



**Universidad Nacional Autónoma
de México**

Facultad de Ciencias

**COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LA
COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS
DEL PARQUE NACIONAL LAGUNAS DE MONTEBELLO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A

INARI SOSA ARANDA

Director de Tesis: **Dr. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ**

México 2014





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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Sosa
Aranda
Inari
56 72 10 89
Unviversidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
307512026

2. Datos del tutor

Dr
Luis
Zambrano González

3. Datos del sinodal 1

Dr
Jorge Arturo
Meave
Del Castillo

4. Datos del sinodal 2

Dra
Marisa
Mazari
Hiriart

5. Datos del sinodal 3

M en C
Ángel
Merlo
Galeazzi

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Rafael
Barba
Álvarez

7. Datos del trabajo escrito

Comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados
bentónicos del Parque Nacional Lagunas de Montebello
55
2015

Agradecimientos

Al Laboratorio de Restauración Ecológica del Instituto de Biología (UNAM) por darme la oportunidad de realizar este trabajo y dar un paso tan importante en mi vida y formación académica.

A mi tutor el Dr. Luis Zambrano González por todo su apoyo y sobre todo por sus consejos y su ayuda para mejorar lo más posible este trabajo.

Al M. en C. Ángel Merlo Galeazzi le agradezco, además de muchos momentos amenos, su ayuda, recomendaciones y críticas a lo largo de todo este proceso.

Al Biól. Fernando Córdova Tapia por su paciencia, por todo el apoyo y confianza que me ha brindado y por darme ánimos durante todo este tiempo.

Al Dr. Óscar Escolero por darnos la oportunidad de participar en este proyecto, por toda su ayuda técnica y por el apoyo que le ha dado al proyecto.

Al Dr. Roberto Bonifaz un agradecimiento muy especial porque no sólo nos compartió sus conocimientos sobre el área de estudio, sino también su pasión por el lugar y también por todas sus atenciones y ayuda que nos brindó en campo.

A CONACYT y CONAGUA por financiar este proyecto a través del Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua.

Agradecimientos personales

En primer lugar a mis abuelos *Tiny* y *Gasti*, que fueron y serán siempre mis modelos a seguir y dos de las personas que más he admirado en mi vida. Les doy las gracias por todo lo que me enseñaron, por acompañarme siempre, por apoyarme y sobre todo por su cariño incondicional. También a mi abuela *Kitty*, por ser más que una abuela una amiga, por todos los momentos que he pasado con ella, por su apoyo y enorme cariño.

A mis papás por todas sus enseñanzas y por acompañarme y apoyarme a lo largo de toda mi vida. Gracias por estar siempre a mi lado, dándome comprensión y cariño e impulsándome a hacer siempre todo lo que me gusta.

A mi hermano por ser mi compañero y cómplice en los momentos buenos y en los malos, gracias por escucharme siempre y por mostrarme tantas cosas divertidas e interesantes.

A todos mis amigos y compañeros del laboratorio de restauración ecológica que fueron una pieza fundamental en esta etapa y que siempre me dieron su apoyo y con los que compartí muchas risas y momentos muy agradables. Les doy las gracias por haberme dado la oportunidad de conocerlos pues todos son grandes personas y me da mucho gusto contar con su amistad.

Uno de los agradecimientos más importantes y especiales es para Ricky y su familia: Don Alfredo, Patty, Ari, los gemelos Valeria y Ari Gael y por supuesto mi tocayita Inari. Por abrirnos las puertas de su casa y por hacernos sentir en familia. Gracias porque nos alegraron y reconfortaron en los momentos más difíciles y de mayor cansancio. No sólo nos ayudaron con el trabajo de campo, hicieron que el muestreo se volviera una experiencia inolvidable.

A Tomás por todo su cariño y por todos los buenos momentos que hemos pasado.

A todos los buenos amigos que hice en el Madrid. A mis amigas más antiguas y con las que he compartido toda mi vida Paulina, Ale, Aidis, Mili y Fer, gracias por **todo**. Por su amistad, por los buenos momentos y porque siempre he podido contar con ustedes. También a Richi, Jorju y Diego Godoy por ser mis amigos desde hace tanto tiempo y por el gusto que me da verlos. A Daniela (Sopes), Karina y Joana (BC) por ser tan geniales y por lo bien que nos entendemos. Un agradecimiento muy especial a Humberto por ser la persona tan auténtica y chistosa que es y por compartir esa autenticidad y gracia conmigo a lo largo de esta gran amistad. Por último a un amigo que conocí hace 15 años en el Madrid y que después de tantas cosas y de tanto tiempo sigue siendo un gran amigo Leonardo, porque 15 años no son cualquier cosa.

A mis amigos de la facultad. A los que siempre me han apoyado mi comadre Citlalli, Gonzálo, Toño, Ariel, Lalo, Víctor y a especialmente Erick ¿qué hubiera yo hecho sin él? A Ana Paula, Erii, Fer Mayani y Alonso porque desde primer semestre han sido grandes amigos. A las b-e Mariana, Tonanzi, Paulina, Odette y Jessie por toda la diversión y locura. A Arturo, Freddy, Daniel (Flanes) y Gus porque son increíbles y me alegra contar con su amistad. Y a mis colegas en la tesis y en el servicio social Itz baby, Clau pi y Daniela, porque son personas muy divertidas, que comparten mis gustos y porque hicieron la tesis y el servicio mil veces más divertido

Índice	Página
Resumen	1
Introducción	3
Justificación	11
Pregunta de investigación	12
Hipótesis particulares	12
Objetivo general	12
Objetivos particulares	12
Área de estudio	13
Métodos	16
Fase de campo	16
Análisis de datos	17
Resultados	20
Discusión	34
Conclusiones	45
Referencias	46
Anexo I	51

Resumen

La eutrofización y la contaminación de los cuerpos de agua provocada por la acción del hombre son problemas de gran importancia en la actualidad. Estos procesos consisten principalmente en un incremento excesivo en la cantidad de nutrientes y un deterioro de la calidad del agua, que afectan el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas acuáticos. Una forma de evaluar dichas alteraciones es realizar un análisis físico-químico de la calidad del agua; sin embargo, este tipo de análisis sólo refleja la calidad del agua en el momento del estudio o tras un solo evento de perturbación, por lo que no necesariamente muestra los efectos a largo plazo sobre la calidad del agua y del ecosistema. Es por esta razón que realizar estudios que permitan conocer cómo se ven afectadas las comunidades en cuerpos de agua perturbados y eutrofizados es de suma importancia. Los macroinvertebrados acuáticos presentan características que los hacen ideales para realizar este tipo de estudios. Son fáciles de coleccionar e identificar, se encuentran prácticamente en todos los ecosistemas dulceacuáticos, tienen ciclos de vida cortos, tienen poca movilidad y una gran diversidad taxonómica. El Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) recientemente ha sufrido un problema de eutrofización en varios de sus lagos, dentro del Parque existen lagos con diferentes grados de perturbación, desde muy conservados a fuertemente perturbados. En este trabajo se estudiaron algunos lagos del Parque con diferentes grados de perturbación, de acuerdo con su transparencia con el disco de Secchi y se clasificaron en tres categorías: conservados, semiconservados y perturbados. Se buscó determinar si hay diferencias en los parámetros de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre los lagos con distinto grado de perturbación. Para ello, en cada lago se llevó a cabo un muestreo de macroinvertebrados en distintos puntos con vegetación acuática en dos temporadas del año (secas y lluvias). Una vez obtenidos los organismos se contaron e identificaron hasta el nivel de familia. Con los datos obtenidos se calculó la abundancia, la riqueza, la diversidad α de Fisher, la abundancia de la familia Hyalellidae (hialelas) y la abundancia de la familia Chironomidae (quironómidos) y se analizó su relación con la transparencia con disco de Secchi. Los lagos se agruparon de acuerdo con sus categorías de perturbación y se hicieron pruebas estadísticas para comparar entre las categorías en función de los parámetros anteriores. Se encontró una ligera tendencia hacia el aumento de la abundancia de macroinvertebrados conforme aumenta el grado de perturbación. En cambio, la diversidad y la riqueza de familias fueron mayores en los lagos semiconservados. Las hialelas fueron dominantes en los lagos conservados y semiconservados,

mientras que los quironómidos fueron dominantes en los lagos perturbados. El análisis de clasificación (cluster) mostró que la estructura de la comunidad es más similar entre los lagos conservados y semiconservados, que entre éstos y los lagos perturbados. Los resultados muestran que la comunidad de macroinvertebrados de los lagos perturbados sí se ha visto afectada por los efectos de la actividad humana, que han causado la perturbación de estos lagos del PNLM.

