



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES DE
MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE
NUEVE LAGOS DEL PARQUE NACIONAL
“LAGUNAS DE MONTEBELLO”, CHIAPAS, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

ELÍAS JIMÉNEZ SÁNCHEZ



DIRECTOR DE TESIS:

DR. JAVIER ALCOCER DURAND

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno
Jiménez
Sánchez
Elías
53 55 12 17
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
311086177
2. Datos del tutor
Dr.
Javier
Alcocer
Durand
3. Datos del sinodal 1
Dr.
Gerardo
Rivas
Lechuga
4. Datos del sinodal 2
Dr.
Alfonso
Lugo
Vázquez
5. Datos del sinodal 3
Dra.
Vilma Soledad
Ardiles
Gloria
6. Datos del sinodal 4
M. en C.
León Felipe
Alvarez
Sánchez
7. Datos del trabajo escrito
Ecología de las comunidades de
macroinvertebrados bentónicos de nueve
lagos del Parque Nacional "Lagunas de
Montebello", Chiapas, México
71 p
2019

“El hombre no es otra cosa que lo que él se hace. Si verdaderamente la existencia precede a la esencia, el hombre es responsable de lo que es.”

Jean Paul Sartre

“La verdadera ignorancia no es la ausencia de conocimientos, sino el hecho de rehusarse a adquirirlos.”

Karl Popper

“Al dar demasiada importancia a las bellas acciones, se rinde un homenaje indirecto y poderoso al mal. Pues se da a entender de ese modo que las bellas acciones sólo tienen tanto valor porque son escasas y que la maldad y la indiferencia son motores mucho más frecuentes en los actos de los hombres. El mal que existe en el mundo proviene casi siempre de la ignorancia, y la buena voluntad sin clarividencia a veces ocasiona tantos desastres como la maldad. Los hombres son más buenos que malos, y, a decir verdad, no es esa la cuestión. Sólo que ignoran, más o menos, y a esto se la llama virtud o vicio, ya que el vicio más desesperado es el vicio de la ignorancia que cree saberlo todo y se permite entonces matar. El alma del que mata es ciega y no hay verdadera bondad ni verdadero amor sin toda la clarividencia posible.”

“Él ganaba únicamente el conocer la peste y acordarse de ella, conocer la amistad y acordarse de ella, conocer la ternura y tener que acordarse de ella algún día. Todo lo que el hombre puede ganar al juego de la peste y de la vida es el conocimiento y el recuerdo.”

Albert Camus

“Los únicos interesados en cambiar el mundo son los pesimistas, porque los optimistas están encantados con lo que hay.”

José Saramago

Agradecimientos institucionales y académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi *Alma mater*, por la formación académica y personal brindada. Particularmente, le agradezco a la Facultad de Ciencias por la instrucción científica y profesional que recibí.

Al Proyecto de Investigación en Limnología Tropical (Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UIICSE) y al Laboratorio de Macroecología y Biodiversidad (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología) a cargo de la Dra. Elva Escobar Briones, por todos los recursos y facilidades brindados para la realización del trabajo de laboratorio.

Al Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua (CONAGUA-CONACYT) proyecto 167603 “Estudio hidrológico y de calidad del agua del Sistema Lagunar de Montebello, en el Estado de Chiapas” y a la DGAPA (PAPIIT IN219215) proyecto “Factores que determinan el estado trófico de los Lagos de Montebello, Chiapas” por la financiación que hizo posible el presente estudio. Al Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, comunidades locales y comisarios ejidales de Antelá, Cárdenas, Miguel Hidalgo, Ojo de Agua y Tziscão por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo. A todos los participantes del trabajo de campo realizado durante febrero de 2015, quienes obtuvieron los datos ambientales y el material biológico que permitieron la realización de esta tesis.

Al Dr. Javier Alcocer Durand, por todo el conocimiento y experiencia brindados en la dirección de esta tesis, por sus observaciones, aclaraciones, paciencia, dedicación e interés, con los cuales me motiva a seguir por el maravilloso camino de la limnología.

A mis sinodales: Dr. Gerardo Rivas Lechuga, Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dra. Vilma S. Ardiles Gloria y M. en C. León F. Álvarez Sánchez; quienes amablemente aceptaron formar parte de este proceso y aportaron comentarios y observaciones que culminaron en la mejoría de este trabajo.

Particularmente, le agradezco a la Dra. Vilma por todo el tiempo dedicado a realizar observaciones y comentarios desde el inicio de este trabajo, los cuales fungieron como guía durante todo este tiempo. Por toda la comprensión y apoyo mostrados durante mis altibajos estudiantiles y personales.

Al Dr. Luis A. Oseguera Pérez por ayudarme con la identificación de oligoquetos y con la realización de los análisis estadísticos. Por todas sus enseñanzas en el laboratorio y en el campo, por siempre mostrar interés y buena disposición para aclarar mis dudas y guiarme académicamente.

A la M. en C. Adriana Gaytán Caballero, por todo su entusiasmo cuando de enseñar se trata, por todo su apoyo (académico y personal) y comentarios brindados durante la primera etapa de este trabajo.

A la M. en C. Daniela Cortés Guzmán, quien desde mi llegada a la FES Iztacala me ayudó con la identificación de hexápodos y amablemente me apoyó con todas mis dudas durante el trabajo de laboratorio. Gracias por tus enseñanzas, consejos y paciencia.

A la Dra. María del Carmen Hernández Fonseca por su ayuda con la identificación de nemátodos y al Dr. Jorge Ciro Pérez por su ayuda con la identificación de cladóceros y copépodos. Les agradezco a ambos por su buena disposición para ayudarme y por lo que aprendí con ustedes.

A Sandra Guadarrama, Erick Soto y Maya Vera, quienes también me guiaron durante este proceso, aclarándome dudas, explicándome métodos y dándome consejos para poder hacer un mejor trabajo.

A todas las personas con las que conviví durante mi estancia en el Laboratorio de Macroecología y Biodiversidad: Adri, Leti, Esme, Darién, Sandra Guadarrama, Sandra Santiago, Clara, Liliana, Karen, Maya, Yosse y Paco. Gracias por todos los buenos momentos dentro y fuera del laboratorio.

A todas las personas con las que conviví durante mi estancia en la FES Iztacala: Luis, Daniela, Daniel, Vero, Óscar, Erick, Rocío; nuevamente le doy las gracias al Dr. Alfonso y la Dra. Rosario. Les agradezco a todos por su hospitalidad, enseñanzas, consejos y momentos amenos de trabajo.

Agradecimientos personales

A mis padres: María Elena y Elías. Es complicado sintetizar en breves palabras cuanto los amo y cuan agradecido estoy con ustedes. Gracias por ser mi mayor ejemplo de amor, trabajo, perseverancia y fortaleza. ¡Mis logros son sus logros!

A mi abuelo Leopoldo, por todo su apoyo y su guía a lo largo de esta travesía llamada vida, por todos sus invaluable consejos y enseñarme a no rendirme nunca.

A mi abuela Victoria. Tristemente ya no pude compartir este momento contigo, pero sigues presente en mis decisiones, en mis acciones y en mi manera de ver, entender y afrontar esta vida. Te extraño.

A Lupe, por su apoyo a lo largo de estos años y por los buenos momentos.

A mi familia: Yolanda, Angélica, Gaby, Víctor, Frida, Karla, Dany y Diana. A los más pequeños de la familia: Sofi, Ángel y Vladi.

A mis hermanos de la carrera: Luis, Julián y Roberto. Por todos los grandes momentos que hemos compartido a lo largo de estos años, por soportar mis altibajos y motivarme para continuar, por sus consejos (personales y estudiantiles), por todas las conversaciones serias y trascendentes y, ¿por qué no? por todas las pláticas incoherentes también. ¡Gracias por estar ahí!

A Omar, mi otro hermano, por su amistad, por todas las risas y las grandes anécdotas que hemos compartido desde la prepa. Gracias por aguantarme.

CONTENIDO

Glosario y abreviaturas	1
Resumen	2
Abstract	3
1. Introducción	4
2. Antecedentes	7
3. Justificación	9
4. Hipótesis	9
5. Objetivos	10
6. Área de estudio	10
7. Metodología	
7.1 Trabajo de campo	13
7.2 Trabajo de laboratorio	14
7.3 Trabajo de gabinete	14
8. Resultados	
8.1 Caracterización fisicoquímica del agua de fondo	21
8.2 Análisis textural del sedimento	22
8.3 Análisis de similitud y agrupamiento de variables ambientales	22
8.4 Variables biológicas	23
8.5 Análisis de similitud y agrupamiento de variables biológicas	32
8.6 Análisis estadísticos	33
9. Discusión	
9.1 Variables fisicoquímicas	36
9.2 Variables biológicas	38
9.3 Relación entre variables fisicoquímicas y biológicas	46
10. Conclusiones	51
11. Sugerencias	52
12. Literatura citada	53
13. Anexos	
Anexo I. Promedios ($\pm$ desviaciones estándar) de la temperatura, oxígeno disuelto, K ₂₅ , pH, potencial de oxidación-reducción y turbidez en las cercanías a la zona bentónica en cada punto de muestreo.	64
Anexo II. Registro fotográfico de los MIB de la zona profunda en el PNLM.	65

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ubicación y características morfométricas de los lagos del PNLN, Chiapas	13
Cuadro 2. Métodos de estimación de biomasa por cada taxón	16
Cuadro 3. Pruebas estadísticas utilizadas en cada caso	20
Cuadro 4. Promedios $\pm$ d. e. de las variables fisicoquímicas medidas en el agua de fondo en los nueve lagos	21
Cuadro 5. Contenido (%) de arenas, limos, arcillas, carbonatos, materia orgánica, carbono y nitrógeno elementales en los sedimentos de los lagos estudiados	22
Cuadro 6. Composición taxonómica de los invertebrados bentónicos de la zona profunda encontrados en el presente estudio	24
Cuadro 7. Presencia o ausencia de los taxa en cada lago	25
Cuadro 8. Valores (ordenados de mayor a menor) de riqueza taxonómica de los MIB de los lagos estudiados	26
Cuadro 9. Abundancias absolutas de cada taxón en cada lago estudiado	27
Cuadro 10. Índices de diversidad calculados de manera global para cada lago	32
Cuadro 11. Parejas de lagos con diferencias significativas ($p < .05$) de riqueza taxonómica	33
Cuadro 12. Parejas de lagos con diferencias significativas ($p < .05$) de densidad	34
Cuadro 13. Parejas de lagos con diferencias significativas ($p < .05$) de biomasa	34
Cuadro 14. Variación temporal de la riqueza taxonómica de IB de la zona profunda de cinco lagos del PNLN	40
Cuadro 15. Comparación entre los parámetros estructurales de las comunidades de MIB de diferentes lagos	48

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Ubicación de los lagos seleccionados dentro del PNL	12
Fig. 2. Dendrogramas de similitud de: parámetros fisicoquímicos del agua de fondo (A) ; parámetros fisicoquímicos de los sedimentos de la zona profunda (B)	23
Fig. 3. Abundancia relativa de los MIB en cada lago estudiado	28
Fig. 4. Densidad promedio ($\pm$ d. e.) de MIB de la zona profunda en cada lago estudiado	29
Fig. 5. Biomasa promedio ($\pm$ d. e.) de MIB de la zona profunda en cada lago estudiado	30
Fig. 6. Contribución porcentual a la biomasa de los MIB en cada lago estudiado	31
Fig. 7. Dendrogramas de similitud de: presencia/ausencia y abundancias de MIB (A) ; densidad y biomasa de MIB (B)	33

GLOSARIO Y ABREVIATURAS

ANP – Área Natural Protegida

BMWP – Biological Monitoring Water Party

CFE – Comisión Federal de Electricidad

CONAGUA – Comisión Nacional del Agua

CONANP – Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas

DOF – Diario Oficial de la Federación

FIG – Figura

IB – Invertebrados bentónicos

ITIS – Integrated Taxonomic Information System

INEGI – Instituto Nacional de Estadística y Geografía

Meromixis – Mezcla incompleta de la columna de agua durante la circulación. Los lagos donde se suscita este fenómeno reciben el nombre *meromíctico* (Wetzel, 2001).

MIB – Macroinvertebrados bentónicos

OCDE – Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económicos

PNLM – Parque Nacional “Lagunas de Montebello”

SEMARNAT – Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales

Sitio Ramsar – Humedal de importancia internacional, cuya conservación y uso racional son promovidos por la Convención de Ramsar (Secretaría de la Convención de Ramsar, 2015).

UNT – Unidades Nefelométricas de Turbidez

UPGMA – Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages

WoRMS – World Register of Marine Species

RESUMEN

La comunidad de organismos que viven asociados al sustrato de un sistema acuático recibe el nombre de bentos; ésta puede ser clasificada de acuerdo con criterios taxonómicos, de talla o de posición en el sustrato. El estudio de los macroinvertebrados bentónicos (MIB) es relevante porque, entre otras cuestiones, responden a fluctuaciones ambientales de origen natural o antrópico, por lo que suelen ser excelentes indicadores biológicos. El Parque Nacional “Lagunas de Montebello” (PNLM) es un área natural protegida y sitio Ramsar que, en los últimos años, ha sufrido la extensión de las fronteras urbanas y agrícolas, lo cual ha provocado el deterioro de la calidad del agua de sus lagos. Por lo anterior se planteó como objetivos del presente estudio describir y comparar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la zona profunda de nueve lagos del PNLM con diferentes grados de perturbación, hacer la caracterización fisicoquímica del agua de fondo y de los sedimentos, así como establecer las posibles asociaciones entre las comunidades de macroinvertebrados bentónicos y su medio. El muestreo de los MIB se realizó en febrero de 2015 con una draga tipo Ekman. En cada sitio se tomaron tres réplicas que fueron tamizadas a través de una apertura de malla de 500 μm . Los organismos retenidos fueron fijados y teñidos para posteriormente ser identificados y cuantificados. Asimismo, se registraron *in situ* los parámetros fisicoquímicos del agua cercana al fondo y las variables principales del sedimento. Todos los lagos presentaron pH alcalino. Los lagos no impactados presentaron mayor concentración de oxígeno disuelto, menor conductividad y turbidez, y sedimentos más gruesos y con mayor contenido de materia orgánica en comparación con los lagos impactados. Con relación a los MIB, se registraron 31 taxa en total, la mayoría de ellos presentes únicamente en uno o dos lagos, por lo que las similitudes entre éstos fueron bajas. La riqueza taxonómica de cada lago varió entre 1 y 17 taxa. Se estimó una densidad media de 488.7 ± 341.7 org. m^{-2} y una biomasa media de 43.4 ± 72.6 mg C m^{-2} . Chironomidae y Oligochaeta representaron las principales contribuciones a la densidad y biomasa en la mayoría de los lagos. No se encontró alguna relación entre la riqueza taxonómica y alguna variable ambiental en específico; la densidad fue significativamente mayor en los lagos someros y presentó correlaciones positivas con la temperatura, potencial redox y turbidez. La biomasa fue significativamente mayor en los lagos someros y presentó correlaciones positivas con la temperatura, conductividad y turbidez, y una correlación negativa con el contenido de C elemental en los sedimentos. Las riquezas taxonómicas de los lagos fueron menores a las de muchos sistemas templados, pero similares a las de otros sistemas tropicales.

ABSTRACT

The community of living organisms associated with the substrate of an aquatic system is called benthos; this can be classified according to taxonomic criteria, size or position in the substrate. The study of benthic macroinvertebrates (BMI) is relevant because, among other issues, they respond to environmental fluctuations of natural or anthropic origin, so they are usually excellent biological indicators. The “Lagunas de Montebello” National Park (PNLM) is a protected natural area and Ramsar site that, in recent years, has been exposed to the enlargement of urban and agricultural activities, which has caused the water quality deterioration of its lakes. Therefore, the aim of the present study were to describe and compare the BMI in the deep zone of nine lakes of the PNLM with different degrees of disturbance, record the physicochemical characteristics of the overlying water and sediments, as well as establish the possible associations between the BMI and their environment. The BMI sampling was carried out in February 2015 with an Ekman dredge. At each site, three replicas were taken, that were screened through a 500 μm mesh opening. The retained organisms were fixed and stained for later identification and quantification. Likewise, the physicochemical parameters of the water near the bottom were recorded *in situ* and the main sediment variables measured. The lakes presented alkaline pH. The non-impacted lakes had a higher concentration of dissolved oxygen, lower conductivity and turbidity and coarse sediments with a higher organic matter content compared to the impacted lakes. Regarding the MIB, 31 taxa were registered, most of them present only in one or two lakes, and so the similarities between lakes were low. The taxonomic richness of each lake varied between 1 and 17 taxa. The average density was 488.7 ± 341.7 org. m^{-2} , and the average biomass was 43.4 ± 72.6 mg C m^{-2} . Chironomidae and Oligochaeta composed the main contributions to density and biomass in most of the lakes. No relationship was found between the taxonomic richness and the environmental variables; the density was significantly higher in shallow lakes and showed positive correlations with temperature, redox potential and turbidity. Biomass was significantly higher in shallow lakes and presented positive correlations with temperature, conductivity and turbidity, and a negative correlation with elemental C content in the sediments. The taxonomic richness of the lakes was lower than those of many temperate systems, but similar to those of other tropical systems.

1. Introducción

La ecología de comunidades se encarga del estudio de los patrones en la diversidad, abundancia y composición de especies dentro de las comunidades (entendiendo a la comunidad como el grupo de organismos conformado por múltiples especies que coexisten en un determinado momento y lugar), además, estudia los procesos que conllevan a dichos patrones (Vellend, 2010).

Las comunidades exhiben cambios a lo largo del tiempo; por ejemplo, las abundancias relativas de las especies pueden modificarse, mientras que procesos como la especiación, la dispersión y la extinción pueden inducir cambios en su estructura. A esto se le conoce como dinámica de comunidades. También, las comunidades pueden ser comparables entre sí a través de diferentes descriptores, los cuales condensan y resumen la información recabada para su estudio. Algunos de estos descriptores son: riqueza de especies, composición de especies, densidad y el tamaño de la comunidad (Vellend, 2010; Morin, 2011).

El bentos fue definido por Ernst Haeckel en 1891 como la comunidad de organismos que vive asociado al sustrato de un cuerpo de agua. Se trata de un complejo entramado de organismos que puede constar de distintos taxa como bacterias, plantas y animales, entre otros. Una forma de clasificación del bentos se basa en el grupo taxonómico al que se haga referencia, por ejemplo, fitobentos (plantas) o zoobentos (animales). Otra forma de clasificar al bentos es por su tamaño: microbentos (<0.063 mm), meiobentos (0.063–1.0 mm, a veces 0.063–0.5 mm según la fuente), macrobentos (>1.0 mm, a veces >0.5 mm) o megabentos (>10.0 mm). A su vez, dependiendo de la posición que ocupen respecto al sedimento, el bentos puede dividirse en infauna, es decir, organismos que viven dentro del sedimento, y epifauna, la cual consta de organismos que viven sobre el sedimento o sustrato (Tagliapietra y Sigovini, 2010).

La importancia del estudio de los invertebrados radica en que cumplen importantes roles tanto en los sistemas terrestres como en los sistemas acuáticos. Existen aspectos notables sobre estos organismos en el medio acuático. Por ejemplo, en los sedimentos de aguas epicontinentales, los invertebrados suelen ser diversos y abundantes, y a pesar de ello, estos organismos suelen distribuirse en parches, es decir, de manera no homogénea. Las especies o las comunidades bentónicas suelen responder a cambios inesperados en los ecosistemas. Las condiciones fisicoquímicas y los procesos biológicos pueden dar paso a la existencia de una gran heterogeneidad ambiental, tanto vertical como horizontal en el sustrato, favoreciendo la existencia de distintos nichos. Las comunidades del bentos intervienen en la descomposición del detrito del fondo. Algunas especies tienen roles de depredación y control de otras poblaciones, además de que pueden ser fuente de alimento para otros organismos. En general, se considera que estas comunidades intervienen de manera importante en los flujos de materia y

energía, acelerando la transferencia de nutrientes en los sistemas acuáticos (Covich *et al.*, 1999).

Debido a que las comunidades de invertebrados bentónicos responden a los parámetros y fluctuaciones ambientales, éstos suelen ser empleados, a menudo, como bioindicadores para el monitoreo y gestión de los ecosistemas (Barbola *et al.*, 2011). La bioindicación y el biomonitoreo son métodos para detectar impactos sobre algún sistema (por ejemplo, contaminación) y para llevar a cabo la comparación entre sitios impactados y no impactados. Los bioindicadores corresponden a organismos (una parte de ellos o incluso una comunidad) que aportan información sobre aspectos relacionados con la calidad del ambiente o de una porción de éste (p. e., se pueden emplear como indicadores de la calidad del agua), generalmente mediante su presencia o ausencia. Por otro lado, los indicadores biológicos aportan información cuantitativa sobre aspectos relacionados con la calidad del ambiente, generalmente, empleados para el rastreo de contaminantes específicos (Krstić *et al.*, 2007; Chagas *et al.*, 2017).

La OCDE emitió en 1982 una serie de criterios basados en la profundidad del disco de Secchi y las concentraciones de clorofila *a* y fósforo para clasificar un sistema acuático, de acuerdo con su estado trófico, como ultra-oligotrófico, oligotrófico, mesotrófico, eutrófico o hipertrófico (Dodds, 2002).

La eutrofización, es decir, el incremento en la productividad provocado por un aumento en la cantidad de nutrientes en un sistema acuático puede ser ocasionada de manera natural, o de manera cultural, cuando uno o más procesos antrópicos implican el aporte de nutrientes. Algunas consecuencias de este proceso son el incremento de la biomasa fitoplanctónica y vegetación compuesta por macrófitas; la tendencia al florecimiento de algas que, en algunos casos, pueden ser tóxicas; los cambios en la composición de especies de la vegetación macrofítica; el incremento en la biomasa de especies consumidoras; el incremento en la incidencia de la mortandad de peces; la reducción en la diversidad de especies; la reducción en la transparencia de los cuerpos de agua; la disminución del oxígeno disponible en el sistema, principalmente en el fondo de éste; los cambios de color u olor en el agua y la disminución del valor estético de un cuerpo de agua (Dodds, 2002; Dokulil y Teubner, 2011).

Existen estudios previos en los cuales se han empleado a los macroinvertebrados bentónicos (MIB) como indicadores de cambios ambientales asociados a la eutrofización. Se ha descrito que, con un enriquecimiento moderado de nutrientes, las densidades de los MIB tienden a incrementar, mientras que, con un enriquecimiento excesivo, tienden a disminuir debido a factores asociados con la pérdida del perifiton, el cual puede constituir una fuente de alimento y hábitat/refugio para estos organismos (Liston *et al.*, 2008). Debido a que cada taxón puede mostrar respuestas específicas ante estos cambios, los MIB pueden ser empleados en índices que permiten determinar si un sistema es oligotrófico, mesotrófico o si se encuentra eutrofizado (Cortelezzi *et al.*, 2015; Poikane *et al.*, 2016; Solimini *et al.*, 2006).

