



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Análisis de la distribución taxonómica y funcional con alta resolución espacial de la comunidad bentónica de un lago tropical profundo

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Erick Osvaldo Soto García

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Javier Alcocer Durand
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dr. Atilano Contreras Ramos
Instituto de Biología, UNAM
Dr. Luis A. Oseguera Pérez
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM
Dr. Gerardo Rivas Lechuga
Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, CD. MX., SEPTIEMBRE, 2023



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.



Análisis de la distribución taxonómica y funcional con alta resolución espacial de la comunidad bentónica de un lago tropical profundo

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Erick Osvaldo Soto García

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Javier Alcocer Durand
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dr. Atilano Contreras Ramos
Instituto de Biología, UNAM
Dr. Luis A. Oseguera Pérez
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM
Dr. Gerardo Rivas Lechuga
Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, CD. MX., SEPTIEMBRE, 2023

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la preparación personal y profesional.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por permitirme completar mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por brindarme el apoyo económico para realizar los estudios de posgrado.

Al Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua (CONAGUA-CONACYT) proyecto “Estudio hidrológico y de calidad del agua del sistema Lagunar de Montebello, en el estado de Chiapas” y a la DGAPA proyectos PAPIIT IN219215 “Factores que determinan el estado trófico de los lagos de Montebello, Chiapas” y PAPIITIV200319 “Área Experimental de Lagos Tropicales” y PAPIIT IV200122AELT “Efectos del cambio global y climático sobre la limnología y biodiversidad acuática”.

Al Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (Jesús A. León y Roberto Castellanos), comunidad local y Comisarios Ejidales de Antelá, Cárdenas, Miguel Hidalgo, Ojo de Agua y Tziscoac por facilitar el acceso a los lagos.

Al Comité de Administración de Tziscoac (Sergio Marcos y Miguel A. Tomas), al presidente del Comité de Turismo de Tziscoac (Armando Hernández), Comisario Ejidal de Tziscoac (Enrique M. Hernández), personal del Hotel Villas Tziscoac (Rosemberg F. Jorge, Juan G. Espinosa y Gemuel P. Hernández) por su apoyo y facilidades ofrecidas para el desarrollo de este estudio.

Al Dr. Javier Alcocer y al Dr. Luis A. Oseguera por su guía, su conocimiento, paciencia y apoyo a lo largo de la realización de este trabajo.

Al comité académico por su aporte y orientación en este trabajo: Dr. Atilano Contreras Nava, Dr. Fernando Álvarez Noguera y al Dra. Gerardo Rivas lechuga.

A quienes colaboraron en el trabajo de campo: Daniel, Daniela, Elías, Rocío, Mariana, Montse, René y Neri.

Contenido

RESUMEN	10
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	12
ANTECEDENTES.....	15
JUSTIFICACIÓN	16
HIPÓTESIS	16
OBJETIVO	17
OBJETIVOS PARTICULARES.....	17
MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
<i>Área de estudio</i>	18
<i>Estrategia de muestreo</i>	19
<i>Caracterización ambiental</i>	21
<i>Macroinvertebrados bentónicos</i>	22
<i>Diversidad alfa</i>	23
<i>Diversidad beta</i>	24
<i>Análisis de la información</i>	25
RESULTADOS	29
<i>Caracterización ambiental</i>	29
<i>Caracterización del agua suprayacente</i>	29
<i>Caracterización del agua suprayacente dentro de cada ZBs</i>	30
<i>Caracterización del sedimento entre ZBs</i>	32
<i>Caracterización de sedimento dentro de las ZBs</i>	34
<i>Análisis de similitud de parámetros fisicoquímicos</i>	36
<i>Macroinvertebrados bentónicos</i>	40
<i>Riqueza y composición entre las ZBs</i>	40
<i>Riqueza y composición taxonómica dentro de cada ZBs</i>	41
<i>Abundancia entre ZBs</i>	43
<i>Abundancia dentro de las ZBs</i>	45
<i>Densidad entre ZBs</i>	46
<i>Densidad dentro de ZBs</i>	49
<i>Diversidad alfa entre ZBs</i>	52
<i>Diversidad alfa dentro de ZBs</i>	53
<i>Diversidad beta entre ZBs</i>	56
<i>Diversidad beta dentro de ZBs</i>	58
<i>Análisis de similitud y ordenación taxonómica</i>	62
<i>Asociación de parámetros ambientales y MIB</i>	65

Grupos funcionales tróficos	67
<i>Presencia y abundancia entre ZBs</i>	<i>67</i>
<i>Presencia y abundancia dentro de ZBs.....</i>	<i>68</i>
<i>Densidad de GFT entre ZBs.....</i>	<i>69</i>
<i>Densidad de GFT dentro de ZBs</i>	<i>71</i>
<i>Análisis de ordenación de GFT</i>	<i>73</i>
<i>Asociación de parámetros ambientales y GFT.....</i>	<i>76</i>
Caracterización de la comunidad de MIB	78
DISCUSIÓN	81
<i>Variación de MIB entre ZBs.....</i>	<i>81</i>
<i>Variación de MIB dentro de la ZBL y ZBSL</i>	<i>82</i>
<i>Variación de MIB dentro de la ZBP</i>	<i>84</i>
CONCLUSIONES	85
REFERENCIAS	86

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación del PNLM y de Agua Tinta (en amarillo). Modificado de Alcocer et al., (2023).	18
Figura 2. Mapa batimétrico de Agua Tinta mostrando la ubicación de las estaciones de muestreo (ZBP en azul, ZBSL en verde y ZBL en rojo). Modificado de Alcocer et al., 2016). ...	21
Figura 3. Porcentaje de arcillas, arenas y limos en las ZBs de Agua Tinta.	32
Figura 4. Contenido de CO ₃ sedimentarios ($X \pm d.e.$) estándar en Agua Tinta. (La línea roja indica la tendencia general del porcentaje de carbonatos entre las ZBs).	33
Figura 5. Contenido de MO ($X \pm d.e.$) en Agua Tinta. (La línea roja indica la tendencia general del porcentaje de MO entre las ZBs).	34
Figura 6. Dendrograma de las distancias euclidianas y grupos diferenciados estadísticamente de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en los parámetros fisicoquímicos de agua y sedimento estandarizados. Las líneas rojas representan los grupos generados por la prueba SIMPROF ($p < 0.05$)	37
Figura 7. Resultado del ACP en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en parámetros fisicoquímicos estandarizados de agua y sedimento.	39
Figura 8. Valores de densidades totales de MIB ($X \pm d.e.$) en las ZBs Agua Tinta.	47
Figura 9. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB para la ZBL, la ZBSL y la ZBP.	48
Figura 10. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB en las estaciones de la ZBL.	49
Figura 11. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB en las estaciones de la ZBSL.	50
Figura 12. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB en las estaciones de la ZBP.	51
Figura 13. Variación de los índices de diversidad (H' , H_{max} , J' y 1D) entre las ZBs. (ZBL= rojo, ZBSL= verde, ZBP = azul).	53
Figura 14. Variación de los índices de diversidad en las estaciones de muestreo dentro de cada ZBs. $a = H'$, $b = H_{max}$, $c = J'$ y $d = {}^1D$	56
Figura 15. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las tres ZBs.	58
Figura 16. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las estaciones de la ZBL.	59

Figura 17. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las estaciones de la ZBSL.	60
Figura 18. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las estaciones de la ZBP.	61
Figura 19. Dendrograma del % de similitud de Bray-Curtis y grupos diferenciados estadísticamente de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en las densidades estandarizadas de MIB. Las líneas rojas representan los grupos generados por la prueba SIMPROF ($p < 0.05$).....	63
Figura 20. Resultado del MDS en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad taxonómicas estandarizadas de MIB.....	64
Figura 21. Resultado del ACCP en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad taxonómicas estandarizadas de MIB y su correlación con los parámetros ambientales del agua y sedimento.....	66
Figura 22. Densidades relativas (%) de GFT de MIB para la ZBL, la ZBSL y la ZBP.	70
Figura 23. Densidades relativas (%) de GFT de MIB en las estaciones de la ZBL.	71
Figura 24. Densidades relativas (%) de GFT de MIB en las estaciones de la ZBSL.....	72
Figura 25. Densidades relativas (%) de GFT de MIB en las estaciones de la ZBP.....	73
Figura 26. Dendrograma del porcentaje % de similitud de Bray-Curtis y grupos diferenciados estadísticamente de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en las densidades estandarizadas de MIB. Las líneas rojas representan los grupos generados por la prueba SIMPROF ($p < 0.05$).....	74
Figura 27. Resultado del MDS en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad taxonómicas estandarizadas de MIB.....	75
Figura 28. Resultado del ACCP en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad estandarizadas de GFT y su correlación con los parámetros ambientales del agua y sedimento.	77
Figura 29. Diversidad, grupos taxonómicos y funcionales dominantes de MIB en las tres ZBs. (D= Densidad, S= Riqueza taxonómica, GFTD= Grupo funcional trófico dominante).....	78
Figura 30. Diferencias entre cada estación Z dentro de las tres ZBs de diversidad, grupos taxonómicos y funcionales dominantes de MIB. D= Densidad, S= Riqueza taxonómica, GFTD= Grupo funcional trófico dominante.....	80

Índice de tablas

Tabla 1. Valores de los parámetros fisicoquímicos de la columna de agua ($X \pm d.e.$) en las ZBs del lago Agua Tinta.	29
Tabla 2. Valores de los parámetros fisicoquímicos de la columna de agua en las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta.	31
Tabla 3. Porcentaje del contenido de CO_3 y MO ($X \pm d.e.$) de los sedimentos de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta. (*) = dato único de CO_3 y MO para la estación, (X)= presencia, (-) = ausencia	35
Tabla 4. Vectores eigen del ACP aplicado los parámetros fisicoquímicos estandarizados en los sitios de muestreo del lago Agua Tinta, con el porcentaje de varianza explicada por cada componente.	38
Tabla 5. Listado taxonómico de los MIB registrados en cada una de las ZBs del lago Agua Tinta. [S = riqueza taxonómica promedio, (X) = presencia, (-) = ausencia].	40
Tabla 6. Listado taxonómico de los MIB registrados en las estaciones (Z) dentro de cada ZBs del lago Agua Tinta. [S = riqueza taxonómica, (X) = presencia, (-) = ausencia].	42
Tabla 7. Abundancia absoluta (A) y relativa (%) de MIB en cada una de las ZBs del lago Agua Tinta.	44
Tabla 8. Abundancia de MIB las estaciones de muestreo de las ZBs en Agua Tinta. [ATT = abundancia total por taxón].	45
Tabla 9. Densidad total ($X \pm d.e.$) de MIB en las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta. TDM= Taxón con densidad mayor en la estación.....	52
Tabla 10. Valores de los índices H' , H_{max} , J' y 1D ($X \pm d.e.$) de las comunidades de MIB de las ZBs del lago Agua Tinta.	52
Tabla 11. Valores de los índices H' , H_{max} , J' y 1D ($X \pm d.e.$) de las comunidades de MIB en las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta.	54
Tabla 12. Valores de los índices de diversidad beta (β_{cc} , β_{-3} , β_{rich}) y proporción de diversidad de Jost (1D) de las comunidades de MIB entre las ZBs del lago Agua Tinta.	57
Tabla 13. Valores de los índices de diversidad beta (β_{cc} , β_{-3} , β_{rich}) y proporción de diversidad de Jost (1D) de las comunidades de MIB dentro de cada ZBs del lago Agua Tinta.....	62
Tabla 14. Correlaciones de los parámetros fisicoquímicos estandarizados en cada CAP y correlaciones generales del CAP en las densidades taxonómicas estandarizadas de MIB.....	65
Tabla 15. Abundancia absoluta (A) y relativa (%) de GFT de MIB en cada una de las ZBs del lago Agua Tinta.	67

Tabla 16. Abundancia (ind) de GFT de los MIB en las estaciones de muestreo (Z) dentro de las ZBs en Agua Tinta. [ATT = abundancia total GFT].	69
Tabla 17. Correlaciones de los parámetros fisicoquímicos en cada CAP y correlaciones generales del CAP en las densidades estandarizadas de GFT.	76
Tabla 18. Riqueza y densidad de la comunidad de MIB de lagos del PNLM y otros lagos tropicales del mundo. (-) = valor no reportado.	81

RESUMEN

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos (MIB) en los cuerpos de agua es heterogénea. A pesar de la importancia de los MIB en los ambientes acuáticos y en los procesos ecosistémicos, la mayoría de los estudios de comunidades consideran frecuentemente solo la zona litoral o bien se enfocan en un grupo taxonómico en particular y no toman en cuenta toda la diversidad taxonómica y funcional. El presente trabajo tiene como objetivo describir la composición, y estructura taxonómica y funcional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos con alta resolución espacial en las zonas bentónicas principales de Agua Tinta, un lago tropical oligotrófico profundo del Parque Nacional “Lagunas de Montebello” (PNLM), Chiapas. El estudio se realizó con la finalidad de probar si: 1) el aumento de la profundidad provocaría la disminución de la diversidad taxonómica y funcional de los macroinvertebrados bentónicos y 2) que las estaciones dentro de la zona litoral y sublitoral tendieron a tener más diferencias en diversidad taxonómica y funcional de macroinvertebrados bentónicos que la zona profunda debido a la homogeneización de las características ambientales con el incremento la profundidad. Para probarlo se realizó un muestreo en noviembre de 2019 y se planteó bajo un esquema de alta resolución espacial identificando 3 zonas bentónicas principales: la litoral (ZBL), la sub-litoral (ZBSL) y la profunda (ZBP). Además, con la finalidad de registrar la variación dentro de cada una se seleccionaron 5 estaciones de muestreo en cada zona bentónica principal y con base en la batimetría de Agua Tinta. Se encontró que los principales grupos dominantes cambiaron en profundidad: en la zona litoral dominaron los tricópteros, en la zona sublitoral los oligoquetos y en la zona profunda los quironómidos del género *Constempellina*. La diversidad de macroinvertebrados bentónicos fue mayor en la zona sublitoral ($H' = 1.40 \pm 0.60$), seguida de la zona litoral ($H' = 1.18 \pm 0.57$) y por último la zona profunda ($H' = 0.67 \pm 0.36$). Este cambio en diversidad fue debido en mayor medida al recambio de especies. La densidad total en Agua Tinta fue de 978 ± 1005 ind/m². La mayor densidad fue encontrada en la zona sublitoral ($1,161 \pm 830$ ind/m²), seguida de la zona profunda ($1,025 \pm 1,401$ ind/m²) y por último la zona litoral (747 ± 654 ind/m²). Los grupos funcionales tróficos dominantes en la zona profunda fueron recolectores y depredadores, mientras que en la zona litoral y sublitoral fueron recolectores y fragmentadores. La variación espacial en la composición y diversidad de MIB fue mayor en la ZBSL a comparación con la ZBL y ZBP, esto es asociado a que hubo una cantidad mayor de vegetación acuática en la ZBSL a comparación de la ZBL y ZBP, la cantidad de microhábitats generados proveen refugio y alimento a los MIB, aunado a que el periodo de circulación ofrece oportunidades de colonización de hábitats disponibles.

ABSTRACT

The community of benthic macroinvertebrates (MIB) in water bodies is heterogeneous. Despite the importance of MIBs in aquatic environments and ecosystem processes, most community studies frequently consider only the littoral zone or focus on a particular taxonomic group and only consider some taxonomic and functional diversity. This work aims to describe the composition and taxonomic and functional structure of the community of benthic macroinvertebrates with high spatial resolution in the main benthic zones of Agua Tinta, a deep oligotrophic tropical lake in the "Lagunas de Montebello" National Park (PNLM), Chiapas. The study was carried out with the purpose of testing whether: 1) the increase in depth would cause a decrease in the taxonomic and functional diversity of benthic macroinvertebrates and 2) that the stations within the littoral and sublittoral zone tended to have more differences in taxonomic diversity and functional of benthic macroinvertebrates than the deep zone due to the homogenization of environmental characteristics with increasing depth. To test it, sampling was carried out in November 2019, and it was proposed under a high spatial resolution scheme, identifying three main benthic zones: the littoral (ZBL), the sub-littoral (ZBSL), and the deep (ZBP). In addition, to record the variation within each one, five sampling stations were selected in each main benthic zone based on the bathymetry of Agua Tinta. It was found that the main dominant groups changed in depth: caddisflies dominated in the littoral zone, oligochaetes in the sublittoral zone, and chironomids of the genus *Constempellina* in the deep zone. The diversity of benthic macroinvertebrates was higher in the sublittoral zone ($H' = 1.40 \pm 0.60$), followed by the littoral zone ($H' = 1.18 \pm 0.57$) and finally, the deep zone ($H' = 0.67 \pm 0.36$). This change in diversity was due, to a greater extent, to species turnover. The total density in Agua Tinta was 978 ± 1005 ind/m². The highest density was found in the sublittoral zone ($1,161 \pm 830$ ind/m²), followed by the deep zone ($1,025 \pm 1,401$ ind/m²), and finally, the littoral zone (747 ± 654 ind/m²). The dominant trophic functional groups in the deep zone were gatherers and predators, while in the littoral and sublittoral zone, they were gatherers and shredders. The spatial variation in the composition and diversity of MIB was more significant in the ZBSL compared to the ZBL and ZBP; this is associated with the fact that there was a more significant amount of aquatic vegetation in the ZBSL compared to the ZBL and ZBP, the number of microhabitats generated provide shelter and food for MIBs, coupled with the fact that the circulation period offers opportunities for colonization of available habitats.

INTRODUCCIÓN

Los organismos bentónicos son aquellos que viven en el fondo de los cuerpos acuáticos; este término incluye a los organismos que son móviles o sésiles que se encuentran en la superficie o enterrados en el sedimento, por ejemplo, invertebrados, macrófita, microalgas y hongos (Wetzel, 2001).

Dentro de este conjunto, los invertebrados bentónicos son clasificados de acuerdo con su tamaño en macro, meio y microbentos. Los macroinvertebrados bentónicos (MIB) son todos aquellos organismos que son mayores a 0.5 mm (Roldán y Ramírez, 2008). Sin embargo, es común encontrar que en fases tempranas del desarrollo sus tallas sean menores al parámetro clasificándose como meibentos.

La distribución, abundancia y productividad de los MIB está determinada por: a) procesos evolutivos que han permitido a las especies establecerse en el hábitat (Lampert y Sommer, 2007) b) las limitaciones fisiológicas de las especies en sus ciclos de vida, debido a factores ambientales (Gamenick *et al.*, 1996; Jónasson, 2004), c) la disponibilidad de recursos (Ji *et al.*, 2015) y d) la capacidad de las especies para sobrellevar interacciones bióticas tales como la depredación, el parasitismo y la competencia (Wetzel, 2001).

Por otro lado, el hábitat bentónico en los lagos se puede dividir en tres zonas: litoral, sublitoral y profunda. Conforme aumenta la profundidad del lago, la vegetación se vuelve escasa o ausente y, por lo tanto, disminuye el número de hábitats disponibles y la diversidad e incluso la densidad de MIB (Takamura *et al.*, 2009).

La distribución de la fauna bentónica en los lagos y ríos es heterogénea y está influenciada fuertemente por los cambios en el sustrato, en el agua suprayacente al sedimento y por la temporada del año (Gupta y Pant, 1990). Por lo anterior es común observar una disminución de la diversidad taxonómica y por lo tanto funcional (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2020) desde la zona litoral hasta la profunda (Cortés, 2017; Heling *et al.*, 2018).

La zona litoral se caracteriza por tener una mayor complejidad espacial y redes tróficas, lo que se traduce en una mayor diversidad (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2020); la característica principal de esta zona es la alta colonización por microalgas, macroalgas

y macrófitas acuáticas (Matsumura y Galizia, 2011). Con respecto a los parámetros fisicoquímicos la zona litoral es rica en oxígeno, temperaturas elevadas, presencia de luz y un pH ligeramente menos ácido que en las zonas más profundas.

La zona profunda se caracteriza por tener temperaturas bajas, ausencia de luz, pH ligeramente ácido y una disminución o ausencia de oxígeno, además en ocasiones se presenta una acumulación de gases producto de la descomposición de la materia orgánica en condiciones de anoxia, por ejemplo, H₂S (Yang *et al.*, 2020). Estas características disminuyen la diversidad potencial de colonizadores provocando una densidad mayor de organismos principalmente detritívoros (Jónasson, 2004). Así mismo, la zona profunda, a excepción de pocas bacterias quimioautótrofas, es ocupada por consumidores que utilizan la materia orgánica que viene del epilimnion o que es arrastrada de la zona litoral. Cabe destacar que mucho del material que llega está descompuesto parcialmente y tiene poco valor nutricional (Lampert y Sommer, 2007).

A pesar de lo anterior, es difícil establecer relaciones causales entre el hábitat bentónico y su fauna, ya que no hay una uniformidad en el sedimento. Las variaciones en las condiciones fisicoquímicas del sustrato, así como de la estructura de las interacciones bióticas producen patrones discontinuos de distribución en las especies (Echelpoel *et al.*, 2018). Por lo tanto, es necesaria una descripción detallada del sedimento, la granulometría y el tipo y cantidad de nutrientes (Xu *et al.*, 2012), así como el análisis de los requerimientos alimenticios de las especies bentónicas (Brinkhurst, 1974).

Debido a que los recursos alimenticios están distribuidos de forma irregular, identificar las preferencias alimenticias de los organismos puede ser un método potencial para determinar algunas de las causas de distribución de MIB (Merrit *et al.*, 2008). Por ejemplo, la distribución basada en el suministro de alimento se ve reforzada ya que la actividad primaria de muchos organismos bentónicos (como larvas de insectos) es la alimentación lo que hace que muchas especies frecuenten un hábitat específico cuando el suministro de alimento está disponible en éste (Ali *et al.*, 2002; Árvá *et al.*, 2015).

Por otro lado, las preferencias de alimentación de los MIB tienen un papel clave en su distribución, por lo que se han propuesto diferentes grupos funcionales tróficos

(GFT; Cummins y Klug, 1979), basados en las características morfológicas y mecanismos de obtención de los recursos. Sin embargo, las especies bentónicas pueden ajustarse a más de un grupo funcional modificando su dieta dependiendo de las etapas ontogénicas (Lampert y Sommer, 2007). Por ejemplo, Céréghino (2006) reportó que algunas especies de Plecoptera en estados tempranos de desarrollo consumen detritos, y cuando pasan a la fase adulta (terrestre) cambian a un comportamiento carroñero o no se alimentan.

La clasificación de GFT se divide en seis grupos principales:

- 1) **Raspadores.** Son aquellos organismos que consumen recursos que se encuentran encima de sustratos y son removidos con sus partes bucales, estos organismos pueden consumir las partículas ancladas a las rocas u otros sustratos (Merritt *et al.*, 2017).
- 2) **Perforadores.** Son aquellos organismos que se alimentan de plantas vasculares, con ayuda de un aparato bucal ya sea de tipo masticador o de perforación con la finalidad de obtener los nutrientes que circulan por el xilema de las plantas (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca, 2014).
- 3) **Fragmentadores.** Son aquellos organismos que segmentan grandes partículas de materia orgánica (como hojas o madera), en porciones más pequeñas, que posteriormente pueden ser transportadas a otros organismos que puedan aprovecharla (Duffy *et al.*, 2003; Heino, 2008).
- 4) **Recolectores.** Son aquellos organismos que tienen modificaciones en sus aparatos bucales para coleccionar partículas pequeñas estas partículas consumidas son menores a 1 mm (Mangadze *et al.*, 2019).
- 5) **Filtradores.** Son aquellos organismos que pueden capturar partículas directamente en la columna de agua (p. ej. bivalvos y algunas larvas de Trichoptera; Wallace y Webster, 1996);
- 6) **Depredadores.** Son los organismos que consumen a otros utilizando diferentes estrategias de captura, es común encontrar piezas bucales altamente especializadas para el consumo de la presa (Vilmos-Lojano *et al.*, 2020).

A pesar de la importancia de los MIB en los ambientes acuáticos y en los procesos ecosistémicos, la mayoría de los estudios de comunidades consideran frecuentemente

solo la zona litoral (con excepción, por ejemplo, de Sibaja-Cordero y Umaña-Villalobos, 2008; Heling *et al.*, 2018); o bien se enfocan en un grupo taxonómico en particular y no toman en cuenta toda la diversidad funcional.

ANTECEDENTES

La gran mayoría de los lagos mexicanos son someros (Alcocer y Bernal-Brooks, 2010) por lo que los estudios de MIB realizados en éstos tratan fundamentalmente sobre aguas someras o de la zona litoral de aquellos lagos que son más profundos. Recientemente, Alcocer y sus colaboradores (2016) reconocieron numerosos lagos profundos en el Parque Nacional “Lagunas de Montebello” (PNLM), algunos de ellos los más profundos de México. Al momento hay pocos estudios enfocados en la comunidad de MIB de estos lagos.

Sosa (2014) realiza una comparación de la estructura de esta comunidad de la zona litoral en 13 lagos con el fin de observar si existían diferencias entre éstos de acuerdo con el grado de perturbación. Se encontraron 57 familias, 15 órdenes, seis clases y cuatro phyla, observándose que en los lagos perturbados existe una mayor abundancia de individuos, pero una menor diversidad de especies, mientras que en los lagos semi-conservados se obtuvo una mayor diversidad de familias.

Guadarrama (2017) realizó un estudio del bentos profundo en seis lagos del PNLM en el cual encontró ocho taxones diferentes distribuidos en cuatro phyla (Mollusca, Arthropoda, Annelida y Nematoda); siendo los más abundantes los oligoquetos y los quironómidos. Soto (2019) llevó a cabo un estudio del bentos profundo de otros lagos del PNLM donde reporta un total de 10 taxones, de los cuales las mayores densidades fueron de quironómidos y bivalvos.

Cortés (2017) estudió los MIB en cuatro lagos profundos del PNLM a lo largo de transectos batimétricos de la zona litoral a la profunda. Cortés *et al.*, (2019) mencionan un total de 49 taxones de MIB en la zona profunda de 18 lagos del PNLM. La riqueza regional de estos lagos es elevada mientras que la individual -por lago- es baja comparada con otros lagos tropicales; además, los lagos mostraron una baja similitud biológica entre ellos.

JUSTIFICACIÓN

Los estudios de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de los lagos rara vez se realizan de forma exhaustiva, se enfocan ya sea en la litoral o bien en algún grupo taxonómico específico. Por lo anterior, se desconocen en gran medida los patrones de distribución, composición y estructura comunitaria de los MIB en los lagos, particularmente los profundos y con alta resolución espacial. Las variables ambientales y los recursos alimenticios se distribuyen de forma irregular en los lagos lo que seguramente explica en gran medida la distribución, composición y estructura comunitaria de los MIB. Por otro lado, una aproximación que rara vez se utiliza es la de identificar los grupos funcionales tróficos (GFT). Los GFT pueden ser de gran ayuda para determinar las bases de la distribución de los MIB al interior del lago. El reconocer de forma integral la distribución, composición y estructura comunitaria de los MIB permitirá reconocer el papel ecológico que juega esta importante comunidad en las aguas epicontinentales.

HIPÓTESIS

H1. Las características ambientales del sedimento y el agua suprayacente en la zona bentónica disminuyen su variación conforme aumenta la profundidad, lo que provoca una simplificación de hábitats disponibles en zonas profundas para el establecimiento de MIB. Por lo que se espera que esta simplificación refleje un cambio la diversidad taxonómica y de grupos funcionales tróficos de MIB entre la zona litoral, sublitoral y profunda.

H2. La variabilidad espacial en las características ambientales del sedimento y agua suprayacente proporciona diferentes condiciones para el establecimiento y distribución de los MIB. Dado lo anterior, se espera que las estaciones dentro de la zona litoral y sub-litoral tengan más diferencias en diversidad taxonómica y funcional de MIB que la zona profunda debido a la homogeneización de las características ambientales con el incremento de la profundidad.

OBJETIVO

Describir la composición, y estructura taxonómica y funcional de la comunidad de MIB con alta resolución espacial en las zonas bentónicas principales de un lago tropical profundo del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir las características ambientales del sedimento y el agua suprayacente en las tres zonas bentónicas principales (litoral, sub-litoral y profunda).
- Describir la estructura taxonómica (composición, riqueza, abundancia, densidad, diversidad de Shannon, diversidad máxima, equidad de Pielou, diversidad de Jost y diversidad beta) y funcional (grupos funcionales tróficos) de la comunidad de MIB dentro y entre las tres zonas bentónicas principales.
- Analizar la relación entre las características ambientales (agua y sedimento) de las zonas bentónicas principales con la estructura taxonómica y funcional de la comunidad de MIB.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

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

El PNLM abarca más de 50 lagos de tamaños, profundidades y tonalidades variables (CONANP, 2011). El intervalo altitudinal se distribuye entre los 1,200 y los 1,800 m s.n.m. (Durán-Calderón *et al.*, 2014).

