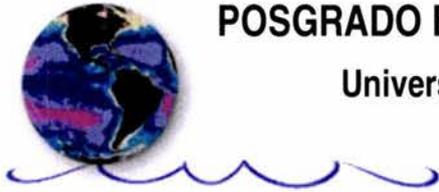


03096



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



ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES MEIOBENTÓNICAS LITORAL Y PROFUNDA DE UN LAGO TROPICAL DE ALTA MONTAÑA, EL SOL, NEVADO DE TOLUCA, MÉXICO

T e s i s

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias

(Limnología)

P r e s e n t a:

María del Carmen Hernández Fonseca

Director de Tesis:

Dr. Javier Alcocer Durand

Comité Tutorial:

Dra. Elva Escobar Briones

Dra. Ma. Nuria Méndez Ubach

Dr. Margarita Caballero Miranda

Dr. Miroslav Macek

México D.F., 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE GENERAL

| | pág. |
|-------------------------------------------------------------|------|
| RESUMEN | 1 |
| INTRODUCCIÓN | 2 |
| ANTECEDENTES | 5 |
| JUSTIFICACIÓN | 6 |
| OBJETIVO GENERAL | 6 |
| Objetivos particulares | 6 |
| HIPÓTESIS | 7 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 7 |
| MÉTODOS | |
| Trabajo de campo | 9 |
| Trabajo de laboratorio | 11 |
| Trabajo de gabinete | 12 |
| RESULTADOS | |
| Composición taxonómica | 13 |
| Abundancia y frecuencia | 16 |
| Riqueza taxonómica | 19 |
| Diversidad | 20 |
| Densidad y biomasa | 23 |
| Variación temporal de la densidad y biomasa | 26 |
| Variación temporal de la densidad y biomasa por taxón | |
| Zona litoral con vegetación | 28 |
| Zona litoral desnuda | 30 |
| Zona profunda | 30 |
| Relación del meiobentos con las variables ambientales | |
| Zona litoral con vegetación | 33 |
| Zona litoral desnuda | 33 |
| Zona profunda | 34 |
| DISCUSIÓN | |
| Composición taxonómica | 35 |
| Abundancia | 35 |
| Riqueza taxonómica | 36 |
| Diversidad | 38 |
| Densidad y biomasa | 39 |
| Relación del meiobentos con las variables ambientales | 40 |
| Nematodos | 43 |
| Oligoquetos | 45 |
| Tardígrados | 45 |
| Ostrácodos | 46 |
| Copépodos harpacticoides | 47 |
| Quironómidos | 48 |
| CONCLUSIONES | 50 |
| REFERENCIAS | 52 |
| APÉNDICE | 61 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | pag. |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Fig. 1 Ubicación geográfica del área de estudio | 8 |
| Fig. 2 Distribución de individuos entre taxa de la meiofauna bentónica de El Sol para cada zona de estudio. | 17 |
| Fig. 3 Abundancia promedio relativa de los taxa identificados para cada zona estudiada. | 18 |
| Fig. 4 Riqueza taxonómica promedio anual para cada zona estudiada. | 19 |
| Fig. 5 Variación temporal de la diversidad (H') para cada zona estudiada. | 21 |
| Fig. 6 Relación entre la diversidad vs equitatividad y diversidad vs equitatividad de las comunidades meiobentónicas de la zona litoral con vegetación de El Sol. | 21 |
| Fig. 7 Relación entre la diversidad vs equitatividad y diversidad vs equitatividad de las comunidades meiobentónicas de la zona litoral desnuda de El Sol. | 22 |
| Fig. 8 Relación entre la diversidad vs equitatividad y diversidad vs equitatividad de las comunidades meiobentónicas de la zona profunda de El Sol. | 23 |
| Fig. 9 Densidad y biomasa promedio anual para cada zona estudiada. | 24 |
| Fig. 10 Variación de la densidad promedio mensual de la meiofauna en El Sol. | 26 |
| Fig. 11 Variación de la biomasa promedio mensual de la meiofauna en El Sol. | 27 |
| Fig. 12 Densidad promedio mensual de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral con vegetación. | 29 |
| Fig. 13 Biomasa promedio mensual de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral con vegetación. | 29 |
| Fig. 14 Densidad promedio mensual de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral desnuda. | 31 |
| Fig. 15 Biomasa promedio mensual de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral desnuda. | 31 |
| Fig. 16 Densidad promedio mensual de los grupos taxonómicos registrados en la zona profunda. | 32 |

Fig. 17 Biomasa promedio mensual de los grupos taxonómicos registrados en la zona profunda. 32

Fig. 18 Número total de taxa registrados para cada grupo de meiofauna identificados en El Sol. 37

ÍNDICE DE TABLAS

| | pag. |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Tabla 1 Caracterización ambiental de las estaciones estudiadas. | 10 |
| Tabla 2 Listado taxonómico de la meiofauna bentónica registrada en El Sol, Nevado de Toluca, México. | 14 |
| Tabla 3 Registro de especies meiobentónicas de El Sol, Nevado de Toluca, México. | 15 |
| Tabla 4 Variación temporal de la riqueza taxonómica de la meiofauna en El Sol, Nevado de Toluca, México. | 20 |
| Tabla 5 Densidad, abundancia, frecuencia y biomasa promedio anual del meiobentos de la zona litoral con vegetación de El Sol. | 24 |
| Tabla 6 Densidad, abundancia, frecuencia y biomasa promedio anual del meiobentos de la zona litoral desnuda de El Sol. | 25 |
| Tabla 7 Densidad, abundancia, frecuencia y biomasa promedio anual del miobentos de la zona profunda de El Sol. | 25 |
| Tabla 8 Comparación de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa promedio anual de la meiofauna de El Sol, con otros lagos de alta montaña. | 36 |

ÍNDICE DE APÉNDICE

| | pág. |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Apéndice 1 Densidad y biomasa promedio anual por taxón para cada una de las estaciones de muestreo, en El Sol, Nevado de Toluca, México. | 61 |
| Apéndice 2 Densidad y biomasa promedio mensual para cada taxón registrado en la zona litoral con vegetación. | 62 |
| Apéndice 3 Densidad y biomasa promedio mensual para cada taxón registrado en la zona litoral desnuda. | 63 |

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Apéndice 4 Densidad y biomasa promedio mensual para cada taxón registrado en la zona profunda. | 64 |
| Apéndice 5 ANOVA por grupo taxonómico, considerando la densidad. | 65 |
| Apéndice 6 ANOVA por grupo taxonómico, considerando la biomasa. | 65 |
| Apéndice 7 ANOVA considerando la densidad general. | 65 |
| Apéndice 8 ANOVA considerando la biomasa general. | 65 |
| Apéndice 9 Prueba de Bonferroni considerando densidad de grupos taxonómicos. | 66 |
| Apéndice 10 Prueba de Bonferroni considerando biomasa de grupos taxonómicos. | 67 |
| Apéndice 11 Prueba de Bonferroni considerando densidad de cada zona. | 67 |
| Apéndice 12 Prueba de Bonferroni considerando biomasa de cada zona. | 68 |
| Apéndice 13 Coeficientes de correlación considerando densidad para la zona litoral con vegetación. | 68 |
| Apéndice 14 Coeficientes de correlación considerando biomasa para la zona litoral con vegetación. | 69 |
| Apéndice 15 Coeficientes de correlación considerando densidad para la zona litoral desnuda. | 69 |
| Apéndice 16 Coeficientes de correlación considerando biomasa para la zona litoral desnuda. | 70 |
| Apéndice 17 Coeficientes de correlación considerando densidad para la zona profunda. | 70 |
| Apéndice 18 Coeficientes de correlación considerando biomasa para la zona profunda. | 70 |

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo económico recibido para la realización de esta tesis a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM a través del proyecto IN209301 así como a la FES Iztacala a través del PAPCA 2002.

Al Dr. Javier Alcocer Durand por su dirección y todo el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

De manera particular a la Dra. Elva Escobar Briones por su participación en el trabajo de campo, así como sus valiosas sugerencias para finalizar este trabajo.

A mi comité tutorial por todas las observaciones y sugerencias realizadas.

Dra. Nuria Méndez Ubach

Dra. Margarita Caballero Miranda

Dr. Miroslav Macek

A la Dra. Amelia Ocaña por su valiosa asesoría en la identificación y estudio de la nematofauna mexicana.

Al Dr. Jorge Ciros por su ayuda en la identificación de los copépodos harpacticoides.

Al M. en C. Juan Antonio Barrón Sevilla por su amistad y toda su ayuda.

A Laura Peralta Soriano por su amistad y apoyo en el laboratorio de Limnología.

A Luis Oseguera Pérez por su ayuda en el proceso de este trabajo.

En especial, a mis padres Manuel Hernández Rivera y Juana Fonseca Viguera; y a mi hermana Georgina Hernández por su apoyo incondicional en todo momento.

RESUMEN

Las comunidades meiobentónicas fueron estudiadas durante un ciclo anual en El Sol, Nevado de Toluca, México, caracterizado como un lago tropical de alta montaña. En general se encontró un total de 21 taxa para la zona litoral (con vegetación y desnuda) y profunda, el cual fue reducido en comparación con otros sistemas del mismo tipo. De todos ellos, nueve fueron dominantes y doce raros. Los nemátodos, tardígrados, ostrácodos y copépodos harpacticoides fueron reconocidos como meiofauna permanente, mientras que los oligoquetos y quironómidos en estadios juveniles se caracterizaron como meiofauna temporal. La riqueza taxonómica, la diversidad, densidad y biomasa fueron mayores para la zona litoral con vegetación, mientras que la profunda mostró los valores menores. Los análisis estadísticos revelaron que existe una diferencia significativa entre las zonas estudiadas considerando la distribución temporal de la densidad y biomasa de cada taxa. Temporalmente, no se encontró un patrón de distribución de dichas variables para las comunidades meiobentónicas del lago. La densidad promedio anual obtenida para cada zona fue mayor que la registrada en otros estudios, mientras que la biomasa fue reducida. En general, el grupo de los nemátodos fue el más rico taxonómicamente y el que contribuyó con las densidades mayores, mientras que los oligoquetos fueron los que mostraron la biomasa mayor en todo el lago. Los ostrácodos están pobremente diversificados y fueron poco frecuentes, con densidades reducidas.

La relación con las variables ambientales sugiere que la estructura de las comunidades, así como su densidad y biomasa, están sujetas a fuertes fluctuaciones temporales. La presencia de vegetación sumergida es un factor importante en la zona litoral, la cual es esencial para mantener una heterogeneidad ambiental y beneficiar las comunidades meiobentónicas con mayor complejidad y densidad. La estructura comunitaria de la zona profunda, probablemente, está asociada al contenido de materia orgánica en el sedimento.

Este estudio reconoció a los ostrácodos como el grupo más susceptible a las condiciones ambientales extremas de El Sol.

INTRODUCCIÓN

Los lagos de “alta montaña” o “alpinos” se definen como ecosistemas lénticos localizados en altitudes elevadas por encima de la cota de vegetación arbórea (“timberline” o “treeline”), la cual está determinada por la latitud (Sommaruga, 2001). En latitudes tropicales, se localiza entre los 3,500 y 4,800m s.n.m y, de acuerdo con ello, dependerá el patrón de radiación solar (Margalef, 1983; Burgis y Morris, 1987). En zonas tropicales, el régimen térmico es más uniforme durante todo el año (Margalef, 1983), es decir, la variación estacional de temperatura es muy pequeña pero los cambios diarios entre el día y la noche son considerables (Kurashov, 1995); adicionalmente, la incidencia de luz UV es mayor (Sommaruga, 2001).

Estos lagos se caracterizan por ser oligotróficos y presentar aguas poco mineralizadas y de temperatura baja (Margalef, 1983; Burgis y Morris, 1987; Lewis, 1996). El pH del agua es bajo y la concentración de materia orgánica reducida (Sommaruga, 2001); la deposición atmosférica puede traer como consecuencia una acidificación adicional (Barbieri et al., 2001). La superficie de estos lagos es generalmente reducida y la profundidad oscila entre 5 y 50 m. Las cuencas de drenaje donde se localizan estos lagos suelen ser relativamente pequeñas, con una tasa de renovación baja de agua y consecuentemente un tiempo de residencia largo (Nauwerck, 1994). Los lagos de alta montaña frecuentemente están alejados de las actividades humanas directas y no reciben contaminación local, por lo que se consideran buenos indicadores de acidificación (regional y global) y de contaminación atmosférica (Catalan et al., 1994; Marchetto y Lami, 1994). Por su vulnerabilidad, son excelentes sensores de cambio ambiental (Patrick et al., 1998).

Las investigaciones recientes se han enfocado en reconocer a estos sistemas para monitorear el cambio climático y la acidificación (Camarero y Catalan, 1998). Por su baja concentración de nutrientes y condiciones ambientales extremas, las comunidades biológicas están considerablemente simplificadas (Cammarano y Manca, 1997), con un decremento en la riqueza específica y en su densidad, lo cual refleja una frecuencia de coexistencia baja. Para algunos de estos lagos, especialmente en ambientes tropicales, se desconoce aún la composición específica de sus comunidades biológicas o bien

ésta no ha sido detallada. Dentro de estas comunidades se encuentran las del bentos que incluye especies que viven en o sobre el sedimento de estos sistemas y de acuerdo a su tamaño se han dividido en tres categorías: macrofauna (≥ 0.59 mm) (Wetzel y Likens, 1979), meiofauna (≥ 0.062 mm) y microfauna (< 0.062 mm) (Gray, 1981; Wetzel, 1983).

La información disponible del espectro de especies bentónicas que habitan lagos de alta montaña es muy escasa, tanto para la zona litoral como para la profunda (Jersabek et al., 2001), dejando a un lado la relevancia de estas comunidades, en especial la del meiobentos (Kurashov, 2002). Este último componente bentónico habita en los intersticios del sedimento y está restringido a los centímetros más superficiales, donde el sedimento es rico en partículas orgánicas y está cubierto con vegetación. El meiobentos está constituido, principalmente, por nemátodos, copépodos harpacticoides, ostrácodos, oligoquetos juveniles, tardígrados y pequeñas larvas de quironómidos, entre otros grupos. Su distribución dentro de un cuerpo acuático está relacionada, principalmente, con las variables físicas y químicas (Giere, 1993), especialmente con el tamaño del grano del sedimento (textura) y el movimiento del agua (dinamismo), así como con variables biológicas como preferencias alimenticias selectivas y directa o indirectamente, por las interacciones tróficas (Lampadariou et al., 1997).

La distribución de estos organismos en un lago es variable. Su número se incrementa en la zona litoral, donde generalmente hay vegetación sumergida, mientras que, en la zona profunda, la diversidad de hábitats es reducida debido a que la vegetación es escasa o está ausente. En la zona litoral se encuentran representados los principales grupos de invertebrados meiobentónicos, predominando las comunidades detritívoras y herbívoras. La vegetación sumergida constituye un hábitat más complejo capaz de mantener un mayor número de especies y comunidades más diversas al permitir que se acumule más sedimento y materia orgánica, por lo cual hay una mayor disponibilidad de alimento para los organismos bentónicos. Además, esta zona proporciona un refugio para evitar la depredación, representa un substrato apropiado para que pequeños organismos se adhieran y, adicionalmente, amortigua el movimiento del agua. En contraparte, la zona litoral carente de vegetación o desnuda impide el establecimiento de organismos, especialmente de los que son frágiles y

delicados (Burgis y Morris, 1987). Más aún, la radiación solar excesiva puede inhibir el desarrollo en el sustrato desnudo (Barbieri et al., 2001) y evitar así el establecimiento de algunas comunidades (Ivanov, 2000).

El papel ecológico de la meiofauna radica en su participación en los procesos de transformación de materia y energía dentro de los ecosistemas acuáticos (Kurashov, 1995), ya que forma parte de la dieta de organismos de niveles tróficos superiores como la macrofauna y los peces (Herman y Heip, 1985; Laserre, 1979; Escobar et al., 1997; Feller, 1984). Además tiene una importante intervención en la remineralización de los nutrientes y pone el detrito disponible para los macroconsumidores (Coull y Palmer, 1984). Por su gran sensibilidad y rápida reacción a los cambios ambientales, su reducida movilidad y sus estrategias reproductivas, la meiofauna permite caracterizar el efecto de las perturbaciones (Radziejewska y Drzycimski, 1988; Montagna et al., 1986; Reish, 1959; Heip, 1980; Herman et al., 1984 a, b; Escobar et al., 1997), reconocer el estado trófico de los lagos, así como su estadio evolutivo (Wetzel 1981).

Recientemente se han incrementado los estudios de la meiofauna considerando su importancia como organismos indicadores de trastornos o daños antropogénicos en los ecosistemas acuáticos (Coull y Chandler, 1992; Lampadariou et al., 1997). A pesar de lo anterior, la contribución en biomasa de la meiofauna e intercambio de energía en los sistemas acuáticos se desconoce, ya que se le ha prestado poca atención debido, principalmente, a los problemas de clasificación taxonómica (Traunspurger, 1996) y a su talla reducida, especialmente en los ambientes tropicales (Feller, 1984).

ANTECEDENTES

Los estudios de meiofauna en sistemas lacustres son escasos y están restringidos esencialmente a lagos templados (Anderson y De Henau, 1980). En lagos tropicales son prácticamente inexistentes, especialmente en lagos de alta montaña.

Entre los trabajos que se han realizado, destaca el estudio de los patrones de distribución vertical de la nematofauna así como la estimación de la abundancia y biomasa temporal de las especies cuantitativamente más importantes en un lago de alta montaña en Austria, Bretschko (1973). Una estimación de la densidad y biomasa del meiobentos fue realizada en nueve lagos de alta montaña al oeste de Canadá, donde los nemátodos, tardígrados y copépodos harpacticoides fueron los invertebrados meio bentónicos más importantes numéricamente y los que contribuyeron en mayor proporción con la biomasa (Anderson y De Henau, 1980). Claude (1986) utiliza las comunidades zoobentónicas para evaluar el estado trófico en tres lagos suizos de alta montaña, siendo los oligoquetos los indicadores más importantes, con abundancias elevadas y parecidas a las encontradas en otros lagos del mismo tipo. Prat et al. (1992) estudia el macrobentos tanto litoral y profundo de lagos españoles de alta montaña, incluyendo a ciertos componentes meio bentónicos como nematodos, ostrácodos y copépodos; encontrando que la presencia de sulfato y temperaturas elevadas son los factores más importantes en las diferencias entre el bentos profundo y litoral. Traunspurger (1996, 1997) describe la distribución batimétrica estacional de nemátodos con diferentes hábitos alimenticios en el lago alpino Königssee, Alemania; encontrando que en la distribución de la meiofauna, los nemátodos son los componentes más abundantes. Con posterioridad, Rieradevall et al. (1999) estudian la composición y estructura de la comunidad de invertebrados bentónicos a lo largo de un transecto vertical; distinguiendo especialmente, las comunidades litorales, sublitorales y profundas de oligoquetos y quironómidos en el lago de alta montaña Redó, en los pirineos españoles. Además, la composición de las comunidades de invertebrados bentónicos es descrita para cuatro lagos de alta montaña por Kownacki et al. (2000), haciendo especial referencia a oligoquetos y quironómidos, atribuyendo que su distribución está estrechamente relacionada con el tipo de sedimento y el estado trófico de los lagos, dejando a un lado la acidificación que tienen estos sistemas.

JUSTIFICACIÓN

Las comunidades que habitan lagos de alta montaña son parte fundamental de la trama alimenticia de estos sistemas acuáticos al participar en la transferencia de energía a niveles tróficos superiores y, aunque pueden ser susceptibles a las condiciones ambientales extremas de los lagos de alta montaña, la estimación de su composición, abundancia y distribución tanto espacial como temporal permitirá reconocer las condiciones tróficas de la zona bentónica y su cambio temporal, así como las interacciones entre sus diferentes componentes. Por lo anterior, resulta necesario realizar trabajos que integren la variación en composición, riqueza taxonómica, abundancia, densidad y biomasa de los organismos meiobentónicos, con el fin de contribuir a establecer las bases para reconocer la ecología de los lagos tropicales de alta montaña.

OBJETIVO GENERAL

El presente estudio se abocará a reconocer las diferencias de las comunidades meiobentónicas (composición, riqueza taxonómica, abundancia, densidad y biomasa) del lago El Sol, Nevado de Toluca, en el gradiente batimétrico (hábitats distintos), así como su posible relación con las variables ambientales.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir la variación temporal de la composición, riqueza taxonómica, abundancia, densidad y biomasa de las diferentes comunidades (zona litoral con vegetación, zona litoral desnuda y zona profunda) de meiofauna presentes en El Sol.
- Analizar si existe una relación entre las variaciones temporales de las condiciones ambientales en la zona litoral y profunda, y las variaciones temporales de la estructura de las comunidades meiobentónicas de El Sol.
- Reconocer, de ser posible, las variables que mayor influencia ejercen sobre el desarrollo de la meiofauna de El Sol.

HIPÓTESIS

- H1 La estructura de la meiofauna bentónica mostrará diferencias significativas entre sus comunidades de la zona litoral y profunda, a pesar de su relativa someridad (i.e. profundidad_{MAX} = 12m).
- H2 La estructura de las comunidades meiobentónicas de la zona litoral con vegetación será más compleja con relación a la litoral desnuda y profunda, lo cual será un reflejo de la complejidad arquitectónica que ofrece esta zona, siendo esto un factor determinante para crear un hábitat heterogéneo capaz de albergar comunidades más complejas y abundantes.
- H3 Los cambios en la composición y estructura comunitaria del meiobentos seguirán la estacionalidad ambiental (i.e. temporada cálida de lluvias y fría de secas) de la zona estudiada.

ÁREA DE ESTUDIO

El Sol es un lago cráter tropical de alta montaña ubicado en la Cuenca Hidrológica Prioritaria "Nevado de Toluca" (sensu Arriaga et al., 1998) en el Estado de México. El lago se localiza a 19°06' N y 99°45' W, a una altura de 4,200m s.n.m. (Fig. 1A,B).

Esta zona presenta un clima frío cuya temperatura promedio oscila entre -2 y 5°C, con una precipitación promedio anual entre 1,200 y 2,000mm (García, 1988). Rzedowski (1981) clasifica la vegetación circundante como zacatonal alpino, compuesta principalmente por pastos, musgos y líquenes.

El Sol es un lago de origen volcánico (Armienta et al., 2000), ubicado en una cuenca endorreica y su principal aporte hídrico en verano es por lluvias y deshielo en primavera. Corresponde a un lago polimíctico cálido de acuerdo con la clasificación de Lewis (1996); sus aguas son claras con una transparencia de 8 m de disco de Secchi; pH ácido (5-6.4) y con temperatura baja, que oscila entre 4 y 13°C (Caballero, 1996; Sarma et al., 1996).

