

Uso de modelos nulos para el estudio de comunidades de crustáceos zooplanctónicos de aguas continentales chilenas

Patricio De los Ríos-Escalante, Jeanette Jara y Juan Norambuena

Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco. Casilla 15-D, Temuco, Chile; prios@uct.cl, patorios@msn.com

Recibido 9-V-2012 Corregido 20-VII-2012 Aceptado 3-IX-2012

ABSTRACT

Use of null models to study crustacean zooplankton communities of Chilean inland waters. In lentic ecosystems zooplankton plays an important role in energy transference from primary producers to the top trophic levels. The communities have structured spatial associations regulated by biotic and abiotic factors that generate guild organizations where the species utilize the same resource under different biotic and abiotic conditions. The aim of the present study is to determine the existence of some regulatory spatial pattern or the random presence of inland water zooplanktonic crustaceans in Chile. We studied 85 sites, and applied a null model to species associations. We found that the species associations are explained by regulatory patterns, in agreement with the literature about the important role of trophic status and conductivity in the regulation of species composition. The results also agree with descriptions for lakes in Argentina and New Zealand.

KEY WORDS

Zooplankton, oligotrophy, lagos, Patagonia, species associations.

RESUMEN

El zooplancton tiene una importante función en las cadenas tróficas de los ecosistemas lénticos, transfiriendo la energía de los productores primarios fotosintéticos hacia los niveles tróficos superiores. Las comunidades animales muestran un patrón de asociación, regulado por factores ambientales bióticos y/o abióticos, en el que las especies de encuentran organizadas en gremios, que utilizan un mismo tipo de recurso de manera similar, y a la vez enfrentando diversos gradientes bióticos y abióticos que afectan su comportamiento y adecuación biológica. Buscamos determinar la existencia de algún patrón regulador espacial o de aleatorización en la distribución espacial de los crustáceos zooplanctónicos de aguas continentales chilenas, cuya diversidad ambiental se ve reflejada en la composición de especies de crustáceos zooplanctónicos. Estudiamos 85 sitios, aplicando un modelo nulo para asociaciones de especies. La distribución espacial de estos crustáceos zooplanctónicos se encuentra establecida por patrones reguladores, lo cual concuerda con la literatura indicando un papel importante de las condiciones tróficas y de la conductividad como reguladores de la composición de especies. Estos resultados concuerdan con descripciones para lagos de Argentina y Nueva Zelanda.

PALABRAS CLAVE

Zooplankton, oligotrofia, lagos, Patagonia, asociaciones de especies.

Chile se caracteriza por presentar un marcado gradiente geográfico latitudinal y altitudinal, en donde es posible encontrar diferentes tipos de ecosistemas lénticos, como lo son los lagos, lagunas y charcos, que en su conjunto son llamados ecosistemas lacustres (Villalobos, 2006; De los Ríos-Escalante, 2010), cuya biodiversidad se ve reflejada en la composición de especies de zooplancton (Soto & Zúñiga 1991). Los ecosistemas lacustres chilenos se pueden caracterizar en base a tres zonificaciones: zona norte, donde se localizan en la Cordillera de los Andes y desierto

de Atacama, caracterizados por elevados niveles de salinidad, lo cual es un factor regulador en las comunidades zooplanctónicas (De los Ríos, 2010); zona central, situada en Chile central y norte de la Patagonia Chilena, cuyo factor regulador de la estructura comunitaria es el estado trófico de sus hábitats, por ser estos ecosistemas caracterizados por su oligotrofia y por su baja diversidad de especies (Soto & Zúñiga, 1991; De los Ríos & Soto 2007); y zona sur, ubicado al sur de la Patagonia Chilena, ecosistemas que se

caracterizador por factores reguladores como la alta salinidad y por su oligotrofia (Soto & De los Ríos, 2006).

Los organismos bióticos, como lo es el zooplancton, se enfrentan a diferentes gradientes bióticos y abióticos que afectan a su comportamiento, morfología, rasgos de historia evolutiva y consecuentemente a su adecuación biológica y distribución espacial (Gliwicz, 2003). De acuerdo a lo mencionado, el siguiente estudio tiene por objeto determinar la existencia de algún patrón regulador espacial o la existencia de aleatorización en la distribución espacial de los crustáceos zooplanctónicos de Chile, mediante la aplicación de modelo nulo a base de datos taxocenóticos (presencia-ausencia), poniendo a prueba la hipótesis de que la presencia de especies de crustáceos zooplanctónicos en los ecosistemas lacustres de Chile es aleatoria, sin existir patrón de regulación espacial.