El Parque Nacional “Lagunas de Montebello” (PNLM) es un área natural protegida y un sitio Ramsar que constituye uno de los escenarios naturales con mayor valor estético dentro del territorio mexicano. Se trata de un sistema terrestre y lacustre asentado sobre terreno cárstico, en el cual existen aproximadamente 59 lagos variables en forma y tamaño. El PNLM está considerado como una de las mayores reservas forestales de Chiapas, ya que posee vegetación considerada de transición entre las regiones altas de Chiapas y la Selva Lacandona al poseer tanto especies de bosque templado como de selva tropical. La CONABIO considera al sitio donde se ubica el PNLM como una cuenca hidrográfica prioritaria para la conservación debido a su gran riqueza biológica. El parque, como ecosistema, brinda bienes y servicios entre los cuales se incluyen el resguardo del patrimonio genético, la absorción de gases de efecto invernadero, regulación del clima, mantenimiento de recursos hídricos, conservación de los suelos, preservación de valores paisajísticos, generación de recursos forestales, tanto maderables como no maderables, además de que constituye un hábitat para el desarrollo de flora y fauna. Aunado a ello, es un elemento que constituye sistemas ecológicos, culturales y económicos todavía más amplios (González del Castillo, 2003; CONANP-SEMARNAT, 2007).

A pesar de lo anterior, una de las grandes problemáticas dentro del parque radica en el hecho de que el crecimiento de las fronteras urbanas, rurales, agrícolas, ganaderas y pesqueras representa una fuente de descarga de compuestos orgánicos, plásticos, plaguicidas, detergentes, sedimentos, material suspendido y partículas insolubles en el suelo, entre otros, que representan agentes contaminantes que afectan la calidad del agua en el sitio (CONANP, 2011). Se cree que puede existir un vínculo directo entre las actividades agrícolas (que suelen aportar, principalmente, fertilizantes y plaguicidas) desarrolladas en los alrededores del parque y el problema de contaminación en algunos lagos del sistema (Durán *et al.*, 2014). La contaminación de los cuerpos de agua ha sido perceptible para la población local desde enero del 2003, cuando el lago Vuelta de Agua presentó cambios de color (pasando de una tonalidad cristalina, a un color amarillo-verdoso, con natas blancas-amarillentas en la zona litoral), elevada mortandad de peces y olores fétidos característicos de algunos compuestos azufrados; este fenómeno se ha extendido hasta otros lagos, como Bosque Azul (CONAGUA-CONACYT, s.f.).

2. Antecedentes

La caracterización de los componentes que conforman el PNLM comenzó desde mediados del siglo pasado, con trabajos como los de Carlson (1954) quien describió la vegetación boscosa del área, determinando que ésta se compone principalmente de pinos, encinos y liquidámbares. Flores-Villela y Gerez (1994) describieron la presencia de bosque mesófilo de montaña y de vegetación cultivada dentro del parque. En tanto que Ramírez *et al.* (2007) y Ramírez-Marcial *et al.* (2010) han aportado información acerca del estado actual y presiones sobre la vegetación en el PNLM, además de emprender proyectos encaminados hacia la restauración forestal.

Los vertebrados han sido estudiados por Horvath *et al.* (2001) quienes registraron 52 especies de mamíferos silvestres, lo cual representa cerca del 11% de las especies de mamíferos terrestres del país y alrededor del 25% de los mamíferos de Chiapas. Respecto a las aves, Rangel-Salazar *et al.* (2009) registraron 71 especies de aves del sotobosque en el PNLM. CONANP (2009) presentó un informe con su propio conteo de invertebrados terrestres y de vertebrados. En cuanto a los invertebrados terrestres, Delgado *et al.* (2012) hallaron 67 especies de coleópteros escarabaeoideos en las zonas de bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino-liquidámbar y bosque de pino. Con respecto a los invertebrados acuáticos, Gutiérrez-Aguirre *et al.* (2013) estudiaron copépodos del género *Eucyclops* en diferentes puntos de Chiapas, entre ellos, los lagos Montebello y Tziscão.

CONANP-SEMARNAT (2007) elaboraron un programa de conservación y manejo para el PNLM, aportando información básica como la ubicación, descripción geográfica, características físicas y biológicas, el contexto arqueológico, histórico y cultural en el que se halla, los problemas ambientales y sociales del sitio, el ordenamiento ecológico y los subprogramas de conservación en la zona, representando un documento que recopila información diversa y de suma importancia para el conocimiento de las características y problemáticas del PNLM.

La CONANP (2009, 2011) realizó programas de monitoreo de la calidad del agua, midiendo la precipitación, el pH, el oxígeno disuelto, la temperatura y la conductividad, entre otros. Determinaron que los lagos Bosque Azul, Paso del Soldado, Agua Tinta, La Encantada y Esmeralda (2009) no presentaban contaminación. La tonalidad del agua se encontraba dentro de los límites permisibles, la turbiedad fue elevada y el oxígeno en superficie fue elevado, disminuyendo considerablemente con la profundidad. En Montebello, Tziscão, Agua Tinta y Vuelta de Agua (2011) midieron conductividad, pH, oxígeno disuelto, e hicieron registros de color y olor. Encontraron que la conductividad, pH y oxígeno disuelto se hallaron dentro de los valores permisibles establecidos en la Norma Oficial Mexicana, estableciendo que es necesario continuar con la investigación y ampliarla hacia el estudio de contaminantes.

La CFE (2012a, b, c) realizó el proyecto “Estudio para conocer la calidad del agua de las Lagunas de Montebello, Chiapas”, el cual consistió en la caracterización de la columna de agua de algunos lagos a través de la medición de variables físicas, químicas, geológicas y microbiológicas, además de crear modelos que permitieran simular el comportamiento del sistema. Establecieron que la erosión, uso de agroquímicos y características climáticas incidentes podrían influir en el estado actual de estos sistemas acuáticos. Describieron altos niveles de turbidez y disminuciones drásticas de oxígeno de la superficie hacia el fondo en algunos lagos como Vuelta de Agua. Consideran a la agricultura en el aporte de nutrientes y agroquímicos en las aguas de Montebello, aceptando que es necesario controlar la calidad del agua que alimenta a los cuerpos acuáticos de la zona, pero que es necesario también el desarrollo de un programa de monitoreo y prevención; además, emite una serie de estrategias de manejo y rehabilitación de la zona.

Durán *et al.* (2014) elaboraron la cartografía geomorfológica del PNLM a escala 1:50000, estableciendo que el lugar se asienta sobre rocas carbonatadas que han sido afectadas por procesos cársticos, elaborando un mapa en el que se distinguen 17 unidades geomorfológicas agrupadas en 4 conjuntos. Establecieron una homogeneidad litológica pero una relativa heterogeneidad morfológica.

Alcocer *et al.* (2016a) determinaron los parámetros batimétricos y morfométricos de 18 lagos (listado que incluye a todos los lagos del presente estudio), estableciendo que las formas, áreas, longitudes y profundidades máximas y medias, entre otros parámetros, son altamente variables, mencionando que estas características pueden influenciar en la duración de la estratificación y la acumulación de contaminantes, entre otros.

Mora *et al.* (2016) caracterizaron geomorfológicamente la subcuenca del Río Grande de Comitán-Lagos de Montebello, la cual se establece sobre secuencias sedimentarias de origen marino y transicional. Esto dio como resultado la estimación de unidades de paisaje como montañas, lomeríos y planicies, determinando que dicha modelación es el resultado de procesos de disolución-erosión y reactivación de zonas anteriormente karstificadas a causa de la dinámica tectónica de la región.

Alcocer (2017) reporta que Dos Lagos es un lago meromítico, condición promovida por sus características morfométricas; menciona que el estrato superior de la columna de agua se caracteriza por una salinidad baja (presentando valores de conductividad inferiores a los $500 \mu\text{S cm}^{-1}$) cuyas fuentes principales son la precipitación pluvial y la escorrentía, mientras que el estrato inferior presenta una conductividad superior a los $500 \mu\text{S cm}^{-1}$, con aporte subterráneo de agua, con sales disueltas, característica que halla su explicación en las condiciones litológicas de la región.

Alcocer *et al.* (2018) evaluaron el impacto del desarrollo antrópico en los lagos del PNLM, comparando dos lagos deteriorados (Balantetic y Chajchaj) con dos lagos no impactados (Esmeralda y Yalalush), encontrando una mayor concentración de

nutrientes, clorofila *a*, seston y carbono orgánico particulado en los lagos impactados, además, se encontraron sedimentos más finos, con menor contenido de carbono, pero mayor contenido de sulfuros en los lagos impactados.

3. Justificación

El PNLM es un sitio de alta importancia biológica, hidrológica, cultural y económica, considerada por CONANP-SEMARNAT (2007) como un área prioritaria para la conservación, la cual, en los últimos años, ha presentado una serie de problemas ambientales. Esta problemática abarca el cambio de uso de suelo y pérdida de vegetación, así como una serie de cambios en el color, olor, turbidez y otras variables fisicoquímicas en algunos de los cuerpos acuáticos. El presente trabajo tiene la finalidad de estudiar las comunidades bentónicas profundas de lagos tanto impactados como no impactados y analizar cómo las comunidades se ven afectadas por dichos cambios.

4. Hipótesis

Los lagos con diferentes grados de perturbación exhibirán diferencias en sus parámetros ambientales; dichas diferencias conllevarán la modificación de las comunidades de invertebrados bentónicos. Los lagos impactados, en comparación con los lagos no impactados, presentarán aguas más turbias y menos oxigenadas, además de sedimentos con mayor cantidad de materia orgánica.

Los lagos no impactados presentarán una mayor riqueza taxonómica y diversidad en comparación con los lagos impactados.

Entre los lagos con un estado de conservación similar, los sistemas someros presentarán mayores valores de riqueza taxonómica, densidad, biomasa y diversidad de macroinvertebrados bentónicos, con respecto a los sistemas profundos. Durante la época de circulación, la riqueza taxonómica será mayor con respecto a la época de estratificación.

5. Objetivos

5.1 Objetivo principal

- Describir las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la zona profunda de nueve lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello” con diferente estado de conservación.

5.2 Objetivos particulares

- Caracterizar fisicoquímicamente el agua de fondo (temperatura, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, pH, conductividad específica, potencial de óxido-reducción y turbidez) y los sedimentos (textura, contenido de materia orgánica, carbonatos, carbono y nitrógeno elemental) de los 9 lagos.
- Determinar la composición y estimar la riqueza taxonómica, abundancia, densidad y biomasa de las comunidades de invertebrados bentónicos.
- Calcular los índices de diversidad (H'), dominancia (D') y equidad (J').
- Comparar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de los nueve lagos estudiados (no impactados e impactados, someros y profundos).
- Establecer las posibles relaciones entre las comunidades bentónicas profundas y las características ambientales de cada lago.
- Comparar la riqueza y composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos durante la época de circulación con la época de estratificación.

6. Área de estudio

El Parque Nacional “Lagunas de Montebello” (PNLM) se ubica en el sur-sureste del estado de Chiapas, entre los municipios Independencia y La Trinitaria (Fig. 1). Comprende una superficie de 6,425 ha y sus coordenadas son 16°04'40" y 16°10'20" de latitud N y 91°37'40" y 91°47'40" de longitud O (CONANP-SEMARNAT, 2007), mientras que su rango altitudinal abarca entre los 1,380 y los 1,740 m s.n.m. (Ramírez-Marcial *et al.*, 2010). Se ubica dentro de la Región Hidrológica Nacional No. 30 “Grijalva-Usumacinta”, en la subcuenca del Río Grande de Comitán, con 545 km² de extensión y que forma parte de la cuenca del Río Lacantún (CONANP, 2009).

El sitio fue declarado Área Natural Protegida (ANP) mediante un decreto presidencial que se publicó en el Diario Oficial de la Federación el 16 de diciembre de 1959. Actualmente, la administración y manejo del ANP es llevada a cabo por la

SEMARNAT a través de la CONANP. Además, el 27 de noviembre de 2003, fue declarado sitio Ramsar, es decir, el parque se incluye en una lista de humedales de importancia internacional (DOF, 2009).

Según las modificaciones realizadas por García (1981) al sistema de clasificación climática de Köppen, en el PNLM predomina el clima tipo C (fm), es decir, templado húmedo con lluvias durante todo el año. La porción noroeste del parque posee un clima tipo A(cm) (cálido húmedo con abundantes lluvias en verano). Respecto a la temperatura, la media mensual es de 23.6°C, presentando una oscilación térmica de 5.6°C, siendo enero el mes más frío (media de 20.9°C), y abril el más cálido (media de 25.6°C) (CONANP, 2011).

En 1984, el INEGI publicó un conjunto de cartas de efectos climáticos regionales en donde se calcula que la precipitación total anual en el sitio donde se ubica el PNLM es de aproximadamente 1,862 mm, y se divide en dos periodos bien definidos: la época húmeda, que suele ir de mayo a diciembre (siendo septiembre el mes más húmedo) y que puede representar hasta el 92% de la precipitación total anual con alrededor de 1,716 mm; y la época seca, que representa el 8% de la precipitación restante, lo cual equivale a aproximadamente 146 mm anuales (DOF, 2009).

Respecto a los aspectos geológicos, el PNLM se sitúa sobre un complejo de rocas carbonatadas que abarcan desde la porción sur del Estado de Chiapas hasta Guatemala. Se han logrado distinguir hasta 17 unidades geomorfológicas que incluyen laderas montañosas, lomeríos, planicies aluviales, piedemontes, valles, dolinas, uvalas y poljes. Se ha propuesto que el origen de estas unidades radica en una relación entre la dinámica externa (procesos cársticos) y la dinámica interna (tectonismo), de manera que, posiblemente, el desarrollo cárstico del parque se ve condicionado tanto por la composición litológica, la cual consta de materiales carbonatados susceptibles a la disolución, como por la configuración estructural, misma que es producto de la actividad tectónica en la zona (Durán *et al.*, 2014).

Los suelos existentes en el área son: acrisoles, fluvisoles, gleysoles, litosoles, vertisoles y rendzinas, los cuales presentan texturas francas y arcillosas (Ramírez-Marcial *et al.*, 2010).

En el PNLM existen una cobertura boscosa de pino, encino y liquidámbar, remanentes de bosque mesófilo de montaña, vegetación riparia, vegetación secundaria y áreas transformadas para el cultivo de alimentos; los incendios forestales, el cambio de uso de suelo, entre otros factores, afectan a la vegetación del lugar (Carlson, 1954; Flores-Villela y Gerez, 1994; Ramírez *et al.*, 2007).

Respecto a la fauna, el conocimiento de ésta dentro del parque aún se considera incipiente pues se tiene registro únicamente de 102 especies de invertebrados, mientras que, para el caso de los vertebrados, se considera que existen más de 400, de

las cuales, nueve son peces, 15 son anfibios, 35 son reptiles, 277 son aves y 65 son mamíferos (CONANP, 2009).

Galicia (2012) propuso una división de los sistemas lacustres del PNLM, entre los que destacan dos: Tepancoapan y Candelaria. El sistema Tepancoapan se ubica en la porción noroeste del lugar e incluye lagos como San Lorenzo, Bosque Azul, La Encantada, entre otros; su aporte principal de agua son las descargas del Río Grande de Comitán, cuya agua llega hasta La Encantada. La principal conexión entre lagos ocurre gracias a la presencia de canales de interconexión, además de a través de la inundación de las áreas colindantes durante la época de lluvias.

Por otro lado, el sistema Candelaria se ubica en la porción sureste del Parque, con un flujo que va en dirección opuesta al del sistema Tepancoapan, recorriendo desde Tziscão hasta Esmeralda. Las conexiones entre lagos son principalmente de tipo subterráneo, siendo Patianú el primer lago en ser alimentado con el flujo del Río Candelaria.

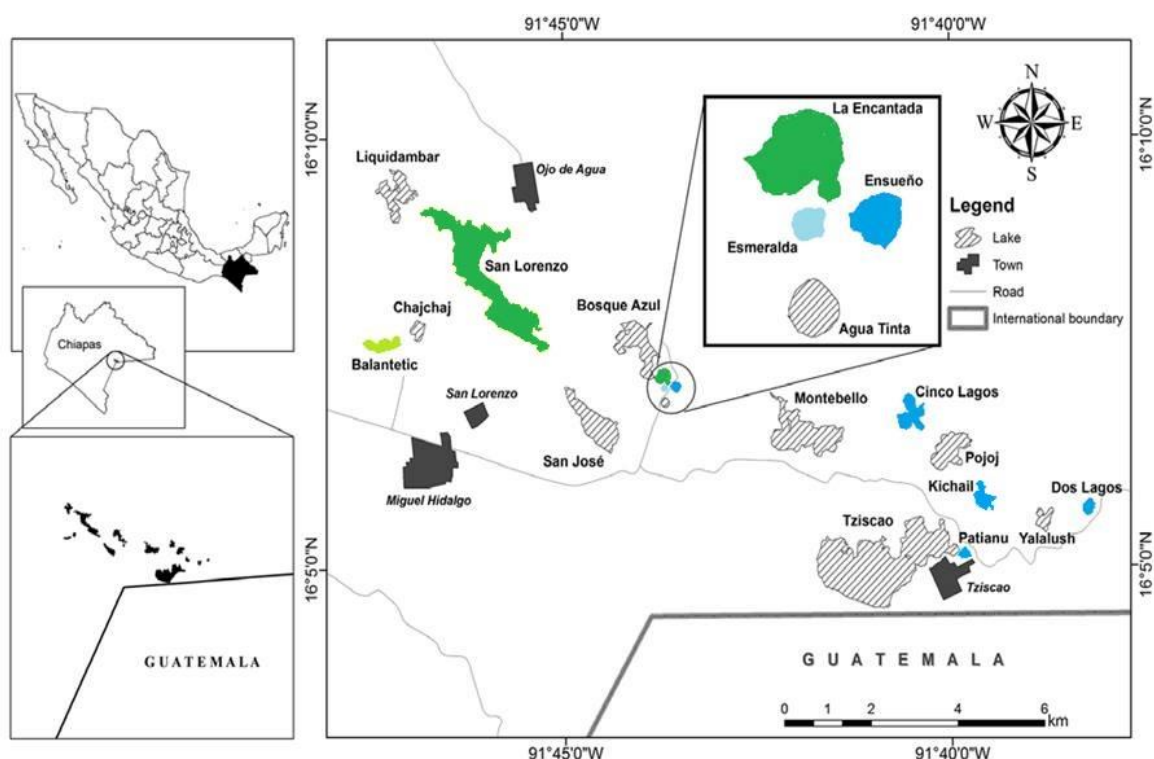


Fig. 1. Ubicación de los lagos seleccionados dentro del PNLM. Simbología: Verde tenue = Somero/impactado; Verde intenso = Profundo/impactado; Azul tenue = Somero/no impactado; Azul intenso = Profundo/no impactado. Modificado de Alcocer *et al.* (2016a).

Nota: En el resto de figuras y cuadros presentados en este estudio se utiliza el mismo código de colores para representar las características (de estado de conservación y profundidad) de los lagos.

7. Metodología

7.1 Trabajo de campo

Los lagos fueron elegidos procurando tener representantes de lagos no impactados, e impactados, someros y profundos. Ellos son: Balantetic, San Lorenzo, La Encantada, Esmeralda, Kichail, Patianú, Cinco Lagos, Dos Lagos y Ensueño (Cuadro 1). Si bien, entre los lagos seleccionados se encuentran San Lorenzo, Kichail y Patianú que inicialmente fueron considerados someros por Alcocer *et al.* (2016a), Alcocer *et al.* (2018) sugieren que Balantetic y Esmeralda circulan continuamente a lo largo del año (y no solo en invierno), por lo que estos dos lagos serían los únicos sistemas funcionalmente someros de entre los nueve seleccionados.

Cuadro 1. Ubicación y características morfológicas de los lagos del PNLM, Chiapas ($Z_{\max}$ = profundidad máxima, Z_{med} = profundidad media; Z_m = profundidad de muestreo, Alt = altitud en m s.n.m., Som = somero, Pro = profundo, Pri = no impactado, Imp = impactado). Los datos de este cuadro fueron completados con base en la información de Alcocer *et al.* (2016a), Maya (2017) y Alcocer *et al.* (2018).

Lago	$Z_{\max}$ (m)	Z_{med} (m)	Z_m (m)	Alt	Som/Pro	Pri/Imp	Estado trófico
Balantetic	3	1.7	1	1,466	Som	Imp	Mesotrófico
San Lorenzo	67	11.8	23	1,455	Pro	Imp	Eutrófico
La Encantada	89	29.4	38	1,454	Pro	Imp	Mesotrófico
Esmeralda	7	3.6	4	1,461	Som	Pri	Ultra oligotrófico
Kichail	22	9.5	22	1,475	Pro	Pri	Oligotrófico
Patianú	26	10.8	21	1,484	Pro	Pri	Ultra oligotrófico
Cinco Lagos	162	42.5	50	1,486	Pro	Pri	Ultra oligotrófico
Dos Lagos	42	25.2	34	1,427	Pro	Pri	Ultra oligotrófico
Ensueño	35	21.6	30	1,430	Pro	Pri	Ultra oligotrófico

Los muestreos se realizaron durante el periodo de circulación (del 8 al 15 de febrero de 2015) cuando se esperaba que todos los lagos se encontrasen circulando y oxigenados. La toma de muestras de sedimento se realizó por triplicado utilizando una draga tipo Ekman (0.0225 m² de área, de 15 x 15 x 15 cm), colectándose sedimento de los 10 cm superiores de la draga. De la primera réplica de cada lago se extrajeron dos núcleos de sedimento de 3 cm de diámetro, uno para análisis del tamaño de grano (textura) y el otro para determinar el contenido de materia orgánica, carbonatos y carbono y nitrógeno elementales.

El sedimento obtenido fue procesado *in situ* empleando agua del lago correspondiente a cada muestra y utilizando un tamiz con una apertura de malla de 500 μm . Una vez tamizadas las muestras, éstas fueron fijadas con etanol al 70%, agregándoles rosa de bengala, el cual funge como colorante y permite contrastar a los organismos (teñidos) con el resto del sedimento (el cuál no se tiñe).

Las variables fisicoquímicas fueron medidas utilizando una sonda multiparamétrica Hydrolab DS5, mediante la cual se obtuvieron valores de temperatura, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, pH, conductividad específica (K_{25}), potencial de óxido-reducción y turbidez.

7.2 Trabajo de laboratorio

Las muestras fueron revisadas utilizando un microscopio estereoscópico. Se procesaron empleando agua y un tamiz con una apertura de malla de 42 μm , con la finalidad de retirar el alcohol, exceso de colorante y material suspendido que pudiese dificultar la observación con el microscopio.

Los organismos fueron separados del sedimento haciendo uso de pinzas y agujas de disección. Se colocaron en glicerol para una observación más detallada. Se utilizaron claves taxonómicas para su identificación (Edmondson, 1959; Merritt *et al.*, 2008; Alonso, 1996; Brinkhurst y Marchese, 1989; Hiltunen y Klemm, 1980; Ocaña, 1989).

Algunos individuos (específicamente oligoquetos) se encontraban fragmentados; el criterio para incluirlos en este estudio fue que estos mantuvieran la cabeza.

Para la estimación de la biomasa, la longitud de los ejemplares fue obtenida utilizando un equipo previamente calibrado, el cual consta de un microscopio estereoscópico Zeiss Axio Zoom.V16 y el software ZEN desarrollado por la misma empresa.

En el caso de los organismos fragmentados o que no se encontrasen en condiciones de ser medidos (oligoquetos en particular), la inferencia de la biomasa se realizó a partir de los promedios de longitud de los organismos pertenecientes al mismo taxón que sí se hallasen completos.

