



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

**ESTUDIO PALEOAMBIENTAL EN DOS LAGOS KÁRSTICOS DE LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO, DURANTE LOS
ÚLTIMOS ~500 AÑOS UTILIZANDO INDICADORES
BIOLÓGICOS Y GEOQUÍMICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

KARLA ZURISADAI RUBIO SANDOVAL

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DRA. LIGIA LUCINA PÉREZ CRUZ
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM

CD. MX. JUNIO, 2019



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

**ESTUDIO PALEOAMBIENTAL EN DOS LAGOS KÁRSTICOS DE LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO, DURANTE LOS
ÚLTIMOS ~500 AÑOS UTILIZANDO INDICADORES
BIOLÓGICOS Y GEOQUÍMICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

KARLA ZURISADAI RUBIO SANDOVAL

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO**
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: **DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO**
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DRA. LIGIA LUCINA PÉREZ CRUZ
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM

CD. MX. JUNIO, 2019

OFICIO CPCB/681/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 11 de marzo de 2019, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **RUBIO SANDOVAL KARLA ZURISADAI** con número de cuenta **309153126** con la tesis titulada **“ESTUDIO PALEOAMBIENTAL EN DOS LAGOS KÁRSTICOS DE LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO, DURANTE LOS ÚLTIMOS ~500 AÑOS UTILIZANDO INDICADORES BIOLÓGICOS Y GEOQUÍMICOS”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Vocal: DRA. BEATRIZ ORTEGA GUERRERO
Secretario: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
Suplente: DRA. MARGARITA ERNA CABALLERO MIRANDA
Suplente: DR. FRANK RAÚL GÍO ARGÁEZ

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 5 de junio de 2019.



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM por brindarme conocimiento y cultura a través de sus múltiples actividades.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado para realizar mis estudios de maestría durante el periodo 2017-2 a 2019-1 (CVU: 817439, No. de becario: 620259).

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por su beca otorgada para iniciar el presente estudio como parte del proyecto IA101515, titulado “Nuevas técnicas paleoambientales a partir de análisis combinado de quironómidos, ostrácodos e isótopos estables en la Selva Lacandona, Chiapas, México”, así como al proyecto IA100317 “Evaluación neo y paleoambiental en lagos kársticos de la Selva Lacandona y Quintana Roo” por el apoyo para cubrir gastos del trabajo de campo y laboratorio que completaron mi proyecto de tesis de maestría.

Al proyecto CONACYT 252148: “Impacto humano en lagos de media altura de la Selva Lacandona, norte de los Neotrópicos” por el financiamiento para realizar el trabajo de campo y diversos análisis que sin ellos el desarrollo de esta investigación hubiera sido imposible.

Finalmente, mi más sincero agradecimiento a mi tutora: Dra. Liseth Carolina Pérez Alvarado y a los miembros del comité tutor: Dr. Yohan Alexander Correa Metrio y Dra. Ligia Lucina Pérez Cruz por acompañarme en este proceso, por su tiempo y observaciones, mismas que enriquecieron esta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco a mi máxima casa de estudios, UNAM, universidad que con sus nobles estatutos ha permitido desarrollar mis estudios y con ella agradezco a todas las personas que hacen posible el mantenimiento del plantel en sus múltiples instancias brindando una educación de alta calidad. Así mismo, agradezco a los diferentes profesores que me acompañaron en esta etapa y a quienes les debo mi formación académica.

Hago extensiva mi gratitud a la Doctora Liseth Pérez y al Doctor Alexander Correa, gracias por compartirme su apoyo sin medida, gracias por ser un ejemplo, por la paciencia y por brindarme un espacio que fue como mi segundo hogar. Liseth, gracias por confiar en mí y motivarme para emprender cosas nuevas. Alex, gracias por tu guía a lo largo de todo este camino.

A las doctoras Ligia Pérez Cruz y Beatriz Ortega Guerrero por sus múltiples asesorías, por todo el tiempo que dedicaron para mejorar este proyecto. Por compartirme sin medida su extenso conocimiento y por permitirme explorar el campo de la geoquímica para mejorar la comprensión de los procesos paleoambientales.

A la Dra. María del Socorro Lozano García por su tiempo y observaciones para mejorar esta investigación, también por sus consejos y enseñanzas tanto en lo académico como en lo personal. Agradezco su confianza y su interés.

A la Dra. Margarita Caballero Miranda por sus atinados comentarios, correcciones, así como su tiempo y todas sus aportaciones para la culminación de esta tesis.

Al Dr. Frank Raúl Gío Argáez por compartir conmigo su conocimiento y contagiarme ese gusto por “la paleo”, por sus observaciones y su inestimable ayuda.

A la Dra. Edna Naranjo García y a la Colección Nacional de Moluscos del Instituto de Biología, UNAM, por su apoyo en la revisión de especímenes y validación de la identificación taxonómica de los gasterópodos. Del mismo modo, agradezco a la M. en C. Jazmín Aristeo Hernández por compartirme información bibliográfica útil que me permitió realizar la correcta identificación de dichos organismos. A la Dra. Antje

Schwalb y al “Institute of Geosystems and Bioindication” por su apoyo en la revisión de la identificación taxonómica de ostrácodos.

A la Ma. Berenit Mendoza Garfias y al laboratorio de Microscopía y Fotografía de Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM, por la toma de fotografías en el microscopio electrónico de barrido. Además, agradezco al Laboratorio de Geoquímica Ambiental del Instituto de Geología de la misma universidad, por permitirme realizar los análisis de elementos mayores y traza de las muestras de sedimento; especialmente al Dr. Francisco Martín Romero, Q. Astrid Vásquez Salgado y M. Sc. Luis Gerardo Martínez Jardines. Al laboratorio “Land Use and Environmental Change” de la universidad de Florada, EU, por sus servicios en el fechamiento de los núcleos.

Agradezco las asesorías y apoyo durante las estancias de investigación a la Dra. Antje Schwalb de la Universidad Técnica de Braunschweig, al Dr. Christoph Mayr de la Universidad Friedrich-Alexander de Erlangen y al Dr. Philipp Hoelzmann de la Universidad Freie en Berlín. Así mismo agradezco las múltiples recomendaciones del Dr. Mark Brenner del Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Florida y el apoyo incondicional del Dr. Felipe Franco-Gaviria del Instituto de Geología, UNAM.

Expreso mi agradecimiento a la Comunidad Lacandona de Nahá, en especial a Miguel García y a las personas que han estado involucradas en las campañas de campo. Especialmente, agradezco a mis amigos y compañeros de laboratorio que desde el inicio han mostrado interés en mi persona y trabajo, interés que sigue manifestándose a pesar de la distancia, así mismo, agradezco a Johannes Benjamin Bucker por su inestimable ayuda y compañía durante el trabajo de campo.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a la memoria de mis padres María de los Ángeles y Jorge, sé que la vida no nos permitió compartir mucho tiempo pero las enseñanzas duran para siempre, gracias por dotarme de fortaleza, sin ella no hubiera logrado nada.

A mis hermanos, Jonathan y Joel, gracias porque me han acompañado en todo momento, por entenderme, apoyarme y reconfortarme. Gracias por todo su amor, son mi motivo para seguir mejorando cada día.

A mi tía Abigail, gracias por ser mi segunda mamá, por orientarme y aconsejarme. Gracias por todo el apoyo incondicional y sin medida, por ser una mujer ejemplar e impulsarme a continuar con mi crecimiento profesional.

A mis tíos Marcos y Josué, agradezco su cariño, preocupación e interés en mi bienestar, gracias por los consejos de vida y porque a pesar de la eventual distancia sé que siempre estarán para mí.

A mis primos Camilo, Emiliano y Pamela, así como a mi tía Martha, gracias por tantas alegrías, consejos y por preocuparse por mi bienestar. Especialmente espero que a mis hermanitos les inspire cada logro en mi vida, que sepan que a veces las cosas requieren mucho esfuerzo pero si se hacen con pasión y empeño podrán alcanzar lo que se propongan.

A la familia Rabadán, gracias porque a pesar de todo lo que ha pasado nunca han dejado de motivarme, apoyarme y animarme a seguir adelante. Gracias por compartir momentos y alegrías, gracias por la invaluable estima. En especial, gracias a Baruch e Ilse que nunca han dejado de ser mis consejeros, cómplices y todo. Gracias por su inmenso cariño, gracias Ilse por siempre apoyarme con tus habilidades gráficas y gracias Baruch por recordarme lo fuerte que puedo ser aún en los escenarios más oscuros, por no dejar que pierda el rumbo, por levantarme cuando caigo y tener las palabras necesarias para que recupere la confianza, gracias por ser tan noble. Ojalá que ambos encuentren en mi persona la misma inspiración para salir adelante que yo veo en ustedes.

A Diana, gracias por todo tu apoyo durante mi estancia en Berlín, por tu compañía y tus consejos. Gracias por motivarme a seguir trabajando en lo que me gusta e impulsarme a soñar en grande sin importar lo complicado de las circunstancias.

Al #teamLis, gracias por los consejos en el ámbito académico y personal, por los buenos momentos y tantas risas. Espero que la vida los lleve tan lejos como sean sus metas y que nunca dejen de ser tan alegres y trabajadores. Dedico esta tesis de manera especial al miembro que sin ser estudiante es uno más de nosotros, a Johannes, gracias por tanto apoyo desde el inicio de este proyecto, gracias por ayudarme a obtener mis muestras en campo, gracias por las porras y motivación para acabar en tiempo y forma, gracias por el incondicional cariño y por apoyarme cuando más lejos estaba de casa, gracias porque sin importar la distancia y tiempo sigues al pendiente, por tratar de animarme cuando me vencen las angustias. Y porque con las cosas más simples hiciste más ameno este camino.

A la familia Bücken, gracias por su solidaridad, consejos y apoyo durante mis estancias, gracias por las porras y alegrías. Espero que la vida les siga llenando de muchas cosas buenas, tantas como el tamaño de su bondad.

A Rodrigo, gracias amigo porque siempre pude contar contigo sin importar que tu estés tan lejos y ocupado. Gracias por preocuparte por mi bienestar en todos los sentidos, por reconfortarme y compartirme todas tus experiencias. Gracias por tu amistad incondicional, te deseo lo mejor del mundo siempre.

A Montse, por tu compañía en las estepas finales y más difíciles de este proceso, gracias por confiar en mí y ser un apoyo. Espero que hayas encontrado la ayuda necesaria en mis asesorías, que sepas y nunca dudes de lo capaz que eres para realizar lo que te propongas.

A Alex, gracias por tus múltiples consejos y asesorías sin importar lo ocupado que estabas. Gracias por compartirme algo de tu vasto conocimiento. Admiro tu inteligencia, juicio y trabajo, espero algún día llegar a ser tan competente como tú.

Finalmente, a Lis, gracias por todo tu apoyo sin importar la hora y la distancia, porque escapabas de tus arduas labores para darme un consejo o asesoría. Gracias por interesarte en mi bienestar personal y académico, por impulsarme a desarrollar mi vocación científica y por ser un ejemplo. Gracias por el legado que dejaste en la universidad, por el conocimiento y las experiencias invaluableles. En pocas palabras: gracias por tanto.

Por ti y para ti, Cruz Sandoval Castro
“Lux, Pax, Vis”

ÍNDICE

	Pág.
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Introducción	4
1.2 Justificación	7
1.3 Objetivos	8
1.4 Preguntas de Investigación	9
1.5 Hipótesis	10
CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES	
2.1 Estudios actuales y paleoambientales de gasterópodos en la región Neotropical y en México	11
2.2 Estudios actuales y paleoambientales de ostrácodos en la región Neotropical y en México	13
2.3 Reconstrucciones paleoambientales de la edad Megalayense en la región Neotropical y en México	15
CAPÍTULO 3. ÁREA DE ESTUDIO	
3.1 Área de estudio	18
CAPÍTULO 4. METODOLOGÍA	
4.1 Trabajo de campo	21
4.2 Trabajo de Laboratorio	23
4.2.1 Litología	23
4.2.2 Control cronológico	23
4.2.3 Indicadores geoquímicos	23
4.2.4 Indicadores biológicos	24
4.2.5 Análisis estadísticos	24
CAPÍTULO 5. RESULTADOS	
5.1 Resultados del lago Metzabok	27
5.1.1 Características limnológicas	27
5.1.2 Registro de la fauna actual de moluscos del lago Metzabok	28
5.1.3 Litoestratigrafía	31
5.1.4 Modelo de edad	32
5.1.5 Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del Lago Metzabok	34
5.1.5.1 Análisis descriptivo de las variables geoquímicas	34
5.1.5.2 Registro geoquímico	35
5.1.6 Ensamble de bioindicadores	37
5.1.7 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)	42
5.1.8 Reconstrucción paleoambiental del lago Metzabok	45
5.2 Resultados del lago Nahá	46
5.2.1 Características limnológicas	46
5.2.2 Registro de la fauna actual de moluscos del lago Nahá	47
5.2.3 Litoestratigrafía	50

5.2.4 Modelo de edad	51
5.2.5. Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del Lago Nahá	53
5.2.5.1 Análisis descriptivo de las variables geoquímicas	53
5.2.5.2 Registro geoquímico	54
5.2.6 Ensamble de bioindicadores	56
5.2.7 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)	61
5.2.8 Reconstrucción paleoambiental del lago Nahá	64
CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN	
6.1 Características limnológicas de los lagos Metzabok y Nahá	65
6.2 Aspectos ecológicos de la comunidad actual de moluscos dulceacuícolas: Indicios sobre sus preferencias ecológicas	66
6.3 Características de las secuencias sedimentarias	69
6.4 Señales ambientales de los paleobioindicadores acuáticos	72
6.4.1 Gasterópodos	72
6.4.2 Ostrácodos	73
6.5 Historia ambiental de los lagos Metzabok y Nahá durante los últimos ~500 años	77
6.5.1 Metzabok	77
6.5.2 Nahá	79
6.6 Trascendencia Paleo-climática	82
CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES	
7.1 Conclusiones	84
7.2 Perspectivas futuras de las paleoreconstrucciones y del potencial de los Moluscos (Gastropoda) como bioindicadores de lagos kársticos	86
REFERENCIAS	87
ANEXO	99

LISTADO DE TABLAS

Tabla	Título	Pág.
Tabla 1.	Listado de muestras de sedimento recuperadas con draga Ekman en los lagos Metzabok y Nahá	21
Tabla 2.	Información de las secuencias sedimentarias cortas recuperadas en los lagos Metzabok y Nahá	22
Tabla 3.	Parámetros limnológicos básicos del lago Metzabok	27
Tabla 4.	Lista sistemática de los taxa de gasterópodos recolectados en el lago Metzabok	29
Tabla 5.	Abundancia relativa (%) de las especies de gasterópodos registrados en las muestras de sedimentos actuales en el lago Metzabok	30
Tabla 6.	Fechas superficiales del núcleo sedimentario del Lago Metzabok	32
Tabla 7.	Estadística descriptiva de las variables geoquímicas analizadas en la secuencia sedimentaria del lago Metzabok	34
Tabla 8.	Lista sistemática de los taxa de ostrácodos recolectados en el lago Metzabok	38
Tabla 9.	Parámetros limnológicos básicos del lago Nahá	46
Tabla 10.	Lista sistemática de los taxa de gasterópodos recolectados en el lago Nahá	48
Tabla 11.	Abundancia relativa (%) de las especies de gasterópodos registrados en las muestras de sedimentos actuales en el lago Nahá	49
Tabla 12.	Fechas superficiales del núcleo sedimentario del Lago Nahá	51
Tabla 13.	Estadística descriptiva de las variables geoquímicas analizadas en la secuencia sedimentaria del lago Nahá	53
Tabla 14.	Lista sistemática de los taxa de ostrácodos recolectados en el lago Nahá	57
Tabla A.	Generalidades de los elementos geoquímicos detectados mediante el análisis multielemental de las secuencias sedimentarias	99
Tabla B.	Usos comunes e interpretación de los indicadores geoquímicos utilizados en las reconstrucciones paleoambientales de los lagos Metzabok y Nahá	100
Tabla C.	Preferencias ecológicas de los paleobioindicadores identificados en los lagos Metzabok y Nahá	101

LISTADO DE FIGURAS

Figura	Título	Pág.
Figura 1.	Mapa de localización de los sitios con estudios paleoambientales durante el Holoceno tardío	17
Figura 2.	Climograma de la Selva Lacandona	18
Figura 3.	Mapa de localización de los lagos Nahá y Metzabok	19
Figura 4.	Secuencias sedimentarias de los lagos Metzabok (MET-16-I) y Nahá (NAH-16-II).	22
Figura 5.	Fauna actual de moluscos del lago Metzabok	30
Figura 6.	Perfil litológico del núcleo MET-16-I obtenido del Lago Metzabok	31
Figura 7.	Modelo de edad del registro sedimentario MET-16-I	33
Figura 8.	Representación del Análisis de Componentes Principales en el plano de correlación para las variables geoquímicas del lago Metzabok	35
Figura 9.	Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del lago Metzabok	36
Figura 10.	Lamina de bioindicadores fósiles del lago Metzabok	37
Figura 11.	Abundancias de las especies de ostrácodos (v/g) y gasterópodos (c/g) presentes en el lago Metzabok	40
Figura 12.	Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) de los bioindicadores del lago Metzabok	43
Figura 13.	Recambio ecológico en el lago Metzabok	44
Figura 14.	Reconstrucción paleoambiental del lago Metzabok	45
Figura 15.	Fauna actual de moluscos del lago Nahá	49
Figura 16.	Perfil litológico del núcleo NAH-16-II obtenido del Lago Nahá	50
Figura 17.	Modelo de edad del registro sedimentario NAH-16-II	52
Figura 18.	Representación del Análisis de Componentes Principales en el plano de correlación para las variables geoquímicas del lago Nahá	54
Figura 19.	Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del lago Nahá	55
Figura 20.	Lamina de bioindicadores fósiles del lago Nahá	56
Figura 21.	Abundancias de las especies de ostrácodos (v/g) y gasterópodos (c/g) presentes en el lago Nahá	59
Figura 22.	Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) de los bioindicadores del lago Nahá	62
Figura 23.	Recambio ecológico en el lago Nahá	63
Figura 24.	Reconstrucción paleoambiental del lago Nahá	64
Figura 25.	Migraciones de la ITCZ durante los últimos años de la edad Megalayense	71
Figura 26.	Modelo de distancias Euclidianas de los registros biológicos de los lagos Metzabok y Nahá.	76

RESUMEN

Los lagos kársticos Metzabok y Nahá se encuentran en una de las regiones más biodiversas del país, la Selva Lacandona en el estado de Chiapas. Investigaciones previas de la localidad, reflejan que esta zona es un complejo ambiental interesante en donde interactúan factores geográficos, atmosféricos y antrópicos. Por su localización, es altamente sensible a la variabilidad climática que deja su huella en los registros sedimentarios. Este trabajo presenta el primer estudio del sitio que reconstruye la historia paleoambiental de ambos lagos durante los últimos ~500 años. El presentar secuencias con cronologías cortas permitió incrementar la resolución de las interpretaciones e identificar fluctuaciones intercaladas de eventos de sequía y mayor humedad que se anteponen a un contexto generalizado de sequías prolongadas durante la edad Megalayense (antes Holoceno tardío). Las reconstrucciones se basan en un análisis multiproxy (geoquímica, gasterópodos y ostrácodos) de las secuencias sedimentarias. Además, los resultados revelan por primera vez información ecológica sobre la comunidad de gasterópodos actuales del sitio y su utilidad como paleobioindicadores, información que en general es escasa. Para ello, se recolectaron tres muestras de draga a diferentes profundidades y dos núcleos cortos de sedimento en cada lago. El registro de Metzabok posee una longitud de 46 cm con una edad basal estimada de ~346 años AP y el registro de Nahá con 60 cm de longitud corresponde a ~472 años AP. Las secuencias sedimentarias se analizaron a intervalos de 1 cm. Los resultados del registro geoquímico revelaron información acerca de la variabilidad climática y el efecto erosivo de las actividades antrópicas a través del transporte de elementos terrígenos (Ti y Fe). Por otra parte, el análisis ecológico de la comunidad actual de gasterópodos sugirió que la profundidad, salinidad y distribución de la vegetación acuática determinan principalmente su abundancia. Disponer de esta información fue de gran utilidad para el análisis paleoambiental. De este modo, los cambios en los ensambles de ostrácodos y gasterópodos se asocian principalmente con fluctuaciones en el nivel del lago y su conductividad. Las especies de gasterópodos *Physa* sp. y *Tryonia* sp. se registraron por primera vez Chiapas, en tanto que *Aroapyrgus petenensis* y *Cochliopina dulcensis* son nuevos registros para el país. Todas las especies de ostrácodos ya han sido identificadas en la localidad en previos estudios y son típicas de la fauna neotropical. La especie dominante de los ostrácodos fue *Cytheridella ilosvayi* y de los gasterópodos *Aroapyrgus* sp., indicadoras de aguas con profundidades ≤ 40 m y bajas conductividades, respectivamente. A pesar de las diferentes temporalidades de las secuencias y de las particularidades hidrológicas de cada lago (desiguales en profundidad, tamaño, elevación y dinámicas estacionales), ambos registros comparten tres señales que refuerzan la idea de la interacción de los ecosistemas y del clima como modulador del ambiente en escalas espacio temporales. Las primeras señales se suscitan en el año ~300 y ~200 AP, caracterizadas como periodos de sequía que

corresponden con el inicio y termino de la Pequeña Edad de Hielo, oscilación climática que propició pérdidas de cultivo y epidemias en todo el país. Además, ambos registros comparten la tendencia hacia condiciones de mayor humedad. Finalmente, los resultados de nuestro estudio sugieren que es preciso incrementar las investigaciones con temporalidades cortas y en zonas de distintas elevaciones para robustecer el entendimiento de las dinámicas climáticas que modulan las señales regionales, llámese Selva Lacandona, Sur de México o región neotropical, lo que a su vez optimizará la comprensión del sistema climático global.

ABSTRACT

The Metzabok and Nahá karst lakes are located in one of the most biodiverse regions of the country, the Lacandon Rainforest in Chiapas state. Previous research reflect that this area is an interesting environmental complex where geographic, atmospheric and anthropic factors interact. Because of its location, it is highly sensitive to the climatic variability that it is recorded in the sedimentary records. This work is the first study that reconstructs the paleoenvironmental history of both lakes during the last ~500 years. The studied sequences with short chronologies allowed increasing the resolution of the interpretations and identifying fluctuations of droughts and higher precipitation that precede a generalized period of droughts during the Megalayan age (known before as the late Holocene). The reconstructions are based on a multiproxy analysis (geochemistry, gastropods and ostracodes) of the sedimentary sequences. In addition, the results reveal for the first time information on the modern gastropod community of the site and its potential as paleobioindicators, information that generally is scarce. For this, three surface sediment samples were collected at different depths and two short sediment cores in each lake. The Metzabok record has a longitude of 46 cm with an estimated basal age of ~346 years BP and the Nahá record with 60 cm longitude corresponds to ~472 years BP. The sedimentary sequences were analyzed at 1 cm intervals. The results of the geochemical record revealed information about climatic variability and the erosive effect of anthropic activities through the transport of terrigenous elements (Ti and Fe). On the other hand, the ecological analysis of the actual community of gastropods suggested that the depth, salinity and distribution of aquatic vegetation mainly determine their abundance. Having this information was very useful for the paleoenvironmental analysis. Thus, changes in the ostracodes and gastropods assemblages are mainly associated with lake level fluctuations and its conductivity. The gastropod species *Physa* sp. y *Tryonia* sp. were recorded for the first time in Chiapas, while *Aroapyrgus petenensis* and *Cochliopina dulcensis* are new records for the country. All ostracode species have already been identified in the studied lakes and are typical neotropical fauna. The ostracode dominant species was *Cytheridella ilosvayi* and the gastropods *Aroapyrgus* sp., indicative of water depths ≤ 40 m and low conductivities, respectively. Despite the different sequence's temporalities and the hydrological particularities of each lake (unequal in depth, size, elevation and seasonal dynamics), both records share three signals that reinforce the idea of the ecosystem interactions and climate as modulator of the environment on temporal and space scales. The first signs are raised in the year ~ 300 and ~ 200 AP, characterized as periods of drought that correspond to the onset of, and the late Little Ice Age, climatic oscillation that led to crop losses and epidemics throughout the country. In addition, both records share the trend towards higher humidity conditions. Finally, the results of our study suggest that it is necessary to increase the studies with short temporalities and in zones of different elevations to strengthen the understanding of the climatic dynamics that modulate regional signals (Selva Lacandona, South of Mexico or neotropical region), which in turn will optimize the understanding of the global climate system.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción

Los sistemas acuáticos son sensibles a los cambios ambientales los cuales pueden ser causados por procesos naturales o ser el resultado de las actividades antrópicas. Estos cambios dejan una huella en el registro sedimentario que al ser estudiada permite reconocer la variabilidad ambiental (Williamson, 1998).

Actualmente se ha hecho un esfuerzo por identificar las modificaciones en los ecosistemas y así mejorar las estrategias de conservación. Los estudios paleoambientales a través del análisis de los sedimentos lacustres constituyen una herramienta eficaz para evaluar estos cambios en distintas escalas espacio-temporales (Smol, 1992).

Una de las épocas con cambios climáticos y ambientales relevantes para la comunidad científica es el Holoceno. Esta época inicia con el fin del último periodo glaciario y se caracteriza por condiciones principalmente cálidas y húmedas (Walker *et al.*, 2012). Recientemente el Holoceno se ha dividido en tres edades: Groenlandiense (11.7-8.3 ka AP), Norgripiense (8.3-4.2 ka AP) y Megalayense (de 4.2 ka AP a la actualidad) (ICS, 2018). Anteriormente, estas edades eran consideradas subperiodos del Holoceno y se denominaban Holoceno temprano, medio y tardío, respectivamente (Metcalf, 2000; Walker *et al.*, 2012).

Estudiar la edad Megalayense permite evaluar la relación de la evolución cultural del hombre con el ambiente (Rosenmeier *et al.*, 2004). En esta edad se han registrado cambios significativos en la vegetación debido a los efectos de la dinámica de ocupación humana y del clima (Leyden, 2002). Asimismo, diversos estudios reportan el impacto de las actividades antrópicas sobre los cuerpos de agua, un ejemplo es la investigación de Pérez *et al.* (2010a) quienes registran modificaciones en los niveles lacustres y en el estado trófico del lago Petén Itzá, Guatemala, relacionados con un incremento en los asentamientos ribereños, deforestación y cambios de uso de suelo.

Sin embargo, como no es posible medir directamente las variables ambientales y evaluar el impacto humano en el pasado, en los estudios paleoambientales se recurre al uso de indicadores (proxies) que se relacionan con los cambios del ecosistema. En este sentido, los microfósiles han jugado un papel importante en las reconstrucciones ya que las variaciones en el ambiente provocan que las asociaciones en las poblaciones de organismos se modifiquen según las preferencias ecológicas de cada especie (Jordan y Stickle, 2010). Dentro de los diferentes proxies que se han registrado en sedimentos lacustres kársticos, los gasterópodos y los ostrácodos se consideran excelentes paleobioindicadores (Strong *et al.*, 2008).

Los gasterópodos (Mollusca: Gastropoda) son moluscos que generalmente han sido utilizados para reconstruir ambientes locales y condiciones climáticas dado que proveen información para inferir cambios en las temperaturas, procesos de evaporación y niveles de productividad (Bonadonna *et al.*, 1999). Por su parte, los ostrácodos (Crustacea: Ostracoda) son crustáceos que presentan un amplio registro temporal y ambiental, lo que permite utilizarlos en la resolución de estudios paleoambientales donde son indicadores de cambios de temperatura, salinidad, profundidad y composición iónica (Pérez *et al.*, 2011; Charqueño, 2017).

Debido a la complejidad de las interacciones de los ecosistemas, conviene estudiar el mayor número de indicadores con el fin de obtener una visión más amplia y confiable de los eventos sucedidos (Jordan y Stickley, 2010). Así, además de los indicadores biológicos se recomienda utilizar indicadores geoquímicos. Estos indicadores proporcionan información sobre procesos de erosión e intemperismo (Roy *et al.*, 2006).

Las reconstrucciones paleoambientales en la región Neotropical con un enfoque multiproxy (combinación de varios indicadores) han permitido documentar fluctuaciones en los niveles lacustres, cambios en la estructura de las comunidades del lago y cambios de las comunidades vegetales adyacentes, lo que se traduce en cambios ambientales regionales que al ser comparados con otros estudios permiten tener una perspectiva del cambio global a través del tiempo (Pérez *et al.*, 2011).

Dentro de esta región, la Selva Lacandona en Chiapas, es un sitio propicio para realizar investigaciones paleolimnológicas ya que se considera una localidad biodiversa (Rzendowski, 2006) y posee una gran cantidad de lagos que mantienen el equilibrio ecológico de la región. Además, investigaciones previas consideran que el registro sedimentario cuenta con un gran potencial paleoambiental (Domínguez-Vázquez e Islebe, 2008; Vázquez-Molina *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2017). Sin embargo, debido a la temporalidad de estos estudios el conocimiento del efecto de los eventos climáticos más recientes es escaso.

La Pequeña Edad de Hielo (1350-1850 AD) es un evento climático reciente que se caracteriza por condiciones secas y frías. Este evento se ha relacionado con una disminución en la irradiación solar durante los mínimos de Spörer (1450-1540) y Maunder (1645-1715) (Bond *et al.*, 2001; Cuna *et al.*, 2014). En México, los efectos de la Pequeña Edad de Hielo se relacionan con pérdidas de cultivos y periodos de epidemias (Florescano *et al.*, 1980). No obstante, aún existen vacíos de información sobre su efecto en las tierras medias del país.

Con la finalidad de profundizar en el conocimiento de las dinámicas ambientales del sur de México y específicamente de la Selva Lacandona, esta investigación presenta una reconstrucción de los lagos Metzabok y Nahá durante los últimos ~500 años, a través del análisis combinado de (paleo) bioindicadores acuáticos e indicadores geoquímicos.

1.2 Justificación

Las rápidas fluctuaciones ambientales durante la última transición glaciario-interglaciario han sido el sujeto de numerosos estudios: Brenner *et al.* (2002), Hodell *et al.* (2008), Rosenmeier *et al.* (2002); Díaz *et al.* (2017), Franco (2014), Echeverría (2017), por mencionar algunos. No obstante, son pocas las investigaciones que evalúan los cambios ocurridos en los años más recientes (Hodell *et al.*, 2005; Caballero *et al.*, 2006; Hodell *et al.*, 2007; Cuna *et al.*, 2014; Caballero *et al.*, 2019). La resolución y la temporalidad de las secuencias cortas de los lagos Metzabok y Nahá proporcionan información novedosa que habilita la comprensión de las dinámicas hidrológicas y climáticas regionales durante los últimos años de la edad Megalayense.

Además, el análisis de estos registros sedimentarios favorece el entendimiento del sistema ambiental del país en un gradiente altitudinal ya que en México los estudios paleoambientales están principalmente focalizados en zonas de elevaciones altas (norte y centro del país) y bajas (Península de Yucatán) (Quiroz-Jiménez *et al.*, 2017; Lozano-García *et al.*, 1993; Ortega *et al.*, 2002; Leyden, 2002; Hodell *et al.*, 2001).