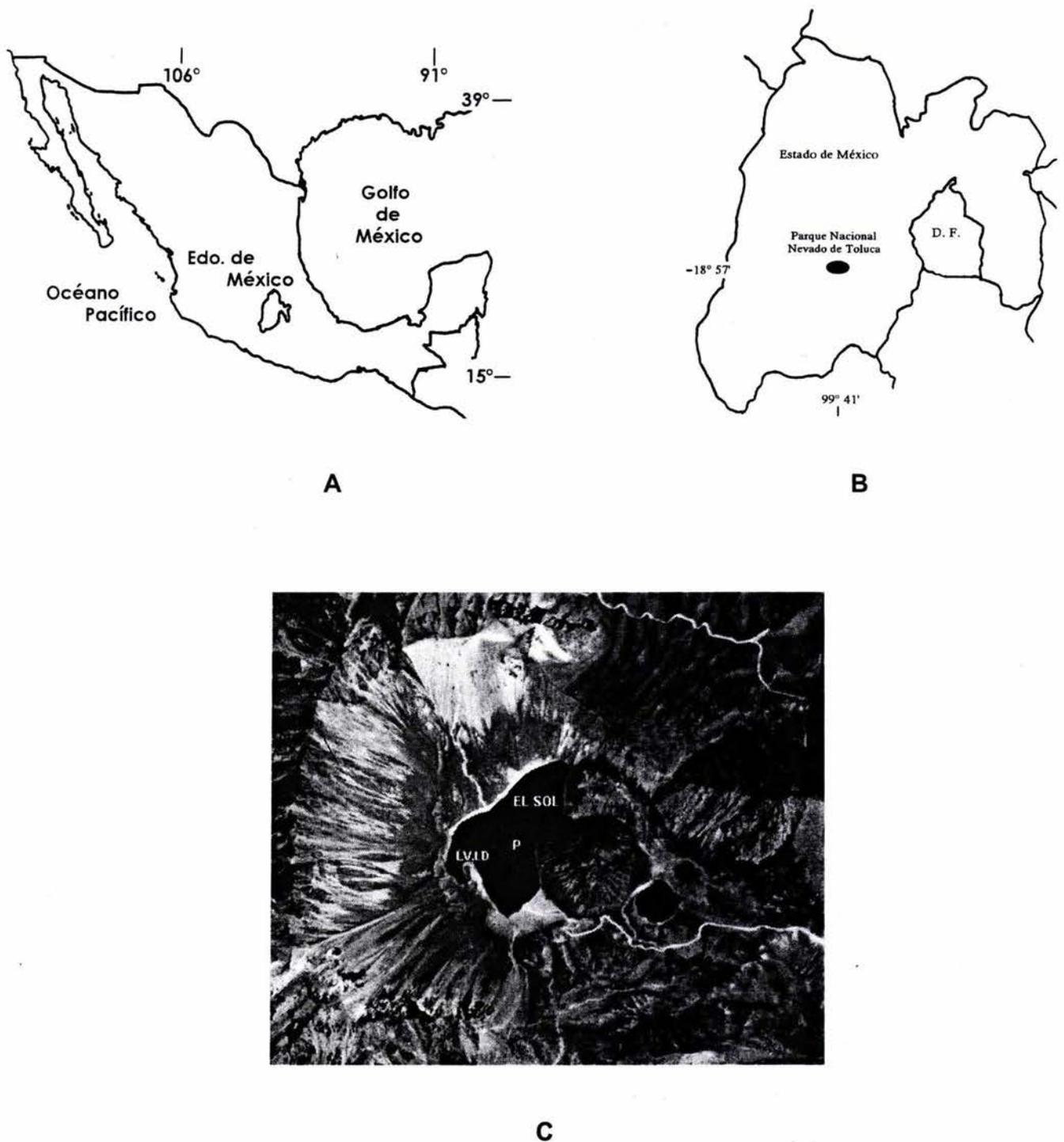


Fig. 1 Ubicación geográfica del área de estudio. **A** Estado de México. **B** Parque Nacional "Nevado de Toluca". **C** Fotografía aérea del lago cráter El Sol. (LV=zona litoral con vegetación, LD=zona litoral desnuda y P=zona profunda)

MÉTODOS

Las muestras se recolectaron mensualmente a lo largo de un ciclo anual, iniciando en abril del 2000 y terminando en marzo del 2001. Se estudiaron tres localidades, de las cuales una se ubicó en la zona profunda del lago (P) a 10.7 ± 0.66 m (el nivel del lago varió a lo largo del muestreo, i.e. lago astático) y dos más en la zona litoral entre 0.5 y 0.9 m de profundidad (Fig. 1C). Una de las estaciones de la zona litoral se ubicó en un fondo con presencia de vegetación acuática (LV) (angiospermas y algas filamentosas) y la otra en sustrato desnudo (LD).

Trabajo de campo

La obtención de las muestras de la zona profunda se realizó utilizando una draga Ekman (225 cm² de área, 15x15x15 cm). De ésta se tomaron núcleos considerando los primeros 10cm de sedimento (Weber, 1973; Wetzel y Likens, 1979), utilizando un nucleador manual de 4cm de diámetro (con un área de cobertura aproximada de 12.6 cm²). El mismo nucleador fue utilizado para obtener, manualmente, las muestras en la zona litoral tanto con vegetación como desnuda. En cada estación, se tomaron muestras por triplicado para evaluar su similitud o diferencia. Los núcleos se colocaron en frascos de plástico previamente etiquetados y fueron fijados con formaldehído al 10% adicionado con Rosa de Bengala (200 mg·L⁻¹) como colorante vital para facilitar la separación posterior de organismos del sedimento remanente (APHA et al., 1985).

Las variables ambientales consideradas para el análisis fueron tomadas de Oseguera-Pérez (2004), las cuales fueron evaluadas in situ en forma simultánea a la obtención de las muestras biológicas (Tabla 1).

La zona litoral (con vegetación y desnuda) de El Sol se caracterizó por presentar una temperatura promedio de 10°C, un pH ácido (5.66) y con una concentración de oxígeno disuelto alrededor del 101%; las aguas poco mineralizadas tienen valores de conductividad de 15 a 18µS·cm⁻¹ y un tipo de grano limo-arenoso. La zona litoral con vegetación tuvo una concentración promedio de materia orgánica de 2.78% (LOI=pérdida en combustión) y clorofila sedimentaria de 4.58 µg·g⁻¹ (Análisis por

fluorometría), siendo valores más elevados que en la zona litoral desnuda (2.51% y 3.58 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, respectivamente).

En la zona profunda se registró una temperatura promedio de 8.55°C, un pH ácido (5.5) y con una concentración de oxígeno disuelto alrededor del 95%; la conductividad al igual que la zona litoral es de 15 a 18 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Sus sedimentos son de grano fino del tipo limoso con contenidos de materia orgánica y clorofila altos (13.94% y 9.17 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) respectivamente comparados con la zona litoral.

Tabla 1. Caracterización ambiental (primer renglón = promedio \pm desviación estándar, segundo renglón rango –mín-máx-) de las estaciones estudiadas de acuerdo a Oseguera-Pérez (2004). (Las variables del agua fueron medidas sobre el sedimento).

| VARIABLE | P | LV | LD |
|--------------------------------------|------------------|-------------------|-------------------|
| Temperatura | 8.55 \pm 1.94 | 10.10 \pm 2.74 | 10.10 \pm 2.74 |
| (°C) | 5.02 – 10.63 | 5.96–13.96 | 5.96 – 13.96 |
| pH | 5.50 \pm 0.59 | 5.66 \pm 0.48 | 5.66 \pm 0.48 |
| | 5.06 – 7.8 | 5.08– 6.48 | 5.08 – 6.48 |
| Oxígeno disuelto | 6.82 \pm 0.66 | 6.91 \pm 0.70 | 6.91 \pm 0.70 |
| (mg·L ⁻¹) | 4.44 – 5.99 | 5.91 – 7.99 | 5.91 – 7.99 |
| Sat. oxígeno disuelto | 95.98 \pm 5.6 | 101.02 \pm 7.08 | 101.02 \pm 7.08 |
| (%) | 65.56 – 84.31 | 90.87 – 115.37 | 90.87– 115.37 |
| Conductividad | 16.36 \pm 0.78 | 16.01 \pm 0.92 | 16.01 \pm 0.62 |
| ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) | 15.1 – 17.8 | 14.7 - 18 | 14.7 – 18 |
| Tamaño de grano | 6.32 \pm 0.49 | 3.07 \pm 0.99 | 2.81 \pm 0.83 |
| (ϕ) | 5.73 – 7.14 | 1.93 – 4.13 | 1.37 – 4.3 |
| Materia orgánica | 13.94 \pm 4.41 | 2.78 \pm 0.78 | 2.51 \pm 1.58 |
| en sedimento (%) | 8.4 - 22 | 1.7 – 3.6 | 0.8 – 6.2 |
| Clorofila en sedimento | 9.17 \pm 6.33 | 4.58 \pm 2.85 | 3.58 \pm 2.28 |
| ($\mu\text{g}\cdot\text{g}$) | 2.86 – 24.5 | 1.37 – 11.94 | 0.58 – 7.99 |
| Cobertura vegetal | | 49.44 \pm 29.95 | |
| (%) | 0 | 0 – 81.6 | 0 |

Trabajo de Laboratorio

Las muestras se redujeron en volumen tamizándolas a través de dos mallas, la primera con una abertura de 0.59mm para separar la macrofauna (APHA et al., 1985; Wetzel y Likens, 1979) y posteriormente, a través de otra de 0.062 mm de abertura de malla para retener a la meiofauna (Gray, 1981; Wetzel, 1983). La separación y preclasificación de los organismos se llevaron a cabo en el laboratorio con la ayuda de pinzas entomológicas, agujas de disección y microscopio estereoscópico.

Posteriormente, los organismos fueron colocados en alcohol (70%) glicerinado e identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de claves generales (Edmonson, 1959; Pennak, 1978) y especializadas para cada grupo (Dussart, 1967; Delorme, 1970; Andrásy, 1981; Ebsary, 1982; Zullini, 1982; Andrásy, 1985; Ocaña, 1989; Brinkhurst y Marchese, 1991,).

Los organismos fueron cuantificados para obtener su densidad (individuos·m⁻²) y abundancia (individuos por especie). La biomasa se determinó calculando el biovolumen, que consistió en medir la longitud y ancho del cuerpo de cada organismo; estas dimensiones fueron multiplicadas por un factor específico para cada taxón (Warwick y Price, 1979; Higgins y Thiel, 1988). Para los nematodos fue necesario que se montaran en preparaciones semipermanentes con el fin de realizar dibujos a cámara clara y medir cada organismo con la ayuda de un curvímetro; y, finalmente obtener los índices de De Man (imprescindibles para la determinación de individuos a nivel genérico o específico).

Los biovolúmenes (nl) obtenidos para todos los grupos fueron multiplicados por el número de individuos presentes por unidad de área. Finalmente el biovolumen fue transformado a peso húmedo fijado ($\mu\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$), peso seco ($\mu\text{gps}\cdot\text{m}^{-2}$) y carbono ($\mu\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$) mediante los factores propuestos por Gerlach (1971), Feller y Warwick (1988) y Giere (1993); para poder realizar comparaciones con otros estudios.

Trabajo de gabinete

Los datos biológicos obtenidos (densidad y biomasa) fueron transformados logarítmicamente [$\log_{10} (n+1)$], con la finalidad de homogeneizar los datos (Elliott, 1977) y realizar los análisis estadísticos. Las variables biológicas fueron graficadas para apreciar la fluctuación temporal de los taxa en cada zona estudiada.

La diversidad (H') se calculó, a nivel de grupo, de acuerdo con el índice de Shannon-Wiener ($H' = -\sum p_i \log_2 p_i$) (Gray, 1988), así como la diversidad máxima (H'_{\max}) alcanzada en cada zona estudiada. Además, fue calculada la equitatividad (E) con el fin de establecer el factor determinante de la diversidad (Pielou, 1975).

Mediante diagramas bivariados de frecuencia de aparición (%) *versus* abundancia se categorizaron los taxa encontrados en dominantes (valores elevados de frecuencia y abundancia) y raros (abundancia y frecuencia reducidas). Los datos biológicos fueron examinados para comprobar su normalidad y homocedasticidad; posteriormente fueron analizados mediante un análisis de varianza (ANOVA) y determinar diferencias significativas, en las variables dependientes a lo largo del ciclo anual entre las zonas de estudio. En aquellos casos en los que se determinaron diferencias significativas se realizó la prueba de Bonferroni para realizar comparaciones múltiples al nivel de grupos taxonómicos y estaciones para observar diferencias entre pares de medias. Finalmente, se realizó un análisis de correlación de Pearson para las tres estaciones estudiadas, con el fin de determinar la asociación de los parámetros ambientales con la variación de los datos biológicos (densidad y biomasa). Todas las pruebas se llevaron a cabo utilizando el programa SPSS (Versión 10.0).

RESULTADOS

Composición taxonómica

En todo el estudio se identificaron un total de 21 taxa (Tabla 2) ubicados en seis grupos taxonómicos, los cuales estuvieron representados por nemátodos, oligoquetos juveniles, tardígrados, ostrácodos, copépodos harpacticoides y quironómidos juveniles. Se reconocieron doce especies de nemátodos, cuatro especies de oligoquetos, dos de quironómidos, un copépodo harpacticoide, un ostrácodo y el grupo de los tardígrados.

En la zona litoral con vegetación se observó el 81% de los taxa (nueve nemátodos, tres oligoquetos, un ostrácodo, un copépodo harpacticoide, dos quironómidos, y el grupo de tardígrados). La zona litoral desnuda presentó sólo el 52% de los taxa (cinco especies de nemátodos, cuatro de oligoquetos, el grupo de los tardígrados y un copépodo harpacticoide). Finalmente, en la zona profunda se encontró el 29% de los taxa (cuatro nemátodos, un oligoqueto y los tardígrados) (Tabla 3).

Los siguientes ocho taxa fueron registrados exclusivamente en la zona litoral con vegetación: *Aphanolaimus aquaticus*, *Ironus ignavus*, *Laimydorus pseudostagnalis*, *Plectus aquatilis*, *P. exinocaudatus*, *Herpetociprys* sp., *Tanytarsus* sp. y *Pagastia* sp. (Tabla 3); dos taxa (*Tylenchus* sp. y *Lumbriculus variegatus*) fueron exclusivos de la zona litoral desnuda y otros dos (*Eumonhystera dispar* e *Ironus* spp.) de la zona profunda. *Plectus acuminatus*, *Prismatolaimus intermedius*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* y *Epactophanes richardi* se distribuyeron en la zona litoral pero no en la profunda. Finalmente, cuatro taxa se presentaron en las tres zonas estudiadas: *Monhystera* spp., *Tobrilus* spp., *Nais pardalis* y los tardígrados.

Tabla 2 Listado taxonómico de la meiofauna bentónica registrada en el lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

| PHYLLUM | CLASE | SUBCLASE | ORDEN | SUBORDEN | FAMILIA | SUBFAMILIA | GÉNERO/ESPECIE | | | |
|------------|------------------|-------------|---------------|---------------|-----------------|-------------------|-----------------------------------------------|--------------|----------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| NEMATODA | Nematoda | Torquentia | Araeolaimida | | Haphanolaimidae | | <i>Aphanolaimus aquaticus</i> DADAY, 1894 | | | |
| | | | | | Plectidae | | <i>Plectus acuminatus</i> BASTIAN, 1865 | | | |
| | | | | | | | <i>Plectus aquatilis</i> ANDRÁSSY, 1985 | | | |
| | | | | | | | <i>Plectus exinocaudatus</i> TRUSKOVA, 1976 | | | |
| | | | | | Monhysterida | Monhysterina | Monhysteridae | | <i>Eumonhystera dispar</i> BASTIAN, 1865 | |
| | | | | | | | | | <i>Monhystera</i> BASTIAN, 1865 spp. | |
| | | Penetrantia | Enoplida | Enoplina | | Enoplidae | | | <i>Ironus</i> BASTIAN, 1865 spp. | |
| | | | | | | | | | <i>Ironus ignavus</i> BASTIAN, 1865 | |
| | | | | | | | | | <i>Prismatolaimus intermedius</i> (BÜTSCHLI, 1873) | |
| | | | | | | | | | <i>Tobrilus</i> ANDRÁSSY, 1959 spp. | |
| | | | | | | | | | <i>Laimydorus pseudostagnalis</i> SIDDIQI, 1969 | |
| | | | | | | | | | <i>Tylenchus</i> BASTIAN, 1865 spp. | |
| ANNELIDA | Oligochaeta | | Lumbriculida | | Lumbriculidae | | <i>Lumbriculus variegatus</i> MÜLLER, 1774 | | | |
| | | | | | | | <i>Nais pardalis</i> MÜLLER, 1773 | | | |
| | | | | | Tubificida | Tubificina | | Tubificidae | Tubificinae | <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> CLAPARÉDE, 1862 |
| | | | | | | | | | | <i>Tubifex tubifex</i> MÜLLER, 1774 |
| TARDIGRADA | Heterotardigrada | | | | Canthocamptidae | | | | | |
| OSTRACODA | Ostracoda | Podocopa | Podocopida | Cypridocopina | Cyprididae | Herpetocyprinidae | <i>Herpetocypris</i> BRADY Y NORMAN, 1889 sp. | | | |
| ARTHROPODA | Insecta | | Harpacticoida | | | | <i>Epactophanes richardi</i> MRÁZEK, 1893 | | | |
| | | | | | | | Diptera | Chiromomidae | Chironominae | <i>Tanytarsus</i> ANDERSEN, 1943 sp. |
| | | | | | | | <i>Pagastia</i> sp. | | | |

Tabla 3 Registro de especies meiobentónicas de El Sol, Nevado de Toluca, México. (1 = presencia, 0 = ausencia, R = rara, D = dominante)

| TAXÓN | | LV | LD | P |
|--------------------------------------|---|----|----|---|
| 1 <i>Aphanolaimus aquaticus</i> | R | 1 | 0 | 0 |
| 2 <i>Eumonhystera dispar</i> | R | 0 | 0 | 1 |
| 3 <i>Ironus</i> spp. | R | 0 | 0 | 1 |
| 4 <i>Ironus ignavus</i> | D | 1 | 0 | 0 |
| 5 <i>Laimydorus pseudostagnalis</i> | R | 1 | 0 | 0 |
| 6 <i>Monhystera</i> spp. | D | 1 | 1 | 1 |
| 7 <i>Plectus acuminatus</i> | D | 1 | 1 | 0 |
| 8 <i>Plectus aquatilis</i> | R | 1 | 0 | 0 |
| 9 <i>Plectus exinocaudatus</i> | R | 1 | 0 | 0 |
| 10 <i>Prismatolaimus intermedius</i> | D | 1 | 1 | 0 |
| 11 <i>Tylenchus</i> spp. | R | 0 | 1 | 0 |
| 12 <i>Tobrilus</i> sp. | D | 1 | 1 | 1 |
| 13 <i>L. hoffmeisteri</i> | D | 1 | 1 | 0 |
| 14 <i>Lumbriculus variegatus</i> | R | 0 | 1 | 0 |
| 15 <i>Nais pardalis</i> | D | 1 | 1 | 1 |
| 16 <i>Tubifex tubifex</i> | R | 1 | 1 | 0 |
| 17 Tardigrada | D | 1 | 1 | 1 |
| 18 <i>Herpetociprys</i> sp. | R | 1 | 0 | 0 |
| 19 <i>Epactophanes richardi</i> | D | 1 | 1 | 0 |
| 20 <i>Tanytarsus</i> sp. | R | 1 | 0 | 0 |
| 21 <i>Pagastia</i> sp. | R | 1 | 0 | 0 |
| Total | | 17 | 11 | 6 |

Abundancia y frecuencia

La comunidad meiobentónica de la zona litoral fue más abundante (89.6%) que la profunda (10.4%). Sin embargo, la abundancia relativa en la zona litoral con vegetación fue notablemente mayor (80.1%) que la de la zona litoral desnuda (9.5%), la cual resultó ser similar a la de la zona profunda.

Temporalmente en la distribución de individuos se apreció que un número reducido especies contribuyen con la mayor parte de la abundancia. En la zona litoral con vegetación se observó que un número elevado de taxa, están representados por un gran número de individuos (Fig. 2 A) especialmente en el mes de agosto donde 14 taxa están representando el 40% de la abundancia total. En la zona litoral desnuda, la biomasa máxima se presentó en el mes de enero con cinco taxa que sólo contribuyeron con el 20% de la biomasa total (Fig. 2 B), a diferencia de la zona profunda donde cinco taxa proporcionan la abundancia mayor (35%) en el mes de febrero (Fig. 2 C).

En general, los grupos más abundantes fueron los nemátodos (39%), oligoquetos (29%), tardígrados (17%) y copépodos harpacticoides (15%). Los ostrácodos y quironómidos se presentaron con abundancias extremadamente bajas (< 1%).

En la zona litoral con vegetación los oligoquetos y nemátodos fueron los grupos más abundantes (32% y 30%, respectivamente) (Fig. 3) y frecuentes (81% y 83%, respectivamente), seguidos de los tardígrados y copépodos harpacticoides (ambos con una abundancia de 18%), aunque los copépodos mostraron una frecuencia de aparición mayor (69%) que los tardígrados (44%).

Los nemátodos fueron el grupo más abundante (47%) y frecuente (67%) para la zona litoral desnuda. Los tardígrados (27%), al igual que los oligoquetos (25%), fueron menos abundantes, sin embargo presentaron frecuencias de aparición elevadas (33% y 58%, respectivamente).

En la zona profunda, los nemátodos fueron los más abundantes (98%) y frecuentes (53%), en tanto que los oligoquetos y los tardígrados presentaron abundancias reducidas y su aparición fue esporádica.

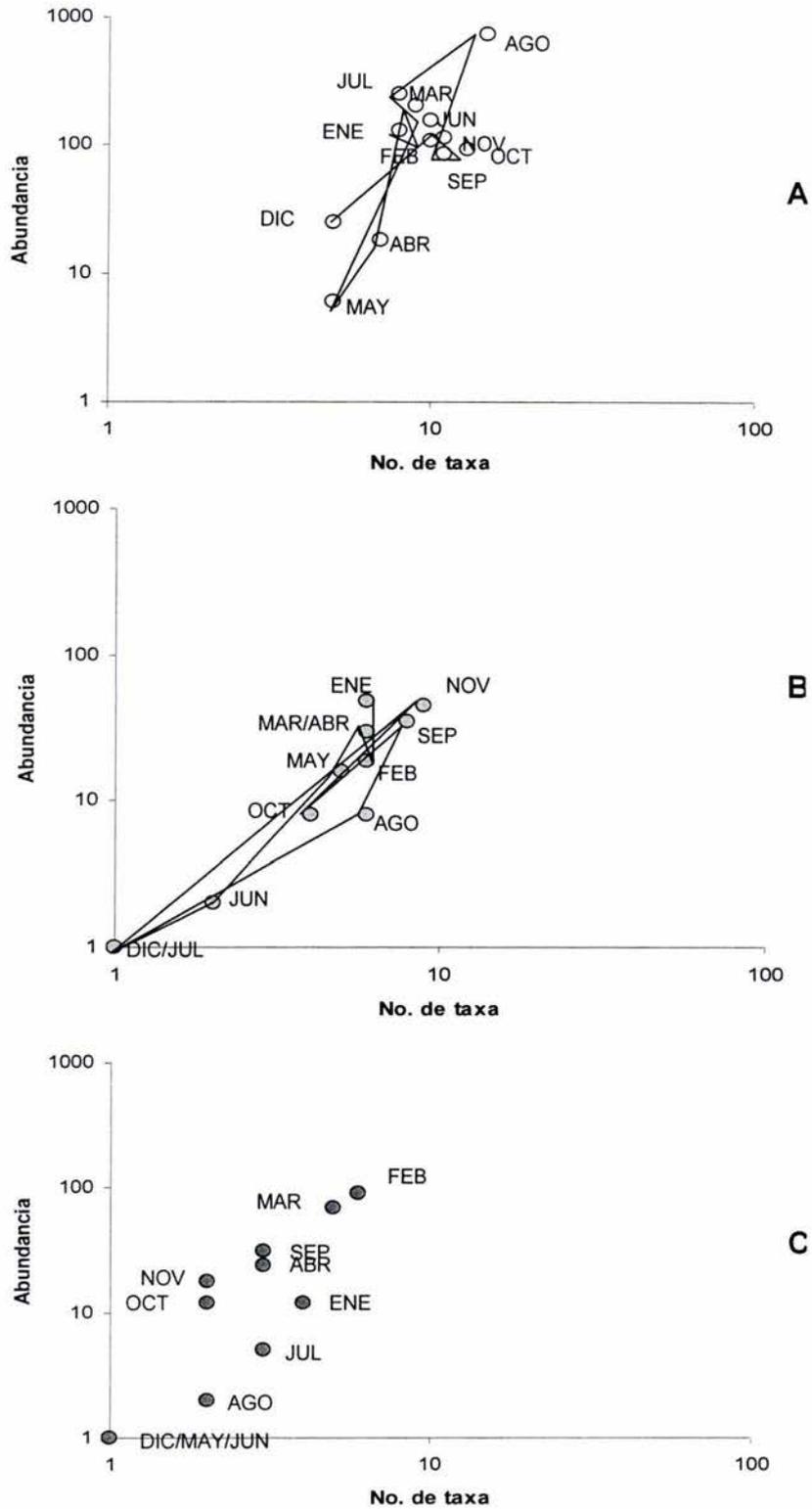


Fig. 2 Distribución de individuos entre taxa de la meiofauna bentónica de El Sol para cada zona de estudio. A=zona litoral con vegetación, B=zona litoral desnuda, C=zona profunda.