METODOLOGÍA

Para el estudio de la distribución espacial y posterior aplicación del modelo nulo, se realizó una revisión de la información publicada de los crustáceos zooplanctónicos lacustres de Chile (Campos et al., 1982, 1983, 1987a,b, 1988, 1989, 1990, 1992a,b, 1994a,b; Vila & Mühlhauser, 1987; Schmid-Araya & Zúñiga, 1992; Wölfl, 1996; Villalobos, 1999; Zúñiga et al., 1999; Villalobos et al., 2003a,b; Woelfl et al., 2003; De los Ríos & Crespo, 2004; De los Ríos, 2005, 2008, 2010; Soto & De los Ríos, 2006; De los Ríos & Soto, 2007; De los Ríos et al., 2008b, 2010; De los Ríos & Roa, 2010; De los Ríos & Romero-Mieres, 2009), analizándose los factores que influyen en la distribución espacial de las especies, de acuerdo a las tres zonas lacustres (norte – centro – sur) caracterizadas en De los Ríos-Escalante (2010) y De los Ríos & Soto (2007) y seis tipos de ecosistemas (Cuadro 1); para determinar la ocurrencia de patrones de distribución en los diversos ambientes. Lo anterior permitirá examinar si la distribución de dos o más

especies que aparecen juntas se debe al azar o si existen patrones de distribución de acuerdo a Gotelli (2000).

Para los sitios en estudio (véase Cuadro 1) en los seis tipos de ecosistemas, se aplicó índice de co-ocurrencia, confeccionándose una matriz taxocenótica de presencia y ausencia de especies para cada sitio (Gotelli 2000, Tondoh 2006, Tiho & Josens 2007), la matriz es a base de valores asignados con 1 a la presencia y 0 a la ausencia, considerando en las filas a las especies de crustáceos zooplanctónicos y las columnas como los sitios en estudio. A la vez se efectuó el cálculo del índice de coocurrencia de especies C-Score (Stone & Roberts 1990), ya que posee una baja probabilidad de cometer error estadístico al rechazar la hipótesis nula cuando es cierta. Éste análisis permite examinar si la distribución de dos o más especies aparecen juntas, debido al azar o a otras causas (Gotelli 2000).

A base de los índices, se procedió a considerar los siguientes modelos: Modelo fijo/fijo: caracterizado por preservar los datos de las las filas (especies) y columnas (sitios) de la matriz, lo cual cada sitio aleatorio contiene el mismo número de especies como la comunidad original (columna fija), y cada una de las especies ocurre con la misma frecuencia como en la comunidad original (fila fija). Modelo fijo/equiprobable: este modelo preserva las filas fijas y considera equiprobables las columnas. Este modelo nulo trata todas las muestras (columnas) como igualmente adecuadas para todas las especies (Gotelli 2000; Tiho & Josens 2007). Modelo fijo/proporcional: el total de especies se mantiene constante, y la probabilidad de ocurrencia de una especie determinada en un sitio (columna) es proporcional al total de columnas de la muestra (Gotelli 2000; Tiho & Johens 2007). Posterior a la aplicación de los tres modelos anteriores se aplicó un análisis de estructura de gremios (Gotelli 2000; Tiho & Josens 2007), que permitió determinar la existencia de patrones de agrupamiento. El análisis de los índices y modelos se efectuó mediante software Ecosim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2007).

