



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

**ESTRUCTURA COMUNITARIA DE LOS
MACROINVERTEBRADOS
BENTÓNICOS DE SEIS LAGOS DEL
PARQUE NACIONAL LAGUNAS DE
MONTEBELLO, CHIAPAS, MÉXICO**

T E S I S

Para obtener el título de:

Biólogo

P R E S E N T A

Erick Osvaldo Soto García



Director de Tesis: **Javier Alcocer Durand**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos

1. Datos del alumno
Soto
García
Erick Osvaldo
58 34 20 71
Universidad Nacional
Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
310315957
2. Datos del tutor
Dr.
Javier
Alcocer
Durand
3. Datos de sinodal 1
Dr.
Luis Alberto
Oseguera
Pérez
4. Datos de sinodal 2
Dr.
Alfonso
Lugo
Vázquez
5. Datos de sinodal 3
Dra.
Vilma Soledad
Ardiles
Gloria
6. Datos de sinodal 4
M. en C.
Adriana
Gaytán
Caballero
7. Datos de trabajo escrito
Estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos de seis lagos del Parque
Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México
63 p
2018
8. Palabras Clave Macroinvertebrados, bentos profundo, Parque Nacional Lagunas de
Montebello, lagos kársticos.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a la Facultad de Ciencias, a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por brindarme la formación académica y la infraestructura necesaria para poder concluir mis estudios.

Al Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua (CONAGUA-CONACYT) proyecto “Estudio hidrológico y de calidad del agua del Sistema Lagunar de Montebello, en el estado de Chiapas” y a la DGAPA (PAPIIT IN219215) proyecto “Factores que determinan el estado trófico de los lagos de Montebello, Chiapas” por el financiamiento otorgado y la beca proporcionada por DGAPA-UNAM para la elaboración de esta tesis. Al Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (Jesús A. León y Roberto Castellanos), comunidad local y Comisarios Ejidales de Antelá, Cárdenas, Miguel Hidalgo, Ojo de Agua y Tziscaco por facilitar el acceso a los lagos. Al Comité de Administración de Tziscaco (Sergio Marcos y Miguel A. Tomás), al presidente del Comité de Turismo de Tziscaco (Armando Hernández), Comisario Ejidal de Tziscaco (Enrique M. Hernández), personal del Hotel Villas Tziscaco (Rosemberg F. Jorge, Juan G. Espinoza y Gemuel P. Hernández) por su apoyo y facilidades ofrecidas para el desarrollo de este estudio.

Al Dr. Gerardo Rivas, M. en C. Elia Lemus y a la M. en C. Xochitl Vital por la ayuda en la identificación de organismos.

Al Dr. Javier Alcocer, Dr. Luis Oseguera, Dra. Vilma Ardiles, M. en C Adriana Gaytán y al Dr. Alfonso Lugo por el conocimiento compartido durante la realización y culminación de este trabajo y por sus comentarios en el mismo.

Agradecimientos personales

Al Dr. Javier Alcocer por el apoyo en las correcciones del escrito, por los consejos, por sus historias y por ser un ejemplo de vida para los nuevos científicos.

Al Dr. Luis Oseguera, por el apoyo en las correcciones, por las lecciones en clase, por ser un ejemplo de dedicación y responsabilidad, por ayudarme y enseñarme a trabajar en campo y por ser un ejemplo a seguir.

A la Dra. Vilma Ardiles, por introducirme en primera instancia a lo increíble que es el estudio de los sistemas acuáticos, por la constancia y la dedicación al desarrollo de mi escrito.

A mis compañeros de la unidad de verificación: Miguel (Lord), Eduardo, Roberto, Dulce, Juan Carlos y Cristian; en especial a Angélica Duran por facilitar la realización de mis tramites de titulación y por el apoyo de permitirme concluir con mi trabajo de investigación.

A mis compañeros de Montebello. Daniel, Daniela, Rigel, Montse, Jerónimo, Karen, Mariana por la agradable compañía durante el viaje y por sus enseñanzas.

A Daniela, mi parcerita, por apoyarme incondicionalmente, aunque tuviera trabajo, por ser una gran amiga, por enseñarme como ser un científico dedicado.

A mis compañeros del laboratorio de Biodiversidad y Macroecología: Karla, Thalía, Daríen, Esme, Lety y Adriana, por sus consejos y su compañía durante mi estancia en el laboratorio.

A mis mejores amigos: Ana, Lupita, Montse, Eric, Rodrigo, Martín, Araceli y Aaron por acompañarme en el camino, por las risas, por sus consejos y por su apoyo.

A mis padres José Osvaldo Soto y Marisela García Elizalde por su apoyo incondicional, por sus lecciones y por ser guías de vida.

A mi abuela María Aurora Soto Cázales, por su apoyo incondicional durante la carrera y por ser un ejemplo de perseverancia ante la vida el cual me ayudó a seguir por este camino.

Contenido

Resumen	8
Introducción	9
Antecedentes	12
Justificación	14
Hipótesis	15
Objetivo general	15
Objetivos particulares	15
Área de estudio	16
Método	19
Resultados	26
<i>Parámetros fisicoquímicos</i>	26
<i>Análisis de sedimentos</i>	27
Macroinvertebrados bentónicos	28
<i>Abundancia</i>	31
<i>Densidad</i>	32
<i>Biomasa</i>	34
<i>Diversidad y dominancia</i>	36
<i>Frecuencia de ocurrencia</i>	37
<i>Grado de similitud</i>	39
<i>Pruebas estadísticas</i>	40
Discusión	41
<i>Composición</i>	42
<i>Densidad y Biomasa</i>	44
Conclusiones	47
Literatura citada	49
Anexo	57

Índice de Figuras

Figura 1. Localización del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. En rojo los límites del área del PNLN (modificado de Google Earth).	17
Figura 2. Localización de los lagos estudiados del PNLN (modificado de Google Earth). En amarillo lagos eutróficos, en azul lagos oligotróficos).	18
Figura 3. Fotografías de lagos muestreados en el PNLN. Lagos oligotróficos: a) Yalalush, b) Ensueño y c) Pojoj; Lagos eutróficos: d) San José, e) Bosque Azul (por Andrea Guzmán Arias) y f) Liquidámbar (tomado de Google Earth).	20
Figura 4. Riqueza taxonómica promedio (\pm e.e.) de los MIB registrados en los lagos muestreados en 2013 (barras negras) y 2014 (barras grises).	30
Figura 5. Abundancia promedio (\pm e.e.) de los MIB)de los lagos muestreados en 2013 (barras negras) y 2014 (barras grises).	32
Figura 6. Dendograma de similitud de las comunidades de MIB de los lagos del PNLN. (BA = Bosque Azul; Poj = Pojoj; Ens = Ensueño; Liq = Liquidámbar; SJ = San José; Yal = Yalalush). Índice de similitud: Bray-Curtis. Método de agrupamiento: UPGMA.	39
Figura 7. Nematoda	57
Figura 8. Oligochaeta	57
Figura 9. Sialidae	58
Figura 10. Chironomidae.....	58
Figura 11. Chaoboridae	59
Figura 12. Hyallelidae.....	59
Figura 13. Ostrácoda.....	60
Figura 14. Sarcóptiformes.....	60
Figura 15. Bivalvia	61
Figura 16. Planorbidae.....	61
Figura 17. Planorbella sp.	62
Figura 18. Physidae.....	62
Figura 19. <i>Aroapyrgus sp.</i>	63

Índice de Tablas

Tabla 1. Ubicación geográfica (en notación decimal) de los lagos muestreados en el PNLM y clasificación <i>a priori</i> del grado de impacto (Zmax= profundidad máxima, Zmed= profundidad media). Tomado de Alcocer y colaboradores (2016).....	19
Tabla 2. Muestras de sedimento y su profundidad por cada periodo de muestreo (NT= muestra no tomada).....	22
Tabla 3. Longitudes requeridas y constantes por grupo taxonómico (C = longitud total del cuerpo; Mc = longitud máxima; Cz = longitud total de la cabeza).	23
Tabla 4. Parámetros fisicoquímicos registrados en la capa de agua supradistante año fopmndo (último 5 m) de los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en los muestreos de marzo 2013 y mayo 2014 (OD = oxígeno disuelto, K ₂₅ = conductividad eléctrica).	27
Tabla 5. Porcentaje de carbonatos y materia orgánica registrados en los sedimentos de los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en los muestreos de 2013 y 2014 (ND = no determinada).	28
Tabla 6. Textura de los sedimentos de los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM. (ND = no determinada).....	28
Tabla 7. Listado de MIB registrados en los lagos del PNLM.	29
Tabla 8. Composición taxonómica de los MIB en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM (BA = Bosque Azul; POJ = Pojoj; ENS = Ensueño; LIQ = Liquidámbar; SJ = San José; YAL = Yalalush; X = presencia del taxón).....	31
Tabla 9. Densidades (org/m ²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2013.....	33
Tabla 10. Densidades (org/m ²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2014.....	34
Tabla 11. Biomasa (mg C/m ²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2013.....	35
Tabla 12. Biomasa (mg C/m ²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2014.....	36
Tabla 13. Índices calculados por año en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (Azul) del PNLM. (NP = organismos no encontrados).	37
Tabla 14. Categorías designadas con base en el análisis de Olmstead-Tukey por cada taxón y lago (en verde eutróficos y en azul oligotróficos) en el 2013. (D = dominante, A = abundantes, F = frecuentes, R = raras, - = no se encontraron organismos).....	38
Tabla 15. Categorías designadas por el análisis de Olmstead-Tukey por cada taxón y lago (en verde eutróficos y en azul oligotróficos) en el 2014. (D = dominante, A = abundantes, F = frecuentes, R =raras, - = no se encontraron organismos).	38
Tabla 16. Comparación de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de los lagos del PNLM con otros lagos eutróficos y oligotróficos.	46

Resumen

El término bentos se refiere a todos los organismos que habitan el fondo de los cuerpos acuáticos. El hábitat bentónico es caracterizado por tener generalmente temperaturas bajas, ausencia de luz, pH ácido, así como también una disminución o ausencia de oxígeno. Los macroinvertebrados bentónicos (MIB) son considerados como excelentes indicadores ecológicos al ser reflejo de las condiciones del hábitat bentónico en los cuerpos acuáticos. El objetivo de este estudio fue comparar la composición y estructura de las comunidades de MIB de seis lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, con diferente tamaño (profundidad y superficie) y grado de perturbación antrópica (oligotróficos y eutróficos). Las muestras para analizar a los MIB fueron tomadas en el punto central y de mayor profundidad de cada lago. Complementariamente se midieron los parámetros fisicoquímicos del agua (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH) y sedimento (carbonatos, materia orgánica y textura). Se analizó la estructura comunitaria (riqueza, abundancia, diversidad, dominancia y frecuencia de ocurrencia) de los MIB en cada lago, además, se calcularon las densidades y biomasa de MIB para cada lago. Se reconocieron un total de 1,134 individuos distribuidos en cuatro phyla, siete clases, cinco órdenes y cinco familias. La riqueza taxonómica mayor fue registrada en los lagos oligotróficos. Los taxa más representativos fueron Chironomidae y Bivalvia, con un porcentaje de 83% y 14% de la abundancia total, respectivamente. El aporte a la biomasa fue mayor por Chironomidae y Hyallellidae con un porcentaje de 52% y 38% de la biomasa total, respectivamente. La densidad y biomasa mayor correspondió a los lagos perturbados, mientras que en los lagos oligotróficos presentaron una riqueza taxonómica mayor.

Introducción

El término bentos se refiere a todos los organismos que viven en el fondo de los cuerpos acuáticos, este término incluye a los organismos que se encuentran en la superficie o enterrado en el sedimento, así como también, aquellos que pueden moverse libremente sobre el para obtener alimento (Roldán y Ramírez, 2008; Wetzel, 2001; Lampert y Sommer, 2007). El hábitat bentónico de los lagos se puede dividir en tres zonas: litoral, sublitoral y profunda. Esta última se caracteriza por tener bajas temperaturas, ausencia de luz, pH ligeramente debajo de la normalidad y una disminución o ausencia de oxígeno, además de que en ocasiones se presenta una acumulación de gases (por ejemplo H_2S) producto de la descomposición de la materia orgánica en condiciones de anoxia (Roldán y Ramírez, 2008).

Los invertebrados bentónicos se clasifican de acuerdo con su tamaño en macro, meio y microbentos. El término de macroinvertebrados se refiere a todos aquellos organismos que son mayores a 0.5 mm, es decir, que se retienen en un tamaño de malla de 0.5 mm (Roldán y Ramírez, 2008).

La distribución, abundancia y productividad de los macroinvertebrados bentónicos (MIB) está determinada por: a) procesos históricos de las especies que han permitido o prevenido a éstas de alcanzar el hábitat, b) las limitaciones fisiológicas de las especies en los estados del ciclo de vida, c) la disponibilidad de recursos y d) la capacidad de las especies de tolerar factores biológicos tales como la depredación, el parasitismo y la competencia (Wetzel, 2001).

El aumento de productores primarios genera cambios en la estructura trófica de la comunidad de MIB, ya que las plantas acuáticas y el perifiton son un recurso alimenticio para muchos de ellos (Alonso y Camargo, 2005). Así mismo, las temperaturas elevadas de los cuerpos de agua tropicales provocan un aumento en el metabolismo microbiano y con ello un mayor consumo de oxígeno disuelto en el fondo de los lagos, lo cual afecta a los MIB (Alonso y Camargo, 2005; Hirabayashi et al., 2015).