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

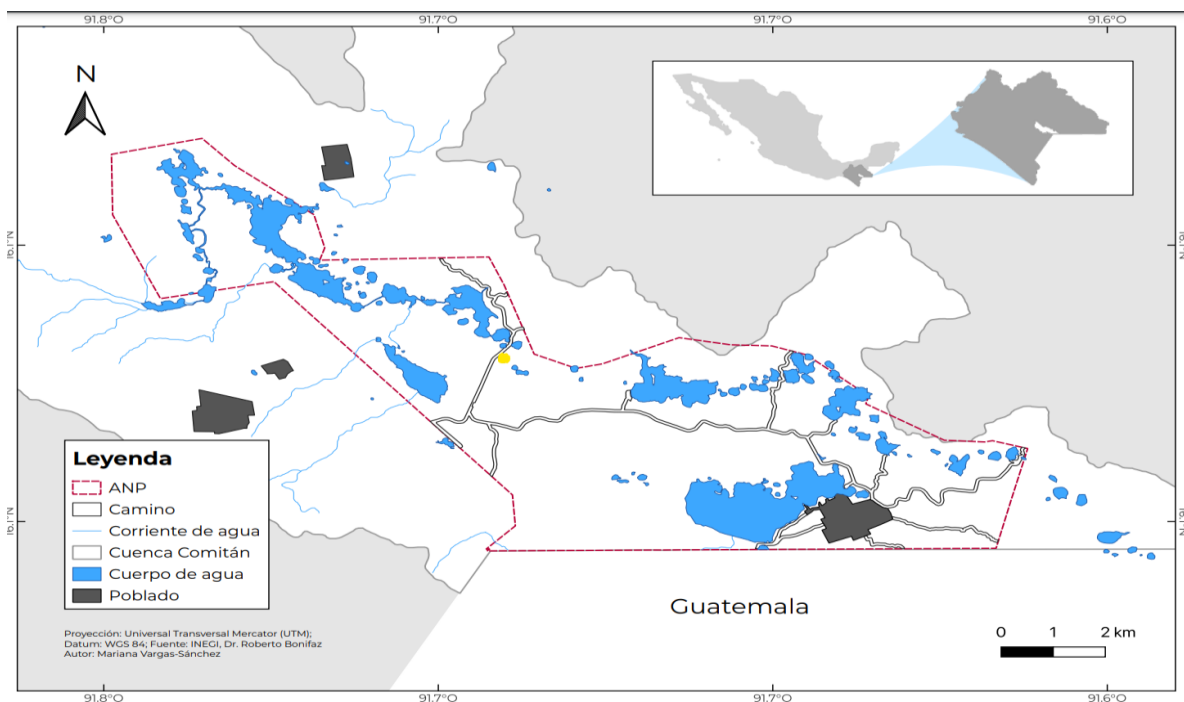


Figura 1. Ubicación del PNLM y de Agua Tinta (en amarillo). Modificado de Alcocer *et al.*, (2023).

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

Del conjunto de cuerpos acuáticos se seleccionó Agua Tinta, un lago oligotrófico profundo, con base en los datos batimétricos y morfométricos reportados por Alcocer *et al.*, (2016). Este lago se encuentra localizado entre 16.1144 y 16.1163 latitud norte y entre 91,7272 y 91.7291 longitud oeste. Es una dolina con un área de 3 hectáreas y una profundidad media de 14.7 m (Alcocer *et al.*, 2016).

Agua Tinta fue clasificado por Vargas (2019) como un lago profundo monomítico cálido; reportó una temperatura promedio de 22.5 ± 1.64 °C, una concentración de oxígeno disuelto (OD) de 5.7 ± 2.88 mg/l, una conductividad eléctrica (K_{25}) de 343 ± 21 μ S/cm y un pH de 7.8 ± 0.29 , para la temporada de lluvias, mientras que en temporada de secas la temperatura fue de 19.9 ± 0.4 °C, el OD 6.6 ± 0.18 , el K_{25} fue de 379 ± 0.41 μ S/cm y un pH de 8.3 ± 0.03 .

Estrategia de muestreo

El muestreo fue realizado en noviembre de 2019 durante la época de circulación en los lagos del PNLM, con la finalidad de evitar el efecto de la anoxia e identificar otras variables responsables en la distribución de MIB. Para esto se planteó bajo un esquema de alta resolución espacial que permitiera revelar la distribución a detalle de los MIB. Primero, se identificaron las 3 zonas bentónicas (ZBs) principales: litoral (ZBL), sub-litoral (ZBSL) y profunda (ZBP). Las primeras dos fueron delimitadas con base en la zona fótica definida con base en la presencia de luz, esto es, de radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm, PAR por sus siglas en inglés). La zona fótica constituye la parte de la columna de agua desde la superficie y hasta donde el PAR alcanza el 1% de la PAR que llega en la superficie (Pashardis *et al.*, 2017), por lo tanto, al avanzar en profundidad hay una disminución de la PAR provocando la reducción de los organismos que realizan

fotosíntesis. En consecuencia, la ZBL y ZBSL se encontraron en la zona fótica del lago y con presencia de organismos fotosintéticos. La ZBSL se diferenció de la ZBL por el aumento de la pendiente y la disminución de vegetación sumergida asociada a la atenuación lumínica (Wetzel, 2001). Por último, la ZBP fue delimitada con base en la ausencia de luz, la ausencia de pendiente pronunciada y la disminución en la temperatura y en la concentración de oxígeno disuelto (Yang *et al.*, 2020).

Con la finalidad de registrar la variación dentro de cada una de las tres zonas y con el objetivo de mantener el número de sitios de muestreos dentro de un margen logísticamente manejable, se seleccionaron un total de 5 estaciones de muestreo para cada ZBs. Cada estación fue seleccionada en un muestreo de tipo radial, partiendo desde la zona más profunda del lago y hacia la litoral, la distancia entre las estaciones de muestreo fue seleccionada con base en la batimetría del lago (Alcocer *et al.*, 2016).

Las estaciones de muestreo de la ZBL se ubicaron entre 3 y 5 m. con presencia de luz (Vargas, 2019), y de vegetación sumergida; las de la ZBSL se establecieron entre 10 y 19, por ser una zona de transición entre la ZBL y la ZBP con aumento de la pendiente y disminución de la luz (aproximadamente a partir de los 20 m; Vargas, 2019). Finalmente, las estaciones de la ZBP se ubicaron entre 20 y 27m, que se encuentra en la planicie profunda, con ausencia de luz y, disminución de la concentración de oxígeno disuelto (Fig. 2).

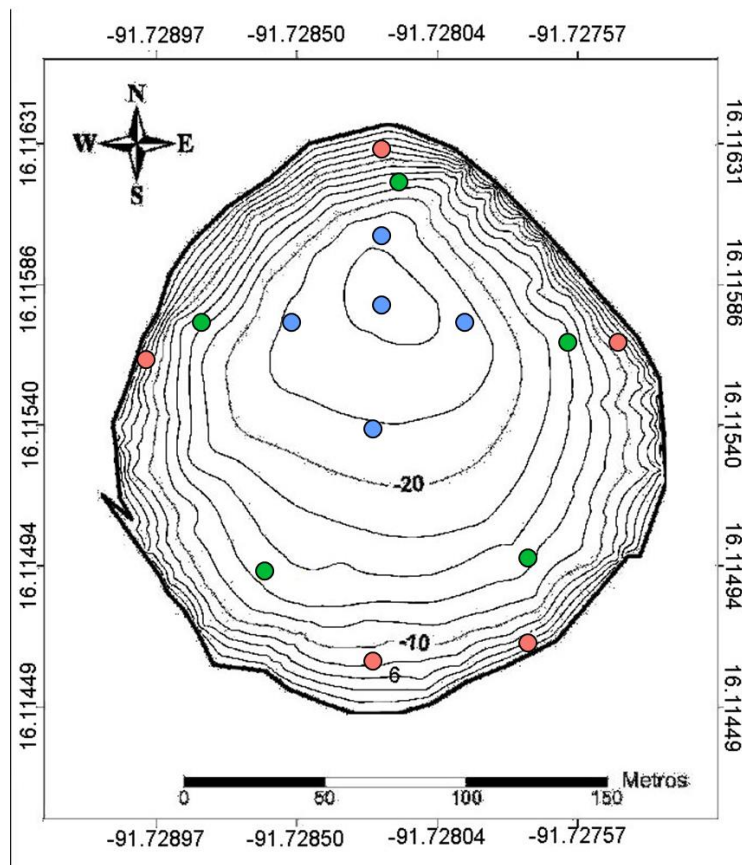


Figura 2. Mapa batimétrico de Agua Tinta mostrando la ubicación de las estaciones de muestreo (ZBP en azul, ZBSL en verde y ZBL en rojo). Modificado de Alcocer *et al.*, 2016).

Caracterización ambiental

Para la caracterización ambiental de las ZBs, en cada punto de muestreo se registraron en los últimos dos metros de la columna de agua (antes de llegar al sedimento): la temperatura (T), pH, la concentración de oxígeno disuelto (OD), la conductividad eléctrica estandarizada a 25°C (K_{25}) y el potencial redox con una sonda multiparamétrica de la calidad de agua marca Hydrolab modelo DS5X acoplado a un sistema de información modelo SVR4A.

Para la caracterización del sedimento se tomaron muestras con una draga tipo Ekman (225 cm²) y con ayuda de un nucleador manual se obtuvieron submuestras para la medición de la textura, porcentaje de carbonatos y materia orgánica sedimentarias.

El análisis textural se realizó con ayuda de un hidrómetro estándar ASTM No. 152 H, previamente al análisis se agregó hipoclorito de sodio al 6% para eliminar la materia orgánica de la muestra de sedimento. Se utilizó la escala de Wentworth (1922) para determinar el tipo de sedimento (limo, arcilla o arena). El porcentaje de carbonatos (CO_3) del sedimento se obtuvo mediante la técnica de acidulación, que consiste en agregar ácido (HCl al 40%) hasta eliminar el carbonato de calcio presente (cuando deja de burbujear el CO_2 de la muestra), con el fin de obtener, por diferencia de peso antes y después del tratamiento, el $\% \text{CO}_3$ presente en el sedimento. El porcentaje de materia orgánica (MO) presente en el sedimento fue obtenida mediante el método de LOI (Loss of Ignition), calcinando la muestra a una temperatura de 550°C por 4 horas. La diferencia de peso antes y después del tratamiento constituye MO oxidada a CO_2 . Adicional a los análisis anteriores, durante la extracción de sedimento se identificó la presencia o ausencia de cobertura de vegetación acuática en el sedimento en cada una de las muestras tomadas en las estaciones de muestreo.

Macroinvertebrados bentónicos

Para la obtención de los MIB de cada zona del lago se tomaron en cada punto de muestreo y por triplicado muestras de sedimento con una draga tipo Ekman (225 cm^2). Se consideraron los primeros 10 cm de sedimento, tomando en cuenta que la profundidad a la que los organismos penetran en el sedimento, usualmente menor a los 10 cm, es limitada por la presencia de oxígeno al interior del sedimento (Krezoski *et al.*, 1978; Jiménez y Springer, 1994). El sedimento obtenido se pasó a través de una malla de $500 \mu\text{m}$ para retener los MIB (incluyendo a aquellos organismos del meiobentos que quedaran atrapados en la malla, como es el caso de ostrácodos, nemátodos y ácaros), el material retenido fue colocado en frascos previamente etiquetados y preservado con alcohol al 96% adicionado con rosa de bengala (tinción vital), con el fin de teñir a los organismos, para así facilitar su separación.

La separación de los MIB se llevó a cabo de manera manual con un microscopio estereoscópico ZEISS Stemi 2000C a 40x y 45x de aumento. La identificación se realizó al nivel taxonómico más bajo posible, con ayuda de claves taxonómicas generales como Edmondson (1959) y Pennak (1978), así como especializadas como Burch y Cruz-Reyes (1987), Merritt *et al.*, (2008) y, Thorp y Rogers (2018). Se tuvieron en cuenta los grupos y

subgrupos taxonómicos por igual dependiendo de la conservación del organismo y la identificación realizada. Los grupos funcionales fueron categorizados bibliográficamente acorde al grupo taxonómico identificado mediante la observación de estructuras alimentarias especializadas. La bibliografía utilizada fue Merrit *et al.*, (2017) y Thorp y Rogers (2018).

Una vez identificados los organismos, se realizó el cálculo de la densidad expresada por unidad de área (ind/m²).

Diversidad alfa

Para los análisis de la estructura comunitaria taxonómica y funcional de los MIB se calcularon (en Rstudio a través de la librería vegan) la diversidad de Shannon Wiener (H'; ecuación 1), la diversidad máxima (Hmax; ecuación 2), la equidad de Pielou (J'; ecuación 3) y el índice de diversidad de Jost (¹D, ecuación 4), para cada ZBs y estación de muestreo.

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

Donde:

H' = valor del índice de diversidad de Shannon Wiener

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

ln = logaritmo natural

S = riqueza taxonómica

$$H_{max} = \ln S \text{ Ec. 2}$$

Donde:

Hmax= valor de índice de diversidad máxima

Ln= logaritmo natural

S = riqueza taxonómica

$$J' = \frac{H'}{\ln S} \text{ Ec. 3}$$

Donde:

J' = valor del índice de equidad de Pielou

ln = logaritmo natural

S = riqueza taxonómica

$${}^1D = \exp(H') \text{ Ec. 4}$$

Donde:

1 = Orden de diversidad

D = Diversidad de Jost

Exp = exponencial

H' = valor del índice de diversidad de Shannon Wiener

Diversidad beta

Para calcular la diversidad beta los grupos taxonómicos de MIB fueron estandarizados en presencia y ausencia entre y dentro de las ZBs. Este análisis fue llevado en Rstudio mediante el método POD que fue propuesto por Schmera y Podani (2011) el cual consiste en que la disimilitud total (β_{cc} , ecuación 5) es una suma de la disimilitud debida a las diferencias en riqueza (β_{rich} , ecuación 6) y a la disimilitud debida al reemplazo de organismos (β_{-3} , ecuación 7). También fue representada la proporción de diversidad utilizando la 1D . con la finalidad de conocer la variación entre y dentro de las ZBs (ecuación 8). Adicionalmente y con la finalidad de observar la agrupación en un dendograma se realizó un análisis de B_{cc} con unión de promedios no ponderados (UPGMA) con base en la composición taxonómica dentro y entre ZBs.

$$\beta_{cc} = \frac{b + c}{a + b + c} \text{ Ec. 5}$$

Donde:

β_{cc} = Disimilitud total (Jaccard)

a = especies compartidas entre sitio A y sitio B

b = especies exclusivas del sitio A

c= especies exclusivas del sitio B

$$\beta_{rich} = \frac{|b + c|}{a + b + c} \text{ Ec. 6}$$

Donde:

β_{rich} = Disimilitud total

a= especies compartidas entre sitio A y sitio B

b= especies exclusivas del sitio A

c= especies exclusivas del sitio B

$$\beta_{-3} = 2x \frac{\min(b, c)}{a + b + c} \text{ Ec. 7}$$

Donde:

β_{-3} = Disimilitud total

a= especies compartidas entre sitio A y sitio B

b= especies exclusivas del sitio A

c= especies exclusivas del sitio B

min= valor mínimo de especies exclusivas entre el sitio A y B

$$\text{Proporción } {}^1D = \frac{{}^1D_A}{{}^1D_B} \text{ Ec. 8}$$

Donde:

1= Orden de diversidad

D= Diversidad de Jost

D_A = Diversidad de Jost de sitio A (menor)

D_B =Diversidad de Jost de sitio B (mayor)

Análisis de la información

Para analizar las diferencias en las características del hábitat de las ZBs, se realizaron comparaciones de los parámetros fisicoquímicos del agua y sedimento,

mediante una prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA) tomando en cuenta las ZBs y las estaciones de muestreo, ambas fueron llevadas a cabo con “R studio”. Además, se efectuó una prueba de Tukey HSD para identificar las diferencias entre las estaciones y ZBs. Antes de aplicar las pruebas anteriores se realizó una prueba de normalidad de Shapiro-Wilk y una prueba de igualdad de varianzas de Bartlett, en los casos cuya distribución no era normal ($p < 0.05$) o las varianzas diferían, se utilizó la prueba estadística de Kruskal-Wallis (KW) en vez de ANOVA y la prueba de Tukey en vez de Tukey HSD. Para determinar diferencias estadísticamente significativas en la presencia o ausencia de vegetación acuática en el sedimento entre y dentro de las ZBs fue realizada una prueba exacta de Fisher, adicionalmente, se llevó a cabo una prueba de comparación pareada de Fisher para determinar las estaciones o ZBs que fueron distintas estadísticamente (Hoffman, 2015).

Con la finalidad de observar la agrupación entre las estaciones de muestreo y las ZBs se realizó el cálculo de las distancias euclidianas (ecuación 9) utilizando UPGMA con base en parámetros fisicoquímicos (sedimento y agua) normalizados con respecto a su media estadística y desviación estándar respectivas. Asimismo, se realizó una prueba de perfiles de similitud (SIMPROF) para determinar estadísticamente los grupos formados en el análisis (Clarke *et al.*, 2008). Posteriormente, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), considerando los componentes que explicaron el 95% de la varianza global. Esto con la finalidad de observar la distribución espacial de las estaciones (Z) y ZBs, con respecto a sus parámetros fisicoquímicos.

$$DE = \sqrt{(X_b + X_a)^2} \text{ Ec. 9}$$

Donde:

DE = distancia euclidiana entre los sitios a y b

Xb y Xa= valor de variable x en punto a y b

Para determinar las diferencias en la variación espacial de las estaciones de muestreo en cada una de las ZBs con respecto a las características ambientales del agua y sedimento se realizó una prueba de homogeneidad de la dispersión multivariada

(PERMDISP), la cual determina la variación de las estaciones de muestreo con base en el centroide calculado dado para cada una de las ZBs (Anderson, 2006).

Para los siguientes análisis se estandarizaron las densidades de MIB mediante la división de las densidades específicas de cada estación de muestreo entre la densidad total del muestreo expresándose su valor como porcentaje del total, además para reducir el peso de los taxones dominantes, se sustituyeron los valores de la densidad por el logaritmo natural de 1 más el valor de la densidad de cada taxón [$\text{Log}_{10}(1+X)$].

Para observar las diferencias entre las muestras biológicas se realizaron comparaciones de las riquezas e índices de diversidad entre las diferentes ZBs y estaciones de muestreo mediante un ANOVA realizada con "R studio". Además, se realizó una prueba de Tukey HSD para identificar individualmente las diferencias entre las estaciones y ZBs. Al igual que con las variables fisicoquímicas los análisis fueron intercambiados por KW y Tukey, dependiendo del cumplimiento de los supuestos de normalidad y de la igualdad de varianzas. Por otro lado, para detectar las diferencias estadísticamente significativas entre y dentro de las ZBs fue realizado un MANOVA permutacional (PERMANOVA) utilizando las densidades de los grupos taxonómicos y funcionales estandarizados; adicionalmente, en caso de no ser suficientes las permutaciones para identificar diferencias significativas entre las estaciones de muestreo se realizó una prueba de simulación de Monte Carlo (MC).

La relación entre las estaciones de muestreo y ZBs por sus características biológicas se determinó con un análisis de similitud de Bray-Curtis (ecuación 10) utilizando las densidades taxonómicas estandarizadas y las densidades funcionales estandarizadas. Asimismo, fue utilizada una prueba SIMPROF para poder determinar los grupos diferentes estadísticamente generados con las estaciones de muestreo. Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) no métrico, correspondiente a los mismos valores de todas las estaciones de muestreo. Finalmente, para determinar las diferencias estadísticas en la variación de las densidades biológicas y funcionales dentro de las ZBs se realizó una prueba PERMDISP utilizando una matriz de distancias Manhattan (ecuación 11) entre las curvas de dominancia acumulada de las densidades taxonómicas y funcionales estandarizadas de MIB.

$$B = 1 - \frac{\sum_{l=1}^S |X_{lj} - X_{lk}|}{\sum_{l=1}^S |X_{lj} + X_{lk}|} \text{ Ec. 10}$$

Donde:

B = medida de Bray-Curtis entre las muestras j y k

X= valor de la variable X en la muestra j y k

S= riqueza taxonómica

$$DM = \sum_i |Y_{i1} - Y_{i2}| \text{ Ec. 11}$$

Donde:

DM = Distancia Manhattan entre las muestras i1 y i2

Y= valor de la variable Y en la muestra i1 y i2

En resumen, tanto en densidades de MIB como en las densidades de GFT se realizaron los análisis de MDS y SIMPROF con la finalidad de observar la dispersión de las estaciones y observar si formaban grupos coherentes a su profundidad. Mientras que la prueba PERMDISP se realizó con la finalidad de observar que ZBs tiene más variación espacial con respecto a las densidades de MIB y GFT.

Por último, para reconocer las variables ambientales del agua y sedimento que mejor explicaron la distribución biológica (taxonómica y de GFT), se realizó un análisis de coordenadas canónicas principales (ACCP), utilizando, por un lado, las densidades estandarizadas taxonómicas y funcionales, y por otro, los parámetros del agua y sedimento en cada una de las estaciones de muestreo. Para identificar si la correlación entre parámetros ambientales y densidades taxonómicas y funcionales de MIB fue significativa se llevó a cabo un análisis de similitudes (ANOSIM), de manera complementaria se realizó una prueba de asociación de biota y ambiente (BEST) para determinar las variables con correlación mayor.

RESULTADOS

Caracterización ambiental

Caracterización del agua suprayacente

El lago se encontró circulando y por ende con poca variación de T (23.57 ± 0.04 °C), OD (6.10 ± 0.90 mg/l), pH (8.73 ± 0.05), K_{25} (289 ± 8 μ S/cm) y potencial redox (184 ± 35 mV) a lo largo de la columna de agua.

La T mayor fue registrada en la ZBL (23.61 ± 0.03 °C), mientras que la menor se registró en la ZBSL (23.55 ± 0.03 °C) y ZBP (23.55 ± 0.03 °C). El OD y pH fueron mayores en la ZBL (OD= 6.37 ± 0.03 mg/l, pH= 8.84 ± 0.02) y menores en la ZBP (OD= 6.01 ± 0.23 mg/l, pH= 8.71 ± 0.03). La ZBSL y ZBP presentaron la K_{25} mayor (288 ± 1 μ S/cm en ambas), mientras que la menor fue encontrada en la ZBL (287 ± 1 μ S/cm). Por su parte, el potencial redox mayor se registró en la ZBSL (193 ± 31 mV) y el menor en la ZBL (150 ± 10 mV) (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de los parámetros fisicoquímicos de la columna de agua ($X \pm d.e.$) en las ZBs del lago Agua Tinta.

Variable		ZBL	ZBSL	ZBP	Promedio general
T (°C)	Promedio	23.61 ± 0.03	23.55 ± 0.03	23.55 ± 0.03	23.57 ± 0.04
	Rango	23.58-23.67	23.53-23.58	23.47-23.57	23.47-23.67
OD (mg/l)	Promedio	6.37 ± 0.03	6.20 ± 0.13	6.01 ± 0.23	6.19 ± 0.21
	Rango	6.24-6.44	5.86-6.29	5.48-6.20	5.48-6.44
pH	Promedio	8.84 ± 0.02	8.81 ± 0.04	8.71 ± 0.03	8.78 ± 0.06
	Rango	8.81-8.86	8.72-8.85	8.66-8.75	8.66-8.86
K_{25} (μS/cm)	Promedio	287 ± 1	288 ± 1	288 ± 1	288 ± 1
	Rango	287-289	287-290	287-290	287-290
Potencial Redox (mV)	Promedio	150 ± 10	193 ± 31	177 ± 22	175 ± 27
	Rango	126-166	152-239	150-204	126-239

La prueba KW realizada para las ZBs dio como resultado una diferencia significativa entre todas las zonas en T ($x^2= 12.03$ $p=0.002$), OD ($x^2= 21.53$, $p=0.002$), pH ($x^2= 18.95$, $p<0.001$), potencial redox ($x^2= 6.86$ $p=0.03$), mientras que K_{25} no fue significativo ($x^2= 6.15$, $p= 0.06$). La prueba de Tukey para KW mostró diferencias en la T entre ZBL y ZBSL ($p= 0.002$); el OD fue distinto en la ZBL con la ZBSL ($p<0.001$) y la ZBP($p=0.005$); el pH en ZBP fue diferente a ZBL ($p<0.001$) y ZBSL ($p=0.003$); por último.

El potencial redox fue diferente entre ZBL y ZBSL ($p=0.005$). A pesar de las diferencias estadísticas encontradas entre las ZBs. A pesar de que estadísticamente hay diferencias en la T, el OD, el pH y el potencial redox entre las ZBs, las diferencias son mínimas y difícilmente pueden ser un factor significativo en la biología o ecología de los organismos.

Caracterización del agua suprayacente dentro de cada ZBs

Dentro de las ZBs se encontró poca variación en los parámetros fisicoquímicos del agua. Las estaciones de muestreo de la ZBL tuvieron la T mayor en Z1 con 23.65 ± 0.04 °C, mientras la menor en Z5 con 23.58 ± 0.00 °C. El OD mayor tuvo lugar en Z2 con 6.42 ± 0.03 mg/l y el menor en Z1 con 6.34 ± 0.02 mg/l. El pH mayor fue encontrado en Z4 con 8.86 ± 0.01 , mientras que el menor en Z1 con 8.83 ± 0.02 y Z2 con 8.83 ± 0.03 . El K_{25} tuvo un valor mayor en Z1 con 288 ± 1 $\mu\text{S/cm}$ y el menor en todas las demás estaciones con 287 ± 0 $\mu\text{S/cm}$. Por último, el potencial redox fluctuó entre 158 ± 1 mV y 146 ± 28 mV, el mayor fue encontrado en Z5, mientras que el menor en Z4 (Tabla 2).

Para la ZBSL la T mayor fue encontrada en Z6 con 23.58 ± 0.00 °C mientras que la menor fue encontrada en Z7 y Z9 con 23.54 ± 0.00 °C, y en Z8 con 23.54 ± 0.01 °C. El OD mayor fue encontrado en Z7 y Z9 con 6.28 ± 0.01 mg/l, mientras que el menor fue registrado en Z8 con 6.06 ± 0.28 mg/l. El pH mayor fue encontrado en Z8 con 8.84 ± 0.02 y el menor en Z6 con 8.75 ± 0.04 . El K_{25} tuvo un valor mayor en Z6 con 289 ± 2 $\mu\text{S/cm}$, mientras que el menor fue encontrado en Z7 y Z8 con 287 ± 0 $\mu\text{S/cm}$. El potencial redox fue mayor en Z7 con 239 ± 0 mV y menor en Z6 con 154 ± 3 mV (Tabla 2).

La ZBP tuvo una T mayor en Z11 y Z14 con un valor de 23.57 ± 0.01 °C, mientras que las menores fueron registradas en Z15 con 23.52 ± 0.07 °C. El OD fue mayor en Z11 con 6.12 ± 0.12 mg/l y menor en Z15 con 5.82 ± 0.47 mg/l. El pH fue mayor en Z14 con 8.73 ± 0.01 y menor en Z13 con 8.69 ± 0.04 . El K_{25} fluctuó entre 289 ± 2 $\mu\text{S/cm}$ en Z15 y 288 ± 0 $\mu\text{S/cm}$ en Z11 y Z14 y con 288 ± 1 $\mu\text{S/cm}$ en Z12 y Z13. Por último, el potencial redox vario entre 152 ± 2 mV en Z15 y 204 ± 0 mV en Z11 (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de los parámetros fisicoquímicos de la columna de agua en las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta.

ZBs	Estación	T (°C)	OD (mg/l)	pH	K ₂₅ (μS/cm)	Potencial redox (mV)
ZBL	Z1	23.65 ± 0.04	6.34 ± 0.02	8.83 ± 0.02	288 ± 1	154 ± 1
	Z2	23.61 ± 0.00	6.42 ± 0.03	8.83 ± 0.03	287 ± 0	157 ± 0
	Z3	23.60 ± 0.01	6.36 ± 0.01	8.84 ± 0.00	287 ± 0	157 ± 0
	Z4	23.64 ± 0.05	6.37 ± 0.04	8.86 ± 0.01	287 ± 0	146 ± 28
	Z5	23.58 ± 0.00	6.36 ± 0.01	8.84 ± 0.00	287 ± 0	158 ± 1
ZBSL	Z6	23.58 ± 0.00	6.14 ± 0.06	8.75 ± 0.04	289 ± 2	154 ± 3
	Z7	23.54 ± 0.00	6.28 ± 0.01	8.82 ± 0.00	287 ± 0	239 ± 0
	Z8	23.54 ± 0.01	6.06 ± 0.28	8.84 ± 0.02	287 ± 0	185 ± 37
	Z9	23.54 ± 0.00	6.28 ± 0.01	8.83 ± 0.01	288 ± 0	195 ± 1
	Z10	23.55 ± 0.01	6.25 ± 0.01	8.82 ± 0.01	288 ± 0	194 ± 0
ZBP	Z11	23.57 ± 0.01	6.12 ± 0.12	8.71 ± 0.01	288 ± 0	204 ± 0
	Z12	23.55 ± 0.04	6.04 ± 0.21	8.69 ± 0.04	288 ± 1	182 ± 1
	Z13	23.55 ± 0.03	6.01 ± 0.26	8.71 ± 0.04	288 ± 1	192 ± 1
	Z14	23.57 ± 0.01	6.08 ± 0.02	8.73 ± 0.01	288 ± 0	154 ± 1
	Z15	23.52 ± 0.07	5.82 ± 0.47	8.71 ± 0.06	289 ± 2	154 ± 3
	Rangos	23.47-23.67	5.48-6.44	8.66-8.86	287-290	126-239

La prueba KW realizada para la ZBL no presentó diferencias en T ($x^2= 3.38$, $p=0.5$), OD ($x^2= 3.38$, $p=0.5$), pH ($x^2= 6.85$, $p=0.14$), K₂₅ ($x^2= 2.62$, $p=0.62$) y potencial redox ($x^2= 3.35$, $p=0.5$). Por su parte, la ZBSL no tuvo diferencias entre sus estaciones en T ($x^2= 6.86$, $p=0.14$), OD ($x^2= 4.78$, $p=0.31$), pH ($x^2= 4.5$, $p=0.34$), K₂₅ ($x^2= 5.73$, $p=0.22$) y potencial redox ($x^2= 7.31$, $p=0.12$). Por último, en la ZBP no se encontraron diferencias en T ($x^2= 2.57$, $p=0.63$), OD ($x^2= 0.29$, $p=0.99$), pH ($x^2= 4$, $p=0.41$), K₂₅ ($x^2= 4.29$, $p=0.37$) y potencial redox ($x^2= 8.64$, $p=0.07$).