CUADRO 1
Ecosistemas lacustres incluidos en el presente estudio

Tipo de ecosistema	Sitio	Localización	Número de especies	Referencia
Lago salino	Llamara	21° 18' S 69° 37' W	1	Zúñiga et al., (1999)
Lago salino	Cejas	23° 02' S 68° 13' W	1	Zúñiga et al., (1999)
Lago salino	Tebenquiche	23° 07' S 68° 16' W	1	Zúñiga et al., (1999)
Lago salino	Gemela Este	23° 14' S 68° 14' W	1	De los Rios & Crespo, (2004)
Lago salino	Gemela Oeste	23° 14' S 68° 14' W	1	De los Rios & Crespo, (2004)
Lago salino	Miscanti	23° 43' S 67° 48' W	4	De los Rios & Crespo, (2004)
Lago salino	Miniques	23° 43' S 67° 48' W	4	De los Rios & Crespo, (2004)
Lago salino	Capur	23° 54' S 67° 48' W	3	De los Rios & Crespo, (2004)
Lago salino	Santa Rosa	27° 05' S 69° 10' W	2	De los Rios & Crespo, (2004)
Lago salino	Amarga	50° 29' S 72° 45' W	1	De los Ríos, (2005)
Lago salino	De los Cisnes	53° 14' S 70° 00' W	2	De los Ríos, (2005)
Lagos chicos	Peñuelas	33° 09' S 71° 32' W	11	Schmid-Araya & Zúñiga, (1992)
Lagos chicos	Rungue	33° 01' S 70° 54' W	4	Schmid-Araya & Zúñiga, (1992)
Lagos chicos	Aculeo	33° 50' S 70° 55' W	3	Vila & Mühlhauser, (1987)
Lagos chicos	Verde I	38° 41' S 71° 46' W	1	De los Ríos & Romero-Mieres, (2009)
Lagos chicos	Verde II	39° 08' S 71° 42' W	1	De los Ríos et al., (2008)
Lagos chicos	Arcoiris	38° 40' S 71° 37' W	1	De los Ríos & Romero-Mieres, (2009)
Lagos chicos	Captren	38° 38' S 71° 42' W	1	De los Ríos & Romero-Mieres, (2009)
Lagos chicos	Foitzick	45° 38' S 72° 05' W	3	De los Ríos, (2008)
Lagos chicos	Polux	45° 40' S 71° 52' W	4	De los Ríos, (2008)
Lagos chicos	Melliza Este	51° 03' S 72° 57' W	8	De los Ríos, (2008)
Lagos chicos	Melliza Oeste	51° 03' S 72° 57' W	8	De los Ríos, (2008)
Lagos chicos	Los Palos	45° 19' S 72° 42' W	4	Villalobos, (1999)
Lagos grandes	Villarrica	39° 18' S 71° 45' W	7	Campos et al., (1983)
Lagos grandes	Pirihueico	39° 50' S 72° 20' W	5	Woelfl, (1996)
Lagos grandes	Riñihue	39° 50' S 71° 48' W	7	Woelfl, (1996)
Lagos grandes	Ranco	40° 13' S 70° 22' W	9	Campos et al., (1992a)
Lagos grandes	Puyehue	40° 40' S 72° 30' W	7	Campos et al., (1989)
Lagos grandes	Rupanco	40° 50' S 72° 30' W	4	Campos et al., (1992b)
Lagos grandes	Llanquihue	41° 08' S 72° 50' W	3	Campos et al., (1988)
Lagos grandes	Todos los Santos	41° 08' S 72° 50' W	4	Campos et al., (1990)
Lagos grandes	Chapo	41° 27' S 72° 30' W	6	Villalobos et al., (2003b)
Lagos grandes	Riesco	45° 46' S 72° 20' W	4	Villalobos, (1999)
Lagos grandes	Elizalde	45° 47' S 72° 11' W	4	De los Ríos & Soto, (2007)
Lagos grandes	General Carrera	46° 18' S 71° 56' W	4	De los Ríos & Soto, (2007)
Lagos grandes	Del Toro	51° 12' S 72° 38' W	4	Campos et al., (1994a)

CUADRO 1 (Continuación...)
Ecosistemas lacustres incluidos en el presente estudio

