



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FES IZTACALA

ECOLOGÍA

LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS PROFUNDOS DE LOS LAGOS DEL PARQUE NACIONAL “LAGUNAS DE MONTEBELLO”, CHIAPAS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

DANIELA CORTÉS GUZMÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. JAVIER ALCOCER DURAND
FES IZTACALA

COMITÉ TUTOR: Dr. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
Dr. XAVIER CHIAPPA CARRARA
UNIDAD ACADÉMICA SISAL, UNAM

MÉXICO, CD. MX. SEPTIEMBRE, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de julio de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **CORTES GUZMAN DANIELA**, con número de cuenta 516491208, con la tesis titulada "**Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos profundos de los lagos del Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Chiapas**", realizada bajo la dirección del **DR. JAVIER ALCOCER DURAND**:

Presidente: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Vocal: DR. LUIS ALBERTO OSEGUERA PÉREZ
Secretario: DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
Suplente: DR. GERARDO RIVAS LECHUGA
Suplente: DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 4 de septiembre de 2017.


Dr. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Coordinador del Programa



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por permitirme completar mis estudios y contribuir a mi formación.

Al CONACYT por la beca otorgada para realizar los estudios de posgrado.

Al Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua (CONAGUA-CONACYT 167603), y a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (PAPIIT-IN219215) por el apoyo financiero al proyecto.

Al Dr. Javier Alcocer Durand y a los miembros del comité tutorial Dr. Xavier Chiappa Carrara y Dr. Fernando Álvarez Noguera por sus observaciones y acompañamiento.

Agradecimientos personales

A Javier por su confianza, apoyo, disposición y enseñanzas durante todo este proceso. A Luis por su interés, su colaboración incondicional y por su amistad.

A los miembros del jurado Dr. Atilano Contreras Ramos, Dr. Luis Oseguera Pérez, Dr. Xavier Chiappa Carrara, Dr. Gerardo Rivas Lechuga y Dr. Fernando Álvarez Noguera, por su comentarios y observaciones.

Al Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), a la comunidad local y Comisarios Ejidales por facilitar el acceso a los lagos. A René por su enorme ayuda en el trabajo de campo.

A los colegas del equipo de la FES Iztacala, UNAM, por su apoyo en el trabajo de campo: Daniel, Montserrat, Mariana, Erick, Jerónimo, Andrea, Rigel y Karen. A Sandra y Erick por su ayuda en el trabajo de laboratorio. A Daniel por su constante apoyo y compañía.

A los doctores Gerardo Rivas, Fernando Álvarez y José Palacios por la identificación de los ácaros, anfípodos y colémbolos, respectivamente.

A la Dra. Elva Escobar y sus estudiantes por facilitarme sus instalaciones y equipos para los análisis de las muestras de sedimentos.

A mi familia y amigos.

Índice

Resumen	
Abstract	1
Introducción	2
Antecedentes	5
1. Antecedentes generales	5
2. Antecedentes del área de estudio	5
Justificación e hipótesis	7
Objetivos y metas	8
Materiales y métodos	9
1. Sitio de estudio	9
2. Método	10
Resultados	16
1. Parámetros fisicoquímicos de la columna del agua	16
2. Parámetros fisicoquímicos del sedimento	20
3. Composición	26
4. Abundancia relativa	26
5. Riqueza taxonómica	34
6. Densidad	37
7. Biomasa	40
8. Análisis estadísticos	43
Discusión	46
Conclusiones	58
1. Conclusiones particulares	58
2. Conclusiones generales	58
Bibliografía	60

Índice de Figuras

Figura 1. Ubicación de los lagos del PNLM. Se indican los lagos estudiados. (Modificado de Alcocer et al. 2016).

Figura 2. Mapas batimétricos de los lagos estudiados. A: Dos Lagos, B: Ensueño, C: Tziscoa, D: Bosque Azul. Los puntos rojos negros señalan las estaciones de muestreo. Modificado de Alcocer et al. (2016).

Figura 3. Perfiles verticales (octubre de 2015) de las variables fisicoquímicas (rojo = temperatura, azul = oxígeno disuelto, verde = conductividad $-K_{25}$ -) en DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa y BA: Bosque Azul. (La línea negra punteada identifica el límite inferior de la Z_{eu} y la franja gris el metalimnion).

Figura 4. Perfiles verticales (marzo de 2016) de las variables fisicoquímicas (rojo = temperatura, azul = oxígeno disuelto, verde = conductividad $-K_{25}$ -) en DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa y BA: Bosque Azul. (La línea negra punteada identifica el límite inferior de la Z_{eu} y la franja gris el metalimnion).

Figura 5. Abundancia relativa de las familias de macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa, BA: Bosque Azul.

Figura 6. Riqueza taxonómica promedio (\pm d.e.) de los grupos de macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. Los * señalan las estaciones anóxicas.

Figura 7. Dendrograma de la similitud calculada con el índice de Jaccard de las estaciones de muestreo de los lagos en estudio en octubre 2015 (izq.) y marzo 2016 (der.). DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa, BA: Bosque Azul.

Figura 8. Especies presentes en dos lagos. Las zonas coloreadas señalan las especies comunes entre tres lagos y la zona punteada del centro, el espacio común entre los cuatro lagos. Debajo de cada lago está el número de especies que fueron únicas.

Figura 9. Densidades promedio (\pm d.e.) de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. Los * señalan las estaciones anóxicas.

Figura 10. Contribución porcentual a la densidad de los principales taxones de macroinvertebrados bentónicos de las estaciones en cada lago en los dos periodos de muestreo. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa, BA: Bosque Azul.

Figura 11. Biomasa promedio (\pm d.e.) de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. Los * señalan las estaciones anóxicas.

Figura 12. Contribución porcentual a la biomasa de los principales taxones de macroinvertebrados bentónicos de las estaciones en cada lago en los dos periodos de muestreo. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa, BA: Bosque Azul.

Figura 13. Análisis exploratorio gráfico de los datos biológicos transformados (riqueza taxonómica, densidad y biomasa) de los lagos oligotróficos (Tziscoa, Ensueño, Dos Lagos). Para cada grupo de datos se observan las medias con barras de error en negro. a, b y c corresponden a la estratificación, d, e y f a la circulación.

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Características generales de los lagos estudiados. Los datos se tomaron de Alcocer et al. (2016). Las concentraciones de clorofila (Clor- *a*) y transparencia (Z_{DS}) son datos sin publicar. Z_{max} : profundidad máxima, Z_{mean} : profundidad media.

Cuadro 2. Características ambientales de los sedimentos en las estaciones de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Dos Lagos. (CO_3^{2-} : porcentaje de carbonatos, MO: porcentaje de materia orgánica, T: temperatura, OD: oxígeno disuelto, Sat OD: saturación de oxígeno disuelto, K_{25} : conductividad, ORP: potencial de oxidación- reducción).

Cuadro 3. Características ambientales de los sedimentos en los sitios de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Ensueño. (Las abreviaturas son las mismas del Cuadro 2).

Cuadro 4. Características ambientales de los sedimentos en los sitios de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Tzisco. (Las abreviaturas son las mismas del Cuadro 2).

Cuadro 5. Características ambientales de los sedimentos en los sitios de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Bosque Azul. (Las abreviaturas son las mismas del Cuadro 2).

Cuadro 6. Composición de la comunidad bentónica encontrada en los lagos de estudio. *Nd: no determinado*, AA: abundancia absoluta, AR: abundancia relativa, DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco, BA: Bosque Azul.

Cuadro 7. Listado taxonómico de los macroinvertebrados bentónicos en orden descendente de abundancia. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco, BA: Bosque Azul, N: abundancia total.

Cuadro 8. Valores de riqueza específica (S) de las estaciones de muestreo de los lagos.

Cuadro 9. Valores estadísticos de los modelos de covarianza ajustados con un factor anidado.

Cuadro 10. Variables biológicas de la comunidad de MIB de la zona profunda de lagos oligotróficos del mundo. [Z: profundidad (m); S: riqueza (No. taxa); D: densidad ($ind\ m^{-2} \pm 1\ d.e.$); B: biomasa ($mg\ m^{-2} \pm 1\ d.e.$)]. El * indica niveles de hipoxia ($<1\ mg\ L^{-1}$) en el hipolimnion.

Resumen

El objetivo de esta investigación fue reconocer las comunidades de macroinvertebrados bentónicos (MIB) profundos de los lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM), así como el papel que tiene el fenómeno de la anoxia en su desarrollo y persistencia, mediante la medición de las variables ambientales del agua y el sedimento, y la caracterización de la composición y estructura de la comunidad. Se propuso comprobar si la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB en los lagos tropicales oligotróficos profundos de Montebello: 1) mostrarán una disminución desde la zona litoral a la zona profunda; 2) mostrarán una mayor disminución en la zona profunda en comparación con sus homólogos templados; 3) serán similares a las de lagos tropicales eutróficos profundos de Montebello, 4) mostrará una disminución en la época de estratificación con respecto a la circulación.

El PNLM está ubicado al sureste de Chiapas, y está conformado por más de 50 cuerpos acuáticos de los cuales se seleccionaron cuatro lagos profundos, tres oligotróficos y uno eutrófico. Se realizaron dos muestreos, en época de estratificación y durante la circulación. En cada lago se estableció un transecto orilla- centro con cuatro puntos de muestreo, en donde se registraron las variables fisicoquímicas del agua (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad, pH, potencial redox). Las muestras de sedimentos para los MIB, textura, porcentaje de materia orgánica y carbonatos se tomaron con una draga tipo Ekman. Se caracterizó el ambiente bentónico, se cuantificó la riqueza, densidad y biomasa y se realizaron comparaciones entre sitios, épocas y lagos.

En el primer muestreo, los lagos se encontraron estratificados térmicamente, con la zona profunda anóxica. En el segundo muestreo, Tzisco y Ensueño se encontraron circulando, mientras que Dos Lagos y Bosque Azul mostraron un perfil de temperatura homogéneo, pero perfiles clinógrafos de oxígeno, lo que provocó que la anoxia permaneciera. Son lagos cálidos (17.5 - 24.3 °C) con pH neutros a básicos (7.1 - 8.9). Los sedimentos son limos o limos arenosos, orgánicos (> 10 %) y kársticos (> 20 %). Se recolectaron 1 412 individuos de 79 especies, el 48.5 % se recolectaron en estratificación y el 51.5 % en circulación. Chironomidae, Naididae y Amphipoda fueron los grupos más abundantes (86.0 %). La densidad promedio global fue de 654 ± 27 ind m^{-2} , con un máximo de $1\ 181 \pm 99$ ind m^{-2} en Dos Lagos y un mínimo de 422 ± 508 ind m^{-2} en Bosque Azul. La densidad promedio en octubre fue $634 \pm 1\ 575$ ind m^{-2} y en marzo de $673 \pm 1\ 139$ ind m^{-2} . La biomasa promedio global fue de 137.6 ± 293.5 mg m^{-2} , el valor máximo fue de 321.9 ± 495.1 mg m^{-2} en Dos Lagos y el mínimo de 27.0 ± 97.8 mg m^{-2} en Bosque Azul. Durante la estratificación el promedio general fue de 90.1 ± 303.5 mg m^{-2} y en la circulación de 185.0 ± 278.3 mg m^{-2} . Los análisis estadísticos mostraron que la riqueza y la biomasa disminuyen con la profundidad en la estratificación, y la riqueza y la densidad en la circulación. Se encontraron diferencias en las variables biológicas en relación con el estado trófico de los lagos. Los lagos oligotróficos mostraron diferencias en la densidad y la biomasa entre épocas.

La disminución de las variables biológicas en la estratificación es esperada por las limitaciones de la zona profunda para el desarrollo de la fauna. La textura del fondo, la materia orgánica y la vegetación influyen en la distribución de los organismos bentónicos. Los organismos deben enfrentarse a un ambiente hostil en la zona profunda en la temporada de estratificación, pero la oxigenación en la circulación promueve la colonización de la fauna a un ambiente relativamente disponible. La riqueza y la densidad encontradas en la zona profunda fueron menores a las reportadas en lagos templados, mientras que la biomasa varía en un rango similar. Los resultados de Bosque Azul fueron similares a los reportados en otros lagos con cierto grado de perturbación, pero diferentes de los lagos oligotróficos de Montebello.

Como conclusión, la comunidad de MIB de los lagos oligotróficos profundos del PNLM, mostró una disminución en sus características biológicas con el aumento de profundidad en época de estratificación, y dicha disminución fue mayor en comparación con sus homólogos templados. Los lagos oligotróficos mostraron una mayor riqueza, densidad y biomasa en comparación con un lago eutrófico, y se encontraron diferencias entre las épocas de estratificación y circulación.

Abstract

The aim of this research was to recognize the benthic macroinvertebrate (BMI) communities of deep lakes in Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM), as well as the role of anoxia on its development and settlement, through measurements of environmental variables of water and sediments, and the characterization of composition and structure of the community. We hypothesized that taxonomic richness, density and biomass of the BMI community in oligotrophic tropical deep lakes of Montebello: 1) will show a decrease from littoral to deep zone; 2) will show a greater decrease in the deep zone compared with temperate homologues; 3) will be similar to eutrophic tropical deep lakes of Montebello; 4) will show a decrease in stratification season compared to circulation season.

PNLM is located at southwest of Chiapas, formed by more than 50 water bodies, of which four deep lakes were selected, three of them oligotrophic and one eutrophic. Two field campaigns were carried out, during stratification and mixing periods. A transect was established from shore to the middle of each lake with four sampling points, where physico-chemical variables of water were measured (temperature, dissolved oxygen, conductivity, pH, redox potential). Sediment samples for BMI, texture, percentage of organic matter and carbonates were collected with an Ekman dredge. Based on this information, we characterized the benthic environment, taxonomic richness, density and biomass were quantified, and statistical comparison were made between points, seasons and lakes.

During first campaign, all lakes were thermally stratified, with an anoxic deep bottom. On the contrary, during second campaign, Tziscaco and Ensueño were mixed, while Dos Lagos and Bosque Azul had a homogeneous temperature profile, but stratified oxygen, which caused permanent anoxia. As a whole, lakes are warm (17.5 - 24.3 °C), with neutral to basic pH (7.1 - 8.9). Sediments are silt to sandy silts, organic (> 10 %) and karstic (> 20 %). 1 412 individuals from 79 species were collected, of which 48.5 % were collected during stratification and 51.5 % during mixing. Chironomidae, Naididae and Amphipoda were the most abundant (86.0 %). Global mean density was 654 ± 27 ind m^{-2} , the maximum value of $1 181 \pm 99$ ind m^{-2} was found in Dos Lagos, and the minimum of 422 ± 508 ind m^{-2} in Bosque Azul. October mean density was $634 \pm 1 575$ ind m^{-2} and march mean density was $673 \pm 1 139$ ind m^{-2} . Global mean biomass was 137.6 ± 293.5 mg m^{-2} , maximum value of 321.9 ± 495.1 mg m^{-2} was found in Dos Lagos and minimum of 27.0 ± 97.8 mg m^{-2} was found in Bosque Azul. October mean biomass was 90.1 ± 303.5 mg m^{-2} and march mean biomass was 185.0 ± 278.3 mg m^{-2} . Statistical analysis show that richness and biomass decreases with depth during stratification, and richness and density during mixing. We found differences in biological variables related to trophic state of lakes. Oligotrophic lakes showed differences in density and biomass between seasons.

The decrease in biological variables with depth during stratification was expected due to limitations of deep bottom for the development of fauna. Texture, quantity and quality of organic matter and type of vegetation influences the distribution of benthic organisms. We observed that organisms must face a hostile environment in the deep zone during stratification season, but aeration and mixing promotes the colonization of the fauna to a relative available habitat. Richness and density found in deep zone were lower than that of temperate lakes, while biomass varies in a similar range. The results of Bosque Azul were similar to results of lakes with certain degree of disturbance, but different from those of oligotrophic lakes of Montebello.

As a conclusion, the BMI community of deep oligotrophic lakes of PNLM, showed a decrease of its biological features with the increase of depth during stratification. The decrease was greater compared to temperate lakes. Oligotrophic lakes showed greater richness, density and biomass than the eutrophic lake, and differences between stratification and mixing season were found.

Introducción

La zonación de los lagos es una división espacial del área de cobertura que, además, representa una clasificación de características físicas, químicas y biológicas de los elementos que lo componen, de su dinámica y de sus interacciones, en las que influyen la dinámica de mezcla y estratificación, el clima, la latitud y la altitud, entre otros, junto con las características propias del ecosistema (Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo 2008).

Las comunidades bióticas responden de manera diferencial a dichas características y a las condiciones de las distintas zonas en el perfil vertical de un lago. Entre ellas, la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (MIB) tiene un papel importante en la estructuración y funcionamiento de las redes tróficas de los cuerpos acuáticos. Se ha sugerido que esta comunidad, en general, está regulada directamente por factores de la localidad geográfica y el clima (Giere 2009), la batimetría (Goldman y Horne 1983), las características de la columna del agua y del sedimento (Wetzel 1981, Horne y Goldman 1994), así como por las interacciones tróficas directas e indirectas (Horne y Goldman 1994) que, por consiguiente, pueden determinar características como la presencia, adaptación, distribución, crecimiento, productividad o potencial reproductivo de las especies (Wetzel 1981).

Por un lado, la zona litoral suele presentar abundante vegetación, disponibilidad de microhábitats y de nichos ecológicos y por lo tanto, allí se favorece el desarrollo de numerosas especies de MIB. Burgis y Morris (1987) proponen que la comunidad bentónica alcanza su máxima densidad en esta zona, aproximadamente a 2-3 m de profundidad. A medida que se avanza en profundidad, disminuye el número de hábitats y la vegetación se vuelve escasa o ausente, por lo tanto disminuye la densidad (Burgis y Morris 1987). Finalmente, en la zona profunda se restringen las condiciones de luz (llegando a ser totalmente afótica) y oxígeno (pudiendo ser hipóxico o incluso anóxico) que actúan como agentes limitantes para el desarrollo de la biota bentónica (Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo 2008). Por consiguiente, suele encontrarse poca diversidad de especies bentónicas (Wetzel 1981, Jónasson 2004) y aquellas que colonizan estos fondos profundos deben desarrollar adaptaciones metabólicas particulares para sobrevivir (Hamburguer et al. 2000).

La importancia de los MIB también se ha resaltado en cuanto a su papel en las redes tróficas. Estas comunidades se constituyen como un enlace entre las redes tróficas bentónica y pelágica, ejercen un control tanto ascendente como descendente ya que se alimentan de detritos, algas, bacterias, protozoos y otros invertebrados, es decir, tienen un papel relevante en el reciclaje de nutrientes y en la descomposición de materia orgánica (Fierro et al. 2015) y, por otro lado, son alimento de otros organismos y por lo tanto, transfieren energía a los niveles tróficos superiores (Vander y Vadeboncoeur 2002, Fierro et al. 2015).

La variedad de hábitats en la zona litoral ofrece a los MIB una variedad amplia de fuentes alimenticias, lo que permite el establecimiento de diversos grupos funcionales tróficos (Fierro et al. 2015). Por otra parte, la zona profunda depende en gran medida de los aportes de las zonas litoral y pelágica, y por tanto en cuanto mayor sea la profundidad, la materia orgánica que alcanza el fondo es menor en cantidad y de menor calidad, por lo mismo, la cantidad de material procesado por la vía detritívora aumenta, haciendo que sólo los carnívoros y detritívoros cumplan un papel importante (Prat y Rieradevall 1998).

Uno de los factores importantes que se ha señalado para explicar los patrones de distribución y abundancia de los MIB en relación con la profundidad, es la concentración de oxígeno disuelto, especialmente en la zona hipolimnética (Jyväsjarvi et al. 2009). Estos organismos pueden responder rápidamente a las recargas de materia orgánica procedente de la zona pelágica (Peeters et al. 2004) que por un lado aumenta la oferta alimenticia, pero por el otro se incrementan los procesos de degradación de la misma y con ello disminuye la concentración de oxígeno disuelto (Jørgensen y Revsbech 1985).

La anoxia es una condición adversa para la mayoría de los metazoos (Babler et al. 2008); sin embargo, hay algunos grupos que pueden tolerar e incluso desarrollarse en estas condiciones (Hamburguer et al. 2000, Brodersen et al. 2004, Cleto-Filho y Arcifa 2006). Por ejemplo, en el lago Alchichica se encontró que la combinación de la anoxia y de la elevada concentración de ácido sulfhídrico podía explicar la baja riqueza y densidad de invertebrados en la zona profunda (Hernández et al. 2014). No obstante, Nagell y Landahl (1978) encontraron que la supervivencia para dos especies de quironómidos (*Chironomus plumosus* y *Ch. anthracinus*) no difería significativamente en aguas oxigenadas y en aguas anóxicas, sugiriendo que la principal razón para la mortalidad en las zonas hipolimnéticas anóxicas es más bien la inanición, y no el oxígeno en sí mismo.

La concentración de oxígeno disuelto en los lagos también está condicionada por la latitud y la relación de ésta con la temperatura. La capacidad de disolución de oxígeno está inversamente relacionada con la temperatura, por lo cual en las zonas tropicales, las altas temperaturas del agua y el acelerado metabolismo, con frecuencia resultan en el rápido agotamiento del oxígeno en las zonas profundas, independientemente del estado trófico del lago (Lewis 1996). Mientras que los lagos templados eutróficos desarrollan un hipolimnion anóxico –los oligotróficos permanecen aerobios-, los lagos tropicales pueden desarrollar un hipolimnion anóxico independientemente de si son oligo o eutróficos.

Lewis (1996) propuso la hipótesis de que en las zonas tropicales la capacidad del agua de captar oxígeno y por consiguiente la reserva de éste en la zona hipolimnética, son suprimidas por las altas temperaturas. El contraste entre las temperaturas de lagos de estas dos zonas -templadas y tropicales- propicia que en las zonas tropicales la velocidad a la que los sedimentos alcanzan un potencial redox negativo se incremente y que la tasa metabólica de los microorganismos sea mucho más alta, lo que genera el fenómeno de agotamiento del oxígeno. Por lo anterior, sin importar su estado trófico, el hipolimnion de los lagos tropicales profundos se torna anóxico, lo que conlleva condiciones adversas para el desarrollo de una comunidad bentónica profunda.

Los patrones de mezcla y estratificación térmica tienen un importante efecto en la disponibilidad del oxígeno hipolimnético. En temporadas cálidas, el agua superficial se calienta, produciendo una diferencia de densidades con el agua del fondo, que permanece más fría, puesto que recibe menor cantidad de radiación solar, que se va extinguiendo con la profundidad. El viento se enfrenta a una resistencia proporcional a esta diferencia de densidades, lo que permite la estabilidad de las capas durante la estratificación. Las entradas de oxígeno al sistema provienen del intercambio con la atmósfera o de la producción primaria, que se concentra en las zonas con suficiente disponibilidad de luz, por lo cual el epilimnion usualmente corresponde con

la zona donde predomina la producción de oxígeno, sobre su consumo. Por el contrario, en el hipolimnion, la luz es limitante, y predomina el consumo de oxígeno (Lamper y Sommer 2007). Como consecuencia, en lagos profundos el hipolimnion suele ser afótico, y permanecer anóxico en temporada de estratificación.

Por el contrario, cuando la temperatura superficial disminuye, la diferencia de densidades también, y el viento tiene suficiente fuerza para mezclar el lago hasta el fondo, dando lugar a la circulación. Este movimiento del viento oxigena toda la columna de agua, pudiendo generar fondos oxigenados. Por consiguiente, la concentración de oxígeno en las aguas profundas depende de los patrones de circulación, que determinan la frecuencia con la que el suministro de oxígeno es renovado, la capacidad de almacenamiento de oxígeno del lago, que a su vez depende de su morfometría, la cantidad de materia orgánica que se deposita al fondo determinada por la productividad, y la temperatura (Lamper y Sommer 2007). De esta manera, la temporada de circulación puede generar condiciones favorables temporales para la fauna, gracias a la disponibilidad de oxígeno, contrario a las condiciones extremas de la estratificación.

