

## Invertebrados bentónicos del Lago Cote, Costa Rica

Jeffrey Alejandro Sibaja-Cordero<sup>1</sup> & Gerardo Umaña-Villalobos<sup>1,2</sup>

1. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica.
2. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; jeffro@costaricense.cr; gumana@biologia.ucr.ac.cr

Recibido 11-VII-2006. Corregido 01-II-2008. Aceptado 03-III-2008.

**Abstract: Benthic invertebrates of Cote Lake, Costa Rica.** The benthic community of Lake Cote, a natural lake in Northwestern Costa Rica, was surveyed in two occasions (1/June and 28/August/2003) in order to determine possible gradients in community composition with depth, following a shore-center transect. In each opportunity, sediment samples were collected with an Ekman dredge at 10 stations ranging in depth from 1 to 12m. Two subsamples (500 $\mu$ m mesh screen), one to study macrofauna and the other to analyze sediment characteristics, were collected from each dredge. Meiofauna (between 500 and 63 $\mu$ m mesh screen) was collected with a core (area: 5.3 cm<sup>2</sup>, depth: 4cm) in the dredge sediment (only in the second visit). Benthic fauna subsamples were preserved in 5% buffered formalin in freshwater stained with Rose Bengal. There was a decrease in temperature with depth, and oxygen levels dropped below 1mg/l below 8m depth. The percent of silt and clay increased with depth, with some exceptions and the center of the lake. A total species richness of 13 taxa was found, including macrofauna (8 taxa) and meiofauna (7 taxa). Lake Cote resembles other tropical lakes in the presence of oligochaete worms and the dipterans *Procladius* (Chironomidae), *Tanytarsus* (Chironomidae) and *Chaoborus* (Chaoboridae). The meiofauna also included some Coleoptera and Acari. Benthic composition was associated with habitat parameters such as substrate granulometry, dissolved oxygen and depth. The low abundance of chironomids may reflect a poor nutrient accumulation on the bottom, caused by the continuous mixing of the water body. Chironomids of the macrofauna were found from the shore to 9m depth. On the other hand, meiofaunal stages were found at less than 9m of depth. *Chaoborus* larvae were found between 8 and 11m depth, caused by diurnal migration to the deeper zone in the lake. *Chaoborus* and fish species probably predate on oligochaetes and maintain the low abundance of these worms. The total abundance of the macrofauna reached a maximum at a mid depth, with diversity being greater at shallower depths. The mean density of the macrofauna was 326 individuals per m<sup>2</sup>, and the mean density of the meiofauna was lower, with two organisms per 10cm<sup>2</sup>. The distribution of the fauna was clumped, following a gradient with depth. Rev. Biol. Trop. 56 (Suppl. 4): 205-213. Epub 2009 June 30.

**Key words:** tropical limnology, benthos, tropical lakes, Neotropic, Costa Rica, Cote lake, *Chaoborus*, Chironomids, Costa Rica.

Las comunidades pertenecientes al bentos, son grupos de organismos que aprovechan la materia orgánica que se deposita en el fondo de los cuerpos de agua, y viven inmersos entre el sustrato. Como toda comunidad, se componen de especies que se han adaptado a vivir en ciertas condiciones ambientales, y por este motivo, su presencia y composición ha sido utilizada en el pasado para tipificar los lagos de acuerdo a su productividad (Schwoerbel 1993). No obstante, es un grupo de organismos que ha sido

poco estudiado en los lagos tropicales (Roldán 1992, Esteves 1998), pese a su importancia ecológica como procesadores de la materia orgánica que se deposita en el fondo.

Se ha tratado en diversas oportunidades de establecer la relación entre los factores físicos del medio, como tipo de sustrato, profundidad y otros, con la composición de especies. Para esto se trata de separar las diferentes comunidades por medios ecológicos de estudio, de acuerdo a los gradientes ambientales que se

pueden identificar a lo largo y ancho del fondo, esto por cuanto las especies pueden traslaparse formando continuos de distribución (Burd *et al.* 1990, Vargas 1987). Por las diferencias en las adaptaciones al medio y ciclos de vida, se recomienda trabajar los organismos del bentos por tamaños operacionales. De esta manera, la macrofauna son metazoos de más de 500µm de tamaño corporal, la microfauna tiene menos de 63µm de talla y la meiofauna son los organismos ubicados entre estas dos categorías (Vargas 1988).