Entre los factores más importantes que controlan la distribución de los MIB en los Lagos se encuentran; el gradiente batimétrico (Hirabayashi et al., 2015), el tipo de

sedimento (Wallace y Webster, 1996), la cantidad y calidad de la materia orgánica asentada en el fondo (Daniels et al., 2015) y la cantidad de la oxígeno disuelto hipolimnético (Atobatele y Ugwumba, 2010; Hernández et al., 2014; Kalff, 2001; Wetzel, 2001). Por esta razón, las comunidades bentónicas profundas tienden a desarrollar estrategias para adecuarse a estas condiciones, en particular a la anoxia (Roldán y Ramírez, 2008).

Las temperaturas más elevadas propias de los lagos tropicales, conducen el pronto desarrollo de anoxia hipolimnética independientemente de su estado trófico (Kalff, 2001; Roldán y Ramírez, 2008; Wetzel, 2001),

La mayoría de los invertebrados son sensibles a estos cambios en la concentración de oxígeno disuelto de tal forma que reducen su abundancia considerablemente (Alonso y Camargo, 2005), mientras que, los que son capaces de tolerar estas condiciones, tienden a aumentar en densidad ocupando el espacio disponible (Atobatele y Ugwumba, 2010; Marshall, 1978).

Con respecto a la cantidad de nutrientes en un cuerpo acuático, generalmente cuando éstos aumentan producen eutrofización (Fabre et al., 2010; Fonturbel-Rada, 2005; Quirós, 2000). Los cuerpos de agua perturbados tienden a poseer una cantidad alta de nutrientes, normalmente debido al aporte antropogénico (Alonso y Camargo, 2005; Fonturbel-Rada, 2005; Flores-López et al., 2009). Por el contrario, los lagos oligotróficos son aquellos donde hay una concentración baja de nutrientes, lo que es reflejado por un desarrollo reducido de algas fitoplanctónicas (Kalff, 2001; Wetzel, 2001).

La eutrofización de los lagos en los últimos años ha sido provocada en gran parte por el vertimiento de aguas residuales proveniente de procesos industriales, escorrentía de los fertilizantes utilizados en la agricultura y las aguas residuales ricas en materia orgánica aportada por los desarrollos humanos urbanos y rurales (Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen et al., 2005).

La dominancia de ciertos grupos de MIB como quironómidos y oligoquetos en cuerpos de agua eutrofizados es mayor cuando las condiciones del fondo del lago

son anóxicas (Roldán y Ramírez, 2008), ya que otras especies no soportan dichas condiciones, además, se reduce la competencia, aumentando la disponibilidad de hábitat y comida disponible. Esto se traduce en una dominancia de taxa selectos – resistentes o tolerantes- (Hirabayashi et al., 2015) y por lo tanto, en un aumento en su densidad (Cleto-Filho y Arcifa, 2006).

En contraste, en la parte profunda de los cuerpos de agua oligotróficos tropicales existe, generalmente, una densidad baja de organismos debido al desarrollo frecuente y prolongado de condiciones de anoxia, sin embargo, la cantidad baja de alimento, comparada con la de los lagos eutróficos, aumenta la competencia entre las especies, lo que disminuye su densidad (Alonso y Camargo, 2005).

La riqueza específica y densidad de los MIB generalmente se reducen conforme aumenta la profundidad (Cleto-Filho y Arcifa, 2006). En los lagos someros es probable encontrar una mayor riqueza específica y densidad de MIB, en comparación con los lagos profundos (Reyes-Morales, 2013; Sosa, 2014), lo cual se atribuye al alcance de la incidencia de luz que permite la abundancia de algas y macrófitas bentónicas, las cuales generan un hábitat para los MIB (Merlo-Galeazzi, 2014; Roldán y Ramírez, 2008). Así mismo, los parámetros fisicoquímicos en los lagos someros tienden a ser homogéneos, debido a que en estos normalmente no existe estratificación, ya que la acción del viento mezcla la masa de agua (Becares et al., 2004). El estrecho contacto entre el sedimento y el agua en los lagos someros provoca un rápido reciclaje de nutrientes lo cual promueve un continuo aporte de oxígeno disuelto y de alimento a los organismos bentónicos (Jeppesen et al., 1990).

Los MIB juegan un papel relevante en la comunidad ya que forman parte de las redes tróficas y reciclan nutrientes (Solomon et al., 2008; Wallace y Webster, 1996). Por otro lado, los MIB son extremadamente diversos, también son la base alimenticia de algunos vertebrados acuáticos, principalmente peces (Merritt et al., 1978), Además, estos organismos se han utilizado como indicadores biológicos, debido a que reflejan el estado de salud de un cuerpo de agua, a causa de que hay taxa especializados que habitan ambientes específicos y por ende los caracterizan (Gamboa et al., 2008).

Antecedentes

La Comisión Federal de Electricidad (2012) realizó un análisis diagnóstico de las características fisicoquímicas del agua en algunos cuerpos acuáticos del Parque Nacional Lagunas de Montebello” (PNLM) durante los años 2011 y 2012 para proponer un modelo de calidad de agua integral. Este análisis incluyó la cuantificación y diagnóstico hidrográfico de los cauces que confluyen en el sistema lagunar de Montebello.

Almeida (2014) comparó la estructura de la comunidad de fitoplancton con base en la composición funcional y taxonómica de 17 lagos de Montebello durante la temporada seca-cálida. Se distinguieron cuatro grupos de lagos: dos con dominancia de cianobacterias y dos con dominancia de diatomeas. Además, se observó una heterogeneidad espacial en la composición taxonómica y funcional del fitoplancton, a pesar de la cercanía y actividades antropogénicas en los lagos del PNLM

Villalpando (2015) realizó una estimación del índice trófico con base en el uso de percepción remota de algunos lagos de la zona noroeste del PNLM. Encontró que éstos cuerpos acuáticos son eutróficos; En particular el lago Liquidámbar registro el mayor grado de eutrofia.

Hernández (2015) evaluó el estado trófico y la distribución vertical de la clorofila fitoplanctónica de nueve lagos (Liquidambar, Bosque Azul, San Lorenzo, Chaj Chaj, Ensueño, Esmeralda, La Encantada, Balantetic y Patianú) durante dos temporadas contrastantes (verano de 2014 y invierno de 2015). Encontró que el aumento de la biomasa fitoplanctónica se reflejó en un cambio de coloración del agua en los lagos impactados. También reportó dos patrones de distribución de biomasa fitoplanctónica con un máximo profundo de clorofila a en los lagos prístinos y un máximo superficial de clorofila “a” en los lagos impactados.

Alcocer y colaboradores (2016) realizaron el primer reconocimiento batimétrico y la descripción de los parámetros morfométricos de 18 lagos en el PNLM. En donde se

utilizaron dos clasificaciones: una de acuerdo con sus dimensiones y se representa por cuatro categorías; grandes profundos, grandes someros, pequeños profundos y pequeños someros. Y otra asociada a las batimetrías, con tres categorías: poljes, uvalas y dolinas.

Vargas (2016) realizó mediciones de seston y carbono orgánico particulado (COP) en nueve lagos del PNLM durante dos temporadas contrastantes (estratificación y circulación). Los lagos de este estudio fueron clasificados *a priori* como prístinos (Aguatinta, Montebello, Pojoj, San José, Tzisco y Yalalush) e impactados (Bosque Azul, Chaj Chaj y Liquidambar). Los resultados indicaron que los lagos impactados presentan una mayor concentración de seston y de COP, además de una menor transparencia de las aguas. Mientras que los lagos prístinos mostraron concentraciones altas de estos factores a media agua.

Por otro lado, existen dos estudios registrados sobre MIB en el PNLM, entre los cuales está el de Sosa (2014), en donde realiza una comparación de la estructura de esta comunidad de la zona litoral en 13 lagos, con el fin de observar si existen diferencias entre éstos de acuerdo con el grado de perturbación. Se encontraron 57 familias, 15 órdenes, seis clases y cuatro phyla, observándose que en los lagos perturbados existe una mayor abundancia de individuos, pero una menor diversidad de especies, mientras que en los lagos semiconservados se obtuvo una mayor diversidad de familias.

Guadarrama (2017) realizó un estudio del bentos profundo en seis lagos del PNLM (Agua Tinta, Chaj Chaj, Patianu, Tzisco, Cinco Lagos y Esmeralda) durante dos años en la misma temporada, reportando ocho taxa diferentes distribuidos en cuatro phyla (Mollusca, Arthropoda, Annelida y Nematoda), registro un mayor número de taxa en los lagos profundos, siendo los más abundantes oligoquetos y quironómidos.

Cortés (2017) realizó una comparación de la riqueza, densidad y biomasa de MIB en cuatro lagos profundos: tres oligotróficos (Dos Lagos, Ensueño y Pojoj) y uno eutrófico (Bosque Azul) durante dos épocas distintas (estratificación y circulación).

Los lagos oligotróficos profundos tuvieron una mayor riqueza, biomasa y densidad que el eutrófico.

Justificación

En los últimos años, de 2003 a la fecha, se ha presentado un problema de eutrofización en algunos de los lagos del PNLM, como lo sugiere el cambio en su coloración, la presencia de “natas”, la mortandad de peces y el olor a azufre (CONANP, 2011).

Debido a lo anterior es importante contar con herramientas para realizar un estudio integral, que ayude a entender el cambio de los cuerpos acuáticos de oligotróficos a eutróficos en el tiempo. Los MIB son una herramienta biológica adecuada ya que funcionan como bioindicadores de las condiciones del agua en los lagos. La comparación entre lagos oligotróficos y eutróficos permitirá ver las diferencias entre las comunidades de MIB y a partir de ello reconocer los cambios que se han llevado a cabo en éstas al eutrofizarse y reconocer a través de éstos, aquellos que van camino a la eutrofización para hacer comparaciones espacio temporales, con el fin de que se puedan implementar alternativas de conservación con fundamento científico que mitiguen la perturbación de los cuerpos de agua del PNLM.

Así mismo, en este estudio se generará información que contribuirá al conocimiento de la biodiversidad de las comunidades de MIB de lagos tropicales, en especial para Chiapas, un estado que se considera con una elevada riqueza biológica.

Hipótesis

El estado trófico de los lagos permitirá reconocer diferencias en la composición y abundancia de los MIB dado que en lagos perturbados es común que se genere prontamente la anoxia hipolimnética y se mantenga por más tiempo, por lo cual se verá disminuida la diversidad de los MIB, al verse favorecidos los taxa resistentes, pero al mismo tiempo la densidad y biomasa aumentarán al tener menos competencia y gran cantidad de alimento en comparación con los lagos oligotróficos.

Objetivo general

Comparar la composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de seis lagos dentro del PNLM con distinto grado de perturbación.

Objetivos particulares

1. Describir los parámetros fisicoquímicos del agua de fondo (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH), y del sedimento (carbonatos, materia orgánica y textura) de los seis lagos seleccionadas del PNLM.
2. Describir la composición y estructura comunitaria (riqueza taxonómica, abundancia, densidad, biomasa, diversidad y dominancia) de los MIB de los seis lagos del PNLM.
3. Comparar la asociación (frecuencia de ocurrencia y análisis de similitud), densidad, biomasa (U de Mann-Whitney y ANOSIM) de los MIB de los lagos del PNLM que presenten distinto grado de perturbación.

Área de estudio

El PNLM está localizado en la región sureste del estado de Chiapas, México en la frontera con Guatemala. Abarca una superficie de 6,425 hectáreas y comprende parte de los municipios La Independencia y La Trinitaria (Fig. 1). Sus coordenadas extremas son 16° 04' 40" y 16° 10' 20" LN y 91° 37' 40" y 91° 47' 40" LO. Se sitúa en la provincia fisiográfica Sierras de Chiapas y Guatemala, que corresponde a la región florística de Miranda, Macizo Central y Llanuras (CONANP, 2011).

La vegetación que lo caracteriza es de transición entre la región Altos de Chiapas y Selva Lacandona con especies de bosque templado y selva tropical. Dentro de la vegetación dominante destaca el bosque de pino, bosque de pino-encino-liquidámbar y bosque mesófilo de montaña (González, 2003). El PNLM abarca más de 50 lagos de tamaños, profundidades y tonalidades variables (CONANP, 2011). El intervalo altitudinal se distribuye entre los 1,200 y los 1,800 m s.n.m. (Durán-Calderón et al., 2014).

Se presenta un clima templado-húmedo con lluvias todo el año (García, 2004). La temperatura media mensual es de 23.6°C. La precipitación en temporada de secas es de 40 mm (mes de mayo) y en temporada de lluvias (mes de septiembre) varía entre los 1,200 y 1,400 mm (CONANP, 2011).

El PNLM está constituido por un complejo lacustre de origen kárstico alimentado por aguas subterráneas que están catalogadas dentro de la Región Hidrológica Nacional No. 30 Grijalva-Usumacinta (CONANP, 2011) y forman parte de la cuenca del Río Grande de Comitán (Durán-Calderón et al., 2014). Su importancia biológica radica en que la reserva funciona como un captador de agua y un regulador climático regional (González, 2003).