Introducción

Eutrofización de los cuerpos de agua

En la actualidad la eutrofización es la principal causa del deterioro de los cuerpos de agua en todo el mundo (Smith *et al.*, 1999; Fontúrbel-Rada, 2005). La eutrofización consiste en un incremento de los nutrientes y de la materia orgánica que se ve reflejado en un aumento de los sólidos disueltos y una disminución de la transparencia de ríos y lagos (Fontúrbel-Rada, 2005; Flores-López *et al.*, 2009). Todo esto genera el deterioro tanto de la calidad del agua como de la función y estructura del ecosistema acuático, llegando incluso a perderse los servicios ambientales que los ecosistemas acuáticos pueden proveer (Smith *et al.*, 1999; Alonso y Carmargo, 2005).

Desde la Revolución Industrial las actividades antropogénicas que contribuyen a la eutrofización se han visto agravados. La concentración de la población en las ciudades que descargan sus aguas negras y otros desechos a los cuerpos de agua, la agricultura intensiva y la producción de nuevas sustancias contaminantes son parte de estos procesos (Smith *et al.*, 1999; Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen *et al.*, 2005). El vertimiento de aguas residuales sin tratamiento de ningún tipo, algunos procesos industriales, la escorrentía que arrastra los fertilizantes utilizados en la agricultura y la descomposición de materia orgánica procedente de núcleos urbanos, son algunas de las principales fuentes de nutrientes y materia orgánica que afectan a los cuerpos de agua (Barbour *et al.*, 1996; Smith *et al.*, 1999; Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen *et al.*, 2005).

La eutrofización de un lago ocurre cuando se presenta un exceso de compuestos inorgánicos de fósforo y nitrógeno (Flores-López *et al.*, 2009). Este enriquecimiento de nutrientes altera la dinámica trófica de los ecosistemas acuáticos (Alonso y Camargo, 2005). Además, con el incremento de la materia orgánica se propicia la proliferación de microorganismos descomponedores, lo cual produce una reducción de la concentración de oxígeno disuelto en agua y el aumento de compuestos inorgánicos como el amonio y el fosfato (Alonso y Camargo, 2005).

Los nutrientes son limitantes para la producción de materia orgánica por los productores primarios. Cuando los nutrientes aumentan se genera un incremento de los organismos fotosintéticos, principalmente las algas (Scheffer, 1998; Smith *et al.*, 1999; Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen *et al.*, 2005). Adicionalmente, existe una relación entre el aumento de los nutrientes con la abundancia y la estructura de la comunidad de peces (Scheffer, 1998; Vander

Zanden y Vadeboncoeur, 2002). A esto se suma que en los procesos de eutrofización ocurre un cambio en la comunidad de peces, en la cual aumenta considerablemente la abundancia de peces omnívoros y zooplanctívoros (Scheffer, 1998; Jeppesen *et al.*, 2005). Esto conlleva a una mayor depredación sobre el zooplancton, con lo que se da una disminución de la comunidad de zooplancton y de la presión de depredación que ésta ejerce sobre el fitoplancton (Scheffer, 1998). La disminución de la depredación y el aumento de los nutrientes conducen a un fuerte incremento de la biomasa de fitoplancton (Smith *et al.*, 1999; Jeppesen *et al.*, 2005).

El incremento del fitoplancton reduce la transparencia de los lagos y la zona fótica. De esta manera las macrófitas sumergidas se ven afectadas y sus poblaciones se reducen significativamente (Jeppesen *et al.*, 2005). En lagos someros existe una retroalimentación positiva entre la pérdida de macrófitas y el estado de turbidez de los lagos. Con la pérdida de macrófitas existe una mayor resuspensión de sedimento y aumenta la turbidez, lo que ocasiona que menos luz llegue a estas plantas y cada vez sus poblaciones se reduzcan más y se incremente la resuspensión (Scheffer, 1998). Además, al perderse las macrófitas se pierden los refugios y el recurso alimenticio que ofrecen a muchos invertebrados y a algunos peces (Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen *et al.*, 2005). El resultado de lo anterior es un cambio drástico en la estructura y la función del ecosistema. La riqueza, la diversidad y la abundancia de especies se ven afectadas, generalmente de forma tal que se pierde parte de la diversidad y una o dos especies se vuelven dominantes dentro de cada comunidad del sistema (Scheffer, 1998; Alonso y Camargo, 2005; Jeppesen *et al.*, 2005). Por ejemplo, en la comunidad de peces tienden a dominar los ciprínidos y se pierden especies de salmoniformes y pércidos, en el caso de los macroinvertebrados se pierden muchas especies de Amphipoda, Trichoptera, Ephemeroptera y Plecoptera, entre otras y dominan especies de Chironmidae e Hirudinea.

Existen diversos métodos para evaluar el estado de ecosistemas acuáticos perturbados por un incremento en la entrada de nutrientes. La primera forma que se usó y la más común es la de medir los parámetros fisicoquímicos del agua (Barbour *et al.*, 1996, Bain *et al.*, 2000; Alonso Camargo, 2005; Merlo-Galeazzi, 2014), estableciendo niveles de perturbación de acuerdo con la concentración de sustancias tóxicas o con los valores de parámetros indicadores de la calidad del agua (Alonso Camargo, 2005). Esta forma de evaluación tiene la ventaja de ser fácil de entender y de usar para determinar el nivel de perturbación, pues se usan medidas fácilmente cuantificables

(i.e., 5 mg/L de oxígeno disuelto) (Bain *et al.*, 2000). Sin embargo, estos análisis proporcionan únicamente una valoración instantánea de la calidad del agua, mientras que los efectos sobre el ecosistema de un evento de perturbación pueden persistir aun cuando los parámetros fisicoquímicos hayan vuelto a la normalidad. Además, estas evaluaciones no logran ofrecer una visión completa de la salud del ecosistema ni de los efectos de la perturbación sobre la biota (Barbour *et al.*, 1996; Bain *et al.*, 2000; Alonso Camargo, 2005; Villagrán-Mella *et al.*, 2006; Merlo-Galeazzi, 2014).

Por esta razón, desde hace tiempo empezaron a usarse indicadores biológicos para determinar los efectos en las comunidades y el funcionamiento del ecosistema (Barbour *et al.*, 1996; Bain *et al.*, 2000; Alonso y Camargo, 2005; Villagrán *et al.*, 2006; Merlo-Galeazzi, 2014). Entre de las evaluaciones biológicas existen diversas medidas y enfoques (Bain *et al.*, 2000; Merlo-Galeazzi, 2014). Por ejemplo, se puede evaluar la calidad del agua con la presencia de unas cuantas especies indicadoras, o bien se pueden realizar análisis a nivel de comunidad (Barbour *et al.*, 1996; Bain *et al.*, 2000; Merlo-Galeazzi, 2014). Estos últimos pueden centrarse en la estructura de la comunidad o pueden ser de tipo funcionales (Barbour *et al.*, 1996; Bain *et al.*, 2000). Los análisis de la estructura parten del supuesto de que la riqueza y la diversidad de una comunidad están determinadas tanto por largos procesos históricoevolutivos, como por procesos recientes y locales que pueden ser detectados a través de los cambios en la estructura original (Merlo-Galeazzi, 2014). Los análisis funcionales se basan en que, dentro de las comunidades, deben existir grupos de organismos con funciones o roles diferentes. De esta forma, una comunidad en buen estado debe tener una variedad alta de grupos funcionales y suficientes especies redundantes, es decir, que realicen la misma función (Wallace y Webster, 1996; Naeem y Li, 1997; Merlo-Galeazzi, 2014), debido a que el número de grupos funcionales determina los procesos del ecosistema y las especies redundantes le dan estabilidad y diversidad (Naeem y Li, 1997; Palmer *et al.*, 1997; Merlo-Galeazzi, 2014). Los análisis de estructura y de función de las comunidades son complementarios entre sí (Rivera-Usme *et al.*, 2013).

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos ha sido utilizada con mucha frecuencia para evaluar la calidad del agua en ecosistemas dulceacuícolas (Barbour *et al.*, 1996, Vásquez *et al.*, 2006; Villagrán *et al.*, 2006). En varios estudios se han relacionado características de la comunidad de macroinvertebrados con condiciones fisicoquímicas específicas como el pH, la salinidad, la

concentración de metales pesados y el oxígeno disuelto (Speies y Mitsch, 2000; Alonso y Camargo, 2005). Los macroinvertebrados poseen características que los hacen ideales al realizar estudios del estado del ecosistema. En primer lugar la comunidad de macroinvertebrados tiene una gran diversidad de taxones con requerimientos ecológicos específicos (Alonso y Camargo, 2005; Villagrán *et al.*, 2006; Merlo-Galeazzi, 2014). Esto hace que dentro de la comunidad exista una gran variedad de respuestas ante los disturbios o cambios del ambiente (Alonso Camargo, 2005; Merlo-Galeazzi, 2014). Por otro lado, los macroinvertebrados tienen ciclos de vida cortos y una baja movilidad, lo cual permite conocer en el corto plazo efectos de perturbaciones ambientales de forma localizada (Vásquez *et al.* 2006; Villagrán-Mella *et al.*, 2006; Merlo-Galeazzi, 2014). Además, el muestreo no requiere equipo costoso ni delicado y consta de un procedimiento sencillo (Merrit y Cummnis, 1996; Alonso y Camargo, 2005). La identificación a nivel de taxones de alto grado como clases o familias, no es complicada y puede ser suficiente para realizar estos estudios (Alonso y Camargo, 2005; Merlo-Galeazzi, 2014). Por último, los macroinvertebrados están presentes en todos los ecosistemas acuáticos continentales, con lo que cualquier monitoreo se vuelve fácilmente repetible y comparable (Vásquez *et al.*, 2006).

