muestra diferencia significativa ($p < 0.05$).	36
FIGURA 13. Densidad promedio (\pm desviación estándar) por estadios de <i>Candona</i> sp. en cada estación de estudio de la zona profunda del lago Alchichica.	38
FIGURA 14. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) por estadios de <i>Candona</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica.	39
FIGURA 15. Estadios de desarrollo de <i>Candona</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica.	40
FIGURA 16. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) para cada estadio de <i>Candona</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica.	41
FIGURA 17. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) de adultos (hembras y machos) de <i>Candona</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica.	42
FIGURA 18. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) de larvas de <i>Chironomus</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (*) muestra diferencia significativa ($p < 0.05$).	44
FIGURA 19. Abundancia relativa de diferentes estadios larvarios de <i>Chironomus</i> sp. en la zona profunda del lago Alchichica.	45

ÍNDICE DE TABLAS

- TABLA 1.** Rangos (primer renglón) y promedios \pm 1 d.e. (segundo renglón) de las variables ambientales medidas en los cuatro sitios de muestreo (E1 = 62 m, E2 = 61 m, E3 = 60 m y E4 = 50 m) de la zona profunda del lago Alchichica. (Temp = temperatura, OD = oxígeno disuelto, pH = potencial de hidrógeno, MO = materia orgánica sedimentaria, CO₃ = carbonatos sedimentarios, CTP = flujos de carbono total particulado, Chl-*a* = flujos de clorofila-*a*). **23**
- TABLA 2.** Dimensiones (en mm) de hembras y machos adultos de *Candona* sp. del lago Alchichica. (Promedio \pm desviación estándar en el renglón superior, rango en el renglón inferior). **27**
- TABLA 3.** Longitud promedio (μm) \pm desviación estándar de las estructuras anatómicas de machos adultos de *Candona* sp. de la zona litoral (n=15) y profunda (n=15) del lago Alchichica. (* = diferencia significativa). **28**
- TABLA 4.** Longitud promedio (μm) \pm desviación estándar de las estructuras anatómicas de hembras adultas de *Candona* sp. de la zona litoral (n=15) y profunda (n=15) del lago Alchichica. (* = diferencia significativa). **28**
- TABLA 5.** Presencias (X) y ausencias (-) de los taxa de invertebrados bentónicos en las estaciones de muestreo (E1 a E4) de la zona profunda del lago Alchichica. (C = *Candona* sp., Ch = *Chironomus* sp.). **30**
- TABLA 6.** Variación de la densidad ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) de los invertebrados bentónicos para cada una de las estaciones estudiadas de la zona profunda del lago Alchichica. (promedio \pm desviación estándar). **33**
- TABLA 7.** Dimensiones (μm) de los individuos de *Candona* sp. por estadio de desarrollo..... **37**
- TABLA 8.** Rangos de talla para los estadios reconocidos de *Candona* sp. de la población de la zona profunda del lago Alchichica..... **40**
- TABLA 9.** Comparación de comunidades bentónicas profundas registradas en distintos lagos del mundo. El símbolo (¿?) significa que la variable no fue determinada. **48**
- TABLA 10.** Grupos de invertebrados bentónicos presentes en la zona litoral del lago Alchichica (Alcocer et al. 1998, *Hernández, datos sin publicar)..... **49**

RESUMEN

Se estudió la dinámica comunitaria de la fauna bentónica de la zona profunda (≥ 50 m) de Alchichica, un lago oligotrófico tropical, localizado en el estado de Puebla, México. La investigación se realizó por un periodo de 15 meses (octubre 2009 – diciembre 2010) con el objetivo de reconocer su distribución en las escalas espacial (centro-orilla) y temporal. Alchichica es un lago cráter salino que presenta un periodo de mezcla durante la época fría seca (enero-mayo) y permanece estratificado durante la época cálida de lluvia (junio-diciembre), por lo que se clasifica como monomítico cálido. Las pendientes de la cuenca lacustre son muy pronunciadas, por lo que la zona bentónica profunda se reconoce a partir de los 50 m y se caracteriza por presentar sedimentos finos, dominados por limos con abundante materia orgánica. El fondo permaneció oxigenado durante cuatro meses (febrero-mayo) mientras que durante el resto del año se desarrolló una anoxia prolongada acompañada de concentraciones elevadas de H_2S . Para la obtención de los invertebrados bentónicos se tomaron muestras de sedimentos utilizando una draga tipo Ekman en cuatro estaciones de muestreo ubicadas a lo largo de un transecto longitudinal del centro a la orilla (E1 = 62 m, E2 = 61 m, E3 = 60 m y E4 = 50 m). La estructura comunitaria de la zona profunda es simple, constituida por dos taxa de artrópodos, un ostrácodo (*Candona* sp.) y un quironómido (*Chironomus* sp.), ambas resultaron ser especies nuevas para la ciencia. *Candona* sp. fue dominante y constante durante todo el periodo de estudio; *Chironomus* sp. sólo se presentó durante el periodo de circulación, mientras el fondo presentó oxígeno disuelto. La comunidad mostró una densidad promedio de $1,197 \pm 1,976$ ind·m⁻² (promedio \pm desviación estándar) y biomasa promedio de 16.13 ± 30.81 mgC·m⁻² (promedio \pm desviación estándar); ambas variables son reducidas comparadas con estudios realizados en las zonas profundas de lagos templados.

Candona sp. mostró una densidad promedio de $1,169 \pm 1,970$ ind·m⁻² (98%) y *Chironomus* sp. de 28 ± 146 ind·m⁻² (2%). En relación a la biomasa, *Candona* sp. contribuyó en mayor proporción con un valor promedio de 11.1 ± 12.9 mgC·m⁻² (71%), mientras que *Chironomus* sp. mantuvo un promedio de 4.9 ± 27.3 mgC·m⁻²

(29%). Si bien la riqueza taxonómica fue la misma con dos especies en todas las estaciones, la densidad y la biomasa mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) tanto espacial como temporalmente, incrementándose desde el centro hacia la orilla. Temporalmente, solo Marzo resultó ser diferente ($p < 0.05$) del resto del año con los valores de densidad y la biomasa más elevados.

La anoxia prolongada que se genera durante el periodo de estratificación, junto con la presencia de concentraciones elevadas de H_2S ($3.1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) son los factores ambientales que limitan la colonización y/o permanencia de invertebrados bentónicos en la zona profunda. Estas condiciones ambientales han generado que cada taxa presente una estrategia ecológica particular para colonizar el hábitat y/o permanecer en éste. *Candona* sp. ha desarrollado un ciclo de vida relativamente corto, con una generación al año. La especie permanece activa durante el periodo de circulación para entrar en latencia en estadio juvenil como estrategia adaptativa hasta que las condiciones de oxigenación se reestablecen al inicio del periodo de circulación cuando realiza las últimas mudas rápidamente y posteriormente alcanzar la madurez sexual cuando las condiciones ambientales son óptimas. Por otro lado, *Chironomus* sp. es una especie oportunista que ha logrado desarrollar una habilidad de nado que le permite a los estadios larvarios tempranos desplazarse a la zona profunda para aprovechar la disponibilidad de alimento y espacio cuando las condiciones son favorables en el periodo de circulación en donde llevarán a cabo un desarrollo óptimo. Una vez que inician las condiciones desfavorables (hipoxia/anoxia y presencia de H_2S) pupan y nadan a la superficie para emerger como adultos.

ABSTRACT

This study investigates the dynamics of the benthic fauna community of the deep zone (≥ 50 m) of Alchichica, a tropical and oligotrophic crater lake. This saline lake is in the state of Puebla, Mexico. The research was conducted along 15 months (October 2009 - December 2010) to recognize the temporal and spatial (center - shore) distribution. Alchichica is a warm-monomictic lake; it mixes during the cold and dry season (January-May), while remains stratified during the warm and rainy season (June-December). The lake basin slopes are very steep, so the deep benthic zone is found from about 50 m; fine sediments (silt) rich in organic matter characterizes the zone. The bottom remained oxygenated for four months (February-May), while the rest of the year became anoxic with high concentrations of H_2S . The benthic invertebrates were obtained with an Ekman-type grab sampler in four sampling stations positioned along a longitudinal transect from the center to the shore (E1 = 62 m, E2 = 61 m, 60 m and E3 = E4 = 50 m). The community structure of the deep zone is simple, consisting of two taxa of arthropods, one ostracod (*Candona* sp.) and one chironomid (*Chironomus* sp.), both new species to science. *Candona* sp. was dominant and constant throughout the study period; *Chironomus* sp. was recorded only during the mixing period, when the bottom waters are oxygenated. The community showed low density [$1,197 \pm 1,976$ ind \cdot m⁻² (average \pm standard deviation)] and biomass (16.13 ± 30.81 mg C \cdot m⁻²) compared to in other studies carried out in the deep zone of temperate lakes.

Candona sp. showed an average density of $1,169 \pm 1,970$ ind \cdot m⁻² (98%) while *Chironomus* sp. 28 ± 146 ind \cdot m⁻² (2%). With regard to biomass, *Candona* sp. constituted a large part of the biomass with an average of 11.1 ± 12.9 mg C \cdot m⁻² (71%), whereas *Chironomus* sp. had an average of 27.3 ± 4.9 mg C \cdot m⁻² (29%). While taxonomic richness remained the same (two species), density and biomass exhibited differences ($p < 0.05$) both temporal and spatially, increasing from the

center towards the shore. Density and biomass were significantly higher in March ($p < 0.05$) than the rest of the year.

The prolonged anoxia and high concentrations of hydrogen sulfide ($3.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) are the environmental factors that limit for seven months (June-December) the deep benthic community colonization and/or permanence in the profundal zone. The two species observed in this study have adopted particular ecological strategies to respond to these environmental conditions. *Candona* sp. developed a relatively short life cycle, with one generation per year. The species remains active during the circulation period and enters in diapause in its larval stage as an adaptive strategy until oxygenation conditions are optimal, at the beginning of the next circulation period when quickly performing the last molts and reach sexual maturity. On the other hand, *Chironomus* sp. is an opportunistic species that developed ability to swim that allows early larval stages move to the deep zone in the circulation period, where the dissolved oxygen is present, to take advantage of food and space availability. When the hypoxia / anoxia conditions start, the larvae pupate, swim to the surface and emerge as adults.

INTRODUCCIÓN

El hábitat bentónico de la zona profunda es muy importante en aquellos lagos que desarrollan una estratificación térmica prolongada. Se localiza debajo del hipolimnion y por lo tanto, está sujeta a temperaturas bajas de forma continua, poca o ausencia de radiación solar, pH constante, frecuentemente anoxia y, a menudo, a acumulaciones de metano, sulfuro de hidrógeno y/u otros gases producto de la descomposición de la materia orgánica (Eggleton 1931). Se caracteriza por ser un hábitat homogéneo al carecer de vegetación y presentar sedimentos finos (Wetzel 2001); como resultado de estas características, la diversidad de especies bentónicas es reducida (Margalef 1983, Wetzel 1981 y Jónasson 2004).

En la presente investigación se denomina “comunidad” al grupo de organismos de más de una especie que ocurren en un ambiente en particular, interactúan unos con otros y con el medio ambiente (Mills 1969). En la zona profunda de los lagos, la comunidad comprende pocas especies de invertebrados que son capaces de sobrevivir (Hamburguer et al. 1994) y han desarrollado adaptaciones metabólicas para afrontar los retos medioambientales que presenta la zona profunda y colonizarla (Hamburguer et al. 2000). Estos organismos constituyen una asociación ecológica distinta a las de otras zonas lacustres, aunque usualmente se deriva de la fauna sublitoral o litoral. La distribución es heterogénea temporal y espacialmente. El número de especies así como su abundancia disminuyen (Johnson 1974) y sólo pocas especies de invertebrados bentónicos, frecuentemente oligoquetos y quironómidos, pueden sobrevivir a las condiciones que prevalecen en los sedimentos profundos (Herbst et al. 2013).

La abundancia y los patrones de distribución de las poblaciones bentónicas son controladas por diversos factores medioambientales (Peeters et al. 2004). En particular, la distribución vertical de la fauna bentónica profunda está determinada por la morfología del lago (Goldman y Horne 1983), el tipo de sedimentos (Newrkla y Wijegoonawardana 1987) y la competencia por alimento y espacio (Herbst et al. 2013). Sin embargo, la cantidad y calidad de la materia orgánica exportada al fondo (Valdovinos y Figueroa 2000) y la disponibilidad de oxígeno disuelto (OD)

hipolimnético son decisivos en la regulación de estas comunidades (Hamburguer et al. 1994, Jyväsjärvi et al. 2009).

Al respecto, los eventos de sedimentación fitoplanctónica masiva, principalmente los florecimientos de diatomeas, generan una variación estacional en la estructura comunitaria y patrones de crecimiento de los invertebrados bentónicos (Jónasson 1972). Los invertebrados responden rápidamente a esta entrada de materia orgánica fresca, cuya asimilación se reflejará en la dinámica poblacional de cada especie y está íntimamente relacionada con las conductas tróficas o hábitos alimenticios de los organismos (Peeters et al. 2004).

El aprovechamiento de este recurso no necesariamente se manifiesta en términos numéricos (densidad), también puede ser utilizado como energía para crecimiento somático o maduración sexual de los organismos (Goedkoop y Johnson 1996). La sedimentación de materia orgánica beneficia a ciertos grupos al proporcionar alimento abundante en el sedimento, mientras que las especies sensibles tienden a disminuir dependiendo de las condiciones químicas o físicas en el ambiente bentónico, según los hábitos alimenticios y necesidades particulares de cada grupo taxonómico (Nalepa et al. 1998). Por lo tanto, a medida que aumenta la materia orgánica, las condiciones alimenticias mejoran, sin embargo, al mismo tiempo aumentan los procesos de descomposición, generando un decremento en la concentración de oxígeno disuelto en y cerca del sedimento (Jørgensen y Revsbech 1985). Este fenómeno limita la presencia de fauna bentónica aerobia y afecta la distribución de las especies a lo largo del gradiente batimétrico (Johnson 1974, Newrkla y Gunatilaka 1982).

Este acoplamiento bento-pelágico determina directamente la dinámica de las comunidades bentónicas profundas (Valiela 1984). Sin embargo, tal dinámica ha sido pobremente estudiada en ambientes lénticos, por lo que su variación estructural, patrones temporales y espaciales son prácticamente desconocidos (Michiels y Traunspurger 2004). La mayoría de los estudios se han realizado en lagos templados y están relacionados con la macrofauna de la zona litoral. En contraste, el bentos de las zonas profundas, particularmente la meiofauna (i.e., los

organismos < 0.062 y > 0.59 mm de longitud), es prácticamente desconocido (Moore 1981, Gaedke 1993, Rasmussen 1993, Specziár y Bíró 1998).

Aunque se cuenta con algunos estudios previos (p.ej., Marshall 1978, Lindegaard 1992, Cohen 1995, Nalepa et al. 1998, Jyväsjärvi et al. 2009), sólo algunos refieren a la importancia de la anoxia hipolimnética y la tolerancia de especies bentónicas a estas condiciones (Johnson y Wiederholm 1989, Herbst et al. 2013).

Existe un gran vacío en el conocimiento del bentos profundo de los lagos tropicales y su ecología como comunidad (Sibaja-Cordero y Umaña-Villalobos 2008). Se sabe que el hipolimnion de lagos eutróficos templados llega fácilmente a la anoxia, mientras que en lagos oligotróficos templados permanece oxigenado. En contraste con los lagos templados, los lagos tropicales frecuentemente presentan temperaturas más elevadas que dan lugar a un desarrollo rápido de condiciones de anoxia hipolimnética, independientemente del estado trófico. La reserva de OD en el hipolimnion se reduce en condiciones de temperaturas hipolimnéticas elevadas. Además, la velocidad de disminución de OD en lagos tropicales cálidos se incrementa por las tasas metabólicas mayores de bacterias y fauna bentónica (e.g., $Q_{10} \geq 2$). Por lo tanto, el hipolimnion de los lagos tropicales se torna anóxico más rápidamente durante el período de estratificación que los templados, debido a sus más bajas concentraciones de OD, demanda bioquímica de oxígeno elevada, estaciones de estratificación más prolongadas, generalmente mayor productividad, y el hecho de que los lagos tropicales difícilmente logran la saturación de OD durante la temporada de mezcla (Lewis 1987).

Sin embargo, se desconoce la dinámica de las comunidades bentónicas por falta de estudios. Una posibilidad interesante es que la velocidad de agotamiento de oxígeno en lagos tropicales haya perjudicado la radiación de las comunidades bentónicas de las zonas tropicales, especialmente en aguas profundas (Lewis 1996). Por lo anterior, el presente estudio se planteó con el propósito de describir la composición y estructura del zoobentos profundo (macro y meiofauna) de Alchichica, un lago tropical, profundo y oligotrófico, así como reconocer los factores ambientales que están involucrados en su dinámica comunitaria en dos escalas

(espacial y temporal) e identificar las estrategias que han adoptado los organismos para colonizar la zona profunda.

ANTECEDENTES

Existen pocos estudios que han dirigido su atención en el estudio ecológico de organismos acuáticos. La mayoría se han centrado en zonas profundas de lagos templados (Moore 1981, Nalepa et al. 1998, Hamburguer et al. 2000, Herbst et al. 2013), pocos han estudiado el bentos profundo de lagos tropicales (Sibaja-Cordero y Umaña-Villalobos 2008) y la distribución de organismos, particularmente de quironómidos y ostrácodos en la zona neotropical (Pérez et al. 2013).

Con relación a los estudios previos realizados en el lago Alchichica, se ha registrado la presencia de diversos grupos de macroinvertebrados bentónicos en la zona litoral tales como platelmintos, oligoquetos, anfípodos, hirudíneos, odonatos, hemípteros, tricópteros, efemerópteros, quironómidos y coleópteros (Alcocer 1995, Alcocer et al. 1998). Así mismo, hay otros estudios más detallados sobre algunos grupos en particular como oligoquetos (Peralta et al. 2002), anfípodos (Alcocer et al. 2002), isópodos (Escobar y Alcocer 2002, Alcocer y Escobar-Briones 2007), quironómidos (Alcocer et al. 1993a,b) y recientemente de ostrácodos (Cohuo-Duran et al. 2014).

Por otro lado, respecto a la meiofauna, también se ha registrado la distribución de grupos diversos en la zona litoral tales como nemátodos, organismos juveniles de oligoquetos y anfípodos, ostrácodos y copépodos harpacticoides (Hernández 2001). Recientemente (Hernández et al. 2010), se realizó una descripción del ensamble de crustáceos del lago; sin embargo, al momento no existe información que refiera la distribución, composición y estructura de la macro y meiofauna bentónica del Lago Alchichica en el gradiente batimétrico de la zona profunda, ni su dinámica temporal.

Por otra parte, estudios recientes (Adame et al. 2008, Alcocer et al. 2008) proporcionan evidencia indirecta de que los florecimientos fitoplanctónicos constituidos por especies de talla grande (p.ej., *Cyclotella alchichicana* $\approx 49\mu\text{m}$) no son consumidos en su totalidad en la columna de agua y por ende se sedimentan al fondo y generan condiciones de anoxia hipolimnética.

JUSTIFICACIÓN

Está bien documentado que los organismos bentónicos aprovechan la acumulación de materia orgánica que sedimenta en el fondo de los sistemas lacustres para su crecimiento; el material sedimentado es producido principalmente por el fitoplancton en la zona pelágica y es exportado a través de la termoclina hacia al sedimento (Brett y Müller-Navarra 1997, Lozano et al. 2001, Smith et al. 2006). La exportación en los lagos oligotróficos es relativamente reducida debido a que se produce poco fitoplancton y éste tiende a ser de talla pequeña, por lo cual se remineraliza dentro de la zona productiva; lo anterior limita el establecimiento de comunidades profundas en los lagos oligotróficos por falta de alimento (Legendre 1999, Figura 1).

Alchichica está dominado por fitoplancton de talla grande a pesar de ser un lago oligotrófico (Adame et al. 2008); la mayor producción se presenta durante el florecimiento invernal de diatomeas (Alcocer et al. 2008); condición que, por un lado, podría contribuir substancialmente al establecimiento y desarrollo de invertebrados bentónicos profundos (en términos de densidad y biomasa), al representar un buen recurso en términos de cantidad y calidad alimenticia. No obstante, la materia orgánica exportada al ser degradada en el fondo genera un consumo elevado de oxígeno disuelto en el hipolimnion del lago, que eventualmente conduce a condiciones anóxicas; situación que es limitante para el establecimiento y/o persistencia de la comunidad bentónica profunda.

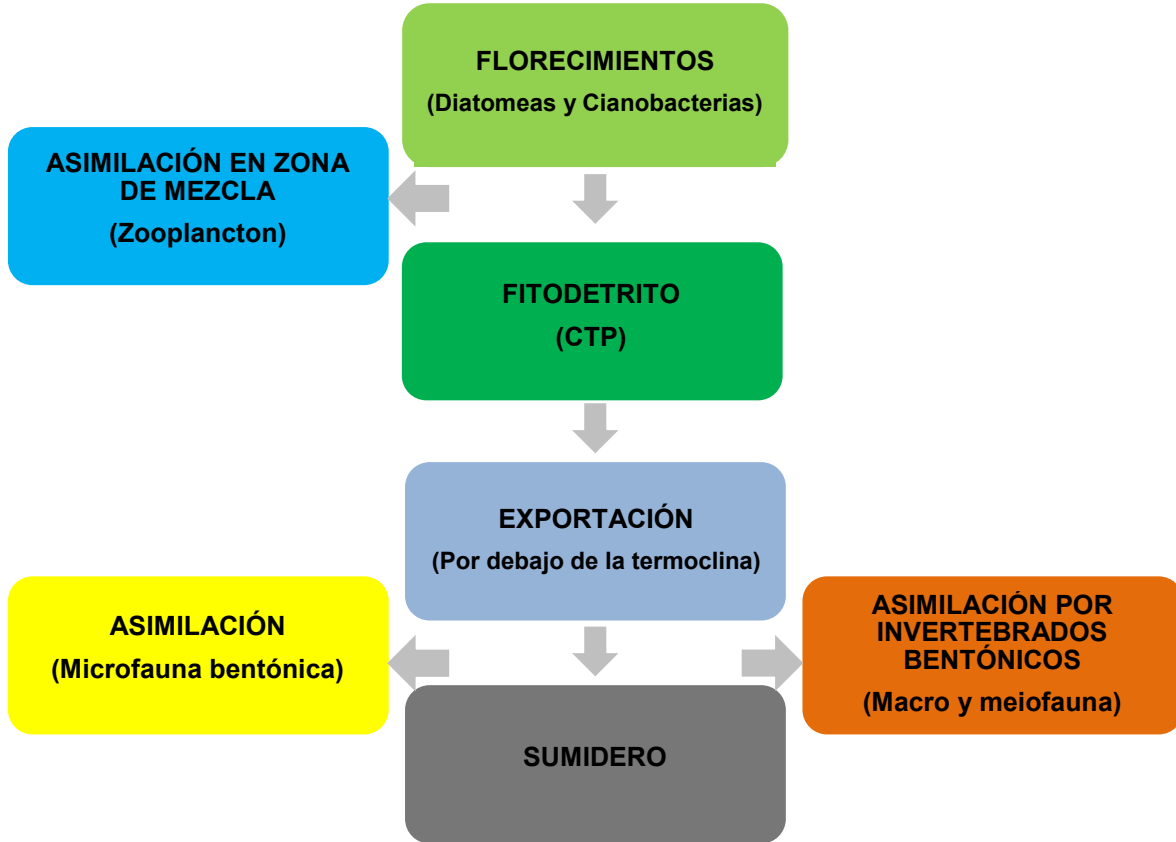


FIGURA 1. Diagrama conceptual de la ruta que sigue el carbono orgánico particulado en la zona pelágica de un cuerpo acuático profundo (modificado de Lake et al. 2000).