En los ecosistemas lénticos de agua dulce, el bentos en general está constituido principalmente por larvas de insectos, oligoquetos, nemátodos, copépodos y pequeños protozoos (Kalf 2002). La composición de esta fauna es afectada directamente por factores asociados a la batimetría del lago (Goldman & Horne 1983). Una situación similar se presenta en Costa Rica para la comunidad de macrobentos del lago volcánico Cerro Chato, la cual es explicada por los cambios en las condiciones ambientales como lo son la profundidad en el lago y el sedimento, además de la materia orgánica (Jiménez & Springer 1994, 1996).

Exceptuando los trabajos en Cerro Chato (Jiménez & Springer 1994, 1996) y en la Lago

San Juan (Chirripó) (Gocke *et al.* 1981), la mayoría de los estudios en lagos de Costa Rica se han enfocado en las características y la biota de la columna de agua (Gocke *et al.* 1990, Umaña *et al.* 1999). Este trabajo pretende contribuir con la comprensión del bentos en lagos tropicales al brindar una descripción preliminar de la comunidad de invertebrados asociados al fondo del Lago Cote, Costa Rica. Se busca también explicar los cambios de la composición de organismos, según la ubicación en el lago estudiado y determinar las interacciones de estos invertebrados con las variables ambientales tomadas en cuenta.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se realizó en el lago Cote (650msnm), Costa Rica; ubicado entre los 84°52'26" y 84°56'46" W y en los 10°36'27" y 10°33'42" N. Posee una área de 198.3ha. y profundidad máxima de 15m, la precipitación anual es de 3 881mm. El lago es parte de un proyecto hidroeléctrico y está descrito en detalle en Rojas-Sáenz (1986) y Umaña *et al.* (1999).

Se trabajó las mañanas del 1° de junio y 28 de agosto del 2003. Se establecieron diez estaciones en el lago, localizadas según la Fig. 1;

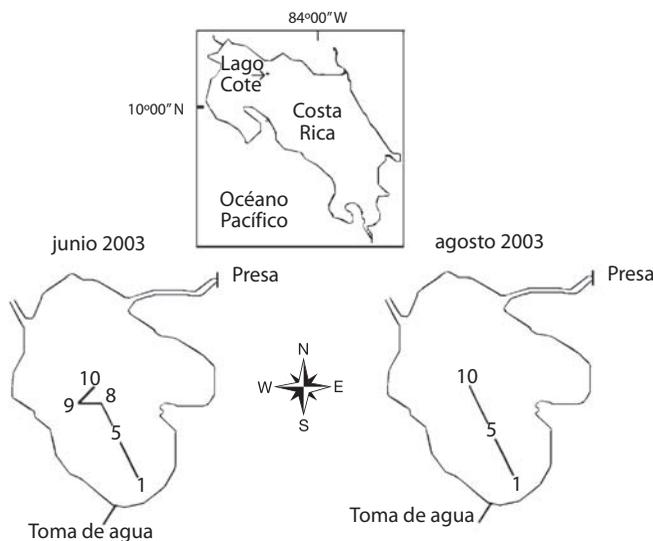


Fig. 1. Diagrama y ubicación del lago Cote, Costa Rica, se muestran las estaciones en su localización aproximada para cada visita.

siguiendo un gradiente de distancia desde la orilla y de profundidad. En cada estación se recolectó sedimento del fondo con una draga tipo Ekman (Jiménez & Springer 1996). En la primer visita se homogenizó el sedimento de la draga, agitando manualmente. Se recolectó en una bolsa plástica sellable, aproximadamente 300cm<sup>3</sup> de sedimento. En la segunda visita, el sedimento se recolectó de la draga introduciendo a 7.5cm de profundidad, dos barrenos de 18.86cm<sup>2</sup>; además se recolectó meiofauna de la draga con un barreno de 5.3cm<sup>2</sup> a 4cm de profundidad. El contenido de los barrenos se depositó en bolsas plásticas sellables (Vargas 1987, 1988). En ambas ocasiones las muestras en las bolsas se preservaron en agua dulce con formalina al 5% v/v, teñida con Rojo de Bengala (Vargas 1987).