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos en los ecosistemas acuáticos

Los macroinvertebrados son un elemento clave de las rutas bentónicas, en las que realizan funciones de reciclaje de nutrientes, translocación y descomposición de la materia orgánica (Wallace y Webster, 1996; Solomón, 2008). Así mismo, son consumidores en niveles tróficos intermedios y ejercen efectos *top-down* sobre el fitoplancton y efectos *bottom-up* sobre las poblaciones de peces insectívoros (Wallace y Webster, 1996; Scheffer, 1998). De esta manera, al ser presas de algunos peces, constituyen el enlace entre las rutas betónicas y las pelágicas (Euliss *et al.*, 1992; Wallace y Webster, 1996; Vander Zanden y Vadeboncoeur, 2002).

La diversidad de la comunidad de macroinvertebrados depende entre otras cosas de la heterogeneidad del sistema, la cual incluye variaciones en los parámetros físico-químicos del agua, la cantidad de microhábitats, el tipo de sustrato y la distribución de algas y macrófitas (Merrit y Cummnis, 1996; Wallace y Webster, 1996; Scheffer, 1998; Voelz y McArthur, 2000).

Principalmente porque las variaciones anteriores determinan la cantidad de alimento que los macroinvertebrados pueden aprovechar y la calidad de los refugios disponibles que pueden ser las

macrófitas, las rocas y el sedimento. Debido a que las fuentes de alimento y los refugios están distribuidos en parches, las áreas con mayor cantidad de alimento y refugios tendrán una mayor posibilidad de albergar macroinvertebrados (Merrit y Cummins, 1996; Wallace y Webster, 1996). A nivel local la distribución de las poblaciones de macroinvertebrados es el resultado de la conjunción entre hábitat (tipo de sedimento, refugio, etc.), el hábito (modo de locomoción y adherencia), las interacciones de competencia y depredación y la disponibilidad de alimento (Wallace y Webster, 1996; Merrit y Cummins, 1996). Mientras que a nivel regional la presencia de macroinvertebrados acuáticos está determinada por la tolerancia físico-química de los individuos ante una variedad de factores ambientales (Merrit y Cummins, 1996).

La presencia de competidores y/o depredadores tiene importantes implicaciones en la comunidad de macroinvertebrados ya que puede modificar el hábitat en el que viven o alterar la eficiencia con la que los individuos obtienen los recursos (Merrit y Cummins, 1996). Por ejemplo, para ecosistemas lénticos se ha demostrado que operan fuertes efectos descendentes o *top-down* de los peces hacia los macroinvertebrados. Lo que además de limitar el crecimiento de las poblaciones, produce poblaciones con individuos de menor tamaño ya que los depredadores se alimentan de las presas más grandes, ocasionando que sólo se encuentren macroinvertebrados en zonas con refugios (Wallace y Webster, 1996; Scheffer, 1998). Por otro lado, en parches donde la competencia por recursos y refugio es muy alta la eficiencia en la obtención de recursos y la productividad es mucho menor (Merrit y Cummins, 1996; Wallace y Webster, 1996). Por ejemplo, se ha visto que ciertas especies de macroinvertebrados tienen una tasa de crecimiento menor en presencia de larvas otras especies (Wallace y Webster, 1996).

Grupos funcionales

En los ecosistemas existen organismos funcionalmente diferentes que desempeñan papeles particulares en la regulación de los procesos ecosistémicos. De manera tal que los organismos que cumplen con la misma función dentro de estos procesos forman parte de un mismo gremio o grupo funcional (Walker, 1992). Por lo tanto, para entender el funcionamiento de un ecosistema no se requiere conocer la función de cada especie en particular, sino únicamente el papel que cada grupo funcional tiene en el sistema (Walker, 1992).

Dentro de la comunidad de macroinvertebrados se han reconocido varios grupos funcionales que se definen con base en el mecanismo morfo-conductual que utilizan para alimentarse (Merritt y Cummins, 1996). De esta forma los macroinvertebrados pueden agruparse en: (1) raspadores, organismos que raspan el perifiton y las algas adheridas a las superficies orgánicas y minerales; (2) fragmentadores, que se alimentan de tejido vegetal vivo o partículas gruesas de materia orgánica (materia orgánica particulada gruesa, MOPG) como restos de hojas y madera en descomposición; (3) colectores, que se alimentan de materia orgánica particulada fina (MOPF) constituida por partículas de detritus y materia en descomposición menores a 1mm de diámetro; (4) filtradores, que poseen estructuras anatómicas especializadas como pelos u abanicos bucales para obtener las partículas suspendidas en el agua; y (5) depredadores, que se alimentan de tejido animal vivo (Wallace y Webster, 1996; Merritt y Cummins, 1996, Alonso Camargo, 2005). Cada grupo funcional lleva a cabo una función particular en el ecosistema que afecta a los otros grupos, (Wallace y Webster, 1996).

Los cambios en las condiciones ambientales pueden generar cambios profundos en la dinámica trófica y la estructura de la comunidad de macroinvertebrados, alterando la abundancia y la presencia de ciertos grupos funcionales (Rivera-Usme *et al.*, 2013; Merlo-Galeazzi, 2014). La pérdida de algún grupo funcional refleja la pérdida de procesos en el ecosistema y el cambio en las proporciones de los grupos funcionales está relacionado con la concentración de nutrientes, el uso de suelo adyacente y otras alteraciones (Rivera-Usme *et al.*, 2013; Merlo-Galeazzi, 2014). Por lo tanto, la composición de especies se ve modificada con las perturbaciones humanas (Rivera-Usme *et al.*, 2013).

Parámetros de estructura y función de la comunidad

Para comparar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos entre ecosistemas lénticos con diferentes grados de eutrofización se pueden utilizar diversos parámetros (Barbour *et al.*, 1996), que deben representar una característica de la biota que cambie de forma predecible al aumentar las alteraciones antropogénicas (Barbour *et al.*, 1996). Para hacer una comparación efectiva es conveniente usar más de un parámetro. Existen parámetros relacionados con la función y otros relacionados con la estructura de la comunidad (Barbour *et al.*, 1996; Miserendino *et al.*, 2008; Rivera-Usme *et al.*, 2013).

Entre los parámetros de la estructura de la comunidad destacan la riqueza de especies, la abundancia de individuos y la diversidad, siendo esta última una medida que conjunta el número de taxones con la abundancia que presentan (Pérez, 1999; Moreno, 2001; Magurran, 2004). También son útiles las medidas de dominancia y equitatividad de las comunidades. En general, las medidas de riqueza, abundancia y dominancia pueden calcularse para todos los taxones o para un solo taxón (Barbour *et al.*, 1996). Por ejemplo, en el caso de la riqueza se puede utilizar el número total de familias o el número de familias de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (índice EPT) que son órdenes muy sensibles a la perturbación (Hilsenhoff, 1988; Barbour *et al.*, 1996; Alonso y Camargo, 2005; Miserendino *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2010; González *et al.*, 2012, Rios-Touma *et al.*, 2014). En el caso de la dominancia se puede usar algún índice de dominancia como el de Simpson, que toma en cuenta todas las especies, o un índice como el de Berger-Parker que únicamente evalúa el porcentaje del taxón dominante (Barbour *et al.*, 1996, Moreno, 2001; Miserendino *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2010).

La riqueza de macroinvertebrados refleja la salud del ensamble de la comunidad y sugiere que el ecosistema tiene las condiciones adecuadas de hábitat y alimento para sostener a varias poblaciones (Barbour *et al.*, 1996). La riqueza de macroinvertebrados está relacionada principalmente con la diversidad de microhábitats y con la productividad primaria o cantidad de materia orgánica (Voelz y McArthur, 2000). Sin embargo, la riqueza no está dada por la cantidad de energía del sistema sino por la diversidad de las fuentes de energía. Esto es lo que evita que una sola especie monopolice toda la energía disponible (Voelz y McArthur, 2000).