Caracterización del sedimento entre ZBs

El sedimento encontrado en Agua Tinta fue rico en CO_3 ($53.3 \pm 3.6 \%$) y pobre en MO ($3.8 \pm 1.5 \%$). La ZBL presentó un promedio de CO_3 y MO de $56.6 \pm 1.6 \%$ y $2.8 \pm 1.4 \%$, respectivamente. De manera similar el sedimento en la ZBSL tuvo un promedio de $53.8 \pm 2.7 \%$ para CO_3 y $3.7 \pm 1.2 \%$ para MO. En la ZBP se encontraron valores de $49.9 \pm 2.3 \%$ para CO_3 y de $4.8 \pm 1.2 \%$ para MO.

El sedimento en Agua Tinta se caracterizó por tener una cantidad mayor de limos ($87.22 \pm 8.98\%$), seguido de arenas ($9.79 \pm 8.11\%$) y arcillas ($2.91 \pm 5.26\%$). La ZBL presentó un promedio de limos mayor ($92.37 \pm 8.49\%$), seguido de arcillas ($5.40 \pm 7.68\%$), y arenas ($2.23 \pm 1.18\%$). Por otro lado, la ZBSL tuvo predominancia de limos en su sedimento ($82.13 \pm 10.72\%$), seguido de arenas ($16.29 \pm 9.11\%$) y arcillas ($1.57 \pm 2.77\%$). Por último, la ZBP presentó dominancia de limos ($87.16 \pm 5.45\%$), seguido de arenas ($10.87 \pm 4.54\%$) y arcillas ($1.95 \pm 4.38\%$) (Fig. 3).

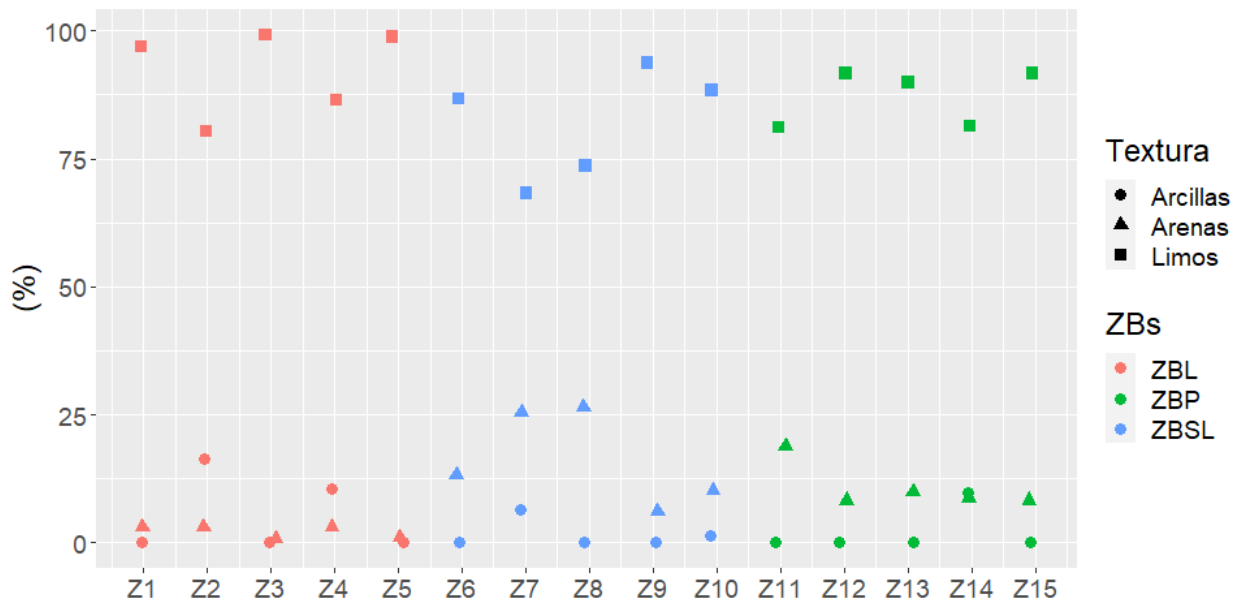


Figura 3. Porcentaje de arcillas, arenas y limos en las ZBs de Agua Tinta.

El ANOVA realizado para comparar las ZBs mostró diferencias significativas [$F=63.78$ ($p<0.001$)] para el contenido de CO_3 entre las ZBs del lago, lo cual fue corroborado

por el análisis de Tukey HSD que mostró diferencias individuales entre todas ($p < 0.001$). La cual a su vez mostró una tendencia de disminuir con la profundidad (Fig. 4).

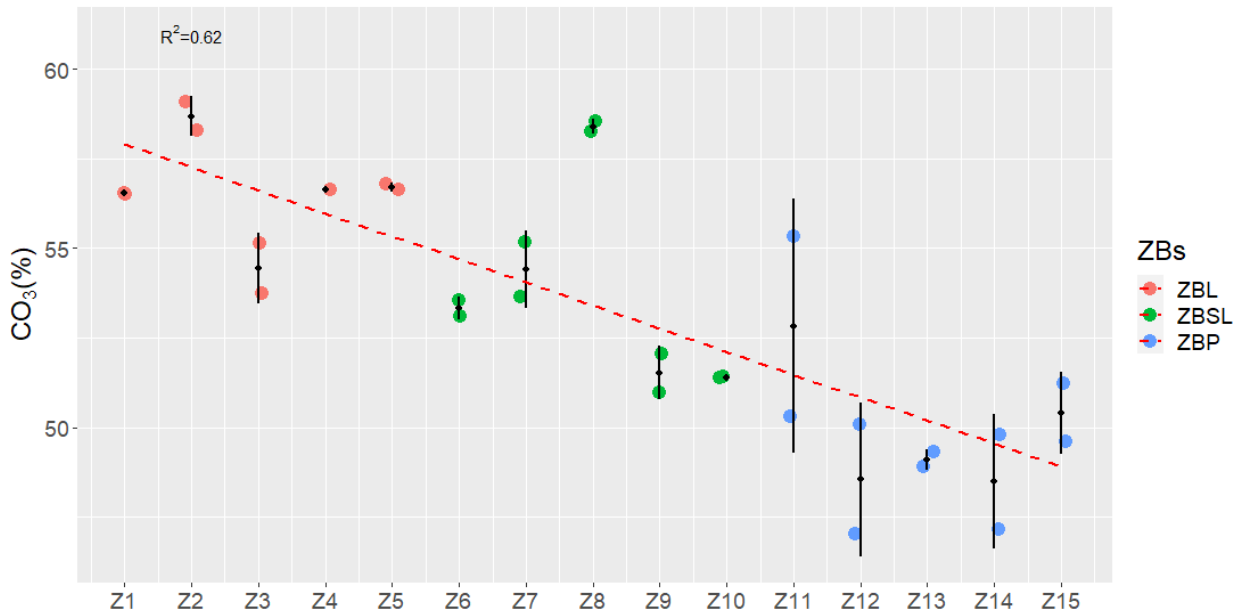


Figura 4. Contenido de CO₃ sedimentarios ($X \pm d.e.$) estándar en Agua Tinta. (La línea roja indica la tendencia general del porcentaje de carbonatos entre las ZBs).

En el caso de la comparación de la MO el ANOVA presentó diferencias significativas entre las ZBs [$F=21.48$, ($p < 0.001$)], individualmente estas se encontraron entre la ZBL con la ZBSL ($p=0.04$) y la ZBP ($p < 0.001$), también entre la ZBSL y ZBP ($p=0.001$). Asimismo, se observó una tendencia a aumentar con la profundidad (Fig. 5).

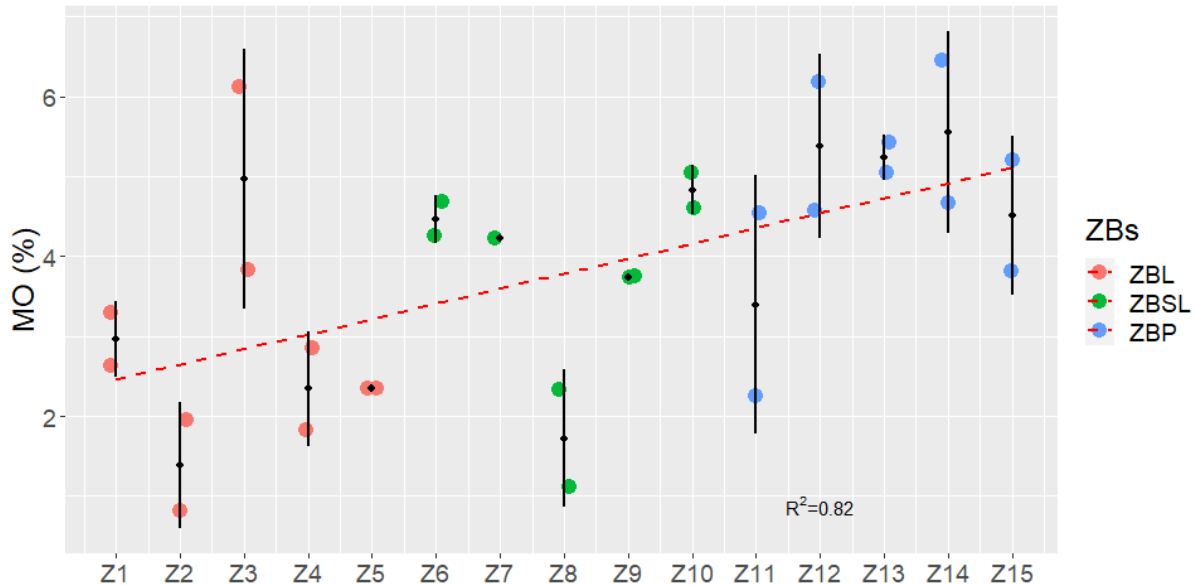


Figura 5. Contenido de MO ($X \pm d.e.$) en Agua Tinta. (La línea roja indica la tendencia general del porcentaje de MO entre las ZBs).

La prueba KW realizada para la textura mostró diferencias significativas entre las ZBs en arenas ($X^2 = 9.99$, $p = 0.006$), pero no en limos ($X^2 = 2.22$, $p = 0.32$) ni arcillas ($X^2 = 2.02$, $p = 0.36$) (Fig. 5). Las diferencias en el contenido de arenas del sedimento fueron encontradas entre la ZBL y ZBSL ($p = 0.03$)

Por otro lado, la vegetación acuática manejada como presencia/ausencia fue encontrada solamente en la ZBL y ZBSL. La prueba exacta de Fisher usada para las categorías de presencia y ausencia de vegetación acuática en el sedimento dio como resultado una diferencia significativa entre las ZBs ($p = 0.001$), las comparaciones pareadas mostraron diferencias significativas entre la ZBSL y la ZBP ($p = 0.002$).

Caracterización de sedimento dentro de las ZBs

En cuanto a las estaciones de muestreo de las diferentes ZBs, la ZBL tuvo una fluctuación de contenido de rango CO_3 de 58.7 ± 0.6 % en Z2 a 54.4 ± 1 % en Z3, por otro lado, la variación en contenido de MO fue de 5.0 ± 1.6 % en Z3 a 1.4 ± 0.8 % en Z2; en el caso de la vegetación acuática esta solo se registró en Z1, Z2 y Z3 para la zona. Para la ZBSL, el contenido de CO_3 mayor fue encontrado en Z8 con 58.4 ± 0.2 % y el menor en Z10 con 51.4 %, por otro lado, el contenido de MO mayor para esta ZBs tuvo lugar en Z10 con 4.8 ± 0.3 % y el menor en Z8 con 1.7 ± 0.9 %; la vegetación acuática

para la zona fue encontrada en todas las estaciones de muestreo. Para la ZBP presentó el contenido mayor de CO₃ en Z11 con 52.8 ± 3.5 % y el menor en Z14 con 48.5 ± 1.9 %, mientras que el contenido de MO mayor se encontró Z14 con 5.6 ± 1.3% en y el menor en Z11 con 3.4 ± 1.6%, por otra parte, no se registró la presencia de vegetación acuática en sus estaciones (Tabla 3).

Con respecto a la textura del sedimento en la ZBL se tuvo una fluctuación de arcillas de 16.48 % en Z2 a 0.002 % en Z5; la variación en los limos fue de 99.23 % Z3 a 80.35 en Z2; en el caso de las arenas acuática los rangos estuvieron entre 3.17 % en Z2 y 0.76 % en Z3. Para la ZBSL el contenido de arcillas varió entre 6.39 % en Z7 y 0.00 % en Z6, Z8 y Z9; los limos fluctuaron entre 93.75 % en Z9 y 68.26 % en Z7; las arenas tuvieron un rango entre 26.41 % en Z8 y 6.24 % en Z9. Para la ZBP se presentó un mayor contenido de arcillas en Z14 con 9.79 % y uno menor en Z13 y Z14 con 0.00 %; el contenido de limos fue mayor en Z12 y Z15 con 91.70 % t menor en Z11 con 81.10 %; las arenas fueron mayores en Z11 con 18.90 % y menores en Z12 y Z15 con 8.30 % (Tabla 3)

Tabla 3. Porcentaje del contenido de CO₃ y MO (X ± d.e.) de los sedimentos de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta. (*) = dato único de CO₃ y MO para la estación, (X)= presencia, (-) = ausencia

ZBs	Estación	% CO ₃	% MO	Arcillas	limos	Arenas	Vegetación
ZBL	Z1	56.5 ± 0.2	3.0 ± 0.5	0.01	96.9	3.1	X
	Z2	58.7 ± 0.6	1.4 ± 0.8	16.48	80.35	3.17	X
	Z3	54.4 ± 1	5.0 ± 1.6	0.009	99.23	0.76	X
	Z4	56.6*	2.3 ± 0.7	10.50	86.51	3.00	-
	Z5	56.7 ± 0.1	2.3 ± 0.0	0.002	98.86	1.14	-
ZBSL	Z6	53.3 ± 0.3	4.5 ± 0.3	0.00	86.72	13.28	X
	Z7	54.4 ± 1.1	4.2*	6.39	68.26	25.35	X
	Z8	58.4 ± 0.2	1.7 ± 0.9	0.00	73.59	26.41	X
	Z9	51.5 ± 0.8	3.7 ± 0.0	0.00	93.75	6.24	X
	Z10	51.4 ± 0.0	4.8 ± 0.3	1.48	88.35	10.17	X
ZBP	Z11	52.8 ± 3.5	3.4 ± 1.6	0.01	81.10	18.90	-
	Z12	48.6 ± 2.2	5.4 ± 1.1	0.01	91.70	8.30	-
	Z13	49.1 ± 0.3	5.2 ± 0.3	0.00	89.93	10.06	-
	Z14	48.5 ± 1.9	5.6 ± 1.3	9.79	81.40	8.81	-
	Z15	50.4 ± 1.1	4.5 ± 1.0	0.00	91.70	8.30	-
Max-min		58.7-58.5	5.6-1.4	16.48-0.00	99.23-68.26	26.41 - 0.76	-

El ANOVA realizada para la ZBL mostró diferencias estadísticamente significativas en el contenido de CO_3 del sedimento ($F=16.82$, $p<0.001$), las cuales fueron encontradas en Z1 con Z2 ($p=0.04$) y Z3 ($p=0.04$), también Z2 fue distinto a Z3 ($p=0.002$), además Z3 tuvo diferencias estadísticas con Z4 ($p= 0.04$) y Z5 ($p=0.03$). Por otro lado, el contenido de MO no presentó diferencias estadísticamente significativas ($F= 4.48$, $p=0.06$).

La ZBSL presentó diferencias estadísticas en el contenido de CO_3 del sedimento entre sus estaciones de muestreo ($F= 42.74$, $p<0.001$), estas diferencias fueron encontradas en Z7 con Z8 ($p=0.007$), Z9 ($p=0.02$) y Z10 ($p=0.02$), además, Z8 fue diferente a Z6 ($p=0.002$), Z9 ($p<0.001$) y Z10 ($p<0.001$). Por otro lado, el contenido de MO en el sedimento para la ZBSL tuvo diferencias estadísticamente significativas entre sus estaciones de muestreo ($F= 16$, $p=0.005$), éstas fueron encontradas en Z8 con Z6 ($p=0.007$), Z7 ($p=0.01$), Z9 ($p= 0.03$) y Z10 ($p= 0.004$).

A pesar de que estadísticamente la ZBL y ZBSL resultaron diferentes en CO_3 y en MO (solo en ZBSL), las diferencias entre las mediciones entre estaciones son pequeñas, por lo que difícilmente se puede pensar que tienen un significado biológico o ecológico en Agua Tinta. La ZBP no presentó diferencias estadísticamente significativas en el contenido de CO_3 ($F= 1.49$, $p= 0.33$) ni en el contenido de MO del sedimento ($F= 1.20$, $p= 0.41$). En el caso de la textura del sedimento las arcillas, limos y arenas entre las estaciones de ninguna de las ZBs ($p>0.05$). La presencia y ausencia de vegetación acuática dentro de las ZBs no mostró diferencias significativas entre las estaciones de muestreo en la ZBL ($p=0.703$), ZBSL ($p=0.757$) Y ZBP ($p=1$).

Análisis de similitud de parámetros fisicoquímicos

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA y a la prueba SIMPROF realizada con las distancias euclidianas de las estaciones de muestreo y utilizando parámetros fisicoquímicos estandarizados (agua y sedimento) se generaron 2 grupos principales que fueron diferenciados con una $p<0.05$. Los dos grupos separaron por un lado una combinación de estaciones de la ZBL y ZBSL los cuales presentaron en común vegetación acuática y valores mayores en T, pH y CO_3 , y menores en MO, por el otro, las estaciones de la ZBP que tuvieron diferencias con ambas ZBs con menor T, pH y CO_3 , pero con mayor contenido de MO. Por otro lado, las estaciones Z4 y Z7 fueron

distintas a las demás, la primera se caracterizó por tener el menor potencial redox del estudio mientras que la segunda el mayor (Fig. 6).

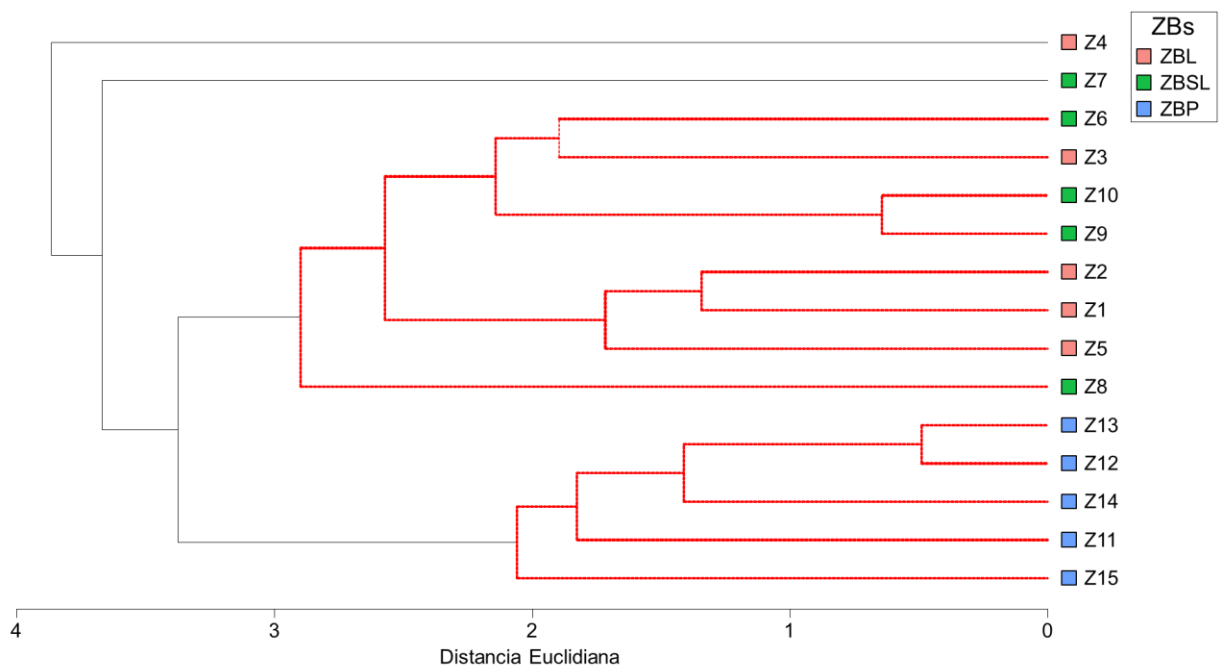


Figura 6. Dendrograma de las distancias euclidianas y grupos diferenciados estadísticamente de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en los parámetros fisicoquímicos de agua y sedimento estandarizados. Las líneas rojas representan los grupos generados por la prueba SIMPROF ($p < 0.05$)

El ACP de los parámetros fisicoquímicos de las estaciones de muestreo generó 5 componentes principales (CP) que explicaron el 96.6 % de la varianza, el CP1 el 46.6 % mientras que CP2 el 25.1 %, el resto de CP explicaron 24.8% de la varianza. Las variables con mayor relevancia fueron pH (-0.535), T (-0.451) y OD (-0.444) en el CP1 y el potencial redox (0.679), vegetación acuática (0.401) y CO_3 (0.357) en el CP2 (Tabla 4).

Tabla 4. Vectores eigen del ACP aplicado los parámetros fisicoquímicos estandarizados en los sitios de muestreo del lago Agua Tinta, con el porcentaje de varianza explicada por cada componente.

Variable	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
T	-0.451	-0.335	0.314	0.274	0.404
OD	-0.444	0.151	0.445	0.051	0.189
pH	-0.535	0.317	0.188	-0.214	-0.511
Potencial Redox	0.270	0.679	0.209	-0.323	0.443
CO₃	0.206	0.357	-0.498	0.492	0.390
MO	0.407	0.122	0.516	0.670	-0.270
Vegetación	-0.183	0.401	-0.202	0.286	-0.345
% Varianza acumulada	46.6	71.8	84.9	90.9	96.6

El diagrama de ordenación del ACP (Fig. 6) para los parámetros fisicoquímicos de las estaciones mostró una clara diferenciación en la ordenación de la ZBP (a excepción de Z6) de la ZBL y ZBSL, la cual es correspondiente a la prueba SIMPROF. Se observa una mayor asociación de T, OD, pH y CO₃ con las estaciones de la ZBL, mientras que la vegetación acuática, potencial redox y CO₃ se asocian con las de la ZBSL, mientras que la ZBP tiene asociada la MO en su ordenación. Por otro lado, se muestra una dispersión similar de las estaciones con base en los parámetros ambientales (Fig. 7).

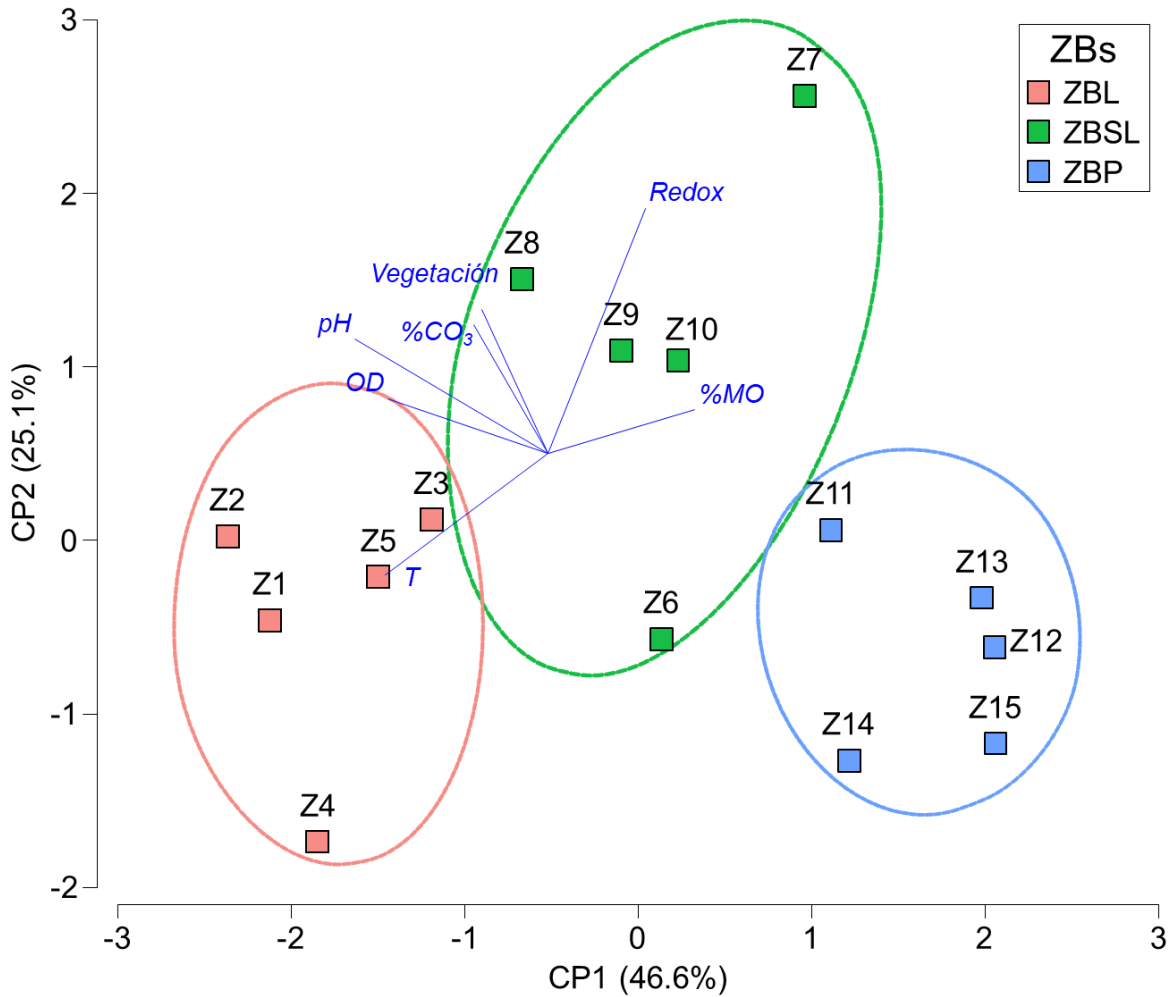


Figura 7. Resultado del ACP en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en parámetros fisicoquímicos estandarizados de agua y sedimento.

La prueba PERMDISP usada para determinar las diferencias de dispersión de las estaciones de muestreo de cada ZBs no mostró diferencias estadísticamente significativas en la variación de las estaciones de muestreo de la ZBL, ZBSL y ZBP con base en los parámetros fisicoquímicos del agua y sedimento ($F=0.56$, $p= 0.66$).

Macroinvertebrados bentónicos

Riqueza y composición entre las ZBs

Agua Tinta tuvo una riqueza taxonómica (S) total de 35 taxones pertenecientes a 4 phyla, 8 clases, 7 órdenes, 9 familias y 14 géneros (Tabla 5). El promedio general de taxones fue de 6 ± 8 . Se encontraron un total 22 taxones en la ZBL (5 ± 2), 19 taxones en la ZBSL (6 ± 3) y 13 taxones en la ZBP (3 ± 1). Los taxones encontrados en este estudio, a pesar de estar en diferentes categorías taxonómicas, fueron considerados con la misma importancia debido a que la identificación se realizó hasta el nivel más bajo posible. El ANOVA para la S total entre ZBs presentó diferencias significativas ($F=5.49$; $p=0.007$); las cuales fueron encontradas entre la ZBSL y la ZBP ($p=0.005$).

Tabla 5. Listado taxonómico de los MIB registrados en cada una de las ZBs del lago Agua Tinta. [S = riqueza taxonómica promedio, (X) = presencia, (-) = ausencia].

	Phyla	Clase	Orden	Familia	Género	ZBL	ZBSL	ZBP
1	Nematoda					-	X	-
2	Mollusca	Bivalvia				X	X	-
3		Gastropoda		Planorbidae		-	X	-
4				Planorbidae	<i>Gyriulus</i>	-	X	-
5	Annelida	Hirudinea				X	-	-
6		Clitellata (subclase Oligochaeta)				X	X	X
7			Tubificida	Naididae		X	-	X
8			Enchytraeida	Enchytraeidae		X	-	-
9	Arthropoda	Arachnida (subclase Acari)				X	X	-
10		Ostracoda				X	X	-
11		Malacostraca	Amphipoda			X	X	-
12		Malacostraca	Amphipoda	Hadziidae		X	-	-
13		Malacostraca	Amphipoda	Hyalellidae	<i>Hyallela</i>	X	X	X
14		Insecta	Megaloptera			-	X	-
15			Hemiptera			-	-	X
16			Ephemeroptera			X	-	-
17			Trichoptera			X	X	X
18			Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Mayatrichia</i>	X	-	-
19			Diptera	Chironomidae		X	X	X
20				Chironomidae (Subfamilia Chironominae)		X	X	X
21					Chironomiini (tribu)	X	-	-
22					<i>Constempellina</i>	-	-	X
23					<i>Stempellina</i>	-	-	X

24		Tanytarsini (tribu)	-	-	X
25		<i>Zavrelia</i>	-	-	X
26		Chironomidae (Subfamilia Tanypodinae)	X	-	X
27		<i>Hudsonimyia</i>	-	-	X
28		Ceratopogonidae	X	X	-
29		<i>Probezzia</i>	X	X	-
30		<i>Culicoides</i>	X	X	-
31		<i>Bezzia</i>	X	-	-
32		<i>Monohelea</i>	-	X	-
33		<i>Stilobezzia</i>	-	X	-
34		<i>Sphaeromias</i>	-	X	-
35		Chaoboridae <i>Chaoborus</i>	-	-	X
		TOTAL	22	19	13
		S (X ± d.e)	5 ± 2	6 ± 3	3 ± 1
		Min - max	4-5	2-9	1-3

En el caso de la composición taxonómica, los taxones registrados en todas las ZBs fueron: Oligochaeta, Trichoptera, Chironomidae, Chironominae y *Hyaella*. Los taxones exclusivos de la ZBL fueron: Hirudinea, Enchytraeidae, Hadzidae, Ephemeroptera, Chironomini, *Mayatruchia*, *Stempellina* y *Bezzia*. Por otro lado, en la ZBSL presentó como taxones exclusivos a Megaloptera, Planorbidae, *Gyriulus*, *Monohelea* y *Stilobezzia*. Finalmente, la ZBP presentó como taxones no compartidos con las demás ZBs a Hemiptera, Tanitarsini, *Chaoborus*, *Constempellina*, *Zavrelia*, *Stempellina* y *Hudsonimyia* (Tabla 5).