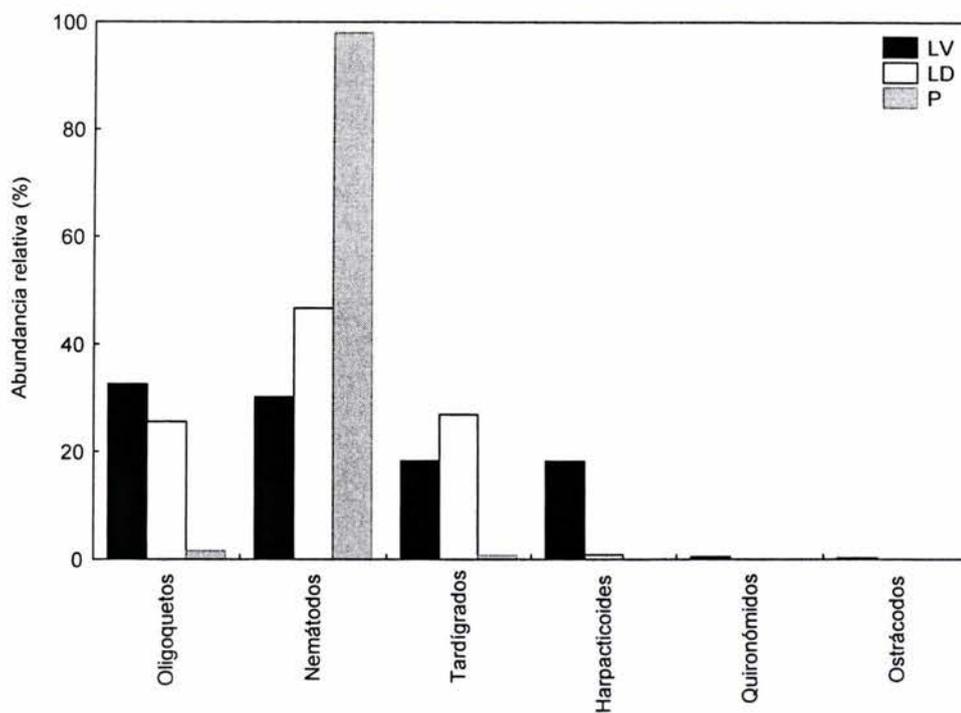


Fig. 3 Abundancia promedio relativa de los taxa identificados para cada zona estudiada. (LV=zona litoral con vegetación, LD=zona litoral desnuda, P=zona profunda)

Con base en su abundancia y frecuencia de aparición, siete taxa de nemátodos se categorizaron como raros y cinco como dominantes (Tabla 3); de las cuatro especies de oligoquetos dos fueron raras y dos dominantes. Los dos taxa de quironómidos fueron raros, al igual que la única especie de ostrácodo. Los copépodos harpacticoides y los tardígrados fueron dominantes.

Riqueza Taxonómica

La riqueza taxonómica de la meiofauna para El Sol fue de 21 taxa. La zona litoral con vegetación fue la más rica con 17 taxa y un promedio anual de 8 ± 3 taxa (Fig. 4), seguida por la zona desnuda con 11 (4 ± 3), mientras que la zona profunda fue la más pobre con solo seis taxa (2 ± 2).

La variación temporal de la riqueza taxonómica en la zona litoral con vegetación registró un valor máximo en agosto con 14 taxa (Tabla 4), correspondiendo a un promedio mensual de 11 ± 1 , siendo el mínimo durante mayo con un promedio de 2 ± 1 taxa. En la zona litoral desnuda, el número de taxa se incrementó notablemente hacia los meses de septiembre (4 ± 1) y noviembre (5 ± 1), mientras que durante julio y diciembre se dieron los valores mínimos con ausencia de taxa. La zona profunda mostró una tendencia ascendente de la riqueza taxonómica hacia los últimos meses del muestreo, especialmente para febrero, donde se dio el número máximo en promedio con 3 ± 0 , mientras que durante mayo, junio y diciembre los organismos estuvieron ausentes.

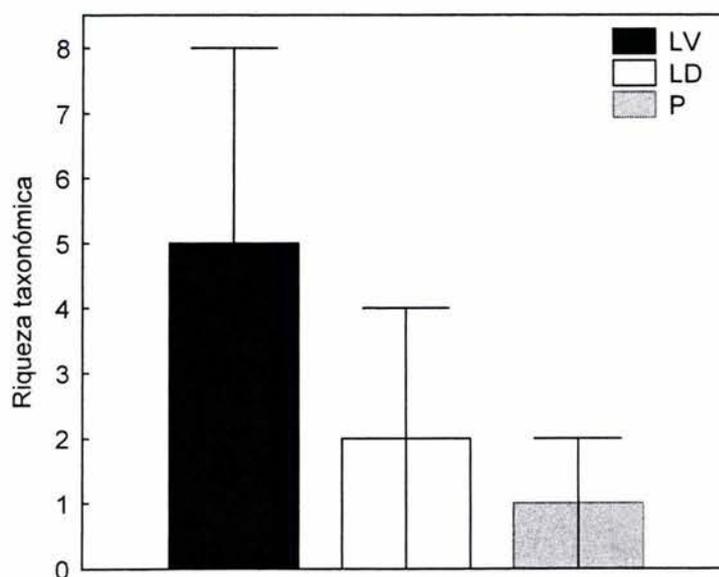


Fig. 4 Riqueza taxonómica promedio anual \pm desviación estándar para cada zona estudiada. (LV=zona litoral con vegetación, LD=zona litoral desnuda, P=zona profunda)

Tabla 4 Variación temporal de la riqueza taxonómica de la meiofauna en El Sol, Nevado de Toluca, México. (LV=zona litoral con vegetación, LD=zona litoral desnuda, P=zona profunda)

| MES | LV | LD | P |
|------------|------|-----|-----|
| Abril | 2±1 | 3±0 | 1±1 |
| Mayo | 2±1 | 3±0 | 0 |
| Junio | 5±3 | 1±0 | 0 |
| Julio | 4±0 | 0 | 1±0 |
| Agosto | 11±1 | 2±1 | 1±0 |
| Septiembre | 6±1 | 4±1 | 1±1 |
| Octubre | 6±2 | 1±2 | 1±1 |
| Noviembre | 5±1 | 5±1 | 1±1 |
| Diciembre | 3±1 | 0 | 0 |
| Enero | 6±0 | 3±1 | 2±0 |
| Febrero | 5±1 | 2±1 | 3±0 |
| Marzo | 6±1 | 2±2 | 2±1 |
| GLOBAL | 8±3 | 4±3 | 2±2 |

Diversidad

La diversidad fue en general baja. La zona litoral con vegetación mostró el valor más elevado de diversidad de Shannon-Wiener (H') con 1.97, en la zona litoral desnuda fue de 1.85, mientras que la diversidad mínima se observó en la zona profunda con 0.66.

El mismo patrón se observó para la diversidad máxima (H'_{max}) calculada, para la zona litoral con vegetación de 2.83, para la desnuda 2.4 y el valor menor en la profunda con 1.79. La equitatividad resultó similar tanto para la zona litoral con vegetación como para la desnuda con un valor de 0.7 y fue menor para la zona profunda con 0.37.

Temporalmente, la zona litoral con vegetación presentó valores de diversidad que fluctuaron entre 0.92 en julio y 1.77 en octubre (Fig. 5), mientras que la equitatividad osciló entre 0.45 en junio y 0.9 en mayo. En esta zona la diversidad mostró una correlación significativa con la riqueza taxonómica ($r=0.6174$, $p<0.05$) (Fig. 6A), pero no con la equitatividad ($r=0.4457$, $p=ns$) (Fig. 6B).

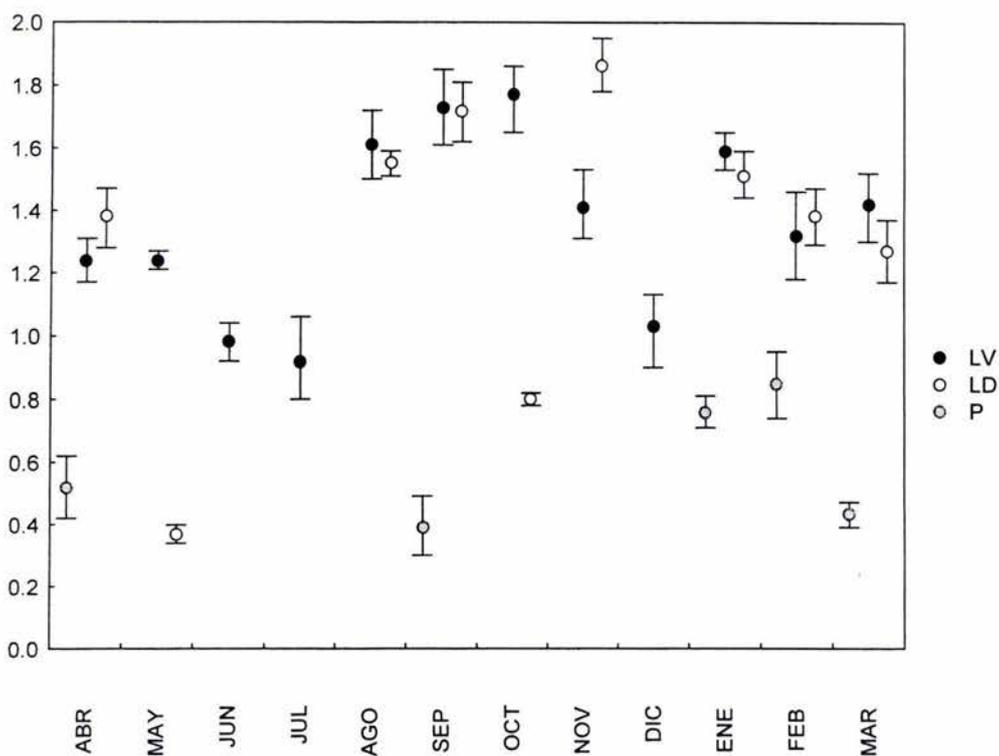


Fig. 5 Variación temporal de la diversidad (H') \pm desviación estándar para cada zona estudiada. (LV=zona litoral con vegetación, LD=zona litoral desnuda, P=zona profunda)

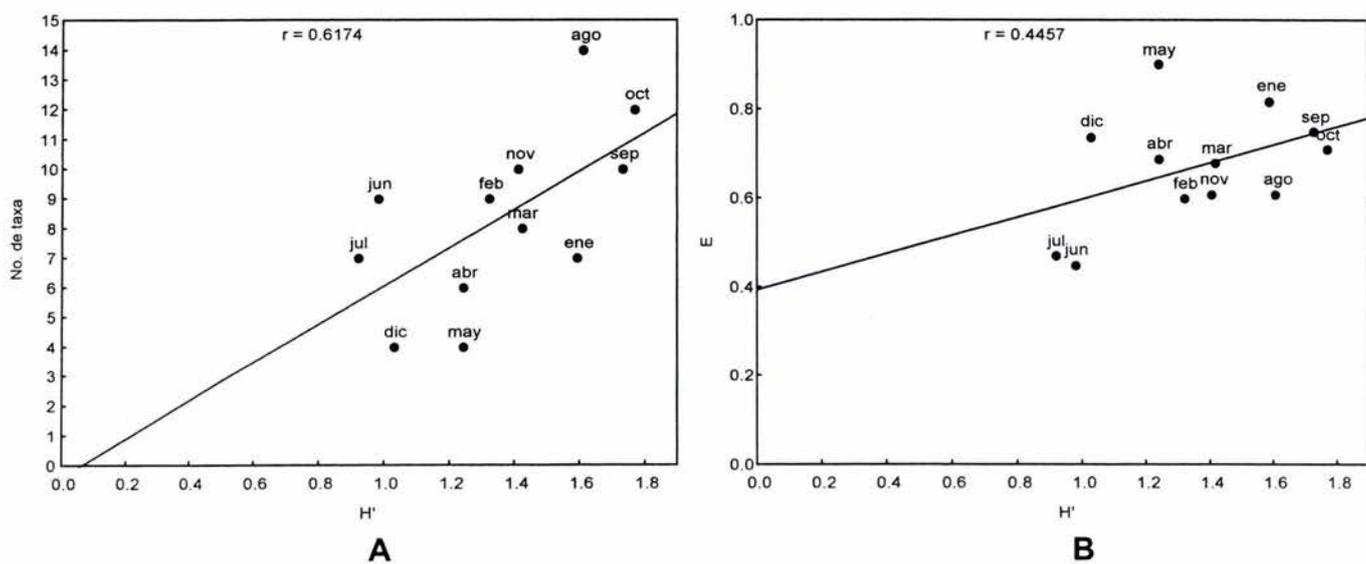


Fig. 6 **A**=Relación entre la diversidad (H') y la riqueza taxonómica, **B**=Relación entre la diversidad y equitatividad (E) de las comunidades meiobentónicas de la zona litoral con vegetación de El Sol.

La zona desnuda presentó una diversidad mayor en noviembre con 1.86 descendiendo progresivamente hasta mayo con 0.37; en los meses de junio y julio no se encontraron organismos. La equitatividad fue mayor en agosto (0.96) y menor en mayo (0.26). La diversidad tuvo una correlación significativa tanto con la riqueza taxonómica ($r=0.8034$, $p<0.01$) (Fig. 7A) como con la equitatividad ($r=0.8950$, $p<0.01$) (Fig. 7B).

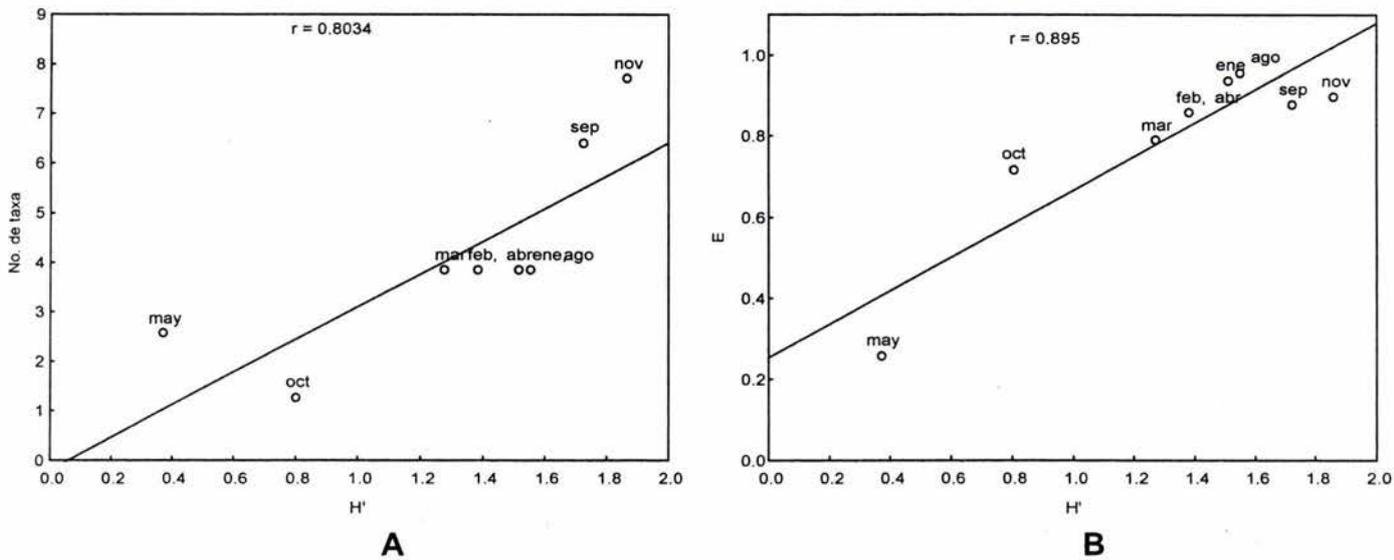


Fig. 7 **A**=Relación entre la diversidad (H') y la riqueza taxonómica, **B**=Relación entre la diversidad y equitatividad (E) de las comunidades meiobentónicas de la zona litoral desnuda de El Sol.

Finalmente, en la zona profunda, se observaron los valores más bajos del índice de diversidad, con un valor máximo de 0.85 en febrero y un mínimo en septiembre de 0.39; la equitatividad fue mayor en abril (0.76) y menor en marzo (0.31). La diversidad no tuvo una correlación significativa con la riqueza específica ($r=0.5697$, $p=ns$), ni con la equitatividad ($r=0.1933$, $p=ns$) (Fig. 8A,B).

En general la diversidad presentó una correlación altamente significativa tanto con la riqueza taxonómica ($r=0.5971$, $p\leq 0.001$) como con la equitatividad ($r=0.6954$, $p<0.001$).

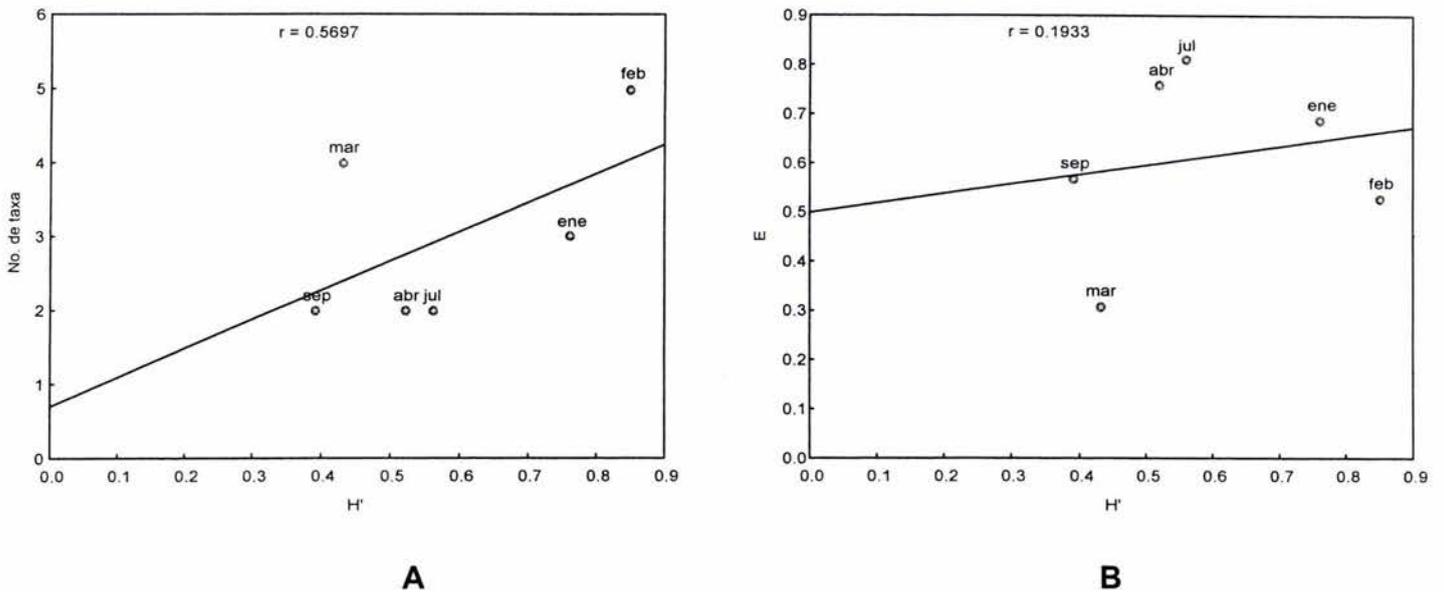


Fig. 8 **A**=Relación entre la diversidad (H') y la riqueza taxonómica, **B**=Relación entre la diversidad y equitatividad (E) de las comunidades meiobentónicas de la zona profunda de El Sol.

Densidad y biomasa

La zona litoral con vegetación presentó los valores más elevados de densidad y biomasa promedio anuales con $43,215 \pm 65,136 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y $46.45 \pm 33.43 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$, respectivamente (Fig. 9).

Los oligoquetos fueron el grupo que contribuyó, en mayor medida, con la densidad promedio anual con $14,081 \pm 34,865 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (32%) (Tabla 5) y una biomasa anual de $52.22 \pm 104.4 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ (71%). *L. hoffmeisteri* fue la especie más importante de este grupo en ambas variables (Apéndice 1). Si bien los nemátodos tuvieron una biomasa reducida con el 0.08% ($0.06 \pm 0.3 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$), fue el segundo grupo más importante numéricamente con $13,042 \pm 23,105 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. Este hecho está relacionado con su reducida talla en forma comparativa con los oligoquetos.

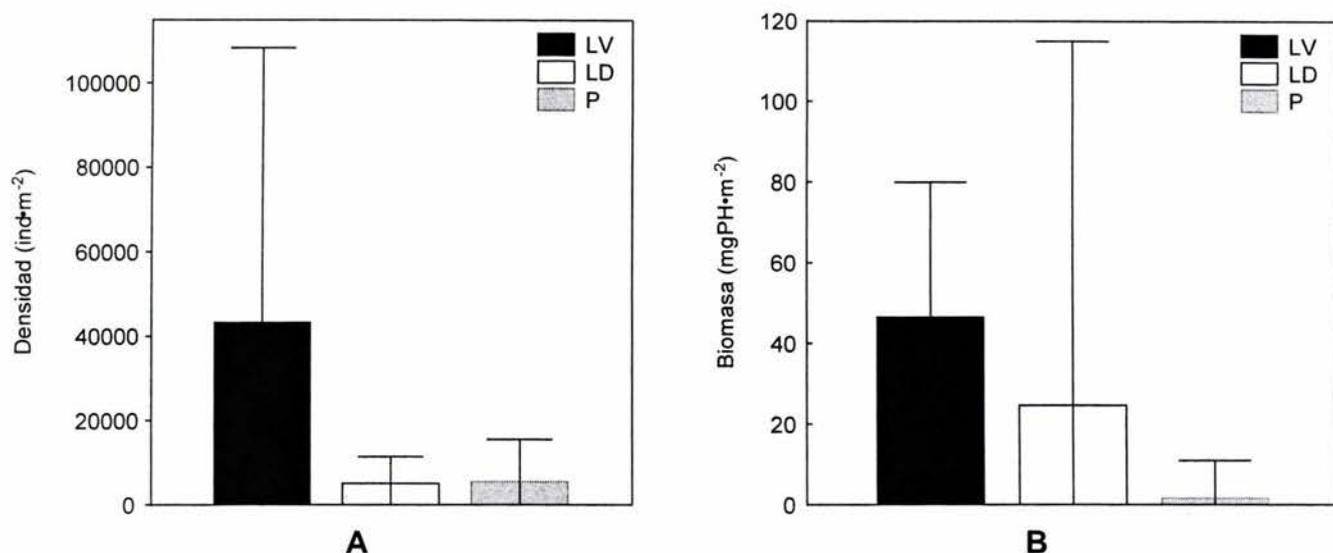


Fig. 9 Densidad (A) y biomasa (B) promedio anual \pm desviación estándar para cada zona estudiada. (LV=zona litoral con vegetación, LD=zona litoral desnuda, P=zona profunda)

Tabla 5 Densidad (DEN), abundancia (ABUN), frecuencia (FREC) y biomasa (BIO) en peso húmedo (ph) promedio anual (\pm desviación estándar) del miobentos de la zona litoral con vegetación de El Sol.

| GRUPO | DEN (ind·m ⁻²) | ABUN (%) | FREC (%) | BIO (mgph·m ⁻²) | (%) |
|--------------------------|-------------------------------|-------------|-------------|--------------------------------|------|
| Nemátodos | 13,042 \pm 23,105 | 30 | 83 | 0.06 \pm 0.3 | 0.1 |
| Oligoquetos | 14,081 \pm 34,865 | 32 | 81 | 52.23 \pm 104.4 | 71.3 |
| Tardígrados | 7,914 \pm 18,070 | 18.3 | 44 | 5.5 \pm 11.4 | 7.4 |
| Ostrácodos | 133 \pm 446 | 0.5 | 11 | 2.4 \pm 9.7 | 3.3 |
| Copépodos harpacticoides | 7,847 \pm 12,823 | 18.2 | 69 | 9.4 \pm 21.1 | 113 |
| Quironómidos | 199 \pm 398 | 1 | 22 | 3.7 \pm 15.8 | 5 |

En la zona litoral desnuda, la densidad promedio anual fue de $5,106 \pm 6,322$ ind·m⁻² y la biomasa de 24.61 ± 90.4 mgph·m⁻² (Fig. 9). Los nemátodos presentaron la densidad mayor con $2,387 \pm 3,344$ ind·m⁻² (Tabla 6). *Tobrilus* spp. fue el taxón que mostró valores mayores dentro del grupo, sin embargo, se puede apreciar que su biomasa es reducida, con 0.003 ± 0.007 mgph·m⁻² (0.01%) (Apéndice 1). Los tardígrados fueron el segundo grupo en densidad con $1,371 \pm 2,492$ ind·m⁻² con una biomasa promedio anual reducida (1.2 ± 2.5 mgph·m⁻²). Aunque los oligoquetos tuvieron densidades bajas,

fue el grupo que contribuyó en mayor proporción con la biomasa promedio anual con $23.3 \pm 90.6 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$, especialmente *T. tubifex*, siendo la especie que registró el valor más elevado en biomasa por su talla comparativamente mayor.