Los lagos oligotróficos tienden a tener una baja riqueza de macroinvertebrados. La baja concentración de nutrientes afecta la biomasa de macrófitas y por lo tanto la disponibilidad de alimento y refugio para los macroinvertebrados (Merritt y Cummins, 1996; Scheffer, 1998). Conforme aumentan los nutrientes aumentan las fuentes de alimento e indirectamente también aumenta la cantidad de refugios (Scheffer, 1998). Debido a este incremento, se espera que la riqueza de macroinvertebrados aumente conforme aumenta la concentración de nutrientes. Sin embargo, en procesos de eutrofización antropogénica un solo recurso (la MOP) es el que se vuelve más abundante (Arimoro *et al.*, 2007; Merlo-Galeazzi, 2014), por lo que en lagos eutróficos, sólo las especies detritívoras y con amplias tolerancias como muchas especies de quironómidos, y de oligoquetos, pueden sobrevivir y monopolizar los recursos (Alonso y Camargo, 2005; Arimoro *et al.*, 2007). De tal forma, la riqueza de macroinvertebrados disminuye significativamente (Barbour

et al., 1996). Por esta razón, se espera que los ecosistemas con una productividad intermedia sean los que presenten la mayor riqueza (hipótesis de la productividad intermedia) (Huston, 1979).

Para poder interpretar correctamente el parámetro de la riqueza, también es importante evaluar cuáles son los taxones que están reflejando la riqueza del sistema. Esto es así porque ante el exceso de materia orgánica aumentará el número de especies de ciertos grupos como los quironómidos, otros dípteros y algunas familias de coleópteros, mientras que la riqueza de otros grupos como efemerópteros, plecópteros y tricópteros se reducirá significativamente (Barbour *et al.*, 1996; Miserendino *et al.*, 2008). De esta manera, diferentes lagos con una riqueza de taxones similar podrían encontrarse en estados de conservación completamente diferentes (Spieles y Mitsch, 2000).

De manera general, se espera que la abundancia de macroinvertebrados aumente conforme la concentración de nutrientes sea mayor (Heino, 2000). Sin embargo, cada grupo responde de forma diferente y mientras que aumentan las poblaciones de ciertos grupos, las de otros pueden reducirse considerablemente. De hecho, la abundancia de grupos como Amphipoda, Cambaridae (Crustacea), Bivalva, Gastropoda (Mollusca) y por supuesto Ephemeroptera, Tricoptera y Plecoptera (Insecta) se reduce drásticamente, en muchas ocasiones hasta llegar a cero individuos (Barbour *et al.*, 1996). En cambio, las poblaciones de especies tolerantes como quironómidos, oligoquetos e hirudíneos tienden a aumentar tanto que la abundancia total de individuos se vuelve mayor en lagos eutróficos que en lagos con menores concentraciones de nutrientes (Arimoro *et al.*, 2007).

La diversidad es un atributo comunitario que conjunta la riqueza de taxones y la abundancia relativa en la que se encuentra cada taxón (Moreno, 2001). Una comunidad muy diversa es aquella que tiene una alta riqueza y una abundancia de individuos distribuidos equitativamente (Magurran, 2004). Igual que con la riqueza, la hipótesis del disturbio intermedio establece que los ecosistemas acuáticos con una concentración de nutrientes intermedios sean los más diversos (Voelz y McArthur, 2000). Esto se debe a que los lagos oligotróficos generalmente tienen una baja abundancia de individuos y riquezas bajas debido a que la baja concentración de nutrientes no puede mantener muchas poblaciones (Smith *et al.*, 1999). Mientras que en los lagos eutróficos aunque la abundancia sea alta, la riqueza es baja y existen sólo una o dos especies dominantes (Spieles y Mitsch, 2000; Alonso y Camargo, 2005; Arimoro *et al.*, 2007; Miserendino *et al.*, 2008). Las comunidades con una dominancia alta son menos diversas que las comunidades equitativas en

las que el supuesto es que los recursos son aprovechados en proporciones similares por todas las poblaciones (Moreno, 2001; Smith y Knapp, 2003).

Los parámetros de dominancia también son muy importantes. En los sistemas acuáticos, el disturbio por el aumento de nutrientes puede provocar que la densidad porcentual de algunos taxones como los quironómidos, los oligoquetos y los hirudineos aumente rápidamente (Barbour *et al.*, 1996; Alonso y Camargo, 2005). Las especies de estos grupos, principalmente de los quironómidos, tienden a volverse dominantes cuando la especie que dominaba antes del proceso de eutrofización era sensible a la contaminación orgánica (Arimoro *et al.*, 2007). Por esta razón, la especie o familia dominante y su nivel de tolerancia indican el grado de perturbación de un lago (Barbour *et al.*, 1996). Así mismo, que exista un cambio en la dominancia refleja la salud de la comunidad, debido a que generalmente los cambios en las especies dominantes deterioran la estructura y función de toda la comunidad (Smith y Knapp, 2003).

Justificación

En México la eutrofización causada por las actividades humanas es el principal problema que afecta a los cuerpos de agua y a sus comunidades bióticas (Flores-López *et al.*, 2009). En particular, el Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) recientemente se ha enfrentado a un problema de eutrofización en varios de sus lagos en los que ha habido cambio en la coloración del agua y mortalidad de peces debido a un exceso de contaminación orgánica (CONACYT y CONAGUA, 2012). Para poder comprender las causas y efectos de este proceso de deterioro, es necesario conocer los cambios que se han presentado en las comunidades bióticas de los lagos afectados. En particular, es muy conveniente realizar un estudio sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, en primer lugar por las ventajas que esta comunidad presenta como herramienta para conocer cuáles son los efectos de la eutrofización sobre los ecosistemas acuáticos (Merlo-Galeazzi, 2014) y en segundo lugar porque no se ha realizado ningún estudio anterior sobre esta comunidad en el PNLM. Este trabajo intenta hacer una comparación de los parámetros de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre los lagos del PNLM afectados por la perturbación y los lagos que mantienen un buen estado de conservación, con la finalidad de conocer cómo se ha visto afectada la comunidad de macroinvertebrados por causa de la perturbación antropogénica.

Hipótesis y objetivos

Pregunta de investigación:

¿Cómo varía la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en lagos conservados, semiconservados y perturbados?

Hipótesis particulares:

- Si en los lagos conforme aumenta la cantidad de nutrientes aumenta la capacidad de mantener más individuos de macroinvertebrados, entonces los lagos perturbados tendrán la mayor abundancia de individuos.
- Si de acuerdo con la hipótesis de la productividad intermedia, en un gradiente de contaminación orgánica se espera que exista un pico de riqueza y diversidad en los niveles intermedios de contaminación orgánica, entonces los lagos semiconservados tendrán las mayores riqueza y diversidad

Objetivo general:

Describir la estructura de la comunidad de macroinvertebrados en distintos lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello y evaluar si existen diferencias entre éstos de acuerdo con el grado de perturbación

Objetivos particulares:

- Identificar al menor nivel posible los macroinvertebrados bentónicos que se encuentran en lagos del Parque Nacional Lagunas de Montebello.
- Determinar cómo varían las abundancias por familias entre los lagos.
- Determinar cómo varían la riqueza y diversidad de familias entre los lagos.

Área de estudio

El Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) se localiza en el Sur-Sureste del estado de Chiapas, en la Región Hidrológica No. 30 Grijalva-Usumacinta y forma parte de la región de la Subcuenca Río Grande. Abarca una superficie de 6425 hectáreas dentro de los municipios La Independencia y La Trinitaria. Sus coordenadas extremas son 16° 04´ 46´´ - 16° 10´20´´ norte y 91° 37´40´´ - 91° 47´40´´ oeste (Figura 1) (SEMARNAT y CONANP, 2007). El PNLM se sitúa en la Provincia Fisiográfica Sierras de Chiapas y Guatemala, que corresponde a la región florística de Miranda, Macizo central y Llanuras. En la región hay distintos tipos de vegetación dominante: bosque de pino, bosque de pino-encino-liquidámbar y bosque mesófilo de montaña (Ramsar, 2003). El PNLM contiene más de 50 lagos de tamaños, profundidades y tonalidades variables. Los lagos del Parque constituyen un complejo lacustre extendido entre territorio mexicano y guatemalteco (SEMARNAT y CONANP, 2007).

En el PNLM predomina el clima templado subhúmedo con una temperatura media mensual es de 23.6 °C. La precipitación total anual promedio es de 1862 mm, distribuida en dos períodos bien definidos. El período húmedo va de marzo a diciembre y presenta 92 % de la precipitación, el período seco abarca los meses de diciembre a febrero con una precipitación menor al 10 %. La precipitación del mes más seco es de 40 mm, mientras que del más húmedo (septiembre) es de 1200 mm a 1400 mm (Ramírez-Marcial *et al.*, 2007).