Por otro lado, varios taxones fueron compartidos entre las ZBs. Entre la ZBL y ZBSL se encuentran: Nematoda, Acari, Bivalvia, Amphipoda, Ostracoda, Ceratopogoninae, Chironominae, *Probezzia* y *Culicoides*. Entre la ZBL y ZBP tuvieron en común la presencia de Naididae y Tanypodinae. Por su parte la ZBSL y ZBP no presentaron organismos en común (Tabla 5).

Riqueza y composición taxonómica dentro de cada ZBs

En cuanto a la riqueza taxonómica dentro de las ZBs, la ZBL fluctuó entre 5±3 en la estación Z3 y 4±3 en la estación Z1. Por su parte la ZBS presentó la riqueza mayor en Z8 con 9±3 y la menor en Z7 con 2±1. En la ZBP la riqueza mayor fue registrada en Z11 y Z12 con 4±2, mientras que la menor tuvo lugar en Z13 con 1±1 (Tabla 6).

Todas las estaciones de muestreo dentro de la ZBL tuvieron en común a Ostracoda y Trichoptera, todas las estaciones registraron taxones exclusivos, como es el caso de: Ephemeroptera en Z1; Nematoda y Amphipoda en Z2; *Mayatrichia* en Z3; Hirudinea, Naididae, Enchytraeidae y *Bezzia* en Z4; y Chirononimi en Z5 (Tabla 6).

En la ZBSL los taxones Nematoda, Amphipoda y Trichoptera estuvieron presentes en todas las estaciones de muestreo, por otra parte, algunos taxones fueron exclusivos de ciertas estaciones, Chironominae y *Sphaeromias* en Z6; Planorbidae, *Gyriulus*, *Bezzia*, *Monohelea* y *Stilobezzia* en Z8; y Megaloptera y *Hyaella* en Z10.

Finalmente, la ZBP presentó *Chaoborus* en todas sus estaciones y, al igual que en las otras ZBP, algunas estaciones tuvieron taxones exclusivos como es el caso de Chironominae en Z11; *Hyaella* y *Stempellina* en Z12; *Hudsonimyia* en Z14; y Hemiptera en Z15 (Tabla 6).

El ANOVA realizado entre las estaciones de muestreo de las ZBs no mostró diferencias estadísticamente significativas en la ZBL ($F=0.10$, $p=0.98$) ni en la ZBP ($F=3.02$, $p=0.07$). Por otra parte, la ZBSL si presentó diferencias estadísticas entre estaciones ($F=7.05$, $p=0.006$), estas diferencias fueron solo entre las estaciones Z7 con Z8 ($p=0.005$) y Z7 con Z10 ($p=0.03$).

Tabla 6. Listado taxonómico de los MIB registrados en las estaciones (Z) dentro de cada ZBs del lago Agua Tinta. [S = riqueza taxonómica, (X) = presencia, (-) = ausencia].

Taxón	ZBL					ZBSL					ZBP				
	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12	Z13	Z14	Z15
Nematoda	-	X	-	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-
Bivalvia	X	X	X	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-
Planorbidae	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gyriulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
Hirudinea	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X
Naididae	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-
Enchytraeidae	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Acari	-	X	X	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-
Ostracoda	X	X	X	X	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Amphipoda	-	X	-	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-
Hadziidae	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyaella</i>	X	X	-	X	X	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-
Megaloptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-

Hemiptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Ephemeroptera	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Trichoptera	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-
<i>Mayatrichia</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaoborus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X
Chironomidae	X	X	X	X	-	X	-	X	X	X	-	-	-	-	X
Chironominae	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-
Chironomini	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Constempellina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-
<i>Stempellina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
Tanytarsini	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-
<i>Zavrelia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-
Tanypodinae	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-
<i>Hudsonimyia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
Ceratopogoninae	-	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-
<i>Probezzia</i>	X	-	X	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Culicoides</i>	-	-	X	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bezzia</i>	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monohelea</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stilobezzia</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sphaeromyias</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S (X ± d.e)	4±3	5±2	5±3	5±1	4±4	5±3	2±1	9±3	5±1	8±1	4±2	4±2	1±1	3±1	3±1
Min-max	1-6	4-7	3-8	4-6	1-9	2-7	1-4	7-12	5-6	7-8	3-6	3-6	1-2	2-4	2-3

Abundancia entre ZBs

Se encontraron un total de 990 organismos. De éstos, los más abundantes fueron *Constempellina* (171 ind. 17.3%), *Oligochaeta* (149 ind. 15.1%), *Trichoptera* (117 ind. 11.8%), *Bivalvia* (92 ind. 9.3%) y *Chaoborus* (80 ind, 8.1%) el resto de los taxones contribuyó con el 38.5% (381 ind.) pero en lo individual ningún taxon superó los 62 ind, 6.2% (Tabla 7).

La mayor abundancia de organismos fue encontrada en la ZBSL (392 ind. 39.6%) seguida de la ZBP (346 ind. 34.9%) y por último la ZBL (252 ind. 25.5%) (Tabla 7).

En la ZBL se encontró una abundancia mayor de *Trichoptera* (54 ind.), *Oligochaeta* (49 ind.) y *Bivalvia* (38 ind.). En la ZBSL las abundancias mayores fueron representadas por *Oligochaeta* (64 ind.), *Trichoptera* (63 ind.) y *Bivalvia* (54 ind.). Por último, en la ZBP la abundancia mayor fue de *Constempellina* (171 ind.), *Chaoborus* (80 ind.) y *Oligochaeta* (36 ind.) (Tabla 7).

Tabla 7. Abundancia absoluta (A) y relativa (%) de MIB en cada una de las ZBs del lago Agua Tinta.

Taxón	Total		ZBL		ZBSL		ZBP	
	A	%	A	%	A	%	A	%
<i>Constempellina</i>	171	17.3	0	0.0	0	0.0	171	49.4
Oligochaeta	149	15.1	49	19.4	64	16.3	36	10.4
Trichoptera	117	11.8	54	21.4	63	16.1	0	0.0
Bivalvia	92	9.3	38	15.1	54	13.8	0	0.0
<i>Chaoborus</i>	80	8.1	0	0.0	0	0.0	80	23.1
Chironomidae	62	6.3	16	6.3	45	11.5	1	0.3
Ostracoda	59	6.0	18	7.1	41	10.5	0	0.0
Amphipoda	41	4.1	1	0.4	40	10.2	0	0.0
Chironominae	29	2.9	9	3.6	4	1.0	16	4.6
Acari	27	2.7	6	2.4	21	5.4	0	0.0
Nematoda	26	2.6	8	3.2	18	4.6	0	0.0
Ceratopogoninae	19	1.9	7	2.8	12	3.1	0	0.0
<i>Hyalella</i>	18	1.8	13	5.2	2	0.5	3	0.9
<i>Culicoides</i>	17	1.7	8	3.2	9	2.3	0	0.0
<i>Probezzia</i>	13	1.3	4	1.6	9	2.3	0	0.0
<i>Zavrelia</i>	11	1.1	0	0.0	0	0.0	11	3.2
Tanypodinae	10	1.0	2	0.8	0	0.0	8	2.3
<i>Stempellina</i>	8	0.8	0	0.0	0	0.0	8	2.3
Tanytarsini	7	0.7	0	0.0	0	0.0	7	2.0
Naididae	6	0.6	3	1.2	0	0.0	3	0.9
Hadziidae	6	0.6	6	2.4	0	0.0	0	0.0
Enchytraeidae	3	0.3	3	1.2	0	0.0	0	0.0
Planorbidae	2	0.2	0	0.0	2	0.5	0	0.0
<i>Gyriulus</i>	2	0.2	0	0.0	2	0.5	0	0.0
<i>Stilobezzia</i>	2	0.2	0	0.0	2	0.5	0	0.0
<i>Sphaeromias</i>	2	0.2	0	0.0	2	0.5	0	0.0
Hirudineo	2	0.2	2	0.8	0	0.0	0	0.0
<i>Mayatrichia</i>	2	0.2	2	0.8	0	0.0	0	0.0
Hemiptero	1	0.1	0	0.0	0	0.0	1	0.3
<i>Hudsonimyia</i>	1	0.1	0	0.0	0	0.0	1	0.3
Megaloptero	1	0.1	0	0.0	1	0.3	0	0.0
<i>Monohalea</i>	1	0.1	0	0.0	1	0.3	0	0.0
Ephemeroptera	1	0.1	1	0.4	0	0.0	0	0.0
Chironomini	1	0.1	1	0.4	0	0.0	0	0.0
<i>Bezzia</i>	1	0.1	1	0.4	0	0.0	0	0.0
Total	990	100	252	25.5	392	39.6	346	34.9

Abundancia dentro de las ZBs

Las abundancias variaron en las distintas estaciones (Z) de muestreo. Para la ZBL la abundancia mayor se encontró en Z1 (76 ind, 30.2%) y la menor en Z4 (29 ind, 11.5%). Por otro lado, los organismos con mayor abundancia fueron distintos entre las diferentes estaciones, en Z1 las abundancias mayores fueron representadas por Bivalvia (35 ind) Trichoptera (26 ind); en Z2 por Oligochaeta (43 ind) y Trichoptera (12 ind); Z3 por Ostracoda (9 ind) y Chironomidae (8 ind); en Z4 por *Hyalella* (7 ind); y en Z5 por Trichoptera (12) y Chironominae (7 ind) (Tabla 8).

La ZBSL presentó su abundancia mayor en Z8 (140 ind, 35.7%) y la menor en Z7 (29 ind, 7.4%). Al igual que en la ZBL los MIB con abundancias mayores fueron distintos entre las estaciones de la ZBSL. En Z6 estuvieron representadas por Oligochaeta (30 ind) y Trichoptera (12 ind); en Z7 por Bivalvia (20 ind); en Z8 por Ostracoda (31 ind), Trichoptera (21 ind), Acari (20 ind), Chironomidae (17 ind) y Amphipoda (15 ind); en Z9 por Oligochaeta (20 ind) y Chironomidae (12 ind); y en Z10 por Bivalvia (20 ind), Trichoptera (19 ind) y Chironomidae (13 ind) (Tabla 8).

Por último, en la ZBP la abundancia mayor tuvo lugar en Z11 (199 ind, 57.5%) y la menor en Z13 (19 ind, 5.5%). Los MIB con abundancias mayores en Z11 fueron *Constempellina* (140 ind) y *Chaoborus* (23 ind); en Z12 *Constempellina* (30 ind) y *Zavrelia* (9 ind); en Z13 *Chaoborus* (17 ind); en Z14 Oligochaeta (11 ind) y Tanitarsini (5 ind); y en Z15 *Chaoborus* (31 ind) y Oligochaeta (7 ind) (Tabla 8).

Tabla 8. Abundancia de MIB las estaciones de muestreo de las ZBs en Agua Tinta. [ATT = abundancia total por taxón].

Taxón	ZBL					ZBSL					ZBP					ATT
	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12	Z13	Z14	Z15	
<i>Constempellina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	140	30	1	0	0	171
Oligochaeta	4	43	0	0	2	30	0	6	20	8	16	2	0	11	7	149
Trichoptera	26	12	1	3	12	12	4	21	7	19	0	0	0	0	0	117
Bivalvia	35	1	2	0	0	0	20	5	9	20	0	0	0	0	0	92
<i>Chaoborus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	7	17	2	31	80
Chironomidae	4	3	8	1	0	3	0	17	12	13	0	0	0	0	1	62
Ostracoda	2	2	9	3	2	0	0	31	1	9	0	0	0	0	0	59
Amphipoda	0	1	0	0	0	9	3	15	8	5	0	0	0	0	0	41
Chironominae	0	0	0	2	7	4	0	0	0	0	16	0	0	0	0	29
Acari	0	1	5	0	0	0	0	20	0	1	0	0	0	0	0	27
Nematoda	0	8	0	0	0	7	1	8	1	1	0	0	0	0	0	26

Ceratopogoninae	0	2	4	1	0	2	1	0	2	7	0	0	0	0	0	19
<i>Hyalella</i>	2	1	0	7	3	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	18
<i>Culicoides</i>	0	0	5	2	1	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	17
<i>Probezzia</i>	1	0	1	0	2	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	13
<i>Zavrelia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	2	0	11
Tanypodinae	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	4	0	3	0	10
<i>Stempellina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	8
Tanytarsini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	5	0	7
Naididae	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	6
Hadziidae	1	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Enchytraeidae	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Planorbidae	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Hirudinea	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Gyriulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Mayatrichia</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stilobezzia</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Sphaeromias</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hemiptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Megaloptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Ephemeroptera	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Chironomini	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hudsonimyia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Bezzia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Monohelea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	76	74	38	29	35	77	29	140	60	86	199	64	19	24	40	990
Abundancia relativa por ZBs (%)	30.2	29.4	15.1	11.5	13.9	19.6	7.4	35.7	15.3	21.9	57.5	18.5	5.5	6.9	11.6	

Densidad entre ZBs

La densidad total promedio del lago Agua Tinta fue de 978 ± 1005 ind/m². Los taxones con mayor densidad en las ZBs fueron *Constempellina* (17.3%), *Oligochaeta* (15.1%) y Trichoptera (11.8 %). Las densidades totales en cada una de las ZBs fueron de 747 ± 654 ind/m² en la ZBL, de 1161 ± 830 ind/m² en la ZBSL y de 1025 ± 1401 ind/m² en la ZBP (Fig. 8).

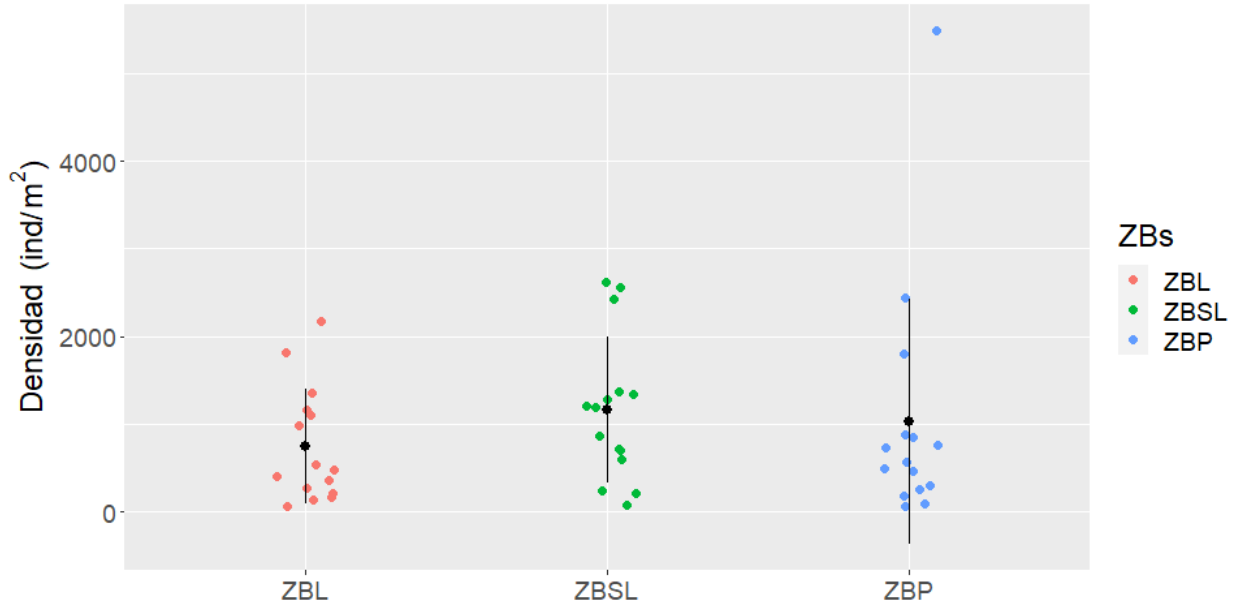


Figura 8. Valores de densidades totales de MIB ($X \pm d.e.$) en las ZBs Agua Tinta.

Las densidades de MIB variaron entre las distintas ZBs. En la ZBL los taxones con mayor aporte a la densidad fueron Trichoptera, Oligochaeta y Bivalvia los cuales contribuyeron con 56% de la densidad para la zona (Fig. 9). En la ZBSL las mayores contribuciones fueron de Oligochaeta, Trichoptera, Bivalvia, Chironomidae, Ostracoda y Amphipoda los cuales aportaron 78.3% de la densidad para la zona (Fig. 9). La ZBP tuvo los mayores aportes en la densidad a *Constempellina*, *Chaoborus* y Oligochaeta los cuales contribuyeron con 82.9% de la densidad para la zona (Fig. 9).

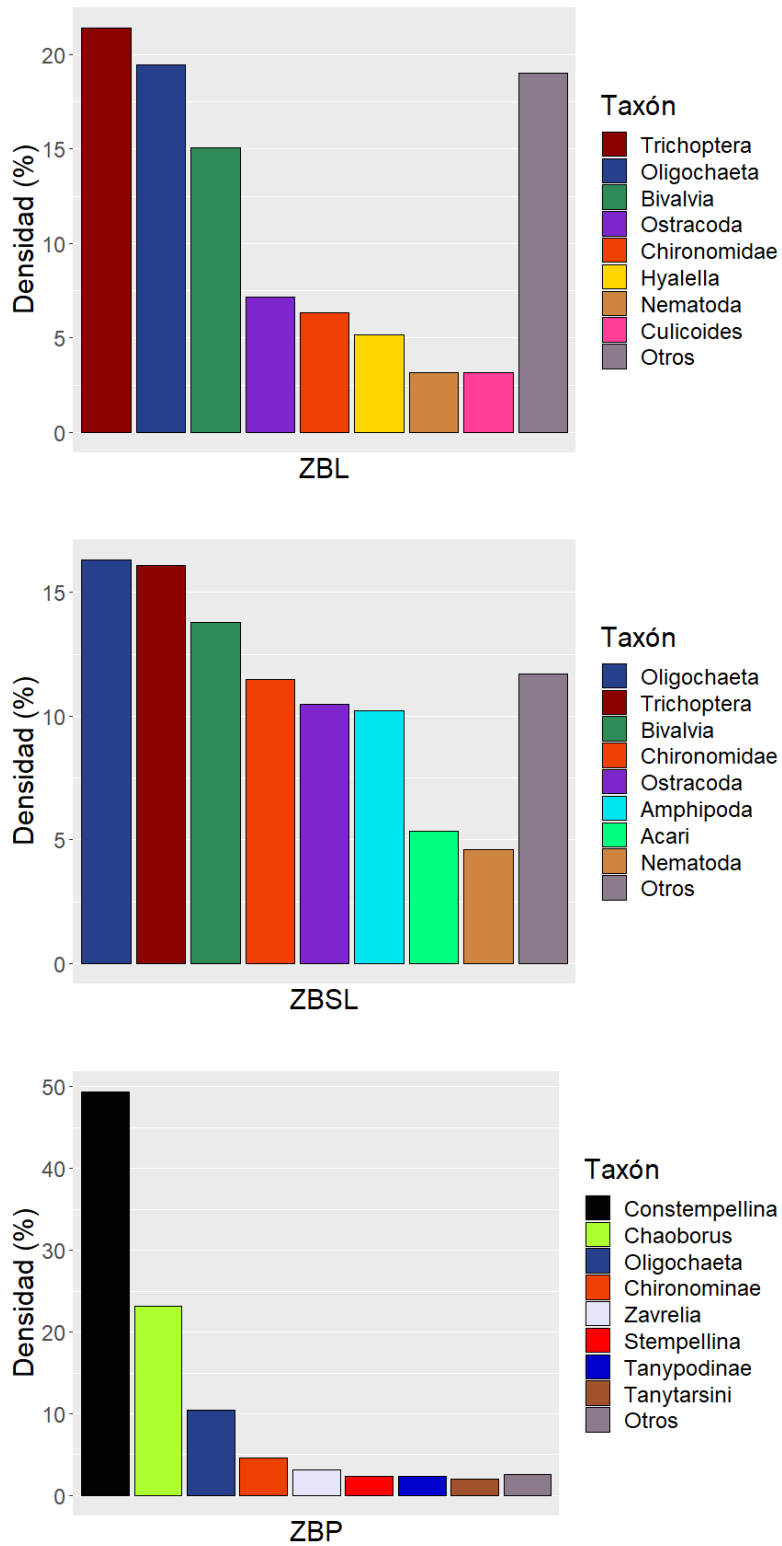


Figura 9. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB para la ZBL, la ZBSL y la ZBP.

El PERMANOVA realizado con las densidades transformadas $[\log_{10}(1+X)]$ de las ZBs mostró diferencias estadísticamente significativas de manera general entre las ZBs (Pseudo-F=9.51, $p < 0.001$). De manera individual el estadístico mostró diferencias entre

la ZBL con la ZBSL ($p=0.003$) y entre la ZBL y la ZBP ($p<0.001$), asimismo, la ZBSL fue distinta a la ZBP ($p<0.001$).

Densidad dentro de ZBs

La densidad total en la ZBL fue mayor en Z1 con 1126 ± 986 ind/m² y menor en Z4 con 430 ± 143 ind/m². En Z1 la mayor densidad taxonómica de MIB fue debida a Bivalvia con 46.1% y la menor a Ephemeroptera, Hadziidae y *Probezzia* con 1.3% en cada uno; en Z2 la mayor fue por Oligochaeta con 58.1% y la menor por Bivalvia, Amphipoda, Acari y *Hyaella* con 1.3% cada uno; en Z3 la mayor fue por Ostracoda con 23.7% y la menor por Trichoptera, Tanypodinae y *Probezzia* con 2.6% cada uno; en Z4 la mayor fue por *Hyaella* con 24.1% y la menor por Hadziidae, Chironomidae, Ceratopogoninae y *Bezzia* con 3.5% cada uno; y en Z5 la mayor fue por Trichoptera con 34.3% y la menor por Tanypodinae, Chironomini y *Culicoides* con 2.9% en cada uno (Tabla 9; Fig. 10).

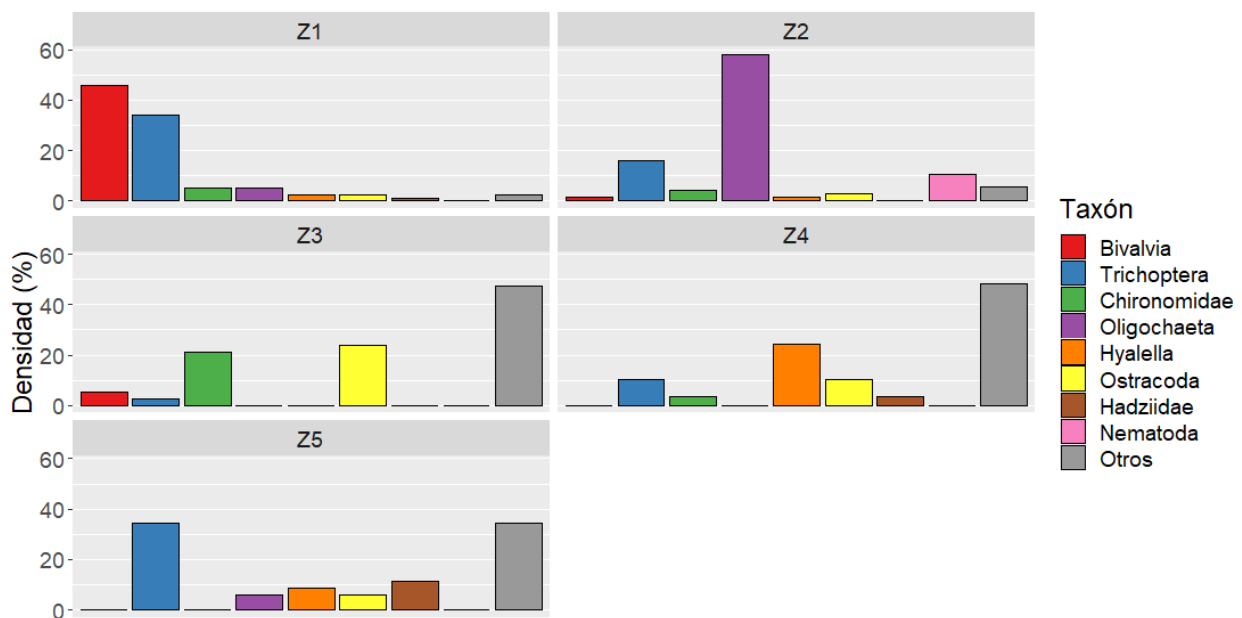


Figura 10. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB en las estaciones de la ZBL.

En la ZBSL la densidad mayor fue encontrada en Z8 con 2074 ± 760 ind/m² y la menor en Z7 con 430 ± 359 ind/m². Las densidad mayor en Z6 tuvo lugar en Oligochaeta que aportó el 39% y la menores fueron por Ceratopogoninae y *Sphaeromias*, ambos con 2.6%; en Z7 la mayor fue por Bivalvia con 69% y la menores por Nematoda y

Ceratopogoninae con 3.5% en ambas; en Z8 la mayor fue por Ostracoda con 22.1% y la menores por *Probezzia* y *Monohalea* ambas con 0.7%; en Z9 la mayor fue por Oligochaeta con 33.3% y la menores por Nematoda y Ostracoda con 1.7% en ambos; y en Z10 la mayor fue por Bivalvia con 23.3% y las menores por Nematoda, Acari y Megaloptera, todos con 1.2% (Tabla 9; Fig. 11).

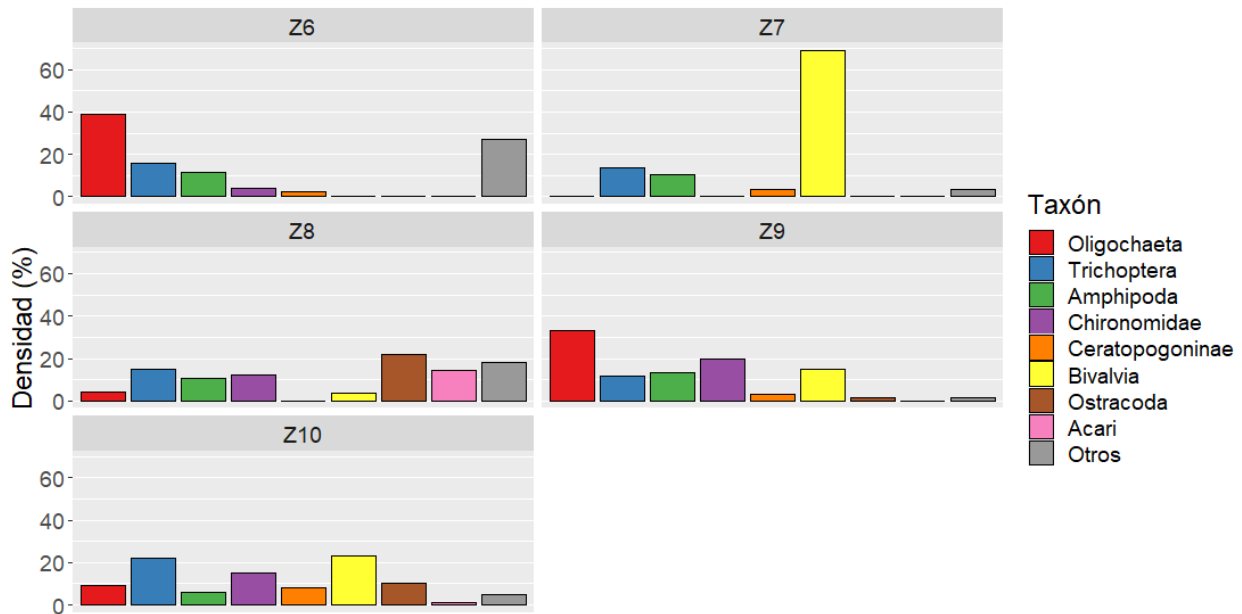


Figura 11. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB en las estaciones de la ZBSL.

Por último, en la ZBP la densidad mayor tuvo lugar en Z11 con 2948 ± 2352 ind/m² y la menor en Z13 con 281 ± 373 ind/m². Las densidad mayor en Z11 fue debida a *Constempellina* con 70.4% y las menores por Tanypodinae y Naididae, ambas con 0.5% de la densidad de la estación; en Z12 la mayor fue por *Constempellina* con 46.9% y la menor por Oligochaeta con 3.1%; en Z13 la mayor fue por *Chaoborus* con 89.5% y la menor por Naididae y *Constempellina* ambas con 5.3%; en Z14 la mayor fue por Oligochaeta con 45.8% y la menor por *Hudsonimyia* con 4.2%; y en Z15 la mayor fue por *Chaoborus* 77.5% y las menores por Chironomidae y Hemiptera ambos con 2.5% (Tabla 9; Fig.12).