Respecto a los lagos, los de mayor dimensión del PNLM son: el sistema Tepancoapan (13 km de longitud), el cual es un cuerpo de agua continuo que reúne a los lagos San Lorenzo, Bosque Azul, Peninsular, Encantada, Esmeralda, Bartolo y Peñasquito. Les siguen en dimensiones los lagos Tzisco (3.6 km), Montebello (2 km) y Pojoj (1 km). Entre los lagos de menor dimensión se encuentran Agua Tinta y

Ensueño (al sureste del Sistema de lagos Tepancoapan), así como Cinco Lagos (al este del lago Montebello) (Fig. 2) (CONANP, 2011).



Figura 1. Localización del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. En rojo los límites del área del PNLM (modificado de Google Earth).

El PNLM es considerado una región prioritaria para la conservación debido a su gran importancia biológica, ecológica, cultural y turística (CONANP, 2011). En ésta se han registrado 224 especies de plantas, 102 especies de insectos, 414 especies de vertebrados los cuales incluyen siete especies de peces, 16 especies de anfibios, 42 especies de reptiles, 283 especies de aves y 64 especies de mamíferos (CONANP, 2007). Debido a su diversidad de plantas y animales, además de contar con más de 60 especies dentro de alguna categoría de riesgo, el PNLM fue decretado como un sitio Ramsar en el año 2003 (González, 2003).

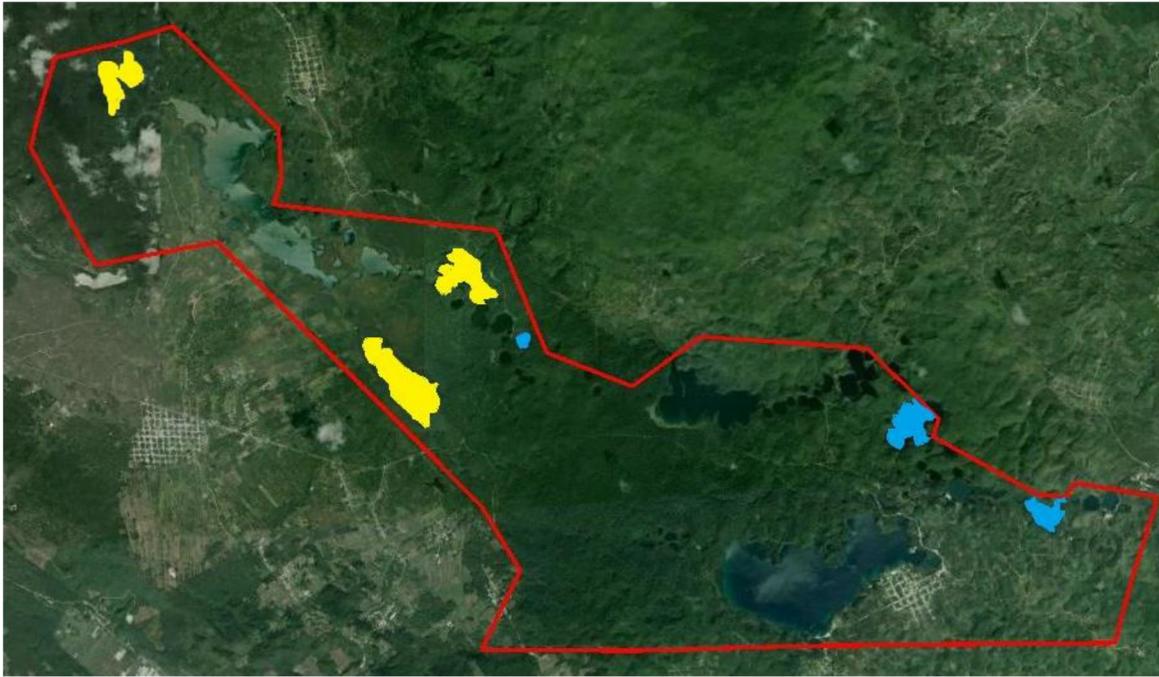


Figura 2. Localización de los lagos estudiados del PNLM (modificado de Google Earth). En amarillo lagos eutróficos, en azul lagos oligotróficos).

Método

Se seleccionaron seis lagos y fueron clasificados *a priori* con base en su coloración en dos categorías eutróficos (verdes, turbios) y oligotróficos (azules, transparentes). En la categoría de eutróficos se consideraron a los lagos San José, Liquidámbar y Bosque Azul, mientras que los lagos oligotróficos fueron Pojoj, Ensueño y Yalalush (Tabla 1, Fig. 3). Se realizaron dos muestreos: en mayo-junio de 2013 y mayo de 2014, correspondientes a los periodos de estratificación.

En cada lago se midió la temperatura, concentración de oxígeno disuelto (OD), conductividad (K_{25}) y pH de los últimos 5 m de la columna de agua (lo que se consideró la capa supradycante al bentos), utilizando una sonda multiparamétrica de la calidad de agua marca Hydrolab modelo DS5X acoplado a un sistema de información modelo SVR4A. Adicionalmente, se tomaron muestras de sedimento mediante una draga tipo Ekman (15 x 15x 15 cm) para la medición de la textura, materia orgánica y carbonatos.

Tabla 1. Ubicación geográfica (en notación decimal) de los lagos muestreados en el PNLM y clasificación *a priori* del grado de impacto (Z_{max} = profundidad máxima, Z_{med} = profundidad media). Tomado de Alcocer y colaboradores (2016)

Nombre	Latitud (N)		Longitud (W)		Altitud (m s.n.m.)	Z_{max} (m)	Z_{med} (m)	Estado	
Bosque Azul	16.1199	16.1313	91.729	91.7392	1,458	58	20	Profundo	Perturbado
San José	16.1057	16.1185	91.7384	91.7499	1,454	30	10.3	Profundo	Perturbado
Liquidámbar	16.1505	16.1609	91.7812	91.7903	1,461	24	11.2	Profundo	Perturbado
Pojoj	16.102	16.1095	91.6621	91.671	1,499	198	35.2	Profundo	Prístino
Ensueño	16.1173	16.1191	91.7249	91.7268	1,430	35	21.6	Profundo	Prístino
Yalalush	16.0898	16.0946	91.6447	91.6484	1,452	23	9.9	Somero	Prístino

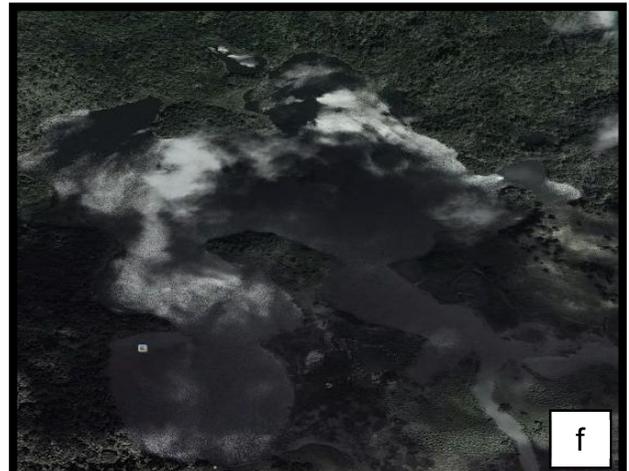


Figura 3. Fotografías de lagos muestreados en el PNLM. Lagos oligotróficos: a) Yalalush, b) Ensueño y c) Pojoj; Lagos eutróficos: d) San José, e) Bosque Azul (por Andrea Guzmán Arias) y f) Liquidámbar (tomado de Google Earth).

Para la obtención de materia orgánica y carbonatos el sedimento obtenido de cada lago se secó (60°C) por 72 horas y, posteriormente, se agregó HCL 0.2 N hasta alcanzar un pH de 2 para eliminar el carbonato de calcio. Posteriormente, el sedimento fue lavado con agua destilada hasta alcanzar un pH de 7 y se secaron las muestras en un horno Boekel 107801 a 60°C por 72 horas nuevamente. Las muestras secas fueron pesadas en una balanza Sartorius GMBH.

La concentración de carbonatos se calculó mediante la diferencia entre la masa antes de la acidulación (m_0) y la masa después del secado a 60 °C (m_{60}) (Ecuación 1).

$$\% \text{ Carbonatos} = \left(\frac{m_0 - m_{60}}{m_0} \right) \times 100 \quad \text{Ec. 1}$$

El cálculo de la materia orgánica se realizó a través del método de pérdida por combustión (LOI= Loss On Ignition). Para lo anterior, la muestra de sedimento de peso conocido se colocó en una mufla Thermolyne 48000 a una temperatura de 550°C por cuatro horas, con lo cual se genera dióxido de carbono y ceniza. Después de la combustión, las muestras se pesaron nuevamente.

La concentración de materia orgánica (MO) fue calculada con la diferencia entre la masa después del secado a 60°C (m_{60}) y la masa obtenida después de la combustión de la materia orgánica a 550°C (m_{550}) (Ecuación 2).

$$\% MO = \left(\frac{m_{60} - m_{550}}{m_{60}} \right) \times 100 \quad \text{Ec. 2}$$

El análisis textural del sedimento se obtuvo con un equipo Laser Beckman Coulter LS230 y se utilizó la escala Wentworth (1922) para clasificar los sedimentos.

Para la obtención de los MIB de cada lago, se utilizó una draga tipo Ekman (0.0225 m²) y se realizó por triplicado. Las muestras fueron recolectadas en la zona central y más profunda de cada lago (Tabla 2). Se tomaron los primeros 10 cm de sedimento de la draga y se colocaron en frascos previamente rotulados. Las

muestras se fijaron con alcohol al 96% adicionado con Rosa de Bengala (colorante vital) con el fin de teñir a los organismos.

Tabla 2. Muestras de sedimento y su profundidad por cada periodo de muestreo (NT= muestra no tomada).

Lago	Profundidad (m)	
	2013	2014
Bosque Azul	50	49.9
San José	15	22
Liquidámbar	20	18.7
Pojoj	74	101
Ensueño	34	35.1
Yalalush	NT	19.8

Cada muestra se tamizó en el laboratorio a través de una malla de 250 μm , ya que, algunas fases tempranas del desarrollo de los MIB son de talla inferior a 500 μm . Los organismos se separaron manualmente con apoyo de pinzas y mediante la utilización de un microscopio estereoscópico ZEISS Stemi 2000C a 40x y 45x de aumento. La identificación se realizó hasta el nivel taxonómico más bajo posible, con ayuda de claves generales Edmondson (1959) y Pennak (1978), así como especializadas Burch y Cruz-Reyes (1987) y Merritt y colaboradores (1978), la clasificación utilizada fue la de Brusca y colaboradores (2003). Una vez identificados y contabilizados, los ejemplares se colocaron en viales etiquetados y con alcohol al 70%.

La densidad de los MIB (org m^{-2}) se calculó con el área conocida de la draga y el número de individuos contabilizados. La obtención de la biomasa se realizó mediante el cálculo de biovolumen. Para ello los organismos se midieron con un microscopio estereoscópico ZEISS Axio200m.V16, acoplado a una cámara digital AxioCam ICc5 con ayuda del programa Zen 2. La biomasa se calculó a partir del modelo básico de longitud-masa (Benke et al., 1999) (Ecuación 3), y se expresó por unidad de área (mg C/m^2).

$$\ln DM = \ln a + b \ln L \quad \text{Ec. 3}$$

Donde: DM = masa seca de los organismos

a y b = constantes dadas para cada grupo de organismo

L = longitud del organismo

La longitud y las constantes varían dependiendo del grupo taxonómico (Tabla 3). La biomasa y la densidad fueron expresadas como promedios y desviaciones estándar para cada lago.

Tabla 3. Longitudes requeridas y constantes por grupo taxonómico (C = longitud total del cuerpo; Mc = longitud máxima; Cz = longitud total de la cabeza).

Taxón	Longitud	Constantes		Referencia
		<i>lna</i>	<i>b</i>	
Chironomidae	C	-6.31	2.61	(Benke et al., 1999))
Chaoboridae	Cz	-7.29	1.48	(Dumont y Balvay, 1979)
Sialidae	C	-5.59	2.75	(Benke et al., 1999)
Amphipoda	Cz	-0.05	2.57	(Benke et al. 1999)
Oligochaeta	C	-9.19	3.25	(Miserendino, 2001)
Nematoda	C	-18.35	2.47	(Schiemer, 1982)
Ostracoda	Mc	-16.47	1.94	(Tod y Schmid-Araya, 2009)
Bivalvia	Mc	-4.17	2.47	(Benke et al., 1999)

La estimación de la biomasa para los gasterópodos se realizó a partir de la medición del ancho de la apertura de la concha y el largo máximo de la misma, así mismo, se utilizó el modelo matemático descrito por Obaza y Ruehl (2013) (Ecuación 4).

$$\ln DM = 1.72 \ln Lm + 0.8 \ln Aa - 9.49 \quad Ec. 4$$

Donde: DM = masa seca de los organismos

Lm = longitud máxima de la concha

Aa = ancho de la apertura de la concha

Los siguientes análisis fueron realizados con en el programa Past3. La diversidad se calculó con el índice de Shannon Wiener (Shannon y Weaver, 1963) (Ecuación 5). Este índice varía entre cero y cinco siendo este último el valor más alto de diversidad. Con los datos obtenidos se describió el patrón de variación de los grupos taxonómicos.

$$H' = \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad Ec. 5$$

Donde: $\sum p_i = 1$

H' = valor del índice de diversidad de Shannon Wiener

P_i = número de especies i entre el total de individuos del muestreo

\ln = logaritmo natural

s = riqueza taxonómica

El predominio de una u otra taxa se determinó con el índice de dominancia (D') descrito por Simpson (1949) (Ecuación 6). El cual tiene valores entre cero y uno, entre más cercano este el valor a uno, habrá más dominancia.

$$D' = \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{N(N-1)} \quad Ec. 6$$

Donde: n_i = número de individuos del taxón i

N = número total de individuos

La frecuencia de ocurrencia se calculó a partir del número de grupos taxonómicos. Este análisis se realizó tomando en cuenta la categoría del lago por coloración (eutrófico y oligotrófico). La prueba Olmsted y Tukey (Steel y Torrie, 1985) permitió categorizar cada taxa a partir de la abundancia y la frecuencia de ocurrencia, en componentes dominantes, abundantes, raros y frecuentes.