Consecuentemente, por su ubicación, la aportación de este estudio podría escalar en la comprensión de los procesos ambientales al nivel de la región neotropical. Sin dejar de mencionar que el sur de México es un sitio estratégico para percibir la variabilidad climática, debido a que está localizado justo al límite norte de la Zona Intertropical de Convergencia y se ve afectado tanto por las variaciones en la masa de agua cálida del Atlántico como por los eventos ENSO; forzadores climáticos que juegan un control significativo sobre la precipitación local (Bernal *et al.*, 2010).

Por otra parte, los lagos Metzabok y Nahá respaldan la economía local, al mismo tiempo que sustentan el equilibrio ecológico de dos grandes áreas de protección de flora y fauna, sin embargo, se desconoce su dinámica hidrológica. Por ello, este estudio presenta información que contribuye al conocimiento paleo-limnológico de ambas cuencas a través de un análisis multiproxy, característica que presenta una ventaja al intentar comprender las complejas interacciones ambientales.

Finalmente, esta investigación es pionera en reportar los registros de la comunidad de gasterópodos en el área de estudio, lo que a su vez revela información sobre su potencial como bioindicadores de lagos kársticos. Información que puede ser útil para el entendimiento e interpretación de futuros estudios paleoambientales.

1.3 Objetivos

Objetivo General:

Reconstruir la historia paleoambiental de los lagos Metzabok y Nahá de la Selva Lacandona durante los últimos ~500 años a través del análisis de la comunidad de ostrácodos, gasterópodos y propiedades geoquímicas de sus registros sedimentarios.

Objetivos particulares:

- Analizar la diversidad de las comunidades actuales de gasterópodos en los cuerpos lacustres y evaluar cualitativamente su relación con los atributos ambientales.
- Identificar los patrones de cambio ambiental implícitos en las variaciones de los indicadores geoquímicos de ambas secuencias sedimentarias.
- Evaluar la señal ambiental de los diferentes ensambles de paleobioindicadores durante los últimos años del Holoceno.
- Determinar la relación entre las señales de los proxies geoquímicos y biológicos de ambos registros cortos y evaluar su correlación con las señales ambientales locales y regionales previamente descritas para la edad Megalayense.

1.4 Preguntas de investigación

El presente estudio está orientado hacia la interpretación de la variabilidad ambiental en el pasado, para ello es preciso entender la relación entre los forzadores ambientales externos, las dinámicas lacustres y sus registros. En este sentido, se pretenden responder las siguientes preguntas básicas:

1. ¿Cuál es la estructura actual de la comunidad de gasterópodos de ambos lagos y cómo se relacionan con los parámetros ambientales?
2. ¿Cómo ha sido la variabilidad de los registros geoquímicos y a qué factores ambientales se asocia?
3. ¿Cómo han cambiado los ensambles de los proxies biológicos (ostrácodos y gasterópodos) en ambos registros y cuál es la señal ambiental que ellos indican?
4. ¿Cómo se relacionan las historias paleoambientales de los lagos Metzabok y Nahá inferidas a partir del análisis multiproxy y cuál es su correspondencia con las tendencias locales y regionales previamente descritas?

1.5 Hipótesis

- I. Derivado de las características particulares de cada cuenca lacustre las comunidades de gasterópodos serán diferentes en términos de composición, abundancia y distribución. Sin embargo, se espera que la profundidad y la productividad sean los factores que determinen la estructura de las comunidades actuales.
- II. Se hipotetiza que durante los últimos años exista una mayor presencia de elementos terrígenos relacionados con una mayor disponibilidad de humedad en la región lacandona. Esto se podría traducir en cambios en los niveles lacustres controlados por factores climáticos y por las características hidrológicas específicas de cada lago.
- III. De acuerdo con las preferencias ecológicas identificadas para cada grupo biológico se estima que cambios en la profundidad y conductividad durante los últimos 500 años sean las variables que determinen los ensamblajes ecológicos. Además, los gasterópodos podrán indicar momentos de cambios en el estado trófico de los lagos.
- IV. Los registros de los lagos Metzabok y Nahá presentarán tendencias diferentes relacionadas con las dinámicas específicas de cada cuenca, a pesar de ello, se espera que las señales coincidan en momentos de cambios climáticos abruptos. Estas tendencias climáticas coincidirán con las señales locales y regionales archivadas en otros registros lacustres.

2. ANTECEDENTES

2.1 Estudios actuales y paleoambientales de gasterópodos en la región neotropical y en México

Los gasterópodos se encuentran entre los bioindicadores macroscópicos más comúnmente hallados en los cuerpos de agua continentales, sin embargo, grandes áreas de México y de la región Neotropical, presentan vacíos de información taxonómica y ecológica, tal vez derivado de la complejidad de su estudio.

Naranjo (2003), hace una revisión de las investigaciones ecológicas, biogeográficas y conductuales de gasterópodos dulceacuícolas de México. Señala que existen 16 familias registradas para el país e indica que estos invertebrados pueden ser indicadores de contaminación química y de cambios en la productividad de los ambientes acuáticos continentales.

La mayoría de los estudios de la malacofauna epicontinental, hacen referencia a aspectos taxonómicos y de distribución geográfica. Pilsbry (1920) presenta una revisión taxonómica de las especies presentes en México y Centro América en donde reporta los géneros *Cochliopa*, *Helicina*, *Thysanophora* y *Eutrochatella*, siendo el primero el más ampliamente distribuido. Por otra parte, Covich (1976) realiza un estudio de la diversidad de moluscos en el lago Petén, Guatemala, en donde las especies más abundantes fueron *Tryonia exigua* y *Cochliopina infundibulum*. Recientemente Thompson (2011) presenta un listado de las especies reportadas para la región de México y Centro América, el autor menciona la existencia de 1502 especies nativas y 20 especies introducidas.

Cabe mencionar el estudio realizado por Avendaño *et al.* (2010) quienes presentan aspectos de distribución y abundancia de las especies de moluscos gasterópodos terrestres y dulceacuícolas en el área focal Ixcán, Chiapas. En dicho artículo los autores reportan 35 especies, de las cuales sólo 6 son dulceacuícolas (*Pachychilus schumoi*, *P. indiorum*, *Melanoides tuberculata*, *Pomacea flagellata*, *Aroapyrgus* sp.1 y *Aroapyrgus* sp. 2). No obstante, el número de individuos de estas seis especies suman el 65 % del total, lo cual indica que a pesar de la mayor diversidad de gasterópodos terrestres, los dulceacuícolas son más abundantes en esta región.

En el panorama de las reconstrucciones paleoambientales el conocimiento sobre los moluscos continentales fósiles es fragmentado y escaso, restringido a unos pocos estudios para México, Guatemala, Argentina y Chile (Hodell *et al.*, 1995; Curtis *et al.*, 1998; Bonadonna *et al.* 1999; Jones *et al.* 2002; Álvarez *et al.*, 2015). La mayoría de los estudios hacen referencia a la isotopía de las conchas y existen pocos que analicen su ecología (De Francesco *et al.*, 2007; 2013).

En México existen dos estudios (Guerrero-Arenas *et al.*, 2013 y Czaja *et al.*, 2014) que, si bien su principal aporte es el registro y la descripción taxonómica de los moluscos dulceacuícolas de las secuencias sedimentarias, al presentar detalles sobre la distribución y hábitos ecológicos de las especies, estas investigaciones ofrecen las bases de una reconstrucción paleoambiental.

Guerrero-Arenas *et al.* (2013), presenta un análisis de los diversos ensamblajes malacológicos de dos localidades en la Mixteca Alta Oaxaqueña durante el Pleistoceno tardío. Los autores identifican 10 taxa de gasterópodos que sumados a la información litológica de los sedimentos, les permite determinar el ambiente de depósito de las áreas estudiadas, así concluyen que la primera localidad era una zona con un río meandriforme que durante ciertos periodos presentaba estanques temporales. En tanto que la segunda localidad fue asociada con una llanura de inundación.

Finalmente, Czaja *et al.* (2014) estudian la malacofauna holocena de los restos de un ecosistema acuático en el Valle de Sobaco, Coahuila, México. Reportan que el registro de especies de esta localidad muestra grandes similitudes con las recientes comunidades acuáticas del sitio Cuatro Ciénegas en Coahuila, esto sugiere que ambos valles presentaron cambios similares durante el Holoceno.

2.2 Estudios actuales y paleoambientales de ostrácodos en la región neotropical y en México

Los trabajos actuales sobre ostrácodos han resultado una fuente importante para el conocimiento de la diversidad de crustáceos dulceacuícolas, su taxonomía y su ecología, lo que ha permitido resaltar su utilidad como bioindicadores de cambios ambientales.

En la región neotropical, se han realizado estudios en países como Guatemala, Nicaragua, Colombia, Argentina y Chile (Pérez *et al.*, 2017). Un ejemplo de investigaciones recientes en esta región es el trabajo realizado Pérez *et al.* (2012) quienes analizan la distribución de los ostrácodos en un gradiente altitudinal en Guatemala. Sus resultados indican que existen numerosas especies con diferentes rangos de tolerancia a los factores ambientales, siendo la temperatura y las propiedades químicas del agua las de mayor efecto.

En México, entre los trabajos pioneros se encuentran las investigaciones de De Saussure (1858), Furtos (1936) y Tressler (1954); todos ellos dedicados a realizar revisiones taxonómicas y presentar información de las preferencias ecológicas de las especies dulceacuícolas en diversos lagos de México en los estados de Veracruz, Yucatán y Michoacán, respectivamente.

Más tarde, Hernández *et al.* (2010) presentan los aspectos ecológicos de la comunidad de ostrácodos y otros crustáceos bentónicos, en un lago de tierras altas de la república mexicana (Alchichica, Puebla) siendo los ostrácodos los más frecuentes y abundantes. En tanto que, Cohuo (2012) hace una revisión taxonómica (morfológica y molecular) en diferentes cuerpos de agua del centro y sur de México. Este estudio reporta 69 morfotipos de los cuales 19 tienen el potencial de ser nuevas especies.

Caballero *et al.* (2013) presentan un análisis ecológico de la comunidad de ostrácodos del lago Santa María del Oro. Su estudio revela que los ostrácodos son más diversos y abundantes en áreas litorales con vegetación densa. Además, especies como *Darwinula stevensoni* y *Candona patzcuaro* son dominantes en ambientes con un gran contenido de materia orgánica, característica que suele ser desfavorable para el grupo.

Por otra parte, las paleo-reconstrucciones en México y en la región neotropical que incluyen a los ostrácodos como bioindicadores documentan principalmente fluctuaciones en los niveles lacustres y cambios en la conductividad. Estudios como los de Curtis *et al.* (1998); Brenner *et al.* (2002) y Hodell *et al.* (2005) se han dedicado a analizar estos cambios a través de las propiedades isotópicas de las valvas, en tanto que estudios como los de Pérez *et al.* (2010a; 2011), entre otros, se enfocan en los aspectos ecológicos de las especies.

En México, Rodríguez-Ramírez *et al.* (2015) reconstruyen la variabilidad climática y el impacto humano de Mesoamérica occidental durante los últimos 2000 años a través un análisis multiproxy de la secuencia sedimentaria del lago Santa María del Oro. En este estudio los ostrácodos indicaron eventos de intensa evaporación asociados a un ambiente somero con poca escorrentía superficial.

Finalmente, en la Selva Lacandona, Díaz *et al.* (2017) presentan una reconstrucción basada en el análisis de ostrácodos tanto fósiles como actuales. Los resultados de este estudio señalan que las fluctuaciones en los niveles del lago ocurridos durante el Holoceno (~7600 años) determinaron el ensamble de especies de ostrácodos. De este modo, especies como *Cytheridella ilosvayi* y *Pseudocandona* sp. presentaban abundancias elevadas en periodos donde el nivel del lago era más superficial (<40 m), en tanto que elevadas abundancias de *Cypria* sp. indicaban un incremento en la profundidad (~60 m).

2.3 Reconstrucciones paleoambientales de la edad Megalayense en la región neotropical y en México

Los cambios ambientales globales ocurridos durante los últimos años, como las fluctuaciones climáticas, las modificaciones en la cobertura vegetal y el proceso acelerado de eutrofización de los cuerpos de agua, han fomentado el desarrollo de múltiples investigaciones que analizan los registros sedimentarios del Holoceno con el fin de estudiar sus causas y efectos (Metcalf *et al.*, 2000; Caballero *et al.*, 2010; Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Franco, 2014).

Como se mencionó anteriormente, en junio del 2018 la Comisión Internacional de Estratigrafía (ICS, por sus siglas en inglés) dio a conocer la formal subdivisión del Holoceno, época en la cual se incluyen tres edades que fueron definidas de acuerdo con los análisis de diferentes secuencias sedimentarias, espeleotemas y núcleos de hielo (ICS, 2018). La temporalidad de este estudio nos ubica en la edad Megalayense (4.2 ka AP a la actualidad), sin embargo, las investigaciones anteriores a esta nueva clasificación estratigráfica hacen referencia al Holoceno tardío, con la finalidad de respetar la terminología original de dichos trabajos en este apartado se hará referencia a este subperiodo sobrentendiendo que actualmente corresponde a la edad Megalayense.

Los estudios paleoambientales del Holoceno tardío en la región neotropical reflejan tendencias climáticas que varían entre periodos de mayor y menor humedad durante los últimos ~4000 años (Curtis *et al.*, 1996). Sin embargo, los periodos de sequía han generado un gran impacto en los ecosistemas y en las dinámicas de las sociedades, Mueller *et al.* (2009) demuestran que durante el periodo comprendido entre ~4500 a 3000 años AP, las condiciones de sequía tuvieron un gran impacto en la cobertura forestal al norte de Guatemala. Estas condiciones climáticas sumadas a una creciente actividad agrícola promovieron un ambiente hostil para las civilizaciones mesoamericanas (Gío-Argáez *et al.*, 1994; Curtis *et al.*, 1998; Stahle *et al.*, 2011).

Los eventos de sequía, la degradación de los ecosistemas y las consecuencias sociales son condiciones recurrentes desde el Clásico tardío (600 a 800 AD) hasta tiempos más recientes y se han observado en distintas regiones de México (Florescano *et al.*, 1980). Al oriente del país en la región de los Tuxtlas, Caballero *et al.* (2006) reportan que entre 1785 a 1865 se da una reducción en la disponibilidad de humedad regional que provoca una disminución del nivel del Lago Verde. Más tarde, en 1963 el registro palinológico sugiere un incremento en la actividad agrícola que tuvo un efecto en la composición de la vegetación circundante y que aumentó la productividad del lago.

En la parte occidental de México (Lago Santa María del Oro), los registros biológicos (diatomeas, ostrácodos) y geoquímicos (Ti, Ca/Ti) sugieren dos eventos

secos (1400-1550 y 1690-1770) que corresponden con los efectos iniciales y tardíos de la Pequeña Edad de Hielo (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2015). Este último periodo coincide con los registros del centro del país en el lago La Luna en el Nevado de Toluca, donde Cuna *et al.* (2014) mencionan que el episodio de 1660 a 1760 AD fue el más frío y seco de la región, periodo que corresponde con el Mínimo de Maunder en la actividad solar. Su registro de cladóceros también sugiere un periodo menos frío, pero igualmente seco (~1810-1821 AD) que según los registros históricos provocó pérdidas de cultivos. Según Metcalfe *et al.* (2010), el centro de México se ha caracterizado por periodos severos de sequía durante los últimos 500 años.

Los efectos de la Pequeña Edad de Hielo también son descritos por Hodell *et al.* (2005) al sur del país en la Península de Yucatán donde los isótopos de $\delta^{18}\text{O}$ revelan que el clima se volvió más seco entre 1400 y 1500 AD. En Chiapas, Domínguez-Vázquez e Islebe (2008) señalan que los cambios en las condiciones ambientales de la localidad están asociados principalmente al cambio en el régimen de precipitación que ocasiona severos eventos de sequía, aunque no se puede descartar el efecto del impacto humano. Recientemente, Caballero *et al.* (2019) reportan los efectos de actividades humanas como la deforestación en la cuenca del lago Balamtetik. Los autores sostienen que los cambios en el uso de suelo y la reforma agraria que comenzó en 1940 promovieron la erosión y en consecuencia la eutrofización del lago.

Específicamente en la Selva Lacandona, Vázquez-Molina *et al.* (2016) presentan una reconstrucción paleoambiental multiproxy (cladóceros fósiles y geoquímica), en donde se muestra un incremento en la humedad regional desde los últimos ~1600 años hasta el presente que se antepone a las sequías del resto del país. Según los autores, estas condiciones se relacionan con un incremento de la insolación durante la estación seca lo que facilita la advección del vapor de agua y su precipitación en la región. De acuerdo con el registro de polen del lago Ocotlito este incremento en la humedad y la reducción en las actividades humanas en el área ha permitido una recuperación forestal en los últimos 500 años (Franco, 2014).

Finalmente, Echeverría (2017) menciona que, a pesar de los periodos secos durante el Holoceno tardío en la localidad lacandona, las condiciones húmedas se mantuvieron gracias a factores climáticos como la posición norte de la Zona Intertropical de Convergencia, el incremento en la insolación durante la estación seca y la mayor actividad de El Niño, así como por la orografía de la región.



Figura 1. Mapa de localización de los sitios con estudios paleoambientales durante el Holoceno tardío. 1. Punta Laguna, Península de Yucatán (Curtis *et al.*, 1996); 2. Petén Itzá, Guatemala (Mueller *et al.*, 2009); 3. Pantano de Cobweb, Belice (Gio-Argáez *et al.*, 1994); 4. Petén Itzá, Guatemala (Curtis *et al.*, 1998); 5. Barranca de Amealco, Querétaro (Stahle *et al.*, 2011); 6. Lago Verde, Los Tuxtlas, Veracruz (Caballero *et al.*, 2006); 7. Lago Santa María del Oro, Nayarit (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2015); 8. Lago La Luna, Nevado de Toluca (Cuna *et al.*, 2014); 9. Lago Juanacatlán, Jalisco (Metcalf *et al.* 2010); 10. Lago Aguada X'caamal, Península de Yucatán (Hodell *et al.*, 2005); 11. Lago Nahá, Selva Lacandona, Chiapas (Domínguez-Vázquez e Islebe, 2008); 12. Lago Balamtetik, Montebello, Chiapas (Caballero *et al.*, 2019); 13. Lago Lacandón, Selva Lacandona, Chiapas (Vázquez-Molina *et al.*, 2016); 14. Lago Ocotolito, Selva Lacandona, Chiapas (Franco 2014) y 15. Lago Amarillo, Selva Lacandona, Chiapas (Echeverría 2017).

3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 Área de estudio

La Selva Lacandona se ubica en el estado de Chiapas, México, entre los municipios de Las Margaritas, Altamirano, Ocosingo y Palenque, y los municipios recientemente formados de Maravillas, Tenejapa, Marqués de Comillas y Zamora Pico de Oro. De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1973), el clima de la región es cálido sub-húmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 21.8 °C, en tanto que la precipitación media anual es de 1,932 mm, distribuidos en dos periodos: el periodo de lluvias (junio-diciembre) donde se da el 92 % de la precipitación y el periodo de secas (enero-mayo) con el 8 % restante (Figura 2).

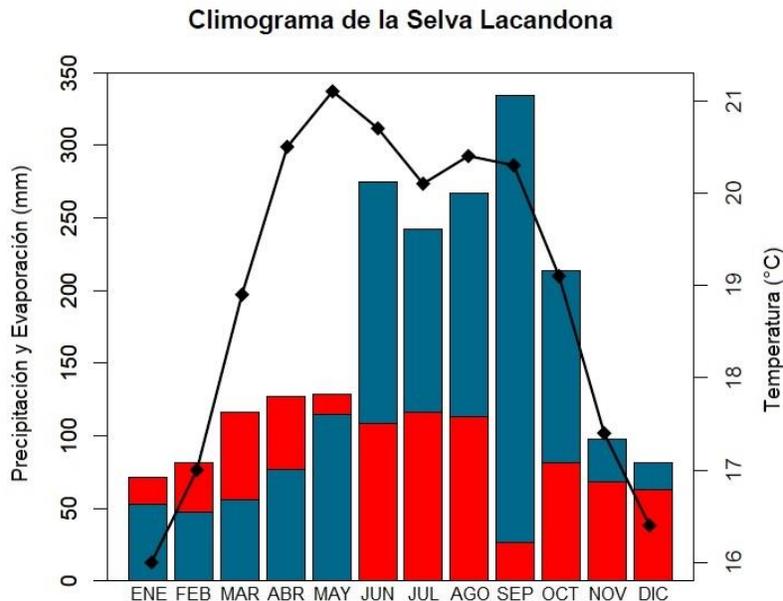


Figura 2. Climograma de la Selva Lacandona basado en los datos de la estación meteorológica Abasolo del municipio de Ocosingo para el periodo 1981-2010. Las barras azules representan la precipitación mensual promedio, las barras rojas representan la evaporación y la línea negra la temperatura promedio. Fuente: Servicio Meteorológico Nacional.

Dentro de la Selva Lacandona se encuentra las Áreas de protección de Flora y Fauna Metzabok y Nahá fundadas en 1998 (CONANP, 2003). El área natural protegida de Metzabok cuenta con 3,330 ha y Nahá con 3,920 ha, ambas áreas forman parte de una de las regiones de mayor biodiversidad del país y mantienen un reservorio lacustre que es considerado un humedal de importancia internacional ante RAMSAR (sitio No. 1331) (Figura 3).



Figura 3. Mapa de localización de los lagos Metzabok y Nahá dentro de las Áreas de Protección de Flora y Fauna Nahá y Metzabok, respectivamente. Selva Lacandona, Chiapas, México.

Los lagos Metzabok y Nahá forman parte de dos complejos hídricos diferentes que mantienen una conexión entre sí a través del río Nahá (CONANP, 2006). El primero de ellos es el sistema lagunar Metzabok compuesto por veintiún lagunas y el sistema Nahá por nueve, estos complejos forman parte de la subcuenca del río Lacantún que cuenta con una superficie de captación de 11, 050 ha (INEGI, 1985).

Metzabok es un cuerpo de agua extenso que cuenta con un área aproximada de 77. 35 ha localizado en las coordenadas 17°7'48" N y 91°38'4" W. Se encuentra a una altitud de 550 msnm y presenta una profundidad máxima de 25 m. Durante el periodo de lluvias queda interconectado con el lago T'zi BaNá (junio 2017; Pérez, com. Personal).

Nahá se localiza en las coordenadas 16°58'35" N y 91°34'46" W, a una altitud de 832 msnm, presenta un área aproximada de 56. 91 ha y cuenta con una profundidad

máxima de 50 m (Domínguez-Vázquez e Islebe, 2008). El nivel de agua de este lago varia muy poco entre la temporada seca y húmeda (CONANP, 2006).

En cuanto a la geología, las cuencas de los lagos Metzabok y Nahá se han formado principalmente por el efecto del agua en la disolución de las rocas calcáreas del Cretácico superior, compuestas esencialmente por calizas derivadas del depósito de carbonatos en plataformas marinas (Mülleried, 1957). Asimismo, se presentan rocas sedimentarias (lutitas y areniscas) que tuvieron su origen a partir de detritos continentales en el Eoceno (Padilla-Sánchez, 2007).

4. METODOLOGÍA

4.1 Trabajo de campo

En julio del 2016 se realizó la colecta de campo en la Selva Lacandona, Chiapas, lugar donde se encuentran los lagos Nahá y Metzabok. En cada lago se obtuvieron datos limnológicos básicos con una sonda multiparamétrica YSI-EXO I que mide variables *in situ* (oxígeno disuelto, pH, conductividad eléctrica, temperatura, profundidad), además se midió la transparencia del agua con un disco de Secchi.

Como no existe información taxonómica de los gasterópodos actuales en la zona de estudio, fue necesario recolectar sedimentos superficiales en ambos lagos con una draga Ekman. Se obtuvieron tres muestras a diferentes profundidades por cada lago (Tabla 1), se fijaron con etanol al 96 %, se etiquetaron y posteriormente se refrigeraron.

Tabla 1. Listado de muestras de sedimento recuperadas con draga Ekman en los lagos Metzabok y Nahá, Selva Lacandona.

Muestra	Lago	Profundidad (m)
ME16- L1	Metzabok	0.5
ME16- <10	Metzabok	7
ME16- >10	Metzabok	13
NA16- L1	Nahá	0.5
NA16- <10	Nahá	5.7
NA16- >10	Nahá	10.2

Para obtener las secuencias sedimentarias, en cada lago se tomaron las medidas de profundidad con un profundímetro portátil sumergible y se seleccionó el punto más adecuado para la extracción de los núcleos de sedimento (Tabla 2). La extracción se realizó mediante el uso de un nucleador de gravedad Uwitec con martillo. Una vez extraído el tubo con el sedimento éste se encapsuló rápidamente con tapas de plástico para evitar pérdidas y se etiquetó. Las secuencias fueron trasladadas al lugar de trabajo dentro de la misma comunidad y ahí fueron seccionadas longitudinalmente. Sobre los sedimentos expuestos se realizó un registro fotográfico (Figura 4) y se describió cualitativamente la litología (color, textura, presencia de materia orgánica y presencia de moluscos). Después, los núcleos de sedimento fueron seccionados cada centímetro, los cuales se depositaron en bolsas de plástico Whirl-pak que a su vez fueron etiquetadas y conservadas en refrigeración hasta su traslado al Laboratorio de Paleocología, Paleoclimatología y Cambio Climático del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), para ser nuevamente almacenadas a una temperatura de 5 °C.

Tabla 2. Información de las secuencias sedimentarias cortas recuperadas en los lagos Metzabok y Nahá, Selva Lacandona.

Lago	Núcleo	Coordenadas	Profundidad (m)	Longitud del núcleo (cm)
Metzabok	MET-16-I	16.9856459 N 91.592173 W	10	46
Nahá	NAH-16-II	17.1300126 N 91.63571 W	10	60

MET-16-I



NAH-16-II



Figura 4. Secuencias sedimentarias de los lagos Metzabok (MET-16-I) y Nahá (NAH-16-II).

4.2 Trabajo de Laboratorio

4.2.1 Litología

En el laboratorio se realizó una descripción estratigráfica más detallada de las secuencias sedimentarias en términos de color utilizando una tabla de Munsell (Munsell, 1975) y reacción al HCl como indicador del contenido de carbonatos.

4.2.2 Control cronológico

Las cronologías de ambos núcleos se basaron en la actividad de los isótopos ^{210}Pb y ^{137}Cs . Para ello, fue necesario analizar 10 muestras de los primeros 20 centímetros de cada secuencia, cada muestra combinaba sedimento de dos centímetros continuos. Este proceso se realizó en el laboratorio "Land Use and Environmental Change" de la universidad de Florida, EU. La cronología de ^{210}Pb se calculó usando el modelo de tasa de suministro constante (CRS por sus siglas en inglés). El perfil de actividad de ^{137}Cs concordó con la cronología de ^{210}Pb ; el ^{137}Cs es un radioisótopo que se relaciona con las pruebas nucleares realizadas desde 1945 (Ritchie y McHenry, 1975) y al ser rápidamente fijado por las partículas de los sedimentos es un buen trazador cronológico (Bernal *et al.*, 2010a).

Para desarrollar los modelos de edad-profundidad, cinco fechas calculadas de ^{210}Pb para el lago Metzabok y siete para el lago Nahá, además de las fechas respectivas asociadas a los picos de radiocesio fueron incluidas en el programa bayesiano R-BACON (Blaauw y Christen, 2011) con la finalidad de modelar las tasas de sedimentación a lo largo de ambas secuencias y estimar una fecha basal. A pesar de la magnitud del error de las fechas estimadas, las edades calculadas con el programa concuerdan con el modelo de edad del núcleo del lago Nahá descrito por Domínguez-Vázquez e Islebe (2008).

4.2.3 Indicadores geoquímicos

Para realizar el análisis de los indicadores geoquímicos, se submuestrearon 4 cm^3 a una resolución de 1 cm y se secaron en el horno a $105\text{ }^\circ\text{C}$ durante 24 hrs (Heiri *et al.*, 2001). El sedimento seco fue pulverizado y posteriormente se realizó el análisis multielemental. Este análisis consistió en la medición de elementos mayores y traza en las muestras de sedimento seco a través de un Analizador de Fluorescencia de Rayos X (FRX) NITON XL3t-Thermo Scientific. Esta técnica consiste en la emisión de rayos X característicos de cada átomo cuando son excitados por radiación electromagnética (Boyle, 2000). Así, los diferentes elementos químicos presentes en la muestra sedimentaria son detectados y cuantificados.

4.2.4 Indicadores biológicos

Para conocer la diversidad de los gasterópodos en los lagos estudiados se analizaron 10 cm³ de sedimento de las muestras de dragas bajo microscopio estereoscópico a diferentes aumentos, se separaron los gasterópodos observados y se identificaron con ayuda de literatura especializada (Burch y Cruz-Reyes, 1987; Bouchet y Rocroi, 2005; Thompson, 2011).

Para los ostrácodos se utilizó información taxonómica ya disponible como: Pérez *et al.*, 2010b; 2011; Díaz, 2015 y Cisneros, 2017.

Para realizar el análisis de los paleobioindicadores lacustres, ambas secuencias fueron submuestreadas, de cada sección de sedimento húmedo (1 cm) se pesó 1 g el cual fue tamizado utilizando una malla de 63 µm de abertura; se recuperó la muestra acumulada en la parte superior del tamiz y se observó al microscopio estereoscópico Olympus SZX7 a diferentes aumentos. De cada muestra, se extrajeron las conchas de los moluscos y las valvas de los ostrácodos con ayuda de un pincel fino. Una vez extraídas fueron colocadas en placas micropaleontológicas siendo contabilizadas y separadas por especie.

La identificación taxonómica de ambos grupos se basó en las características morfológicas de las conchas y valvas respectivamente; se observó el tamaño, forma y ornamentación. En el caso de los gasterópodos, se utilizó como referencia la literatura antes mencionada y para los ostrácodos la literatura fue la siguiente: Pérez *et al.* (2010b; 2011), Karanovich (2012), Cohuo *et al.* (2012), así como los registros de los lagos Ocotulito (Díaz, 2015) y T'zi BaNá (Cisneros, 2017) de la Selva Lacandona. Posteriormente, se tomaron fotografías en un Microscopio Óptico de Barrido de las valvas de ostrácodos para la validación de las especies, este proceso no fue necesario para el caso de los moluscos debido a que su tamaño permitió observar las ornamentaciones y características de importancia taxonómica de las conchas.

4.2.5 Análisis estadísticos

Se calculó la media y el intervalo de confianza del 95 % para las variables geoquímicas y se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA siglas en inglés) con la finalidad de conocer de manera preliminar sus relaciones.

El PCA es un método de ordenación indirecto y descriptivo cuyo objetivo es representar las variables a lo largo de un número reducido de ejes ortogonales (componentes principales). Estos ejes, son el conjunto de combinaciones lineales de las variables originales (en este caso, concentraciones elementales) que maximizan la varianza explicada por los datos (Legendre y Legendre, 1998). De este modo, el PCA proporciona la información necesaria para comprender el papel de las variables

originales en la formación de los componentes principales y muestra las relaciones entre las variables en un espacio reducido.