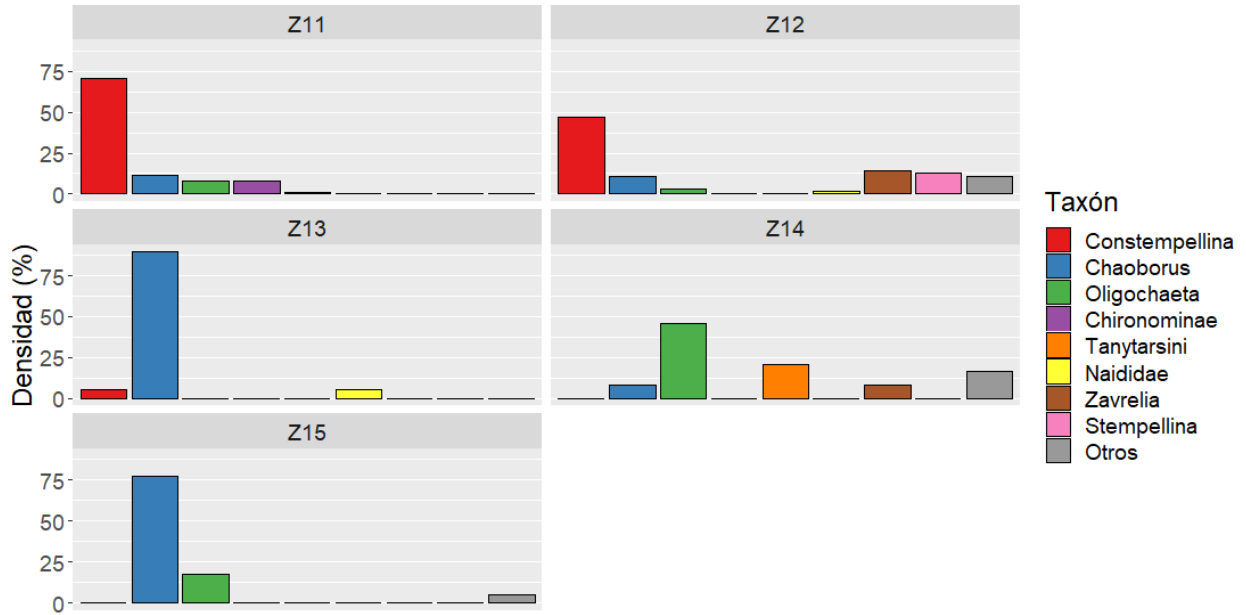


Figura 12. Densidades relativas (%) de los taxones principales de MIB en las estaciones de la ZBP.

Un PERMANOVA permitió determinar las diferencias de densidad de las estaciones dentro de las ZBs. El análisis mostró diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones de ZBL (Pseudo-F=1.95, $p=0.009$), individualmente las diferencias significativas se encontraron entre Z1 y Z3 [$p(\text{MC})=0.04$]. Por su parte, la ZBSL registró diferencias entre las estaciones de muestreo (Pseudo-F=4.63, $p<0.001$), las cuales fueron encontradas en Z7 con Z6 [$p(\text{MC})=0.03$], Z7 con Z8 [$p(\text{MC})=0.01$], Z7 con Z9 [$p(\text{MC})=0.03$] y Z7 con Z10 [$p(\text{MC})=0.03$], asimismo, Z8 fue diferente a Z9 [$p(\text{MC})=0.03$] y Z8 con Z10 [$p(\text{MC})=0.03$]. Para la ZBP, el PERMANOVA no mostró diferencias estadísticamente significativas entre sus estaciones (Pseudo-F=1.77, $p=0.08$).

Tabla 9. Densidad total ($X \pm d.e.$) de MIB en las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta. TDM= Taxón con densidad mayor en la estación.

ZBs	Estación	Densidad (ind/m ²)	TDM	%
ZBL	Z1	1126 ± 986	Bivalvia	46.1
	Z2	1096 ± 733	Oligochaeta	58.1
	Z3	563 ± 530	Ostracoda	23.7
	Z4	430 ± 143	<i>Hyalella</i>	24.1
	Z5	519 ± 709	Trichoptera	34.3
ZBSL	Z6	1141 ± 1320	Oligochaeta	39.0
	Z7	430 ± 359	Bivalvia	69.0
	Z8	2074 ± 760	Ostracoda	22.1
	Z9	889 ± 429	Oligochaeta	33.3
	Z10	1274 ± 68	Bivalvia	23.3
ZBP	Z11	2948 ± 2352	<i>Constempellina</i>	70.4
	Z12	948 ± 760	<i>Constempellina</i>	46.9
	Z13	281 ± 373	<i>Chaoborus</i>	89.5
	Z14	356 ± 118	Oligochaeta	45.8
	Z15	362 ± 593	<i>Chaoborus</i>	77.5

Diversidad alfa entre ZBs

La H' promedio en las ZBs fue de 1.08 ± 0.60 , con la mayor en la ZBSL (1.40 ± 0.60) y la menor en ZBP (0.67 ± 0.36). Por su parte, H_{max} tuvo un promedio general de 1.34 ± 0.66 , con una fluctuación de 1.60 ± 0.67 en la ZBSL y 1.00 ± 0.53 en la ZBP. La J' tuvo un promedio global de 0.73 ± 0.28 , fue mayor en la ZBSL 0.86 ± 0.09 y menor en la ZBP 0.68 ± 0.21 . Finalmente, 1D tuvo un valor global de 3.46 ± 1.92 , la ZBSL tuvo el valor de 1D mayor con 4.6 ± 2.17 y el menor fue encontrado en la ZBP con 2.06 ± 0.69 (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de los índices H' , H_{max} , J' y 1D ($X \pm d.e.$) de las comunidades de MIB de las ZBs del lago Agua Tinta.

ZBs	H'	H_{max}	J'	1D
ZBL	1.18 ± 0.57	1.40 ± 0.67	0.85 ± 0.14	3.71 ± 1.69
ZBSL	1.40 ± 0.60	1.60 ± 0.67	0.86 ± 0.09	4.60 ± 2.17
ZBP	0.67 ± 0.36	1.00 ± 0.53	0.68 ± 0.21	2.06 ± 0.69
Promedio general	1.08 ± 0.60	1.34 ± 0.66	0.73 ± 0.28	3.46 ± 1.92

La prueba realizada para los índices de diversidad (a excepción de 1D) fue KW debido a que no se cumplieron los supuestos del ANOVA. El KW realizado para H' dio como resultado diferencias estadísticamente significativas entre las ZBs ($\chi^2 = 13.87$, $p < 0.001$),

individualmente la ZBP fue diferente a la ZBL ($p=0.004$) y ZBSL ($p=0.004$) (Fig. 12). Para Hmax el KW mostró diferencias estadísticas entre las ZBs ($\chi^2= 8.88$, $p=0.01$), éstas fueron encontradas entre la ZBSL y ZBP ($p=0.02$) (Fig. 12). Por otra parte, J' también presentó diferencias entre las ZBs ($\chi^2= 6.86$, $p=0.03$), éstas fueron registradas entre la ZBSL y la ZBP ($p=0.04$) (Fig. 12). Finalmente, el 1D tuvo diferencias entre las ZBs ($F= 8.35$, $p<0.001$), las cuales se encontraron entre la ZBP con la ZBL ($p=0.02$) y la ZBP con la ZBSL ($p<0.001$) (Fig. 13).

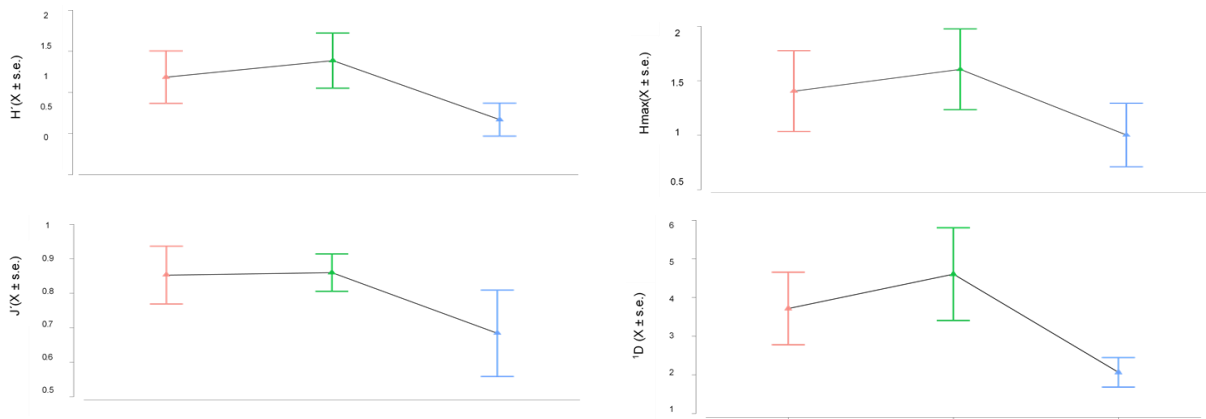


Figura 13. Variación de los índices de diversidad (H' , Hmax, J' y 1D) entre las ZBs. (ZBL= rojo, ZBSL= verde, ZBP = azul).

Diversidad alfa dentro de ZBs

La H' en la ZBL fluctuó entre 1.53 ± 0.18 en Z4 y 0.89 ± 0.83 en Z1. Por su parte, en la ZBSL tuvo su valor mayor en Z8 con 1.99 ± 0.14 y el menor en Z7 0.53 ± 0.55 . Finalmente, en la ZBP la H' mayor tuvo lugar en Z12 con 0.97 ± 0.27 y la menor en Z13 con 0.08 ± 0.13 (Tabla 11).

Por su parte, Hmax en la ZBL fue mayor en Z4 con 1.66 ± 0.23 y menor en Z5 con 1.10 ± 1.10 . La ZBSL fluctuó entre 0.69 ± 0.69 en Z7 y 2.21 ± 0.27 en Z8. Por último, la ZBP tuvo la Hmax mayor en Z14 con 1.06 ± 0.35 y la menor en Z13 con 0.23 ± 0.40 (Tabla 11).

La J' en la ZBL fue mayor en Z3 con 0.93 ± 0.06 y Z4 0.93 ± 0.04 , por otro lado, fue menor en Z1 con 0.50 ± 0.46 . Para la ZBSL, la J' fue mayor en Z6 con 0.90 ± 0.10 y Z8 con 0.90 ± 0.05 , la menor J' se encontró en Z7 con 0.50 ± 0.44 . Finalmente, en la ZBP la J' tuvo lugar en Z14 con 0.87 ± 0.13 y la menor en Z13 con 0.11 ± 0.19 (Tabla 11).

Por otro lado, la 1D en la ZBL fue mayor en Z4 con 4.66 ± 0.79 y menor en Z1 con 2.98 ± 2.09 . Para la ZBSL fue mayor en Z8 con 7.34 ± 1.02 y menor en Z7 con 1.88 ± 1.01 . Por último, en la ZBP fue mayor en Z12 con 2.71 ± 0.78 y menor en Z13 con 1.09 ± 0.15 (Tabla 11).

Tabla 11. Valores de los índices H' , H_{max} , J' y 1D ($X \pm d.e.$) de las comunidades de MIB en las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta.

ZBs	Zona	H'	H_{max}	J'	1D
ZBL	Z1	0.89 ± 0.83	1.19 ± 1.03	0.50 ± 0.46	2.98 ± 2.09
	Z2	1.24 ± 0.33	1.65 ± 0.28	0.76 ± 0.18	3.59 ± 1.15
	Z3	1.32 ± 0.50	1.43 ± 0.57	0.93 ± 0.06	4.06 ± 2.17
	Z4	1.53 ± 0.18	1.66 ± 0.23	0.93 ± 0.04	4.66 ± 0.79
	Z5	0.94 ± 0.90	1.10 ± 1.10	0.88 ± 0.09	3.27 ± 2.53
ZBSL	Z6	1.23 ± 0.47	1.42 ± 0.65	0.90 ± 0.10	3.67 ± 1.49
	Z7	0.53 ± 0.55	0.69 ± 0.69	0.50 ± 0.44	1.88 ± 1.01
	Z8	1.99 ± 0.14	2.21 ± 0.27	0.90 ± 0.05	7.34 ± 1.02
	Z9	1.38 ± 0.30	1.67 ± 0.11	0.83 ± 0.16	4.11 ± 1.14
	Z10	1.79 ± 0.08	2.03 ± 0.08	0.88 ± 0.03	6.02 ± 0.49
ZBP	Z11	0.78 ± 0.09	1.43 ± 0.35	0.56 ± 0.11	2.19 ± 0.20
	Z12	0.97 ± 0.27	1.33 ± 0.40	0.73 ± 0.02	2.71 ± 0.78
	Z13	0.08 ± 0.13	0.23 ± 0.40	0.11 ± 0.19	1.09 ± 0.15
	Z14	0.89 ± 0.18	1.06 ± 0.35	0.87 ± 0.13	2.47 ± 0.42
	Z15	0.61 ± 0.15	0.96 ± 0.23	0.68 ± 0.30	1.86 ± 0.26

Al igual que la comparación entre las ZBs, los índices de diversidad fueron analizados con KW (a excepción de 1D). Para la H' , la ZBL no mostró diferencias entre las estaciones ($\chi^2= 2.18$, $p=0.70$). Por otro lado, en la ZBSL se encontraron diferencias significativas entre algunas estaciones ($\chi^2= 11.83$, $p=0.02$), éstas fueron encontradas entre Z8 y Z9 ($p=0.03$). En la ZBP también hubo diferencias entre algunas estaciones ($\chi^2= 9.91$, $p=0.04$), estas se encontraron entre Z12 y Z13 ($p=0.03$) (Fig.14a).

En el caso de Hmax no fueron encontradas diferencias significativas en las estaciones de la ZBL ($\chi^2= 0.74$, $p=0.94$). La ZBSL tuvo diferencias entre sus estaciones de muestreo ($\chi^2= 11.28$, $p=0.02$), las cuales se encontraron entre Z7 y Z8 ($p=0.03$). Por su parte, en la ZBP no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre sus estaciones ($\chi^2= 8.78$, $p=0.07$) (Fig. 14b).

Para J' no se encontraron diferencias entre las estaciones de la ZBL ($\chi^2= 3.63$, $p=0.45$) y ZBSL ($\chi^2= 5.97$, $p=0.20$). Por otro lado, si fueron detectadas diferencias entre las estaciones de la ZBP ($\chi^2= 10.46$, $p=0.03$), éstas se encontraron entre Z13 y Z14 ($p=0.03$) (Fig.14c). Finalmente, el ANOVA para la 1D no detectó diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones de la ZBL ($F= 0.27$, $p=0.61$), ZBSL ($F= 3.64$, $p=0.08$) y ZBP ($F= 0.49$, $p=0.50$) (Fig.14d).

Diversidad beta entre ZBs

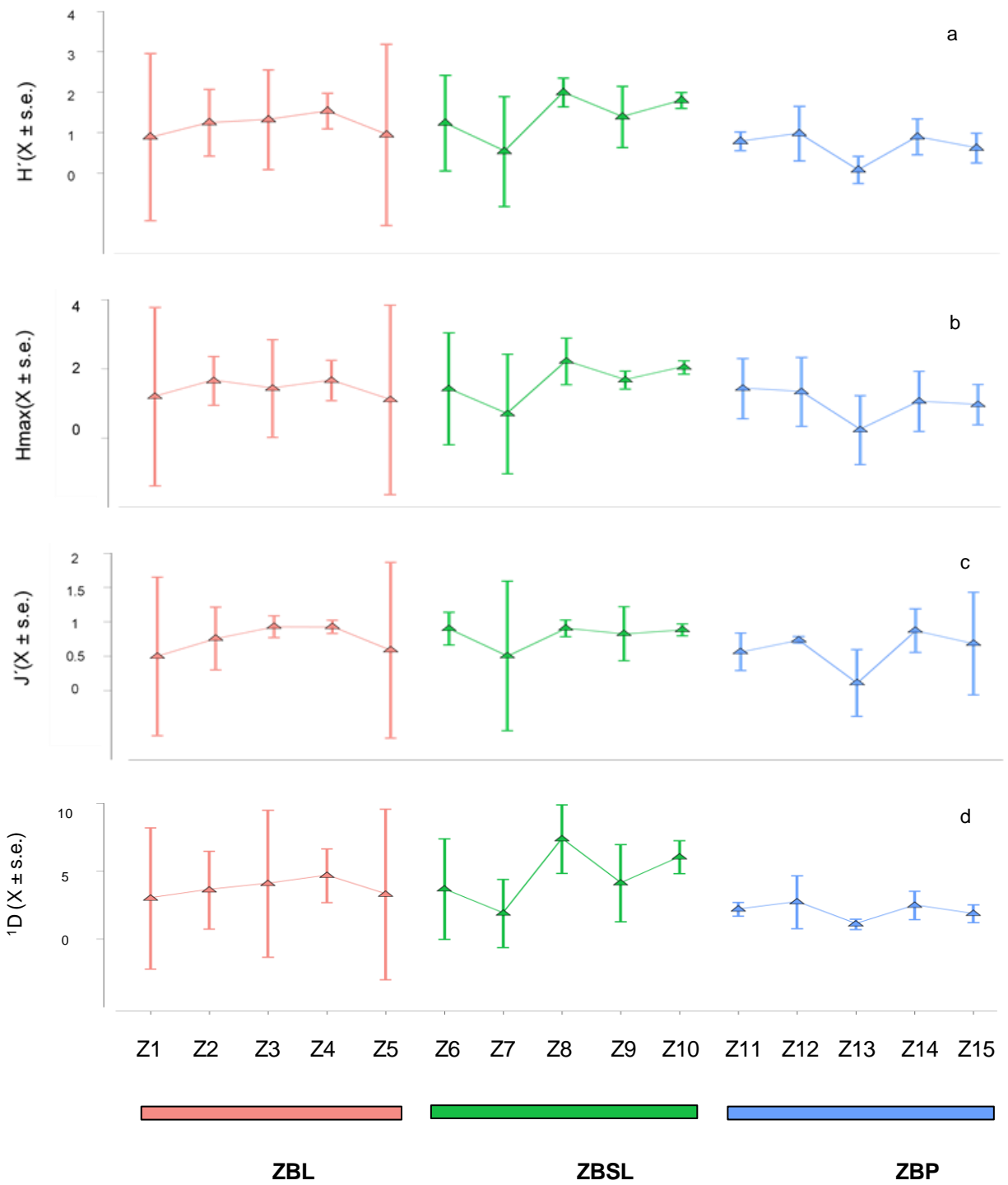


Figura 14. Variación de los índices de diversidad en las estaciones de muestreo dentro de cada ZBs. a= H' , b= H_{max} , c= J' y d= 1D .

La β_{cc} realizada para comparar las ZBs dio como resultado que la ZBL tiene una disimilitud de 53.6% con la ZBSL y de 79.3% con la ZBP. Por otro lado, la ZBSL tiene el 85.7% de disimilitud con la ZBP. De la disimilitud encontrada entre la ZBL y la ZBSL el 42.9% es debida al β_{-3} , mientras que el 10.7% es debida a β_{rich} . Por su parte, entre la ZBL y la ZBP la disimilitud debida a β_{-3} tuvo un valor de 48.3 %, mientras que la β_{rich} tuvo un valor de 31.0%. Finalmente, entre la ZBSL y ZBP el 64.3% de la disimilitud es debida a β_{-3} , mientras que el 21.4% es debida a β_{rich} (Tabla 12).

Por su parte. El valor de 1D permitió determinar las relaciones de diversidad entre las ZBs, debido a que es una función lineal a diferencia de los otros índices de diversidad alfa. Los resultados mostraron que la ZBL tiene el 80.5% de la diversidad que ZBSL, por otro lado, la ZBP tiene el 55.5% de la diversidad de la ZBL y el 59.5% de la ZBSL (Tabla 12).

Tabla 12. Valores de los índices de diversidad beta (β_{cc} , β_{-3} , β_{rich}) y proporción de diversidad de Jost (1D) de las comunidades de MIB entre las ZBs del lago Agua Tinta.

ZBs comparadas	β_{cc} (%)	β_{-3} (%)	β_{rich} (%)	$^1D_A/^1D_B$ (%)
ZBL-ZBSL	53.6	42.9	10.7	80.5
ZBL-ZBP	79.3	48.3	31.0	55.5
ZBSL-ZBP	85.7	69.3	21.4	59.5

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA con B_{cc} se registró la formación de dos grupos, por un lado, la ZBL y ZBSL que se unen con 36.6% de disimilitud y comparten un total de 12 taxones y por otro la ZBP que se separa con 70.4% de disimilitud y solo comparte seis taxones con la ZBL y cuatro con la ZBSL (Fig. 15).

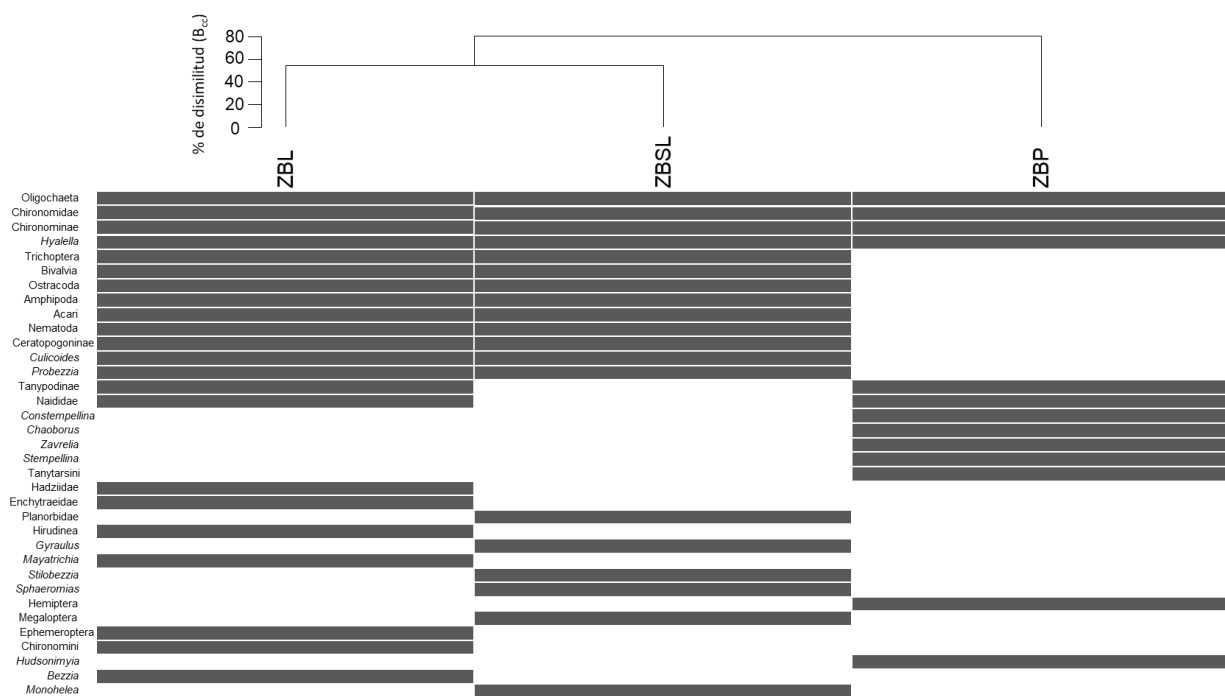


Figura 15. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las tres ZBs.

Diversidad beta dentro de ZBs

La β_{cc} realizada para comparar las estaciones de muestreo dentro de cada ZBs mostró que en la ZBL el mayor porcentaje de disimilitud entre estaciones fue de 70.6% y se encontró entre Z4 con Z2 y Z4 con Z3, mientras que la menor fue de 53.9% y tuvo lugar entre Z1 y Z2. Por otro lado, los mayores valores de β_{-3} fueron registrados entre Z3 y Z5 con 66.7%. mientras que la menor tuvo lugar en Z1 con Z2 y Z1 con Z5, ambas con 46.2%. Finalmente, la β_{rich} mayor para la ZBL fue encontrada entre Z1 y Z4 con 18.8%, mientras que la menor tuvo lugar entre Z1 y Z3 con 7.1% (Tabla 13).

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA con la similitud de B_{cc} generó un grupo con tres estaciones con un 53.8% de disimilitud (Z1, Z2 y Z5) de la ZBL, las cuales compartieron entre ellas un total de 4 taxones en común. Por un lado, el análisis muestra la separación de la estación Z3 con 57.1% de disimilitud, él cual se separa por la ausencia de *Oligochaeta* y *Hyalella* y Z4 con 62.5% de disimilitud y se separa por presentar un total de cuatro de taxones exclusivos (Fig. 16).

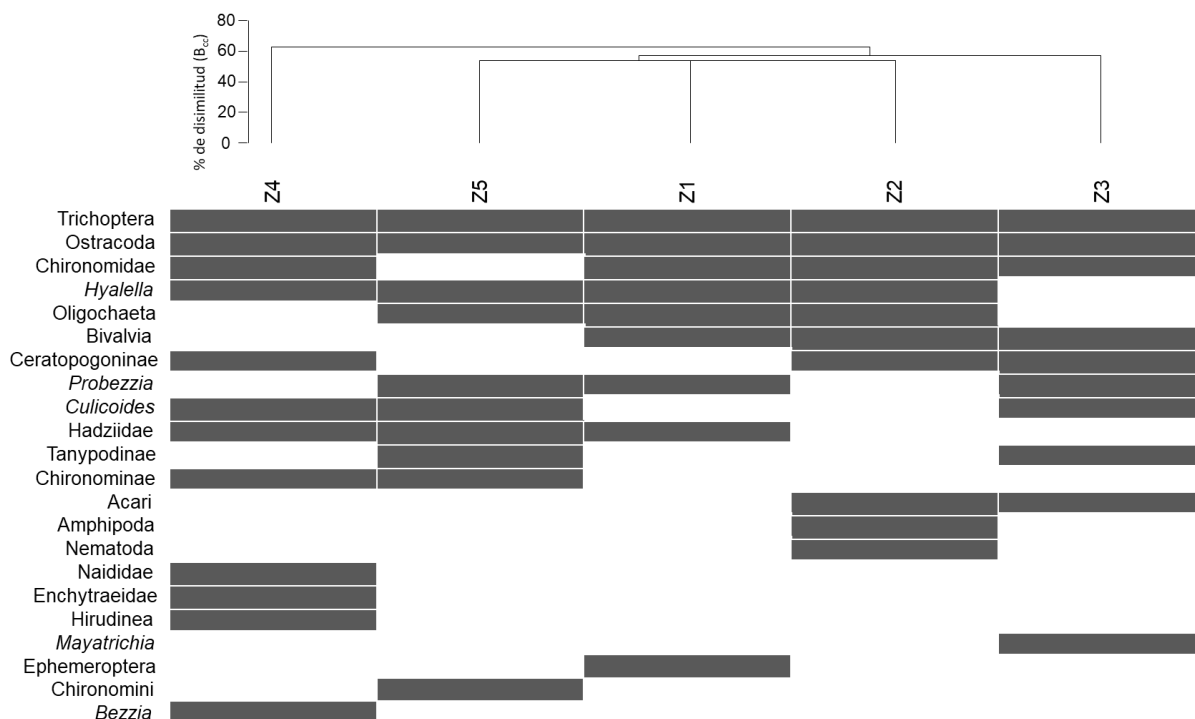


Figura 16. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las estaciones de la ZBL.

En la ZBSL se encontró que la β_{cc} fue mayor entre las estaciones Z7 y Z8 con el 73.3% de disimilitud, mientras que la menor tuvo lugar entre Z9 y Z10 con 27.3% de disimilitud. Por otro lado, la β_{-3} tuvo su disimilitud mayor entre Z6 y Z10, mientras que la menor fue registrada entre las estaciones Z7 con Z9, Z7 con Z10 y Z9 con Z10, todas con un valor de 0%. Para la β_{rich} el valor más alto fue encontrado entre Z7 y Z8 con 60%, mientras que el menor tuvo lugar entre Z6 y Z9 con 9.1% (Tabla 13).

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA con la similitud de B_{cc} en la ZBSL, se registraron tres grupos, el más grande es formado por tres estaciones (Z7, Z9 y Z10) las cuales tuvieron 37.5% de disimilitud. La separación de Z6 a 45.5% de disimilitud es debida a la ausencia de Bivalvia (presentes en Z7, Z9 y Z10) y Ostracoda (presentes en Z9 y Z10). Por otro lado, Z8 fue la más distante en la ZBSL con 52.0% de disimilitud, dicha estación presentó la mayor cantidad de taxones exclusivos con un total de 5 (Fig. 17).