Tabla 6 Densidad (DEN), abundancia (ABUN), frecuencia (FREC) y biomasa (BIO) en peso húmedo (ph) promedio anual (\pm desviación estándar) del miobentos de la zona litoral desnuda de El Sol.

| GRUPO | DEN ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) | ABUN (%) | FREC (%) | BIO ($\text{mgph}\cdot\text{m}^{-2}$) | (%) |
|--------------------------|-------------------------------------------|-------------|-------------|--------------------------------------------|------|
| Nemátodos | 2,387 \pm 3,344 | 47 | 67 | 0.003 \pm 0.007 | 0.01 |
| Oligoquetos | 1,304 \pm 1,923 | 25 | 58 | 23.3 \pm 90.6 | 95 |
| Tardígrados | 1,371 \pm 2,492 | 27 | 33 | 1.2 \pm 2.5 | 4.7 |
| Copépodos harpacticoides | 44 \pm 185 | 1 | 8 | 0.08 \pm 0.3 | 0.3 |

Finalmente, en la zona profunda se observó una densidad promedio anual de $5,615 \pm 9,945 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y una biomasa de $1.63 \pm 9.33 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 9). Los nemátodos son el grupo con mayor contribución en densidad con $5,482 \pm 9,809 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Tabla 7). Dentro de estos, *Monhystera* spp. fue el taxón que proporcionó la mayor densidad. Sin embargo, los oligoquetos, una vez más y a pesar de que sólo estuvieron representados por una especie (*L. variegatus*), contribuyeron en mayor proporción (92%) a la biomasa promedio anual de esta zona con $1.5 \pm 9 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$.

Tabla 7 Densidad (DEN), abundancia (ABUN), frecuencia (FREC) y biomasa (BIO) en peso húmedo (ph) promedio anual (\pm desviación estándar) del miobentos de la zona litoral con vegetación de El Sol.

| GRUPO | DEN ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) | ABUN (%) | FREC (%) | BIO ($\text{mgPH}\cdot\text{m}^{-2}$) | (%) |
|-------------|-------------------------------------------|-------------|-------------|--------------------------------------------|-----|
| Nemátodos | 5482 \pm 9809 | 98 | 53 | 0.003 \pm 0.007 | 0.2 |
| Oligoquetos | 88 \pm 531 | 0.8 | 3 | 1.5 \pm 9 | 92 |
| Tardígrados | 44 \pm 185 | 1.2 | 6 | 0.12 \pm 0.5 | 7.8 |

Variación temporal de la densidad y biomasa

Temporalmente, en la zona litoral con vegetación, se registraron los valores más elevados de densidad y biomasa en agosto con $200,535 \pm 129,100 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 10) y $361.8 \pm 245.5 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 11); ambas variables presentaron valores considerablemente menores en los meses restantes. La densidad menor se presentó en mayo, con $1,592 \pm 4,211 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, a diferencia de la biomasa que fue menor en marzo, con $5.8 \pm 5.6 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$.

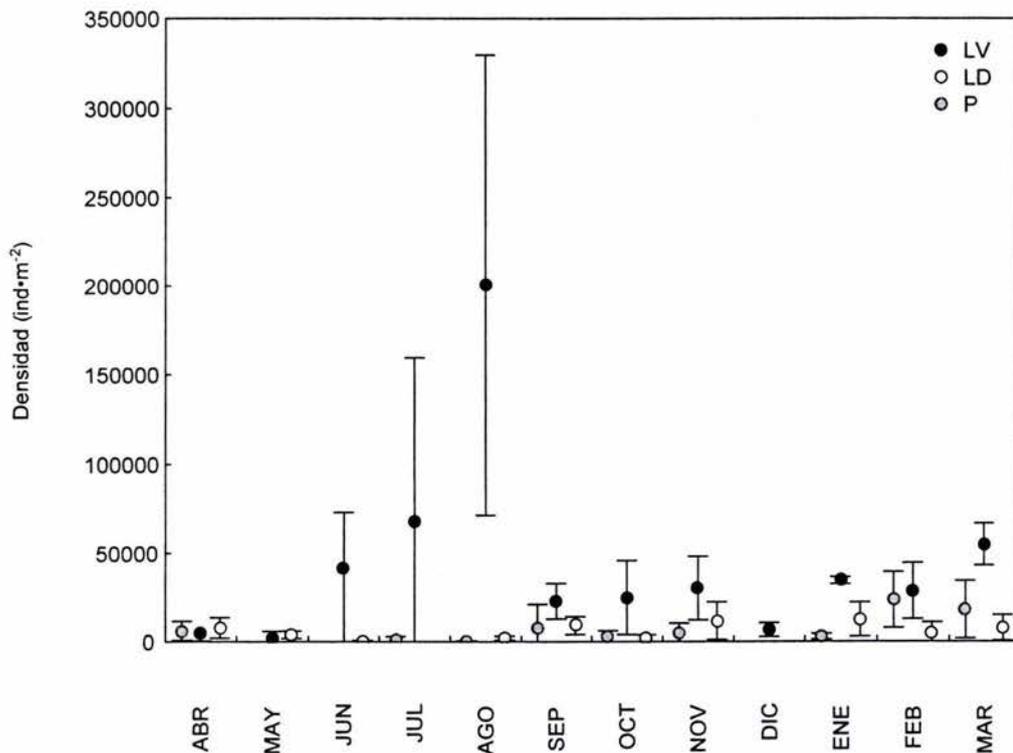


Fig. 10 Variación de la densidad promedio mensual \pm desviación estándar de la meiofauna en El Sol. (LV=litoral con vegetación, LD=litoral desnuda y profunda)

Para la zona litoral desnuda, el valor más elevado en densidad se observó en enero con $12,467 \pm 9,560 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($41.11 \pm 56.66 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$) (Figs. 10 y 11), mientras que la biomasa fue mayor en agosto, con $182.09 \pm 309.44 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$. Los valores mínimos de ambas variables fueron registrados durante los meses de julio y diciembre, con una ausencia de organismos.

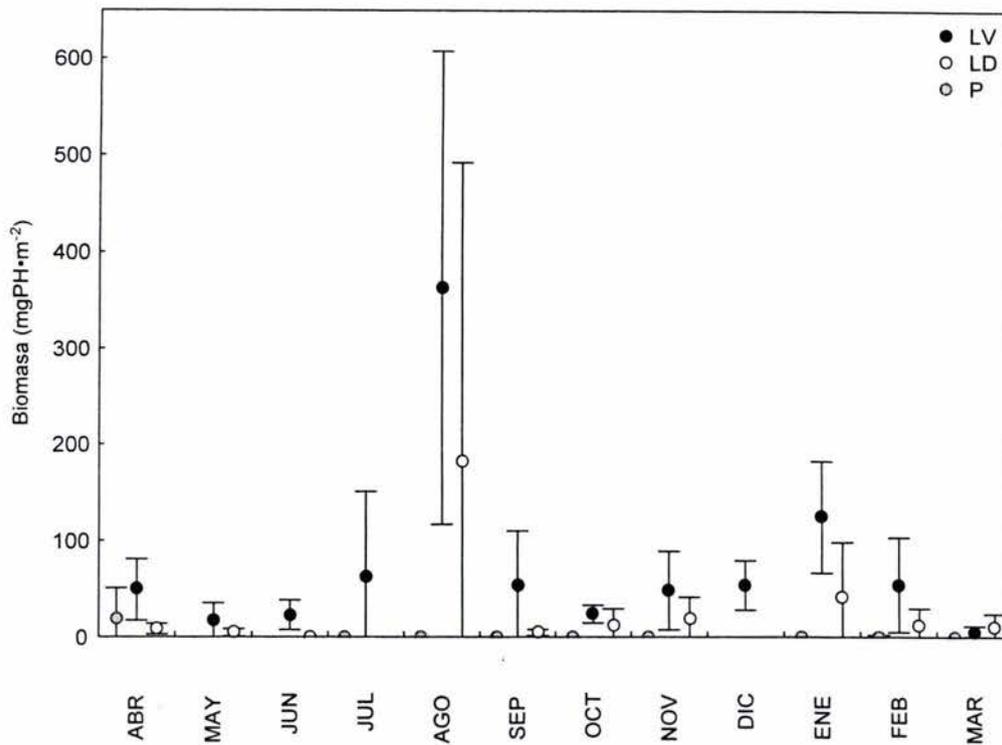


Fig. 11 Variación de la biomasa promedio mensual \pm desviación estándar de la meiofauna en El Sol. (LV=litoral con vegetación, LD=litoral desnuda y profunda)

En la zona profunda, a diferencia de las otras dos zonas, se presentaron los valores más elevados de densidad hacia el final del muestreo, con un máximo en febrero, con $23,608 \pm 15,802 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 10) y de biomasa en abril, con $18.68 \pm 32.34 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 11). En mayo, junio y diciembre no se encontraron organismos en la zona profunda.

La variación temporal de la densidad y biomasa de la meiofauna para cada zona estudiada del lago mostró diferencias significativas (ANOVA $P < 0.01$) (Apéndices 5-8) considerando grupos y los taxa identificados en cada uno. De acuerdo con la densidad, se observó que los nemátodos difieren significativamente del resto de los grupos (Apéndice 9), especialmente de los que fueron caracterizados como taxa raros como son los quironómidos y los ostrácodos; mientras que para la biomasa, la diferencia se observó principalmente entre oligoquetos y el resto de los taxa (Apéndice 10).

Considerando la variación de la densidad y biomasa en las tres zonas estudiadas se observó (Apéndice 11 y 12) que la zona litoral con vegetación tuvo más afinidad con la zona profunda que con la zona litoral desnuda.

La información al nivel de grupo taxonómico se describe a continuación y sólo en los casos necesarios, se incluyen valores y tendencias de las variables biológicas por taxa más bajos.

Variación de la densidad y biomasa por taxón

Zona litoral con vegetación

Los nemátodos presentaron el valor máximo de biomasa en junio con 0.66 ± 0.98 mgph·m⁻² dando el mayor aporte *Tobrilus* spp. (Apéndice 2). Para el grupo la densidad más elevada se presentó en agosto con $62,601 \pm 46,198$ ind·m⁻² (Fig. 12), siendo *Monhystera* spp. el taxón con mayor densidad. Los oligoquetos proporcionaron la densidad y biomasa más elevadas en agosto con $108,756 \pm 77,768$ ind·m⁻² y 318.04 ± 220.8 mgph·m⁻², respectivamente (Fig. 13). En abril estos organismos estuvieron ausentes. Aunque se registraron dos especies, *L. hoffmeisteri* fue la que más contribuyó tanto en densidad y biomasa.

Los tardígrados alcanzaron su densidad máxima en julio con $37,932 \pm 53,039$ ind·m⁻² y la biomasa en marzo, con 23.43 ± 17.92 mgph·m⁻². De abril a junio y en septiembre, octubre y diciembre no se encontraron tardígrados.

La presencia de los ostrácodos fue esporádica; la densidad más elevada se dió en agosto con $796 \pm 1,378$ ind·m⁻², mientras que la biomasa mayor se presentó en abril con 18.15 ± 31.4 mgph·m⁻².

Los valores más elevados en densidad y biomasa para los copépodos harpacticoides se registraron en julio con $25,996 \pm 37,699$ ind·m⁻² (46.09 ± 68.99 mgph·m⁻²) y los menores en mayo con 265 ± 459 ind·m⁻² (0.12 ± 0.22 mgph·m⁻²). Finalmente, la densidad mayor para los quironómidos se presentó en octubre con 796 ± 0 ind·m⁻², la biomasa fue mayor en febrero (30.9 ± 53.5 mgph·m⁻²). *Tanytarsus* sp. fue el taxón más importante tanto para los valores de densidad como los de biomasa (Apéndice 2).

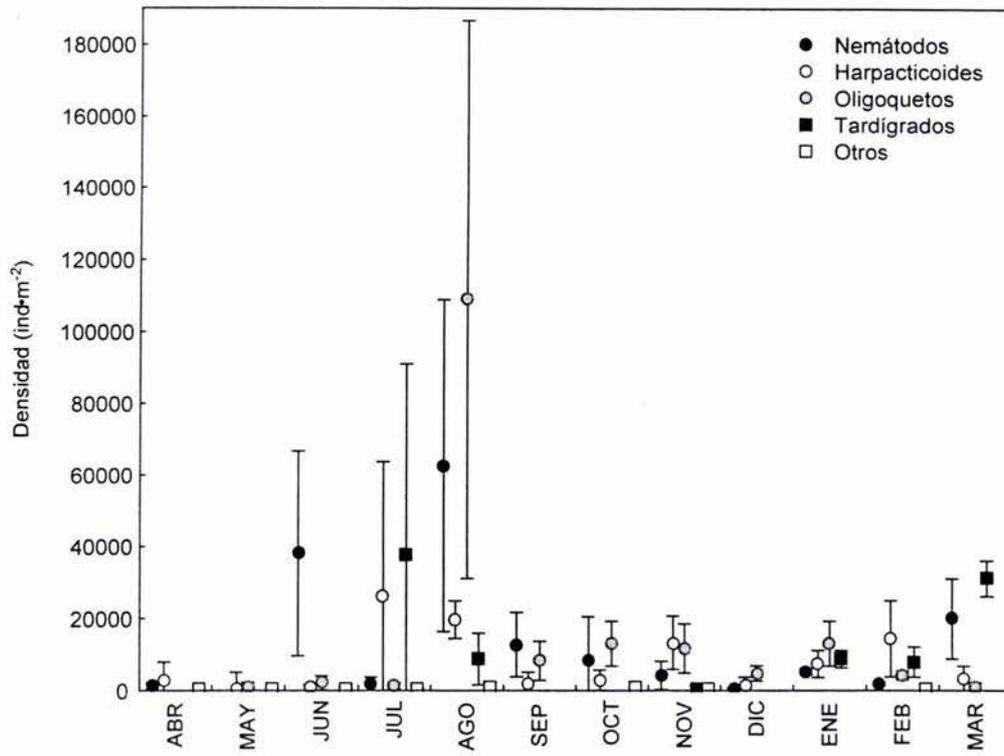


Fig. 12 Densidad promedio mensual \pm desviación estándar de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral con vegetación.

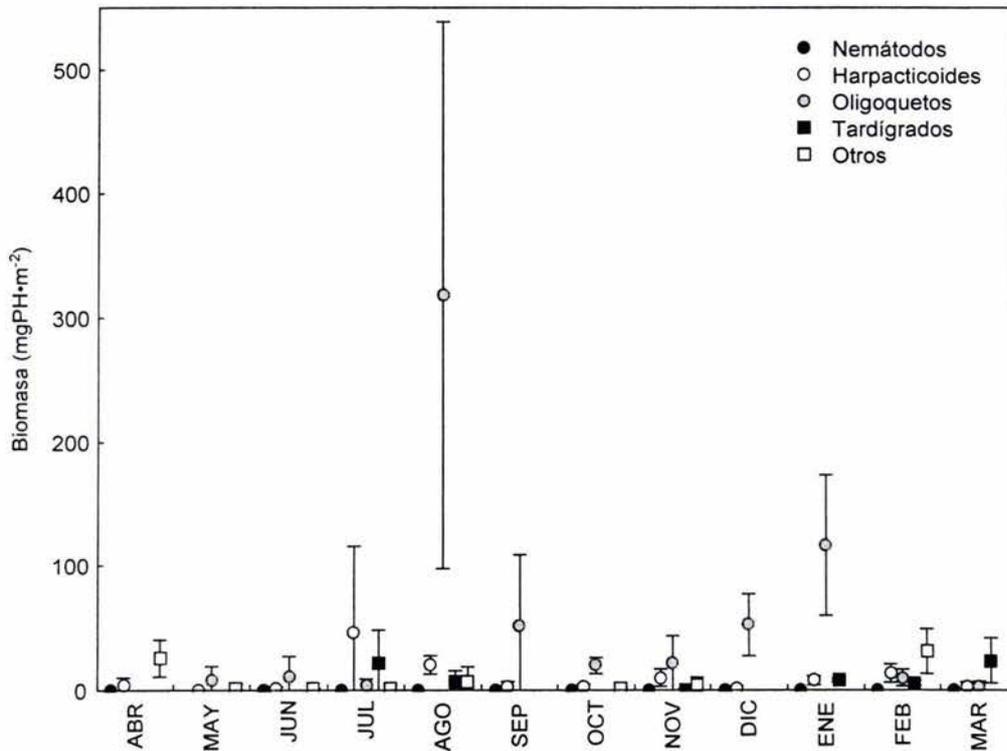


Fig. 13 Biomasa promedio mensual \pm desviación estándar de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral con vegetación.

Zona litoral desnuda

Los nemátodos presentaron la densidad más elevada en enero y agosto (Fig. 14) con $6,631 \pm 3,761 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; en julio y diciembre estuvieron ausentes. Su biomasa mayor se dio en enero con $0.019 \pm 0.019 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 15); *Tobrilus* spp. dió el mayor aporte a ésta última (Apéndice 3).

La densidad máxima de los oligoquetos se observó en el mes de enero con $5,040 \pm 4,005 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, mientras que la biomasa mayor se presentó en agosto ($180.7 \pm 310.7 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$); *L. hoffmeisteri* fue la especie más importante numéricamente y *T. tubifex* la dominante en biomasa.

Los tardígrados registraron los valores máximos de densidad durante marzo con $3,979 \pm 3,647 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y en marzo y abril las biomásas más elevadas con $3.76 \pm 3.33 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ y $4.13 \pm 6.2 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$, respectivamente (Apéndice 3). Los copépodos harpacticoides ocurrieron esporádicamente con $265 \pm 459 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ para los meses de abril y noviembre con valores reducidos en biomasa (0.46 ± 0.8 y $0.5 \pm 0.8 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$).

Zona profunda

Los nemátodos alcanzaron los valores de densidad y biomasa más elevados en febrero, con $23,343 \pm 16,257 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ($0.014 \pm 0.010 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$), siendo *Monhystera* spp. el taxón más constante y el que proporcionó mayor contribución (Apéndice 4); los valores mínimos se presentaron en mayo, junio y diciembre, donde el grupo estuvo ausente (Figs. 16 y 17). Los oligoquetos (Apéndice 4) sólo se encontraron en septiembre con $1,061 \pm 1,838 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y una biomasa de $18 \pm 31 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$. Los tardígrados presentaron una densidad de $265 \pm 459 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y una biomasa de $0.84 \pm 4.5 \text{ mgph}\cdot\text{m}^{-2}$ durante enero y febrero, encontrándose ausentes en los meses restantes.

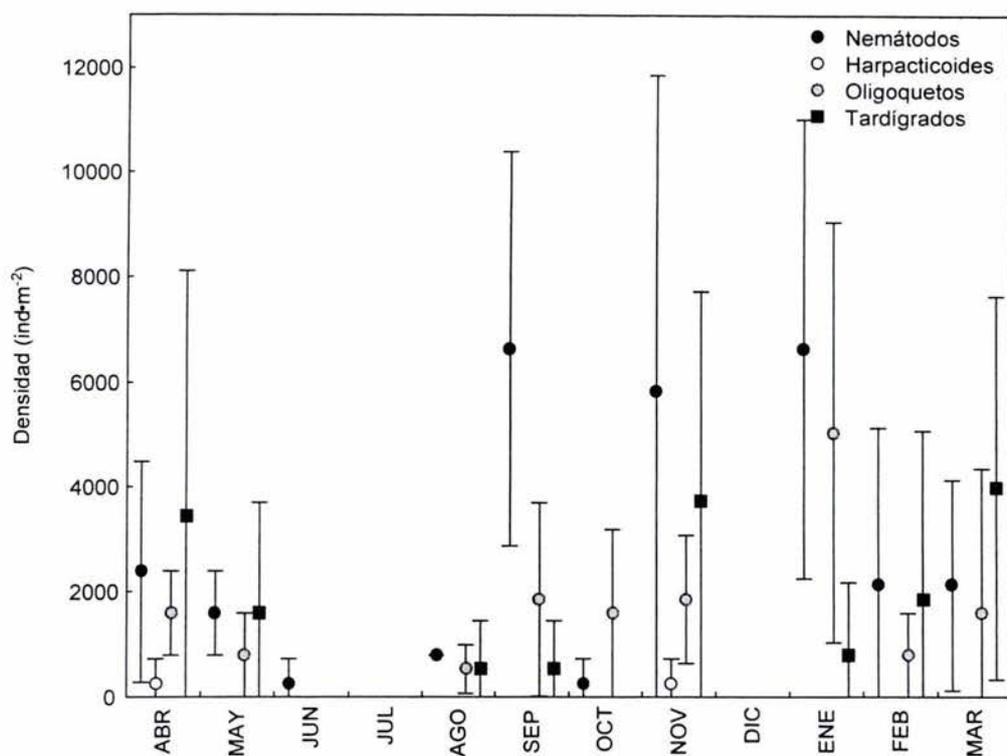


Fig. 14 Densidad promedio mensual \pm desviación estándar de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral desnuda.

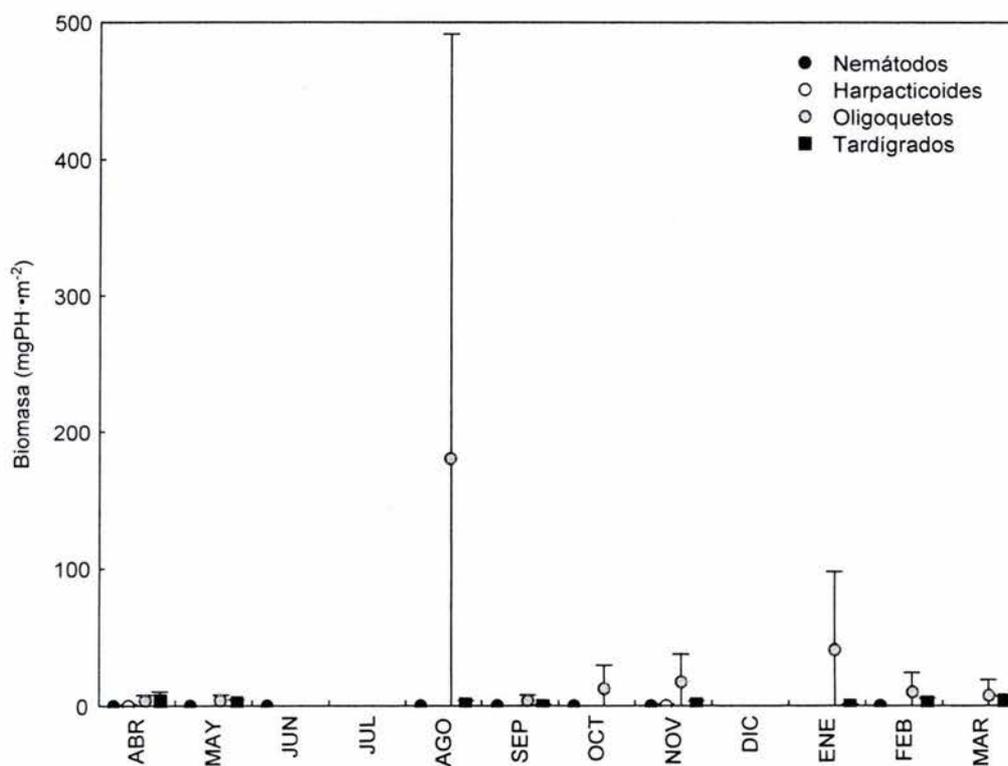


Fig. 15 Biomasa promedio mensual \pm desviación estándar de los grupos taxonómicos registrados en la zona litoral desnuda.