Tipo de ecosistema	Sitio	Localización	Número de especies	Referencia
Lagos grandes	Sarmiento	51° 03' S 72° 37' W	5	Campos et al., (1994b)
Lagos grandes	Grey	51° 07' S 72° 56' W	2	Soto & De los Ríos, (2006)
Lagos grandes	Nordenskjold	51° 07' S 72° 56' W	2	Soto & De los Ríos, (2006)
Lagos Chiloé	Natri	42° 47' S 73° 50' W	7	Villalobos et al., (2003a)
Lagos Chiloé	Tepuhueico	42° 47' S 73° 58' W	7	Villalobos et al., (2003a)
Lagos Chiloé	Tarahuín	42° 43' S 73° 45' W	10	Villalobos et al., (2003a)
Lagos Chiloé	Huillinco	42° 40' S 73° 57' W	7	Villalobos et al., (2003a)
Lagos Chiloé	Cucao	42° 38' S 74° 40' W	5	Villalobos et al., (2003a)
Pozas Permanentes	Isidoro	50° 57' S 72° 53' W	6	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Juncos	51° 01' S 72° 52' W	6	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Jovito	51° 01' S 72° 54' W	6	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Paso	51° 02' S 72° 55' W	7	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Redonda	51° 02' S 72° 55' W	8	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Larga	51° 02' S 72° 55' W	5	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Cisnes	51° 02' S 72° 55' W	7	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Don Alvaro	51° 02' S 72° 55' W	7	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Guanaco	51° 02' S 72° 50' W	7	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Montserrat	51° 07' S 72° 47' W	7	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Laredo I	52° 57' S 70° 49' W	3	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas Permanentes	Laredo II	52° 57' S 70° 49' W	3	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas Permanentes	Rio Chico	53° 06' S 70° 53' W	3	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas Permanentes	Porvenir	53° 17' S 70° 19' W	5	De los Ríos, (2005)
Pozas Permanentes	Lillo	53° 21' S 70° 19' W	2	De los Ríos et al., (2010)
Pozas Permanentes	Poll	53° 23' S 70° 19' W	2	De los Ríos et al., (2010)
Pozas temporales	Del Risco	39° 15' S 71° 42' W	3	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Negrita	39° 15' S 71° 42' W	5	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	De los Patos	39° 15' S 71° 42' W	4	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Escondida	39° 15' S 71° 42' W	5	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Seca	39° 15' S 71° 42' W	5	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Negra	39° 15' S 71° 42' W	2	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Vaca Hundida	39° 15' S 71° 42' W	4	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Los Pastos	39° 15' S 71° 42' W	4	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Bella	39° 15' S 71° 42' W	2	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	De los Patos	39° 15' S 71° 42' W	4	De los Ríos & Roa, (2010)
Pozas temporales	Balmaceda I	45° 53' S 71° 40' W	5	De los Ríos, (2008)
Pozas temporales	Balmaceda II	45° 53' S 71° 40' W	8	De los Ríos, (2008)
Pozas temporales	Balmaceda III	45° 53' S 71° 40' W	8	De los Ríos, (2008)

CUADRO 1 (Continuación...)
Ecosistemas lacustres incluidos en el presente estudio

Tipo de ecosistema	Sitio	Localización	Número de especies	Referencia
Pozas temporales	Vega del Toro	51° 07' S 71° 40' W	8	De los Ríos, (2008)
Pozas temporales	Kon-Aikén	52° 50' S 71° 10' W	7	De los Ríos, (2008)
Pozas temporales	Kon-Aikén I	52° 51' S 70° 55' W	4	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas temporales	Kon-Aikén II	52° 51' S 70° 55' W	4	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas temporales	Kon-Aikén III	52° 51' S 70° 55' W	4	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas temporales	Kon-Aikén IV	52° 51' S 70° 55' W	4	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas temporales	Kon-Aikén V	52° 51' S 70° 55' W	4	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas temporales	Kon-Aikén VI	52° 51' S 70° 55' W	4	De los Ríos et al., (2008b)
Pozas temporales	Santa María Este	53° 22' S 70° 20' W	2	De los Ríos et al., (2010)
Pozas temporales	Santa María Oeste	53° 22' S 70° 20' W	2	De los Ríos et al., (2010)

RESULTADOS

De los 89 sitios de estudio, se contabilizaron un total de 50 especies, lo anterior refleja que existe una baja riqueza se especies presentes en una alta heterogeneidad de ambientes descritos en los sitios estudiados (ver Apéndice 1, disponible en la versión digital de la revista). Los resultados del análisis de hábitat y de riqueza de especies indican que los ecosistemas de Lagos Salinos tienen una baja riqueza de especies con un total de 6 especies, los ecosistemas de Lagos Grandes, presentan un total de 16 especies; los ecosistemas de Lagos Chicos, presentan un total de 23 especies respecto a, los ecosistemas de Lagos de Chiloé presentan un total de 13 especies; en ecosistemas de Pozas Permanentes se estudió un total de 20; y en Pozas Temporales se estudiaron 24 especies (Apéndice 1).