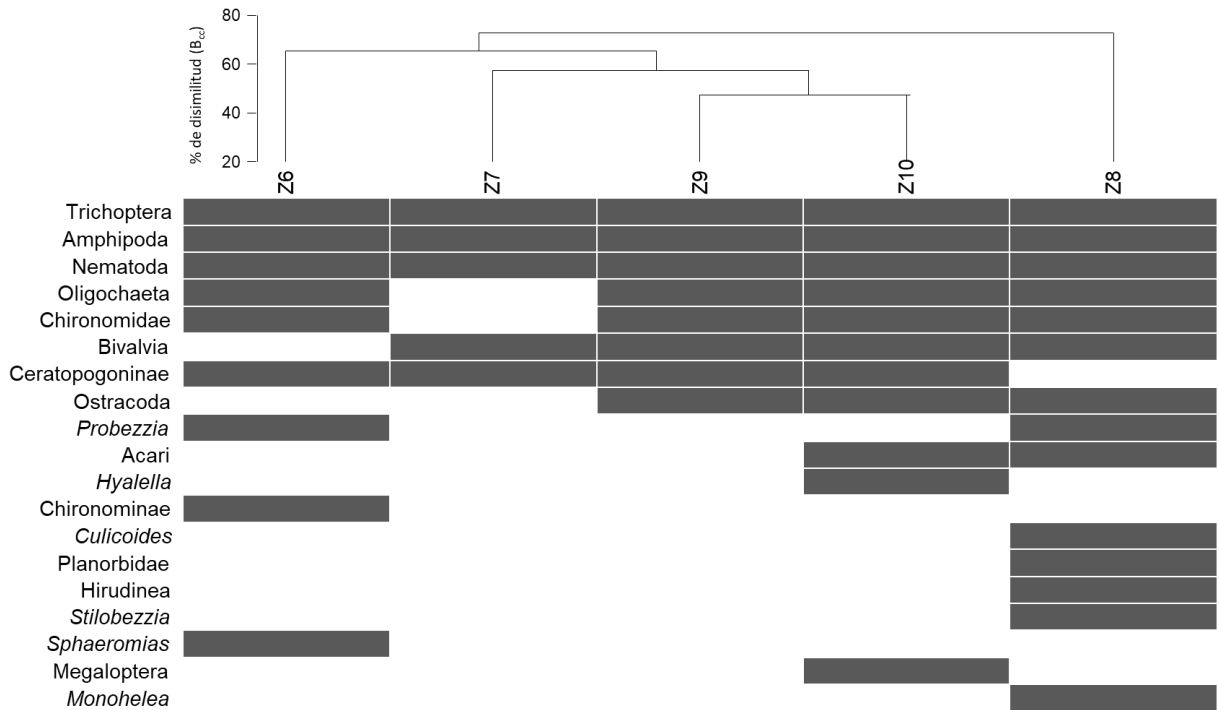


Figura 17. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las estaciones de la ZBSL.

En la ZBP se registraron los valores mayores de β_{cc} entre Z13 y Z14 con 87.5% de disimilitud, mientras que la menor se encontró entre Z11 y Z12 con 50% de disimilitud. Por su parte, la mayor β_{-3} tuvo lugar entre Z13 y Z15 con 66.7%, mientras que las menores se encontraron en Z13 con Z11 y Z13 con Z12 ambos con 0%. Finalmente, la β_{rich} mayor fue registrada entre Z12 y Z13 con 62.5% y la menor entre Z11 y Z12 con 10% (Tabla 13).

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA con la similitud de B_{cc} en la ZBP, se registraron dos grupos, el más grande es formado por cuatro estaciones (Z11, Z12, Z13 y Z14) las cuales tuvieron 57.1% de disimilitud. La separación de Z15 fue a 75% de disimilitud es debida a la ausencia de Tanypodinae (presentes en Z11, Z12 y Z14) y Naididae y *Constempellina* (presentes en Z11, Z12 y Z13) (Fig. 18).

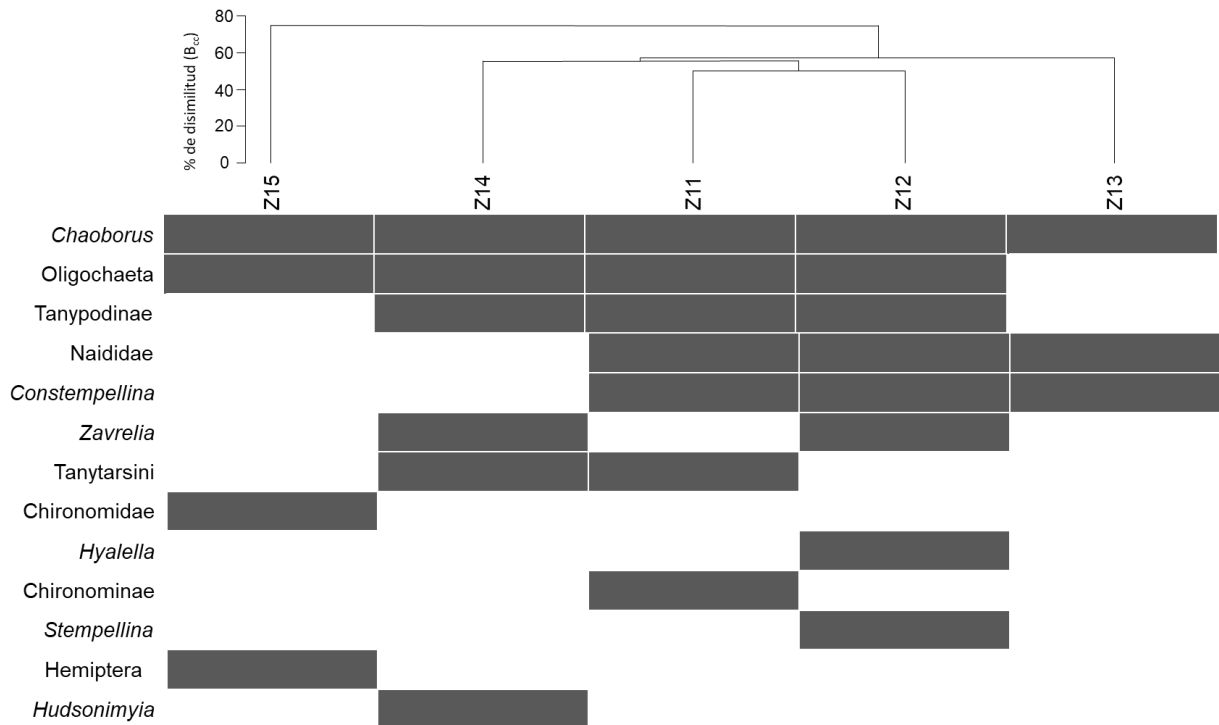


Figura 18. Dendrograma del % de disimilitud de B_{cc} y composición taxonómica de MIB de las estaciones de la ZBP.

El 1D registró diferencias de diversidad en cada una de las ZBs. En la ZBL, Z4 que fue la estación con mayor diversidad mientras que la menor fue Z1, la relación porcentual de ambas zonas fue que el 64.7%, por otra parte, la mayor relación fue registrada entre Z2 y Z5 con 91.1%. Para la ZBSL, la estación Z8 tuvo la mayor diversidad y fue mientras que la menor fue encontrada en Z7, la relación de proporción de ambas fue del 25.5%, mientras que la mayor proporción tuvo lugar entre Z8 y Z10 con 81.9%. Por último, en la ZBP, la estación más diversa fue Z14 y la menor Z13 la proporción de diversidad compartida fue de 44.0%, mientras que la mayor proporción de diversidad fue encontrada entre Z12 y Z14 con 91.1% (Tabla 13).

Tabla 13. Valores de los índices de diversidad beta (β_{cc} , β_{-3} , β_{rich}) y proporción de diversidad de Jost (1D) de las comunidades de MIB dentro de cada ZBs del lago Agua Tinta.

ZBs	Estaciones	β_{cc} (%)	β_{-3} (%)	β_{rich} (%)	${}^1D_A/{}^1D_B$ (%)
ZBL	Z1-Z2	53.9	46.2	7.7	83.1
	Z1-Z3	64.3	57.1	7.2	73.5
	Z1-Z4	68.8	50.0	18.8	64.1
	Z1-Z5	53.9	46.2	7.7	91.2
	Z2-Z3	57.1	57.1	0	88.4
	Z2-Z4	70.6	58.8	11.8	77.1
	Z2-Z5	75.0	75.0	0	91.1
	Z3-Z4	70.6	58.8	11.8	87.2
	Z3-Z5	66.7	66.7	0	80.6
	Z4-Z5	62.5	50.0	12.5	70.3
ZBSL	Z6-Z7	60.0	20.0	40	51.1
	Z6-Z8	64.7	35.3	29.4	49.9
	Z6-Z9	45.5	36.4	9.1	89.4
	Z6-Z10	57.1	42.9	14.2	60.9
	Z7-Z8	73.3	13.3	60	25.5
	Z7-Z9	37.5	0.0	37.5	45.7
	Z7-Z10	54.6	0.0	54.6	31.2
	Z8-Z9	53.3	13.3	40	55.9
	Z8-Z10	52.9	35.3	17.6	81.9
	Z9-Z10	27.3	0.0	27.3	68.2
ZBP	Z11-Z12	50.0	40.0	10	80.6
	Z11-Z13	57.1	0.0	57.1	49.7
	Z11-Z14	55.6	44.4	11.2	88.6
	Z11-Z15	77.8	44.4	33.4	85.2
	Z12-Z13	62.5	0.0	62.5	40.1
	Z12-Z14	60.0	40.0	20	91.1
	Z12-Z15	80.0	40.0	40	68.7
	Z13-Z14	87.5	50.0	37.5	44.0
	Z13-Z15	83.3	66.7	16.6	58.4
	Z14-Z15	75.0	50.0	25	75.4

Análisis de similitud y ordenación taxonómica

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA y a la prueba SIMPROF realizada con el índice de similitud de Bray-Curtis basado en las densidades estandarizadas de MIB entre las estaciones de muestreo, se encontraron 4 grupos principales que fueron diferenciados con una $p < 0.05$ (Fig. 18). La primera división entre grupos divide a las estaciones de la ZBP de las otras dos ZBs. La siguiente agrupación formada es entre las estaciones Z4 y Z5 con un 44.32% de similitud. La siguiente rama formada separa en dos niveles distintos a Z7 (~ 40% de similitud) en primera instancia y

posteriormente a Z1 (~60% de similitud). Finalmente, se generaron 2 ramas las cuales fueron identificadas por el estadístico SIMPROF como reales una entre Z8 y Z3 (~50% de similitud) y la otra entre Z10, Z2 y Z9 (~70% de similitud). En resumen, los grupos generados por el análisis en caso de la ZBP son discriminados, mientras que en la ZBL y ZBSL son combinados debido a que tienen grupos taxonómicos similares entre sí (Fig. 19).

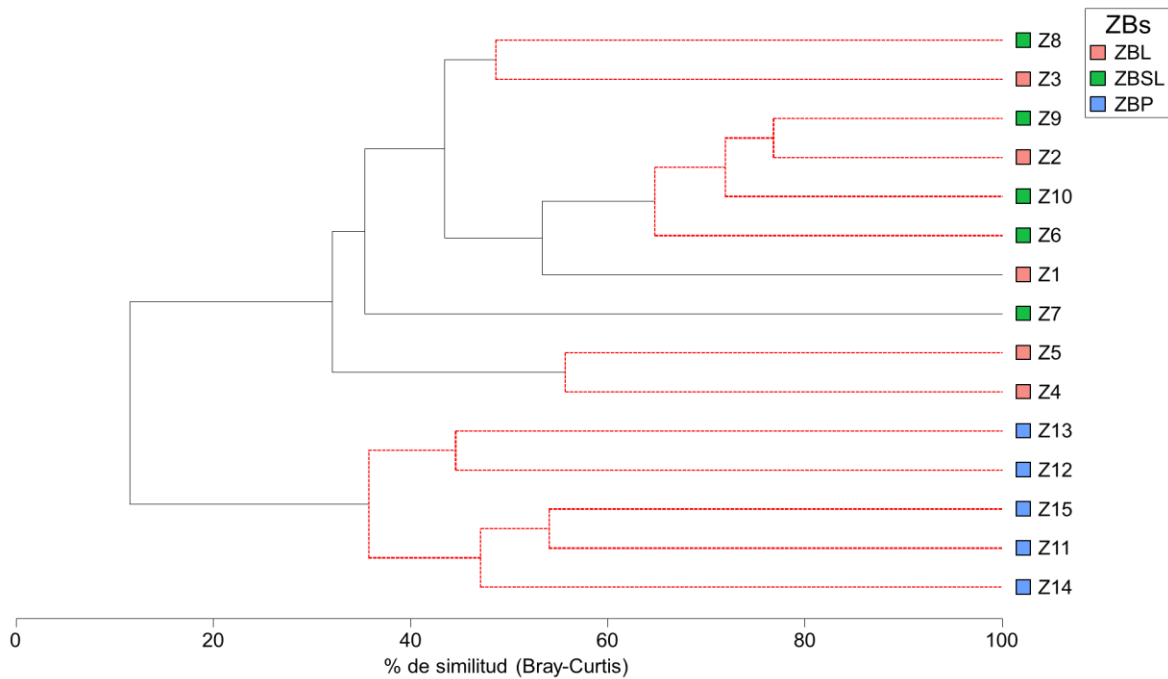


Figura 19. Dendrograma del % de similitud de Bray-Curtis y grupos diferenciados estadísticamente de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en las densidades estandarizadas de MIB. Las líneas rojas representan los grupos generados por la prueba SIMPROF ($p < 0.05$).

El MDS no métrico fue realizado con la matriz de similitud de Bray-Curtis de las densidades de MIB esta tuvo un stress de 0.14. El MDS reconoció la separación de la ZBP de las ZBL y ZBSL, la cual a su vez fue registrada por la prueba SIMPROF, por otro lado, este análisis de ordenamiento generó grupos asociados con estaciones de la ZBL y la ZBSL debido a la cercanía de estas en el arreglo, esto probablemente por presentar además de grupos taxonómicos similares, por la presencia de vegetación acuática lo que puede funcionar como microhábitats para los MIB. Por otro lado, el arreglo dimensional

muestra una dispersión mayor en las estaciones de la ZBL y ZBSL, lo que ejemplifica una mayor variación en densidades de MIB entre sus estaciones (Fig. 20).

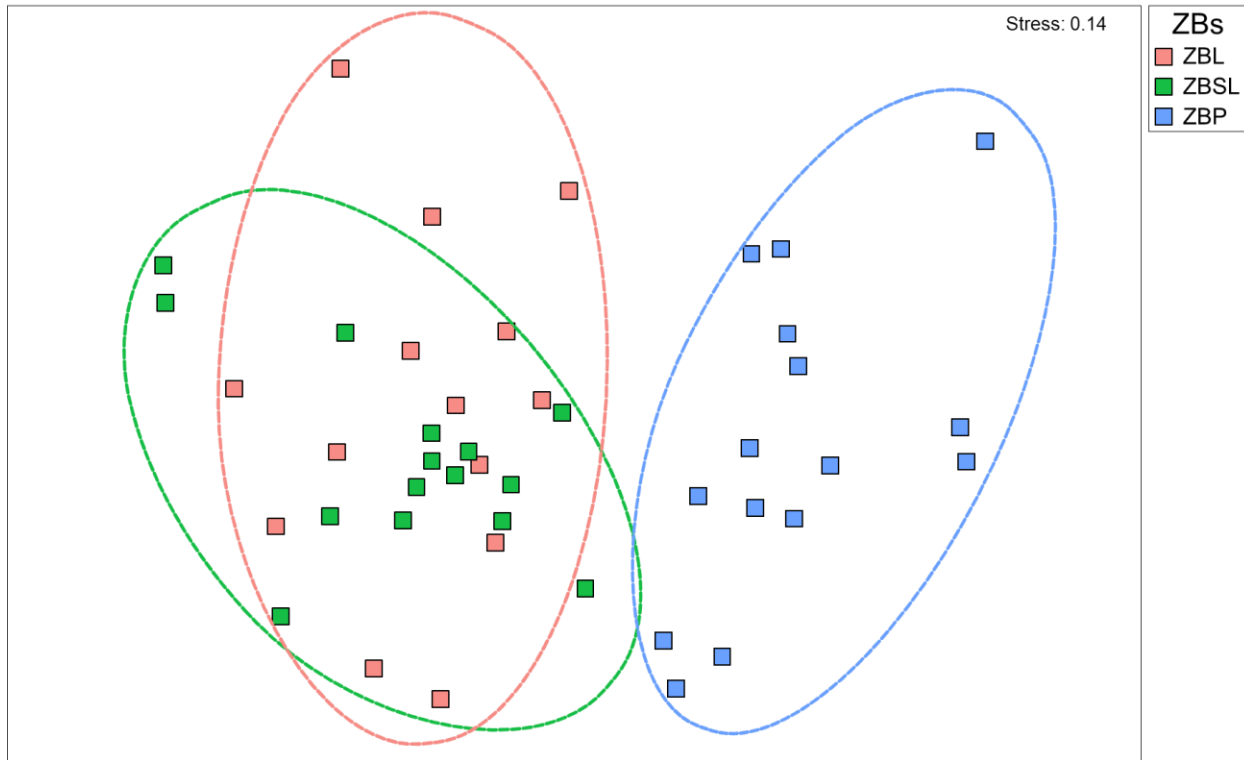


Figura 20. Resultado del MDS en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad taxonómicas estandarizadas de MIB.

La prueba PERMDISP usada para determinar las diferencias de dispersión de las estaciones de muestreo dentro de cada ZBs mostró diferencias estadísticamente significativas con base en las densidades estandarizadas de los MIB ($F=7.31$, $p=0.002$). La prueba mostró que la ZBP tuvo menor dispersión de sus estaciones que la ZBL ($p=0.003$) y la ZBSL ($p<0.001$), mientras que la ZBL y la ZBSL no tuvieron diferencias estadísticas en la dispersión de sus estaciones ($p=0.26$).

Asociación de parámetros ambientales y MIB

El ACCP realizado con las densidades taxonómicas estandarizadas y con los parámetros ambientales del agua (excluyendo K_{25} por no ser estadísticamente significativo) y sedimento dio como resultado dos ejes canónicos principales (CAP). El primer CAP tuvo una correlación con las densidades de 0.946 y las correlaciones máximas de los parámetros ambientales fueron la vegetación acuática (0.571), el OD (-0.529) y el pH (-0.434). El segundo CAP tuvo una correlación con las densidades de 0.491, las correlaciones máximas tuvieron lugar en la vegetación acuática (-0.453), la MO (-0.429) y los CO_3 (-0.392) (Tabla 14).

Tabla 14. Correlaciones de los parámetros fisicoquímicos estandarizados en cada CAP y correlaciones generales del CAP en las densidades taxonómicas estandarizadas de MIB

Variable	CAP1	CAP2
vegetación	0.571	-0.453
OD	-0.529	0.319
pH	-0.434	0.357
CO_3	-0.401	-0.392
MO	0.210	-0.429
Potencial redox	0.010	-0.352
T	0.007	0.322
Correlación total	0.946	0.491

La ordenación de las estaciones en los ejes canónicos dio como resultado una separación de la ZBP de la ZBL y ZBSL, lo que fue similar a los análisis de ordenamiento anteriormente trabajados, por otra parte, se ve una mayor dispersión de las estaciones de la ZBL en comparación de las otras ZBs. El análisis muestra que la distribución de las estaciones de la ZBSL y de la estación Z2 está correlacionada con la vegetación acuática y los CO_3 , mientras que las estaciones Z3, Z4 y Z5 están mayormente asociadas al OD, pH y T, estos resultados corresponden a lo encontrado en el estudio ya que, a pesar de no haber diferencias significativas en el agua suprayacente, se encontraron los valores mayores en esta ZBs. Por último, se generan dos grupos en la ZBP, por un lado, la distribución de los MIB en Z13 y Z15, que están correlacionados, con potencial redox y MO, y por el otro la distribución de los MIB en las estaciones Z11, Z12 y Z13, que están correlacionados con la T. las correlaciones mostradas con las estaciones de la ZBP

corresponden con los datos encontrados en el estudio ya que esta zona tiene los valores mayores en potencial redox y MO, y menores en T (Fig. 21).

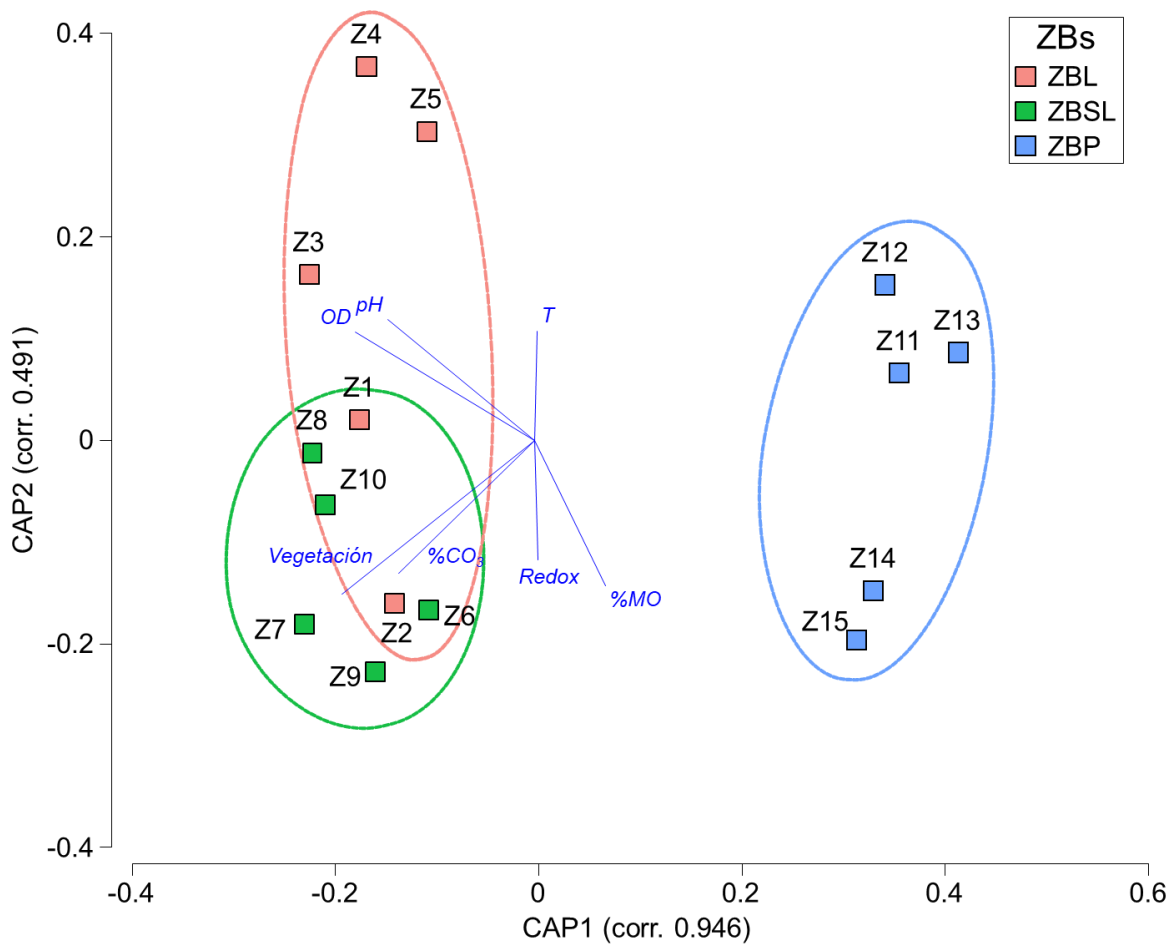


Figura 21. Resultado del ACCP en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad taxonómicas estandarizadas de MIB y su correlación con los parámetros ambientales del agua y sedimento.

Finalmente, el ANOSIM realizado para identificar la asociación mostró una correlación estadísticamente significativa entre los parámetros ambientales y las densidades taxonómicas estandarizadas ($Rho = 0.76$, $p = 0.001$). Las correlaciones seleccionadas en la prueba BEST fueron generadas por el pH (0.764), la vegetación y pH (0.676) y la T y el pH (0.622), que son las que resultaron estar correlacionadas significativamente con la distribución de las densidades de MIB.

Grupos funcionales tróficos

Presencia y abundancia entre ZBs

Se encontraron cinco GFT en el lago Agua Tinta: raspadores (*scrapers*), fragmentadores (*shredders*), recolectores (*gatherers*), filtradores (*filter feeders*) y depredadores (*predators*). Los más abundantes fueron los recolectores (561 ind, 56.67%), seguidos de fragmentadores (184 ind, 18.59%) y depredadores (148 ind, 14.95%) (Tabla 15).

En la ZBL estuvieron presentes 5 GFT, los más abundantes fueron los recolectores (119 ind, 47.22%), seguidos de fragmentadores (76 ind, 30.16%) y filtradores (38 ind, 15.08%). En la ZBSL también estuvieron presentes 5 GFT, los más abundantes fueron los recolectores (189 ind, 48.21%), seguidos de fragmentadores (105 ind, 26.79%) y filtradores (54 ind, 13.78%). Por último, la ZBP presentó solo tres grupos que en orden de mayor a menor abundancia fueron recolectores (253 ind, 73.12%), depredadores (90 ind, 26.01%) y fragmentadores (3 ind, 0.87%) (Tabla 15).

Tabla 15. Abundancia absoluta (A) y relativa (%) de GFT de MIB en cada una de las ZBs del lago Agua Tinta.

Taxón	GFT	Total		ZBL		ZBSL		ZBP		
		A	%	A	%	A	%	A	%	
1	<i>Bezzia</i>	Recolectores 18 (51.4%)	561	56.67	119	47.22	189	48.21	253	73.12
2	Ceratopogoninae									
3	Chironomidae									
4	Chironominae									
5	Chironomini									
6	<i>Constempellina</i>									
7	<i>Culicoides</i>									
8	Enchytraeidae									
9	<i>Monohelea</i>									
10	Naididae									
11	Oligochaeta									
12	Ostracoda									
13	<i>Probezzia</i>									
14	<i>Sphaeromias</i>									
15	<i>Stempellina</i>									
16	<i>Stilobezzia</i>									
17	Tanytarsini									

18	<i>Zavrelia</i>									
19	Amphipoda	Fragmentadores 5 (14.3%)	184	18.59	76	30.16	105	26.79	3	0.87
20	<i>Hyalolella</i>									
21	Hadziidae									
22	<i>Mayatrichia</i>									
23	Trichoptera									
24	<i>Chaoborus</i>	Depredadores 8 (22.9%)	148	14.95	18	7.14	40	10.21	90	26.01
25	Hemiptera									
26	Hirudinea									
27	<i>Hudsonimyia</i>									
28	Megaloptera									
29	Nematoda									
30	Tanypodinae									
31	Acari									
32	Bivalvia	Filtradores 1 (2.9%)	92	9.29	38	15.08	54	13.78	0	0
33	Ephemeroptera	Raspadores 3 (8.5%)	5	0.51	1	0.40	4	1.02	0	0
34	<i>Gyraulus</i>									
35	Planorbidae									
Total (ind)			990		252		392		346	

Presencia y abundancia dentro de ZBs

La presencia y abundancia de GFT variaron entre las estaciones de cada ZBs. En la ZBL, las estaciones Z1, Z2 y Z3 tuvieron 4 GFT, mientras que Z4 y Z5 presentaron 3 GFT en cada uno. Con respecto a la abundancia, Z1 registró la mayor en los filtradores (35 ind) y la menor en los raspadores (1 ind). En Z2 la mayor tuvo lugar en los recolectores (50 ind) y la menor en los filtradores (1 ind). Por su parte, Z3 tuvo la abundancia mayor en los recolectores (27 ind) y la menor en los filtradores (2 ind). En Z4 los más abundantes fueron los recolectores (16 ind) y los menos abundantes fueron los depredadores (2 ind). Por último, en Z5 los fragmentadores tuvieron la abundancia mayor (19 ind), mientras que la menor los depredadores (1 ind) (Tabla 16).

En la ZBSL, Z8 presentó 5 GFT, Z7, Z9 y Z10 tuvieron 4 GFT y Z6 presentó 3 GFT. En la estación Z6 la abundancia mayor tuvo lugar en los recolectores (49 ind) y la menor en los depredadores (7 ind). En Z7 la abundancia mayor fue de filtradores (20 ind) y la menor en los recolectores (1 ind) y depredadores (1 ind). Por su parte, en Z8 los recolectores fueron más abundantes (67 ind) y los raspadores (4 ind) menos abundantes. Por otro lado, en Z9, los más abundantes fueron los recolectores (35 ind) y los menos

abundantes los depredadores (1 ind). Por último, en Z10 tuvo la mayor abundancia en los recolectores (37 ind) y la menor en los depredadores (3 ind) (Tabla 16).

En la ZBP, la estación Z12 tuvo 3 GFT, por su parte, las demás estaciones presentaron cada una 2 GFT. Con respecto a la abundancia, Z11 registró la mayor en recolectores (175 ind) y la menor en los depredadores (24 ind). En Z12 la mayor tuvo lugar en los recolectores (50 ind) y la menor en los fragmentadores (3 ind). Por su parte, Z13 tuvo la abundancia mayor en los depredadores (17 ind) y la menor en los recolectores (2 ind). En Z14 los más abundantes fueron los recolectores (18 ind) y los menos abundantes fueron los depredadores (6 ind). Por último, en Z15 los depredadores tuvieron la abundancia mayor (32 ind), mientras que la menor se encontró en los recolectores (8 ind) (Tabla 16).

Tabla 16. Abundancia (ind) de GFT de los MIB en las estaciones de muestreo (Z) dentro de las ZBs en Agua Tinta. [ATT = abundancia total GFT].

GFT	ZBL					ZBSL					ZBP					ATT
	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12	Z13	Z14	Z15	
Recolector	11	50	27	16	15	49	1	67	35	37	175	50	2	18	8	561
Fragmentador	29	14	3	11	19	21	7	36	15	26	0	3	0	0	0	184
Depredador	0	9	6	2	1	7	1	28	1	3	24	11	17	6	32	148
Filtrador	35	1	2	0	0	0	20	5	9	20	0	0	0	0	0	92
Raspador	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	5

Densidad de GFT entre ZBs

Las densidades de GFT mayores tuvieron lugar en los recolectores en todas las ZBs, con 47.2% en la ZBL, 48.2% en la ZBSL y 73.1% en la ZBP. Por otro lado, las densidades menores de GFT en la ZBL y ZBSL se encontró en los raspadores con 0.4% y 1.0%, respectivamente, mientras que en la ZBP la densidad menor fue registrada en los fragmentadores con 0.9% (Fig. 22).