Alchichica ofrece la oportunidad única de estudiar el potencial de establecimiento y desarrollo de los invertebrados bentónicos (macro y meiofauna) en la zona profunda del lago bajo dos condiciones limitantes: alimento y oxígeno disuelto.

Aunque estos organismos son comunes y abundantes en los sistemas acuáticos, se ha prestado poca atención a su estudio. Su importancia radica en que son excelentes indicadores de condiciones ambientales (bioindicadores) y son utilizados para interpretar reconstrucciones climáticas cualitativas y cuantitativas; ya que por su buena preservación en el sedimento pueden ser excelentes paleobioindicadores lacustres (paleoproxy).

HIPÓTESIS

Alchichica es un lago oligotrófico (clorofila *a* < 5 µg l⁻¹), monomítico cálido, tropical, con un patrón de mezcla regular y predecible durante el frío y seco invierno hemisférico, permaneciendo estratificado el resto del año (Alcocer et al. 2000). Considerando que presenta cíclicamente dos florecimientos de fitoplancton, uno invernal de diatomeas y el otro primaveral de cianobacterias (Adame et al. 2008; Oliva et al. 2001, 2009), se plantearon las siguientes hipótesis:

- H1.** Durante el periodo de circulación del lago, la concentración elevada de oxígeno disuelto y la sedimentación del florecimiento de diatomeas (buen recurso en términos de cantidad y calidad alimenticia para el bentos), favorecerán la presencia de invertebrados bentónicos en la zona profunda, registrándose densidades elevadas.
- H2.** Conforme el lago se estratifica, cantidades elevadas de materia orgánica se remineralizan, hay un consumo elevado de oxígeno que conduce a condiciones hipóxicas y anóxicas en el sedimento de la zona profunda, condición que limitará la presencia de invertebrados bentónicos disminuyendo drásticamente las poblaciones de la comunidad.
- H3.** Si la asociación ecológica de invertebrados bentónicos de la zona profunda se deriva de la zona litoral, entonces se reflejará en una distribución diferencial (de la zona central y más profunda, hacia la periferia), por los efectos que genera la anoxia hipolimnética.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Estudiar la dinámica ecológica de la comunidad de invertebrados bentónicos (meio y macrofauna) de la zona profunda de Alchichica, en respuesta a la variación temporal en la disponibilidad de alimento y oxígeno disuelto; así como su efecto en la colonización del zoobentos profundo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Reconocer si existe una distribución diferencial a través de un transecto longitudinal (centro-orilla) en la composición, estructura y dinámica comunitaria en la fauna bentónica profunda del Lago Alchichica durante un periodo de 15 meses.
- Evaluar si existe una variación temporal en la disponibilidad de alimento resultante del depósito de los florecimientos fitoplanctónicos (diatomeas y cianobacterias) a lo largo de un transecto longitudinal y si esto constituye un factor regulador para el establecimiento y desarrollo de la comunidad bentónica (meio y macrofauna).
- Examinar la importancia del fitoplancton como fuente de alimento y como fuerza impulsora para la dinámica poblacional de los invertebrados bentónicos de la zona profunda, estableciéndose un vínculo trófico.
- Investigar si la anoxia generada en el periodo de estratificación, representa un factor limitante para el desarrollo y/o permanencia de la comunidad bentónica profunda (meio y macrofauna).
- Identificar las estrategias adaptativas que han desarrollado los invertebrados bentónicos para colonizar la zona profunda del lago.

METAS:

- Caracterizar ambientalmente la zona profunda del lago Alchichica.
- Determinar la composición y estructura (riqueza taxonómica, densidad, biomasa) de la comunidad de invertebrados bentónicos (meiofauna y macrofauna) a lo largo de un transecto longitudinal en la zona profunda (62m – 50m de profundidad dirigido del centro hacia línea de costa) en el Lago Alchichica durante un periodo de 15 meses.
- Evaluar si existe un patrón de respuesta diferencial a los dos periodos de florecimiento por parte del ensamble de invertebrados bentónicos profundos

en el lago. Lo anterior se verificará en función de los patrones de distribución (considerando los hábitos alimenticios), cambios en la densidad y biomasa.

- Evaluar si existe un patrón de respuesta diferencial en la composición y estructura de los invertebrados bentónicos (meiofauna y macrofauna) a lo largo de un transecto longitudinal establecido entre el centro del lago a la línea de costa, evidenciando el efecto de la zona litoral sobre la zona profunda.
- Determinar si la anoxia representa un factor limitante en la colonización, desarrollo o permanencia de la comunidad de invertebrados bentónicos profundos (macro y meiofauna) a lo largo de un periodo de 15 meses.
- Reconocer si la disponibilidad de alimento es un factor que determina (restringe o favorece) la colonización de la zona profunda, permitiendo la agregación de organismos especializados (adaptados) para aprovechar tales condiciones.
- Reconocer si los cambios en los pulsos de sedimentación orgánica producto de los florecimientos fitoplanctónicos están relacionados con la densidad y biomasa de invertebrados bentónicos de la zona profunda.
- Evaluar temporalmente la estructura poblacional de cada uno de los taxa que integran la comunidad de invertebrados bentónicos de la zona profunda para identificar la estrategia que están desarrollando para colonizar la zona profunda.

ÁREA DE ESTUDIO

Alchichica (19° 24.7' N, 97° 24.0' W) es un lago cráter localizado en la cuenca endorreica Oriental (4,982 km²) en el extremo SE del Altiplano Mexicano, entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Alcocer et al. 2000, Filonov et al. 2006) (Figura 2). Como consecuencia de su elevada altitud (2,345 m s.n.m.), el clima de la región es semiárido con una temperatura ambiental media de 12.9°C, la tasa de evaporación anual es de 1,690 mm y el régimen de precipitación anual es menor a

500 mm (Alcocer et al. 2000, Adame et al. 2008). Se pueden reconocer dos épocas climáticas, un verano “cálido” y lluvioso (14.5-15.4°C) y un invierno seco y frío (9.2-13°C) (Alcocer et al. 2000).

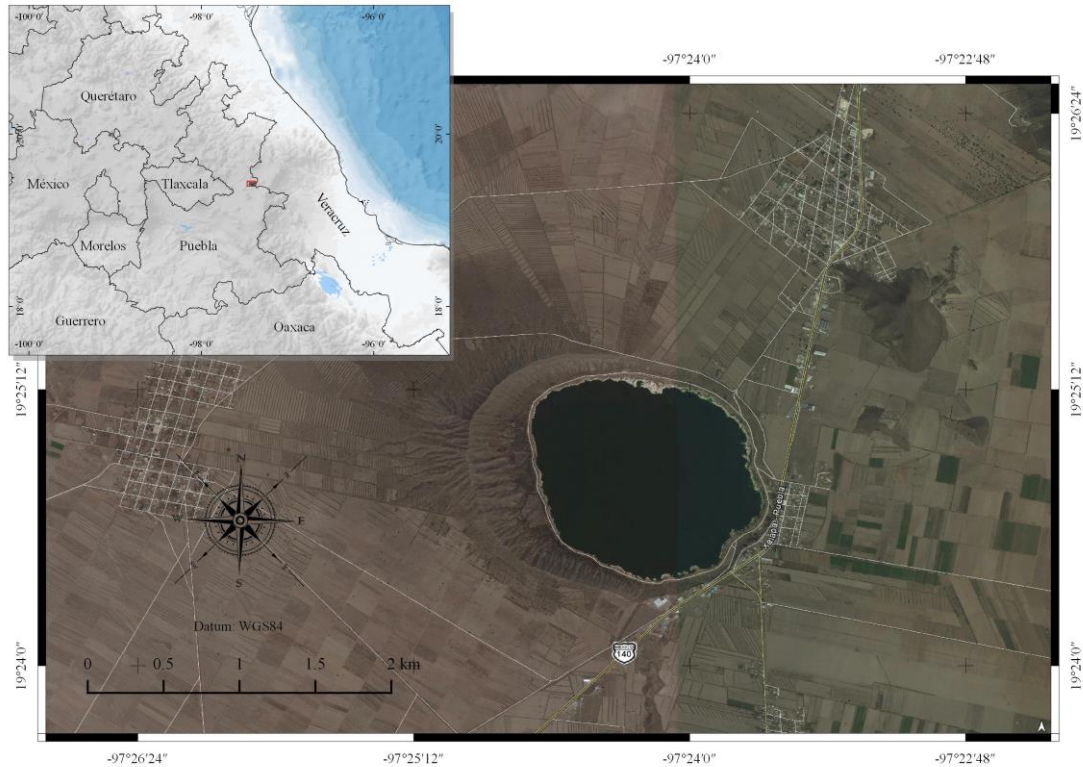


FIGURA 2. Ubicación geográfica del lago Alchichica, Puebla, México.

La forma de la cuenca del lago se aproxima a un cilindro (2.3 km^2), con una circunferencia de 5.1 Km y un diámetro de aproximadamente 1.7 Km (Figura 3). Es uno de los pocos lagos profundos de México (profundidad máxima 62m) cuya profundidad media es de 40.9 m (Filonov et al. 2006). La zona litoral reducida y pendientes muy pronunciadas con depósitos calcáreos denominados “tufa” que llegan a una profundidad de 50 m. La zona bentónica profunda ($\geq 50 \text{ m}$) constituye un porcentaje considerable (45%) del área profunda del lago. Alchichica posee la morfometría típica de un lago cráter (Hutchinson 1975), es un lago endorreico cuyo aporte principal de agua es a través del manto freático y en menor cantidad por lluvia. Es un lago salino (salinidad = $8.5 \pm 0.52 \text{ g l}^{-1}$; conductividad = $13 \pm 0.5 \text{ mS}$

cm⁻¹) y básico (pH 8.7-9.2); en el agua predominan los iones de cloruro y bicarbonato, sodio y magnesio (Vilaclara et al. 1993, Alcocer et al. 2000).

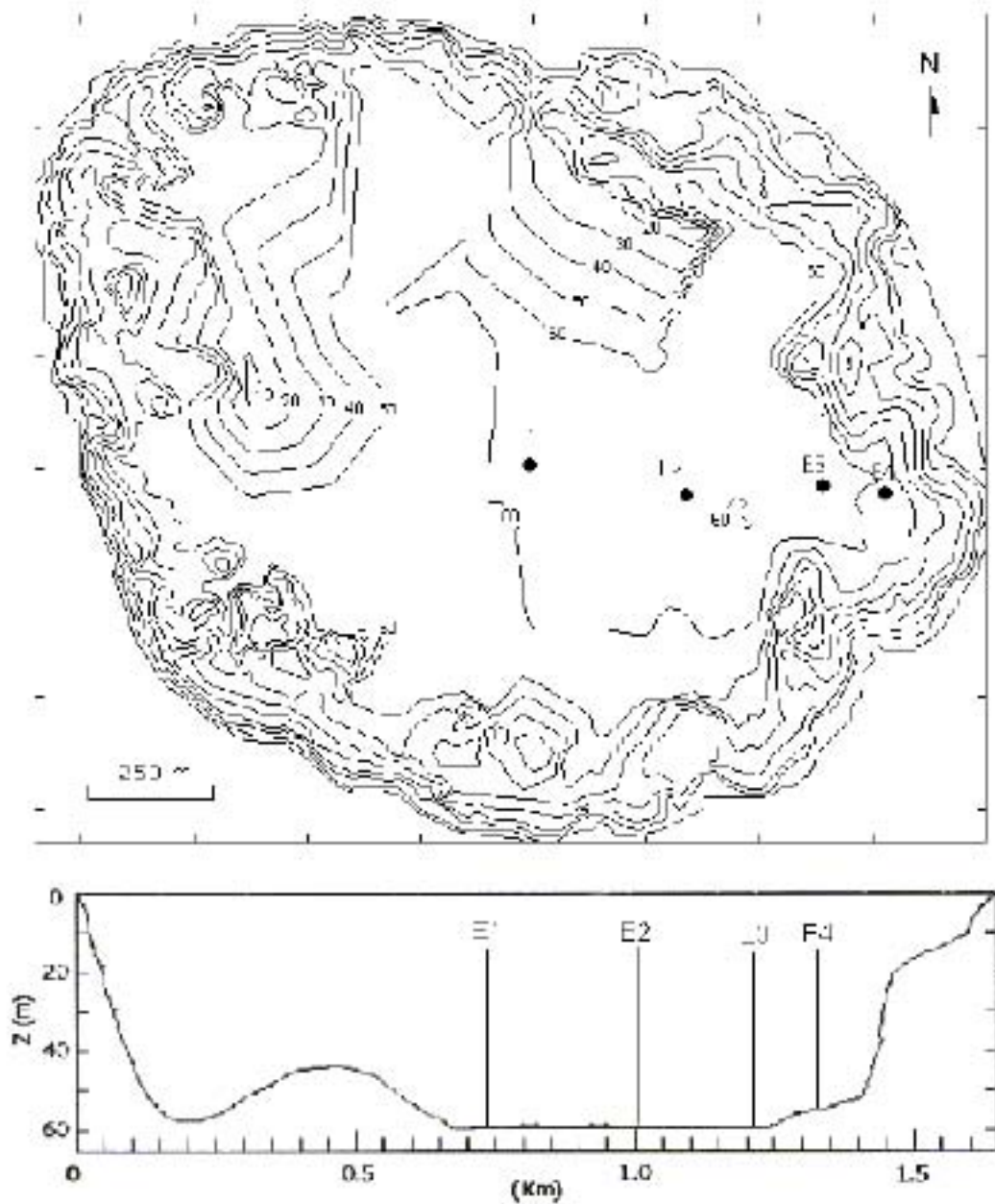


FIGURA 3. Mapa batimétrico y perfil del lago Alchichica, Puebla (E1 a E4 identifican las estaciones de muestreo).

MATERIALES Y MÉTODOS

La salida de reconocimiento prospectivo mostró que el anillo de tufa que caracteriza al lago se distribuye desde la superficie y hasta una profundidad de alrededor de 45-50 m. La presencia de estas estructuras carbonatadas tipo “rocas” es casi vertical, lo cual dificulta la acumulación de sedimento; por lo anterior, no se pueden emplear métodos convencionales para el muestreo de bentos en esta zona. A profundidades ≥ 50 m, el lago muestra una planicie que presenta sedimento de textura fina. Por lo anterior y con ayuda de un mapa batimétrico, se estableció un transecto longitudinal del centro y zona más profunda del lago a la orilla, a lo largo del cual se ubicaron cuatro estaciones (Figura 3). El transecto se eligió después de asegurarse que se podían recuperar muestras de sedimento. La primera estación **E1** se ubicó en la parte central del lago a 62 m de profundidad y aproximadamente a 900 m de la orilla, la segunda estación **E2** a 61 m de profundidad y a 760 m de la orilla, la tercera estación **E3** a 60 m de profundidad y a 275 m de la orilla y, finalmente, la cuarta estación **E4** a 50 m de profundidad y a 140 m de la orilla. El estudio incluyó 16 muestreos con frecuencia casi mensual (octubre 2009 – diciembre 2010).

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

En el campo se midieron perfiles *in situ* de temperatura, oxígeno disuelto y pH (discretización vertical de 1 m) en las cuatro estaciones mediante el empleo de una sonda multiparamétrica de monitoreo de calidad del agua marca Hydrolab modelo DS4 acoplado a un sistema de captura y almacenaje de información marca Hydrolab modelo SVR4.

Para evaluar la exportación de carbono total particulado (CTP) se emplearon cuatro anclajes (uno para cada sitio de muestreo) con 2 trampas de sedimento marca KC Denmark® en cada uno de ellos y colocados 3 m por encima del fondo para evitar atrapar sedimento resuspendido. Las trampas de sedimento constaron de dos tubos de acrílico (diámetro interno = 74 mm, longitud = 450 mm, volumen =

1.9 l), con una proporción largo-diámetro mayor a 6 que es la recomendada para aguas con velocidad de corriente baja (Bloesch 1994). Las trampas se recolectaron mensualmente y una vez recuperadas, el agua y el material capturado se homogenizó y posteriormente se filtró a través de una malla de 500 μm para eliminar la mayor parte del zooplancton (Lee et al. 1998).

Para evaluar los flujos de CTP se tomó una alícuota de cada uno de los dos tubos de cada estación para contar con un total de dos réplicas por cada anclaje. Las alícuotas se filtraron con ayuda de un equipo de filtración (13 mm) marca Millipore®. Se utilizaron filtros de fibra de vidrio Whatman® GF/F (13 mm de diámetro, 0.7 μm de retención nominal) previamente calcinados (550°C durante cuatro horas) para eliminar cualquier residuo de carbono. Los filtros se guardaron en cajas Petri y se pusieron a secar a 60°C durante cuatro días para su posterior medición con ayuda de un analizador elemental Carlo Erba® modelo NC2100.

La evaluación del contenido de clorofila *a* total en las trampas se llevó a cabo por fluorimetría con base en la técnica de Arar y Collins (1997) filtrando 5 ml de muestra a través de un filtro Whatman® de fibra de vidrio GF/F (0.7 μm de apertura nominal de poro). Los filtros fueron desintegrados con un macerador con punta de teflón adicionando 10 ml de acetona al 90% para la extracción de clorofila *a* durante 20 horas en obscuridad y a 4°C. Posteriormente las muestras se centrifugaron y se leyó la fluorescencia del sobrenadante en un fluorómetro Turner Designs® 10-AU.

Las características sedimentarias se determinaron transportando muestras de sedimento tomadas con un nucleador manual de área conocida y mantenidas en congelación hasta el laboratorio. La textura se obtuvo por la técnica de pipeteo en húmedo para sedimentos finos (limos y arcillas) (Folk 1969). El tamaño de las partículas fue caracterizado con la escala de clasificación de Wenworth (Folk 1969, Welch 1948). El contenido (%) de materia orgánica y carbonatos del sedimento fue calculado con base en la técnica de pérdida en combustión (LOI) a 550°C y 950°C respectivamente (Hammer et al. 1990, Weber 1973).

Las variables ambientales fueron transformadas [$\text{Log}_{10} (n+1)$], se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos. Posteriormente se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para evaluar si los valores promedio

diferían espacial y temporalmente. Para determinar las diferencias entre pares de medias se utilizó la prueba de Tukey.

CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA

Para obtener la fauna bentónica se utilizó una draga tipo Ekman marca Wildco® (0.0225 m² de área, 15 x 15 x 15 cm); las muestras fueron tomadas por triplicado en cada estación de muestreo. De cada draga se tomó una submuestra empleando un nucleador manual (3 cm de diámetro) considerando la capa de los 10 cm más superficiales del sedimento para obtener la meiofauna, ya que los organismos bentónicos pueden llegar a penetrar en el sedimento a una profundidad de 20 cm (Tudorancea et al. 1979); el sedimento restante de la draga se utilizó para obtener la macrofauna. Cada muestra fue reducida en volumen con lavados *in situ* a través de una malla de 0.51 mm para separar la macrofauna; las muestras de meiofauna se tamizaron a través de dos mallas una de 0.51 mm para remover la macrofauna y posteriormente una de 0.062 mm de apertura para retener la meiofauna (Gray 1981, Wetzel 1981). Las muestras fueron fijadas con alcohol grado 96 adicionado con rosa de bengala como colorante vital (APHA et al. 1985).

En el laboratorio se llevó a cabo la separación y preclasificación de los organismos a nivel de grupo. Posteriormente, los organismos se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de claves generales (Edmonson 1959, Pennak 1978) y especializadas para cada grupo (Epler 2001, Meisch 2000). Además, se reconocieron sus hábitos alimenticios (Ólafsson 1999, Berg 1995) para determinar su posición (gremio trófico) dentro de las comunidades bentónicas.

Finalmente, los organismos de cada especie se cuantificaron para calcular su densidad y ser expresados por unidad de área (m²). El cálculo de la biomasa se determinó por el método de biovolumen, lo cual consistió en medir la longitud y ancho del cuerpo de cada organismo; tales dimensiones se multiplicaron por un factor específico para cada taxón (Warwick y Price 1979, Higgins y Thiel 1988). Los biovolúmenes (nl) se multiplicaron por el número de individuos presentes por unidad de área, para finalmente transformarlo a peso húmedo fijado, peso seco y carbono

mediante los factores propuestos por Gerlach (1971), Feller y Warwick (1988) y Giere (1993), respectivamente.

Las variables biológicas fueron analizadas para comprobar su normalidad y homogeneidad; posteriormente se realizó una prueba de Friedman que corresponde a un análisis no paramétrico de varianza de dos vías para comparar las variables biológicas (densidad y biomasa) temporal y espacialmente. Para todas las pruebas antes mencionadas se realizó una transformación de datos $\text{Log}_{10}(n+1)$. En los casos en los que se determinaron diferencias significativas se realizó una prueba de Holm (1979) para llevar a cabo comparaciones múltiples y observar diferencias entre pares de medias. Este procedimiento se realizó en Excel, ya que por lo general no se incorpora en los paquetes estadísticos. Para todos los análisis se utilizó el programa SPSS (Versión 18.0).

IDENTIFICACIÓN

La presencia del ostrácodo *Candona patzcuaro* ha sido registrada en la zona litoral del lago Alchichica (Hernández et al. 2010). Con el fin de confirmar si la población de ambas zonas, litoral y profunda, eran la misma especie y/o verificar si existían diferencias intraespecíficas en la morfología de algún rasgo anatómico, se realizó una comparación entre los organismos de ambas zonas. Para llevar a cabo la comparación se colectaron organismos adultos (machos y hembras) de ambas zonas y se fijaron en alcohol (96°). Posteriormente se llevó a cabo una disección de las partes blandas de 15 organismos de cada sexo para obtener los principales caracteres anatómicos de importancia taxonómica (anténulas, antenas, mandíbula, maxílula, apéndices torácicos, furca y órganos genitales). Cada uno de los caracteres, así como los de las valvas (derecha e izquierda) de cada individuo fueron medidos para hacer una comparación de tallas. A cada serie de datos se le realizó una transformación logarítmica, se probó su normalidad y homogeneidad. Según el caso, se realizó una prueba de ANOVA o una prueba no paramétrica

(Kruskal-Wallis) para detectar diferencias significativas entre rasgos anatómicos de las dos poblaciones (litoral y fondo).

La identificación a nivel genérico de los quironómidos fue realizada considerando larvas, pupas y adultos de la zona profunda. Para tal propósito, se hicieron emerger en laboratorio larvas recolectadas en la zona profunda para asegurar que las pupas y adultos correspondieran a larvas de la esta zona.

ESTRUCTURA POBLACIONAL

Para establecer la estructura poblacional de los ostrácodos (*Candona* sp.), se utilizaron todos los organismos obtenidos a lo largo de los 15 meses de muestreo, los cuales fueron ordenados por estadios considerando adultos y juveniles. Para inferir los diferentes estadios de desarrollo se consideró la forma y tamaño de su caparazón, método comúnmente utilizado (p.ej., De Deckker 2002). Las valvas de todos los especímenes fueron medidas (largo, alto y ancho), las dimensiones fueron trazadas en dos ejes para identificar o reconocer los rangos de tallas de los adultos y diferentes estadios larvarios de la población. La distinción entre hembras y machos se realizó considerando el tamaño y características morfológicas evidentes en las valvas y órganos genitales. Los datos fueron transformados [$\text{Log}_{10}(n+1)$], se probó su normalidad y homogeneidad de varianza. Posteriormente se realizó una prueba de ANOVA para ver si existía diferencia significativa ($p < 0.05$) entre los rangos de talla determinados. Posteriormente, se calculó la proporción de individuos ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$) para cada estadio establecido, así como su variación temporal para inferir el ciclo de vida de *Candona* sp. en la zona profunda del lago.