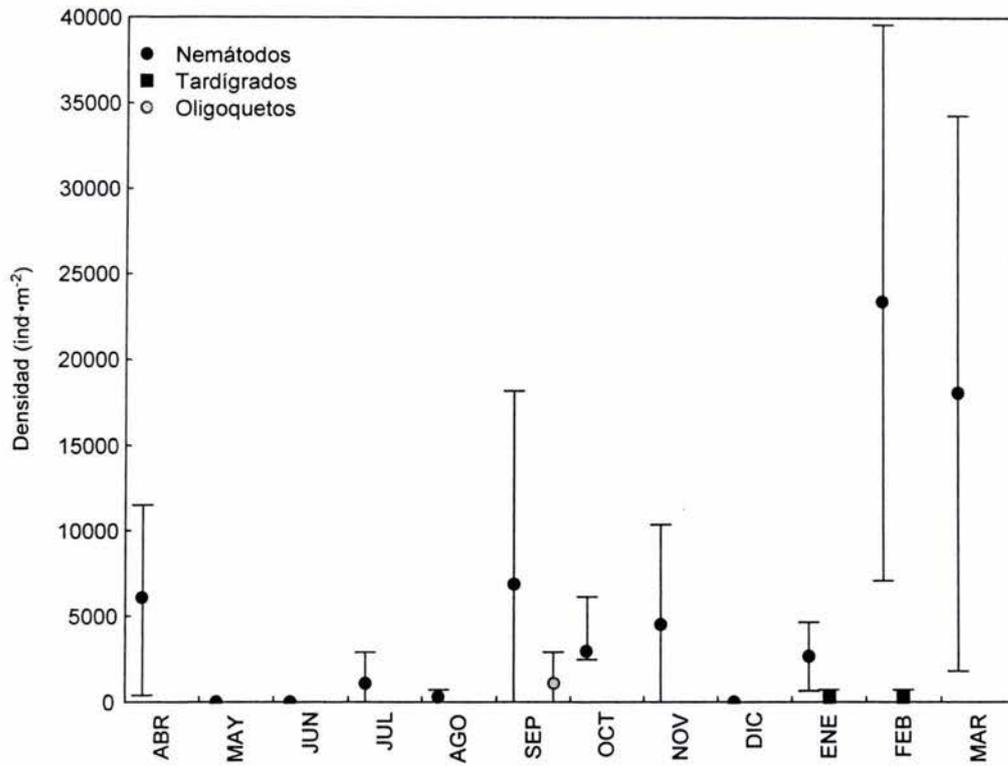


Fig. 16 Densidad promedio mensual \pm desviación estándar de los grupos taxonómicos registrados en la zona profunda.

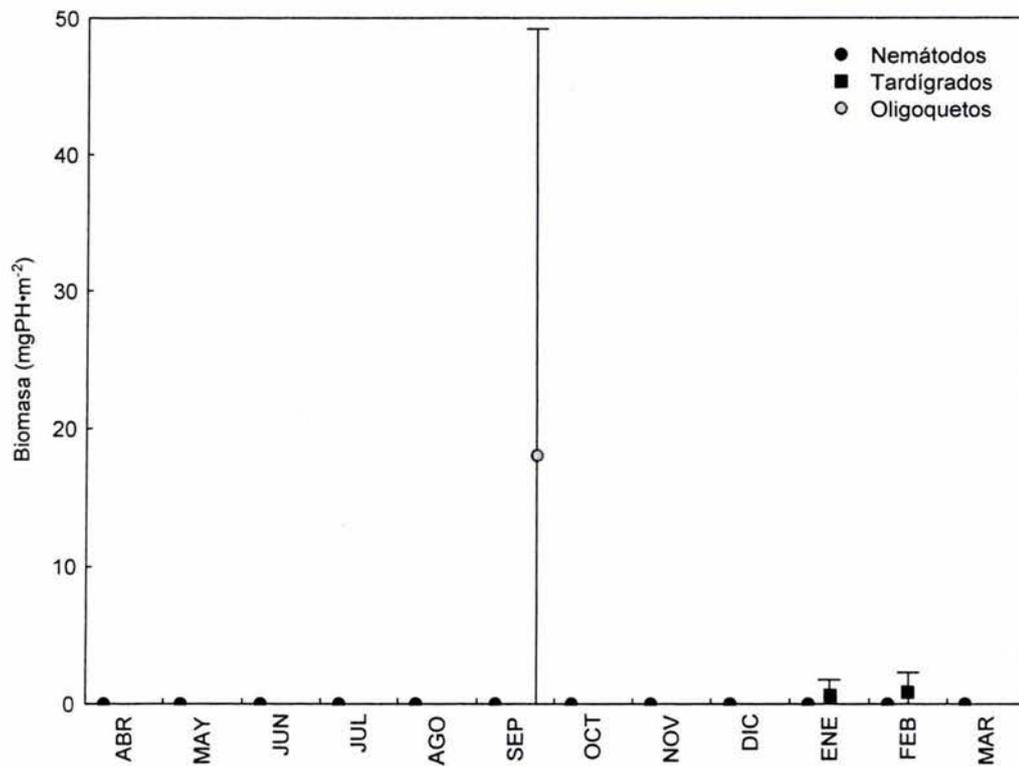


Fig. 17 Biomasa promedio mensual \pm desviación estándar de los grupos taxonómicos registrados en la zona profunda.

Relación de la densidad y biomasa con las variables ambientales

Zona litoral con vegetación

A nivel de taxón, la densidad de *P. exinocaudata* estuvo correlacionada positivamente con la concentración de oxígeno disuelto ($r=0.634$) (Apéndice 13), mientras que los quironómidos mantuvieron una correlación negativa con la concentración de materia orgánica (*Tanytarsus* sp. $r=-0.656$) y la cobertura vegetal (*Pagastia* sp. $r=-0.957$). Los tardígrados estuvieron correlacionados negativamente con el pH ($r=-0.608$) y finalmente la densidad de *Herpetocypris* sp. mostró una relación positiva con la temperatura ($r=0.642$) y el pH ($r=0.628$).

Asimismo, la biomasa de algunos nemátodos (*I. Ignavus*, *Monhystera* spp., *P. intermedius* y *Tobrilus* spp.) se correlacionó con la cobertura vegetal (Apéndice 14), mientras que la de *P. accuminatus* ($r=0.789$) y *P. aquatilis* ($r=0.859$) estuvo fuertemente correlacionada con la concentración de oxígeno disuelto. Al igual que la densidad, la biomasa de *Tanytarsus* sp. estuvo correlacionada con la concentración de materia orgánica ($r=-0.584$) y la de *Pagastia* sp. con la cobertura vegetal ($r=-0.957$). De los oligoquetos, *L. hoffmeiteri* fue el taxón que mantuvo una relación directa con la concentración de oxígeno disuelto ($r=0.659$) y, finalmente, *Herpetocypris* sp. se correlacionó positivamente con la temperatura ($r=0.620$) y el pH ($r=0.666$).

Zona litoral desnuda

En la zona litoral desnuda, la densidad de las especies de nemátodos, *P. accuminatus* ($r=-0.729$) y *P. intermedius* ($r=-0.711$), se correlacionó negativamente con la concentración de clorofila en sedimento (Apéndice 15) y sólo la especie *Tilenchus* sp. mostró una correlación positiva con la concentración de oxígeno disuelto ($r=0.989$). De los oligoquetos, *L. variegatus* se correlacionó, negativamente, con la concentración de clorofila en sedimento ($r=-0.706$), *N. pardalis* con la temperatura ($r=-0.627$), y la densidad de *T. tubifex* con la concentración de oxígeno disuelto ($r=0.989$).

La variación de biomasa de *P. accuminatus* ($r=-0.729$) y *P. intermedius* ($r=-0.0.11$) se correlacionó con la concentración de clorofila en sedimento (Apéndice 16), *Tilenchus* sp. con la concentración de oxígeno disuelto ($r=0.989$), *Tobrilus* spp. con la temperatura ($r=-0.697$) y el tamaño de grano ($r=-0.686$). *L. variegatus* se correlacionó con la

concentración de clorofila en sedimento ($r=-0.751$), *N. pardalis* con la temperatura ($r=-0.751$) y el pH ($r=-0.637$), mientras que *T. tubifex* se correlacionó con la concentración de oxígeno disuelto ($r=0.989$).

Zona profunda

Los nemátodos *Monhystera* spp. estuvieron correlacionados con la concentración de materia orgánica en sedimento ($r=-0.803$) (Apéndice 17). Los tardígrados estuvieron correlacionados con la temperatura ($r=-0.617$), el contenido de materia orgánica en sedimento ($r=-0.590$) y la concentración de clorofila en sedimento ($r=0.648$).

La biomasa presentó el mismo patrón de correlación antes mencionado, *Monhystera* spp. se correlacionó con el contenido de materia orgánica en sedimento ($r=-0.590$) (Apéndice 18). Los tardígrados se correlacionaron con la temperatura ($r=-0.585$), el contenido de materia orgánica ($r=-0.579$) y la concentración de clorofila en sedimento ($r=0.627$).

DISCUSIÓN

Composición taxonómica

La composición taxonómica de las comunidades meiobentónicas de El Sol está representada, básicamente, por dos componentes: a) “meiobentos constante” (nemátodos, copépodos harpacticoides, ostrácodos y tardígrados) que son los organismos que permanecen en esta fracción del bentos durante todo su ciclo de vida; y b) “meiofauna temporal” (oligoquetos y quironómidos) que sólo están representados por estadios de desarrollo inmaduros y son propiamente componentes de la macrofauna bentónica (Sergeeva, 1999). Estos últimos, como en El Sol, pueden llegar a ser dominantes en la meiofauna de un lago (Prat et al., 1992). Esta composición comunitaria prácticamente no difiere de la que se ha reconocido para otros lagos de alta montaña de zonas templadas, con géneros comunes, principalmente de nemátodos y oligoquetos (Claude, 1986; Anderson y De Henau, 1980; Jersabek et al., 2001).

Abundancia

Temporalmente en la distribución de individuos entre taxa identificados, se observa que, en la zona litoral con vegetación de El Sol son comunes aquellos representados por un número elevado de individuos, mientras que en la zona litoral desnuda y la zona profunda los taxa son representados por un número reducido de individuos. Estos patrones de distribución son comunes encontrarlos en el bentos (Gray, 1981).

Al igual que en otros estudios en lagos de alta montaña, los nemátodos son el grupo que domina la fracción del meiobentos lacustre, a ellos se les ha atribuido abundancias del 54 al 85% (Nalepa y Quigley, 1983; Traunspurger, 1996) del total de la meiofauna. Los copépodos harpacticoides (6-26%) y tardígrados (3-13%) son importantes también, mientras que los quironómidos y los ostrácodos pueden comprender menos del 5% (Traunspurger, 1996).

Riqueza taxonómica

Aunque El Sol es un lago tropical, la riqueza taxonómica que presenta se considera baja; esto seguramente está asociado a ser un lago de alta montaña, ecosistemas considerados extremos por la baja disponibilidad de alimento, temperatura baja, pH bajo y una incidencia mayor de radiación solar, especialmente de radiación UV (Sommaruga, 2001) que llega a limitar el desarrollo de organismos. Esto coincide con otros estudios realizados en otros lagos alpinos ubicados en regiones templadas (Tabla 8) que suelen mostrar riqueza de especies reducida, tanto en zona litoral como en la profunda (Jersabek et al., 2001).

Tabla 8. Comparación de la riqueza taxonómica (S), densidad (DEN) y biomasa (BIO) en peso húmedo (ph) promedio anual de la meiofauna de El Sol, con otros lagos de alta montaña. (nd = no determinada)

| LAGO | País | Altitud (msnm) | Prof. (m) | S | DEN (ind.m ⁻²) | BIO (gph•m ⁻²) | Referencia |
|----------------|--------|-------------------|--------------|----|-------------------------------|-------------------------------|----------------------------|
| Chavonnes | Suiza | 1,690 | 28 | nd | 1,061 | 5.7 | Claude (1986) |
| Lioson | " | 1,848 | 28 | nd | 201,000 | 8.5 | " |
| Hongrin | " | 1,255 | 80 | nd | 81,000 | 0.6 | " |
| Lower Waterton | Canadá | 1,278 | 17 | 12 | 170,000 | 2.7 | Anderson y De Henau (1980) |
| Cameron | " | 1,660 | 16 | 14 | 270,000 | 13 | " |
| Linnet | " | 1,280 | 3.2 | 8 | 140,000 | 5 | " |
| Herbert | " | 1,600 | 4.5 | 17 | 240,000 | 2.8 | " |
| Emerald | " | 1,300 | 17 | 13 | 1,478,000 | 4 | " |
| Edith | " | 1,024 | 5.1 | 15 | 147,000 | 8.5 | " |
| Pyramid | " | 1,186 | 8.7 | 8 | 149,000 | 1.8 | " |
| Maligne | " | 1,675 | 38 | 9 | 252,000 | 10 | " |
| Patricia | " | 1,180 | 12 | 13 | 280,000 | 13.5 | " |
| El Sol | México | 4,120 | 10 | 21 | 53,936 | 0.101 | presente estudio |

En cada zona (litoral con vegetación, litoral desnuda y profunda) la contribución taxonómica de cada grupo es diferente, sin embargo, en general, se puede apreciar que los nemátodos son el grupo más frecuente y más diverso con 12 taxa (Fig. 18), de los cuales *Monhyстера* y *Tobrilus* son los géneros más comunes.

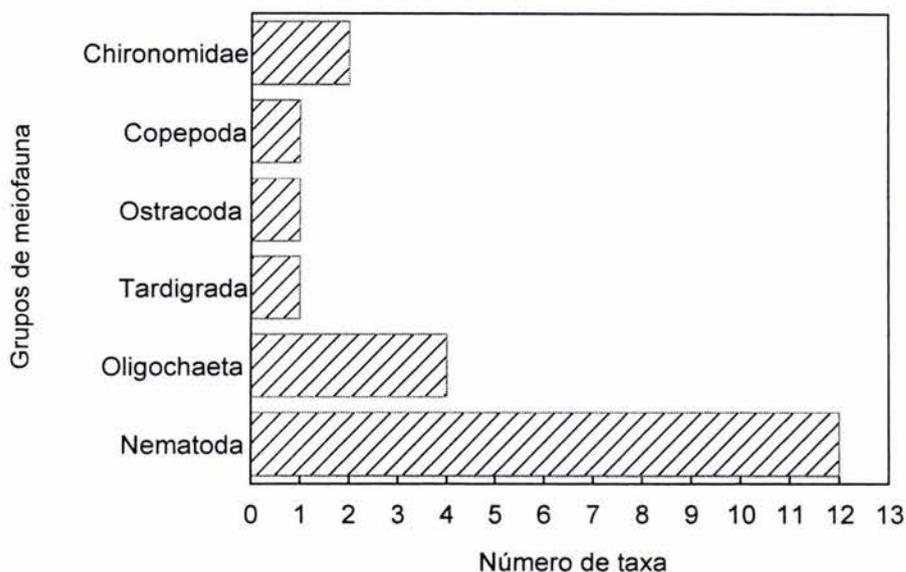


Fig. 18 Número total de taxa registrados para cada grupo de meiofauna identificado en El Sol.

La riqueza taxonómica se vio favorecida por la presencia de vegetación sumergida en la zona litoral. La estructura taxonómica de las comunidades que integran cada zona resultó diferente. Lo anterior sugiere la existencia de un patrón de distribución espacial bien definido, en el cual la riqueza taxonómica disminuye al aumentar la profundidad del lago lo cual coincide con lo registrado para la mayoría de lagos de alta montaña (Rieradevall et al., 1999).

La distribución de taxa en el lago y su agregación en la zona litoral con vegetación no difiere de lo encontrado en otros lagos alpinos de profundidad moderada (2 a 8m), donde la presencia de meiofauna es notablemente mayor en la zona litoral (Skvortsov, 1997). La preferencia de los organismos por habitar la zona litoral con vegetación responde a que en esta región el sustrato es fácil de digerir y el tamaño del sedimento promueve la existencia de numerosos intersticios disponibles para colonizar (Takemon, 1997).

Por otro lado, en la zona profunda los organismos meiobentónicos se ven limitados en su desarrollo al reducirse el suministro de materia orgánica degradable, quedando disponible –principalmente- materia orgánica de menor calidad (Vanaverbeke et al., 1977) como restos vegetales de la zona litoral y detrito alóctono (Prat et al., 1992). Además, la depositación de partículas finas rellenan los intersticios del sedimento (Lake et al., 2000), con la consecuente reducción de los espacios intersticiales y por tanto, el hábitat disponible para los organismos, lo cual da por resultado una reducción de la riqueza taxonómica y abundancia. En la zona profunda de El Sol, los oligoquetos, nemátodos y tardígrados se han visto favorecidos, probablemente, porque son excelentes organismos detritívoros, capaces de cavar madrigueras (Giere, 1993), lo cual les ha permitido formar parte de la estructura trófica de esta zona (Strayer, 1991).

Diversidad

La organización de las comunidades meiobentónicas en El Sol es representada tanto por el número de taxa como por la distribución del número de individuos en cada taxa. La diversidad es baja comparada con la de otros lagos oligotróficos de ambientes templados en donde se han encontrado valores del índice de Shannon-Wiener de 2.7 a 2.4 para la zona litoral y de 2.6 para la zona profunda (Prejs, 1977); sin embargo, los resultados anteriores sólo contemplan al grupo de los nemátodos. Algunos estudios (Cavalli et al., 1998) han determinado que las comunidades bentónicas de lagos de alta montaña muestran una diversidad baja. Este hecho seguramente está asociado a que los lagos de alta montaña son fluctuantes y rigurosos. Estas fluctuaciones periódicas podrían favorecer a grupos taxonómicos específicos que alcanzan abundancias elevadas e impiden la aparición de otros, lo cual se refleja en una reducción en la diversidad (Colinvaux, 1997) la cual, además, puede presentar variaciones importantes a través del tiempo (Krebs, 1986).

Ocasionalmente los valores mayores de diversidad en un sistema, en este caso la zona litoral con vegetación, suelen relacionarse con hábitats de mayor estabilidad (Bezzel y Reichholf, 1974), a diferencia de aquellos con diversidades reducidas, que se caracterizan por mostrar ensambles de organismos que cambian ampliamente en corto plazo cuando se desarrollan en hábitats inestables.

Densidad y biomasa

Los valores de densidad y biomasa promedio anual de El Sol son reducidos (Tabla 8) comparados con otros lagos de alta montaña de ambientes templados, donde estas variables son considerablemente mayores. Además, existe una marcada diferencia en densidad y biomasa entre las tres zonas estudiadas, siendo mayor en la zona litoral con vegetación y, notablemente menor en la zona profunda y litoral desnuda.

No obstante que El Sol es un lago somero, la zona litoral aparentemente representa un hábitat que ofrece mejores condiciones de vida, especialmente donde existe presencia de vegetación, región donde se presentó la mayor densidad y biomasa. En este caso la presencia de vegetación estabiliza el sedimento, reduce la turbidez generada por el viento y evita la resuspensión de nutrientes en agua intersticial del sedimento (p.e. fósforo), los cuales representan un recurso potencial para el crecimiento de bacterias, además de proveer un refugio contra depredadores (Jeppesen et al., 1997). Al mismo tiempo, la vegetación acuática promueve la complejidad de hábitats, es decir, pone a la disposición de los organismos una arquitectura tridimensional (tallos y hojas) y el crecimiento radicular incrementa la porosidad de los sedimentos, estimulando la actividad microbiana y la sedimentación; además aumenta la heterogeneidad ambiental (Vadeboncoeur et al., 2002), la complejidad del hábitat y por tanto la estabilidad del sistema (Palmer et al., 2000).

En las zonas tropicales se presentan dos estaciones climáticas (lluvias y secas), lo que coincide con un patrón establecido para zonas tropicales de acuerdo con la altitud (Murugavel y Pandian, 2000). Esta estacionalidad se refleja en el comportamiento de las variables ambientales registradas en El Sol (Oseguera-Pérez, 2004) y, aparentemente, puede estar definiendo también el comportamiento de la densidad y la biomasa, por lo menos en la zona litoral con vegetación, donde los valores máximos se registran durante el mes de agosto, correspondiendo a la época de lluvias y donde se presentan los porcentajes más elevados de cobertura vegetal. Por otro lado, los valores mínimos son registrados en algunos meses de la época de secas. Es un hecho que la

vegetación es una variable importante en el desarrollo de las comunidades y, dada la importancia para los sistemas lacustres, especialmente en ambientes de alta montaña, se considera un factor restringido por variables físicas y químicas, circunscribiendo su establecimiento a la zona litoral (Clarke, 2002) donde crea microhábitats e incrementa la complejidad para las relaciones biológicas de las comunidades bentónicas (Covich et al., 1999).

Relación de con las variables ambientales

Los patrones temporales en la distribución de la densidad y la biomasa de la meiofauna están ausentes. Los análisis estadísticos revelan que la variación en densidad y biomasa de los grupos identificados en las zonas de estudio pudieran estar correlacionadas con determinadas condiciones ambientales.

En la zona litoral con vegetación la concentración de oxígeno disuelto y la cobertura vegetal son las variables que tienen una correlación más frecuente tanto con la densidad como la biomasa. Al respecto, la vegetación sumergida está representando un recurso potencial para la agregación de organismos al ofrecer un fondo bien oxigenado y rico en materia orgánica, estimulando el crecimiento microbiano, creando un hábitat más diverso y dinámico en espacio y tiempo con respuestas rápidas a cambios en la química del agua lo que a su vez tiene un efecto directo en la composición y desarrollo de invertebrados bentónicos, particularmente en la meiofauna como mencionan Palmer et al. (2000).

En la zona litoral desnuda la variación de la densidad y biomasa del meiofauna parece estar correlacionada con la concentración de oxígeno disuelto y la concentración de clorofila en sedimento. Esta zona, al estar desprovista de vegetación, es afectada en mayor grado por el viento y aunque son sedimentos bien oxigenados, la corriente de agua podría ser un factor importante que determina que no se puedan establecer comunidades más estables a lo largo del año (Ivanov, 2000), sólo las de ciertos organismos meiofaunales que utilizan eficazmente el fitodetrito como aporte orgánico (Relexans et al., 1996), aunque dicha fauna está más expuesta a la depredación (Ivanov, 2000).

Para la zona profunda, se observa que el contenido de materia orgánica en sedimento es la variable ambiental que tiene mayor correlación con la densidad y la biomasa, en segundo término, la concentración de clorofila en sedimento. La materia orgánica sedimentaria es de suma importancia, ya que es bien conocido que la estructura de las comunidades de invertebrados bentónicos en zonas profundas está determinada en términos de cantidad y calidad de ésta en el sedimento (Sibley et al., 2000). Adicionalmente, la depositación de partículas finas en esta zona puede alterar el tamaño promedio del sedimento, reduciendo los espacios intersticiales lo cual puede limitar la presencia de ciertos organismos y sólo favorecer a organismos detritívoros capaces de consumir altas concentraciones de materia orgánica sedimentaria (p.e. fitodetritus) (Vanaverbeke et al., 1997); así como a los más hábiles en cavar madrigueras (p.e. nemátodos y oligoquetos) aunque con abundancias reducidas (Lake et al., 2000) y poco frecuentes (Prat et al., 1992) , como parece haber acontecido en El Sol.

Es de esperarse que en la variación de la densidad y biomasa de las comunidades meiobentónicas de El Sol estén actuando directa o indirectamente diversas variables, muchas de las cuales no se evaluaron en este estudio. Al respecto, en sistemas de alta montaña se mencionan con frecuencia a la radiación UV y la acidificación como factores estresantes de las comunidades acuáticas.