7.3 Trabajo de gabinete

7.3.1 Estructura de las comunidades

A partir de la identificación taxonómica realizada en el laboratorio y del número de individuos obtenidos de cada taxón, se obtuvo, para cada lago, la composición, la riqueza taxonómica y las abundancias (absolutas y relativas); además, utilizando el valor conocido de la draga (y tomando en cuenta que de la réplica 1 de cada lago se extrajeron dos núcleos de sedimento que representan un total de 0.0014 m^2) se estimó la densidad promedio de individuos. Estos cálculos fueron procesados con el software Microsoft Excel.

En la mayoría de los taxa, la biomasa fue estimada mediante la ecuación $M = aL^b$ la cual, de acuerdo con Benke *et al.* (1999) puede ser expresada también de la siguiente manera:

$$\ln M = \ln a + (b * \ln L)$$

Donde:

M = masa seca (en mg o µg)

L = longitud del cuerpo o de alguna estructura en específico (mm)

a y b = constantes diferentes para cada taxón

No fue posible hallar constantes para algunos taxa, por lo que su biomasa se estimó a partir de la masa individual promedio reportada en estudios previos, la cual fue multiplicada por la abundancia obtenida en el presente trabajo. En algunos casos se tuvieron que emplear constantes reportadas para otros taxa, como ocurrió con los cladóceros. El criterio para la elección de la constante fue utilizar la correspondiente a los organismos con la mayor relación filogenética posible de entre los taxa para los cuales fueron reportadas las constantes. En el caso de Harpacticoida, la biomasa fue estimada a partir del peso seco individual promedio reportado previamente, el cual fue multiplicado por la abundancia de individuos hallados; se utilizó el peso seco reportado para los organismos cuya longitud media estimada fuese la más cercana a la longitud media de los organismos encontrados en este trabajo.

Para nemátodos se utilizó:

$$MH (\mu g) = \frac{L * A^2}{Fc}$$

Donde:

MH = masa húmeda

L = longitud (µm)

A = diámetro en el punto más ancho del organismo (µm)

Fc = factor de conversión: 1.6×10^6

La relación entre masa húmeda y masa seca equivale al 25% (Mazurkiewicz *et al.*, 2016), por lo que, para transformar masa húmeda a masa seca, el resultado fue multiplicado por 0.25.

En el caso de los organismos cuya masa fue estimada en μg , los valores se transformaron a mg para, finalmente, utilizar los datos del área de la draga con el propósito de extrapolar y expresar la biomasa por unidad de área como mg/m^2 . Soto (2018) expresó la biomasa estimada como $\text{mg C}/\text{m}^2$, por lo que, con la finalidad de ampliar la posibilidad de comparación de resultados, los datos de biomasa también fueron transformados a mg C. Todos los cálculos de biomasa fueron realizados en el software Microsoft Excel.

En el Cuadro 2 se especifican los taxa hallados en este trabajo, los taxa para los cuales están estimados las constantes a y b empleadas, la fórmula utilizada y las referencias de donde se obtuvieron las constantes a y b, o la biomasa individual promedio.

Cuadro 2. Métodos de estimación de biomasa por cada taxón.

Taxón identificado en este trabajo	Taxón para el que se reportan las constantes utilizadas u otros métodos	Fórmula o método utilizado	Referencia
Caenidae	Caenidae	$\ln M = \ln a + (b * \ln L)$	Benke <i>et al.</i> , 1999.
Coenagrionidae	Coenagrionidae		
Polycentropodidae	Polycentropodidae		
Ceratopogonidae	Ceratopogonidae		
Chironomidae	Chironomidae		
Chaoboridae	Diptera		
Trichoptera	Trichoptera		
Amphipoda	Amphipoda		
Chironomidae y Chaoboridae (pupa)	Diptera (pupa)		Burgherr y Meyer, 1997.
Scirtidae	Coleoptera (larva)		Hódar, 1996.
Prostigmata	Acari		Caballero <i>et al.</i> , 2004.
Sminthuridae	<i>Sminthurus viridis</i>		Miyasaka <i>et al.</i> , 2008.
Oligochaeta, Tubificidae, Naididae, Enchytraeidae, Homochaeta	Oligochaeta		
Alona, Leydigia, Camptocercus	<i>Chydorus</i>		Culver <i>et al.</i> , 1985.
Ilyocriptsus, Macrothrix	<i>Bosmina</i>		
Ancylidae	Ancylidae	$\log_{10} M = \log_{10} a + b(\log_{10} L)$	Méthot <i>et al.</i> , 2012.
<i>Laimydorus</i> ,	Nematoda	$MH (\mu\text{g}) = \frac{L * A^2}{Fc}$	Ecuación propuesta

Monhysterida			por Andrassy (1956), consultada en: Mazurkiewicz <i>et al.</i> , 2016.
Harpacticoida	<i>Canthocamptus staphylinus</i>	Biomasa individual promedio reportada * Abundancia del taxón	Dumont <i>et al.</i> , 1975.

En el caso de los oligoquetos se midieron todos los individuos completos de cada taxón y sus longitudes fueron promediadas (teniendo cada taxón su propia longitud promedio). También fueron medidos los organismos incompletos que contasen con la cabeza; si la longitud del fragmento era inferior a la media del taxón al que perteneciesen, se asignaba dicho valor (la media) como la longitud total del individuo. Si el fragmento medido poseía una longitud superior a la media del taxón, se le asignó el valor de la longitud del individuo completo cuyo tamaño fuese superior a la longitud del fragmento (siendo siempre, el valor más próximo a éste). Este procedimiento se realizó con el propósito de no subestimar o sobreestimar la biomasa de los individuos. Se obtuvieron los promedios de Tubificidae 1 y Homochaeta (taxa de oligoquetos con un mayor número de individuos), en el caso de Oligochaeta 2 y Tubificidae 2, al carecer de individuos completos o al encontrar fragmentos con una longitud superior a los individuos completos, se optó por utilizar los valores de referencia del taxón Tubificidae 1 para realizar las inferencias. Naididae 1, Naididae 2, Oligochaeta 1, Oligochaeta 3 y Enchytraeidae presentaron únicamente individuos completos. En Homochaeta fue posible diferenciar adultos de juveniles, por lo que en este taxón se utilizaron dos promedios de longitudes: juveniles y adultos, para la estimación de la longitud de los individuos fragmentados o que no pudiesen ser medidos.

Para realizar el análisis de diversidad α , se calculó el índice de Shannon-Wiener (H'), el cual no se basa únicamente en el número de especies encontradas en un sitio, sino que evalúa la diversidad tanto en función de la riqueza como en función de las abundancias relativas de los taxa hallados en una muestra, su fórmula es:

$$H' = \sum_{i=1}^S -p_i * \ln(p_i)$$

Donde:

S = riqueza taxonómica

p_i = fracción del número total de individuos pertenecientes a la especie i.

También se estimó el índice de dominancia de Simpson (D'), el cual mide la probabilidad de que dos individuos pertenecientes a una muestra, seleccionados al azar, pertenezcan al mismo taxón. Oscila entre 0 y 1, entre mayor dominancia, su

valor se acercará a 1, mientras que un aumento en la riqueza y la equidad acercarán su valor a 0. La fórmula para estimar este índice es:

$$D' = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2}$$

La equidad fue estimada con el índice J' ; este índice permite la comparación de muestras que difieren tanto en riqueza taxonómica como en la equidad de distribución de individuos entre las especies. Su fórmula es:

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

Donde:

H' = valor estimado de diversidad de Shannon-Wiener (Begon *et al.*, 2006; Morin, 2011; Smith y Smith, 2007).

Se calculó la similitud faunística entre sitios a través del coeficiente cuantitativo asimétrico de Bray-Curtis, a partir del cual se elaboró un dendrograma de similitud con el método de agrupamiento UPGMA. Este índice permite la comparación de diferentes localidades a la vez, utilizando las abundancias de cada taxón. Con este coeficiente se pueden expresar tanto similitud como disimilitud; para calcular la similitud, su fórmula es:

$$Similitud_{(x_1, x_2)} = \frac{W}{(A + B)/2} = \frac{2W}{(A + B)}$$

Donde:

(X_1, X_2) = sitios a comparar

W = suma de las abundancias mínimas de las especies

A y B = suma de las abundancias de las especies en cada sitio (Legendre y Legendre, 1998).

También se calculó la similitud entre sitios con el mismo coeficiente, utilizando los promedios de densidad y biomasa de cada lago, a partir de los cuales se elaboró un segundo dendrograma con el mismo método de agrupamiento. Ambos cálculos y dendrogramas fueron realizados utilizando los datos transformados con la función $\log_{10}(x+1)$.

A partir de los resultados del presente trabajo y de la revisión de estudios previos realizados en la zona profunda de los lagos se elaboró un cuadro que permitiese contrastar la riqueza y composición taxonómica entre temporadas (circulación y estratificación).

7.3.2 Caracterización del agua de fondo y de los sedimentos

Se seleccionaron los valores de cada parámetro fisicoquímico del agua en los tres metros más próximos al sedimento. En Balantetic, por su poca profundidad, se seleccionaron los dos últimos valores. Se generaron gráficos de las variables, utilizando el software SigmaPlot 12.0.

El análisis textural se realizó utilizando un equipo de difracción láser Beckman Coulter LS230, aplicándose la escala propuesta por Wentworth (1922) para la clasificación de los sedimentos.

La materia orgánica fue medida utilizando el método de pérdida de masa por combustión LOI (Loss On Ignition), mismo que consiste en medir la masa de una muestra de sedimento seco, antes y después de ser calcinada en una mufla Thermolyne 48000 a 550°C durante cuatro horas, considerando que dicha diferencia de masas representa la materia orgánica presente en la muestra.

La cantidad de carbonatos fue estimada mediante el método de acidulación, el cual consiste en agregar HCl a las muestras de sedimento (previamente secadas) para hacer reaccionar a los carbonatos, una vez alcanzado un pH de 2, la muestra es lavada con agua destilada hasta que alcanza un pH de 7, la cual vuelve a ser secada en un horno Boekel 107801 a 60°C por 72 horas. La diferencia en la masa de la muestra, antes y después de este procedimiento, corresponde a la cantidad de carbonatos presentes. El contenido de C y N elemental fue estimado utilizando un analizador elemental; este procedimiento fue realizado en la Facultad de Química de la UNAM.

A partir de los promedios (transformados con la función $\log_{10}(x+1)$) de cada parámetro fisicoquímico del agua de fondo, se calculó la similitud entre lagos haciendo uso del coeficiente cuantitativo asimétrico de Bray-Curtis y se elaboró un dendrograma de similitud ambiental utilizando el método de agrupación UPGMA; con el mismo método, se realizó otro dendrograma de similitud entre sitios utilizando los parámetros fisicoquímicos del sedimento de la zona profunda. Todos los cálculos de índices ecológicos, similitudes y dendrogramas fueron realizados utilizando el software Past 3.

7.3.3 Procedimientos estadísticos

Los datos biológicos (riqueza taxonómica, densidad y biomasa) fueron transformados con la función $\log_{10}(x+1)$; posteriormente, se utilizaron pruebas de Shapiro-Wilk para evaluar si los datos a comparar seguían una distribución normal. Debido a que la normalidad existió sólo en algunos casos, se eligieron pruebas estadísticas tanto paramétricas como no paramétricas, dependiendo de la distribución de los datos en cada caso (Cuadro 3). Todas las pruebas estadísticas se realizaron con

un valor $\alpha = 0.05$ y fueron hechas utilizando la riqueza taxonómica (S), densidad (org m⁻²) y biomasa (mg C m⁻²) totales de cada réplica.

Cuadro 3. Pruebas estadísticas utilizadas en cada caso.

Objetivo Parámetro	Probar diferencias estadísticamente significativas entre lagos impactados y no impactados	Probar diferencias estadísticamente significativas entre lagos someros y profundos	Probar diferencias estadísticamente significativas entre los nueve lagos y establecer entre qué lagos existieron diferencias
Riqueza taxonómica	U de Mann-Whitney	t de student (t) para muestras independientes	H de Kruskal-Wallis y comparación entre parejas <i>post hoc</i>
Densidad	U de Mann-Whitney	U de Mann-Whitney	H de Kruskal-Wallis y comparación entre parejas <i>post hoc</i>
Biomasa	t de student (t) para muestras independientes	t de student (t) para muestras independientes	H de Kruskal-Wallis y comparación entre parejas <i>post hoc</i>

Debido a que, aún transformadas con la función $\log_{10}(x+1)$, algunas variables de la matriz de parámetros biológicos y fisicoquímicos del agua mantuvieron una distribución no normal, se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman para hallar posibles asociaciones entre las variables biológicas y fisicoquímicas del agua. Dada la distribución normal de los datos (excepto en la variable “porcentaje de arenas”) de la matriz de parámetros biológicos y sedimentarios, se realizaron correlaciones paramétricas de Pearson para hallar posibles asociaciones entre las variables biológicas y de los sedimentos.

Algunas variables de los sedimentos contaron con una única medición, por lo cual, las correlaciones entre variables biológicas y de sedimentos se realizaron utilizando únicamente un valor (la media) por cada parámetro; en contraste, las correlaciones entre variables biológicas y ambientales del agua sí se elaboraron usando los tres valores de cada réplica de cada variable (excepto en Balantetic, que dada su poca profundidad, sólo se dispuso de uno o dos valores de cada variable fisicoquímica del agua).

La transformación de los datos y todos los procedimientos estadísticos se realizaron, respectivamente, con el software Microsoft Excel e IBM SPSS Statistics v. 25.

8. Resultados

8.1 Caracterización fisicoquímica del agua de fondo

Las características fisicoquímicas se presentan en el Cuadro 4 y en el Anexo I. La temperatura varió de los 17.3 a los 20.7°C, siendo San Lorenzo y Patianú los lagos con menor temperatura, mientras que Balantetic (el más somero) fue el lago con la temperatura más elevada.

El oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación variaron ampliamente, registrándose los valores más bajos en La Encantada (0.4 mg/L), San Lorenzo y Dos Lagos (ambos con 0.05 mg/L) y los valores más altos en Balantetic (18.1 mg/L).

La conductividad específica (K_{25}) fue variable, obteniéndose valores entre $212 \pm 0 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Cinco Lagos) y $1147.7 \pm 728 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Dos Lagos). En general, los lagos impactados presentaron una K_{25} mayor con respecto a los lagos no impactados. Los lagos someros, en general, presentaron K_{25} superiores a los lagos profundos.

Respecto al pH, todos los lagos presentaron valores superiores a 7, variando entre 7.3 (Dos Lagos) y 8.8 (Balantetic). El potencial redox fue variable, encontrándose valores promedio entre $77 \pm 8.2 \text{ mV}$ (San Lorenzo) y $324 \pm 1.4 \text{ mV}$ (Balantetic).

La turbidez tuvo su valor mayor en Balantetic (16.4 UNT) y el menor (0 UNT) en Esmeralda, Kichail y Cinco Lagos. Este parámetro fue mayor en los lagos impactados y menor en los lagos no impactados.

Cuadro 4. Promedios $\pm$ d. e. de las variables fisicoquímicas medidas en el agua de fondo en los nueve lagos (*sin desviación estándar por ser el único valor considerado). T = temperatura, O. D. = oxígeno disuelto, % Sat. O_2 = porcentaje de saturación de oxígeno, K_{25} = conductividad específica, Redox = potencial redox y Turb. = turbidez.

Lago	T (°C)	O. D. (mg L ⁻¹)	% Sat. O_2	K_{25} ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Redox (mV)	Turb. (UNT)
Balantetic	20.7 ± 0	18.1 ± 0.2	244.7 ± 2.5	945.9 ± 0.9	8.8 ± 0.01	324 ± 1	16*
San Lorenzo	17.3 ± 0	0.05 ± 0.01	0.7 ± 0.06	745.8 ± 1.1	7.9 ± 0.02	77 ± 8	14 ± 1
La Encantada	17.9 ± 0	0.4 ± 0.01	5.2 ± 0.1	475.2 ± 2.5	7.8 ± 0.03	300 ± 16	2 ± 0
Esmeralda	19 ± 0.02	6.4 ± 0.02	83 ± 0.3	374.4 ± 0.5	8.2 ± 0.02	293 ± 1	0 ± 0
Kichail	17.5 ± 0.01	6.7 ± 0.04	84.7 ± 0.5	283.9 ± 0.1	8.2 ± 0.01	293 ± 1	0 ± 0
Patianú	17.3 ± 0.01	3.7 ± 0.07	47.03 ± 0.8	276.9 ± 0.2	8.1 ± 0.01	290 ± 29	2 ± 1
Cinco Lagos	18.3 ± 0	6.1 ± 0.01	78.3 ± 0.1	212.1 ± 0	8.3 ± 0.01	312 ± 0	0 ± 0

Dos Lagos	18.6 ± 0.02	0.05 ± 0	0.6 ± 0.06	1147.7 ± 72.8	7.3 ± 0.02	170 ± 25	1 ± 0.2
Ensueño	18.5 ± 0	7.1 ± 0.01	91.7 ± 0.1	264.9 ± 0	8.4 ± 0.01	287 ± 0	0 ± 0

8.2 Análisis textural del sedimento

En general, los lagos impactados tuvieron las mayores proporciones de sedimentos finos (arcillas); mientras que los lagos no impactados tuvieron las mayores proporciones de arenas. En promedio, los carbonatos fueron mayores en los lagos impactados (44.9 ± 18.4) que en los no impactados (36.4 ± 25.6). Por el contrario, la materia orgánica (24.2 ± 4.4), y el C (9.8 ± 6.5) y N (0.7 ± 0.3) elementales tuvieron su menor promedio en los lagos impactados, y su mayor promedio en los lagos no impactados (48.2 ± 23.1 ; 13.6 ± 8.3 y 1.2 ± 0.7 respectivamente) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Contenido (%) de arenas (A), limos (L), arcillas (a), CO₃ = carbonatos, M. O. = materia orgánica, C = carbono y N = nitrógeno elementales en los sedimentos de los lagos estudiados.

Lago	A	L	a	CO ₃	M. O.	C	N
Balantetic	0	65.7	34.3	34.4	20.7 ± 1.1	2.3 ± 0.2	0.4 ± 0.0
San Lorenzo	0	48.6	51.4	34.2	22.8 ± 5.9	13.5 ± 0.5	0.8 ± 0.5
La Encantada	19.6	74.5	5.9	66.2	29.2 ± 2.7	13.5 ± 0.1	0.9 ± 0.6
Esmeralda	5.2	80.5	14.2	61.3	51.3 ± 22.2	7.9 ± 0.3	0.8 ± 0.0
Kichail	56.7	42.7	0.6	9.5	54.1 ± 0.3	23.6 ± 0.7	2.2 ± 0.1
Patianú	0	64.2	35.8	17.3	22.7 ± 0.3	5.1 ± 0.1	0.5 ± 0.03
Cinco Lagos	67.6	31.3	1	74.1	85.7 ± 2.1	22.9 ± 0.1	1.9 ± 0.1
Dos Lagos	50.4	47.4	2.2	26.5	50.6 ± 0.0	15.7 ± 0.3	1.1 ± 0.03
Ensueño	19.4	74.9	5.7	29.6	24.5 ± 1.1	6.5 ± 0.2	0.7 ± 0.04

8.3 Análisis de similitud y agrupamiento de variables ambientales

La Figura 2 muestra los dendrogramas de similitud de las variables ambientales.

En el caso del agua de fondo, la similitud entre lagos fluctuó entre 0.73 (San Lorenzo y Cinco Lagos) y 0.99 (Kichail y Ensueño). El dendrograma (Figura 2-A) muestra una agrupación (A) con lagos oxigenados, donde Balantetic (impactado) es el más distinto del resto de lagos (no impactados) del grupo, y otra agrupación (B) conformada por lagos con fondos hipóxicos (San Lorenzo, Dos Lagos y La Encantada).

En el caso de los sedimentos, la similitud fluctuó entre 0.64 (Balantetic y Kichail) y 0.95 (Balantetic y Patianú; La Encantada y Ensueño). El dendrograma (Figura 2-B) muestra tres grupos: uno conformado por los lagos con la mayor cantidad de arcillas (A), otro compuesto por los lagos con la mayor cantidad de arenas (B), mientras que los lagos del tercer grupo (C) presentan sedimentos mayoritariamente limosos.

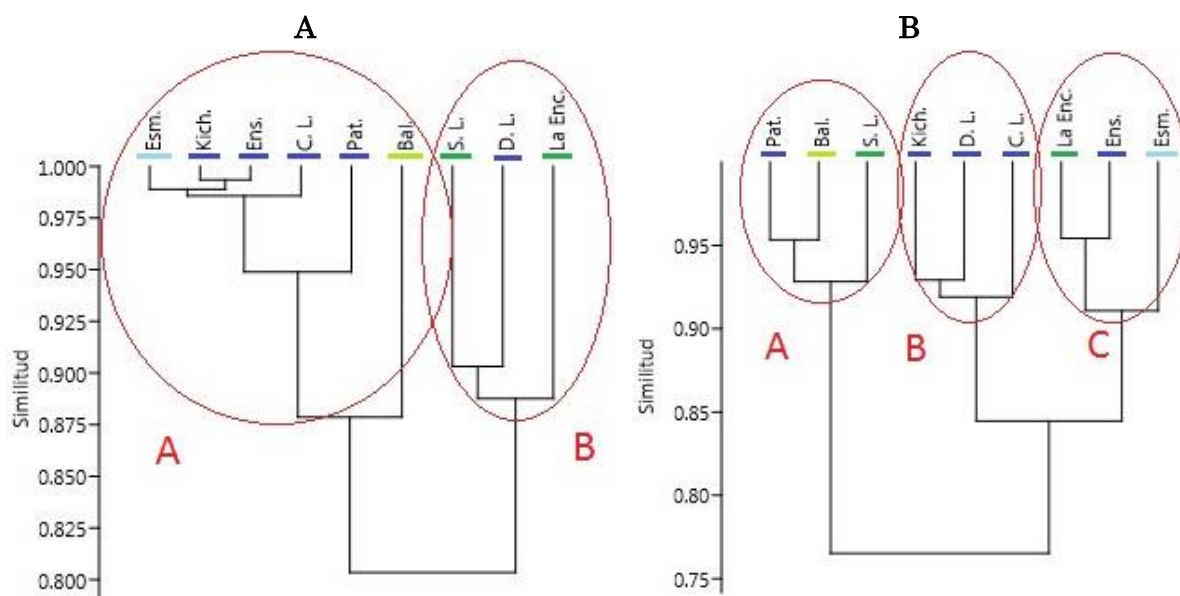


Fig 2. Dendrogramas de similitud de: parámetros fisicoquímicos del agua de fondo (A); parámetros fisicoquímicos de los sedimentos de la zona profunda (B).

8.4 Variables biológicas

8.4.1 Composición taxonómica

La resolución taxonómica en el presente estudio no fue uniforme, abarcando desde subclase hasta género. Se identificaron 31 taxa (Anexo II) pertenecientes a 4 phyla (Nematoda, Annelida, Arthropoda y Mollusca). Arthropoda fue el phylum con mayor número de taxa, mientras que Mollusca solo tuvo un taxón (Cuadro 6). A nivel phylum, Arthropoda fue el único grupo que estuvo presente en los nueve lagos estudiados. Por el contrario, Mollusca fue hallado únicamente en Patianú.