El análisis de similitud (Ecuación 7) se realizó utilizando el método de unión de UPGMA (Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages) y se obtuvo a través de la riqueza y abundancia de taxa por medio del coeficiente cuantitativo asimétrico de Bray-Curtis, el cual compara dos localidades a la vez en términos de abundancia de cada especie.

$$S(X_1, X_2) = 1 - \frac{2W}{(A + B)} \text{ Ec. 7}$$

Donde: W = suma de las abundancias mínimas de los taxa

A y B = suma de las abundancias de todos los taxa en cada lago

Para comparar a los MIB entre los lagos se realizó la prueba estadística no paramétrica de U de Mann-Whitney para muestras independientes en el programa estadístico Statistica 7, utilizando la sumatoria de las densidades y biomasa de cada réplica en los lagos oligotróficos y eutróficos de cada muestreo (2013 y 2014). Se realizó un análisis de similitudes (ANOSIM) para muestras no paramétricas, utilizando el método de agrupamiento de Bray-Curtis en el programa Past3. Para este último análisis se utilizaron las densidades y biomasa cada organismo para comparar los lagos en el 2013 y 2014, así mismo, se compararon las densidades y biomasa entre los dos muestreos.

Resultados

Parámetros fisicoquímicos

En el muestreo de 2013, la temperatura promedio del fondo fue de $19.4 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$, mientras que en 2014 fue de $18.9 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$. La temperatura más alta se encontró en Yalalush en ambos años (20.7°C en 2013 y 20.4°C en 2014), mientras que la más baja fue registrada en Bosque Azul (17.5°C en 2013 y 17.8°C en 2014) (Tabla 4).

En los dos muestreos realizados se encontró la presencia de anoxia o bien una concentración de OD baja en el fondo de los lagos. En el 2013 las concentraciones de OD oscilaron entre 0.0 mg/l -por debajo del límite de detección- (Bosque Azul y Pojoj) y 5.4 mg/l (Yalalush) (Tabla 4), con un promedio de 1.3 ± 2.1 mg/l. En tanto, en el 2014, la condición de anoxia se presentó en todos los lagos, excepto en Yalalush y Ensueño en los cuales se registraron 4.8 mg/l y 1.0 mg/l, respectivamente. La concentración de OD promedio para el 2014 fue de 1.0 ± 2.0 (Tabla 4).

La conductividad eléctrica (K_{25}) durante el muestreo de 2013 tuvo un promedio de 0.5 ± 0.3 mS/cm. En este periodo, la conductividad mayor fue registrada en Liquidámbar (1.1 mS/cm), mientras que la menor fue encontrada en Pojoj y Ensueño (0.2 mS/cm) (Tabla 4). En 2014 la K_{25} tuvo un valor promedio de 0.9 ± 0.3 mS/cm. La K_{25} mayor fue de 1.1 mS/cm y fue encontrada en Liquidámbar, mientras que la menor fue de 0.3 mS/cm encontrada en Yalalush, Ensueño y Pojoj (Tabla 4).

Con respecto al pH en 2013, se midió un promedio de 7.3 ± 0.3 , donde el valor mayor fue encontrado en Yalalush (pH 7.7), mientras que el menor valor de pH fue registrado en Liquidámbar (pH 7.0) (Tabla 4). En 2014 el pH promedio fue de 7.2 ± 0.2 , registrándose en Yalalush el mayor pH (7.7) y el menor en Liquidámbar (pH 7.0) (Tabla 4).

Tabla 4. Parámetros fisicoquímicos registrados en la capa de agua supradistante año fopmndo (último 5 m) de los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en los muestreos de marzo 2013 y mayo 2014 (OD = oxígeno disuelto, K₂₅ = conductividad eléctrica).

2013					
Lago	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	OD (mg/l)	K ₂₅ (mS/cm)	pH
Bosque Azul	46-50	17.5 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.5 ± 0.0	7.0 ± 0.0
San José	11-15	20.7 ± 1.4	1.4 ± 1.3	0.3 ± 0.0	7.4 ± 0.1
Liquidámbar	16-20	18.9 ± 0.0	0.0 ± 0.0	1.1 ± 0.0	6.7 ± 0.0
Pojoj	70-74	18.7 ± 0.2	0.4 ± 0.5	0.2 ± 0.0	7.1 ± 0.0
Ensueño	30-34	19.8 ± 0.1	0.7 ± 1.1	0.2 ± 0.0	7.4 ± 0.1
Yalalush	16-20	20.7 ± 0.0	5.4 ± 0.2	0.3 ± 0.0	7.7 ± 0.0
2014					
Bosque Azul	45-50	17.8 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.54 ± 0.0	7.1 ± 0.0
San José	15-22	18.5 ± 0.3	0.0 ± 0.0	0.4 ± 0.0	7.3 ± 0.0
Liquidámbar	15-18.7	18.8 ± 0.0	0.0 ± 0.0	1.1 ± 0.0	7.0 ± 0.0
Pojoj	97-101	17.9 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.0	7.0 ± 0.0
Ensueño	31-35	19.8 ± 0.1	1.0 ± 1.4	0.3 ± 0.0	7.3 ± 0.1
Yalalush	16-19.8	20.4 ± 0.0	4.8 ± 0.2	0.3 ± 0.0	7.5 ± 0.3

Análisis de sedimentos

El porcentaje de carbonatos (%CO₃⁻²) en el muestreo de 2013 tuvo un promedio de 54.9 ± 29.6%. El %CO₃⁻² más alto fue encontrado en San José (98.4%), mientras que el valor más bajo tuvo lugar en Pojoj (14.7%). El promedio de %CO₃⁻² para este muestreo fue de 54.9 ± 29.6%. Por su parte, el promedio de %CO₃⁻² para el 2014 fue de 42.2 ± 28.3%. El %CO₃⁻² mayor para este periodo fue el de Bosque Azul (92.4%), mientras que, el menor fue registrado en Ensueño (10.4%) (Tabla 5).

El porcentaje de materia orgánica (%MO) en el 2013 tuvo un promedio de 20.0 ± 4.0%, con valor mayor de 25.6% en Pojoj, mientras que el %MO menor fue de 15.6% en Pojoj. Para el muestreo del 2014 el promedio del %MO fue de 19.3 ± 7.1%. El menor %MO fue encontrado en Liquidámbar (10.4%), así mismo, el porcentaje mayor tuvo lugar en Yalalush (30.6%) (Tabla 5).

Tabla 5. Porcentaje de carbonatos y materia orgánica registrados en los sedimentos de los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en los muestreos de 2013 y 2014 (ND = no determinada).

Lago	%CO ₃ ⁻²		%MO	
	2013	2014	2013	2014
Bosque Azul	54.0	92.4	19.1	23.8
San José	54.9	48.3	15.6	17.4
Liquidámbar	14.7	46.4	17.3	10.4
Pojoj	98.4	28.4	25.6	14.7
Ensueño	ND	10.4	ND	19.2
Yalalush	52.6	27.5	22.4	30.6

El análisis textural de los sedimentos en el 2013 mostró un mayor porcentaje de limos ($61.7 \pm 28.8\%$), seguidos por arenas ($28.5 \pm 35.7\%$) y arcillas ($9.8 \pm 9.1\%$). Para el muestreo de 2014 se encontró un porcentaje mayor de limos ($68.0 \pm 13.6\%$), seguido de arcillas ($18.7 \pm 13.1\%$) y, por último, arenas ($13.2 \pm 20.3\%$). En el caso de Pojoj se registró una proporción mayor de arenas en ambos muestreos, con un valor de 53.9% para el 2013 y 88.1% para el 2014 (Tabla 6).

Tabla 6. Textura de los sedimentos de los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM. (ND = no determinada).

Lago	Arenas (%)		Limos (%)		Arcillas (%)	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014
Bosque Azul	13.1	9.1	78.3	79.5	8.6	11.4
San José	0.4	0.3	77.2	69.2	22.4	30.5
Liquidámbar	6.4	1.1	78.6	74.1	15.0	24.8
Pojoj	88.1	54.0	11.5	45.0	0.3	1.1
Ensueño	ND	5.9	ND	59.7	ND	34.3
Yalalush	34.7	9.0	62.8	80.6	2.5	10.4

Macroinvertebrados bentónicos

Se obtuvieron un total de 1,134 individuos los cuales fueron identificados en cuatro phyla, siete clases, cinco órdenes y cinco familias de MIB (Tabla 7).

Tabla 7. Listado de MIB registrados en los lagos del PNLM.

Phylum	Clase	Subclase	Orden	Familia
Nematoda				
Annelida	Clitellata	Oligochaeta		
Arthropoda	Insecta	Pterygota	Megaloptera	Sialidae
			Diptera	Chironomidae
		Chaoboridae		
	Malacostraca	Eumalacostraca	Amphipoda	Hyallellidae
	Maxillopoda	Ostracoda		
Chelicerata	Arachnida	Sarcoptiformes		
Mollusca	Bivalvia			
	Gastropoda	Pulmonata	Hygrophila	Planorbidae

En 2013 los lagos eutróficos (Liquidámbar y Bosque Azul) registró Chironomidae, mientras que en los lagos oligotróficos presentaron: Nematoda, Sarcoptiformes y Chironomidae en Ensueño; Oligochaeta y Chironomidae en Pojoj y Oligochaeta, Chironomidae y Bivalvia en San José (Tabla 8).

En 2014 el lago que presentó la mayor riqueza de taxa fue Ensueño (Sialidae, Chironomidae, Ostracoda, Planorbidae y Bivalvia), seguido por Pojoj (Nematoda, Oligochaeta, Chironomidae y Chaoboridae) y Bosque Azul (Chironomidae y Bivalvia). Aquellos lagos en los que se registró un solo taxón fueron: San José (Chironomidae), Yalalush (Ostracoda), En particular, el lago Liquidámbar no presentó ningún organismo (Tabla 8).

La riqueza taxonómica (S) en 2013, tuvo su valor mayor en San José (2.0 ± 1.0) seguida de Ensueño (1.7 ± 1.2) y Pojoj (1.3 ± 0.6), mientras que la menor riqueza fue registrada en Liquidámbar (1.00 ± 0.0) y Bosque Azul (1.00 ± 0.0). En 2014 la riqueza mayor se obtuvo en Ensueño con un valor de 3.0 ± 3.0 , seguida por Bosque Azul (2.0 ± 0.0), en San José y Yalalush fue de 0.33 ± 0.58 , mientras que en Liquidámbar no se registraron organismos (Fig. 4).

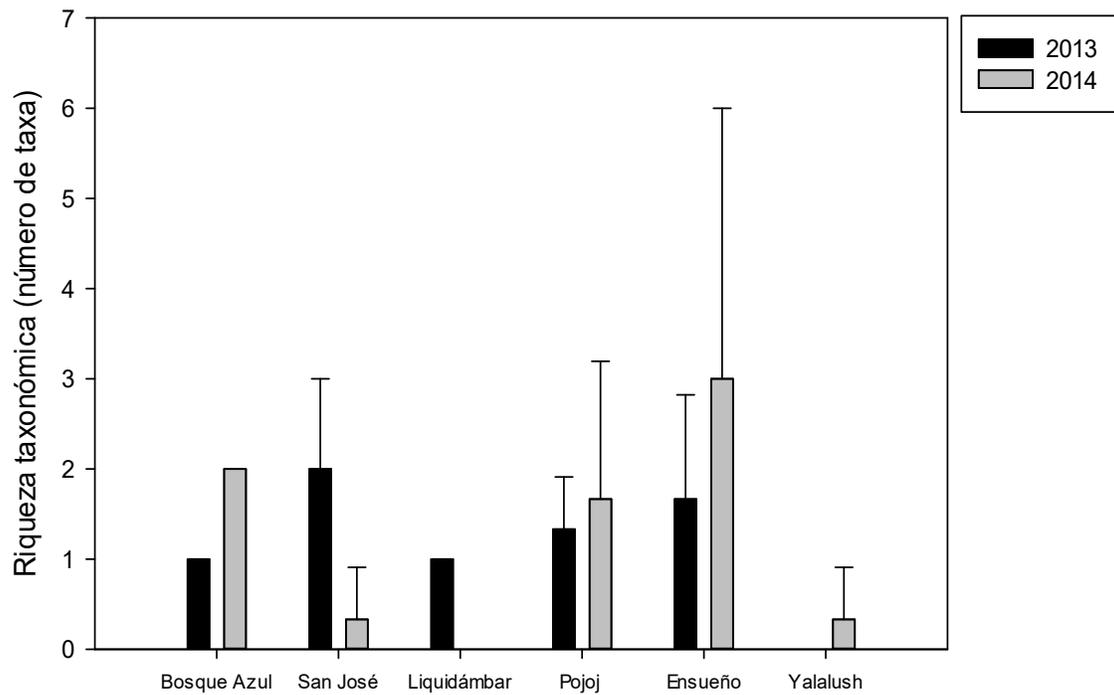


Figura 4. Riqueza taxonómica promedio (\pm e.e.) de los MIB registrados en los lagos muestreados en 2013 (barras negras) y 2014 (barras grises).