En el caso de los quironómidos, para reconocer su estructura poblacional se consideraron todas las larvas recolectadas durante el periodo de muestreo. Los estadios larvales fueron determinados considerando las dimensiones de la cápsula cefálica (largo y ancho) y longitud total de cada organismo. Las larvas se colocaron dorsalmente para medir la cápsula cefálica con un micrómetro ocular bajo un microscopio óptico a una magnificación de 10X, siendo el método más utilizado (p.ej., Sæther 1980, Prat y Rieradevall 1992, 1995, Yan et al. 1999). Asimismo, se

midió la longitud total de cada una de las larvas. Una vez establecidos los rangos por estadio, se calculó la abundancia relativa temporal de cada uno y considerando la densidad se dedujo el número de generaciones que se presentan en la zona profunda como lo sugieren Lindegaard y Mortensen (1988). Los datos de frecuencia y densidad por instar fueron analizados mensualmente para determinar el número de generaciones que estuvieron presentes en el periodo estudiado.

CARACTERÍSTICAS DE LOS ORGANISMOS BENTÓNICOS

Con el objetivo de verificar el estado de los organismos recolectados en el bentos profundo y determinar si estaban vivos, muertos o vivos con algún tipo de mecanismo o estrategia de sobrevivencia ante las condiciones adversas que se generan en la zona profunda, se procedió a realizar un muestreo adicional de casi un año (enero a noviembre de 2011), considerando solamente las estaciones más extremas del transectos E1 (centro) y E4 (más cercana a la orilla). Se tomaron mensualmente cuatro muestras en cada una de las estaciones mencionadas de la misma forma previamente descrita, con la diferencia de que éstas no fueron fijadas ni tamizadas para evitar cualquier tipo de estrés o alteración en los organismos. Las muestras fueron transportadas al laboratorio *in vivo* en obscuridad y a baja temperatura (similar a la del fondo de Alchichica, 14.5°C) y examinadas de inmediato. El sedimento superficial (10 cm) fue revisado cuidadosamente con ayuda de microscopio estereoscópico para encontrar a los organismos, observar sus características y separarlos.

Los quironómidos presentaron la típica coloración del grupo (i.e., roja) y mostraron actividad en el sedimento. Los ostrácodos fueron encontrados en tres condiciones: **a)** muertos (valvas abiertas, presencia de partes blandas carentes de coloración o valvas cerradas herméticamente con partes blandas en su interior en proceso de descomposición), **b)** vivos en estado de latencia o dormancia (cerrados herméticamente, presencia de partes blandas con coloración amarillenta e inmóviles en el sedimento o flotando) **c)** vivos activos (se mueven libremente en el sedimento y permanecen enterrados). Estas características coinciden con los

criterios de Bright (2009), Horne et al. (2002), Corbari et al. (2005), Schmit et al. (2007) y Nilsson y Rosenberg (1994). Los organismos encontrados en este muestreo fueron separados y contados con la ayuda de un microscopio estereoscópico y posteriormente fijados (alcohol 96°) para propósitos taxonómicos.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

La mayoría de las variables ambientales evaluadas no mostraron diferencias entre las estaciones estudiadas ($p > 0.05$) (Tabla 1). La zona bentónica profunda de Alchichica presenta sedimentos con un contenido elevado de materia orgánica - lo que los caracteriza como sedimentos orgánicos- ($34.7 \pm 3.5\%$) así como de carbonatos sedimentarios ($13.6 \pm 3.7\%$). El sedimento está compuesto por limos arcillosos, esto es, sedimentos finos dominados por limos ($\leq 31.3 \mu\text{m}$) con una cantidad menor de arcillas ($\leq 3.9 \mu\text{m}$) (arenas 4%, limos 72%, arcillas 24%); La textura del sedimento no difirió entre las estaciones de muestreo ($p > 0.05$). La temperatura permaneció estable a lo largo del año con un promedio de 14.5 ± 0.1 °C y de manera similar, el pH se mantuvo constante con un promedio de 9.2 ± 0.1 . Todos parámetros ambientales antes mencionados no mostraron diferencias durante el ciclo de muestreo ($p > 0.05$).

En contraste, la concentración de oxígeno disuelto, los flujos de clorofila *a* (Chl-*a*) y los flujos de carbono total particulado (CTP), presentaron diferencias en el ciclo de muestreo ($p < 0.05$). En relación al oxígeno disuelto (Figura 4), el fondo del lago permanece oxigenado por cuatro meses (febrero-mayo), la concentración promedio máxima se presentó en marzo ($5.4 \pm 0.3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) y la más baja a finales de mayo con (0.3 ± 0.4) $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Las estaciones E1, E2 y E3 presentaron oxígeno disuelto a lo largo de 3 meses (febrero-abril) con una concentración promedio de $3.9 \pm 1.1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, a diferencia de la E4, la estación más cercana a la orilla y menos profunda, donde el oxígeno disuelto se presentó durante 5 meses (enero-mayo) con

TABLA 1. Rangos (primer renglón) y promedios \pm 1 d.e. (segundo renglón) de las variables ambientales medidas en los cuatro sitios de muestreo (E1 = 62 m, E2 = 61 m, E3 = 60 m y E4 = 50 m) de la zona profunda del lago Alchichica. (Temp = temperatura, OD = oxígeno disuelto, pH = potencial de hidrógeno, MO = materia orgánica sedimentaria, CO₃ = carbonatos sedimentarios, CTP = flujos de carbono total particulado, Chl-a = flujos de clorofila-a).

	Temp	OD	pH	MO	CO₃	CTP	Chl-a	Textura
	°C	mg L⁻¹	unidades	%	%	mg m⁻² d⁻¹	mg m⁻² d⁻¹	φ
E1	14.4 – 14.6	0 – 5.3	8.9 – 9.6	29 – 36	6 – 15	186 – 485	1.3 – 7.7	3 - 9
	14.5 \pm 0.1	3.9 \pm 1.1	9.2 \pm 0.1	31 \pm 2	10.7 \pm 2.3	275 \pm 82	2.9 \pm 1.7	5.9 \pm 1.2
E2	14.4 – 14.6	0 – 5.3	8.9 – 9.3	29 – 38	9 – 17	211 – 470	0.9 - 7.8	3 - 9
	14.5 \pm 0.1	3.9 \pm 1.1	9.2 \pm 0.1	33 \pm 3	12.9 \pm 2.8	292 \pm 80	2.9 \pm 1.8	5.4 \pm 1.9
E3	14.4 – 14.6	0 – 5.3	8.9 – 9.3	31 – 42	10 – 21	181 – 604	1.0 - 8.6	3 - 8
	14.5 \pm 0.1	3.9 \pm 1.1	9.1 \pm 0.1	38 \pm 3	15.7 \pm 3.4	301 \pm 124	3.2 \pm 2.2	5.2 \pm 1.5
E4	14.4 – 14.7	0 – 5.8	8.8 – 9.4	34 – 39	7 – 25	192 – 772	1.3 - 8.8	3 – 8
	14.5 \pm 0.1	4.2 \pm 1.5	9.1 \pm 0.2	37 \pm 1	15.0 \pm 4.2	349 \pm 173	3.7 \pm 2.3	5.1 \pm 1.6

una concentración promedio de $4.2 \pm 1.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Los flujos promedio de clorofila *a* fueron diferentes de febrero a mayo, comparados con el resto del periodo de muestreo ($p < 0.05$). El valor más elevado se presentó en marzo del 2010 con $8.2 \pm 0.7 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (Figuras 5). El promedio de los flujos de carbono fue de $304 \pm 119 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ y temporalmente en el primer muestreo del mes de mayo se presentó el valor mayor ($580 \pm 130 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), resultando ser diferente al resto del muestreo ($p < 0.05$) (Figura 6).

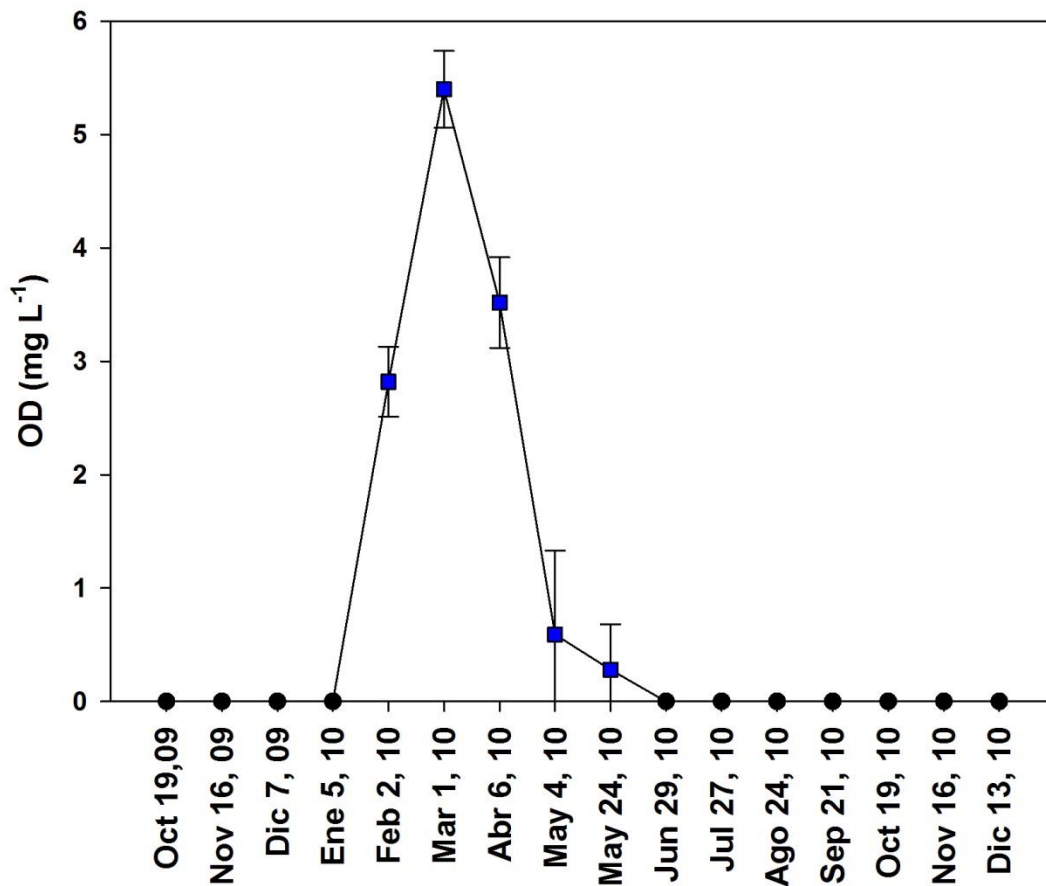


FIGURA 4. Variación temporal (promedio \pm desviación estándar) de las concentraciones de oxígeno disuelto (OD) en la zona profunda ($\geq 50 \text{ m}$) del lago Alchichica. El símbolo (■) muestra diferencia ($p < 0.05$).

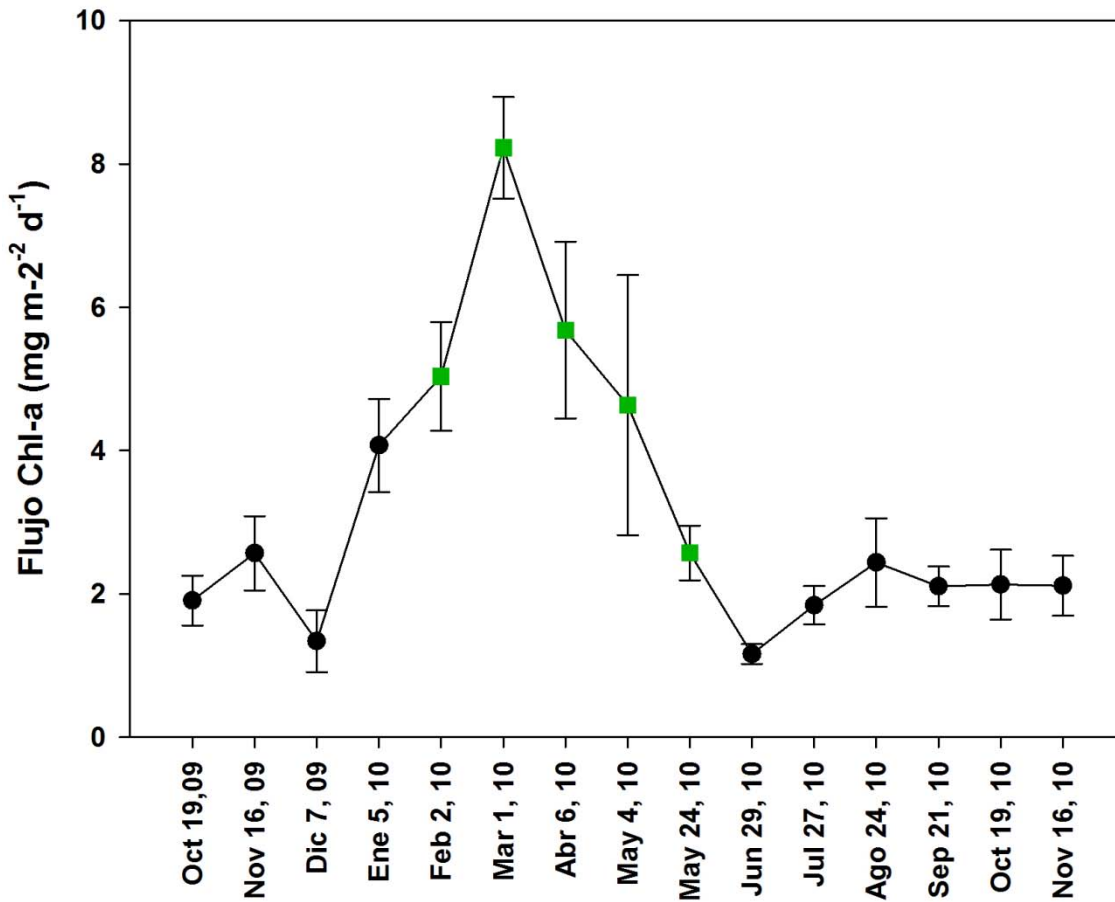


FIGURA 5. Variación temporal (promedio \pm desviación estándar) del flujo de clorofila *a* (Chl-*a*) en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (■) muestra diferencia ($p < 0.05$).

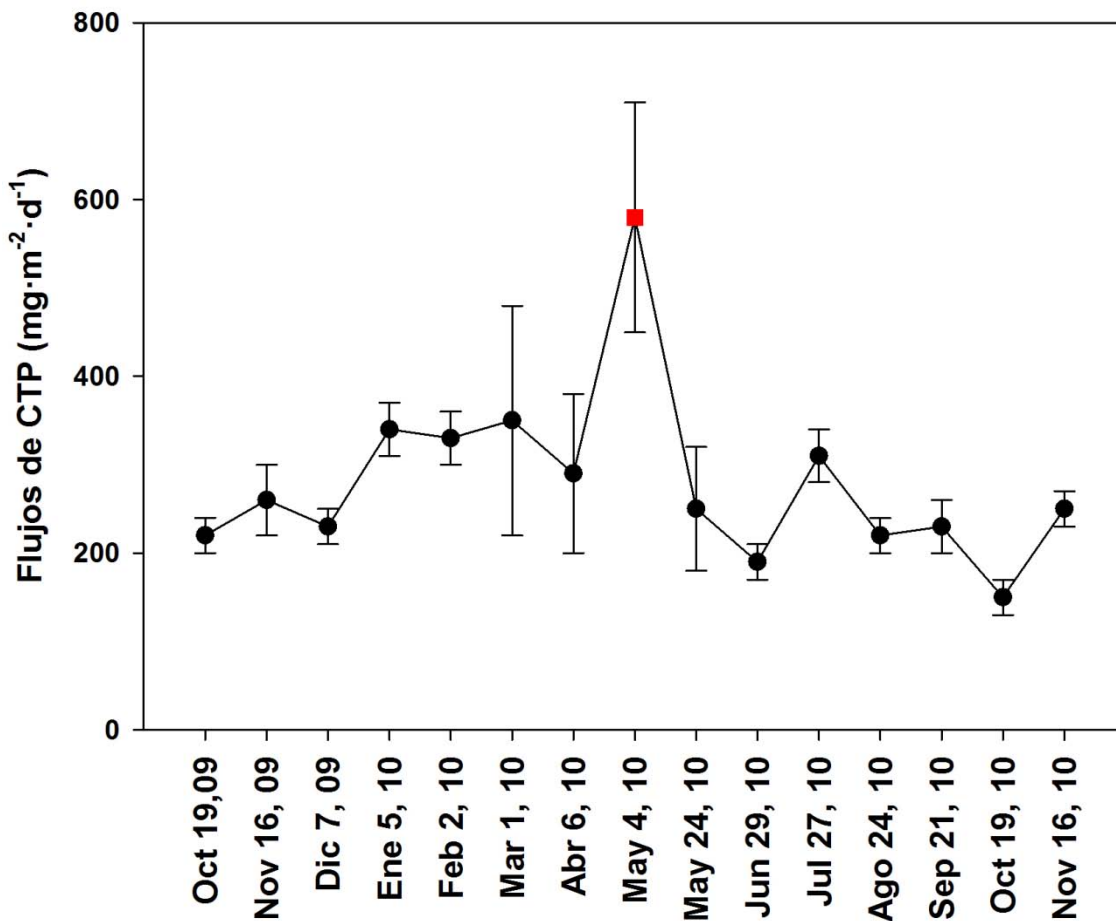


FIGURA 6. Variación temporal (promedio \pm desviación estándar) del flujo de carbono total particulado (CTP) en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (■) muestra diferencia ($p < 0.05$).

CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA

Se identificaron sólo dos taxa de invertebrados bentónicos en la zona profunda del lago Alchichica, luego del estudio de sus disecciones, una búsqueda exhaustiva de literatura para su identificación y consulta con expertos, ambas parecen ser especies nuevas. La primera es un ostrácodo de la familia Candonidae que de aquí en adelante se denomina *Candona* sp. La segunda es un quironómido de la subfamilia Chironominae del grupo “decorus” que de aquí en adelante se

denomina *Chironomus* sp. En ambos casos se están realizando los estudios pertinentes para verificar si son especies nuevas y, en su caso, describirlas.

***Candona* sp.**

Esta especie se reproduce sexualmente y presenta un dimorfismo sexual bien definido evidente en la forma de las partes blandas del cuerpo, tamaño, forma y detalles finos de las valvas. Los caparazones son globulares, de color blanco translúcido que permiten la revelación de las partes blandas de color amarillo-naranja en organismos vivos. Las hembras son más pequeñas en longitud, alto y ancho de caparazón (Tabla 2), a diferencia de los machos que son más robustos considerando las mismas dimensiones.

TABLA 2. Dimensiones (en mm) de hembras y machos adultos de *Candona* sp. del lago Alchichica. (Promedio \pm desviación estándar en el renglón superior, rango en el renglón inferior).

<i>Candona</i> sp.	Variable	Valva derecha	Valva izquierda
Hembras	Largo	1.14 \pm 0.05	1.17 \pm 0.05
		1.07 – 1.23	1.11 – 1.25
	Alto	0.64 \pm 0.02	0.66 \pm 0.02
		0.61 – 0.69	0.62 – 0.70
Machos	Largo	0.34 \pm 0.01	0.35 \pm 0.02
		0.31 – 0.35	0.33 – 0.40
	Alto	1.19 \pm 0.05	1.23 \pm 0.04
		1.04 – 1.26	1.18 – 1.33
Ancho	0.67 \pm 0.02	0.69 \pm 0.03	
	0.63 – 0.71	0.64 – 0.78	
	Ancho	0.32 \pm 0.03	0.37 \pm 0.02

Considerando los datos morfométricos de las poblaciones litoral y profunda, no se encontraron rasgos que muestren que se trata de especies diferentes. En relación al tamaño (Tablas 3 y 4), los organismos de fondo (machos y hembras) tienden a ser más pequeños ($p < 0.05$) que los de la zona litoral en algunos rasgos anatómicos tanto en valvas como en algunos apéndices. Además se observó que el número de huevos en las hembras ovígeras es mayor en la población profunda ($p < 0.05$) que

en la litoral. Un aspecto importante es que los organismos de la zona profunda han desarrollado un músculo abductor más grueso ($p < 0.05$), rasgo que puede ser resultado de una adaptación anatómica para que se presente un cierre hermético cuando las condiciones se tornan desfavorables.

TABLA 3. Longitud promedio (μm) \pm desviación estándar de las estructuras anatómicas de machos adultos de *Candona* sp. de la zona litoral (n=15) y profunda (n=15) del lago Alchichica. (* = diferencia significativa).

Estructura	Litoral	Fondo
Anténulas *	340 \pm 30	310 \pm 10
Antenas *	370 \pm 30	410 \pm 30
Mandíbula *	340 \pm 10	330 \pm 10
Maxílula *	520 \pm 40	440 \pm 30
Primer toracópodo *	250 \pm 20	240 \pm 10
Segundo toracópodo *	390 \pm 20	420 \pm 10
Tercer toracópodo	430 \pm 40	400 \pm 20
Furca *	540 \pm 20	490 \pm 30
Órgano de Zenker *	620 \pm 50	530 \pm 10

TABLA 4. Longitud promedio (μm) \pm desviación estándar de las estructuras anatómicas de hembras adultas de *Candona* sp. de la zona litoral (n=15) y profunda (n=15) del lago Alchichica. (* =diferencia significativa).

Estructura	Litoral	Fondo
Anténulas *	330 \pm 10	320 \pm 10
Antenas	320 \pm 10	330 \pm 0
Mandíbula	310 \pm 10	320 \pm 0
Maxílula *	480 \pm 20	440 \pm 0
Primer toracópodo	220 \pm 20	230 \pm 0
Segundo toracópodo *	370 \pm 20	390 \pm 10
Tercer toracópodo	340 \pm 40	360 \pm 0
Furca	450 \pm 50	440 \pm 10

Chironomus sp.

Las larvas son relativamente pequeñas, probablemente son una especie nueva para la ciencia, del grupo *decorus*, grupo complejo que contiene muchas especies. Las larvas poseen una cápsula cefálica completa, no retráctil sobre el tórax, bien quitinizada, con estructuras sensoriales, aparato bucal y mandíbulas oponibles. La larva tiene túbulos ventrales largos del octavo segmento, dos túbulos más cortos laterales en el segmento séptimo del abdomen. La cabeza es de color relativamente claro (Figura 7), sin manchas en la parte clipeal y con la gula apenas coloreada. El diente central trifido en el mentón. El cuarto diente lateral es más corto que el quinto. La placa ventromental lisa en la parte media. El peine de la epifarínge no tiene dientes más pequeños intercalados entre los dientes normales. La mandíbula tiene tres dientes internos, el tercero de color más claro que los otros dos.

La pupa posee una fila de ganchos única en el segundo segmento. El tamaño es inferior a 10 mm, el torác con algunas granulaciones y la pleura del segmento IV no tiene espinas laterales. En el segmento III las espínulas del tergito van disminuyendo de tamaño desde la parte posterior a la anterior. Los adultos son de tamaño relativamente pequeño y sin manchas oscuras en las alas. Sedas no muy largas, punta anal tiene una forma triangular. La volsella superior es curvada en su parte final.