Si bien Arthropoda, como phylum, fue un grupo presente en todos los lagos, a un nivel taxonómico más específico no existió ningún taxón que fuese registrado en todos los lagos del presente estudio. Chironomidae se registró en siete de los nueve lagos, siendo Kichail y Ensueño los únicos sitios donde no se hallaron individuos pertenecientes a esta familia. De los 31 taxa registrados, la mayoría se encontraron únicamente en un lago (Cuadro 7).

Cuadro 6. Composición taxonómica de los invertebrados bentónicos de la zona profunda encontrados en el presente estudio (* = taxón inválido según la referencia).

Phylum	Subphylum	Clase	Subclase	Infraclase	Superorden	Orden	Suborden	Infraorden	Familia	Género	Referencia
Nematoda		Enoplea Chromadorea	Dorylaimia Chromadoria			Dorylaimida Monhysterida	Dorylaimina		Dorylaimidae	<i>Laimydorus</i>	WoRMS ITIS
Annelida		Clitellata	Oligochaeta Oligochaeta 1 Oligochaeta 2			Enchytraeida Haplotaxida	Tubificina		Enchytraeidae Naididae Naididae 1 Naididae 2 *Tubificidae 1 *Tubificidae 2	<i>Homochaeta</i>	WoRMS WoRMS WoRMS WoRMS WoRMS WoRMS WoRMS
Arthropoda	Chelicerata	Arachnida	Acari			Trombidiformes	Prostigmata 1 Prostigmata 2 Prostigmata 3 Cladocera				ITIS ITIS ITIS ITIS
	Crustacea	Branchiopoda	Phyllopoda			Diplostraca		Anomopoda	Chydoridae	<i>Alona</i> <i>Camptocercus</i> <i>Leydigia</i> <i>Ilyocryptus</i> <i>Macrothrix</i>	ITIS ITIS ITIS ITIS ITIS ITIS
	Hexapoda	Maxillopoda	Copepoda		Podoplea	Harpacticoida					ITIS
		Malacostraca	Eumalacostraca		Peracarida	Amphipoda					ITIS
		Collembola									ITIS
		Insecta	Pterygota	Palaeoptera		Ephemeroptera					ITIS
						Odonata					ITIS
				Neoptera	Holometabola	Zygoptera					ITIS
						Coleoptera					ITIS
						Diptera					ITIS
						Trichoptera					ITIS
						Trichoptera 1					ITIS
Mollusca		Gastropoda				Basommatophora			Ancylidae		ITIS

Nota: * taxón inválido hace referencia a que, de acuerdo con ITIS (2019) y WoRMS (2019), Tubificidae ya no es una familia con validez taxonómica, sino que los miembros de este grupo deben ser incluidos dentro de la familia Naididae. Para mantener la posibilidad de comparación con estudios previos, se optó por considerar a ambos taxa como familias independientes.

Cuadro 7. Presencia o ausencia de los taxa en cada lago (espacio en blanco = ausencia; x = presencia).

	Balantetic	San Lorenzo	La Encantada	Esmeralda	Kichail	Patianú	Cinco Lagos	Dos Lagos	Ensueño	Número de lagos con presencia del taxón	Porcentaje de lagos con presencia del taxón
<i>Laimydorus</i>			x	x		x	x	x		5	55.6%
Monhysterida	x		x							2	22.2%
Enchytraeidae								x		1	11.1%
<i>Homochaeta</i>	x									1	11.1%
Naididae 1			x							1	11.1%
Naididae 2						x				1	11.1%
Tubificidae 1			x	x		x	x	x		5	55.6%
Tubificidae 2			x				x	x		3	33.3%
Oligochaeta 1						x				1	11.1%
Oligochaeta 2				x						1	11.1%
Prostigmata 1									x	1	11.1%
Prostigmata 2				x						1	11.1%
Prostigmata 3				x	x					2	22.2%
<i>Alona</i>							x			1	11.1%
<i>Camptocercus</i>			x			x		x		3	33.3%
<i>Leydigia</i>						x				1	11.1%
<i>Ilyocryptus</i>	x		x			x				3	33.3%
<i>Macrothrix</i>						x				1	11.1%
Harpacticoida							x			1	11.1%
Amphipoda						x				1	11.1%
Sminthuridae						x	x			2	22.2%
Caenidae						x				1	11.1%
Coenagrionidae				x		x				2	22.2%
Scirtidae						x				1	11.1%
Ceratopogonidae					x					1	11.1%
Chaoboridae 1						x			x	2	22.2%
Chaoboridae 2	x									1	11.1%
Chironomidae	x	x	x	x		x	x	x		7	77.8%
Polycentropodidae				x		x				2	22.2%
Trichoptera 1							x			1	11.1%
Ancylidae						x				1	11.1%
Taxa registrados	5	1	8	8	2	17	8	6	2		

8.4.2 Riqueza taxonómica

Como se mencionó anteriormente, la riqueza taxonómica total fue de 31 taxa con un promedio de 6.3 ± 4.9 taxa. Patianú mostró el número mayor de taxa ($S = 17$, 54.8%) mientras que San Lorenzo tuvo la menor riqueza ($S = 1$, 3.2%) (Cuadro 8).

Cuadro 8. Valores (ordenados de mayor a menor) de riqueza taxonómica de los MIB de los lagos estudiados (S = riqueza total).

Lago	S
Patianú	17
La Encantada	8
Esmeralda	8
Cinco Lagos	8
Dos Lagos	6
Balantetic	5
Kichail	2
Ensueño	2
San Lorenzo	1

8.4.3 Abundancia absoluta y relativa

Se hallaron 292 organismos en total. La abundancia promedio fue de 32.4 ± 33.4 organismos. La mayor abundancia se registró en Balantetic con 105 organismos y la menor en San Lorenzo (solo un organismo) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Abundancias absolutas de cada taxón en cada lago estudiado.

	Balantetic	San Lorenzo	La Encantada	Esmeralda	Kichail	Patianú	Cinco Lagos	Dos Lagos	Ensueño	Organismos totales de cada taxón
<i>Laimydorus</i>			1	1		2	4	5		13
Monhysterida	1		1							2
Enchytraeidae								1		1
<i>Homochaeta</i>	75									75
Naididae 1			1							1
Naididae 2						1				1
Tubificidae 1			8	1		1	5	7		22
Tubificidae 2			1				1	1		3
Oligochaeta 1						1				1
Oligochaeta 2				1						1
Prostigmata 1									1	1
Prostigmata 2				1						1
Prostigmata 3				1	1					2
<i>Alona</i>							1			1
<i>Camptocercus</i>			2			4		5		11
<i>Leydigia</i>						7				7
<i>Ilyocryptus</i>	21		1			4				26
<i>Macrothrix</i>						6				6
Harpacticoida							5			5
Amphipoda						2				2
Sminthuridae						1	2			3
Caenidae						1				1
Coenagrionidae				1		1				2
Scirtidae						1				1
Ceratopogonidae					1					1
Chaoboridae 1						1			4	5
Chaoboridae 2	1									1
Chironomidae	7	1	16	14		12	5	37		92
Polycentropodidae				1		1				2
Trichoptera 1							1			1
Ancylidae						1				1
Organismos totales de cada lago	105	1	31	21	2	47	24	56	5	Organismos encontrados = 292

En la Figura 3 se muestran las abundancias relativas de cada taxón en los nueve lagos estudiados. Las abundancias por lago representan la suma de las tres réplicas.

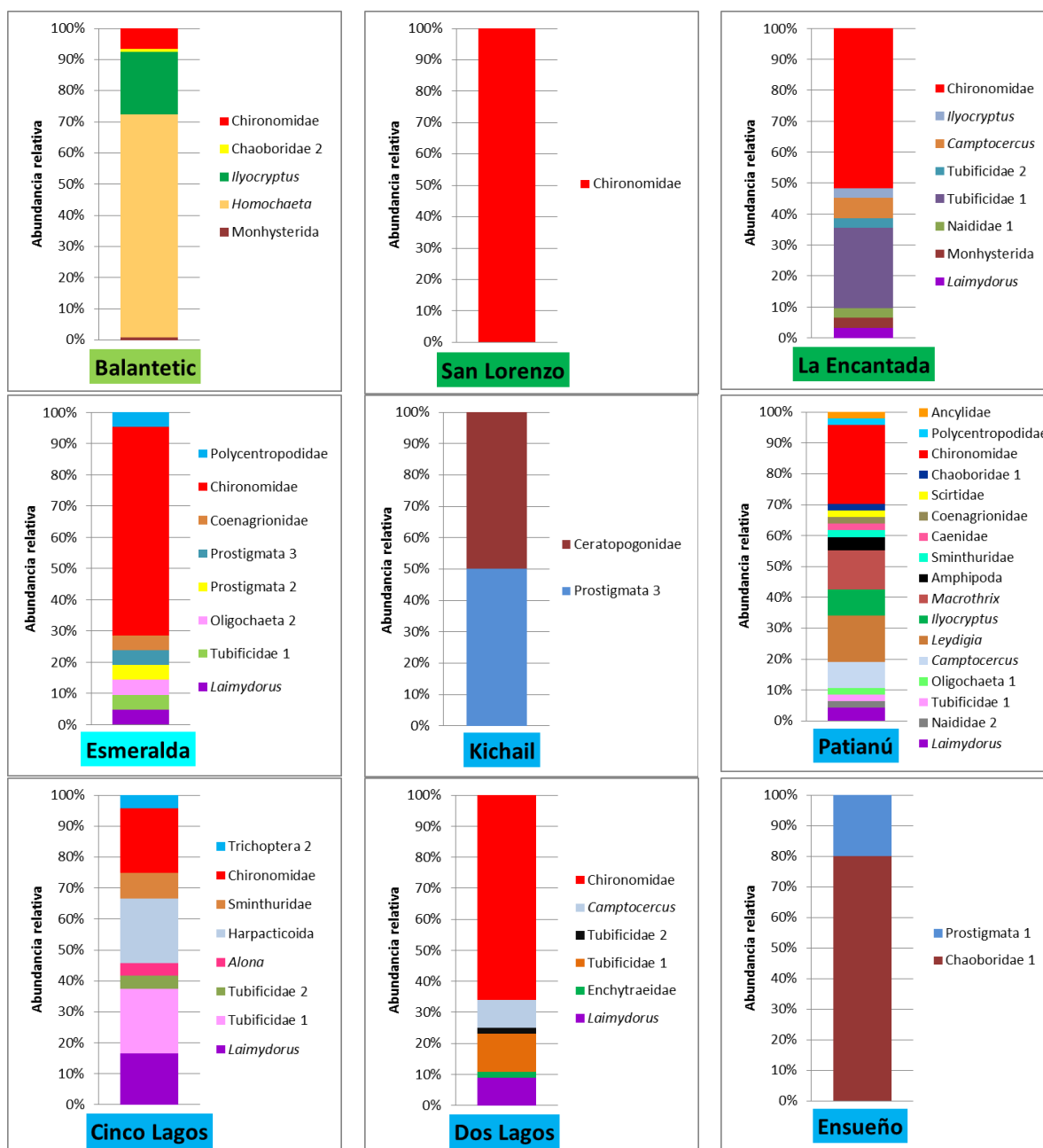


Fig. 3. Abundancia relativa de los MIB en cada lago estudiado.

8.4.4 Densidad

La densidad promedio global fue de 488.7 ± 505.8 org. m^{-2} . Balantetic fue el lago con la mayor densidad ($1,596.8 \pm 341.7$ org. m^{-2}), mientras que el menor valor de esta variable se encontró en San Lorenzo (14.8 ± 25.6 org. m^{-2}) (Fig. 4 y Cuadro 15).

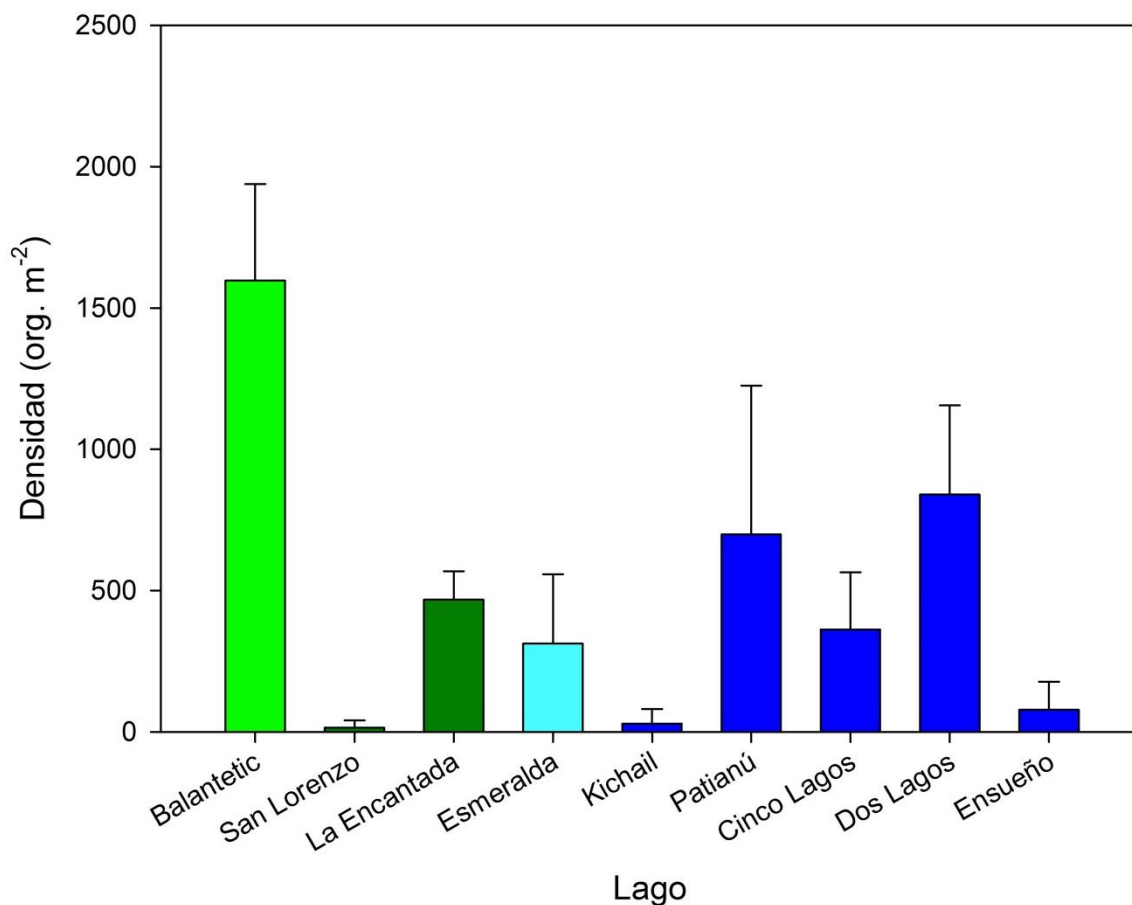


Fig. 4. Densidad promedio ($\pm$ d. e.) de MIB de la zona profunda en cada lago estudiado.

8.4.5 Biomasa

La biomasa promedio global fue de 43.4 ± 72.6 mg C m⁻². Balantetic fue el lago con la mayor biomasa (297.1 ± 69.2 mg m⁻²; 229.6 ± 53.5 mg C m⁻²), mientras que el menor valor de esta variable se encontró en Kichail (0.5 ± 0.95 mg m⁻²; 0.4 ± 0.7 mg C m⁻²) (Fig. 5 y Cuadro 15). El Cuadro 15 también contiene la biomasa promedio de cada lago expresada como peso seco.

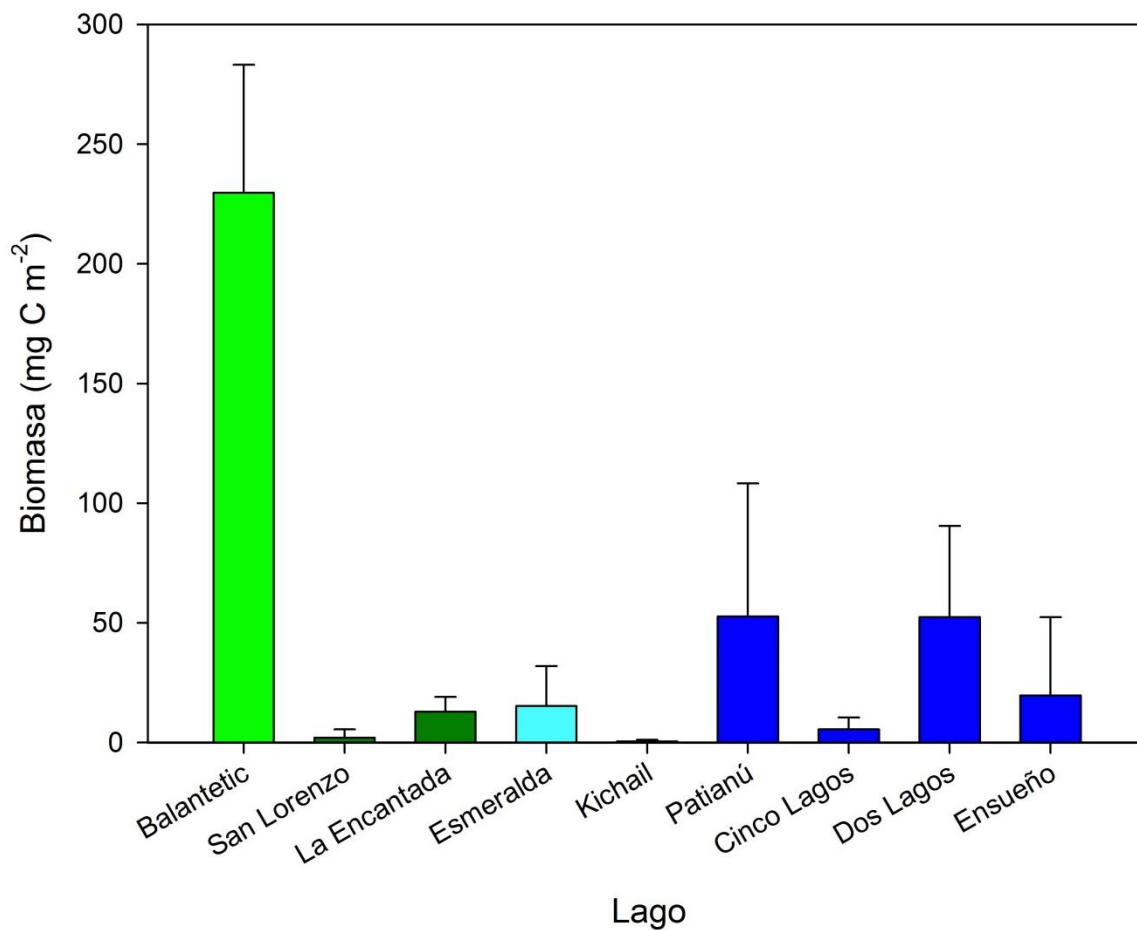


Fig. 5. Biomasa promedio ($\pm$ d. e.) de MIB de la zona profunda en cada lago estudiado.

Respecto a la contribución porcentual de cada taxón a la biomasa en cada lago, Chironomidae fue el grupo que más contribuyó en la mayoría de los lagos (San Lorenzo, La Encantada, Esmeralda, Patianú y Dos Lagos). Homochaeta fue el grupo con la mayor contribución a la biomasa en Balantetic, Prostigmata 3 en Kichail, Tubificidae en Cinco Lagos y Chaboridae 1 en Ensueño (Fig. 6).

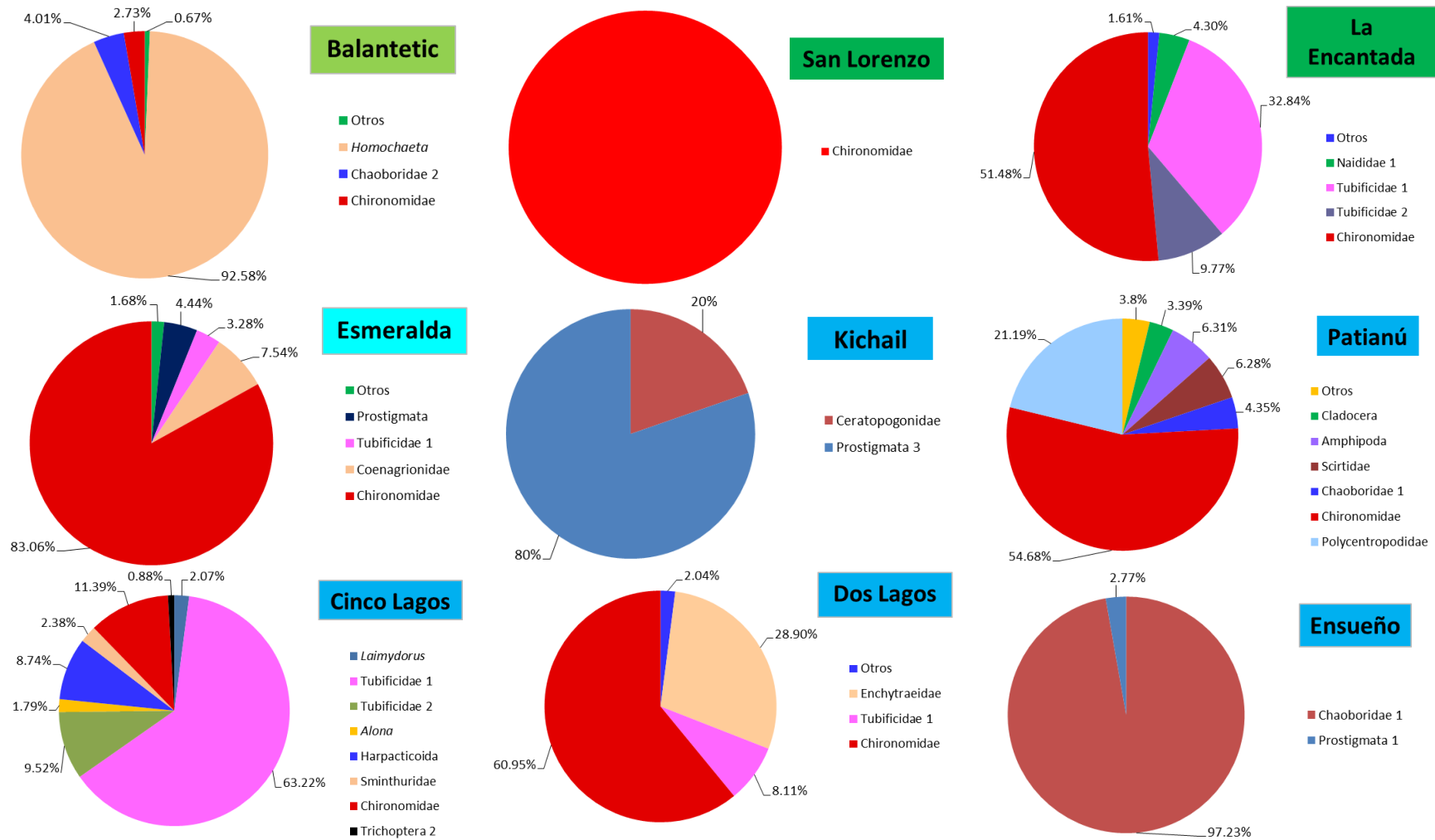


Fig. 6. Contribución porcentual a la biomasa de los MIB en cada lago estudiado.

8.4.6 Índices ecológicos

La diversidad H' media fue de 1.12 ± 0.73 , teniendo su mayor valor en Patianú (2.4) y su menor valor en San Lorenzo (0). La dominancia D' media fue de 0.48 ± 0.26 , teniendo su mayor valor en San Lorenzo (1) y su menor valor en Patianú (0.13). La equidad J' media fue de 0.74 ± 0.16 , teniendo su mayor valor en Kichail (1) y su menor valor en Balantetic (0.52) sin que se pudiese calcular este índice en San Lorenzo (Cuadro 10).