El sistema lacustre es de origen cárstico, por lo cual existe una gran cantidad de conductos y depósitos de aguas subterráneas que conectan y alimentan los lagos. Por esta razón la zona tiene una hidrología compleja (Ramsar, 2003). Su importancia ecológica recae en que la reserva funciona como un vaso de captación de agua y es un regulador climático regional. Además es una zona de transición entre la selva tropical y el bosque templado (Ramsar, 2003).

El PNLM es considerado una región prioritaria para la conservación debido a su gran importancia biológica, ecológica, cultural y turística (CONANP, 2011). Y a pesar de que no se han hecho muchos estudios florísticos ni faunísticos, se ha registrado una riqueza florística que incluye 208 especies de plantas terrestres y varias especies de plantas epifitas principalmente de orquídeas y plantas ribereñas, así como, una riqueza faunística que incluye 102 especies de invertebrados y 518 especies de vertebrados, estos últimos distribuidos en nueve especies de peces, 15 de

anfibios, 35 de reptiles, 277 de aves y 65 especies de mamíferos (CONANP, 2011). Debido a esta alta riqueza de especies de plantas y animales y además cuenta con más de 60 especies dentro de alguna categoría de riesgo (NOM 059), el PNLM fue decretado como sitio Ramsar desde el año 2003 (Ramsar, 2003).

Con respecto a sus dimensiones los principales lagos del PNLM son: el sistema Tepancoapan (13 km de longitud) que está considerado como un cuerpo de agua continuo que reúne varios lagos que se comunican por la inundación de sus áreas colindantes durante la época de lluvia, Tziscaco (3.6 km de longitud), Montebello (2 km de longitud) y Pojoj (1 km de longitud). Los demás lagos son de menor dimensión pero tienen importancia biológica y por su uso recreativo y ser utilizado como fuente de abastecimiento de agua para algunos pobladores (SEMARNAT y CONANP, 2007).



Figura 1. Localización geográfica del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas.

Los lagos de la parte baja de la cuenca (Tepancoapan, Balantetik, Bosque Azul y La Encantada) son alimentados principalmente por el Río Grande de Comitán que arrastra las descargas de aguas residuales de varias poblaciones que se encuentran en la parte alta de la cuenca. La más importante de éstas es Comitán con una población de 141 016 habitantes según el censo de

población 2010 (CONANP, 2011). El resto de los lagos se encuentran a una elevación mayor, por lo cual no reciben el agua que proviene del sistema Tepancoapan y son alimentados por agua subterránea (CONANP, 2011).

A partir del año 2003 los lagos de la parte baja de la cuenca han presentado un fenómeno que consiste en que durante los meses de diciembre a febrero el color del agua cambia de cristalino a amarillo-verdoso, se presenta un olor fétido a compuestos azufrados y una mortalidad considerable de peces (CONACYT y CONAGUA, 2012). Los otros lagos, incluyendo Tzisco que es el que se encuentra más próximo a la población de la región, exhiben un mejor estado de conservación y no presentan este fenómeno (Figura 2) (CONANP y CIDRS, 2009).



Figura 2. Fotografía aérea de dos lagos de la parte alta de la cuenca no afectados por el fenómeno de cambio de coloración (Ensueño al centro y La Esmeralda a la izquierda) y dos lagos conectados de la parte baja de la cuenca afectados por el fenómeno (Bosque Azul y la Encantada a la derecha).

A partir de la preocupación generada por el fenómeno descrito arriba, CONACYT y CONAGUA a través del Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua impulsaron la creación de un grupo de investigación conformado por especialistas de diversas áreas (hidrología, hidrogeología, hidrogeoquímica, toxicología, biología y limnología) para identificar y caracterizar las causas y efectos del cambio espacial y temporal de la calidad del agua en los lagos, además de proponer medidas de mitigación (CONACYT y CONAGUA, 2012).

Como parte de este proyecto, en este estudio se planteó la meta de determinar si las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de los lagos del PNLM se han visto afectadas por el proceso de eutrofización y perturbación.

Métodos

Fase de campo

Se realizaron dos muestreos, uno en temporada de secas (abril 2013) y otro en temporada de lluvias (septiembre 2013). En ambas temporadas se hicieron muestreos en 13 lagos que fueron clasificados de acuerdo con su grado de perturbación (Figura 3). El grado de perturbación se determinó con base en el promedio de tres mediciones de transparencia en el centro de los lagos utilizando un disco de Secchi. De esta manera, los lagos se dividieron en tres categorías; perturbados (< 2 m), semiconservados (2-8 m) y conservados (> 8 m) (modificado de Carlson y Simpson, 1996). En la primera categoría quedaron los lagos Balantetik, Chaj Chaj, San Lorenzo, Liquidámbar, Bosque Azul y La Encantada, los cuales se encuentran en la parte más baja de la cuenca y tienen conexiones superficiales entre ellos. En la categoría de semiconservados quedaron los lagos San José, La Esmeralda, Península y Agua Tinta estos son lagos que se encuentran a una altura intermedia y llegan a presentar conexiones superficiales en época de lluvias con los lagos perturbados. En la última categoría quedaron los lagos Pojoj, Cinco Lagos y Tzisco, los cuales se encuentran en las zonas más altas del sistema lacustre y no tienen conexiones superficiales.

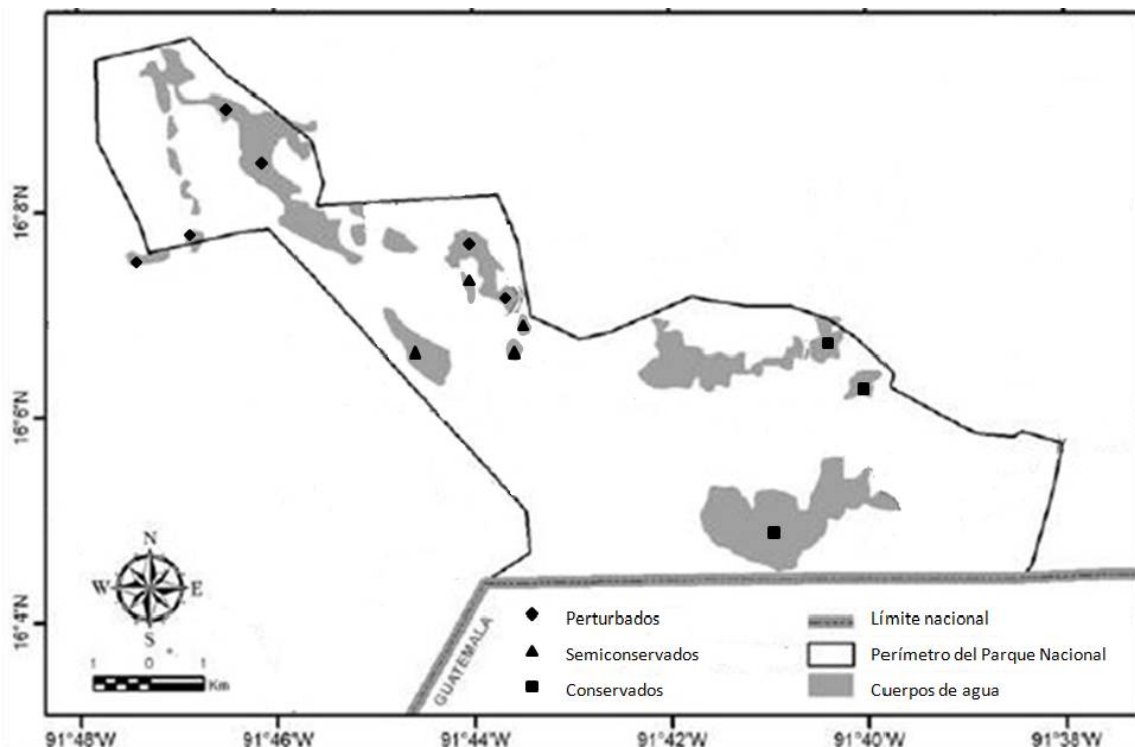


Figura 3. Mapa del sistema lacustre de Montebello, con los lagos muestreados marcados con figuras de acuerdo a su categoría. Modificado de Range-Salazar *et al.*, 2009.

En cada lago se midieron los siguientes parámetros físico-químicos: temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad eléctrica y sólidos disueltos con un medidor multiparamétrico HANNA. Los parámetros se midieron en cuatro puntos de la orilla dirigidos a zonas con vegetación y cuatro puntos del centro de cada lago elegidos al azar.

La colecta de macroinvertebrados bénticos se realizó con una red de golpeo en forma de D. En la temporada de secas se tomaron cuatro puntos por lago, mientras que en la temporada de lluvias se tomaron de seis a nueve puntos dependiendo del tamaño y la heterogeneidad del lago. En todos los casos los puntos fueron seleccionados *in situ* por su accesibilidad y microhábitat (rocas con algas epífitas adheridas, pastos y hierbas, tule y cortador). El muestreo fue dirigido con el objetivo de representar todos los tipos de vegetación y sustrato presentes en el lago.