Tabla 8. Composición taxonómica de los MIB en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM (BA = Bosque Azul; POJ = Pojoj; ENS = Ensueño; LIQ = Liquidámba; SJ = San José; YAL = Yalalush; X = presencia del taxón).

Taxón	BA	SJ	LIQ	POJ	ENS	YAL
Nematoda				X	X	
Oligochaeta		X		X		
Sialidae					X	
Chironomidae	X	X	X	X	X	
Chaoboridae				X		
Hyalloidea					X	
Ostracoda					X	X
Sarcoptiformes					X	
Planorbidae					X	
Bivalvia	X	X			X	
Total	2	3	1	4	8	1

Abundancia

En el caso de la abundancia durante 2013 se tuvo una cantidad mayor de organismos en Bosque Azul (159.7 ± 116.7), todos de la familia Chironomidae. Por otro lado, el lago con un menor número de organismos fue Liquidámba, con un total de 15.7 ± 15.76 organismos todos ellos quironómidos. Para el 2014, la mayor abundancia se encontró en Bosque azul, con 59.0 ± 7.1 , repartidos entre quironómidos y bivalvos, mientras que la menor tuvo lugar en Yalalush con un valor de 0.3 ± 0.6 organismos (Fig. 5).

En 2013, en todos los lagos, se encontró una mayor proporción de organismos de la familia Chironomidae (846; 89.2%), seguida por la clase Bivalvia (98; 10.3%). En 2014, se registró una mayor proporción de Chironomidae (95; 51.1%), seguida por Bivalvia (57; 30.6%).

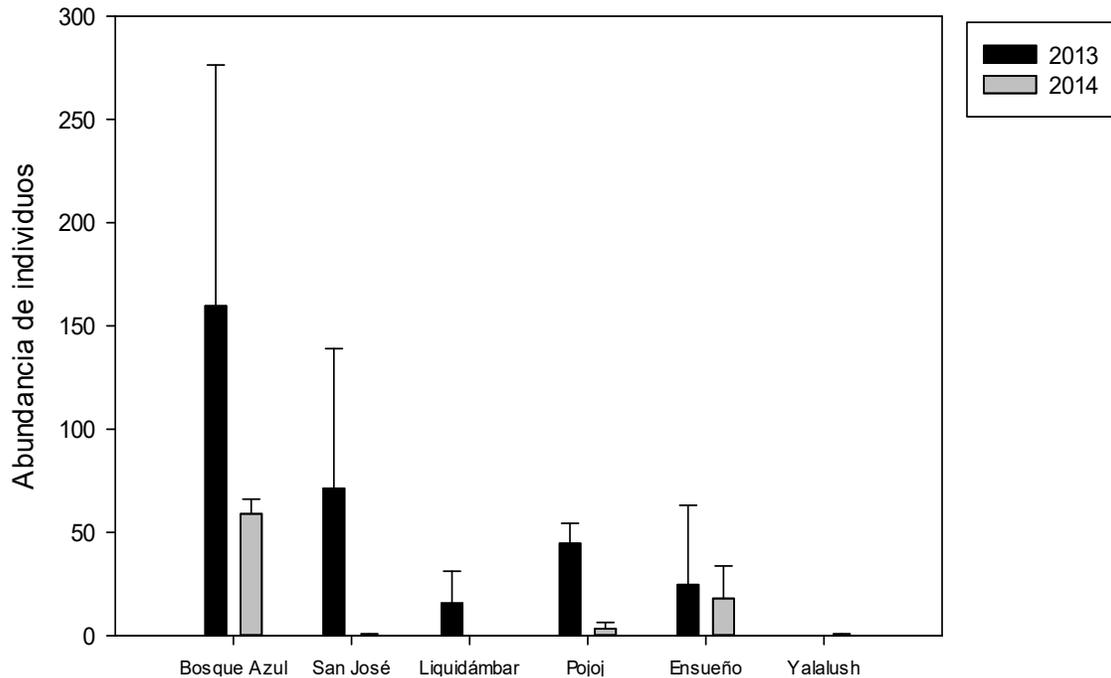


Figura 5. Abundancia promedio (\pm e.e.) de los MIB de los lagos muestreados en 2013 (barras negras) y 2014 (barras grises).

Densidad

En el 2013 la densidad mayor fue encontrada en Bosque Azul con un valor de $7,096 \pm 5,185$ org/m² constituido únicamente por Chironomidae. La densidad en Liquidámbar solo estuvo representada por la familia Chironomidae con un promedio de 696 ± 692 org/m². La densidad promedio de San José fue de $1,060 \pm 1,480$ org/m², la cual estuvo constituida por Oligochaeta (14 ± 26 org/m²), Chironomidae ($1,703 \pm 1,016$ org/m²) y Bivalvia ($1,452 \pm 2,288$ org/m²). Por otro lado, Ensueño tuvo una densidad promedio de 365 ± 981 org/m², la densidad mayor fue la de la familia Chironomidae ($1,067 \pm 1,656$ org/m²), mientras que las densidades menores fueron de Nematoda y Sarcoptiformes (7 ± 18 org/m²). La densidad promedio de Pojoj tuvo un valor de $993 \pm 1,105$ org/m². La densidad mayor de este lago fue encontrada en Chironomidae con un promedio de $1,970 \pm 428$ org/m², así mismo,

el grupo taxonómico que tuvo la densidad menor fue Oligochaeta con 15 ± 26 org/m² (Tabla 12).

Tabla 9. Densidades (org/m²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2013.

Taxón	BA	SJ	LIQ	POJ	ENS	YAL
Nematoda	0	0	0	0	7 ± 18	0
Oligochaeta	0	14 ± 26	0	15 ± 26	0	0
Chironomidae	7,096 ± 5,185	1,703 ± 1,016	696 ± 692	1,970 ± 428	1,067 ± 1,656	0
Sarcoptiformes	0	0	0	0	7 ± 18	0
Bivalvia	0	1,452 ± 2,288	0	0	0	0

En 2014, la densidad mayor se registró en Bosque Azul con un valor de $1,311 \pm 152$ org/m², este valor estuvo constituido por individuos de la familia Chironomidae ($1,378 \pm 126$ org/m²) y de la clase Bivalvia ($1,244 \pm 189$ org/m²). En el caso de San José se encontró una densidad promedio de 15 ± 26 org/m² que fue conformada por individuos de la familia Chironomidae. La densidad promedio para Ensueño fue de 133 ± 229 org/m², la densidad mayor para este lago en el 2014 fue de la familia Chironomidae (430 ± 422 org/m²), mientras que la menor fue de Sialidae y Bivalvia con un valor de 15 ± 26 org/m² en cada uno. En el caso de Pojoj la densidad promedio fue de 37 ± 49 org/m². La densidad mayor para este lago se representó por la familia Chironomidae y Chaoboridae (44 ± 77 org/m²), mientras que la densidad menor fue encontrada en Nematoda y Oligochaeta (30 ± 51 org/m²). La densidad en Yalalush estuvo constituida por el orden Ostracoda con un promedio de 15 ± 26 org/m² (Tabla 13).

Tabla 10. Densidades (org/m²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2014.

Taxón	BA	POJ	LIQ	ENS	SJ	YAL
Nematoda	0	30 ± 51	0	0	0	0
Oligochaeta	0	30 ± 51	0	0	0	0
Sialidae	0	0	0	15 ± 26	0	0
Chironomidae	1,378 ± 126	44 ± 77	0	430 ± 422	15 ± 26	0
Chaoboridae	0	44 ± 77	0	0	0	0
Hyallelidae	0	0	0	59 ± 103	0	0
Ostracoda	0	0	0	44 ± 44	0	15 ± 26
Planorbidae	0	0	0	237 ± 210	0	0
Bivalvia	1,244 ± 189	0	0	15 ± 26	0	0

Biomasa

En 2013 la biomasa mayor de MIB se encontró en Bosque Azul y estuvo constituida únicamente por quironómidos con un valor de 163 ± 166 mg C/m². La biomasa menor se encontró en Ensueño con un promedio de 0.3 ± 0.5 mg C/m², representado por quironómidos (0.7 ± 0.6 mg C/m²) y nemátodos ($0.2 \times 10^{-5} \pm 0.4 \times 10^{-5}$ mg C/m²). La biomasa promedio en Pojoj fue de 4 ± 6 mg C/m², con un aporte mayor de quironómidos (8 ± 7 mg C/m²), por su parte, la biomasa menor fue asociada a los oligoquetos ($5 \times 10^{-5} \pm 8 \times 10^{-5}$ mg C/m²). En el caso de San José se encontró una biomasa promedio de 39 ± 104 mg C/m². Este valor estuvo representado por bivalvos (110 ± 180 mg C/m²), quironómidos (8 ± 11 mg C/m²) y oligoquetos (0.01 ± 0.02 mg C/m²). En Liquidámbar la biomasa estuvo constituida únicamente por quironómidos con un valor promedio de 39 ± 59 mg C/m² (Tabla 14).

Tabla 11. Biomasa (mg C/m²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2013.

Taxón	BA	SJ	LIQ	POJ	ENS	YAL
Nematoda	0	0	0	0	0.2x10 ⁻⁵ ± 0.4x10 ⁻⁵	0
Oligochaeta	0	0.01 ± 0.02	0	5x10 ⁻⁵ ± 8x10 ⁻⁵	0	0
Chironomidae	163 ± 166	8 ± 11	39 ± 59	8 ± 7	0.7 ± 0.6	0
Bivalvia	0	110 ± 180	0	0	0	0

En 2014, la biomasa mayor se registró en Ensueño con un promedio de 77 ± 250 mg C/m². Esta biomasa estuvo constituida en su mayoría por la familia Hyallellidae (340 ± 590 mg C/m²) y Sialidae (118 ± 204 mg C/m²), el valor menor de biomasa lo proporcionó Ostrácoda (939x10⁻⁵ ± 16x10⁻⁵ mg C/m²). En Pojoj se calculó una biomasa promedio de 6 ± 22 mg C/m², representada en su mayoría por Oligochaeta con un promedio de 26 ± 44 mg C/m². Así mismo, la biomasa menor en este lago fue de Nematoda con un promedio de 0.2x10⁻⁵ ± 0.4x10⁻⁵. La biomasa promedio en Bosque Azul fue de 29 ± 13 mg C/m² constituida por Bivalvia (29 ± 10 mg C/m²) y Chironomidae (0 ± 20 mg C/m²). Para San José la biomasa promedio fue de 0.6 ± 1 mg C/m², la cual estuvo representada únicamente por la familia Chironomidae. Por último, en Yalalush la biomasa estuvo asociada al orden Ostracoda con un promedio de 26x10⁻⁵ ± 44x10⁻⁵ mg C/m² (Tabla 15).

Tabla 12. Biomasa (mg C/m²) de los taxa de MIB registrados en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (azul) del PNLM en 2014.

Taxón	BA	SJ	LIQ	POJ	ENS	YAL
Nematoda	0	0	0	$0.2 \times 10^{-5} \pm 0.4 \times 10^{-5}$	0	0
Oligochaeta	0	0	0	26 ± 44	0	0
Sialidae	0	0	0	0	118 ± 204	0
Chironomidae	30 ± 20	0	0	0	5 ± 9	0
Chaoboridae	0	0	0	0	0	0
Hyallelidae	0	0	0	0	340 ± 590	0
Ostracoda	0	0	0	0	$939 \times 10^{-5} \pm 16 \times 10^{-5}$	$26 \times 10^{-5} \pm 44 \times 10^{-5}$
Planorbidae	0	0	0	0	0.1 ± 0.1	0
Bivalvia	29 ± 10	0	0	0	1 ± 2	0

Diversidad y dominancia

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') tuvo valores bajos en todos los lagos para ambos años de muestreo. En 2013, el H' promedio fue de 0.89 ± 0.19 con una diversidad mayor en San José ($H' 0.36 \pm 0.33$), mientras que los lagos con menor diversidad fueron Liquidámbar y Bosque Azul ($H' 0.00 \pm 0.00$). En 2014 el valor promedio de H' fue de 0.59 ± 0.49 . Siendo Ensueño el lago con mayor diversidad ($H' 1.12 \pm 0.51$) mientras que la diversidad menor fue encontrada en San José y Yalalush ($H' 0.00 \pm 0.00$) (Tabla 9).

El índice de dominancia de Simpson (D') fue alto en la mayoría de los lagos. Para el 2013 la D' tuvo un promedio de 0.94 ± 0.13 , la D' mayor fue registrada en Bosque Azul y Liquidámbar ambos con 1.00 ± 0.00 , la D' menor fue la de San José con un valor de 0.80 ± 0.23 . En el 2014, el valor promedio de la D' fue de 0.59 ± 0.27 . La D' mayor fue la de Yalalush y San José (1.00 ± 0.00), mientras que la menor fue encontrada en Ensueño (0.40 ± 0.18) (Tabla 9).

Tabla 13. Índices calculados por año en los lagos eutróficos (verde) y oligotróficos (Azul) del PNLM. (NP = organismos no encontrados).