Los resultados del modelo nulo del análisis de Co-ocurrencia revelaron la presencia de factores reguladores en las asociaciones de especies para simulaciones fijo-fijo y fijo-proporcional, mientras que para el modelo fijo-equiprobable indica la ausencia de factores reguladores (Cuadro 2). Estos resultados, por lo tanto, indican la presencia de factores reguladores que afectarían la presencia de especies de crustáceos zooplanctónicos. Los resultados del análisis gremial demuestran la presencia de patrones de agrupamiento de especies de crustáceos zooplanctónicos, los que se relacionan con las características ambientales de los ecosistemas, dada la diversidad de ambientes estudiados y puesto que estos comparten un mismo recurso (Índice observado= 4,69429; Índice promedio= 3,55240; Tamaño efecto estandarizado= 0,03458).

CUADRO 2
Simulaciones Modelo Nulo, para las especies de crustáceos zooplanctónicos, de los principales ecosistemas lacustres de Chile

Simulación Modelo Nulo	Índice Observado	Índice Promedio	Tamaño Efecto Estandarizado	P >
Fijo – Fijo	38,67837	37,02492	8,23235	<0,001
Fijo – Proporcional	38,67837	40,14445	3,84932	<0,001
Fijo – Equiprobable	38,67837	35,12398	-2,74988	0,991

DISCUSIÓN

Según Soto & Zúñiga, (1991) las comunidades zooplanctónicas en lagos y lagunas de Chile se caracterizan por el bajo número de especies lo que concuerda con los resultados obtenidos en el presente trabajo. Los resultados revelan que los lagos de la Patagonia chilena poseen una baja riqueza de especies y esto se debe a las condiciones de oligotrofia, lo que concuerda con los datos de estudios anteriores, al igual que estudios realizados para lagos de la Patagonia Argentina (Campos 1984, Soto & Zúñiga 1991, Woelfl 2007; Modenutti et al. 1998). El zooplancton presente en los lagos y lagunas estudiados se encuentra caracterizado por la dominancia de copépodos calanoídeos del género *Boeckella* concordando con lo descrito por Menu-Marque et al. (2000).

Uno de los temas fundamentales de la ecología de comunidades es si estas están compuestas por especies distribuidas al azar o si existen factores que regulen la distribución espacial de éstas (Gotelli, 2000), es por ello que los resultados de los modelos nulos indican la ausencia de aleatorizaciones en las asociaciones de especies en los modelos fijo-fijo y modelo fijo-proporcional, mientras que el modelo fijo-equiprobable mostró la ausencia de factores reguladores. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por De los Ríos & Soto (2009), que indican la presencia de factores reguladores que afectan a la riqueza de especies de crustáceos zooplanctónicos, mientras que para los resultados observados en el modelo fijo-equiprobable se debería a la baja riqueza de especies presentes en los sitios estudiados, ya que las especies se repiten en prácticamente todos los sitios. La presencia de factores reguladores se debería al gradiente de conductividad y de condiciones tróficas (Soto & De los Ríos, 2006; De los Ríos & Soto, 2009), mientras que los resultados que indican la ausencia de factores de factores reguladores se debe a la baja riqueza de especies. Los resultados obtenidos permiten rechazar la hipótesis planteada, debido a que el modelo nulo indica la presencia de factores reguladores en la distribución espacial de las especies de crustáceos zooplanctónicos (De los Ríos & Soto, 2009).

Se podría concluir que en ecosistemas de lagos salinos del norte de Chile, el patrón regulador de la distribución espacial de los crustáceos zooplanctónicos sería la conductividad y la salinidad (De los Ríos & Crespo, 2004). Mientras que los ecosistemas del norte y centro de la Patagonia (38-51° S) presentan como factor regulador la oligotrofia de los lagos, y finalmente en cuerpos lacustres del sur de la Patagonia (al sur de los 51° S) los principales factores reguladores serían la condición trófica y la conductividad (De los Ríos & Soto, 2009). La presencia de factores reguladores afecta la riqueza de especies de crustáceos

zooplanctónicos. Existe ausencia de aleatorizaciones en las asociaciones de especies en dos de las tres simulaciones (modelos fijo-fijo y fijo-proporcional). El modelo fijo-equiprobable se obtuvo como resultado la ausencia de factores reguladores, debido a la baja riqueza de especies en los sitios estudiados y la cantidad de especies repetidas en muchos sitios estudiados. Los gremios muestran la presencia de patrones de agrupamiento de especies de crustáceos zooplanctónicos, se debe a que estos comparten un mismo recurso. Por lo tanto, se puede concluir que el uso de modelos nulos basados en presencia y ausencia de especies a gran escala espacial, concordaría con los resultados expuestos por la literatura respecto a potenciales factores reguladores de las comunidades zooplanctónicas lacustres chilenas.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por el proyecto CDA-DGI-UCT 2007-01, y la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Católica de Temuco.