En cada punto una redada representaba una unidad de esfuerzo. En temporada de secas se realizaron 6 redadas por punto, sumando 24 redadas por lago y en temporada de lluvias se realizaron 4 o 3 redadas por punto, de forma que sumaran 24 o 27 redadas por lago. Cada redada constaba de 6 movimientos repetitivos de hundir la red en un manchón de vegetación o de rocas con tierra y golpear la vegetación tratando de sacudir y raspar raíces, tallos y hojas de las plantas. Todas las muestras fueron fijadas en alcohol al 80 % para su posterior identificación en el laboratorio. Cada muestra fue revisada utilizando un microscopio estereoscópico con el que se identificaron y se contaron todos los individuos presentes en la muestra. La identificación se realizó a nivel de familia utilizando las siguientes claves taxonómicas: Merritt y Cummins(1996); McCafferty (1997); Burch y Cruz- Reyes (1987).

Análisis de resultados

Los datos obtenidos se resumieron en dos tablas en los que se presenta la información de la abundancia de individuos por familias y por órdenes de todos los lagos y las dos temporadas. Estas tablas presentan las abundancias totales sin estandarizar por el esfuerzo de muestreo.

Con los datos obtenidos de las familias y las abundancias presentes en los lagos, se realizaron curvas de rarefacción considerando las dos temporadas para cada lago y una curva de rarefacción anual agrupando los lagos de la misma categoría. Todas las curvas se obtuvieron mediante la

función analítica de Mao Tau propuesta por Colwell *et al.* (2005) utilizando el programa EstimateSWin910.

Para cada temporada, se relacionó la transparencia del lago con tres parámetros de la estructura de la comunidad: la riqueza de las familias, la abundancia de individuos y el índice de diversidad α de Fisher. El índice de diversidad α de Fisher es el coeficiente de una serie logarítmica y no se ve afectado por el tamaño de la muestra, ni por la abundancia de individuos entre diferentes sitios (Acevedo *et al.*, 2006).

$$S = \alpha \log_e \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

Donde:

S= Número de especies de la muestra

N= Número de individuos de la muestra

α = Índice de diversidad

Se utilizó este índice debido a que funciona mejor cuando varios taxones tienen abundancias muy bajas que pueden ser de hasta un individuo. En este índice se toma más en cuenta las especies raras, mientras que índices como el de Simpson dependen demasiado de las especies más comunes y las raras casi no tienen influencia (Medianero *et al.*, 2003).

También se relacionó la transparencia con la abundancia de dos de las familias más abundantes que son sensibles al grado de perturbación de los lagos, Hyalellidae (hyallelas) y Chironomidae (quironómidos) (Gil Mora, 2005). La transparencia con el disco de Secchi sirve como un indicador indirecto de los sólidos disueltos y la cantidad de nutrientes en el cuerpo de agua y por lo tanto, del grado de perturbación orgánica (Carlson y Simpson, 1996).

Para ambas temporadas, se agruparon los lagos de acuerdo con sus categorías de perturbación y se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para saber si existían diferencias significativas entre los tres grupos de lagos con respecto a la riqueza de familias, abundancia de individuos, diversidad α de Fisher y abundancia de Hialelas y Quironómidos. En los casos en los que se encontraron diferencias significativas con la prueba de Kruskal-Wallis, además se realizó la

prueba de U Mann-Whitney para determinar cuáles categorías eran significativamente diferentes entre sí. Las pruebas se hicieron utilizando el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Por último, para analizar las similitudes en la composición de familias y sus abundancias entre los lagos, se realizaron análisis de clasificación (clusters) de los lagos en cada temporada. Estos análisis se realizaron utilizando el método UPGMA y el algoritmo Bray-Curtis. Con este algoritmo la disimilitud entre dos muestras j y k se define como:

$$\delta_{jk} = \sum_{i=1}^p \delta_{jk}(i)$$

donde:

$$\delta_{jk}(i) = 100|y_{ij} - y_{ik}| / \sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})$$

y_{ij} es la abundancia del (i) número de especies en la muestra número j y p es el número de especies. El análisis de clasificación fue realizado mediante el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Con el método UPGMA se unen los dos objetos con la menor disimilitud y se calcula un promedio de la nueva disimilitud del grupo (cluster) recién formado. El procedimiento continúa uniendo los objetos con menor disimilitud y cuando se unen un grupo y un objeto, ambos reciben el mismo peso (Singh, 2008). El algoritmo de Bray-Curtis es muy utilizado en ecología para evaluar la similitud de la estructura de la comunidad de sitios distintos (Clarke *et al.*, 2006). Este algoritmo toma en cuenta la influencia de las especies raras y no únicamente la de las más abundantes, pero no toma en cuenta las ausencias compartidas (Clarke, 1993). Asigna un valor de 100 a 0 en la similitud, el 100 equivale a una especie que se comparte en la misma abundancia y el 0 representa que no se comparten especies (Clarke, 1993; Clarke *et al.*, 2006).

Resultados

Transparencia

De acuerdo con las mediciones con el disco de Secchi, el lago más transparente en la temporada de secas fue Pojoj (14.77 m), mientras que el menos transparente fue Liquidámbar (0.26m) (Tabla 3). En lluvias el más transparente también fue Pojoj (21.38m) y el menos transparente fue Balantetik (0.12m), esto mismo se encontró cuando se calculó el promedio anual (Tabla 3). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre los tres grupos de lagos en las dos temporadas y en el promedio anual ($H= 30.07$, $p < 0.05$ en secas; $H=27.62$, $p < 0.05$ en lluvias; $H=43.49$, $p < 0.05$ en el promedio anual). Al hacer las comparaciones del promedio mediante la prueba de Man-Whitney, las tres categorías de lagos presentaron diferencias significativas entre sí, en ambas temporadas y en el promedio anual ($U= 0$, $p < 0.05$ en secas; $U=0$, $p < 0.05$ en lluvias; $U=0$, $p < 0.05$ en el promedio anual). Los lagos perturbados fueron los menos transparentes y los lagos conservados fueron los más transparentes (Figura 4).

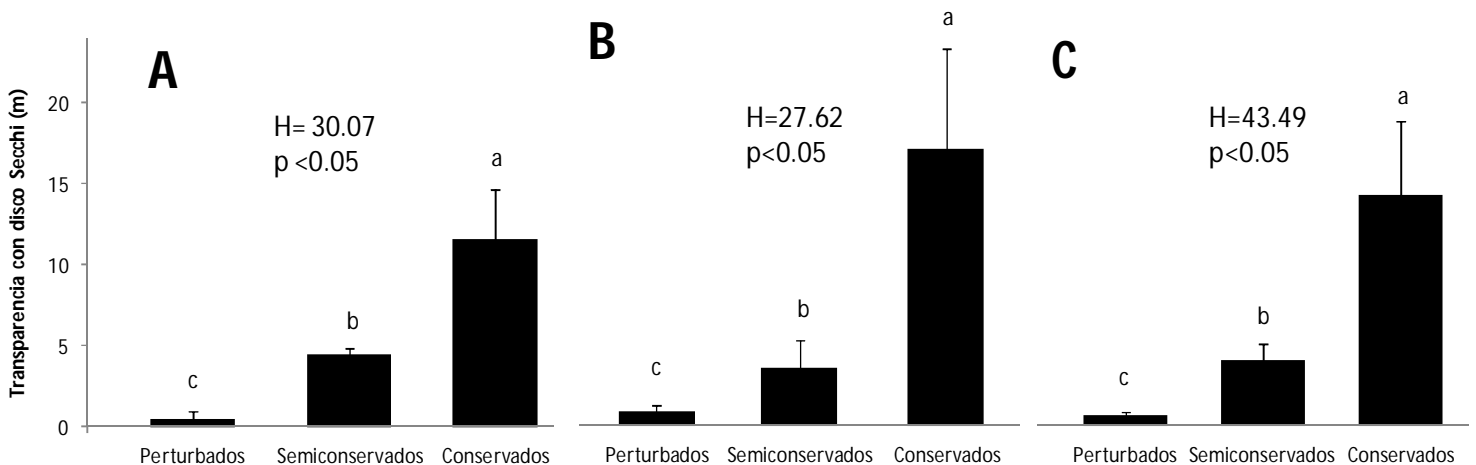


Figura 4. Promedio (+ 1 D.E) de la transparencia del disco de Secchi en los tres grupos de lagos. Se muestra el resultado de la prueba de Kruskal-Wallis. Letras diferentes arriba de las barras denotan diferencias significativas en la prueba de Mann-Whitney, $p < 0.05$. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