Para realizar la representación gráfica del PCA se consideró el criterio de Broken Stick por medio del cual se determinaron los componentes a incluir; este criterio conserva los componentes que explican más varianza de lo que se esperaría al dividirla aleatoriamente. Al final, el gráfico del PCA permitió describir las relaciones entre las variables involucradas en él. Cada variable se asoció a un vector, cuya magnitud representa su importancia relativa en términos de la variabilidad representada por la ordenación. El ángulo formado entre los vectores muestra la asociación que existe entre las variables. Vectores que conforman un ángulo agudo representan dos variables que se asocian positivamente, relaciones inversas entre las variables producen ángulos obtusos entre los vectores asociados y si el ángulo entre los vectores es cercano a 90° se considera que las variables son independientes (Borcard *et al.*, 2011).

Además, para validar las asociaciones entre las variables (específicamente la relación entre el Ti y el Fe) se calculó el coeficiente de correlación de Pearson (r), con este coeficiente se puede determinar si existe una relación lineal entre dos variables y si dicha relación es estadísticamente significativa. El valor del coeficiente varía en un intervalo $[-1,1]$, si el valor de la correlación es igual a 1 existe una correlación positiva perfecta, es decir que cuando una de las variables aumenta, la otra también lo hace en proporción constante; un valor de 0 a 1 indica que existe una correlación positiva, si $r = 0$ no existe una relación lineal entre las variables aunque no necesariamente implica independencia y si el valor varía entre -1 a 0 hay una correlación negativa, finalmente, si $r = -1$ existe una correlación negativa perfecta (Weimer, 2009).

Por otra parte, cuando se tiene un conjunto de datos fósiles, las técnicas multivariadas ofrecen la posibilidad de interpretar estos datos y así reconstruir las condiciones ambientales del pasado (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Por ello, se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, por sus siglas en inglés) usando en conjunto los datos de las especies de gasterópodos y ostrácodos registradas. Con esta técnica se obtiene una ordenación de las muestras en un plano dimensionalmente reducido lo cual simplifica la información y permite relacionar la ordenación de las muestras o especies con variables ambientales (Correa-Metrio *et al.*, 2014) que se conocen *a priori*. Cabe mencionar que las unidades de los ejes resultantes son desviaciones estándar (SD, siglas en inglés), lo que permite generar una inferencia directa de los cambios ecológicos en la comunidad al calcular la distancia ecológica entre las variables (muestras) (Hill y Gauch, 1980).

Todo el procesamiento estadístico fue realizado con el programa R (R Core Team, 2013), especialmente el paquete *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2009) y *PaleoMAS* (Correa-Metrio *et al.*, 2011).

5. RESULTADOS

5.1 Resultados del lago Metzabok

5.1.1 Características limnológicas

El lago presenta un pH alcalino ($\bar{x} = 7.96$), una temperatura superficial de ~ 29 °C y una salinidad de 174 mg/L de acuerdo con la cantidad de sólidos disueltos totales. Conforme aumenta la profundidad el oxígeno disuelto, el pH y la temperatura disminuyen en tanto que la conductividad aumenta. (Tabla 3). La transparencia del agua alcanzó los 7.5 m de profundidad.

Tabla 3. Parámetros limnológicos básicos del lago Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

Profundidad (m)	ODO mg/L	pH	Temperatura °C	Conductividad μS/cm	TDS mg/L
0.5	7.0	8.1	29.3	289.9	174.0
7	6.9	8.1	29.0	289.2	174.0
13	4.8	7.6	26.8	294.0	174.0

5.1.2 Registro de la fauna actual de moluscos del lago Metzabok

En las muestras actuales de litoral y draga se identificaron un total de 224 gasterópodos en 30 cm³ de sedimento (10 cm³ por muestra). Los gasterópodos representaron dos subclases, dos órdenes, tres familias, cinco géneros y seis especies (Tabla 4); asimismo se identificaron un conjunto de juveniles que por su estadio impidieron realizar una clasificación taxonómica específica.

De las dos subclases, Caenogastropoda fue la más diversa y abundante representando el 91.9 % de la abundancia total; en consecuencia la subclase Heterobranchia presentó menor abundancia y diversidad conformada por el 8.0 % restante. Los órdenes Littorinimorpha e Hygrophila, incluidos respectivamente en las dos subclases mencionadas, tienen los mismos porcentajes de abundancia.

En orden decreciente de abundancia, las familias registradas son las siguientes: Hydrobiidae (91.9 %), Planorbidae (5.4 %) y Physidae (2.7 %).

Tabla 4. Lista sistemática de los taxa de gasterópodos recolectados en el lago Metzabok durante julio del 2016. Clasificación tomada de Bouchet y Rocroi (2005) y Thompson (2011).

Phylum Mollusca Cuvier, 1795
Clase Gastropoda Cuvier, 1797
Subclase Caenogastropoda Cox, 1960
Orden Littorinimorpha Golikov y Starobogatov, 1975
Superfamilia Rissooidea Gray, 1845
Familia Hydrobiidae Troschel, 1857
Subfamilia Cochliopinae Tryon, 1866
Género *Aroapyrgus* Baker, 1931
Aroapyrgus petenensis (Morelet, 1851)
Aroapyrgus sp.
Género *Cochliopina* Morrison, 1946
Cochliopina dulcensis (Marshall, 1920)
Género *Tryonia* Stimpson 1865
Tryonia sp.
Subclase Heterobranchia Burmeister, 1837
Orden Hygrophila Férussac, 1822
Superfamilia Lymnaeoidea Rafinesque, 1815
Familia Planorbidae Rafinesque, 1815
Género *Planorbella* Haldeman 1842
Subgenero *Pierosoma* Dall 1905
Planorbella sp.
Familia Physidae Fitzinger, 1833
Género *Physa* Draparnaud, 1801
Physa sp.

Las especies más abundantes fueron *Aroapyrgus* sp. (ARO), *Cochliopina dulcensis* (CDU) y *Aroapyrgus petenensis* (APE), sus abundancias suman más de la mitad del total de organismos identificados en la zona de estudio (59.9 %). Sin embargo, cabe señalar que se recolectaron un gran número de juveniles no identificados (GAS) que representan un 33.5 % de la abundancia total. El 6.7 % restante se distribuye en tres especies: *Planorbella* sp. (PLA), *Physa* sp. (PHY) y *Tryonia* sp. (TRY) todas ellas con abundancias totales por debajo de la decena de individuos (Tabla 5; Figura 5).

Cabe señalar que de las muestras observadas, la mayor densidad de organismos y número de especies se encuentran en la zona litoral (0.5 m). Igualmente se observa que la densidad decrece conforme aumenta la profundidad, aunque existen especies como *Tryonia* sp. que sólo se identificaron en la muestra más profunda (Figura 5). De todos los moluscos actuales identificados, sólo los juveniles y la especie *Cochliopina dulcensis* fueron detectadas en el registro sedimentario.

Tabla 5. Abundancia relativa (%) de las especies de gasterópodos registrados en las muestras de sedimentos actuales en el lago Metzabok.

Profundidad (m)	GAS %	CDU %	PLA %	PHY %	ARO %	APE %	TRY %
0.5	16.1	9.8	2.7	1.8	25.5	8.5	0.0
7	13.8	10.3	0.0	0.00	1.8	0.4	0.0
13	3.6	0.4	0.9	0.00	3.1	0.0	1.3
TOTAL=	33.5	20.5	3.6	1.8	30.4	8.9	1.3

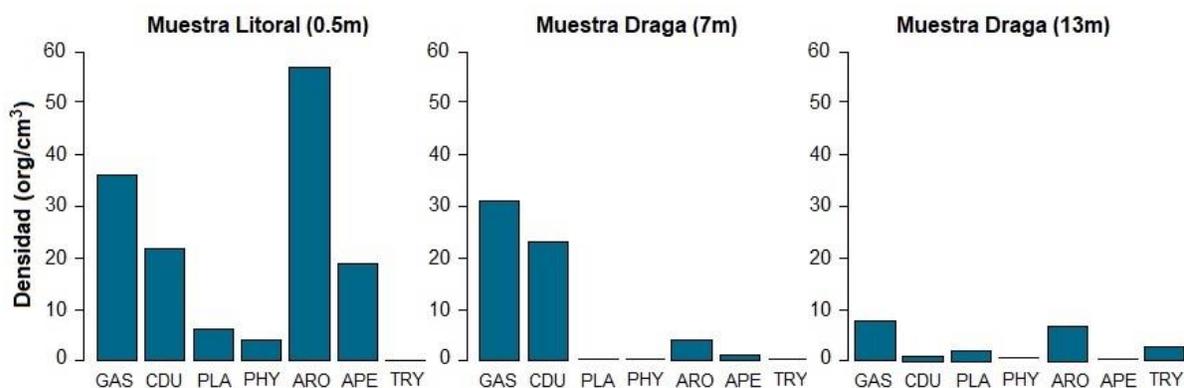


Figura 5. Fauna actual de moluscos del lago Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas. En el eje de las X se observan las especies y en el eje de las Y se observa la densidad de los gasterópodos por muestra. Códigos de especies: GAS (Gasterópodos juveniles), CDU (*Cochliopina dulcensis*), PLA (*Planorbella* sp.), PHY (*Physa* sp.), ARO (*Aroapyrgus* sp.), APE (*Aroapyrgus petenensis*), TRY (*Tryonia* sp.).

5.1.3 Litoestratigrafía

El registro sedimentario analizado presentó una dominancia de arcillas con inclusiones de conchas de gasterópodos, materia orgánica amorfa y carbón sin observarse una gran variabilidad en el color; sólo se percibe un horizonte gris en la parte superficial del núcleo del centímetro 2 al centímetro 8 (Figura 6). Cabe señalar que todos los centímetros de la secuencia sedimentaria mostraron una fuerte reacción al HCl, sugiriendo una dominancia de carbonatos.

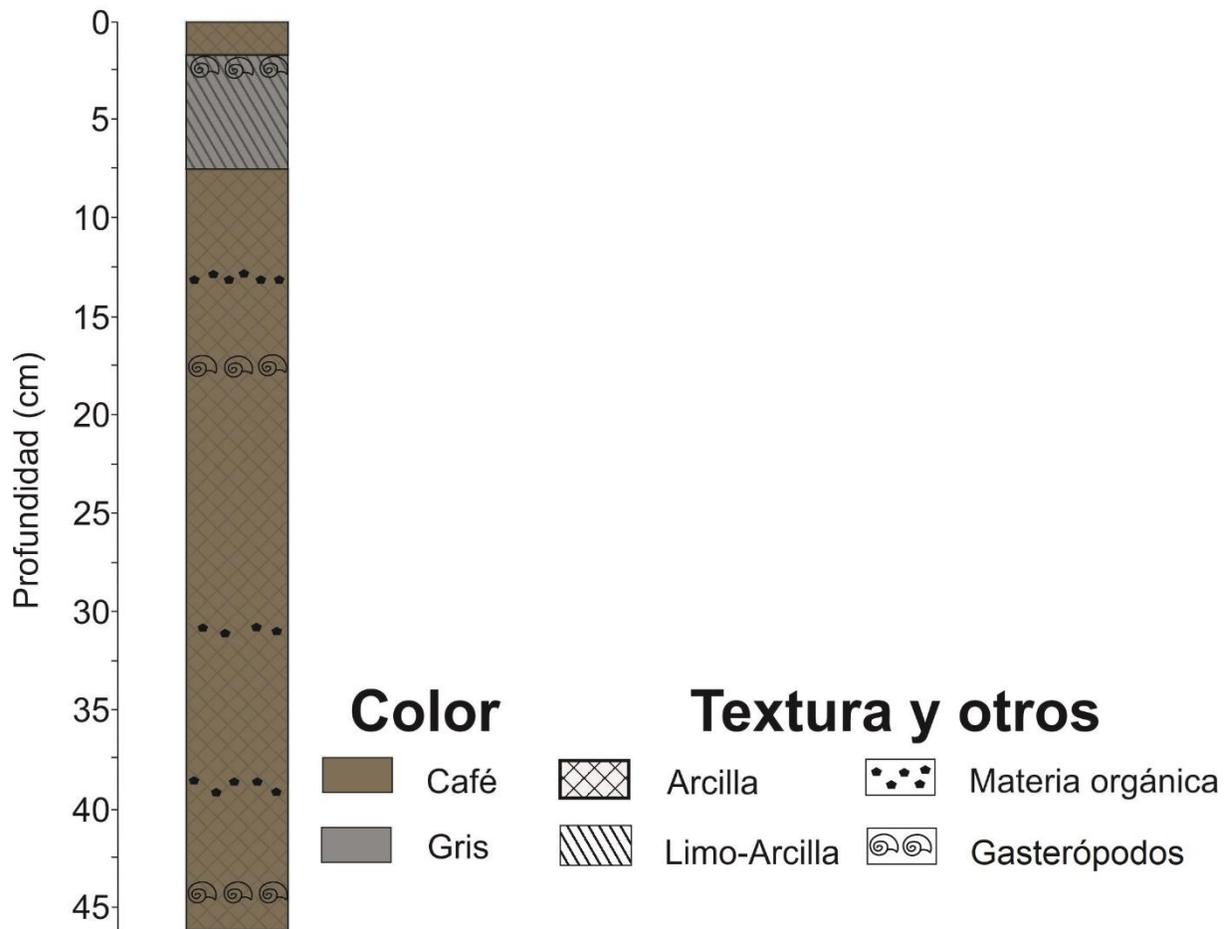


Figura 6. Perfil litológico del núcleo MET-16-I obtenido del Lago Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas.

5.1.4 Modelo de edad

La cronología del registro sedimentario de Metzabok está basada cinco fechas de ^{210}Pb calculadas con el modelo CRS y la fecha asociada al pico de ^{137}Cs (Tabla 6). La fecha estimada de este pico es 1970, fecha que concuerda con la cronología del ^{210}Pb y que corresponde al periodo global de mayor producción de este radioisótopo.

Tabla 6. Fechas superficiales del núcleo sedimentario del Lago Metzabok.

LabID	Edad	Error	Profundidad (cm)
p1-met	2006	6	2
p2-met	1994	8	4
p3-met	1980	11	6
p4-met	1970	13	8
p5-met	1926	16	10
p6-met	1892	16	12

En la figura 7 se presenta el modelo de edad-profundidad del núcleo MET-16-I generado con el programa bayesiano R-BACON el cual permite modelar las tasas de sedimentación a lo largo de la secuencia y estimar una fecha basal (~346 años AP). A pesar de la magnitud del error, la fecha calculada concuerda con la cronología del núcleo sedimentario del lago cercano Nahá descrito por Domínguez-Vázquez e Islebe (2008) basado en fechas de radiocarbono.

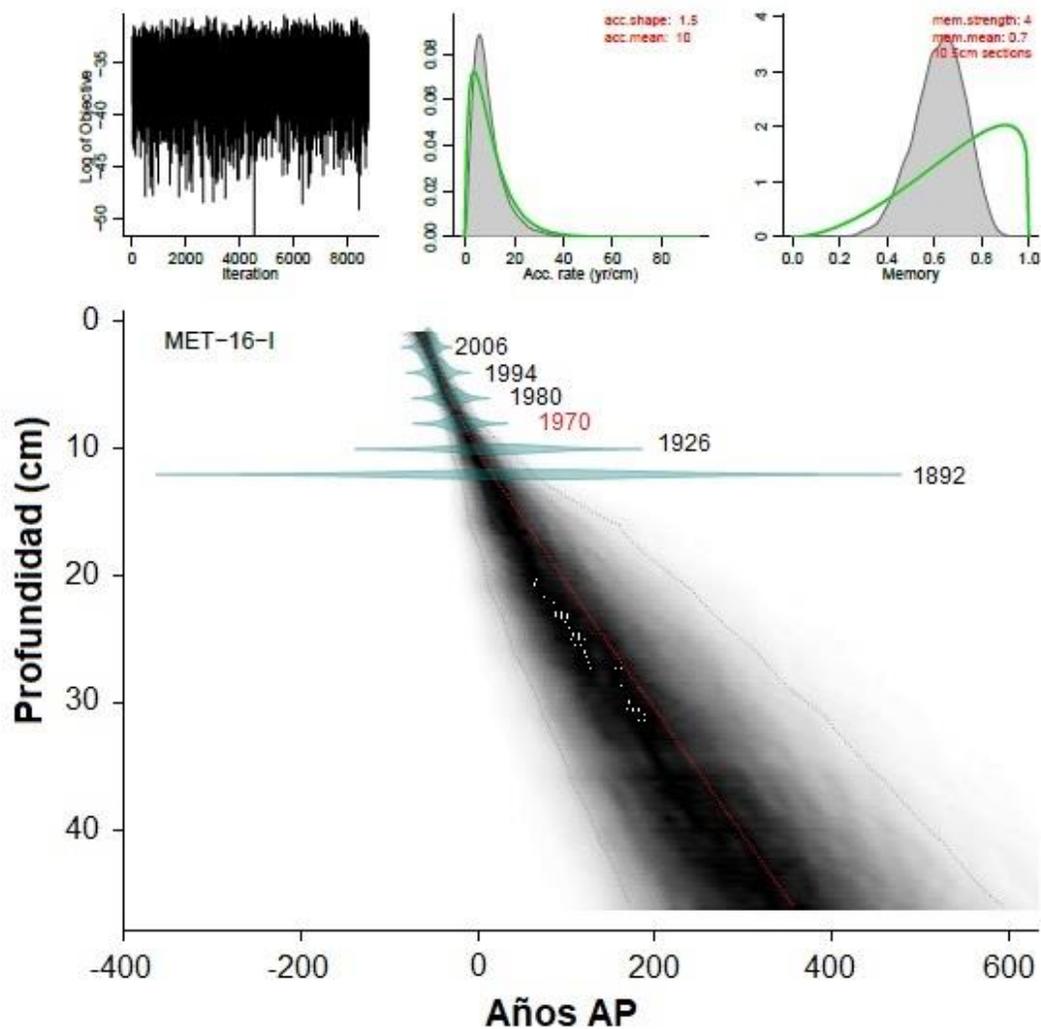


Figura 7. Modelo de edad del registro sedimentario MET-16-I. En el eje Y se muestra la profundidad en centímetros (cm) y en el eje de las X se muestran las edades en años antes del presente (AP), por convención el presente es 1950; en color negro se ubican las edades superficiales calculadas con el método CRS y en rojo la edad asociada al pico de ^{137}Cs .

5.1.5 Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del Lago Metzabok

5.1.5.1 Análisis descriptivo de las variables geoquímicas

Dentro de los elementos mayores, el análisis descriptivo permitió identificar al Ca como el elemento más abundante en el registro ($\bar{x} = 35.1 \%$), seguido por el Fe ($\bar{x} = 0.5 \%$). Por su cantidad, el resto de los elementos se consideran traza y dentro de éstos el menos abundante fue el Rb ($\bar{x} = 8.0 \text{ ppm}$) (Tabla 7).

Tabla 7. Estadística descriptiva de las variables geoquímicas analizadas en la secuencia sedimentaria del lago Metzabok.

Variable	Media (\bar{x})	Intervalo de confianza (95%)	
		Inferior	Superior
Ca (%)	35.1	34.5	35.6
Sr (ppm)	253.7	251.2	257.4
Rb (ppm)	8.0	7.4	8.7
Zr (ppm)	26.0	24.4	27.7
Fe (%)	0.5	0.3	0.5
Ti (ppm)	178.1	160.8	195.3

En el análisis de componentes principales (PCA, siglas en inglés) los valores de los dos primeros componentes explicaron en conjunto el 93 % de la varianza y según el criterio de Broken Stick sería suficiente explicar la variabilidad en términos del primer componente. La ordenación de las variables representadas por vectores en los ejes evidenció una correlación positiva entre los elementos Ti, Zr, Rb y Fe, que a su vez se correlacionaron de manera negativa con el Ca, por su parte, el Sr no presentó relación con el Ti y el Ca, pero si mostró una ligera correlación positiva con el resto de los elementos (Figura 8). Cabe mencionar que se calculó el coeficiente de correlación de Pearson para las variables Ti y Fe; con él se determinó una asociación lineal positiva y estadísticamente significativa entre ambos elementos ($r_P = 0.78$, $p < 0.05$).

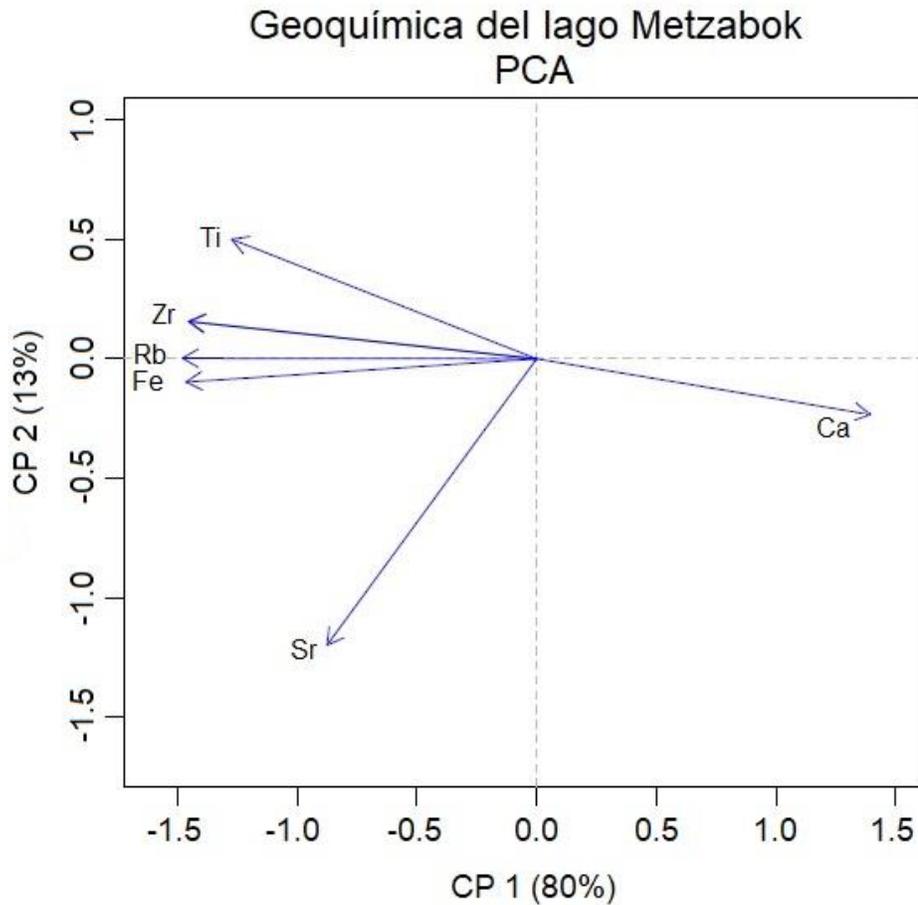


Figura 8. Representación del Análisis de Componentes Principales en el plano de correlación para las variables geoquímicas del lago Metzabok. PCA: Análisis de Componentes Principales (siglas en inglés), CP: Componente principal, Ti (titanio), Zr (circonio), Rb (rubidio), Fe (hierro), Sr (estroncio), Ca (calcio).

5.1.5.2 Registro geoquímico

A través del análisis de fluorescencia de Rayos X se detectaron concentraciones de los elementos antes mencionados. Sin embargo, para la interpretación sólo se consideraron los elementos que presentaron un registro relativamente continuo y relevante para los objetivos de la investigación; de este modo se presentan los registros de los elementos Ti y Fe (Figura 9). La descripción de estos elementos y su uso en las reconstrucciones paleoambientales se describe en las tablas A y B de la sección de anexos.

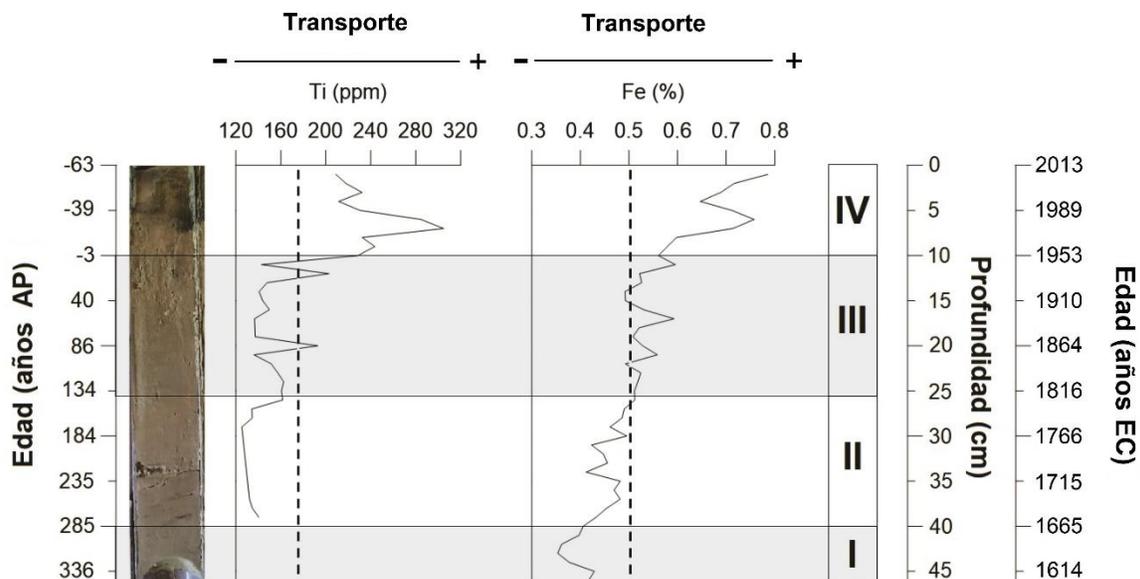


Figura 9. Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del lago Metzabok. Las líneas verticales discontinuas representan la media para cada uno de los elementos. AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

A lo largo del registro el Ti y el Fe mostraron un comportamiento similar alcanzando sus valores más altos en la parte superficial del núcleo y sus valores más bajos en la parte basal. Las zonas definidas en la figura 19 con base en los puntajes de los ejes del DCA estratigráfico explicado en los resultados posteriores (Figura, 12B), se caracterizan de la siguiente manera:

Zona I (346 a 285 años AP): El Ti se encontró por debajo del límite de detección en tanto que el Fe mostro valores por debajo de la media y una tendencia hacia el aumento en la parte final de la unidad estratigráfica.

Zona II (285 a 144 años AP): La tendencia general del Fe es hacia el aumento con un periodo de poca deposición entre los años 235 y 184 AP. Al final de esta zona se observa un incremento de Ti.

Zona III (144 a -3 años AP): El Ti y el Fe presentaron una tendencia hacia el incremento con una disminución del año ~86 al ~23 AP y un incremento en el año 40 AP que es más evidente en la señal del Fe.

Zona IV (-3 a -63 años AP): Al inicio de esta zona Fe y Ti presentan un incremento significativo con valores por arriba de la media. En la parte final el hierro mantiene su tendencia hacia el aumento en tanto que el Ti disminuye.

5.1.6 Ensamble de bioindicadores

A lo largo de la secuencia sedimentaria se registraron ocho especies de ostrácodos y una especie de molusco, así como juveniles de gasterópodos (Figura 10). La descripción general de las preferencias ecológicas actuales y el potencial paleoecológico de cada una de las especies identificadas se describe en la tabla C de la sección de Anexos.

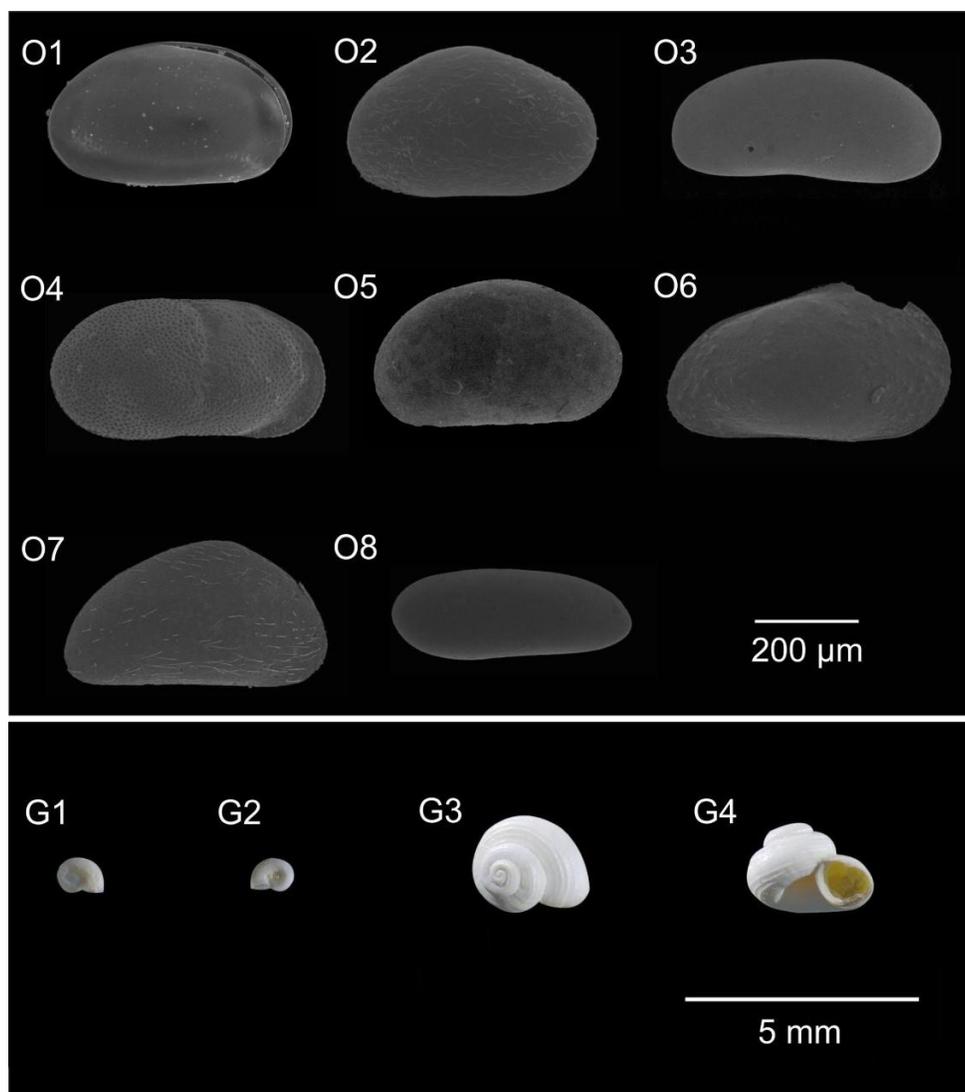


Figura 10. Lámina de bioindicadores fósiles del lago Metzabok. Códigos de especies: O1) *Cypria petenensis*, caparazón vista externa derecha (CD); O2) *Cypridopsis vidua*, valva derecha (VD), vista externa (VE); O3) *Pseudocandona* sp. VD, VE; O4) *Cytheridella ilosvayi* VD, VE; O5) *Heterocypris punctata*, valva izquierda (VI), VE; O6) *Strandesia intrepida* VD, VE; O7) *Potamocypris* sp. VD, VE; O8) *Darwinula stevensoni* VD, VE; G1) Gasterópodo juvenil, vista dorsal derecha (DD); G2) Gasterópodo juvenil, vista dorsal izquierda (DI); G3) *Cochliopina dulcensis* DD; G4) *Cochliopina dulcensis*, vista ventral (V).

