



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**EL HOLOCENO TARDÍO EN EL LAGO LACANDÓN (CHIAPAS,  
MÉXICO): CLADÓCEROS COMO INDICADORES DE LAS  
DINÁMICAS AMBIENTALES.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**MARÍA YOSAHANDY VÁZQUEZ MOLINA**



**DIRECTOR DE TESIS: DR. YOHAN ALEXANDER  
CORREA METRIO**

**2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de datos del Jurado

### 1.- Datos del Alumno

Vázquez

Molina

María Yosahandy

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

305034104

### 2.- Datos del tutor

Dr.

Yohan Alexander

Correa

Metrio

### 3.- Datos de sinodal 1

Dr.

José Román

Latournerié

Cervera

### 4.- Datos del sinodal 2

Dra. Liseth Carolina

Pérez

Alvarado

### 5.- Datos del sinodal 3

Dra. Blanca Lucía

Prado

Pano

### 6.- Datos del sinodal 4

Dra. María Susana

Sosa

Nájera

### 7.- Datos del trabajo escrito

El Holoceno tardío en el Lago Lacandón (Chiapas, México): Cladóceros como indicadores de las dinámicas ambientales.

70pp

2015

*“La ignorancia afirma o niega rotundamente; la Ciencia duda.”*

*Francois Marie Arouet Voltaire*

## Dedicatoria

*A mis padres por ser el pilar fundamental en todo lo que soy, en toda mi educación, tanto académica, como de la vida, por su incondicional apoyo perfectamente mantenido a través del tiempo, por la confianza y libertad que me dieron para decidir mi camino.*

*A mis hermanos Esteban y Fabrizio por siempre apoyarme en las buenas y en las malas.*

## **Agradecimiento Académico**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por todos los beneficios, conocimientos y oportunidades que me ha brindado en mi formación académica.

A la Facultad de Ciencias que ha sido mi casa de estudios en los últimos años y me brindó la oportunidad de integrar el conocimiento y el pensamiento crítico, no pude escoger mejor facultad ni más bella profesión.

Al mi tutor el Dr. Alexander por darme la oportunidad de trabajar con él, por su paciencia, dedicación, confianza y su invaluable apoyo en la elaboración de esta tesis. Gracias por esos consejos y gratos momentos dentro y fuera del laboratorio.

A la Dra. Edyta Zawisza por las enseñanzas en el trabajo de laboratorio y la identificación de cladóceros fósiles, por resolver mis dudas aún a distancia y sobre todo por la amabilidad que siempre tuvo conmigo.

A mis sinodales la Dra. Liseth Pérez, Dr. José Román Latournerié, Dra. María Susana Sosa y Dra. Blanca Prado, que se tomaron el tiempo necesario para enriquecer este trabajo y poderlo concluir satisfactoriamente.

A la Dra. Socorro Lozano y a la Dra. Margarita Caballero por las facilidades brindadas en la fase experimental de este proyecto.

Al Dr. Priyadarsi Roy por el apoyo en los análisis de Susceptibilidad Magnética, en el laboratorio de Paleoambientes de la UNAM.

Al Dr. Francisco Romero y su grupo de trabajo por el apoyo en el análisis de Fluorescencia de Rayos X en el laboratorio de Geoquímica Ambiental de la UNAM.

A la Comunidad Lacandona de Nahá, en especial a Miguel García y al ejido Lacandón por las facilidades brindadas para poder realizar este trabajo.

Este trabajo se llevó a cabo con el apoyo financiero del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Del Proyecto PAPIIT IA100714 “Historia de la vegetación y el clima de la Selva Lacandona, Chiapas durante los últimos 10,000 años”

Del proyecto CONACYT 167621 “El Cuaternario tardío en el Centro de México: Estimación cuantitativa y meta-análisis de cambios climáticos inferidos de secuencias lacustres”.

Y de proyecto PAPIIT IN109012 “Dinámica de la vegetación en la cuenca de México durante el penúltimo ciclo glacial, el registro palinológico de Chalco”.

## **Agradecimientos personales**

A todas aquellas personas que directa e indirectamente han vivido conmigo la realización de esta tesis.

A toda mi familia, tías, tíos, a mi abuelita Cristi, mis abuelos Aurelio y Mario que siempre tiene los mejores deseos para que continúen mi camino. En especial quiero agradecer a mi tía Paty que me ha apoyado en las buenas y en las malas, gracias por esos meses de “alojo”, por los paseos de fines de semana, por aguantar mis quejas y sobre todo por la disposición que ha tenido conmigo.

A Guilmar por todas las locuras que compartimos, por las noches de diversión y baile, gracias por aguantar mis bromas y ser mi pequeña prima rara, te quiero.

A mis amigos y colegas del grupo de trabajo: Ale, Mine. Ceci, Day, Esme, Juan Felipe, Roberto, Juan Carlos, Alejandro, gracias por toda la ayuda y la retroalimentación académica, he aprendido mucho de ustedes, gracias por todos los momentos divertidos que hemos pasado, dentro y fuera del laboratorio, gracias por estar ahí y por formar un bonito equipo de trabajo, ¡los quiero niños proxy!.

A Vale Nuñez y Karina Cruz por ser grandes personas y sobre todo unas súper amigas, gracia por todas sus enseñanzas, por los consejos, las noches de desvelos, por siempre darse un tiempo para apoyarme, porque siempre tienen las mejores vibras para salir adelante, por tantas cosas vividas en este largo camino, gracias por ser amigas incondicionales, las quiero mucho.

Por último y no menos importante quiero agradecer de forma especial a Alejandra por todo el apoyo incondicional, por todos los viajes y las experiencias que compartimos en esta etapa universitaria, por aguantar mis locuras y mis tristezas, gracias por ser una excelente compañera, amiga y colega.

## Índice

Apéndice de figuras

Apéndice de tablas

Resumen .....	- 1 -
1. Introducción.....	- 3 -
2. Marco Teórico.....	- 6 -
2.1 Taxonomía .....	- 6 -
2.2 Morfología de los cladóceros.....	- 8 -
2.3 Biología.....	- 10 -
2.3.1 Reproducción .....	- 10 -
2.3.2 Hábitat y alimentación .....	- 12 -
2.3.3 Ecología .....	- 13 -
2.4 Geoquímica de sedimentos .....	- 17 -
3. Antecedentes.....	- 18 -
3.1 Estudios actuales de cladóceros en México .....	- 18 -
3.1.1 El estudio de cladóceros fósiles en México.....	- 19 -
3.2 Reconstrucciones ambientales del Holoceno tardío en el sur de México.....	- 20 -
4. Justificación .....	- 22 -
5. Objetivo .....	- 23 -
6. Área de estudio.....	- 24 -
7. Metodología .....	- 27 -
7.1 Trabajo de campo .....	- 27 -
7.2 Trabajo de laboratorio .....	- 28 -
7.2.1 Cronología .....	- 29 -
7.2.2 Análisis de Cladóceros.....	- 30 -
7.3 Análisis geoquímico y susceptibilidad magnética.....	- 32 -
7.4 Análisis estadístico .....	- 32 -
8. Resultados .....	- 34 -

8.1 Perfil litológico .....	- 34 -
8.2 Modelo de edad .....	- 35 -
8.3 Análisis de Cladóceros fósiles .....	- 37 -
8.4 Análisis estadístico .....	- 38 -
8.5 Zonación del diagrama de cladóceros .....	- 42 -
8.6 Geoquímica de sedimentos y susceptibilidad magnética.....	- 46 -
9. Discusión.....	- 51 -
10. Conclusiones.....	- 56 -
11. Bibliografía.....	- 58 -

## Listado de figuras

<b>Figura 1.</b> Forma del cuerpo de los cladóceros y las ornamentaciones que puede presentar el caparazón. ....	- 9 -
<b>Figura 2.</b> Ciclo de vida de un cladóceros.....	- 11 -
<b>Figura 3.</b> Zonación de un cuerpo de agua donde se muestran los diferentes tipos de hábitats.....	- 12 -
<b>Figura 4.</b> Localización del estado de Chiapas dentro de la República Mexicana .....	- 24 -
<b>Figura 5.</b> Localización geográfica de las Montañas del Oriente.....	- 25 -
<b>Figura 6.</b> Lago Lacandón.....	- 27 -
<b>Figura 7.</b> Plataforma usada para la extracción de núcleos de sedimento. ....	- 28 -
<b>Figura 8.</b> Núcleo LAC12-I sub-muestreado en el laboratorio.....	- 29 -
<b>Figura 9.</b> Partes más importantes del cuerpo de un cladóceros usadas para la identificación de los restos en los sedimentos. ....	- 31 -
<b>Figura 10.</b> Columna litológica del Lago Lacandón, Chiapas. ....	- 34 -
<b>Figura 11.</b> Modelo cronológico de la secuencia sedimentaria LAC12-I.. ....	- 36 -
<b>Figura 12.</b> Ordenación de las especies en el plano definido por los Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) del registro del Lago Lacandón, Chiapas. ....	- 39 -
<b>Figura 13.</b> Ordenación de las muestras en el plano definido por los Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) del registro del Lago Lacandón, Chiapas..-	- 40 -

**Figura 14.** Representación estratigráfica de los Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) del registro del Lago Lacandón, Chiapas. .... - 41 -

**Figura 15.** Diagrama de la abundancia de las especies de cladóceros presentes en el núcleo sedimentario en el Lago Lacandón, Chiapas. .... - 44 -

**Figura 16.** Concentraciones de los elementos medidos en la secuencia sedimentaria LAC12-I. .... - 47 -

**Figura 17.** Representación del Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables geoquímicas ..... - 49 -

**Figura 18.** Relación lineal entre Fe vs. Susceptibilidad magnética (SM).. ..... - 50 -

**Figura 19.** Diagrama donde se observan las cinco zonas ecológicas de las especies de cladóceros, las concentraciones geoquímicas y las propiedades magnéticas del registro sedimentario LAC12-I. .... - 54 -

## Listado de Tablas

<b>Tabla 1.</b> Preferencias ecológicas de las especies de cladóceros.....	- 14 -
<b>Tabla 2.</b> Fechas de radiocarbono y tasas de sedimentación del Lago Lacandón .....	- 35 -
<b>Tabla 3.</b> Familias y especies de cladóceros presentes en el registro fósil del Lago Lacandón, Chiapas.....	- 37 -
<b>Tabla 4.</b> Valores de los ejes obtenidos en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).....	- <b>38</b> -
<b>Tabla 5.</b> Concentraciones mínimas, máximas, promedio y desviación estándar (SD) de los elementos medidos en la secuencia sedimentaria LAC12-I .....	- <b>46</b> -
<b>Tabla 6.</b> Análisis de Componentes Principales (PCA) de las concentraciones elementales y propiedades magnéticas de la secuencia sedimentaria LAC12-I. ....	- 48 -

## Listado de Laminas

<b>Lamina 1.</b> Especies de cladóceros fósiles presentes en el núcleo sedimentario del lago Lacandón. ....	- <b>45</b> -
---	---------------

## Resumen

La relevancia de este proyecto surge de dos aspectos asociados a la falta de información: i) actualmente se carece de información paleoambiental y paleoclimática para el sur de México y ii) la escasez de reconstrucciones basadas en cladóceros fósiles en la zona Neotropical. Este estudio aporta información sobre los cambios climáticos locales y las respuestas de los ecosistemas acuáticos de la región sur de México a estos, además el desarrollo de la aplicación de los cladóceros como indicadores, una herramienta útil en la reconstrucción de la historia ambiental de México tropical.

El trabajo presenta una reconstrucción paleoambiental durante el Holoceno tardío (~3,620 años AP) en el Lago Lacandón (545 msnm), Chiapas, México. Para este fin se recuperó una secuencia sedimentaria en la parte central del lago y se utilizaron cladóceros fósiles como bioindicadores de fluctuaciones ambientales, susceptibilidad magnética y geoquímica de sedimentos. El conjunto de cladóceros fósiles comprendió 16 especies pertenecientes a 2 familias: Bosminidae (3 especies) y Chydoridae (13 especies). Cinco zonas fueron identificadas en el perfil sedimentario considerando el recambio de especies y del comportamiento de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) en sentido estratigráfico.

Los resultados muestran que entre ~3,620 y ~2,900 años AP el lago era inestable, dominando las condiciones climáticas regionales secas caracterizadas por la alta abundancia de especies litorales y altas concentraciones de Ca. En el periodo comprendido entre ~2,900 y ~2,400 se registró un descenso de la abundancia de especies de cladóceros, sugiriendo un aumento en la humedad, así mismo, los indicadores geoquímicos (Ti, Fe y susceptibilidad magnética) mostraron un aumento en el aporte de partículas alóctonas al lago por procesos erosivos imposibilitando la permanencia de comunidades de cladóceros. Entre ~2,400 y ~1,900 años AP, aumentó la riqueza y abundancia de cladóceros, especialmente existe un incremento de las especies planctónicas, las altas concentraciones de Fe y susceptibilidad magnética sugieren un

período de mayor humedad y un aumento rápido del nivel del lago. Para los periodos comprendidos entre ~1,900 y ~1,400 años AP y entre ~1,400 años AP y al presente se observa una menor variabilidad climática dominada por condiciones de humedad hasta ~500 años AP.

La evolución del lago Lacandón en base al análisis de las comunidades de cladóceros fósiles, la geoquímica de sedimentos y la susceptibilidad magnética mostró que las fluctuaciones ambientales son probablemente resultado de los cambios en el régimen regional de humedad, afectando directamente a las comunidades de cladóceros que habitaron en el lago lo cual permitió la reconstrucción de perturbaciones ambientales durante el Holoceno tardío.

## 1. Introducción

En los últimos años la preocupación por el problema del cambio climático global ha ocasionado que aumente en gran medida la cantidad de estudios paleoclimáticos basados en registros sedimentarios de lagos (Arche, 2010). Este tipo de estudios se han consolidado como una herramienta eficaz de reconstrucción de la evolución climática del planeta debido a la respuesta que los sistemas muestran frente a cambios ambientales exogénicos, misma que queda reflejada en los sedimentos (Arche, 2010). Los estudios realizados con análisis de sedimentos continentales ofrecen evidencias que indican que a lo largo de la historia del planeta han ocurrido cambios climáticos a diferentes escalas de tiempo (Delcourt y Delcourt, 1983; Delcourt et al., 1982, 1987). Estos estudios han generado hipótesis y conceptos que tratan de explicar e interpretar dichos eventos.

Uno de estos eventos ha sido el período en el cual el incremento de temperaturas consolidó una época cálida identificada como un período interglacial conocido como el Holoceno (Cronnin, 1999). Dentro de la estratigrafía geológica, el Holoceno (~11,500 años) es considerado una época, y representa el intervalo con mayor inestabilidad climática a lo largo de la historia de la Tierra (COHMAP, 1988). Esta época podría dividirse informalmente en tres sub-periodos; i) Holoceno temprano (~11,000 a ~ 8,000 años AP), en el cual la insolación de verano en el hemisferio norte fue alta, ocasionando que la temperatura en verano fuera de 2 a 4°C mayor que la actual; ii) Holoceno medio (~ 8,000 a ~ 4,000 años AP), donde se presentó una reducción de la humedad en el hemisferio norte, probablemente derivada de una disminución sustancial de la insolación de verano; y por último, iii) el Holoceno tardío (~ 4,000 años AP al presente), donde las condiciones comienzan a estabilizarse, aunque aún persisten condiciones generalizadas de aridez en muchas regiones (Cronnin, 1999).

Para estudiar la variabilidad climática en tiempos prehistóricos se utilizan y analizan los registros sedimentarios de los lagos, los cuales se abordan a través de la paleolimnología, disciplina que se encarga del estudio de la evolución de los sistemas

acuáticos a través de evidencia recabada a partir de núcleos de sedimentos, lo que permite estudiar las condiciones ambientales del pasado, incluyendo los cambios climáticos y el impacto humano (Caballero et al., 2013; Delcourt et al., 1986, 1997; Bradley, 2015). La materia que se deposita puede tener su origen dentro (autóctono) o fuera (alóctono) del lago (Brenner, et al., 2002; Birks y Birks, 1980; Bradley, 2015). Los materiales que componen estos sedimentos pueden ser utilizados en la reconstrucción de cambios ambientales del pasado, a través de diversos *proxies* o indicadores indirectos. Los indicadores pueden ser de origen no biológicos (e.g. susceptibilidad magnética, geoquímica sedimentaria, análisis mineralógico, entre otros) o biológicos (e.g. polen, diatomeas, ostrácodos, cladóceros, quironomidos). Los bioindicadores han sido empleados con éxito para inferir cambios en temperatura, salinidad, contenido de nutrientes, pH, entre otras variables, dentro de una cuenca (Smol et al., 2001).

Los cladóceros, constituyen un grupo taxonómico que ha sido usado de manera recurrente en la reconstrucción del pasado en latitudes altas (e.g. Sinev et al., 2013; Cuna et al., 2014). Conforman un grupo de crustáceos de tamaño pequeño ( $\leq 3\text{mm}$ ), los cladóceros se encuentran principalmente en aguas dulces y se distribuyen en el fondo o en las zonas litorales de los cuerpos de agua. A diferencia de otros crustáceos, los cladóceros poseen un caparazón bivalvo que cubre sus apéndices dejando fuera solamente las antenas que utilizan para la locomoción (Elías-Gutiérrez et al., 2008). Gracias a su eficiente reproducción (tanto partenogénica como gametogénica), los cladóceros son capaces de responder rápidamente a cambios ambientales (Frey, 1960). Su presencia y abundancia están determinadas principalmente por condiciones ambientales específicas, tales como temperatura, pH, conductividad, concentración de nutrientes, oxígeno disuelto, entre otras. De esta manera, este grupo representa uno de los mejores indicadores de cambios en los niveles tróficos (Elías-Gutiérrez et al., 2004).

El exoesqueleto de los cladóceros está compuesto por quitina, lo que permite su preservación en los sedimentos lacustres entre cientos y miles de años. El estudio de las comunidades fósiles de cladóceros en las secuencias sedimentarias permite un seguimiento de la historia ambiental de los cuerpos de agua e inclusive de la cuenca, en

escalas geográficas que varían entre local y regional. El estudio de estos organismos y los cambios en la abundancia de las especies fósiles permiten la reconstrucción de diversos eventos y perturbaciones ambientales, de origen natural o antropogénico, que afecta a los lagos (Smol et al., 2001).

La Selva Lacandona en Chiapas, México, posee una gran cantidad de lagos particularmente en elevaciones medias (500 ~1,500 msnm). La región se caracteriza por su alta biodiversidad (Rzedowski, 1996) y se considera como un sitio propicio para realizar investigaciones paleolimnológicas. Estas investigaciones contribuyen a la reconstrucción de la historia ambiental durante el Holoceno tardío en la región, donde el clima se ha caracterizado por presentar alta variabilidad ambiental a través del Holoceno con oscilaciones caracterizadas por diversas escalas temporales y geográficas (Dominguez-Vazquez e Islebe, 2008; Curtis et al., 1995; Franco-Gaviria, 2014; Díaz-Alvarez, 2015).