Cuadro 10. Índices de diversidad calculados de manera global para cada lago (H' = Diversidad Shannon-Wiener; D' = Dominancia Simpson; J' = Equidad).

Lago	H'	D'	J'
Balantetic	0.83	0.55	0.52
San Lorenzo	0	1	-
La Encantada	1.42	0.34	0.68
Esmeralda	1.29	0.46	0.62
Kichail	0.69	0.5	1
Patianú	2.4	0.13	0.85
Cinco Lagos	1.88	0.17	0.91
Dos Lagos	1.11	0.47	0.62
Ensueño	0.5	0.68	0.72

8.5 Análisis de similitud y agrupamiento de variables biológicas

La Figura 7 muestra los dendrogramas de similitud de las variables biológicas. Como se mencionó anteriormente, la mayoría de los taxa tuvieron presencia en solo uno o dos lagos del PNLM, por lo cual la Figura 7-A, elaborada con los datos de presencia/ausencia y abundancia de MIB, muestra bajas similitudes entre lagos, las cuales variaron entre 0 (valor repetido en múltiples comparaciones) y 0.73 (La Encantada y Dos Lagos). El dendrograma no muestra ninguna agrupación clara y podría ilustrar una alta unicidad entre los lagos del PNLM respecto a la composición faunística del bentos.

La Figura 7-B refleja las similitudes entre lagos tomando como criterio la densidad y biomasa promedio en cada sitio. La similitud entre lagos fluctuó entre 0.46 (Balantetic y Kichail) y 0.99 (Patianú y Dos Lagos). Se pueden observar tres grupos; el grupo B está conformado por los lagos que presentaron las mayores densidades y biomasa, por el contrario, el grupo C incluye a los lagos con las comunidades de MIB con los

menores valores de estos parámetros, mientras que el grupo A está conformado por lagos con una densidad y biomasa ‘intermedias’.

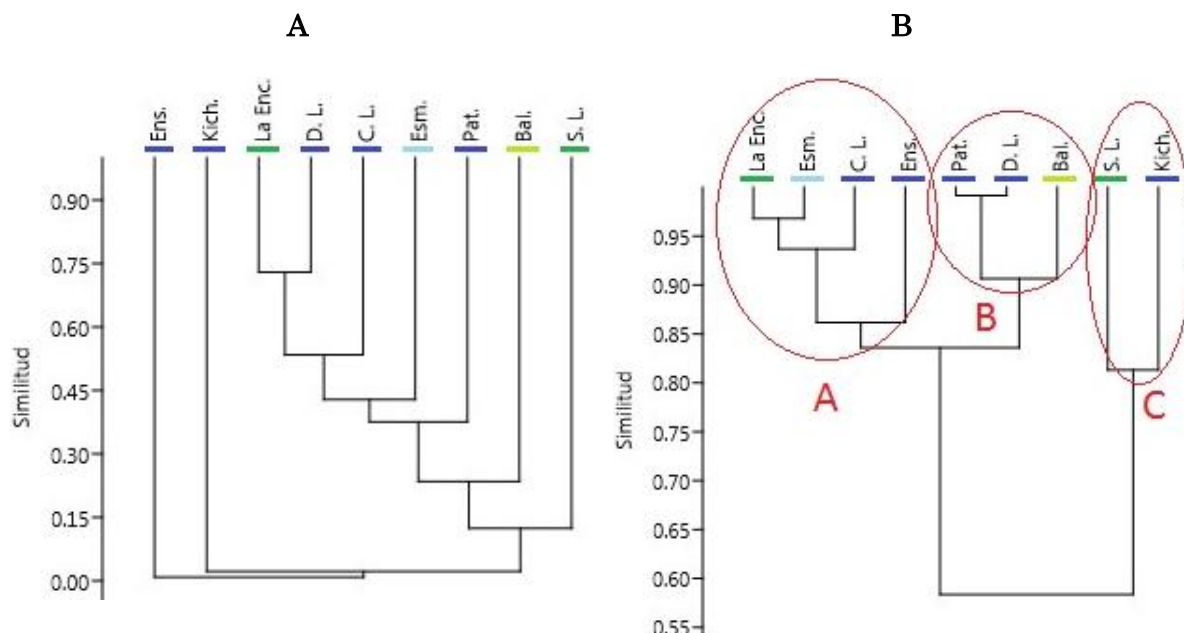


Fig. 7. Dendrogramas de similitud de: presencia/ausencia y abundancias de MIB (A); densidad y biomasa de MIB (B).

8.6 Análisis estadísticos

8.6.1 Riqueza taxonómica

No se encontraron diferencias significativas en la riqueza taxonómica entre lagos impactados y no impactados ($U = 78.5$; $p = .897$); tampoco hubo diferencia de este parámetro entre lagos someros y profundos ($t = .788$; $p = .438$). La prueba de Kruskal-Wallis sí encontró diferencias significativas en la riqueza taxonómica entre los nueve lagos ($H = 16.1$; $p = .041$), mientras que las comparaciones entre parejas como prueba *post hoc* permitieron localizar estas diferencias (Cuadro 11).

Cuadro 11. Parejas de lagos con diferencias significativas ($p < .05$) de riqueza taxonómica.

Lagos	p	Lagos	p
San Lorenzo – Balantetic	.043	Kichail – Cinco Lagos	.048
San Lorenzo – Cinco Lagos	.029	Kichail – Dos Lagos	.046
San Lorenzo – Dos Lagos	.027	Kichail – La Encantada	.046
San Lorenzo – La Encantada	.027	Kichail – Patianú	.026
San Lorenzo – Patianú	.015	Ensueño – Patianú	.029

8.6.2 Densidad

No se encontraron diferencias significativas en la densidad entre lagos impactados y no impactados ($U = 66.0$; $p = .439$); en contraste, sí existieron diferencias significativas de esta variable entre lagos someros y profundos ($U = 29.0$; $p = .047$), siendo mayor en los sistemas someros. La prueba de Kruskal-Wallis sí encontró diferencias significativas en la densidad entre los nueve lagos ($H = 21.1$; $p = .007$), mientras que las comparaciones entre parejas como prueba *post hoc* permitieron localizar estas diferencias (Cuadro 12).

Cuadro 12. Parejas de lagos con diferencias significativas ($p < .05$) de densidad.

Lagos	p	Lagos	p
San Lorenzo – Patianú	.028	Kichail – Dos Lagos	.015
San Lorenzo – Dos Lagos	.011	Kichail – Balantetic	.001
San Lorenzo – Balantetic	.001	Ensueño – Dos Lagos	.037
Kichail – Patianú	.039	Ensueño – Balantetic	.004

8.6.3 Biomasa

No se encontraron diferencias significativas en la biomasa entre lagos impactados y no impactados ($t = .921$; $p = .366$); en contraste, sí existieron diferencias significativas de esta variable entre lagos someros y profundos ($t = 2.296$; $p = .030$), siendo mayor en los sistemas someros. La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas en la biomasa entre los nueve lagos ($H = 19.1$; $p = .014$), mientras que las comparaciones entre parejas como prueba *post hoc* permitieron localizar estas diferencias (Cuadro 13).

Cuadro 13. Parejas de lagos con diferencias significativas ($p < .05$) de biomasa.

Lagos	p	Lagos	p
Kichail – Patianú	.020	San Lorenzo – Dos Lagos	.023
Kichail – Dos Lagos	.015	San Lorenzo – Balantetic	.002
Kichail – Balantetic	.001	Cinco Lagos – Balantetic	.011
San Lorenzo – Patianú	.030	Ensueño – Balantetic	.023

8.6.4 Correlaciones

Las correlaciones de Spearman entre variables biológicas y fisicoquímicas del agua sugieren que la riqueza taxonómica no se ve influenciada por alguna de las variables del agua que fueron medidas; la densidad sí se ve afectada por la temperatura ($\rho = .462$; sig. = .015), el potencial redox ($\rho = .398$; sig. = .040) y la turbidez ($\rho = .420$; sig. = .029); mientras que la biomasa se ve afectada por la temperatura ($\rho = .441$; sig. = .021), la conductividad específica ($\rho = .392$; sig. = .043) y la turbidez ($\rho = .429$; sig. = .026).

Las correlaciones de Pearson entre variables biológicas y fisicoquímicas de los sedimentos sugieren que ni la riqueza taxonómica ni la densidad se ven afectadas por alguna variable de los sedimentos en particular, mientras que existe una correlación negativa entre la biomasa de MIB y el contenido de C elemental en los sedimentos ($R = -.718$; sig. = .030).

9. Discusión

9.1 Variables fisicoquímicas

Todos los lagos no impactados presentaron valores bajos de turbidez del agua (entre 0 y 2 UNT), esta transparencia del agua se considera como una característica de los lagos oligotróficos (Cooke *et al.*, 2005). La mayoría de los lagos no impactados se encontraron oxigenados en el fondo y con valores de conductividad menores que los registrados en los lagos impactados (siendo mayor en el lago somero y en Dos Lagos). Los lagos oligotróficos suelen mantenerse bien oxigenados en el fondo (Berner y Berner, 2012), es por esto por lo que, tanto por su estado trófico, como por la época del año en que el muestreo fue realizado, se esperaba que todos los lagos no impactados se encontrasen oxigenados; Dos Lagos fue la excepción, pues presentó una muy baja concentración de oxígeno. Alcocer (2017) explicó que la deficiencia de oxígeno en la zona profunda de Dos Lagos se debe a que éste es un sistema meromíctico, de igual modo, la conductividad elevada registrada en este sitio está ligada a la meromixis y al modo de alimentación de agua de este lago.

Kichail, Dos Lagos y Cinco Lagos presentaron un sustrato mayoritariamente arenoso, lo cual, en primera instancia parece concordar con las observaciones de Alcocer *et al.* (2018), quienes hallaron que los lagos no impactados del PNLM poseen sedimentos más gruesos que los sistemas impactados. Por otro lado, Ensueño y Esmeralda poseen una mayor similitud con La Encantada (lago impactado), presentando un sustrato con predominancia de limos; cabe resaltar la proximidad entre estos tres lagos, siendo Ensueño y Esmeralda los sistemas no impactados más cercanos al sistema Tepancoapan. Galicia (2012) menciona que Ensueño alimenta a Esmeralda, y que éste último se conecta con La Encantada, siendo el punto donde se produce el contraste entre los lagos impactados y no impactados; se sugiere que esta conexión podría tener alguna relación con la alta similitud en la composición de los sedimentos de estos tres lagos.

Los lagos de la porción noroeste del PNLM se encuentran influenciados principalmente por los aportes de agua superficial proveniente de sistemas como el Río Grande de Comitán, en contraste, los lagos de la porción sureste del parque se ven mayoritariamente influenciados por las aguas subterráneas (Alcocer *et al.*, 2018), no obstante, Galicia (2012) menciona que Patianú es provisto de agua directamente por el Río Candelaria; si los ríos del PNLM que son alimentados principalmente por aguas superficiales tienden a presentar sedimentos más finos, la conexión directa de Patianú con el Río Candelaria podría explicar por qué los sedimentos de este lago presentan una mayor similitud con los lagos impactados que con el resto de los lagos no impactados.

Los carbonatos y el C y N elementales mostraron variaciones importantes entre los nueve lagos estudiados, sin que se observase alguna distinción clara entre lagos

impactados y no impactados tomando en cuenta únicamente a estos parámetros (a pesar de que el promedio de carbonatos sea superior en los lagos impactados, y la media del C y N elementales sea mayor en los lagos no impactados). Alcocer *et al.* (2016b) también observaron que el promedio de C elemental es mayor en los lagos no impactados, lo cual se contrapone con lo que otros estudios previos realizados en el PNLN harían suponer (que el contenido de C sea mayor en los lagos impactados), esto permitiría especular que el principal aporte de C es alóctono, y no procedente de la productividad primaria autóctona de los lagos.

Los tres lagos impactados presentaron aguas más turbias y, en general, conductividades mayores que la mayoría de los lagos no impactados (siendo mayor en el lago somero). Mientras que Balantetic presentó sobresaturación de OD, en San Lorenzo y La Encantada se registraron concentraciones bajas de este gas.

Una de las consecuencias de la eutrofización es una elevada producción primaria en la zona superior de la columna de agua, con altas cantidades de OD, mientras que en la zona profunda del lago se puede registrar hipoxia o anoxia (Duc-Viet *et al.*, 2016; Shinde y Gawande, 2016). Tomando en cuenta esto, es claro que Balantetic, aunque sea un lago impactado, se mantiene muy oxigenado en el fondo debido a que se trata de un sistema somero con mezcla constante; en contraste, al ser sistemas profundos, San Lorenzo y La Encantada desarrollaron un déficit de oxígeno en la zona profunda característico de los lagos que experimentan un aumento en la concentración de nutrientes.

Regularmente, los ambientes bien oxigenados suelen presentar altos valores de potencial redox (Brönmark y Hansson, 2005), lo cual podría contribuir a explicar por qué San Lorenzo y Dos Lagos (los sistemas con menor disponibilidad de oxígeno en el fondo) presentaron valores bajos de esta variable.

La textura de los sedimentos en San Lorenzo y Balantetic concuerda con lo descrito por Alcocer *et al.* (2018), quienes reportaron que los lagos impactados del PNLN presentan sedimentos más finos que los lagos no impactados.

En general, la materia orgánica en los sedimentos fue mayor en los lagos no impactados en comparación con los lagos impactados. Esto difiere de la descripción general de los lagos oligotróficos, pues se ha establecido que los lagos eutróficos presentan una alta productividad de materia orgánica, misma que se sedimenta en el fondo de los lagos; en contraste, los lagos oligotróficos tienen una baja producción de materia orgánica, lo que provoca que este sea el recurso limitante para el zoobentos en estos sistemas (Jónasson, 2004). Tal como se sugiere en el caso del C elemental (Alcocer *et al.*, 2016b), se ha observado que una fracción importante de la materia orgánica en el fondo de algunos lagos puede ser alóctona, es decir, que no tiene su origen en el sistema pelágico, sino que proviene de los alrededores del lago (Fuentes *et al.*, 2013; Mwamburi, 2018; Northington *et al.*, 2010). Una característica de los lagos

no impactados del PNLM es que se encuentran rodeados de vegetación boscosa, misma que podría estar aportando materia orgánica en estos sistemas.

En general, los lagos no impactados presentan sedimentos más gruesos, mayores concentraciones de oxígeno en el fondo, menor turbidez y conductividad, no obstante, excepciones como Balantetic (OD), Dos Lagos (OD y K_{25}) o La Encantada (sedimentos) permitirían sustentar la idea de que, aún dentro de una misma categoría de estado de conservación, los lagos del PNLM podrían presentar variaciones ambientales importantes entre sí. A pesar de esto, los dendrogramas de variables ambientales (Fig. 2) muestran altas similitudes y agrupaciones moderadamente concordantes entre lagos con condiciones de conservación semejantes, lo cual fue contrario a lo suscitado con los dendrogramas basados en variables biológicas (Fig. 7), situación que se discutirá más adelante.

9.2 Variables biológicas

9.2.1 Riqueza taxonómica

A pesar de que, dentro del grupo de los lagos no impactados existe cierta homogeneidad ambiental (disponibilidad de oxígeno, pH similar, baja turbidez del agua, sedimentos arenosos y/o limosos, etc.), se observó un importante contraste en la riqueza taxonómica dentro de este grupo de lagos, variando este parámetro entre 2 (Kichail y Ensueño) y 17 (Patianú) taxa.

Algunos lagos no impactados como Cinco Lagos y Ensueño parecen no mostrar una diferencia clara en la riqueza taxonómica entre temporadas, situación que es opuesta a la de otros sistemas como Patianú y Esmeralda, quienes aparentemente presentan sus mayores riquezas durante el periodo de circulación (Cuadro 14). Dos Lagos combina dos factores que limitan el desarrollo del zoobentos: una muy baja concentración de oxígeno y poca disponibilidad de alimento debido a la baja productividad del lago derivada de su estado trófico, razones por las cuales se esperaba encontrar una comunidad de MIB muy limitada, condición descrita por Cortés (2017). Existen pocos estudios en los que se analice la fauna bentónica de sistemas meromícticos como Dos Lagos, uno de ellos fue realizado por Klimaszyk y Heymann (2010) en el lago Czarne, Polonia, que parece estar en una condición entre la oligo y la mesotrofia, registrándose una riqueza de 8 taxa en otoño y 6 en primavera, observando que a partir de los 10 m dejaron de encontrarse organismos (siendo Chironomidae, Ceratopogonidae, Lumbriculidae y Tubificidae los grupos que habían colonizado la zona habitada).

Otro ejemplo es el lago Banyoles (España), un sistema cárstico que se encuentra dividido en cinco cuencas principales. Dadas sus características morfométricas, dos de

estas cuencas presentan meromixis. Rieradevall y Prat (1991) analizaron la fauna bentónica en este lago; tras realizar un estudio anual, reportaron que una estación presentó anoxia permanente a lo largo del estudio, encontrándose un único taxón (*Chaoborus flavicans*), mientras que, en otra estación, ubicada en la otra cuenca del lago donde también existió meromixis (temporal, con una duración de seis meses), se encontró una mayor riqueza taxonómica (*C. flavicans*, quironómidos, nemátodos e *Ilyocryptus sordidus*).

Sin contar con estudios suficientes y careciendo de una resolución taxonómica que permita hacer una comparación óptima, Dos Lagos, a pesar de ser tropical, parece contar con una riqueza similar a la de sus homólogos meromícticos templados.

La riqueza taxonómica también fue muy contrastante dentro del grupo de los lagos impactados. En el caso de los sistemas profundos, San Lorenzo presentó el menor número de taxa totales ($S = 1$) de todos los lagos estudiados, mientras que La Encantada ($S = 8$) tuvo un valor relativamente alto (igual o mayor que la mayoría de los lagos) de este parámetro.

La baja riqueza taxonómica de San Lorenzo es, probablemente, una consecuencia del deterioro de este lago, que podría no limitarse únicamente a una hipoxia severa, sino a una combinación de otros factores derivados del impacto antropogénico, tales como la predominancia de sedimentos muy finos y una elevada turbidez del agua. Se ha descrito que el proceso de eutrofización ha provocado una disminución considerable de la riqueza de MIB de la zona profunda en lagos como Sevan (Armenia) (Jenderedjian *et al.*, 2012) o Tahoe (EE. UU.) (Caires *et al.*, 2013), asociados a la disminución de la concentración de oxígeno en la zona profunda. Si bien, La Encantada es considerado como otro sistema impactado y profundo, los sedimentos de este lago fueron un poco menos finos (mayoritariamente limos, pero con presencia de arenas), el agua fue más clara que en San Lorenzo y, a pesar de que también se desarrolló hipoxia en la zona profunda, el oxígeno disuelto en La Encantada fue ocho veces mayor que en San Lorenzo.

Balantetic (impactado y somero) presenta grandes cantidades de oxígeno disuelto y, dado su estado trófico, una mayor producción primaria que otros lagos del PNLM; a pesar de esto, la riqueza taxonómica ($S = 5$) no fue superior a la de otros lagos con mayores limitantes para las comunidades de MIB, como baja disponibilidad de alimento asociada al estado trófico (Patianú, Esmeralda y Cinco Lagos), o baja disponibilidad de oxígeno (como La Encantada); incluso en Dos Lagos, que presentó ambas limitantes para el zoobentos, se registró una mayor riqueza taxonómica, lo cual sugiere que no hay una relación clara entre este parámetro y alguna condición ambiental en particular, lo cual fue secundado por las correlaciones de Spearman realizadas. Cortés (2017) tampoco observó que alguna variable ambiental específica estuviese ejerciendo algún efecto significativo sobre las variables biológicas (como la riqueza taxonómica), considerando que es más bien la suma de factores ambientales lo

que podría estar provocando un hábitat más adverso para las comunidades de MIB en la zona profunda.

Los análisis estadísticos sugieren que no existen diferencias significativas en la riqueza taxonómica entre lagos impactados y no impactados, o entre lagos someros y profundos. Esto contrasta con los estudios de Cortés (2017), Guadarrama (2017) y Soto (2018), quienes, en general, encontraron mayores riquezas en los lagos no impactados. Sosa (2014) y Orozco (2016), quienes estudiaron las comunidades de MIB de la zona litoral de algunos lagos del PNLM, también observaron una menor riqueza en los sistemas impactados. De la misma manera, los resultados del presente estudio difieren con las observaciones de Reyes-Morales (2013), quien reportó que en los lagos de la Región Maya de Guatemala (ceranos al PNLM), los sistemas acuáticos asociados a los sistemas terrestres más conservados presentan las mayores riquezas. No obstante, más allá del estado de conservación o la profundidad, esta variable biológica sí presentó diferencias estadísticamente significativas entre algunos lagos, sin que se pudiera identificar el origen de la variación de este parámetro entre sitios, por lo que se sugiere que el estudio del impacto de las actividades antrópicas sobre la riqueza taxonómica de los MIB de la zona profunda de los lagos del PNLM requiere de una puntualización mayor que la distinción entre lagos impactados y no impactados, o entre lagos someros y profundos, sin que necesariamente sea mutuamente excluyente con la hipótesis de que la eutrofización pueda provocar, entre otras consecuencias, una disminución de la riqueza taxonómica de MIB.

Excepto por Patianú, las bajas riquezas taxonómicas estimadas en el presente estudio parecen apoyar la hipótesis de Lewis (1996), pues incluso los lagos con un buen estado de conservación presentaron pocos taxa. Este patrón (bajas riquezas taxonómicas de MIB en la zona profunda de lagos tropicales) ha sido observado con anterioridad por varios autores (Cuadro 15). Además, una fracción importante de estos trabajos no cuentan con una resolución taxonómica más allá de grandes grupos (Clase, Orden, Familia) (incluido el presente estudio). En contraste, los estudios en zonas templadas (Cuadro 15) a menudo cuentan con resoluciones taxonómicas a nivel de género o especie, lo cual no permite comparar adecuadamente los patrones observados a lo largo de diferentes latitudes.

Cuadro 14. Variación temporal de la riqueza taxonómica de IB de la zona profunda de cinco lagos del PNLM. Zm = profundidad de muestreo, S = riqueza.

Lago y temporada	Zm	S	Taxa representativos	Referencia
Esmeralda (estratificación 2013)	4	3	Bivalvia, Nematoda, Chironomidae	Guadarrama, 2017
Esmeralda (estratificación 2014)	5	0		

Esmeralda (circulación 2015)	4	8	Chironomidae	Presente estudio
Patianú (estratificación 2013)	23	0		Guadarrama, 2017
Patianú (estratificación 2014)	24	0		
Patianú (circulación 2015)	21	17	Chironomidae, Cladocera	Presente estudio
Cinco Lagos (estratificación 2013)	73	1	Bivalvia	Guadarrama, 2017
Cinco Lagos (estratificación 2014)	96	6	Chironomidae, Nematoda	
Cinco Lagos (circulación 2015)	50	8	Tubificidae, Chironomidae, Harpacticoida	Presente estudio
Dos Lagos (circulación 2015)	34	6	Chironomidae, Tubificidae	Presente estudio
Dos Lagos (estratificación 2015)	42	1	Naididae	Cortés, 2017
Dos Lagos (circulación 2016)	25	2	Naididae	
	42	2	<i>Sminthurides</i> , Naididae	
Ensueño (estratificación 2013)	34	2	Chironomidae	Soto, 2018
Ensueño (estratificación 2014)	35	6	Chironomidae, Planorbidae, Ostracoda	
Ensueño (circulación 2015)	30	2	Chaoboridae, Prostigmata	Presente estudio
Ensueño (estratificación 2015)	30	3	Amphipoda, Chironomidae	Cortés, 2017
Ensueño (circulación 2016)	30	1	Chaoboridae	

9.2.2 Composición

La mayoría de los taxa hallados en el presente estudio fueron encontrados únicamente en uno o dos sitios; el dendrograma de similitud de presencia/ausencia y abundancia de MIB (Fig. 7-A) podría ser el reflejo de la unicidad de cada lago del PNLN en cuanto a su composición biótica. Esto es similar a lo descrito previamente

por Cortés (2017) y Soto (2018) quienes no observaron asociaciones claras y estimaron similitudes bajas entre lagos.