Macroinvertebrados

Se recolectaron en total 7419 macroinvertebrados pertenecientes a 57 familias (Tabla 2), 15 órdenes (Tabla 1), 6 clases y 4 phyla, cuya clasificación y abundancias por lago se presentan en el Anexo I. Esta lista de familias es la primera que se elabora para los macroinvertebrados béticos del PNLM. Las dos órdenes más abundantes fueron Diptera (4552) y Amphipoda (1233) (Tabla 2). No todos los órdenes y familias se distribuyen de igual manera en los lagos. Por ejemplo, aunque las familias Scirtidae (Coleoptera), Belostomatidae (Hemiptera) y Coenagrionidae (Odonata) tuvieron abundancias similares en todos los lagos; las familias Glossiphoniidae (Rhyndobdellida) y Chironomidae (Diptera) se encuentran en todos los lagos, pero fueron más abundantes en los perturbados y las familias Hyalellidae (Amphipoda), Baetidae (Ephemeroptera), Leptoceridae (Trichoptera) y Dugesidae (Tricladida) tendieron a aparecer principalmente en los lagos conservados y semiconservados (Tabla 2). Los órdenes Trichoptera y Tricladida no se encontraron en ningún lago perturbado (Tabla 2). Por su parte, los órdenes Veneroida, Decapoda, Basommatophora y Limnophila fueron muy escasos en todos los lagos muestreados (Tabla 1). Hubo muchas familias muy raras de las que sólo se encontraron uno o dos individuos a lo largo de todo el estudio. La familia de las hialelas (Hyalellidae) fue la familia dominante en los lagos conservados y semiconservados, mientras que la familia de los quironómidos (Chironomidae) fue la dominante en los lagos perturbados (Tabla 2).

Tabla 1. Abundancias totales de individuos de cada orden para todos los lagos muestreados en las dos temporadas.

Órdenes	Conservados			Semiconservados				Perturbados						Total
	5 Lagos	Pojoj	Tziscoa	Agua Tinta	Esmeralda	Península	San José	Balantetik	Bosque Azul	Chaj Chaj	Chaj Encantada	La Encantada	Liquidámbar	
Diptera	22	21	76	27	57	31	26	95	1478	321	1741	326	331	4552
Amphipoda	0	118	183	304	185	318	87	0	0	8	0	0	0	1233
Odonata	5	2	45	78	23	27	22	22	18	21	29	65	56	436
Coleoptera	119	31	25	15	46	14	9	8	16	14	20	29	11	364
Rhyndobdellida	0	2	0	9	1	1	1	3	55	76	37	30	8	226
Hygrophila	6	40	15	42	1	3	14	39	0	3	0	41	3	219
Hemiptera	0	0	4	19	9	6	2	4	8	18	7	50	16	154
Ephemeroptera	14	16	32	1	16	3	7	40	0	6	0	4	1	144
Tricladida	7	16	6	92	10	8	1	0	0	0	0	0	0	141
Architaenioglossa	0	45	9	19	0	0	2	0	0	7	0	12	2	102
Trichoptera	2	5	3	50	4	6	2	0	0	0	0	0	0	72
Basommatophora	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	9	5	19
Decapoda	0	0	0	1	7	2	0	1	1	2	0	0	0	14
Limnophila	0	0	0	0	2	7	1	0	0	0	0	0	0	10
Veneroida	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	4	0	0	6

Tabla 2. Abundancia de individuos por familia para todos los lagos muestreados en las dos temporadas.

Familias	Conservados			Semiconservados				Perturbados					Total	
	5 Lagos	Pojoj	Tzisco	Agua Tinta	Esmeralda	Península	San José	Balantetik	Bosque Azul	Chaj Chaj	La Encantada	Liquidámbar		San Lorenzo
Chironomidae	21	20	69	5	44	20	25	94	1475	312	1741	315	325	4466
Hyalellidae	0	118	183	304	185	318	87	0	0	8	0	0	0	1203
Coenagrionidae	5	2	36	31	21	26	22	21	18	21	29	65	56	354
Scirtidae	110	31	12	10	42	4	2	1	12	12	19	28	8	291
Glossiphoniidae	0	2	0	9	0	1	1	3	55	76	37	30	8	222
Dugesidae	7	16	6	92	10	8	1	0	0	0	0	0	0	140
Baetidae	8	16	26	1	11	2	7	40	0	6	0	4	1	122
Planorbidae	0	31	4	36	0	2	2	7	0	1	0	19	2	103
Physidae	5	8	11	6	0	1	12	32	0	2	0	23	2	102
Ampullariidae	0	45	9	19	0	0	2	0	0	7	0	12	2	96
Belostomatidae	0	0	3	2	6	5	0	3	7	8	7	40	13	93
Libellulidae	0	0	0	47	2	1	0	0	0	0	0	0	0	50
Calamoceratidae	0	0	0	47	0	2	0	0	0	0	0	0	0	49
Dixidae	0	0	0	16	9	10	0	1	3	8	0	2	0	48
Hydrophilidae	9	0	1	0	3	6	1	6	3	1	0	1	3	33
Nepidae	0	0	1	11	0	1	0	0	1	0	0	3	2	18
Hebetancylus	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	9	5	16
Cambaridae	0	0	0	1	7	2	0	1	1	2	0	0	0	14
Leptoceridae	2	4	1	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	14
Dysticidae	0	0	2	3	0	3	4	0	0	0	1	0	0	13
Gyrinidae	0	0	9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	10
Tipulidae	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	10
Planorbidae	0	0	0	0	2	7	1	0	0	0	0	0	0	10
Mesoveliidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	5	1	10
Leptohyphidae	0	0	4	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Calopterygidae	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Ceratopogonidae	0	1	0	4	1	0	1	0	0	0	0	1	0	8
Stratiomyidae	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	3	0	7
Verenidae	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	4	0	0	7
Macroveliidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0	1	0	7
Leptophlebiidae	4	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Polycentropodida	0	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	6
Naucoridae	0	0	0	4	0	0	2	0	0	0	0	0	0	6
Tabanidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4
Corixidae	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	4
Culicidae	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Caenidae	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
Veliidae	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Staphylinidae	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	3
Elmidae	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	3
Lymnaeidae	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Lampyridae	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Simuliidae	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Gerridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
Hydrobiidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Salpingidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Athericidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Musidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Notonectidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Ochteridae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aeshnidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Glossomatidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Xiphocentronidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Ephydriidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Nymphomyiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Curculionidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Hydroptilidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1

Curvas de rarefacción

Las curvas de rarefacción muestran que entre de los lagos conservados, Tzisco es el lago con mayor riqueza de familias y que Pojoj y Cinco Lagos presentan la misma riqueza (Figura 5). Entre los lagos semiconservados Agua Tinta y San José fueron los únicos que presentaron claras diferencias en la riqueza (Figura 5B). Por último, entre de los lagos perturbados, La Encantada y Bosque Azul presentaron una menor riqueza que el resto de los lagos (Figura 5C). De los lagos conservados, aparentemente toda la riqueza de familias ha sido colectada para Pojoj y Cinco Lagos, pero no así para Tzisco, el cual todavía puede seguir acumulando familias. En cambio, los lagos semiconservados y perturbados todavía pueden seguir acumulando familias (Figura 5).

Al comparar entre sí la riqueza de familias de cada categoría de lagos se aprecia que los lagos semiconservados son más ricos en familias que los lagos perturbados y los conservados, los cuales presentan riquezas similares (Figura 6).