La clasificación taxonómica de las especies de ostrácodos registradas en la secuencia sedimentaria de Metzabok se muestra a continuación:

Tabla 8. Lista sistemática de los taxa de ostrácodos recolectados en el lago Metzabok durante julio del 2016. Clasificación tomada de Pérez *et al.* (2010b) y Cohuo *et al.* (2012).

Subphylum Crustacea Brünnich, 1772
Clase Ostracoda Latreille, 1806
Orden Podocopida Sars, 1866
Suborden Podocopina Sars, 1866
Infraorden Cypridocopina Jones, 1901
Superfamilia Cypridoidea Baird, 1845
Familia Candonidae Kaufmann, 1900
Subfamilia Candoninae Kaufmann, 1900
Género <i>Pseudocandona</i> Kaufmann, 1900
<i>Pseudocandona</i> sp.
Subfamilia Cyclocypridinae Kaufmann, 1900
Género <i>Cypria</i> Zenker, 1854
<i>Cypria petenensis</i> (Ferguson et al., 1964)
Familia Cyprididae Baird, 1845
Subfamilia Cypricercinae McKenzie, 1971
Género <i>Strandesia</i> Stuhlmann, 1888
<i>Strandesia intrepida</i> Furtos, 1936
Subfamilia Cypridopsinae Kaufmann, 1900
Género <i>Cypridopsis</i> Brady, 1868
<i>Cypridopsis vidua</i> Müller, 1776
Género <i>Potamocypris</i> Brady, 1870
<i>Potamocypris</i> sp.
Subfamilia Cyprinotinae Bronshtein, 1947
Género <i>Heterocypris</i> Claus, 1893
<i>Heterocypris punctata</i> Keyser, 1975
Infraorden Cytherocopina Gründel, 1976
Superfamilia Cytheroidea Baird, 1850
Familia Limnocytheridae Klie, 1983
Subfamilia Timiriaseviinae Mandelstam, 1960
Género <i>Cytheridella</i> Daday, 1905
<i>Cytheridella ilosvayi</i> Daday, 1905
Infraorden Darwinulocopina Sohn, 1988
Superfamilia Darwinuloidea Brady and Norman, 1889
Familia Darwinulidae Brady and Norman, 1889
Género <i>Darwinula</i> Brady and Robertson, 1885
<i>Darwinula stevensoni</i> (Brady y Robertson, 1870)

Las abundancias de las especies de los grupos de paleobioindicadores presentaron variaciones a lo largo de todo el registro sedimentario (Figura 11). El grupo de los ostrácodos fue el dominante al presentar mayor número de especies y mayor abundancia (entre 20 y 600 v/g). La concentración de los gasterópodos no fue más allá de cinco conchas por gramo de sedimento húmedo. En general los ostrácodos bentónicos fueron más abundantes que los nectobentónicos al representar el 72.1 % de la abundancia relativa del grupo. La especie más abundante fue *Cypria petenensis* (44.2 %), seguida por *Cytheridella ilosvayi* (19.3 %), en el caso de los gasterópodos los juveniles presentaron mayor abundancia con el 74.4 % de la abundancia total de este grupo.

En la figura 11 se muestra que la abundancia de las especies de ostrácodos es mayor en la parte superficial del núcleo, salvo algunas especies como *Pseudocandona* sp. (PSE) y *Cypridopsis vidua* (CVI); la primera presenta fluctuaciones más o menos constantes en su abundancia a lo largo de toda la secuencia, en tanto que la segunda parece tener una abundancia casi restringida a la tercera unidad estratigráfica. En cuanto a los moluscos, los juveniles (GAS) presentan un colapso de abundancia entre el final y el inicio de las zonas II y III. La especie *Cochliopina dulcensis* (CDU) presentó abundancias más elevadas en la parte basal de la secuencia.

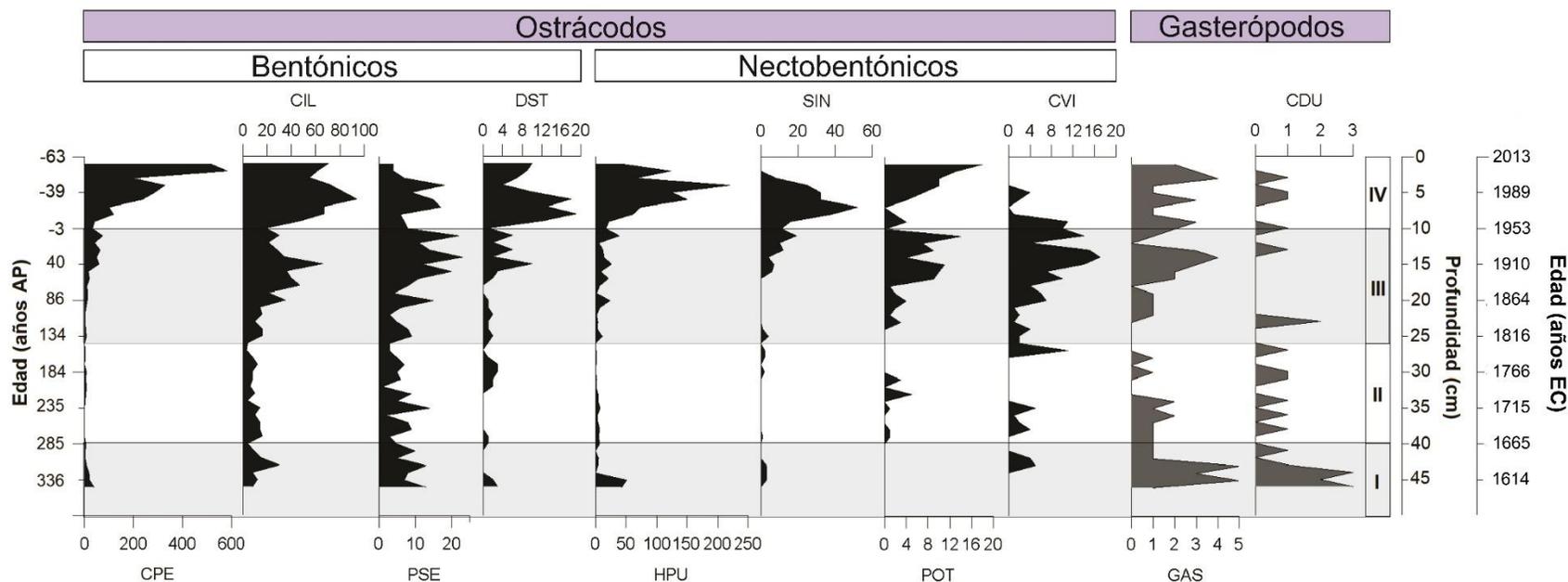


Figura 11. Abundancias de las especies de ostrácodos (v/g) y gasterópodos (c/g) presentes en el lago Metzabok. El eje X se caracteriza por ser las edades (AP, EC) o la profundidad y en los ejes Y se observan las abundancias de cada una de las especies. Los ostrácodos (líneas negras) se muestran por hábitos ecológicos (bentónicos y nectobentónicos). Los gasterópodos se observan en gris. Códigos de especies: CPE (*Cypria petenensis*), CIL (*Cytheridella ilosvayi*), PSE (*Pseudocandona* sp.), DST (*Darwinula stevensoni*), HPU (*Heterocypris punctata*), SIN (*Strandesia intrepida*), POT (*Potamocypris* sp.), CVI (*Cypridopsis vidua*), GAS (Gasterópodo juvenil), CDU (*Cochliopina dulcensis*). AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

De manera más específica las zonas definidas en la figura 11, se caracterizan de la siguiente manera:

Zona I (346 a 285 años AP): Se observaron abundancias bajas de ostrácodos, la especie nectobentónica *Heterocypris punctata* (HPU) fue la más abundante (~50 valvas/g), seguida de la especie *Cytheridella ilosvayi* (CIL; ~40 valvas/g) de hábitos bentónicos. A pesar de la abundancia de *H. punctata* se puede generalizar que en esta zona dominan los ostrácodos bentónicos por la frecuencia y abundancia de las especies *C. ilosvayi* y *Pseudocandona* sp. Los gasterópodos presentan los picos de mayor abundancia del registro.

Zona II (285 a 144 años AP): Incrementa la abundancia de especies bentónicas, las especies nectobentónicas son poco abundantes y frecuentes, su presencia está casi restringida al inicio de esta unidad. La especie de gasterópodo *Cochliopina dulcensis* presenta fluctuaciones constantes en su abundancia en tanto que los juveniles son más frecuentes al inicio.

Zona III (144 a -3 años AP): Se registran todas las especies de ostrácodos y gasterópodos identificadas con una tendencia a incrementar su abundancia en la parte final. Se muestra el pico de mayor abundancia de la especie de ostrácodo *Cypridopsis vidua* (CVI; ~16 v/g) alrededor del año ~32 AP.

Zona IV (-3 a -63 años AP): Domina la presencia de especies bentónicas las cuales en su mayoría presentan un incremento en su abundancia a partir del año -25 AP y decrece en el año -39 AP, año en donde hay un incremento y dominancia de las especies nectobentónicas; sin embargo, al final de esta unidad vuelven a dominar los ostrácodos bentónicos. La especie *Potamocypris* sp. (POT) presentó su mayor abundancia de todo el registro en los años más recientes. Por su parte, en el grupo de los gasterópodos dominan los juveniles con fluctuaciones en su abundancia y de manera general parecen responder después a los cambios en el ambiente si se compara con la señal de los gasterópodos adultos de la especie *Cochliopina dulcensis*.

5.1.7 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

El análisis de la figura 12 considera los ejes de ordenación 1 y 3 debido a que con ellos se puede observar de manera más clara las respuestas de los proxies biológicos al ambiente.

La distribución de las especies muestra en el primer cuadrante a *Cypria petenensis*, este ostrácodo presentó las abundancias más elevadas de toda la secuencia sedimentaria y es por lo que se encuentra aislada en la ordenación del eje 1. En el sentido de este eje, del lado positivo con valores inferiores a la unidad se ubican las especies *Heterocypris punctata*, *Darwinula stevensoni* y *Strandesia intrepida*; ostrácodos con afinidad por aguas someras y zonas litorales. Del lado más positivo se encuentran *Pseudocandona* sp. y *Cypridopsis vidua* características de aguas más profundas. Respecto al eje 3 el gasterópodo *Cochliopina dulcensis* se separa de la ordenación ya que se considera una especie rara (poco frecuente). En el lado positivo de este eje, se localizan las especies indicadoras de altas conductividades (*Strandesia intrepida*, *Potamocypris* sp. y *Pseudocandona* sp.), además se ubica la especie afín a ambientes extremos *Darwinula stevensoni*. Del lado negativo, se encuentra la especie *Heterocypris punctata* asociada principalmente a bajas profundidades y *Cypridopsis vidua* frecuente en ambientes estresantes. Para conocer más sobre las preferencias ecológicas de cada especie ver Anexo (Tabla C). De acuerdo con la ordenación de las especies, los ejes se asocian con una respuesta a los cambios en la profundidad (eje 1) y conductividad (eje 2) del lago. Sin embargo, la ordenación no es tan clara y puede estar influenciada por otros factores como los cambios estacionales del nivel del agua que se discutirán más adelante.

Finalmente, la representación estratigráfica del DCA (Figura 12B) muestra de manera general dos ejes con diferentes tendencias a lo largo de todo el núcleo. En el eje 1, los números positivos indican mayor profundidad y los negativos menor profundidad; la tendencia de este eje es hacia la disminución del nivel lacustre. En el eje 3, los números positivos indican mayor conductividad y los negativos menor conductividad; con una tendencia fluctuante en los últimos años. Estas representaciones estratigráficas están divididas en zonas (I; II; III y IV) de acuerdo con la variabilidad en los puntajes de ambos ejes.

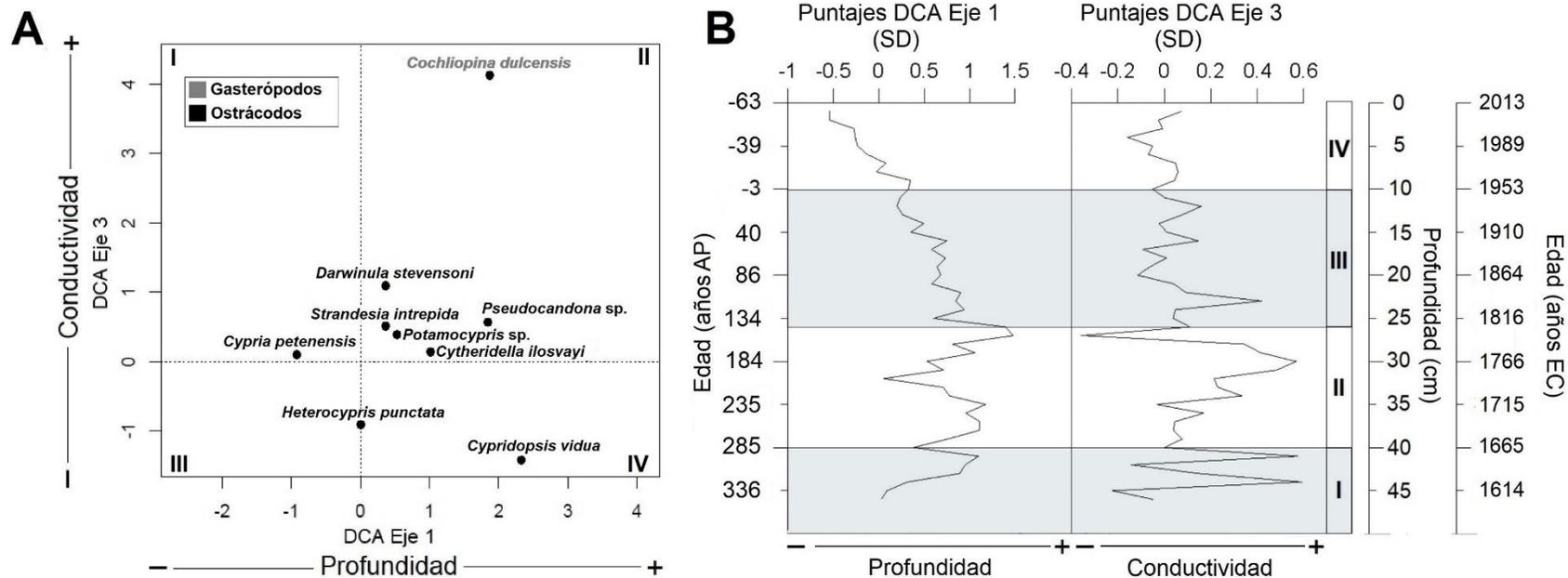


Figura 12. Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) de los bioindicadores del lago Metzabok. A) Ordenación de las especies en el plano definido por el eje 1 (profundidad) y el eje 3 (conductividad); los cuadrantes se identifican con números romanos (I; II; III; IV). B) DCAs estratigráficas de los ejes 1 y 3 de acuerdo con los puntajes de las especies a lo largo de la secuencia sedimentaria. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (SD, siglas en inglés). AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

En cuanto al recambio ecológico (Figura 13), las variaciones que se registran por debajo de 0.5 desviación estándar ($SD < 0.5$; SD: siglas en inglés) se consideran como episodios de estabilidad. En cambio, las variaciones superiores ($SD > 0.5$), son episodios de inestabilidad (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Un recambio ecológico ≥ 0.5 SD indica un periodo donde la comunidad cambió en un 50 % como se observa al final de la zona I, inicios y finales de la zona II e inicio de la zona tres. Cabe mencionar que el recambio ecológico mayor se da alrededor del año 144 AP (al final de la unidad estratigráfica II) donde el recambio es casi cercano a las 2 desviaciones estándar.

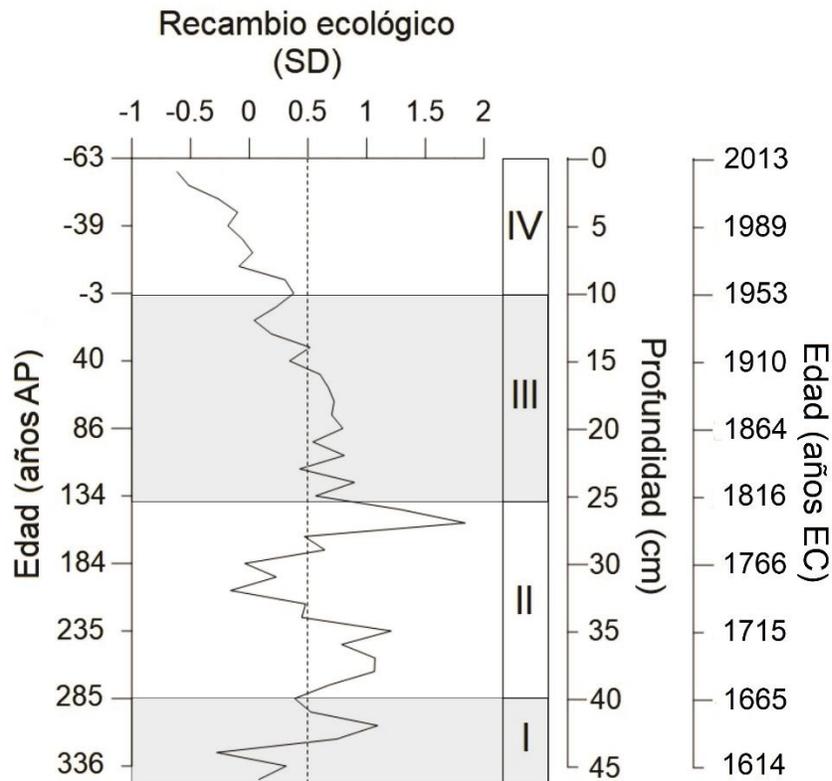


Figura 13. Recambio ecológico de ostrácodos y gasterópodos en el lago Metzabok. Puntajes en desviaciones estándar (SD, siglas en inglés) de la diferencia entre los ejes estratigráficos de la ordenación del DCA (figura 11). Los números romanos (I, II, III y IV) indican las zonas estratigráficas. AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

5.1.8 Reconstrucción paleoambiental del lago Metzabok

En la figura 14 se muestra una gráfica integrativa en donde podemos observar las dinámicas de los diferentes indicadores tanto biológicos (especies más importantes en términos de abundancia y señal ecológica) como geoquímicos, asimismo se incluye la interpretación ambiental derivada de la señal biológica del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA, siglas en inglés), esto con el objetivo de tener una mejor visualización de los resultados y robustecer la interpretación.

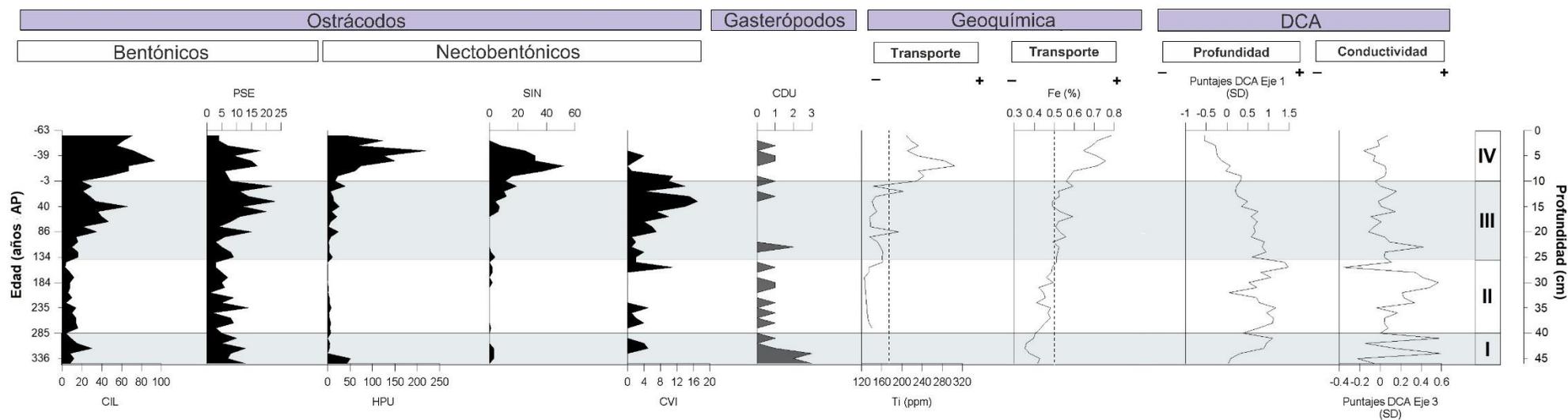


Figura 14. Reconstrucción paleoambiental del lago Metzabok. Indicadores biológicos, geoquímicos y representación estratigráfica de los ejes del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA, siglas en inglés). Abundancias absolutas las especies de ostrácodos (v/g) y gasterópodos (c/g) Códigos de especies: CIL (*Cytheridella ilosvayi*), PSE (*Pseudocandona* sp.), HPU (*Heterocypris punctata*), SIN (*Strandesia intrepida*), CVI (*Cypridopsis vidua*), CDU (*Cochliopina dulcensis*). AP: Antes del presente, cm: centímetros.

5.2 Resultados del lago Nahá

5.2.1 Características limnológicas

El lago presenta un pH alcalino ($\bar{x} = 7.9$) al igual que Metzabok y la temperatura superficial es de ~ 28 °C, en tanto que la conductividad es de ~ 344.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$; la salinidad presenta un valor promedio de 223.3 mg/L. Tanto la conductividad como la salinidad presentan valores mayores que los registrados en el lago Metzabok. Conforme aumenta la profundidad aumenta la salinidad, pero disminuyen el oxígeno disuelto, el pH y la temperatura (Tabla 9). En comparación con Metzabok, Nahá presenta una transparencia limitada (disco de Secchi: 3 m).

Tabla 9. Parámetros limnológicos básicos del lago Nahá, Selva Lacandona, Chiapas.

Profundidad (m)	ODO mg/L	pH	Temperatura °C	Conductividad $\mu\text{S}/\text{cm}$	TDS mg/L
0.5	6.9	8.1	27.6	343.7	213.0
2.8	6.6	7.9	27.3	357.1	222.0
10.2	3.8	7.7	22.4	343.2	235.0

5.2.2 Registro de la fauna actual de moluscos del lago Nahá

En las muestras actuales del lago se identificaron 277 gasterópodos en 30 cm³ de sedimento (10 cm³ por muestra), densidad mayor que la registrada para Metzabok. Sin embargo, no hay mayor diferencia en las especies presentes, salvo la ausencia de la especie del género *Tryonia*, no obstante, se identificó en la secuencia sedimentaria. De acuerdo con la clasificación taxonómica, las especies se incluyen en dos subclases, dos órdenes, tres familias, cuatro géneros y cinco especies (Tabla 10); cabe señalar que en la clasificación de la tabla 10 se incluye la especie *Tryonia* sp. debido a su presencia en el núcleo de sedimento. En este lago también se identificó un conjunto de juveniles cuyo estadio impidió realizar su clasificación taxonómica específica.

De las dos subclases, Caenogastropoda fue la más diversa y abundante representando el 81.8 % de la abundancia total; en consecuencia la subclase Heterobranchia representó el 18.2 % restante. Los órdenes Littorinimorpha e Hygrophila, incluidos respectivamente en las dos subclases anteriores tienen sus mismos porcentajes de abundancia.

En orden decreciente de abundancia, las familias registradas son las siguientes: Hydrobiidae (81.8 %), Planorbidae (17.6 %) y Physidae (0.6 %).

Tabla 10. Lista sistemática de los taxa de gasterópodos recolectados en el lago Nahá durante julio del 2016. Clasificación tomada de Bouchet y Rocroi (2005) y Thompson (2011).

Phylum Mollusca Cuvier, 1795
Clase Gastropoda Cuvier, 1797
Subclase Caenogastropoda Cox, 1960
Orden Littorinimorpha Golikov y Starobogatov, 1975
Superfamilia Rissooidea Gray, 1845
Familia Hydrobiidae Troschel, 1857
Subfamilia Cochliopinae Tryon, 1866
Género *Aroapyrgus* Baker, 1931
Aroapyrgus petenensis (Morelet, 1851)
Aroapyrgus sp.
Género *Cochliopina* Morrison, 1946
Cochliopina dulcensis (Marshall, 1920)
Género *Tryonia* Stimpson 1865
Tryonia sp.
Subclase Heterobranchia Burmeister, 1837
Orden Hygrophila Férussac, 1822
Superfamilia Lymnaeoidea Rafinesque, 1815
Familia Planorbidae Rafinesque, 1815
Género *Planorbella* Haldeman 1842
Subgenero *Pierosoma* Dall 1905
Planorbella sp.
Familia Physidae Fitzinger, 1833
Género *Physa* Draparnaud, 1801
Physa sp.

Las especies más abundantes fueron *Aroapyrgus* sp. (ARO) y *Planorbella* sp. (PLA), sus abundancias suman el 53.1 % del total de organismos identificados. Asimismo, se recolectaron un gran número de juveniles no identificados (GAS) que representan un 32.5 %. El porcentaje restante (14.4 %) se distribuye en las especies *Cochliopina dulcensis* (CDU), *Aroapyrgus petenensis* (APE) y *Physa* sp. (PHY), todas ellas con abundancias totales por debajo de los 20 de individuos (Tabla 11; Figura 15).

De las muestras observadas, la mayor densidad de organismos y número de especies se encuentran en la zona de profundidad media (5.7 m), sin embargo, a una profundidad más elevada el número de especies y la abundancia decrece significativamente (Figura 15). Cabe mencionar que todos los moluscos actuales identificados fueron detectados en el registro sedimentario.

Tabla 11. Abundancia relativa (%) de las especies de gasterópodos registrados en las muestras de sedimentos actuales en el lago Nahá.

Profundidad (m)	GAS %	CDU %	PLA %	PHY %	ARO %	APE %
0.5	3.5	1.1	2.9	0.0	2.2	2.9
5.7	27.8	6.5	9.0	0.4	38.6	3.5
10.2	1.2	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0
TOTAL=	32.5	7.6	11.9	0.4	41.2	6.4

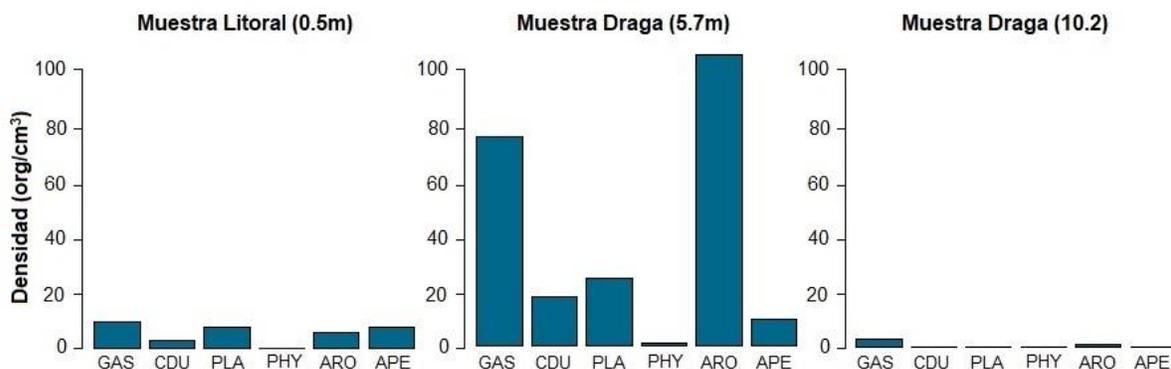


Figura 15. Fauna actual de moluscos del lago Nahá, Selva Lacandona, Chiapas. En el eje de las X se observan las especies y en el eje de las Y se observan la densidad de los gasterópodos por muestra. Códigos de especies: GAS (Gasterópodos juveniles), CDU (*Cochliopina dulcensis*), PLA (*Planorbella* sp.), PHY (*Physa* sp.), ARO (*Aroapyrgus* sp.), APE (*Aroapyrgus petenensis*).

5.2.3 Litoestratigrafía

El perfil sedimentario presentó una dominancia de limos, sólo en la parte superficial del núcleo (0-4 cm) se observó una dominancia de arcillas. La secuencia se caracterizó por tener diferentes matices de los colores gris y café. Se detectó una banda gris de limos con inclusiones de materia orgánica (materia orgánica amorfa y carbón) desde el centímetro 9 hasta el 11. En contraste, la presencia de conchas de gasterópodos se observó en distintos horizontes (Figura 16). Se sugiere una dominancia de carbonatos en toda la secuencia sedimentaria de acuerdo con la reacción observada al HCl.

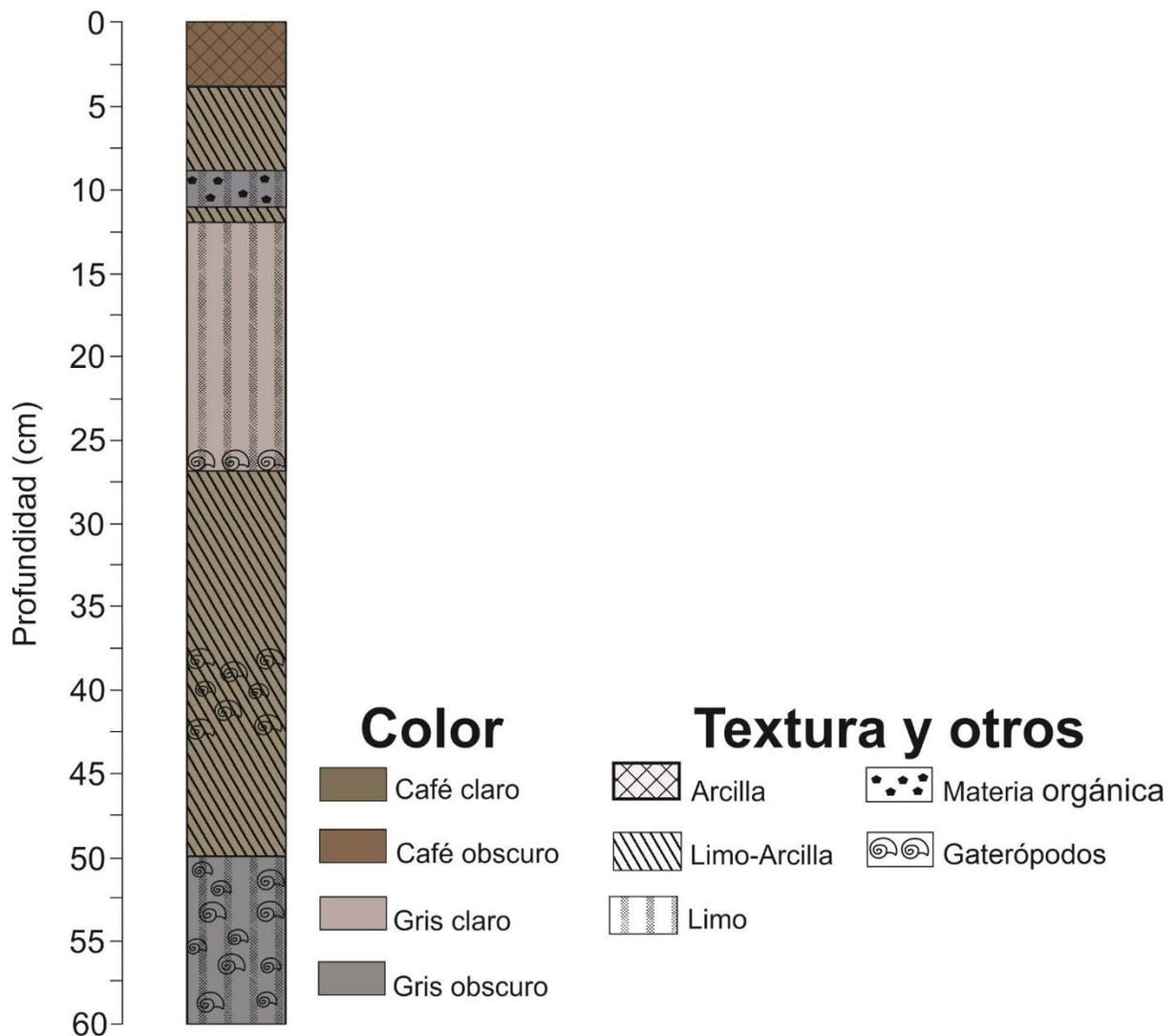


Figura 16. Perfil litológico del núcleo NAH-16-II obtenido del Lago Nahá, Selva Lacandona, Chiapas.