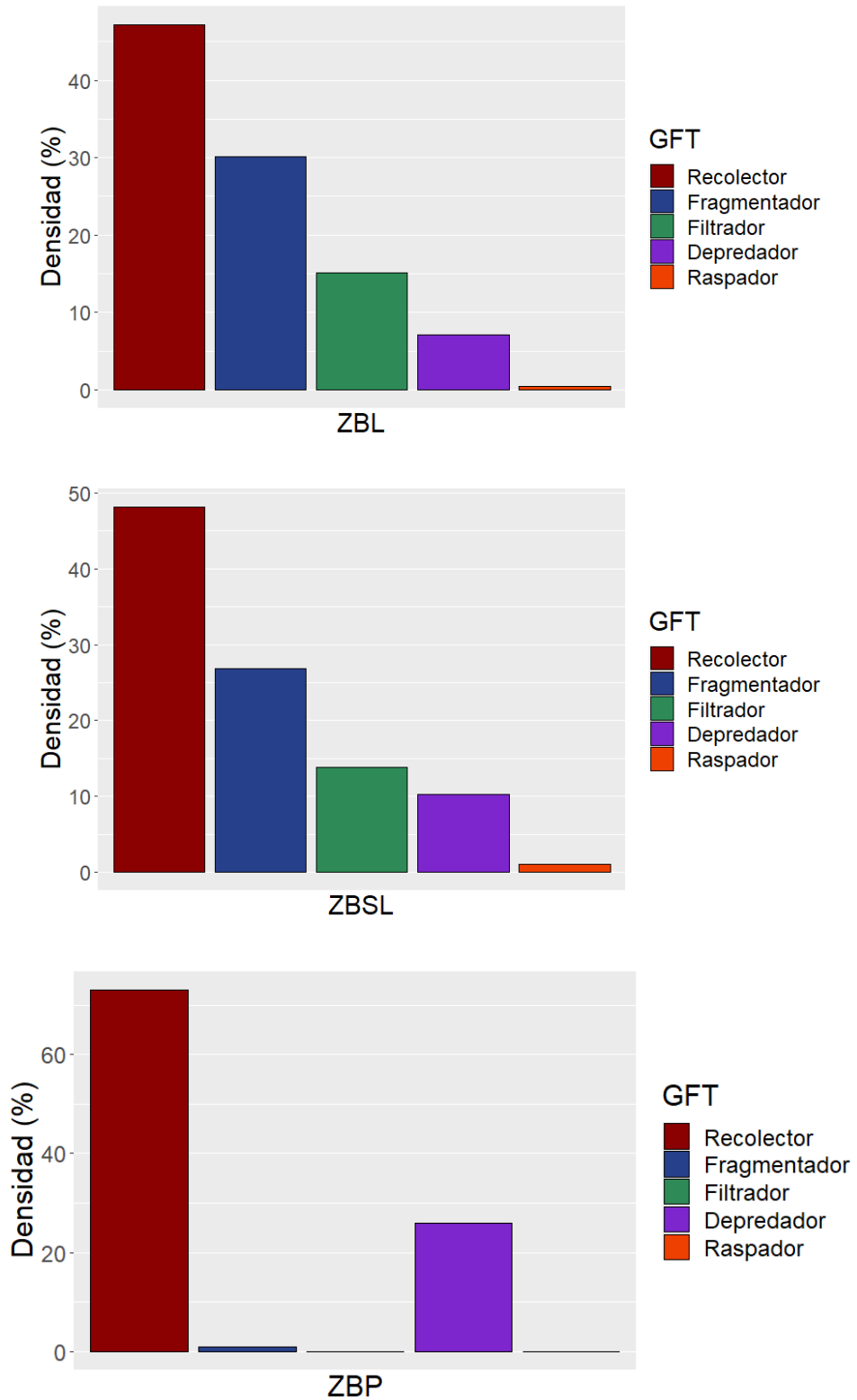


Figura 22. Densidades relativas (%) de GFT de MIB para la ZBL, la ZBSL y la ZBP.

El PERMANOVA realizado con las densidades transformadas [$\log_{10}(1+X)$] de GFT mostró diferencias estadísticamente significativas entre las distintas ZBs (Pseudo-F=12.57, $p<0.001$). De manera individual el estadístico registró diferencias entre la ZBP y la ZBL ($p<0.001$) y la ZBP y la ZBSL ($p<0.001$), mientras que la ZBL y ZBSL no presentaron diferencias significativas ($p=0.18$).

Densidad de GFT dentro de ZBs

En la ZBL las densidades mayores y menores fueron representadas por GFT similares en la mayoría de las estaciones de muestreo. En Z1 las densidades mayores fueron por filtradores con 46.1% de la densidad en la estación y las menores por raspadores con 1.3%; en Z2 las mayores por recolectores con 67.8% y las menores por filtradores con 1.3% en cada uno: en Z3 las mayores por recolectores con 71.1% y las menores por filtradores 5.3%; en Z4 las mayores por recolectores con 55.2% y las menores por depredadores con 6.9%; y en Z5 las mayores fueron por fragmentadores con 54.3% y las menores por depredadores con 2.9% (Fig. 23).

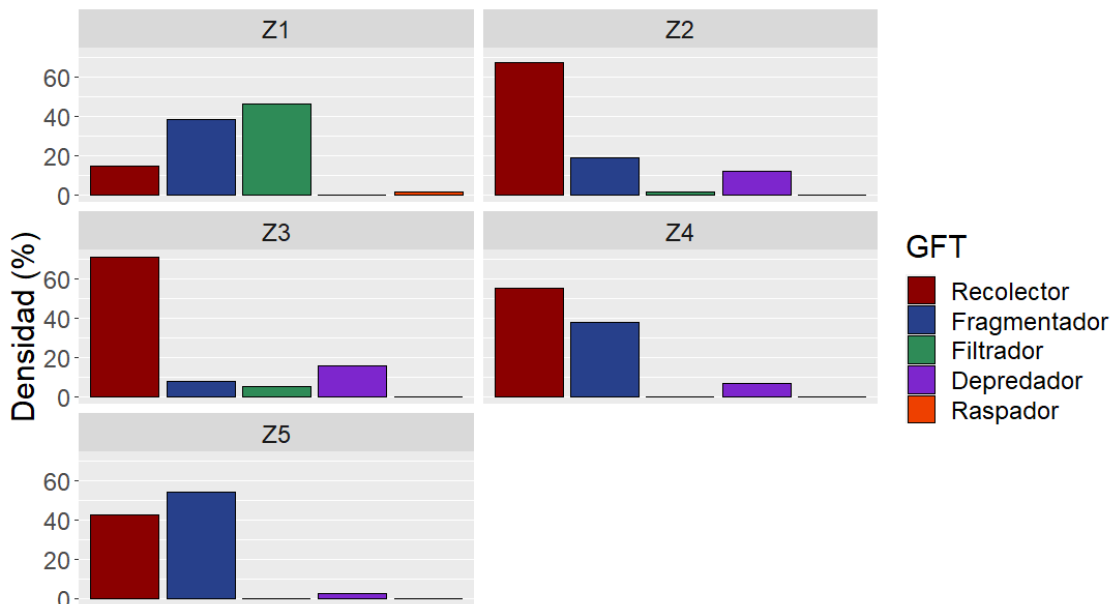


Figura 23. Densidades relativas (%) de GFT de MIB en las estaciones de la ZBL.

En la ZBSL la densidades mayores y menores de GFT fueron similares entre estaciones. Las densidades mayores en Z6 tuvieron lugar en los recolectores que aportaron el 63.6% y las menores en los depredadores con 9.1%; en Z7 las mayores fueron por filtradores con 68.9% y las menores por depredadores con 3.5%; en Z8 las mayores por recolectores con 47.9% y las menores por raspadores con 2.9%; en Z9 las mayores por los recolectores con 58.3% y las menores por depredadores con 1.7%; y en Z10 por recolectores con 43.0% y las menores por depredadores con 3.5% (Fig. 24).

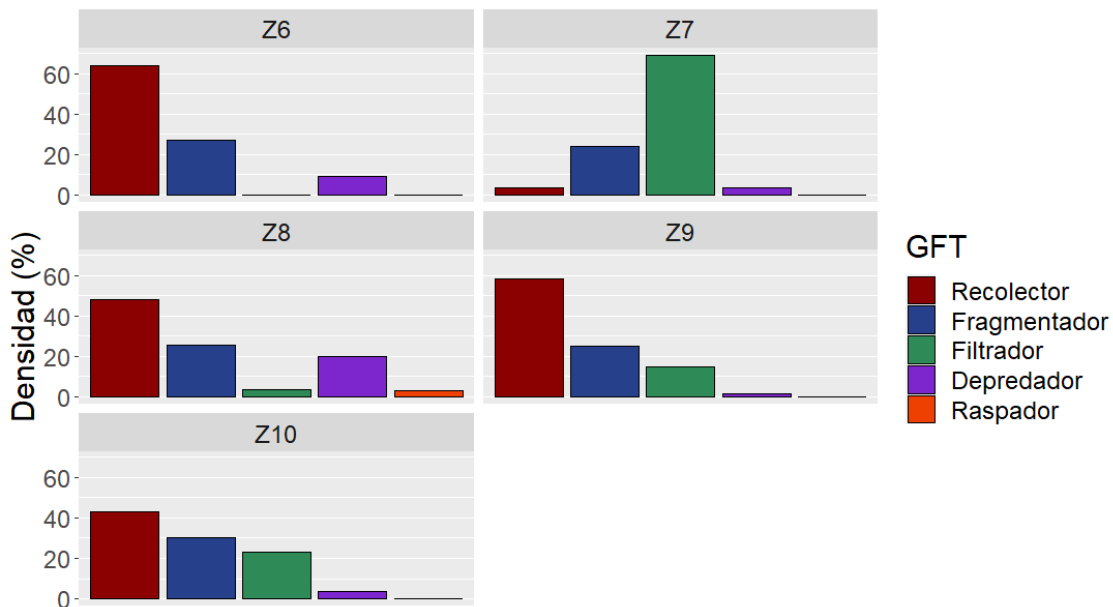


Figura 24. Densidades relativas (%) de GFT de MIB en las estaciones de la ZBSL.

Por último, en la ZBP las densidades mayores en la estación Z11 tuvieron lugar en los recolectores con 87.9% y las menores por depredadores con 12.1%; en Z12 las mayores por los recolectores con 78.1% y las menores por fragmentadores con 4.7%; en Z13 las mayores por los depredadores con 89.5% y las menores por recolectores con 10.5%; en Z14 las mayores por los recolectores con 75.0% y las menores por depredadores con 25.0%; y en Z15 las mayores fueron por los depredadores con 80% y las menores por los recolectores con 20% (Fig. 25).

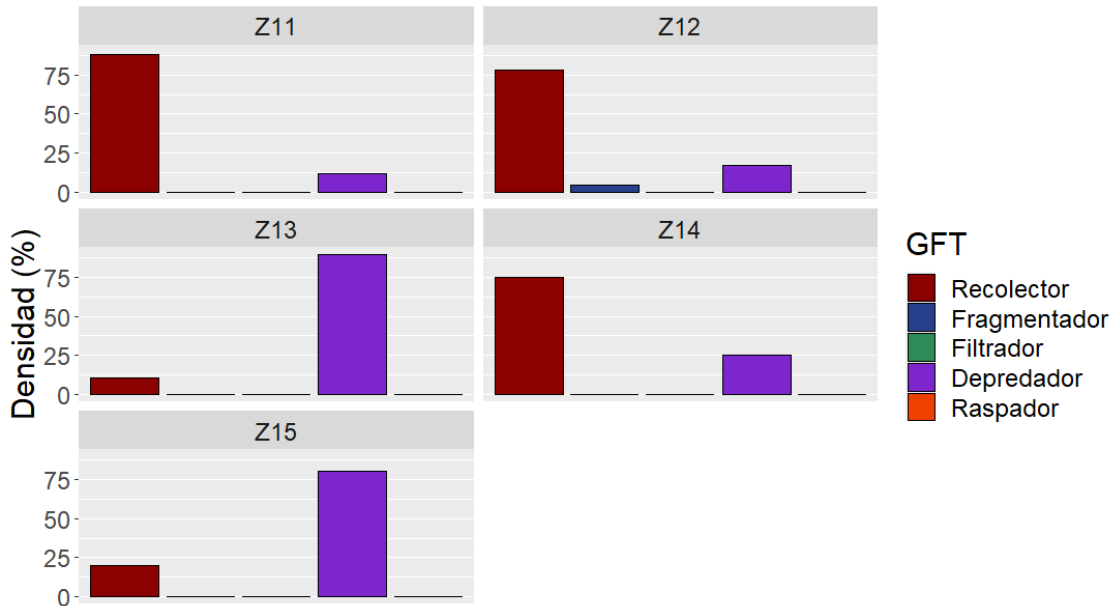


Figura 25. Densidades relativas (%) de GFT de MIB en las estaciones de la ZBP.

Un PERMANOVA permitió determinar las diferencias de densidad de GFT entre las estaciones de cada ZBs. Para la ZBL el análisis no mostró diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones (Pseudo-F=2.44, $p=0.07$). Por su parte, la ZBSL si registró diferencias entre las estaciones de muestreo (Pseudo-F=7.51, $p<0.001$), las cuales fueron encontradas entre Z7 y Z6 [$p(\text{MC})=0.02$], entre Z7 y Z8 [$p(\text{MC})=0.02$] y entre Z7 y Z9 [$p(\text{MC})=0.03$], asimismo, Z8 fue diferente a Z6 [$p(\text{MC})=0.04$], Z9 [$p(\text{MC})=0.03$] y Z10 [$p(\text{MC})=0.02$]. Finalmente, para la ZBP el PERMANOVA no mostró diferencias estadísticamente significativas entre sus estaciones (Pseudo-F=0.41, $p=0.77$).

Análisis de ordenación de GFT

De acuerdo con el análisis de agrupamiento UPGMA y a la prueba SIMPROF realizada con el índice de similitud de Bray-Curtis basado en las densidades estandarizadas de MIB entre las estaciones de muestreo, se mostró la formación de 2 grupos principales que fueron diferenciados con una $p<0.05$. La primera división entre grupos divide a las estaciones de la ZBP de las otras dos ZBs con ~55% de similitud, en las estaciones de la ZBP se encontraron pocos GFT y con densidades altas a diferencias

de las estaciones de la ZBL y ZBSL quienes forman un grupo verdadero estadísticamente (Fig. 26).

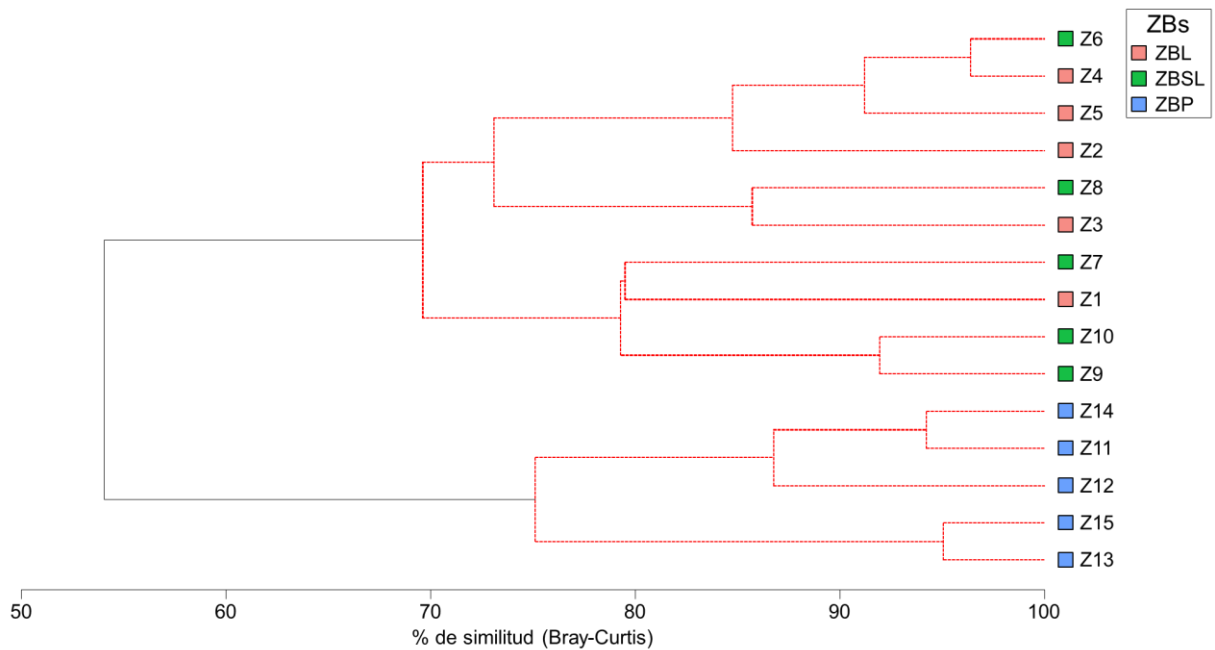


Figura 26. Dendrograma del porcentaje % de similitud de Bray-Curtis y grupos diferenciados estadísticamente de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta, con base en las densidades estandarizadas de MIB. Las líneas rojas representan los grupos generados por la prueba SIMPROF ($p < 0.05$).

El MDS no métrico fue realizado con la matriz de similitud de Bray-Curtis de las densidades de GFT de MIB esta tuvo un stress de 0.09. El análisis reconoció la separación de la ZBP de las ZBL y ZBSL, la cual a su vez fue registrada por la prueba SIMPROF, por otro lado, este análisis de ordenamiento no tiene una clara separación entre la ZBL y ZBSL, lo anterior probablemente se deba a que presentan GFT similares con densidades similares. Sin embargo, el arreglo dimensional muestra una dispersión mayor de la ZBL y ZBSL que de la ZBP (Fig. 27).

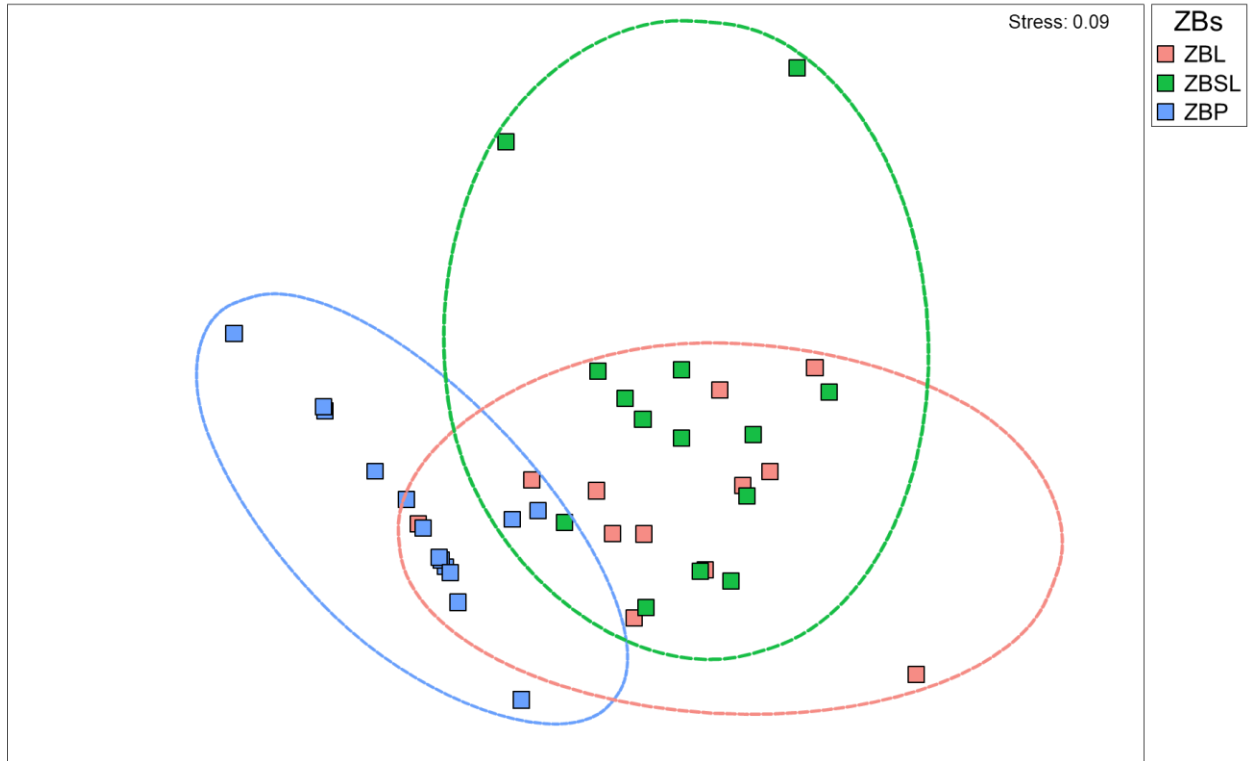


Figura 27. Resultado del MDS en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad taxonómicas estandarizadas de MIB.

La prueba PERMDISP, basada en las distancias Manhattan de las curvas de dominancia de densidades estandarizadas de GFT, mostró diferencias estadísticamente significativas en la dispersión de las estaciones entre las ZBs ($F=13.10$, $p<0.001$). El análisis reconoció que la ZBP tuvo menor variación en las densidades de GFT de sus estaciones que la ZBL ($p= 0.003$) y la ZBSL ($p<0.001$), mientras que la ZBSL tuvo mayor variación de densidad de GFT entre sus estaciones que la ZBL ($p=0.03$).

Asociación de parámetros ambientales y GFT

El ACCP realizado con las densidades estandarizadas de los GFT y con los parámetros ambientales del agua (excepto K_{25} ya que fue similar entre todas las ZBs) y sedimento dio como resultado 2 CAP. El primer CAP tuvo una correlación con las densidades de 0.867 y las correlaciones máximas de los parámetros ambientales fueron con OD (-0.576), la vegetación acuática (-0.542), y los CO_3 (-0.458). El segundo CAP tuvo una correlación con las densidades de 0.454, las correlaciones máximas tuvieron lugar con la T (-0.617), el pH (-0.497), la MO (-0.493) y el potencial redox (-0.448) (Tabla 17).

Tabla 17. Correlaciones de los parámetros fisicoquímicos en cada CAP y correlaciones generales del CAP en las densidades estandarizadas de GFT.

Variable	CAP1	CAP2
OD	-0.576	0.217
Vegetación	-0.542	0.134
CO_3	-0.458	0.060
pH	-0.338	-0.497
MO	0.158	-0.320
Potencial redox	-0.145	-0.448
T	-0.068	-0.617
Correlación total	0.867	0.454

En el caso de la ordenación de las estaciones con base en GFT en los ejes canónicos dio como resultado una separación de la ZBP de la ZBL y ZBSL, lo que fue similar al MDS realizado, por otro lado, se muestra una dispersión similar de las estaciones de la ZBL y ZBSL y ligeramente menor en la ZBP. El análisis muestra que la mayoría de los parámetros ambientales están correlacionados con las estaciones de la ZBL y ZBSL, mientras que de la ZBP las únicas estaciones que están correlacionadas son Z13 y Z15 con la MO, que corresponde con los menores valores de dicho parámetro en la ZBP. Se registraron dos estaciones claramente separadas en este análisis que son Z1 y Z7, las cuales también fueron agrupadas por el análisis de agrupación UPGMA, en este caso ambas estaciones se caracterizan por tener filtradores, En el caso de Z7 la correlación con su distribución es debida al potencial redox la explicación de la separación tiene que ver con los valores mayores para el estudio (Fig. 28).

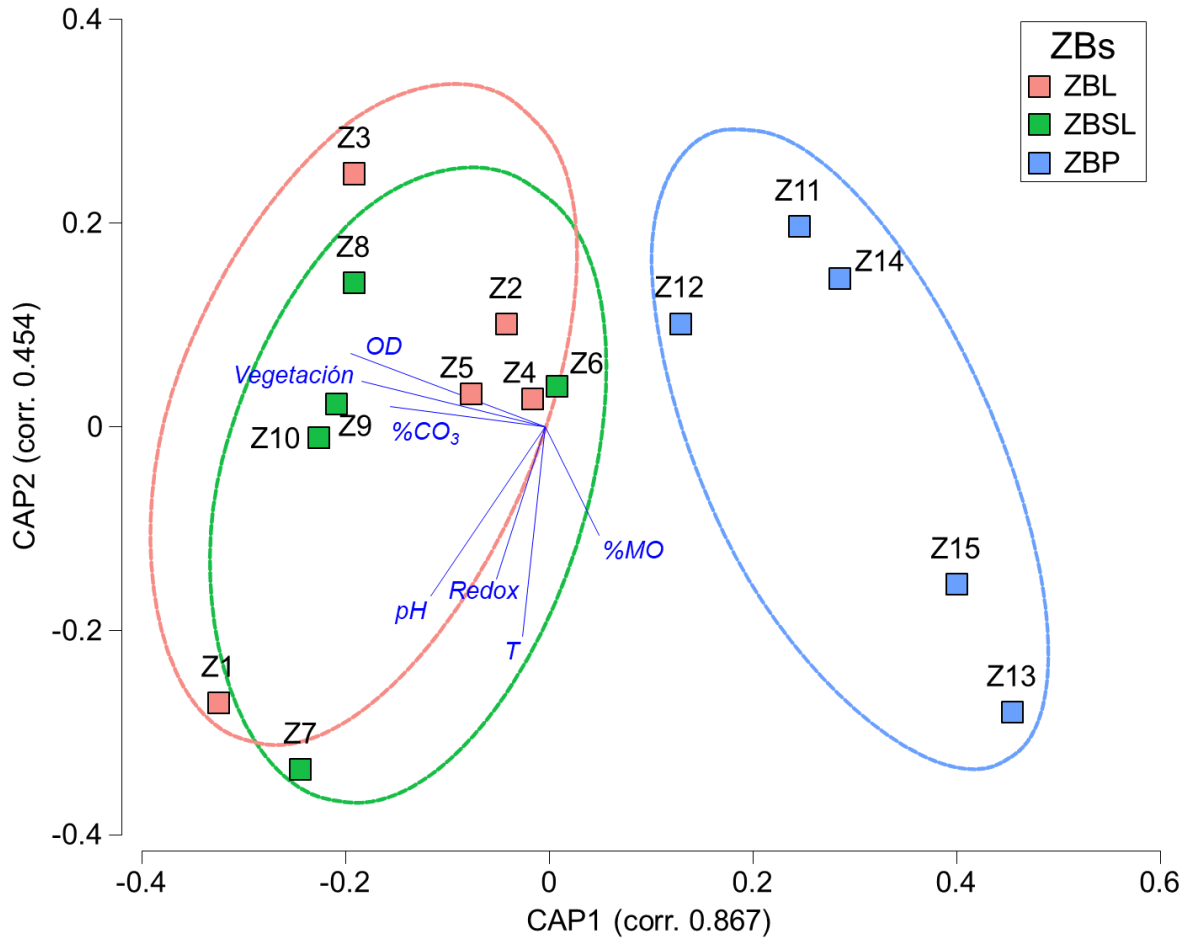


Figura 28. Resultado del ACCP en el ordenamiento de las estaciones de muestreo del lago Agua Tinta con base en la densidad estandarizadas de GFT y su correlación con los parámetros ambientales del agua y sedimento.

Finalmente, el ANOSIM realizado para identificar la asociación entre la dispersión de las estaciones (Z) con respecto a las densidades de GFT y los parámetros fisicoquímicos mostró una correlación estadísticamente significativa ($Rho= 0.546$, $p= 0.001$). El análisis BEST registró que las variables con mayor correlación en la distribución de las densidades de GFT fueron la vegetación, T y pH (0.546), la vegetación y pH (0.541) y la vegetación, OD y pH (0.532).

Caracterización de la comunidad de MIB

Lo grupos dominantes de MIB cambiaron en profundidad: la ZBL presentó como componente dominante a los tricópteros, la ZBSL a los oligoquetos y la ZBP al quironómido *Constempellina*. La riqueza taxonómica disminuyó con la profundidad, mientras que la densidad y diversidad fueron mayores en la ZBSL, menores en la ZBL e intermedias en la ZBP (Fig. 29).

El recambio de especies fue la causa principal de disimilitud entre las ZBs. La diversidad beta mayor registró disimilitudes mayores entre la ZBSL y la ZBP y las menores entre la ZBL y ZBSL (Fig. 29).

Los GFTD fueron diferentes entre la ZBP con recolectores y depredadores con relación a la ZBL y ZBSL donde dominaron recolectores y fragmentadores (Fig. 29).