REFERENCIAS

- Campos H, J Arenas, W Steffen, C Román, & G. Agüero. 1982. Limnological study of lake Ranco (Chile): morphometry, physics and plankton. *Archiv für Hydrobiologie*, 94: 137-171.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1983. Limnological studies in lake Villarrica: morphometry, physics, chemistry and primary productivity. *Archiv für Hydrobiologie (Supplement)*, 4: 371-406.
- Campos, H. 1984. Limnological study of Araucanian lakes (Chile). *Verhandlungen International Vereinung fur Theoretische und Applied Limnologie* 22: 1319-1327.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1987a. Limnology of lake Riñihue. *Limnologia*, 18: 339-357.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1987b. Estudios limnológicos en el lago Caburgüa (Chile). *Gayana Bot.*, 44: 61-84.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1988. Limnological study of lake Llanquihue (Chile): morphometry, physics, chemistry and primary productivity. *Archiv für Hydrobiologie (Supplement)*, 81: 37-67.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1989. Estudios limnológicos en el lago Puyehue (Chile): morfometría, factores físicos y químicos, plancton y productividad primaria. *Medio Ambiente* 10: 36-53.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1990. Limnological study of lake Todos los Santos (Chile): morphometry, physics, chemistry and primary productivity. *Archiv für Hydrobiologie*, 117: 453-484.

- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1992a. Limnological study of lake Ranco (Chile). *Limnologica*, 22: 337-353.
- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra, & L. Zúñiga. 1992b. Limnological study of lake Rupanco (Chile): morphometry, physics, chemistry and primary productivity. *Archiv für Hydrobiologie* (Supplement), 90: 85-113.
- Campos, H., D. Soto, W. Steffen, O. Parra, G. Agüero & L. Zúñiga. 1994a. Limnological studies of Lake Toro (Chile) from Patagonian of South America. *Archiv für Hydrobiologie* (Supplement), 99: 199-215.
- Campos, H., D. Soto, W. Steffen, O. Parra, G. Agüero & L. Zúñiga. 1994b. Limnological studies of Lake Sarmiento (Chile); A subsaline lakes from Chilean Patagonian. *Archiv für Hydrobiologie* (Supplement), 99: 217-234.
- De los Ríos, P. & J. Crespo. 2004. Salinity effects on the abundance of *Boeckella popoensis* (Copepoda, Calanoidea) in saline ponds of the Atacama desert, northern Chile. *Crustaceana*, 77: 417-423.
- De los Ríos, P.. 2005. Richness and distribution of zooplanktonic crustacean species in Chilean Andes mountains and southern Patagonia shallow ponds. *Polish Journal of Ecology* 14: 817-822.
- De los Ríos, P. & D. Soto. 2007. Crustacean (Copepoda and Cladocera) zooplankton richness in Chilean Patagonian lakes. *Crustaceana*, 80: 285-296.
- De los Ríos, P. 2008. A null model for explain crustacean zooplankton species associations in central and southern Patagonian inland waters. *Anales del Instituto de la Patagonia* 36: 25-34.
- De los Ríos, P., Acevedo, P., Soto, D. & J. Norambuena. 2008. Efectos potenciales a largo plazo de los cambios climáticos y sus efectos en la diversidad de crustáceos de aguas continentales en el sur de la Patagonia (51 - 53°S, Chile). En: Volpedo, A. & Fernández, L. (eds) *Efectos de los cambios globales sobre la biodiversidad*: 219 - 231. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, CYTED, 291p.
- De los Ríos, P. & M. Romero-Mieres. 2009. Littoral crustaceans in lakes of Conguillio National Park (38°S, Araucanía Region, Chile). *Crustaceana*, 82: 117-119.
- De los Ríos, P. & D. Soto. 2009. Estudios limnológicos en lagos y lagunas del Parque Nacional Torres del Paine (51°S, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia*, 31: 63-71.
- De los Ríos-Escalante, P. 2010. Crustacean zooplankton communities in Chilean inland waters. *Crustaceana Monographs* 12: 1-109 p.
- De los Ríos, P., & G. Roa. 2010. Species assemblages of zooplanktonic crustaceans in mountain shallow ponds of Chile (Parque Cañi). *Zoologia Curitiba*, 27: 81-86.
- De los Ríos, P., A. Mancilla & M. Vega. 2010. Species co-occurrences based on a presence-absence null model for copepoda and cladocerans in Patagonia and Tierra del Fuego lakes and ponds. *Biologia, Bratislava*, 65: 1019-1027.
- Gliwicz, Z.M. 2003. *Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals*. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Alemania. 379 p.
- Gotelli, N.J. 2000. Null models of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81: 2606-2621.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2007. *Ecosim: Null Models Software for Ecology*, version 7.0, Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
- Menu-Marque, S., J.J. Morrone, & C. Locascio De Mitrovich. 2000. Distributional patterns of the South American species of *Boeckella* (Copepoda: Centropagidae): A track analysis. *Journal of Crustacean Biology* 20: 262-272.
- Modenutti, B.E., E.G. Balseiro, C.P. Quimaliños, D.A. Añón Suárez, M. Diéguez, & R.J. Albariño, 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes and Reservoirs Research and its Management*, 3: 179-186.
- Schmid-Araya, J & L.R. Zúñiga, 1992. Zooplankton community structure in two Chilean reservoirs. *Archiv für Hydrobiologie*, 123: 305-335.
- Soto, D. & L. Zúñiga. 1991. Zooplankton assemblages of Chilean temperate lakes: A comparison with North American counterparts. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 569-581.
- Soto, D., & P. De los Ríos. 2006. Trophic status and conductivity as regulators of daphnids dominance and zooplankton assemblages in lakes and ponds of Torres del Paine National Park. *Biologia, Bratislava*, 61: 541-546.
- Stone, L. & A. Roberts. 1990. The checkerboard score species distributions. *Oecologia*, 85: 74-79.
- Tiho, S. & G. Josens. 2007. Co-occurrence of earthworms in urban surroundings: A null model analysis of community structure. *European Journal of Soil Biology*, 43: 84-90.
- Tondoh, J.E. 2006. Seasonal changes in earthworm diversity and community structure in Central Côte d'Ivoire. *European Journal of Soil Biology*, 42: S334-S340.
- Vila, I. & H. Muhlhauser. 1987. Dinámica de lagos de altura, perspectivas de investigación. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 20: 95-103.
- Villalobos, L. 1999. *Determinación de la capacidad de carga y balance de fósforo y nitrógeno de los lagos Riesco, Los Palos y Laguna Escondida en la XI región*. Technical Report Fisheries Research Foundation - Chile, FIP - IT/97 - 39, 97 p.
- Villalobos, L., O. Parra, M. Grandjean, E. Jaque, S. Woelfl, & H. Campos. 2003a. A study of the river basins and limnology of five humic lakes on Chiloé Island. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 56-590.
- Villalobos, L., S. Woelfl, S., O. Parra, & H. Campos. 2003b. Lake Chapo: a base line study of a deep, oligotrophic North Patagonian lake prior to its use for hydroelectricity generation: II. Biological parameters. *Hydrobiologia* 510: 225-237.

- Villalobos, L. 2006. Estado de conocimiento de los crustáceos zooplantónicos dulceacuícolas de Chile. *Gayana*, 70: 31-39.
- Wölfel, S. 1996. *Untersuchungen zur Zooplanktonstruktur einschliesslich der mikrobiellen gruppen unter besonderer Berücksichtigung der mixotrophen ciliaten in zwei südchilenischen Andenfubseen*. 1-242. (Tesis de Doctorado, Universidad de Konstanz, Alemania)
- Woelfl, S. 2007. The distribution of large mixotrophic ciliates (Stentor) in deep North Patagonian lakes (Chile): first results. *Limnologica* 37: 28-36.
- Zuñiga, O., R. Wilson, F. Amat & F. Hontoria. 1999. Distribution and characterization of Chilean populations of the brine shrimp *Artemia* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca). *International Journal of Salt Lake Research*, 8: 23-40.

NOTA

El Apéndice 1 está disponible en la version digital de esta revista:
<http://investiga.uned.ac.cr/revistas/index.php/cuadernos>