El presente trabajo tuvo como objetivo obtener datos de cladóceros fósiles y geoquímicos contenidos en los sedimentos del lago Lacandón, Chiapas, los cuales proporcionaron información del contexto climático y la historia evolutiva del lago durante los últimos ~3,620 años. AP.

## 2. Marco Teórico

### 2.1 Taxonomía

Estos microcrustáceos constituyen un grupo monofilético, y son un importante componente de la comunidad zooplanctónica de los sistemas acuáticos epicontinentales (Elias-Gutierrez et al., 2008). En la actualidad se conocen aproximadamente 620 especies a nivel mundial y se considera que alrededor de 200 se distribuyen en la región Neotropical (Forró et al., 2008). Solamente en México se conocen alrededor de 160 especies (Cervantes-Martínez y Gutiérrez-Aguirre, 2012) pero no existe un estimado sobre el número exacto de especies en el resto de la región Neotropical.

La clasificación más reciente propuesta por Ahyong (2011) es la siguiente:

Subfilum Crustacea Brünnich, 1772

Clase Branchiopoda Latreille, 1817

Subclase Phyllopoda Preuss, 1951

Orden Diplostraca Gerstaecker, 1866

Suborden Cladocera Latreille, 1829

Infraorden Ctenopoda Sars, 1865 (2 familias)

Familia Holopediidae Sars, 1865 (1 género, 3 spp.)

Familia Sididae Baird, 1850 (7 géneros, 47 spp.)

Infraorden Anomopoda Stebbing, 1902 (12 familias)

Familia Acantholeberidae (1 género, 1 sp.)

Familia Bosminidae Baird, 1845 (2 géneros, 14 spp.)

Familia Chydoridae Stebbing, 1902 (49 géneros, 269 spp.)

Familia Daphniidae Straus, 1820 (5 géneros, 121 spp.)

Familia Dumontidae (1 género, 1 sp.)

Familia Eurycercidae (1 género, 8 spp.)

Familia Gondwanotrichidae Van Damme, Shiel & Dumont, 2007 (1 género, 1 sp.)

Familia Ilyocryptidae (1 género, 28 spp.)

Familia Macrothricidae Norman & Brady, 1867 (11 géneros, 60 spp.)

Familia Moinidae (2 géneros, 29 spp.)

Familia Neothricidae (1 género, 3 spp.)

Familia Ophryoxidae (2 géneros, 3 spp.)

Infraorden Onychopoda Sars, 1865 (3 familias)

Familia Cercopagididae Mordukhai-Boltovskoi, 1968 (2 géneros, 13 spp.)

Familia Podonidae Mordukhai-Boltovskoi, 1968 (7 géneros, 17 spp.)

Familia Polyphemidae Baird, 1845 (1 género, 13 spp.)

Infraorden Haplopoda Sars, 1865 (1 familia)

Familia Leptodoridae Lilljeborg, 1900 (1 género, 1 sp.)

## **2.2 Morfología de los cladóceros**

Los cladóceros se caracterizan por la presencia de uno ojo grande y por un caparazón bivalvo quitinoso, el cual puede variar de redondo a ovalado, y cubre el cuerpo débilmente segmentado. El caparazón es transparente y en algunas especies se presentan estrías (Fig. 1-A), espinas, orificios, hexágonos o retículas, mismos que sirven como características diagnósticas para su identificación taxonómica a nivel especie (Korosi y Smol, 2012). La mayoría de los cladóceros miden entre 0.5 - 3 mm de longitud. El caparazón se une al escudo cefálico por la línea ecdistal, que es la región donde se separan ambas partes cuando ocurre la muda.

La parte posterior del cuerpo se compone del tórax. Dentro del caparazón se localiza un abdomen, el cual termina en un par de garras que pueden llegar a salir del caparazón (postabdomen). Varias especies poseen una extensión rígida del caparazón y es posible encontrar espinas cerca de la base de las segundas antenas, dientes o una larga cola al final del caparazón (Dodson y Frey, 2001). La posición anatómica (Fig. 1-B) de cada apéndice se presenta en el siguiente orden:

### **Cabeza**

- Anténulas: cilíndricas, uni o bi-segmentadas.
- Antenas: bien desarrolladas, su función principal es la locomoción.
- Mandíbula: apéndice bucal especializado para moler con movimiento rotatorio o de balanceo.

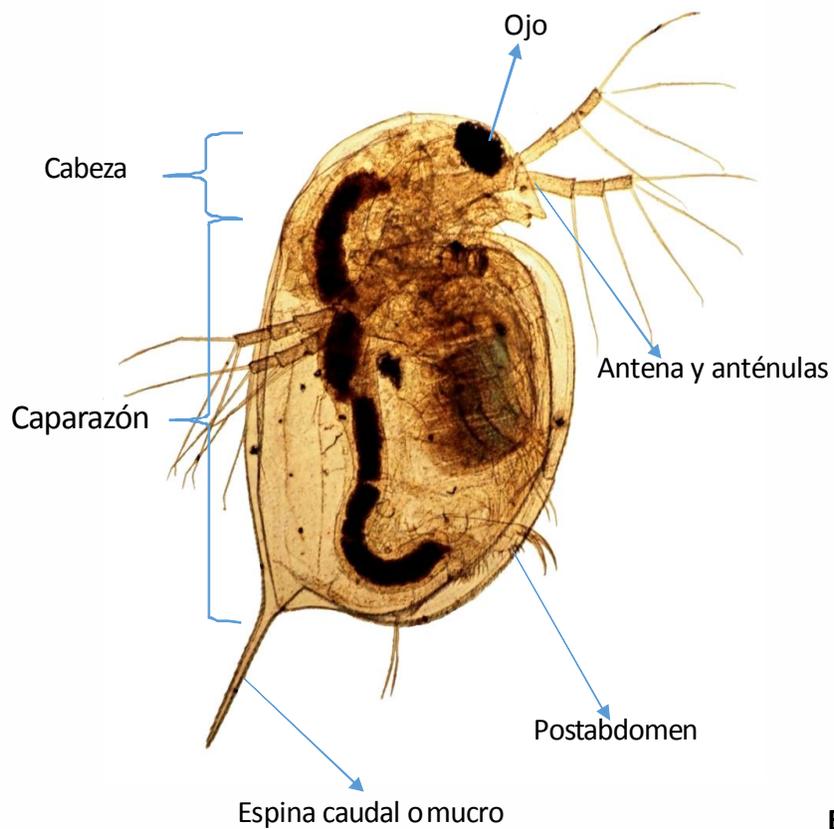
### **Tórax**

- Apéndices torácicos: el número de apéndices torácicos es variable entre órdenes y depende del número de segmentos en el cuerpo. Es una característica importante para diferenciar morfológicamente a nivel de infraorden.

Forma ovalada del cuerpo.

Ornamentaciones que se presentan en el caparazón de los cladóceros.

Forma redonda del cuerpo.



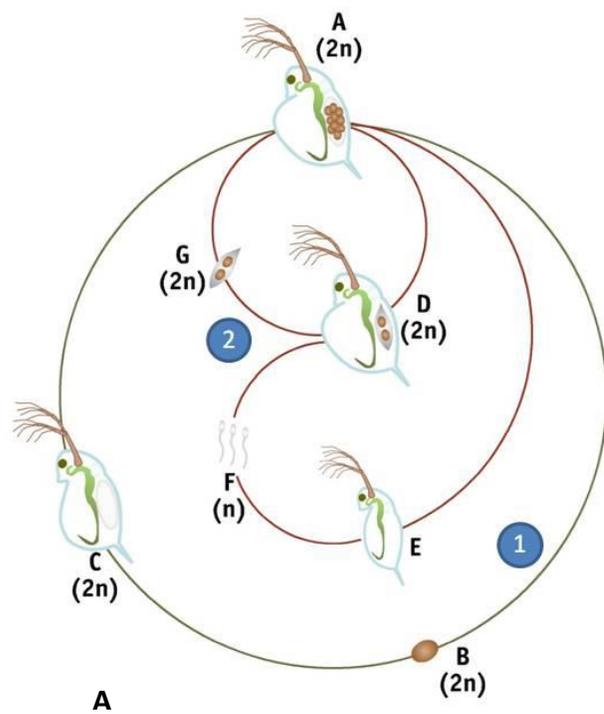
**Figura 1.A)** Forma del cuerpo de los cladóceros y las ornamentaciones que puede presentar el caparazón, las cuales ayudan a su identificación (modificado de Van Damme, 2010). **B)** Morfología general de un cladóceros y posición anatómica de las principales estructuras (tomada de <http://picturequotes.info/images/go-back-gallery-for-daphnia-magna-size.>)

## **2.3 Biología**

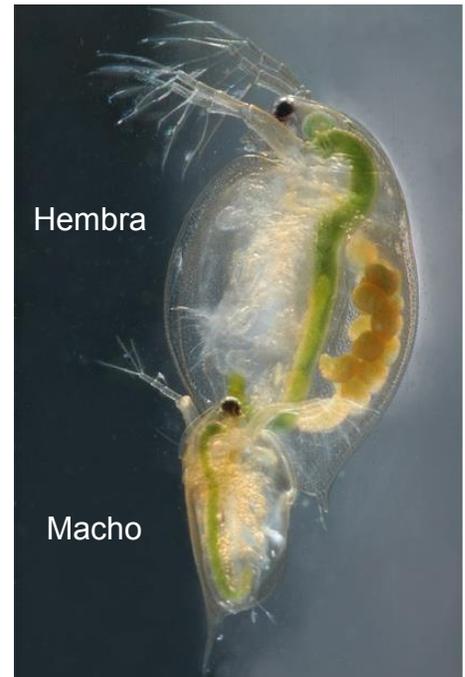
### **2.3.1 Reproducción**

Los cladóceros presentan dimorfismo sexual. La hembra es generalmente más grande que el macho, siendo el macho de *Daphnia magna* el más estudiado (Fig. 2-A). La reproducción puede ser partenogénica y gametogénica (Fig. 2-A). En el primer caso existe una intensa producción de hembras de origen vivíparo, es decir hembras dan origen a otras hembras idénticas con la ausencia de machos. Esto generalmente ocurre a un ritmo acelerado (Fig.2-A).

En momentos en que las condiciones ambientales son desfavorables, las hembras producen crías de ambos sexos mediante partenogénesis. La fecundación tiene como resultado hembras con huevos de resistencia llamados “efipios”, los cuales descienden al fondo del lago donde permanecen hasta que las condiciones se tornan favorables para la iniciación de una nueva etapa partenogenética (Ramírez, 1981). No existe una etapa naupliar. Las crías nacen con un conjunto completo de apéndices y un caparazón bien desarrollado. Este constituye un modo muy eficaz de reproducción que representa una respuesta muy rápida de las comunidades a los cambios ambientales (Dodson y Frey, 2001).



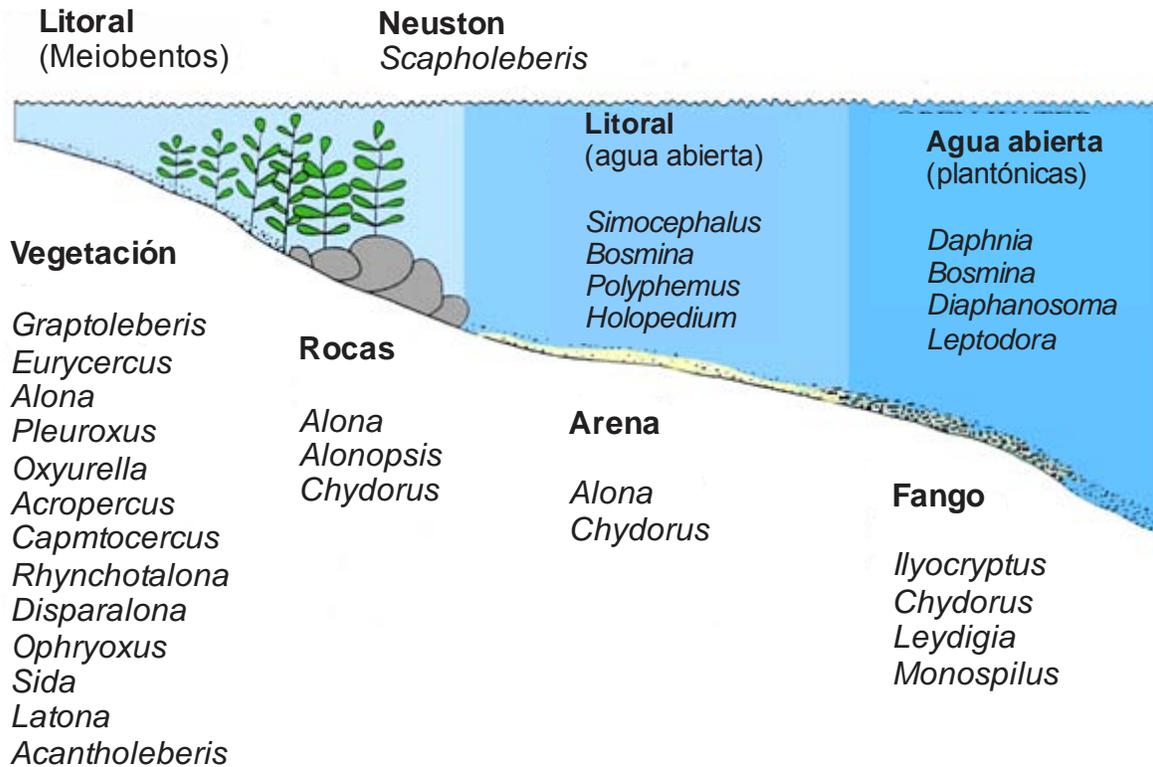
B



**Figura 2.** A) Ciclo de vida de un cladócero: 1) reproducción partenogénica en la cual una hembra adulta (A) con huevos partenogénicos (B) da origen a la siguiente generación de hembras que serán genéticamente iguales cuando las condiciones sean estables (C). 2) reproducción gametogénica o sexual en la cual se generan machos (E) los cuales, bajo condiciones de estrés, fecundarán los huevos y (F) se formará un huevo de resistencia o epipio (D y G). B) Dimorfismo sexual en *Daphnia magna* (modificado de <https://enciclopediaanimal.wordpress.com/las-dafnias-o-daphnias/>).

### 2.3.2 Hábitat y alimentación

Los cladóceros pueden encontrarse en casi todo tipo de ecosistemas acuáticos conocidos, pero principalmente en aguas dulces (Elías Gutiérrez, 2008). Dentro de un cuerpo de agua los cladóceros pueden encontrarse en diferentes tipos de hábitats (Fig. 3). En la columna de agua predominan las especies nadadoras o planctónicas (principalmente representantes de las familias Daphniidae y Bosminidae), mientras que en la zona poco profunda o litoral se encuentran las especies bentónicas asociadas a algún tipo de sustrato como rocas, arenas, lodo o vegetación (e.g. familia Chydoridae) (Hann, 1989)



**Figura 3.** Zonación de un cuerpo de agua donde se muestran los diferentes tipos de hábitats para algunos géneros de cladóceros (Modificado de Hann 1989).

En cuanto a la alimentación los cladóceros son filtradores no selectivos. En su mayoría se alimentan de partículas microscópicas que se encuentran en suspensión. Estas partículas pueden ser algas unicelulares, bacterias y en ocasiones detritus (Elías-Gutiérrez et al., 1998). Las especies planctónicas son filtradoras, pero las del bentos han desarrollado numerosos sistemas para explorar el perifiton. Algunas especies viven en el sedimento y se alimentan de partículas en descomposición o se asocian a la vegetación sumergida para raspar partículas adheridas a éstas (Smol et al., 2001).

### **2.3.3 Ecología**

Algunas especies de cladóceros presentan tolerancias ambientales bastante amplias (Tabla 1), lo que les permite colonizar varios tipos de ambientes acuáticos. Otras especies cuyos nichos ecológicos son más estrechos se encuentran restringidas a condiciones particulares (Flossner, 1964; Amorós, 1980). Al ser un componente del ecosistema acuático la abundancia y distribución de los cladóceros se ve afectada, en cierta medida por las dinámicas poblacionales de otros organismos. Desempeñan un papel importante en la cadena trófica, ya que son la vía de transferencia de materia y energía desde los microproductores primarios y las fuentes de detritus-bacteria hacia los niveles de consumidores superiores (Elías- Gutiérrez et al., 2002). De hecho, integran una parte importante de la dieta de varias especies de peces (Elías- Gutiérrez et al., 2002)

La mayoría de las especies muestran cierta preferencia por aguas oligotróficas y diluidas (concentraciones bajas de iones). Una gran cantidad de estudios documentan fuertes correlaciones entre las variables químicas y la distribución de los cladóceros (e.g. pH, alcalinidad, conductividad eléctrica; Alonso, 1996; Elías-Gutiérrez et al., 1999; Dodson et al., 2001). Al parecer, el valor de pH crítico en el que incluso las especies tolerantes comienzan a declinar se encuentra alrededor de 5 (DeCosta y Janicki, 1978; Fryer, 1993).

Tabla 1. Preferencias ecológicas de las especies de cladóceros (Alonso, 1996).