Debido a estas condiciones relacionadas con la disponibilidad de oxígeno, se ha definido la comunidad bentónica profunda como una comunidad simple, constituida solamente por bivalvos, oligoquetos, anfipodos y algunas larvas de insectos (quironómidos y *Chaoborus*) (Horne y Goldman 1994) y, ocasionalmente, turbeláridos, gastrotricos y cladóceros (Särkkä 1993). También se ha relacionado la simplificación de las comunidades bentónicas con la homogeneidad del hábitat (Newrkla y Wijegoonawardana 1987, Cleto-Filho y Arcifa 2006), dado que los sedimentos finos favorecen únicamente a algunos organismos que pueden construir habitáculos, como los quironómidos; los sedimentos más gruesos, por el contrario, pueden permitir la presencia de más variedad de grupos pues hay mayor espacio intersticial (Prat y Rieradevall 1998).

La importancia de los MIB en los ecosistemas acuáticos epicontinentales ha sido frecuentemente resaltada, sin embargo la información y los estudios disponibles en su mayoría se han realizado en regiones templadas (Nagell y Landahl 1978, Jørgensen y Revsbech 1985, Hamburguer et al. 2000, Vander y Vadeboncoeur, 2002, Brodersen et al. 2004; Peeters et al. 2004, Babler et al., 2008, Jyväsjarvi et al. 2009, Fierro et al. 2015) y, aunque se han llevado a cabo algunos estudios en zonas tropicales (p.ej., Hernández et al. 2014, Cleto-Filho y Arcifa 2006), éstos continúan siendo escasos. En particular, los estudios que aportan datos relacionados con el planteamiento de Lewis (1996) son pocos, a pesar de que éste fue propuesto hace casi dos décadas, por lo cual la hipótesis sigue aún por ser confirmada o rechazada.

Antecedentes

1. Antecedentes generales

El estudio realizado por Marotta et al. (2012) en la región del Bosque Atlántico Tropical en Brasil sugiere que existe una susceptibilidad natural de los lagos oligotróficos a la anoxia en las aguas profundas, en particular durante la época de temperaturas altas, relacionado con la estratificación térmica, lo que resulta en baja diversidad biológica (Brewer y Peltzer 2009, Diaz y Rosenberg 2008). Por otro lado, un estudio realizado en el lago Alchichica (Hernández et al. 2014) mostró que existen diferencias marcadas entre la fauna béntica del fondo y la del litoral, con una reducción de ésta a medida que se aumenta en profundidad. Este parece ser un patrón común asociado a la homogeneidad del hábitat (Newrkla y Wijegoonawardana 1987, Cleto-Filho y Arcifa 2006) y al consumo de oxígeno hipolimnético en las partes más profundas durante los meses más cálidos, inducido con la estratificación térmica (McLachlan y McLachlan 1971, Tudorancea y Harrison 1988, Jiménez y Springer 1996).

El Lago Mcllwaine, en Rhodesia, es un lago tropical que tuvo un proceso de eutrofización, a lo largo del cual estudiaron el bentos como medida del impacto de la eutrofización (Marshall 1978). Se encontraron principalmente quironómidos y oligoquetos, grupos que mostraron una dinámica relacionada con las variaciones en la profundidad y con la disponibilidad de oxígeno. En general sus resultados muestran que con niveles bajos de agua los oligoquetos dominan y hay baja abundancia de quironómidos, y lo contrario ocurre cuando el nivel del agua es elevado y la vegetación litoral se desarrolla. Con sus resultados dividieron el lago en tres zonas, una litoral, fuertemente afectada por las fluctuaciones del nivel de agua, pero favorable para los quironómidos, una zona profunda, únicamente colonizada cuando hay oxígeno disuelto disponible, y una zona intermedia, dominada principalmente por oligoquetos.

Tendencias similares han sido encontradas en lagos africanos, entre ellos el Kariba, en el cual no encontraron quironómidos por debajo de la termoclina (McLachlan 1969), excepto una especie de *Polypedilum* que estaba en la zona profunda cuando ésta se oxigenaba. Sin embargo cuando incrementaban los nutrientes en la zona litoral, en épocas en las que el nivel del agua subía, las larvas de quironómidos eran capaces de colonizar rápidamente estos ambientes favorables. Petr (1969) no encontró animales en el Lago Volta cuando el oxígeno presentaba una saturación menor al 30 %, similar al resultado de Marshall (1978) en el Lago Mcllwaine, donde la fauna estaba ausente a saturaciones menores al 20 %.

2. Antecedentes del área de estudio

Existe poca información sobre el bentos de los lagos del PNLM. Sosa-Aranda (2014) y Orozco-Martínez (2016) realizaron dos estudios similares de comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos del PNLM, en la zona litoral de lagos en distintos estados de perturbación, la cual fue estimada mediante la profundidad Secchi, y los clasificaron en tres grupos: perturbados, <2 m (Bosque Azul, Balantetik, Chaj Chaj, San Lorenzo, Liquidámbar y La Encantada), semiconservados, 2-8 m (San José, La Esmeralda, Península y Agua Tinta) y conservados, >8 m (Tzisco, Pojoj y Cinco Lagos). Los órdenes más abundantes

que encontraron fueron Diptera y Amphipoda; se presentaron diferencias entre la riqueza y la abundancia de las familias entre los tres tipos de lagos. En los lagos semi-conservados se registró la mayor riqueza de familias y en los perturbados hay mayor abundancia de organismos pero menor riqueza taxonómica.

Guadarrama-Hernández et al. (2015) estudiaron tres lagos de distinto estado de conservación establecido mediante la coloración de sus aguas de la siguiente manera: color verde-amarillento, impactado (Chaj Chaj), color azul-verdoso, medianamente impactado (Tzisco) y color azul, no impactado (Cinco Lagos). Encontraron que el bentos profundo de los lagos está compuesto por 7 taxa: gasterópodos, nemátodos, ácaros, ostrácodos, copépodos, quironómidos, y un taxón no identificado. En general encontraron una fuerte reducción en la riqueza de los lagos impactados y valores de riqueza que se encuentran en el límite inferior establecido por Lewis (1996) para comunidades bentónicas de lagos tropicales, lo que es atribuido al fenómeno de rápido agotamiento del oxígeno en la zona hipolimnética por las altas temperaturas y a la entrada de materia orgánica. Asociaron la cantidad de taxa encontrados a la textura del sedimento, en donde predominan las arenas, hay más variedad de organismos, mientras que donde hay mayor proporción de limos y arcillas, hay menor diversidad, debido a que el espacio intersticial es más reducido, lo que dificulta el establecimiento de la fauna.

Justificación

El distrito lacustre del PNLN constituye un sitio experimental natural al estar constituido por más de 50 cuerpos acuáticos los cuales exhiben un abanico de características morfométricas (lagos grandes, pequeños, someros y profundos), así como en el grado de impacto antropogénico. Adicionalmente, el PNLN se ha considerado como una región prioritaria para la conservación debido a su alta riqueza biológica (CONANP 2007) y, a pesar de que tanto el Parque Nacional como el sitio RAMSAR objeto de este estudio llevan la denominación “Lagunas de Montebello” en el título, los cuerpos acuáticos que le dan el nombre son poco conocidos a la fecha desde el punto de vista limnológico.

Por lo anterior, se torna importante reconocer, en primera instancia, las comunidades de macroinvertebrados bentónicos profundos de un grupo selecto de estos lagos que muestren distintas características morfométricas, y segundo, aportar datos con relación a la hipótesis de Lewis (1996). Esta información permitirá reconocer no sólo la biodiversidad de esta comunidad en el área, sino también el papel que juega la profundidad y otras variables morfométricas en el establecimiento y desarrollo de las comunidades de MIB de los lagos tropicales. Este estudio aportará datos duros para primero, ratificar si la fauna de los lagos tropicales profundos está depauperada, y de ser así, apoyar o refutar la hipótesis propuesta por Lewis (1996), aún pendiente de ser resuelta, acerca de la explicación de la causa de este empobrecimiento de la comunidad de MIB de los lagos tropicales profundos.

Hipótesis

H1. Los lagos oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una disminución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB desde la zona litoral hasta la zona profunda.

H2. Los lagos tropicales oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una mayor disminución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad profunda de MIB en comparación con sus homólogos templados.

H3. Los lagos tropicales oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB similar a los lagos tropicales eutróficos profundos de Montebello.

H4. Los lagos oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una disminución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB en la época de estratificación en comparación con la época de circulación.

Objetivos

Reconocer las comunidades de macroinvertebrados bentónicos profundos de los lagos de Montebello, Chiapas, así como el papel que juega el fenómeno de la anoxia en su establecimiento, desarrollo y persistencia.

Metas

1. Evaluar las variables ambientales del agua y sedimento que mayor influencia tienen sobre las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los lagos de Montebello.
2. Caracterizar la composición taxonómica y estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los lagos de Montebello en un gradiente de profundidad desde la zona litoral hasta la zona bentónica profunda.
3. Comparar las comunidades profundas de macroinvertebrados bentónicos en lagos de Montebello a distinta profundidad y de distinto estado trófico.
4. Comparar la composición taxonómica y estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los lagos de Montebello entre épocas hidrológicas de estratificación y circulación.

Materiales y métodos

1. Sitio de estudio

El Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) está localizado al sur-sureste del estado de Chiapas, México, en la frontera con Guatemala; abarca una superficie de aproximadamente 64.2 km² y comprende parte de los municipios La Trinitaria y La Independencia. Sus coordenadas extremas son 16°4'40" - 16°10'20" latitud norte, 91°37'40"- 91°47'40" latitud oeste (CONANP 2007) y se encuentra entre los 1 200 y 1 800 m s.n.m. (Durán-Calderón et al. 2014).

El PNLM está conformado por más de 50 cuerpos acuáticos que constituyen alrededor del 16 % de área del parque (CONANP 2007). Se encuentra entre la provincia fisiográfica Altos de Chiapas y la Planicie Costera del Golfo (Macizo Central de Chiapas), es una cuenca endorreica de la sub-cuenca del Río Comitán, alimentada superficialmente por el Río Grande y perteneciente a la Región Hidrológica 30 Grijalva-Usumacinta (CONANP 2007). Presenta un clima tipo C (fm) templado húmedo con verano fresco largo, temperatura media anual de 17.3°C, precipitación media anual de 1 800 mm y un periodo de lluvias de mayo a diciembre (García 2004).

El parque está localizado en la provincia tectónica de Fallas de Transcurrencia del Cinturón Chiapaneco de Pliegues y Fallas (Ortega-Gutiérrez et al. 1992), cuya tectónica se encuentra relacionada con la interacción entre las placas de Cocos, Norteamérica y Caribe. La placa de Cocos se encuentra subduciendo a las otras dos a lo largo de la trinchera mesoamericana, mientras que el límite entre la placa Caribe y la placa de Norteamérica es el sistema de fallas Polochic-Motagua (Guzmán-Speziale y Meneses-Rocha 2000). Debido a esta ubicación, la región está sujeta a procesos geológicos de sedimentación, plegamiento y fallamiento (Arellano-Contreras y Jiménez-Salgado 2011, Padilla-Sánchez 2007).

Los materiales geológicos son de origen marino por lo cual se infiere que antiguamente la región estuvo ocupada por mares someros, en donde posteriormente se depositaron dichos materiales que al sedimentarse formaron rocas calizas, que afloran en todo el parque de forma bien estratificada. Estas calizas han tenido un proceso de karstificación, acompañado por la acumulación de materiales residuales, especialmente arcillas y arenas, que constituyen las unidades litológicas de los depósitos lacustres en los alrededores de los lagos. Sin embargo, al parecer la mayor actividad de karstificación es subterránea, lo que ha resultado en la formación y ampliación de sistemas subterráneos de cuevas y canales, que constituyen canales temporales o permanentes del manto freático. Al encontrarse cerca de la superficie, la continua disolución de las calizas resulta en la labilización y derrumbe de los techos calcáreos, dejando depresiones redondas (dolinas) o alargadas (uvalas) (CONANP 2007).

El estudio de Durán-Calderón et al. (2014) establece cuatro unidades geomorfológicas principales del parque, una de ellas el exógeno denudativo kárstico (originado por la intensa actividad de los procesos kársticos) dentro del cual se definen las dolinas, estructuras de morfología variada, ubicadas en la porción NW-SE del parque, cuya orientación está en estrecha relación con la red de fracturación principal; las uvalas, formadas por coalescencia entre dos o más dolinas, por lo cual presentan desde formas elípticas hasta formas muy irregulares, también están en la porción NW-SE, paralelas a los lineamientos tectónicos, y se

encuentran desarrolladas sobre materiales carbonatados cretácicos y cuaternarios; y los poljes, depresiones alargadas e irregulares, de fondo plano y paredes escarpadas, se ubican en sentido NW-SE, y su desarrollo es sobre materiales cuaternarios.

Se han identificado suelos de tipo litosoles y rendzinas que ocupan la mayor parte de la superficie del parque, son suelos someros con poca capacidad de retención de agua; vertisoles en las zonas de bajo relieve, ubicados junto a los lomeríos kársticos en la zona noroeste, son suelos profundos y ricos en arcillas, acrisoles en las laderas montañosas, más o menos profundos, arcillosos y ácidos; gleysoles en los puntos más bajos de las depresiones del manto freático y en las playas contiguas a los grandes cuerpos lacustres; y fluvisoles, suelos profundos en los bosques de coníferas y latifoliadas (CONANP 2007).

En la zona predomina el bosque de clima templado, con asociaciones importantes de bosque de coníferas, bosque de latifoliadas, bosque mesófilo de montaña (o bosque de pino-encino-liquidámbar), vegetación riparia, vegetación secundaria y zonas de cultivo. Las especies más abundantes son *Pinus oocarpa* y *P. maximinoi* en el bosque de coníferas, *Liquidambar styraciflua* y *Quercus* spp. en el bosque mesófilo, y *Typha* sp. y *Pragmites communis* en la vegetación riparia (CONANP 2007).

2. Método

Con base en estudios preliminares y en el trabajo de Alcocer et al. (2016) se seleccionaron cuatro lagos profundos para este estudio, tres oligotróficos y uno eutrófico (Fig. 1), clasificados así de acuerdo a las concentraciones de clorofila y transparencia (Z_{DS}) medidas en un periodo de estratificación (julio 2014) y uno de circulación (febrero 2015) que ejemplifican las condiciones hidrodinámicas contrastantes de los lagos monomícticos cálidos, y siguiendo la clasificación reportada por Moreno-Franco et al. (2010). Sus características morfométricas generales se describen en el Cuadro 1 y los mapas batimétricos se muestran en la figura 2.

Se realizó un muestreo en octubre de 2015 y otro en marzo de 2016, correspondientes a las épocas de estratificación tardía y mezcla, respectivamente. La estratificación tardía representa la situación “extrema” de anoxia en los lagos monomícticos cálidos tropicales, mientras que la circulación representa la situación “óptima” para el bentos profundo al estar bien oxigenado el fondo.

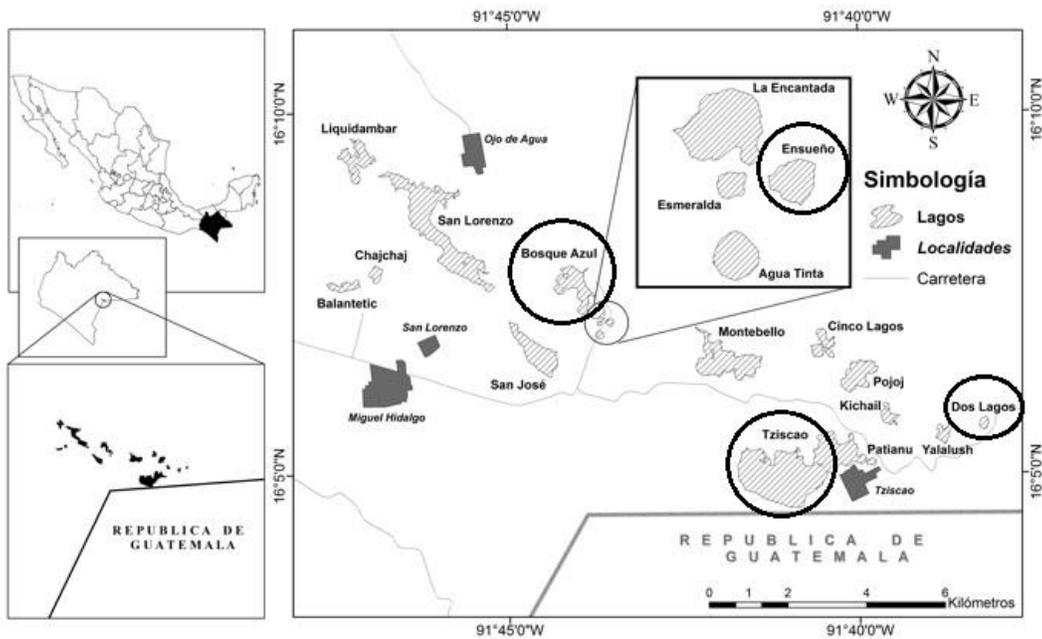


Figura 1. Ubicación de los lagos del PNLM. Se indican los lagos estudiados. (Modificado de Alcocer et al. 2016).

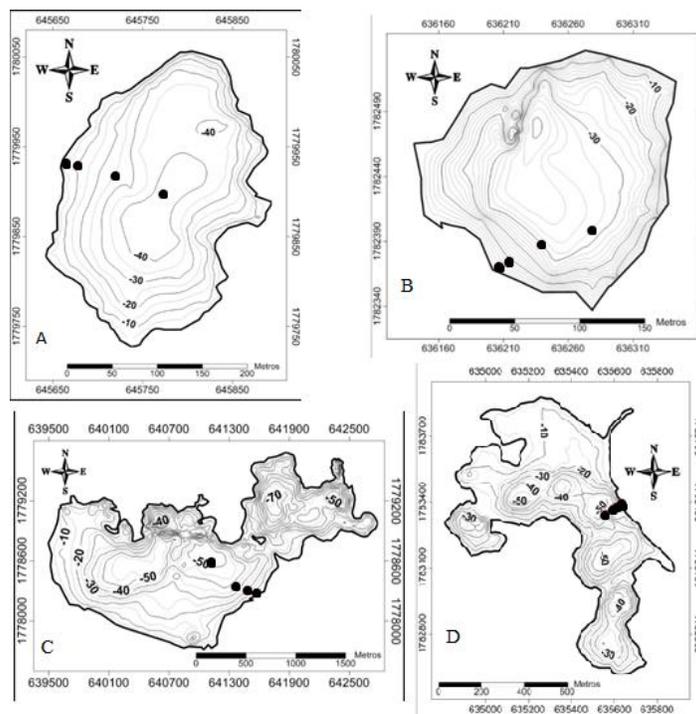


Figura 2. Mapas batimétricos de los lagos estudiados. A: Dos Lagos, B: Ensueño, C: Tziscaco, D: Bosque Azul. Los puntos negros señalan las estaciones de muestreo. Modificado de Alcocer et al. (2016).

Cuadro 1. Características generales de los lagos estudiados. Los datos se tomaron de Alcocer et al. (2016). Las concentraciones de clorofila (Clor- *a*) y transparencia (Z_{DS}) son datos sin publicar. Z_{max} : profundidad máxima, Z_{mean} : profundidad media.

	Dos Lagos	Ensueño	Tziscoa	Bosque Azul
Características generales	Pequeño y profundo	Pequeño y profundo	Extenso y profundo	Extenso y profundo
Latitud N	16.0932-16.096	16.1173-16.1191	16.0753-16.0930	16.1199-16.1313
Longitud W	91.6358-91.6382	91.7249-91.7268	91.6649-91.6957	91.7290-91.7392
Altitud (m s.n.m.)	1 427	1 430	1 490	1 458
Z_{max} (m)	42	35	86	58
Z_{mean} (m)	25.2	21.6	28.9	20.0
Estado trófico	Oligotrófico	Oligotrófico	Oligotrófico	Eutrófico
Clor- <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$) (2014- 2015)	0.4 - 1.5	0.3 - 0.6	0.5 - 0.6	14.8 - 46.9
Z_{DS} (m)	5.0	10.0	5.0	1.0
Forma	Dolina	Dolina	Polje	Uvala
Orientación	NE-SW	NE-SW	NE-SW	NW-SE
Área (ha)	5.2	2.7	306.6	52.5
Volumen (m^3)	1 320 000	580 000	88 520 000	10 500 000

- Caracterización fisicoquímica del agua

En cada uno de los lagos se estableció un transecto orilla-centro con cuatro puntos de muestreo ubicados a distintas profundidades. En cada punto se midieron la posición geográfica (latitud-longitud) y la profundidad utilizando una ecosonda marca Garmin modelo GPSMap 526S Sounder, con precisión de 95 %. Para medir los parámetros fisicoquímicos *in situ* de la

columna de agua se utilizó un equipo de monitoreo de calidad de agua Hydrolab DS5 por medio del cual se obtuvieron los siguientes parámetros: temperatura del agua (rango -5 a 50° C, precisión $\pm 0.10^{\circ}\text{C}$, resolución 0.01°C), oxígeno disuelto (rango 0 a 50 mg L⁻¹, precisión ± 0.2 mg L⁻¹ a ≤ 20 mg L⁻¹, ± 0.6 mg L⁻¹ > 20 mg L⁻¹, resolución 0.01 mg L⁻¹), porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, conductividad (rango 0 a 100 mS cm⁻¹, precisión 0.001 mS cm⁻¹, resolución 0.0001 unidades), pH (rango 0 a 14 unidades, precisión 0.2 unidades, resolución 0.01 unidades) y potencial de óxido-reducción (ORP) (rango -999 a 999 mV, precisión ± 20 mV, resolución 1 mV). Estas mediciones se registraron con una resolución vertical de un metro. En cada lago se registró la profundidad del disco de Secchi (Z_{DS}) y la radiación fotosintéticamente activa (PAR = rango 400 a 700 nm, resolución 10^{-6} relativo a la escala absoluta), con un perfilador de fluorescencia natural Biospherical PNF-300 que sirven como medidas de caracterización ambiental.

- Caracterización fisicoquímica del sedimento

Se tomaron muestras de sedimento con una draga tipo Ekman (15x15x15 cm) y se realizaron análisis de textura, porcentaje de materia orgánica y carbonatos. Los análisis de textura se llevan a cabo en el Laboratorio de Sedimentología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM mediante difracción laser con un analizador Beckman Coulter LS 230 (rango 0.04 a 2,000 μm , resolución <20 μm). La clasificación del sedimento sigue la escala de Wentworth (1922).

Los análisis de materia orgánica y carbonatos se realizaron en el laboratorio de Limnología de la FES Iztacala, UNAM. Para cuantificar los carbonatos se siguió el procedimiento de eliminación de compuestos carbonatados sugerido por Muhech- Jallath (1990), que consiste en agregar ácido clorhídrico al 30 % a las muestras secas para hacer reaccionar los carbonatos presentes, hasta alcanzar un pH de 2. Posteriormente las muestras se lavan con agua destilada hasta regresarlas a un pH neutro, tras lo cual se secan y se pesan. La cantidad de carbonatos se obtiene mediante la diferencia de los pesos secos de las muestras antes y después del procedimiento. Tras esto, se cuantificó la materia orgánica mediante el procedimiento de pérdida por combustión, en el cual las muestras secas se calientan durante 4 horas en una mufla a 550°C, temperatura a la cual la materia orgánica se incinera por completo, de forma que la cantidad puede calcularse mediante la diferencia del peso seco de las muestras previo y tras completar el procedimiento (García- Bazan 1990).