Lago	Diversidad (H')		Dominancia (D')	
	2013	2014	2013	2014
Bosque Azul	0.00 ± 0.00	0.69 ± 0.00	1.00 ± 0.00	0.50 ± 0.00
Ensueño	0.05 ± 0.08	1.12 ± 0.51	0.98 ± 0.03	0.40 ± 0.18
Pojoj	0.03 ± 0.06	0.85 ± 0.22	0.98 ± 0.02	0.44 ± 0.08
San José	0.36 ± 0.33	0.00 ± 0.00	0.80 ± 0.23	1.00 ± 0.00
Liquidámbar	0.00 ± 0.00	NP	1.00 ± 0.00	NP
Yalalush	NP	0.00 ± 0.00	NP	1.00 ± 0.00

Frecuencia de ocurrencia

El análisis de Olmstead-Tukey ubica en 4 categorías de acuerdo a su abundancia y frecuencia: dominantes (elevada abundancia y elevada frecuencia), abundantes (elevada abundancia y baja frecuencia), constantes (baja abundancia y elevada frecuencia) y raros (baja abundancia y baja frecuencia).

Los individuos de la familia Chironomidae se clasificaron como dominantes en todos los lagos profundos (eutróficos y oligotróficos), a excepción de Pojoj en el 2014, en donde fueron catalogados como abundantes (Tabla 10).

En 2013 el análisis de Olmstead-Tukey mostró la clasificación de dos categorías: organismos dominantes y raros. Los lagos Bosque Azul y Liquidámbar presentaron a la familia Chironomidae como dominante, siendo este el único taxón, mientras que los taxa raros variaron entre Ensueño, Pojoj y San José. Ensueño presentó en esta última categoría a Nematoda y Sarcoptiformes, mientras que Pojoj tuvo a Oligochaeta. San José fue el único lago que presentó además de Chironomidae, a Bivalvia como organismos dominantes, por otro lado, Oligochaeta fue un taxón raro (Tabla 10).

En 2014 el análisis presentó una clasificación en cuatro categorías: dominantes, abundantes, frecuentes y raros. En Ensueño los organismos dominantes fueron

Chironomidae y Planorbidae, mientras que en Pojoj y Yalalush fueron Chaoboridae y Ostracoda respectivamente. En San José y Bosque Azul, se presentó solo un taxón dominante, Chironomidae. Este mismo taxón fue clasificado como abundante en Pojoj. En la categoría de abundantes se encontró a Bivalvia (en Bosque Azul) y Ostrácoda (en Ensueño). Los taxa Sialidae, Hyallelidae y Bivalvia se clasificaron como raros en Ensueño y Nematoda y Oligochaeta en Pojoj (Tabla 11).

Tabla 14. Categorías designadas con base en el análisis de Olmstead-Tukey por cada taxón y lago (en verde eutróficos y en azul oligotróficos) en el 2013. (D = dominante, A = abundantes, F = frecuentes, R = raras, - = no se encontraron organismos).

Taxón	BA	SJ	LIQ	POJ	ENS	YAL
Nematoda	-	-	-	-	R	-
Oligochaeta	-	R	-	R	-	-
Chironomidae	D	D	D	D	D	-
Sarcoptiformes	-	-	-	-	R	-
Bivalvia	-	D	-	-	-	-

Tabla 15. Categorías designadas por el análisis de Olmstead-Tukey por cada taxón y lago (en verde eutróficos y en azul oligotróficos) en el 2014. (D = dominante, A = abundantes, F = frecuentes, R = raras, - = no se encontraron organismos).

Taxón	BA	SJ	LIQ	POJ	ENS	YAL
Nematoda	-	-	-	R	-	-
Oligochaeta	-	-	-	R	-	-
Sialidae	-	-	-	-	R	-
Chironomidae	D	D	-	A	D	-
Chaoboridae	-	-	-	D	-	-
Hyallelidae	-	-	-	-	R	-
Ostracoda	-	-	-	-	F	D
Planorbidae	-	-	-	-	D	-
Bivalvia	F	-	-	-	R	-

Grado de similitud

El análisis de similitud de Bray-Curtis se realizó con las abundancias totales de los organismos y dio como resultado una similitud mayor entre Liquidámbar y Ensueño en el 2013 (0.78), mientras que el lago con un menor grado de similitud durante este periodo fue Bosque Azul (0.30). Para el 2014 se encontraron similitudes mayores entre Ensueño y Bosque Azul (0.35). San José y Pojoj (0.18), Liquidámbar y Yalalush (0.67) (Figura 6). Los porcentajes de similitud en general son bajos entre los lagos.

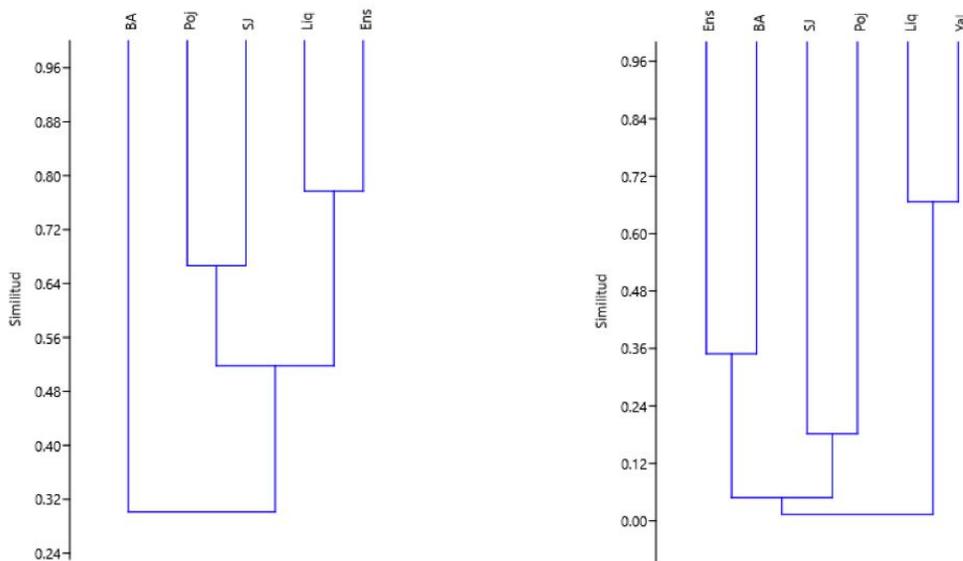


Figura 6. Dendrograma de similitud de las comunidades de MIB de los lagos del PNLM. (BA = Bosque Azul; Poj = Pojoj; Ens = Ensueño; Liq = Liquidámbar; SJ = San José; Yal = Yalalush). Índice de similitud: Bray-Curtis. Método de agrupamiento: UPGMA.

Pruebas estadísticas

La U de Mann-Whitney realizada para las densidades totales no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los lagos eutróficos y oligotróficos en ninguno de los dos muestreos (2013, $p = 0.38$; 2014, $p = 0.96$)

Para las biomásas totales en 2013, se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p = 0.02$) entre los lagos oligotróficos y eutróficos, con mayores biomásas en los eutróficos. En 2014, no se encontraron diferencias significativas entre lagos eutróficos y oligotróficos ($p = 0.67$).

Para el análisis similitud (ANOSIM) se utilizó como método de agrupamiento un análisis de Bray-Curtis para las densidades y fue realizado comparando los lagos en 2013 y 2014, la cual no tuvo como resultado una diferencia significativa entre los lagos ($p = 0.37$ y $p = 0.14$ respectivamente). También se utilizó para comparar las densidades en de los dos muestreos (2013 y 2014), lo cual dio como resultado una diferencia estadísticamente significativa ($p = 0.002$).

La biomasa en el 2013 no tuvo diferencias estadísticamente significativas entre los lagos del PNLN ($p = 0.06$), en contraste, en 2014 si se encontraron diferencias entre los lagos ($p = 0.04$). La comparación realizada entre los dos años de muestreo (2013 y 2014) dio como resultado una diferencia estadística entre ambos ($p = 0.01$).

Discusión

Los MIB profundos de los lagos del PNLN tuvieron, en general, una riqueza taxonómica baja lo que concuerda con lo encontrado por Hernández y colaboradores (2014) en el lago Alchichica con dos taxa registrados, Ostracoda y Chironomidae. A diferencia de Ensueño y Pojoj la mayor abundancia en Alchichica fue la de los ostrácodos, lo cual fue asociado a que los quironómidos emergen cuando comienza la anoxia, mientras que los ostrácodos sobreviven en el fondo en estado de diapausa en la fase larval (Hernández, 2014). Esta característica también se ha registrado por Babler y colaboradores (2008) en el lago Crampton y por Quiroz-Castelán y colaboradores (2000) en el lago Zempoala (Tabla 16).

Con respecto a los lagos eutróficos la riqueza taxonómica se limitó a un taxón en casi todos los lagos (excepto en Bosque Azul, en 2014). Este comportamiento es similar al registrado por Bonacina y colaboradores (1992) con tres taxa en la zona profunda del lago Como (lago eutrófico profundo). Por otro lado, Atobatele y Ugwumba (2010), quienes analizaron el bentos del embalse Aiba en Nigeria, somero y eutrófico, reportaron que la riqueza obtenida fue de apenas tres taxa, lo cual es similar a lo encontrado en San José (Tabla 16).

En particular los lagos eutróficos presentaron normalmente a un solo taxón, como lo reportó Cortés (2017) para Bosque Azul con Chironomidae, lo cual es similar a lo encontrado para este mismo lago en el presente estudio (Tabla 16).

Por otro lado, Guadarrama (2017) concluyó en su estudio que los lagos profundos prístinos dentro del PNLN tienen una mayor riqueza taxonómica en comparación con los someros, lo cual fue observado durante el 2013 y el 2014 en los lagos oligotróficos (Tabla 16). Esto fue apoyado en el presente estudio, ya que en los lagos Pojoj y Ensueño se registró la mayor riqueza taxonómica.

En el caso de Yalalush la baja cantidad de taxa puede deberse a que este lago en realidad es parte de un río, por lo que el constante flujo de agua no permitiría la formación de microhabitats, además de que esto explicaría que este lago se encontrara mezclado en las dos temporadas muestreadas. Los ríos en las partes altas, tienen un contenido de oxígeno alto, con aguas claras y transparentes,

además, son pobres en nutrientes y con baja productividad, por esto los organismos bentónicos dependerán del material alóctono que cae de los árboles o es arrastrado por las lluvias (Roldán y Ramírez, 2008).

Composición

Guadarrama (2017) encontró como taxa representativos a Chironomidae, Oligochaeta y Nematoda para los lagos del PNLN, mientras que Cortés (2017) reportó una dominancia de la familia Chironomidae, seguida de Naniididae y Amphipoda en los lagos del PNLN. Esto fue similar a lo encontrado en el presente estudio, ya que, la familia Chironomidae fue el taxa dominante en todos los lagos del PNLN, sin embargo, a diferencia de los dos estudios anteriores el siguiente grupo representativo fue Bivalvia (Tabla 16).

En el caso de Ensueño en 2014 los organismos dominantes fueron Chironomidae y Planorbidae, este lago se encontró con un fondo anóxico en este año. Estos resultados, contrastan con los reportados por Cortés (2017) durante la estratificación, en donde la abundancia en la zona profunda fue dominada por Amphipoda. Por otro lado, Guadarrama (2017) reportó en Tzisco (un lago oligotrófico profundo) a Nematoda como organismos más importantes, lo cual es diferente a lo encontrado para Ensueño.

Los lagos eutróficos como Bosque Azul, al igual que los oligotróficos, tuvieron dominancia de Chironomidae, es posible que el gran aporte de alimento dado por su estado trófico en este tipo de lagos, aunado a la baja cantidad de oxígeno disuelto permita que los individuos que toleren estas condiciones puedan aprovechar el hábitat y crecer ya sea en densidad o en biomasa (Cortés, 2017). En comparación con el trabajo de Kagalou y colaboradores (2006) en el lago Pamvotis, un lago eutrófico, en Grecia, existió una dominancia por Oligochaeta y Chironomidae, sin embargo, a diferencia de los resultados obtenidos en Bosque Azul, la dominancia en el lago Pamvotis fue de Oligochaeta.

En particular la dominancia de Chironomidae es común encontrarla generalmente en el bentos profundo de los lagos del PNLN (Cortés, 2017; Guadarrama, 2017) y se asocia a la tolerancia la anoxia y consumo de detritus, características propias de

los hábitats de las profundidades de los lagos (Jyvasjarvi et al., 2009; Prat y Rieradevall, 1998).

En los lagos eutróficos una productividad elevada en el epilimnion proviene del plancton, por lo tanto, es probable que las especies herbívoras como algunos Chironomidae se vean favorecidas (Prat y Rieradevall, 1998). Se ha observado que la familia Chironomidae tienen una alta capacidad de colonización en áreas con condiciones poco favorables, por ejemplo con reducida cantidad de oxígeno disuelto (Bazzanti et al., 1998).

El éxito de la familia Chironomidae se debe, en parte, a que estos organismos tienen pigmentos respiratorios parecidos a la hemoglobina y que son afines al oxígeno, lo que les permite sobrevivir y dominar el bentos cuando hay deficiencia de oxígeno (Marshall, 1978; Merrit et al., 1978; Hirabayashi et al., 2015). Por otro lado, la ausencia y la sincronización del crecimiento de huevos, además de la dispausa larval, pueden ser la razón por la cual estos organismos se encuentren en abundancias elevadas (Arimoro et al., 2007; Brodersen et al., 2004).