Espece	pH	Temperatura	Altitud	Estado trófico (características del cuerpo de agua)	Características
<i>A. affinis</i>	pH <5 (3.9 a 9.1)	No reportado	nivel del mar, alta montaña, tierras bajas	Aguas claras y poco mineralizadas	Especie de litoral, aguas alcalinas con buena vegetación. Se asocia tanto a la vegetación y al fondo
<i>A. rectangula</i>	pH 7.0	No reportado	No reportado	Se asocia con lagos ricos en calcio.	Especie de litoral
<i>A. excisa</i>	Preferencia pH < 5.5, tolera pH < 3.3 hasta un pH de 8.2	No reportado	Es abundante entre 500 y 700 msnm, hasta 1,387 msnm.	Aguas transparentes con vegetación sumergida, es frecuente en aguas mineralizadas.	Especie de litoral. Es conocida como una especie acidobiontica y en Europa es a menudo asociada con <i>Sphagnum</i>
<i>A. nana</i>	pH de 5.25, pH <3.2 su óptimo en 5	Tolera diferentes temperaturas	No reportado	Agua limpia y turbosa, aguas poco mineralizadas y ácidas, aguas kársticas. Posiblemente esta especie es sensible a sulfatos y cloruros.	Especie de litoral. Habita entre la vegetación
<i>A. harpae</i>	pH de 3.9 a 9.0	No reportado	No reportado	Aguas limpias y con vegetación abundante	Especie de litoral asociada a la vegetación

<i>A. exigua</i>	No reportado	No reportado	No reportado	Aguas claras débilmente mineralizadas y ricas en calcio (lagunas kársticas)	Especie de litoral. Plantas acuáticas con hojas flotantes.
<i>A.intermedia</i>	pH <6, pH óptimo de 5.75	No reportado	No reportado	En Europa prefiere la oligotrofia, en aguas poco mineralizadas	Con vegetación moderada y sustrato fangoso o arenoso.
<i>B. coregoni</i>	No reportado	No reportado	No reportado	Está asociada a nutrientes altos y presencia de peces.	Especie planctónica,
<i>B. longispina</i>	Común en aguas ácidas	No reportado	No reportado	No reportado	No reportado
<i>B. longirostris</i>	No se encuentra en pH ácidos, < 5.0	No reportado	No reportado	No reportado	Especie planctónica.
<i>C.sphaericus</i>	pH ~6.0 y pH < 3.0.	No reportado	No reportado	Sensible a la mineralización y al cloruro. Puede indicar eutrofización.	Se sabe que tiene una amplia tolerancia ecológica y se ha nombrado un “especialista en la tolerancia” Generalmente vive ligado a sustratos
<i>E.lamellatus</i>	pH 3.8 a 8.8	No reportado	No reportado	Es típica de aguas limpias.	Especie de litoral. Común en aguas ricas con vegetación acuática

<i>L. acanthocercoides</i>	No reportado	No reportado	No reportado	Aguas claras o ligeramente turbias. Frecuente en aguas poco mineralizadas	Especie de litoral, con abundante vegetación
<i>L. louis (leydigi)</i>	No reportado	No reportado	No reportado	Aguas poco mineralizadas	Especie de litoral, abundante vegetación sumergida. Adaptada al fango.

## 2.4 Geoquímica de sedimentos

La geoquímica y las propiedades físicas de los sedimentos, el análisis mineralógico multielemental, y la composición orgánica e inorgánica de sedimentos ofrecen información para la interpretación de ambientes pasados. Dichos análisis permiten comprender y cuantificar las interacciones entre diferentes elementos del medio, la descomposición y la formación química de minerales (Roy *et al.* 2006). Estos datos proporcionan información de la geología del área, del intemperismo químico, de los procesos diagenéticos, la erosión, la evaporación, del metamorfismo y del estado trófico del lago, así como su relación con el ambiente que los rodea (Fritz, 2001; Juárez, 2005; Roy *et al.* 2006; Quiroz, 2012). En este apartado se da una breve descripción de los elementos utilizados en este trabajo.

- El titanio (Ti).- No se encuentra libre en la naturaleza, casi siempre está presente en las rocas ígneas, arcillas y meteoritos. Se ha descrito como un indicador de la erosión de regolitos (materiales intemperizados), y la variación en su concentración puede estar relacionada con un cambio de procedencia y/o transporte de deposición (Boyle, 2000; Haug *et al.*, 2001)
- El calcio (Ca).- Está asociado a los carbonatos que precipitan en condiciones de alta salinidad, por ello se utiliza como *proxy* de salinidad y evaporación (Hodell *et al.*, 2012).
- El hierro (Fe).- Es un metal de transición muy abundante en la corteza terrestre y forma parte de muchos minerales. Es indicador de ambientes anóxicos y procesos diagenéticos (Quiroz, 2012).
- Susceptibilidad Magnética (SM).- Es una medida de la concentración y tipo de minerales magnéticos presentes en una muestra de sedimento. Se utiliza como indicador de eventos erosivos (Hodell *et al.*, 2012).

### 3. Antecedentes

#### 3.1 Estudios actuales de cladóceros en México

Los cladóceros son un grupo escasamente estudiado en México. Estudios pioneros de principios del siglo XX partieron de una expedición liderada por Juday (1915), quien elaboró el primer escrito sobre cladóceros mexicanos registrando 14 especies en tres localidades cercanas a la ciudad de México. En la actualidad, México participa activamente en la investigación sistemática de cladóceros. La primera descripción de una especie mexicana, *Macrothrix mexicanus* presente en el estado de México y Aguascalientes fue realizada por Ciro-Pérez (1996), y es a partir de esta fecha que se ha incrementado sustancialmente el número de trabajos en el área taxonómica en México. Estudios posteriores han descrito especies y géneros nuevos (e.g. Ciro-Pérez y Elías Gutiérrez, 1997; Elías-Gutiérrez y Suárez-Morales, 1999; Elías-Gutiérrez y Smirnov, 2000; Kotov et al., 2001, 2005).

Desde 1996 se han reportado un total de 11 nuevos taxa del grupo cladóceros para México, la mayoría de ellos endémicos (Elías-Gutiérrez et al., 2008). Se han descrito 151 especies principalmente en cinco estados: Estado de México, Aguascalientes, Quintana Roo, Campeche y Tabasco (Garfias-Espejo y Elías-Gutiérrez, 2003). La fauna de cladóceros en la región central de México ha sido ampliamente estudiada, principalmente en el Estado de México y Aguascalientes, con más de 40 especies descritas para cada estado. Por su parte, los trabajos realizados en el sur de México, en Quintana Roo, Campeche y Tabasco, durante los últimos años han incrementado el conocimiento de los cladóceros debido a que es considerada como una región de alta diversidad (Castellanos-Osorio y Elías-Gutiérrez, 1999; Elías-Gutiérrez y Suárez-Morales, 1999; Elías-Gutiérrez y Smirnov, 2000; Kotov y Williams, 2000; Elías-Gutiérrez et al., 2001; Kotov et al., 2001).

### 3.1.1 El estudio de cladóceros fósiles en México

Existen escasos antecedentes sobre los estudios de microfósiles de cladóceros en México y Centroamérica. De hecho, el estudio de cladóceros en los sedimentos lacustres en la región data de las últimas décadas (Frey, 1995). Este estudio ha logrado la identificación de restos de organismos y la construcción de ensamblajes de especies aplicables a estudios paleolimnológicos. El primer intento por identificar microfósiles de cladóceros en la región del sur de México se realizó en el Lago Petenxil, Guatemala, y tuvo un alcance temporal de ~3,990 años AP (Cowgill et al., 1966). A pesar de carecer de información sobre la taxonomía de las especies de la región, en el estudio se identificaron 26 taxa, de los cuales solo una especie fue planctónica, *Bosmina tubicen*. Se concluyó que la alta diversidad de cladóceros pertenecientes a la familia Chydoridae en ese lago en particular, estuvo asociada con actividades agrícolas desarrolladas durante el período estudiado, debido a que la comunidad de cladóceros encontrada indicaba cambios en el ecosistema asociados a la presencia humana.

De los estudios más recientes realizados con cladóceros fósiles destaca Cuna et al. (2014) en el centro de México en el Nevado de Toluca, un lago de altura. En ese trabajo se infirieron cambios climáticos utilizando cladóceros, diatomeas, susceptibilidad magnética, palinomorfos y partículas de carbón. Particularmente para los cladóceros, se reportaron 5 especies: *Alona manueli*, *A. pulchella*, *Chydorus cf. sphaericus*, *Ilycryptus nevadensis*, y *Daphnia longispina*. Las fluctuaciones de las especies permitieron inferir una tendencia hacia un enfriamiento a partir de ~1,350 AD, y un episodio frío y seco entre ~1,660 y 1,760 AD, caracterizado por un ensamblaje de cladóceros pertenecientes a especies de agua fría y una gran cantidad de efipios de *Daphnia*.

### **3.2 Reconstrucciones ambientales del Holoceno tardío en el sur de México.**

En México, la variedad de registros sedimentarios es amplia, lo que ha permitido integrar distintas disciplinas como la geoquímica, la sedimentología, la paleolimnología entre otras. Los registros sedimentarios han producido resultados exitosos en distintas localidades, especialmente en la Faja Volcánica Trans- Mexicana (e.g. Caballero et al., 1999; Caballero et al., 2010; Caballero y Guerrero, 1998; Lozano-García y Vázquez-Salem, 2005). Dichos trabajos han aportado información valiosa de las condiciones paleoambientales durante el Cuaternario tardío en estas regiones.

Con respecto al sur de México, particularmente la península de Yucatán, ha sido de gran interés para la comunidad científica, en la cual se han documentado registros paleoambientales en base a diversos indicadores (ostrácodos, polen, isotopos estables, espeleotemas), en los que se han registrado cambios ambientales y el efecto antropogénico ocurrido durante el Holoceno (Leyden, 1987; Curtis et al., 1995, 1998; Hodell et al., 1995, 2008; Islebe et al., 1996; Carrillo-Bastos et al., 2010; Medina-Elizalde et al., 2010; Franco-Gaviria, 2014).

En Particular, las tierras bajas del norte de Guatemala han sido una importante fuente de material para estudios paleoambientales enfocados en conocer y describir las condiciones ambientales regionales y el impacto de la civilización Maya sobre el paisaje (e.g. Leyden, 1987;Hodell et al., 1995, 2001; Curtis et al., 1998; Mueller et al., 2009). Estos estudios han permitido inferir los cambios observados en la temperatura y la precipitación, reconstruyendo una amplia variabilidad climática a través del Holoceno.

La información paleoambiental inferida para la región sur de México, a través de diferentes indicadores durante el Holoceno tardío, hace referencia a un período en el que las condiciones predominantes fueron secas, aunque se registran fluctuaciones entre períodos secos y húmedos. (Carrillo-Bastos et al., 2010, 2013; Curtis et al., 1995, 1998; Hodell et al., 1995, 2001; Mueller et al., 2009). En el caso del estado de Chiapas, existen dos estudios multiproxy que reconstruyen las dinámicas de la vegetación (Franco- Gaviria,

2014) y la precipitación (E/P) (Díaz- Alvarez, 2015) en un registro del lago Ocotitalito en la Selva Lacandona, así como un registro paleoecológico que documenta cambios en la vegetación en los últimos 2,000 años en el área protegida de Nahá (Domínguez-Vázquez, 2007). Los cuales sugieren que en el Holoceno tardío las condiciones ambientales fueron de menor humedad.

#### 4. Justificación

En la actualidad, existe un interés inmediato por comprender las consecuencias de cambios ambientales y climáticos sobre los sistemas acuáticos (Anderson et al., 2006), debido a que son recursos vitales para el ser humano por todos los servicios ambientales que brindan. El sobre poblamiento en el planeta Tierra es su principal amenaza ya que la contaminación de los recursos hídricos es acelerada. En este sentido las investigaciones que se efectúan dentro del área de la paleolimnológica son muy importantes para el conocimiento de la evolución de los lagos y sus cuencas, además de conocer las tendencias a los cambios ambientales ocurridos a través del tiempo.

Durante las últimas décadas han aumentado los estudios paleoambientales en México, sin embargo, se encuentran en su mayoría concentrados en zonas de alta montaña (e.g. Caballero et al., 1999; Caballero et al., 2010; Lozano-Garcia et al., 1993; Ortega et al., 2002) y en la región sureste hacia las tierras bajas de la Península de Yucatán (e.g. Leyden, 2002; Hodell et al., 2008;). Los registros en elevaciones medias son escasos, no sólo en México, sino en toda la zona tropical. Tomando en cuenta la importancia que representan el estudio en elevaciones medias para generar información y cubrir el déficit de información para así comparar entre registros a lo largo de un gradiente altitudinal, la Selva Lacandona posee un sistema de lagos que pueden ayudar a cubrir déficit y ofrece una oportunidad excepcional para estudios paleoambientales que conduzcan al entendimiento de la historia ambiental de las elevaciones medias.

El interés de esta investigación se basa en la importancia del uso de cladóceros fósiles para realizar reconstrucciones ambientales, ya que ha sido un bioindicador poco explorado hasta el momento a pesar de sus altas abundancias y excelente preservación, no sólo en México, sino en toda la región Neotropical. Es por ello que a través de este estudio se aportó información sobre el conocimiento de la diversidad de cladóceros fósiles para comprender la evolución y los cambios ambientales ocurridos en el lago Lacandón

durante el Holoceno tardío (~3,600 años AP), así como las respuestas de los sistemas acuáticos a estos cambios.

## **5. Objetivo**

### **Objetivo general:**

Inferir los cambios ambientales ocurridos durante el Holoceno tardío (~3,620 años AP) en el Lago Lacandón, Chiapas, México, a través del estudio de la composición y estructura de la comunidad de cladóceros fósiles y de la geoquímica multielemental de los sedimentos.

### **Objetivos particulares:**

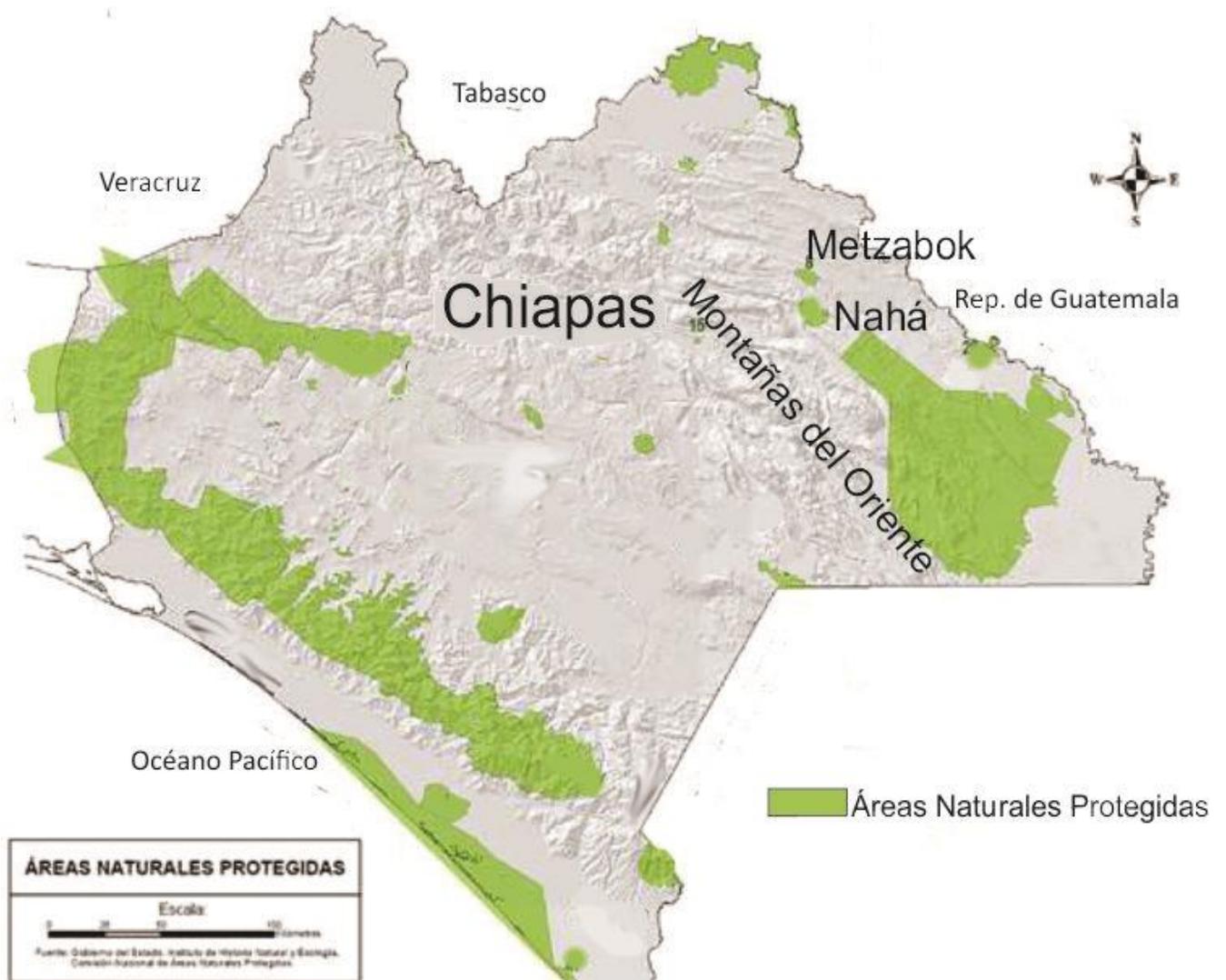
- Identificar los cambios en las abundancias específicas de cladóceros a través de un perfil estratigráfico del Lago Lacandón, Chiapas.
- Comparar los cambios observados en la comunidad de cladóceros con propiedades geoquímicas y magnéticas del sedimento.
- Interpretar las secuencias de los cambios de la comunidad de cladóceros y de las propiedades magnéticas y geoquímicas del sedimento en relación con los cambios ambientales que ellos indican.



**Figura 4.** Localización del estado de Chiapas dentro de la República Mexicana

Dada la posición geográfica del estado de Chiapas, su clima es tropical en términos generales. Sin embargo, el relieve accidentado y los amplios gradientes altitudinales, que van desde el nivel del mar hasta los 4000 msnm, modifican la temperatura y la humedad, generando un mosaico heterogéneo de climas y de zonas de vida. Al noreste del estado existen terrenos montañosos que se nombran Montañas del Oriente, los cuales también

son designados como parte de la Selva Lacandona. Esta región se compone de terrenos selváticos habitados por los indígenas lacandones. Estas montañas están limitadas al este por los ríos Usumacinta y Salinas que corresponden a la frontera con Guatemala (Müllerried, 1957) (Fig. 5).



**Figura 5.** Localización geográfica de las Montañas del Oriente en las cuales se encuentra el Área Natural Protegida de Nahá.