En el laboratorio se lavó las muestras con agua dulce, y se pasaron a través de tamices. El de 500µm de abertura del poro se utilizó para retener la macrofauna. Para las muestras de meiofauna, primero se pasó por el tamiz de 500µm y después por el de 63µm (Vargas 1987, 1988). Los organismos se extrajeron del sedimento con la ayuda de un estereoscopio (30x) y se colocaron en viales con alcohol al 70%. La identificación de los invertebrados se hizo hasta el nivel taxonómico posible, mediante los procedimientos y guías de Pennak (1978) y Merrit & Cummins (1984).

También en cada estación se tomó una segunda muestra de la misma draga. El contenido de esta se secó (60°C), se homogenizó y se pesó una cantidad, para después lavarla a través del tamiz de 63µm. Por pérdida de peso, se obtuvo el porcentaje de limo y arcilla. La temperatura (°C) y el oxígeno disuelto (mg/L) en el agua sobre el fondo de cada estación se tomó con un oxigenómetro modelo YSI 51.

Se realizó un análisis gráfico directo de gradientes y se le sobrepuso símbolos para representar el valor numérico de cada variable abiótica y biótica. Esto permite mostrar si se notan patrones de configuración espacial de las variables (Jesse 1996, Krebs 1999). Para determinar la similitud de la macrofauna entre las estaciones, se utilizó el análisis de ordenación

Escalado Multidimensional (MDS) con el índice de Bray-Curtis en Systat 8.0® (Clarke & Warwick 1994). Se calculó el coeficiente de dispersión de los grupos taxonómicos encontrados en la macrofauna y de esta en general, el cual se puso a prueba con un Chi cuadrado (Krebs 1999). El mismo cálculo se hizo para la meiofauna total. Finalmente, se obtuvo el promedio con límites de confianza al 95% de individuos de macrofauna por m<sup>2</sup> y de meiofauna por 10cm<sup>2</sup>, para los datos de la segunda visita.

## RESULTADOS

En ambas visitas las variables ambientales cambiaron conforme aumentó la profundidad. La temperatura descendió rápidamente de la orilla a los 6m de profundidad, después varió menos de medio grado centígrado hasta el fondo (Fig. 2). El oxígeno disuelto sobre el sedimento, después de 8m de profundidad tuvo valores bajo 1.0mg/l (Fig. 3A y B). Este patrón se cumplió en ambas visitas, excepto para las estaciones 6 y 10 en junio (Fig. 3A). La variación en el porcentaje de limo y arcilla en el transecto fue inversa al oxígeno disuelto (Fig. 3). En ambas visitas, tanto la orilla como

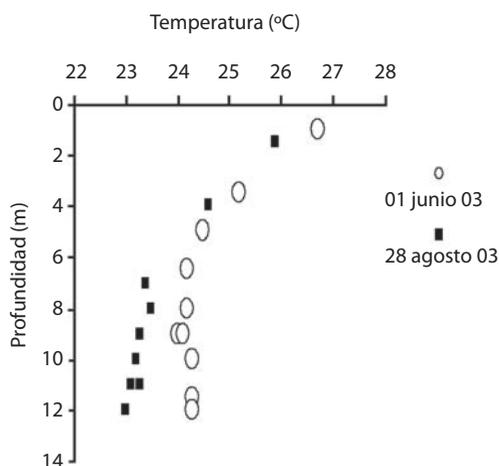


Fig. 2. Temperatura del agua sobre el sedimento según la profundidad de cada estación para las dos visitas al Lago Cote, Costa Rica.