5.2.4 Modelo de edad

La cronología del registro sedimentario de Nahá está basada en siete fechas de ^{210}Pb calculadas con el modelo CRS y la fecha asociada al pico de ^{137}Cs (Tabla 12). La fecha estimada de este pico es 1967, fecha que concuerda con la cronología del ^{210}Pb y que corresponde al periodo global de mayor producción de este radioisótopo derivado de las pruebas nucleares (1952-1964; Bernal *et al.*, 2010a).

Tabla 12. Fechas superficiales del núcleo sedimentario del Lago Nahá

LabID	Edad	Error	Profundidad (cm)
p1-nah	2009	5	2
p2-nah	1999	5	4
p3-nah	1988	6	6
p4-nah	1972	9	8
p5-nah	1967	10	10
p6-nah	1944	17	12
p7-nah	1914	31	14
p8-nah	1867	98	16

El modelo de edad-profundidad del núcleo NAH-16-II generado con el programa bayesiano R-BACON estimó una fecha basal ~472 años AP (Figura 17). A pesar de la magnitud del error de la fecha estimada, el modelo de edad concuerda con la cronología del núcleo sedimentario del mismo lago descrito por Domínguez-Vázquez e Islebe (2008) basado en fechas de radiocarbono.

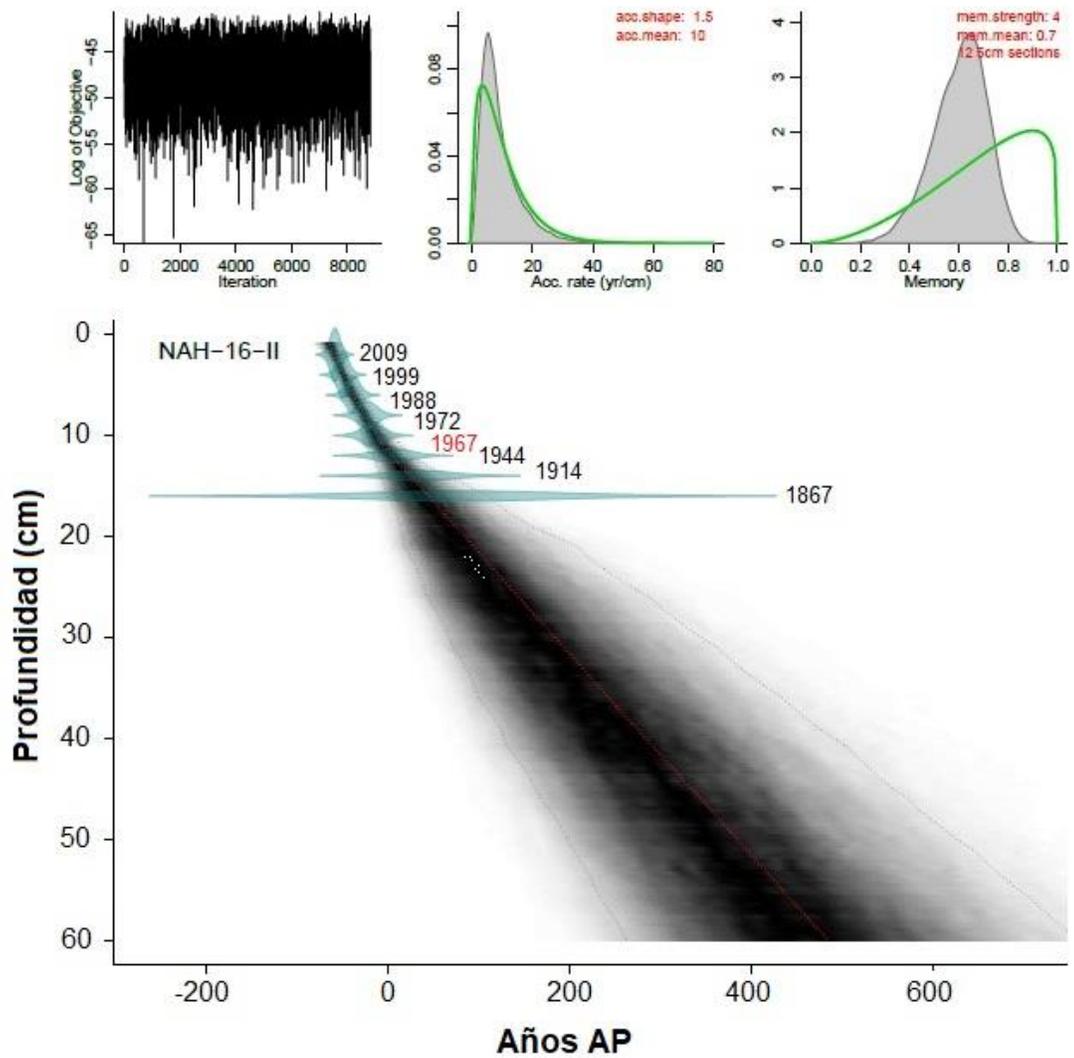


Figura 17. Modelo de edad del registro sedimentario NAH-16-II. En el eje Y se muestra la profundidad en centímetros (cm) y en el eje de las X se muestran las edades en años antes del presente (AP), por convención el presente es 1950; en color negro se ubican las edades superficiales calculadas con el método CRS y en rojo la edad asociada al pico de ^{137}Cs .

5.2.5 Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del Lago Nahá

5.2.5.1 Análisis descriptivo de las variables geoquímicas

Dentro de los elementos mayores, el análisis descriptivo permitió identificar nuevamente al Ca como el elemento más abundante en el registro ($\bar{x} = 40.6 \%$), seguido por el Fe ($\bar{x} = 0.2 \%$). El resto de los elementos se detectaron en bajas cantidades (elementos traza $< 0.1 \%$) y dentro de éstos el menos abundante fue el Rb ($\bar{x} = 3.4 \text{ ppm}$) (Tabla 13).

Tabla 13. Estadística descriptiva de las variables geoquímicas analizadas en la secuencia sedimentaria del lago Nahá

Variable	Media (\bar{x})	Intervalo de confianza (95%)	
		Inferior	Superior
Ca (%)	40.6	40.3	40.9
Sr (ppm)	50.5	49.5	51.5
Rb (ppm)	3.4	3.3	3.6
Zr (ppm)	5.4	5.2	5.7
Fe (%)	0.2	0.2	0.2

En el análisis de componentes principales (PCA, siglas en inglés) los valores de los dos primeros componentes explicaron en conjunto el 75 % de la varianza y según el criterio de Broken Stick sería suficiente explicar la variabilidad en términos del primer componente. En este caso, la ordenación de las variables evidenció una correlación positiva entre los elementos Fe, Rb y Sr, de acuerdo con la ordenación del Ca existe una correlación negativa con el Zr y no hay relación de este elemento con el Fe y Rb (Figura 18).

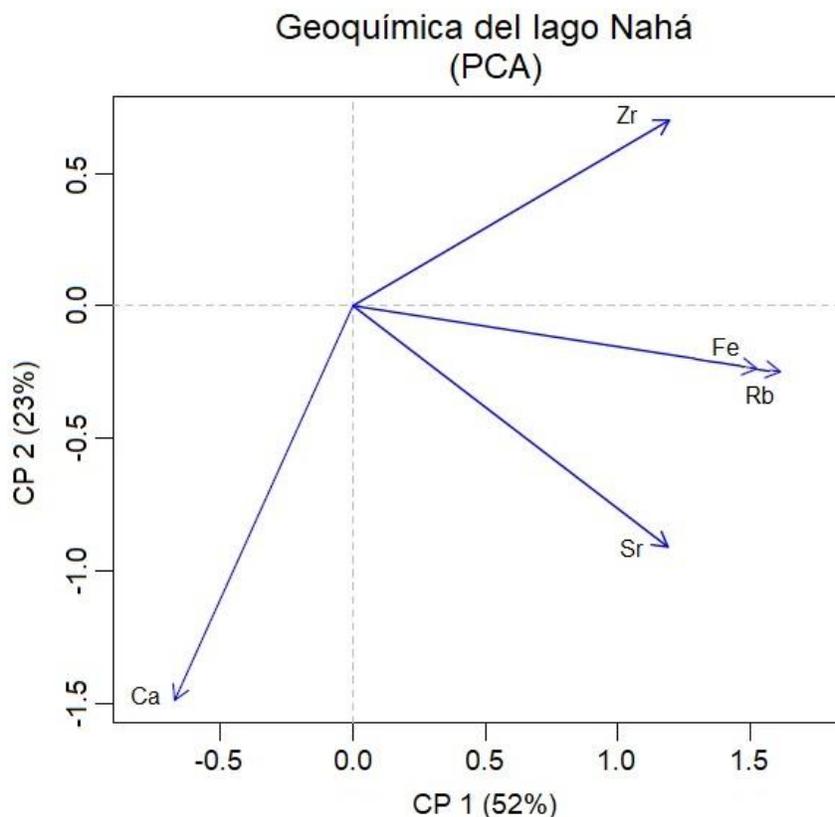


Figura 18. Representación del Análisis de Componentes Principales en el plano de correlación para las variables geoquímicas del lago Nahá. PCA: Análisis de Componentes Principales (siglas en inglés), CP: Componente principal, Zr (circonio), Rb (rubidio), Fe (hierro), Sr (estroncio), Ca (calcio).

5.2.5.2 Registro geoquímico

A través del análisis de fluorescencia de Rayos X se detectaron concentraciones de Zr, Fe, Rb, Sr y Ca. Sin embargo, para la interpretación del registro sedimentario sólo se consideraron los elementos que presentaron un registro continuo y relevante para los objetivos de esta investigación, de este modo se presenta el registro del Fe (Figura 19). La descripción de este elemento y su uso en las reconstrucciones paleoambientales se describe en las tablas A y B de la sección de anexos.

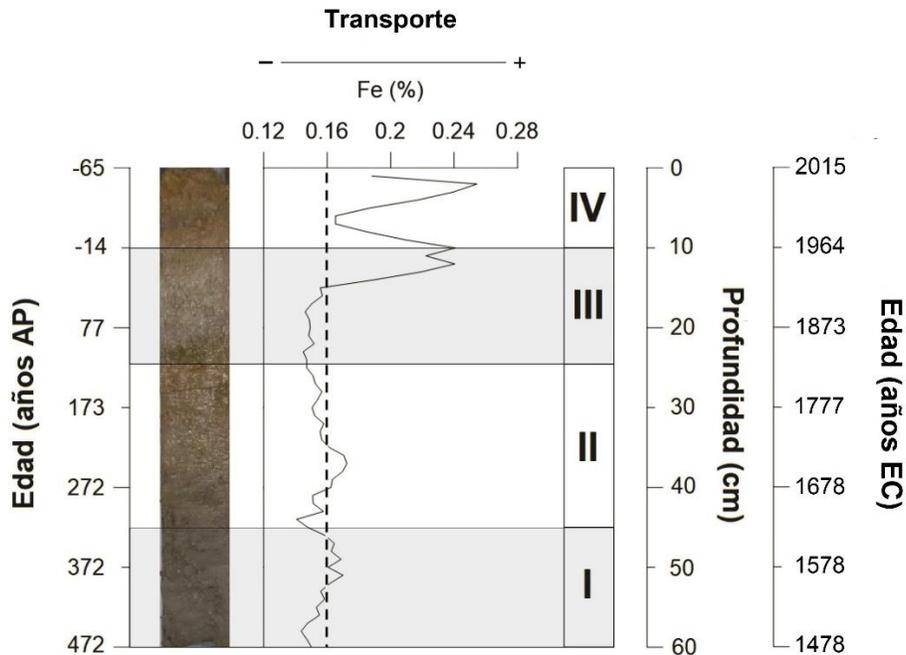


Figura 19. Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del lago Nahá. Las líneas verticales discontinuas representan la media del elemento. AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

El registro del Fe mostró sus valores más altos en la parte superficial de la secuencia (Zona IV) y sus valores más bajos en la basal (Zona I). Las zonas definidas en la figura 19 con base en los puntajes de los ejes del DCA estratigráfico explicado en los resultados posteriores (Figura, 22B), se caracterizan de la siguiente manera.

Zona I (472 a 321 años AP): Las concentraciones de Fe exhibieron ligeras fluctuaciones a lo largo de la unidad estratigráfica, sin embargo, puede considerarse que en esta zona hay una tendencia hacia el aumento de este elemento.

Zona II (321 a 115 años AP): El Fe presentó fluctuaciones con valores por debajo de la media y un incremento a partir del año ~272 hasta el ~265 AP.

Zona III (115 a -14 años AP): Al inicio de esta unidad los valores de Fe se encuentran por debajo de la media, no obstante, hacia el año ~31 AP se da un incremento exponencial de este elemento detrítico.

Zona IV (-14 a -65 años AP): Se observa una disminución del aporte de Fe en comparación con la tendencia final de la zona anterior. En el año -33 se da un nuevo incremento.

5.2.6 Ensamble de bioindicadores

A lo largo del núcleo se registraron nueve especies de ostrácodos y seis especies de molusco, así como juveniles de gasterópodos (Figura 20). La descripción general de las preferencias ecológicas actuales y el potencial paleoecológico de cada una de las especies identificadas se describe en la tabla C en la sección de Anexos.

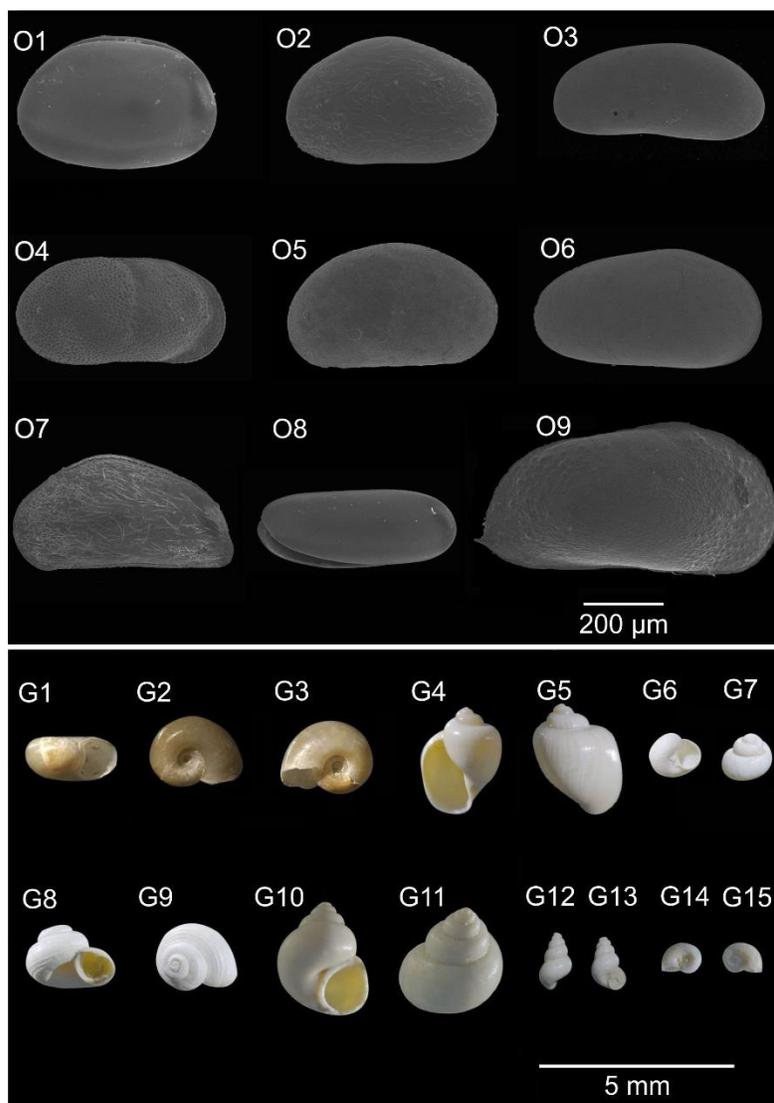


Figura 20. Lámina de bioindicadores fósiles del lago Nahá. Códigos de especies: O1) *Cypria petenensis*, caparazón vista externa izquierda (CI); O2) *Cypridopsis vidua*, valva derecha (VD), vista externa (VE); O3) *Pseudocandona* sp. VD, VE; O4) *Cytheridella ilosvayi* VD, VE; O5) *Heterocypris punctata* VD, VE; O6) *Strandesia intrepida* VD, VE; O7) *Potamocypris* sp., valva izquierda (VI), VE; O8) *Darwinula stevensoni* CI; O9) *Chlamydotheca unispinosa* VD, VE; G1), G2) y G3) *Planorbella* sp., vista ventral (V), dorsal derecha (DD) y dorsal izquierda (DI) respectivamente; G4) y G5) *Physa* sp. V y vista dorsal (D); G6) y G7) *Aroapyrgus* sp. V y D; G8) y G9) *Cochliopina dulcensis* V y DD; G10) y G11) *Aroapyrgus petenensis* V y D; G12) y G13) *Tryonia* sp. D y V; G14) y G15) juveniles de gasterópodo vista DI y DD.

Los proxies biológicos presentaron fluctuaciones en su abundancia a lo largo de todo el registro sedimentario (Figura 21). El grupo de los ostrácodos fue el dominante al presentar mayor número de especies y mayor abundancia. La especie de ostrácodo más abundante fue *Cytheridella ilosvayi* (64.7 %), seguida por *Strandesia intrepida* con el 10.7 % de la abundancia total, en el caso de los gasterópodos las especies más abundantes fueron *Aroapyrgus* sp. (50.2 %) y *Cochliopina dulcensis* (20.7 %).

De manera general, en la figura 21 se puede observar que la zona II presenta las mayores abundancias de las especies con excepción de *Cytheridella ilosvayi*, *Cypria petenensis*, *Darwinula Stevensoni*, *Chlamydotheca unispinosa* y los juveniles de gasterópodos. También se observa que las especies de ostrácodos bentónicas fueron más abundantes que las nectobentónicas al representar el 74.7 % de la abundancia relativa del grupo; además podría decirse que estas especies dominan en los años más recientes y a partir de la zona II los ostrácodos nectobentónicos se vuelven más frecuentes y abundantes. En cuanto a las especies de gasterópodos, sólo *Aroapyrgus* sp. y *Cochliopina dulcensis* se presentan a lo largo de todo el registro sedimentario (Figura 21).

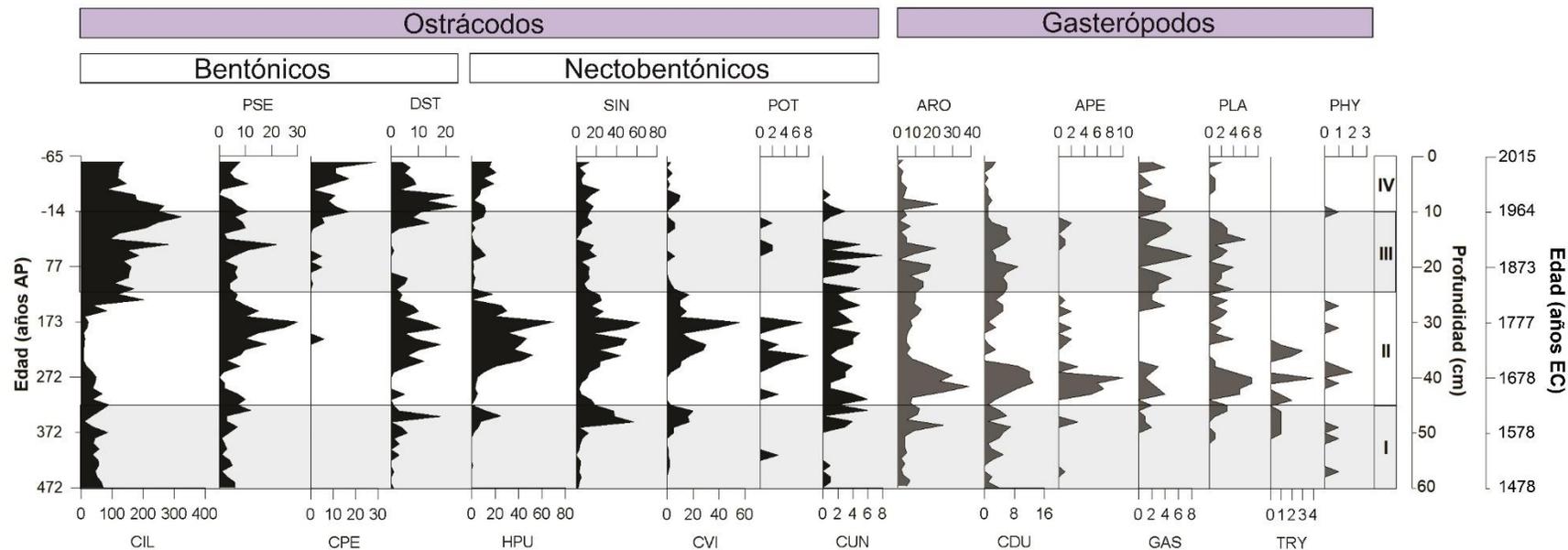


Figura 21. Abundancias de las especies de ostrácodos (v/g) y gasterópodos (c/g) presentes en el Lago Nahá. El eje X se caracteriza por ser las edades (AP, CE) o la profundidad y en los ejes Y se observan las abundancias de cada una de las especies. Los ostrácodos (líneas negras) se muestran por hábitos ecológicos (bentónicos y nectobentónicos). Los gasterópodos se observan en gris. Códigos de especies: CIL (*Cytheridella ilosvayi*), PSE (*Pseudocandona* sp.), CEP (*Cypria petenensis*), DST (*Darwinula stevensoni*), HPU (*Heterocypris punctata*), SIN (*Strandesia intrepida*), CVI (*Cypridopsis vidua*), POT (*Potamocypris* sp.), CUN (*Chlamydotheca unispinosa*), ARO (*Aroapyrgus* sp.), CDU (*Cochliopina dulcensis*), APE (*Aroapyrgus petenensis*), GAS (Gasterópodo juvenil), PLA (*Planorbella* sp.), TRY (*Tryonia* sp.), PHY (*Physa* sp.). AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

Las cuatro zonas definidas en la figura 21, se caracterizan de la siguiente manera:

Zona I (472 a 321 años AP): Es una zona dominada por la especie bentónica *Cytheridella ilosvayi* (~100 valvas/g) y la especie nectobentónica *Strandesia intrepida* (~60 valvas/g) del grupo de los ostrácodos. En cuanto a los gasterópodos las abundancias de las especies son bajas para la mayoría con excepción de *Aroapyrgus* sp. (~20 conchas/g) y *Cochliopina dulcensis* (~8 conchas/g) las cuales están presentes a lo largo de toda esta sección estratigráfica.

Zona II (321 a 115 años AP): Presenta las abundancias más elevadas para la mayoría de las especies de ambos grupos. Los gasterópodos son más abundantes al inicio y su abundancia decrece hacia el final; los ostrácodos presentan la dinámica contraria. La mayoría de las especies de ostrácodos muestran una misma tendencia con una sección de abundancia máxima entre los años ~272 y ~124 AP, con excepción de *Chlamydotheca unispinosa* la cual presenta una abundancia casi constante a lo largo de esta zona y *Cytheridella ilosvayi* cuya abundancia decrece al incrementar la del resto de los ostrácodos.

Zona III (115 a -14 años AP): De manera general, las abundancias de las especies de ambos grupos presentan fluctuaciones constantes. La especie de ostrácodo *Cytheridella ilosvayi* sobresale en esta sección al ser la más frecuente y abundante (~300 valvas/g), en tanto que *Potamocypris* sp. es poco abundante (~2 valvas/g) y esta es la última zona en donde se observa. Los gasterópodos *Aroapyrgus petenensis* y *Tryonia* sp. presentan esta misma tendencia, es decir: poca abundancia y último registro.

Zona IV (-14 a -65 años AP): Caracterizada por la comunidad de los ostrácodos, los gasterópodos son poco abundantes a medida que nos aproximamos a las fechas más recientes del registro, nuevamente las especies más representativas de este grupo son *Aroapyrgus* sp. (~20 conchas/g) y *Cochliopina dulcensis* (~5 c/g). Dentro de los ostrácodos las especies bentónicas dominan la zona; se observa el registro más frecuente y abundante de la especie *Cypria petenensis* (~30 valvas/g) la cual está prácticamente ausente en el resto de la secuencia sedimentaria. Por su parte, *Heterocypris punctata* y *Strandesia intrepida* son los ostrácodos más representativos de las especies nectobentónicas con rangos de abundancias parecidos a los de las especies bentónicas (~10 v/g a ~20 v/g) sin contemplar a *Cytheridella ilosvayi* que mantiene el dominio de la sección en términos de abundancia (~200 v/g).

5.2.7 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

Nuevamente, el análisis de la figura 22 considera los ejes de ordenación 1 y 3. La distribución de las especies en el lado negativo del primer eje muestra a *Cytheridella ilosvayi* y *Cypria petenensis*, características de altos niveles lacustres. Del lado opuesto, se ubican la especie *Strandesia intrepida* con afinidades por aguas poco profundas e igualmente, en el lado de las unidades positivas pero en el segundo cuadrante se observa a *Heterocypris punctata* que presenta una clara afinidad por ambientes someros al igual que *Potamocypris* sp. De acuerdo con la ordenación del eje 3, del lado con unidades positivas se ubican los gasterópodos del género *Aroapyrgus* y *Cochliopina dulcensis* indicadores de bajas conductividades; en la sección negativa las especies características de conductividades elevadas (*Cypria petenensis*, *Strandesia intrepida* y *Tryonia* sp.). A pesar de que *Pseudocandona* sp. y *Chlamydotheca unispinosa* también sean afines a las altas conductividades se ordenan en el segundo cuadrante pero su distribución es muy cercana al cero, lo que mantiene definido el eje de la conductividad. Finalmente, la ordenación de las especies *Darwinula stevensoni* y *Cypridopsis vidua* no influyo en la interpretación de los ejes pues son especies tolerantes a ambientes estresantes, en tanto que los gasterópodos *Physa* sp. y *Planorbella* sp. fueron poco abundantes y se les asocia principalmente a momentos de mayor contaminación del sistema. Los detalles de las preferencias ecológicas de las especies se muestran en la Tabla C de la sección de Anexos.

Por lo anterior, la ordenación en los ejes se asoció con los cambios en la profundidad (eje 1) y la conductividad (eje 3) del lago. Concretamente, en el eje 1 del DCA estratigráfico (Figura 22B), los números positivos indican menor profundidad y los negativos mayor profundidad; la tendencia de este eje es hacia el aumento del nivel lacustre. En el eje 3, los números positivos indican menor conductividad y los negativos una mayor conductividad; con una fluctuación constante sin cambios drásticos en los últimos años. Cabe señalar que estas representaciones estratigráficas están divididas en zonas (I; II; III y IV) de acuerdo con la variabilidad en los puntajes de ambos ejes.

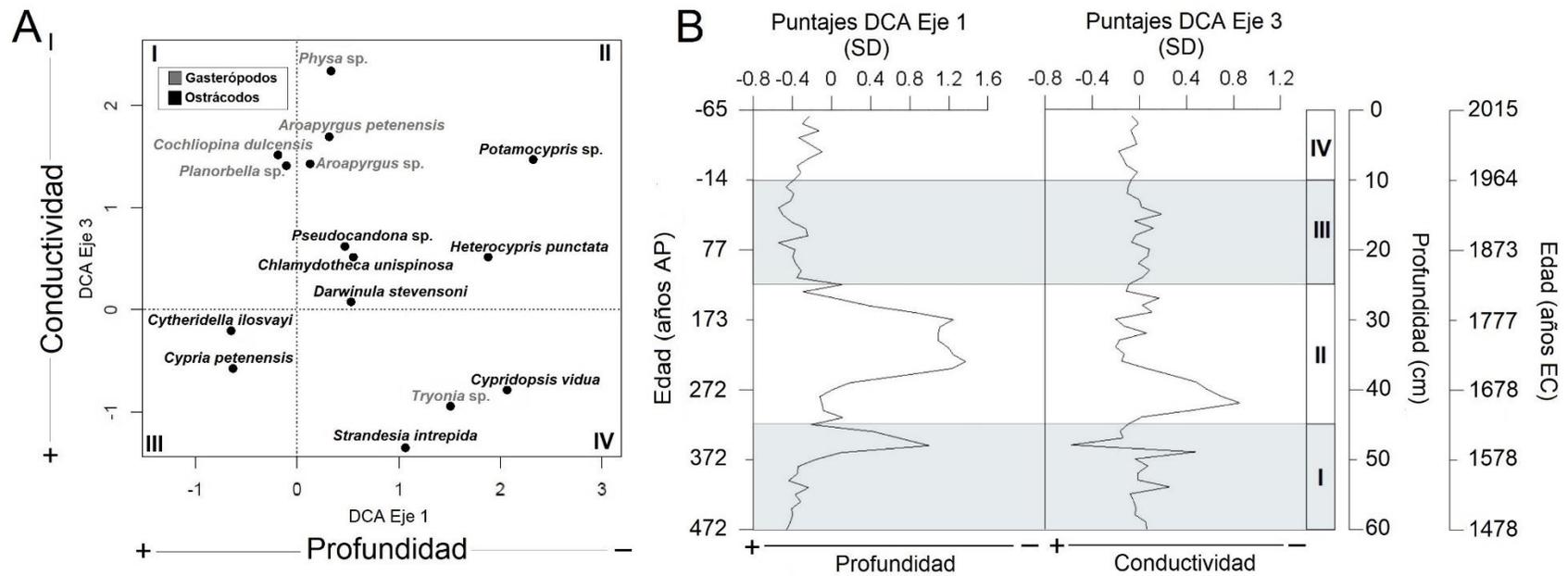


Figura 22. Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) de los bioindicadores del lago Nahá. A) Ordenación de las especies en el plano definido por el eje 1 (profundidad) y el eje 3 (conductividad); los cuadrantes se identifican con números romanos (I; II; III; IV). B) DCAs estratigráficas de los ejes 1 y 3 de acuerdo con los puntajes de las especies a lo largo de la secuencia sedimentaria. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficas son desviaciones estándar (SD, siglas en inglés). AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

En cuanto al recambio ecológico de ambos grupos (Figura 23), las variaciones que se registran por debajo de 0.5 desviación estándar ($SD < 0.5$; SD: siglas en inglés) se consideran como episodios de estabilidad. En cambio, las variaciones superiores ($SD > 0.5$), son episodios de inestabilidad. Un recambio ecológico ≥ 0.5 SD indica un periodo donde la comunidad cambió en un 50% (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Según el gráfico se pueden identificar dos eventos de inestabilidad, el primero inicia en el año ~ 362 AP y termina en el año ~ 321 AP, el segundo es más prolongado y caracteriza la segunda zona estratigráfica, éste inicia en el año ~ 281 AP y finaliza en el año ~ 163 AP; en dichos eventos el recambio es casi cercano a las 2 desviaciones estándar.