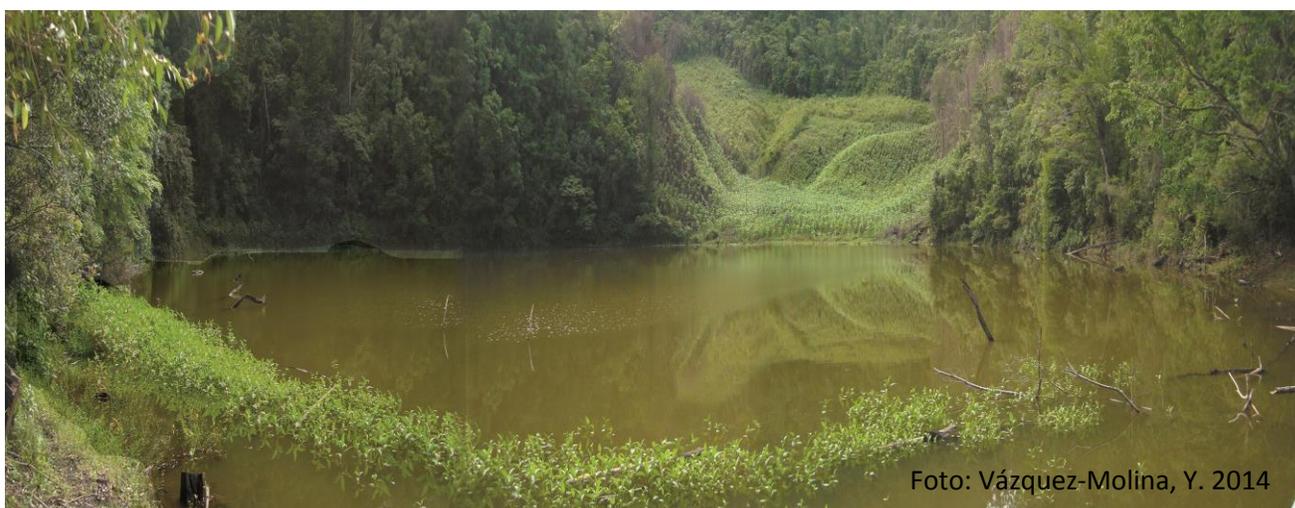
La Selva Lacandona es uno de los espacios de selva tropical de mayor extensión en México (CONANP, 2006). Al noreste de la selva se localiza la comunidad de Nahá, la cual colinda al norte con el Ejido Lacandón, al sur con el Ejido Villa de las Rosas, al este con el Ejido Jardín y al oeste con el Ejido Ignacio Zaragoza (CONANP, 2006).

El clima del área es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw). La precipitación total anual es de 1,862 mm distribuidos en dos períodos bien definidos, uno de alta humedad y otro de relativa sequía. Entre mayo y diciembre, durante el período húmedo, llueve un promedio de 1,716 mm, 92% de la precipitación total anual. La temperatura media anual es de 23.6°C. El mes más frío es enero, con un promedio de 20.9°C, y los meses más cálidos son mayo y junio con un promedio mensual de 25.6°C. De acuerdo a las clasificaciones de Rzedowski (1978), Palacios (2000) y CONANP (2006), la vegetación de la zona se clasifica como bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas, y vegetación secundaria (acahuales).

## 7. Metodología

### 7.1 Trabajo de campo

En julio del 2012 se realizó una salida de campo al municipio de Ocosingo, noreste del estado de Chiapas, en el ejido Lacandón ( $17^{\circ} 00' 55.80''$  N,  $91^{\circ} 35' 23.34''$  W a 545 msnm), donde se encuentra el Lago Lacandón (Fig.6). Se recuperó una secuencia sedimentaria para reconstruir las condiciones ambientales del Holoceno en el área.



**Figura 6.** Lago Lacandón.

Se tomaron medidas de profundidad del Lago Lacandón con un profundímetro portátil sumergible y se seleccionó el punto más adecuado, el de mayor profundidad cerca de la parte central del lago para la extracción de un núcleo de sedimento mediante el uso de una sonda de pistón Livingston modificada (Colinvaux et al., 1999) (Fig. 7). La sonda consiste de tubos de aluminio de 5 cm de diámetro y un metro de largo para la colecta de sedimentos. Para llevarlo a la profundidad requerida se articulan varillas de aluminio en incrementos de un metro hasta alcanzar el nivel de la perforación.



**Figura 7.** Plataforma usada para la extracción de núcleos de sedimento.

Una vez extraído el tubo con el sedimento éste se encapsuló rápidamente con tapas de plástico para evitar pérdidas, y se etiquetó para llevar un control indicando su ubicación estratigráfica, siendo la parte de arriba del tubo la más reciente y hacia la parte de abajo la más antigua. De acuerdo al estándar utilizado por el grupo de trabajo, el núcleo fue nombrado con las primeras tres letras de la localidad de trabajo, el año de extracción y el número del núcleo (LAC12-I). La secuencia sedimentaria se transportó al Laboratorio de Paleoambientes del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), para ser almacenado a una temperatura de 5°C.

## **7.2 Trabajo de laboratorio**

Una vez en el laboratorio, la secuencia sedimentaria LAC12-I fue seccionada longitudinalmente en dos. Sobre los sedimentos expuestos se realizó un registro fotográfico y se describió cualitativamente la litología (color, textura y reacción al HCl). Una mitad fue almacenada como archivo, mientras la otra fue utilizada para realizar los

análisis paleoambientales. Se tomaron dos muestras para el control cronológico mediante análisis de radio carbono por el método de espectrometría de aceleración de masa, una en la parte basal (369 cm) del núcleo y otra en su parte media (118 cm).

Posteriormente el núcleo fue sub-muestreado cada 4 cm (Fig.8), extrayendo en cada profundidad alícuotas de 1 cm<sup>3</sup> de sedimento, una de ellas para el análisis de cladóceros, y la otra para los análisis geoquímicos multielementales.



**Figura 8.** Núcleo LAC12-I sub-muestreado en el laboratorio para el análisis de cladóceros, y análisis geoquímicos multielementales.

### 7.2.1 Cronología

Con el fin de establecer una línea cronológica del núcleo LAC12-I, se tomaron dos muestras de sedimentos para fechamientos radiométricos con <sup>14</sup>C. Las cuales fueron tomadas en los centímetros 118 y 369 de la sección compuesta. Las muestras fueron tratadas previamente para dataciones con extractos de polen y enviadas al laboratorio Beta Analytic, EE.UU., donde fueron fechadas por espectrometría de masas por aceleración (AMS). El método de datación por <sup>14</sup>C es la técnica basada en isótopos más confiable para conocer la edad de muestras orgánicas.

Los resultados obtenidos fueron calibrados de acuerdo a las curvas de Fairbanks (2005), que se basan en una conversión de años de radiocarbono en años calendario antes del presente (AP), siendo el presente 1,950 de la era común, mediante la corrección de producción de radionucleidos en la atmosfera superior (Bradley, 2015)

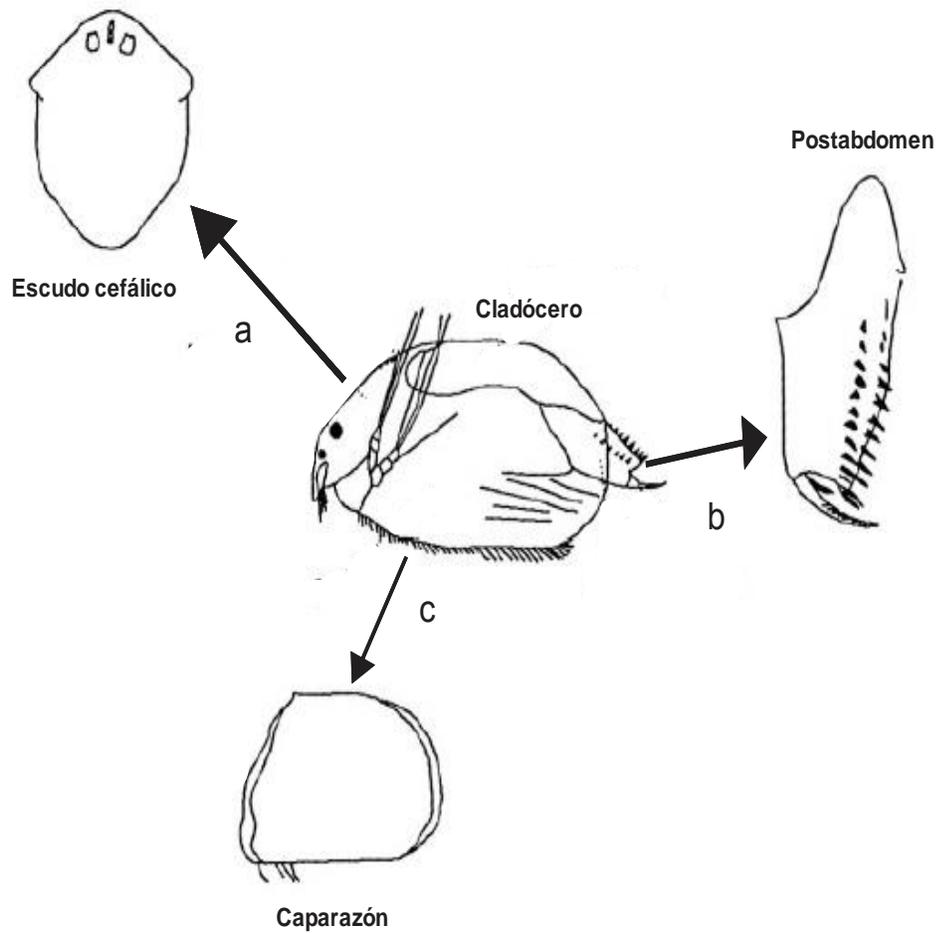
### **7.2.2 Análisis de Cladóceros**

Las submuestras de 1 cm<sup>3</sup> de sedimento húmedo tomadas para el análisis de cladóceros se colocaron en un vaso de precipitados con KOH al 10%. El vaso se calentó a una temperatura de 80°C en una parrilla por 30 minutos agitándose constantemente hasta conseguir la defloculación total del sedimento.

Posteriormente, se agregó agua destilada para diluir las muestras, y éstas se dejaron reposar por un día con los vasos cubiertos para evitar la contaminación. Una vez precipitado el sedimento se removió el exceso de agua y se tamizó la muestra utilizando una malla de apertura de 38-40 micras. Finalmente, se agregó HCl al 10% para eliminar carbonatos, y se enjuagó la muestra con agua destilada. El tamizado se colocó en un tubo de ensayo graduado de 10 mL con agua destilada y se almacenó en refrigeración a 5°C para su posterior observación y análisis.

Para facilitar la observación e identificación de los microrestos de cladóceros, las muestras fueron teñidas con una gota de safranina. Se tomaron 0.4 mL, con una micro pipeta Eppendorf en alícuotas de 0.1 mL para su observación bajo un microscopio óptico binocular Zeiss a magnificaciones de 100x y 400x. Los microrestos de cladóceros encontrados fueron identificados a nivel de especie utilizando la guía ilustrada Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe (Szeroczyfiska y Sarmaja-Korjonen, 2007). En todas las muestras se contaron las fracciones de postabdomen, cabeza y caparazón tomando el mayor número de microrestos contados como el número total de individuos hasta llegar a un total de 200 microrestos (Fig. 9).

El conteo de cladóceros fue expresado en términos de abundancia con la finalidad de obtener un gráfico de la abundancia de las especies en las muestras vs. la profundidad del núcleo. Para este análisis se utilizó el software *C2 Data Analysis* (Juggins, 2007).



**Figura 9.** Partes más importantes del cuerpo de un cladóceros usadas para la identificación de los restos en los sedimentos. a) Escudo cefálico, b) Postabdomen, c) Caparazón. (Modificado de Smol et al., 2001).

### **7.3 Análisis geoquímico y susceptibilidad magnética**

Las muestras fueron liofilizadas, proceso en el cual se congela el sedimento y es introducido en una cámara de vacío para separar el agua por sublimación. El sedimento seco fue pulverizado en un mortero de ágata, y las muestras fueron depositadas en bolsas pequeñas para su análisis. Cada muestra fue analizada y medida con un equipo de Fluorescencia de rayos X Niton XL3t cuyo principio es la emisión de rayos X característicos de cada átomo cuando son excitados por radiación electromagnética (Boyle 2000). Con esta técnica es posible detectar elementos químicos específicos presentes en los sedimentos, y en el rango de detención ofrecido por el uso de tres filtros (principal, bajo y alto) se pueden medir un total de 31 elementos de manera rápida.

Los resultados de fluorescencia de Rayos X fueron analizados mediante estadística descriptiva para determinar la confiabilidad del equipo Niton XL3t con base en correlaciones lineales, obteniendo así un registro de alta resolución para Fe, Ti, Ca y Sr.

Finalmente, se realizó un análisis de susceptibilidad magnética cada 4 cm mediante un susceptibilímetro marca Bartington Instruments modelo MS3 (Magnetic Susceptibility Meter), y un sensor MS2E de 0.46 kHz con una resolución máxima de  $352 \times 10^{-6}$  CGS. El método utilizado actúa midiendo la respuesta de los sedimentos a un campo magnético inducido. Esta señal es dada por los minerales con Fe y/o Ti presentes en el sedimento.

### **7.4 Análisis estadístico**

Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, por sus siglas en inglés) usando todas las especies presentes en el análisis de cladóceros fósiles. El DCA es un método que ordena las muestras en un plano dimensionalmente reducido y una de sus características es que las unidades de los ejes son desviaciones estándar (SD, por sus siglas en inglés), lo que permite una inferencia directa de cambios ecológicos en la comunidad por el cálculo de la distancia ecológica entre muestras o especies (Hill y Gauch, 1980). El

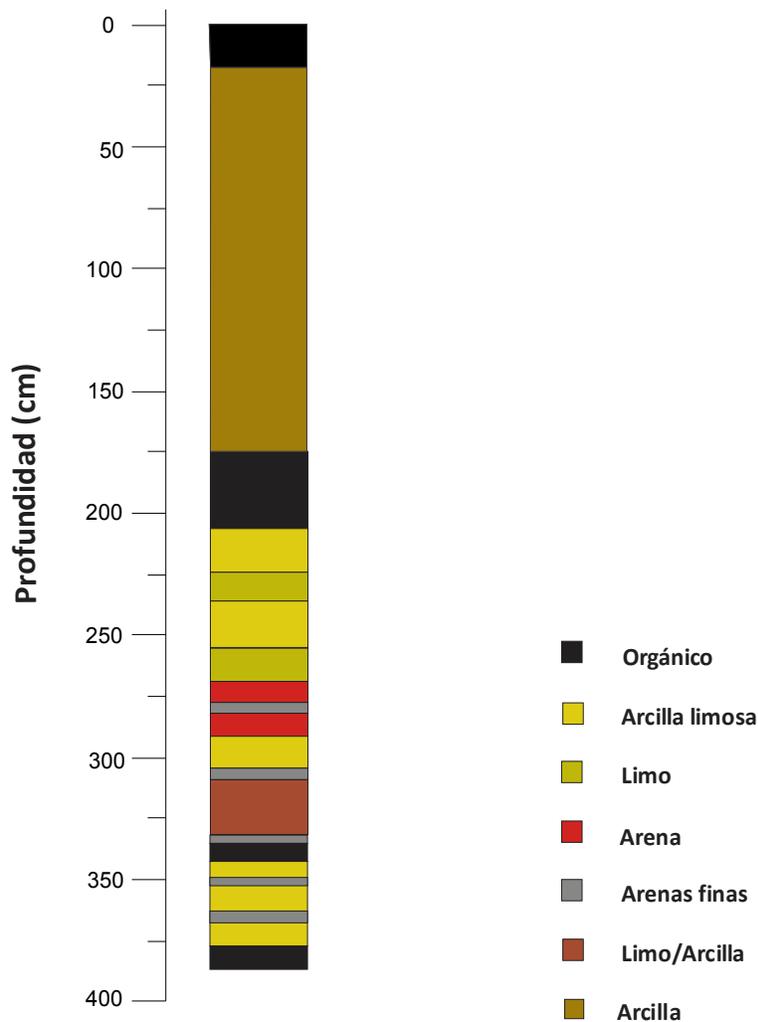
DCA tiene la ventaja de simplificar la información y permite relacionar la ordenación de muestras o especies con variables ambientales (Correa-Metrio et al., 2014).

Con el fin de conocer de manera preliminar las relación entre las variables geoquímicas y magnéticas se hizo un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) en el cual se representan las variables a lo largo de un número reducido de ejes o componentes principales que son el conjunto de combinaciones lineales de las variables (concentración de los elementos y susceptibilidad magnética) (Legendre y Legendre, 1998). Este análisis de ordenamiento brinda la información necesaria para comprender las relaciones entre las variables medidas en el espacio. En el plano de correlación cada variable aparece asociada a un vector cuya magnitud representa su importancia en términos de la variabilidad representada por la ordenación. El ángulo formado entre vectores asociados a las variables muestra la asociación que existe entre ellas.

## 8. Resultados

### 8.1 Perfil litológico

El perfil sedimentario (Fig. 10) tuvo dominancia de arcillas con intercalaciones de bandas arenosas y de materia orgánica. En la parte basal del núcleo en el sedimento se encontraron bandas intercaladas de arcilla limosa, limo, arenas, arenas finas y materia orgánica (370 cm a. 175 cm) En los siguientes centímetros, hacia la parte superior se presenta un alto contenido de arcillas (175 cm a 25 cm), los primeros 25 cm se caracterizaron por un alto contenido de materia orgánica.



**Figura 10.** Columna litológica del Lago Lacandón, Chiapas.

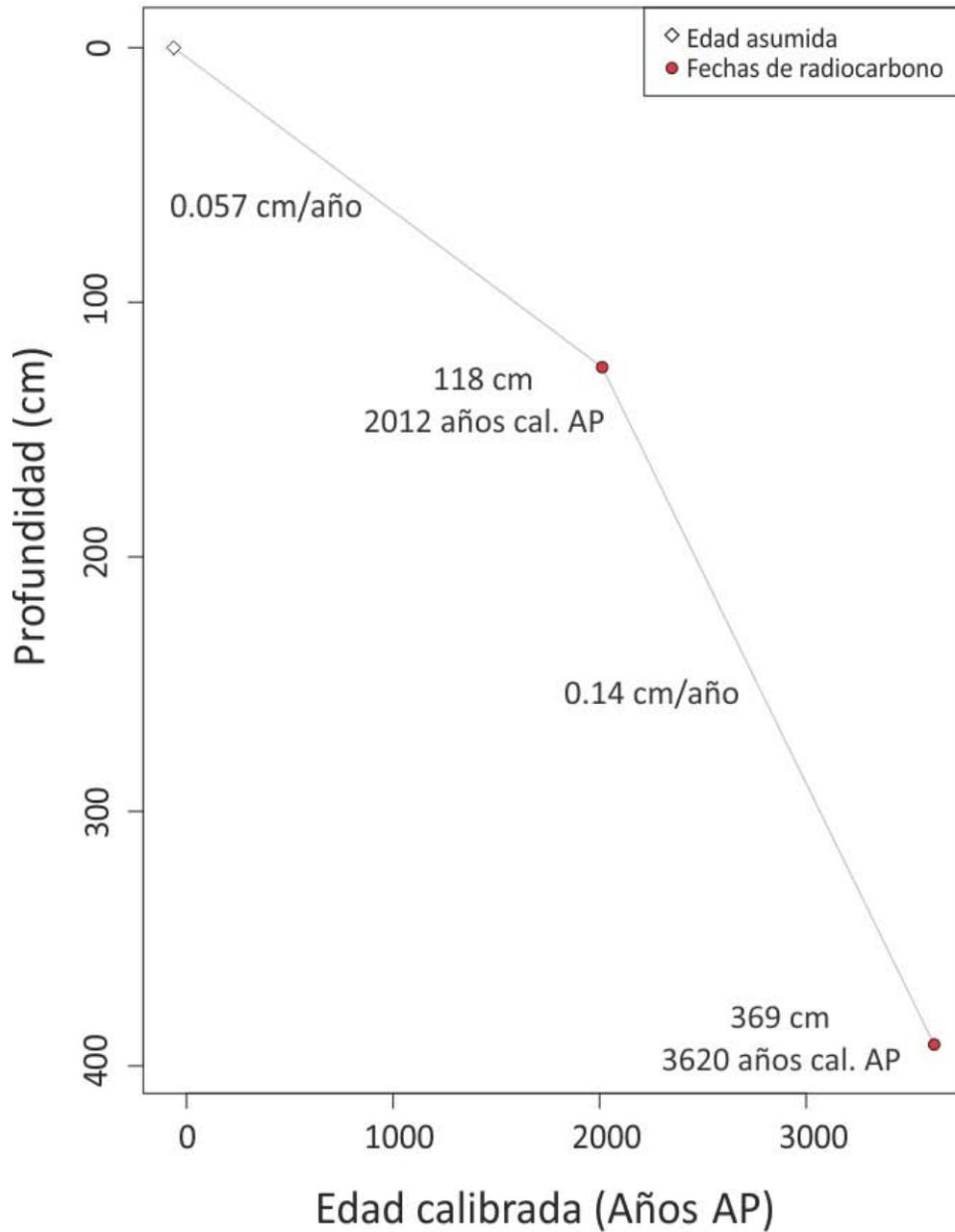
## 8.2 Modelo de edad

La relación entre edad y profundidad para el núcleo se basó en edades calibradas y en la interpolación lineal entre fechas continuas (Fig. 11). Las dos fechas de radiocarbono obtenidas de extractos de polen del sedimento (Tabla 2) permitieron el cálculo de dos tasas de sedimentación, asumiendo que la profundidad cero representa el presente. Las tasas de sedimentación fueron 0.057 cm/año entre el presente y el centímetro 118 y de 0.14 cm/año entre los centímetros 118 y 369. Se obtuvo una edad de ~3,620 años AP en la parte basal del núcleo sedimentario.