Con respecto al primer punto, existe evidencia de que algunos taxa como los ostrácodos y los quironómidos son sensibles a la radiación UV-B (280-315nm), la cual puede provocarles daños severos como una disminución en su capacidad reproductiva y un deterioro en su desarrollo larval (Cywinska et al., 2000), daño del material genético, incremento en la mortalidad e inhibición en la velocidad de crecimiento (Villafañe et al., 2001); todo lo anterior se ve reflejado en comunidades con baja densidad y con biomasa reducidas (Gonçalves y Scharf, 2001). Sin embargo, el espectro de acción de la radiación UV-B, en la mayoría de los taxa acuáticos, es aún desconocido. Los efectos en cada uno de ellos se pueden apreciar a corto o largo plazo, pero a causa de ello, los taxa más sensibles tienden a ser eliminados, por lo que podría haber un cambio en la riqueza taxonómica y diversidad del sistema, considerado

como un daño irreversible (Cywinska et al., 2000). Este efecto se da especialmente en los niveles tróficos más bajos de la cadena alimenticia como es el caso de la meiofauna (Villafañe et al., 2001).

La acidificación en lagos de alta montaña, por ligera que sea, representa una limitación en el grado de tolerancia de los organismos acuáticos y reducción en el tamaño del nicho (Keller et al., 2003) y aunque algunas especies de invertebrados bentónicos son capaces de colonizar hábitats extremadamente ácidos, su distribución suele estar restringida debido a que estos ambientes frecuentemente contienen concentraciones de iones y metales pesados severamente tóxicos para la mayoría de los organismos (Gonçalves y Scharf, 2001) provocando directamente la reducción en la diversidad, riqueza taxonómica y abundancia de los organismos, especialmente los que habitan el sedimento (bentos) e indirectamente puede ocasionar una ruptura en los eslabones alimenticios (reducción en procesos detritívoros) y un cambio en la velocidad de depredación de la biota que consume organismos bentónicos (Lake et al., 2000).

Nemátodos

Los nemátodos son el grupo más abundante y rico taxonómicamente en El Sol con doce taxa. Sin embargo, en comparación con otros lagos de alta montaña, este número es reducido. Basta mencionar que, por ejemplo, Traunspurger (1996) quien registró 71 especies de nemátodos en el Königssee, Alemania. La distribución batimétrica del grupo en El Sol coincide con la reconocida en otros ambientes alpinos, en los cuales la mayor riqueza taxonómica y abundancia se presentan en la zona litoral y disminuye al aumentar la profundidad (Traunspurger, 1997). Al parecer, este patrón de distribución está determinado por sus preferencias alimenticias; al respecto, Traunspurger (1992) sugiere que la nutrición y disponibilidad de alimento es el factor que tiene mayor importancia para explicar la composición taxonómica, distribución y abundancia de los nemátodos acuáticos de vida libre.

En la comunidad de la zona litoral de El Sol están representados todos los tipos tróficos, sin embargo son más abundantes los nemátodos masticadores (carnívoros), como los géneros *Ironus* y *Tobrilus*, que se alimentan de protozoos, nemátodos, rotíferos y tardígrados (Traunspurger, 1997); los cuales contribuyen, en mayor proporción, a la densidad y biomasa. Este hecho está asociado, probablemente, a la presencia de vegetación, considerada en numerosos sistemas como la responsable de mantener el continuo crecimiento de los organismos que son su principal fuente de alimento (Wu y Liang, 1999). Los succionadores de algas, plantas, hongos y otros animales (Traunspurger, 1997), son los nemátodos omnívoros como *Laymidorus*, que también son favorecidos al penetrar el sedimento donde las raíces de la vegetación promueven hábitats y alimento más variado, lo que a su vez, permite la presencia de grupos tróficos más diversos (Traunspurger, 1996; Wu y Liang, 1999).

En la zona profunda, los nemátodos “tragadores” como *Monhystera* spp. y *Eumonhystera dispar* (detritívoros), donde su principal fuente alimenticia son bacterias y algas (Traunspurger, 1996). Son los taxa más abundantes y los que aportan la mayor biomasa. Si bien, también habitan la zona litoral, son organismos que tienen una preferencia por la zona profunda. *Prismatolaimus* es un género restringido a la zona litoral por ser un importante desgarrador (herbívoros) de bacterias, diatomeas y otras

algas (Traunspurger, 1997), y, al igual que *Monhystera*, es un género bien reconocido en los sedimentos de la zona litoral de otros lagos de alta montaña (Bretschko, 1973).

En general, en El Sol se observa la misma tendencia de distribución mencionada por otros autores como Prejs (1970), donde algunos géneros como *Ironus* y *Tobrilus* tienen proporciones mayores en la zona litoral, donde el tamaño de grano del sedimento es mayor, mientras que *Monhystera* domina y muestra una preferencia por los sedimentos finos de la zona profunda. Esto mismo ha sido encontrado en diversos estudios como el de Heip et al. (1985) donde, al parecer, esta agregación espacial en determinados hábitats se atribuye al tamaño de grano del sedimento, el cual controla el espacio intersticial y, por tanto, la colonización por parte de microorganismos.

La densidad de los nemátodos en las tres zonas es elevada (2,387 a 13,042 ind•m⁻²) a lo largo del ciclo de muestreo pero con una biomasa reducida (0.003 – 0.06 mgph•m⁻²) a diferencia de otros lagos de alta montaña, donde se ha llegado a reconocer un promedio anual de 578 ind•m⁻² (0.3 mgph•m⁻²) en la zona litoral y 375 ind•m⁻² (0.2 mgph•m⁻²) para la zona profunda (60m, 120m, 190m) (Traunspurger, 1996), e incluso valores de hasta 15.21 mgph•m⁻² (Bretschko, 1984). Respecto a la variación temporal de ambas variables, en El Sol se observa que, al igual que en otros estudios en sistemas similares (Traunspurger, 1996), la proporción de nemátodos en la zona litoral y profunda difiere significativamente y en esta última la frecuencia de aparición es poco consistente.

En general, se observa que la distribución de nemátodos en El Sol se atribuye a la naturaleza del alimento que permite el predominio de nemátodos especializados, reflejándose en la riqueza taxonómica y abundancia mayores concentradas en el sedimento litoral donde la vegetación provee a los organismos de microhabitats más variados (Nicholas, 1984), los cuales brindan suficientes fuentes alimenticias para un desarrollo óptimo. Adicionalmente, la densidad y biomasa de algunos taxa de este grupo, podrían estar relacionadas con otros factores como la disponibilidad de presas y presencia de depredadores (Traunspurger, 1997).

Oligoquetos

El grupo está representado por organismos juveniles y, aunque se caracteriza como meiobentos temporal, frecuentemente se consideran como un componente muy importante –en términos de biomasa- para la meiofauna (Milbrink et al., 2002). En la zona litoral contribuyen con los porcentajes mayores en densidad y biomasa, principalmente en la zona con vegetación donde se presentan los valores máximos. La densidad encontrada es elevada ($13,042 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$), ya que, en otros lagos de alta montaña, se han encontrado valores promedio anuales de 1,300 a $12,100 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Claude, 1986).

Los tubificidos (*L. hoffmeisteri*) dominan la comunidad de oligoquetos en la zona litoral de El Sol y, aunque *T. tubifex* es un componente raro en la fracción del meiobentos, es común encontrarlo en sistemas lacustres de altitudes elevadas coexistiendo con *L. hoffmeisteri*, esta última especie con densidades elevadas. La situación anterior es característica de sistemas oligotróficos de alta montaña donde la temperatura del agua permanece baja la mayor parte del año; y donde los naídidos son escasos en la meiofauna (Milbrink et al., 2002). En el caso de El Sol, el naídido *N. pardalis* se presentó únicamente en la zona profunda con abundancia reducida (0.8%), lo cual difiere de lo registrado en lagos templados del mismo tipo cuya contribución fluctúa en un rango de 3.7% (Claude, 1986) a 38.36% (Rieradevall et al., 1999).

Tardígrados

Aunque poco se sabe de la ecología de estos organismos, se han reconocido como un grupo común en ambientes acuáticos de alta montaña, con una distribución principalmente en la zona litoral (Traunspurger, 1997), donde el sedimento es rico en materia orgánica y, particularmente, donde hay vegetación (Nelson, 2002). En la zona litoral con vegetación de El Sol se encuentran las densidades más elevadas y las menores en la zona profunda. Esta proporción es similar a la de otros lagos de alta montaña, ya que hay registros anuales de $753 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ para la zona litoral y $38 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ para la profunda (Traunspurger, 1996). Sin embargo, la densidad en la zona litoral de El Sol es aproximadamente 16 veces mayor.

En El Sol los tardígrados están ausentes por varios meses sucesivos y su contribución a la biomasa promedio anual es reducida, al igual que en otros lagos de alta montaña, en los cuales sólo llegan a contribuir con un 3.4% de la biomasa. En algunos lagos, su presencia es esporádica (Anderson y De Henau, 1980). Lo anterior puede derivarse de una fuerte presión de depredación (Nelson, 2002) o a las temperaturas bajas, las cuales son desfavorables para los tardígrados, lo que los induce a enquistarse y entrar a una etapa de latencia (criptobiosis) (Somme, 1996; McInnes y Pugh, 1998; Nelson 2002).

Ostrácodos

La mayoría de los sistemas lacustres tropicales se caracterizan por una riqueza taxonómica y una densidad elevadas, sin embargo, en sistemas de alta montaña su presencia es rara (Traunspurger, 1997). En El Sol se presenta un solo taxón y está restringido a la zona litoral con vegetación. *Herpetocypris* se considera un género bentónico cosmopolita (Niinemets, 1999) y exclusivo de la zona litoral con vegetación de ciertos lagos tropicales de alta montaña (Mourguiart, 2000). Respecto a ello, la vegetación es una condición que contrarresta los niveles de energía del oleaje en la zona litoral, al ser un factor restrictivo en la distribución de ostrácodos en sistemas lacustres, debido a que son organismos con una fragilidad natural en sus valvas (Palacios-Fest et al., 1994).

Un punto muy importante, es que en lagos de alta montaña al ser éstos “diluídos” presentan concentraciones escasas de Ca^{2+} y Mg^{2+} . Dicha limitación puede afectar directamente la distribución de este grupo, al ser organismos con altos requerimientos minerales (especialmente de Ca^{2+}) para secretar estructuras calcáreas (Efitre et al., 2001; Keller et al., 2003). Además, el decremento substancial del pH suele ser un factor estresante de importancia, ya que, en general, muestran una preferencia por un pH=7 (Delorme, 1991). Seguramente la acidificación constituye una condición que restringe las poblaciones de ostrácodos por su dependencia a la disponibilidad de calcio (Lake et al., 2000), ya que en estos sistemas la capacidad de neutralización ácida es poco eficiente por la baja concentración de ciertos elementos (Ca^{2+} y Mg^{2+}) en el sistema (Driscoll et al., 2001).

En El Sol, su aparición es poco frecuente y en baja densidad en la zona litoral con vegetación, con abundancias promedio anuales reducidas y cercanamente parecidas a las que se presentan en otros lagos templados de alta montaña (Anderson y De Henau, 1980), que van de 0.2% a 5%, con densidades promedio para la zona litoral de 22 a 35 ind·m⁻² y cuyo aporte de biomasa anual en peso húmedo suele ser mínimo con porcentajes de 0.4% a 3%. Este hecho, en particular, pudiera ser en respuesta a las condiciones ambientales, ya que *Herpetocypris* tiene preferencias ecológicas (temperatura promedio de 15°C, aguas alcalinas y pH entre 7.2 y 8.5 (Palacios-Fest et al., 1993; Wansard y Mezquita, 2001), diferentes a las condiciones presentes en El Sol. Al respecto, la densidad y biomasa de los ostrácodos en El Sol depende directamente de la temperatura que prevalece en el lago, ya que son organismos que tienden a desaparecer en la época más fría. De acuerdo con ello, se podrían distinguir dos generaciones al año, la primera en abril y la segunda en julio, hecho que coincide con lo que se ha observado en otros estudios (Wolf, 1920; McLay, 1978 a,b; Niinemets, 1999). Esto podría ser el reflejo de las temperaturas bajas que prevalecen a lo largo del año en El Sol, cuyo promedio anual es de 10°C. Por tanto, la temperatura baja y el pH ácido de El Sol podrían ser los factores ambientales más importantes para explicar no sólo la reducida representación de los ostrácodos, sino también su variación temporal. De acuerdo a lo anterior, se ha sugerido que la temperatura y los parámetros químicos (contenido de Ca²⁺ y Mg²⁺) ejercen mayor control biogeográfico y regulan la habilidad de algunas especies de ostrácodos para sobrevivir (Palacios-Fest et al., 1994).

Copéodos harpacticoides

La especie encontrada en El Sol (*E. richardi*) se considera cosmopolita pero se ha reconocido frecuentemente en ambientes montañosos de altitudes elevadas. Los lagos de alta montaña -en general- tienden a presentar un espectro reducido de especies de copéodos harpacticoides, sin embargo, son considerados elementos típicos de la fauna bentónica de estos lagos (Jersabek et al., 2001).

En El Sol su distribución se limita a la zona litoral, particularmente de la zona con vegetación. Esta distribución es similar a la que se ha encontrado en otros lagos de alta

montaña (Newrkla y Wijegoonawardana, 1987), donde la concentración más alta de organismos se presenta en la zona litoral con densidades que van de 1,000 a 18,000 ind•m⁻², a diferencia de la zona profunda donde son escasos (100 ind•m⁻²) o incluso pueden llegar a estar ausentes. Generalmente, se considera un grupo con densidad baja en lagos de alta montaña cuya contribución a la abundancia va de 0.2% a 35% y, en biomasa, de 0.3 a 6.1% (Anderson y De Henau, 1980).

El desarrollo y la distribución de estos organismos se vinculan a condiciones abióticas y, aunque son capaces de adaptarse a un amplio intervalo de condiciones ambientales, en sistemas de alta montaña no dejan de ser susceptibles a condiciones extremas durante algunos estadios de desarrollo (Anderson, 1974).

La presencia de este grupo en la zona litoral de El Sol (con vegetación y desnuda) confirma que son organismos resistentes a factores como exposición a la radiación UV y a variaciones constantes de temperatura, entre otros. Al respecto, diversos estudios indican que son organismos que presentan adaptaciones conductuales y fisiológicas para mitigar y aliviar el daño causado por una excesiva fotoexposición en algunos de los últimos estadios de su ciclo de vida, por lo que son más tolerantes a la radiación, ya que están expuestos a aguas superficiales desprovistas de vegetación (Cywinska et al., 2000). La estructura comunitaria (p.e. número de especies, densidad) se ve simplificada por la competencia y por la depredación, en virtud a que los lagos de alta montaña son especialmente seleccionados para la continua introducción de depredadores exóticos como la trucha (Jersabek et al., 2001).

Quironómidos

Este grupo es un componente transitorio de la meiofauna de El Sol. Estas larvas son escasas en número y de aparición poco frecuente. En su distribución, especialmente la de *Tanytarsus*, al igual que en otros lagos de alta montaña (Real et al., 2000), muestran una preferencia por la zona litoral con vegetación. La densidad (265 a 796 ind•m⁻²) y biomasa (0.0002 a 0.008 gps•m⁻²) son reducidas comparadas con otros estudios como el de Claude (1986), quien registra para lagos de alta montaña, una densidad de 600 a 6,300 ind•m⁻², mientras que Lobinske et al. (2002) registran rangos de biomasa que van

de 0.2 a 156.9 $\text{gps}\cdot\text{m}^{-2}$. Una posible explicación a esta diferencia es que los quironómidos juveniles suelen ser altamente selectivos en su alimentación y, generalmente, la ocurrencia de la mayoría de las especies se da en la zona litoral mostrando una preferencia por zonas con desarrollo elevado de comunidades vegetales (Ivanov, 2000), lo cual no sucede en lagos de alta montaña, donde la riqueza taxonómica de vegetación acuática es reducida (Lobinske et al., 2002).

En El Sol que sólo hay pasto y algas filamentosas, podría reducir el intervalo de fuentes alimenticias para los quironómidos (Gonçalves y Scharf, 2001). Sin embargo, la escasa presencia de larvas de quironómidos en la meiofauna del lago, también se podría deber a que han pasado a formar parte de otra fracción del bentos (macrobentos). Cabe resaltar que las comunidades de quironómidos muestran variaciones anuales muy amplias (Halvorsen et al., 2001) y esto se refleja en un cambio gradual de la composición comunitaria, la que puede ser alterada en sistemas de alta montaña que están expuestos a la acidificación (Ilyashuk y Ilyashuk, 2001) e incluso limitar la distribución espacial (Gonçalves y Scharf, 2001), dejando en un segundo plano las variaciones temporales que, en general para este grupo, no son relevantes, debido a que los cambios estructurales en sus comunidades se aprecian a largo plazo (Lobinske et al., 2002).

CONCLUSIONES

- ❖ Existe una diferencia significativa tanto anual como temporal en la estructura, densidad y biomasa de las comunidades meibentónicas identificadas para cada una de las zonas estudiadas. Es decir, se aprecia claramente una zonación en el lago. Es decir:
 - La riqueza taxonómica, abundancia, diversidad, densidad y biomasa de los organismos meibentónicos fueron mayores en la zona litoral que en la profunda.
 - La riqueza taxonómica, diversidad, densidad y biomasa de los organismos meibentónicos fueron mayores en la zona litoral con vegetación que en la zona litoral desnuda.
 - La riqueza taxonómica, densidad y biomasa mostraron un patrón de distribución batimétrica bien definido, en el cual estas variables disminuyen al aumentar la profundidad del lago. Esta zonación batimétrica parece ser un reflejo de la complejidad estructural del hábitat que representa la vegetación acuática, la cual es colonizada por comunidades de meiofauna mejor desarrolladas, estables, con una proporción mayor en el número de especies y con diferentes niveles de organización.
 - La densidad y biomasa de las comunidades meibentónicas de El Sol no mostraron un patrón de variación temporal definido a pesar de la clara estacionalidad ambiental presente en el lago (i.e. época cálida de lluvias y época fría de secas). La variabilidad observada en cada zona, es al parecer el resultado de las características y la fluctuación ambiental en cada hábitat que, junto con otros factores bióticos y abióticos, seguramente determinan el establecimiento de cada una de las comunidades meibentónicas en El Sol.

- ❖ Los nemátodos fueron el grupo más abundante y rico taxonómicamente y el que integró la comunidad mejor estructurada y distribuida en el lago. La zona litoral con vegetación mostró el mayor número de especies de este grupo.

- ❖ En general, los oligoquetos fueron el grupo que mayor contribución dió a la biomasa promedio anual en todas las zonas estudiadas -a pesar de que su densidad es baja- debido a su mayor talla relativa al resto del meiobentos.

- ❖ Los tardígrados fueron favorecidos en todas las zonas estudiadas, mientras que los copépodos harpacticoides estuvieron restringidos a la zona litoral; y aunque ambos grupos fueron dominantes en el lago, fueron los que integraron a las comunidades meiobentónicas que menor contribución tuvieron en términos de biomasa promedio anual, lo cual es un reflejo de su talla reducida.

- ❖ Al parecer, los ostrácodos son los organismos más vulnerables a las condiciones ambientales de El Sol, lo cual se reflejó en sus valores reducidos de abundancia, frecuencia, densidad y biomasa, siendo las temperaturas bajas y el pH reducido, los posibles factores responsables de ello.

REFERENCIAS

Formato: Hydrobiologia

- Anderson, R. S., 1974. Crustacean plankton communities of 340 lakes and ponds in and near the National Parks of the Canadian Rocky Mountains. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 31: 855-869.
- Anderson, R. S. y A. M. De Henau, 1980. An assessment of the meiobenthos from nine mountain lakes in western Canada. *Hydrobiologia* 70: 257-264.
- Andrássy, I., 1981. Revision of the order Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters. *Opusc. Zool. Budapest* 17-18: 13-47.
- Andrássy, I., 1985. The genus *Plectus* Bastian, 1865 and its nearest relatives (Nematoda: Plectidae). *Acta Zoologica Hungarica* 31(1-3): 1-52.
- APHA, AWWA y WPCF, 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association, Nueva York.
- Armienta, M. A., S. De la Cruz-Reyna y J. L. Macías, 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocateptl, El Chichón and El Nevado de Toluca volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 97(1-4): 105-125.
- Arriaga, L., V. Aguilar, J. Alcocer, R. Jiménez, E. Muñoz y E. Vázquez (coords.), 1998. Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas y mapa (escala 1:4,000,000). CONABIO, México.
- Barbieri, A., R. Mosello y M. Simona, 2001. Chemical and biological features of a high altitude lake in the Southern Alps (Laghetto Inferiore, Switzerland). *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 6: 49-61.
- Bezzel, E. y J. Reichholf, 1974. Species diversity as a standard for the richness of water fowl habitats. *Journal fuer Ornithologie* 115(1): 50-61.
- Bretschko, G., 1973. Benthos production of a high-mountain lake: nematoda. *Mitteilungen Internationalen Vereinigung Limnologie* 18(3): 1421-1428.
- Bretschko, G., 1984. Free-living nematodes of a high mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria, 2237 m asl) I. *Monhystera* cf. *stagnalis* and *Ethmolaimus pratensis*. *Archiv fur Hydrobiologie* 101(1-2): 39-72.
- Brinkhurst, R. O., y M. R. Marchese, 1991. Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. Colección Climax, Buenos Aires.

- Burgis, M. J. y P. Morris, 1987. The Natural History of Lakes. Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Caballero, M. M., 1996. The diatom flora of two acid lakes in central México. *Diatom Research* 11: 227-240.
- Cammarano, P. y M. Manca, 1997. Studies on zooplankton in two acidified high mountain lakes in the Alps. *Hydrobiologia* 356: 97-109.
- Camarero, L. y J. Catalan, 1998. A simple model of regional acidification for high mountain lakes: Application to the pyrenean lakes (North-East Spain). *Water Research* 32(4): 1126-1136.
- Catalan, L. C., E. García, E. Ballesteros y M. Felip, 1994. Nitrogen in the Pyrenean lakes (Spain). *Hydrobiologia* 274: 17-28.
- Cavalli, L., R. Chappaz y A. Gilles, 1998. Diet of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in sympatry in two high altitude alpine lakes. *Hydrobiologia*, 386: 9-17.
- Clarke, S. J., 2002. Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Progress in Physical Geography* 26(2): 159-172.
- Claude, L. P., 1986. Eutrophication et faune benthique de trois lacs de montagne. *Schweiz. Z. Hydrol.* 48(1): 64-70.
- Colinvaux, P. A., 1997. Introducción a la ecología. Limusa, México.
- Coull, B. C. y G. T. Chandler, 1992. Pollution and meiofauna: field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanography and Marine Biology A. Rev.* 30: 191-271.
- Coull, B. C. y M. Palmer, 1984. Campo experimental en ecología de meiofauna. *Hydrobiologia* 118: 1-19.
- Covich, A. P., M. A. Palmer y T. A. Crowl, 1999. The role of benthic Invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* 49(2): 119-127.
- Cywinska, A., D. Crump y D. Lean, 2000. Influence of UV radiation on four freshwater invertebrates. *Photochemistry and Photobiology* 72(5): 652-659.
- Delorme, L. D., 1970. Freshwater ostracodes of Canada. Part II. Subfamily Cypridopsinae and Herpetocypridinae, and family Cyclocyprididae. *Canadian Journal of Zoology* 48: 253-266.
- Delorme, L. D., 1991. Ostracoda. En: Thorp, J.H. y A.P. Covich (eds). *Ecology and classification of North American Freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego.