La mayoría de lagos del PNLM se caracterizaron por tener una mayor cantidad de limos (con excepción de Pojoj) lo cual beneficia al establecimiento de organismos como los quironómidos (Williams, 1972; Hamburger et al., 2000).

La dominancia de la familia Planorbiidae se puede explicar por la asociación que los gasterópodos presentan con lugares abundantes en vegetación acuática o materia en descomposición (Roldán y Ramírez, 2008). En especial esta familia ha sido encontrada en cuerpos de agua con poca profundidad, sitios cubiertos por hojas o con macrófitas emergentes y suelo limosos (Beran y Horsák, 2007; Younghun, 1990). Los organismos de la familia Planorbidae que fueron encontrados en Ensueño a profundidades elevadas y anoxia lo cual está relacionado con lo observado por Jashemski y Meyer (2002) los cuales señalaron que en general la familia Planorbidae posee hemoglobina, lo que permite que estos organismos puedan permanecer en la parte profunda de los cuerpos de agua, lo que es similar a lo que pasa con la familia Chironomidae. Es probable que la dominancia de este grupo se deba al arrastre de la zona litoral hacia la profunda. Por otro lado, el

porcentaje de carbonatos probablemente indica el establecimiento de estos moluscos, ya que estos organismos prefieren colonizar hábitats ricos en calcio (Silva et al., 2017).

En general, la dominancia de algunos taxa de MIB en lagos tropicales se asocia a que los organismos para poder sobrevivir en el fondo deben tener adaptaciones para tolerar las condiciones de anoxia ya que este tipo de lagos tienden a estratificarse y generar un hipolimnion anóxico prontamente y por extensos periodos (Lewis, 1996). La riqueza y densidad de taxa se ven afectadas por este fenómeno de tal forma que la pérdida de la diversidad provoca la dominancia de una o dos taxa tolerantes dentro de cada comunidad (Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen et al., 2005; Jyvasjarvi et al., 2009; López, 1988), ya que esta falta de oxígeno reduce la competencia (Lampert y Sommer, 2007).

La diversidad de organismos también está influenciada por la actividad antropogénica, la cual tiende a disminuir a medida de que aumenta el grado de perturbación –eutrofización- del cuerpo de agua (Jyvasjarvi et al., 2009; Reyes-Morales, 2013). En particular, se registró que el lago Bosque Azul del sistema Tepancoapan (CONANP, 2007), llegan los desechos conducidos por el río Grande de Comitán, que son de origen antropogénico. Una mayor cantidad de materia orgánica, aunado a la anoxia hipolimnética, induce a que las especies resistentes a una cantidad baja de oxígeno o anoxia puedan proliferar (Prat y Rieradevall, 1998).

Densidad y Biomasa

Los MIB de los lagos del PNLN presentaron una densidad variable dependiendo del grado de eutrofización. Las mayores densidades fueron encontradas en los lagos eutróficos. En contraste, Cortés (2017) registró las mayores densidades en los lagos oligotróficos durante la época de secas del PNLN. Por otro lado, el lago con la densidad mayor no fue cercana a la reportada en el estudio. Este comportamiento queda ejemplificado en el caso particular de Ensueño, en donde reportó para la zona profunda una densidad de 44 ± 77 , la cual es menor a la que se encontró para este lago en el presente estudio (Tabla 16). Esta diferencia de densidades en un mismo lago, es debida, probablemente, a que los organismos bentónicos tienen

distribuciones espaciales en parches, esto es el resultado de la relación de factores fisicoquímicos, las interacciones entre los organismos y los ciclos temporales de los mismos (Werlinger et al., 2004; Lampert y Sommer, 2007).

Las densidades de MIB encontradas en los lagos oligotróficos del PNLM son menores a las encontradas en Alchichica (Hernández, 2014) y en el lago Zempoala (Quiroz-Castelán et al., 2000); por el contrario, Guadarrama (2017) encontró densidades menores a las reportadas en los lagos oligotróficos (Tabla 16). La menor cantidad de nutrientes dado el estado trófico del lago expresada como baja cantidad de producción primaria, pudo dar como resultado una disminución de las densidades de MIB debido a la baja cantidad de alimento disponible.

La biomasa mostró dos patrones entre los muestreos. En 2013, el lago con las mayores densidades y biomasa fue el mismo (Bosque Azul), por otro lado, los organismos con la mayor densidad también aportaron la mayor biomasa. Por el contrario, en el 2014, el lago con la biomasa mayor (Ensueño) no coincidió con el que presentó la mayor densidad (Bosque Azul), por su parte, los organismos con mayor aporte de biomasa tampoco fueron los que tuvieron mayores densidades.

Cortés (2017) reportó las mayores biomasa y densidades de la zona profunda durante la época de estratificación en un lago oligotrófico (Tzisco), Lo cual no concuerda con lo encontrado en 2013 del presente estudio , ya que las biomasa y densidades mayores fueron reportadas en Bosque Azul, que a diferencia de Cortés (2017) es un lago eutrófico, probablemente la mayor cantidad de alimento en este tipo de lagos permite el aumento de densidad de ciertas taxa, con lo cual tuvo un aumento de biomasa. En contraste, en 2014 las mayores biomasa fueron encontradas en un lago oligotrófico (Ensueño), pero a diferencia de Cortés (2017) éste no tuvo la mayor densidad.

Los recursos alimenticios son aprovechados por la fauna bentónica, aunque no necesariamente en términos de densidades, estos pueden ser expresados en términos de biomasa (Goedkoop y Johnson, 1996). Es probable que durante el 2014 los taxa encontrados aprovecharan el alimento para su crecimiento somático y no como aumento en su densidad, el factor principal que pudo provocar este cambio

en el 2014 fue la presencia de OD en Ensueño (el lago con mayor aporte de biomasa en 2014) lo que permitió que los taxa grandes pudieran competir con organismos como quironómidos. Lo cual puede ser relacionado con lo encontrado por Cortés (2017) en el lago Ensueño donde la biomasa mayor fue encontrada cuando el fondo estaba oxigenado.

Tabla 16. Comparación de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de los lagos del PNLM con otros lagos eutróficos y oligotróficos.

Lago	Estado trófico	Riqueza	Densidad (ind /m ²)	Biomasa (mg C/ m ²)	Referencia
Bosque Azul 2013	eutrófico	1	7,096 ± 5,185	163 ± 166	Este estudio
Bosque Azul 2014	eutrófico	2	1,311 ± 152	29 ± 13	Este estudio
Bosque Azul	eutrófico	3	44 ± 44	3.4 ± 3.6	Cortés, 2017
San José 2013	eutrófico	3	1,060 ± 1,480	39 ± 104	Este estudio
San José 2014	eutrófico	1	15 ± 26	0.6 ± 1	Este estudio
Liquidámbur 2013	eutrófico	1	696 ± 692	39 ± 59	Este estudio
Pojoj 2013	oligotrófico	2	993 ± 1,105	4 ± 6	Este estudio
Pojoj 2014	oligotrófico	4	37 ± 49	6 ± 22	Este estudio
Ensueño 2013	oligotrófico	2	365 ± 981	0.3 ± 0.5	Este estudio
Ensueño 2014	oligotrófico	6	133 ± 229	77 ± 250	Este estudio
Ensueño	oligotrófico	1	44 ± 77		Cortés, 2017
Yalalush 2014	oligotrófico	1	15 ± 26	26x10 ⁻⁵ ± 44x10 ⁻⁵	Este estudio
Dos Lagos	oligotrófico	1	859 ± 1450	27.1 ± 40.2	Cortés, 2017
Tziscoa	oligotrófico	13	355 ± 44	31.9 ± 42.9	Cortés, 2017
Agua Tinta	oligotrófico	2	44 ± 77		Guadarrama, 2017
Esmeralda	oligotrófico	3	44 ± 77		Guadarrama, 2017
Cinco Lagos	oligotrófico	6	9,485		Guadarrama, 2017
Chaj Chaj	eutrófico	1	16 ± 27		Guadarrama, 2017
Tziscoa	oligotrófico	1	15 ± 26		Guadarrama, 2017
Alchichica	oligotrófico	2	1197 ± 1976	16.1 ± 30.8	Hernández, 2014
Crampton	oligotrófico	5		3200	Babler et al. 2008
Zempoala	oligotrófico	3	1142		Quiroz, 2000
Aiba	eutrófico	3			Atobatele y Ugwumba, 2010
Como	eutrófico	3			Bonacina et al., 1992

Conclusiones

1. Las características fisicoquímicas medidas en la zona profunda (sedimento y agua) de los lagos del PNLM son similares independientemente de su estado trófico y profundidad. La variable que parece estar jugando un efecto más importante es la reducida concentración o ausencia (anoxia) de oxígeno disuelto.
2. Las comunidades de MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM presentaron una riqueza taxonómica baja con 10 taxa totales (3.2 ± 2.6 , 0-8 taxa). En orden de mayor a menor riqueza taxonómica se encontraron: Ensueño, Pojoj, San José Bosque Azul, Yalalush y Liquidámbar. La riqueza taxonómica de los lagos oligotróficos fue significativamente mayor a la de los eutróficos.
3. Los taxa más representativos (i.e., los de mayor abundancia) de los MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM en 2013 y 2014 fueron Chironomidae (83%) seguida de Bivalvia (14%). Los lagos oligotróficos tuvieron como taxa representativos a Chironomidae (87%) y Planorbidae (6%), mientras que en los eutróficos fueron Chironomidae (82%) y Bivalvia (17%).
4. Los MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM presentaron una densidad promedio de $1,609 \pm 2,668$ ind/m² (con valores de entre 15 ± 26 y $7,096 \pm 5,185$ ind/m²). El orden de los lagos de mayor a menor densidad fue: Bosque Azul, San José, Pojoj, Ensueño, Liquidámbar y Yalalush. La biomasa de los lagos oligotróficos no fue diferente estadísticamente a la de los eutróficos en ninguno de los muestreos (2013 y 2014). Los lagos oligotróficos tuvieron mayor aporte en densidad por Chironomidae y Planorbidae, mientras que los eutróficos por Chironomidae y Bivalvia.
5. Los MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM presentaron una biomasa promedio de 80.35 ± 253.48 mg C/m² (con valores de entre 0.3 ± 0.5 y 77 ± 250 mg C/m²). El orden de los lagos de mayor a menor biomasa fue: Ensueño, Bosque Azul, San José, Pojoj, Liquidámbar y Yalalush. La biomasa en el 2013 de los lagos eutróficos fue mayor a la de los oligotróficos, en el

2014 la biomasa entre los lagos eutrófico y oligotróficos no fue estadísticamente diferente. Los lagos oligotróficos tuvieron mayor aporte en biomasa por Chironomidae y Hyallellidae, mientras que los eutróficos por Chironomidae seguido de Bivalvia.

6. El índice de diversidad de los MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM presentó valores bajos (0 a 1.12 ± 0.51). En orden de mayor a menor diversidad se encontraron: Ensueño, Pojoj, Bosque Azul, San José, Liquidámbar y Yalalush.
7. El índice de dominancia de los MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM presentó valores altos (0.40 ± 0.18 a 1). En orden de mayor a menor dominancia se encontraron: Bosque Azul, Liquidámbar, San José, Yalalush, Pojoj y Ensueño.
8. Los altos valores de dominancia traen consigo una diversidad baja en los lagos del PNLM, lo que es debido su homogeneidad en el sedimento y a su precipitada caída de la concentración de oxígeno cuando se aumenta en profundidad.

Literatura citada

- Alcocer, J., Oseguera, L.A., Sánchez, G., González, C.G., Martínez, J.R., González, R., 2016. Bathymetric and morphometric surveys of the Montebello Lakes, Chiapas. *Journal of Limnology* 75, 56–65.
doi:10.4081/jlimnol.2016.1343
- Almeida, T., 2014. Heterogeneidad espacial en el sistema lacustre de Montebello : estructura funcional y taxonómica del fitoplancton. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Alonso, A., Camargo, J.J., 2005. Estado actual y perspectivas en el empleo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos como indicadora del estado ecológico de los ecosistemas fluviales españoles. *Ecosistemas* 14, 87–99.
doi:10.3989/graellsia.2006.v62.iExtra.123
- Arimoro, F.O., Ikomi, R.B., Iwegbue, C.M.A., 2007. Water quality changes in relation to Diptera community patterns and diversity measured at an organic effluent impacted stream in the Niger Delta, Nigeria. *Ecological Indicators* 7, 541–552. doi:10.1016/j.ecolind.2006.06.002
- Atobatele, O.E., Ugwumba, O.A., 2010. Distribution , abundance and diversity of macrozoobenthos in Aiba Reservoir , Iwo , Nigeria. *African Journal of Aquatic Science* 35, 291–297. doi:10.2989/16085914.2010.543121
- Babler, A.L., Solomon C.T., Schilke, P.R., 2008. Depth-specific patterns of benthic secondary production in an oligotrophic lake. *Journal of the North American Benthological Society* 27, 108-119.
- Bazzanti, M., Seminara, M., Baldoni, S., 1998. Assessing Hypolimnetic Stress in a Monomictic , Eutrophic Lake Using Profundal Sediment and Macrobenthic characteristics. *Freshwater ecology* 13, 405–412.
doi:10.1080/02705060.1998.9663637
- Becares, E., Conly, A., Rodríguez-Villafañe, C., Blanco, S., 2004. Funcionamiento de los lagos someros mediterráneos. *Ecosistemas* 13, 2–12.