FIGURA 7. Características morfológicas cefálicas de *Chironomus sp.*

DISTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA

Considerando su frecuencia (92%) y abundancia (98%), el ostrácodo *Candona* sp. resultó ser el taxón dominante y se registró en todas las estaciones durante todo el periodo de estudio (Tabla 5). *Chironomus* sp. se catalogó como taxón raro, presente en todas las estaciones estudiadas con una abundancia (2%) y frecuencia (12%) bajas; temporalmente solo se registró de febrero a mayo, periodo en el cual el fondo permanece oxigenado.

Los organismos del meiobentos encontrados constituyen estadios juveniles de las mismas especies del macrobentos por lo cual se decidió analizarlos en forma conjunta con el macrobentos como una sola comunidad independientemente de su talla. En algunos casos y cuando así conviene con fines aclaratorios, se hace la distinción entre ambas fracciones (macro y meiobentos).

TABLA 5. Presencias (X) y ausencias (-) de los taxa de invertebrados bentónicos en las estaciones de muestreo (E1 a E4) de la zona profunda del lago Alchichica. (C = *Candona* sp., Ch = *Chironomus* sp.).

Mes	E1		E2		E3		E4	
	C	Ch	C	Ch	C	Ch	C	Ch
Oct. 19,09	X	-	X	-	X	-	X	-
Nov. 16, 09	X	-	X	-	X	-	X	-
Dic. 7, 09	X	-	X	-	X	-	X	-
Ene. 5, 10	X	-	X	-	X	-	X	-
Feb. 2, 10	X	-	X	-	X	-	X	X
Mar.1, 10	X	-	X	X	X	X	X	X
Abr. 6, 10	X	X	X	-	X	X	X	X
May. 4, 10	X	X	X	-	X	X	X	X
May.24, 10	X	-	X	X	X	-	X	X
Jun. 29, 10	X	-	X	-	X	-	X	-
Jul. 27, 10	X	-	X	-	X	-	X	-
Ago. 24,10	X	-	X	-	X	-	X	-
Sep. 21, 10	X	-	X	-	X	-	X	-
Oct. 19, 10	X	-	X	-	X	-	X	-
Nov. 16, 10	X	-	X	-	X	-	X	-
Dic. 13, 10	X	-	X	-	X	-	X	-

DENSIDAD Y BIOMASA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA PROFUNDA

La densidad promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos fue de $1,197 \pm 1,976 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; *Candona* sp. mostró una densidad promedio de $1,169 \pm 1,970 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (98%) y *Chironomus* sp. de $28 \pm 146 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (2%). La meiofauna contribuyó con un 76% (75% *Candona* sp., 1% *Chironomus* sp.) de la densidad, mientras que la macrofauna solo con el 24% (20% *Candona* sp., 4% *Chironomus* sp.). Considerando la densidad, las cuatro estaciones mostraron diferencias entre sí y a lo largo del tiempo (Prueba de Friedman, $p < 0.05$). La E1 (estación central y más profunda, 62 m) mostró la densidad menor ($452 \pm 782 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$), variable que se incrementó gradualmente hacia la zona más cercana a línea de costa (E4), donde se registró el valor más elevado con $2,485 \pm 3,026 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Figura 8). La densidad máxima ($3,629 \pm 3,564 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) se registró en marzo 2010 y la menor ($274 \pm 154 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) en octubre del 2010. Las densidades fueron más altas en el mes de marzo respecto al resto de los meses ($p < 0.05$) (Figura 9). El mismo comportamiento se observó en todas las estaciones, temporalmente marzo presento las densidades más elevadas ($p < 0.05$) (Tabla 6).

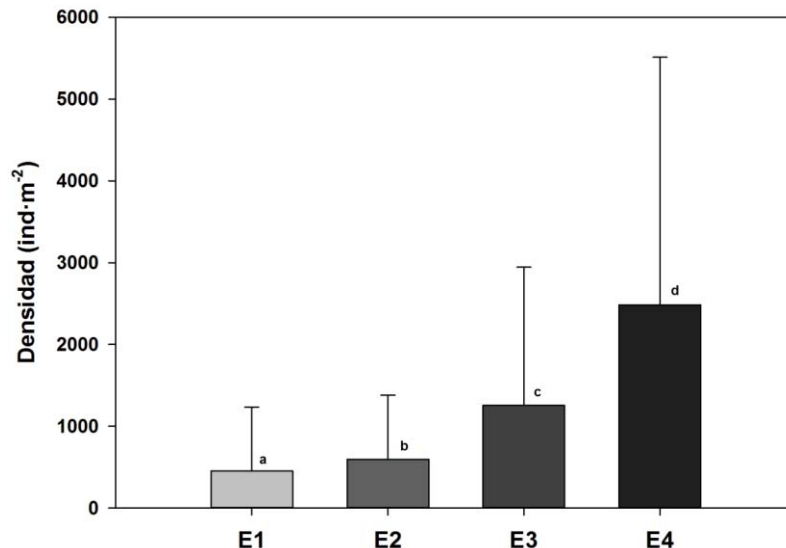


FIGURA 8. Densidad promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos en cada una de las zonas de estudio. Letras diferentes (a, b, c, d) muestran diferencia significativa ($p < 0.05$).

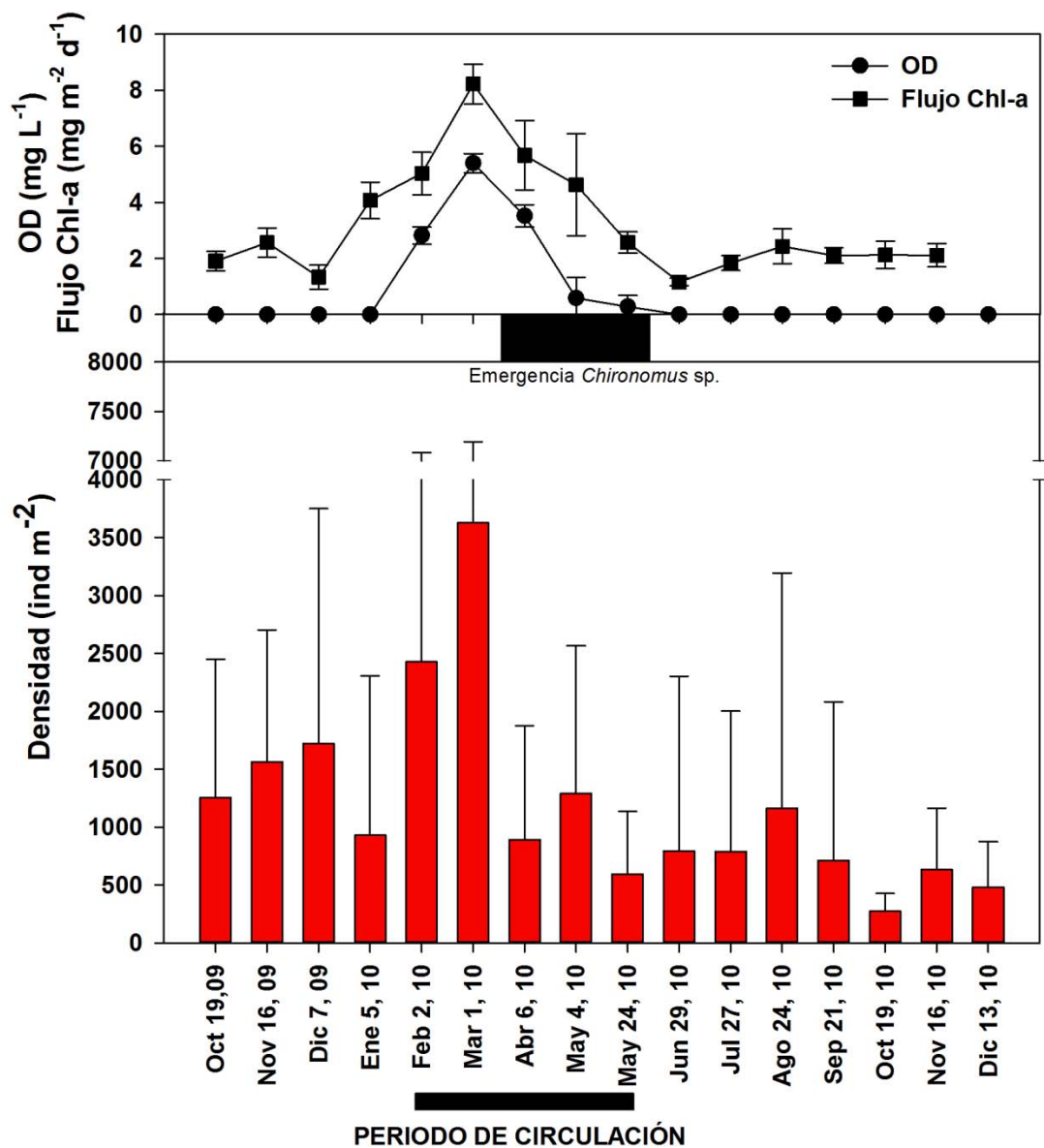


FIGURA 9. Variación temporal de la densidad (promedio \pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos de la zona profunda del lago Alchichica en función de la concentración de oxígeno disuelto (OD) y el flujo de clorofila a (Chl-a).

TABLA 6. Variación de la densidad (ind·m⁻²) de los invertebrados bentónicos para cada una de las estaciones estudiadas de la zona profunda del lago Alchichica. (promedio ± desviación estándar).

Mes	E1	E2	E3	E4
Oct. 19,09	89 ± 118	546 ± 907	2079 ± 919	2331 ± 729
Nov. 16, 09	546 ± 753	1415 ± 0	2020 ± 1749	2271 ± 920
Dic. 7, 09	575 ± 958	1622 ± 1371	3007 ± 3634	1681 ± 1478
Ene. 5, 10	620 ± 690	575 ± 807	237 ± 128	2286 ± 2336
Feb. 2, 10	1032 ± 895	620 ± 819	620 ± 804	7402 ± 8138
Mar.1, 10	1563 ± 2399	1652 ± 1481	3232 ± 2405	8394 ± 3008
Abr. 6, 10	192 ± 156	1328 ± 807	607 ± 157	1126 ± 1118
May. 4, 10	546 ± 796	178 ± 89	2331 ± 664	2101 ± 1599
May.24, 10	679 ± 873	163 ± 68	444 ± 89	1096 ± 356
Jun. 29, 10	148 ± 93	30 ± 51	193 ± 200	2805 ± 2085
Jul. 27, 10	104 ± 103	237 ± 136	622 ± 501	2202 ± 1892
Ago. 24,10	635 ± 753	74 ± 93	2580 ± 4010	1358 ± 909
Sep. 21, 10	133 ± 160	193 ± 112	459 ± 210	2067 ± 2541
Oct. 19, 10	119 ± 112	193 ± 51	400 ± 118	385 ± 112
Nov. 16, 10	148 ± 26	430 ± 180	797 ± 777	1170 ± 68
Dic. 13, 10	133 ± 44	296 ± 156	444 ± 44	1052 ± 312

La biomasa promedio (± desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos fue de 16.13 ± 30.81 mg C·m⁻², *Candona* sp. contribuyó en mayor proporción con un valor promedio de 11.12 ± 12.94 mg C·m⁻² (71%), mientras que *Chironomus* sp. tuvo un promedio de 4.92 ± 27.33 mg C·m⁻² (29%). La macrofauna contribuyó con un 76% (47% *Candona* sp., 29% *Chironomus* sp.) de la biomasa, mientras que la meiofauna comprendió solo el 24% (23.9% *Candona* sp., 0.1% *Chironomus* sp.). La biomasa mostró diferencias tanto espacial como temporalmente (Prueba de Friedman, $p < 0.05$), E1 presentó el valor menor (4.09 ± 4.07 mg C·m⁻²) y E4 el valor mayor (40.93 ± 52.76 mg C·m⁻²) (Figura 10). Temporalmente, la biomasa fue mayor en abril del 2010 (65.22 ± 95.85 mg C·m⁻²) y menor (5.90 ± 3.39 ind·m⁻²) en octubre del 2010. Al igual que la densidad, el mes de marzo resultó ser diferente al resto de los meses ($p < 0.05$) (Figura 11). E1, E2 y E3 mostraron la biomasa más alta en marzo, mientras que E4 presentó el valor más considerable en abril del 2010 (Tabla 7).

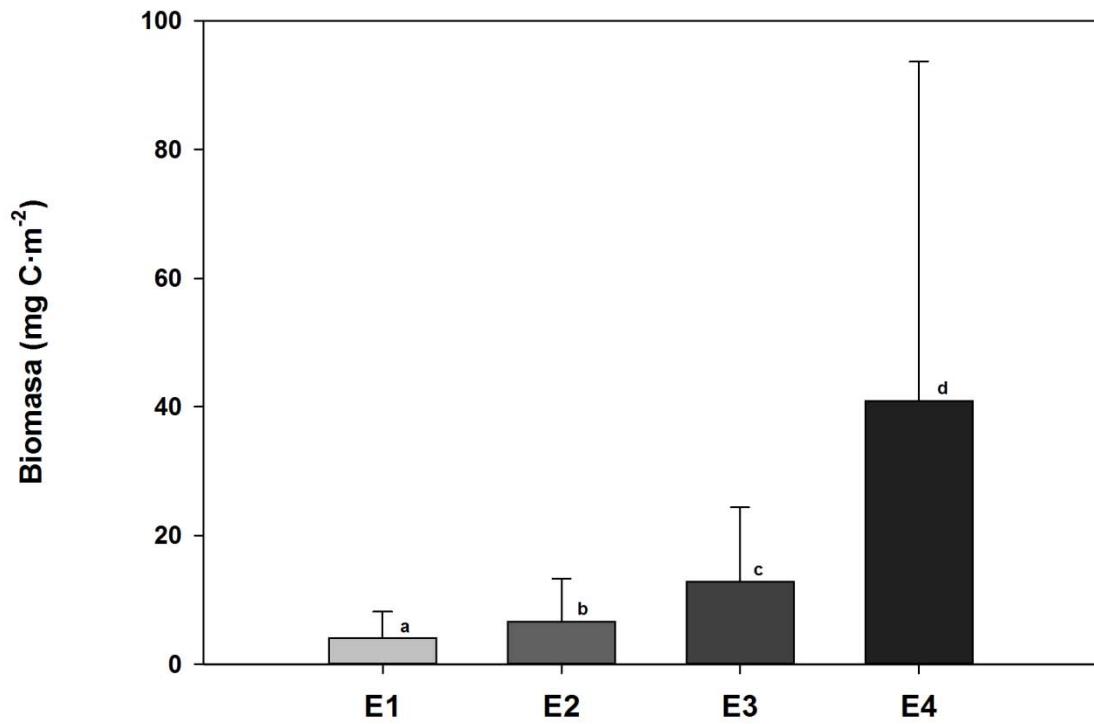


FIGURA 10. Biomasa promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos en cada una de las zonas de estudio. Letras diferentes (a, b, c, d) muestran diferencia significativa ($p < 0.05$).

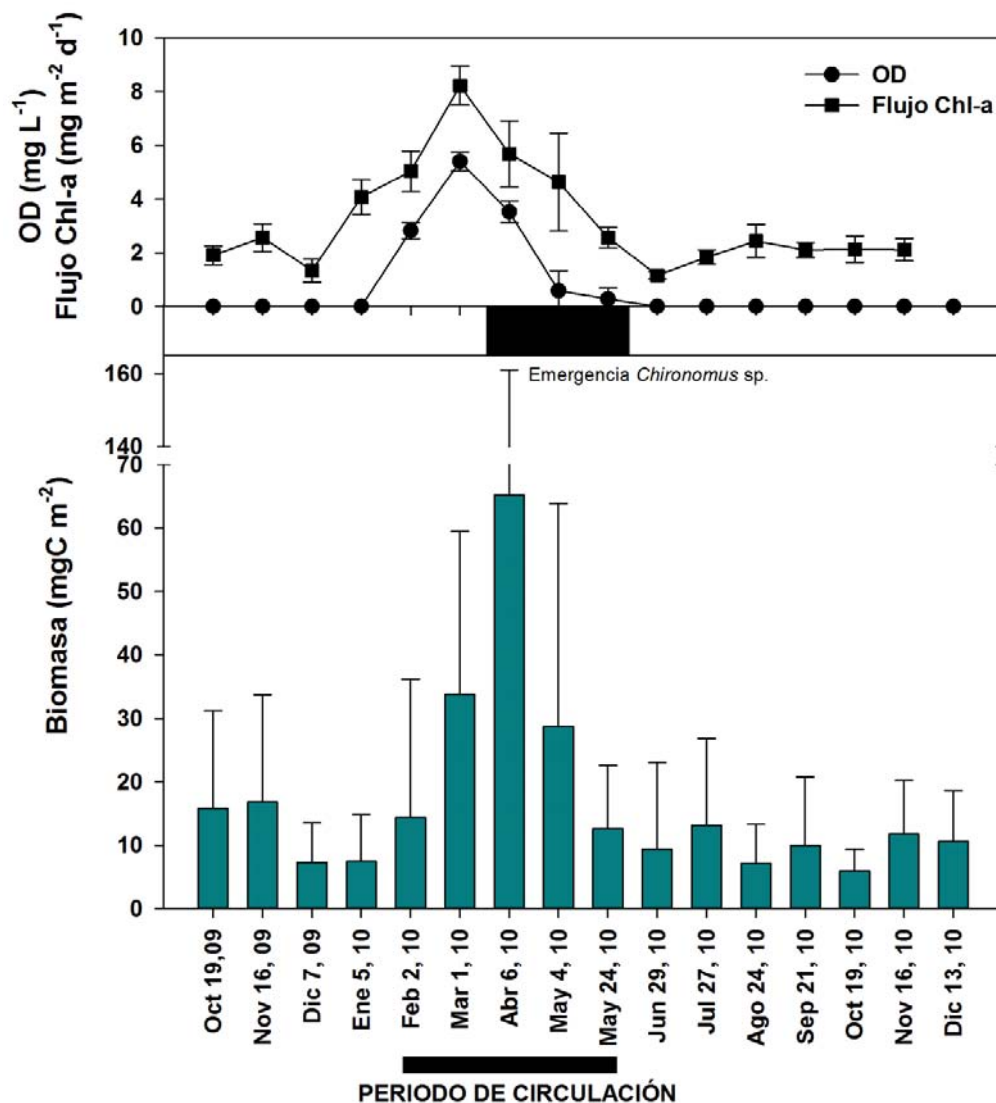


FIGURA 11. Variación temporal de la biomasa (promedio \pm desviación estándar) de la comunidad de invertebrados bentónicos de la zona profunda del lago Alchichica en función de la concentración de oxígeno disuelto (OD) y el flujo de clorofila a (Chl-a).

Dinámica poblacional de *Candona* sp.

El taxa se registró en todas las estaciones estudiadas. Temporalmente presentó su densidad más elevada en marzo 2010 ($3,614 \pm 3,563 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y la menor en octubre 2010 con $274 \pm 154 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Figura 12a); con relación a la biomasa el valor mayor se presentó en marzo 2010 ($29.72 \pm 24.81 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$) y el

menor en octubre 2010 ($5.90 \pm 3.39 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$) (Figura 12b). Temporal y espacialmente tanto la densidad (Prueba de Friedman, $p < 0.05$) como la biomasa (Prueba de Friedman, $p < 0.05$) mostraron diferencias. A lo largo de todo el muestreo marzo fue diferente al mostrar los valores más elevados en ambas variables ($p < 0.05$).

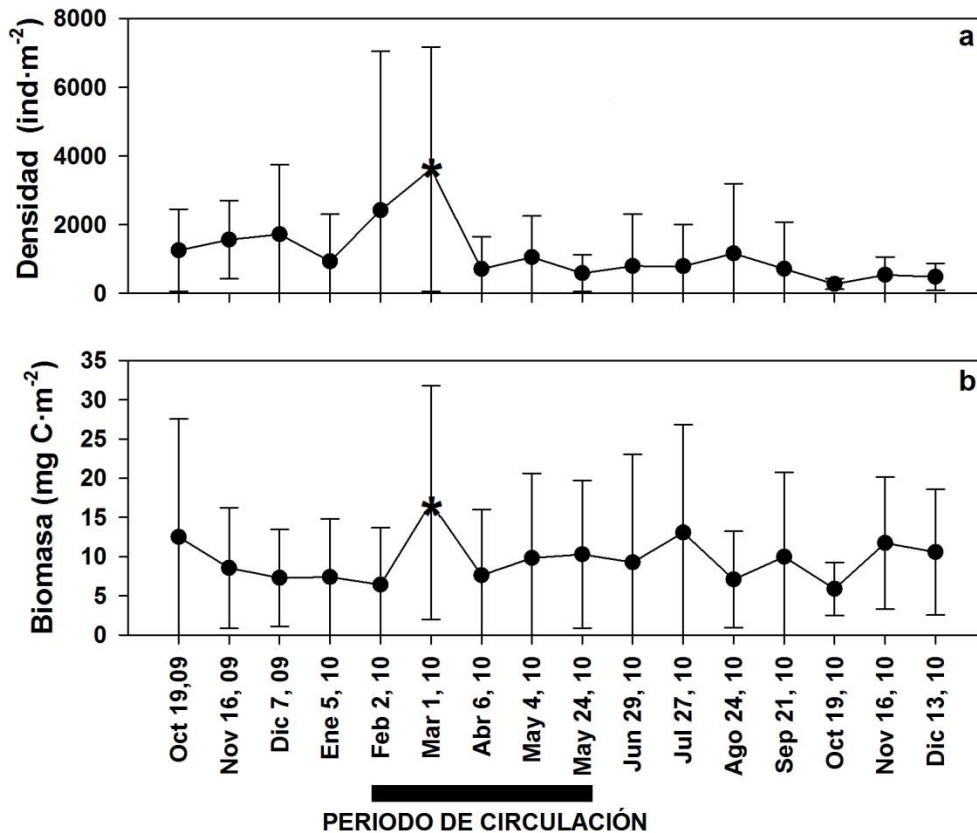


FIGURA 12. Variación temporal de la densidad (a) promedio (\pm desviación estándar) y biomasa (b) promedio (\pm desviación estándar) de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (*) muestra diferencia significativa ($p < 0.05$).

Estructura poblacional de *Candona* sp.

La composición de la población de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica estuvo constituida por organismos juveniles y adultos (hembras y machos) cuyas tallas se presentan en la Tabla 8. En general, los organismos juveniles fueron más abundantes con una densidad promedio de $818 \pm 1974 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (69%), seguidos por las hembras con $249 \pm 266 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (22%) y, finalmente, los machos con una densidad promedio de $96 \pm 111 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (9%). Las densidades entre los estadios fueron significativamente diferentes ($p < 0.05$). Espacialmente, hay una distribución diferencial, todos los estadios mostraron sus densidades más elevadas en la E4 (Figura 13) y las menores en la estación central más profunda del lago (E1).

TABLA 7. Dimensiones (μm) de los individuos de *Candona* sp. por estadio de desarrollo.