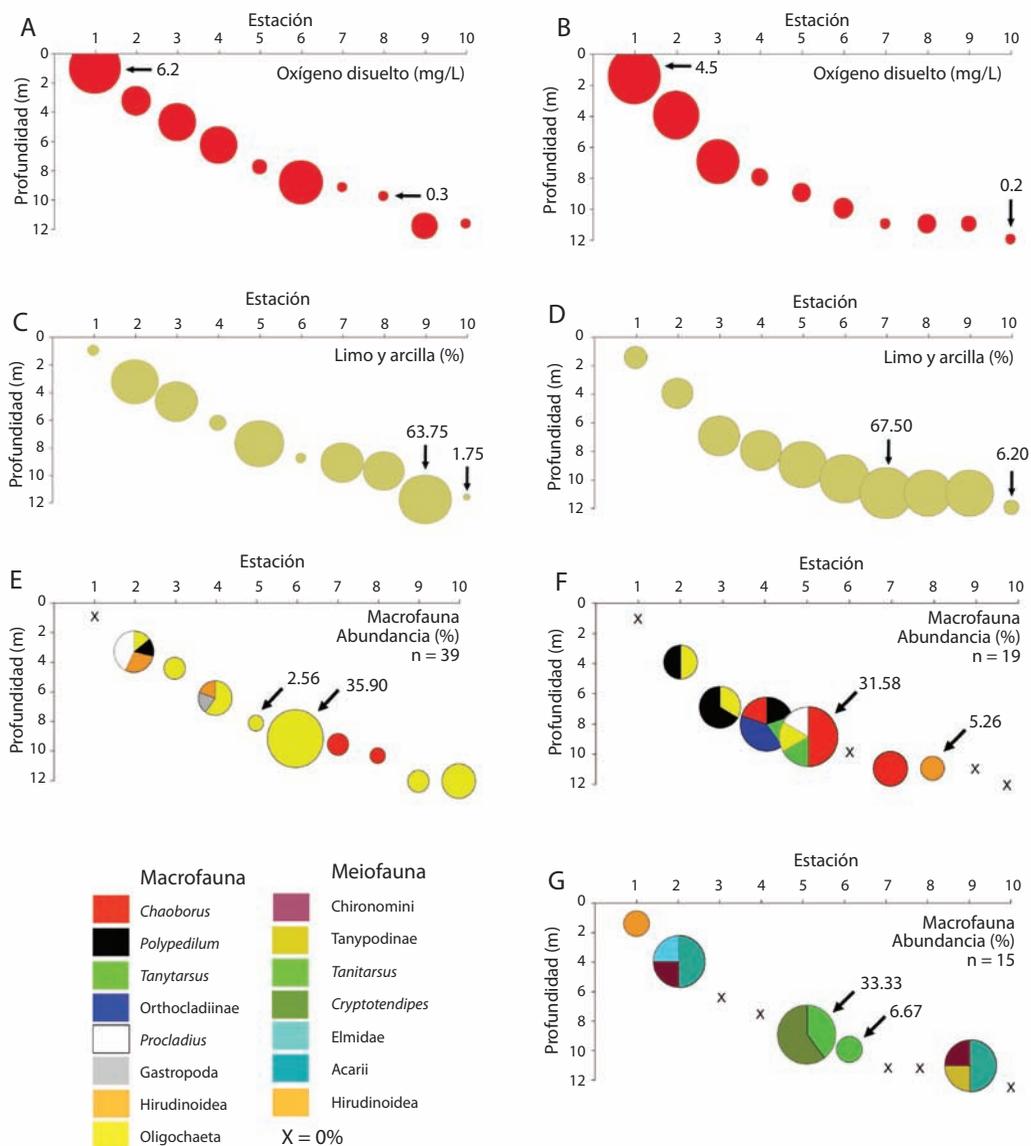


Fig. 3. Análisis directo de gradientes para las 10 estaciones del Lago Cote. (A, C y E): Junio 2003, (B, D, F y G): Agosto 2003. Las burbujas representan el valor numérico de las variables que indica cada gráfico y las flechas señalan los valores mínimo y máximo de estas.

la estación 10 resultaron poseer principalmente material arenoso (Fig. 3C y D).

En total se encontraron ocho taxa para la macrofauna, con larvas de Diptera (5), Annelida (2) y Gastropoda (1). En la meiofauna siete taxa fueron encontrados, constituidos por larvas de Diptera (4), larva de Coleoptera (1),

Annelida (1) y Acari (1), para un total de 13 grupos diferentes.

En la primer visita las estaciones con mayor abundancia fueron generalmente las más arenosas (Fig. 3E). En la segunda visita dicha concordancia no se halló en la distribución de la macrofauna y la de meiofauna (Fig.