- Driscoll, C. T., G. B. Lawrence, A. J. Bulger, T. J. Butler, C. S. Cronan, C. Eagar, K. F. Lambert, G. E. Likens, J. L. Stoddard y K. C. Weathers, 2001. Acidic deposition in the Northeastern United States: sources and inputs, ecosystem effects and management strategies. *Bioscience* 51(3): 180-198.
- Dussart, B., 1967. *Les copépodes des eaux continentales*. N. Boubee and Cie., Paris.
- Ebsary, B. A., 1982. Canadian species of *Tobrilus* (Nematoda: Tobrilidae) with description of three new species. *Canadian Journal of Zoology* 60: 3048-3062.
- Edmonson, E. T., 1959. *Fresh-water biology*. Wiley, Nueva York.
- Efitre, J., L. J. Chapman y B. Makanga, 2001. The inshore benthic macroinvertebrates of Lake Nabugabo, Uganda: Seasonal and spatial patterns. *African Zoology* 36(2): 205-216.
- Elliott, J. M., 1977. *Statistical Analysis of samples of Benthic Invertebrates*. Freshwater Biological Association, scientific publication, Los Angeles.
- Escobar, E., E. M. López, L. A. Soto y M. Signoret, 1997. Densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos regiones del Golfo de México. *Ciencias Marinas* 23 (4): 463-489.
- Feller, J. R., 1984. Serological tracers or meiofaunal food webs. *Hydrobiologia* 118: 119-125.
- Feller, J. R. Y R. M. Warwick, 1988. Energetics. En: Higgins, R.P. y H. Thiel (eds) *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Inst. Press. Washington DC.
- García, E., 1988. Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlos a las condiciones climatológicas de la República Mexicana), E. García, México.
- Gerlach, S. A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* 6: 176-190.
- Giere, O., 1993. *The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer-Verlag, Hamburgo.
- Gonçalves, R. G. y B. W. Scharf, 2001. Review of benthic invertebrate fauna in extremely acidic environments. *Mine Water and the Environment* 20: 114-121.
- Gray, J.S., 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge Studies in Modern Biology 2, Cambridge University Press, Cambridge.

- Halvorsen, G. A., J. H. Heneberry y E. Snucins, 2001. Sublittoral chironomids as indicators of acidity (Diptera: Chironomidae). *Water, Air, and Soil Pollution* 130: 1385-1390.
- Heip, C., 1980. Meiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality. *Rapportes pour V Réunion de Conseil International pour l'Exploration sur Mer* 179: 182-187.
- Heip, C., M. Vincx y G. Vranken, 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23: 399-489.
- Herman, P. M. J. y C. Heip, 1985. Secondary production of the harpacticoid copepod *Paronychocamptus nanus* in a brackishwater habitat. *Limnology and Oceanography* 30: 1060-1066.
- Herman, P. M. J., C. Heip y B. Guillemijn, 1984a. Production of *Tachidius discipes* (Copepoda: Harpacticoida). *Marine Ecology Progress Series* 17: 271-178.
- Herman, P. M. J., G. Vranken y C. Heip, 1984b. Problems in meiofauna energy flow studies. *Hydrobiologia* 118: 21-28.
- Higgins, R. P. y H. Thiel, 1988. Introduction of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Ilyashuk, B. P. y E. A. Ilyashuk, 2001. Response of alpine chironomid communities (Lake Chuna, Kola Peninsula, northwestern Russia) to atmospheric contamination. *Journal of Paleolimnology* 25: 467-475.
- Ivanov, V. K., 2000. Characteristics of the predator-prey Interactions and the horizontal distribution of macrozoobenthos in small lakes of different types. *Russian Journal of Ecology* 31 (6): 393-398.
- Jeppesen, E., J. Jensen, M. Sondergaard, T. Lauridsen, L. Pedersen y L. Jensen, 1997. Top-down control in freshwater lakes: The role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342-343: 151-164.
- Jersabek, C. D., A. Brancelj, F. Stoch y R. Schabetsberger, 2001. Distribution and ecology of copepods in mountainous regions of the Eastern Alps. *Hydrobiologia* 453-454: 309-324.
- Keller, W., J. Heneberry y S. S. Dixit, 2003. Decreased acid deposition and the chemical recovery of Killarney, Ontario Lakes. *Ambio* 32 (3): 183-189.
- Kownacki, A., J. Galas, E. Dumnicka y S. Mielewczyk, 2000. Invertebrate communities in permanent and temporary high mountain lakes. *Annales of Limnologie* 36(3): 181-188.
- Krebs, C. J., 1986. *Ecología*. Harla, México.

- Kurashov, E. A., 1995. Meiobenthos of Lake Ladoga and its role in the ecosystem. Proceedings of the 38th conference of the International Association of Great Lakes Reserch., International Association for Great Lakes Research, 22nd Bonisteel Boulevard, Ann Arbor, Mi.
- Kurashov, E. A., 2002. The role of meiobenthos in lake ecosystems. *Aquatic Ecology* 36: 447-463.
- 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.
- Lampadariou, N., M. C. Austen, N. Robertson y G. Vlachonis, 1997. Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Iraklion harbor, Greece. *Vie Milieu* 47(1): 9-24.
- Laserre, P., 1979. Ecology of marine meiobenthos. In: Mem. Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. UNESCO, Montevideo.
- Lewis, W. M., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In Schiemer, F. And K. T. Boland (eds), *A Perspective in Tropical Limnology*. Academic Publishing, Amsterdam.
- Lobinske, R. J., A. Arshad y J. Frouz, 2002. Ecological Studies of spatial and temporal distributions of larval Chironomidae (Diptera) with emphasis on *Glyptotendipes paripes* (Diptera: Chironomidae) in three Central Florida lakes. *Environmental Entomology* 31(4): 637-647.
- Marchetto, A. y A. Lami, 1994. Reconstruction of pH chrysophycean sacs in some lakes of the Southern Alps. *Hydrobiologia* 274: 83-90.
- Margalef, R., 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona.
- McLay, C. L., 1978a. Comparative observations on the ecology of four species of ostracods living in a temporary freshwater puddle. *Canadian Journal of Zoology* 56: 663-675.
- McInnes, S. y P. Pugh, 1998. Biogeography of limno-terrestrial tardigrada, with particular reference to the Antarctic fauna. *Journal of Biogeography* 25: 31-36.
- Milbrink, G., T. Timm y S. Lundberg, 2002. Indicative profundal oligochaete assemblages in selected small Swedish lakes. *Hydrobiologia* 468: 53-61.
- Montagna, P. A., J. E., Bauer, M. C. Prieto, D. Hardin y R. B. Spies, 1986. Benthic metabolism in natural coastal petroleum seep. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 31-40.

- Mourguiart, P., 2000. Historical changes in the environment of Lake Titicaca: Evidence from ostracod ecology and evolution. *Advances in Ecological Research* 31: 497-520.
- Murugavel, P. y T. J. Pandian, 2000. Effect of altitude on hidrology, productivity and species richness in Kodayar- a tropical peninsular Indian aquatic system. *Hydrobiologia* 430: 33-57.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12:39-45.
- Nalepa, T. F. y M. A. Quigley, 1983. Abundance and biomass of the meiobenthos in nearshore Lake Michigan with comparisons to the macrobenthos. *Journal of Great Lakes Research* 9: 530-547.
- Nauwerck, A., 1994. A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in Northern Swedish Lapland. *Hydrobiologia* 274: 91-100.
- Nelson, D. R., 2002. Current status of the tardigrada: Evolution and ecology. *Integ. And Comp. Biol.* 42: 652-659.
- 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.
- Nicholas, W. K., 1984. *The biology of free-living nematodes*. Clarendon Press, Oxford.
- Niinemets, E., 1999. Ostracode paleoecology and stable isotopes from Lake Peipsi, Estonia. Master of Science Thesis. Institute of Geology, University of Tartu, Estonia.
- Ocaña, A., 1989. Clave de identificación de las especies de nemátodos dulceacuícolas de la península Ibérica (Ordenes: Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida y Enoplida). Asociación Española de Limnología, Madrid.
- Oseguera-Pérez, L. A., 2004. Ecología de las comunidades bentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, México.
- Palacios-Fest, M. R., Cohen, A. S., Ruiz, J. y Blank, B., 1993. Comparative paleoclimatic interpretations from non-marine ostracodes using faunal assemblages, trace elements shell chemistry and stable isotope data. In: *Climate Change in Continental Isotopic Records* (Eds. P. Swart, J. Mckenzie y K. C. Lohman) American Geophysical Union, Washington, DC.

- Palacios-Fest, M. R., A. S. Cohen y P. Anadon, 1994. Use of ostracodes as paleoenvironmental tools in the interpretation of ancient lacustrine records. *Revista española de paleontología* 9 (2): 145-164.
- Palmer, M. A., A. P. Covich, S. Lake, P. Biro, J. J. Brooks, J. Cole, C. Dahm, J. Gibert, W. Goedkoop, K. Martens, J. Verhoeven y W. J. Wan de Bund, 2000. Linkages between aquatic sediment biota and life above sediments as potential drivers of biodiversity and ecological processes. *BioScience* 50 (12): 1062-1075.
- Patrick, D., R. W. Battarbee, B. Wathne y R. Psenner, 1998. Measuring and modeling the dynamic response of remote mountain lake ecosystems to environmental change: An introduction to the MOLAR Project. *Hydrology, Water Resources and Ecology in Headwaters* 248: 403-410.
- Pennak, W. R., 1978. *Fresh-water invertebrates of the United States*. John Wiley, Nueva York.
- Pielou, E. C., 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Prat, N., M. Real y M. Rieradevall, 1992. Benthos of Spanish lakes and reservoirs. *Limnetica* 8: 221-229.
- Prejs, K., 1970. Some problems of the ecology of benthic nematodes (Nematoda) of Mikolajskie Lake. *Ekologia Polska*, 18: 225-242.
- Prejs, K., 1977. Littoral and profundal benthic nematodes of lakes with different trophic. *Ekologia Polska*. 25 (1): 21-30.
- Radziejewska, T. y I. Drzycimski, 1988. Meiobenthic communities on the Szczecin Lagoon. *Kieler Meeresforschung Sonderheft*, 6: 162-172.
- 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): 1-18.
- Reish, D. J., 1959. An ecological study of pollution in Los Angeles, Long Beach harbors, California. Allan Hancock Foundation, Publication occasional papers 22: 1-119.
- Relexans, J. C., J. Deming, A. Dinet, J. F. Gaillardts y M. Sibuet, 1996. Sedimentary organic matter and micro-meiobenthos with relation to trophic conditions in the tropical Northeast Atlantic. *Deep Sea Research* 43: 1434-1468.
- Rieradevall, M., N. Bonada y N. Prat, 1999. Substrate and depth preferences of macroinvertebrates along a transect in a Pyrenean high mountain lake (Lake Redó, NE Spain). *Limnetica* 17: 127-134.
- Rzedowski, J., 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México.

- Sarma, S. S. S., M. E. Gutierrez y C. S. Soto, 1996. Rotifers from high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, Mexico. *Hidrobiológica* 6 (1-2): 33-38.
- Sergeeva, N. G., 1999. Meiobenthos of Lake Donuzlav. *Hydrobiological Journal* 35 (2): 75-89.
- Sibley, P. K., D. G. Dixon y D. R. Barton, 2000. Impact of bleached kraft pulp mill effluent on benthic community structure in relation to environmental factors. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7: 229-246.
- Skvortsov, V. V., 1997. Meiobenthos communities of some subarctic lakes. *Hydrobiologia* 242-343: 117-124.
- Sommaruga, R., 2001. The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 62: 35-42.
- Somme, L., 1996. Anhydrobiosis and cold tolerance in tardigrades. *European Journal of Entomology* 93: 349-357.
- Strayer, D. L., 1991. Perspectives on the size structure of lacustrine zoobenthos, its causes and its consequences. *Journal of North American Benthological Society* 10 (2): 210-221.
- Takemon, Y., 1997. Biodiversity and Ecological Perspective (Management of Biodiversity in Aquatic Ecosystems: Dynamic Aspects of Habitat Complexity in Stream Ecosystems). Springer, Nueva York.
- Traunspurger, W., 1992. A study of the free-living freshwater nematodes of hard substrates in the littoral of the oligotrophic Königssee (National Park Berchtesgaden, F.R.G.). *Spixiana* 15 (3): 233-238.
- Traunspurger, W., 1996. Distribution of benthic nematodes in the littoral of an oligotrophic lake (Königssee, National Park berchtesgaden, FRG). *Archiv für Hydrobiologie* 135 (3): 393-412.
- Traunspurger, W., 1997. Bathymetric seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake. *Vie Milieu* 47 (1): 1-7.
- Vadeboncoeur, Y., M. J. V. Zanden y D. M. Lodge, 2002. Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience* 52 (1): 44-54.
- Vanaverbeke, J., P. M. Arbizu, D. Hans-U. y H. K. Schminke, 1977. The metazoan meiobenthos along a depth gradient in the Arctic Laptev Sea with special attention to nematode communities. *Polar Biology* 18: 391-401.

- Verneaux, V. y L. Aleya, 1998. Spatial and temporal distribution of chironomid larvae (Diptera: Nematocera) at the sediment-water interface in Lake Abbaye (Jura, France). *Hydrobiologia* 373-374: 169-180.
- Villafañe, V. E., E. W. Helbling y H. E. Zagarese, 2001. Solar ultraviolet radiation and its impact on aquatic systems of Patagonia, South America. *Ambio* 30 (2): 112-117.
- Wansard, G. y F. Mezquita, 2001. The response of ostracod shell chemistry to seasonal change in a Mediterranean freshwater spring environment. *Journal of Paleolimnology* 25: 9-16.
- 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.
- Wetzel, R. G. y G. E. Likens, 1979. *Limnological analyses*. Saunders, Filadelfia.
- Wetzel, R. G., 1981. *Limnología*. Omega, Barcelona.
- Wetzel, R. G., 1983. *Limnology*. Saunders, Filadelfia.
- Wolf, J. P., 1920. Die Ostracoden der Umgebung von Basel. *Archiv für Naturgeschichte, Abteilung A* 3: 1-100.
- Wu, J. y Y. Liang, 1999. A comparative study of benthic nematodes in two Chinese lakes with contrasting sources of primary production. *Hydrobiologia* 411: 31-37.
- Zullini, A., 1982. *Nematodi (Nematoda)*. Consiglio Nazionale Delle Ricerche, Milán.

APÉNDICE

Apéndice 1 Densidad y biomasa promedio anual (\pm desviación estándar) por taxón para cada una de las estaciones de muestreo, en El Sol, Nevado de Toluca, México. DEN = Densidad, BIO = Biomasa (peso húmedo)

| TAXA | LITORAL CON VEGETACIÓN | | LITORAL DESNUDA | | PROFUNDA | |
|-----------------------------------|----------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------------------|
| | DEN (ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN (ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN (ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>Aphanolaimus aquaticus</i> | 111 \pm 279 | 0.0001 \pm 0.0003 | - | - | - | - |
| <i>Eumonhystera dispar</i> | - | - | - | - | 199 \pm 770 | 6.13X10 ⁻⁵ \pm 0.002 |
| <i>Ironus</i> spp. | - | - | - | - | 575 \pm 1553 | 0.0005 \pm 0.001 |
| <i>Ironus ignavus</i> | 3802 \pm 10476 | 0.006 \pm 0.02 | - | - | - | - |
| <i>Laimydorus pseudostagnalis</i> | 177 \pm 574 | 0.0002 \pm 0.0006 | - | - | - | - |
| <i>Monhystera</i> spp | 2763 \pm 9588 | 0.004 \pm 0.02 | 906 \pm 1535 | 0.0009 \pm 0.003 | 4642 \pm 8330 | 0.003 \pm 0.005 |
| <i>Plectus acuminatus</i> | 2034 \pm 4595 | 0.0006 \pm 0.0012 | 88 \pm 254 | .00004 \pm 0.0001 | - | - |
| <i>Plectus aquatilis</i> | 464 \pm 900 | 0.0004 \pm 0.0009 | - | - | - | - |
| <i>Plectus exinocaudatus</i> | 44 \pm 185 | 0.00001 \pm 0.00004 | - | - | - | - |
| <i>Prismatolaimus intermedius</i> | 1083 \pm 2430 | 0.005 \pm 0.02 | 332 \pm 1295 | 0.0001 \pm 0.0003 | - | - |
| <i>Tylenchus</i> spp. | - | - | 22 \pm 133 | 0.0002 \pm 0.001 | - | - |
| <i>Tobrilus</i> spp. | 2564 \pm 4530 | 0.05 \pm 0.2 | 1039 \pm 1421 | 0.002 \pm 0.004 | 66 \pm 293 | 0.0001 \pm 0.0005 |
| <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> | 13594 \pm 34809 | 42.62 \pm 100.31 | 951 \pm 1667 | 2.7 \pm 4.5 | - | - |
| <i>Lumbriculus variegatus</i> | - | - | 88 \pm 317 | 1.5 \pm 5.8 | - | - |
| <i>Nais pardalis</i> | 420 \pm 795 | 8.23 \pm 20.67 | 243 \pm 967 | 4.04 \pm 18.08 | 88 \pm 531 | 1.5 \pm 9 |
| <i>Tubifex tubifex</i> | 66 \pm 293 | 1.4 \pm 6.5 | 22 \pm 133 | 14.98 \pm 89.89 | - | - |
| TARDIGRADOS | 7914 \pm 18070 | 5.5 \pm 11.4 | 1371 \pm 2492 | 1.2 \pm 2.5 | 44 \pm 185 | 0.12 \pm 0.53 |
| <i>Herptetociprys</i> sp. | 133 \pm 446 | 2.4 \pm 446 | - | - | - | - |
| <i>Epactophanes richardi</i> | 7847 \pm 12823 | 9.4 \pm 21.1 | 44 \pm 185 | 0.07 \pm 0.3 | - | - |
| <i>Tanytarsus</i> sp. | 155 \pm 372 | 3.7 \pm 15.8 | - | - | - | - |
| <i>Pagastia</i> sp. | 44 \pm 185 | .26 \pm .26 | - | - | - | - |

Apéndice 2 Densidad y biomasa promedio mensual (\pm desviación estándar) para cada taxón registrado en la zona litoral con vegetación (DEN= Densidad, BIO= Biomasa (peso húmedo)).

| TAXA | ABRIL | | MAYO | | JUNIO | | JULIO | | AGOSTO | | SEPTIEMBRE | |
|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>A. aquaticus</i> | 265 ± 459 | 0.0005±0.0009 | - | - | - | - | 265 ± 459 | .0002± .0003 | 265 ± 459 | .00002±.00004 | - | - |
| <i>I. ignavus</i> | 265 ± 459 | 0.0007±0.0012 | - | - | 31831± 2402 | 0.06± 0.04 | 531 ± 919 | .0001±.0002 | 5305 ± 3013 | 0.003± 0.002 | 2122 ± 919 | 0.001± 0.002 |
| <i>L. pseudostagnalis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 796 ± 1378 | .0007± 0.001 | 531 ± 459 | .0013± .0013 |
| <i>Monhystera</i> spp. | - | - | - | - | 1061 ± 1838 | 0.04± 0.06 | - | - | 25995±2571 | 0.003± 0.004 | 531 ± 919 | .0001± .0001 |
| <i>P. acuminatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 11937± 8270 | 0.003± 0.002 | 7427± 5973 | 0.002± 0.001 |
| <i>P. aquatilis</i> | - | - | - | - | 531 ± 459 | .0005±.0006 | - | - | 2653± 1657 | 0.002± 0.001 | 1061± 459 | .0009± .0004 |
| <i>P. exinocaudatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 265 ± 459 | .00003± .0001 | 265 ± 459 | .0001± .0001 |
| <i>Prismatolaimus intermedius</i> | - | - | - | - | 3183 ± 3183 | 0.05± 0.04 | - | - | 5305± 1216 | 0.0008± .0001 | - | - |
| <i>Tobrilus</i> spp. | 796 ± 1378 | .0005±.0009 | - | - | 1592 ± 2757 | 0.5± 0.9 | 1061 ± 1216 | 0.001±0.001 | 10080±9886 | 0.013± 0.014 | 796 ± 1378 | .0003± .0006 |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | - | - | 796 ± 796 | 3.04± 1.5 | 1857 ± 2003 | 1.7± 1.5 | 1326 ± 919 | 4.2± 4.8 | 107960± 78525 | 302.3±235.2 | 7692 ± 4525 | 26.9± 17.02 |
| <i>N. pardalis</i> | - | - | 265 ± 459 | 4.6± 7.9 | 265 ± 459 | 9.1 ± 15.8 | - | - | 796 ± 796 | 15.7± 15.4 | 531 ± 919 | 24.6± 42.6 |
| <i>T. tubifex</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| TARDÍGRADOS | - | - | - | - | - | - | 37932± 5309 | 21.5 ± 26.4 | 8754 ± 7162 | 7.3 ± 8.4 | - | - |
| <i>Herpetociprys</i> sp. | 265± 459 | 18.15±31.4 | 265 ± 459 | 2.02± 3.5 | - | - | 265 ± 459 | 1.7± 2.9 | 796 ± 1378 | 7.4± 12.8 | - | - |
| <i>E. richardi</i> | 2918 ± 5054 | 3.7 ± 6.4 | 265 ± 459 | 0.12 ± 0.22 | 796 ± 796 | 1.4 ± 1.4 | 25995±3769 | 46.09 ± 66.9 | 19629 ±5116 | 20.3 ± 7.3 | 1857 ± 3216 | 2.5 ± 4.4 |
| <i>Tanytarsus</i> sp. | 265 ± 459 | 7.3 ± 12.7 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Pagastia</i> sp. | - | - | - | - | 531 ± 459 | 0.74 ± 0.7 | - | - | - | - | - | - |

| TAXA | OCTUBRE | | NOVIEMBRE | | DICIEMBRE | | ENERO | | FEBRERO | | MARZO | |
|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>A. aquaticus</i> | 265 ± 459 | .00004±.001 | - | - | - | - | - | - | 265 ± 459 | .0001± .0002 | - | - |
| <i>I. ignavus</i> | 531 ± 919 | .0001± .0001 | 1592 ± 1592 | .0003± .0003 | - | - | 1326 ± 459 | .0009±.0003 | - | - | 2122 ± 2431 | .0004 ± .0006 |
| <i>L. pseudostagnalis</i> | 796 ± 1378 | .0003± .0005 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Monhystera</i> spp. | 1061 ± 1838 | .0001± .0001 | - | - | - | - | - | - | - | - | 4509 ± 5299 | 0.004±0.005 |
| <i>P. acuminatus</i> | 2918 ± 5054 | .0006±.0011 | 531 ± 459 | .0002±.0001 | - | - | - | - | 796 ± 1378 | .0005±.0008 | 796 ± 796 | .0002 ± .0002 |
| <i>P. aquatilis</i> | 531 ± 919 | - | 265 ± 459 | - | - | - | 265 ± 459 | - | 265 ± 459 | 3979± 3647 | - | - |
| <i>P. exinocaudatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Prismatolaimus intermedius</i> | 265 ± 459 | .00003±.0001 | 265 ± 459 | .0001± .0001 | - | - | - | - | - | - | 3979 ± 3647 | .0007±.0008 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | 1857 ± 1657 | 0.003± 0.002 | 1592 ± 2757 | 0.004± 0.006 | 265 ± 459 | .0004±.0007 | 3714 ± 1667 | 0.007± 0.005 | 531 ± 919 | .0002±.0003 | 8488 ± 7394 | 0.011± 0.015 |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | 12202±4862 | 19.01± 6.2 | 11141± 6008 | 30.8± 21.5 | 3979 ± 2387 | 35.6± 8.9 | 11406± 5973 | 76 ± 39.6 | 107960 ± 78525 | 9.2 ± 6.7 | 796 ± 1378 | 2.6± 4.5 |
| <i>N. pardalis</i> | 796 ± 1378 | 0.7± 1.1 | 531 ± 919 | 3.2± 5.5 | - | - | 1857 ± 3216 | 40.3 ± 49.2 | 796 ± 796 | 0.7± 1.2 | - | - |
| <i>T. tubifex</i> | - | - | - | - | 796 ± 796 | 16.4± 19.2 | - | - | - | - | - | - |
| TARDÍGRADOS | - | - | 531 ± 919 | 0.4 ± 0.6 | - | - | 37932± 5309 | 7.6 ± 1.3 | 7958 ± 4211 | 5.6 ± 1.7 | 3979 ± 3647 | 23.4 ± 17.9 |
| <i>Herpetociprys</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>E. richardi</i> | 2918 ± 2795 | 2.5± 2.4 | 13263±7394 | 9.9 ± 6.9 | 796 ± 796 | 1.6± 1.7 | 7427 ± 3761 | 7.8 ± 3.5 | 14324 ±10527 | 13.4 ± 7.3 | 31035 ± 4970 | 3.3 ± 3.2 |
| <i>Tanytarsus</i> sp. | 796 ± 0 | 1.8± 0.8 | 531 ± 919 | 4.1± 7.1 | - | - | - | - | 265 ± 459 | 30.9± 53.5 | - | - |
| <i>Pagastia</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Apéndice 3 Densidad y Biomasa promedio mensual (\pm desviación estándar) para cada taxón registrado en la zona litoral desnuda.
DEN= Densidad, BIO= Biomasa (peso húmedo)