Estadio	Largo		Ancho	
	Promedio	Rango	Promedio	Rango
Hembras	1126.32	984.68 - 1701.68	610.62	564.04 - 669.02
Machos	1247.49	1022.92 - 1682.56	670.43	592.72 - 659.64
Juveniles	698.07	267.68 - 573.60	360.82	143.40 - 286.8

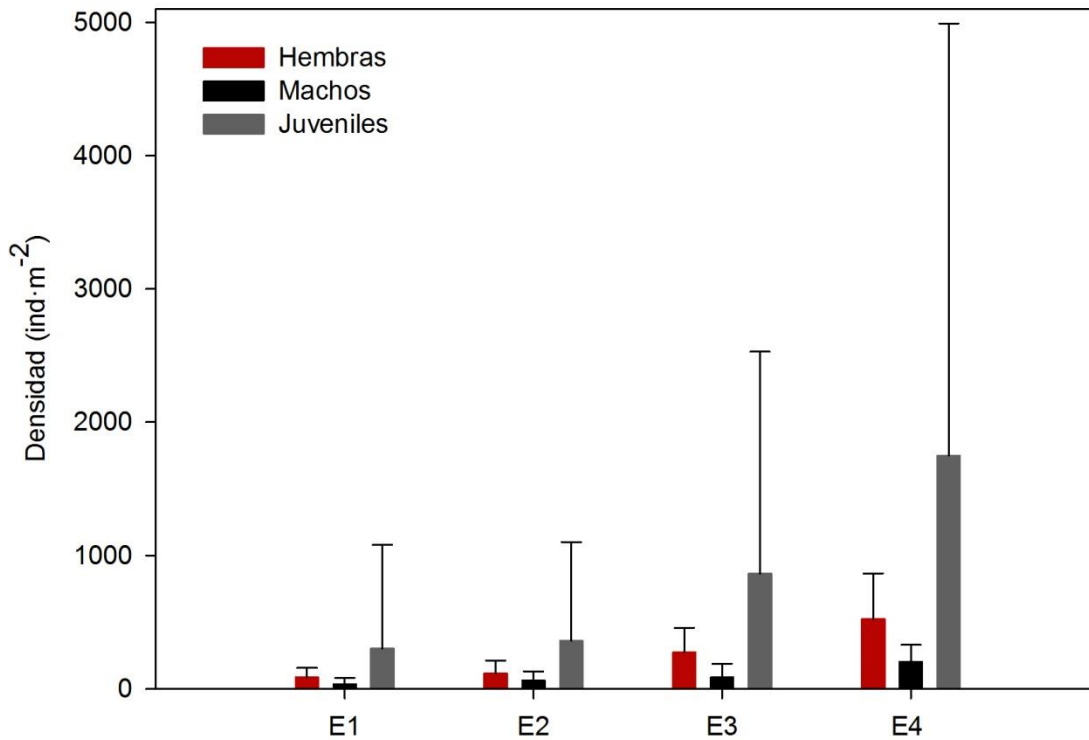


FIGURA 13. Densidad promedio (\pm desviación estándar) por estadios de *Candona* sp. en cada estación de estudio de la zona profunda del lago Alchichica.

Temporalmente los organismos juveniles mostraron su densidad promedio más elevada en el mes de marzo 2010 con $2,844 \pm 4091$ ind·m⁻² (Figura 14), al igual que las hembras (426 ± 319 ind·m⁻²), mientras que los machos alcanzaron su densidad más considerable durante julio 2010 con 178 ± 207 ind·m⁻².

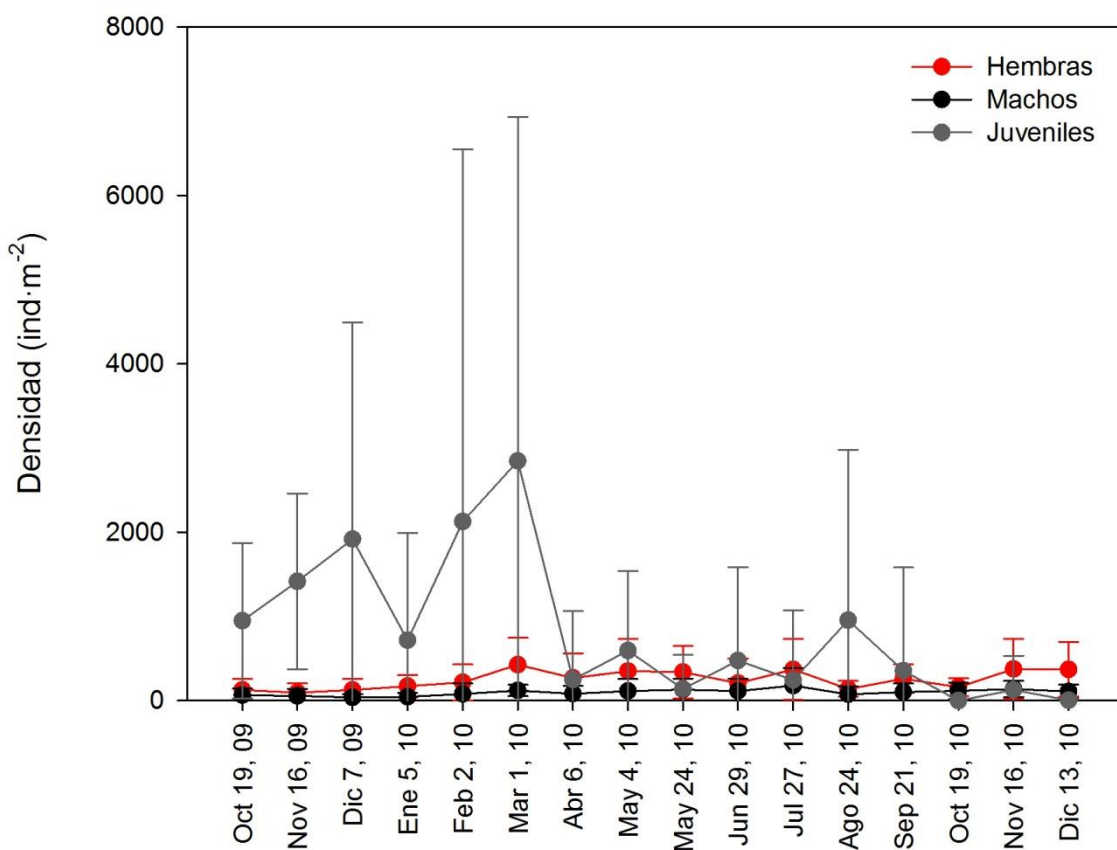


FIGURA 14. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) por estadios de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica.

En la población se reconocieron cinco estadios de desarrollo (Figura 15); se agruparon los organismos adultos (hembras y machos) que mostraron una madurez sexual en sus órganos reproductivos, las hembras -en su mayoría grávidas- se distinguieron fácilmente por la presencia de huevos en su interior. Dentro de los organismos juveniles se reconocieron cuatro estadios larvarios (de A-4 a A-1), cuyas dimensiones de tamaño entre rangos son significativamente diferentes ($p < 0.05$) (Tabla 9). Las larvas más pequeñas a A-4 (A-5 a A-8) no fueron encontradas, probablemente porque no fueron retenidos en la malla utilizada para la separación de organismos (62 μm).

TABLA 8. Rangos de talla para los estadios reconocidos de *Candona* sp. de la población de la zona profunda del lago Alchichica.

ESTADIO	TALLA (μm)
A-4	250 - 460
A-3	470 - 600
A-2	640 - 800
A-1	810 - 1000
Adultos	1000 -1500

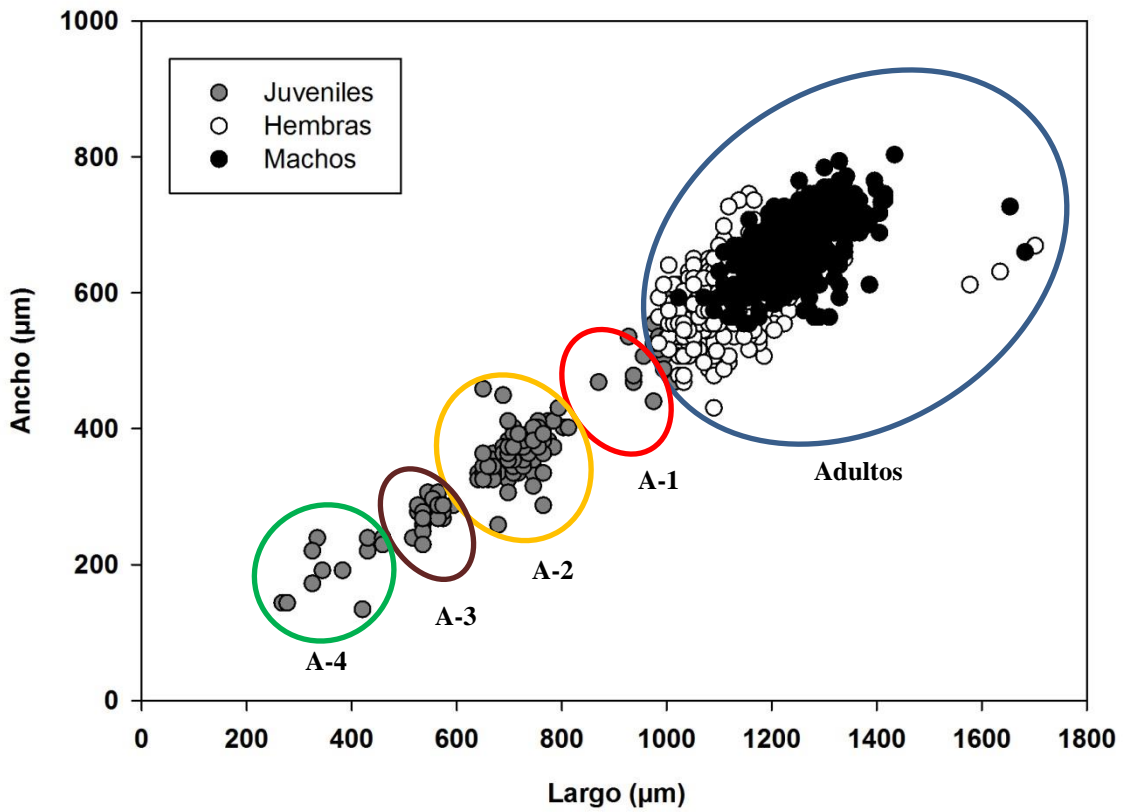


FIGURA 15. Estadios de desarrollo de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica.

Las densidades de los diferentes estadios no mostraron un patrón temporal bien definido (Figura 15). La mayoría de los estadios presentaron sus valores de densidad más elevados en el mes de marzo 2010 (Figura 16), coincidiendo con los valores máximos de oxígeno disuelto ($5.40 \pm 0.34 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) registrados durante el período de circulación en la zona profunda. Aunque los adultos coexisten en este mes con todos los estadios larvarios, existe una dominancia del estadio A-2, que presenta la mayor proporción con un 42%, mientras que los adultos estuvieron presentes con densidades reducidas y su proporción en la población fue menor (hembras 13% y machos 3%).

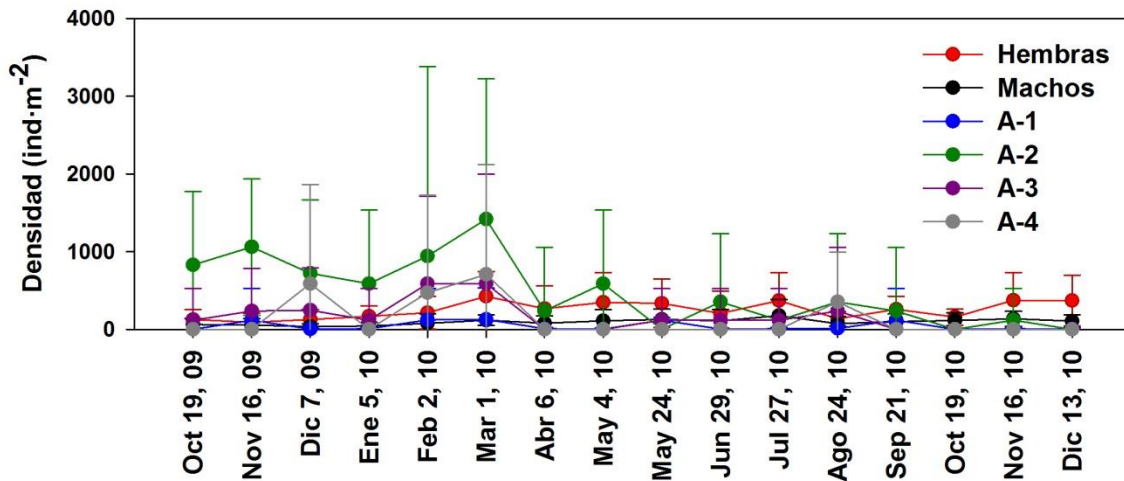


FIGURA 16. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) para cada estadio de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica.

En relación a los adultos (Figura 17a) se aprecia que las hembras muestran un pico máximo en el mes de marzo del 2010 y, aunque los machos también están presentes en ese mes, su densidad máxima la presentan hasta julio del mismo año.

La presencia de larvas A-1 fue escasa (Figura 17b) en la época de circulación. En general, la proporción de larvas más pequeñas fue reducida, excepto de A-2 que fue más frecuente y constante durante todo el estudio, siendo la que contribuyó en mayor medida con la densidad global de la población de *Candona* sp.

Temporalmente, las A-2, A-3 y A-4 presentaron su densidad máxima en marzo 2010 (Figuras 17c,d,e).

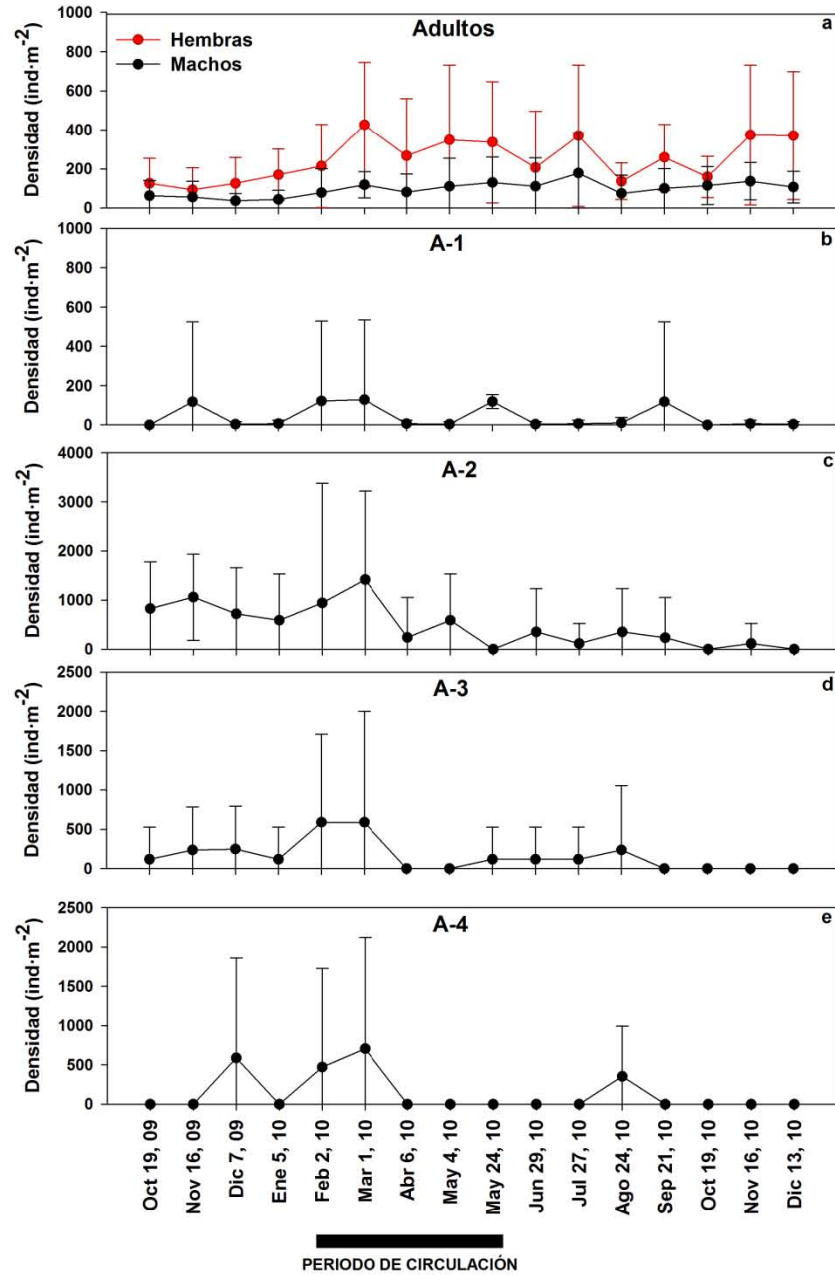


FIGURA 17. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) de adultos (hembras y machos) de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica.

Dinámica poblacional de *Chironomus* sp.

Chironomus sp. se registró de febrero a mayo del 2010, estando ausente en algunas estaciones de muestreo excepto en E4, sitio en donde registró la densidad máxima con $637 \pm 356 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ en abril del 2010. Temporalmente, la densidad máxima se presentó a principio de mayo con $236 \pm 430 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Figura 18a), mientras que en febrero y finales de mayo del 2010 se registraron los valores menores ($7 \pm 26 \text{ ind m}^{-2}$ y $7 \pm 17 \text{ ind m}^{-2}$, respectivamente). Espacialmente, la biomasa más elevada se presentó en la E4 durante abril del 2010 con $199.54 \pm 82.88 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$ y la mínima en la E1 durante febrero y finales de mayo 4 donde estuvo ausente. La biomasa más considerable se presentó en abril del 2010 con $56.06 \pm 94.10 \text{ mg C m}^{-2}$ (Figura 18b) y el valor menor en febrero del 2010 ($0.31 \pm 1.09 \text{ mg C m}^{-2}$). En una escala espacial, tanto para la densidad (Prueba de Friedman, $p < 0.05$) como para la biomasa (Prueba de Friedman, $p < 0.05$) todas las estaciones fueron diferentes ($p < 0.05$) y en escala temporal el mes de abril y principios de mayo resultaron ser diferentes al presentar los valores más elevados ($p \leq 0.05$).

Considerando lo anterior, la distribución temporal que presenta *Chironomus* sp. en la zona profunda de Alchichica en fase larvaria está limitada al periodo de circulación (febrero – mayo); su abundancia elevada en marzo, mes en el cual también se presenta la mayor oxigenación promedio de la zona profunda ($5.40 \pm 0.34 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) y cuando ocurre la emergencia mayor como adultos.

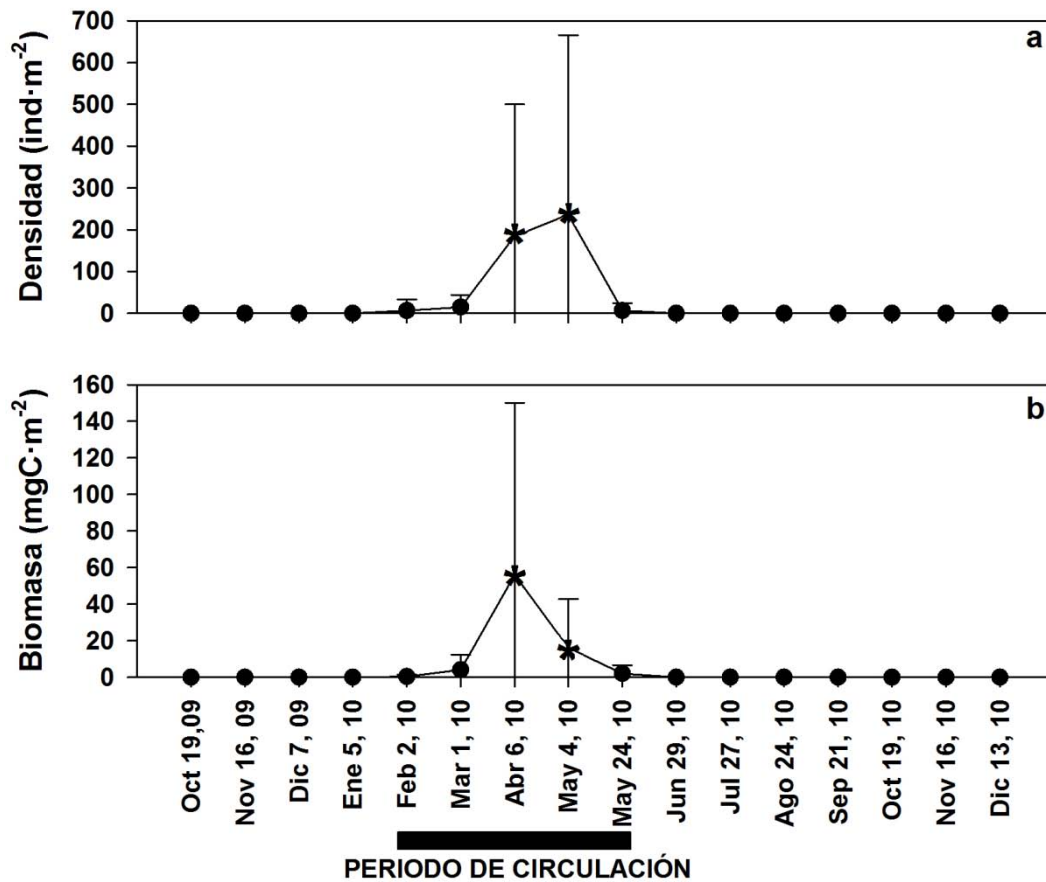


FIGURA 18. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) de larvas de *Chironomus* sp. en la zona profunda del lago Alchichica. El símbolo (*) muestra diferencia significativa ($p < 0.05$).

Estructura poblacional de *Chironomus* sp.

Se reconocieron tres estadios larvares (II, III y IV) con hábitos bentónicos. El segundo y tercer estadios fueron escasos, contribuyendo con menos del 30% del total de larvas. En contraste, el cuarto estadio fue el más abundante con el 90% (Figura 19). Las larvas de *Chironomus* sp. presentaron un rango de longitud de 1.22 a 14.67 mm. Aparentemente, el crecimiento mayor ocurre durante el estadio IV. El rango de este estadio varía de 10.01 a 14.67 mm. Algunos ejemplares en este estadio mostraron algún grado de desarrollo de algunas estructuras pupales.

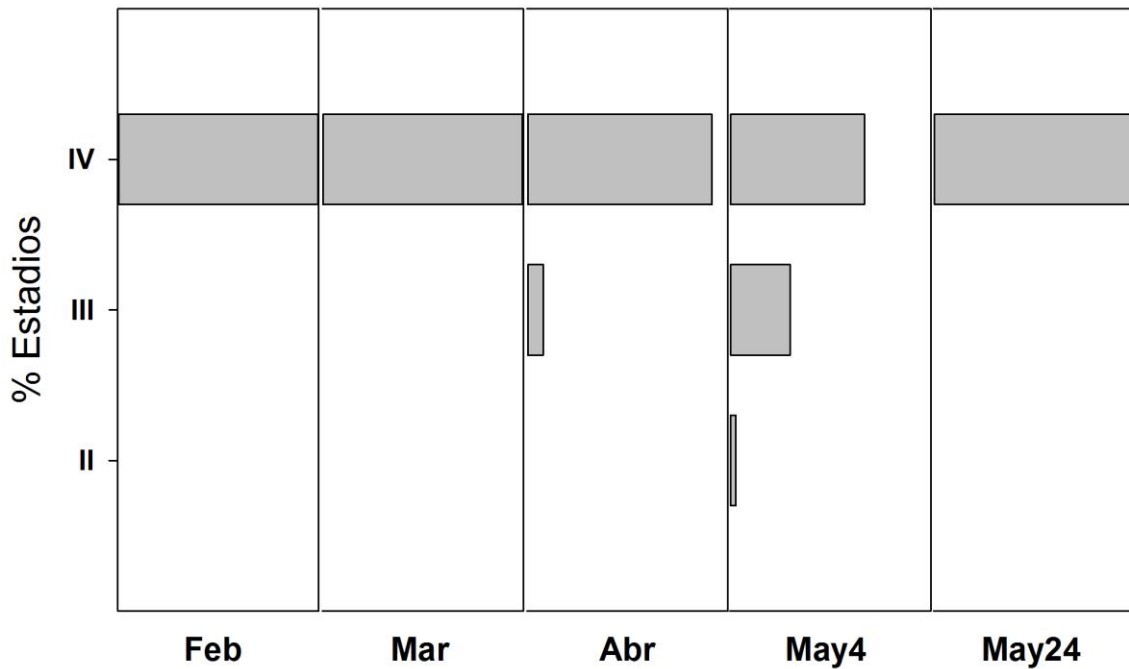


FIGURA 19. Abundancia relativa de diferentes estadios larvarios de *Chironomus* sp. en la zona profunda del lago Alchichica.