Chironomidae fue el grupo con mayor presencia en los lagos estudiados (7 de 9); a la vez, éstos fueron, junto con los oligoquetos, uno de los grupos hallados con mayor frecuencia en estudios previos sobre el bentos de la zona profunda de los lagos del PNLM (Cortés, 2017; Guadarrama, 2017; Soto, 2018). Esta familia de dípteros es de distribución cosmopolita (Ashe *et al.*, 1987) y puede habitar tanto ambientes lóticos como lénticos, además de ser hallados en sistemas tanto oligotróficos como eutróficos (Henriques-Oliveira *et al.*, 2003; Scheibler *et al.*, 2008; Klimaszyk y Heymann, 2010; Shimabukuro y Henry, 2011); también, dentro de los sistemas lénticos, han sido encontrados desde la zona litoral hasta la zona profunda de los lagos (Lindegaard, 1992; Hernández *et al.*, 2014; Caleño *et al.*, 2018).

Los quironómidos, poseen una gran diversidad fisiológica y trófica que les permite la colonización de un gran número de hábitats; por ejemplo, algunos de estos dípteros presentan hemoglobina, pigmento que les permite la colonización de ambientes con una reducida concentración de oxígeno, e incluso, tolerar condiciones de anoxia en forma ocasional (Cranston, 1995). Algunas especies dentro del mismo género pueden mostrar diferencias notables en sus preferencias por ciertas condiciones ambientales (Real *et al.*, 2000).

En el presente estudio se observaron dichos patrones, pues este clado apareció tanto en lagos impactados como en lagos no impactados, e independientemente del estado trófico. Estos dípteros fueron hallados tanto en aguas bien oxigenadas (por ejemplo, Esmeralda o Cinco Lagos) como en aguas con hipoxia severa (como San Lorenzo o Dos Lagos).

Se ha descrito que los lagos muy cercanos entre sí pueden exhibir diferencias, tanto en los parámetros fisicoquímicos como biológicos. Por ejemplo, se ha encontrado que *Tanytarsus* es abundante en el fondo de los lagos bien oxigenados, mientras que larvas del género *Chironomus* (que poseen hemoglobina) presentan sus mayores abundancias en sistemas poco oxigenados, aun estando en una misma área (Jónasson, 2004).

Oligochaeta fue otro grupo con una presencia importante en la mayoría de los lagos estudiados, estando ausentes únicamente en San Lorenzo, Kichail y Ensueño. Al igual que los quironómidos, algunos de estos anélidos poseen sangre rica en un pigmento conocido como eritrocruorina, el cual les permite sobrevivir en ambientes hipóxicos e incluso tolerar algunos periodos de anoxia. La mayoría de los oligoquetos acuáticos son sensibles a la escasez de oxígeno, prefiriendo habitar aguas más limpias o más frías. También, la mayoría de las especies de oligoquetos excavan el sedimento para ingerir partículas finas, digiriendo los componentes orgánicos presentes en éstas, mientras que algunas cuantas especies exhiben conductas depredadoras. Los oligoquetos, en general, suelen ser presas de peces, algunas especies de quironómidos, chaobóridos,

hirudíneos, entre otros (Sibaja-Cordero y Umaña-Villalobos, 2008; Timm y Martin, 2015). Las interacciones con otros grupos, la variación de los parámetros ambientales y la preferencia o tolerancia de cada especie a estas condiciones determinan su presencia y distribución en los lagos (Kökmen *et al.*, 2007; Ohtaka, 2014).

Dadas las adaptaciones fisiológicas de ciertas especies de oligoquetos, este grupo suele ser hallado con frecuencia en la zona profunda de lagos tanto templados como tropicales (Thut, 1969; Edmonds y Ward, 1979; Lindegaard, 1992; Muli, 2005; Ayele y Mengistou, 2013; Ohtaka, 2014; Hirabayashi *et al.*, 2018).

También se ha observado su capacidad para colonizar sedimentos finos y sedimentos más gruesos, mostrando, además, variaciones muy importantes en la contribución a la densidad porcentual del zoobentos en distintos lagos (Grigelis, 1984). Esta alta variación en la contribución a la densidad fue observada en los lagos del PNLM (por ejemplo, los oligoquetos realizaron la principal contribución a la densidad en Balantetic, pero en Patianú su contribución porcentual a este parámetro fue muy baja).

De los 8 morfotipos de oligoquetos encontrados, 6 fueron hallados únicamente en un solo lago, siendo Tubificidae 1 y Tubificidae 2 los taxa que pudieron habitar 5 y 3 lagos respectivamente; a pesar de estar presentes en La Encantada, estos dos taxa parecen mostrar una mayor preferencia por los lagos no impactados. Howmiller (1977) observó una preferencia de los tubificidos por las aguas oligotróficas de un conjunto de lagos, sin que se mostrase una relación general con el estado trófico; los análisis de correlación de su estudio mostraron que este grupo se encuentra favorecido por las altas concentraciones de oxígeno, grandes profundidades y bajas abundancias de *Chaoborus* (depredador de oligoquetos). La depredación de estos dípteros se convierte en un factor aún más importante cuando la producción de tubificidos es baja y se encuentra asociada a condiciones de hipoxia o anoxia. En el presente trabajo se observó que en Ensueño (lago donde Chaoboridae tuvo su mayor abundancia) no se hallaron tubificidos. Tubificidae sólo coincidió con Chaoboridae en Patianú, aunque ambos con bajas densidades, mientras que en Balantetic se encontró una alta densidad del oligoqueto *Homochaeta* y una muy baja densidad de Chaoboridae 2 (que podría no pertenecer al género *Chaoborus*).

Además de Chaoboridae, Prostigmata fue el otro taxón presente en Ensueño; los ácaros acuáticos se caracterizan porque, a lo largo de su ciclo de vida, suelen mostrar complejas interacciones con otros MIB, entre ellas la depredación (al igual que los chaobóridos), alimentándose de crustáceos, huevos y larvas de insectos, entre otros (Goldschmidt, 2016). Tomando esto en consideración, es posible que existieran aún más taxa en otros puntos de la zona profunda de este lago durante la época de circulación de 2015, tal como ocurrió durante otras temporadas, tanto de circulación como de estratificación (Cortés, 2017; Soto, 2018).

Roldán (2003) propuso una adaptación del índice BMWP para Colombia. En el índice BMWP se asignan puntajes del 1 al 10 en función de la tolerancia de un determinado taxón (en este caso, familia) a la contaminación orgánica, cuanto más cercano al 10, más intolerante es un taxón a estas condiciones. En Patianú se encontraron algunos taxa que según el BMWP/Col, son poco tolerantes a la contaminación orgánica al obtener puntajes >6 , estos fueron: Ancyliidae (6), Caenidae (7), Coenagrionidae (7), Scirtidae (7) y Polycentropodidae (9), lo que podría sugerir de manera *a priori* que este lago es uno de los más conservados en el PNLM. Un fondo bien oxigenado y la presencia de Coenagrionidae y Polycentropodidae (taxa que no fueron encontrados en más lagos) también podrían ser el reflejo de un buen estado de conservación en Esmeralda; en contraste, ninguno de estos taxa fue hallado en los lagos impactados.

9.2.3 Densidad y biomasa

Las densidades de MIB en los sistemas lénticos suelen abarcar un rango entre 1,000 a 10,000 org. m^{-2} , siendo la zona profunda el lugar donde se suelen registrar los menores valores (Strayer, 2009). Las más bajas densidades del presente estudio corresponden a San Lorenzo y Kichail (15 y 30 org. m^{-2} respectivamente), mientras que la más alta corresponde a Balantetic (1,600 org. m^{-2}) (Cuadro 15), lo cual ejemplifica la gran variabilidad de este parámetro entre los lagos del PNLM, la cual resultó ser estadísticamente significativa entre algunas parejas de éstos. La distribución habitual del bentos es heterogénea, es decir, con un patrón de parches, y esto puede reflejarse en las réplicas de una muestra (Covich *et al.*, 1999; Galuppo *et al.*, 2007; Strayer, 2009).

Respecto a la biomasa, este parámetro presenta el mismo patrón que la densidad, encontrándose, también, diferencias estadísticamente significativas entre algunas parejas de lagos. Los análisis estadísticos sugieren que no hay diferencias significativas de densidad ni de biomasa entre lagos impactados y no impactados, no obstante, sí se presentaron diferencias significativas de ambos parámetros en función de la profundidad (siendo mayores en los lagos someros). El dendrograma de similitud de densidad y biomasa de MIB (Fig. 7-B) tampoco sugiere que las agrupaciones entre lagos estén dadas con base en el estado de conservación *per se*.

Una densidad y biomasa relativamente altas estimadas en Dos Lagos sugieren que una baja concentración de oxígeno y la poca productividad primaria no necesariamente impiden el desarrollo de las comunidades de MIB, en contraste, una baja densidad y biomasa en Kichail o en Ensueño (especialmente la densidad en este último lago) sugieren que un buen estado de conservación (con presencia de oxígeno en el fondo) no necesariamente garantiza un alto valor de estos parámetros, no obstante, es posible que el volumen de sedimentos recolectados en Kichail (situación que ocurrió con las 3 réplicas) haya afectado estos resultados, ya que fue inferior al de los demás lagos.

Northington *et al.* (2010) mostraron que la productividad secundaria del zoobentos en ocho lagos oligotróficos de Alaska está sostenida, en gran parte, por el aporte de materia orgánica alóctona, por lo cual sugirieron que la productividad primaria autóctona no necesariamente limita la productividad secundaria del zoobentos, lo cual podría explicar por qué la biomasa promedio en La Encantada y San Lorenzo fue menor o similar a la de Patianú, Dos Lagos, Ensueño y Esmeralda.

Balantetic fue el lago con la mayor densidad (1596.8 ± 341.7 org. m^{-2}) y biomasa promedio (229.6 ± 53.5 mg C m^{-2}). Como se mencionó anteriormente, este lago cuenta con un fondo oxigenado y, al ser un lago impactado, posee una mayor productividad que otros lagos del PNLM. Si bien, estas condiciones no provocaron una alta riqueza taxonómica en este sitio, aparentemente sí favorecieron una alta densidad y biomasa (en comparación con otros lagos) en este sistema. La densidad media de MIB en este lago es mayor que la densidad reportada en otros sistemas tropicales someros como Pátzcuaro (Rosas *et al.*, 1985) o el Golfo de Winam en el lago Victoria (Muli, 2005) (Cuadro 15).

San Lorenzo fue el lago con la menor densidad media (14.8 ± 25.7 org. m^{-2}). El proceso de eutrofización (junto con otros estresores como la introducción de especies no nativas o la reducción en el nivel del agua) ha provocado importantes disminuciones en la densidad y en la biomasa de MIB de la zona profunda en otros lagos como Tahoe, E.E.U.U. (Caires, *et al.*, 2013) o Sevan, Armenia (Jenderedjian *et al.*, 2012); en particular, Jenderedjian *et al.* (2012) describieron que, a lo largo del proceso de eutrofización, la biomasa experimenta inicialmente un incremento, para, posteriormente, presentar disminuciones importantes. Esto podría asociar el estado de conservación de San Lorenzo (el lago más impactado de los 9 seleccionados) con la baja densidad y biomasa estimadas en el presente estudio.

Helting *et al.* (2018) estudiaron la comunidad de MIB en el lago Winnebago (E.E.U.U.), un sistema grande y eutrófico, encontrando una importante variación espacial (en términos de abundancia) de quironómidos en la zona profunda del sitio. Esto pudo ser observado debido a que se realizaron varios muestreos, estableciendo diferentes estaciones, a diferencia del presente estudio, en el cual se realizó solo un muestreo en un único punto. Las diferencias en las abundancias de quironómidos en la zona profunda del lago Winnebago fueron atribuidas a la variación de los parámetros ambientales. Por esta razón, se sugiere que es necesaria la realización de estudios posteriores que permitan corroborar que, en efecto, sólo Chironomidae es capaz de habitar la zona profunda de este lago (y, además, con densidades tan bajas), o si hay más taxa presentes en el sitio que por el tipo de muestreo empleado no fueron recolectados.

Hernández *et al.* (2014) y Guadarrama (2017) coinciden en que son pocos los estudios sobre el bentos de la zona profunda de lagos tropicales; además, el tamaño de la apertura de malla de los tamices utilizados en los estudios sobre bentos influye

significativamente en las densidades reportadas (Strayer, 2009). El reducido número de estudios, aunado a la falta de estandarización en los métodos de estudio provoca que la posibilidad de comparación entre diferentes estudios sea aún más limitada.

9.2.4 Índices ecológicos

En general, los mayores valores de diversidad (índice de Shannon-Wiener) y de equidad (J') se encontraron en los lagos no impactados (con excepciones como Kichail o Ensueño, que presentaron valores bajos), sin mayor distinción entre lagos someros o profundos; por otro lado, la dominancia (índice de Simpson) no mostró un patrón claro que permita distinguir entre lagos con características diferentes.

Meng *et al.* (2017) observaron una relación entre el índice de Shannon-Wiener calculado para MIB y el estado trófico, encontrando que a mayor calidad del agua, mayor valor obtenido con este índice. Aunque de manera menos clara, Xiong *et al.* (2003) también observaron que en los lagos mesotróficos se tienen valores más altos de diversidad Shannon-Wiener respecto a lagos con una carga de nutrientes mayor, lo cual se ve afectado por diferencias en la dominancia de taxa (más altas en sistemas con mayores concentraciones de nutrientes); la altas dominancias en los lagos más eutrofizados se deberían precisamente al hecho de que, cuanto mayor es la carga de nutrientes, menor número de taxa son capaces de habitar en aguas asociadas a estas condiciones.

Soto (2018) observó que en general los lagos oligotróficos presentaron los mayores valores de diversidad (excepto Yalalush), mientras que, con un patrón más claro, encontró las mayores dominancias en los lagos eutróficos. En el presente estudio no se observó un patrón claro en este índice.

9.3 Relación entre variables fisicoquímicas y biológicas

En el presente estudio se observó una correlación positiva entre la densidad general de MIB y la temperatura del agua, este mismo patrón se ha observado en la zona profunda de algunos lagos árticos y subárticos en Canadá (Moore, 1978). Por otro lado, otros estudios sugieren que la respuesta de la densidad de MIB ante la temperatura varía dependiendo del taxón, por ejemplo, Shimabukuro y Henry (2011) estimaron una correlación negativa entre la temperatura y la densidad de quironómidos en una laguna marginal a un río en Brasil, por el contrario, encontraron una correlación positiva entre la temperatura y el número de chaobóridos; al contrario, Çamur-Elipek

et al. (2010) hallaron una correlación positiva entre la abundancia de quironómidos y la temperatura del agua de un lago en Turquía.

En el presente estudio, la densidad mostró una correlación positiva con la turbidez del agua; de igual manera, Shimabukuro y Henry (2011) encontraron una relación negativa entre la densidad de quironómidos y la transparencia del agua (distancia del disco de Secchi); en contraste, Çamur-Elipek *et al.* (2010) estimaron una relación positiva entre la transparencia y la densidad general de MIB.

Además de estimar las diferentes respuestas que cada grupo taxonómico pudiese mostrar ante las fluctuaciones ambientales, existen otros estudios que, más bien, evalúan la respuesta de cada grupo funcional ante estas variaciones, por ejemplo, Rivera-Usme *et al.* (2015) encontraron una correlación positiva entre la conductividad del agua y la biomasa de depredadores y detritívoros, y otra correlación positiva entre la temperatura del agua y la biomasa de detritívoros y trituradores en el humedal Jaboque (Colombia).

Orozco (2016) encontró que una elevada abundancia de quironómidos y hialélidos en la zona litoral de algunos lagos del PNLM se debe a cambios acentuados en algunas variables ambientales, principalmente la conductividad y los fosfatos, considerando que las variaciones ambientales tienen un efecto a nivel población, pero no a nivel comunidad.

Dinsmore *et al.* (1999) estimaron que la concentración de oxígeno en la zona hipolimnética y la temperatura son las variables ambientales que condicionan, en mayor medida, la biomasa de los MIB de la zona profunda de 26 lagos en Alberta (Canadá). Hargrave (2009) considera que la ausencia de oxígeno disuelto en el fondo de los lagos eutróficos es posiblemente el factor más importante en la limitación de la biomasa de la fauna bentónica. Si bien, en el presente trabajo no se observó alguna correlación significativa entre la biomasa y el oxígeno disuelto, sí se observó que tanto la densidad como la biomasa son significativamente mayores en los lagos someros, los cuales estarían oxigenándose con mayor frecuencia que los lagos profundos.

Cuadro 15. Comparación entre los parámetros estructurales de las comunidades de MIB de diferentes lagos. Z_m = profundidad de muestreo (m); Lat.: TROP = Tropical, TEMP = Templado; Eu = Eutrófico, Meso = Mesotrófico, Oligo = Oligotrófico, U-O = Ultra-oligotrófico; S = Riqueza taxonómica.

*Estudios con sedimentos tamizados con una apertura de malla diferente a la de este trabajo.

Lago	Lat.	Estado Trófico	Z _m (m)	S	Taxa representativos	Densidad (org. m ⁻²)	Biomasa	Referencia
Balantetic	TROP	Meso	1	5	Homochaeta <i>Ilyocryptus</i>	1596.8 ± 341.7	297.1 ± 69.2 mg m ⁻² 229.6 ± 53.5 mg C m ⁻²	Presente estudio
San Lorenzo		Eu	23	1	Chironomidae	14.8 ± 25.7	2.6 ± 4.5 mg m ⁻² 1.99 ± 3.4 mg C m ⁻²	
La Encantada		Meso	38	8	Chironomidae Tubificidae	467.1 ± 101.2	16.5 ± 8.1 mg m ⁻² 12.8 ± 6.3 mg C m ⁻²	
Esmeralda		UO	4	8	Chironomidae	312.1 ± 245.9	19.7 ± 21.5 mg m ⁻² 15.2 ± 16.6 mg C m ⁻²	
Kichail		Oligo	22	2	Prostigmata Ceratopogonidae	29.6 ± 51.3	0.5 ± 0.95 mg m ⁻² 0.4 ± 0.7 mg C m ⁻²	
Patianú		UO	21	17	Chironomidae Cladocera	698.3 ± 526.9	68.1 ± 72 mg m ⁻² 52.6 ± 55.7 mg C m ⁻²	
Cinco Lagos		UO	50	8	Chironomidae Harpacticoida Tubificidae	362.4 ± 201.8	7.1 ± 6.5 mg m ⁻² 5.5 ± 5 mg C m ⁻²	
Dos Lagos		UO	34	6	Chironomidae Tubificidae	839.5 ± 316.6	67.8 ± 49.3 mg m ⁻² 52.4 ± 38.1 mg C m ⁻²	
Ensueño		UO	30	2	Chaoboridae Prostigmata	78 ± 99.1	25.4 ± 42.4 mg m ⁻² 19.7 ± 32.7 mg C m ⁻²	
Alchichica, México	TROP	Oligo	> 50	2	<i>Candona patzcuaro</i> <i>Chironomus austini</i>	Media anual: 287.3 de MIB Feb.: ≈ 588 Mar.: ≈ 871	Media anual: 12.3 de MIB Feb.: ≈ 11.4 Mar.: 25.8 mg C m ⁻²	Hernández <i>et al.</i> , 2014.
Pátzcuaro, México	TROP			5 - 10	<i>Tubifex</i> <i>Chironomus</i> <i>Chaoborus</i>	442 – 1161		Rosas <i>et al.</i> , 1985.
Metztitlán, México	TROP			≤ 6	<i>Lumbriculus variegatus</i> Chironomidae	70		Juárez e Ibáñez,

								2003.
Zempoala, México	TROP	Meso		7	Cladocera Insecta			*Quiroz <i>et al.</i> , 2000.
Monte Alegre, Brasil	TROP	Eu	5	11	<i>Chaoborus</i> Chironomidae			*Cleto-Filho y Arcifa, 2006.
Kuriftu, Etiopía	TROP		> 3	8	Chironomidae Oligochaeta			*Ayele y Mengistou, 2013.
Golfo de Winam, Lago Victoria, Kenia.	TROP		10.7	11	Diptera <i>Sphararium</i> (Biv.) <i>Bellamy</i> y <i>Melanoides</i> (Gast.)	≈ 1000		Muli, 2005.
Victoria, Kenia			≈ 40	2 - 5	Oligochaeta <i>Chaoborus</i> <i>Sphararium</i>	≈ 100 – 500		
Saimaa, Finlandia	TEMP		> 20	25	Oligochaeta Chironomidae	≈ 180		Kansanen <i>et al.</i> , 1990.
Mývatn, Islandia	TEMP		< 4.2	≥ 21	Chironomidae Copepoda Cladocera			*Lindegaard, 1994.
Hjarbaek Fjord, Dinamarca	TEMP		< 6.5	≥ 16	Chironomidae Tubificidae			
Thingvallavatn, Islandia	TEMP	Oligo	20 – 114	≥ 18	<i>Tubifex tubifex</i> <i>Spirosperma ferox</i> <i>Pisidium casertanum</i>			*Lindegaard, 1992.
Presa Horsetooth, E.U.	TEMP		≈ 20 – 62	30	Chironomidae Hydracarina Oligochaeta			*Edmonds y Ward, 1979.
Lomond, Escocia	TEMP		15 – 200	≥ 25	Chironomidae Oligochaeta			*Slack, 1966.
Czarne, Polonia Meromítico	TEMP	Oligo –	10	8 (otoño)	Chironomidae Oligochaeta	≈ 50		Klimaszyk y Heymann,

		Meso		6 (prim.)				2010.
Banyoles, España Cuenca 3 Meromixis permanente	TEMP		20	1	<i>Chaoborus flavicans</i>			*Rieradevall y Prat, 1991.
Banyoles, España Cuenca 4 Meromixis temporal Muestreo anual			13	13	<i>Ilyocryptus sordidus</i> <i>C. flavicans</i> Chironomidae			
Washington, E.U.	TEMP	Eu (;?)	10 – 55	24	Chironomidae Oligochaeta			*Thut, 1969.
Lago Perry (presa), E. U.	TEMP		3.5 – 10.7	13	Oligochaeta <i>Chaoborus</i> Chironomidae			*O'Neill <i>et al.</i> , 2014.
Lago Sevan, Armenia Oct. 2007 y Oct.	TEMP		> 20	10 - 12	<i>Potamothenix alatus</i> <i>paravanicus</i> <i>Chironomus markosjani</i> <i>Pseudeupera subtruncata</i>			*Shcherbina, 2013.
Lago de Tiberíades, Israel	TEMP		30 – 43	≥ 12	<i>Leydigia</i> <i>Alona</i> Chironomidae			*Por, 1968.