3F y G). En ambas visitas la larva del género *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) se encontró desde los 8 hasta los 11m de profundidad. Los géneros *Polipedium* (Chironomidae: Chironomini) y *Procladius* (Chironomidae: Tanypodinae) aparecieron cercanos a la orilla en la primera visita, mientras en la segunda se les halló incluso a los 7 y 9m de profundidad (Fig. 3E y F). Las larvas del género *Tanytarsus* (Chironomidae: Tanytarsini) fueron halladas en la segunda visita entre los 8 y 9m en la macrofauna y la meiofauna, respectivamente. Los quironómidos de la macrofauna en general se presentaron desde la orilla hasta los 9m; mientras los de la meiofauna lo hicieron hasta el fondo del lago, pero no de forma continua (Fig. 3).

Los oligoquetos (Annelida) se encontraron a lo largo del transecto en la primera visita, pero en la segunda solo lo hicieron entre los 4 y 9m (Fig. 3E y F). Los anélidos de la Subclase Hirudinoidea estaban cerca de la orilla hasta los 6m en la primera visita. En la segunda visita se les encontró en la orilla como meiofauna y en el fondo del lago como macrofauna (Fig. 3).

En la Fig. 4 se muestra que las estaciones contiguas en el transecto, fueron la mayoría de las ocasiones más similares en la composición de su macrofauna, que las estaciones lejanas entre sí. De esta forma, hay una tendencia a la existencia de un gradiente desde las estaciones someras a las profundas. La riqueza varió en este sentido: en la primera visita el número de taxa se redujo con la profundidad y en la segunda visita el mayor número de grupos se dio a la mitad del transecto (Fig. 3 E y F).

Los oligoquetos en la primera visita fueron el grupo dominante y se distribuyeron de manera agregada. Este patrón de distribución también lo tuvieron los quironómidos en ambas visitas y la meiofauna total de la segunda visita (Cuadro 1). El resto de los taxa presentaron un patrón espacial aleatorio (Cuadro 1). La densidad promedio de macrofauna por m<sup>2</sup> se pudo calcular para la segunda visita y fue de 326 individuos con límites inferior y superior de 75 a 762 individuos. Para la meiofauna la densidad promedio en 10cm<sup>2</sup> fue de dos organismos con límites inferior y superior de cero a cuatro individuos.

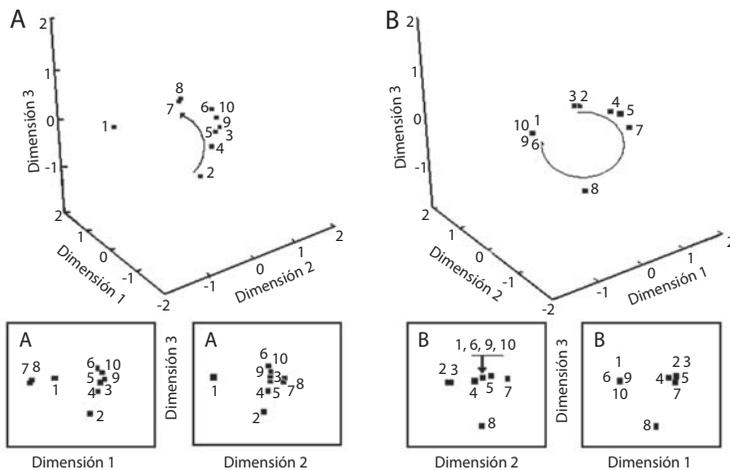


Fig. 4. Análisis Escalado Multidimensional (MDS) para mostrar la similitud (índice de Bray-Curtis), entre las estaciones con base a la macrofauna bentónica encontrada en el transecto estudiado. Lago Cote, Costa Rica. A) 01-Junio-2003 (Estrés: 0.04, variancia explicada: 99.3%) B) 28-Agosto-2003 (Estrés: 0.02, variancia explicada: 99.8%). La estación 1 es la más cercana a la orilla del lago. La flecha propone la dirección natural del gradiente esperado. Las figuras pequeñas al inferior, muestran otra versión gráfica del mismo análisis.

CUADRO 1

Porcentaje (%) de la abundancia total (n) de individuos y el coeficiente de dispersión (C.D.) para los organismos encontrados en el fondo del Lago Cote, Costa Rica

Organismos	Junio 2003		Agosto 2003	
	%	C.D.	%	C.D.
Chaoboridae	7.7	1.5 *	31.6	1.9 *
Chironomidae	10.2	4.0 **	47.3	2.1 **
Oligochaeta	71.8	6.4 **	15.8	0.8 *
Hirudinoidea	7.7	1.5 *	5.3	1.0 *
Gastropoda	2.6	1.0 *	-	-
Macrofauna Total	n=39	4.5 **	n=19	2.5 **
Meiofauna Total	-	-	n=15	2.7 **

\* Patrón de distribución aleatorio (C.D. < 1.99,  $\chi^2$ , p < 0.05).