Tabla 2. Fechas de radiocarbono y tasas de sedimentación del Lago Lacandón, edades calibradas de acuerdo a la curva de Fairbanks et al. (2005).

Profundidad (cm)	Clave	Tipo de material	Edad <sup>14</sup> C- AMS	Error	Edad calibrada (años cal AP)	Tasa de sedimentación (cm/año)
118.25	Beta-372419	Polen	2060	30	2012	0.057
369.27	Beta-335993	Polen	3380	30	3620	0.14

## Lago Lacandón



**Figura 11.** Modelo cronológico de la secuencia sedimentaria LAC12-I. Los puntos rojos corresponden a las edades calibradas reportadas en la Tabla 2, y la línea representa edades interpoladas en años antes del presente (AP), el presente en el año 1950 de la era común a la interpolación de fechas.

### 8.3 Análisis de Cladóceros fósiles

Se contabilizaron 77 muestras con un total de 69,225 individuos, de 16 especies pertenecientes a dos familias: Bosminidae (3 especies) y Chydoridae (13 especies) (Tabla 3). Dado que la zonación del diagrama se basó en los resultados del análisis estadístico, la descripción de cada una de las zonas en términos de ensambles de cladóceros se presenta en una sección posterior.

Tabla 3. Familias y especies de cladóceros presentes en el registro fósil del Lago Lacandón, Chiapas.

Familia	Especie	Número total de individuos
Bosminidae	<i>Bosmina coregoni</i>	23400
	<i>Bosmina longispina</i>	6850
	<i>Bosmina longirostris</i>	1875
Chydoridae	<i>Alona affinis</i>	9775
	<i>Chydorus sphaericus</i>	8275
	<i>Alonella excisa</i>	9325
	<i>Alona rectangula</i>	2475
	<i>Leydigia acanthocercoides</i>	1875
	<i>Leydigia lousi</i>	1225
	<i>Acropercus harpae</i>	2200
	<i>Alona intermedia</i>	800
	<i>Alonella a exigua</i>	200
	<i>Eurycercus lamelatus</i>	125
	<i>Alonella nana</i>	100
	<i>Graptoleberis testudinari</i>	100

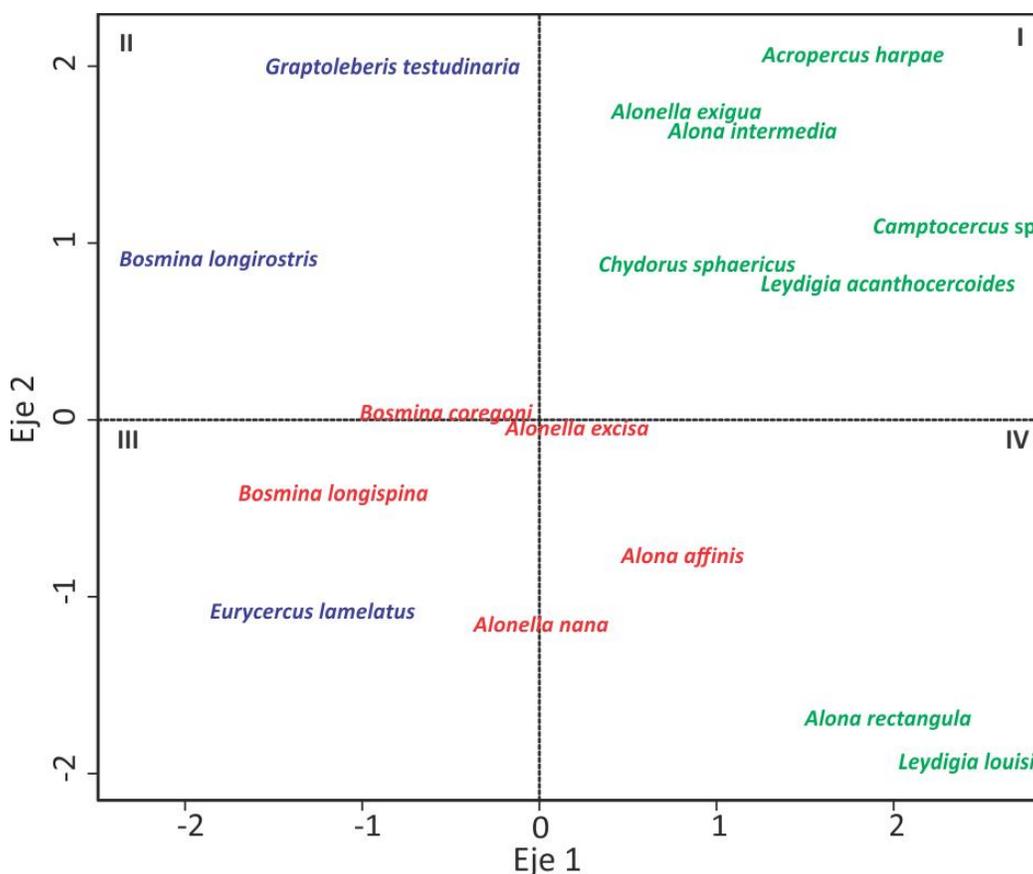
#### 8.4 Análisis estadístico

Los resultados del DCA arrojaron valores propios para el primer y segundo eje de 0.3687 y 0.1262, respectivamente. Por su parte las longitudes de los ejes fueron de 3.1611 y 2.2603 desviaciones estándar (SD en adelante) para los ejes 1 y 2 respectivamente (Tabla 4). En términos de las especies, los puntajes de los ejes variaron entre -2.293 en el Eje 1 y 2.653 en el Eje 2; mientras que en las muestras el rango estuvo entre -1.378 en el Eje 1 y 1.782 en el Eje 2.

Tabla 4. Valores de los ejes obtenidos en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

	DCA 1	DCA 2	DCA 3	DCA 4
Eigenvalues	0.3687	0.1262	0.10392	0.1055
Longitud de los ejes	3.1611	2.2603	1.87911	2.4500
Puntaje mínimo especies	-2.2931	-1.9015	-2.0263	-1.9809
Puntaje máximo especies	2.6531	2.0450	1.9944	1.7260
Puntaje mínimo de muestras	-1.3781	-1.1969	-0.8395	-0.9930
Puntaje máximo muestras	1.7830	1.0634	1.0397	1.4571

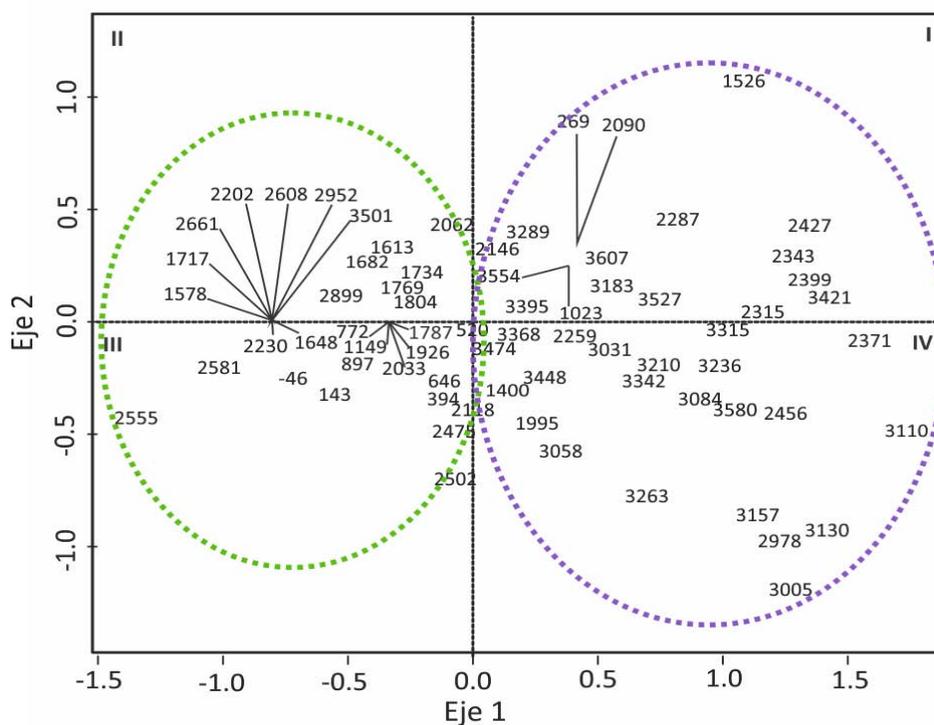
En la ordenación de las especies a lo largo del eje 1 del DCA, el puntaje más alto correspondió a la especie *Leydigia lousi*, seguida de *Camptocercus* sp. y *Alona rectangulara* dentro de los cuadrantes uno y cuatro (Fig. 12). Los puntajes más bajos en el mismo eje fueron de *B. longirostris*, *E. lamelatus*, *B. longispina* presentes en los cuadrantes dos y tres. En el Eje 2 del DCA los puntajes más altos fueron de *A. harpae*, *G. testudinaria*, y *A. exigua*, las cuales se agruparon dentro de los cuadrantes uno y dos. Por su parte los puntajes más bajos del Eje 2 correspondieron a *L. lousi*, y *A. rectangulara*, agrupadas en el cuadrante cuatro y *A. nana* entre los cuadrantes tres y cuatro.



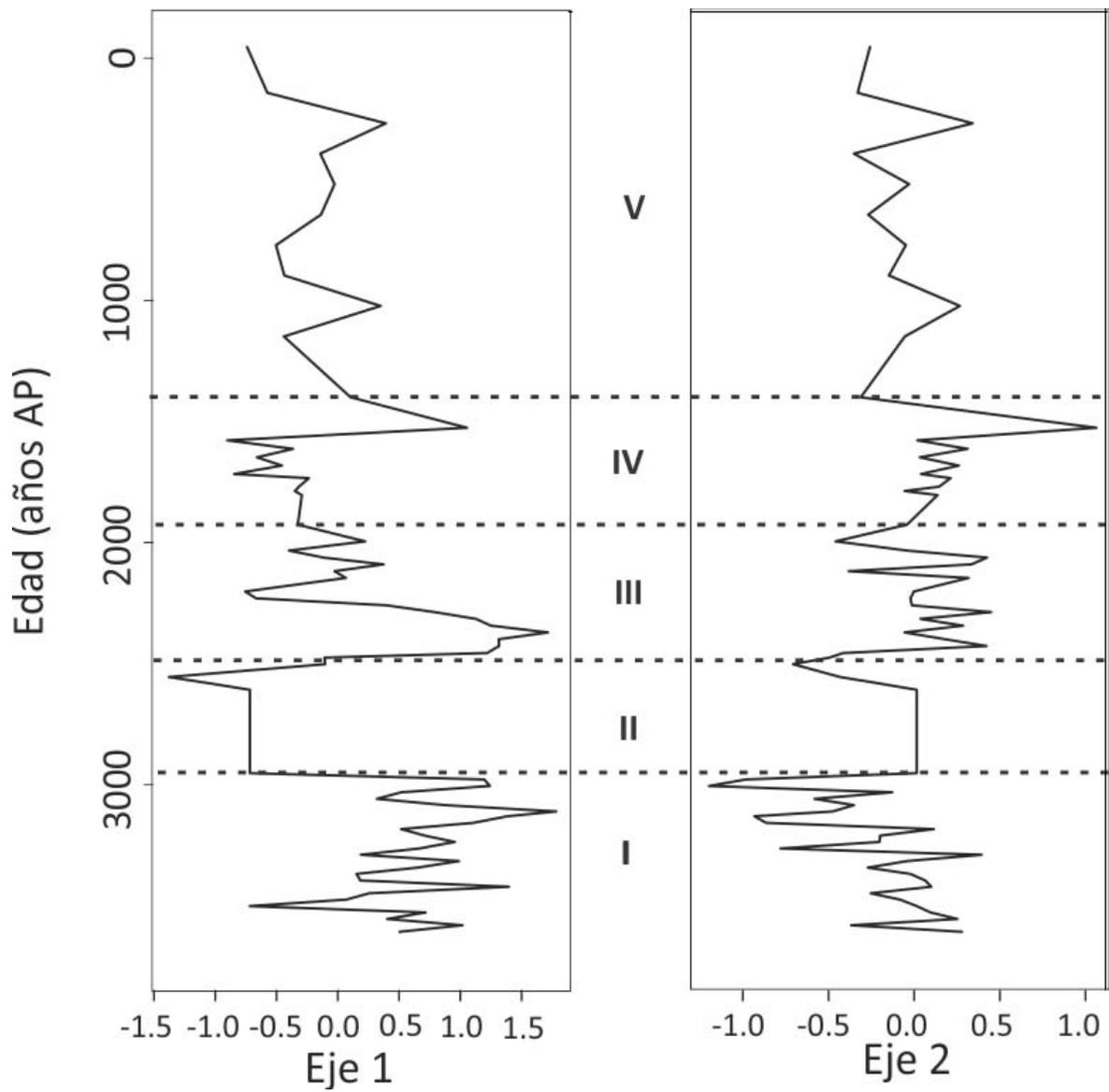
**Figura 12.** Ordenación de las especies en el plano definido por los Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) del registro del Lago Lacandón, Chiapas. Se muestra el agrupamiento de las especies según sus puntajes obtenidos en el Eje 1. En azul se agrupan las especies con valores más negativos, en rojo las especies con valores cercanos a cero, y en verde las especies con valores más positivos. Los números romanos representan el número de cada cuadrante.

En términos de las muestras, aquellas con edades mayores a 2,500 años AP se agruparon dentro de los cuadrantes uno y cuatro con valores de -1.378 a 1.782. Las muestras con edades menores a 2,500 años AP se agruparon en los cuadrantes dos y tres del DCA, con un valor mínimo en el Eje 1 de -0.901 y máximo de 1.314.

El puntaje más alto del Eje 1 del DCA correspondió a una edad aproximada de 3,110 años AP, mientras que el más bajo correspondió a una edad aproximada de 2, 555 años AP. A lo largo del Eje 2 del DCA, el puntaje más alto correspondió a una edad aproximada de 1,526 años AP, y el más bajo correspondió una edad aproximada de 3,005 años AP (Fig. 13). Al graficar los primeros Ejes del DCA en orden estratigráfico se identificaron los cambios más importantes (Fig.14).



**Figura 13.** Ordenación de las muestras en el plano definido por los Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) del registro del Lago Lacandón, Chiapas. Las edades mayores a 2,500 años AP se agruparon en los cuadrantes uno y cuatro (circulo morado). Dentro del cuadrantes dos y tres se agruparon las muestras menores a 2,500 años AP (circulo verde).



**Figura 14.** Representación estratigráfica de los Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) del registro del Lago Lacandón, Chiapas, en donde se observan los principales cambios que permitieron la identificación de cinco zonas bioestratigráficas.

## 8.5 Zonación del diagrama de cladóceros

Basado en los puntajes obtenidos para las muestras en los dos primeros ejes del DCA se realizó la división por zonas del diagrama de abundancia de cladóceros. Para el efecto, se consideró una zona distintiva a una sección del diagrama con puntajes relativamente uniformes o caracterizados por una tendencia. Así, a lo largo del registro se identificaron cinco zonas con características similares en términos de la ubicación de las muestras en el plano definido por los primeros ejes del DCA (Fig. 15). A continuación se describe cada una de ellas en términos de su composición.

**ZONA I (370 a 261 cm, ~ 3,620 – ~2,900 años AP).** La zona se caracterizó por la presencia de 11 especies de las cuales las más abundantes fueron *Alona affinis* (475 individuos) y *Chydorus sphaericus* (300 individuos). Otras especies presentes en menor abundancia fueron *Alonella excisa* (225 individuos), *A. rectangula* (150 individuos), *Acropercus harpae* (125 individuos), *Leydigia acanthocercoides* (125 individuos) *L. louisii* (125 individuos) *A. intermedia* (75 individuos), y *Campocercus* sp. (75 individuos).