10. Conclusiones

1. Todos los lagos presentan pH alcalino; en general, los lagos no impactados presentan aguas con una mayor cantidad de oxígeno disuelto, menor turbidez y conductividad, además de contar con sedimentos más gruesos y con mayor cantidad de materia orgánica que los lagos impactados; los carbonatos, C y N elementales no parecen estar condicionados por el estado de conservación de los lagos. La conductividad es, en general, mayor en los lagos someros.
2. Se estimó una riqueza total de 31 taxa, variando entre 1 (San Lorenzo) y 17 (Patianú), pertenecientes a 4 phyla, de los cuales, Arthropoda tuvo el mayor número de taxa. Se encontraron 292 organismos en total, de los cuales, la mayoría fueron oligoquetos y quironómidos.
3. La mayoría de los taxa habitaron únicamente en uno o dos lagos. El dendrograma de similitud de presencia/ausencia y abundancia de MIB señala bajas similitudes entre lagos y no muestra agrupaciones claras, por lo que refleja la unicidad biótica de cada uno. El dendrograma de densidad y biomasa de MIB no muestra asociaciones claramente basadas en las características ambientales de cada lago. Las mayores similitudes entre lagos se estimaron a partir de las comparaciones con variables ambientales (parámetros fisicoquímicos del agua y de los sedimentos), obteniéndose agrupaciones moderadamente concordantes con su estado de conservación o ubicación dentro del PNLM.
4. La densidad media varió entre 14.8 ± 25.7 org. m^{-2} (San Lorenzo) y 1596.8 ± 341.7 org. m^{-2} (Balantetic). Este parámetro varió significativamente entre los nueve lagos, y fue significativamente mayor en los lagos someros, no existieron diferencias significativas entre lagos impactados y no impactados.
5. La biomasa varió entre 0.4 ± 0.7 mg C m^{-2} (Kichail) y 229.6 ± 53.5 mg C m^{-2} (Balantetic). Este parámetro varió significativamente entre los nueve lagos, y fue significativamente mayor en los lagos someros, no existieron diferencias significativas entre lagos impactados y no impactados.
6. De forma general, las mayores diversidades (H') y equidades (J') se estimaron en los lagos no impactados.
7. Las correlaciones entre variables ambientales y biológicas sugieren que la riqueza taxonómica parece no estar condicionada por alguna variable ambiental en específico; la densidad está correlacionada positivamente con la temperatura, el potencial redox y la turbidez; la biomasa está correlacionada positivamente con la temperatura, la conductividad específica y la turbidez, y negativamente con la cantidad de C elemental en los sedimentos.

11. Sugerencias

Dinsmore *et al.* (1999) desarrollaron modelos predictivos de biomasa, considerando que un aumento en la frecuencia de estimación de la biomasa y del oxígeno disuelto incrementaría el poder predictivo de su modelo. Tomando esto en consideración, se sugiere que es necesaria la continuidad de los estudios limnológicos en la zona (y, de ser posible, con una mayor frecuencia de muestreo), con la finalidad de hallar más patrones y de explicar de mejor manera los ya encontrados, lo cual permitirá una mayor comprensión de las respuestas de las comunidades bióticas ante el impacto antropogénico en los lagos del PNLM.

Se ha observado que los IB de la zona profunda suelen presentar tallas menores en los sistemas oligotróficos (en comparación con los sistemas eutróficos) tanto epicontinentales como marinos (Hargrave, 2009; Northington *et al.*, 2010; Baldrighi *et al.*, 2017). Por esta razón, se sugiere que en futuros estudios de IB en la zona profunda de los lagos del PNLM (y especialmente tomando en cuenta que una parte importante de éstos continúan siendo sistemas oligotróficos) se considere hacer uso de un tamiz con una apertura de malla menor a los 500 μm ; durante la revisión bibliográfica realizada para la elaboración del presente estudio se observó que, aparentemente, 250 μm es el tamaño de poro más utilizado en los estudios de fauna bentónica profunda, por lo que el uso de un tamiz con dicha apertura de malla permitiría una caracterización biológica más completa y, a la vez, ampliaría las posibilidades de comparación con estudios previos.

12. Literatura citada

- Alcocer, J., L. A. Oseguera, G. Sánchez, C. G. González, J. R. Martínez y R. González. 2016a. Bathymetric and morphometric surveys of the Montebello Lakes, Chiapas. *Journal of Limnology* 75: 56-65.
- Alcocer, J., L. A. Oseguera y E. Escobar. 2016b. Contenido de carbono elemental en sedimentos lacustres de un conjunto de lagos tropicales con distinto estado trófico. En: Paz, F. y R. Torres (Eds.). *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México*. Programa Mexicano del Carbono y Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Alcocer, J. 2017. Mexican Meromictic Lakes: What We Know So Far. En: Gulati, R. D., E. Zadereev y A. G. Degermendzhi (Eds.). *Ecology of Meromictic Lakes*. Ecological Studies 228. Springer International Publishing.
- Alcocer, J., M. Merino-Ibarra, L. A. Oseguera y O. Escolero. 2018. Anthropogenic impacts on tropical karst lakes: “Lagunas de Montebello,” Chiapas. *Ecohydrology* DOI: 10.1002/eco.2029
- Alonso, M. 1996. Crustacea, Branchiopoda. En: Ramos, M. A., J. Alba, J. Gonsálbez, A. Guerra, E. Macpherson, F. M. Piera, J. Serrano y J. Templado (Eds.). *Fauna Ibérica, Vol. 7*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. 486 p.
- Ashe, P., D. A. Murray y F. Reiss. 1987. The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). *Annls. Limnol.* 23(1): 27-60.
- Ayele, T. y S. Mengistou. 2013. Major factors that structure the benthic fauna of a shallow, tropical lake, Lake Kuriftu, Ethiopia. *Ethiop. J. Biol. Sci.* 12(2): 151-168.
- Baldrighi, E., D. Giovannelli, G. D’Errico, M. Lavaleye y E. Manini. 2017. Exploring the relationship between macrofaunal biodiversity and ecosystem functioning in the deep sea. *Frontiers in Marine Science* 4: <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00198>
- Barbola, I. F., M. F. P. G. Moraes, T. M. Anazawa, E. A. Nascimento, E. R. Sepka, C. M. Polegatto, J. Milléo y G. S. Schühli. 2011. Avaliação da comunidade de macroinvertebrados aquáticos como ferramenta para o monitoramento de um reservatório na bacia do rio Pitangui, Paraná, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 101: 15-23.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology – From Individuals to Ecosystems*. 4ta ed. Blackwell Publishing, Malden. 738 p.

- Benke, A. C., A. D. Huryn, L. A. Smock y J. B. Wallace. 1999. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society* 18(3): 308-343.
- Berner, E. K. y R. A. Berner. 2012. *Global Environment: Water, Air and Geochemical Cycles*. 2da ed. Princeton University Press, Nueva Jersey. 488 p.
- Brinkhurst, R. O. y M. R. Marchese. 1989. *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica*. 2da ed. Editorial Climax, Santo Tomé. 207 p.
- Brönmark, C. y L. A. Hansson. 2005. *The Biology of Lakes and Ponds*. 2da ed. Oxford University Press, Nueva York. 285 p.
- Burgherr, P. y E. I. Meyer. 1997. Regression analysis of linear body dimensions vs. dry mass in stream macroinvertebrates. *Arch. Hydrobiol.* 139(1): 101-112.
- Caballero, M., E. Baquero, A. H. Ariño y R. Jordana. 2004. Indirect biomass estimations in Collembola. *Pedobiología* 48: 551-557.
- Caires, A. M., S. Chandra, B. L. Hayford y M. E. Wittmann. 2013. Four decades of change: dramatic loss of zoobenthos in an oligotrophic lake exhibiting gradual eutrophication. *Freshwater Science* 32(3): 692-705.
- Caleño, Y., C. A. Rivera-Rondón y H. Ovalle. 2018. Hábitos alimentarios de quironómidos (Diptera: Chironomidae) en lagos del páramo de Chingaza, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 66(1): 136-148.
- Çamur-Elipek, B., N. Arslan, T. Kirgiz, B. Öterler, H. Güher y N. Özkan. 2010. Analysis of Benthic Macroinvertebrates in Relation to Environmental Variables of Lake Gala, a National Park of Turkey. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 10: 235-243.
- Carlson, M. C. 1954. Floral Elements of the Pine-Oak-Liquidambar Forest of Montebello, Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 81: 387-399.
- CFE. 2012a. Estudio para conocer la calidad del agua de las Lagunas de Montebello, Chiapas. *Tomo I – Hidrometeorología*. 264 p.
- CFE. 2012b. Estudio para conocer la calidad del agua de las Lagunas de Montebello, Chiapas. *Tomo II – Geohidrología*. 196 p.
- CFE. 2012c. Estudio para conocer la calidad del agua de las Lagunas de Montebello, Chiapas. *Tomo III – Modelos matemáticos*. 92 p.

- Chagas, F. B., C. F. Rutkoski, G. B. Bieniek, G. D. L. P. Vargas, P. A. Hartmann y M. T. Hartmann. 2017. Utilização da estrutura de comunidades de macroinvertebrados bentônicos como indicador de qualidade da água em rios no sul do Brasil. *Ambiente y. Água* 12: 416-425.
- Cleto-Filho, S. E. N. y M. S. Arcifa. 2006. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian lake. *Acta Limnol. Bras.* 18(4): 407-421.
- CONAGUA y CONACYT. s. f. *Estudio hidrológico y de Calidad del Agua del sistema Lagunar de Montebello, en el estado de Chiapas*. 4 p.
- CONANP. 2009. *Programa de Monitoreo – Estudio para el monitoreo de la calidad de agua de las lagunas en el Parque Nacional Lagunas de Montebello*. 59 p.
- CONANP. 2011. *Programa de monitoreo de calidad del agua – Estudio para monitorear los parámetros de calidad de agua de las lagunas comunicadas con el Sistema Lagunar Tepancoapan*. 77 p.
- CONANP y SEMARNAT. 2007. *Programa de conservación y manejo – Parque Nacional Lagunas de Montebello México*. 1a edición. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 194 p.
- Cooke, G. D., E. B. Welch, S. A. Peterson y S. A. Nichols. 2005. *Restoration and Management of Lakes and Reservoirs*. 3ra ed. CRC Press, Boca Ratón. 616 p.
- Cortelezzi, A., C. Ocón, M. V López Van Oosterom, R. Cepeda y A. Rodrigues Capítulo. 2015. Nutrient enrichment effect on macroinvertebrates in a lowland stream of Argentina. *Iheringia, Série Zoología* 105: 228-234.
- Cortés, D. 2017. Las comunidades de invertebrados bentónicos profundos de los lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 65 p.
- Covich, A. P., M. A. Palmer y T. A. Crowl. 1999. The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *Bioscience* 49: 119-127.
- Cranston, P. S. 1995. Introduction. En: En: Armitage, P D., P. S. Cranston y L. C. V. Pinder (Eds.). *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. Springer-Science+Business media, B. V.
- Culver, D. A., M. M. Boucherle, D. J. Bean y J. W. Fletcher. 1985. Biomass of Freshwater Crustacean Zooplankton from Length- Weight Regressions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1380-1390.

- Delgado, J. M., A. E. Castro-Ramírez, M. Á. Morón y L. Ruiz-Montoya. 2012. Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 28: 185-210.
- Dinsmore, W. P., G. J. Scrimgeour y E. Prepas. 1999. Empirical relationships between profundal macroinvertebrate biomass and environmental variables in boreal lakes of Alberta, Canada. *Freshwater Biology* 41: 91-100.
- Dodds, W. K. 2002. Trophic State and Eutrophication. En: Dodds, W. K. (Ed.). *Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications*. Academic Press An Elsevier Science Imprint, Londres.
- DOF. 2009. Aviso por el que se informa al público en general que la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas ha concluido la elaboración del Programa de Manejo del Parque Nacional Lagunas de Montebello, ubicado en los municipios de La Trinitaria e Independencia. *Diario Oficial de la Federación*.
- Dokulil, M. T. y K. Teubner. 2011. Eutrophication and Climate Change: Present Situation and Future Scenarios. En: Ansari, A. A., S.S. Gill, G.R. Lanza y W. Rast (Eds.). *Eutrophication: Causes, Consequences and Control*. Springer, Londres.
- Duc-Viet, N., N. Anh-Bac y T. H. Hoang. 2016. Dissolved Oxygen as an Indicator for Eutrophication in Freshwater Lakes. *Proceedings of International Conference on Environmental Engineering and Management for Sustainable Development* 47: 1-6.
- Dumont, H. J., I. Van de Velde y S. Dumont. 1975. The Dry Weight Estimate of Biomass in a Selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the Plankton, Periphyton and Benthos of Continental Waters. *Oecologia* 19: 75-97.
- Durán, I., O. Escolero, E. Muñoz, M. Castillo y G. Silva. 2014. Cartografía geomorfológica a escala 1:50000 del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas (México). *Boletín la Sociedad Geológica Mexicana* 66: 263-277.
- Edmonds, J. S. y J. V. Ward. 1979. Profundal benthos of a multibasin foothills reservoir in Colorado, U. S. A. *Hydrobiologia* 63(3): 199-208.
- Edmondson, W. T. (Ed.) 1959. *Fresh-water Biology*. 2da ed. John Wiley & Sons, Nueva York. 1276 p.
- Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. CONABIO-UNAM, México, D. F. 439 p.

- Fuentes, N., H. Güde, M. Wessels y D. Straile. 2013. Allochthonous contribution to seasonal and spatial variability of organic matter sedimentation in a deep oligotrophic lake (Lake Constance). *Limnologica* 43(2): 122-130.
- Galicia, V. J. 2012. Cambio de color en las Lagunas de Montebello: Las atonalidades de una problemática tonal. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia. 153 p.
- Galuppo, N., S. Maci, M. Pinna y A. Basset. 2007. Habitat types and distribution of benthic macroinvertebrates in a transitional water ecosystem: Alimini Grande (Puglia, Italy). *Transitional Waters Bulletin* 4: 9-19.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática*. Publicaciones, UNAM. México, D. F.
- Goldschmidt, T. 2016. Water mites (Acari, Hydrachnidia): powerful but widely neglected bioindicators – a review. *Neotropical Biodiversity* 2(1): 12-25.
- González del Castillo, E. C. 2003. *Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR)*. 9 p.
- Grigelis, A. 1984. Ecology and importance of Oligochaeta in the biocenosis of zoobenthos in lakes of the National Park of the Lithuanian SSR. *Hydrobiologia* 115: 211-214.
- Guadarrama, S. 2017. Ecología del bentos de seis lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 36 p.
- Gutiérrez-Aguirre, M. A., N. F. Mercado-Salas y A. Cervantes-Martínez. 2013. Description of *Eucyclops tziscao* sp. n., *E. angeli* sp. n., and a new record of *E. festivus* Lindberg, 1955 (Cyclopoida, Cyclopidae, Eucyclopinae) in Chiapas, Mexico. *Zookeys* 351: 1-30.
- Hargrave, B. T. 2009. Ecology of Deep-water Zones. En: Barnes, R. S. K. y K. H. Mann (Eds.). *Fundamentals of Aquatic Ecology*. 2da ed. Blackwell Science, Londres. 280 p.
- Heling, C. L., R. S. Stelzer, H. G. Drecktrah y R. P. Koenigs. 2018. Spatial variation of benthic invertebrates at the whole-ecosystem scale in a large eutrophic lake. *Freshwater Science* 37(3). DOI: 10.1086/699386
- Henriques-Oliveira, A. L., J. L. Nessimian y L. F. M. Dorvillé. 2003. Feeding habits of Chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. J. Biol.* 63(2): 269-281.

- Hernández, M. del C., J. Alcocer, L. A. Oseguera y E. Escobar. 2014. Profundal benthic invertebrates in an oligotrophic tropical lake: different strategies for coping with anoxia. *J. Limnol.* 73(2) DOI: 10.4081/jlimnol.2014.910
- Hiltunen, J. K. y D. J. Klemm. 1980. *A guide to the Naididae (Annelida: Clitellata: Oligochaeta) of North America*. United States Environmental Protection Agency, Cincinnati. 47 p.
- Hirabayashi, K., M. Ichikawa, S. Okada y M. Yamamoto. 2018. Change of macrobenthic communities in the 1930s, 1970s and 2015 in the mesotrophic Lake Nojiri, Central Japan. *J. Limnol.* doi: 10.4081/jlimnol.2018.1781
- Hódar, J. A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Ecologica* 17(5): 421-433.
- Horvath, A., R. Vidal-López y R. Sarmiento-Aguilar. 2001. Mamíferos Del Parque Nacional Lagunas De Montebello, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5: 6-26.
- Howmiller, R. P. 1977. On the Abundance of Tubificidae (Annelida: Oligochaeta) in the Profundal Benthos of Some Wisconsin Lakes. *The American Midland Naturalist* 97(1): 211-216.
- Integrated Taxonomic Information System. 2019. *Tubificidae*. Consultado en línea el 26 de septiembre de 2019 en: https://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=68585#null
- Jenderedjian, K., S. Hakobyan y M. A. Stapanian. 2012. Trends in benthic macroinvertebrate community biomass and energy budgets in Lake Sevan, 1928-2004. *Environ. Monit. Assess.* 184: 6647-6671.
- Jónasson, P. M. 2004. Benthic Invertebrates. En: O' Sullivan, P. E. y C. S. Reynolds (Eds.). *The Lakes Handbook - Volume 1: Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Publishing, Malden.
- Kansanen, P. H., L. Paasivirta y T. Väyrynen. 1990. Ordination analysis and bioindices based on zoobenthos communities used to assess pollution of a lake in southern Finland. *Hydrobiologia* 202: 153-170.
- Klimaszyk, P. y D. Heymann. 2010. Vertical distribution of benthic macroinvertebrates in a meromictic lake (Lake Czarne, Drawieński National Park). *Int. J. of Oceanography and Hydrobiology* 39(4): 99-106.

- Kökmen, S., N. Arsian, C. Filik y V. Yilmaz. 2007. Zoobenthos of Lake Uluabat, a Ramsar Site in Turkey, and Their Relationships with Environmental Variables. *Clean* 35(5): 266-274.
- Krstić, S., Z. Svirčev, Z. Levkov y T. Nakov. 2007. Selecting appropriate bioindicator regarding the WFD guidelines for freshwaters – A Macedonian experience. *International Journal on Algae* 9: 41-63.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. 2da ed. Elsevier Science B. V., Amsterdam. 853 p.
- Lewis, W. M. 1995. Limnology, as Seen by Limnologists. *Journal of Contemporary Water Research and Education* 98: 4-8.
- Lewis, W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*, SPB Academ.: 43-64.
- Lindegaard, C. 1992. Zoobenthos ecology of Thingvallavatn: vertical distribution, abundance, population dynamics and production. *OIKOS* 64: 257-304.
- Lindegaard, C. 1994. The role of zoobenthos in energy flow in two shallow lakes. *Hydrobiologia* 275/276: 313-322.
- Liston, S. E., S. Newman y J. C. Trexler. 2008. Macroinvertebrate community response to eutrophication in an oligotrophic wetland: An *in situ* mesocosm experiment. *Wetlands* 28: 686-694.
- Maya, E. 2017. Estimación del estado trófico de 18 lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 36 p.
- Mazurkiewicz, M., B. Górski, E. Jankowska y M. Włodarska-Kowalczyk. 2016. Assessment of nematode biomass in marine sediments: A semi-automated image analysis method. *Limnol. Oceanogr.: Methods* 14(2): 816-827.
- Meng, J., Z. Yu, M. Miao, Q. Kong, Y. Zhang y J. Liu. 2017. Differentiated Responses of Plankton and Zoobenthos to Water Quality Based on Annual and Seasonal Analysis in a Freshwater Lake. *Pol. J. Environ. Stud*, 26(2): 755-764.
- Merritt, R. W., K. W. Cummins y M. B. Berg. 2008. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 4ta ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque. 1158 p.

- Méthot, G., C. Hudon, P. Gagnon, B. Pinel-Alloul, A. Armellin y A.M. Tourville. 2012. Macroinvertebrate size-mass relationships: how specific should they be? *Freshwater Science* 31(3): 750-764.
- Miyasaka, H., M. Genkai-Kato, Y. Miyake, D. Kishi, I. Katano, H. Doi, S. Ohba y N. Kuhara. 2008. Relationships between length and weight of freshwater macroinvertebrates in Japan. *Limnology* 9: 75-80.
- Moore, J. W. 1978. Some Factors Influencing the Diversity and Species Composition of Benthic Invertebrate Communities in Twenty Arctic and Subarctic Lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 68(6): 757-771.
- Mora, L., R. Bonifaz y R. López-Martínez. 2016. Unidades geomorfológicas de la cuenca del Río Grande de Comitán, Lagos de Montebello, Chiapas-México. *Boletín la Sociedad Geológica Mexicana* 68: 377-394.
- Morin, P. J. 2011. *Community Ecology*. 2da ed. Wiley-Blackwell, West Sussex. 407 p.
- Muli, J. R. 2005. Spatial variation of benthic macroinvertebrates and the environmental factors influencing their distribution in Lake Victoria, Kenya. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 8(2): 147-157.
- Mwamburi, J. 2018. Lake sedimentary environments and roles of accumulating organic matter in biogeochemical cycling processes and contaminants loading are invasions of water hyacinth in Lake Victoria from 1989 a concern? En: Donyinah, S. K. (Ed.) *Persistent Organic Pollutants*. IntechOpen.
- Northington, R M., M. D. Keyse, S. R. Beaty, S C. Whalen, E. R. Sokol y A. E. Hershey. 2010. Benthic secondary production in eight oligotrophic arctic Alaskan lakes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 29(2): 465-479.
- O'Neil, B. J., J. Steffen y M. Jakubauskas. 2014. Effects of Sedimentation on the Profundal Benthic Macroinvertebrates of a Great Plains Reservoir. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 117(1-2): 61-68.
- Ocaña, A. 1989. *Clave de identificación de las especies de nemátodos dulceacuícolas de la Península Ibérica (Órdenes: Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida y Enoplida)*. Asociación Española de Limnología. 82 p.
- Ohtaka, A. 2014. Profundal oligochaete faunas (Annelida, Clitellata) in Japanese lakes. *Zoosymposia* 9: 24-35.
- Orozco, C. L. 2016. Efecto de las variables fisicoquímicas en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en los Lagos de Montebello. Tesis

de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 71 p.