\*\* Patrón de distribución agregado (C.D.  $\geq$  1.99,  $\chi^2$ , p  $\geq$  0.05).

## DISCUSIÓN

Los valores bajos de temperatura y oxígeno disuelto (Fig. 2 y 3) en la zona profunda, se deben a cierto grado de estratificación del lago (Umaña 2004). Como en otros lagos, la presencia de sedimentos finos se dio en mayor proporción en la zona profunda, debido a la menor resuspensión que ahí tiende a darse, comparado con otras áreas del lago (Kalff 2002). La contribución de material arenoso en varias estaciones, por ejemplo la 4 y 6 en la primera visita y la 10 en ambas visitas (Fig. 3C y D); reflejan cierta heterogeneidad de los sedimentos en este lago. El viento fuerte pudo haber movilizadado sedimento grueso al interior del lago. También, la gran precipitación pudo introducir material desde las laderas que bordean al lago, al igual que los ríos que entran a este cuerpo de agua (Rojas-Sáenz 1986). Los deslizamientos y derrumbes que se suelen dar en las paredes del fondo de los lagos, pueden ser otra causa (Hilton 1985).

En la macrofauna se encontraron ocho grupos taxonómicos en el Lago Cote, número bajo comparado con los 15 del Lago Cerro Chato, Costa Rica (que carece de ictiofauna) (Umaña & Jiménez 1995, Jiménez & Springer 1996), pero si se excluyen de este lago siete taxa restringidos a menos de 3m de profundidad,

la riqueza es similar a la del Lago Cote. Estas tienen en común la presencia de *Procladius*, *Tanytarsus*, *Chaoborus* y oligoquetos. Una fauna similar se presenta en el Lago George en Uganda (Payne 1986). Además, el número de 13 grupos taxonómicos del bentos en general del lago, se encuentra en el límite inferior del ámbito reportado por Lewis (1996) para lagos tropicales. Algunos autores han atribuido este bajo número para los lagos tropicales, a la inestabilidad del sedimento y el rápido consumo de oxígeno que se da en el fondo, no permitiendo la radiación de especies (Payne 1986, Lewis 1996).

La baja abundancia de quironómidos a lo largo del transecto en el Lago Cote (Fig. 3), puede deberse a la presencia de depredadores como los peces *Brycon guatemalensis* y *Astyanax aeneus* (Umaña 2004). Otra causa puede ser la continua mezcla de la columna de agua que se da en el lago (Umaña *et al.* 1999). Esto no permitiría la acumulación de nutrientes en el fondo, por lo que no sería posible mantener poblaciones abundantes de estos sedentívoros superficiales (López 1988). El cambio en el tamaño poblacional de quironómidos en el Lago Cerro Chato puede ejemplificar lo anterior. En noviembre estos insectos abundan en todo el piso del lago (Jiménez & Springer

1996). La mezcla de la columna de agua se da entre diciembre y enero (Umaña *et al.* 1999), por lo que se espera que los nutrientes del fondo se resuspendan (Kalff 2002). Después, en abril la población en gran parte del fondo del lago es mucho menos abundante (Jiménez & Springer 1996).

El desarrollo larval de quironómidos, coincide con estos eventos en la columna de agua. En lagos templados, durante la estratificación se dan altas densidades de larvas, que se alimentan del material nutritivo depositado (López 1988). Con la mezcla del lago la población se reduce al migrar muchos a profundidades menores para emerger (por lo tanto con mayor desarrollo) (Šapkarev 1980, Jonasson 1984). En el Lago Cote la baja abundancia puede deberse a una posible dinámica de desarrollo larval continua. Jiménez & Springer (1996) mencionan también movilización de larvas en desarrollo hacia aguas someras. En los datos del Lago Cote, esta distribución es apreciable en los tamaños de las larvas. Los quironómidos de la macrofauna se encontraron desde la orilla hasta los 9m de profundidad (Fig. 3) y fue posible identificarlos a nivel de género en su mayoría. En la meiofauna se encontró a *Tanytarsus*, la tribu Chironomini y la tribu Tanytopodinae incluso a profundidades menores de 9m (Fig. 3). Estos quironómidos de la meiofauna son generalmente estadios tempranos, que pasaran posteriormente a ser parte de la macrofauna (Kalff 2002).