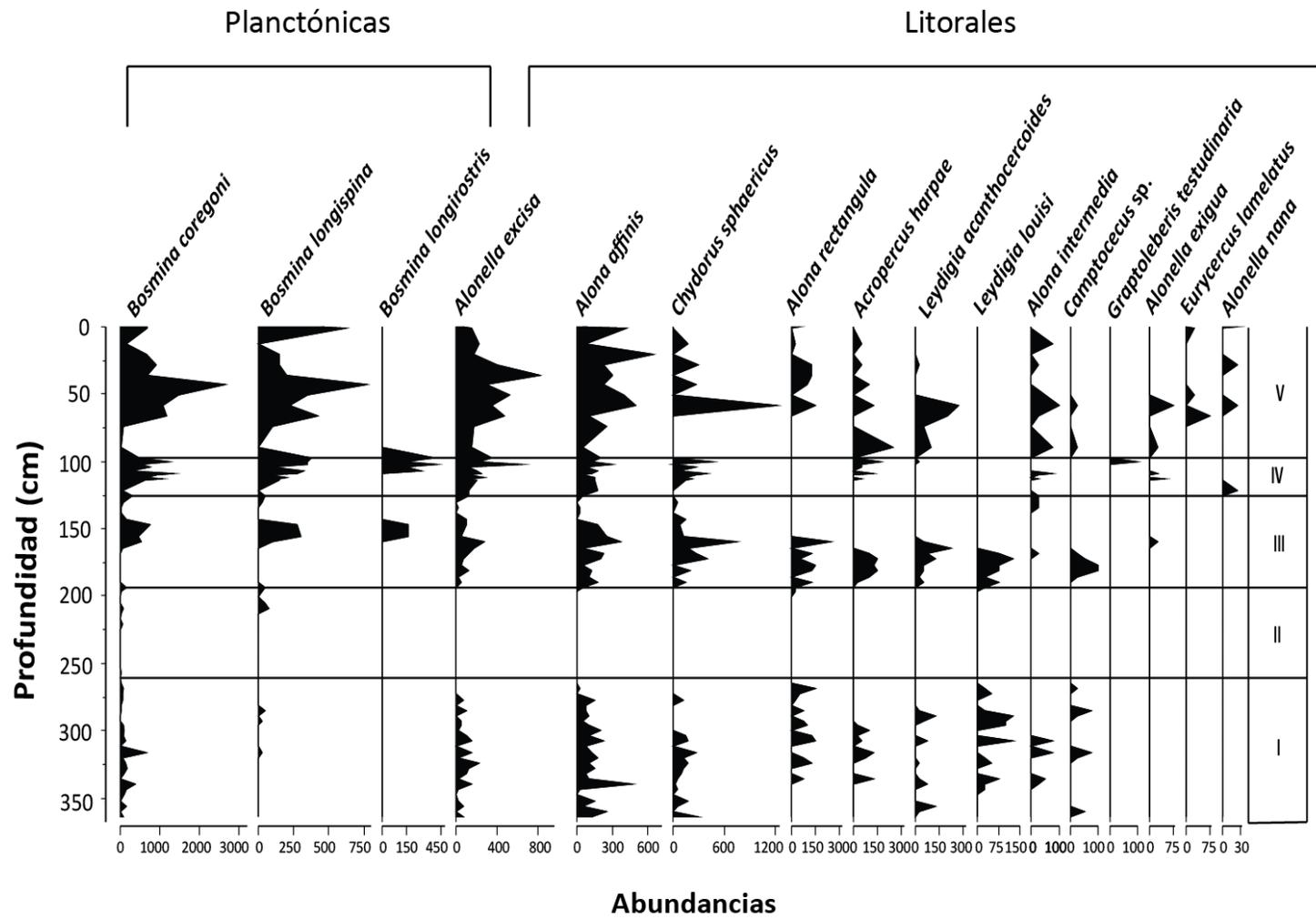
**ZONA II (261 a 194 cm, ~ 2,900 – ~ 2,400 años AP).** En esta zona se encontró una abundancia muy baja de cladóceros, siendo *Bosmina coregoni* (150 individuos), la única especie presente.

**ZONA III: (194 a 126 cm, ~ 2,400 – ~ 1,900 años AP).** En esta zona la riqueza de las especies de la comunidad de cladóceros se incrementó presentando 13 especies. Las especies más abundantes fueron *C. sphaericus* (750 individuos) y *A. affinis* (375 individuos), seguidas de *A. excisa* (275 individuos), *A. rectangula* (250 individuos), *L. acanthocercoides* (225 individuos), *A. harpae* (150 individuos), *L. louisii* (125 individuos), *Camptocercus* sp. (100 individuos) y *A. intermedia* (35 individuos). Las especies de aguas abiertas (planctónicas) aumentaron en abundancia con relación a las zonas anteriores, y estuvieron representadas por *B. coregoni* (750 individuos) y *B. longispina* (300 individuos). En esta zona hicieron su primera aparición dos especies nuevas para el registro: una

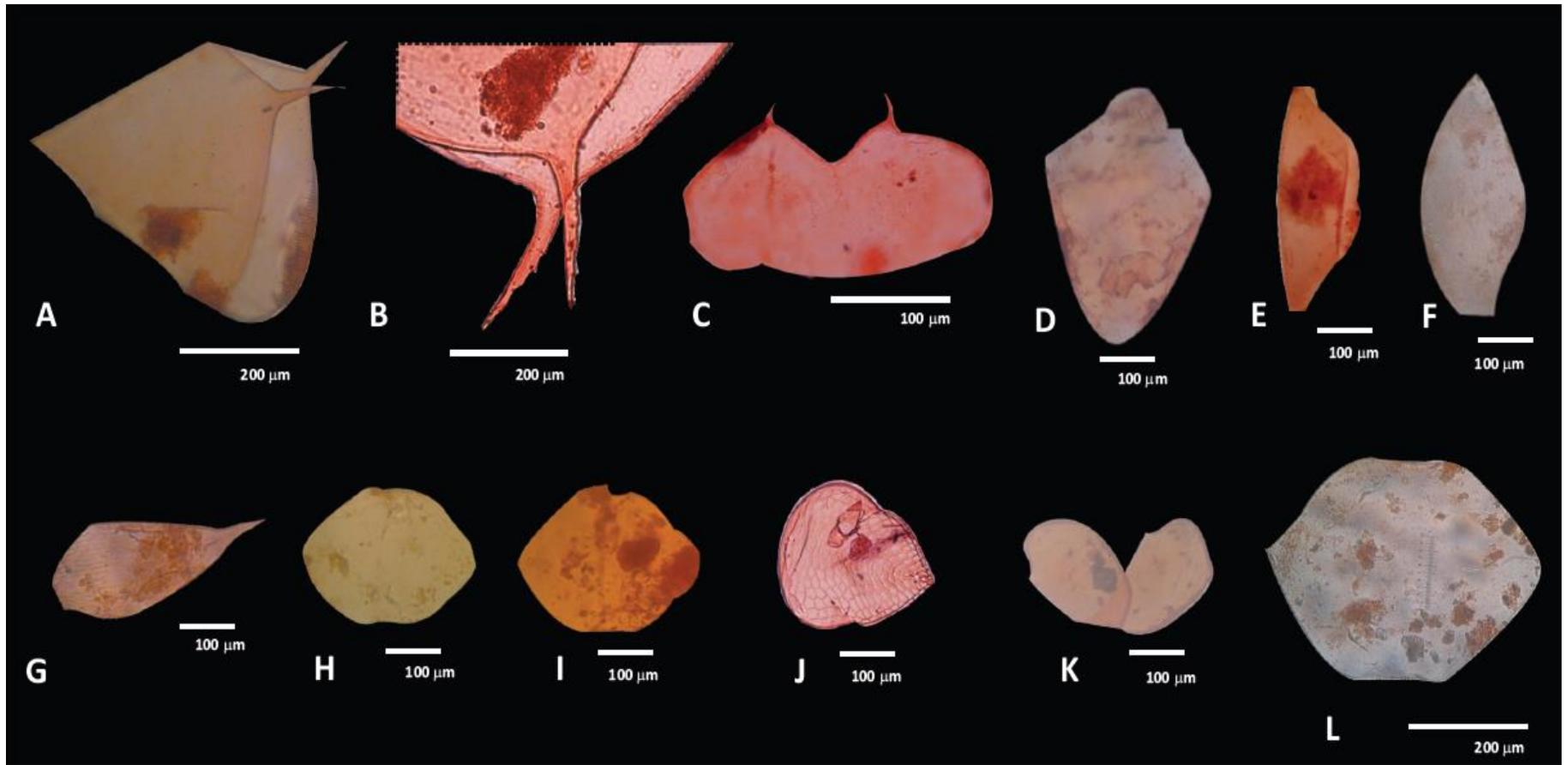
especie de aguas abiertas *B. longirostris* (200 individuos) y una especie perteneciente a la zona litoral *A. exigua* (25 individuos).

**ZONA IV (126 a 89.5 cm, ~ 1,900 – ~ 1,400 años AP).** Presentó 11 especies de cladóceros. Las especies de características de zona litoral *C. sphaericus* (475 individuos), *A. affinis* (300 individuos), *A. harpae* (150 individuos), *L. acanthocercoides* (100 individuos) disminuyeron en abundancia. Por el contrario, *A. excisa* (650 individuos), *A. intermedia* (75 individuos), *A. exigua* (50 individuos) aumentaron su abundancia en comparación con la zona anterior. Aparecieron especies como *Graptoleberis testudinaria* (100 individuos) y *A. nana* (25 individuos). En contraste con las zonas anteriores, *B. coregoni* (1350 individuos), *B. longirostris* (425 individuos), y *B. longispina* (375 individuos) todas especies de aguas abiertas, aumentaron su abundancia de manera considerable.

**Zona V (89.5 cm a la interfase agua-sedimento, ~ 1,400 años AP al presente).** Se caracterizó por la dominancia de especies de aguas abiertas como *B. coregoni* (2650 individuos), y *B. longispina* (775 individuos). Apareció una especie de litoral, *Eurycercus lamelatus*, aunque la mayoría de especies de litoral disminuyeron en abundancia.



**Figura 15.** Diagrama de la abundancia de las especies de cladóceros presentes en el núcleo sedimentario en el Lago Lacandón, Chiapas.



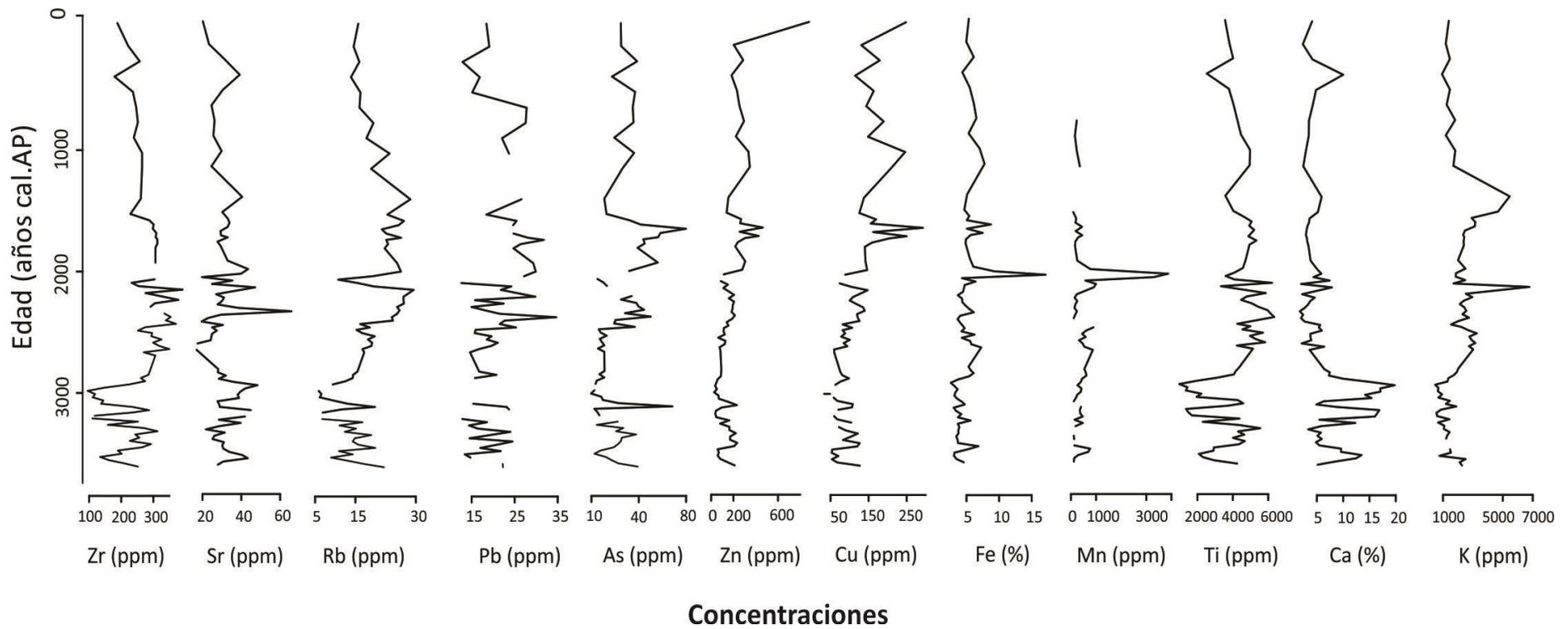
**Lamina 1.** Especies de cladóceros fósiles presentes en el núcleo sedimentario del lago Lacandón. A) Caparazón de *B. coregoni*, B) Caparazón de *B. longispina*, C) Caparazón de *B. longirostris*, D) Escudo cefálico de *E. lamelatus*, E) Escudo cefálico de *L. acanthocercoides*, F) Escudo cefálico de *A. harpae* G) Escudo cefálico de *A. nana*, H) Escudo cefálico de *A. intermedia*, I) Escudo cefálico de *A. rectangularis* J) Escudo cefálico de *G. testudinaria*, k) Caparazón de *C. sphaericus*, L) Escudo cefálico de *L. acanthocercoides*.

## 8.6 Geoquímica de sedimentos y susceptibilidad magnética

Mediante el análisis de fluorescencia de Rayos X se detectaron concentraciones de diferentes elementos traza, como son Zr, Sr, Rb, Pb, As, Zn, Cu, Fe, Mn, Ti, Ca y K (Tabla 5). Sin embargo, no todos estos elementos se pudieron detectar de forma continua a lo largo del núcleo, ya que algunas de las concentraciones estuvieron por debajo del límite de detección del equipo (Fig.16).

Tabla 5. Concentraciones mínimas, máximas, promedio y desviación estándar (SD) de los elementos medidos en la secuencia sedimentaria LAC12-I. La unidades son partes por millón (ppm), excepto Fe y Ca que se expresan en porcentaje (%).

Elemento	Mínimo	Máximo	Promedio	SD
Zr	91.5	387.1	253.1	69.4
Sr	16.9	65.8	31.4	8.0
Rb	0	29.4	17.4	6.3
Pb	0	34.6	17.3	9.2
As	0	79.9	29.0	16.2
Zn	0	878.9	172.3	124.9
Cu	0	292.6	102.4	60.4
Fe (%)	0.7	15.2	3.1	1.9
Mn	0	3896.4	389.2	583.4
Ti	1262.3	6623.4	4382.7	1287.2
Ca (%)	2.7	20.7	7.4	4.4
K	767.8	7111.5	2300.7	1067.6



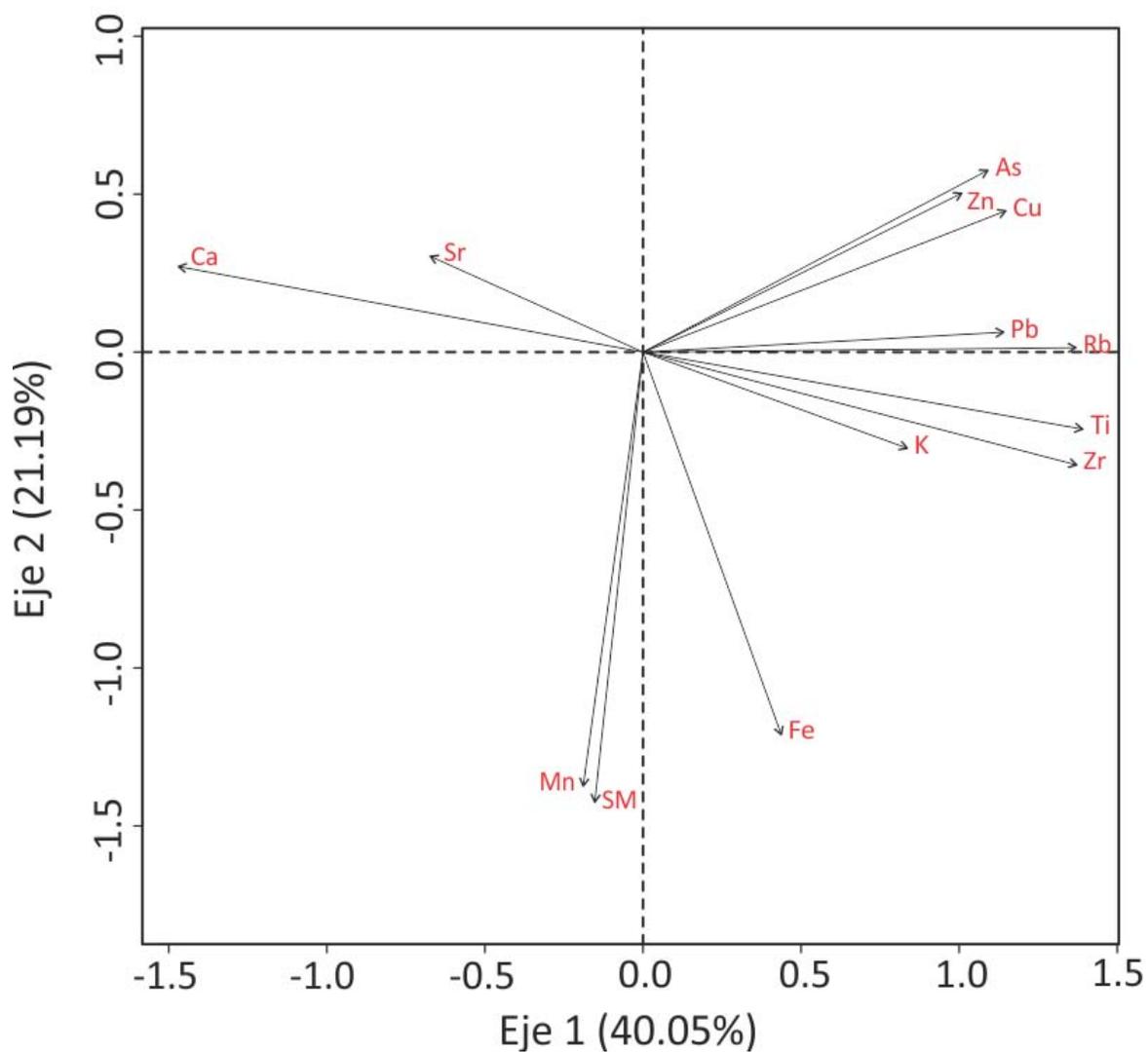
**Figura 16.** Concentraciones de los elementos medidos en la secuencia sedimentaria LAC12-I a través de la profundidad del registro sedimentario. La unidades se presentan en partes por mil (ppm) excepto las concentraciones de Fe y Ca que se presentan en concentraciones porcentuales.