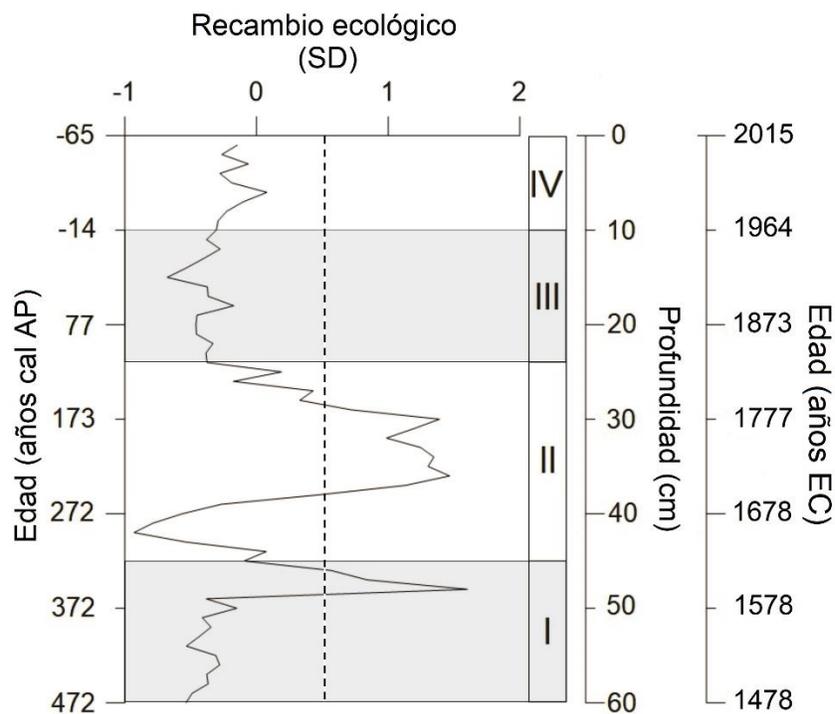


Figura 23. Recambio ecológico de ostrácodos y gasterópodos en el lago Nahá. Puntajes en desviaciones estándar (SD, siglas en inglés) de la diferencia entre los ejes estratigráficos de la ordenación del DCA (figura 22). Los números romanos (I, II, III y IV) indican las zonas estratigráficas. AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

5.2.8 Reconstrucción paleoambiental del lago Nahá

En la figura 24 se muestra la gráfica integrativa de esta secuencia que resume los resultados más relevantes y que permiten generar una interpretación más robusta.

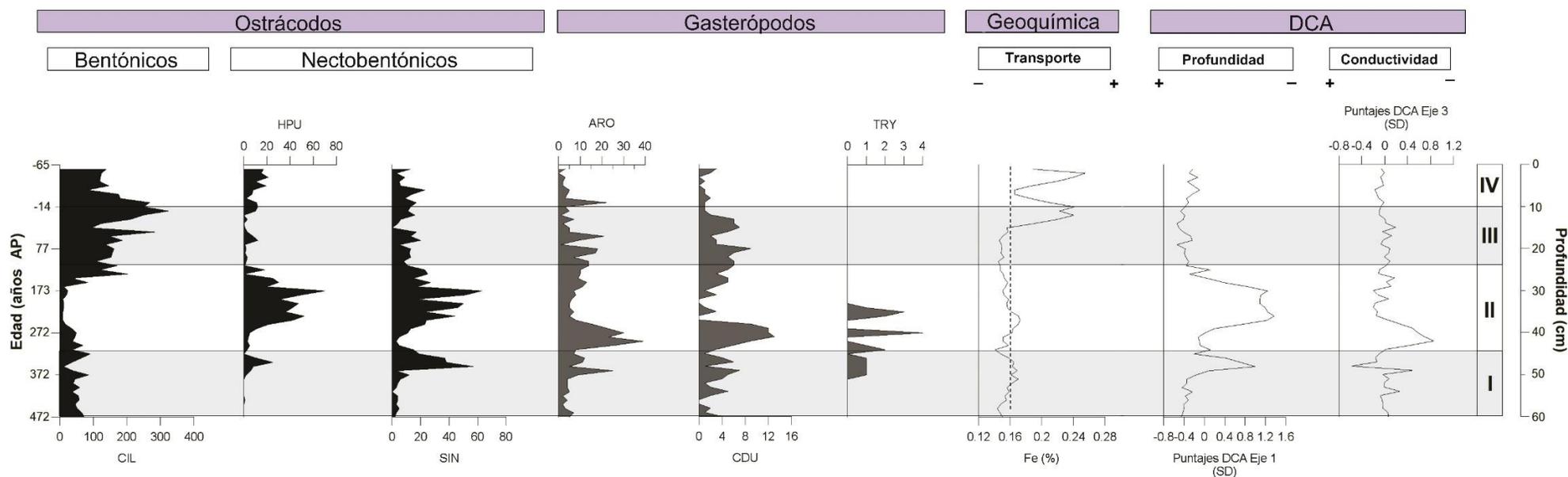


Figura 24. Reconstrucción paleoambiental del lago Nahá. Indicadores biológicos, geoquímicos y representación estratigráfica de los ejes del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA). Abundancias absolutas las especies de ostrácodos (v/g) y gasterópodos (c/g) Códigos de especies: CIL (*Cytheridella ilosvayi*), HPU (*Heterocypris punctata*), SIN (*Strandesia intrepida*), ARO (*Aroapyrgus* sp.), CDU (*Cochliopina dulcensis*), TRY (*Tryonia* sp.). AP: Antes del presente, cm: centímetros, EC: Era común.

6. DISCUSIÓN

6.1 Características limnológicas de los lagos Metzabok y Nahá

Los lagos Metzabok y Nahá presentaron características limnológicas similares (Tablas 3 y 9) sobre todo la presencia de un pH alcalino propio de los cuerpos lacustres kársticos (Guadarrama-Hernández *et al.*, 2015). Los datos sugieren que ambos lagos podrían presentar estratificación ya que su temperatura y oxígeno disuelto disminuyen conforme aumenta la profundidad, sin embargo, se requieren los perfiles completos de las variables limnológicas para validar esta suposición (Alcocer *et al.*, 2015).

Por otra parte, ambos lagos presentan diferente salinidad, en Nahá los valores de sólidos disueltos y conductividad son mayores. Estas variables presentan una relación proporcional entre sí y dependen de la fuente de agua, la disolución de las rocas circundantes, la descomposición de materia, entre otros factores (Jiménez, 2001). Específicamente, la cantidad de sólidos disueltos puede incrementar drásticamente debido a la escorrentía de aguas de riego o por fugas de aguas residuales, no obstante, los valores registrados en el lago Nahá (máx. 235 mg/L; Tabla 9) se encuentran dentro de los valores referenciales de los lagos neotropicales (10 – 200 mg/L) (Roldán, 2018). De este modo, la diferencia en la salinidad se podría asociar a una reducción en el flujo de agua hacia el subsuelo, lo que a su vez produce un mayor nivel del lago (Basterrechea, 1988).

Finalmente, en comparación con Metzabok, Nahá presenta una transparencia limitada (disco de Secchi: 3 m) lo que sugiere un mayor grado de eutrofización. Domínguez-Vázquez e Islebe (2008) reportan que las actividades agrícolas del área han tenido un impacto en el aporte de nutrientes al lago.

6.2 Aspectos ecológicos de la comunidad actual de moluscos dulceacuícolas: Indicios sobre sus preferencias ecológicas

El uso de los gasterópodos dulceacuícolas como paleobiondicadores representa un desafío pues el conocimiento de las dinámicas ecológicas del grupo es reducido (Naranjo, 2003; De Francesco, 2013). Posiblemente esta sea la razón de que un gran número de estudios paleoambientales se focalizó en el análisis de los isótopos estables ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$) presentes en las conchas como un mecanismo indirecto para inferir procesos de evaporación y niveles de productividad (Bonadonna *et al.*, 1999). Recientemente Echeverría (2017) innovó al usar la interpretación ecológica de las abundancias de estos organismos para reconstruir los cambios en la evaporación del lago Petén Itzá y respaldó las tendencias con las dinámicas de los ostrácodos. Sin embargo, las restricciones de la información malacológica siguen limitando las interpretaciones. Como un esfuerzo preventivo, este capítulo presenta un análisis ecológico básico y general que permitió comprender las dinámicas de las comunidades de gasterópodos y facilitar las reconstrucciones. Dicho análisis se describe a continuación:

De acuerdo con la composición específica, la subclase Caenogastropoda fue la más diversa y abundante en ambos cuerpos de agua representando más del 80% de la abundancia total. Dentro de los pocos estudios de moluscos dulceacuícolas del país, esta subclase suele presentar la mayor abundancia y se distribuye ampliamente en los ambientes acuáticos (Avendaño *et al.*, 2010; Millán, 2012; Mellado *et al.*, 2015). Naranjo (2003) revela que este éxito ecológico está relacionado con sus amplias adaptaciones que le permiten subsistir en diferentes ambientes desde remanentes de lava y aguas sulfurosas hasta arroyos de diferentes profundidades.

Contrariamente, la subclase Heterobranchia fue menos abundante, los géneros identificados que forman parte de este grupo taxonómico se caracterizan por vivir en ambientes con poco oxígeno e hipertróficos (Dillon *et al.*, 2006; Naranjo, 2003). De este modo, las características hidrológicas de ambos cuerpos lacustres explicarían las bajas abundancias de esta subclase.

De las tres familias determinadas Hydrobiidae fue la más abundante en ambos registros; estudios como los de Taylor (1988), Brown *et al.* (2008) y Thompson (2011) señalan que la familia Hydrobiidae suele presentar grandes densidades en Norte América y Centro América. Brown *et al.* (2008) agregan que este dominio ecológico puede ser consecuencia de la ausencia de otros grupos de caracoles que compitan por los recursos alimenticios además de la clara segregación espacial en el hábitad que facilita la coexistencia.

De los seis taxa de gasterópodos dulceacuícolas identificados, cuatro ya han sido registrados en los estados de Oaxaca y Tabasco, sin embargo todos son nuevos

registros para la región chiapaneca con excepción de *Planorbella* sp. y *Aroapyrgus* sp. Cabe mencionar que las especies *Aroapyrgus petenensis* y *Cochliopina dulcensis* se registran por primera vez en el país ya que sólo se han identificado en Guatemala (Avendaño *et al.*, 2010; Thompson, 2011).

Las especies dominantes del lago Metzabok fueron *Aroapyrgus* sp., *Cochliopina dulcensis* y *Aroapyrgus petenensis*, sus abundancias suman más de la mitad del total de organismos identificados en este lago (Tabla 5; Figura 5). La especie más abundante fue *Aroapyrgus* sp., no obstante, el estadio en el que se encontraban los organismos dificultó su identificación específica. El estudio de Avendaño *et al.* (2010) reporta este género en distintos puntos de muestreo del área focal Ixcán, Chiapas y revela que es posible que se trate de una nueva especie; los gasterópodos de esta investigación comparten características conquiológicas con los especímenes de Ixcán, a pesar de ello para validar la identidad de una nueva especie es necesaria la recolecta de más ejemplares completos. Por otra parte, la especie *Cochliopina dulcensis* es abundante en los cuerpos de agua oligotróficos, se reproduce todo el año y es características de aguas cálidas (Naranjo, 2003). En tanto que, las abundancias de *Aroapyrgus petenensis* incrementan en los ambientes poco profundos (Malek *et al.*, 1975) y es una especie poco tolerante a los cambios en la salinidad, Albarran *et al.* (2017) mencionan que un incremento en la salinidad (>3 g/L) genera una mortandad del 50 % de los organismos.

En Nahá las dos especies dominantes fueron *Aroapyrgus* sp. y *Planorbella* sp. (Tabla 11; Figura 15), los ejemplares de esta última especie compartieron características morfológicas con la especie *Planorbella trivolvis* reportada en México y Guatemala (Thompson, 2011) aunque el estadio de desarrollo en el que se encontraban impidió tener una mejor certeza taxonómica. Usualmente, las especies del género *Planorbella* son abundantes en temporadas de lluvias, tienen afinidad por la zona litoral aunque pueden adentrarse en zonas más profundas si la distribución de la vegetación acuática lo permite y es uno de los géneros más tolerantes a la acumulación de residuos orgánicos (Dillon *et al.*, 2006; Naranjo, 2003). Su presencia y abundancia en el lago Nahá podría validar la idea de que este cuerpo de agua presenta cierto grado de eutrofización como ya se mencionó anteriormente.

En cuanto a la distribución de los organismos, en Metzabok la mayor abundancia y número de especies se observó en la zona de menor profundidad (0.5 m) y conforme esta aumenta la abundancia decrece (Figura 5). Este patrón de distribución era de esperarse pues las especies dulceacuícolas identificadas tienen preferencia por la zona litoral y se encuentran principalmente asociadas a las raíces de la vegetación acuática (Naranjo, 2003; Mellado *et al.*, 2015). Cabe resaltar que la especie del género *Tryonia* sólo fue identificada en la muestra de la zona más profunda, no obstante, Shanahan *et al.* (2005) caracterizan a este género como abundante en aguas someras

donde se asocian con tapetes de algas. De este modo, la presencia de *Tryonia* sp. podría derivarse de un extendido aporte de sedimentos desde la zona litoral hasta las partes más profundas de la cuenca lacustre (Covich, 1976).

La distribución de las especies en el lago Nahá se concentró principalmente en la zona de profundidad media (5.7 m) (Figura 15), profundidad elevada de acuerdo con la afinidad litoral de las especies. Nahá presenta una gran densidad y diversidad de plantas acuáticas que se distribuyen en parches a lo largo del cuerpo de agua, entre estas especies se encuentran *Pontederia sagittata*, *Nymphaea ampla* y *Myriophyllum heterophyllum* (junio 217, Charqueño, com. Personal); esta característica puede ser la razón del patrón de distribución de los moluscos y de la riqueza de su registro sedimentario. Mellado *et al.* (2015) afirman que las plantas acuáticas son un factor de gran importancia para el establecimiento de las comunidades de gasterópodos dulceacuícolas ya que brindan refugio y alimentación.

En síntesis, este capítulo refleja que las dinámicas hidrológicas de los lagos, su estado trófico, salinidad, profundidad y la presencia de vegetación acuática son los factores ambientales que pueden modular las dinámicas de la comunidad de gasterópodos dulceacuícolas en la región y por ende deben ser considerados al momento de realizar las interpretaciones paleoambientales respectivas.

6.3 Características de las secuencias sedimentarias

Ambos núcleos de sedimento exhibieron texturas entre limos y arcillas con ligeros cambios en su coloración (Figuras 6 y 16). Esta uniformidad refleja cierta estabilidad en la energía de depositación como en las condiciones hidrológicas de la cuenca (Perry y Taylor, 2006). No obstante, los ligeros cambios en el flujo de agua e incluso momentos en donde se incrementaron las actividades antrópicas circundantes a los lagos, pudieron favorecer la presencia de los horizontes de gasterópodos y materia orgánica.

La dominancia de carbonatos y la deposición de elementos detríticos determinaron dos registros geoquímicos con señales predominantes de Ca y Fe. En ambos registros los elementos Zr, Fe y Rb presentaron una alta correlación positiva (Figuras 8 y 18), ya que se asocian con la entrada de materiales terrígenos al lago por procesos de erosión (Croudace y Rothwell, 2015). Según las investigaciones previas el principal factor erosivo en la localidad lacandona es la actividad pluvial (Franco, 2014; Vázquez-Molina *et al.*, 2016; Echeverría, 2017). Aunque no se puede descartar el efecto relacionado con las actividades de deforestación y agricultura (Domínguez-Vázquez e Islebe, 2008).

Particularmente, el registro de Metzabok presentó cantidades detectables de Ti; este metal no es afectado por los procesos diagenéticos ni biológicos, por lo que representó la entrada directa de terrígenos a las cuencas en condiciones de mayor transporte (Peterson *et al.*, 2000). Derivado de la ausencia de Ti en el registro de Nahá se recurrió al uso del Fe, no obstante, este elemento es sensible a los procesos de oxido-reducción (Croudace y Rothwell, 2015). Por su alta correlación con el Ti en el registro de Metzabok, se asume su uso como indicador de cambios en la precipitación local o como indicador de erosión antrópica en las dos secuencias.

De manera contrastante el Ca se separó de la señal terrígena en ambos registros (Figuras 8 y 18), esta relación puede asociarse con la dominancia de este elemento a lo largo de las secuencias derivada de las características kársticas de la zona (Foerster *et al.*, 2012).

Los resultados de ambos registros revelan una tendencia hacia condiciones de mayor erosión. Esta tendencia podría relacionarse con un ambiente más húmedo que concuerda con los estudios de Domínguez-Vázquez e Islebe (2007) y Vázquez-Molina *et al.* (2016) quienes indican una mayor disponibilidad de humedad en la Selva Lacandona en los años más recientes; o con un aumento en los disturbios ambientales relacionados a las actividades antrópicas como el incremento en la agricultura y en las áreas urbanas. Vázquez-Sánchez *et al.* (1992) describen que la economía del estado de Chiapas depende principalmente de las actividades agrícolas siendo el maíz su principal producto. Este cultivo se realiza mediante el sistema de roza-tumba-

quema (Mauricio *et al.*, 1987), actividad que promueve erosiones severas de los sedimentos (Heine, 1987).

Cabe mencionar que la variabilidad climática de la localidad se ha relacionado con diversos factores como el desplazamiento de la Zona Intertropical de Convergencia (ITCZ, siglas en inglés), los fenómenos climáticos ENSO en sus faces El Niño y La Niña (Bernal *et al.*, 2010b; Schneider *et al.*, 2014) y con las fluctuaciones en la expansión de la masa de agua cálida del Atlántico tropical (Wang *et al.*, 2006). Específicamente el estudio de Schneider *et al.* (2014) señala que durante los últimos ~400 años AP las recurrentes migraciones hacia el hemisferio norte de la ITCZ han provocado mayor escorrentía y lluvia en dicha región; tendencia que coincide con nuestras señales geoquímicas (Figura 25). Así mismo, Bernal *et al.* (2010) indican una fuerte correlación entre el registro isotópico ($\delta^{18}\text{O}$) de espeleotemas al sur del país (Cueva del Diablo, Guerrero) con la periodicidad de las temperaturas en el Atlántico Norte y sugiere una actual llegada de humedad en los últimos ~376 años.

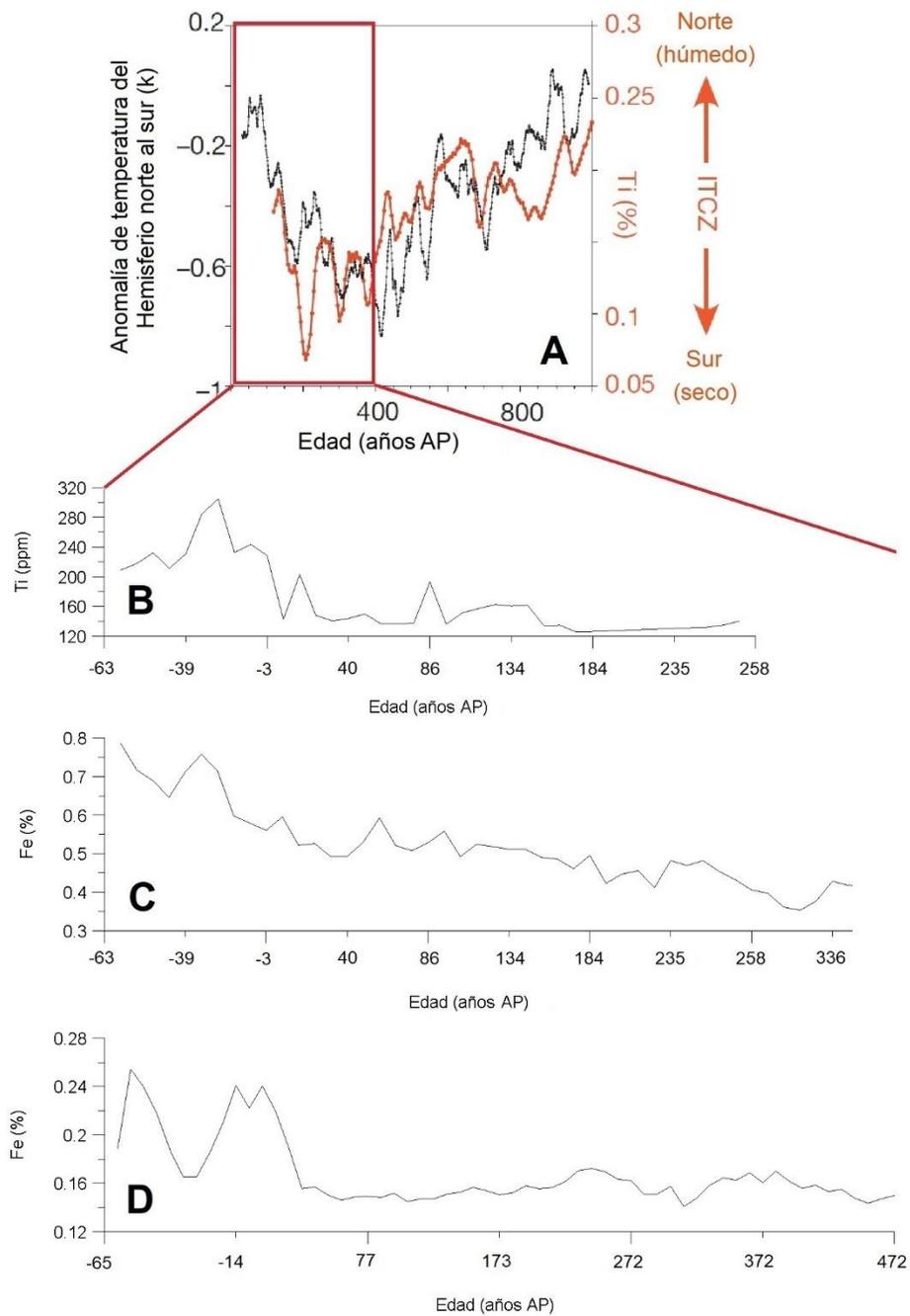


Figura 25. Migraciones de la ITCZ durante los últimos años de la edad Megalayense. A) Ti en los sedimentos de la cuenca del Cariaco (rojo) con una reconstrucción de alta resolución de las temperaturas interhemisferio durante los últimos 1,000 años. B, C Y D) Registros geoquímicos de los lagos Metzabok (B, C) y Nahá (D). Modificado de Schneider *et al.*, 2014; la gráfica A se toma directamente del estudio de los autores y se adicionaron los registros geoquímicos de esta investigación.

6.4 Señales ambientales de los paleobioindicadores acuáticos

La fauna registrada en las secuencias sedimentarias de los lagos Metzabok y Nahá (16 especies en total) refleja la heterogeneidad ambiental de la región de la Selva Lacandona, observándose diferentes ensamblajes ecológicos a lo largo de los últimos años de la edad Megalayense.

6.4.1 Gasterópodos

El número de especies de gasterópodos en los sedimentos de ambos lagos fue contrastante, en Metzabok se tiene un registro pobre (poca abundancia y pocas especies) dominado principalmente por la presencia de organismos juveniles (Figura 11). En cambio, Nahá presenta mayor abundancia de moluscos y mayor diversidad (Figura 21). Debido a los escasos estudios donde se utiliza a este grupo como paleobioindicador es difícil determinar si esta variabilidad en los registros es común; dentro de los estudios recientes Echeverría (2017) presenta un perfil poco diverso (tres especies) pero abundante de gasterópodos en el lago Petén Itzá donde sus fluctuaciones se atribuían a cambios en la profundidad y la conductividad del lago. Recapitulando las observaciones anteriores (sección 6.2) se puede inferir que además de estas variables, la distribución de la vegetación acuática jugó un papel importante en la caracterización de los paleo-registros malacológicos de Metzabok y Nahá.

La única especie que compartieron ambos registros fue *Cochliopina dulcensis*; el género *Cochliopina* es característico de aguas oligotróficas y cálidas (24 – 26 °C) (Naranjo, 2003). Los resultados de Echeverría (2017) lo asocian con un ambiente de bajas conductividades; en tanto que Dunning *et al.* (1998) mencionan que la población de *Cochliopina* es característica de aguas profundas (>2 m), mostrando un colapso en las abundancias cuando ocurrieron incidentes de desecación en la Laguna Tamarindito, Guatemala. Tanto *C. dulcensis* como *Aroapyrgus* sp. presentaron un registro abundante y continuo en el lago Nahá, las especies del género *Aroapyrgus* tienen una afinidad ecológica por los ambientes poco profundos (Malek *et al.*, 1975), sin embargo ni el lago Metzabok ni el lago Nahá se caracterizan por ser cuerpos de agua someros, de este modo en nuestro estudio *Aroapyrgus* sp. y *Aroapyrgus petenensis* son indicadoras de bajas conductividades ya que investigaciones previas como la de Albarrán *et al.* (2017) señalan que este género tiene poca tolerancia al incremento en la salinidad variable que frecuentemente se asocia con la conductividad de los lagos (Alcocer *et al.*, 2015).

Específicamente en el lago Nahá las especies *Planorbella* sp., *Tryonia* sp. y *Physa* sp. presentaron bajas abundancias (Figura 21). Naranjo (2003) indica que las especies del género *Planorbella* son más frecuentes en las orillas de los cuerpos de agua además de ser tolerantes a la eutrofización, en tanto que Dillon *et al.* (2006) indican su afinidad por aguas estancadas con bajo oxígeno. *Tryonia* sp. también tiene

una afinidad ecológica por los ambientes someros y es indicadora de altas conductividades (~539 $\mu\text{S}/\text{cm}$; Covich, 1976). Por otra parte, *Physa* es un género que agrupa especies tolerantes a la eutrofización incluso suelen ser abundantes en ambientes contaminados con desechos domésticos e industriales (Naranjo, 2003). De este modo, a pesar de su abundancia los registros de las especies *Planorbella* sp. y *Physa* sp. podrían dar indicios de los eventos de mayor eutrofización del lago Nahá durante los últimos años de la edad Megalayense, así como *Tryonia* sp. de los eventos de sequía ya que las altas conductividades se asocian con momentos en los que las tasas de evaporación fueron elevadas (Díaz *et al.*, 2017).

Por último, como se ha mencionado anteriormente en ambas secuencias sedimentarias se identificó un grupo de organismos juveniles que a pesar de sus bajas abundancias (máx. 8 conchas/g), parecen responder de manera diferente a los cambios en el ambiente ya que sus fluctuaciones muestran periodos de ausencia o presencia prolongados (Figuras 11 y 21). Diversos estudios (Schneider y Lyons, 1993; Pyron y Covich, 2003; Blanco y Scatena, 2005; Cortés-Guzmán y Linares, 2016) revelan que varios géneros de gasterópodos en sus estadios juveniles presentan migraciones estacionales a lo largo del cuerpo de agua en agrupaciones masivas buscando las condiciones óptimas para asentarse, lo que podría explicar la tendencia presente en nuestras secuencias sedimentarias. Si bien, los juveniles no aportaron mucha información paleo-ecológica, esta observación podría ser útil para futuras investigaciones donde se pueda evaluar la respuesta de los gasterópodos en sus diferentes etapas de desarrollo.

6.4.2 Ostrácodos

Los ostrácodos han sido utilizados en diferentes reconstrucciones paleoambientales por su sensibilidad a los cambios en los ecosistemas acuáticos. Actualmente existen dos trabajos que han analizado el registro fósil de este grupo en la Selva Lacandona: Díaz *et al.* (2017) y Cisneros (2017). Las especies reportadas en esta investigación coinciden con las de los estudios previos además que existe una gran similitud entre los registros de Metzabok y de T'zi BaNá (Cisneros, 2017), la única diferencia radica en que nuestro estudio identifica a la especie *Cypria petenensis* la cual está ausente en el trabajo de Cisneros. La alta afinidad de estos registros puede ser resultado de la conexión que se establece entre ambos lagos durante la temporada de lluvias derivado de un incremento en sus niveles de agua (junio 2017; Pérez, com. Personal). *C. petenensis* es una especie bentónica tolerante a condiciones estresantes (Echeverría, 2017), por lo que su presencia y abundancias elevadas en estos registros no son inesperadas; además ha sido reportada en el lago Petén Itzá (Echeverría, 2016; 2017) y está ampliamente distribuida en la región de la Península de Yucatán (Charqueño, 2017).

Los perfiles sedimentarios de los ostrácodos en Metzabok y Nahá fueron similares en términos de abundancia y diversidad (Figuras 11 y 21). En ambos núcleos las especies bentónicas fueron más abundantes que las nectobentónicas lo que en algunos estudios sugiere bajos niveles del lago (Díaz *et al.*, 2017), sin embargo, las especies bentónicas reportadas en este estudio (*C. petenensis*, *Cytheridella ilosvayi*, *Pseudocandona* sp. y *Darwinula stevensoni*) son características de aguas con profundidades ≤ 40 m (Pérez *et al.*, 2011), profundidades elevadas de acuerdo con la batimetría de nuestros lagos. Por ende, en el este estudio dichas especies se asocian a escenarios ambientales relativamente húmedos durante los últimos ~500 años. Además, *C. ilosvayi* es característica de aguas cálidas (Pérez *et al.*, 2010c) y las especies del género *Pseudocandona* son indicadoras de altas conductividades, en tanto que *D. stevensoni* se asocia con ambientes estresantes (Pérez *et al.*, 2010c; Matsuda *et al.*, 2015).

Dentro de las especies nectobentónicas *Heterocypris punctata* y *Strandesia intrepida* caracterizaron los registros, ambas especies son típicas de la zona litoral con preferencias por aguas no mayores a 1 m de profundidad, por lo tanto se consideran indicadoras de aguas superficiales y de altas conductividades (Pérez *et al.*, 2010c; Díaz, 2015). Mismas características ambientales que se podrían inferir a partir de la presencia de *Potamocypris* sp. (Díaz *et al.*, 2017; Cisneros, 2017) la cual fue poco constante en nuestros registros al igual que *Cypridopsis vidua*, sin embargo esta especie se ha identificado como altamente tolerante a los cambios de conductividad y niveles del lago (Echeverría, 2017).