Además de la distribución de quironómidos según la profundidad del lago, otros grupos también se encontraron solo en ciertas zonas. *Chaoborus* apareció en las estaciones entre los 8 y 11m de profundidad en ambas visitas (Fig. 3). Esto se esperaba por su comportamiento de migrar a las zonas más profundas del fondo de los lagos durante el día (Lamper & Sommer 1997, Kalff 2002).

Comparando los datos de abundancia de oligoquetos de ambas visitas con los del Lago Cerro Chato (Jiménez & Springer 1996); los primeros resultan muy bajos. Esto puede deberse a la ausencia de peces y de *Chaoborus* en el zooplancton del Lago Cerro Chato (Umaña &

Jiménez 1995). Howmiller (1977) menciona que la abundancia de oligoquetos se incrementa con la ausencia de *Chaoborus*, ya que dicho díptero puede depredar a estos gusanos. En el Lago Cote la depredación que hace *Chaoborus* en la zona profunda, puede ser la causa de que la mayoría de la población de oligoquetos se ubicara arriba de los 9m de profundidad en las dos visitas (Fig. 3).

En conclusión, se producen cambios en la composición de la comunidad bentónica desde las estaciones someras a las más profundas, principalmente en la macrofauna (Fig. 4). Este patrón se da por la tendencia en los grupos de invertebrados del lago a distribuirse a diferentes profundidades. En este caso los quironómidos lo hacen por las condiciones que ocupan para su crecimiento y la depredación por peces, *Chaoborus* lo hace por su comportamiento y los oligoquetos se ven influenciados por la depredación que realiza *Chaoborus* en la zona profunda del lago.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece la ayuda dada por Luis Rólier Lara en el trabajo de campo, también a José A. Vargas por su ayuda con el trabajo de laboratorio. Este trabajo fue posible gracias al proyecto No. 808-A2-524 del CIMAR, Universidad de Costa Rica, financiado por la Compañía Nacional de Fuerza y Luz, como parte del monitoreo del Lago Cote posterior al levantamiento de su nivel para la producción de energía eléctrica.

## RESUMEN

Se estudio la comunidad de invertebrados bentónicos del lago Cote (un lago natural), del Noroeste de Costa Rica en dos ocasiones (1° de junio y 28 de agosto del 2003). Se determinó la existencia de un gradiente debido a la profundidad (0 a 12m), siguiendo un transecto de diez estaciones, desde la orilla al centro del lago. Con una draga Ekman se recolectó sedimento del fondo en ambas ocasiones y se tomó una submuestra para analizar la macrofauna y otra para determinar las características del sustrato. En la segunda visita se recolectó meiofauna de la draga con un barreno (área: 5.3cm<sup>2</sup>, profundidad: 4cm).

Se preservó la fauna en agua dulce con formalina y rojo de Bengala. La temperatura descendió con la profundidad y el oxígeno disuelto se mantuvo bajo 1mg/l a más de 8m de profundidad. El limo y la arcilla se incrementó con la profundidad, excepto en el centro del lago. La riqueza fue de 13 taxa (macrofauna: 8 y meiofauna: 7). El lago es similar a otros lagos tropicales por presentar oligoquetos y los dípteros *Procladius*, *Tanytarsus* y *Chaoborus*. La meiofauna incluyó a Coleoptera y Acari. La baja abundancia de quironómidos (de la orilla a 9m) puede reflejar una baja acumulación de nutrientes en el sustrato, por la mezcla continua de la columna de agua. *Chaoborus* se presentó de 8 a 11m, debido a la migración diurna a la zona profunda del lago. *Chaoborus* y las especies de peces pueden estar deprestando la población de oligoquetos manteniendo una baja abundancia.

**Palabras clave:** limnología tropical, bentos, lagos tropicales, Neotrópico, Lago Cote, *Chaoborus*, Quironómidos, Costa Rica.