Durante el periodo de circulación (febrero-mayo) las larvas estuvieron presentes en todos los muestreos, la densidad poblacional de *Chironomus* sp. disminuyó marcadamente una vez que inició el periodo de estratificación. El estadio IV mostró una distribución continua durante la época de circulación.

Considerando la distribución de la frecuencia mensual para cada estadio en el lago Alchichica se distinguió una generación completa para la zona profunda.

DISCUSIÓN

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

La zona profunda (≥ 50 m) del lago Alchichica se caracteriza por ser relativamente homogénea y constante. Sin embargo, el fenómeno más importante que modifica esto es la presencia de oxígeno disuelto solo durante el periodo de circulación que en la presente investigación fue de febrero a abril, en contraste con el periodo prolongado de anoxia. El contenido de sulfuro de hidrógeno (H_2S) que se generó en el fondo de Alchichica durante el periodo de estratificación ($2.7 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ a 50 m y $3.1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ a 60 m) se considera elevado comparado con otros lagos oligotróficos como, por ejemplo, el lago Ontario con $0.007\text{--}0.27 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (Reynolds y Haines 1980) y no muy por debajo de algunos lagos eutróficos ingleses con $5.1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (Bark y Goodfellow 1985).

El proceso de estratificación termal tiene por lo tanto una influencia determinante en la comunidad bentónica del lago. El retardo y en algunos casos la supresión de los procesos de exportación vertical a través de la termoclina conllevan la generación de un gradiente de oxígeno que puede provocar condiciones hipóxicas/anóxicas. Además, la anoxia favorece la producción de sulfuro de hidrógeno (H_2S) que se puede acumular en grandes cantidades en el hipolimnion. Los efectos tóxicos de este producto puede derivar en la disminución o incluso la ausencia de organismos bentónicos en la zona más profunda; la estratificación “deteriora” la calidad del agua hipolimnética, provocando cambios en la estructura de las comunidades bentónicas dependientes de la presencia de oxígeno, especialmente en la zona profunda (Slavevska-Stamenković et al. 2012). El resultado del prolongado déficit de oxígeno al final del periodo de estratificación, como se mencionó, conlleva a la acumulación de cantidades elevadas de H_2S y consecuentemente, a la desaparición de la mayoría de los organismos (Real et al. 2000).

CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA

La comunidad de invertebrados bentónicos de la zona profunda del lago Alchichica está integrada por solo dos taxa (*Candona* sp. y *Chironomus* sp.), reflejando una estructura muy simple, sin embargo es similar a otros sistemas lacustres (Tabla 10) y frecuentemente son grupos taxonómicos (ostrácodos y quironómidos) presentes en lagos tropicales que desarrollan periodos de estratificación con un hipolimnion anóxico, por ejemplo el lago Abijata (15 m) en Etiopía (Tudorancea y Harrison 1988), el lago Cerro Chato (18 m) en Costa Rica (Jiménez y Springer 1996) y el lago Cote (87 m) en Costa Rica (Sibaja-Cordero y Umaña-Villalobos 2008). La riqueza taxonómica de la zona profunda de Alchichica contrasta con el ensamble numeroso y diverso de invertebrados bentónicos de la zona litoral representada por 50 taxa diferentes (Tabla 11), cuyo potencial de dispersión a la zona profunda es elevado.

En el caso de los ostrácodos, destaca particularmente que en la zona litoral de Alchichica se han reportado dos taxa, de las cuales solo *Candona* sp. ha logrado establecerse en la zona profunda. Respecto a los quironómidos, de los 17 taxa presentes en la zona litoral, solo *Chironomus* sp. (previamente identificado como *Ch. stigmaterus* por Alcocer et al. 1993a,b 1998) ha logrado colonizar la zona profunda de Alchichica durante la fase oxigenada. En este sentido, sólo pocas especies de quironómidos, oligoquetos tubificidos, ostrácodos, nemátodos y copépodos harpacticoides se han encontrado en sedimentos anóxicos de la zona profunda de los lagos (Strayer 2009). Algunos autores (p.ej., Ohtaka et al. 2006) han atribuido la desaparición de ciertos taxa considerados “típicos” de la zona profunda de los lagos, a la anoxia hipolimnética tan prolongada que se genera durante el periodo de estratificación.

TABLA 9. Comparación de comunidades bentónicas profundas registradas en distintos lagos del mundo. El símbolo (¿?) significa que la variable no fue determinada.

LAGO	Profundidad máxima	Riqueza Taxonómica	Grupos dominantes	Densidad promedio (ind·m ⁻²)
Alchichica (Presente estudio)	62 m	2 taxa	Chironomidae Ostracoda (Candonidae)	1,197 ± 1,976
Lago Crampton (USA) (Babler et al. 2008)	18.5 m	4 taxa	Chironomidae	174 - 1146
Lago Stechlin (Alemania) (Collado y Schmelz 2001)	68 m	3 taxa	Oligochaeta (Naididae)	¿?
Lago Michigan (Nalepa et al. 1998)	90 m	3 taxa	Amphipoda-Pontoporeiidae Oligochaeta	4,447
Lago Walker (USA) (Herbst et al. 2013)	23 m	1 taxa	Chironomidae	15,000
26 Lagos de Wisconsin (Howmiller 1977)	¿?	3 taxa	Chironomidae Oligochaeta	11, 000 – 27,000
Lago Sevan (Armenia) (Jenderedjian y Hakobyan 2012)	44 m	2 taxa	Nematoda Oligochaeta	1800 – 2700 (Jenderedjian 1994)
Lago Esrom (Dinamarca) (Hamburguer et al. 2000)	22 m	3 taxa	Oligochaeta Chironomidae Bibalvia	400 – 1,000
Lago Kam (Canadá) (Moore 1981)	13 m	3 taxa	Chironomidae Oligochaeta Amphipoda	¿?
Bahía de Lago Slave (Canadá) (Moore 1979)	45 m	1 taxa	Oligochaeta	1,000 – 1,500
Lago Cote (Costa Rica) (Sibaja-Cordero y Umaña Villalobos 2008)	15 m	1 taxa	Chironomidae	¿?
Lago Baikal (Rusia) (Martin et al. 1999)	> 250 m	3 taxa	Gammaridae Ostracoda Turbellaria Oligochaeta	¿?
Lago Banyoles (España) (Rieradevall y Prat 1991)	20 m	5 taxa	Nematoda Ostracoda Oligochaeta Chironomidae Ceratopogonidae	13,853 786 1,303 438 1
Lago Fuxian (China) (Cui et al. 2008)	87 m	3 taxa	Oligochaeta Mollusca Chironomidae	327 ± 106

TABLA 10. Grupos de invertebrados bentónicos presentes en la zona litoral del lago Alchichica (Alcocer et al. 1998, *Hernández, datos sin publicar).

GRUPO	No. de TAXA
Turbellaria	1
Nemátoda *	8
Oligochaeta	2
Hirudinea	2
Ostrácoda	2
Amphipoda	1
Ephemeroptera	1
Odonata	2
Hemiptera	3
Trichoptera	4
Coleoptera	6
Diptera	17
Gastropoda	1
TOTAL	50

OSTRACODA

Familia Candonidae, Subfamilia Candoninae, Género *Candona* (Baird 1845).

Dentro de los ostrácodos de agua dulce, la familia Candonidae tiene un número elevado de especies (Martens et al. 1998), especialmente de la subfamilia Candoninae (Kaufmann 1900) ya que tiene una tolerancia ecológica muy amplia, lo que le ha permitido colonizar diversos hábitats (Meisch 1996). Son el grupo con la mayor diversidad morfológica, que supone más del 50% de la disparidad total en la superfamilia, la cual se ha atribuido (Sánchez-González et al. 2004) a procesos ecológicos (p.ej., adaptación a ambientes extremos), teniendo una gran plasticidad morfológica y ecológica. Su especialización ecológica ha requerido morfologías mejor equipadas para la explotación más eficiente de micro hábitats determinados (Sánchez-González et al. 2004).

Karanovic (2005) ha estimado que hay 27 géneros actuales de esta subfamilia. Para Norteamérica se han descrito un total de 66 especies recientes, de las cuales 45 son endémicas y la mayoría corresponde al género *Candona* (Karanovic 2006). *Candona* es un género que puede mostrar una gran variabilidad taxonómica en diversas estructuras de importancia taxonómica (Karanovic 2006). El género es común a lo largo de Estados Unidos y Canadá (Delorme 1970). Su distribución se ha dado en un amplio rango de ambientes acuáticos, principalmente en la zona litoral de sistemas lacustres; aunque algunas especies de éste género (*C. candida*) se ha encontrado habitando hasta 300 m de profundidad (Griffiths et al. 1993). Normalmente dominan la fauna de sistemas con sedimentos ricos en materia orgánica, hábitats anaerobios e incluso se ha llegado a encontrar en sistemas subterráneos (Boyd 1981). Algunas especies de este género se consideran habitantes permanentes en aquellos hábitats en donde la temperatura no excede de 18°C (Niinemets 1999). Algunas especies de este género son cosmopolitas y se han adaptado a un amplio rango de condiciones medioambientales y distribución geográfica (Külköylüoğlu y Sari 2012).

El género *Candona* ha sido reportado en sistemas lacustres dulceacuícolas, se considera euritópico en su distribución, se ha reportado en lagos con agua diluída con concentraciones de bicarbonato ligeramente altas (Smith 1993), en lagos salinos de América y Europa (De Deckker 1981, Kiss 2007), con especies que han mostrado preferencias y tolerancias ecológicas diferentes. En algunos casos son especies cosmopolitas, altamente adaptables a rangos amplios de condiciones medioambientales (Külköylüoğlu y Sari 2012). Recientemente se han registrado algunas especies del género como típicas de sistemas en elevaciones altas en el norte de los neotrópicos (incluyendo sistemas mexicanos de la Península de Yucatán) y se han reconocido como taxa bioindicadores de aguas altamente productivas, por lo que se consideran especies tolerantes a condiciones extremas (Pérez et al. 2013).

DÍPTERA

Familia Chironomidae, Subfamilia Chironominae, Género *Chironomus* (Meigen 1803).

El tamaño de la larva es mediano, aproximadamente de 7 mm de largo. Poseen concentraciones relativamente elevadas de hemoglobina, lo que les permite tener un cuerpo de color rojo brillante (Ruíz-Moreno et al. 2000) y ha dado lugar a su nombre común “gusanos de sangre” y que utilicen entornos hipóxicos (Strayer 2009). Las larvas son detritívoras, habitan sedimentos blandos y muy finos. Su distribución ha sido a nivel mundial desde los trópicos hasta el ártico (Pinder y Reiss 1983). *Chironomus anthracinus* y *Chironomus plumosus* han sido reportados en sistemas eutróficos en el norte de los neotrópicos (incluyendo la Península de Yucatán) y se ha reconocido como un indicadores de aguas altamente productivas (Pérez et al. 2013), por lo que muchas especies están expuestas a sobrevivir a condiciones anóxicas por períodos largos. Sin embargo, las especies difieren en su resistencia a la anoxia dentro del mismo género y el metabolismo anaeróbico es la base para su resistencia a la anoxia, el cual no ha sido estudiado a detalle (Nagell y Landahl 1978; Lindegaard 1992, 1995).

En particular, *Chironomus* es un integrante verdaderamente típico de la zona bentónica profunda de sistemas lacustres y no necesariamente está asociado a cuerpos de agua con algún tipo de contaminación (Eggleton 1931). *Chironomus* habita tanto en la zona litoral como en la profunda: se distribuye ampliamente en Norte América (Merritt et al. 2009). Frecuentemente se encuentra en sistemas lénticos, asociado a sedimentos ricos en materia orgánica y en algunas ocasiones donde el oxígeno disuelto es reducido (Trivinho 2011). Sólo algunas especies han tenido la capacidad para resistir bajas concentraciones de oxígeno (Jónasson 2004) y tolerar determinadas concentraciones de H₂S (1mg·L⁻¹) (Neumann et al. 1994).

Chironomus se considera sensible a la desoxigenación (Thienemann 1925 in Brinkhurst 1974), teniendo preferencia por habitar zonas litoral o sublitoral (Real et al. 2000), aunque pueden habitar zonas profundas que llegan a tener oxigenación temporal (Real et al. 2000) y poseen sedimentos finos con cantidades importantes

de material fitoplanctónico (Prat et al. 1992), especialmente diatomeas (Dinsmore et al. 1999). Las especies de este género son ecológicamente generalistas y tienen elevada tolerancia a bajas concentraciones de oxígeno, sin embargo los datos existentes de su autoecología son aún muy limitados (Ferrington y Pehofer 1996).

DISTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD

La disminución que se observa de la riqueza taxonómica de invertebrados bentónicos en el lago de Alchichica conforme aumenta la profundidad, es un patrón común, particularmente en lagos que se estratifican (lagos eutróficos templados y lagos tropicales), lo cual se ha asociado a la homogeneidad del hábitat (Newrkla y Wijegoonawardana 1987, Cleto-Filho y Arcifa 2006) y a la estratificación termal que induce un déficit de oxígeno hipolimnético en las zonas más profundas de estos lagos durante los meses más cálidos (McLachlan y McLachlan 1971, Tudorancea y Harrison 1988, Jiménez y Springer 1996). Este fenómeno se atribuye particularmente al rápido consumo de oxígeno, lo cual impide la diversificación (Payne 1986, Lewis 1996). Así, el número reducido de taxa bentónicos es el resultado de la anoxia que se desarrolla en la zona profunda de los lagos (Jónasson 1992, Kajak 1977, Moore 1981, Ohtaka et al. 2006) y difícilmente los organismos acuáticos pueden tolerar (Brodersen et al. 2004, Hamburger et al. 2000, Cleto-Filho y Arcifa 2006).

DENSIDAD Y BIOMASA DE LA COMUNIDAD

La falta de estudios de bentos profundo en lagos tropicales limita comparaciones generales de la composición, densidad y biomasa de invertebrados bentónicos. Se han realizado pocos estudios de este tipo, la mayoría de ellos con un enfoque descriptivo (Timms 1979, McLachlan y McLachlan 1971, Sibaja-Cordero y Umaña-Villalobos 2008) y otros sólo consideran la zona litoral (Tudorancea y Harrison 1988). Sin embargo, los pocos estudios realizados en lagos tropicales profundos muestran una baja densidad del zoobentos, al parecer, es un fenómeno

común de estos lagos, siendo una característica que contrasta con las densidades elevadas que se han registrado para lagos templados profundos (Atobatele y Ugwumba 2010).

La densidad ($1,504 \pm 2,522 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y biomasa ($16.84 \pm 30.95 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$) promedio del ensamble de invertebrados bentónicos del lago Alchichica fueron bajas comparadas con resultados de un estudio similar en zonas profundas de lagos templados como el Esrom (Dinamarca), Mývatn y Thingvaliavath (Islandia) en donde la densidad y biomasa alcanzaron valores de $200,000 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y $5.3 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$, respectivamente (Jónasson et al. 1990).

La densidad y biomasa mostraron una disminución gradual de la zona más cercana a la orilla, a la zona central y más profunda del lago. Este patrón, probablemente es el resultado de la proximidad de la franja litoral, zona de la cual los organismos pueden migrar. Lo mismo se ha observado en varios lagos tropicales de África (McLachlan y McLachlan 1971), donde la distribución de la fauna bentónica profunda está fuertemente influenciada por la cercanía a la línea de costa. Esta distribución diferencial, se atribuye a que la zona profunda cercana a la orilla, suele ser una región más favorable para el desarrollo de invertebrados bentónicos, por tener una mayor cantidad de alimento y una columna de agua mejor oxigenada (Marchese y Ezcurra de Drago 1992, Esteves 1998, Moretto et al. 2003), como ocurre en Alchichica.

En relación a los taxa, para el género *Chironomus* se ha reportado una densidad promedio de $1,146 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y biomasa de 0.534 g de peso seco para la zona profunda del lago Crampton (Estados Unidos) que es oligotrófico (Babler et al. 2008), mientras que los valores presentes de *Chironomus* sp. en Alchichica fueron notablemente menores ($28 \pm 146 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, $0.0008 \pm 0.003 \text{ g}$ de peso seco, respectivamente). Asimismo, la densidad promedio de *Candona* sp. ($1,169 \pm 1,970 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) resultó relativamente baja.

De acuerdo a lo anterior, la distribución de invertebrados bentónicos de la zona profunda de Alchichica, de manera similar que en otros lagos (p.ej., Yin y Geir 1995, Kùlköylüođlü 2005, Yilmaz y Kùlköylüođlü 2006), está relacionada directamente con la concentración de oxígeno disuelto, siendo considerado el factor

clave que determina la composición taxonómica en el fondo de lagos (Prat et al. 1992), con una reducción en el número de especies, densidad y biomasa (Levin et al. 2009), teniendo un efecto directo en la estructura y función del ecosistema (Wu 2002).

PAPEL DE LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO

En Alchichica, el mayor flujo de diatomeas ocurre en febrero (304×10^6 células·m⁻²·día⁻¹), poco después del inicio del florecimiento invernal (Ardiles et al. 2012). Datos no publicados para el lago Alchichica (Alcocer et al.) muestran que los flujos más elevados de Chl-a se producen más cerca de la línea de costa y disminuyen hacia el centro del lago (p.ej., Marzo: E4 = 6 mg·m⁻²·d⁻¹, E1 = 5 mg·m⁻²·d⁻¹). Esta evidencia indica que la mayor cantidad de alimento de alta calidad está disponible en las zonas profundas cercanas a la costa. Esta disponibilidad de alimento explica las elevadas densidades y biombras registradas cerca del borde del lago, especialmente después del florecimiento invernal de diatomeas. Por lo tanto, este recurso representa la principal fuente de alimento para los invertebrados bentónicos de la zona profunda, particularmente para especies detritívoras de *Chironomus* que colonizan lagos oligotróficos (Jyväsjarvi et al. 2013, Ólafsson et al. 1999).

PAPEL DEL OXÍGENO DISUELTO

El periodo de circulación del lago favoreció la presencia de invertebrados bentónicos en la zona profunda, alcanzando sus valores máximos en densidad y biomasa durante la presencia de oxígeno, mientras que al inicio de la estratificación se presentó una marcada disminución. Esto sólo manifiesta que los taxa habitan la zona profunda tienen una preferencia por los sedimentos bien oxigenados y la ausencia de oxígeno representa un factor crítico que va a tener una fuerte influencia en la estructura y distribución (espacial y temporal) de la comunidad. Esto es común a profundidades considerables, disminuyendo de la riqueza taxonómica o mostrando una ausencia de organismos por debajo de la capa de mezcla (Brinkhust

2003). Evidentemente, la exclusión de ciertos grupos de zonas profundas es el resultado de las bajas concentraciones de oxígeno (Howmiller 1977), tal es el caso de los oligoquetos y nemátodos que están ausentes en la zona profunda y, aunque son taxa “típicos” de zonas profundas, en Alchichica su distribución está restringida a la zona litoral. Esta restricción se atribuye en general (Sallenave y Barton 1990, Hamburger et al. 2000) a que son taxa que no han tenido la habilidad de desarrollar adaptación metabólica alguna para sobrevivir a bajas concentraciones de oxígeno e incluso a periodos prolongados de anoxia lo cual les causa efectos adversos.

En lagos estratificados, cuando las concentraciones de oxígeno disuelto hipolimnético se reducen y a menudo llegan a ser cero en la superficie del sedimento; pocas especies de invertebrados pueden tolerar las condiciones hipóxicas ($< 2 \text{ mgL}^{-1}$) o anóxicas que se generan por algún periodo de estratificación. Estudios bentónicos han demostrado (p.ej., Rosenberg et al. 1992) que una concentración de oxígeno $< 0.7 \text{ mg L}^{-1}$ en agua de fondo, que prevalece por varias semanas, podría reducir la fauna bentónica y afectar significativamente la estructura de las comunidades. En el caso de algunos invertebrados la mortalidad puede ocurrir a valores de $< 4 \text{ mg OD L}^{-1}$, siendo más sensibles las etapas larvianas (Gray et al. 2002). Sin embargo, otros organismos pueden persistir en condiciones de hipoxia a corto plazo (Connolly et al. 2004). Por ejemplo, bajo condiciones de hipoxia/anoxia, sólo pocas especies de fauna bentónica (nematodos, oligoquetos, copépodos y quironomidos) pueden persistir y dominar en el sedimento (Levin et al. 2009). Por lo general, estas taxa tienden a ser oportunistas, dominan con alta disponibilidad de larvas con crecimiento rápido y generaciones cortas (Wu 2002).

EFFECTOS DE LA ANOXIA EN LOS INVERTEBRADOS BENTÓNICOS

La anoxia prolongada que se presenta en los sedimentos profundos del lago Alchichica podría estar sometiendo a una condición de estrés a los invertebrados bentónicos, reflejándose directamente en la dinámica comunitaria observada. Se sugiere que los invertebrados de sistemas acuáticos tropicales podrían ser más susceptibles a la hipoxia/anoxia, que los de climas más fríos, ya que las temperaturas y tasas metabólicas, potencialmente son más altas.

Es evidente que el agotamiento de oxígeno en el hipolimnion tiene efectos negativos directos sobre los invertebrados bentónicos de la zona profunda de Alchichica, disminuye la riqueza taxonómica, la densidad y biomasa.

En la zona profunda del lago Alchichica, el número de organismos se redujo aproximadamente menos de la mitad en condición de hipoxia. Sin embargo, la estructura de la comunidad se vió afectada durante el periodo de anoxia. *Candona* sp. permanece en el sedimento durante la hipoxia y anoxia, sugiriendo que es una especie particularmente tolerante a la anoxia. En el caso de *Chironomus* sp., una vez que inicia la deficiencia de oxígeno, “escapa” del sedimento a la superficie del lago antes que las condiciones se vuelvan anóxicas, condición que causaría una mortalidad para estos organismos. En particular, en algunas especies de quironómidos se ha observado que ante la deficiencia de oxígeno cesa la alimentación, el crecimiento y el desarrollo (Lindegard et al. 1993). La capacidad de algunas especies de *Chironomus* para sobrevivir a largo plazo a la deficiencia de oxígeno depende de su capacidad para ahorrar energía a través de un metabolismo efectivamente suprimido (Hamburguer et al. 1994).

PAPEL DEL SULFURO DE HIDRÓGENO (H₂S)

Indiscutiblemente la presencia de H₂S está relacionado a la anoxia que se genera en el lago Alchichica durante el periodo de estratificación. Ante esta condición, los organismos quedan expuestos a concentraciones elevadas de H₂S, condición que puede acelerar la mortalidad de los organismos. Se ha documentado que la supervivencia de invertebrados bajo condiciones de hipoxia/anoxia se reduce en un 30% ante la presencia de H₂S, especialmente en la etapa de huevo (Vaquer-Sunyer y Duarte 2010). Particularmente interrumpe la función respiratoria aerobia al inhibir el metabolismo mitocondrial (Evans 1967), disminuye el crecimiento (provoca tallas más pequeñas), disminuye el movimiento, inhibe la alimentación, inhibe la conducta para desovar, reduce la producción de huevos y supervivencia de los mismos (Bagarinao 1992).