- Variables biológicas

Las muestras de los MIB se obtuvieron con una draga tipo Ekman (15x15x15 cm), con tres réplicas por punto de muestreo. Cada muestra se pasó por un tamiz con tamaño de poro de 250 μm para eliminar el exceso de sedimentos y retener los organismos de tamaños mayores al poro (incluyendo a colémbolos y ácaros que comúnmente no se consideran como macroinvertebrados), los cuales se fijaron con alcohol etílico al 96 % adicionado con rosa de

bengala para teñir los tejidos vivos y facilitar la separación del material. Los organismos se separaron en el laboratorio utilizando un microscopio estereoscópico marca Zeiss Stemi 2000-C. Los organismos encontrados se cuantificaron y se determinaron al nivel taxonómico más detallado posible. Los colémbolos fueron determinados en el laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias de la UNAM, los ácaros en el Laboratorio de Zoología Acuática de la Facultad de Ciencias de la UNAM, los anfípodos en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la UNAM, y los demás grupos se determinaron siguiendo las claves de Wiederholm (1983), Brinkhurst y Marchese (1991), Epler (1992) y Merrit et al. (2008).

Con la información obtenida se caracterizó el ambiente bentónico, así como la composición taxonómica de las comunidades en cada lago y, mediante el cálculo de la riqueza taxonómica, abundancias y densidades (ind m^{-2}) se definió la estructura comunitaria en cada caso. Las abundancias se expresaron como abundancias relativas, la diversidad alfa se expresó mediante la riqueza específica (número de especies) y la diversidad beta se estimó con el índice de similitud Jaccard para los cuatro lagos en cada época, utilizando los datos de presencia y ausencia. El índice de similitud se calculó en PAST 3.11 (2015). Las densidades se calcularon para cada género, y se obtuvieron promedios por réplicas y lagos.

Se cuantificó la biomasa mediante conversiones de longitud corporal a masa corporal, con ecuaciones específicas para cada grupo taxonómico, se obtuvieron promedios por réplicas y por lagos. La ecuación para la conversión de longitud corporal a peso seco siguió la siguiente fórmula:

$$\ln M = \ln a + b \ln L$$

en donde M es la masa del organismo (mg), L la longitud del cuerpo (mm) y *a* y *b* son constantes, preestablecidas para cada grupo taxonómico, obtenidas de los trabajos de Hódar (1996), Burgherr y Meyer (1997) y Benke et al. (1999). Como un aporte adicional, el peso seco se transformó a mg de C siguiendo la constante sugerida por Giere (2009) en donde $\text{mg C} = 0.773 M$.

- Procedimientos estadísticos

Las variables fisicoquímicas del agua y del sedimento se evaluaron por medio de correlaciones, con el propósito de seleccionar aquellas que no redundaran en información, para aumentar el poder predictivo de las pruebas posteriores. Se excluyó una de las variables de las parejas que presentaran una alta correlación, por lo cual en los análisis estadísticos siguientes no se incluyó el pH, que presentó alta correlación con el oxígeno disuelto ($0.88, p \leq 0.05$), ni el porcentaje de arenas que presentó una alta correlación con el porcentaje de limos ($-0.70, p \leq 0.05$) y con el porcentaje de arcillas ($-0.91, p \leq 0.05$).

Para evaluar las diferencias entre épocas se aplicaron análisis de varianza siguiendo una distribución F con los lagos como factor anidado ($\alpha=0.05$), para cada variable biológica: riqueza taxonómica, densidad y biomasa en el caso de los tres lagos oligotróficos, y sin

anidamiento para el lago eutrófico. Con la información de cada época por separado, se aplicaron análisis de covarianza con un diseño anidado por lagos, que permite evaluar diferencias entre profundidades, y a su vez el porcentaje de variación atribuido por cada una de las variables fisicoquímicas del agua y el sedimento. Con el fin de promover que la estructura de los datos y del error se normalicen, las variables fueron transformadas con logaritmo natural de $n+1$, donde n equivale a los valores de las variables biológicas. Estos análisis igualmente se realizaron manteniendo la separación por estado trófico. Finalmente se aplicó una prueba de hipótesis para evaluar las diferencias entre las variables de los lagos oligotróficos con respecto al eutrófico.

Por último, se realizó el análisis de residuales, con el fin de explorar el ajuste del modelo (ANOVA con factor anidado), y las características en la distribución de los datos que afectan los resultados de los análisis realizados. Todos los análisis se realizaron en R Core Team (2016).

Resultados

1. Parámetros fisicoquímicos de la columna de agua

Dos Lagos se encontró estratificado durante octubre de 2015. La profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) alcanzó los 18.0 m de profundidad, la transparencia de Secchi (Z_{DS}) fue de 9.4 m. La temperatura promedio (\pm d.e.) fue 19.3 ± 0.9 °C, varió entre 18.6 y 22.2 °C, presentó el epilimnion y el metalimnion muy angostos y superficiales, así como un hipolimnion muy amplio, el perfil fue clinogrado. La zona de mezcla (Z_{MIX}) llegó hasta 1.1 m. El oxígeno disuelto promedio (\pm d.e.) fue de 1.6 ± 1.8 mg L⁻¹, con un rango de 0.0 a 6.8 mg L⁻¹, la anoxia se presentó a partir de los 26 m, por lo tanto la capa anóxica tuvo un grosor de 17 m (Fig. 3). La conductividad varió entre 375.7 y 1 481.0 μ S cm⁻¹, el pH entre 7.1 y 7.9 y el ORP entre 111 y 253 mV.

En marzo de 2016 la Z_{eu} llegó a 17.4 m y la Z_{DS} fue de 8.5 m, la temperatura fue de 18.3 ± 0.3 °C, en un rango de 17.5 a 18.7 °C, y un perfil ortogrado, aunque con grandes variaciones en los primeros 27 m. El oxígeno presentó en general, el mismo perfil clinogrado, pero con concentraciones de OD más elevadas, el promedio fue de 3.5 ± 3.0 mg L⁻¹, y un rango de 0.0 a 7.9 mg L⁻¹. De manera similar a octubre, la anoxia empezó a partir de los 27 m (Fig. 4). El comportamiento del oxígeno disuelto en la columna de agua en marzo muestra dos oxiclina, una entre 9 y 10 m y una segunda más amplia entre los 17 y 20 m de profundidad, evidencia de dos masas de agua en el lago. Esto podría relacionarse con la alta conductividad del lago, que estaría afectando la solubilidad del oxígeno en la columna del agua. La conductividad varió entre 431.2 y 1 716.0 μ S cm⁻¹, el pH entre 7.1 y 8.0 y el ORP entre -81 y 296 mV.

El perfil de **Ensueño** medido en octubre muestra que el lago se encontraba estratificado, con un patrón clinógrado. La Z_{eu} estuvo a 29.7 m de profundidad y la Z_{DS} fue de 11.0 m. La temperatura fue de 22.7 ± 1.7 °C, osciló entre 20.2 y 24.3 °C, y la Z_{MIX} llegó a 17 m. El oxígeno fue de 5.7 ± 2.5 mg L⁻¹, con rango de 0.0 a 7.7 mg L⁻¹, se agotó a los 33 m de profundidad, generando una capa anóxica de sólo 3 m (Fig. 3). La conductividad estuvo en un rango de 241.2 a 264.8 μ S cm⁻¹, el pH estuvo entre 7.5 y 8.7 y el ORP entre 245 y 255 mV.

En el perfil del mes de marzo se observa que el lago estaba mezclado, la zona eufótica llegó hasta el fondo del lago y la transparencia fue de 10.5 m, la temperatura y el oxígeno disuelto fueron uniformes a lo largo de la columna de agua, la temperatura fue de 19.3 ± 0.2 °C, varió entre 19.1 y 19.7 °C, y el oxígeno disuelto fue de 7.6 ± 0.2 mg L⁻¹, y varió entre 6.5 y 7.8 mg L⁻¹ (Fig. 4). La conductividad estuvo en un rango de 287.5 a 288.4 μ S cm⁻¹, el pH de 8.0 a 8.2, y el ORP entre 236 y 266 mV.

Durante el muestreo de octubre **Tziscoa** se encontraba estratificado, como se observa en el perfil (Fig. 3). La Z_{eu} se encontró a los 27.4 m y la Z_{DS} fue de 7.7 m. La temperatura fue de 20.2 ± 2.4 °C, con un rango entre 18.8 y 23.0 °C, y Z_{MIX} de 22 m. El metalimnion abarcó hasta los 28 m de profundidad. El oxígeno disuelto fue de 4.4 ± 3.0 mg L⁻¹, varió entre 0.0 y 7.3 mg L⁻¹, y se

agotó a los 47 m (Fig. 3). La conductividad estuvo en un rango de 222.9 a 242.3 $\mu\text{S cm}^{-1}$, el pH de 7.1 a 8.1, y el ORP de 277 a 299 mV.

Posteriormente el lago circuló y en marzo se encontraba mezclado, la Z_{eu} estuvo a 27.1 m y la Z_{DS} a 7.0 m, la temperatura se mantuvo uniforme a lo largo de la columna de agua, entre 18.0 y 18.6 $^{\circ}\text{C}$, con promedio de 18.2 ± 0.2 $^{\circ}\text{C}$. El oxígeno fue de 7.4 ± 0.2 mg L^{-1} , y osciló entre 7.2 y 7.8 mg L^{-1} (Fig. 4). El valor máximo de la conductividad fue de 281.8 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y el mínimo de 279.4 $\mu\text{S cm}^{-1}$, los valores mínimo y máximo del pH fueron 8.2 y 8.3, y el ORP estuvo entre 238 y 255 mV.

El perfil para **Bosque Azul** correspondiente al mes de octubre muestra estratificación, la zona eufótica llegó a 2.7 m, la Z_{DS} a 1.1 m. La Z_{MIX} alcanzó los 5 m de profundidad, la temperatura promedio fue de 19.1 ± 2.1 $^{\circ}\text{C}$, con rango de 17.5 a 23.2 $^{\circ}\text{C}$ y el OD promedio fue de 1.1 ± 2.2 mg L^{-1} , con un rango de 0.0 a 6.4 mg L^{-1} , se agotó rápidamente, a los 7 m (Fig. 3). La conductividad tuvo un rango de 541.1 a 584.1 $\mu\text{S cm}^{-1}$, el pH de 7.5 a 8.3 y el ORP de -10 a 177 mV.

Durante el mes de marzo la Z_{eu} estuvo a 1.6 m, la Z_{DS} disminuyó a 0.5 m. La temperatura en promedio fue de 17.3 ± 0.6 $^{\circ}\text{C}$. El OD fue de 2.1 ± 4.3 mg L^{-1} , con un rango de 0.0 a 14.7 mg L^{-1} , nuevamente se agotó rápidamente, a 9 m, por lo cual tres de los cuatro puntos de muestreo estuvieron anóxicos en ambos muestreos. En este periodo se presentó una termoclina, probablemente asociada a un aumento diario temporal de la temperatura ambiental, ya que las mediciones se realizaron cerca al medio día, y teniendo en cuenta que la clina estuvo muy cerca de la superficie (2- 3 m) (Fig. 4). La conductividad varió de 528.4 μS a 591.2 $\mu\text{S cm}^{-1}$, el pH de 7.3 a 8.9, y el ORP de -26 a 259 mV.

En Dos Lagos, Ensueño y Tzisco durante la estratificación (2015) sólo la estación de muestreo más profunda en cada caso se encontró anóxica, mientras que en la circulación (2016) solo la estación más profunda de Dos Lagos permaneció anóxica mientras que el resto de las estaciones se encontraron oxigenadas. De forma contraria y derivado de su característica eutrófica, las tres estaciones más profundas de Bosque Azul permanecieron anóxicas durante ambos muestreos.

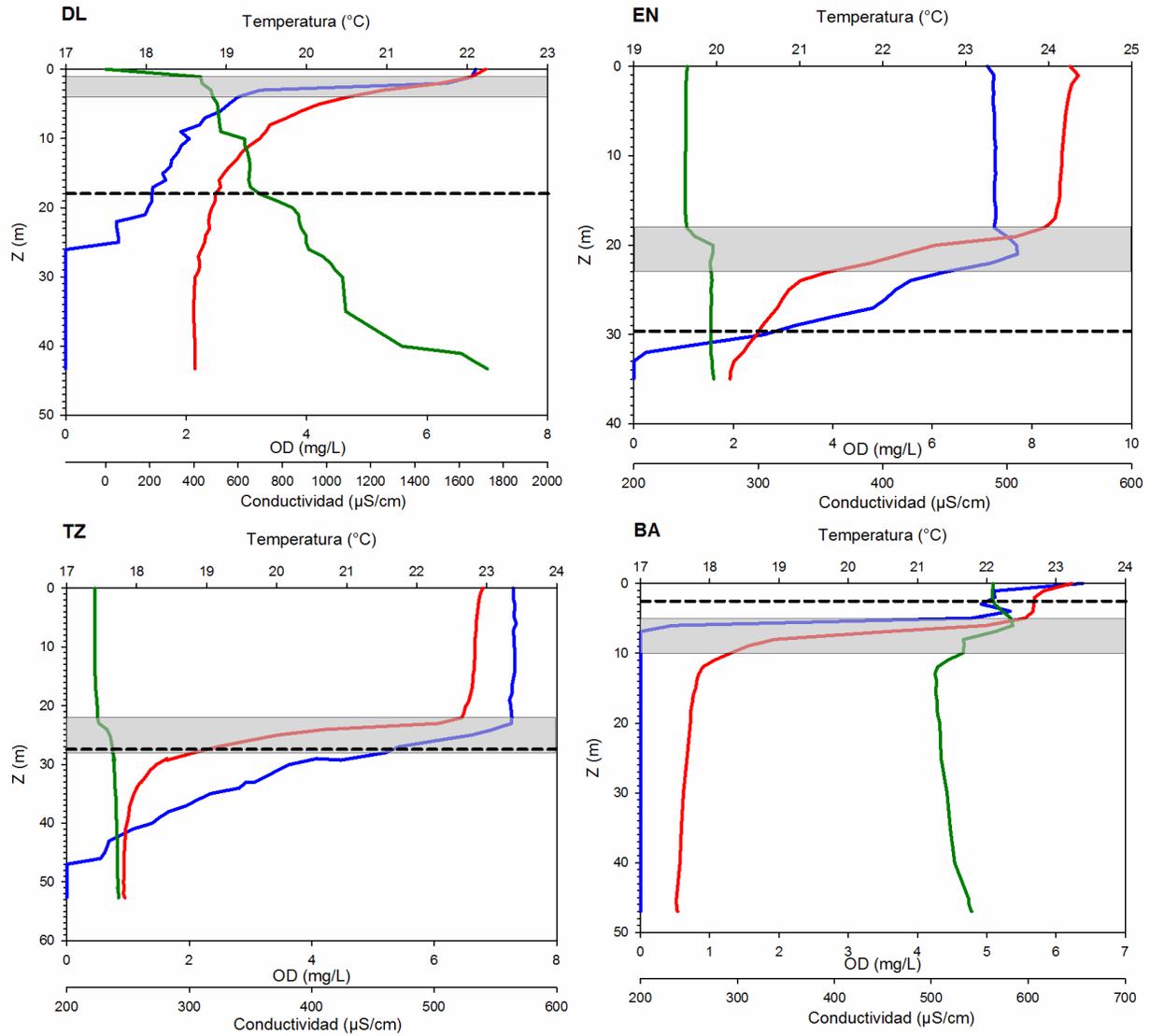


Figura 3. Perfiles verticales (octubre de 2015) de las variables fisicoquímicas (rojo = temperatura, azul = oxígeno disuelto, verde = conductividad -K₂₅-) en DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco y BA: Bosque Azul. (La línea negra punteada identifica el límite inferior de la Z_{eu} y la franja gris el metalimnion).

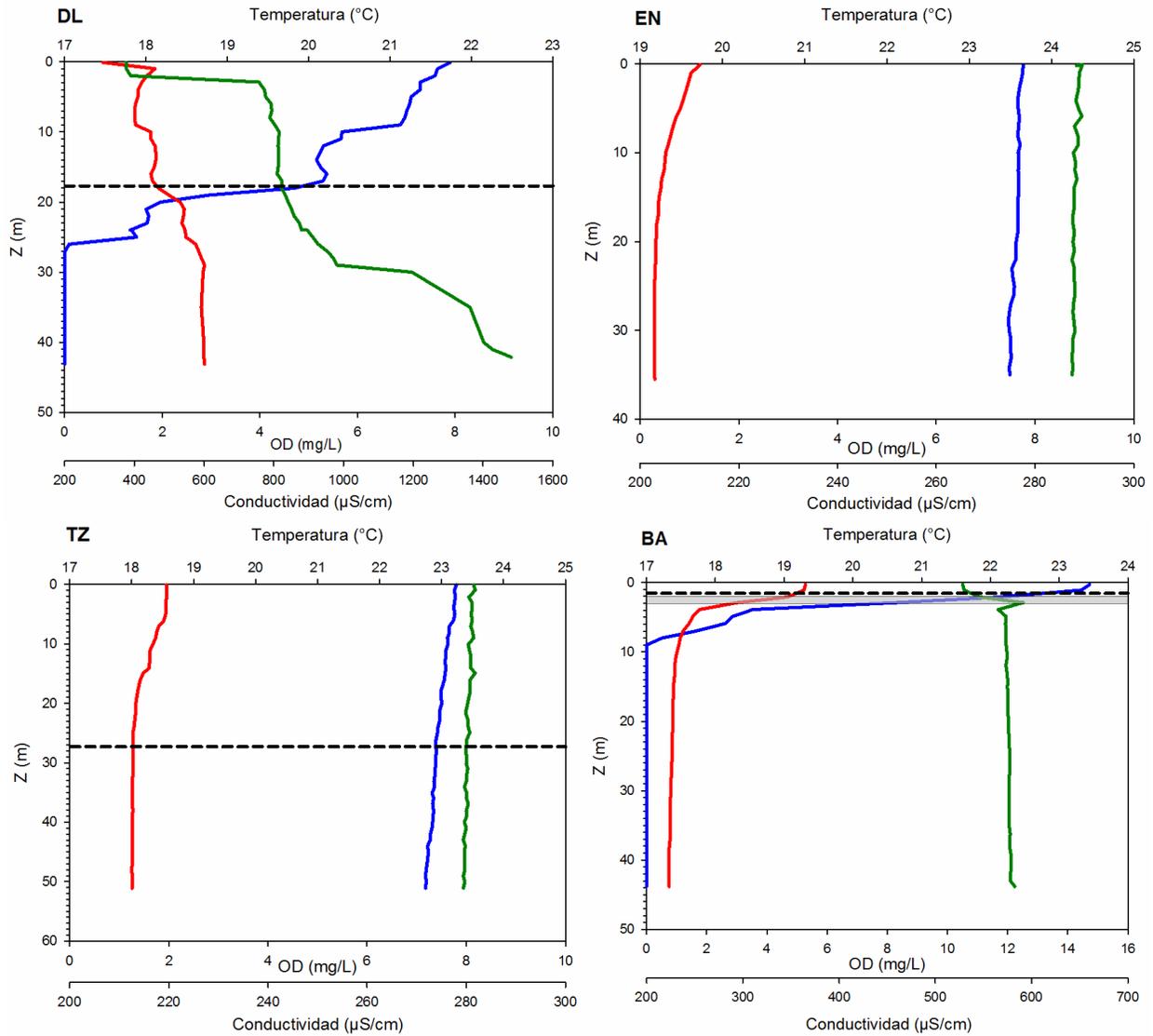


Figura 4. Perfiles verticales (marzo de 2016) de las variables fisicoquímicas (rojo = temperatura, azul = oxígeno disuelto, verde = conductividad -K₂₅-) en DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco y BA: Bosque Azul. (La línea negra punteada identifica el límite inferior de la Z_{eu} y la franja gris el metalimnion).

2. Parámetros fisicoquímicos del sedimento

En **Dos Lagos** la estación 1 tuvo textura tipo arenosa, y fueron incrementando los limos con la profundidad, hasta la estación 4 donde fue tipo limo arenoso. El porcentaje de materia orgánica fue superior al 10 % en todas las estaciones, y fue mayor en la circulación que en la estratificación, y el porcentaje de carbonatos cercano al 50 % en las estaciones 2, 3 y 4 en ambos muestreos, mientras que la estación 1 tuvo resultados contrastantes, con el valor más bajo en octubre y un valor muy alto en marzo. Las demás características fisicoquímicas del sedimento en ambos muestreos tuvieron un comportamiento similar, muestran una disminución en la temperatura desde la orilla hacia el centro, en el oxígeno disuelto, en el pH, y el potencial redox (ORP). La estación 1 estaba sobresaturada de OD, la estación 3 hipóxica ($0.7 - 1.2 \text{ mg L}^{-1}$) y la estación 4 se encontró anóxica (0.0 mg L^{-1}); el pH fue ligeramente básico y el potencial redox alcanzó un valor negativo sólo en la estación 4 en el mes de marzo. Por el contrario, la conductividad fue más baja en la estación 1 y fue aumentando a medida que se profundizaba (Cuadro 2). Cabe resaltar que este lago presentó la conductividad más alta de todos los lagos de este estudio.

En **Ensueño** durante la estratificación, la textura en general fue de limos arenosos o arcillosos. La proporción de materia orgánica y de carbonatos estuvo por debajo del 40 % en las cuatro estaciones y en ambos muestreos. La temperatura disminuyó desde la estación 1 a la 4, así como el oxígeno, que pasó de estar sobresaturado en la 1 a ser anóxico en la 4. El pH fue ligeramente básico con una tendencia a disminuir a medida que se aumentaba en profundidad. La conductividad y el potencial redox se mantuvieron relativamente estables a lo largo del transecto. Durante el periodo de circulación los limos fueron dominantes con porcentajes > 50 %, resultando en un sedimento de tipo limo arcilloso. Las estaciones más cercanas a la orilla tuvieron mayor cantidad de oxígeno disuelto, la conductividad y el pH se comportaron similar a la estratificación y el potencial redox disminuyó con el aumento de profundidad (Cuadro 3).

En **Tziscaco** durante ambos periodos las arenas disminuyeron con la profundidad, y los limos aumentaron, las arcillas se mantuvieron relativamente estables; en general, en la estratificación predominaron los limos, y en la circulación las arenas. La cantidad de materia orgánica estuvo alrededor del 20 %, excepto por la estación 1, en donde estuvo cercana al 50 %, y la cantidad de carbonatos en octubre fue superior al 50 %, mientras que en marzo la estación 1 tuvo menor cantidad de carbonatos, pero las estaciones 2 y 4 tuvieron valores muy altos, superiores al 80 %. La temperatura y el oxígeno disuelto fueron disminuyendo con el aumento en profundidad durante ambos periodos, así como el pH durante la estratificación. La conductividad y el potencial redox durante ambos periodos se mantuvieron relativamente estables (Cuadro 4).

La textura del sedimento en **Bosque Azul** se mantuvo similar a lo largo del transecto y en ambos periodos, con sedimentos constituidos principalmente por limos arenosos. La cantidad de

materia orgánica estuvo en un intervalo similar al de los otros lagos a pesar de ser un lago eutrófico. La cantidad de carbonatos fue mayor al 50 % en ambos periodos en las estaciones 2, 3 y 4, mientras que en la estación 1 fue diez veces menor en la estratificación, y cerca de la mitad en la circulación. La temperatura fluctuó poco entre las estaciones, excepto por la estación 1, donde tuvo valores de 2 a 5 °C más altos en ambos periodos. El pH disminuyó con la profundidad, así como el potencial redox que llegó a valores negativos en las estaciones 3 y 4 durante la estratificación y en las estaciones 2, 3 y 4 durante la circulación. La conductividad se mantuvo relativamente estable en las estaciones en ambos periodos (Cuadro 5).

Cuadro 2. Características ambientales de los sedimentos en las estaciones de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Dos Lagos. (CO₃²⁻: porcentaje de carbonatos, MO: porcentaje de materia orgánica, T: temperatura, OD: oxígeno disuelto, Sat OD: saturación de oxígeno disuelto, K₂₅: conductividad, ORP: potencial redox).