| TAXA | ABRIL | | MAYO | | JUNIO | | JULIO | | AGOSTO | | SEPTIEMBRE | |
|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>Monhystera</i> spp. | 1061 \pm 619 | 0.0003 \pm 0.0003 | 796 \pm 796 | .0002 \pm .0002 | 265 \pm 459 | .0001 \pm .0001 | - | - | - | - | 2918 \pm 1216 | .0005 \pm .0002 |
| <i>P. acuminatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 265 \pm 459 | .0001 \pm .0002 |
| <i>Prismatolaimus intermedius</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1857 \pm 3216 | .0004 \pm .0006 |
| <i>Tylenchus</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | 265 \pm 459 | 0.002 \pm .003 | - | - |
| <i>Tobrilus</i> spp. | .0008 \pm .001 | 1326 \pm 1216 | 796 \pm 796 | .0009 \pm .001 | - | - | - | - | 531 \pm 459 | .0008 \pm .001 | 1592 \pm 2105 | .0003 \pm .0005 |
| <i>E. richardi</i> | 265 \pm 459 | 0.46 \pm 0.8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | 1592 \pm 796 | 3.8 \pm 4.1 | 796 \pm 796 | 2.8 \pm 4.9 | - | - | - | - | 265 \pm 459 | 0.09 \pm 1.5 | 1326 \pm 919 | 2.8 \pm 1.8 |
| <i>L. variegatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>N. pardalis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 531 \pm 919 | 1.3 \pm 2.4 |
| <i>T. tubifex</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 265 \pm 459 | 179.8 \pm 311.4 | - | - |
| TARDÍGRADOS | 3448 \pm 4663 | 4.1 \pm 6.2 | 1592 \pm 2105 | 0.2 \pm 0.2 | - | - | - | - | 531 \pm 919 | 1.4 \pm 2.5 | 531 \pm 919 | 0.5 \pm 0.7 |

| TAXA | OCTUBRE | | NOVIEMBRE | | ENERO | | FEBRERO | | MARZO | |
|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>Monhystera</i> spp. | - | - | 1592 \pm 2757 | .0004 \pm .0007 | 3183 \pm 2869 | 0.008 \pm 0.01 | 531 \pm 919 | .0002 \pm .0004 | 531 \pm 919 | .0004 \pm .0006 |
| <i>P. acuminatus</i> | - | - | 796 \pm 0 | .0003 \pm .0004 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Prismatolaimus intermedius</i> | - | - | 2122 \pm 3013 | .0006 \pm .0008 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Tylenchus</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Tobrilus</i> spp. | 265 \pm 459 | .001 \pm 0.002 | 1326 \pm 1216 | .0008 \pm .001 | 3448 \pm 1657 | 0.01 \pm 0.008 | 1592 \pm 2105 | .005 \pm .006 | 1592 \pm 1378 | .006 \pm .006 |
| <i>E. richardi</i> | - | - | 265 \pm 459 | 0.5 \pm 0.8 | - | - | - | - | - | - |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | 1326 \pm 1216 | 7.7 \pm 8.4 | 1061 \pm 1216 | 3.5 \pm 5.07 | 3183 \pm 4841 | 5.4 \pm 7.8 | 531 \pm 919 | 1.4 \pm 2.4 | 1326 \pm 2297 | 3.8 \pm 6.5 |
| <i>L. variegatus</i> | 265 \pm 459 | 5.03 \pm 8.7 | 796 \pm 796 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>N. pardalis</i> | - | - | - | - | 1857 \pm 3216 | 35.4 \pm 61.2 | 265 \pm 459 | 8.7 \pm 15.1 | 265 \pm 459 | 3.2 \pm 5.5 |
| <i>T. Tubifex</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| TARDÍGRADOS | - | - | 3714 \pm 4005 | 1.8 \pm 1.9 | 796 \pm 1378 | 0.4 \pm 0.6 | 1857 \pm 3216 | 2.06 \pm 3.6 | 3979 \pm 3647 | 3.8 \pm 3.3 |

Apéndice 4. Densidad y biomasa promedio mensual (\pm desviación estándar) para cada taxón registrado en la zona profunda. DEN = Densidad, BIO = Biomasa (peso húmedo)

| TAXA | ABRIL | | JULIO | | AGOSTO | | SEPTIEMBRE | | OCTUBRE | |
|------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>E. dispar</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Ironus</i> sp. | 1326 \pm 1216 | 0.001 \pm 0.001 | 265 \pm 459 | .0003 \pm .0006 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Monhystera</i> spp. | 4775 \pm 4431 | 0.002 \pm 0.002 | 796 \pm 1378 | .0008 \pm .001 | 265 \pm 459 | 0.0001 \pm 0.001 | 6897 \pm 11263 | .003 \pm .005 | 2918 \pm 3216 | 0.001 \pm 0.001 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| TARDIGRADOS | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>N. pardalis</i> | - | - | - | - | - | - | 1061 \pm 1838 | 18 \pm 31.2 | - | - |

| TAXA | NOVIEMBRE | | ENERO | | FEBRERO | | MARZO | |
|------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) | DEN(ind·m ⁻²) | BIO (mg·m ⁻²) |
| <i>E. dispar</i> | - | - | - | - | 1592 \pm 2105 | .0004 \pm .0005 | 796 \pm 1378 | .0002 \pm .0004 |
| <i>Ironus</i> sp. | - | - | 531 \pm 459 | .0003 \pm .0005 | 3979 \pm 4211 | .0003 \pm .0003 | 796 \pm 796 | .0004 \pm .0005 |
| <i>Monhystera</i> spp. | 4509 \pm 5866 | .003 \pm .004 | 2122 \pm 1657 | .0007 \pm .0003 | 17242 \pm 11919 | 0.001 \pm 0.001 | 16181 \pm 16392 | .01 \pm .01 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | - | - | - | - | 531 \pm 919 | .0005 \pm .001 | 265 \pm 459 | .0009 \pm .001 |
| TARDIGRADOS | - | - | 265 \pm 459 | 0.7 \pm 1.2 | 265 \pm 459 | 0.8 \pm 1.5 | - | - |
| <i>N. pardalis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - |

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Apéndice 5 ANOVA por grupo taxonómico, considerando la densidad.

| Fuente de variación | gl | Suma de cuadrados | Cuadrados medios | F | P |
|---------------------|-----|-------------------|------------------|-------|-------|
| MES | 11 | 4967905185 | 451627744.1 | 3.799 | 0 |
| MES•GRUPO | 55 | 11705052690 | 212819139.8 | 1.79 | 0.001 |
| ERROR (MES) | 528 | 62776002190 | 118893943.5 | | |

Apéndice 6 ANOVA por grupo taxonómico, considerando la biomasa.

| Fuente de variación | gl | Suma de cuadrados | Cuadrados medios | F | P |
|---------------------|-----|-------------------|------------------|-------|-------|
| MES | 11 | 52073.157 | 4733.923 | 2.174 | 0.015 |
| MES•GRUPO | 55 | 232550.63 | 4228.193 | 1.942 | 0 |
| ERROR (MES) | 528 | 1149561.36 | 2177.2 | | |

Apéndice 7 ANOVA considerando densidad general.

| Fuente de variación | gl | Suma de cuadrados | Cuadrados medios | F | P |
|---------------------|----|-------------------|------------------|-------|-------|
| MES | 11 | 29883537206 | 2716685201 | 3.799 | 0 |
| MES•ZONA | 22 | 66404198559 | 3018372662 | 1.79 | 0.001 |
| ERROR (MES) | 66 | 46422945565 | 703377963.1 | | |

Apéndice 8 ANOVA considerando biomasa general.

| Fuente de variación | gl | Suma de cuadrados | Cuadrados medios | F | P |
|---------------------|----|-------------------|------------------|-------|-------|
| MES | 11 | 272486.773 | 24771.525 | 5.241 | 0 |
| MES•ZONA | 22 | 167645.121 | 7620.233 | 1.612 | 0.078 |
| ERROR (MES) | 55 | 259938.448 | 4726.154 | | |

Apéndice 9 Prueba de Bonferroni considerando densidad de grupos taxonómicos (1=Nemátodos, 2=Copépodos harpacticoides, 3=Quironómidos, 4=Oligoquetos, 5=Tardígrados, 6=Ostrácodos). *Diferencia entre medias es significativa con un α de 0.05

| GRUPO | GRUPO | MEDIA DENSIDAD |
|-------|-------|----------------|
| 1 | 2 | 4362 |
| | 3 | 6926* |
| | 4 | 1834 |
| | 5 | 3883 |
| | 6 | 6948* |
| | 1 | 4362 |
| 2 | 3 | 2564 |
| | 4 | 2528 |
| | 5 | 479 |
| | 6 | 2586 |
| | 1 | 6926 |
| | 2 | 2565 |
| 3 | 4 | 5093 |
| | 5 | 3043 |
| | 6 | 22 |
| | 1 | 1833 |
| | 2 | 2528 |
| | 3 | 5093 |
| 4 | 5 | 2049 |
| | 6 | 5115 |
| | 1 | 3883 |
| | 2 | 479 |
| | 3 | 3043 |
| | 4 | 2049 |
| 5 | 6 | 3065 |
| | 1 | 6948* |
| | 2 | 2586 |
| | 3 | 22 |
| | 4 | 5115 |
| | 5 | 3065 |

Apéndice 10. Prueba de Bonferroni considerando biomasa de grupos taxonómicos (1=Nemátodos, 2=Copépodos harpacticoides, 3=Quironómidos, 4= Oligoquetos, 5=Tardígrados, 6=Ostrácodos). *Diferencia entre medias es significativa con un α de 0.05

| GRUPO | GRUPO | MEDIA BIOMASA |
|-------|-------|---------------|
| 1 | 2 | 3.13 |
| | 3 | 1.26 |
| | 4 | 35.01* |
| | 5 | 2.29 |
| | 6 | 0.79 |
| | 1 | 3.13 |
| 2 | 3 | 1.90 |
| | 4 | 31.88* |
| | 5 | 0.84 |
| | 6 | 2.34 |
| | 1 | 1.22 |
| | 2 | 1.90 |
| 3 | 4 | 33.79 |
| | 5 | 1.07 |
| | 6 | 0.43 |
| | 1 | 35.01* |
| | 2 | 31.88 |
| | 3 | 33.79* |
| 4 | 5 | 32.73 |
| | 6 | 34.22* |
| | 1 | 2.29 |
| | 2 | 0.84 |
| | 3 | 1.07 |
| | 4 | 32.72 |
| 5 | 6 | 1.50 |
| | 1 | 0.79 |
| | 2 | 2.34 |
| | 3 | 0.44 |
| | 4 | 34.23* |
| | 5 | 1.50 |

Apéndice 11 Prueba de Bonferroni considerando densidad de cada zona (1=Litoral con vegetación, 2=Litoral desnuda, 3=Profunda). *Diferencia entre medias es significativa con un α de 0.05

| ZONA | ZONA | MEDIA DENSIDAD |
|------|------|----------------|
| 1 | 2 | 43215* |
| | 3 | 5106 |
| 2 | 1 | 5615* |
| | 3 | 5106* |
| 3 | 1 | 5615 |
| | 2 | 43215* |

Apéndice 12 Prueba de Bonferroni considerando biomasa de cada zona (1=Litoral con vegetación, 2=Litoral desnuda, 3=Profunda). *Diferencia entre medias es significativa con un α de 0.05

| ZONA | ZONA | MEDIA DENSIDAD |
|------|------|----------------|
| 1 | 2 | 46.45* |
| | 3 | 24.61 |
| 2 | 1 | 1.63* |
| | 3 | 24.61* |
| 3 | 1 | 1.63 |
| | 2 | 46.45* |

Apéndice 13 Coeficientes de correlación considerando densidad para la zona litoral con vegetación. * Significativo con $\alpha = 0.05$,** Significativo con $\alpha = 0.01$

| TAXA | Temp. | pH | O.D. | Conduc. | Textura | Mat.Org. | Clorof. | Veget. |
|-----------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|---------|----------|
| <i>A. aquaticus</i> | 0.279 | 0.228 | 0.345 | -0.392 | -0.051 | -0.059 | -0.665* | 0.292 |
| <i>I. ignavus</i> | 0.271 | 0.114 | 0.209 | 0.120 | 0.031 | 0.162 | -0.017 | -0.389 |
| <i>L. pseudostagnalis</i> | 0.322 | 0.192 | 0.498 | -0.126 | -0.008 | 0.083 | -0.274 | 0.275 |
| <i>Monhystera</i> spp. | 0.233 | 0.116 | 0.479 | -0.359 | 0.125 | 0.098 | -0.178 | -0.270 |
| <i>P. acuminatus</i> | -0.022 | -0.235 | 0.457 | -0.444 | -0.049 | -0.172 | 0.013 | 0.270 |
| <i>P. aquatilis</i> | -0.009 | -0.104 | 0.402 | 0.100 | -0.360 | -0.367 | 0.200 | -0.248 |
| <i>P. exinocaudatus</i> | 0.300 | 0.180 | 0.634 * | -0.150 | -0.234 | 0.365 | -0.248 | 0.228 |
| <i>Prismatolaimus intermedius</i> | 0.140 | -0.013 | 0.448 | -0.229 | 0.122 | -0.241 | -0.120 | -0.420 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | -0.268 | -0.405 | 0.353 | 0.031 | 0.337 | 0.092 | 0.081 | -0.168 |
| <i>E. richardi</i> | -0.273 | -0.469 | 0.422 | 0.031 | -0.036 | 0.033 | -0.153 | 0.282 |
| <i>Tanytarsus</i> sp. | 0.043 | 0.003 | -0.146 | -0.215 | 0.011 | -0.656* | 0.010 | 0.226 |
| <i>Pagastia</i> sp. | 0.243 | 0.310 | -0.160 | 0.038 | -0.351 | -0.348 | 0.033 | -0.957** |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | -0.328 | -0.486 | 0.451 | 0.292 | -0.200 | -0.181 | 0.197 | -0.02 |
| <i>N. pardalis</i> | 0.017 | -0.015 | 0.254 | 0.204 | -0.417 | -0.375 | 0.306 | -0.151 |
| <i>T. tubifex</i> | -0.370 | -0.262 | -0.041 | 0.340 | 0.338 | 0.011 | 0.047 | 0.126 |
| TARDÍGRADOS | -0.461 | -0.608* | 0.343 | -0.074 | 0.044 | 0.224 | 0.056 | 0.107 |
| <i>Herpetociprys</i> sp. | 0.642 * | 0.628 * | 0.453 | -0.193 | -0.150 | 0.442 | -0.831* | 0.347 |

Apéndice 14 Coeficientes de correlación considerando biomasa para la zona litoral con vegetación. * Significativo con $\alpha = 0.05$, ** Significativo con $\alpha = 0.01$

| TAXA | Temp. | PH | O.D. | Conduc. | Textura | Mat.Org. | Clorof. | Veget. |
|---------------------------|--------|--------|---------|---------|---------|----------|----------|----------|
| <i>A. aquaticus</i> | 0.390 | 0.467 | -0.108 | -0.260 | 0.111 | 0.195 | -0.477 | 0.230 |
| <i>I. ignavus</i> | 0.257 | 0.319 | -0.117 | 0.036 | -0.353 | -0.328 | 0.018 | -0.953** |
| <i>L. pseudostagnalis</i> | 0.294 | 0.176 | 0.345 | -0.127 | -0.209 | 0.287 | -0.099 | 0.247 |
| <i>Monhystera</i> spp. | 0.237 | 0.289 | -0.081 | -0.018 | -0.305 | -0.304 | 0.010 | -0.959** |
| <i>P. acuminatus</i> | 0.256 | 0.111 | 0.789** | -0.232 | -0.192 | 0.211 | -0.321 | 0.250 |
| <i>P. aquatilis</i> | 0.290 | 0.170 | 0.859** | -0.183 | -0.208 | 0.035 | -0.394 | 0.039 |
| <i>P. exinocaudatus</i> | 0.236 | 0.142 | 0.159 | -0.105 | -0.277 | 0.335 | 0.036 | 0.201 |
| <i>P. intermedius</i> | 0.244 | 0.307 | -0.146 | 0.032 | -0.346 | -0.344 | 0.029 | -0.958** |
| <i>Tobrilus</i> spp. | 0.237 | 0.299 | -0.133 | 0.035 | -0.336 | -0.336 | 0.032 | -0.960** |
| <i>E. richardi</i> | -0.140 | -0.334 | 0.401 | 0.025 | -0.177 | 0.128 | -0.288 | 0.224 |
| <i>Tanytarsus</i> sp. | -0.121 | -0.090 | -0.115 | -0.415 | -0.183 | -0.584* | 0.054 | 0.132 |
| <i>Pagastia</i> sp. | 0.243 | 0.310 | -0.160 | 0.038 | -0.351 | -0.348 | 0.033 | -0.957** |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | -0.330 | -0.433 | 0.659* | 0.428 | 0.047 | 0.067 | 0.114 | 0.295 |
| <i>N. pardalis</i> | 0.034 | 0.046 | 0.300 | 0.394 | -0.311 | 0.172 | 0.320 | -0.214 |
| <i>T. tubifex</i> | -0.370 | -0.262 | -0.041 | 0.340 | 0.338 | 0.011 | 0.047 | 0.126 |
| TARDÍGRADOS | -0.402 | -0.512 | 0.266 | -0.155 | 0.162 | 0.422 | -0.033 | 0.067 |
| <i>Herpetociprys</i> sp. | 0.620* | 0.666* | 0.439 | -0.255 | 0.046 | 0.390 | -0.743** | 0.322 |

Apéndice 15 Coeficientes de correlación considerando densidad para la zona litoral desnuda. *Significativo con $\alpha = 0.05$, ** Significativo con $\alpha = 0.01$

| TAXA | Temp. | pH | O.D. | Conduc. | Textura | Mat.Org. | Clorof. |
|------------------------|---------|--------|---------|---------|---------|----------|---------|
| <i>Monhystera</i> spp. | -0.107 | -0.016 | -0.399 | -0.071 | -0.072 | -0.134 | 0.066 |
| <i>P. acuminatus</i> | 0.088 | -0.111 | -0.106 | 0.150 | 0.448 | 0.102 | -0.687* |
| <i>P. intermedius</i> | 0.101 | -0.092 | -0.114 | 0.132 | 0.479 | 0.126 | -0.663* |
| <i>Tylenchus</i> spp. | 0.235 | 0.140 | 0.989** | -0.136 | 0.175 | -0.057 | -0.099 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | -0.127 | -0.126 | 0.152 | -0.256 | 0.064 | -0.303 | -0.280 |
| <i>E. richardi</i> | 0.264 | 0.222 | -0.087 | 0.025 | 0.172 | -0.107 | -0.529 |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | -0.077 | -0.074 | 0.083 | -0.209 | 0.049 | -0.380 | -0.312 |
| <i>L. variegatus</i> | 0.041 | -0.141 | -0.082 | 0.197 | 0.005 | -0.432 | -0.706* |
| <i>N. pardalis</i> | -0.627* | -0.574 | -0.175 | -0.043 | -0.294 | 0.044 | 0.138 |
| <i>T. tubifex</i> | 0.235 | 0.140 | 0.989** | -0.136 | 0.175 | -0.057 | -0.099 |
| TARDÍGRADOS | -0.092 | -0.086 | 0.173 | -0.334 | 0.117 | -0.112 | -0.185 |

Apéndice 16 Coeficientes de correlación considerando biomasa para la zona litoral desnuda. * Significativo con $\alpha = 0.05$, ** Significativo con $\alpha = 0.01$

| TAXA | Temp. | pH | O.D. | Conduc. | Textura | Mat.Org. | Clorof. |
|------------------------|----------|---------|---------|---------|---------|----------|----------|
| <i>Monhystera</i> spp. | -0.527 | -0.399 | -0.084 | 0.637* | -0.533 | 0.057 | 0.224 |
| <i>P. aaccuminatus</i> | 0.024 | -0.185 | -0.063 | 0.214 | 0.266 | -0.018 | -0.729** |
| <i>P. intermedius</i> | 0.071 | -0.135 | -0.095 | 0.172 | 0.401 | 0.068 | -0.711** |
| <i>Tylenchus</i> sp. | 0.235 | 0.140 | 0.989** | -0.136 | 0.175 | -0.057 | -0.099 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | -0.697* | -0.576 | -0.083 | 0.154 | -0.686* | -0.192 | 0.238 |
| <i>E. richardi</i> | 0.264 | 0.222 | -0.087 | 0.025 | 0.172 | -0.107 | -0.529 |
| <i>L. hoffmeisteri</i> | -0.079 | -0.071 | -0.146 | -0.036 | -0.087 | -0.490 | -0.331 |
| <i>L. variegatus</i> | 0.031 | -0.159 | -0.075 | 0.211 | 0.018 | -0.395 | -0.726** |
| <i>N. pardalis</i> | -0.751** | -0.637* | -0.124 | 0.156 | -0.54 | 0.015 | 0.263 |
| <i>T. tubifex</i> | 0.235 | 0.140 | 0.989** | -0.136 | 0.175 | -0.057 | -0.099 |
| TARDÍGRADOS | -0.093 | -0.124 | 0.216 | -0.550 | -0.081 | -0.284 | -0.288 |

Apéndice 17 Coeficientes de correlación considerando densidad para la zona profunda. * Significativo con $\alpha = 0.05$, ** Significativo con $\alpha = 0.01$

| TAXA | Temp. | pH | O.D. | Conduc. | Textura | Mat.Org. | Clorof. |
|------------------------|---------|--------|--------|---------|---------|----------|---------|
| <i>E. dispar</i> | -0.412 | -0.297 | 0.404 | -0.644* | -0.159 | -0.483 | -0.033 |
| <i>Ironus</i> spp. | -0.452 | 0.160 | 0.339 | -0.249 | 0.115 | -0.455 | 0.181 |
| <i>Monhystera</i> spp. | -0.214 | 0.019 | 0.299 | -0.199 | -0.081 | -0.803** | 0.234 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | -0.411 | -0.297 | 0.405 | -0.642* | -0.161 | -0.483 | -0.028 |
| TARDÍGRADOS | -0.617* | -0.335 | 0.496 | 0.161 | 0.094 | -0.590* | 0.648* |
| <i>N. pardalis</i> | 0.308 | 0.124 | -0.198 | -0.182 | -0.381 | 0.021 | -0.098 |

Apéndice 18 Coeficientes de correlación considerando biomasa para la zona profunda. * Significativo con $\alpha = 0.05$

| TAXA | Temp. | pH | O.D. | Conduc. | Textura | Mat.Org. | Clorof. |
|------------------------|---------|--------|--------|---------|---------|----------|---------|
| <i>E. dispar</i> | -0.366 | -0.297 | 0.423 | -0.588* | -0.208 | -0.467 | 0.078 |
| <i>Ironus</i> spp. | -0.234 | 0.010 | 0.391 | -0.384 | -0.189 | -0.342 | 0.286 |
| <i>Monhystera</i> spp. | -0.374 | -0.228 | 0.451 | -0.663* | -0.277 | -0.590* | 0.009 |
| <i>Tobrilus</i> spp. | -0.436 | -0.275 | 0.350 | -0.660* | -0.089 | -0.467 | -0.162 |
| TARDÍGRADOS | -0.585* | -0.334 | 0.499 | 0.100 | 0.050 | -0.579* | 0.627* |
| <i>N. pardalis</i> | 0.308 | 0.124 | -0.198 | -0.182 | -0.381 | 0.021 | -0.098 |