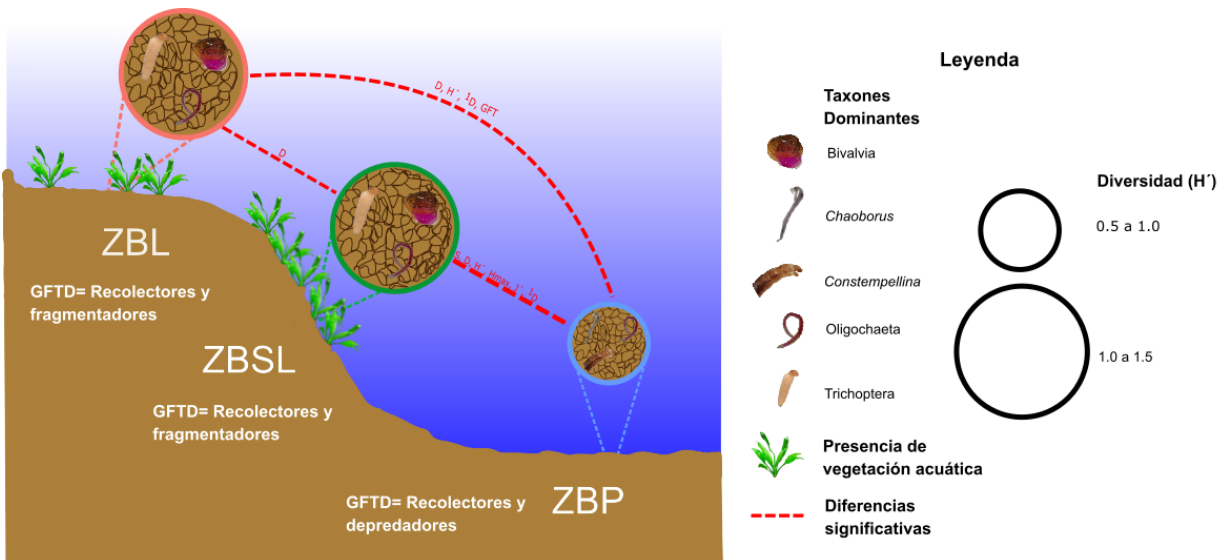


Figura 29. Diversidad, grupos taxonómicos y funcionales dominantes de MIB en las tres ZBs. (D= Densidad, S= Riqueza taxonómica, GFTD= Grupo funcional trófico dominante).

La dominancia de grupos taxonómicos varió dentro de las mismas ZBs. La ZBL presentó grupos dominantes en cada una de las 5 estaciones, en la ZBSL en dos estaciones dominó Bivalvia, en dos Oligochaeta y en una Ostracoda. Por su parte, en la ZBP en dos estaciones dominó *Constempellina*, en dos *Chaoborus* y en una Oligochaeta (Fig. 30).

La S fue diferente solo entre las 5 estaciones de la ZBSL, las 5 estaciones de la ZBL fueron similares entre sí, así como las 5 estaciones de la ZBP. Por otro lado, la densidad de MIB en las estaciones dentro de la misma ZBs fue diferente solo entre las estaciones de la ZBL (la estación Z1 fue dos veces mayor a la Z3) y la ZBSL (la estación Z8 fue 4.5 veces mayor a la Z7). La densidad de MIB de las estaciones de la ZBP fue similar (Fig. 30).

Por su parte, los índices de diversidad fueron diferentes entre las estaciones de la ZBSL (H' y H_{max}) y la ZBP (H' y J'). En la ZBSL, la H' y H_{max} mayor fue encontrada en Z8 y la menor en Z7. En la ZBP, la H' mayor tuvo lugar en Z12 y la menor en Z13, mientras que la J' fue mayor en Z14 y menor en Z13 (Fig. 30).

La diversidad beta registró mayores disimilitudes entre las estaciones de la ZBP, seguida de la ZBL y la ZBSL. Las diferencias entre las estaciones de todas las ZBs, fueron debidas en su mayoría a la composición diferente de taxones.

La densidad de GFT fue diferente solo entre las 5 estaciones de la ZBSL, tales diferencias se encontraron principalmente entre las estaciones Z7 y Z8 con las otras estaciones de la zona (Fig. 30).

Por otro lado, los GFT dominantes fueron diferentes entre las 5 estaciones de las ZBs. En la ZBL en tres estaciones dominaron los recolectores, en una los fragmentadores y en otra los filtradores. La ZBSL tuvo dominancia de recolectores en cuatro estaciones y de filtradores en una. La ZBP en tres estaciones fue dominada por recolectores y en dos por depredadores (Fig. 30).

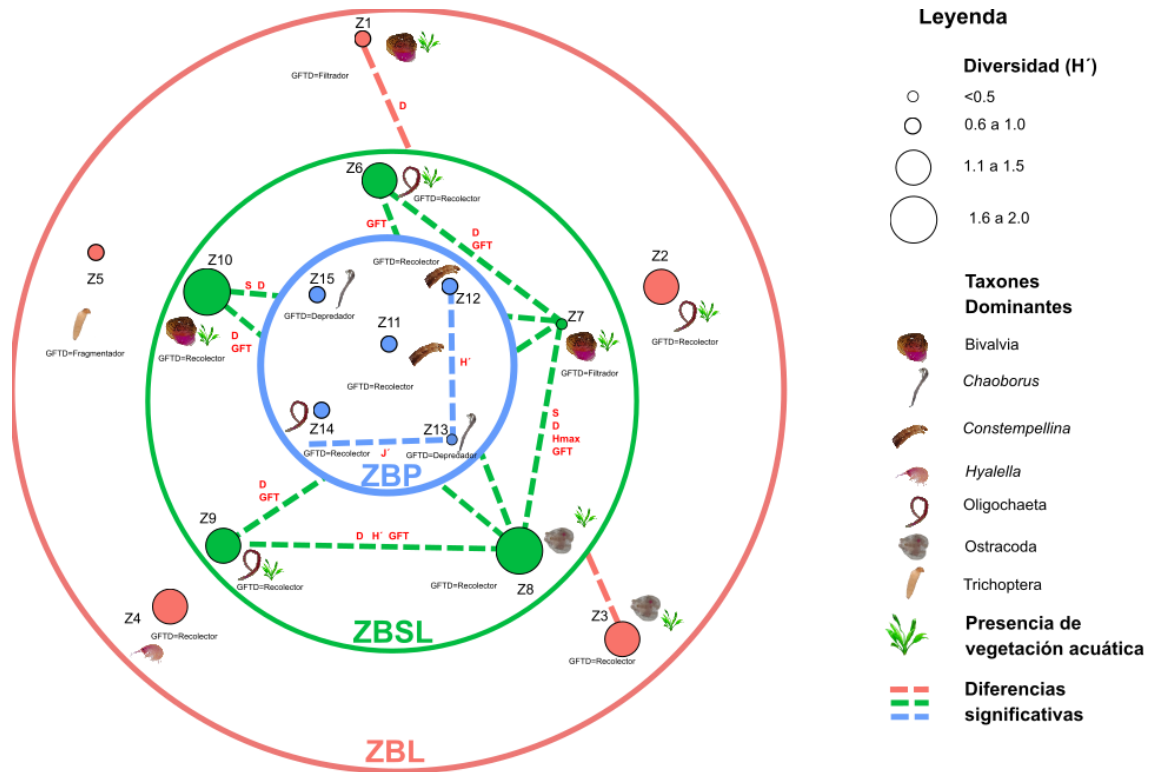


Figura 30. Diferencias entre cada estación Z dentro de las tres ZBs de diversidad, grupos taxonómicos y funcionales dominantes de MIB. D= Densidad, S= Riqueza taxonómica, GFTD= Grupo funcional trófico dominante.

DISCUSIÓN

Variación de MIB entre ZBs

Con respecto a la comparación con otros lagos del PNLM en temporada de circulación, la mayoría de los estudios realizados se restringen a los MIB en la zona profunda. Jiménez (2019) reportó en la zona profunda de Cinco, Lagos, Kichail, Dos Lagos, Esmeralda y Ensueño riquezas menores a las encontradas en el presente estudio, mientras que para Patianú se registran mayores a las de Agua Tinta. En cuanto a la densidad total en la ZBP, Agua Tinta muestra una mayor similitud con Patianú y Dos Lagos y una menor con Ensueño, Kichail y Cinco Lagos (Jiménez, 2019). Para las ZBL y ZBSL, Cortés *et al.*, (2021) reportan en Ensueño, Tziscoa, y Dos Lagos, riquezas mayores, pero densidades menores a las registradas en Agua Tinta en el PNLM. Otros lagos tropicales como Alchichica, Puebla (Hernández *et al.*, 2014), Barrine y Eacham en Australia (Timms, 1979) reportan riquezas similares a la ZBP en Agua Tinta. Por otro lado, la densidad total es similar a Alchichica (Hernández *et al.*, 2014), pero mayor a la reportada en el lago Barrine y Eacham (Timms, 1979) (Tabla 18).

Tabla 18. Riqueza y densidad de la comunidad de MIB de lagos del PNLM y otros lagos tropicales del mundo. (-) = valor no reportado.

Lago	ZBs	Riqueza Total	Densidad Total (ind/m ²)	Fuente	
Agua Tinta	Litoral	22	747 ± 654	Presente estudio	
	Sublitoral	19	1161 ± 830		
	Profundo	13	1025 ± 1401		
Dos lagos	Litoral	14	3852 ± 1789	Cortés, 2021	
	Profundo	2	-		
Ensueño	Litoral	16	2000 ± 541		
	Profundo	8	59 ± 68		
Tziscoa	Litoral	13	1304 ± 680		
	Profundo	4	252 ± 286		
Cinco Lagos	Profundo	8	362 ± 202		
Kichail	Profundo	2	30 ± 51		
Patianú	Profundo	17	698 ± 527		Jiménez, 2019
Dos Lagos	Profundo	6	840 ± 317		
Esmeralda	Profundo	8	312 ± 246		
Ensueño	Profundo	2	78 ± 99		
Alchichica (México)	Profundo	1	1169 ± 1970	Hernández et al., 2014	
Barrine (Australia)	Profundo	4	55.33 ± 44.5	Timms, 1979	
Eacham (Australia)	Profundo	2	96.3 ± 89.2	Timms, 1979	

Si bien la diversidad taxonómica y funcional y la densidad total entre la ZBL y ZBSL es muy similar, los datos sugieren la existencia de un gradiente en cuanto a la densidad de algunos grupos dominantes, como el caso de tricópteros, oligoquetos y bivalvos los cuales disminuyeron mientras que los ostrácodos y quironómidos aumentaron en la ZBSL (Fig. 8). Cortés (2017) reportó en temporada de circulación de los lagos Ensueño y Tziscoa un cambio en la densidad taxonómica. Los quironómidos y ceratopogónidos disminuyeron su densidad de 0.5 a 6 m de profundidad, mientras que los anfípodos aumentaron, lo cual es similar al patrón de distribución registrado.

Por otro lado, la ZBP presentó una clara diferencia en la estructura taxonómica y funcional de MIB en comparación con las otras ZBs (Fig. 18, Fig. 25). En esta zona el grupo funcional mayormente representado fue el de los recolectores, principalmente a la presencia de quironómidos y oligoquetos. La ausencia de vegetación y a una mayor cantidad de MO en el sedimento fue parte de las características que tuvo la ZBP en conjunto. Esto concuerda con lo reportado en Tziscoa, Dos Lagos y Ensueño donde se reportó un cambio en la composición taxonómica de MIB, con una alta dominancia de grupos como quironómidos, asociado a la cantidad y calidad de la MO (Cortés, 2017).

En época de circulación los parámetros importantes como el OD están disponibles en la columna de agua, por lo que no presenta un impacto en la distribución de los organismos, por esto mismo, la distribución recae en las variables del sedimento, en especial la vegetación, que dependiendo de sus características proveen de refugio y alimento para los MIB. Esto explicaría la razón por la cual la diversidad ligeramente mayor en la ZBSL, ya que en dicha zona fue encontrada una mayor cantidad de vegetación acuática.

Variación de MIB dentro de la ZBL y ZBSL

La distribución de MIB fue heterogénea en todas las ZBs, pero la variación en composición y densidad fue más evidente en la ZBL y ZBSL. En detalle, los análisis de similitud de Bray-Curtis y Jaccard (Fig. 15; Fig. 18) muestran que las estaciones más distantes dentro de la ZBL son Z4 y Z5. Dichas estaciones tuvieron en común la presencia de grupos taxonómicos exclusivos, por ejemplo, Enchytraeidae, Naididae y *Bezzia* en Z4 y Chironomini en Z5. Por su parte, las estaciones más diferentes dentro de la ZBSL fueron Z7 y Z8 (Fig. 18). Dichas estaciones se separaron del resto por razones

distintas, por un lado, Z7 presentó la menor diversidad de la zona, mientras que Z8 la mayor (Tabla 11).

Tanto las estaciones de la ZBL y la ZBSL, la vegetación fungió como un factor importante en la distribución de MIB. Por un lado, las estaciones Z4 y Z5 de la ZBL no presentaron vegetación por lo que esto explicaría la menor similitud con el resto de la zona. Por otro, en la estación Z8 de la ZBSL el ACP realizado muestra que la variable con mayor aporte a la variación para la estación fue la vegetación acuática, el cual funge como un factor principal en la distribución de MIB.

La vegetación acuática es un recurso importante en la distribución de los MIB, ya que proveen de refugio y generan sustrato adicional para su establecimiento (Schramm y Jirka, 1989). Shimabukuro y Henry (2018) demostraron la importancia de la vegetación acuática en la distribución de MIB en el lago Cavalos (Brasil), dichos autores reportan que hay cambios significativos en las variables abióticas, especialmente en las características del sedimento, donde la vegetación acuática es abundante, que a su vez es correspondiente a una mayor riqueza y densidad de MIB. Si bien, no todos los organismos son compartidos entre Agua Tinta y Cavalos el patrón reportado es similar para la ZBSL, principalmente en la explicación de las altas diversidades en Z8.

Hasta el momento se ha hecho énfasis en la alta variación taxonómica dentro de las ZBL y ZBSL, sin embargo, una característica importante fue que la distribución de GFT dentro de las zonas mencionadas fue similar generando un grupo estadísticamente significativo con aproximadamente 70% de similitud (Fig. 25). Los resultados muestran que los organismos optaron por un tipo de alimentación particular, que en el caso de Agua Tinta es por recolectores.

De manera general, los ACCP realizados muestran que la distribución de MIB en la ZBL y ZBSL (tanto taxonómica como funcional) es influenciada en mayor medida por la vegetación acuática (Fig. 20). Si bien hay pocos estudios que relacionen variables ambientales con la distribución de MIB en lagos kársticos, en lagos templados como Takkobu (Japón) ha sido reportado que la mayor contribución para explicar la distribución de MIB fue debida a la vegetación acuática (Takamura *et al.*, 2009), o en lagos tropicales como Alchichica (México) donde la contribución mayor fue debida a la textura del

sedimento (Alcocer et al., 2016). Por lo que, es de esperar que cuando el OD no es un factor limitante, la variación sea explicada más por las variables del sedimento que del agua en la zona bentónica de Agua Tinta.

Variación de MIB dentro de la ZBP

A diferencia de la ZBL y ZBSL la característica principal de las estaciones de la ZBP fue la homogeneidad de los parámetros ambientales tanto de agua y sedimento ($p > 0.05$), lo cual fue reflejado en la distribución de MIB entre estaciones. En concreto los análisis de similitud realizados tanto para densidades taxonómicas de MIB como funcionales en la ZBP, muestran que dicha zona forma un grupo estadísticamente significativo (Fig. 18; Fig. 25).

A pesar de dicha homogeneidad en la zona profunda algunas estaciones estuvieron distantes en lo que respecta a algunos índices de diversidad principalmente debido a la dominancia de grupos taxonómicos distintos. Dentro de las estaciones de estas características resaltan los resultados encontrados en Z13 y Z15, las cuales, a diferencia de las otras estaciones que tuvieron alta abundancia de *Constempellina* y *Oligochaeta*, tuvo abundancias altas de *Chaoborus*. Sin embargo, ninguna de las variables ambientales fue correlacionada con dicha variación de la ZBP (Fig. 20, Fig. 27)

De lo anterior, se puede inferir la distribución de MIB dentro de la ZBP en temporada de circulación está influenciada por la biología de los organismos como periodos de emergencia, pupación, oviposición o apareamiento o también por estrategias de alimentación (Merritt *et al.*, 2008). Un ejemplo de esto fue el registrado en *Constempellina*, el cual presentó engrosamientos en el tórax que según la literatura es un indicio del comienzo de la pupación (Merritt *et al.*, 2008). Por su parte *Chaoborus* es un género que se caracteriza por tener migraciones diarias en la columna de agua, estos organismos tienden a encontrarse en el bentos durante el día con la finalidad de disminuir el encuentro con depredadores mientras que en la noche migran a la superficie para alimentarse (Dawidowicz *et al.*, 1990), por esta razón a menudo no son considerados como parte del bentos. Esto explicaría la razón por la cual a pesar de ser dominantes en

Z13 y Z15 no tuvieron abundancias tan grandes en comparación con las abundancias de los organismos dominantes en el resto de las estaciones.

CONCLUSIONES

- Se encontraron en el lago Agua Tinta en la época de circulación un total de 990 individuos pertenecientes a un total de 35 taxones divididos en 4 phyla, 8 clases, 7 órdenes, 9 familias y 14 géneros
- Los grupos dominantes cambiaron en profundidad de tricópteros en la ZBL, a oligoquetos en la ZBSL y al quironómido *Constempellina* en la ZBP.
- La diversidad fue mayor en la ZBSL ($H' = 1.40 \pm 0.60$, $H_{max} = 1.60 \pm 0.67$, $J' = 0.86 \pm 0.09$ y ${}^1D = 4.60 \pm 2.17$), seguida de la ZBL ($H' = 1.18 \pm 0.57$, $H_{max} = 1.40 \pm 0.67$, $J' = 0.85 \pm 0.14$ y ${}^1D = 3.71 \pm 1.69$) y por último la ZBP ($H' = 0.67 \pm 0.36$, $H_{max} = 1.00 \pm 0.53$, $J' = 0.68 \pm 0.21$ y ${}^1D = 2.06 \pm 0.69$).
- El recambio de especies fue la causa principal de la disimilitud entre las ZBs. La diversidad beta fue mayor entre la ZBSL y la ZBP ($\beta_{cc} = 85.7\%$), seguida de la ZBL y ZBP ($\beta_{cc} = 79.3\%$) y la menor entre la ZBL y ZBSL (53.6%).
- La densidad total de MIB fue de 978 ± 1005 ind/m². La mayor densidad fue encontrada en la ZBSL (1161 ± 830 ind/m²), seguida de la ZBP (1025 ± 1401 ind/m²) y por último la ZBL (747 ± 654 ind/m²). La ZBL tuvo menor densidad probablemente debido a la inestabilidad del medio.
- Los GFT fueron diferentes entre la ZBP que tuvo recolectores y depredadores, en relación con la ZBL y ZBSL las cuales presentaron recolectores y fragmentadores como organismos dominantes.
- El patrón general observado en Agua Tinta es que la comunidad de MIB disminuyó con la profundidad, siempre y cuando la vegetación no esté presente. Al encontrar Agua Tinta en circulación, las variables del agua suprayacente, en especial el OD, no fungieron como una limitante en la distribución de los MIB.
- La ZBL y ZBSL fueron similares en diversidad taxonómica y funcional de MIB, probablemente por la presencia de vegetación en ambas ZBs, pero distintas a la ZBP la cual no presentó vegetación.

- La variación espacial en la composición y diversidad de MIB fue mayor en la ZBSL a comparación con la ZBL y ZBP, esto es asociado a que se presentó una cantidad mayor de vegetación acuática en la ZBSL a comparación de la ZBL y ZBP, la cantidad de microhábitats generados proveen refugio y alimento a los MIB, aunado a que el periodo de circulación ofrece oportunidades de colonización de hábitats disponibles.

REFERENCIAS

- Anderson, M.J. 2006. Distance-based test for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62 (1): 245-253. Doi: 10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x
- Alcocer, J., Bernal-Brooks, F.W. 2010. Limnology in Mexico. *Hydrobiologia* 644: 15-68
- Alcocer, J., Oseguera, L.A., Sánchez, G., González, C.G., Martínez, J.R., González, R., 2016. Bathymetric and morphometric surveys of the Montebello Lakes, Chiapas. *Journal of Limnology* 75, 56–65. Doi:10.4081/jlimnol.2016.1343
- Alcocer, J., Escobar, E., Reznícková, P., Oseguera, L.A. 2016. La comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales como un reflejo de la heterogeneidad ambiental. *Hidrobiológica* 26 (3): 403-418.
- Alcocer, J., Escolero, O., Álvarez, F. 2023. Las “Lagunas de Montebello”: Joyas de la naturaleza amenazadas. FES Iztacala, UNAM, México.
- Ali, A., Frouz, J., Lobinske, R.J. 2002. Spatio-temporal effects of selected physico-chemical variables of water, algae and sediment chemistry on the larval community of nuisance Chironomidae (Diptera) in a natural and a man-made lake in central Florida. *Hydrobiologia* 470: 181-193.
- Árva, D., Tóth M., Horváth, H., Nagy, S.A., Specziár, A. 2015. The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. *Hydrobiologia* 742: 249-266.
- Brinkhurst, R.O. 1974. The bentos of lakes. The Macmillan Press LTD. Londres y Basingstoke.

- Burch, B.J., Cruz-Reyes, A., 1987. Clave genérica para la identificación de gastrópodos de agua dulce en México, 1a ed., Instituto de biología UNAM. UNAM, CDMX. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
- Céréghino, R. 2006. Ontogenetic diet shifts and their incidence on ecological processes: a case study using two morphologically similar stoneflies (Plecoptera). *Acta Oecologica*, 30, 33-38.
- Clarke, K.R., Somerfield, P.J., Gorley, R.N. 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Experimental Marine Biology and Ecology* 366 (1-2), 56-59.
- CONANP, 2011. Programa de monitoreo de calidad de agua. Estudio para monitorear los parámetros de calidad de agua de las lagunas comunicadas con el Sistema Lagunar Tepancoapan. Comitán de Domínguez.
- Cortés-Guzmán, D., 2017. Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos profundos de los lagos del Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Chiapas. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cortés-Guzmán, D., Alcocer, J., Oseguera, L.A. 2019. Benthic macroinvertebrate community diversity of Montebello Lakes, Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90. 1-11. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2769>
- Cortés-Guzmán, D., Alcocer, J., Oseguera, L.A. 2021. Benthic macroinvertebrate communities of three tropical, warm monomictic Mexican lakes. *Limnologica* 89: 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.limno.2021.125888>
- Cummins, K., Klug, M. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review in Ecology and Systematics*.10. 147-172.
- Dawidowicz, P., Pijanowska, J., Ciechomski, K., 1990. Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish. *Limnology and Oceanography* 35 (7): 1631-1637. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.7.1631>
- Duffy, J. E., Richardson, J. P., Canuel, E. A. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters* 6: 637-645.

- Durán-Calderón, I., Escolero, O., Muñoz, E., Castillo, M., Silva, G., 2014. Cartografía geomorfológica a escala 1: 50000 del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas (México). *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66, 263–277.
- Echelpoel, W.V., Eurie, M.A., Van, J., Lock, K., Dueñas, J.A., Domínguez-Granda, L.E., Goethals, P. 2018. Macroinvertebrate functional feeding group structure along an impacted tropical river: The Portoviejo River (Ecuador). *Limnologica* 73: 12-19.
- Edmondson, W.T., 1959. *Fresh Water Biology*, 2a ed. Wiley, New York.
- Gamenick, I., Jahn, A., Vopel, K., Giere, O. 1996. Hypoxia and sulphide as structuring factors in a macrozoobenthic community on the Baltic Sea shore: colonization studies and tolerance experiments. *Marine Ecology Progress Series* 144: 73-85.
- Guadarrama, S. 2017. *Ecología del bentos en seis lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gupta, P.K., Pant, M.C. 1990. Distribution and seasonal abundance of benthic macroinvertebrates in lake Naini Tal, U.P., India. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 75(4): 493-506.
- Hernández M.C., Alcocer, J., Oseguera, L.A., Escobar, E. 2014. Profundal benthic invertebrates in an oligotrophic tropical lake: different strategies for coping with anoxia. *Journal of Limnology* 73: 387-399.
- Heino, J. 2008. Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography* 53(4): 1446-1455.
- Heling, C.L., Stelzer, R.S., Drecktrah, H.G., Koenigs, R.P. 2018. Spatial variation of benthic invertebrates at the whole-ecosystem scale in a large eutrophic lake. *Freshwater Science* 37 (3), 1-13.
- Hoffman, J.I.E. 2015. Hypergeometric distribution. En J.I.E. Hoffman (Ed). *Biostatistics for medical and biomedical practitioners*. 179-182. Academic Press. California.
- Ji, L., Song, C., Cao, X., Zhou, Y., Deng, D. 2015. Spatial variation in nutrient excretion by macrozoobenthos in a Chinese large shallow lake (Lake Taihu). *Journal of Freshwater Ecology*. 30:1. 169-180. DOI: <https://doi.org/10.1080/02705060.2014.997816>

- Jiménez, C., Springer, M. 1994. Vertical distribution of benthic macrofauna in Costa Rican crater lake. *Revista de Biología Tropical* 42 (1/2). 175-179.
- Jiménez, E. 2019. Ecología de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de nueve lagos del Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jónasson, P.M. 2004. Benthic Invertebrates. En: P.E.O. Sullivan y C.S. Reynolds (Eds). *The lakes handbook volume 1. Limnology and limnetic ecology*. 341-416. Blackwell Publishing. EUA.
- Krezoski, J.R., Moslet, S.C., Rohhins, J.A. 1978. Influence of benthic macroinvertebrates on mixing of profundal sediments in southeastern Lake Huron. *Limnology and Oceanography* 23(5): 1011-1016.
- Lampert, W., Sommer, U. 2007. *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. 2a ed. Oxford University Press. EUA.
- Mangadze, T., Wasserman, R. J., Froneman, P. W., Dalu, T. 2019. Macroinvertebrate functional feeding group alterations in response to hábitat degradation on headwater Austral streams. *Science of the Total Environment* 695: 1-9.
- Matsumura, T., Galizia, J. 2011. *Limnology*. CRC Press. Florida.
- Merrit, R.W., Cummins, K.W., Berg, M.B., 2008. *An introduction to the aquatic insects of North America*, 4a ed. Kendall/Hunt, EUA.
- Merrit, R.W., Cummins, K. W., Berg , M. B. 2017. Chapter 20 - Trophic Relationships of Macroinvertebrates, Editor(s): F. R. Hauer, G. A. Lamberti. *Methods in Stream Ecology*. Volume 1 (Third Edition). Academic Press. 413-433.
- Ochoa-Ochoa, L.M., Mejía-Domínguez, N.R., Velasco, J. A., Dimitrov, D., Marske, K. A. 2020. Dimensions of amphibian alpha diversity in the New World. *Journal of Biogeography* 47: 2293-2302.
- Pashiardis, S., Kalogirou, S.A., Pelengaris, A. 2017. Characteristics of Photosynthetic Active Radiation (PAR) through statistical análisis at Iarnaca cyprus. *SM Journal of Biometrics and Biostatistics* 2 (2):1009.
- Pennak, R., 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*, 2a ed. Wiley Interscience,

New York.

- Ramírez, A. y Gutiérrez-Fonseca, P. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical* 67 (2), 155-167.
- Roldán, G., Ramírez, J.J., 2008. *Fundamentos de limnología tropical*, 2a ed. Universidad de Antioquia, Medellín.
- Schmera, D., Podani, J. 2011. Comments on separating components of beta diversity. *Community Ecology* 12(2): 153-160.
- Schramm-Jr, H.I., Jirka, K.J. 1989. Epiphytic macroinvertebrates as a food resource for bluegills in Florida lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* 118 (4): 416-426.
- Shimabukuro, E.M., Henry, R. 2018. Benthic distributions in small tropical lakes: the presence of macrophytes matters. *Tropical Ecology* 59(1): 69-81.
- Sibaja-Cordero, J.A., Umaña-Villalobos, G. 2008. Invertebrados bentónicos del Lago Cote, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56 (4), 205-213.
- Sosa, I., 2014. Comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del Parque Nacional Lagunas de Montebello. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Soto, E.O. 2019. Estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos de seis lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Takamura, N., Ito, T., Ueno, R., Ohtaka, A., Wakana, I., Nakagawa, M., Ueno, Y., Nakajima, H. 2009. Environmental gradients determining the distribution of benthic macroinvertebrates in Lake Takkobu, Kushiro wetland, northern Japan. *Ecological Research* 24: 371-381.
- Thorp, H.N., Rogers, J.H. 2015. *Ecology and general biology, Thorp and Covich's freshwater invertebrates*, vol I. Academic Press. London.
- Thorp, H.N., Rogers, J.H. 2018. *Keys to neotropical Hexapoda*, Thorp and Covich's

freshwater invertebrates, vol III. Academic Press. London.

- Timms, B.V. 1979. The bentos of some lakes in northeastern Queensland. Proceedings of the Royal Society of Queensland 90: 57-64.
- Vargas, M. 2019. Variación del seston en lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vilmos-Lojano, D., Hampel, H., Vázquez, R. F., Martínez-Capel, F. 2020. Community structure and functional feeding groups of macroinvertebrates in pristine Andean streams under different vegetation cover. *Ecohydrology and Hydrobiology* 20: 357-368.
- Wallace, J.B., Webster, J.R., 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology* 41, 115–139. doi:10.1146/annurev.en.41.010196.000555
- Wentworth, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology* 30 (5): 377-392.
- Wetzel, R.G., 2001. *Limnology lake and river ecosystems*. Academic press, San Diego.
- Xu, M., Wang, Z., Pan, B., Zhao, N. 2012. Distribution and species composition of macroinvertebrates in the hyporheic zone of bed sediment. *International Journal of Sediment Research* 27: 129-140.
- Yang, Y., Yi, Y., Zhou, Y., Wang, X., Zhang, S., Yang, Z. 2020. Spatio-temporal variations of benthic macroinvertebrates and the driving environmental variables in a shallow lake. *Ecological Indicators* 110: 1-11.