Estación / Parámetro		1	2	3	4
Profundidad (m)		0.5	6	25	43
Octubre 2015	CO ₃ ²⁻ (%)	34.9	62.8	48.6	44.8
	MO (%)	16.6	28.0	43.3	34.6
	Arenas (%)	88.9	78.2	46.5	40.8
	Limos (%)	10.4	19.6	50.7	55.8
	Arcillas (%)	0.7	2.2	2.8	3.3
	Tipo de sedimento	Arena	Arena	Limo	Limo arenoso
	T (°C)	23.7	20.0	18.7	18.6
	OD (mg L ⁻¹)	7.1	2.2	0.7	0.0
	Sat OD (%)	102.2	29.6	9.3	0.0
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	344	783	870	1 283
	pH	7.9	7.2	7.2	7.2
	ORP (mV)	245	243	220	96
Marzo 2016	CO ₃ ²⁻ (%)	98.3	53.4	54.8	52.5
	MO (%)	34.8	42.1	51.2	32.0
	Arenas (%)	95.1	43.2	64.3	52.6
	Limos (%)	4.5	54.6	34.7	45.0
	Arcillas (%)	0.4	2.2	1.0	2.4
	Tipo de sedimento	Arena	Limo	Arena	Arena limosa
	T (°C)	20.0	18.1	18.5	18.7
	OD (mg L ⁻¹)	8.2	5.2	1.2	0.0
	Sat OD (%)	108.4	67.1	15.4	0.0
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	342	641	901	1 716
	pH	8.1	7.4	7.2	7.1
	ORP (mV)	217	194	204	-91

Cuadro 3. Características ambientales de los sedimentos en los sitios de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Ensueño. (Las abreviaturas son las mismas del Cuadro 2).

Estación / Parámetro		1	2	3	4
Profundidad (m)		0.3	6	30	35
Octubre 2015	CO ₃ ⁻² (%)	15.2	39.2	7.9	34.7
	MO (%)	20.6	22.6	15.4	22.4
	Arenas (%)	9.7	24.6	0.1	36.8
	Limos (%)	68.3	58.5	56.8	54.9
	Arcillas (%)	22.0	17.0	43.1	8.2
	Tipo de sedimento	Limo	Limo arenoso	Limo arcilloso	Limo arenoso
	T (°C)	23.9	24.1	20.5	20.2
	OD (mg L ⁻¹)	7.1	6.1	2.4	0.0
	Sat OD (%)	102.2	88.2	32.3	0.0
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	241	242	262	264
	pH	8.5	8.5	7.7	7.4
	ORP (mV)	249	254	258	254
Marzo 2016	CO ₃ ⁻² (%)	5.9	15.8	36.6	22.0
	MO (%)	20.6	17.3	25.2	15.7
	Arenas (%)	14.6	2.0	35.2	6.1
	Limos (%)	61.5	52.4	60.0	63.3
	Arcillas (%)	23.9	45.6	4.8	30.6
	Tipo de sedimento	Limo	Limo arcilloso	Limo arenoso	Limo arcilloso
	T (°C)	20.0	19.3	19.2	19.2
	OD (mg L ⁻¹)	7.7	8.4	6.7	6.5
	Sat OD (%)	102.3	110.6	87.6	84.5
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	288	288	289	291
	pH	8.2	8.1	8.0	7.8
	ORP (mV)	215	232	208	89

Cuadro 4. Características ambientales de los sedimentos en los sitios de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Tzisco. (Las abreviaturas son las mismas del Cuadro 2).

Estación / Parámetro		1	2	3	4
Profundidad (m)		1	15	32	53
Octubre 2015	CO ₃ ⁻² (%)	57.3	61.9	70.0	56.3
	MO (%)	47.1	23.9	17.1	20.7
	Arenas (%)	43.6	18.9	36.5	11.3
	Limos (%)	52.5	70.0	54.1	82.2
	Arcillas (%)	3.9	11.1	9.3	6.5
	Tipo de sedimento	Limo arenoso	Limo	Limo arenoso	Limo
	T (°C)	24.0	22.8	18.1	17.8
	OD (mg L ⁻¹)	8.8	1.5	2.8	0.0
	Sat OD (%)	127.2	21.3	36.1	0.0
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	220	275	240	242
	pH	8.1	7.7	7.3	7.1
	ORP (mV)	186	218	235	213
Marzo 2016	CO ₃ ⁻² (%)	37.9	94.7	58.4	81.3
	MO (%)	84.1	17.9	12.3	21.2
	Arenas (%)	71.5	92.7	47.1	5.0
	Limos (%)	27.2	6.7	48.0	77.0
	Arcillas (%)	1.2	0.6	4.9	18.0
	Tipo de sedimento	Arena limosa	Arena	Limo arenoso	Limo
	T (°C)	19.0	18.3	18.0	18.0
	OD (mg L ⁻¹)	9.0	7.5	7.3	7.2
	Sat OD (%)	117.7	96.5	93.5	91.6
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	286	282	280	279
	pH	8.4	8.2	8.2	8.2
	ORP (mV)	220	264	257	253

Cuadro 5. Características ambientales de los sedimentos en los sitios de muestreo a lo largo del transecto batimétrico en Bosque Azul. (Las abreviaturas son las mismas del Cuadro 2).

Estación / Parámetro		1	2	3	4
Profundidad (m)		1	16	35	47
Octubre 2015	CO ₃ ⁻² (%)	6.0	63.4	66.5	56.6
	MO (%)	43.8	30.5	31.8	22.7
	Arenas (%)	33.0	43.7	32.1	14.3
	Limos (%)	61.7	52.7	62.9	79.1
	Arcillas (%)	5.3	3.5	5.0	6.6
	Tipo de sedimento	Limo	Limo	Limo arenoso	Limo
	T (°C)	22.7	17.8	17.6	17.5
	OD (mg L ⁻¹)	5.9	0.0	0.0	0.0
	Sat OD (%)	82.2	0.0	0.0	0.0
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	559	505	520	542
	pH	8.3	7.6	7.6	7.5
	ORP (mV)	212	2	-1	-9
Marzo 2016	CO ₃ ⁻² (%)	25.7	54.1	58.9	47.8
	MO (%)	33.8	36.5	26.1	25.6
	Arenas (%)	40.0	42.1	18.3	21.3
	Limos (%)	55.6	53.6	74.4	69.8
	Arcillas (%)	4.4	4.3	7.3	8.9
	Tipo de sedimento	Limo	Limo	Limo arenoso	Limo
	T (°C)	19.3	17.4	17.4	17.3
	OD (mg L ⁻¹)	14.3	0.0	0.0	0.0
	Sat OD (%)	187.3	0.0	0.0	0.0
	K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	519	576	581	583
	pH	9.0	7.5	7.5	7.2
	ORP (mV)	169	-9	-12	-30

3. Composición

Se recolectaron 1 412 individuos en este estudio, pertenecientes a tres phyla, 15 órdenes, 24 familias y 79 especies o morfoespecies (se referirán como especies los taxones más bajos identificados). De estos, 685 individuos (48.5 %) se recolectaron en octubre de 2015, y 727 individuos (51.5 %) en marzo de 2016. Los grupos más abundantes fueron Chironomidae (65.6 %), Naididae (10.6 %) y Amphipoda (9.8 %), que en conjunto representan el 86.0 % de la abundancia total. Paronellidae, Tomoceridae; Limnesiidae, Aturidae y Physidae fueron las familias menos abundantes (Cuadro 6). Cinco especies fueron muy abundantes, con más de 90 individuos, pero 29 fueron escasas, representadas sólo por 1 o 2 individuos (Cuadro 7).

Chironomidae, en particular, representa el 48.1 % del total de especies y el 65.6 % de la abundancia. De las diez especies más abundantes del estudio, siete pertenecen a esta familia: *Tanytarsus* sp., *Cladotanytarsus* sp., *Polypedilum* sp., *Dicrotendipes* sp., *Chironomus ochreatus*, *Procladius* sp. y *Rheotanytarsus* sp (Cuadro 7). En Dos Lagos representaron el 68.6 % de la riqueza y el 79.2 % de la abundancia, en Ensueño el 55.2 % y 38.5 %, respectivamente, en Tzisco el 39.5 % y 38.0 % y en Bosque Azul sólo el 30.0 % de la riqueza, pero el 77.6 % de la abundancia.

En cuanto a su presencia en los lagos de estudio, Chironomidae y Naididae estuvieron presentes en los cuatro lagos. Doce familias estuvieron presentes en un solo lago, Hypogastruridae, Tomoceridae, Haliplidae, Tubificidae, Enchytraeidae y Haplotaxidae en Tzisco, Ephemeridae y Aturidae en Dos Lagos, Limnesiidae y Planorbidae en Ensueño, y Unionicolidae y Physidae en Bosque Azul. Tzisco tuvo el mayor número de taxa (19), mientras que Bosque Azul tuvo 6 taxa, representando la menor riqueza de familias (Cuadro 6).

4. Abundancia relativa

Las abundancias relativas de los grupos encontrados en los lagos se muestran en la Figura 5. Para el caso de **Dos Lagos**, se recolectaron 300 individuos de 23 especies durante el primer muestreo y 338 individuos de 19 especies durante el segundo, para un total de 638 individuos de 35 especies, el lago con la mayor abundancia. En el periodo de octubre, la familia Chironomidae dominó tres de las cuatro estaciones, estuvo ausente sólo en la más profunda (Fig. 5). Por el contrario, en el periodo de marzo, Chironomidae sólo mostró una alta dominancia en la estación 1, la estación 3 estuvo dominada por Naididae y la 4 por Sminthuridae. La estación 2 no tuvo dominancia alguna de un grupo en particular, sino que las proporciones estuvieron repartidas entre cuatro grupos: Chironomidae, Coenagrionidae, Ephemeridae y Podocopida (Fig. 5). Cuatro individuos de la familia Naididae se encontraron en anoxia en 2015, y 58 individuos de Naididae y *Sminthurides* sp. en 2016.

En **Ensueño** se recolectaron 98 individuos de 9 especies en octubre y 190 individuos de 26 especies en marzo, para un total de 288 individuos de 29 especies. Durante la estratificación, Naididae dominó la estación 1, mientras que en las demás estaciones fue Amphipoda la que presentó los mayores porcentajes, superiores al 50 %, y la familia Chironomidae tuvo porcentajes mayores al 20 % en las estaciones de 2 y 3 (Fig. 5). Durante la circulación,

Chironomidae y Amphipoda dominaron las estaciones 1, 2 y 4, con porcentajes mayores al 50 % en conjunto. La estación 3 tuvo el 100 % en la familia Chaoboridae (Fig. 5). En 2015, 22 individuos de *Pelodrilus americanus* se encontraron en condiciones anóxicas.

En **Tzisco** el total de individuos recolectados fue de 258 pertenecientes a 38 especies representando la mayor riqueza de los cuatro lagos; de estos fueron 76 individuos y 24 especies en la estratificación y 182 individuos de 23 especies en la circulación. En la estratificación, Chironomidae tuvo porcentajes mayores al 20 % en las estaciones 1 y 2, mientras que Entomobryidae superó el 20 % en las estaciones 3 y 4 e Istomidae tuvo valores del 10 % o más en las cuatro estaciones; no obstante, los porcentajes se dividieron de forma equitativa en este lago, ya que ningún grupo superó el 50 % en ninguna estación (Fig. 5). Por su parte, en la circulación, cada estación tuvo la mayor proporción de un grupo distinto, Chironomidae, Amphipoda, Naididae y Chaoboridae (Fig. 5). 24 individuos de distintos géneros de Chaoboridae, Chironomidae, Entomobryidae, Hypogastruridae, Isotomidae, Paronellidae, Sminthuridae, Tomoceridae, Tubificidae y Ephemeroptera estuvieron presentes en condiciones de anoxia.

Finalmente, en **Bosque Azul** se recolectó el menor número de especies y de individuos. Durante el periodo de octubre fueron recolectados 211 individuos de 8 especies y 17 de 4 especies en marzo, para un total de 228 individuos de 10 especies. En este lago, la dominancia de dos familias fue especialmente marcada. Durante la estratificación de octubre, Chironomidae representó más del 90 % en las estaciones 1 y 2, y Entomobryidae representó el 100 % en la estación 4 (Fig. 5). En el periodo de marzo, Chironomidae representó más del 90 % en las estaciones 1 y 4, las dos únicas donde se recolectaron MIB (Fig. 5). En 2015, cuatro individuos de Naididae y Entomobryidae se presentaron en anoxia, y en 2016, tres individuos de Unionicolidae y Chironomidae se encontraron bajo estas condiciones.

En general, en todos los lagos, las estaciones someras (1 y 2) suelen estar dominadas por Chironomidae, ocasionalmente por Amphipoda, y una vez por Naididae, mientras que en las estaciones profundas (3 y 4) hubo más grupos dominantes, pudiendo ser Chironomidae, Naididae o Chaoboridae, eventualmente Entomobryidae, y Sminthuridae y Amphipoda, una vez cada uno. Es de resaltar la gran cantidad de taxa que se presentaron en anoxia, un total de 13 familias y 18 especies, de las cuales tres sólo se encontraron en anoxia (*P. americanus*, *Tomocerus* sp. y *Salina* cf. *beta*), aunque con bajas abundancias.

Cuadro 6. Composición de la comunidad bentónica encontrada en los lagos de estudio. *Nd: no determinado*, AA: abundancia absoluta, AR: abundancia relativa, DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscao, BA: Bosque Azul.

Filo	Clase	Orden	Familia	Especies	AA	AR (%)	Presencia			
							DL	EN	TZ	BA
Arthropoda	Entognatha	Entomobryomorpha (Collembola)	Entomobryidae	<i>Americabrya arida</i> ; <i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	23	1.6			X	X
			Tomoceridae	<i>Tomocerus</i>	1	0.1			X	
			Isotomidae	<i>Ballistura libra</i> ; <i>Clavisotoma laticauda</i> ; <i>Desoria trispinata</i> ; <i>Proisotoma minuta</i>	13	0.9			X	X
			Paronellidae	<i>Salina cf beta</i>	1	0.1			X	
		Symphyleona (Collembola)	Sminthuridae	<i>Sminthurides</i>	4	0.3	X	X	X	
		Poduromorpha (Collembola)	Hypogastruridae	<i>Ceratophysella boetivora</i> ; <i>Ceratophysella sigillata</i> ; <i>Willemia mexicana</i>	4	0.3			X	
	Insecta	Diptera	Chironomidae	<i>Ablabesmyia</i> ; <i>Ablabesmyia</i> sp2; <i>Acricotopus</i> ; <i>Alotanypus</i> ; <i>Cardiocladius</i> ; <i>Coelotanypus</i> ; <i>Chironomini</i> género A; <i>Chironomus</i> ; <i>Chironomus ochreatus</i> ; <i>Cladopelma</i> ; <i>Cladotanytarsus</i> ; <i>Criptotendipes</i> ; <i>Dicrotendipes</i> ; <i>Epoicocladius</i> ; <i>Harnischia</i> ; <i>Heterotrissocladius</i> especie C; <i>Microchironomus</i> ; <i>Micropsectra</i> ; <i>Natarsia</i> ; <i>Nilotanypus</i> ;	926	65.6	X	X	X	X

				<i>Parachironomus; Parachironomus sublettei; Paracladopelma; Paramerina; Paratanytarsus; Polypedilum; Polyplectropus; Procladius; Procladius sp2; Rheotanytarsus; Robackia; Tanypus; Tanytarsini; Tanytarsus; Tribelos; Virgatanytarsus</i>						
			Ceratopogonidae	<i>Bezzia; Culicoides; Probezzia</i>	26	1.8	X	X		
			Chaoboridae	<i>Chaoborus</i>	28	2.0	X	X	X	
		Coleoptera	Halipidae	<i>Halipus/ Alteralipus</i>	3	0.2			X	
		Ephemeroptera	Ephemeridae	<i>Hexagenia</i>	13	0.9	X			
			<i>Nd</i>	<i>Nd</i>	1	0.1			X	
		Megaloptera	Sialidae	<i>Ilyobius</i>	4	0.3	X	X		
		Trichoptera	Polycentropodidae	<i>Leptobasis</i>	5	0.4		X	X	
			<i>Nd</i>	<i>Nd</i>	2	0.1		X		
		Odonata	Coenagrionidae	<i>Chromagrion/ Amphiagrion</i>	3	0.2	X	X		
	Ostracoda	Podocopida	<i>Nd</i>	<i>Nd</i>	16	1.1	X		X	
	Malacostraca	Amhipoda	Talitridae	<i>Chelorchestia</i>	20	1.4		X	X	
			<i>Nd</i>	<i>Nd</i>	119	8.4		X	X	
	Arachnida	Trombidiformes (Acari)	Limnesiidae	<i>Limnesia</i>	1	0.1		X		
			Unionicolidae	<i>Koenikea</i>	2	0.1				X

Annelida	Clitellata (Oligochaeta)	Haplotaxida	Aturidae	<i>Kongsbergia</i>	1	0.1	X			
			Naididae	<i>Chaetogaster</i>	149	10.6	X	X	X	X
			Tubificidae	<i>Aulodrilus; Homochaeta; Paranadrilus; Pristinella</i>	15	1.1			X	
			Enchytraeidae	<i>Nd</i>	3	0.2			X	
			Haplotaxidae	<i>Pelodrilus americanus</i>	22	1.6			X	
Mollusca	Gastropoda	Limnophila	Planorbidae	<i>Nd</i>	3	0.2		X		
		Mesogastropoda	<i>Nd</i>	<i>Nd</i>	4	0.3	X			
		Total			141 2	100	11	13	19	6

Cuadro 7. Listado taxonómico de los macroinvertebrados bentónicos en orden descendente de abundancia. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco, BA: Bosque Azul, N: abundancia total. *Debido a la ausencia de estructuras clave para la identificación, no se pudo diferenciar entre géneros.

TAXA	DL	EN	TZ	BA	N
<i>Tanytarsus</i>	343		14		357
<i>Cladotanytarsus</i>		30		175	205
Naididae nd	102	17	8		127
Amphipoda nd		82	37		119
<i>Polypedilum</i>	83	12			95
<i>Dicrotendipes</i>				39	39
<i>Chironomus ochreateus</i>	6		28	1	35
<i>Procladius</i>	5	17	12		34
<i>Chaoborus</i>		5	23		28
<i>Rheotanytarsus</i>	4	4	15		23
<i>Pelodrilus americanus</i>		22			22
<i>Chelorchestia</i>		19	1		20
Chironominae nd	10	3	5		18
<i>Microchironomus</i>	1	17			18
Podocopida nd	4		12		16
<i>Alotanypus</i>	14				14
<i>Culicoides</i>	1	13			14
<i>Hexagenia</i>	13				13
<i>Homochaeta</i>			8	4	12
<i>Americabrya arida</i>			7	3	10
<i>Aulodrilus</i>			10		10
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>			9	1	10
<i>Probezzia</i>	5	5			10
<i>Chaetogaster</i>			9		9
<i>Parachironomus</i>			8		8
<i>Paracladopelma</i>		7			7

<i>Cryptotendipes</i>	1	5			6
<i>Desoria trispinata</i>			6		6
<i>Ablabesmyia</i>	4		1		5
Chironomini género A	5				5
<i>Micropsectra</i>	1		4		5
<i>Natarsia</i>			5		5
<i>Paranadrilus</i>			5		5
<i>Polypsectopus</i>		3	2		5
Tanytarsini nd	3	2			5
<i>Ballistura libra</i>			3	1	4
<i>Coelotanypus</i>	4				4
Gastropoda nd	4				4
<i>Harnischia</i>	4				4
<i>Procladius</i> sp2		4			4
<i>Ilyobius</i>	1	3			4
<i>Sminthurides</i>	2	1	1		4
<i>Ablabesmyia</i> sp2		3			3
<i>Ceratophysella boetivora</i>			3		3
Chironomidae nd	3				3
Enchytraeidae nd			3		3
<i>Haliplus/Alteralipus*</i>			3		3
<i>Parachironomus sublettei</i>			3		3
Planorbidae nd		3			3
<i>Virgatanytarsus</i>	3				3
<i>Epoicocladius</i>	2				2
<i>Bezzia</i>		2			2
<i>Cardiocladius</i>		2			2

Entomobryidae nd			1	1	2
<i>Heterotrissocladius</i> especie C	2				2
<i>Koenikea</i>				2	2
<i>Paramerina</i>			2		2
<i>Paratanytarsus</i>	1		1		2
<i>Proisotoma minuta</i>			2		2
<i>Tanytus</i>	1		1		2
Trichoptera nd		2			2
<i>Acricotopus</i>		1			1
<i>Ceratophysella sigillata</i>			1		1
<i>Chironomus</i>		1			1
<i>Chromagrion</i> <i>Amphiagrion</i> *	1				1
<i>Cladopelma</i>	1				1

<i>Clavisotoma laticauda</i>			1		1
Coenagrionidae nd		1			1
Ephemeroptera nd			1		1
<i>Kongsbergia</i>	1				1
<i>Leptobasis</i>	1				1
<i>Limnesia</i>		1			1
<i>Nilotanytus</i>		1			1
<i>Pristinella</i>				1	1
<i>Robackia</i>	1				1
<i>Salina</i> cf <i>beta</i>			1		1
<i>Tomocerus</i>			1		1
<i>Tribelos</i>	1				1
<i>Willemia mexicana</i>			1		1

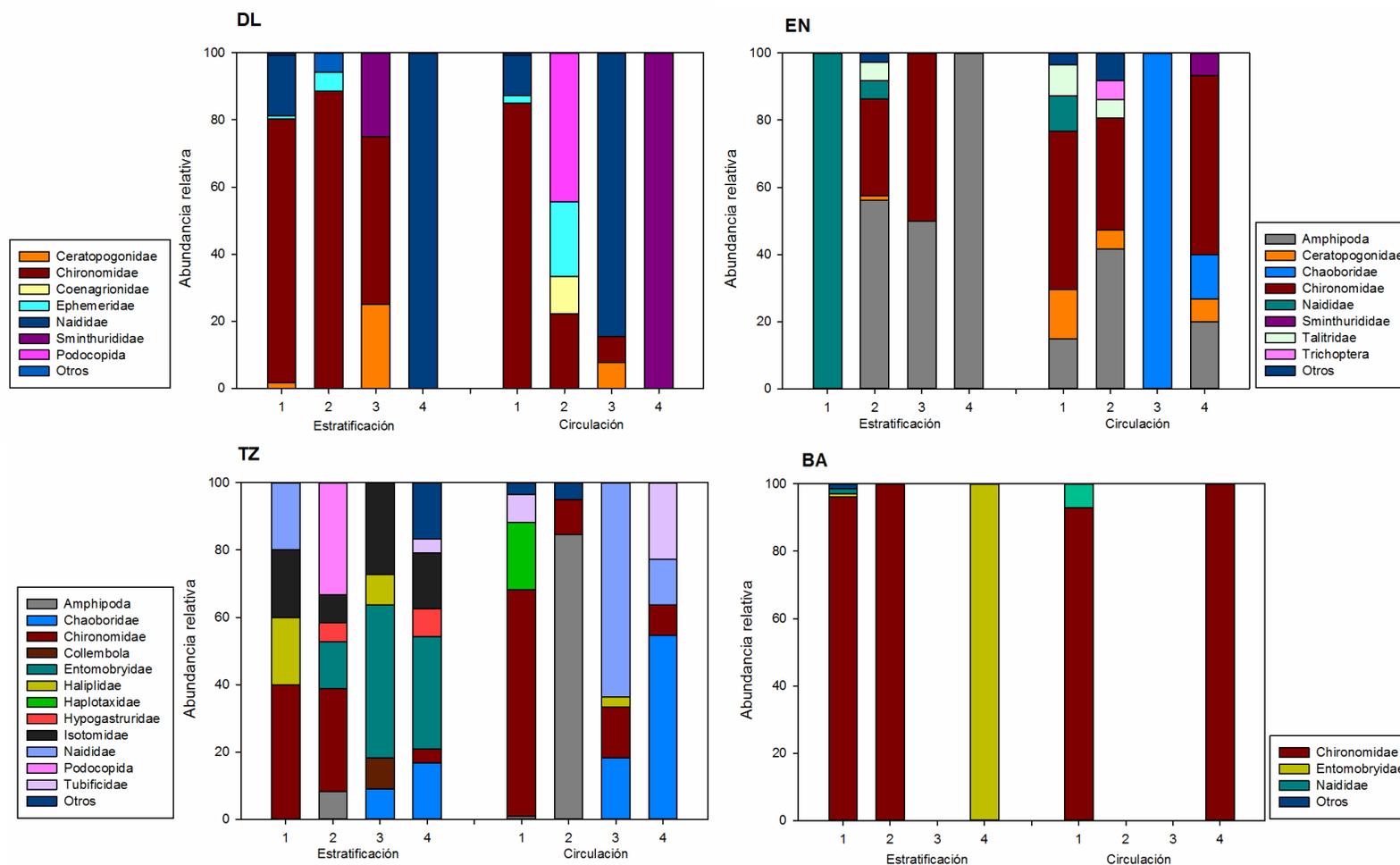


Figura 5. Abundancia relativa de las familias de macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscoa, BA: Bosque Azul.