El número reducido de invertebrados en la porción más central y profunda de Alchichica probablemente no solo sea una respuesta de su intolerancia a las condiciones prolongadas de anoxia, sino también a la presencia de concentraciones elevadas de sulfuro de hidrógeno, H₂S (50 m = 2.66 mg·L⁻¹ y a 60 m = 3.08 mg·L⁻¹), gas tóxico y letal para la mayoría de los invertebrados (Lathrop 1992). La combinación de ambos factores (anoxia y presencia de H₂S), pueden ser limitantes para el desarrollo y supervivencia del bentos profundo (Corbari et al. 2005). Al respecto, Rieradevall y Prat (1991) reportaron que la anoxia y elevadas concentraciones de H₂S son responsables de la reducida presencia de bentos profundo en el lago Banyoles, España. Strayer (2009) reportó que ambos factores podrían ser la principal causa para explicar la distribución de la fauna bentónica a lo largo de un gradiente de profundidad.

ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS PARA COLONIZAR LA ZONA PROFUNDA

Para aprovechar las ventajas que ofrece la zona profunda de Alchichica, un hábitat prácticamente deshabitado, con una gran cantidad de alimento fresco, prácticamente sin competencia y sin depredadores, los organismos deben hacer frente al medioambiente hostil (el hipolimnion) que se desarrolla en cuanto el lago se estratifica, volviéndose anóxico y rico en H₂S. En este sentido, Cada especie ha tenido que desarrollar una estrategia para hacer frente a las condiciones ambientales para tener la capacidad de mantener su población y sobrevivir. Las estrategias se pueden ver reflejadas en adaptaciones metabólicas, mecanismos conductuales (Somero et al. 1989, Fisher 1990), su abundancia, distribución (espacial y temporal) y ciclo de vida (Verberk et al. 2008).

Por tal motivo, a continuación se analizarán las estrategias que han adoptado los taxa (*Candona* sp. y *Chironomus* sp.) que han tenido la habilidad para colonizar la zona profunda y han desarrollado un mecanismo de supervivencia ante las condiciones desfavorables (anoxia y presencia de H₂S) que prevalecen la mayor parte del año en el fondo de Alchichica.

Ciclo de vida de *Candona* sp.

Considerando la variación temporal que muestran los diferentes estadios, no es fácil reconocer un patrón para definir completamente el ciclo de *Candona* sp. en la zona profunda del lago Alchichica. En general, los ciclos de ostrácodos son complejos (Ito y Forester 2009) y sólo algunos estudios han examinado ciclos de vida, particularmente en lagos templados (Delorme 1978).

Durante el periodo de estratificación el oxígeno gradualmente se agota y progresivamente pasa de condiciones hipóxicas a condiciones anóxicas con concentraciones elevadas de H₂S, por lo que los organismos deben tener la habilidad para tolerar tales condiciones. En este sentido la estrategia óptima que está adoptando *Candona* sp. es llevar a cabo una reproducción sexual durante el corto periodo de circulación (febrero-mayo), generar huevos que eclosionen y se desarrollen rápidamente para que alcancen una talla juvenil resistente a la anoxia (A-2) antes que se genere nuevamente la anoxia. Simultáneamente pueden quedar huevos en latencia para asegurar la recolonización del hábitat posterior a la anoxia, cuando se presenten condiciones favorables. Esto asegura una sola generación durante todo el año.

Cabe mencionar que las larvas A-2 se desarrollan rápidamente en adultos durante el periodo de circulación. Al respecto, se sabe que a partir de un estadio juvenil puede tomar entre dos días y cuatro meses para mudar a la etapa adulta (De Deckker 1988). Las larvas A-2 que no alcanzan su madurez sexual, probablemente por un cese de crecimiento dadas las condiciones adversas que se generan al inicio del periodo de estratificación (finales de mayo, principios de abril), tienen baja tolerancia y mueren.

Las larvas A-2 detienen su desarrollo en esta fase y permanecen en estadio latente durante el periodo de estratificación bajo condiciones adversas.

Las conclusiones anteriores se corroboran con las observaciones directas llevadas a cabo a través de revisiones mensuales del sedimento de la zona profunda sin ningún tipo de tratamiento que se transportaron y mantuvieron en el laboratorio. La época de actividad de la especie se da en la época de circulación e inicios de la estratificación, en particular de marzo a mayo, mientras que durante todo el periodo

de estratificación la mayoría de los organismos encontrados estuvieron vivos pero inactivos con un cierre hermético de valvas y correspondieron a larvas A-2 o bien se encontraron muertos.

Las condiciones ambientales de la zona profunda del lago Alchichica juegan un papel muy importante en el desarrollo de los organismos; sin embargo, no es posible determinar con exactitud la duración del ciclo de vida de *Candona* sp., ya que puede ser muy variable (Blachowiak-Samolyk 2001). Palacios-Fest (1997) reportó para especies del género *Candona* un ciclo de vida de 10 a 16 semanas (2 a 4 meses); menciona que la presencia de *C. patzcuaro* en un sistema acuático implica que las condiciones deben ser favorables a la especie por -al menos- más de tres meses. Algunas especies del género *Candona* son extraordinariamente resistentes al estrés medioambiental; los huevos pueden tolerar tanto la desecación como la anoxia (Griffiths 1995). La reproducción y maduración exitosa de los ostrácodos son dependientes de la estabilidad del ambiente durante un tiempo suficiente como para que la especie pueda tener un ciclo de vida completo (Palacios-Fest et al. 1994).

Candona sp. es una especie de presencia constante en la zona profunda del lago Alchichica, la población permanece activa durante el período de circulación y tiene la capacidad de entrar en un estado de latencia en el estadio A-2 o bien formar huevos de resistencia. La recuperación de condiciones favorables durante el siguiente periodo de mezcla con la presencia de oxígeno disuelto permite que las larvas se reactiven y/o que huevos de resistencia eclosionen. El entrar en latencia y/o depositar huevos de latencia y eclosionar o reactivarse cuando hay condiciones favorables para re-colonizar el hábitat es una ventaja que tienen los ostrácodos respecto al resto de los invertebrados bentónicos (Dole-Oliver et al. 2000). Algunas especies de *Candona* pueden permanecer aletargados por más de un año (Horne 1993).

Lo anterior sugiere que *Candona* sp. tiene un ciclo de vida corto, lo que estaría permitiendo que se alcancen estadios resistentes dentro del periodo corto de circulación cuando se presentan condiciones favorables con la presencia de

oxígeno. Algo similar se ha observado en el fondo del lago Erie con *Candona caudata* (Delorme 1978), que tiene un ciclo de vida con duración de uno o dos meses; habita la zona profunda en donde la anoxia puede destruir una generación, sin embargo, los organismos tienen huevos suficientes para restablecer la siguiente generación del próximo año cuando vuelven a presentarse condiciones favorables. Los huevos que no alcancen a eclosionar, permanecen en el sedimento y pueden sobrevivir ante esa condición desfavorable; posteriormente pueden propagar a la especie cuando las condiciones anóxicas desaparezcan.

Preferencias ecológicas de *Candona* sp.

Es una especie bentónica que en condiciones favorables/óptimas se mantiene activa desplazándose en la superficie del sedimento con las valvas ligeramente abiertas. Se distribuye en todo el sistema, con abundancia mayor en la zona litoral la cual disminuye drásticamente en zona central y más profunda del lago. En la zona litoral cohabita con *Limnocytherina axalapasco*. Son organismos detritívoros que tienen una preferencia por colonizar sedimento fino, bien oxigenado, con materia orgánica elevada y probablemente estén íntimamente asociados a la presencia de algas bentónicas. Se sabe que algunas especies de *Candona* se alimentan intensamente de fitodetrito superficial, especialmente de diatomeas planctónicas que se depositan en el sedimento, lo cual parece ser un importante vínculo bentopelágico (Ólafsson 1999). *Candona* está confinada a 1 cm de la capa superior del sedimento, donde adultos y juveniles se alimentan de la misma fuente alimenticia (Ólafsson 1999),

El oxígeno disuelto es un factor ambiental clave para colonizar. Su presencia se ve favorecida durante el período de circulación, siendo sensibles a cambios medioambientales que se presentan en la zona profunda durante la estratificación (anoxia y elevada concentración de H₂S), situación que pueden tolerar desarrollando como estrategia adaptativa la permanencia aletargada en estadios juveniles (A-2). Al respecto, se ha reportado que el grupo sensible a la presencia de H₂S (concentración tóxica = 0.20 mg·L⁻¹) en sistemas continentales (Gamenick y Theede 1996).

Su distribución en la zona profunda está directamente vinculada con la concentración de oxígeno. La baja sobrevivencia de estadios mayores a A-2 ante las bajas concentraciones de oxígeno con números reducido de organismos sugiere que estos estadios de desarrollo requieren concentraciones mas elevadas de oxígeno y tienen una sensibilidad elevada ante la presencia de H₂S.

Los huevos de la especie pueden entrar en dormancia (latencia), adaptación que estaría determinando la sincronización del ciclo de vida del organismo con el ritmo estacional de las condiciones ambientales, permitiendo que el organismo pueda tolerar la influencia de un complejo de condiciones que son opresivas o letales para las fases activas en el periodo de estratificación. Sin embargo, esta capacidad no ha tenido la importancia ecológica y evolutiva que se merece (Fryer 1996).

La especie pertenece a un género reportado como tolerante a una reducción temporal en los niveles de oxígeno (hipoxia o anoxia) (Geiger 1990b, revisado en Meisch 2000); por lo que podría adaptar varias estrategias ante condiciones desfavorables entre las cuales se pueden mencionar: capacidad de entrar en latencia en su desarrollo (diapausa) ante condiciones desfavorables, retrasar el desarrollo de juveniles (estadios resistentes) como parte integral del ciclo de vida, presentar huevos de resistencia hasta que las condiciones sean favorables o bien tener ciclos de vida corto (desarrollo rápido) como necesidad de completarlo antes que las condiciones se tornen desfavorables.

Ciclo de vida de *Chironomus* sp.

El ciclo de vida de *Chironomus* sp. es holometábolo, es decir, experimentan una metamorfosis completa, desarrollando diversas etapas (huevo, larva, pupa y adulto), de las cuales cuatro son acuáticas (huevo, cuatro estadios larvales y una fase de pupa) y un adulto en etapa aérea. La especie desarrolla una generación completa en la zona profunda. El ciclo de vida es corto con un desarrollo rápido y un solo periodo de emergencia. La oviposición se lleva a cabo en los sustratos de

la zona litoral y una vez que eclosionan a estadio I (actividad planctónica), nadan activamente a la zona profunda para distribuirse y establecerse en el sedimento de la zona profunda en condiciones favorables durante el periodo de circulación (presencia de oxígeno y disponibilidad de alimento). Una vez en el fondo se desarrollan rápidamente a estadios II, III y IV. Posteriormente pasan a fase de pupa, la cual nada a la superficie para la emergencia de adultos (fase aérea). Los adultos formarán enjambres en la superficie para poder aparearse y completar el ciclo.

La escasa presencia de estadios II y III refleja que son sensibles a la deficiencia de oxígeno y llegan al fondo principalmente cuando hay suficiente oxígeno. De acuerdo a la dinámica poblacional de la especie se sugiere que ésta presenta un ciclo de vida corto, su capacidad para colonizar el sustrato de la zona profunda está limitada por la anoxia prolongada y la presencia de H₂S en concentraciones elevadas, por lo que el desarrollo de la población es temporal y de corta duración. De acuerdo a las observaciones directas, cuando hay algo de oxígeno en el fondo, es evidente la presencia de larvas en el fondo, las cuales migran para evitar la anoxia y el H₂S acumulado gradualmente en el hipolimnion durante la estratificación (mayo-enero).

El patrón de distribución horizontal de la natación de larvas de quironómidos mostró que nadan de la zona litoral al fondo cuando el sedimento presenta oxígeno y nadan a la zona litoral en estadio IV, evitando la anoxia. Los organismos que no llegan a escapar mueren en el fondo. Escapar es la conducta que explica en general la migración de larvas, siendo una especie que sólo explota los recursos alimenticios del fondo cuando las condiciones son favorables. La disminución de concentraciones de oxígeno disuelto afectan la conducta de las larvas, incluyendo su conducta de nado (Gerhardt y Janssens de Bisthoven 1995). Al respecto se ha reportado (Kornijow 1997) que la migración de larvas de *Chironomus* de los sedimentos profundos es comúnmente estimulada por la disminución de oxígeno. Algunos trabajos (p.ej., Takagi et al. 2005) han reportado que dentro de la distribución vertical de los quironómidos, algunas especies de *Chironomus* evitan condiciones de anoxia y la presencia de H₂S, nadando del sedimento profundo a la superficie.

Por lo tanto, *Chironomus* sp. se podría considerar como una especie oportunista que migra a la zona profunda para colonizarla temporalmente aprovechando alimento bajo condiciones óptimas (periodo de circulación), lo cual le permite un desarrollo rápido (probablemente una generación) y ha desarrollado una capacidad de nado extremadamente eficiente para escapar ante las condiciones desfavorables en el periodo de estratificación. La denominación de especie “oportunista” se da en respuesta a una estrategia ecológica particular de la especie (De Hass et al. 2006).

Preferencias ecológicas de *Chironomus* sp.

Las larvas son bentónicas. Se distribuye en la zona litoral y profunda del sistema. Tienen preferencia por el sustrato fino, bien oxigenado y contenido elevado de materia orgánica. En la zona profunda su distribución está restringida al periodo de circulación (febrero-mayo). Son organismos detritívoros recolectores y posiblemente tienen algún grado de selectividad por material fresco que se sedimenta en el fondo, principalmente diatomeas sedimentadas que son producto del florecimiento invernal, siendo ésta la mayor fuente de alimento disponible en la zona profunda. Se ha reportado que las diatomeas son la fuente principal de alimento para quironómidos (Berg 1995), en términos de calidad alimenticia, biomasa y que son producto de florecimientos estacionales (Jónasson 1978).

Chironomus ha menudo se presenta en aguas profundas de hasta 60 m, distribución en la cual pueden estar involucradas las interacciones competitivas que hay en la zona litoral, lo cual es una respuesta activa e inmediata a la presión competitiva, emigrando de una zona congestionada o por la mortalidad masiva (Thut 1969). *Chironomus* sp. en Alchichica posiblemente es susceptible a la competencia y depredación en la zona litoral, en la cual se está presentando una competencia por espacio con las otras especies de quironómidos o una depredación masiva, lo que puede explicar la presencia de una sola especie de quironómido en la zona

profunda, la cual ha desarrollado una extraordinaria habilidad de nado en la etapa de larva para colonizar el sedimento del fondo (desplazamiento competitivo).

CONCLUSIONES

La riqueza taxonómica de invertebrados bentónicos de la zona profunda del lago Alchichica es reducida, la comunidad está conformada sólo por 2 taxa: el ostrácodo *Candona* sp. y el quironómico *Chironomus* sp. Su distribución en la zona profunda es diferencial del centro (62 m) a la orilla (50 m), presentando la menor densidad y biomasa al centro y las mayores cerca de la orilla. Es muy probable que la respuesta sea que la colonización de organismos en la zona cercana a la orilla resulta ser más exitosa por su cercanía a la zona litoral y porque esta zona presenta oxígeno disuelto dos meses más que la zona central y más profunda.

La presencia, densidad y biomasa de los invertebrados bentónicos se ve favorecida en el periodo de circulación cuando la zona profunda ofrece condiciones favorables al presentar oxígeno disuelto y alimento fresco abundante procedente del florecimiento invernal de diatomeas; sin embargo, se ve severamente afectada por la anoxia que se genera al inicio y durante el periodo de estratificación aunado a la presencia de elevadas concentraciones de H₂S. Seguramente esta es la razón por la cual diversas especies que se encuentran habitando la zona litoral (p.ej., oligoquetos) no están presentes en la zona profunda del lago Alchichica, a pesar de que como grupo taxonómico son reportados frecuentemente en el bentos profundo de lagos templados.

El alimento producido durante el florecimiento invernal de diatomeas es probablemente la fuente energética más importante para la comunidad bentónica ya que contribuye con la mayor parte de la materia orgánica que se sedimenta en la época de circulación. Sin embargo, la descomposición de ésta misma materia orgánica sedimentada produce condiciones de hipoxia y posteriormente anoxia hipolimnética durante la época de estratificación lo cual, junto con la concentración elevada de H₂S, tienen una influencia directa en la simplificación de la estructura de la comunidad bentónica.

Estos resultados apoyan la hipótesis de Lewis (1987) que enuncia que “las comunidades bentónicas en los trópicos han sido obstaculizadas por la anoxia

generalizada en ambientes bentónicos en latitudes bajas, lo cual ha limitado la diversificación de la fauna bentónica, especialmente en aguas profundas”.

Tanto *Candona* sp. como *Chironomus* sp. han desarrollado estrategias ecológicas especializadas para colonizar la zona profunda del lago y hacer frente a las condiciones adversas que se generan en la época de estratificación.

Candona sp. presenta un ciclo de vida corto, con un desarrollo rápido de organismos para alcanzar un estadio de resistencia como larva A-2 y la producción de huevos de resistencia. El ciclo de vida está regido por los factores limitantes que se generan en el fondo (anoxia y concentraciones elevadas de H₂S), lo que ha hecho que la especie desarrolle una estrategia adaptativa para colonizar este hábitat. Todos los estadios de *Candona* sp. tienen actividad durante la época de circulación, mientras que en la época de estratificación, la anoxia y presencia de H₂S afectan completamente a la población, generando una muerte masiva de estadios, excepto el A-2 que permanece en estado latente hasta el próximo periodo de circulación.

Chironomus sp. es una especie oportunista que coloniza la zona profunda solo temporalmente, durante el periodo de circulación. Las larvas migran de la zona litoral al fondo donde encuentran espacio disponible y alimento fresco suficiente para alcanzar su desarrollo óptimo. Una vez que alcanzan la madurez (estadio IV) y detectan concentraciones bajas de oxígeno “escapan” del sedimento emergiendo de forma estacional. Por lo tanto, es una especie que responde al estrés ambiental de la zona profunda al inicio del periodo de estratificación, para lo cual ha desarrollado una capacidad de nado que le permite escapar a dichas condiciones. La baja concentración de oxígeno y presencia de elevadas concentraciones de H₂S, son factores que resultan letales para las larvas de *Chironomus* sp,

LITERATURA CITADA

- Adame, M.F., J. Alcocer y E. Escobar, 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y 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 y E. Escobar, 1993b. Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 25: 444-447.
- Alcocer, J., 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México: 106 pp.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo y L. Peralta, 1998. Littoral benthos of the saline crater-lakes of the basin of Oriental, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research* 7(2): 87-108.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara, 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27: 3166-3169.
- Alcocer, J., E. Escobar, L. Peralta y F. Álvarez, 2002. Population structure of the macrobenthic amphipod *Hyaella azteca* Saussure (Crustacea: Peracarida) on the littoral zone of six crater lakes. pp.111-115. En: Escobar-Briones E. y F. Álvarez (eds.). *Modern approaches to the study of crustacea*. Kluwer. Holanda: 338 pp.
- Alcocer, J. y E. Escobar-Briones, 2007. On the ecology of *Caecidotea williamsi* Escobar-Briones y Alcocer (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from Alchichica saline lake, Central Mexico. *Hydrobiologia* 576: 103-109.

- Alcocer, J., E. Escobar y L.A. Oseguera, 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18(1): 115-122.
- APHA, AWWA y WPCF, 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association. Nueva York: 1193pp.
- Arar, E. y G. Collins, 1997. In vitro determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence. US Environmental Protection Agency Cincinnati, Method 445.0
- Ardiles, V., J. Alcocer, G. Vilaclara, L.A. Oseguera y L. Velasco, 2012. Diatom fluxes in a tropical oligotrophic lake dominated by large-sized phytoplankton. *Hydrobiologia* 679: 77-90.
- Atobatele, O.E. y O.A. Ugwumba, 2010. Distribution, abundance and diversity of macrozoobenthos in Aiba Reservoir, Iwo, Nigeria. *African Journal of Aquatic Science* 35(3): 291-297.
- Babler, A.L., C.T. Solomon y P.R. Schilke, 2008. Depth-specific patterns of benthic secondary production in an oligotrophic lake. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 108-119.
- Bagarinao, T. y R.D. Vetter, 1989. Sulfide tolerance and detoxification in shallow-water marine fishes. *Marine Biology* 103: 251-262.
- Baird, 1845. Arrangement of the British Entomostraca, with a list of species, particularly noticing those which have as yet been discovered within the bound of the club. *Transactions of the Berwickshire naturalists Club* 2: 145-158.
- Bark, A.W. y J.G. Goodfellow, 1985. Studies on ciliated protozoa in eutrophic lakes: 2, field and laboratory studies on the effects of oxygen and other chemical gradients on ciliated distribution. *Hydrobiologia* 124 (2): 177-188.
- Berg, M.B. 1995. Larval food and feeding behavior. En: Armitage, P., Cranston, P. y Pinder, L.C.V. (Eds). *The Chironomidae: The Biology and Ecology of Non-biting midges*. 136-168. Chapman and Hall, London.

- Blachowiak-Samolyk, K., 2001. Comparative studies on population structures of *Alacia belgicae* and *Metaconchoecia isocheira* (Ostracoda) in the Croker Passage (Antarctic Peninsula) during various seasons. *Polar Biol* 24: 222-230.
- Bloesch, J., 1994. A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia* 284(1): 13-18.
- Boyd, P.D.A., 1981. The micropalaeontology and palaeoecology of medieval estuarine sediments from the Fleet and Thames in London. En: Neale, J. W. y M. D. Basier (Eds.) *Microfossils from recent and fossil shelf seas*. Ellis-Horwood, Chicester, pp. 274-292.
- Brett, M.T. y D.C. Müller-Navarra, 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology* 38: 483-499.
- Bright, J., 2009. Ostracode endemism in Bear Lake, Utah and Idaho. En: J. G. Rosenbaum y D.S. Kaufman (Eds.), *Paleoenvironments of Bear Lake, Utah and Idaho, and its catchment*. The Geological Society of America, USA. 352 pp.
- Brinkhurst, R.O., 2003. *The Benthos of Lakes*. Blackburn Press. New York: 190 pp.
- Brodersen, K.P., O. Pedersen, C. Lindegaard y K. Hamburger, 2004. Chironomids (Diptera) and oxy-regulatory capacity: an experimental approach to paleolimnological interpretation. *Limnology and Oceanography* 49: 1549-1559.
- Cleto-Filho, S.E.N. y M.S. Arcifa, 2006. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian lake. *Acta Limnologica Brasiliensia* 18(4): 407-421.
- Cohen, A.S., 1995. Paleoecological approaches to the conservation biology of benthos in ancient lakes: a case study from Lake Tanganyka. *Journal of the North American Benthological Society* 14: 654-668.
- Cohuo-Durán, S., L. Pérez y I. Karanovic, 2014. On *Limnocytherina axalapasco*, a new freshwater ostracod (Podocopida: Limnocytheridae) from Mexican crater lakes. *Revista de Biología Tropical* 62(1): 15-32.
- Collado, R. y R.M. Schmelz, 2001. Oligochaete distribution patterns in two german hardwater lakes of different trophic state. *Limnologica* 31: 317-328.