## REFERENCIAS

- Burd, B.J., A. Nemeč & R.O. Brinkhurst. 1990. The development an application of analytical methods in benthic marine infaunal studies. *Adv. Mar. Biol.* 26: 169-247.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1994. Change in Marine Communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Bourne, Bournemouth, Reino Unido.
- Esteves, F.A. 1998. Fundamentos de Limnología. Interciência, Rio de Janeiro, Brasil.
- Gocke, K., E. Lahman, G. Rojas & J. Romero. 1981. Morphometric and basic limnological data of Laguna Grande de Chirripó, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 29: 165-174.
- Gocke, K., W. Bussing & J. Cortés. 1990. The annual cycle of primary productivity in Laguna de Río Cuarto, a volcanic lake (maar) in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38: 387-394.
- Goldman, C.R. & A.J. Horne. 1983. *Limnology*. McGraw-Hill, Nueva York, EEUU.
- Hilton, J. 1985. A conceptual framework for predicting the occurrence of sediment focusing and sediment redistribution in small lakes. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1131-1143.
- Howmiller, R.P. 1977. On the abundance of Tubificidae (Annelida: Oligochaeta) in the profundal benthos of some Wisconsin lakes. *Amer. Midl. Nat.* 97: 211-216.
- Jesse, S. 1996. Demersal crustacean assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariable assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 115-134.
- Jímenez, C. & M. Springer. 1994. Vertical distribution of benthic macrofauna in a Costa Rican crater lake. *Rev. Biol. Trop.* 42: 175-179.
- Jímenez, C. & M. Springer. 1996. Depth related distribution of benthic macrofauna in a Costa Rican crater lake. *Rev. Biol. Trop.* 44: 673-678.
- Jonasson, P.M. 1984. Oxygen demand and long term changes of profundal zoobenthos. *Hydrobiologia* 115: 121-126.
- Kalff, J. 2002. *Limnology. Inland Water Ecosystems*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. Addison-Welsey, Nueva York, EEUU.
- Lampert, W. & U. Sommer. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. J.F. Haney (Trad.). Oxford University Press, Nueva York, EEUU.
- Lewis, W.M. 1996. Tropical Lakes: How Latitude Makes a Difference, p. 43-46. *In* F. Schiemer & K.T. Boland (eds.). *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Holanda.
- Lopez, G.R. 1988. Comparative ecology of the macrofauna of freshwater and marine muds. *Limnol. Oceanogr.* 33: 946-962.
- Merritt, R.W. & K.W. Cummings. 1984. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendal/Hunt, Iowa, EEUU.
- Payne, A.J. 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley, Nueva York, EEUU.
- Pennak, R. 1978. *Fresh Water Invertebrates of the United States*. Wiley, Nueva York, EEUU.
- Rojas-Sáenz, R.O. 1986. Proyecto Hidroeléctrico Cote. Estudio de reconocimiento. Tesis de licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Roldán-Pérez, G. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical*. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
- Šapkarev, J.A. 1980. Composition and variation of the bottom fauna in the sublittoral of the eutrophic lake Doiran (Macedonia, Yugoslavia), p. 195-201. *In* M.

- Dokulil, H. Metz & D. Jewson (eds.). Developments in Hydrobiology. Shallow Lakes. Contributions to their Limnology. Dr. W. Junk, Boston, EEUU.
- Schwoerbel, J. 1993. Einführung in die Limnologie. 7., vollständig überarbeitete Auflage. Gustav Fischer, Stuttgart, Alemania.
- Umaña, G. & C. Jiménez. 1995. The basic limnology of a low altitude tropical crater lake: Cerro Chato, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 43: 131-138.
- Umaña, G., K.A. Haberyan & S.P. Horn. 1999. Limnology in Costa Rica. *Limnol. Develop. Contr.* 2: 33-62.
- Umaña, G. 2004. Informe Final de Proyecto Monitoreo del Lago Cote antes, durante y después del levantamiento de su nivel para producción de energía eléctrica. CIMAR, Universidad de Costa Rica. No. 808-A2-524. Mimeografiado.
- Vargas, J.A. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Rev. Biol. Trop.* 35: 229-316.
- Vargas, J.A. 1988. A survey of the meiofauna of an Eastern Tropical Pacific intertidal mud flat. *Rev. Biol. Trop.* 36: 541-544.