5. Riqueza taxonómica

En total, Tzisco tuvo la mayor riqueza taxonómica (S=39), seguido por Dos Lagos, Ensueño y Bosque Azul. Durante la estratificación Tzisco tuvo la mayor riqueza, seguido por Dos Lagos, Ensueño y Bosque Azul (Cuadro 8). En Dos Lagos, la riqueza taxonómica fue disminuyendo con el aumento de profundidad, en Ensueño la máxima riqueza estuvo en la estación 2, mientras que en las estaciones 1 y 4 sólo se recolectó una especie. En Tzisco la máxima riqueza se alcanzó en la estación más profunda, y la más baja en la estación 1. En Bosque Azul, la estación 1 presentó el valor más alto de riqueza, seguido por la estación 4 (Fig. 6).

En la época de circulación, los lagos se ordenaron de mayor a menor, de la siguiente forma: Ensueño, Tzisco, Dos Lagos y Bosque Azul (Cuadro 8). En Dos Lagos, la riqueza fue disminuyendo con la profundidad, en Ensueño la mayor riqueza estuvo en la estación 1, seguida por la estación 2, pero en la 3 sólo se encontró una especie. En Tzisco la mayor riqueza se presentó en la estación 1, y fue disminuyendo con la profundidad, y en Bosque Azul la mayor riqueza también estuvo en la estación 1, seguida de la estación 4, y en las estaciones 2 y 3 no se recolectaron individuos (Fig. 6).

Cuadro 8. Valores de riqueza taxonómica (S) de las estaciones de muestreo de los lagos.

		Estratificación					Circulación					Total
		Estación	1	2	3	4	Subtotal	1	2	3	4	
Dos Lagos	S	17	10	2	1	25	14	5	2	2	18	35
Ensueño	S	1	10	3	1	11	16	12	1	8	27	30
Tzisco	S	6	12	6	13	26	13	6	8	4	23	39
Bosque azul	S	6	1	0	3	7	3	0	0	1	5	10

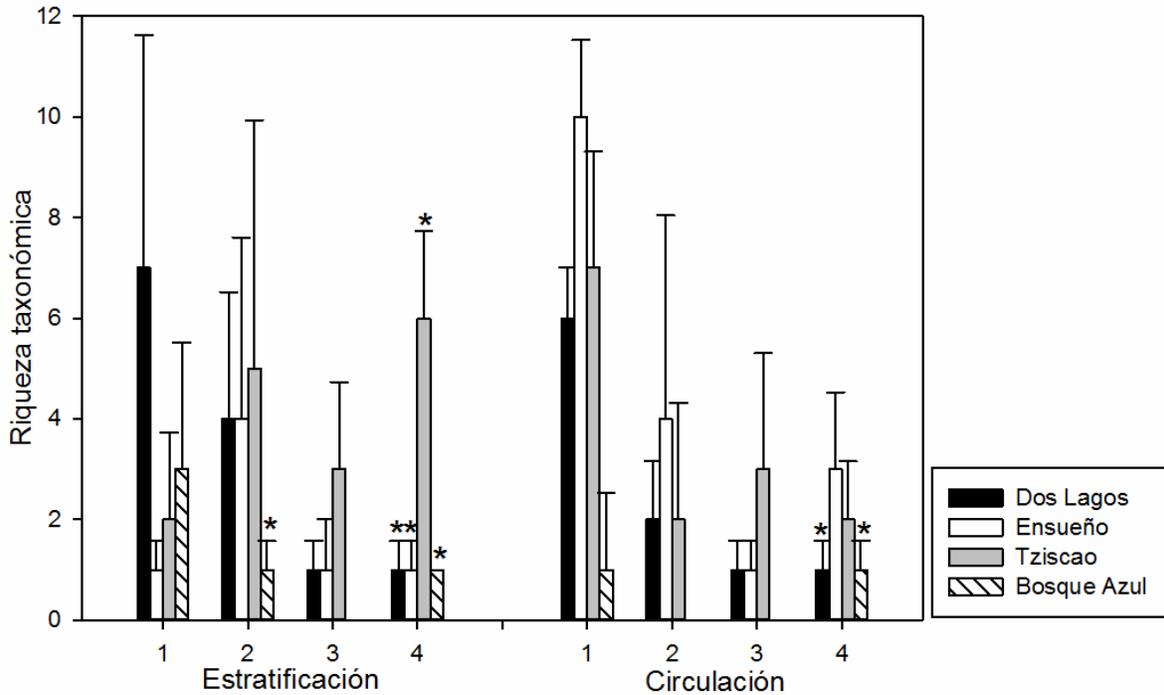


Figura 6. Riqueza taxonómica promedio (\pm d.e.) de los grupos de macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. Los * señalan las estaciones anóxicas.

La similitud calculada mediante el índice de Jaccard para las cuatro estaciones de cada lago en octubre 2015 (Fig. 7) no muestra asociaciones claras entre estaciones o entre lagos. Durante la estratificación (Fig. 7 izq.), los valores mayores de similitud se dieron entre las estaciones 1 y 2 de Bosque Azul (BA 1 y BA 2), en donde sólo se encontraron individuos de Entomobryidae. La estación más profunda de Tzisco (TZ 4) y Bosque Azul (BA 4) tuvieron valores intermedios de similitud (0.5), así como las estaciones 2 y 3 de Ensueño (EN 2) y Bosque Azul (BA 3). Las cuatro estaciones de Tzisco se agruparon entre sí, aunque con valores relativamente bajos de similitud, así como con la estación 4 de Bosque Azul (BA 4). La menor similitud con todos los grupos la presentaron las estaciones 1 de Dos Lagos (DL 1) y Ensueño (EN 1). Por otro lado, los cálculos de marzo (Fig. 7 der.) muestran los mayores valores de similitud entre las estaciones 2 de Dos Lagos (DL 2) y 4 de Bosque Azul (BA 4) (0.7). Por otro lado, tres estaciones de Bosque Azul fueron las más diferentes de los demás grupos (BA 1, BA 2, BA 3), sin embargo, tampoco se agruparon entre sí.

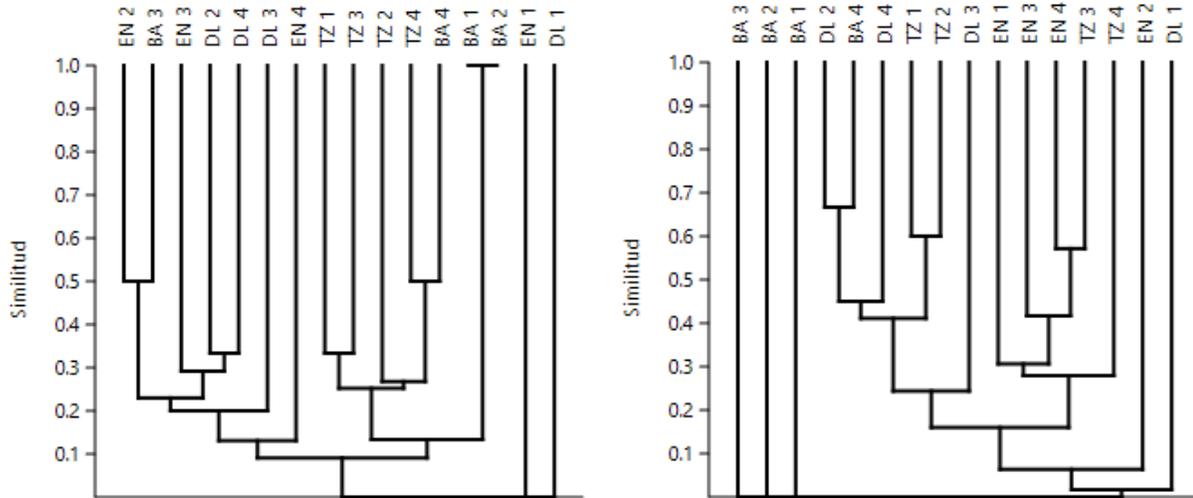


Figura 7. Dendrograma de la similitud calculada con el índice de Jaccard de las estaciones de muestreo de los lagos en estudio en octubre 2015 (izq.) y marzo 2016 (der.). DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco, BA: Bosque Azul.

Ninguna de las 79 especies presentes fue común a los cuatro lagos; 29 especies estuvieron compartidas por dos lagos y de éstas solo 6 fueron comunes a 3 lagos: cinco se compartieron entre Dos Lagos, Ensueño y Tzisco y solo una especie fue común entre Dos Lagos, Tzisco y Bosque Azul. Las restantes 23 especies fueron comunes a dos lagos (Fig. 8).

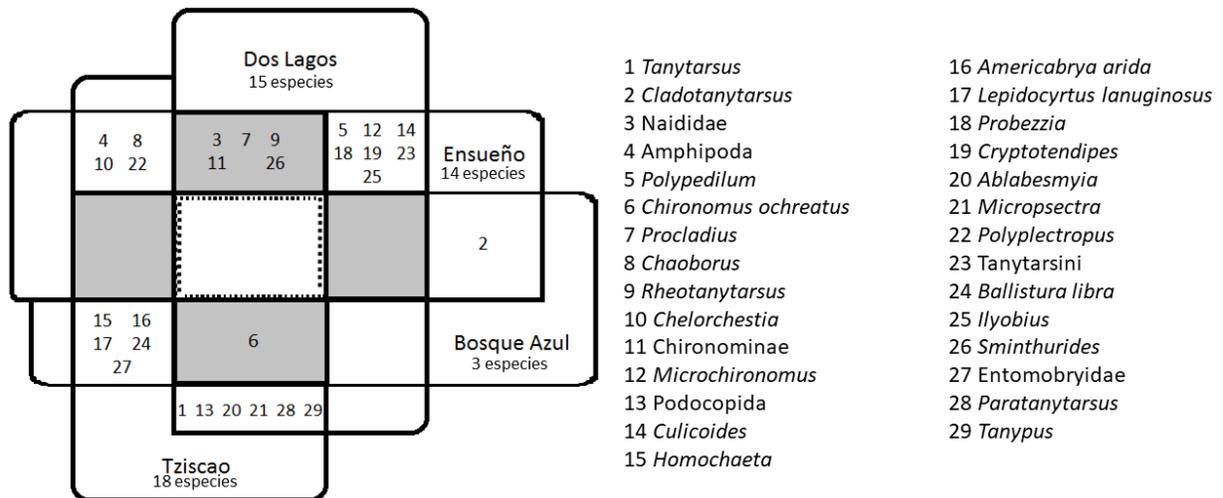


Figura 8. Especies presentes en dos lagos. Las zonas coloreadas señalan las especies comunes entre tres lagos y la zona punteada del centro, el espacio común entre los cuatro lagos. Debajo de cada lago está el número de especies que fueron únicas.

6. Densidad

La densidad promedio global fue de $654 \pm 1\,367$ ind m^{-2} , con un máximo de $1\,181 \pm 99$ ind m^{-2} en Dos Lagos y un mínimo de 422 ± 508 ind m^{-2} en Bosque Azul. El orden de los lagos, de menor a mayor densidad fue Bosque Azul, Tzisco, Ensueño y Dos Lagos. La densidad promedio en octubre fue $634 \pm 1\,575$ ind m^{-2} , con un máximo de $1\,111 \pm 2\,167$ ind m^{-2} en Dos Lagos y un mínimo de 281 ± 244 ind m^{-2} en Tzisco. En marzo la densidad promedio fue de $673 \pm 1\,139$ ind m^{-2} , con un máximo de $1\,252 \pm 1\,895$ ind m^{-2} en Dos Lagos y un mínimo de 63 ± 165 ind m^{-2} en Bosque Azul.

En **Dos Lagos** durante el periodo de octubre la densidad disminuyó con la profundidad, la estación 1 tuvo la mayor densidad, con un promedio de $3\,852 \pm 3\,219$ ind m^{-2} . En el periodo de marzo la mayor densidad se presentó en la estación 1 ($3\,881 \pm 1\,789$ ind m^{-2}), seguido por la estación 4 ($859 \pm 1\,450$ ind m^{-2}), y la menor densidad estuvo en la estación de 3 (30 ± 26 ind m^{-2}) (Fig. 9). *Polypedilum* (Chironomidae) tuvo una contribución mayor al 20 % de la densidad en tres estaciones en la estratificación, pero en ninguna durante la circulación. Naididae tuvo un porcentaje alto en la estación 4 en ambos periodos. *Alotanypus*, *Tanytarsus* (Chironomidae), *Culicoides* (Ceratopogonidae) y *Leptobasis* (Coenagrionidae) también superaron el 20 %, aunque sólo en una estación cada uno, y durante un solo periodo (Fig. 10).

En **Ensueño** la mayor densidad durante la estratificación estuvo en la estación 2, con un promedio de $1\,037 \pm 925$ ind m^{-2} , mientras que la densidad promedio más baja fue en las estaciones 1 y 4, de 44 ± 44 ind m^{-2} y 44 ± 77 ind m^{-2} , respectivamente. Durante la circulación la estación 1 tuvo la mayor densidad promedio, $2\,000 \pm 541$ ind m^{-2} , mientras que el promedio más bajo fue de 59 ± 68 ind m^{-2} en la estación 4 (Fig. 9). Amphipoda superó el 20 % de la contribución a la densidad en dos estaciones en la estratificación, y en una en la circulación. En la estratificación, las estaciones 1 y 4 sólo tuvieron un género que superó el 20 % de la densidad, *Chelorchestia* c.f. (Talitridae) y *Pelodrilus* (Haplotaxidae), mientras que en la circulación ambas estaciones estuvieron dominadas por *Cladotanytarsus* (Chironomidae) (Fig. 10).

Durante la estratificación en **Tzisco** la estación 2 tuvo la mayor densidad promedio (489 ± 407 ind m^{-2}), seguida por la estación 4 (355 ± 44 ind m^{-2}); el valor más bajo estuvo en la estación 1 (118 ± 128 ind m^{-2}). Durante la circulación la mayor densidad se obtuvo en la estación 1 ($1\,304 \pm 680$ ind m^{-2}) y la menor densidad (252 ± 286 ind m^{-2}) en la estación 4 (Fig. 9). En general, las densidades en la circulación fueron más altas, aunque hubo menos familias. Durante ambos periodos, cada estación estuvo representada principalmente (> 20 %) por uno o dos géneros distintos, pertenecientes a distintos grupos (Fig. 10), lo que sugiere una gran complejidad en la comunidad de MIB de este lago.

Bosque Azul tuvo una densidad promedio muy alta en el litoral durante la estratificación ($3\,067 \pm 4\,099$ ind m^{-2}) respecto a las demás estaciones, y la densidad más baja en la estación 2, 15 ± 26 ind m^{-2} . Durante la circulación la estación 1 tuvo la densidad promedio más alta, de 207 ± 322 ind m^{-2} , seguido por la estación 4, con 44 ± 44 ind m^{-2} (Fig. 9). La estación 1 en ambos periodos estuvo representada principalmente por *Cladotanytarsus*, la estación 2 durante la

estratificación por *Americabrya*, y la estación 4 en ambos periodos, por dos o tres géneros distintos en cada caso (Fig. 10).

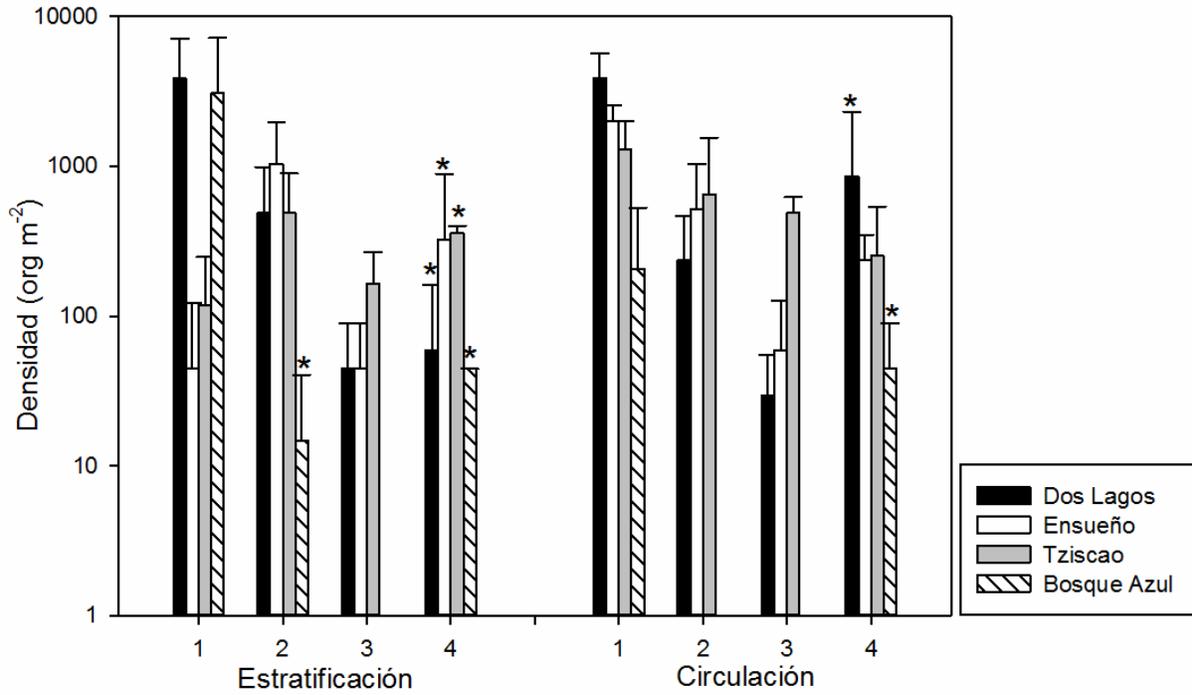


Figura 9. Densidades promedio (\pm d.e.) de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. Los * señalan las estaciones anóxicas.

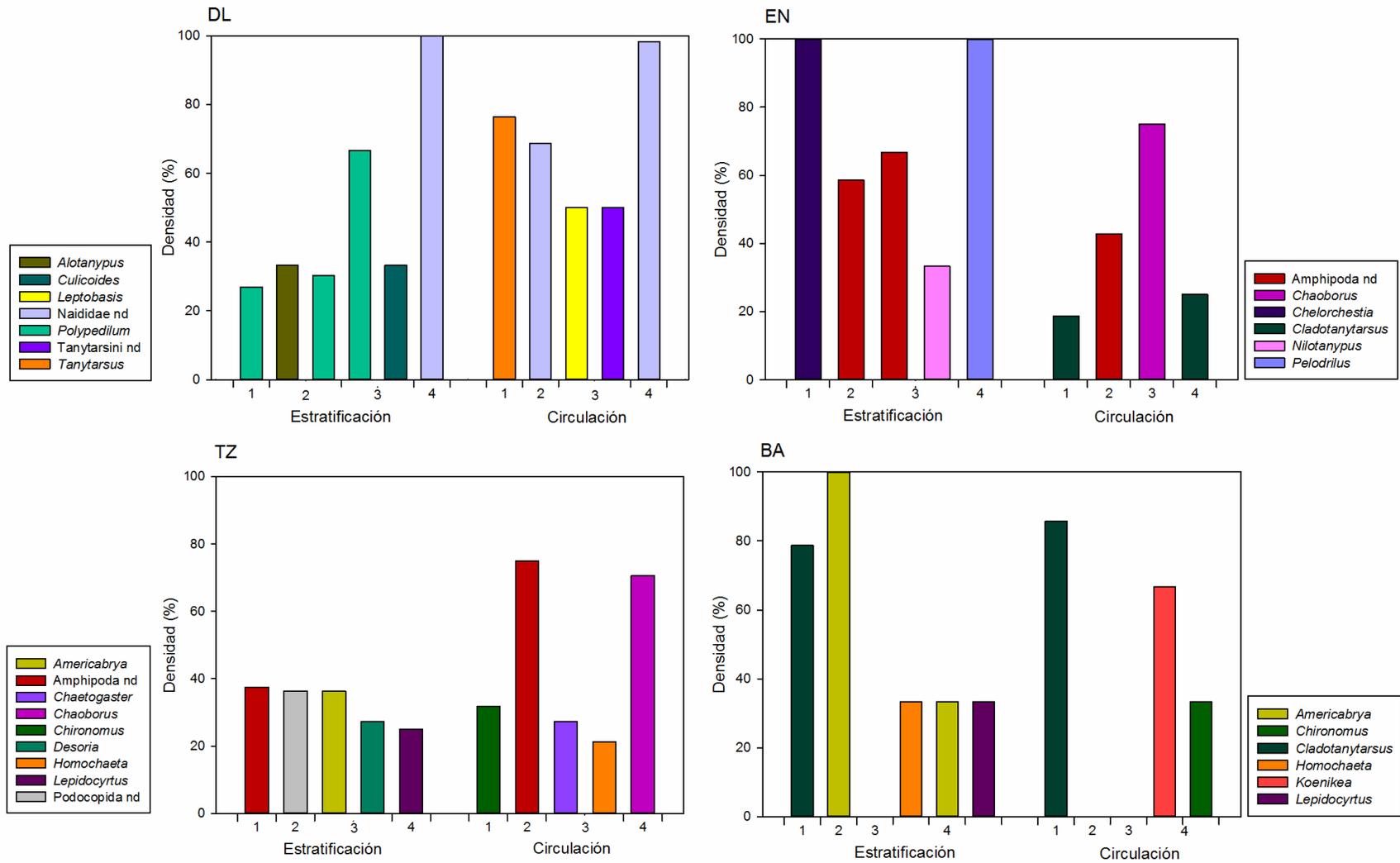


Figura 10. Contribución porcentual a la densidad de los principales taxones de macroinvertebrados bentónicos de las estaciones en cada lago en los dos periodos de muestreo. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tziscaco, BA: Bosque Azul.

7. Biomasa

La biomasa promedio global fue de $137.6 \pm 293.5 \text{ mg m}^{-2}$ ($106.3 \pm 226.9 \text{ mg C m}^{-2}$), el valor máximo fue de $321.9 \pm 495.1 \text{ mg m}^{-2}$ ($248.8 \pm 382.7 \text{ mg C m}^{-2}$) en Dos Lagos y el mínimo de $27.0 \pm 97.8 \text{ mg m}^{-2}$ ($20.9 \pm 75.6 \text{ mg C m}^{-2}$) en Bosque Azul. El orden de los lagos según el promedio de biomasa es Dos Lagos, Ensueño, Tzisco y Bosque Azul. Durante la estratificación el promedio general fue de $90.1 \pm 303.5 \text{ mg m}^{-2}$ ($69.6 \pm 234.6 \text{ mg C m}^{-2}$), con un máximo de $271.4 \pm 567.7 \text{ mg m}^{-2}$ ($209.8 \pm 438.8 \text{ mg C m}^{-2}$) en Dos Lagos y un mínimo de $14.7 \pm 22.4 \text{ mg m}^{-2}$ ($11.3 \pm 17.3 \text{ mg C m}^{-2}$) en Tzisco. En la circulación el promedio fue de $185.0 \pm 278.3 \text{ mg m}^{-2}$ ($143.0 \pm 215.1 \text{ mg C m}^{-2}$), el máximo fue de $372.5 \pm 429.8 \text{ mg m}^{-2}$ ($287.9 \pm 332.2 \text{ mg C m}^{-2}$) en Dos Lagos y el mínimo de $6.5 \pm 13.6 \text{ mg m}^{-2}$ ($5.0 \pm 10.5 \text{ mg C m}^{-2}$) en Bosque Azul.