En el análisis de componentes principales (PCA) de las concentraciones de los diferentes elementos y la susceptibilidad magnética los valores propios de los dos primeros componentes fueron de 5.85 y 2.75 respectivamente (Tabla 6). Estos valores representan el 66% de la varianza de la base de datos, de manera que éste es el porcentaje de la varianza explicada por los dos primeros ejes de la ordenación.

La ordenación de las variables representadas por vectores en los ejes asociados a los dos primeros componentes del PCA, mostró una correlación negativa entre Ti y Ca, y una correlación positiva moderada entre susceptibilidad magnética (SM) y Fe (Fig.17). El Ti presentó concentraciones entre 1262.33 y 6623.49 ppm con una media de 4382.7 ppm. Por su parte el Ca presentó concentraciones entre 2.72 y 20.75 %, con una media de 7.4 %. Finalmente el Fe se presentó en concentraciones entre 0.71 y 15.27 % con una media de 3.16 %. Los valores de SM oscilaron entre 7.70E-06 y 2.44E-04 SI a lo largo de la secuencia sedimentaria, con una media de 4.3006E-05 SI.

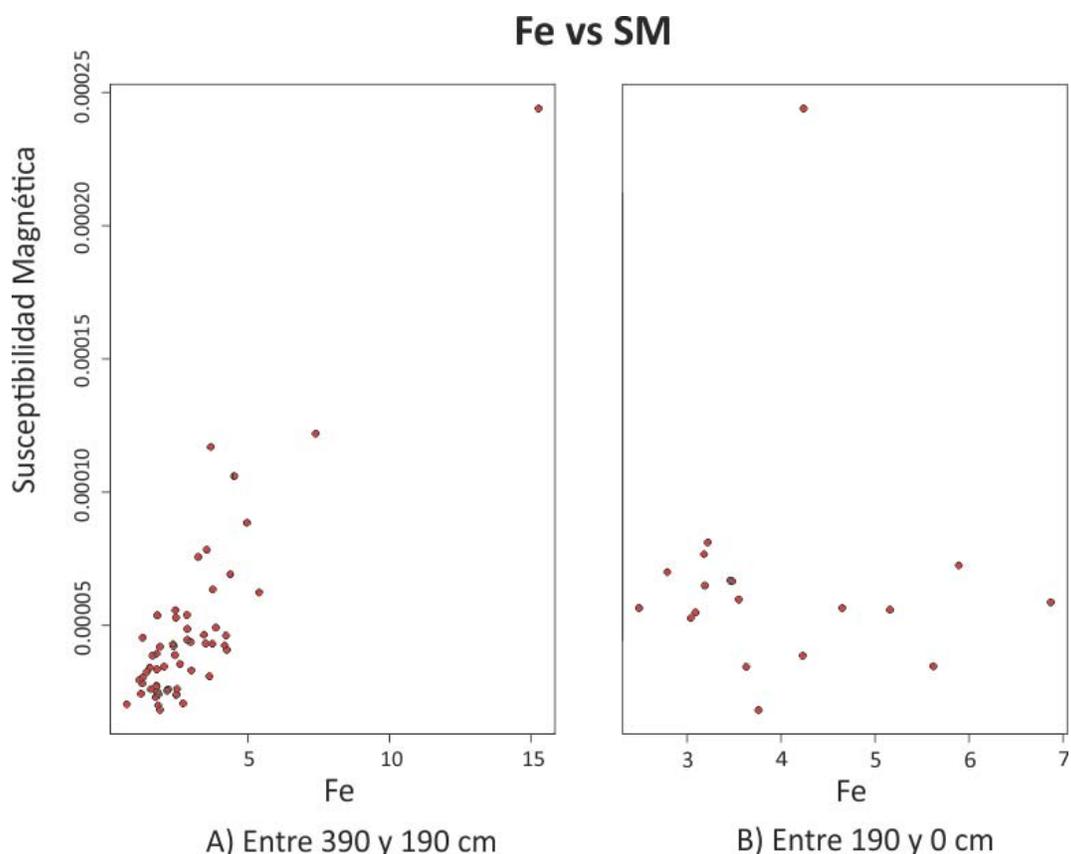
Tabla 6. Análisis de Componentes Principales (PCA) de las concentraciones elementales de Zr, Sr, Rb, Pb, As, Zn, Cu, Fe, Mn, Ti, Ca y K y propiedades magnéticas de la secuencia sedimentaria LAC12-I.

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>
Eigenvalue	5.85	2.75	1.3841	1.1215
Proporción explicada	0.4505	0.2119	0.1065	0.0862
Proporción acumulada	0.4505	0.6624	0.7688	0.8551



**Figura 17.** Representación del Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables geoquímicas de las concentraciones elementales de Zr, Sr, Rb, Pb, As, Zn, Cu, Fe, Mn, Ti, Ca y K y propiedades magnéticas de la secuencia sedimentaria LAC12-I.

A lo largo del registro se observó que el Fe y la SM mostraron un comportamiento similar entre los centímetros 370 y 190, alcanzando valores máximos cerca de 190 cm. Después de este intervalo las concentraciones de ambos disminuyen y se comportan de forma distinta (Fig.18). El Ti y el Ca se comportan de manera contrastante, donde al aumentar el Ti, el Ca disminuye. En la parte basal del núcleo, 370 - 261 cm, las concentraciones de Ti y Ca son muy variables. El Ca alcanza su valor máximo (20.75 %) cerca del centímetro 269. Del centímetro 269 al 126 las concentraciones de Ti son mucho mayores que las de Ca, alcanzando una concentración máxima de 6623.49 ppm en el centímetro 185 (Fig. 16). Después del cm 126, las concentraciones de Ti y Ca se estabilizan, y cerca del cm 35 se observa un aumento repentino de Ca.



**Figura 18.** Relación lineal entre Fe vs. Susceptibilidad magnética (SM). A) Entre 370 y 190 cm se observa como el Fe y la SM están relacionadas. B) Después de 190 cm ya no hay relación entre el Fe y SM.

## 9. Discusión

El registro del Lago Lacandón muestra la evolución de la comunidad local de cladóceros durante aproximadamente los últimos 3,600 años. Este registro refleja un ensamble de especies altamente dinámico a través del tiempo. Naturalmente dichos cambios son a su vez, el reflejo de una serie de fluctuaciones ambientales y climáticas que afectaron el nivel y estado trófico del lago, y el régimen climático de su cuenca durante el Holoceno tardío.

El registro de cladóceros del Lago Lacandón se compuso por 16 especies, divididas en términos de preferencias ambientales como sigue, 3 especies planctónicas o de aguas abiertas (familia Bosminidae) y 13 especies de litoral (familia Chydoridae). Se lograron identificar cinco zonas ecológicas debido a los resultados obtenidos del recambio de especies y al comportamiento de los dos primeros ejes del DCA en un sentido estratigráfico (Fig. 19). Estas zonas representan períodos de tiempo durante los cuales se presentaron comunidades relativamente estables de cladóceros y tendencias de cambios progresivos. En este sentido, se conceptualiza la zona de cladóceros en un sentido análogo a la definición de zonas de polen presentada por Birks y Birks (1980).

El período comprendido entre ~3,620 y ~2,900 años AP (Zona I) se caracterizó por un ensamble de cladóceros dominado por especies litorales, principalmente *A. affinis*, *C. sphaericus* y *A. harpae*. Estas especies son conocidas por su tolerancia a niveles de pH ácidos y concentraciones bajas de oxígeno disuelto en el agua (Alonso, 1996). De hecho, algunos autores consideran que estas especies son pioneras en el desarrollo de los lagos, es decir, son las primeras especies que invaden o colonizan un ambiente desocupado o modificado (Zawisza y Szaroczynska, 2007).

A través de esta misma zona, los indicadores geoquímicos fueron altamente variables (Fig. 19). Mientras que el Ca presentó concentraciones altas y su máximo se encontró cerca de ~2,900 años AP, el Ti presentó un pico cerca de ~3,500 años AP, y después de esta fecha disminuyeron rápidamente sus concentraciones.

Las líneas de evidencia geoquímica junto con la dominancia de especies pioneras sugieren un nivel bajo del lago. Probablemente se presentó el desarrollo de una cobertura importante de plantas acuáticas sumergidas con altas concentraciones de oxígeno, y por lo tanto, aguas eutróficas que permitieron el desarrollo de especies pertenecientes a la familia Chydoridae (Van Damme y Eggermont, 2011) (Fig.19). En términos generales, se infiere que entre ~3,600 y ~2,900 años AP se presentaron condiciones inestables en el lago, con unas condiciones climáticas regionales secas. Estas condiciones han sido ampliamente reportadas para la Península de Yucatán, en donde aparentemente se presentó un período de inestabilidad ambiental y sequía sustancial entre ~4,500 y ~ 3,000 años AP (Hodell et al., 2001; Hodell, 1995; Curtis et al., 1998; Carrillo-Bastos et al., 2010, 2013; Mueller et al., 2009).

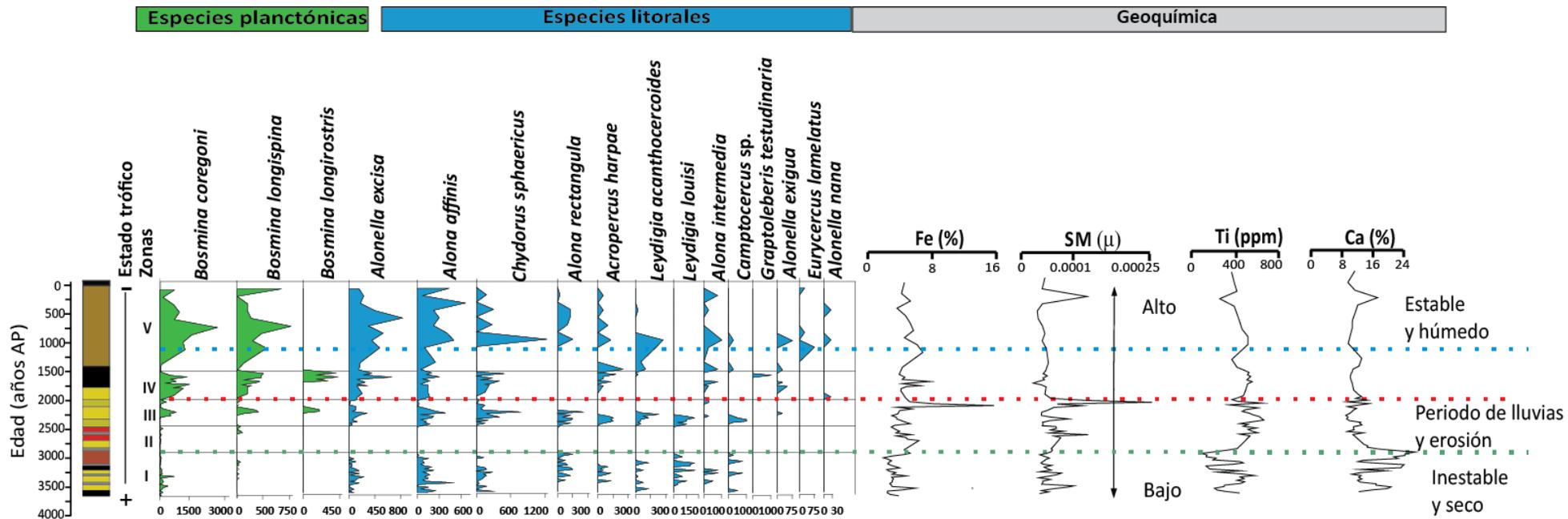
La zona II, comprendida entre ~2,900 y ~2,400 años AP, se caracterizó por una baja abundancia de cladóceros. La única especie que estuvo presente fue *B. coregoni* con abundancias que no superaron los 150 individuos (Fig.19). Este hallazgo sugiere un aumento en el nivel trófico, ya que esta especie usualmente se encuentra asociada a altos niveles de nutrientes (Zawisza y Szaroczynska 2007). El Fe, el Ti y la susceptibilidad magnética se incrementaron, y en contraste el Ca disminuyó drásticamente (Fig. 19). Estas evidencias geoquímicas sugieren un aumento en la disponibilidad de humedad y posiblemente un aumento en el aporte de materiales alóctonos al lago a través de procesos erosivos producto de una alta escorrentía superficial (Hodell et al., 2008). El aporte excesivo de arena, minerales magnéticos y materia orgánica derivados de una mayor energía erosiva imposibilitó la permanencia de las comunidades de cladóceros a través de este período de tiempo.

De acuerdo a los resultados de esta investigación, entre ~2,900 y ~2,400 años AP la región presentó condiciones húmedas. Esta interpretación coincide con hallazgos reportados con base en los análisis geoquímicos y de isótopos estables de oxígeno en el lago Ocotlito, ubicado 10 km al sur, a una elevación de 900 msnm (Franco-Gaviria, 2014; Díaz-Alvarez, 2015). Los análisis de los sedimentos de dicho lago mostraron un aumento en las concentraciones de indicadores erosivos, Ti y susceptibilidad magnética y una

disminución en la señal de  $\delta^{18}\text{O}$ , indicadores de aumento sustancial en la precipitación regional.

La Zona III, entre  $\sim 2,400$  y  $\sim 1,900$  años AP, se caracterizó por un aumento en la riqueza y abundancia de cladóceros (Fig. 19). El aumento sustancial de especies planctónicas, especialmente *B. coregoni*, *B. longispina* y *B. longirostris*, sugiere un nivel más alto del lago y un menor estado trófico. Se encontró que las especies de litoral siguieron dominando la comunidad de cladóceros. Dada su preferencia por aguas relativamente cálidas *A. exigua* y la mayor abundancia de *Camptocercus* sp., sugieren el aumento de la temperatura del agua (Zawisza y Szaroczynska, 2007; Korhola y Rautio, 2001). En términos de la geoquímica, el aumento evidente en las concentraciones de Ti, el cual presentó una concentración máxima cerca de  $\sim 2,300$  años AP, aunado al aumento en SM y Fe, que alcanzaron un pico máximo en  $\sim 1,800$  años AP, sugieren condiciones regionales húmedas. En general, la composición de la comunidad de cladóceros y los indicadores geoquímicos permitieron inferir un período de mayor humedad y un aumento rápido del nivel del lago acompañados por aguas más cálidas (Fig. 19).

De acuerdo a los resultados derivados de los sedimentos del Lago Lacandón, este período representa la fase más húmeda a través de la ventana temporal estudiada. Para este mismo período, se han reportado condiciones húmedas en la región del lago Tzib, en el centro de la Península de Yucatán (Carrillo-Bastos et al., 2010), mientras que los resultados del lago Chichancanab en Quintana Roo apuntan hacia condiciones muy secas (Hodell et al., 1995). Es posible que el gradiente moderno de humedad que presenta condiciones muy húmedas al sur de la Península y muy secas al norte (Correa-Metrio et al., 2011), se viera acentuado durante este período debido a un debilitamiento de los vientos alisios que dejaría al norte de la Península sin una fuente de humedad de verano, mientras que es posible en la parte sur la precipitación causada por la orografía mantuviera los niveles de humedad acentuando dicho gradiente.



**Figura 19.** Diagrama donde se observan las cinco zonas ecológicas de las especies de cladóceros, las concentraciones geoquímicas y las propiedades magnéticas del registro sedimentario LAC12-I. Se muestran los principales cambios observados donde el cambio más importante se muestra cerca de ~1,800 años AP (línea roja) dado por el Fe y la susceptibilidad magnética (SM). Las concentraciones de Ca y Ti, sugieren un período de condiciones inestables y secas que van de ~3,620 a ~2,900 años AP (línea verde) y un período de mayor humedad entre ~2,900 y ~1,800 (línea roja). Se infiere un llenado rápido de la cuenca aproximadamente en ~1,000 años AP (línea azul)

Las Zonas IV (~1,900 a ~1,400 años AP) y V (~1,400 años AP al presente) se caracterizaron por la dominancia de especies planctónicas. Se reportaron tres especies litorales asociadas a plantas acuáticas sumergidas: *A. nana*, *G. testudinaria* y *E. lamelatus*, sugiriendo un nivel del lago mucho mayor y una reducción en el estado trófico (Fig. 19). Los indicadores geoquímicos presentaron un comportamiento más estable que en zonas anteriores, lo que indica menor variabilidad climática. No obstante, el Ti presentó mayores concentraciones sugiriendo condiciones húmedas hasta ~500 años AP, donde el Ca presentó un aumento (Fig. 19). El estudio más cercano realizado por Domínguez-Vázquez (2007) en el lago Nahá sugiere un período de fuertes sequías que va de ~1,260 a ~730 años AP.

Para este período se ha reportado un aumento en las condiciones secas para el centro de la Península cerca de ~1,900 años AP, por ejemplo, Carrillo-Bastos (2010) reporta que después de ~1,900 años cal. AP los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  sugieren un aumento de las condiciones secas, lo cual coincide con lo descrito por Wahl (2014) en el registro de un lago en el norte de Petén, Guatemala, el cual sugiere condiciones más secas de ~ 1,800 a ~1,700 años AP y un aumento de la precipitación cerca de ~ 950 años cal. AP.

## 10. Conclusiones

En el registro sedimentario del Lago Lacandón se identificaron 16 especies de cladóceros pertenecientes a dos familias (Chydoridae y Bosminidae), de acuerdo a la variación en sus abundancias se infirieron las fluctuaciones hidrológicas en el lago. La alta abundancia de taxa de la familia Chydoridae señala que entre ~3,620 y ~1,900 años AP se encontraba un nivel bajo del lago donde la comunidad de cladóceros se caracteriza por ser de aguas poco profundas comúnmente asociadas a plantas sumergidas y altos niveles de oxígeno disuelto.

Las variaciones en la concentración de Ca entre ~3,620 y ~2,900 años AP permiten inferir condiciones climáticas regionales secas. Después de ~2,900 y hasta ~1,900 años AP las concentraciones de Fe, Ti y SM sugieren un aumento en la disponibilidad de humedad, por lo tanto un aumento en el nivel del lago, lo que permitió el desarrollo de especies planctónicas marcando esta fase como la más húmeda del registro sedimentario del Lago Lacandón.

Entre ~1,900 años AP y el presente dominaron las especies pelágicas y se reportaron tres especies asociadas a plantas sumergidas, sugiriendo estabilidad en el nivel del lago. Los indicadores geoquímicos igualmente presentaron un comportamiento estable, sin embargo el Ti presentó mayores concentraciones infiriendo un período estable y húmedo hasta ~500 años AP donde el Ca presentó un aumento.

Debido a que los cladóceros son capaces de responder rápidamente a cambios ambientales por su sensibilidad a variaciones en las condiciones fisicoquímicas del lago, las condiciones inferidas en esta investigación fueron probablemente resultado de los cambios en el régimen regional de humedad, lo que afectó directamente a las comunidades de cladóceros que habitaron el lago permitiendo así realizar la reconstrucción de perturbaciones ambientales durante el Holoceno tardío.