Cabe señalar que *Chlamydotheca unispinosa* sólo fue observada en el registro de Nahá, esta especie ya ha sido reportada por Díaz *et al.* (2017) quienes mencionan es común de la fauna Neotropical, ocupa ambientes lóticos y lénticos, así como cuerpos de agua permanentes o temporales, de altas conductividades y tiene preferencias litorales.

De acuerdo con las preferencias ecológicas de las especies, así como los resultados de la presente investigación, asociaciones formadas por *Aroapyrgus* sp., *A. petenensis*, *C. ilosvayi* y *C. dulcensis* definen condiciones de mayor humedad; en tanto que ensambles formados por *Planorbella* sp., *Tryonia* sp., *C. unispinosa*, *H. punctata*, *S. intrepida*, *Potamocypris* sp. y *D. stevensoni*, caracterizan momentos de sequías. Especies como *Pseudocandona* sp., *C. petenensis* y *C. vidua* pueden ser abundantes en ambos periodos debido a su amplio rango de tolerancia a las fluctuaciones ambientales. Finalmente, *Physa* sp. y *Planorbella* sp. son indicadoras de eutrofización de los cuerpos de agua. De este modo, los ensambles ecológicos de los lagos Metzabok y Nahá están determinados principalmente por las fluctuaciones en los niveles lacustres. Sin embargo, a pesar de que nuestros datos no permiten describir los cambios precisos de estas condiciones ambientales, si se pueden

asegurar tendencias de cambios en la profundidad y conductividad local durante los últimos años (Figuras 12 y 22); sin dejar de mencionar las inferencias que se pueden realizar sobre el grado de impacto en ambos lagos que deberán ser corroboradas con estudios posteriores como el análisis de contenido orgánico en los sedimentos.

En cuanto a las tendencias de cambios en el nivel lacustre y conductividad, en ambos lagos se muestran patrones contrastantes. La interpretación ambiental del registro biológico de Nahá muestra una tendencia hacia una mayor disponibilidad de humedad en la región en los últimos ~124 años (Figura 22), en contraste los paleobioindicadores de Metzabok apuntan hacia un ambiente más seco (últimos ~134 años; Figura 12). Es preciso recordar que Metzabok presenta cambios en sus niveles lacustres durante el periodo de lluvias y secas que superan los 2 m (junio 2017; Pérez, com. Personal). Por consiguiente, la comunidad de ostrácodos y gasterópodos de dicho lago podrían revelar tanto señales estacionales como climáticas regionales. Algunos estudios han descrito que en estos grupos taxonómicos la estacionalidad es un componente que determina la abundancia y diversidad de organismos pues estas fluctuaciones temporales generan un declive en las poblaciones a lo largo del año debido a la mortandad (Liberto, 2010; Carcedo y Fiori, 2011).

Un par de ejercicios estadísticos que permiten reflejar la diferencia en la respuesta de los proxies biológicos al ambiente en ambos lagos son: el histograma de distancias Euclidianas y la función de densidad de probabilidad (Figura 26). Las ordenaciones del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, siglas en inglés) pueden ser usadas como sustitutos del recambio ecológico permitiendo realizar reconstrucciones basadas en los ensambles (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017). De este modo, al calcular la distancia entre los puntajes de los cuatro ejes de ordenación del DCA para cada registro y graficar sus valores, permitió visualizar la diferencia en la variabilidad ambiental de ambos lagos. Las distancias se resumieron a través de una función de densidad de probabilidad compuesta por una distribución Gaussiana finita. En la gráfica de densidades (Figura 26B) la media de la distribución de Metzabok se ubica entre los cuantiles .5 y .20 lo que implica que en este lago la comunidad presenta constantes recambios mayores al 50 % lo que podría estar asociado a las drásticas fluctuaciones en el nivel lacustre que lo caracterizan. En tanto que Nahá muestra dos dinámicas, una estable con recambios menores al 50 % y una sumamente variable con recambios superiores al 80 %. Estas tendencias concuerdan con las inferencias ambientales que se discuten en los siguientes apartados.

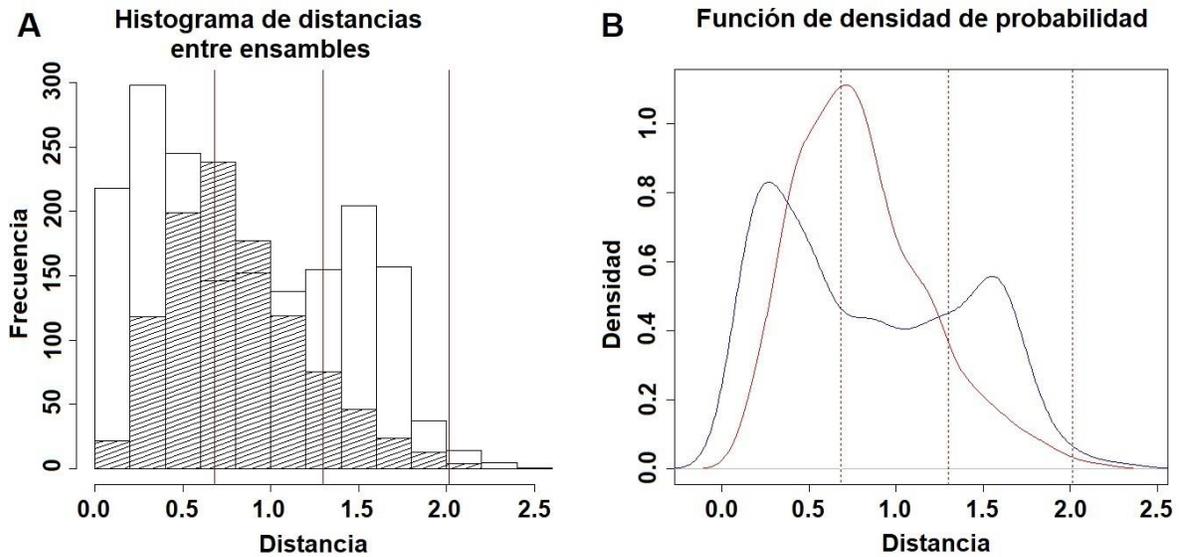


Figura 26. Modelo de distancias Euclidianas de los registros biológicos de los lagos Metzabok y Nahá. A) Histograma de las distancias de los puntajes de los DCAs que muestra la frecuencia de distribución de distancias entre las muestras; barras oscuras: Metzabok, barras blancas: Nahá; las líneas verticales muestran los cuantiles de .5, .20 y .05, respectivamente; el eje X se caracteriza por la frecuencia de las muestras, el eje Y la distancia ecológica en unidades de desviaciones estándar. B) Función de densidad de probabilidad de las distancias; línea roja: Metzabok, línea negra: Nahá; las líneas verticales punteadas muestran los cuantiles de .5, .20 y .05, respectivamente; el eje X se caracteriza por la densidad, el eje Y la distancia ecológica en unidades de desviaciones estándar.

6.5 Historia ambiental de los lagos Metzabok y Nahá durante los últimos ~500 años

Las secuencias sedimentarias cortas de los lagos Metzabok y Nahá (~1 m) son un nuevo aporte para mejorar el entendimiento de las dinámicas ambientales de la Selva Lacandona durante la edad Megalayense. Los ensamblajes biológicos a lo largo del perfil estratigráfico permitieron identificar cuatro periodos para ambas secuencias que se describen a continuación:

6.5.1 Metzabok

La zona I (346 a 285 años AP) es una sección en la que el aporte de terrígenos a la cuenca es escaso, caracterizada por un ambiente con altas tasas de evaporación que de manera general provocan aumentos en la conductividad de los lagos reflejados en el eje 3 del DCA estratigráfico (Figura 14). El dominio de *H. punctata* concuerda con dichos supuestos ambientales pues es una especie característica de aguas someras y abundante en momentos de sequía (Pérez *et al.*, 2010c; Cisneros, 2017). Sin embargo, la tendencia del eje 1 del DCA apunta hacia un incremento del nivel del lago (Figuras 12B y 14) lo que puede estar directamente relacionado con el aumento de *C. ilosvayi*, especie que se asocia con profundidades no mayores a los 40 m (Pérez *et al.*, 2010c) y que de acuerdo con las características de Metzabok podría inferir un ambiente profundo. Lo anterior articula bien con una unidad estratigráfica que presentó un recambio ecológico de un 50% al final de su zonación (Figura 13). Así el inicio de esta unidad se atribuye a un ambiente de sequía y a partir del año ~326 AP incrementa la humedad regional. Este ambiente fluctuante puede ser la razón de la frecuencia constante de *Pseudocandona* sp., especie que tolera las altas conductividades pero que también es abundante en ambientes con profundidades cercanas a los 40 m (Matsuda *et al.*, 2015; Pérez *et al.*, 2010c). El año 326 corresponde con el año 1624 de la Era Común y en el estudio de Rodríguez-Ramírez *et al.* (2015) describen que el centro de México presentó un periodo de sequía severo en 1400 EC, sin embargo, el lago Santa María del Oro recupera sus niveles lacustres en el año ~1600 EC gracias a una mayor disponibilidad de humedad.

Durante 285 a 144 años AP (zona II) continúan las condiciones húmedas lo que resulta en un aporte creciente de Ti y Fe hacia la cuenca, así como la dominancia de los ostrácodos bentónicos y la presencia casi constante del molusco *C. dulcensis*. Las investigaciones de Echeverría (2017) y Pérez *et al.*, (2011) asocian la dominancia de ostrácodos bentónicos con condiciones húmedas a lo largo del Holoceno. En tanto que el género *Cochliopina* se relaciona con altos niveles del lago y bajas conductividades (Dunning *et al.*, 1998; Echeverría, 2017). A pesar de esta tendencia se detecta un periodo entre los años ~235 y ~184 AP (1715-1766 EC) donde según la interpretación del DCA disminuye la profundidad del lago y la conductividad incrementa sustancialmente (Figura 12). Esto también se refleja en una ligera

disminución del aporte de terrígenos (Figura 9) y se relaciona de manera positiva con una disminución del Ti en la cuenca del Cariaco, Venezuela alrededor del año ~200 AP, lo que sugiere un evento de sequía en la región neotropical (Haug *et al.*, 2001). Además, este periodo coincide con la etapa final del mínimo de Maunder (año 1715) y se encuentra dentro de uno de los periodos más fríos y secos de la Pequeña Edad de Hielo (~1660-1760 EC) (Cuna *et al.*, 2014). No obstante, después del año ~184 se recupera rápidamente el nivel del lago y la conductividad disminuye drásticamente. Vásquez-Molina *et al.* (2016) mencionan que los incrementos en la insolación durante los eventos secos podrían generar advección del vapor de agua, que sumado a la orografía de la región Lacandona, promueve la precipitación causando lluvias prolongadas y provocando un subsecuente aumento en del nivel de agua de las cuencas.

El período entre 144 a -3 años AP (Zona III) es rico y diverso pues registra todas las especies identificadas del núcleo de sedimento. En esta sección se da un incremento de las especies nectobentónicas que determina una señal estratigráfica hacia la disminución del nivel lacustre (eje1, Figura 14) y que se asocian con un ambiente somero (Pérez *et al.*, 2011). Por su parte, los indicadores terrígenos presentaron un incremento a lo largo de la unidad sedimentaria con una disminución entre los años ~86 y 40 AP (Figura 9). Esta señal geoquímica podría relacionarse con un ambiente profundo que presentó un prolongado evento de sequía o con un ambiente seco que favoreció la erosión de los sedimentos y que a su vez promovió el transporte de valvas y conchas hacia las zonas más profundas de la cuenca, lo que explica la riqueza de este periodo. Florescano *et al.* (1980), realizan una compilación de los registros históricos de las sequías en México y describen que el periodo entre 1868 a 1910 (~82-40 AP) se caracterizó por sequías severas en todo el país que provocaron perdidas de cosecha, muerte de ganado y epidemias. En tanto que, Domínguez (2016) describe que en el año 1860 el estado de Chiapas presenta una escasez de lluvia que deriva en la carestía de semillas. La tendencia de un ambiente estresante concuerda con el incremento en las abundancias de especies que son tolerantes a los cambios en la conductividad y niveles del lago como *Pseudocandona* sp., *C. vidua* y *C. petenensis* (Pérez *et al.*, 2010c; Karanovich, 2012).

Finalmente, hacia el presente (-3 a -63 años AP, zona IV) se observa un aumento de terrígenos y una baja en la conductividad que sugiere el eje 3 del DCA estratigráfico. Aunque nuevamente la señal del primer eje es contraria, esta apunta hacia un ambiente de aguas someras que está directamente relacionado con la abundancia y frecuencia de *H. punctata* (Pérez *et al.*, 2010c). Díaz (2015) menciona que esta especie tiene preferencias litorales y su abundancia en el registro se relaciona generalmente con un aporte de sedimentos desde la zona litoral a la profunda durante los periodos de lluvias. Además, esto coincide con la abundancia de gasterópodos juveniles de esta sección; Covich (1976) indica que el aumento de

conchas de gasterópodos juveniles en las zonas profundas de un lago puede derivarse de un extendido aporte de sedimentos desde la zona litoral.

6.5.2 Nahá

La secuencia sedimentaria de Nahá fue un poco más larga que la de Metzabok lo que permitió ampliar el rango temporal para dar información más detallada acerca de las condiciones ambientales de los últimos ~500 años. Al ser una cuenca cerrada con cambios ligeros entre el periodo de lluvias y secas (CONANP, 2006; Domínguez-Vásquez e Islebe, 2008) permite realizar una interpretación más certera de las variaciones ambientales de la región a lo largo de este tiempo geológico.

En la zona I (472 a 321 años AP) las señales de los ejes del DCA estratigráfico indican una tendencia hacia un ambiente somero con altas conductividades (Figura 22). Este periodo seco inicia en el año ~372 AP (1578 EC) y coincide con el momento de mayor aporte de Fe a la cuenca (Figura 19). Cabe señalar que la presencia de especies características de aguas profundas como *C. ilosvayi* y *C. dulcensis* sugiere que la disminución del nivel lacustre no fue tan drástica (Matsuda *et al.*, 2015; Dunnig *et al.*, 1998). No obstante, al final de esta zona la mayoría de las especies presentan un incremento en su abundancia (Figura 21), incluso géneros sensibles a las altas conductividades como *Aroapyrgus* (Albarran *et al.*, 2017), lo que sugiere que el prolongado evento de sequía favoreció la erosión de los sedimentos y promovió el transporte de valvas y conchas hacia las zonas más profundas de la cuenca. Hodell *et al.* (2005) reportan que la Península de Yucatán se vuelve un ambiente seco a mediados de los años 1500s como resultado de la baja actividad solar (mínimo de Spörer, 1420-1570), que coincide con una disminución en la temperatura superficial al norte del Mar Caribe y con la disminución en la precipitación observada en los registros geoquímicos de la Cuenca del Cariaco (Haug *et al.*, 2001). Esta sequía corresponde con el inicio de la Pequeña Edad de Hielo que para el centro del país abarca un periodo entre 1400 a 1550 EC (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2015).

Según las señales del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, siglas en inglés) el periodo entre 321 y 115 años AP (Zona II) engloba dos condiciones ambientales diferentes. La primera, infiere un lago profundo con niveles de agua que generan una disminución en la conductividad (Figura 22) y la segunda que se suscita desde el año ~272 AP al ~163 AP donde disminuye drásticamente el nivel lacustre y se reduce la entrada de terrígenos a la cuenca (Figura 24). Esta transición de ambientes se visualiza bien con el recambio en las comunidades biológicas (Figuras 21 y 23). En el primer momento las altas profundidades del lago favorecen principalmente a la comunidad de moluscos bentónicos y para el año 272 AP comienza la proliferación de ostrácodos, con una dominancia de especies nectobentónicos. Mellado *et al.* (2015) observan que durante las grandes inundaciones de las cuencas hidrológicas de Tabasco se promueve un arrastre de la

vegetación acuática lo que facilita la dispersión de los moluscos y el aumento de su densidad. Por el contrario, *Pérez et al.* (2008) encontraron que cuando aumenta mucho el nivel del lago las abundancias tanto de ostrácodos bentónicos como nectobentónicos decrecen pues al poseer valvas ligeras se favorece su dispersión. Ahora bien, bajo estas condiciones de humedad se esperaría un registro de Fe abundante, sin embargo, sus valores estuvieron por debajo de la media lo que puede estar relacionado con la disponibilidad de oxígeno en la cuenca (Figura 19). Un alto nivel del lago genera condiciones anóxicas lo que resulta en la disolución del Fe (Franco, 2014). Cabe mencionar que los registros de *Planorbella* sp. y *Physa* sp. sugieren un lago que presenta altos niveles de nutrientes (Naranjo, 2003); aunque sería necesario realizar análisis del contenido de materia orgánica en los sedimentos para realizar interpretaciones más robustas sobre su estado trófico. El periodo de sequía que abarca de 272 a 163 AP (1678-1787 EC) coincide con el mínimo de Maunder (1645-1715) y correspondería al periodo final de la Pequeña Edad de Hielo registrado en el centro de México (1690-1170 EC) (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2015) y que según los registros de Cuna *et al.* (2014) es el periodo más frío y seco.

Entre 115 a -14 años AP (1835-1964EC; Zona III) las señales del DCA estratigráfico exhiben una tendencia hacia el aumento del nivel del lago, lo cual concuerda con la señal del registro geoquímico del Fe (Figura 24). La frecuencia y la presencia de *C. ilosvayi* (~300 valvas/g), así como la baja densidad de *Potamocypris* sp. refuerzan el supuesto ecológico pues son características de aguas profundas y someras respectivamente (*Pérez et al.*, 2010c). De acuerdo con la frecuencia y abundancia de *Aroapyrgus* sp. se infiere que las conductividades no fueron elevadas (*Abarran et al.*, 2017), en tanto que la presencia casi constante *Planorbella* sp. supone que el nivel de nutrientes se mantuvo (Naranjo, 2003). Según los registros del lago Balamtetik, Chiapas, el sistema lacustre sufrió diversos eventos de disturbios relacionados con los cambios en el uso de suelo durante la reforma agraria (1940s) que promovieron una condición eutrófica (*Caballero et al.*, 2019). El incremento en las actividades agrícolas concuerda con la pérdida de cobertura forestal (~50 %) que se registra para la Selva Lacandona en 1875 (*Vázquez-Sánchez et al.*, 1992).

En la zona IV (-14 a -65 años AP) *Aroapyrgus* sp., *C. petenensis* y *C. ilosvayi* sugieren un ambiente profundo y de bajas conductividades (Albarran *et al.*, 2017; Díaz *et al.*, 2017). La interpretación del análisis estratigráfico señala una ligera disminución de la profundidad, sin embargo se mantiene la tendencia de un lago hondo. Esta ligera disminución en el nivel del agua pudo favorecer la proliferación de especies con preferencias por aguas superficiales como *H. punctata*, *S. intrepida* y *D. stevensoni* (Díaz *et al.*, 2017). La señal geoquímica apunta hacia un ambiente con mayor precipitación (Figura 19) lo que puede ser explicado por diferentes forzadores climáticos como el incremento de la insolación de verano en el hemisferio norte que subyace en la migración de la Zona Intertropical de Convergencia y que ocasiona vientos húmedos en México (Bernal *et al.*, 2010b); entre otros factores previamente mencionados. Finalmente, en esta sección estratigráfica colapsan los registros de *Planorbella* sp. y *Physa* sp. sugiriendo una disminución en el aporte de nutrientes a la cuenca (Naranjo, 2003). Esta tendencia puede ser resultado de las medidas de conservación en el área. Desde antes de iniciar los años noventa varias localidades de Chiapas sufrían modificaciones ambientales relacionadas con la agricultura y ganadería; actividades que tuvieron un impacto en los recursos lacustres de la región. En respuesta al deterioro del ecosistema, la comunidad lacandona exigió el establecimiento de áreas naturales protegidas (CONANP, 2003). No fue hasta 1998 cuando se fundaron las áreas de protección de flora y fauna Metzabok y Nahá (CONANP, 2003). Si bien esta fecha es un punto en la cronología de los registros sedimentarios de los lagos Metzabok y Nahá, la comunidad de gasterópodos da un indicio de que estas medidas de protección posiblemente controlaron el impacto progresivo de los ecosistemas.

6.6 Trascendencia Paleo-climática

Los registros de Metzabok y Nahá permitieron reconstruir con mayor detalle los cambios ocurridos en los años más recientes de la edad Megalayense, identificando fluctuaciones intercaladas entre momentos de sequía y de mayor humedad; tendencias que sólo han sido descritas en secuencias sedimentarias que abarcan los últimos 2000 años (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2015). Este patrón de intervalos secos y húmedos puede ser controlado por los cambios estacionales de los eventos ENSO (“El Niño” y “La Niña”), la migración de la ITCZ y con las fluctuaciones en la expansión de la masa de agua cálida del Atlántico tropical (AWP, siglas en inglés). “El Niño” genera anomalías negativas en la precipitación de verano (Bernal *et al.*, 2010b) y “La Niña” brinda una precipitación adicional (Moy *et al.*, 2002). Las migraciones hacia el hemisferio norte de la Zona Intertropical de Convergencia provocan mayor precipitación durante el verano boreal (Schneider *et al.*, 2014) y la AWP genera la principal fuente de vapor de agua al sur de México que unido al efecto de los vientos alisios y a la orografía de la región propicia un incremento en la precipitación; además sus fluctuaciones se han asociado con la actividad de Huracanes en el Atlántico (Wang *et al.*, 2006; Wang y Lee, 2007).

Aunque existe una diferencia en la fecha basal de las secuencias (~100 años más en Nahá), las variables biológicas y geoquímicas proveen evidencia de tres señales climáticas regionales: un evento seco alrededor del año 300 AP (1650 EC), la sequía del año ~200 AP (1750 EC) y una tendencia final hacia una mayor disponibilidad de humedad que inicia a partir del año -3 AP (1950s EC).

La sequía del año 300 AP [~346 AP (1604 EC) en el registro de Metzabok y ~372 AP (1578 EC) en Nahá] corresponde con el último momento del mínimo de Spörer (1420-1570) que marca el inicio de la Pequeña Edad de Hielo al sur del país pues esta señal coincide con los registros de la Península de Yucatán (Hodell *et al.* 2005) y con el registro de Lago Verde al sur de Veracruz (Lozano-García *et al.*, 2007). Sin embargo, en el centro de México el inicio de esta oscilación climática se observa en años anteriores. Cuna *et al.*, (2014) describen los primeros efectos de la Pequeña Edad de Hielo en el lago La Luna a partir de 1360 EC, en tanto que Rodríguez-Ramírez establecen un periodo seco de 1400 a 1550 EC en el lago Santa María del Oro. Estas diferencias temporales son comunes pues los archivos históricos y geológicos sugieren que la Pequeña Edad de Hielo presenta una alta variabilidad temporal (Lozano-García *et al.*, 2007).

Por otra parte, el periodo seco del año ~200 AP [Metzabok: ~235 AP (1715 EC), Nahá: ~272 AP (1678 EC)] coincide con el mínimo de Maunder (1645-1715) y representa el segundo episodio de la Pequeña edad de Hielo. Este periodo fue el más frío y seco (Cuna *et al.*, 2014), según los archivos históricos afectó varias regiones del país entre ellas: el Valle de México, Puebla, Tlaxcala y la Península de Yucatán. Uno de sus efectos fue la presencia de heladas simultaneas que provocó la pérdida de cultivos, específicamente de cereales (Domínguez, 2016).

Finalmente, este estudio es el primero en reportar condiciones de mayor humedad en los últimos ~70 años en la localidad Lacandona. Esta tendencia hacia el presente se ha detectado en ciertos registros de la localidad, entre ellos las investigaciones de Domínguez-Vázquez e Islebe (2008), Vázquez-Molina *et al.* (2016) y Echeverría (2017), sin embargo, su amplia temporalidad (últimos ~4000 años) marcan el inicio del aumento en la humedad regional hace ~1000 años sin mencionar las fluctuaciones secas y húmedas de los años más recientes. Esto sugiere que la resolución y temporalidad tienen un efecto en la interpretación, pues al incrementar la temporalidad, la resolución puede disminuir y algunas señales son indetectables.

7. CONCLUSIONES

7.1 Conclusiones

El presente trabajo aportó las primeras reconstrucciones paleoambientales con temporalidades cortas y contribuyó de manera importante para identificar las fluctuaciones climáticas de los últimos ~500 años de la edad Megalayense en la Selva Lacandona.

La comunidad malacológica actual de ambos lagos fue igual en términos de composición, sin embargo, la abundancia y distribución fueron determinadas por las características particulares de cada cuenca lacustre. De acuerdo con los resultados y la bibliografía, la comunidad de gasterópodos puede responder a las variaciones en la salinidad, profundidad, estado trófico e incluso a la presencia de vegetación acuática.

El análisis multielemental permitió detectar momentos de mayor transporte de terrígenos a las cuencas. Como se hipotetizó, el transporte se derivó principalmente de los eventos de mayor precipitación local, sin embargo, también se percibió un incremento de TI y Fe durante ciertos eventos secos como consecuencia del efecto erosivo de las actividades antrópicas. Por ejemplo, durante la sequía del año ~86 AP en Metzabok y la sequía del año ~372 AP en Nahá.

Los ensamblajes biológicos (gasterópodos y ostrácodos) presentaron variaciones de acuerdo a los cambios en los niveles lacustres y conductividad de los lagos. Además, los gasterópodos de Nahá dieron indicios del nivel trófico, no obstante, se sugieren futuros análisis para validar dichas tendencias.

El análisis de las distancias ecológicas entre las muestras sugiere que Metzabok es un lago inestable que constantemente presenta recambios ecológicos iguales o superiores al 50% de la comunidad. Estos recambios pueden ser resultado de sus dinámicas hidrológicas contrastantes durante el periodo de lluvias y secas. Por otro lado, Nahá presenta dos tendencias ambientales, una altamente estable y una con recambios significativos en los momentos de transición ambiental, es decir, de un evento seco a uno de mayor humedad y viceversa. Por ende, se considera que la estabilidad del lago Nahá es más favorable para realizar estudios paleo-climáticos ya que el registro de Metzabok podría mezclar las señales climáticas regionales con las variaciones estacionales.

Como se esperaba, algunos eventos presentaron correlación con señales locales y de la región neotropical. Específicamente las dos secuencias sedimentarias manifiestan dos periodos de secos: el evento que inicio en el año ~300 AP y el del año ~200 AP. Estas sequías corresponden con el inicio y termino de la Pequeña Edad de Hielo, oscilación climática que propició perdidas de cultivo y epidemias en todo el país.

Por último, se confirma la hipótesis de una tendencia ambiental hacia condiciones de mayor humedad, la cual sido reportada a nivel local, sin embargo, la resolución y temporalidad de nuestro estudio permite detectar las fluctuaciones de sequía/humedad que los estudios previos no habían identificado. Por consiguiente, se sugiere incrementar los estudios con temporalidades cortas y en zonas de distintas elevaciones para robustecer el entendimiento de las dinámicas climáticas globales.

7.2 Perspectivas futuras de las paleoreconstrucciones y del potencial de los moluscos (Gastropoda) como bioindicadores de lagos kársticos

De acuerdo con los hallazgos de esta investigación se sugiere promover el uso de secuencias cortas en las paleoreconstrucciones para incrementar la resolución y la interpretación de los eventos ambientales de los últimos años.

Además, debido que las abundancias de los organismos pueden generar falsas interpretaciones de los análisis estadísticos (p.ej. DCA), se recomienda realizar una mejor calibración de la señal biológica con el acceso a una mayor información de sus preferencias ecológicas. Por ello, es necesario el incremento de estudios ecológicos de la comunidad de moluscos dulceacuícolas ya que la información actual es escasa y genérica lo cual dificulta reconocer la señal específica de cada taxa de este grupo. Debido a la falta de información, es altamente recomendable que el estudio paleoambiental incluya un monitoreo actual de la fauna malacológica para asegurar la identificación taxonómica de los organismos fósiles y sobre todo definir las tendencias ecológicas, como se observa en este estudio las características peculiares de cada cuenca hidrológica generarán una dinámica diferente en la comunidad de moluscos; comprender los aspectos ecológicos básicos de la comunidad de cada lago incrementará la robustez de la interpretación.

Relacionado con la falta de información y la complejidad de los ecosistemas acuáticos se sugiere realizar investigaciones multiproxy donde se incluyan diferentes indicadores biológicos y geoquímicos. Esto facilitará la interpretación, la hará más veraz y garantizará tener información continua en nuestro registro; pues existen periodos en donde ciertos elementos geoquímicos están por debajo del límite de detección y de acuerdo a la sensibilidad de cada comunidad biológica se pueden presentar eventos en los que las abundancias colapsan.

Nuestros resultados y observaciones sugieren que analizar una alícuota de un centímetro de sedimento es suficiente para monitorear las abundancias de los ostrácodos, sin embargo, se sugiere el uso de una alícuota mayor para aumentar la densidad de conchas de moluscos y así tener interpretaciones estadísticamente significativas.

Finalmente, para mejorar las interpretaciones futuras de este trabajo se sugiere realizar análisis del contenido de materia orgánica e inorgánica y mejorar el modelo cronológico adicionando fechas de ^{14}C .

REFERENCIAS

- Albarrán, M. N. C., L. J. Rangel, L. M. Gama, J. A. Arévalo de la Cruz, E. Moguel-Ordoñez y C. J. Pacheco. 2017. Tolerancia a la salinidad aguda de gasterópodos dulceacuícolas nativos e introducidos en Tabasco, México. *Hidrobiológica* 27 (2):145-151.
- Alcocer, J., M. Merino-Ibarra y E. Escobar-Briones. 2015. *Tendencias de Investigación en Limnología Tropical: Perspectivas universitarias en Latinoamérica*. Asociación Mexicana de Limnología, A.C., Instituto De Ciencias del Mar y Limnología, UNAM y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, 482 p.
- Álvarez, D., E. Keppens, N. Fagel, A. Araneda y R. Urrutia. 2015. Late Holocene climate variability on the eastern flank of the Patagonian Andes (Chile): A $\delta^{18}\text{O}$ record from mollusks in Lago Cisnes (47°S). *The Holocene* 25 (8): 1220-1230.
- Avendaño, G., G. Carbot-Chanona y G. E. Naranjo. 2010. Moluscos gasterópodos terrestres y dulceacuícolas del área focal Ixcán, Chiapas, México. *Lacandonia*, 4 (1): 29 – 36.
- Basterrechea, M. 1988. Limnología del Lago Petén Itzá, Guatemala. *Revista de Biología Tropical* 36:123-127.
- Bernal, J. P., L. E. Beramendi, K. C. Lugo-Ibarra, L. W. Daessle. 2010. Revisión a algunos geocronómetros radiométricos aplicables al Cuaternario. *Boletín De La Sociedad Geológica Mexicana* 62: 305-323.
- Bernal, J. P., M. Lachniet, M. McCulloch, G. Mortimer, P. Morales y E. Cienfuegos. 2010b. A speleothem record of Holocene climate variability from southwestern Mexico. *Quaternary Research*. doi: 10.1016/j.yqres.2010.09.002.
- Blaauw, M. y J. A. Christen. 2011. *Manual Bacon*.
- Blanco, J. F. y F. N. Scatena. 2005. Floods, habitat hydraulics and upstream migration of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) in Northeastern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 41: 55-77.
- Brenner, M., M. F. Rosenmeier, D. A. Hodell y J. H. Curtis. 2002. Paleolimnology of the Maya lowlands. *Ancient Mesoamerica* 13:141-157.