En **Dos Lagos** en la estratificación, la mayor biomasa fue de $911.7 \pm 950.2 \text{ mg m}^{-2}$ en la estación 1, seguida por la estación 2, con un valor de $161.2 \pm 158.6 \text{ mg m}^{-2}$. En el periodo de circulación, la estación litoral nuevamente tuvo la mayor biomasa, en promedio $704.1 \pm 375.0 \text{ mg m}^{-2}$, y la estación 3 tuvo el menor valor, $27.1 \pm 40.2 \text{ mg m}^{-2}$ (Fig. 11). Naididae fue representativa en la estación 4 en la estratificación, y en las estaciones 2 y 4 en la circulación, *Tanytarsus* y *Hexagenia* en la estación 1 en ambos periodos. Las demás estaciones estuvieron dominadas por distintos géneros (Fig. 12).

En el periodo de estratificación en **Ensueño** la mayor biomasa se obtuvo en la estación 2, con un promedio de $97.2 \pm 93.9 \text{ mg m}^{-2}$, y la menor fue de $2.4 \pm 4.2 \text{ mg m}^{-2}$ en la estación 1. En la circulación la mayor densidad estuvo en el litoral, con un promedio de $295.5 \pm 244.6 \text{ mg m}^{-2}$, y la menor en la estación 2, con un promedio de $37.8 \pm 35.8 \text{ mg m}^{-2}$ (Fig. 11). Tal como con la densidad, las estaciones 2 y 3 en la estratificación, y la estación 2 en la circulación estuvieron representadas principalmente por Amphipoda, que también fue representativa en la estación 4 en la circulación. Las estaciones 3 y 4 en la circulación estuvieron dominadas por *Chaoborus* (Fig. 12).

Durante la estratificación en **Tzisco** la mayor biomasa promedio se calculó en la estación 4, con un valor de $31.9 \pm 42.9 \text{ mg m}^{-2}$, y la menor en la estación 3, fue de $7.8 \pm 12.6 \text{ mg m}^{-2}$. Durante la circulación la estación 4 tuvo el promedio más alto, $457.9 \pm 133.4 \text{ mg m}^{-2}$, y la estación 2 tuvo el valor más bajo, $109.9 \pm 102.0 \text{ mg m}^{-2}$ (Fig. 11). De la misma manera que la densidad, los géneros más representativos en biomasa en cada estación fueron muy variables. Amphipoda resaltó en la estación 1 en la estratificación, y en la estación 2 en la circulación, *Chaoborus* en las estaciones 3 y 4 en la estratificación, y en la estación 4 en la circulación, y Naididae en las estaciones 2 y 4 en la circulación (Fig. 12).

En **Bosque Azul**, durante el periodo de octubre, el mayor promedio de biomasa estuvo en la estación 1 con $184.8 \pm 257.1 \text{ mg m}^{-2}$, y el mínimo de $0.1 \pm 0.2 \text{ mg m}^{-2}$ en la estación 2, en marzo el promedio más alto estuvo en el litoral, $22.4 \pm 22.0 \text{ mg m}^{-2}$, seguido por la estación 4, con un promedio de $3.4 \pm 3.6 \text{ mg m}^{-2}$ (Fig. 11). Los géneros más representativos fueron los mismos que resaltaron en la densidad: *Cladotanytarsus* en la estación 1 en ambos periodos, *Americabrya* en la estratificación en la estación 2, y en la estación 4, *Homochaeta* en la estratificación, y *Koenikea* y *Chironomus* en la circulación.

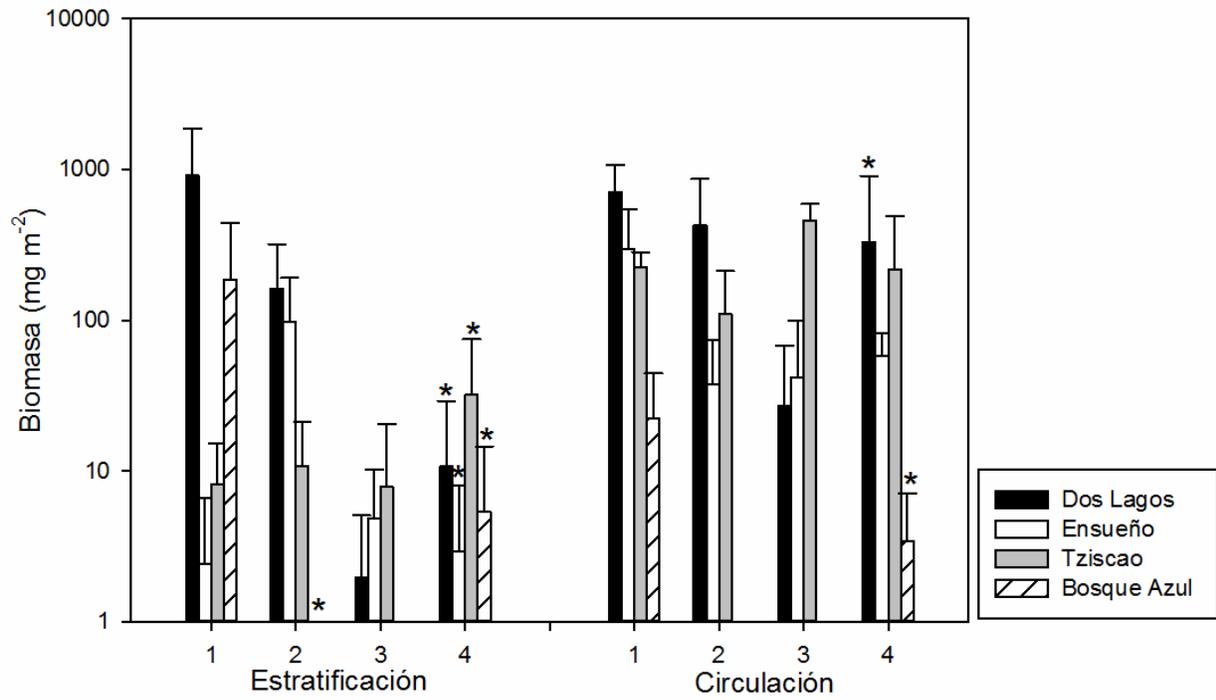


Figura 11. Biomasa promedio (\pm d.e.) de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en cada lago en los dos periodos de muestreo. Los * señalan las estaciones anóxicas.

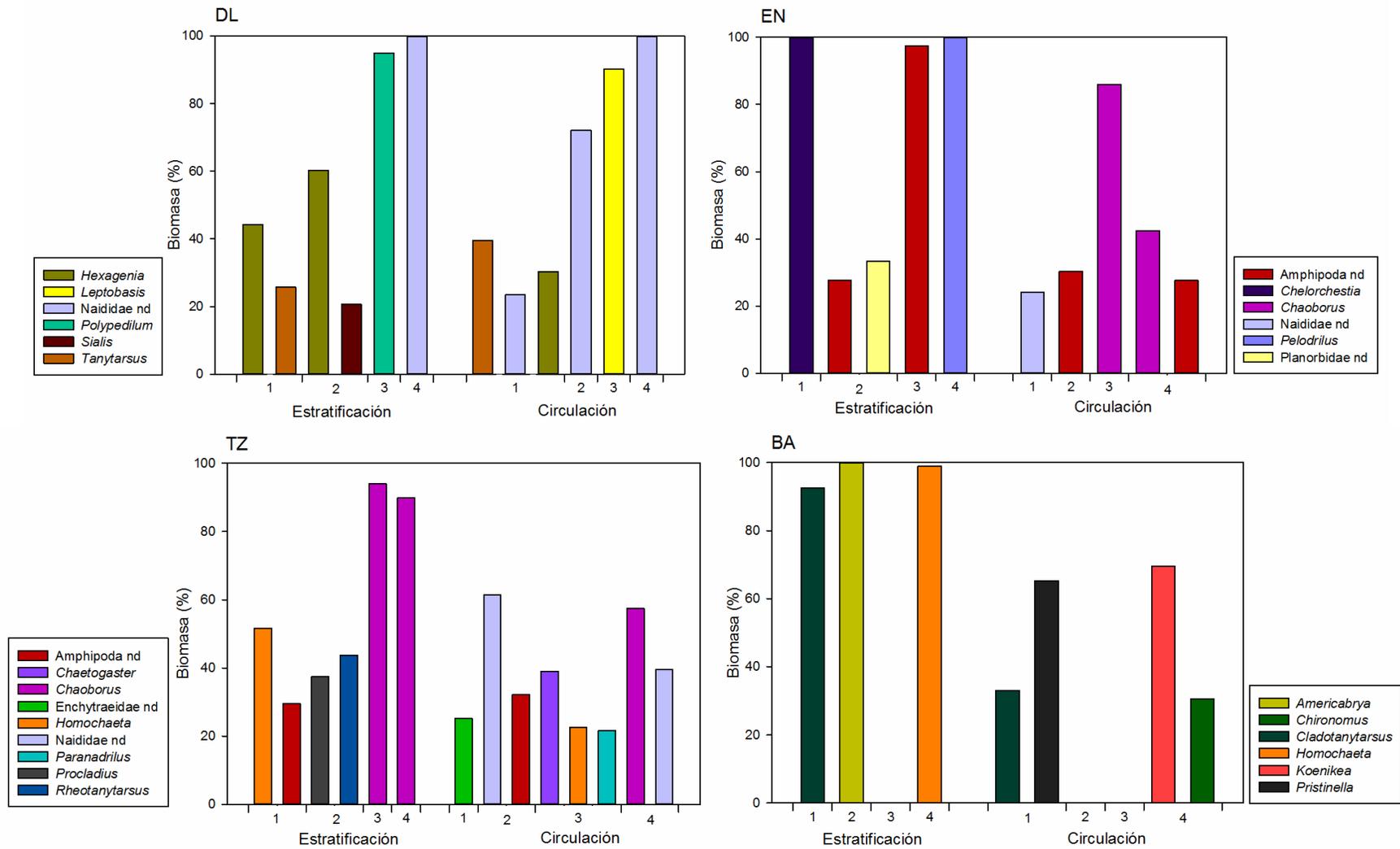


Figura 12. Contribución porcentual a la biomasa de los principales taxones de macroinvertebrados bentónicos de las estaciones en cada lago en los dos periodos de muestreo. DL: Dos Lagos, EN: Ensueño, TZ: Tzisco, BA: Bosque Azul.

8. Análisis estadísticos

De manera exploratoria, se graficaron los datos en conjunto de los lagos oligotróficos con relación a la profundidad para cada una de las variables (Fig. 13). En general, los datos se encuentran muy dispersos, y las relaciones lineales que pudiera haber son débiles. Las medias del punto 4, el más profundo, son mayores que las del punto 3 en todos los casos, lo que sin duda debilita la relación lineal.

La riqueza taxonómica y la biomasa durante la estratificación mostraron una relación significativa, es decir que en general disminuyen con la profundidad (Fig. 13 a, c); el coeficiente de determinación (R^2) de la riqueza fue mayor que la de la biomasa, ambas presentaron errores bajos, pero ninguna variable fisicoquímica individualmente representó un porcentaje significativo de la variación. Por su parte, la densidad no mostró una relación con la profundidad (Fig. 13 b). En la circulación, la riqueza y la densidad mostraron diferencias con la profundidad (Fig. 13 d, e); nuevamente la riqueza con una pendiente mayor, mientras que la biomasa tuvo una pendiente muy baja y una relación no significativa (Cuadro 9) (Fig. 13 f).

Los tres lagos oligotróficos se compararon con el eutrófico, y se encontraron diferencias con relación al estado trófico en todas las variables biológicas, durante la estratificación ($F=2.7$, $p<0.05$; $F=2.7$, $p<0.05$; $F=4.2$, $p<0.05$ para densidad, biomasa y riqueza, respectivamente) y durante la circulación ($F=5.6$, $p<0.05$; $F=3.9$, $p<0.05$; $F=8.5$, $p<0.05$ para densidad, biomasa y riqueza, respectivamente).

Finalmente, las diferencias entre épocas se analizaron para los lagos oligotróficos, Tzisco, Ensueño y Dos Lagos y aparte Bosque Azul, el eutrófico. En los tres oligotróficos hubo diferencias en la densidad y la biomasa entre épocas ($F=4.8$, $p<0.05$; $F=16.4$, $p<0.05$, respectivamente), mientras que en la riqueza taxonómica no se encontraron diferencias entre épocas ($F=1.6$, $p=0.21$). En Bosque Azul no se encontraron diferencias entre las épocas para la densidad ($F=1.6$, $p=0.22$), la biomasa ($F=0.22$, $p=0.64$) ni para la riqueza ($F=1.54$, $p=0.23$).

Particularmente en Bosque Azul, durante la estratificación, la densidad ($F=8.9$, $p<0.05$) y la riqueza taxonómica ($F=7.7$, $p<0.05$) mostraron una disminución significativa con el aumento de profundidad, pero no así con la biomasa ($F=3.6$, $p=0.06$), aunque las varianzas fueron muy heterogéneas en todos los casos. En la circulación, ninguna variable mostró diferencias ($F=2.4$, $p=0.14$ en densidad, $F=2.8$, $p=0.11$ en biomasa y $F=2.2$, $p=0.16$ en riqueza).

Cuadro 9. Valores estadísticos de los modelos de covarianza ajustados con un factor anidado.

		Riqueza	Densidad	Biomasa
Estratificación	F Modelo	3.58	1.81	2.52
	p Modelo	<0.05	0.12	<0.05
	R ² ajustado	0.45	0.20	0.32
	Error estándar	0.26	1.06	0.76
Circulación	F Modelo	6.67	3.11	1.79
	p Modelo	<0.05	<0.05	0.11
	R ² ajustado	0.64	0.40	0.20
	Error estándar	0.19	0.74	0.85

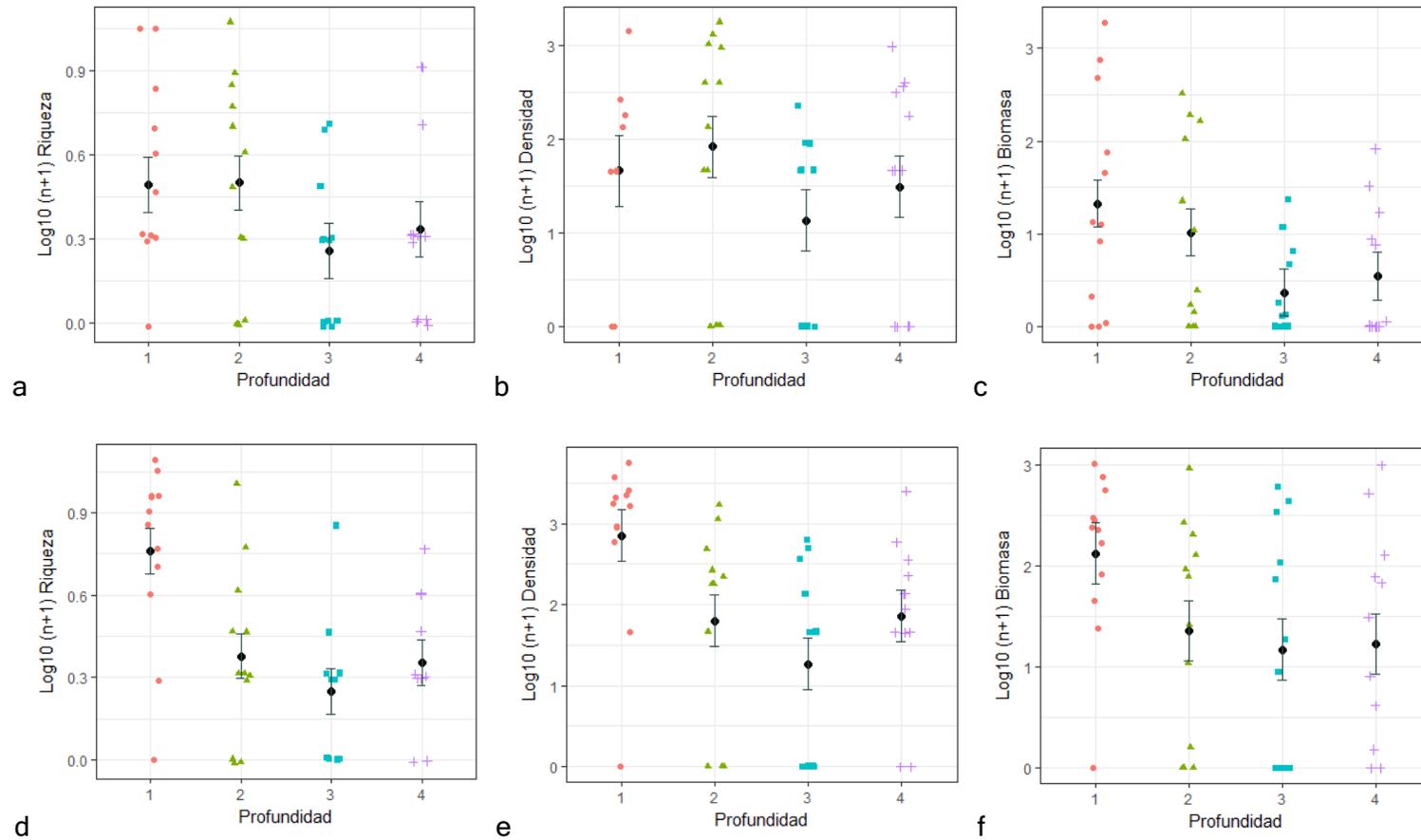


Figura 13. Análisis exploratorio gráfico de los datos biológicos transformados (riqueza taxonómica, densidad y biomasa) de los lagos oligotróficos (Tziscao, Ensueño, Dos Lagos). Para cada grupo de datos se observan las medias con barras de error en negro. a, b y c corresponden a la estratificación, d, e y f a la circulación.

Discusión

Las secciones a continuación se dividieron en concordancia con las hipótesis planteadas:

H1. Los lagos oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una disminución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB desde la zona litoral hasta la zona profunda.

En general, las pruebas estadísticas mostraron que en los lagos oligotróficos de Montebello hay una disminución de la riqueza taxonómica y la biomasa -pero no en densidad- en el periodo de estratificación, el modelo de la riqueza tuvo una mayor pendiente (dada por el coeficiente de determinación), es decir que se ve más fuertemente afectada por la profundidad, que la biomasa. Sin embargo, en detalle, Tzisco tuvo mayor riqueza y biomasa en la estación más profunda y Ensueño no parece tener un patrón claro y sus mayores riqueza y biomasa se presentaron en la estación 2. Dos Lagos, por el contrario, sí mostró una clara disminución de sus variables con el aumento de profundidad. En la circulación, los lagos oligotróficos de Montebello mostraron una disminución en la riqueza taxonómica y la densidad -pero no en la biomasa- con el aumento de profundidad. Nuevamente, la riqueza presentó una mayor pendiente, es decir una disminución más marcada con la profundidad, que la densidad. Todos los lagos tuvieron su máxima riqueza en la estación litoral, aunque el valor mínimo no siempre se vio reflejado en las estaciones más profundas.

Ninguna variable ambiental tuvo un porcentaje significativo de importancia para explicar la tendencia de las variables biológicas en ninguno de los periodos, a pesar de que las tendencias hayan resultado significativas. Es decir, que hay un efecto de la profundidad, haciendo del fondo profundo un hábitat más adverso, con sus condiciones en conjunto, pero no con una de las variables ejerciendo un efecto particular. La disminución de las variables biológicas con la profundidad durante la estratificación es un resultado esperado, por las limitaciones presentes (p. ej., anoxia, recursos alimenticios) que ofrece la zona profunda para el desarrollo de la fauna. Otros trabajos han encontrado resultados similares, con una disminución de la riqueza (Timms 1979, Babler et al. 2008), de la densidad (Cleto-Filho y Arcifa 2006, Hernández et al. 2014) y de la biomasa (Cleto-Filho y Arcifa 2006) con el aumento de la profundidad. Sin embargo, diferentes alternativas se han planteado para explicar esta disminución y cuáles características del fondo determinan la distribución de la comunidad de MIB.

La textura del sedimento influye en la abundancia y en el tamaño de los organismos que pueden habitar el sedimento y como consecuencia en su biomasa. Williams (1972) encontró una relación entre el tamaño corporal y el tamaño del poro en los sedimentos, donde los organismos más pequeños habitan en limos y los más grandes en arenas, sin embargo, algunas especies grandes fueron abundantes en sedimentos finos, mientras que especies pequeñas estuvieron ausentes en sedimentos gruesos, sugiriendo que el espacio intersticial no es una restricción, por lo cual el tamaño del poro no es el único factor determinando las distribuciones. En los lagos de Montebello estudiados predominan los limos, no obstante, no hay una secuencia clara desde el litoral al fondo profundo, de granos gruesos a finos, que explique la disminución de la biomasa.

La cantidad y calidad de la materia orgánica (Jiménez y Springer 1996) y la vegetación litoral (Rosso de Ferradás et al. 1987) también influyen en la distribución de los MIB. En el trabajo realizado por de Rosso de Ferradás et al. (1987) encontraron que tanto la calidad del sedimento como la vegetación estuvieron relacionadas con la distribución de ácaros acuáticos. El tipo de vegetación jugó el papel más importante en la presencia o ausencia de ciertas especies, pero no afectó la densidad ni la biomasa total de la comunidad. En nuestros resultados, existe una tendencia a la disminución de la riqueza con la profundidad en ambas épocas, es decir que hay ciertas características de la zona litoral que permanecen estables y que favorecen la presencia de una mayor cantidad de especies.

Por otro lado, la biomasa sólo tuvo una disminución estadísticamente significativa en la estratificación. Se ha propuesto que los recursos alimenticios que provienen de la zona pelágica son aprovechados por la fauna bentónica, pero no necesariamente se manifiestan en términos de densidades, también pueden expresarse como energía para el crecimiento somático, lo cual se refleja en la biomasa (Goedkoop y Johnson 1996). Así pues, durante la estratificación los recursos están favoreciendo principalmente a la fauna de zonas más someras, lo cual se ve reflejado en el aumento de su biomasa. En general, la materia orgánica que es producida en lagos oligotróficos es relativamente poca y es rápidamente remineralizada en la misma zona pelágica, por lo cual más poca llega al fondo, lo que limita el desarrollo de la fauna bentónica (Legendre 1999), aunque el papel relativo de la restricción de alimento y de la anoxia aún es tema de debate (Jyväsjarvi et al. 2009).

En el trabajo realizado por Peeters et al. (2004) evaluaron variables fisicoquímicas ambientales y de la calidad del alimento en los sedimentos en diferentes sistemas acuáticos. El porcentaje de variación explicado por su conjunto de variables está entre el 43 y el 53 %, similar a los resultados encontrados en el presente trabajo, que se encuentran entre el 32 y el 64 %. En particular en sitios lénticos, estos autores encontraron que las variables de comida contribuyeron más a explicar la variación que las variables ambientales, mientras que en el total de los sitios, que incluían pantanos y ríos, las variables ambientales explicaban mejor que las de comida.