- Benke, A.C., Hury, A.D., Smock, L., Wallace, J.B., 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, 308–343. doi:10.2307/1468447
- Beran, L., Horsák, M., 2007. Distribution of the alien freshwater snail *Ferrissia fragilis* (Tryon , 1863) (Gastropoda : Planorbidae) in the Czech Republic. *Aquatic Invasions* 2, 45–54. doi:10.3391/ai.2007.2.1.5
- Bonacina, C., Bonomi, G., Pasteris, A., 1992. Some remarks on the macrobenthos community of the profundal zone of the large Italian lakes. *Mem Inst Ital Hidrobiol* 50, 79–106.
- Brodersen, K.P., Pedersen, O., Lindegaard, C., Hamburger, K., 2004. Chironomids (Diptera) and oxy-regulatory capacity : An experimental approach to paleolimnological interpretation. *Limnology and Oceanography* 49, 1549–1559.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2003. *Invertebrates*. 2a ed. Sinauer Associates. Massachusetts.
- Burch, B.J., Cruz-Reyes, A., 1987. Clave genérica para la identificación de gastrópodos de agua dulce en Mexico, 1a ed, Instituto de biología UNAM. UNAM, CDMX. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
- CFE, 2012. Estudio para conocer la calidad del agua de las Lagunas de Montebello, Chiapas, 1-4. Comitán de Domínguez.
- Cleto-Filho, S.E., N., Arcifa, M.S., 2006. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian lake. *Acta Limnologica Brasiliensia* 18, 407–421.
- CONANP, 2011. Programa de monitoreo de calidad de agua. Estudio para monitorear los parámetros de calidad de agua de las lagunas comunicadas con el Sistema Lagunar Tepancoapan. Comitán de Domínguez.
- CONANP, 2007. Programa de conservación y manejo del Parque Nacional

Lagunas de Montebello, México, 1a ed. Comisión Nacional de Áreas Protegidas, CDMX.

Cortés, D., 2017. Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos profundos de los lagos del Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Chiapas. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México.

Daniels, W.C., Kling, G.W., Giblin, A.E., 2015. Benthic community metabolism in deep and shallow Arctic lakes during 13 years of whole-lake fertilization. *Limnology and Oceanography* 60, 1604–1618. doi:10.1002/lno.10120

Dumont, H.J., Balvay, G., 1979. The dry weight estimate of *Chaoborus flavicans* (Meigen) as a function of length and instars. *Hidrobiología* 64, 139–145.

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

Edmondson, W.T., 1959. *Fresh Water Biology*, 2a ed. Wiley, New York.

Fabre, A., Carballo, C., Hernández, E., Piriz, P., Bergamino, L., Mello, L., González, S., Pérez, G., León, J.G., Aubriot, L., Bonilla, S., Kruk, C., 2010. El nitrógeno y la relación zona eufótica/zona de mezcla explican la presencia de cianobacterias en pequeños lagos subtropicales, artificiales de Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 5, 112–125.

Flores-López, H.E., Carrillo-González, R., Francisco-Nicolás, N., Hidalgo-Moreno, C., Ruíz-Corral, J.A., Casteñeda-Villanueva, A.A., Velazco-Nuño, R., 2009. Aportes de nitrógeno y fósforo de tres sistemas agrícolas de la cuenca hidrográfica "El Jihuite", en Jalisco, México. *Agrociencia* 43, 659–669.

Folk, R.L., 1974. *Petrology of sedimentary rocks*, 1a ed. Hemphill Publishing Company, Austin.

Fonturbel-Rada, F., 2005. Indicadores Físicoquímicos Y Biológicos Del Proceso De Eutrofización Del Lago Titikaka (Bolivia). *Ecología aplicada* 4, 135–141.

- Gamboa, M., Reyes, R., Arrivillaga, J., 2008. Macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores de salud ambiental. *Boletín De Malariología y Salud ambiental* 48, 109–120.
- García, E., 2004. Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen, 5a ed. Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX.
- Goedkoop, W., Johnson, R.K., 1996. Pelagic-benthic coupling : Profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 41, 636–647.
- González, E.C., 2003. RAMSAR.Ficha informativa de los humedales de RAMSAR.
- Guadarrama, S., 2017. Ecología del bentos en seis lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hamburguer, K., Dall P.C., Lindegaard, C., Nilson, I.D., 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, 173-188.
- Hernández, M., Alcocer, J., Oseguera, L.A., Escobar, E., 2014. Profundal benthic invertebrates in an oligotrophic tropical lake: Different strategies for coping with anoxia. *Journal of Limnology* 73, 387–399. doi:10.4081/jlimnol.2014.910
- Hernández, P.P., 2015. Concentración y distribución vertical de clorofila a, fitoplanctónica de los lagos de Montebello, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX.
- Hirabayashi, K., Takeda, M., Yoshida, N., Yoshizawa, K., Kazama, F., 2015. Bathymetric distribution of benthic macroinvertebrates in deep lake Motosu, Fuji Five Lakes, Japan. *European Journal of Environmental Sciences* 5, 35–40.
- Jashemski, W.F., Meyer, F.G., 2002. The natural history of Pompeii, 1a ed. Cambridge University Press, New York.

- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Kristensen, P., Søndergaard, M., Mortensen, E., Sortkj, O., Orlík, K., 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow , eutrophic , temperate lakes 2 : threshold levels , long-term stability and conclusions. *Hydrobiología* 200, 219–227.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Branco, C.C., Huszar, V., Scasso, F., 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes : relevance for subtropical and tropical lakes by Eutrophication of lakes. *Environmental Research* 1–12.
- Jyvasjarvi, J., Tolonen, K.T., Hamalainen, H., 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, 589–601. doi:10.1139/F09-025
- Kagalou, I., Economidis, G., Leonardos, I., 2006. Assessment of a Mediterranean shallow lentic ecosystem (Lake Pamvotis , Greece) using benthic community diversity : Response to environmental parameters. *Limnologica* 36, 269–278. doi:10.1016/j.limno.2006.08.002
- Kalff, J., 2001. *Limnology*, 1a ed, Limnology. Prentice Hall, New Jersey.
- Lewis, W.M., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology* 43–64.
- López, G.R., 1988. Comparative ecology of the macrofauna of freshwater and marine muds. *Limnology Oceanography* 33, 946-962.
- Marshall, B.E., 1978. Aspects of the ecology of benthic fauna in Lake Mcllwaine , Rhodesia. *Freshwater Biology* 8, 241–249.
- Merlo-Galeazzi, A., 2014. Efectos de la heterogeneidad espacial sobre la diversidad taxonómica y funcional de los macroinvertebrados acuáticos de Xochimilco. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Merrit, R.W., Cummins, K.W., Berg, M.B., 1978. *An introduction to the aquatic insects of North America*, 4a ed. Kendall/Hunt, EUA.

- Miserendino, M.L., 2001. Length—mass relationships for macroinvertebrates in freshwater environments of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 11, 3–8.
- Obaza, A., Ruehl, C.B., 2013. Regressions for estimating gastropod biomass with multiple shell metrics. *Malacología* 56, 343–349. doi:10.4002/040.056.0224
- Pennak, R., 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*, 2a ed. Wiley interscience, New York.
- Prat, N., Rieradevall, M., 1998. Criterios de evaluación de la calidad del agua en lagos y embalses basados en los macroinvertebrados bentónicos. *Actual Biol* 20, 137–147.
- Quirós, R., 2000. La eutrofización de las aguas continentales de Argentina. El agua en Iberoamérica: Acuíferos Lagos y Embalses. CYTED. Subprograma XVII. Aprovechamientos y Gestión de Recursos Hídricos 12.
- Quiroz-Castelán, H., Días-Vargas, M., Trejo-Albarrán, R., Elizalde-Arriaga, E.E., 2000. Aspectos sobre la abundancia y distribución de los principales grupos de la fauna bentónica en el lago “ Zempoala ”, Morelos , México. *Ciencias y Mar* 4, 39–50.
- Reyes-Morales, F., 2013. Macroinvertebrados acuáticos de los cuerpos lénticos de la Región Maya, Guatemala. *Revista Científica* 23, 7–16.
- Roldán, G., Ramírez, J.J., 2008. *Fundamentos de limnología trópic*, 2a ed. Universidad de Antioquia, Medellin.
- Schiemer, F., 1982. Food dependence and energetics of freeliving nematodes. *Oecología* 54, 108–121. doi:10.1007/BF00541117
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1963. *The measurement theory of communication*, 1a ed. Illinois University press, Illinois.
- Silva, L.D., Amaral, V.C.S., Vinaud, M.C., Castro, A.M., Rezende, H.H.A., Santos, D.B., Bezerra, J.C.B., 2017. Changes in energetic metabolism of *Biomphalaria glabrata* (Mollusca , Planorbidae) in response to exogenous calcium. Brazil

- Journal Biology 77, 304–311.
- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- Solomon, C.T., Carpenter, S.R., Cole, J.J., Pace, M.L., 2008. Support of benthic invertebrates by detrital resources and current autochthonous primary production: Results from a whole-lake ¹³C addition. *Freshwater Biology* 53, 42–54. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01866.x
- Sosa, I., 2014. Comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del Parque Nacional Lagunas de Montebello. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Steel, R.G., Torrie, J.H., 1985. *Bioestadística: Principios y procedimientos*.
- Tod, S.P., Schmid-Araya, J.M., 2009. Meiofauna versus macrofauna: Secondary production of invertebrates in a lowland chalk stream. *Limnology and Oceanography* 54, 450–456. doi:10.4319/llo.2009.54.2.0450
- Vargas, M., 2016. Caracterización del seston en lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX.
- Villalpando, L.B., 2015. Uso de percepción remota para la estimación del índice trófico de las lagunas del Parque Nacional Lagunas de Montebello. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wallace, J.B., Webster, J.R., 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology* 41, 115–139. doi:10.1146/annurev.en.41.010196.000555
- Werlinger, C., Alveal, K., Romo, H., 2004. *Biología marina y oceanografía: conceptos y procesos*. Tomo II. Concepción: Gobierno de Chile, consejo nacional del libro y la lectura.
- Wetzel, R.G., 2001. *Limnology lake and river ecosystems*. Academic press, San Diego.

Williams, R., 1972. The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shell-gravels in relation to the available space. *Journal of Animal Ecology* 41, 623–646.

Younghun, P.D., 1990. The *Gyraulus* subgenus (Torquis: Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) in North America. Universidad de Michigan.

Anexo

Registro fotográfico de los macroinvertebrados bentónicos identificados de los lagos de Montebello, Chiapas.



Figura 7. Nematoda



Figura 8. Oligochaeta



Figura 9. Sialidae



Figura 10. Chironomidae



Figura 11. Chaoboridae



Figura 12. Hyallellidae



Figura 13. Ostrácoda



Figura 14. Sarcoptiformes



Figura 15. Bivalvia



Figura 16. Planorbidae



Figura 17. Planorbella sp.

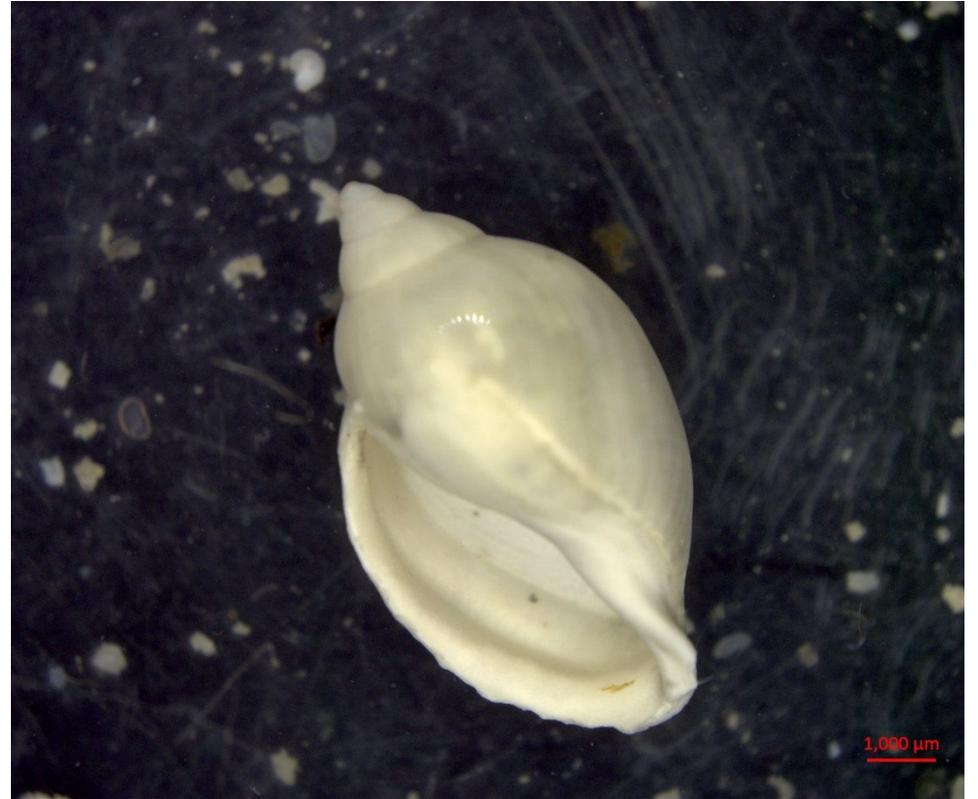


Figura 18. Physidae



Figura 19. *Aroapyrgus* sp.