- Bonadonna, F., G. Leone G. y G. Zanchetta. 1999. Stable analyses on the last 30 ka molluscan fauna from Pampa grassland, Bonaerense region, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 153: 289-308.
- Bond, G., B. Kromer, J. Beer, R. Muscheler, M. N. Evans, W. Showers, S. Hoffmann, R. Lotti-Bond, I. Hajdas y G. Bonani. 2001. Persistent Solar Influence on North Atlantic Climate During the Holocene. *Science* 294: 2130-2136.
- Borcard, D., F. Guillet y P. Legendre. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York. 306 p.
- Bouchet, P. y J. P. Rocroi. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia*, 47:1-397.
- Boyle, J. 2000. Rapid elemental analysis of sediment samples by isotope source XRF. *Journal of Paleolimnology* 23: 213-221.
- Brown, K. M., B. Lang y K. E. Perez. 2008. The conservation ecology of North America pleurocerid and hydrobiid gastropods. *Journal of the North America Benthological Society* 27(2): 484-495.
- Burch, J. B. y A. Cruz-Reyes. 1987. *Clave genérica para la identificación de gastrópodos de agua dulce en México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México 46 pp.
- Caballero, M., G. Vázquez, S. Lozano-García, A. Rodríguez, S. Sosa-Nájera, A. Ruiz-Fernández y B. Ortega. 2006. Present limnological conditions and recent (ca. 340 yr) palaeolimnology of a tropical lake in the Sierra de Los Tuxtlas, eastern Mexico. *J Paleolimnology* 35: 83-97.
- Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem y B. Ortega. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62: 359-377.
- Caballero, M., A. Rodríguez, G. Vilaclara, B. Ortega, P. Roy y Socorro Lozano. 2013. Hydrochemistry, ostracods and diatoms in a deep, tropical, crater lake in Western Mexico. *J. Limnol.* 73 (3): 512-523.
- Caballero-Rodríguez, D., S. Lozano-García y A. Correa-Metrio. 2017. Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover. *Journal of Vegetation Science*. Doi: 10.1111/jvs.12515.
- Caballero, M., L. Mora, E. Muñoz, O. Escolero, R. Bonifaz, C. Ruiz y B. Prado. 2019. Anthropogenic influence on the sediment chemistry and diatom

assemblages of Balamtetik Lake, Chiapas, Mexico. *Environmental Science and Pollution Research*. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04581-9>.

- Carcedo, C. y S. M. Fiori. 2011. Patrones de distribución y abundancia de *Heleobia australis* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en el estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Amici Molluscarum* 59-66.
- Charqueño, F. 2017. Comparación de las comunidades de microcrustáceos bénticos (Crustacea: Ostracoda y Cladocera) de ecosistemas acuáticos epicontinentales del estado de Quintana Roo, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Cisneros, G. A. 2017. Reconstrucción paleoambiental basada en el análisis de ostrácodos fósiles del Lago T'zi BaNá en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cohuo, S. 2012. Revisión taxonómica (morfológica y molecular) de los ostrácodos dulceacuícolas del centro-sureste de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal.
- CONANP. 2003. *Descripción del sistema de protección en las comunidades lacandonas de Nahá y Metzabok. Áreas de Protección de Flora y Fauna Nahá y Metzabok*. Palenque, Chiapas, México. 13 pp.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nahá. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D. F.
- Correa-Metrio, A., D. H. Urrego, K. R. Cabrera y M. B. Bush. 2011. paleoMAS: Paleoecological Analysis. The R Project for Statistical Computing. <http://CRAN.R-project.org/package=paleoMAS>.
- Correa-Metrio, A., Y. Dechnik, S. Lozano-García y M. Caballero. 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*: 66, 135-143.
- Cortés-Guzmán, D. y E. L. Linares. 2016. *Gasterópodos dulceacuícolas de Providencia, Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Colombia*. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), vol. 32, núm. 1. Instituto de Ecología, Xalapa, México 101-110 pp.
- Covich, A. 1976. Recent changes in molluscan species diversity of a large tropical lake (Lago de Petén, Guatemala). *Limnology and oceanography* 21: 51-59.

- Croudace, I. W. y R. G. Rothwell. 2015. *Micro-XRF Studies of Sediment Cores: Applications of a non-destructive tool for the environmental sciences*. Springer, New York, 668 p.
- Cuna, E., E. Zawisza, M. Caballero, A. C. Ruiz-Fernández, S. Lozano-García y J. Alcocer. 2014. Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of tropical alpine lake. *J Paleolimnol* 51: 1-14.
- Curtis, J. H., D. A. Hodell y M. Brenner. 1996. Climate variability on the Yucatan peninsula (Mexico) during the past 3500 years, and implication for Maya cultural evolution. *Quaternary* 16: 37-47.
- Curtis, J., Brenner M., Hodell D., Balsler R., Islebe G. y Hooghiemstra H. 1998. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya Lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* 19:139-159.
- Czaja, A., J. L. Estrada-Rodríguez y M. U. Romero. 2014. Freshwater mollusks of the Valley of Sobaco, Coahuila, Northeastern Mexico – a subfossil ecosystem similar to Cuatrociénegas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66 (3): 459-469.
- De Francesco, C. G., M. A. Zárate y S. E. Miquel. 2007. Late Pleistocene mollusc assemblages and inferred paleoenvironments from the Andean piedmont of Mendoza, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 251: 461-469.
- De Francesco, C. G. 2013. Freshwater Mollusks. Pp: 281 – 291. *In: Elias, S.A. (Ed.), The Encyclopedia of Quaternary Science vol. 3*. Elsevier, Amsterdam.
- De Saussure, H. 1858. *Mémoire sur divers crustacés nouveaux du Mexique et des Antilles*. Pp 82. *In: J. G. Fick (Ed), Mémoires pour servir a l'histoire naturelle du Mexique, des Antilles et des États-Unis - 1er mémoire*. 82 p.
- Díaz, K. A. 2015. Historia ambiental durante el Holoceno en la Selva Lacandona inferida a partir de ostrácodos en sedimentos del Lago Ocotitalito, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Díaz, K. A., L. Pérez, A. Correa-Metrio, J. F. Franco-Gaviria, P. Echeverría, J. Curtis y M. Brenner. 2017. Holocene environmental history of tropical, mid-altitude Lake Ocotitalito, México, inferred from ostracodes and non-biological indicators. *The Holocene* 1-10.
- Dillon, R. T., Jr. B. T. Watson y T. W. Stewart. 2006. The freshwater gastropods of North America. <http://www.fwgna.org>.

- Domínguez, J. 2016. Revisión histórica de las sequías en México: de la explicación divina a la incorporación de la ciencia. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 7(5): 77-93.
- Dominguez-Vázquez, G. y G. A. Islebe. 2008. Protracted drought during the late Holocene in the Lacandon rain forest, Mexico. *Vegetation History and Archaeobotany* 17: 327-333.
- Dunning, N., D. Rue, T. Beach, A. Covich y A. Traverse. 1998. Human-environment interactions in a tropical watershed: the paleoecology of laguna Tamarindito, Guatemala. *Journal of Field Archaeology* 25 (2): 139-151.
- Echeverría, P. 2016. Ostrácodos (Crustacea: Ostracoda) en lagos kársticos (Montebello, Selva Lacandona y El Petén) en el norte de los Neotrópicos en relación a un gradiente altitudinal: diversidad, distribución y ecología. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología, USAC.
- Echeverría, P. 2017. Reconstrucción paleoambiental de dos lagos kársticos en el norte del Neotrópico con base en múltiples paleobioindicadores acuáticos y análisis multielemental. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Florescano, E., J. Sancho y D. Pérez. 1980. Las sequías en México: historia, características y efectos. *Comercio Exterior* 30 (7): 747-757.
- Foerster, V., A. Junginger, O. Langkamp, T. Gebru, A. Asrat, M. Umer, H. Lamb, V. Wennrich, J. Rethemeyer, N. Nowaczyk, M. Trauth y F. Schaebitz. 2012. Climatic change recorded in the sediments of the Chew Bahir basin, southern Ethiopia, during the last 45,000 years. *Quaternary International* 2274:25-37.
- Franco, G. J. F. 2014. Dinámicas de la vegetación y el clima del Holoceno en la selva Lacandona, estado de Chiapas, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Furtos, N. 1936. On the Ostracoda from the cenotes of Yucatán and vicinity. The cenotes of Yucatán, a zoological and hydrographic survey. Carnegie Institution of Washington, Washington. 89 -115 pp.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de Clasificación Climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 219 p.
- Gío-Argáez, F. R., M. Machain-Castillo, J. Alcalá-Herrera y J. Jacob. 1994. Evidencias del Impacto Antropogénico en el Pantano de Cobweb, Belice. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 45: 89-100.

- Guadarrama-Hernández, S., J. Alcocer, V. Ardile-Gloria, A. Gaytán-Caballero, E. Escobar y L. Oseguera. 2015. Estudio preliminar de la comunidad bentónica de los Lagos de Montebello, Chiapas, México. Pp: 223-229. *In: Alcocer, J. M. Merino-Ibarra y E. Escobar-Briones (Eds), Tendencias de investigación en Limnología tropical: Perspectivas universitarias en Latinoamérica.* Asociación Mexicana de Limnología, A.C., Instituto De Ciencias del Mar y Limnología, UNAM y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, 482 p.
- Guerrero-Arenas, R., E. Jiménez-Hidalgo y P. García-Barrera. 2013. New records of temperate mollusks in two Late Pleistocene terrestrial localities from northeastern Oaxaca, Southern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 47: 213-219.
- Haug, G.H, K. A. Haughen, D. M. Sigman, L. C. Peterson y U. Rohl. 2001. Southward migration of the Intertropical Convergence Zone trough the Holocene. *Science* 293: 1304-1308.
- Hernández, M., E. Escobar y J. Alcocer. 2010. Benthic crustaceans assemblage in a tropical, saline lake. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: s133-s140.
- Heine, K. 1987. Anthropogenic sedimentological changes during the Holocene in Mexico and Central America. *In Anthropogenic sedimentological changes during the Holocene. Striae* 26: 51-63.
- Heiri, O., F. Lotter y G. Lemcke. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology* 25: 101-110.
- Hill, M. O. y H. G. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique, *Vegetation* 42, 47-58.
- Hodell, D. A., J. H. Curtis y M. Brenner. 1995. Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature* 375, 391-394.
- Hodell, D. A., M. Brenner, J. H. Curtis y T. Guilderson. 2001. Solar Forcing of Drought Frequency in the Maya Lowlands. *Science* 292: 1367-1370.
- Hodell, D. A., M. Brenner, J. H. Curtis, R. Medina-Gonzalez, E. Ildenfonso-ChanCan, A. Albornaz-Pat y T. P. Guilderson. 2005. Climate change on the Yucatan Peninsula during the Little Ice Age. *Quaternary Science Reviews* 63: 109-121.
- Hodell, D. A., M. Brenner y J. H. Curtis. 2007. Climate and cultural history of the Northeastern Yucatan Peninsula, Quintana Roo, Mexico. *Climatic Change* 83: 215-240.

- Hodell, D. A., F. Anselmetti, D. Ariztegui, M. Brenner, J. Curtis, A. Gill, D. Grzesik, T. Guilderson, A. Müller, M. Bush, A. Correa-Metrio, J. Escobar y S. Kutterolf. 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America. *Quaternary Science Reviews* 27: 1152-1165.
- ICS. 2018. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch. ICS, Cambridge.
- INEGI. 1985. Guías para la interpretación cartográfica, Edafología. INEGI, México.
- Jiménez, B. 2001. *La contaminación ambiental en México: causas, efectos y tecnología apropiada*. Limusa, México, 295 p.
- Jordan, R. W. y C. E. Stickley. 2010. Diatoms as indicators of paleoceanographic events. Pp: 424-453. *In: Smol, P.J. y E. F. Stoermer. (Eds.), The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, 686 p. Cambridge.
- Jones, M. D., M. J. Leng, W. J. Eastwood, D. H. Keen y C. S. M. Turney. 2002. Interpreting stable-isotope records from freshwater snail-shell carbonate: a Holocene case study from Lake Golhisar, Turkey. *The Holocene* 12: 629-634.
- Karanovich, I. 2012. *Recent Freshwater Ostracods of the World: Crustacea, Ostracoda, Podocopida* (Springer Ed.). Alemania.
- Kylander, M., L. Ampel, B. Wohlfarth y D. Veres. 2011. High-resolution X-ray fluorescence core scanning analysis of Les Echets (France) sedimentary sequence: new insights from chemical proxies. *Journal of Quaternary Science* 26: 109-117.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific, Oxford.
- Leyden, B. W. 2002. Pollen evidence for climatic variability and cultural disturbance in the Mayan lowlands. *Ancient Mesoamerica* 13:85-101.
- Liberto, R. 2010. *Patrones demográficos en poblaciones naturales de Cyprididae (Crustacea: Ostracoda) del área rioplatense y sus respuestas vitales en bioensayos de toxicidad*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de la Plata.
- Lozano-García, S, B. Ortega-Guerrero, M. Caballero-Miranda y J. Urrutia-Fucugauchi. 1993. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research* 40: 332-342.
- Lozano-García, S. y L. Vázquez-Selem. 2005. A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene* 15: 329-338.

- Lozano-García, S., M. Caballero, B. Ortega, A. Rodríguez y S. Sosa. 2007. Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of the eastern Mesoamerica. *PNAS* 104 (41): 16200-16203.
- Malek, E. A., R. Brenes y G. Rojas. 1975. *Aroapyrgus costaricensis*, Hydrobiid snail host of Paragonimiasis in Costa Rica. *The journal of parasitology* 61: 355-359.
- Matsuda, J., F. Lansac-Toha, K. Martens, L. Machado, R. Mormul y J. Higuti. 2015. Association of body size and behavior of freshwater ostracods (Crustacea, Ostracoda) with aquatic macrophytes. *Aquatic Ecology*. 49:321-331.
- Mauricio, J., M. Argueta, S. Angel, R. Díaz, E. Guzmán, J. Lau, L. López, J. Grajales, M. Medina, R. Albizares, R. Díaz-Sarvide y C. Martinez. 1987. Diagnósticos de 28 comunidades de la zona de Marqués de Comillas, Selva Lacandona. CPP/SPP/PASECOP. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Muench, P., 1978b. Los sistemas de producción agrícola en la región Lacandona (Estudio agronómico preliminar). Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 267 pp.
- Mellado, H. S., R. L. Rangel, A. J. Gamboa, J. Arévalo de la Cruz, J. Moreno, M. M. García, G. S. Arias, L. R. Padrón, F. C. Pacheco y C. L. Gama. 2015. Riqueza de moluscos acuáticos en las Cuencas Hidrológicas Río Grijalva-Villahermosa y Río Tonalá, Lagunas del Carme-Machona en Tabasco, México. *Hidrobiológica* 25 (2): 239-247.
- Metcalf, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico a review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699-721.
- Metcalf, S. E., M. D. Jones, S. J. Davies, A. Noren y A. MacKenzie. 2010. Climate variability over the last two millennia in the North American Monsoon region, recorded in laminated lake sediments from Laguna de Juanacatlán, Mexico. *Holocene* 20: 1195-1206.
- Millán, N. L. A. 2012. Patrón de distribución de los moluscos dulceacuícolas de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Moy, C. M., G. O. Seltzer, D. T. Rodbell y D. M. Anderson. 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420: 162-165.
- Muller, A. D., G. A. Islebe, M. B. Hillesheim, D. A. Grzesik, F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, M. Brenner, J. H. Curtis, D. A. Hodell y K. A. Venz. 2009. Climate

drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the late Holocene. *Quaternary Research* 71: 133-141.

Müllerried, F. K. G. 1957. *Geología de Chiapas*. Publicaciones Del Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez. Chiapas, México.

Munsell Color Company (1975) *Munsell Soil Color Charts*. Munsell Color Company, Baltimore.

Naranjo, G. E. 2003. Moluscos continentales de México: Dulceacuícolas. *Rev. Biol. Trop.* 51: 495-505.

Oksanen, J. 2016. Vegan: ecological diversity. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf>.

Ortega, B., C. Caballero, S. Lozano, I. Israde y G. Vilaclara. 2002. 52 000 years of environmental history in Zacapu basin, Michoacan, Mexico: the magnetic record. *Earth and Planetary Science Letters* 202: 663-675.

Padilla-Sánchez, R. J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el context regional del Golfo de México *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*: 19-42.

Pérez, L., G. Alfaro, M. Palmieri, M. Dix, M. Maldonado, G. Islebe, B. Scharf y A. Schwalb. 2008. Paleoclima y paleoecología de las tierras bajas del norte de los neotrópicos: investigación limnológica y extracción de sedimentos del lago Petén Itzá (Guatemala). *Revista de la Universidad del Valle de Guatemala* 18: 65-83.

Pérez, L., R. Bugja, J. Massafarro, P. Steeb, R. van Geldern, P. Frenzel, M. Brenner, B. Scharf y A. Schwalb. 2010a. Post-Columbian environmental history of Lago Petén Itzá, Guatemala. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 27: 490, 507.

Pérez, L., J. Lorenschat, M. Brenner, B. Scharf y A. Schwalb. 2010b. Extant freshwater ostracodes (Crustacea: Ostracoda) from Lago Petén Itzá, Guatemala. *Revista de Biología Tropical* 58:871-895.

Pérez, L., J. Lorenschat, R. Bugja, M. Brenner y A. Schwalb. 2010c. Distribution, diversity and ecology of modern freshwater ostracodes (Crustacea), and hydrochemical characteristics of Lago Petén Itzá, Guatemala. *Journal of Limnology* 69: 146-159.

Pérez, L., P. Frenzel, m. Brenner, E. Escobar, P. Hoelzmann, B. Scharf y A. Schwalb. 2011. Late Quaternary (24-10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* 46: 59-74.

- Pérez, L., J. Lorenschat, M. Brenner, B. Scharf y A. Schwalb. 2012. Non-marine ostracodes (Crustacea) of Guatemala. *Biodiversidad*, 2, 121-1
- Pérez, L., C. Laprida y G. Cusminsky. 2017. Crustacea: Ostracoda. Pp: 138-164. *In*: Pérez, L., Massaferro, J. y Correa-Metrio, A. (Eds.), *Paleobioindicadores Lacustres Neotropicales*. UNAM, México, 223 p.
- Perry, C. y K. Taylor. 2006. *Environmental Sedimentology*. Wiley-Blackwell, Manchester, 452 p.
- Peterson, L. C., G. H. Haug, K. A. Hughen y U. Röhl. 2000. Rapid changes in the hydrologic cycle of the tropical Atlantic during the last glacial. *Science* 290: 1947-1951.
- Pilsbry, H. A. 1920. Mollusca from Central America and Mexico. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Vol. 72. No.2, 195-202 pp.
- Pryon, M. y A. P. Covich. 2003. Migration patterns, densities, and growth of *Neritina punctulata* snails in Rio Espiritu Santo and Rio Mameyes, Northeastern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 39: 338-347.
- Quiroz-Jiménez, J. D., D. R. Priyadarsi, L. E. Beramendi-Orosco, S. Lozano-García y L. Vázquez-Selem. 2017. Orbital-scale in central-northern Mexico during the late Quaternary and comparison with other subtropical and tropical records. *Geological Journal*. DOI: 10.1002/gj.2888.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Australia.
- Ritchie, J. C y McHenry R. 1990. Application of radioactive fallout cesium-137 for measuring soil erosion and sediment accumulation rates and patterns: a review. *J Environ Qual* 19:215–233.
- Ruiz-Fernández AC, Hillaire-Marcel C (2009) 210Pb-
- Rodríguez-Ramírez, A., M. Caballero, P. Roy, B. Ortega, G. Vázquez-Castro y S. Lozano-García. 2015. Climatic variability and human impact during the last 2000 years in western Mesoamerica: evidence of the late Classic (AD 600-900) and Little Ice Age drought events. *Clim. Past*. 11: 1239-1248.
- Roldán, G. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical* (Segunda Ed.). Universidad de Antioquia, Colombia, 440 p.
- Rosenmeier, M. D. Hodell, M. Brenner y J. Curtis. 2002. A 4000-Year Lacustrine Record of Environmental Change in the Southern Maya Lowlands, Petén, Guatemala. *Quaternary Research* 57: 183-190.

- Rosenmeier, M. F., M. Brenner, W. F. Kenney, T. J. Whitmore y C. M. Taylor. 2004. Recent eutrophication in the Southern Basin of Lake Petén Itzá, Guatemala: human impact on a large tropical lake. *Hydrobiologia* 511: 161-172.
- Roy, P. D., W. Smykatz-Kloss y R. Sinha. 2006. Late Holocene geochemical history inferred from Sambhar and Didwana playa sediments, Thar Desert, India: comparison and synthesis. *Quaternary international* 144: 84-98.
- Rzendowski, J. 2006. *Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, México D.F. 504 pp.
- Schneider, D. W. y J. Lyons. 1993. Dynamics of upstream migration in two species of tropical freshwater snails. *Journal of North American Benthological Society* 12: 3-16.
- Schneider, T., T. Bischoff y G. H. Haug. 2014. Migrations and dynamics of the intertropical convergence zone. *Nature* 513: 45-53
- Shanahan, T., J. Pigati, D. Detman y J. Quade. 2005. Isotopic variability in the aragonite shells of freshwater gastropods living in springs with nearly constant temperature and isotopic composition. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 69 (16): 3949-3966.
- Smol, J. P. 1992. Paleolimnology: and important tool for effective ecosystem management. *Journal of Aquatic Ecosystem Health* 1: 49-58.
- Stahle, D., J. Villanueva, J. Burnette, J. Paredes, R. Heim, F. Fye, R. Acuna, M. Therrell, M. Cleaveland y D. K. Stahle. 2011. Major Mesoamerican droughts of the past millennium. *Geophysical Research Letters* 28: L05703, doi: 10.1029/2010GL046472.
- Strong, E. E., O. Gargominy, W. F. Ponder y P. Bouchet. 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 149-166.
- Tarbuck, E. J. y F. K. Lutgens. 2005. *Ciencias de la tierra: una introducción a la geología física*. Pearson Educación. 736 p.
- Taylor, D. W. 1988. Aspects of freshwater mollusk ecological biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology* 62: 511-576.
- Thompson, F. G. 2011. An annotated checklist and bibliography of the land and freshwater snails of México and Central America. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 50 (1): 1- 299.
- Tressler, W. L. 1954. Fresh-water Ostracoda from Texas and Mexico. *Journal of Washington Academy Science* 44:138-149.

- Vázquez-Molina, M. M. Y., A. Correa-Metrio, E. Zawisza, J. Franco-Gaviria, L. Pérez, F. Romero, B. Prado, F. Charqueño-Celis y M. Esperón-Rodríguez. 2016. Decoupled lake history and regional moisture availability in the middle elevations of tropical Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 33, 355-364.
- Vásquez-Sánchez, M. A., I. J. March y M.A. Lazcano-Barrero. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona *in*: Vásquez-Sánchez, M.A. y M. A. Ramos (eds.). Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Publ. Esp. Ecosfera 1:287-323.
- Walker, M., M. Berkelhammer, S. Björck, L. Cwynar, D. Fisher, A. Long, J. Lowe, R. Newnham, S. Rasmussen y H. Weiss. 2012. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: A Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary science* 27 (7), 649-659.
- Wang, C., D. B. Enfield, S. K. Lee y C. W. Landsea. 2006. Influences of the Atlantic Warm pool on Western Hemisphere summer rainfall and Atlantic hurricanes. *Journal of Climate* 19: 30011-3028.
- Wang, C. y S.-K. Lee. 2007. Atlantic warm pool, Caribbean low-level jet, and their potential impact on Atlantic hurricanes. *Geophysical Research Letters* 34: L02703.
- Weimer, R., 2009. Correlación. Pp. 146 – 158. *In*: Weimer R. (Ed.), *Estadística*. Grupo Editorial Patria, México, 839 p.
- Williamson, D., A. Jelinowska, C. Kissel, P. Tucholka, E. Gibert, F. Gasse, M. Massault, M. Taieb, E. Van Campo y K. Wieckowski. 1998. Mineral-magnetic proxies of erosion/oxidation cycles in tropical maar-lake sediments (Lake Tritrivakely, Madagascar): paleoenvironmental implications. *Earth and Planetary Science Letters* 1555: 205-219.

ANEXOS

Tabla A. Generalidades de los elementos geoquímicos detectados mediante el análisis multielemental de las secuencias sedimentarias. Referencias: Croudace y Rothwell, 2015; Tarbuck y Lutgens, 2005.

Elemento	Ti	Zr	Rb	Fe	Sr	Ca
Procedencia	Detrítico	Detrítico	Detrítico	Detrítico	Detrítico Biogénico	Detrítico Biogénico
Roca fuente	Ígneas Metamórficas Sedimentarias	Ígneas Sedimentarias	Ígneas Sedimentarias	Ígneas Metamórficas Sedimentarias	Ígnea Sedimentaria	Sedimentaria
Minerales	Rutilio Ilmenita Titanomagnetita	Circón	Lepidolita Polucita	Hematita Magnetita Limonita	Celestita Aragonita	Fluorita Apatito
Clasificación según el registro (Elemento mayor, menor o traza)	Traza	Traza	Traza	Mayor	Traza	Mayor
Grado de intemperismo	No móvil	No móvil	Móvil pero poco soluble	Móvil	Móvil	Móvil
Mecanismo facilitador	Fluvial Eólico Erosión	Fluvial Eólico	Fluvial	Fluvial Eólico Diagénesis	Erosión Autigénico	Erosión Autigénico

Tabla B. Usos comunes e interpretación de los indicadores geoquímicos utilizados en las reconstrucciones paleoambientales de los lagos Metzabok y Nahá.

Elemento o Relación	Uso en las paleoreconstrucciones	Interpretación paleoambiental	Referencias
Ti	Incremento en el aporte detrítico; Incremento en la escorrentía pluvial	Cambios en la precipitación local	Metcalfe <i>et al.</i> , 2010; Vázquez-Molina <i>et al.</i> , 2016; Díaz <i>et al.</i> , 2017
Fe	Incremento en el aporte detrítico; Incremento en la escorrentía pluvial; Condiciones redox	Cambios en la precipitación local; Condiciones reductoras; Transporte de sedimentos por ríos	Curtis <i>et al.</i> , 1998; Kylander <i>et al.</i> , 2011; Croudace y Rothwell 2015

Tabla C. Preferencias ecológicas de los paleobioindicadores identificados en los lagos Metzabok y Nahá.

Especie	Preferencias ecológicas	Interpretación paleoambiental	Referencias
<i>Aroapyrgus petenensis</i>	Ambientes poco profundos (<1m). Temperatura: 23 - 24 °C. Poca tolerancia a cambios de salinidad (≤ 3 g/L).	Bajas conductividades	Malek <i>et al.</i> , 1975; Albarran <i>et al.</i> , 2017; Mellado <i>et al.</i> , 2015.
<i>Aroapyrgus</i> sp.	Ambientes poco profundos (<1m). Temperatura: 23 - 24 °C. Poca tolerancia a cambios de salinidad (≤ 3 g/L).	Bajas conductividades.	Malek <i>et al.</i> , 1975; Albarran <i>et al.</i> , 2017; Mellado <i>et al.</i> , 2015.
<i>Cochliopina dulcensis</i>	Aguas oligotróficas y profundas. Temperatura: 24 - 26 °C. Poco tolerante a los cambios en el ambiente.	Altos niveles del lago, aguas cálidas, bajas conductividades.	Naranjo, 2003; Dunnig <i>et al.</i> , 1998. Echeverría, 2017
<i>Tryonia</i> sp.	Aguas someras y de altas conductividades.	Altas conductividades, bajos niveles del lago.	Covich, 1976; Shanahan <i>et al.</i> , 2005; Echeverría, 2017.
<i>Planorbella</i> sp.	Aguas someras. Susceptible a los cambios estacionales (secas y lluvias). Tolerante a eutrofización. Aguas cálidas.	Aguas someras, incremento en la eutrofización del lago.	Naranjo, 2013; Millán, 2012.

<i>Physa</i> sp.	Altamente resistentes a eutrofización.	Ambiente eutrófico.	Naranjo; 2013.
<i>Pseudocandona</i> sp.	Bentónica. Profundidad: <40 m. Temperatura: ~ 20 °C. Salinidad: ≤5 g/L.	Altas conductividades, aguas con profundidades no mayores a 40 m.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Cypria petenensis</i>	Bentónica. Profundidad: 50 - 60 m. Temperatura: 18 -20 °C. Salinidad: Eurihalina.	Altas conductividades, altos niveles del lago, ambiente estresante.	Echeverría, 2016 Echeverría, 2017.
<i>Chlamydotheca unispinosa</i>	Nectobentónica. Profundidad: ~18 m. Temperatura: 20 - 30 °C. Salinidad: ~15 g/L.	Altas conductividades, de aguas superficiales.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Díaz <i>et al.</i> , 2017; Cisneros, 2017.
<i>Strandesia intrepida</i>	Nectobentónica. Profundidad: ~1 m. Temperatura: 25 - 28 °C. Salinidad: Eurihalina.	Altas conductividades, aguas someras.	Díaz <i>et al.</i> , 2017; Cisneros, 2017.
<i>Cypridosis vidua</i>	Nectobentónica. Profundidad: 12 - 18 m. Temperatura: Euriterma. Salinidad: ≤3.2 g/L.	Cambios en conductividad y aguas con profundidades no mayores a 40 m. Abundante en ambientes estresantes.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Karanovich, 2012; Echeverría, 2017
<i>Potamocypris</i> sp.	Nectobentónica. Profundidad: <2 m. Temperatura: ~ 20 °C. Salinidad: Eurihalina.	Altas conductividades, bajos niveles del lago.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Díaz <i>et al.</i> , 2017; Cisneros, 2017.

<i>Heterocypris punctata</i>	Nectobentónica. Profundidad: ~1 m. Temperatura: 20 - 30 °C. Salinidad: ~10 g/L.	Aguas someras.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Matsuda <i>et al.</i> , 2015; Cisneros, 2017.
<i>Cytheridella ilosvayi</i>	Bentónica. Profundidad: <40 m. Temperatura: >20 °C. Salinidad: <3.2 g/L.	Aguas con profundidades no mayores a 40 m y cálidas.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Darwinula stevensoni</i>	Bentónica. Profundidad: <15 m. Temperatura: >20 °C. Salinidad: ≤15 g/L.	Aguas someras (<15 m), ambiente estresante.	Pérez <i>et al.</i> , 2010c; Smith y Delorme, 2010; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