En el Lago Alchichica, México, encontraron que la disponibilidad de alimento era menor en las zonas profundas alejadas del litoral, respecto a zonas profundas más cercanas a la costa, por lo cual tanto la densidad como la biomasa de la comunidad fue disminuyendo con la distancia (Hernández et al. 2014). Esto indica que no sólo la profundidad en sí misma, sino la distancia a la línea de costa, influyen en la distribución de MIB. La restricción de alimento en la zona profunda de los lagos de Montebello podría explicar la disminución en la biomasa, aunque la cantidad de materia orgánica en el sedimento no mostró un patrón de disminución con la profundidad, y en general todo el sedimento resultó de tipo orgánico.

Durante la circulación, disminuyó la densidad, pero no la biomasa lo que implica que hubo un crecimiento somático. En el lago Marion, Columbia Británica, encontraron que la diferencia de densidades entre dos especies de anfípodos, *Hyallela azteca* y *Crangonyx richmondensis*, está relacionada con el grupo funcional trófico y la profundidad del lago, puesto que *H. azteca* se alimenta de algas bentónicas y bacterias, el sistema puede mantener más de sus individuos pero distribuidos en las zonas someras, mientras que *C. richmondensis* es carnívora, y por lo

tanto menos abundante, aunque más uniformemente distribuida en el perfil batimétrico (Mathias 1971).

En el lago Crampton, Estados Unidos de América, hubo una disminución de la riqueza taxonómica a medida que se avanzó en profundidad, pero la producción secundaria, una medida que incluye la biomasa, se mantuvo constante hasta el fondo, a 18 m de profundidad. Aunque pocas taxa contribuyen a la producción secundaria en las zonas más profundas, ésta es relativamente constante, mientras que en sitios someros la alta diversidad resulta en una repartición más fina de los recursos, más no en un incremento de la producción (Babler et al. 2008). Esto podría explicar porque la biomasa no mostró una disminución en la época de circulación, puesto que, aunque la disponibilidad de recursos en teoría aumenta, la producción por parte de los individuos se mantuvo constante.

En el lago Simcoe, Canadá, encontraron que la biomasa se mantenía uniforme con la profundidad, pero cuando mejoraron las condiciones de luz y oxígeno en las zonas profundas por la entrada de un molusco filtrador, más individuos las colonizaban, aumentando la abundancia y biomasa en estas zonas profundas. Encontraron que los MIB típicos de las orillas, como gasterópodos o anfípodos, pudieron colonizar zonas más profundas por el aumento de la concentración de oxígeno hipolimnético y el desarrollo de algas bentónicas, lo que también generó cambios en la fauna típicamente profunda, como la composición de quironómidos (Rennie y Evans 2012).

El fondo profundo de los lagos, en general, es un ambiente casi inhabitado, ocasionalmente con comida disponible y la presencia de pocos depredadores o competidores, por lo cual algunos organismos buscarían habitarlo y aprovecharlo al encontrarse un hábitat relativamente disponible. No obstante, especialmente en la temporada de estratificación, los organismos deben enfrentarse a un ambiente hostil reflejado principalmente por la ausencia de oxígeno y la presencia potencial de H_2S . En situaciones donde estas condiciones mejoran, bien sea por la introducción de una especie que modifica las condiciones de luz y permite la oxigenación, o por el proceso estacional de circulación cuando el fondo se oxigena, la fauna tenderá a habitar este espacio disponible. Lo observado en los resultados de la presente investigación es que durante la circulación, la biomasa no disminuyó con la profundidad, y en general, fue mayor que en la estratificación, es decir que los organismos del fondo profundo están aprovechando los recursos disponibles en forma de crecimiento somático, más no en términos de densidades, que fueron menores en profundidad con respecto a la zona litoral.

En el Lago Michigan, Estados Unidos de América, encontraron una disminución de la densidad de MIB sólo por debajo de los 50 m de profundidad y hasta el fondo. A profundidades menores a 50 m las densidades de los grupos estuvieron relacionadas con la concentración de fósforo y la productividad pelágica, y sus densidades fueron más variables, con respecto a los que habitaban a mayor profundidad (Nalepa et al. 1998). Los procesos de productividad pelágica, resuspensión y transporte de material particulado influyen más en la distribución de los MIB en zonas cercanas a la costa, donde los procesos pueden estar en el orden de semanas, mientras que el transporte al fondo está en el orden de años (Nalepa et al. 1998). Sin embargo, Rennie y Evans (2012) señalan que la biomasa está relacionada más directamente con la distribución y movimiento de nutrientes y energía en el sistema, que la densidad.

Así pues, la biomasa parece ser un mejor indicador de los cambios en la disponibilidad de recursos en el sistema, aunque la densidad también puede verse afectada. De esta manera, la biomasa mostró una disminución con la profundidad en el periodo de estratificación, cuando las condiciones de oxigenación del fondo fueron más hostiles, y no mostró un patrón, es decir se mantuvo relativamente estable, durante la circulación, cuando el fondo profundo se muestra más favorable, por lo menos con la presencia de oxígeno disuelto.

Pese a lo anterior, no se pudo identificar variable alguna que de forma individual explicara las tendencias encontradas. Lo anterior parece ser común; otros trabajos han concluido que las variables fisicoquímicas no explican completamente las diferencias en las distribuciones de la fauna bentónica (Rosso de Ferradás et al. 1987, Jiménez y Springer 1996, Peeters et al. 2004). Los factores abióticos usualmente se refieren para determinar patrones en la abundancia y distribución de especies a gran escala, mientras que la importancia relativa de los factores bióticos, como la competencia o la depredación, es mayor a escala local (Peeters et al. 2004). Las interacciones bióticas no fueron incluidas en el presente estudio y es probable que el porcentaje de variación que no fue explicado por los factores abióticos, sea explicado por dichas interacciones. Brodersen et al. (2004) sugiere que los taxa de quironómidos de ambientes lénticos no están adaptados a la disponibilidad de oxígeno, estado trófico y temperatura individualmente, sino a un gradiente formado por estos factores combinados, e identificó una fuerte correlación entre los tres. Es muy probable que las tendencias en los lagos de Montebello estudiados se acerque a esta afirmación, pues la combinación de factores es la que influye en la distribución de la fauna bentónica.

H2. Los lagos oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una disminución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad profunda de MIB en comparación con sus homólogos templados.

La zona profunda de los lagos de Montebello se consideró como la zona anóxica, con el propósito de estandarizar las comparaciones con lagos de zonas templadas y algunos de zonas tropicales, debido a que la profundidad en sí misma no es un criterio generalizable.

En cuanto a la riqueza, el número de taxa encontrado en la zona anóxica de los lagos de Montebello, está en el límite inferior del intervalo de los lagos templados, que varían entre 2 y 48 taxa, pero es similar al número de taxa reportado en otros lagos tropicales oligotróficos (Cuadro 10). Tzisco tuvo una riqueza particularmente alta en la zona anóxica, con 13 taxa, de los cuales nueve fueron colémbolos (*Americabrya arida*, *Ballistura libra*, *Ceratophysella boletivora*, *Lepidocyrtus lanuginosus*, *Proisotoma minuta*, *Salina* cf. *beta*, *Sminthurides* sp., *Tomocerus* sp., Entomobryidae), dos dípteros (*Chaoborus* sp., Chironominae), un oligoqueto (*Aulodrilus* sp.) y un Ephemeroptera. En los otros lagos, los organismos encontrados en anoxia fueron principalmente oligoquetos (*Homochaeta* sp., Naididae), quironómidos (*Chironomus ochreatus*), ácaros (*Koenikea* sp.) y nuevamente, colémbolos (*A. arida*, *L. lanuginosus*, *Sminthurides* sp.). Los colémbolos, los ácaros y los efemerópteros no son grupos reconocidos por su capacidad de tolerar la anoxia e incluso en el caso de los colémbolos, ni siquiera es un grupo que sea estrictamente acuático, menos aún en la zona profunda de los lagos. Normalmente, se considera que sólo pocas especies de quironómidos, oligoquetos tubificidos,

ostrácodos, nemátodos y copépodos pueden habitar los sedimentos anóxicos de lagos profundos (Strayer 2009).

Si bien el fondo es una zona casi inhabitada -comparativamente con la litoral-, y por consiguiente disponible, sin competidores ni depredadores (Hernández et al. 2014), los organismos deben enfrentarse, al menos temporalmente, a un ambiente hostil, por lo cual, por ejemplo, algunas especies de Chironomidae han desarrollado un metabolismo anaerobio, con el cual son capaces de resistir bajas concentraciones de oxígeno y tolerar la presencia de H₂S (Jónasson 2004), mientras que otros organismos escapan del inhóspito fondo emergiendo a tiempos oportunos (Hernández et al. 2014). En el Lago Alchichica, por ejemplo, sólo dos taxa habitan la zona profunda, una especie de ostrácodo y una de quironómido. Los ostrácodos toleran el periodo prolongado de anoxia mediante estructuras de resistencia, mientras que los quironómidos emergen en el momento que el fondo se torna anóxico (Hernández et al. 2014).

La densidad de MIB en la zona profunda de los lagos de Montebello varió entre 14 ± 23 y 859 ± 1450 ind m⁻² y la biomasa entre 1.2 ± 2.0 y 331.8 ± 574.8 mg m⁻². En lagos templados varía entre 491.6 y 83188.8 ± 13343 ind m⁻², y la biomasa entre 0.1385 y 201.5 mg m⁻². Es decir que la densidad en estos lagos tropicales es menor que la reportada en sus homólogos oligotróficos templados, pero la biomasa varía en un rango similar (Cuadro 10). Timms (1979) sugiere que biomasa del orden de 2 g m⁻² son bajas, indicadoras de oligotrofia y típicas de lagos profundos, mientras que López (1988) señala que en general los lagos profundos no suelen tener biomasa alta de la fauna bentónica, puesto que ésta es controlada por la profundidad y por la productividad primaria, que determinan la cantidad de materia orgánica depositada en el fondo.

En lagos templados, las temperaturas más bajas previenen o retrasan el agotamiento del oxígeno disuelto además de que la concentración es de entrada más elevada (Lewis 1996), por lo cual la comunidad de MIB se ve favorecida, y puede establecerse y desarrollarse en la zona profunda. Por ejemplo, en el lago Baikal, donde el fondo permanece oxigenado incluso en la zona abisal (> 250 m) haciéndolo un espacio habitable, Martin et al. (1999) encontraron cinco familias de oligoquetos y concluyen que la restricción en la distribución de éstos es por la limitación en alimento y no el oxígeno disuelto. En el Lago Esrom, Dinamarca, Jónasson et al. (1990) encontraron un patrón homogéneo de distribución de la biomasa con la profundidad, lo que atribuyen a los patrones de circulación, que otorgan una ventaja a los organismos filtradores sobre los herbívoros, haciendo que la biomasa de filtradores del fondo aumente; estos autores hacen énfasis en que la restricción para el desarrollo de los MIB en la profundidad se debe al alimento y no a la disponibilidad de oxígeno.

En los lagos de Montebello no hay una correlación entre la biomasa y la densidad, ya que no presentan el mismo comportamiento, de forma que los factores que están delimitando la tendencia de cada una de estas características podrían ser distintos y, por consiguiente, las densidades y riquezas fueron menores respecto a los homólogos templados, pero la biomasa no. Babler et al. (2008) no encontraron una relación entre la abundancia y la producción secundaria, debido a que algunos grupos muy productivos tienen una distribución muy restringida, y no siempre las mayores abundancias, concluyen que las relaciones de producción con la profundidad parecen ser específicas de cada sistema.

Cuadro 10. Variables biológicas de la comunidad de MIB de la zona profunda de lagos oligotróficos del mundo. [Z: profundidad (m); S: riqueza (No. taxa); D: densidad (ind m⁻² ± 1 d.e.); B: biomasa (mg m⁻² ± 1 d.e.)]. El * indica niveles de hipoxia (<1 mg L⁻¹) en el hipolimnion.

Lago	Latitud	Z	S	D	B	Fuente
Dos Lagos (2015)*	Tropical	43	1	59.26 ± 102.64	10.65 ± 18.45	Este estudio
Dos Lagos (2016)*	Tropical	43	2	859.26 ± 1 449.96	331.85 ± 574.78	Este estudio
Ensueño (2015)*	Tropical	35	1	325.92 ± 564.52	2.91 ± 5.04	Este estudio
Tzisco (2015)*	Tropical	53	13	355.56 ± 44.44	31.91 ± 42.90	Este estudio
Bosque Azul (2015)*	Tropical	>16	3	14.15 ± 22.63	1.84 ± 3.06	Este estudio
Bosque Azul (2016)*	Tropical	>16	2	14.21 ± 22.66	1.15 ± 1.99	Este estudio
Baikal (Rusia)	Templado	>250	23			Herbst et al. 2013
Batchawana (Canadá)*	Templado	11	11	598.7 ± 133.1	2.33	Dermott 1988
Crampton (EEUU)*	Templado	>10	5	491.6	157	Babler et al. 2008
Erie (Norteamérica)	Templado	29-48	24	83 188.8 ± 13 343		Dermott y Kerec 1997
Great Slave (Canadá)	Templado	45	24	2 500		Moore 1979
Little Turkey (Canadá)*	Templado	11	13	1 677.0 ± 440.5	201.5	Dermott 1988

Mergozzo (Italia)	Templado	>50	13	1 145		Bonacina et al. 1992
Michigan (Estados Unidos)*	Templado	>90	3	4 447		Nalepa et al. 1998
Mondsee (Austria)	Templado	40	2	1 375		Newrkla y Wijegoonawardana 1987
Simcoe (Canadá)	Templado	30	3		0.1385	Jiménez et al. 2011
Turkey (Canadá)	Templado	27		1 150.4 ± 253.9	46.14	Dermott 1988
Walker (EEUU)	Templado	>12	2	9 970		Herbst et al. 2013
Alchichica (México)*	Tropical	>50	2	1 197 ± 1 976	16.84 ± 30.95	Hernández-Fonseca et al. 2013
Barrine (Australia)*	Tropical	>20	4	55.33 ± 44.5	203 ± 270	Timms 1979
Eacham (Australia)*	Tropical	>20	2	96.33 ± 89.23	130 ± 130	Timms 1979
Fuxian (China)*	Subtropical	>50	48	252	1 674	Cui et al. 2008

H3. Los lagos tropicales oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB similar a sus tropicales eutróficos profundos de Montebello.

En Bosque Azul, la densidad y la riqueza tuvieron una disminución a medida que aumentaba la profundidad, sólo durante la estratificación térmica. Además, este lago mostró diferencias con respecto a los oligotróficos, sus variables biológicas fueron menores en ambos periodos. En cuerpos acuáticos australianos la baja diversidad encontrada en lagunas, de mayor productividad, con respecto a lagos maars, oligotróficos, se atribuyó a la estabilidad de los factores fisicoquímicos en estos últimos, que favorece el desarrollo de la fauna (Timms 1979). Inicialmente, se esperaba que la tendencia con respecto a la profundidad, fuera similar en lagos

tropicales oligotróficos (por la ausencia de oxígeno disuelto en el fondo) y eutróficos, lo cual no se cumplió.

Newrkla y Wijegoonawardana (1987) señalan que un efecto de la eutrofización es la disminución de la diversidad, puesto que el aumento de nutrientes incrementa la descomposición y disminuye el oxígeno, lo que favorece los procesos anaerobios, y disminuye el espacio donde la fauna aerobia puede habitar, influenciando la distribución vertical en el sedimento y compensando la falta de diversidad, con pocas especies tolerantes que pueden sobrevivir, con un correspondiente aumento en su abundancia relativa.

En los grandes lagos de Norteamérica, Michigan, Ontario y Erie, la abundancia de la comunidad de MIB disminuyó cuando se redujeron las cantidades de fósforo, a pesar de que aumentó la abundancia relativa de especies sensibles a baja calidad de agua. La disminución de la concentración de fósforo refleja una disminución en la productividad del lago, lo que puede llevar a una reducción de la materia orgánica que llega al fondo, una fuente crítica de alimento para muchos taxa (Jiménez et al 2011), por lo cual se esperaría que en lagos eutróficos, como Bosque Azul, la abundancia de MIB fuera alta asociada a un mayor aporte de alimento. Sin embargo, es importante resaltar que la cantidad de materia orgánica encontrada en los sedimentos de Bosque Azul ($28.6 \pm 6.8 \%$) no fue mayor significativamente que la cuantificada en los sedimentos de los lagos oligotróficos ($31.3 \pm 16.0 \%$), a pesar de que la biomasa fitoplanctónica expresada como concentración de clorofila *a* fue mucho mayor en los eutróficos ($14.8\text{-}46.9 \mu\text{g L}^{-1}$) comparados con los oligotróficos ($0.3\text{-}1.5 \mu\text{g L}^{-1}$).

Por otro lado, en el lago Simcoe, Canadá, Jiménez et al. (2011) encontraron que la abundancia de quironómidos y oligoquetos no cambió cuando cambió el estado trófico del lago, de eutrófico a oligotrófico, pero sí aumentó la biomasa y se homogeneizó en todo el lago, lo que resultó opuesto a lo encontrado en otros lagos, donde al disminuir los nutrientes disminuye la biomasa; por lo anterior concluyen que las interpretaciones de los ecosistemas cambian dependiendo si se basan en la biomasa o la abundancia, pues una no refleja a la otra. Como se ha visto a lo largo del estudio, en los lagos de Montebello la abundancia y la biomasa no se corresponden entre sí y muestran comportamientos distintos, en particular en Bosque Azul la biomasa de no mostró cambios con la profundidad ni con la época de muestreo, mientras que la densidad mostró una disminución sólo en época de estratificación.

Ahora bien, la composición de la comunidad podría cambiar sin efectos en las variables numéricas. En el lago Simcoe, Jiménez et al. (2011) encontraron que la dominancia de ciertos géneros de Chironomidae cambió en paralelo con la eutrofización. El papel de los organismos bentónicos, como los quironómidos, en el transporte de nutrientes se incrementó con el aumento en su biomasa, pero como su producción es muy variable, su significancia en el transporte de energía también es muy variable. En este caso, se observaron cambios en la composición de los MIB de Bosque Azul entre ambas épocas, con mayor riqueza en estratificación, y la desaparición de varios grupos en el muestreo de circulación. La composición de Bosque Azul también fue distinta de la composición de los lagos oligotróficos, con Dos Lagos no compartió ninguna especie, con Ensueño sólo una, y con Tzisco, el más similar, compartió cinco especies. Aunque son de destacar las grandes diferencias en composición de los lagos oligotróficos entre sí.

Cabe resaltar que las estaciones donde se encontraron las mayores densidades de organismos fueron la litoral y la más profunda, mientras que en las estaciones intermedias sólo se recolectó, por ejemplo, un solo individuo en la estratificación. Esto podría ser consecuencia de algún factor del fondo profundo que este favoreciendo el desarrollo de la fauna. En lagos templados, donde la superficie puede congelarse durante el invierno, la fauna puede favorecerse en la zona profunda, comparativamente más cálida y estable, como ocurre en el lago Kam, Canadá, eutrófico y con sedimentos ricos en materia orgánica, donde encontraron 24 especies en la zona más profunda (13 m), principalmente de quironómidos, moluscos y oligoquetos, así como las comunidades más diversas y grandes (Moore 1981). Si bien, los lagos de Montebello no se congelan, la estabilidad de la zona profunda puede favorecer a la fauna que tenga las adaptaciones para sobrevivir a la anoxia.

En el lago Monte Alegre, un lago eutrófico de Brasil, Cleto-Filho y Arcifa (2006) encontraron una disminución de la densidad y la biomasa con la profundidad, pero sólo dominada por dos taxa: Chaoboridae y Chironomidae; los quironómidos fueron menos abundantes en la circulación, pero los Chaoboridae, más abundantes, no presentaron diferencias entre circulación y estratificación. De manera similar, en Bosque Azul, dominaron dos familias: Chironomidae y Naididae y no se encontraron diferencias entre estratificación y circulación.

En lagos finlandeses con cierto grado de perturbación Jyväsjärvi et al. (2009) encontraron que la variación en la comunidad está determinada por factores ambientales como la profundidad y la temperatura hipolimnética, pero no con factores relacionados con efectos directos de las actividades humanas, como el fósforo total, aunque el oxígeno disuelto tampoco fue significativo. Gran parte de la variación de las comunidades de MIB no puede explicarse por factores ambientales, debido a la gran cantidad de ceros (ausencia de organismos), típico de datos ecológicos y de estudios de comunidades lénticas, tal como fue el caso de los muestreos en Bosque Azul.

H4. Los lagos oligotróficos profundos de Montebello mostrarán una disminución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB en la época de estratificación en comparación con la época de circulación.

Los lagos oligotróficos mostraron diferencias en la densidad y la biomasa entre épocas, ambas variables fueron mayores en la circulación. En Bosque Azul, el eutrófico, no se encontraron diferencias entre épocas. La composición en todos los lagos, aunque no la riqueza, parecen ser diferentes entre épocas, puesto que sólo cerca de una tercera parte del número total de especies en cada lago, se encontraron en ambos muestreos: se repitieron 8 de 35 especies en Dos Lagos, 8 de 30 especies en Ensueño, 10 de 39 especies en Tzisco y 2 de 10 especies en Bosque Azul.

El patrón con respecto a la profundidad entre épocas requiere mayor análisis. Las tasas más bajas de sedimentación se dan durante la estratificación, y la mayor sedimentación ocurre tras la mezcla y posteriormente aumenta la producción del zoobentos (López 1988), lo cual explicaría que la biomasa no haya disminuido con la profundidad en la circulación. A pesar del aumento y mejoramiento de recursos en el fondo, la densidad en esta época disminuyó con la

profundidad, pues como se ha dicho, es posible que los recursos se aprovechen como crecimiento somático, y no en términos de densidades.

En el lago Simcoe, Jiménez et al. (2011) evaluaron la comunidad de MIB mientras el lago estaba eutrófico y tras remover las entradas de fósforo; a pesar de que no encontraron tendencias en la abundancia, se presentaron aumentos significativos en la biomasa. Así también, en los lagos de Montebello que presentan un estado oligotrófico se registró un aumento en la biomasa con respecto al eutrófico. Es posible que la exposición permanente de la anoxia en Bosque Azul sea el factor crucial perjudicando la comunidad bentónica como se ha resaltado anteriormente para otros lagos (p.ej., Cleto-Filho y Arcifa 2006, Babler et al. 2008). Sin embargo, en Dos Lagos, en la zona más profunda por debajo de los 26 m, la anoxia parece perdurar todo el año; mientras tanto, en Bosque Azul la anoxia se presenta desde poco antes de los 10 m y hasta el fondo, por lo cual tres de las cuatro estaciones de muestreo de Bosque Azul se encontraron sin oxígeno disuelto durante ambos muestreos.

Aunque el origen es distinto, los cambios en el lago Simcoe relacionados con el aumento de la luz y del oxígeno en la profundidad, son similares a los efectos de la circulación en los lagos de Montebello, en donde también mejoran las condiciones de las zonas profundas, permitiendo la colonización por parte de los organismos. De manera similar, en el lago Monte Alegre Cleto-Filho y Arcifa (2006) encontraron un aumento en la riqueza y diversidad de la comunidad en la circulación. A pesar de que no aumentó el número de especies, pues esto lleva implícito un proceso de colonización, la densidad y la biomasa total de la comunidad en los lagos de Montebello aumentó en la circulación.

El establecimiento y desarrollo de la fauna en zonas profundas no sólo depende de su capacidad de sobrevivir, sino de su capacidad de migración y colonización. Al menos en la mayoría de los Chironomidae, se sabe que ovipositan cerca de la costa, no en toda la superficie del lago, entonces el establecimiento de poblaciones de larvas lejos de la costa depende de su migración, las cuales, a su vez, parecen depender de las corrientes de agua. De hecho, las distribuciones de larvas de insectos pueden ser un indicador de la fuerza de la circulación interna del lago (Barton 1981). Este proceso, por supuesto, se ve favorecido en época de circulación.