El conjunto de datos obtenidos en el Lago Lacandón describe el primer estudio realizado en altitudes medias basado en la composición y estructura de la comunidad de cladóceros fósiles, geoquímica multielemental y propiedades magnéticas de los sedimentos, constituyendo un trabajo que combina indicadores biológicos y no biológicos como herramientas para la obtención de información dentro y fuera de la cuenca haciendo notar la utilidad y eficiencia de los estudios multi-proxy para estimar los cambios paleoecológicos y paleoambientales.

## 11. Bibliografía

- Ah Yong, S., Lowry, J., Alonso, M., Bamber, R., Boxshall, G., Castro, P., Gerken, S., Karaman, G., Goy, J., Jones, D., 2011. Subphylum Crustacea Brännich, 1772. *Zootaxa* 3148, 165-191.
- Alonso, M., 1996. Crustacea, Branchiopoda. Editorial CSIC-CSIC Press.
- Amoros, C., 1980. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français, 15: Structure des peuplements de cladocères et copepodes de deux anciens méandres d'âge différents. *Acta Oecologica. Oecologia Generalis*.
- Anderson, J., Bugmann, H., Dearing, A., and Gaillard, J. 2006. Linking palaeoenvironmental data and models to understand the past and to predict the future. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 696-704.
- Arche, A. and Miralles, A., 2010. Sedimentología: Del proceso físico a la cuenca sedimentaria. Editorial CSIC-CSIC Press.
- Bernal, J.P., Lachniet, M., McCulloch, M., Mortimer, G., Morales, P., and Cienfuegos, E. 2011. A speleothem record of Holocene climate variability from southwestern Mexico. *Quaternary Research* 75, 104-113.
- Birks, H. J. B. and H. H. Birks. 1980. Quaternary palaeoecology. University Park Press, Baltimore.
- Boyle, J. 2000. Rapid elemental analysis of sediment samples by isotope source XRF. *Journal of Paleolimnology* 23:213-221.
- Bradley, R.S., 2015. Chapter 3 - Dating Methods I, in: Bradley, R.S. (Ed.), *Paleoclimatology (Third Edition)*, Academic Press, San Diego, pp. 55-101.
- Brenner, M., Rosenmeier, M., Hodell, D., Curtis, J., Anselmetti, F. and Ariztegui, D., 2002. Limnología y paleolimnología de Petén, Guatemala. *Revista Universidad del Valle de Guatemala* 12, 2-9.
- Caballero, M., and Ortega, B. 1998. Lake levels since about 40,000 years ago at Lake Chalco, near Mexico City. *Quaternary Research* 50, 69-79.

- Caballero, M., Lozano, S., Ortega, B., Urrutia, J., and Macias, J. 1999. Environmental characteristics of Lake Tecocomulco, northern basin of Mexico, for the last 50,000 years. *Journal of Paleolimnology* 22, 399-411.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. and Ortega, B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62, 359-377.
- Caballero, M., Valadez, F., Rodríguez, A. 2013. Paleolimnología: como descifrar la historia de los lagos y su entorno a partir del estudio de sus sedimentos. *Paleontología Mexicana* 3, 22-28.
- Carrillo-Bastos, A., Islebe, G., Torrescano-Valle, N. and González, E. 2010. Holocene vegetation and climate history of central Quintana Roo, Yucatán Península, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 160, 189-196.
- Carrillo-Bastos, A., Islebe, G. and Torrescano-Valle, N. 2013. 3800 Years of Quantitative Precipitation Reconstruction from the Northwest Yucatan Peninsula.
- Castellanos-Osorio, I. and Elías-Gutiérrez, M. 1999. Distribution and abundance of *Pseudevadne tergestina* Claus, 1877 in the Mexican Caribbean Sea, with notes on its biology (Branquiopoda: Onychopoda). *Arthropoda Selecta*, 8, 59-65.
- Cervantes-Martínez, A. y Gutiérrez-Aguirre, M. 2012. Especies de zooplancton dulceacuícola de Cozumel. Universidad de Quintana Roo, 68.
- Chávez, C. 2014. Ostrácodos y geoquímica como indicadores de la variabilidad hidrológica y climática en los últimos 27 mil años calibrados de la parte central del desierto de Chihuahua (México). Tesis de Maestría.
- Ciro-Pérez, J. and Elías-Gutiérrez, M. 1996. Nuevos registros de Cladóceros (Crustacea: Anomopoda) en México. *Revista de Biología Tropical*, 44, 297-304.
- Ciro-Pérez, J. and Elías-Gutiérrez, M. 1997. *Macrothrix smirnovi*, a new species (Crustacea: Anomopoda: Macrothricidae) from Mexico, a member of the M. triserialis-group. *Proceedings-Biological Society of Washington*, 110, 115-127.

- Colinvaux, P., De Oliveira, P. E. and Moreno J. 1999. Amazon Pollen Manual and Atlas. Harwood Academic Publishers, Amsterdam 332pp.
- Cooperative Holocene Mapping Project (COHMAP) Members. 1988. Climatic changes of the last 18,000 years: Observations and model simulations, *Science*, 241, 1043-1052.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y manejo Área de Protección de Flora y Fauna Naha. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F.
- Correa-Metrio, A., Bush, B., Pérez, L., Schwalb, A. and Cabrera, K. 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene*, 21, 681-692.
- Correa-Metrio, A., Dechnik, M., Lozano-García, S. and Caballero, M. 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological change from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66, 135-143.
- Cowgill, U., Hutchinson, G., Racek, A., Goulden, C., Patrick, R. and Tsukada, M. 1966. The history of Laguna de Petenxil: A small lake in Northern Guatemala. Connecticut Academy of Arts and Sciences.
- Cronin, T. 1999. Principles of Paleoclimatology: Perspectives in Paleobiology and Earth History: Columbia University Press, New York.
- Cuna, E., Zawisza, E., Caballero, M., Ruiz-Fernández, A., Lozano-García, S. and Alcocer, J. 2014. Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of a tropical alpine lake. *Journal of Paleolimnology*, 51, 1-14.
- Curtis, J., Hodell, D. and Brenner, M. 1995. Climate Variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the Past 3500 Years, and Implications for Maya Cultural Evolution. *Quaternary Research*, 46, 37-47.
- Curtis, J., Brenner, M., Hodell, D., Balsler, R., Gerald, I. and Hooghiemstra, H. 1998. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of paleolimnology*, 19, 139-159.

- DeCosta, J. and Janicki, A. 1978. Population dynamics and age structure of *Bosmina longirostris* in an acid water impoundment. Paper presented at the Proceedings: Congress in Denmark 1977 Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie.
- Delcourt, H., Delcourt, A. and Webb, T. 1982. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quaternary Science Reviews*, 1, 153-175.
- Delcourt, A, and Delcourt, H. 1983. Late-Quaternary vegetational dynamics and community stability reconsidered. *Quaternary Research*, 19, 265-271.
- Delcourt, A., Delcourt, H., Cridlebaugh, P. and Chapman, J. 1986. Holocene ethnobotanical and paleoecological record of human impact on vegetation in the Little Tennessee River Valley, Tennessee. *Quaternary Research*, 25, 330-349.
- Delcourt, A. and Delcourt, H. 1987. Late-Quaternary dynamics of temperate forests: Applications of paleoecology to issues of global environmental change. *Quaternary Science Reviews*, 6, 129-146.
- Delcourt, H. and Delcourt, A. 1997. Pre-Columbian Native American use of fire on southern Appalachian landscapes. *Conservation Biology*, 11, 1010-1014.
- Díaz-Alvarez, A. 2015. Historia ambiental durante el holoceno en la Selva Lacandona inferida a partir de ostrácodos en sedimentos del Lago Ocotlito, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dodson, I. and Frey, D. 2001. Cladocera and other branchiopoda, in J.H. T. P. Covich (Ed.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (Second Edition), San Diego: Academic Press, 849-913
- Domínguez-Vázquez, G. and Islebe, G. 2008. Protracted drought during the late Holocene in the Lacandon rain forest, Mexico. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17, 327-333.
- Elías-Gutiérrez, M., Ciro-Pérez, J., Suárez-Morales, E. and Silva-Briano, M. 1999. The freshwater Cladocera (orders Ctenopoda and Anomopoda) of Mexico, with comments on selected taxa. *Crustaceana*, 72, 171-186.

- Elías-Gutiérrez, M. and Suárez-Morales, E. 1999. *Alona pectinata* (Crustacea: Anomopoda; Cbydoridae), a new freshwater cladoceran from Southeast Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 47, 105-111.
- Elías-Gutiérrez, M. and Smirnov, N. 2000. *Macrothrix marthae*, a new species (Crustacea: Anomopoda: Macrothricidae), a highly specialized macrothricid from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113, 652-660.
- Elías-Gutiérrez, M., Smirnov, N., Suárez-Morales, E. and Dimas-Flores, N. 2001. New and little known cladocerans (Crustacea: Anomopoda) from southeastern Mexico. *Hydrobiologia*, 442, 41-54.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E. and Sarma, S. 2002. Diversity of freshwater zooplankton in the neotropics: the case of Mexico. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen*, 27, 4027-4031.
- Elías-Gutiérrez, M., Nieto, G. y Garfias Espejo, T. 2004. Pulgas de agua: pequeños monstruos dulceacuícolas. *Ciencia y Desarrollo*, 174, no. 174.
- Elías-Gutiérrez, M., Kotov, A. and Garfias-Espejo, T. (2006). Cladocera (Crustacea: Ctenopoda, Anomopoda) from southern Mexico, Belize and northern Guatemala, with some biogeographical notes. *Zootaxa*, 1119, 1-27.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez Morales, E., Gutiérrez Aguirre, A., Silva Briano, M., Granados Ramírez, G. and Garfias Espejo, T. 2008. Cladocera y copepoda de las aguas continentales de México: guía ilustrada. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Fairbanks, R. G., Mortlock, R. A., Chiu, T.-C., Cao, L., Kaplan, A., Guilderson, T. P., Fairbanks, A. L., Bloom, P. M., Grootes, P. M., and Nadeau, M.-J. 2005. Radiocarbon calibration curve spanning 0 to 50,000 years BP based on paired  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$  and  $^{14}\text{C}$  dates on pristine corals. *Quaternary Science Reviews* 24, 1781-1796.
- Forró, L., Korovchinsky, N.M., Kotov, A.A. and Petrusek, A. 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater, in: Balian, E.V., Lévêque, C., Segers, H., Martens, K. (Eds.), *Freshwater Animal Diversity Assessment*, Springer Netherlands, 177-184.

- Flössner, D. 1964. Zur Cladocerenfauna des Stechlinsee-Gebietes II. Ökologische Untersuchungen über die litoralen Arten. *Limnologica* (Berlin),2, 35-103.
- Franco-Gaviria, F. 2014. Dinámicas de la vegetación y el clima del Holoceno en la selva Lacandona, estado de Chiapas, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Frey, D. 1960. The Ecological Significance of Cladoceran Remains in Lake Sediments. *Ecology*, 41, 684-699.
- Frey, D. 1995. Changing attitudes toward chydorid anomopods since 1769. *Hydrobiologia*, 307, 43-55.
- Fryer, G. 1993. The Freshwater Crustacea of Yorkshire: a faunistic and ecological survey: Yorkshire Naturalists' Union.
- Fritz, S., Metcalfe, E. and Dean W. 2001. Holocene Climate Patterns in the Americas Inferred from Paleolimnological Records. *Interhemispheric Climate Linkage*. Academic Press, San Diego, CA, 241-263.
- Garfias-Espejo, T., Elías-Gutiérrez, M. 2003. Taxonomy and distribution of Macrothricidae (Crustacea: Anomopoda) in southeastern Mexico, northern Guatemala and Belize. *Anales Del Instituto de Biología serie Zoología*, 74.
- Hann, B. 1989. Methods in quaternary ecology# 6. Cladocera. *Geoscience Canada*, 16.
- Haug, H., Hughen, A., Sigman, M., Peterson, C. and Röhl, U. 2001. Southward migration of the intertropical convergence zone through the Holocene. *Science*, 293, 1304-1308.
- Hill, M. O. and Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 41-58.
- Hodell, D. A., Curtis, J. and Brenner, M. 1995. Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature*, 375, 391-394.
- Hodell, D. A., Brenner, M. and Curtis, J. 2000. Climate change in the northern American tropics and subtropics since the last ice age. *Landscape transformations in the pre-Columbian Americas*, 13-38.

- Hodell, D. A., Brenner, M., Curtis, J. H. and Guilderson, T. 2001. Solar forcing of drought frequency in the Maya lowlands. *Science*, 292, 1367-1370.
- Hodell, D. A., Brenner, M., Curtis, J. H., Medina-González, R., Ildelfonso-Chan Can, E., Albornaz-Pat, A. and Guilderson, T. 200. Climate change on the Yucatan Peninsula during the Little Ice Age. *Quaternary Research*, 63, 109-121.
- Hodell, D. A., Anselmetti, F. S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J. H., Gilli, A. and Bush, M. B. 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America. *Quaternary Science Reviews*, 27, 1152-1165.
- Hodell, D. A., Turchyn, A. V., Wiseman, C. J., Escobar, J., Curtis, J., Brenner, M. and Brown, E. T. 2012. Late Glacial temperature and precipitation changes in the lowland Neotropics by tandem measurement of  $\delta^{18}\text{O}$  in biogenic carbonate and gypsum hydration water. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 77, 352-368.
- Islebe, G. A., Hooghiemstra, H., Brenner, M., Curtis, J. and Hodell, D. A. 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene*, 6, 265-271.
- Juárez, D. 2005. Registro de cambios paleoambientales en sedimentos del lago "La preciosa", Pue. con base en el estudio de ostrácodos. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Juday, C. 1915. Limnological studies on some lakes in Central America. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters*, 18, 214.
- Juggins, S. 2007. C2. Page Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation, Newcastle, England.
- Korhola, A., and Rautio, M. 2001. Cladocera and Other Branchiopod Crustaceans, in: Smol, J., Birks, H.J., Last, W. (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*, Springer Netherlands, 5-41.
- Korosi, B. and Smol, J. 2012. An illustrated guide to the identification of cladoceran subfossils from lake sediments in northeastern North America: part 2—the Chydoridae. *Journal of Paleolimnology*, 48, 587-622.

- Kotov, A. A. and Williams, J. L. 2000. *Ilyocryptus spinifer* Herrick 1882 (Anomopoda, Branchiopoda): a redescription based on North American material and designation of a neotype from Minnesota. *Hydrobiologia*, 428, 67-84.
- Kotov, A., Elías-Gutiérrez, M. and Gutiérrez-Aguirre, M. 2001. *Ilyocryptus paranaensis inarmatus* subsp. nov. from Tabasco, Mexico (Cladocera, Anomopoda). *Crustaceana*, 74, 1067-1082.
- Kotov, A. A., Elías-Gutiérrez, M. and Granados-Ramírez, J. G. 2005. *Moina dumonti* sp. nov. (Cladocera, Anomopoda, Moinidae) from southern Mexico and Cuba, with comments on moinid limbs. *Crustaceana*, 78, 41-57.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific, Oxford.
- Leyden, B. W. 1987. Man and climate in the Maya lowlands. *Quaternary Research*, 28, 407-414.
- Leyden, B. W. 2002. Pollen evidence for climatic variability and cultural disturbance in the Maya lowlands. *Ancient Mesoamerica* 13, 85-101.
- Lozano-Garcia, S., Ortega-Guerrero, B., Caballero-Miranda, M. and Urrutia-Fucugauchi J. 1993. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research*, 40, 332-342.
- Lozano-Garcia, S. and Vázquez-Selem, L. 2005. A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene*, 15, 329-338.
- Medina-Elizalde, M., Burns, S.J., Lea, D.W., Asmerom, Y., Von Gunten, L., Polyak, V., Vuille, M. and Karmalkar, A., 2010. High resolution stalagmite climate record from the Yucatán Peninsula spanning the Maya terminal classic period. *Earth and Planetary Science Letters*, 298, 255-262.
- Mueller, A.D., Islebe, G.A., Hillesheim, M.B., Grzesik, D.A., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J.H., Hodell, D.A. and Venz, K.A. 2009. Climate drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the late Holocene. *Quaternary Research* 71, 133-141.
- Müllerried, FKG. 1957. *Geología de Chiapas*. Publicaciones Del Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez. Chiapas, México.

- Ortega, B., Caballero, C., Lozano, S., Israde, I. and Vilaclara, G. 2002. 52 000 years of environmental history in Zacapú basin, Michoacán, Mexico: the magnetic record. *Earth and Planetary Science Letters*, 202, 663-675.
- Palacios-Espinosa, E. 2000. Vegetación y flora del Parque Biológico El Zapotal, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (Doctoral disertación, Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz).
- Quiroz, J.D. 2012. Variabilidad climática de los últimos 80ka cal AP en el norte de México con proxies geoquímicos en sedimentos lacustres. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México
- Ramírez, F. 1981. Cladocera. Atlas del zooplankton del atlantico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Mar del Plata: INIDEP, 533-541.
- Roy, P. D., Smykatz-Kloss, W., and Sinha, R. 2006. Late Holocene geochemical history inferred from Sambhar and Didwana playa sediments, Thar Desert, India: comparison and synthesis. *Quaternary International*, 144, 84-98.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México D.F
- Rzedowski, J. 1996. *Acta Botánica Mexicana*, 35, 25-44.
- Sinev, A.Y., Zawisza, E. 2013. Comments on cladocerans of crater lakes of the Nevado de Toluca Volcano (Central Mexico), with the description of a new species, *Alona manueli* sp. nov. *Zootaxa*, 3647, 390-400.
- Smol, J.P., Last, W.M., and Birks, H.J. 2001. Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Volume 4: Zoological Indicators: Springer.
- Szeroczyńska, K., and Sarmaja-Korjonen, K. 2007. *Atlas of subfossil Cladocera from central and northern Europe. Friends of the lower Vistula Society.*
- Van Damme, K., and Dumont, H. J. 2010. Cladocera of the Lençóis Maranhenses (NE-Brazil): faunal composition and a reappraisal of Sars' Method. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 755-779.
- Van Damme, K. and Eggermont, H. 2011. The Afromontane Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the Rwenzori (Uganda–DR Congo): taxonomy, ecology and biogeography. *Hydrobiologia*, 676, 57-100.

- Wahl, D., Byrne, R., and Anderson, L. 2014. An 8700 year paleoclimate reconstruction from the southern Maya lowlands. *Quaternary Science Reviews*, 103, 19-25.
- Zawisza, E. and Szeroczyńska, K. 2007. The development history of Wigry Lake as shown by subfossil Cladocera. *Geochronometria*, 27, 67-74.