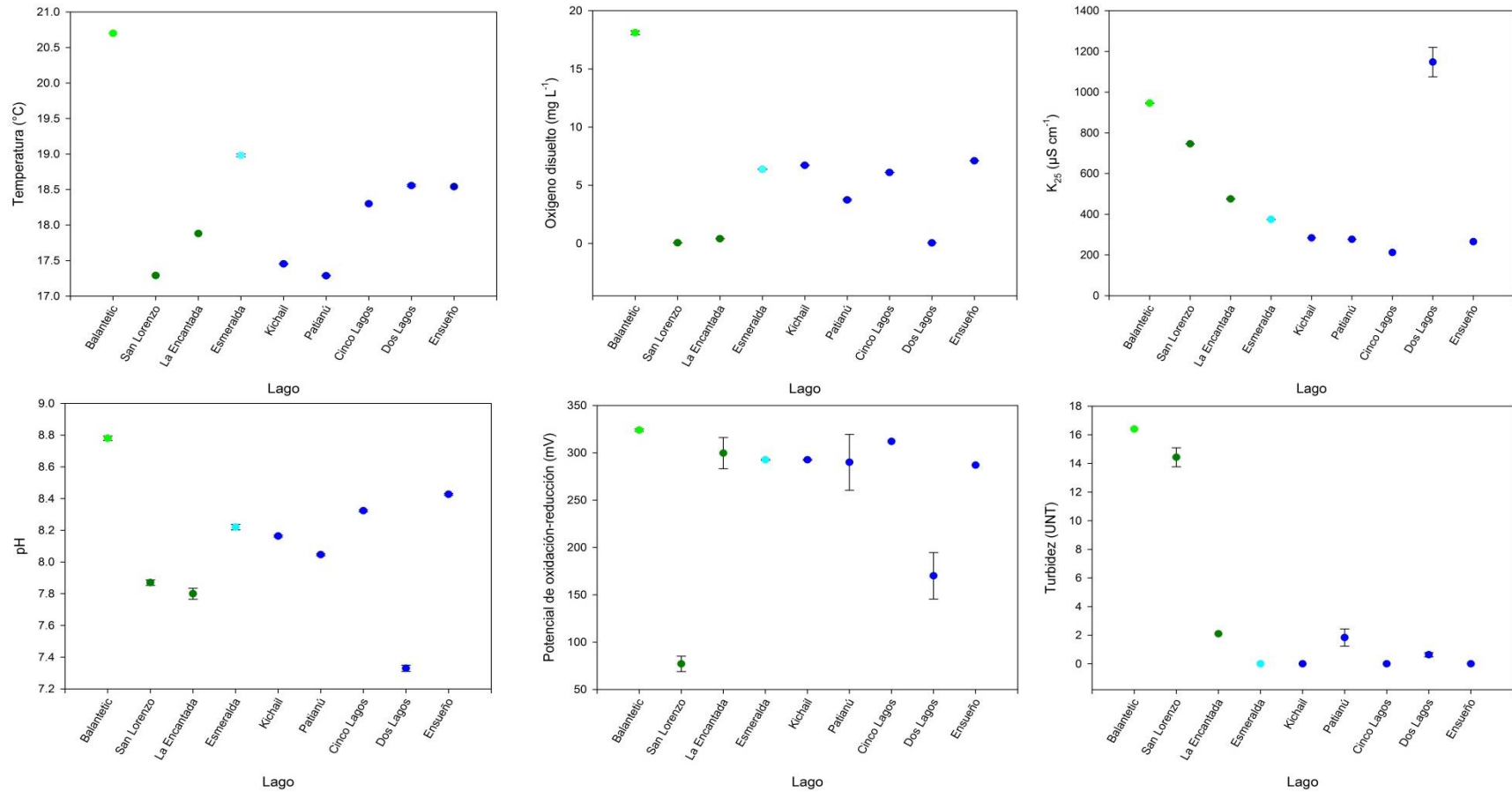
- Poikane, S., R. K. Johnson, L. Sandin, A. K. Schartau, A. G. Solimini, G. Urbanič, K. Arbačiauskas, J. Aroviita, W. Gabriels, O. Miler, M. T. Pusch, H. Timm y J. Böhmer. 2016. Benthic macroinvertebrates in lake ecological assessment: A review of methods, intercalibration and practical recommendations. *Science of the Total Environment* 543: 123-134.
- Por, F. D. 1968. The invertebrate zoobenthos of Lake Tiberias: 1. Qualitative Aspects. *Israel Journal of Zoology* 17: 51-79.
- Quiroz, H., M. Díaz, R. Trejo y E. Elizalde. 2000. Aspectos sobre la abundancia y distribución de los principales grupos de la fauna bentónica en el lago “Zempoala”, Morelos, México. *Ciencia y mar* 4(10): 39-50.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa, A. Camacho-Cruz y D. Ortiz-Aguilar. 2010. Forest restoration in Lagunas de Montebello National park, Chiapas, Mexico. *Ecological Restoration* 28: 354-360.
- Ramírez, N., M. González, M. Martínez y A. Luna. 2007. *Restauración forestal en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México*. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas. 23 p.
- Rangel-Salazar, J. L., P. L. Enríquez y E. C. Sántiz. 2009. Variación De La Diversidad De Aves De Sotobosque En El Parque Nacional Lagos De Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 25: 479-495.
- Real, M., M. Rieradevall y N. Prat. 2000. *Chironomus* species (Diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: factors affecting distribution patterns. *Freshwater Biology* 43: 1-18.
- Reyes-Morales, F. 2013. Macroinvertebrados acuáticos de los cuerpos lénticos de la Región Maya, Guatemala. *Revista Científica del Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas* 23(1): 7-16.
- Rieradevall, M. y N. Prat. 1991. Benthic fauna of Banyoles Lake (NE Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1020-1023.
- Rivera-Usme, J. J., G. A. Pinilla, J. O. Rangel-Churio, M. I. Castro y D. L. Camacho-Pinzón. 2015. Biomass of macroinvertebrates and physicochemical characteristics of water in an Andean urban wetland of Colombia. *Braz. J. Biol.* 75(1): 180-190.
- Roldán, G. A. 2003. *Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Uso del método BMWP/Col.* Editorial Universidad de Antioquia, Medellín. 170 p.

- Rosas, I., M. Mazari, J. Saavedra y P. Báez. 1985. Benthic organisms as indicators of water quality in Lake Patzcuaro, Mexico. *Water, Air and Soil Pollution* 25: 401-414.
- Scheibler, E. E., V. Pozo y A. C. Paggi. 2008. Distribución espacio-temporal de larvas de Chironomidae (Diptera) en un arroyo andino (Uspallata, Mendoza, Argentina). *Rev. Soc. Entomol. Arg.* 67(3-4): 45-58.
- Secretaría de la Convención de Ramsar. 2015. *La Convención de Ramsar: ¿de qué trata?* Ficha informativa 6.1. Disponible en:
https://www.ramsar.org/sites/default/files/fs_6_ramsar_convention_sp_0.pdf
- Shcherbina, G. K. 2013. Species Composition and Structure of Macrozoobenthos in Lake Sevan during the Period of its Increased Water Level. *Inland Water Biology* 6(2): 124-130.
- Shimabukuro, E. M. y R. Henry. 2011. Controlling factors of benthic macroinvertebrates distribution in a small tropical pond, lateral to the Paranapanema River (São Paulo, Brazil). *Acta Limnol. Bras.* 23(2): 154-163.
- Shinde, R. y S. Gawande. 2016. Eutrophication and aquatic life. *Int. J. of Advances in Science and Technology* 4(2): 242-247.
- Sibaja-Cordero, J. A. y G. Umaña-Villalobos. 2008. Invertebrados bentónicos del Lago Cote, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 56(4): 205-213.
- Slack, H. D. 1966. The profundal fauna of Loch Lomond, Scotland. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 69(3-4): 272-297.
- Smith, T. H. y R. L. Smith. 2007. *Ecología*. 6ta ed. Pearson Addison Wesley, Madrid. Traducción por E. Sanjosé. 776 p.
- Solimini, A. G., G. Free, I. Donohue, K. Irvine, M. Pusch, B. Rossaro, L. Sandin y A. C. Cardoso. 2006. *Using Benthic Macroinvertebrates to Assess Ecological Status of Lakes Current Knowledge and Way Forward to Support WFD Implementation*. Institute for Environment and Sustainability, Luxemburgo. 49 p.
- Sosa, I. 2014. Comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del Parque Nacional Lagunas de Montebello. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 55 p.

- Soto, E. O. 2018. Estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos de seis lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 63 p.
- Strayer, D. L. 2009. Benthic Invertebrate Fauna, Lakes and Reservoirs. En: Likens, G. E. (Ed.). *Lake Ecosystem Ecology*. Elsevier Academic Press, San Diego. 463 p.
- Tagliapietra, D. y M. Sigovini. 2010. Benthic fauna: collection and identification of macrobenthic invertebrates. *NEAR Curriculum in Natural Environmental Science* 88: 253-261.
- Timm, T. y P. J. Martin. 2015. Clitellata: Oligochaeta. En: Thorp, J. H. y D. C. Rogers (Eds.). *Ecology and General Biology. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates – Vol 1*. Elsevier Academic Press.
- Thut, R. N. 1969. A study of the profundal bottom fauna of Lake Washington. *Ecological Monographs* 39(1): 79-100.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183-206.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. 3ra ed. Academic Press – Elsevier, San Diego. 1006 p.
- World Register of Marine Species. 2019. *Tubificidae*. Consultado en línea el 26 de septiembre de 2019 en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2040>
- Xiong, J., X. Mei y J. Liu. 2003. Comparative Studies on Community Structure, Biodiversity of Plankton and Zoobenthos in Four Lakes of Different Trophic States in China. *Asian Fisheries Science* 16: 361-372.

Anexo I

Promedios ($\pm$ desviaciones estándar) de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxígeno disuelto (mg L^{-1}), K_{25} ($\mu\text{S cm}^{-1}$), pH, potencial de oxidación-reducción (mV) y turbidez (UNT) en las cercanías a la zona bentónica en cada punto de muestreo.



Anexo II

Registro fotográfico de los MIB de la zona profunda en el PNLM

Laimydorus c.f.



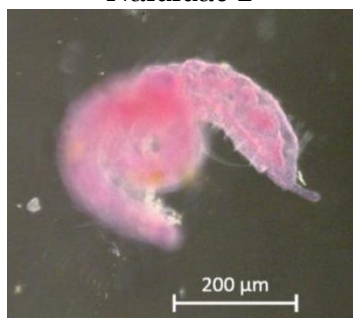
Monhysterida



Enchytraeidae



Naididae 2



Tubificidae 2



Homochaeta



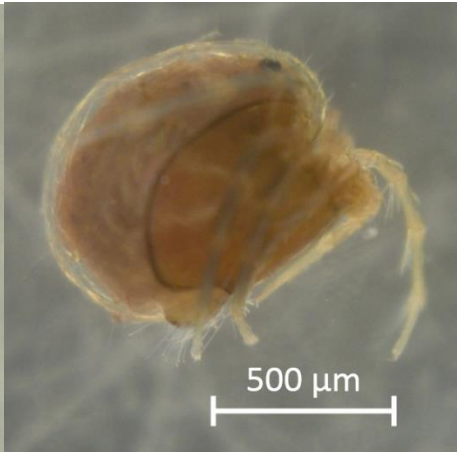
Naididae 1



Tubificidae 1



Prostigmata 3



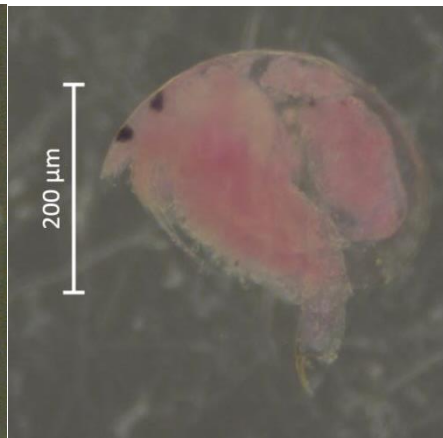
Prostigmata 1



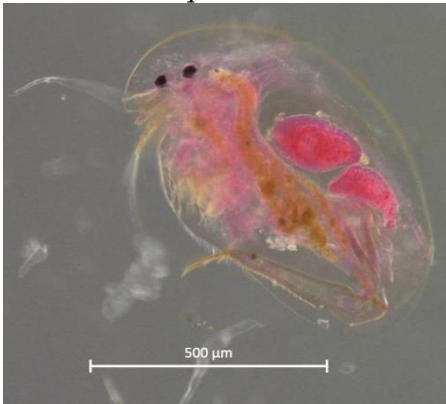
Prostigmata 2



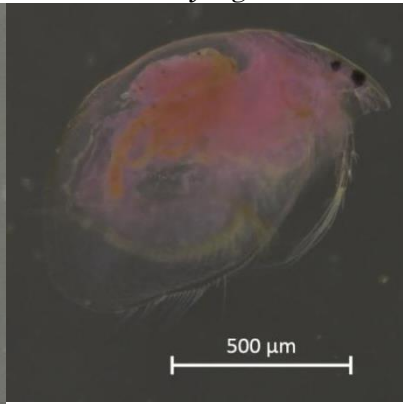
Alona



Camptocercus



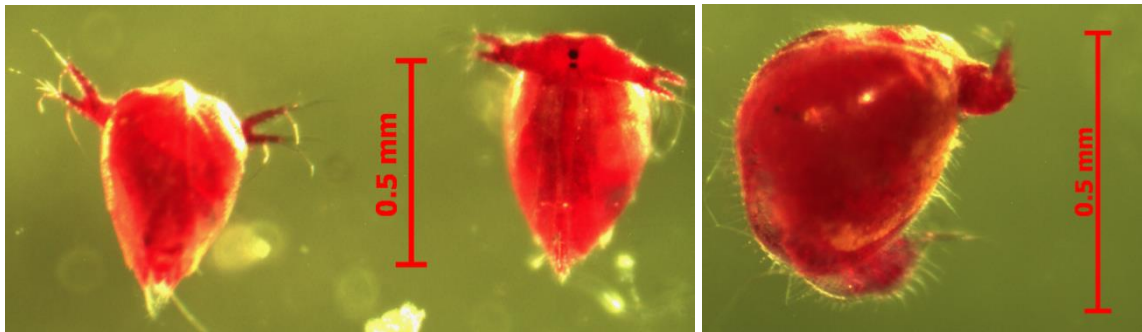
Leydigia



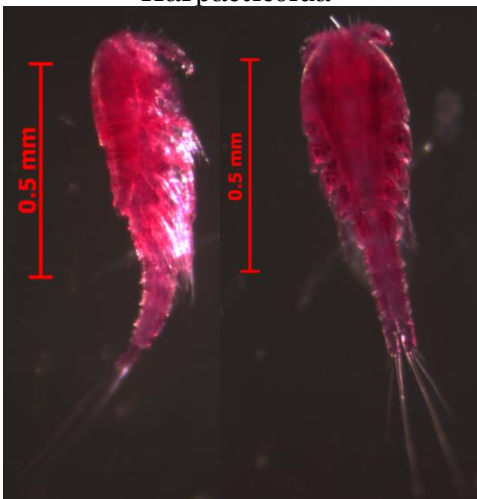
Macrothrix



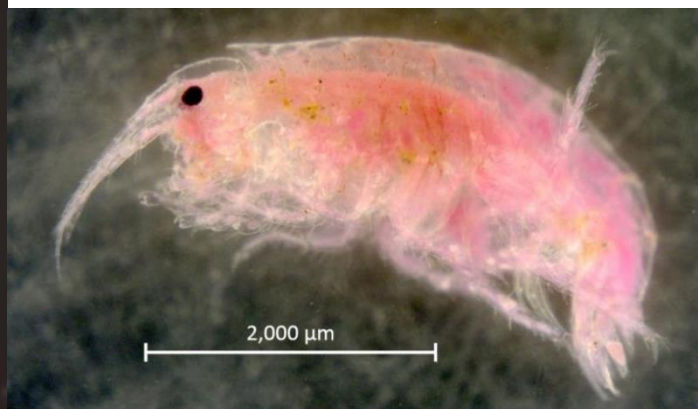
Ilyocryptus



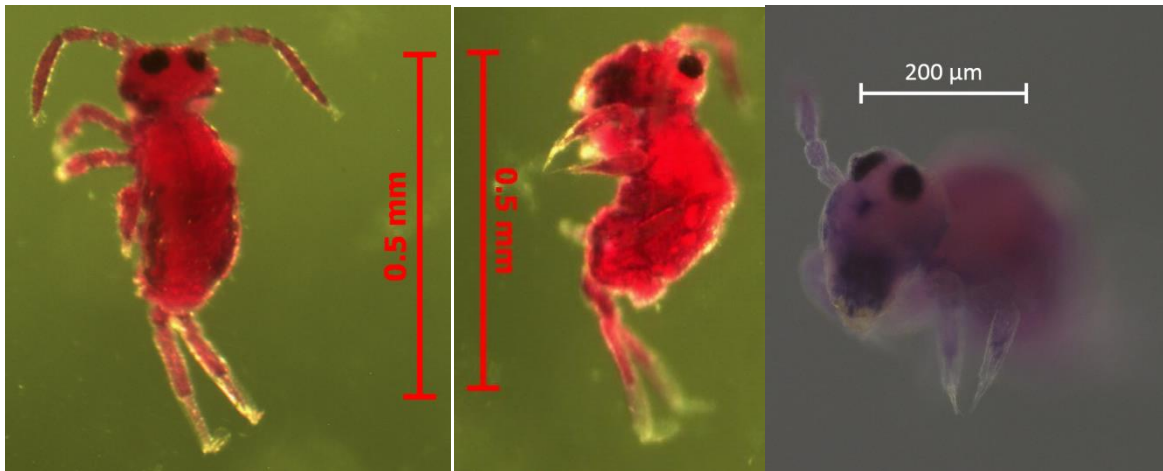
Harpacticoida



Amphipoda



Sminthuridae



Scirtidae



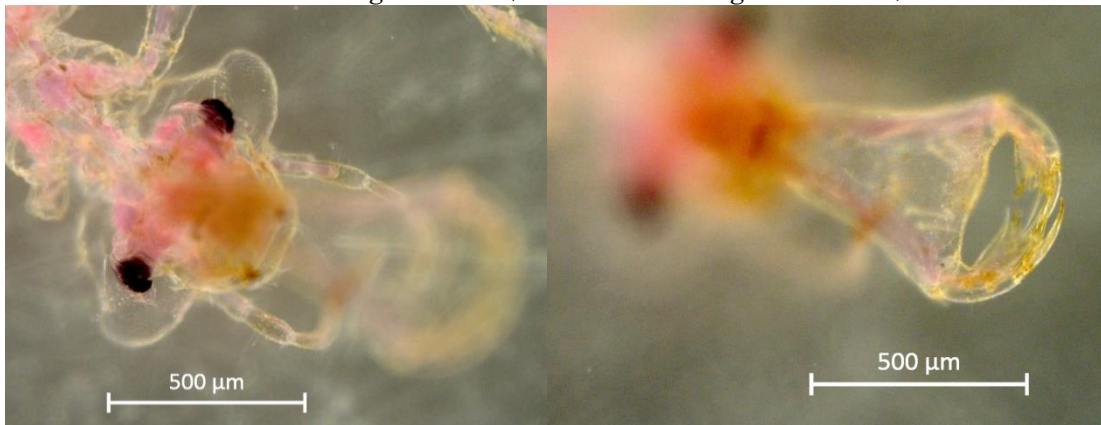
Caenidae



Coenagrionidae



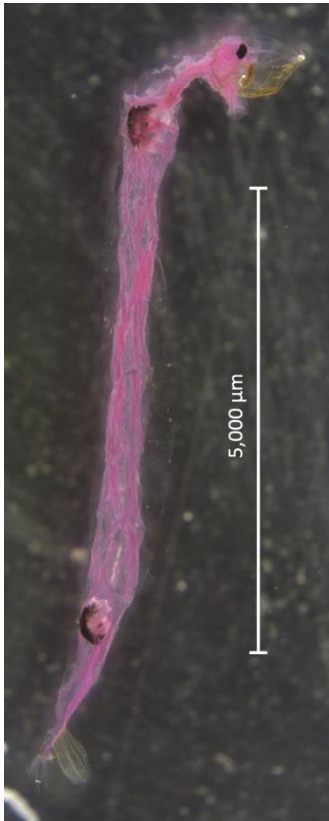
Coenagrionidae (detalles de la región cefálica)



Ceratopogonidae



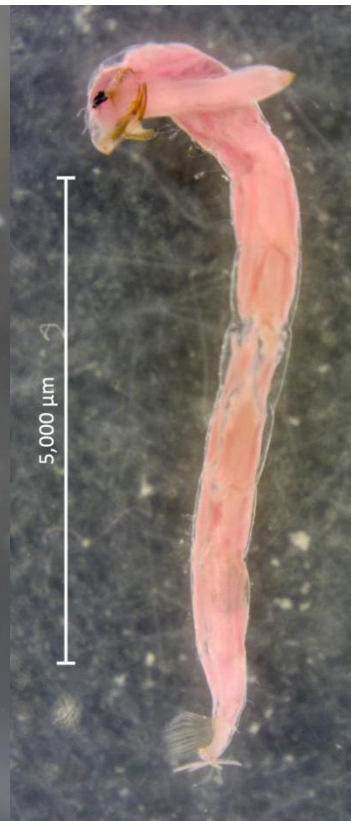
Chaoboridae 1



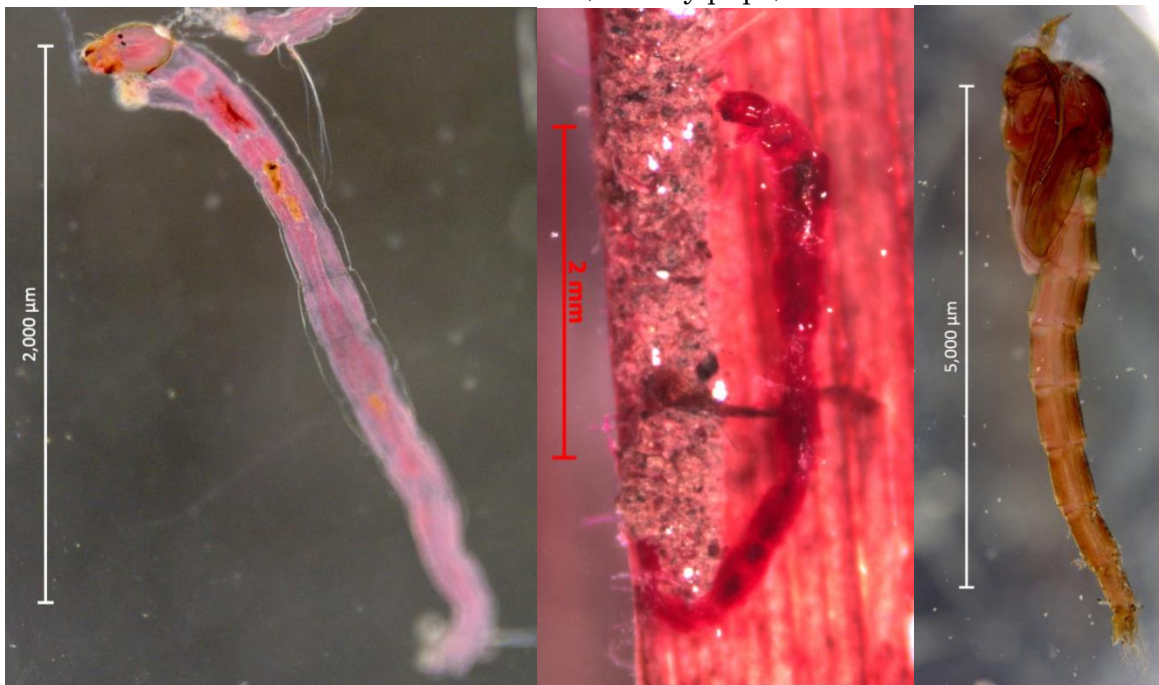
Chaoboridae (pupa)



Chaoboridae 2



Chironomidae (larvas y pupa)



Polycentropodidae



Trichoptera 1



Ancylidae