Ahora bien, la dinámica de circulación y estratificación genera variaciones en el ecosistema que afectan a los organismos. En el lago Simcoe, Jiménez et al. (2011) encontraron mayores variaciones de la comunidad en las zonas cercanas a la costa, que en las lejanas. La heterogeneidad que ofrece la época de estratificación afecta más en las costas que en la zona profunda, puesto que el metalimnion es variable e inestable. Jiménez y Springer (1996) encontraron una disminución de la diversidad de la zona litoral a los 6 m, seguida por un aumento a los 9 m, y finalmente una disminución hasta la máxima profundidad (18 m) de un lago cráter en Costa Rica. En los lagos de Montebello hay una disminución de la estación 2 a la 3, seguida por un aumento en la estación 4 (Fig. 10).

Por la dinámica hidrológica de los lagos, el epilimnion y el hipolimnion oscilan uno respecto al otro, lo que resulta en drásticos cambios de temperatura, y usualmente de otros parámetros fisicoquímicos, en el sustrato en contacto con la termoclina, lo que provoca que todo el perímetro del lago quede sujeto a fluctuaciones periódicas, produciendo mortalidad de los MIB y

desplazamientos hacia zonas menos fluctuantes. Esto puede producir un mínimo sublitoral en la fauna bentónica como lo menciona Barton (1981) y podría afectar tanto el límite superior como el inferior del metalimnion, generando disminuciones en esos dos puntos que, en el caso del presente estudio, podrían estar afectando las regresiones lineales entre las variables biológicas y la profundidad, ya que, el límite inferior del metalimnion corresponde con la estación 3 de muestreo, en cada caso, donde en efecto se ve una disminución más pronunciada, seguida por un aumento en la estación 4.

Otras consideraciones

A pesar de que tres de los lagos estudiados fueron seleccionados por ser similares en cuanto a su origen, edad, ubicación geográfica, estado trófico -oligotrófico- y por ser profundos, éstos resultaron muy diferentes entre sí. A nivel de familia, los análisis de similitud no mostraron agrupaciones ni entre estaciones (profundas entre sí, o someras entre sí), ni entre lagos; tampoco resultaron similares a nivel de especie, puesto que sólo alrededor del 37 % de las especies estuvieron en más de un lago.

Dos grupos de macroinvertebrados bentónicos resultan de especial interés, éstos Chironomidae y Collembola, la primera porque dominaron en abundancia y representatividad en los lagos, mientras que la segunda por la peculiaridad de encontrarlos en ambientes acuáticos de aguas profundas y, por lo menos por una parte del año, anóxicas.

Como se mencionó, Chironomidae representa el 48.1 % de la riqueza total y constituyó el 65.0 % de la abundancia en los cuatro lagos; 7 de las 10 especies más abundantes fueron de esta familia. Por el contrario, para el caso de la biomasa es distinto. Del total de biomasa calculada, la familia representó apenas el 14.3 % en global. En Bosque Azul representó el 87.9 % pero en Dos Lagos sólo el 32.3 %, en Tzisco el 13.1 % y en Ensueño apenas el 2.2 %.

La familia Chironomidae ha sido reportada como importante en otros lagos como en el trabajo de Jyväsjärvi et al. (2009) donde, de los 46 taxa que encontraron, más de la mitad fueron Chironomidae. En un lago cráter en Costa Rica, Jiménez y Springer (1996) encontraron que a casi todas las profundidades muestreadas, Chironomidae fue el grupo dominante y constituyó entre el 63 y el 82 % de la abundancia. Habría que enfatizar que diferentes géneros de la familia muestran distribuciones diferentes (Jiménez y Springer 1996).

Los quironómidos se conocen por su capacidad de tolerar bajas concentraciones de oxígeno disuelto, sin embargo esto no significa que la familia en su totalidad sea indicadora de baja calidad de agua o de eutrofia (Merritt et al. 2008). Por el contrario, Sæther (1979) realizó una clasificación del estado trófico de lagos templados, basada en la presencia y abundancia relativa de ciertos grupos de especies de Chironomidae. En los experimentos de Brodersen et al. (2004) encontraron que los ensamblajes de géneros de aguas cálidas, caracterizados por *Chironomus*, *Dicrotendipes*, *Ablabesmyia* y *Procladius*, todos presentes en los lagos de Montebello, tienen una capacidad regulatoria del oxígeno más alta que los ensamblajes de aguas frías constituidos por los géneros *Heterotrissocladius*, *Hydrobaenus*, *Diamesa* y

Micropsectra, de los cuales sólo éste último se encontró en Dos Lagos y Tzisco, en bajas abundancias.

La presencia de moléculas similares a la hemoglobina de los vertebrados en algunos géneros de Chironomidae aumenta su capacidad para almacenar y transportar oxígeno (Armitage et al. 1995). Se ha demostrado que el metabolismo anaerobio es la base para su resistencia a la anoxia y que las larvas incrementan el catabolismo de glicógeno cuando se encuentran en condiciones de anoxia. El H₂S es tóxico para los animales de metabolismo aerobio, pero las rutas metabólicas anaerobias no son sensibles a éste (Nagell y Landahl 1978), lo cual también permite la supervivencia de Chironomidae en las zonas profundas de los lagos, que con frecuencia presentan concentraciones elevadas de H₂S.

Los colémbolos, por su parte, son poco frecuentes en ambientes acuáticos, algunos son neustónicos, habitan cuevas húmedas o los intersticios de las zonas litorales marinas (Deharveng et al. 2008). Las adaptaciones morfológicas que presentan para habitar ambientes acuáticos consisten en un tegumento hidrofóbico que les permite flotar y mantenerse en la película superficial del agua, y modificaciones de la fúrcula, con sedas hidrófobas que les permiten desplazarse y brincar sobre el agua (Christiansen 1965). Estas adaptaciones, aunque les permiten permanecer sobre el agua, les impiden sumergirse, por lo cual es un hallazgo muy interesante haberlos encontrado en el fondo de los lagos, a gran profundidad y en anoxia.

En el presente estudio se encontraron 20 individuos de ocho especies en condiciones de anoxia, la mayoría de ellos en Tzisco. De las 12 especies en total encontradas en los lagos, sólo una, *Sminthurides* sp., se ha reportado anteriormente en ambientes acuáticos, pero específicamente como neustónicos (Folsom y Mills 1938). Gracias a su cutícula repelente al agua, los colémbolos pueden ser arrastrados por el agua y frecuentemente pueden dispersarse con las inundaciones, de forma que es usual encontrar especies ribereñas terrestres en muestreos acuáticos (Deharveng y Lek 1995). No obstante, este seguramente no es el caso en Montebello ya que la mayoría de colémbolos fueron recolectados en estaciones profundas, alejadas de la costa. Adicionalmente, se encontraban en buen estado, no en proceso de descomposición, con contenidos estomacales y bien teñidos con rosa de bengala, que tiñe tejidos vivos, por lo cual se puede deducir que se encontraban vivos al momento de la colecta.

Finalmente, un efemeróptero fue encontrado en Tzisco, también en condiciones de anoxia, lo cual es inusual, debido a que este orden es especialmente sensible a bajos niveles de oxígeno (Merrit et al. 2008). Nagell y Fagerström (1978) probaron la resistencia de una especie de Ephemeroptera a la anoxia, encontraron que cuando se aclimataba a bajas temperaturas su capacidad de resistir la anoxia aumentaba, puesto que a bajas temperaturas fue capaz de inducir el metabolismo anaerobio, de forma facultativa. Sin embargo, las temperaturas promedio del hipolimnion de Tzisco fueron de 17.8 °C, muy por encima de las temperaturas de fondo de los lagos templados (usualmente cercanas a los 4 °C).

Conclusiones

1. Conclusiones particulares

- Se encontraron un total de 1 412 individuos, de 79 especies y 24 familias en los cuatro lagos profundos de Montebello estudiados, lo cual muestra una alta riqueza taxonómica de la fauna de macroinvertebrados bentónicos. El 40.4 % se recolectó en época de estratificación y el 59.6 % en la de circulación.
- Los principales grupos reconocidos fueron Chironomidae, Naididae y Amphipoda que en conjunto representaron el 83.5 % de la abundancia total.
- De acuerdo a la riqueza taxonómica, los lagos se ordenaron de mayor a menor: Tziscoa (S= 39), Dos Lagos (S= 35), Ensueño (S= 30) y Bosque Azul (S= 10). Sólo 29 de las 79 especies identificadas, esto es 36.7 %, se compartieron en al menos dos lagos, mientras que 50 especies (63.3 %) se registraron en un solo lago, lo que demuestra la singularidad de cada uno de ellos.
- La densidad promedio fue de $654 \pm 1\,367$ ind m⁻² y la biomasa promedio 137.6 ± 293.5 mg m⁻². Teniendo en cuenta ambas variables, los lagos se ordenaron de mayor a menor: Dos Lagos, Ensueño, Tziscoa y Bosque Azul.
- La riqueza y la biomasa de los lagos oligotróficos profundos mostraron una disminución con la profundidad durante la estratificación; la riqueza y la densidad disminuyeron durante la circulación.
- Los lagos oligotróficos tropicales profundos del PNLM presentan una menor riqueza específica y densidad de la comunidad profunda de MIB con respecto a sus homólogos templados, más no de la biomasa que resultó similar.
- Los lagos oligotróficos profundos del PNLM mostraron una mayor riqueza, densidad y biomasa que el lago eutrófico, probablemente asociado a la exposición a la anoxia prolongada y espacialmente extensa en este último.
- Los lagos oligotróficos profundos del PNLM mostraron una menor densidad y biomasa en la época de estratificación con respecto a la circulación, debido al mejoramiento de las condiciones de oxigenación durante esta última, que favorece el desarrollo de la fauna.
- La riqueza taxonómica no mostró diferencias estadísticas entre épocas, sin embargo, la composición de la comunidad cambió y se expresó a través de una baja cantidad de especies comunes (35.4 %) en ambos muestreos.
- Chironomidae fue la familia mejor representada en los lagos del PNLM en términos de riqueza taxonómica y abundancia. Chironomidae ha sido reconocido como un componente característico de las zonas profundas de los lagos templados y tropicales, debido a su capacidad de tolerar la anoxia.

2. Conclusiones generales

El patrón general observado en los lagos oligotróficos profundos tropicales estudiados es que la comunidad de macroinvertebrados bentónicos se ve depauperada con el aumento de la profundidad, principalmente durante los periodos de estratificación térmica, debido al conjunto

de condiciones del fondo profundo desarrolladas con el fenómeno de la anoxia. El periodo de circulación ofrece oportunidades de colonización de un hábitat relativamente disponible para la fauna, debido al mejoramiento de las condiciones de oxigenación anteriormente adversas. Sin embargo, las variables ambientales no determinan completamente la distribución de los organismos.

Esto aporta información con respecto a las diferencias entre lagos de zonas templadas y tropicales, puesto que en éstos últimos la intensidad de la anoxia perjudica el desarrollo y persistencia de la fauna. Así pues, se contribuye con datos a la hipótesis de Lewis (1996), en donde se plantea que debido a las altas temperaturas de las zonas tropicales con respecto a las templadas, la fauna bentónica profunda encuentra mayores limitaciones por el rápido agotamiento del oxígeno. No obstante, los lagos estudiados mostraron una alta singularidad, lo cual sugiere que en las zonas tropicales los patrones o tendencias son más difíciles de identificar.

Finalmente, a pesar del efecto de las altas temperaturas en el desarrollo de la anoxia en lagos oligotróficos tropicales, las diferencias con la eutrofia fueron evidentes. Si bien, la depauperación de la fauna es mayor en comparación con zonas templadas, el efecto no es similar entre lagos tropicales de distinto estado trófico. La anoxia expandida y perenne generada por la condición eutrófica muestra un mayor efecto sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, que la anoxia temporal de los lagos oligotróficos.

Bibliografía

Alcocer J, LA Oseguera, G Sánchez, CG González, JR Martínez, R González. 2016. Bathymetric and morphometric surveys of the Montebello Lakes, Chiapas. *Journal of Limnology* 75(s1):56-65.

Arellano-Contreras U, E Jiménez-Salgado. 2011. Evaluación geológico-estructural del complejo volcánico El Chichonal, Chiapas, como fuente de energía alterna (Resumen) en: *Memorias del XIX Congreso Anual, Los Humeros Pue., México. Asociación geotérmica mexicana* 23 pp.

Armitage PD, LC Pinder, P Cranston (Eds). 1995. *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges.* Springer Science, Bussiness Media 578 pp.

Babler AL, CT Solomon, PR Schilke. 2008. Depth-specific patterns of benthic secondary production in an oligotrophic lake. *Journal of the North American Benthological Society* 27:108-119.

Barton DR. 1981. Effects of hydrodynamics on the distribution of lake benthos. En: Lock MA, DD Williams. *Perspectives in running water ecology.* Plenum Press, New York and London. Pp 251-263.

Benke AC, AD Huryn, LA Smock, JB Wallace. 1999. Length- mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society* 18(3):308-343.

Brewer PG, ET Peltzer. 2009. Limits to marine life. *Science* 324:347-348.

Brinkhurst RO, MR Marchese. 1991. *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica.* Colección Climax No 6, Segunda edición. Asociación Ciencias Naturales del litoral J. Maciá 1933- Santo Tomé (3016), Argentina 207 pp.

Brodersen KP, O Pedersen, C Lindegaard, K Hamburguer. 2004. Chironomids (Diptera) and oxy-regulatory capacity: an experimental approach to paleolimnological interpretation. *Limnology and Oceanography* 49:1549-1559.

Burgherr P, El Meyer. 1997. Regression analysis of linear body dimensions vs. dry mass in stream macroinvertebrates. *Archiv fur Hydrobiologie* 139(1):101-112.

Burgis MJ, P Morris. 1987. *The natural history of lakes.* Cambridge University Press. Cambridge, 218 pp.

Christiansen KA. 1965. Behavior and form in the evolution of cave Collembola. *Evolution* 19:529-537.

Cleto-Filho SEN, MS Arcifa. 2006. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian lake. *Acta Limnologica Brasiliensia* 18:407-421.

CONANP. 2007. Programa de conservación y manejo Parque Nacional Lagunas de Montebello. México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Pp 17-36.

Deharveng L, CA D´ Haese, A Bedos. 2008. Global diversity of springtails (Collembola: Hexapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:329-338.

Deharveng L, S Lek. 1995. High diversity and community permeability: the riparian Collembola (Insecta) of a Pyrenean massif. *Hydrobiologia* 312:59-74.

Diaz RJ, R Rosenberg. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321:926-929.

Durán-Calderón I, O Escolero-Fuentes, E Muñoz-Salinas, M Castillo-Rodríguez, G Silva-Romo. 2014. Cartografía geomorfológica a escala 1:50000 del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas (México), *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66(2):263-277.

Epler JH. 1992. Identification manual for the Larvae Chironomidae (Diptera) of Florida. State of Florida, Department of Environmental Regulation, Central District, Orlando 302 pp.

Fierro P, C Beltrán, M Mercado, F Peña-Cortés, J Tapia, E Hauenstein, L Caputo, L Vargas-Chacoff. 2015. Landscape composition as a determinant of diversity and functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates in southern rivers of the Araucanía, Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(1):186-200.

Folsom JW, HB Mills. 1938. Contribution to the knowledge of the genus *Sminthurides* Börner. *Bulletin of the Museum of comparative zoology* 82:231-274.

García E. 2004. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. Quinta edición. 90 pp.

García- Bazan E. 1990. VII. 4. Determinación de materia orgánica. En *Manual Operativo de Geología Marina*, Dirección general de oceanografía naval. Secretaria de Marina. Pp 96- 118.

Giere O. 2009. *Meiobenthology. The microscopic motil fauna of aquatic sediments.* 2 Ed. Springer. 527 pp.

Goedkoop W, RK Johnson. 1996. Pelagic-benthic coupling: profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 41(4):636-647.

Goldman CR, AJ Horne. 1983. *Limnology.* McGraw-Hill. Nueva York, EEUU, 464 pp.

Guadarrama-Hernández S, J Alcocer, V Ardiles-Gloria, A Gaytán-Caballero, E Escobar, LA Oseguera. 2015. Estudio preliminar de la comunidad bentónica de los Lagos de Montebello, Chiapas, México. *Tendencias de investigación en Limnología Tropical.* Capítulo 4: Biodiversidad acuática: 223-229.

Guzmán-Speziale M, JJ Meneses-Rocha. 2000. The North America- Caribbean plate boundary west of the Motagua-Polochic fault system: a fault jog in southeastern Mexico, *Journal of South American Sciences*, 13(2000):459-468.

Hamburguer K, PC Dall, C Lindegaard, IB Nilson. 2000. Survival and energy metabolism in an oxygen deficient environment. Field and laboratory studies on the bottom fauna from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia* 432(1-3):173-188.

Hernández MC, J Alcocer, LA Oseguera, E Escobar. 2014. Profundal benthic invertebrates in an oligotrophic tropical lake: different strategies for coping with anoxia. *Journal of Limnology* 73(2):387-399.

Hóðar JA. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17:421-433.

Horne A, R Goldman. 1994. *Limnology*. McGraw-Hill. 576 pp

Jimenez A, MD Rennie, WG Sprules, J La Rose. 2011. Temporal changes in the benthic invertebrate community of Lake Simcoe, 1983-2008. *Journal of Great Lake Research* 37:103-112.

Jiménez C, M Springer. 1996. Depth related distribution of benthic macrofauna in a Costa Rican crater lake. *Revista de Biología Tropical* 44:673-678.

Jónasson PM. 2004. Benthic invertebrates, pp: 341-416. En: P.E. Sullivan & C.S. Reynolds (Ed.). *The lakes handbook*. 1. *Limnology and limnetic ecology*. Editorial Blackwell.

Jónasson PM, C Lindegaard, PC Dall, K Hamburger, H Adalsteinsson. 1990. Ecosystem studies on temperate Lake Esrom and the subarctic lakes Mývatn and Thingvallavatn. *Limnologica* 20:259-266.

Jørgensen BB, NP Revsbech. 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnology and Oceanography* 30:111-122.

Jyväsjärvi J, KT Tolonen, H Hämäläinen. 2009. Natural variation of profundal macroinvertebrate communities in boreal lakes is related to lake morphometry: implications for bioassessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66(4) 589-601.

Legendre L. 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japanese Journal of Limnology* 60:1-10.

Lewis WM. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic publishing. Pp 43-64.

López GR. 1988. Comparative ecology of the macrofaunal of freshwater and marine muds. *Limnology and Oceanography* 33:946-962.

- Marotta H, MLS Fontes, MM Petrucio. 2012. Natural events of anoxia and low respiration index in oligotrophic lakes of the Atlantic Tropical Forest. *Biogeosciences* 9:2879-2887.
- Marshall BE. 1978. Aspects of the ecology of benthic fauna in Lake Mcllwaine, Rhodesia. *Freshwater Biology* 8:241-249.
- Martin P, K Martens, B Goddeeris. 1999. Oligochaeta from the abyssal zone of Lake Baikal (Siberia, Rusia). *Hydrobiologia* 406:165-174.
- Mathias JA. 1971. Energy flow and secondary production of the amphipods *Hyallela azteca* and *Crangonyx richmondensis occidentalis* in Marion Lake, British Columbia. *Journal Fisheries Research board of Canada* 28(5):711-726.
- McLachlan AJ. 1969. A study of the bottom fauna of Lake Kariba. Nuffield Kariba Res. Stn. Rept. 1962-68:13-14.
- McLachlan AJ, SM McLachlan. 1971. Benthic fauna and sediments in the newly created Lake Kariba (Central Africa). *Ecology* 52:800-809.
- Merrit RW, KW Cummins, MB Berg. 2008. An introduction of the Aquatic Insects of North America. Fourth Edition. Kendall Hunt Publishing Company. 1158 pp.
- Moore JW. 1981. Factors influencing the species composition, distribution and abundance of benthic invertebrates in the profundal zone of a eutrophic northern lake. *Hydrobiologia* 83:505-510.
- Moreno-Franco DP, J Quintero-Manzano, A López-Cuevas. 2010. Métodos para identificar, diagnosticar y evaluar el grado de eutrofia. *ContactoS* 78:25-33.
- Muhech- Jallath E. 1990. VII. 3. Determinación de carbonatos y residuos insolubles. En *Manual Operativo de Geología Marina*, Dirección general de oceanografía naval. Secretaria de Marina. Pp 92- 95.
- Nagell B, T Fagerström. 1978. Adaptations and resistance to anoxia in *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) and *Nemoura cinerea* (Plecoptera). *Oikos* 30:95-99.
- Nagell B, CC Landahl. 1978. Resistance to anoxia of *Chironomus plumosus* and *Chironomus anthracinus* (Diptera) larvae. *Holarctic ecology* 1:333-336.
- Nalepa TF, DJ Hartson, DL Fanslow, GA Lang, SJ Lozano. 1998. Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 55:2402-2413.
- Newrkla P, N Wijegoonawardana. 1987. Vertical distribution and abundance of benthic invertebrates in profundal sediments of Mondsee, with special reference to oligochaetes. *Hydrobiologia* 155(1):227-234.

Orozco-Martínez CL. 2016. Efecto de las variables fisicoquímicas en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en los Lagos de Montebello. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

Ortega-Gutiérrez F, SL Mitre, QJ Roldán, GJJ Aranda, DZ Morán, AS Alaniz, SA Nieto. 1992. Carta geológica de la República Mexicana, 1:2000000, Washington, Williams & Heintz (Mapa), Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 1 mapa con texto explicativo, 78 pp.

Padilla-Sánchez RJ. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México, Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, LIX (1):19-42.

PAST 3.11. 2015. Paleontological Statistics.

Peeters ET, R Gylstra, JH Vos. 2004. Benthic macroinvertebrate community structure in relation to food and environmental variables. *Hydrobiologia* 519(1-3):103-115.

Petr T. 1969. Development of bottom fauna in the man-made Volta Lake in Ghana. *Vehr. Int. Verein. Limnol.* 17:273-281.

Prat N, M Rieradevall. 1998. Criterios de la evaluación de la calidad de agua en lagos y embalses basados en los macroinvertebrados bentónicos. *Actualidades Biológicas* 20(69):137-147.

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rennie D, DO Evans. 2012. Decadal changes in benthic invertebrate biomass and community structure in Lake Simcoe. *Freshwater science* 31(3):733-749.

Roldán-Pérez G, JJ Ramírez Restrepo. 2008. Fundamentos de limnología neotropical. 2da edición. Editorial Universidad de Antioquia. 440 pp.

Rosso de Ferradás B, FJ Kaisin, AS Bosnia. 1987. Seasonal variation of density and biomass of Hydracarina (Acari) in a north-patagonian reservoir (Neuquén, Argentina). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 22(3):113-127.

Sæther. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic ecology* 2:65-74.

Särkkä J. 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: bathymetric differences and influence of environmental factors. *Aquatic Sciences* 55:197-205.

Sosa-Aranda I. 2014. Comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del Parque Nacional Lagunas de Montebello. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Strayer DL. 2009. Benthic invertebrate fauna, lakes and reservoirs. En: GE Likens (Ed) Encyclopedia of Inland Waters. Vol. 2, Oxford, Elsevier. Pp 191-204.

Timms BV. 1979. The benthos of some lakes in northeastern Queensland. Proceedings of the Royal Society of Queensland 90:57-64.

Tudorancea C, AD Harrison. 1988. The benthic communities of the saline lakes Abijata and Shala (Ethiopia). Hydrobiologia 58:117-123.

Vander M, Y Vadeboncoeur. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. Ecology 83(8):2152-2161.

Wentworth CK. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments, The Journal of Geology 30(5):377-392.

Wetzel RG. 1981. Limnología. Editorial Omega. 680 pp.

Wiederholm T. (Ed). 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part I. Larvae. Entomologica Scandinavica. 573 pp.

Williams R. 1972. The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shell-gravels in relations to the available space. Journal of animal ecology 41(3):623-646.