- Connolly, N.M., M.R. Crossland y R.G. Pearson, 2004. Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* 23(2): 251-270.
- Corbari, L., N. Mesmer-Dudons, P. Carbonel y J.C. Massabuau, 2005. *Cytherella* as a tool to reconstruct deep-sea paleo-oxygen levels: the respiratory physiology of the platycopid ostracod *Cytherella cf. abyssorum*. *Marine Biology* 147: 1377-1386.
- Cui, Y.D., X.Q. Liu y H.Z. Wang, 2008. Macrozoobenthic community of Fuxian Lake, the deepest lake of south west China. *Limnologica* 38: 116-125.
- De Deckker, P., 1981. Ostracods of athalassic saline lakes. *Hydrobiologia* 81: 131-144.
- De Deckker, P., 1988. An account of the techniques using ostracodes in palaeolimnology in Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62: 463-475.
- De Deckker, P., 2002. Ostracod Palaeoecology. En: Holmes, J.A., Chivas, A.R. (Eds.). *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research*. American Geophysical Union Monograph, vol. 131, pp. 121-134.
- De Hass, E.M., C. Wagner, A. A. Koelmans, M.H.S. Kraak y W. Admiraal, 2006. Habitat selection by chironomid larvae: fast growth requires fast food. *Journal of Animal Ecology* 75: 148-155.
- Delorme, L.D., 1970. Freshwater ostracodes of Canada. Part III. Family Candonidae. *Canadian Journal of Zoology* 48: 1099-1127.
- Delorme, L.D. 1978. Distribution of freshwater ostracodes in Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research* 4(2): 216-220.
- Dinsmore, W.P., G.J. Scrimgeour y E.E. Prepas, 1999. Empirical relationships between profundal macroinvertebrate biomass and environmental variables in boreal lakes of Alberta, Canada. *Freshwater Biology* 41: 91-100.
- Dole-Olivier, M.J., D.M.P. Galassi, P. Marmonier y M.C.D. Châtelliers. 2000. The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biology* 44(1): 63-91.
- Edmonson, E.T., 1959. *Fresh-water biology*. John Wiley and Sons. New York: 1248pp.

- Epler, J.H., 2001. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida. Spec. Publ. SJ 2001-SP 13. North Carolina Dept. Environ. Nat. Resources, Raleigh, NC and St. John's Water Management District, FL: 526 pp.
- Escobar, E. y 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.
- Esteves, F.A., 1998. Fundamentos de Limnología. Interciencia, Río de Janeiro, Brasil. 602pp.
- Eggleton, F.E., 1931. A limnological study of the profundal bottom fauna of certain fresh-water lakes. *Ecological Monographs* 1(3): 231-331.
- Evans, C.L., 1967. The toxicity of hydrogen sulphide and other sulphides. *Quarterly Journal of Experimental Physiology* 52: 231-248.
- Ferrington, L.C. y H.E. Pehofer, 1996. Instar distribution and biomass of Chironomidae larvae in Lago El Junco, Isla San Cristobla, the Galápagos. *Hydrobiologia* 318 123-133.
- Filonov, A., I. Tereshchenko y J. Alcocer, 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33 L07404, DOI: 10.1029/2006GL025901.
- Fisher, C.R., 1990. Chemoautotrophic and methanotrophic symbioses in marine invertebrates. *Reviews in Aquatic Science* 2: 399-436.
- Folk, R.L., 1969. Petrología de Rocas Sedimentarias. UNAM, México: 405 pp.
- Fryer, G., 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiología* 320: 1-14.
- Gaedke, U., 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distribution: a case of a plankton community in a large lake. *Limnology and Oceanography* 38: 112-127.
- Gamienick, J.A. y H. Theede, 1996. Physiological adaptations of *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda) to hydrogen sulphide. *Marine ecology progress series* 142: 215-223.

- Garhardt, A. y L. Janssens de Bisthoven, 1995. Behavioural, developmental and morphological responses of *Chironomus* gr. Thummi larvae (Diptera, Nematocera) to aquatic pollution. *Journal of Aquatic Ecosystem Health* 4: 205-214.
- Gerlach, S.A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecología* 6: 176-190.
- Giere, O., 1993. *The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer-Verlag. Hamburgo: 328pp.
- Goedkoop, W. y R.K. Johnson, 1996. Pelagic-benthic coupling: Profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 41(4): 636-647.
- Goldman, C.R. y A.J. Horne, 1983. *Limnology*. MacGraw-Hill, New York 464 pp.
- Gray, J.S., 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge: 185pp.
- Gray, J.S., R.S.S. Wu y Y.Y. Or, 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 238: 249-279.
- Griffiths, H.I., D.S. Martin, A.J. Shine y J.G. Evans, 1993. The ostracod fauna (Crustacea, Ostracoda) of the profundal benthos of Loch Ness. *Hydrobiologia* 254: 111-117.
- Griffiths, H.I., 1995. *The application of freshwater Ostracoda to the reconstruction of Late Quaternary Palaeoenvironments in North-western Europe*. PhD Thesis of the University of Wales. 449pp.
- Hamburger, K., P.C. Dall, C. Lindegaard y I.B. Nilson, 2000. Survival and energy metabolism in an oxygen deficient environment. Field and laboratory studies on the bottom fauna from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia* 432: 173-188.
- Hamburger, K., P.C. Dall y C. Lindegaard, 1994. Energy metabolism of *Chironomus anthracinus* (Diptera:Chironomidae) from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark, as a function of body size, temperature and oxygen concentration. *Hydrobiologia* 294: 43-50.

- Hamburguer, K., P.C. Dall, C. Lindegaard y I.B. Nilson, 2000. Survival and energy metabolism in an oxygen deficient environment. Field and laboratory studies on the benthic fauna from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia* 432: 173-188.
- Hammer, U.T., J.R. Sheard y J. Kranabetter, 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- Herbst, D.B., R.B. Medhurst, S.W. Roberts y R. Jellison, 2013. Substratum associations and depth distribution of benthic invertebrates in saline Walker Lake, Nevada, USA. *Hydrobiologia* 700: 61-72.
- Hernández, F.M.C., 2001. Densidad y biomasa de la meiofauna de la zona litoral de los lagos cráter Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa, Puebla, México. Tesis de licenciatura. FES Iztacala. U.N.A.M. México: 51pp.
- Hernández, M.C., E.E. Briones y J. Alcocer, 2010. Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 133-140.
- Higgins, R.P. y H. Thiel, 1988. Introduction of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.: 488 pp.
- Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Horne, D.J., A. Cohen y K. Martens. 2002. Taxonomy, Morphology and Biology of Quaternary and Living Ostracoda. En J.A. Holmes y A.R. Chivas (eds): *The Ostracoda. Applications in Quaternary Research Geophysical Monograph*. 131: 5-36.
- Horne, F.R. 1993. Survival strategy to scape desiccation in a freshwater ostracod. *Crustaceana* 65(1): 53-61.
- Howmiller, R.P., 1977. On the Abundance of Tubificidae (Annelida: Oligochaeta) in the Profundal Benthos of Some Wisconsin Lakes. *American Midland Naturalist* 97: 211-216.
- Hutchinson, G.E., 1975. A treatise on limnology. 1. J. Wiley and Sons: 137 pp.

- Ito, E., y R.M. Forester, 2009. Changes in continental ostracode Shell chemistry; uncertainty of cause. *Hydrobiologia* 620: 1-15.
- Jiménez, C. y M. Springer, 1996. Depth related distribution of benthic macrofauna in a Costa Rican crater lake. *Revista de Biología Tropical* 44: 673-678.
- Johnson, M.G., 1974. Production and productivity. En R. O. Brinkhurst (ed), *The Benthos of Lakes*. Mcmillan Press, London 190pp.
- Johnson, R. K. y T. Wiederholm, 1989. Classification and ordination of profundal macroinvertebrate communities in nutrient poor, oligo-mesohumic lakes in relation to environmental data. *Freshwater Biology* 21: 375-386.
- Jónasson, P.M., 1972. Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. *Oikos Supplement* 14: 1-148.
- Jónasson , P.M., C. Lindegaard, P.C. Dall, K. Hamburger y H. Adalsteinsson, 1990. Ecosystem studies on temperate Lake Esrom and the subarctic lakes Mývatn and Thingvallavatn. *Limnologica* 20: 259-266.
- Jónasson, P. M., 2004. Benthic invertebrates. En: Sullivan, P. E. y C. S. Reynolds (eds.). *The Lakes Handbook (Volume 1): Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford: pp. 341-416.
- Jørgensen, B.B. y N.P. Revsbech, 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnology and Oceanography*: 30: 111-122.
- Jyväsjärvi, J.K.T. Tolonen y H. Häjäläinen, 2009. Natural variation of profundal macroinvertebrate communities in boreal lakes is related to lake morphometry: implications for bioassessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 589-601.
- Jyväsjärvi, J., G. Boros, R.I. Jones y H. Häjäläinen, 2013. The importance of sedimenting organic matter, relative to oxygen and temperature, in structuring lake profundal macroinvertebrate assemblages. *Hydrobiologia* 709: 55-72.
- Kajak, Z., 1977. Factors influencing benthos biomass in shallow lake environments. *Ekologia Polska* 25: 421-429.

- Karanovic, I., 2005. Towards a revision of Candoninae (Crustacea, Ostracoda): Australian representatives of the subfamily, with descriptions of three new genera and seven new species. *Systematics and biodiversity*.
- Karanovic, I., 2006. Recent Candoninae (Crustacea, Ostracoda) of North America. *Records of the Western Australian Museum, Supplement No. 71*.
- Kaufmann, A., 1900. Cypriden und Darwinuliden der Schweiz. *Revue Suisse de Zoologie* 8: 209-423.
- Kiss, A., 2007. Factors affecting spatial and temporal distribution of Ostracoda assemblages in different macrophyte habitats of a shallow lake (Lake Fehér, Hungary). *Hydrobiologia* 585: 89-98.
- Kornijow, R., 1997. The impact of predation by perch on the size-structure of *Chironomus* larvae – the role of vertical distribution of prey in the bottom sediments, and habitat complexity. *Hydrobiologia* 342-343: 207-213.
- Külköylüoğlu, O., 2005. Factors affecting Ostracoda (Crustacea) occurrence in Yumrukaya Reedbeds (Bolu, Turkey). *Wetlands* 25:224-227.
- Külköylüoğlu y Sari, 2012. Ecological characteristics of the freshwater Ostracoda in Bolu Region (Turkey). *Hydrobiologia* 688: 37-46.
- Lake, P.S., M.A. Palmer, P. Biro, J. Cole, A.P. Covich, C. Dahm, J. Gibert, W. Goedkoop, K. Martens y J. Verhoeven, 2000. Global change and the biodiversity of freshwater ecosystems: Impacts on linkages between above-sediment and sediment biota. *Bioscience* 50(12): 1099-1107.
- Lathrop, R.C., 1992. Decline in zoobenthos densities in the profundal sediments of Lake Mendota (Wisconsin, USA). *Hydrobiologia* 235/236: 353-361.
- Lee, C., S.G. Wakeham y J.I. Hedges., 1998. The measurement of oceanic particle flux – Are "swimmers" a problem? *Oceanography* 1(2): 34-36.
- Legendre, L., 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japanese Journal of Limnology* 60: 1-10.
- Lewis, W.M., 1987. Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:159-184

- Lewis, W.M. JR., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. pp. 43-64. En: F. Schiemer y K.T. Boland (Eds.). Perspectives in Tropical Limnology. SPB. Amsterdam: 347pp.
- Levin, L.A., W. Ekau, A.J. Gooday, F. Jorissen, J.J. Middelburg, W. Naqvi, C. Neira, N.N. Rabalais y J. Zhang, 2009. Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. Biogeosciences Discuss 6: 3563-3654.
- Lindegaard, C. y E. Mortensen, 1988. Abundance, life history and production of Chironomidae (Diptera) in a Danish lowland stream. Archiv für Hydrobiologie 81: 563-587.
- Lindegaard, C., 1992. The role of zoobenthos in energy flow in deep, oligotrophic Lake Thingvallavatn, Iceland. Hydrobiologia 243/244: 185-195.
- Lindegaard, C., P.C. Dall y S.B. Hansen, 1993. Natural and imposed variability in the profundal fauna of Lake Esrom, Denmark. Verhandlugen des Internationalen Verein Limnologie 25: 576-581.
- Lozano, S.J., J.V. Scharold y T.F. Nalepa, 2001. Recent declines in benthic macroinvertebrate densities in Lake Ontario. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 518-529.
- Marchese, M. y I.E. Ezcurra de Drago, 1992. Benthos of the lotic environments in the middle Paraná River system: transverse zonation. Hydrobiologia 237: 1-13.
- Margalef, R., 1983. Limnología. Omega. Barcelona 1010pp.
- Martens, K., D.J. Horne y H.I. Griffiths, 1998. Age and diversity of non-marine ostracods. En K. Martens (ed.), Sex and parthenogenesis: evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods. Backhuys Publ. Leiden. The Netherlands: 37-55.
- Marshall, B.E., 1978. Aspects of the ecology of benthic fauna in Lake Mcllwaine, Rhodesia. Freshwater Biology 8: 241-249.
- Martin, P., K. Martens y B. Goddeeris, 1999. Oligochaeta from the abyssal zone of Lake Baikal (Siberia, Russia). Hydrobiologia 406: 165-174.

- Meisch, C., 1996. Contribution to the taxonomy of *Pseudocandona* and four related genera, with the description of *Schellencandona* nov. gen., a list of the Candoninae genera, and a key to the European genera of the subfamily (Crustacea, Ostracoda). Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois 97: 211-237.
- Meisch, C., 2000. Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe. Süßwasserfauna von Mitteleuropa 8/3. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 522pp.
- Merritt, R.W., M.B. Berg, K.W. Cummins, 2009. An Introduction to the aquatic insects of North America. Kendall Hunt Publishing Company. 1214pp.
- Michiels, I.C. y W. Traunspurger, 2004. A three year study of seasonal dynamics of a zoobenthos community in a eutrophic lake. Nematology 6(5): 655-669.
- Moretto, Y., J. Higuti y A.M. Takeda, 2003. Spatial variation of the benthic community in the Corumbá reservoir, Goiás, Brazil. Acta Scientiarum: Biological Sciences 25: 23-30
- Moore, J.W., 1979. Influence of food availability and other factors on the composition, structure and density on a subarctic population of benthic invertebrates. Hydrobiologia 62: 215-223.
- Moore, J.W., 1981. Factors influencing the species composition, distribution and abundance of benthic invertebrates in the profundal zone of a eutrophic northern lake. Hydrobiologia 83: 505-510.
- Nagell, B. y C.C. Landahl, 1978. Resistance to anoxia of *Chironomus plumosus* and *Chironomus anthracinus* (Diptera) larvae. Holarctic Ecology 1: 333-336.
- Nalepa, T.F., D.J. Hartson, D.L. Fanslow, G.A. Lang y S.J. Lozano, 1998. Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 2402-2413.
- Neumann, D., M. Volpers, I. Raschke, U. Gravel y F. Cichos, 1994. What is known of natural limiting factors for macrozoobenthos species in freshwater? Lewis Publishers, Boca Raton, FL (USA): pp. 525-531.

- Newrkla, P. y A. Gunatilaka, 1982. Benthic community metabolism of three Austrian, pre-alpine lakes of different trophic condition and its oxygen dependency. *Hydrobiologia* 92: 531-536.
- Newrkla, P. y N. Wijegoonawardana, 1987. Vertical distribution and abundance of benthic invertebrates in profundal sediments of Mondsee, with special reference to oligochaetes. *Hydrobiologia* 155: 227 – 234.
- Nilsson, H.C. y R. Rosenberg, 1994. Hypoxic response of two marine benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 115: 209-217.
- Ohtaka, A., M. Nishino y T. Kobayashi, 2006. Disappearance of deep profundal zoobenthos in Lake Ikeda, southern Kyushu, Japan, with relation to recent environmental changes in the lake. *Limnology* 7: 237-242.
- Ólafsson, E., H. Modig y W.J. van de Bund, 1999. Species specific uptake of radio-labelled phytodetritus by benthic meiofauna from the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 117: 63-72.
- Oliva M.G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M.R. Sánchez, 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L.A. Oseguera, 2009. Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, Mexico. pp. 212-126. En: Oren, A., Naftz, D.L. y Wurtsbaugh, W.A. (eds.). *Saline lakes around the world: unique systems with unique values*. Natural Resources and Environmental Issues XV. The S.J. and Jessie E. Quinney Natural Resources Research Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources: 269 pp.
- Palacios-Fest, M.R., A.S. Cohen y P. Anadón, 1994. Use of ostracodes as paleoenvironmental tools in the interpretation of ancient lacustrine records. *Revista Española de Paleontología* 9(2): 145-164.
- Palacios-Fest, M.R., 1997. Continental Ostracode Paleoecology from the Hohokam Pueblo Blanco Area, Central Arizona. *Journal of Archaeological Science* 24: 965-983.
- Payne, A.J., 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley, Nueva York, EEUU.

- Peeters, E.T.H.M., R. Gylstra y Jose H. Vos, 2004. Benthic macroinvertebrate community structure in relation to food and environmental variables. *Hydrobiologia* 519: 103-115.
- Pennak, W.R., 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. John Wiley. New York: 803 pp.
- Peralta, L., J. Alcocer, E. Escobar y A. Lugo, 2002. Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central Mexico: Community composition, species density and biomass. *Hydrobiologia* 467: 109-116.
- Pérez, L., J. Lorenschat, J. Massaferró, C. Pailles, F. Sylvestre, W. Hollwedel, G. O. Brandorff, M. Brenner, G. Islebe, M.S. Lozano, B. Scharf y Antje Schwalb, 2013. Bioindicators of climate and trophic satate in lowland and highland aquatic ecosystems of the Northern Neotropics. *Revista de Biología Tropical* 61(2): 603-644.
- Pinder, L.C.V. y F. Reiss, 1983. The larvae of Chironominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region -keys and diagnoses. *Entomology scandinavica Supplement* 19: 293-435.
- Prat, N., M. Real y M. Rieradevall, 1992. Benthos of Spanish lakes and reservoirs. *Limnetica* 8: 221-230.
- Rasmussen, J.B., 1993. Patterns in the size structure of littoral zone macroinvertebrate communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42: 1418-1422.
- Real, M., M. Rieradevall y N. Prat. 2000. *Chironomus* species (Diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: factors affecting distribution patterns. *Freshwater Biology*. 43: 1-18.
- Reynolds, F.A. y T.A. Haines, 1980. Effects of chronic exposure to hydrogen sulphide on newly hatched brown trout *Salmo trutta* L. *Pollution Series A, Ecological and Biological*. 22 (1): 11-17.
- Rieradevall, M. y N. Prat, 1991. Benthic fauna of Banyoles Lake (NE Spain). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 24: 1020-1023.

- Rosenberg, R., L.O. Loo y P. Möller. 1992. Hypoxia, salinity and temperature as structuring factors for marine benthic communities in a eutrophic area. *Netherlands Journal of Sea Research*. 30: 121-129.
- Ruíz-Moreno, J. I.; Ospina-Torres, R. y W. Riss, 2000. Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Díptera: Chironominae) de la sabana de Bogotá. II. Subfamilia Chironominae. *Caldasia* 22(1): 15-33.
- Sallenave, R.M. y D.R. Barton, 1990. The distribution of benthic invertebrates along a natural turbidity gradient in Lake Temiskaming, Ontario-Quebec. *Hydrobiologia* 206: 225-234.
- Sánchez-González, J.R., A. Baltanás y D.L. Danielopol, 2004. Patterns of morphospace occupation in recent Cypridoidea (Crustacea, Ostracoda). *Revista Española de Micropaleontología* 36(1): 13-27.
- Schmit, O., G. Rossetti, J. Vandekerckhove y F. Mezquita, 2007. Food selection in *Eucypris virens* (Crustacea: Ostracoda) under experimental conditions. *Hydrobiologia* 585: 135-140.
- Sibaja-Cordero, J.A. y G. Umaña-Villalobos, 2008. Invertebrados bentónicos del Lago Cote, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56: 205-213.
- Slavevska-Stamenković, V., M. Paunović, S. Smiljkov, T. Stafilov, D. Prelić, M. Ristovska, Z. Gačić y A. Atanacković, 2012. Factors affecting distribution pattern of dominant macroinvertebrates in Mantovo Reservoir (Republic of Macedonia). *Biologia* 67(6): 1129-1142.
- Smith, A.J., 1993. Lacustrine ostracodes as hydrochemical indicators in lakes of the north-central United States. *Journal of Paleolimnology* 8: 121-134.
- Smith, C.R., S. Mincks y D.J. DeMaster, 2006. A synthesis of benthic-pelagic coupling on the Antarctic shelf: Food banks, ecosystem inertia and global climate change. *Deep-Sea Research II* 53: 875-894.
- Somero, G.N., A.E. Anderson y J.J. Childress, 1989. Transport metabolism and detoxification of hydrogen sulphide in animals from sulphide-rich marine environments. *CRC Critical Reviews in Aquatic Science* 1: 591-614.
- Specziár, A. y P. Bíró, 1998. Spatial distribution and short-term changes of benthic macrofauna in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 389: 203-216.

- Strayer, D.L., 2009. Benthic invertebrate fauna, lakes and reservoirs. En: G. E. Likens (Editor) Encyclopedia of Inland Waters. Volume 2, Oxford: Elsevier pp. 191-204.
- Takagi, S., E. Kikuchi, H. Doi y S. Shikano, 2005. Swimming behaviour of *Chironomus acerbiphilus* larvae in Lake Katanuma. *Hydrobiologia* 548: 153-165.
- Timms, B., 1979. The benthos of some lakes in Northeastern Queensland. *Proceedings of the Royal Society Qd.* 90: 57-64.
- Tudorancea, C. y A.D. Harrison, 1988. The benthic communities of the saline lakes Abijata and Shala (Ethiopia). *Hydrobiologia* 158: 117-123.
- Valdovinos, C. y R. Figueroa, 2000. Benthic community metabolism and trophic conditions of four South American lakes. *Hydrobiologia* 429: 151-156.
- Vaquer-Sunyer, R. y C.M. Duarte, 2010. Sulfide exposure accelerates hypoxia-driven mortality. *Limnology and Oceanography* 55(3): 1075-1082.
- Valiela, I., 1984. *Marine Ecological Processes*. Springer. Nueva York: 546pp.
- Verberk, W.C.E.P., H. Sipel y H. Esselink, 2008. Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53:1722-1738.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán, 1993. Comparative description of crater-lakes Basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 25: 435-440.
- Warwick, R.M. y R. Price, 1979. Ecological and metabolic studies of free-living nematodes from an estuarine mud-flat. *Estuarine and Coastal Marine Science* 9: 257-271.
- Weber, C.I., 1973. Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents. *Macroinvertebrates*. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati. 38pp.
- Welch, P. S., 1948. *Limnological methods*. McGraw-Hill. Nueva York. 381pp.
- Wetzel, R. G., 1981. *Limnología*. Omega. Barcelona, España: 680pp.
- Wetzel, R. G., 2001. *Limnology, lake and river ecosystems*. Academic Press, New York.

- Wu, R. S. S. 2002. Hypoxia: From molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin* 45: 35-45.
- Yilmaz, F. y O. Klkylođlu, 2006. Tolerance, optimum ranges and ecological requirements of freshwater Ostracoda (Crustacea) in Lake Aladag (Bolu, Turkey). *Ecological Research* 21: 165-173.