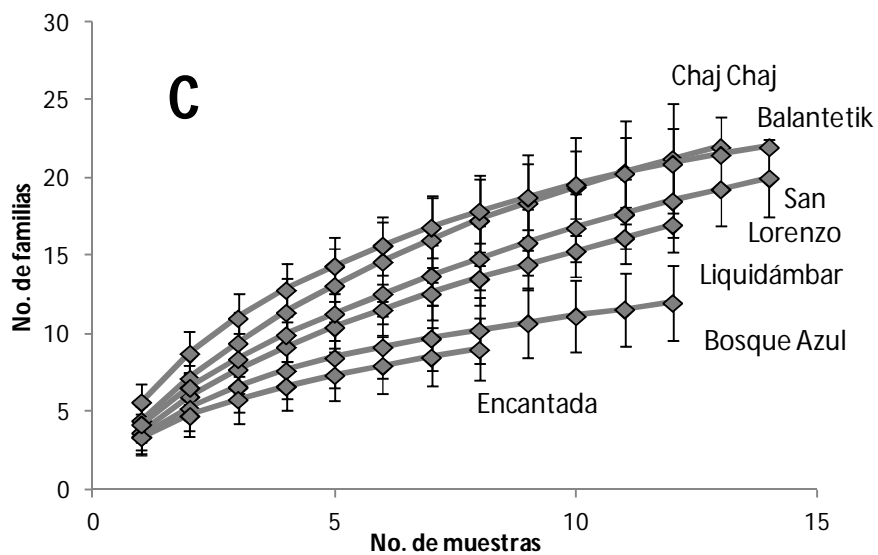
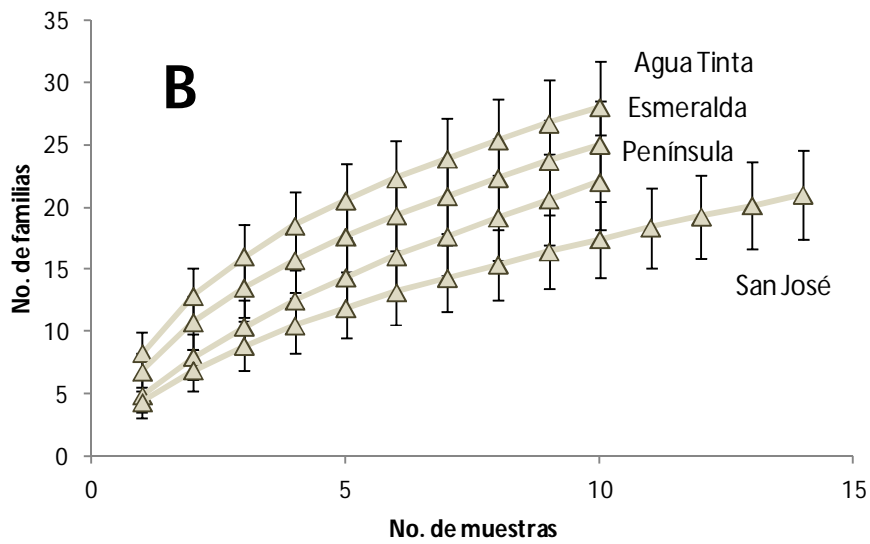
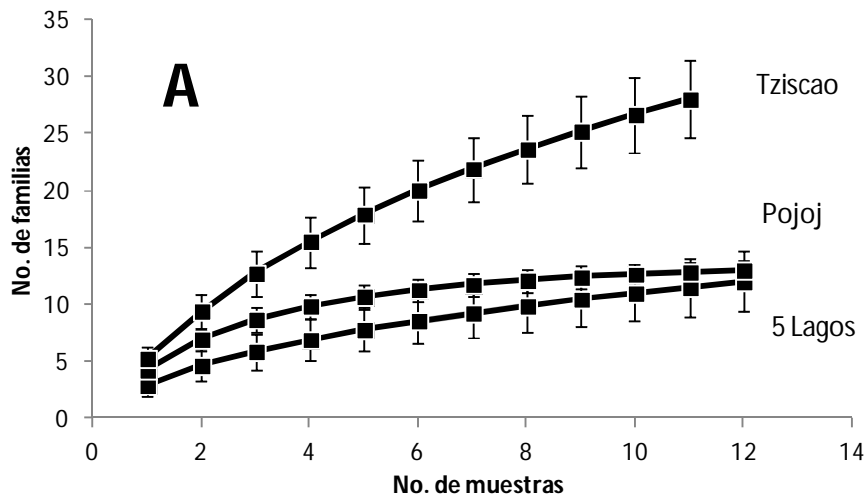


Figura 5. Curvas de rarefacción de Mao Tau por familias de macroinvertebrados. A) lagos conservados; B) lagos semiconservados; C) lagos perturbados.

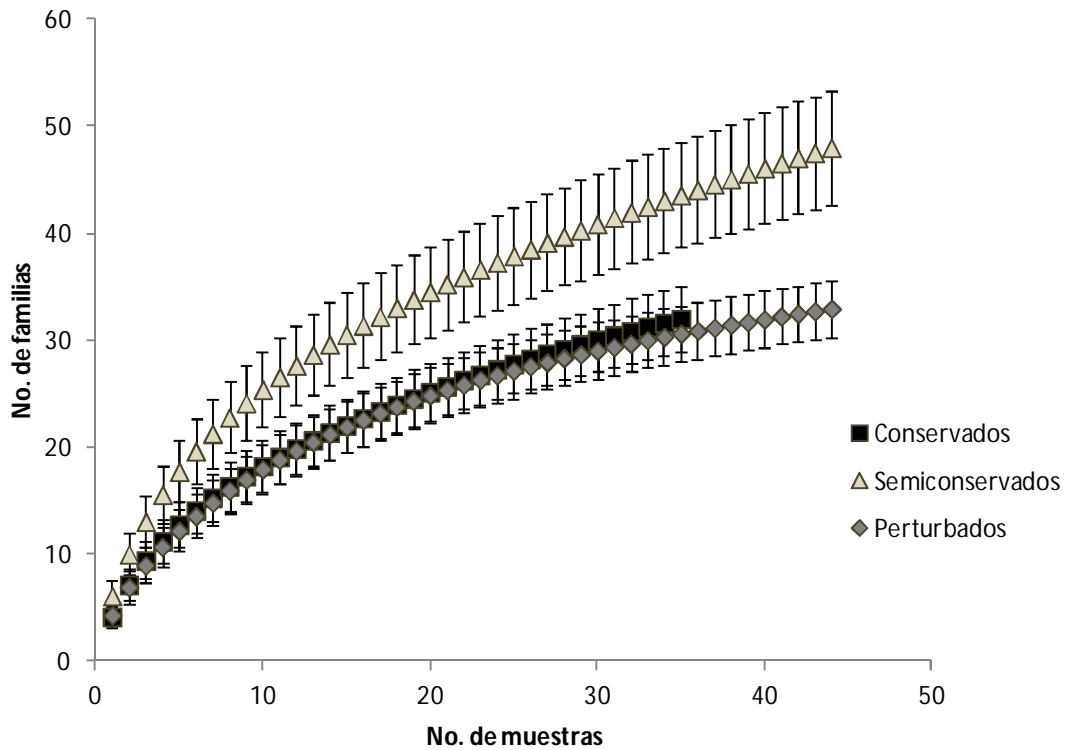


Figura 6. Curvas de rarefacción de Mao Tau por familias de macroinvertebrados para las tres categorías de lagos.

Atributos de estructura de las comunidades

Los datos rarificados de riqueza de familias mostraron que el lago con más riqueza en familias es Agua Tinta con 28 familias. Bosque Azul y La Encantada fueron los lagos con menor número de familias, con: 10 y 11 familias, respectivamente. Sin embargo, estos dos últimos tuvieron la mayor abundancia de individuos (790 y 833 individuos en promedio anual, respectivamente) y el menor valor en el índice de diversidad α de Fisher (1.1 para ambos en promedio anual). Este último resultado se relaciona con el alto número de individuos de la familia Chironomidae (quironómidos) que presentan estos lagos; 778 en promedio anual para La Encantada y 738 en promedio anual para Bosque Azul (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de los parámetros de la estructura de la comunidad y de la transparencia del disco de Secchi. Para secas (A), lluvias (B) y el promedio anual (C). La P corresponde a perturbados, la S a semiconservados y la C a conservados.

A Secas							
Lago	Categoría	Transparencia (m)	Número de familias	Abundancia	Diversidad α de Fisher	No. de Quironómidos	No. de Hyalellas
Liquidámbar	P	0.26	8	92	2.48	15	0
Balantetik	P	0.40	9	143	2.31	62	0
Chaj Chaj	P	0.44	11	300	2.51	235	9
San Lorenzo	P	0.55	8	109	2.68	83	0
La Encantada	P	0.59	7	549	1.31	498	0
Bosque Azul	P	0.59	8	748	1.25	722	0
San José	S	4.00	12	100	3.67	10	54
Esmeralda	S	4.30	17	266	5.02	22	148
Península	S	4.36	13	287	3.05	8	226
B Lluvias							
Balantetik	P	0.12	10	70	4.8	32	0
Chaj Chaj	P	0.47	13	193	4.28	86	0
San Lorenzo	P	0.77	13	367	3.82	268	0
La Encantada	P	1.01	6	1116	0.83	1057	0
Bosque Azul	P	1.07	7	832	0.87	753	0
Liquidámbar	P	1.09	16	526	3.95	319	0
San José	S	2.02	9	102	4.58	19	41
Península	S	2.17	13	144	3.82	12	92
Esmeralda	S	3.72	16	102	6.77	22	37
Agua Tinta	S	5.33	20	567.5	4.74	3	290
Tzisco	C	9.96	13	254.5	3.43	4	176
Cinco Lagos	C	15.92	7	133	2.15	5	0
Pojoj	C	21.38	9	90.5	3.08	9	20
C Promedio Anual							
Balantetik	P	0.26	15	106.5	3.56	47	0
Chaj-Chaj	P	0.46	19	246.5	3.39	160.5	4.5
San Lorenzo	P	0.66	17	238	3.25	175.5	0
Liquidámbar	P	0.68	19	309	3.22	167	0
La Encantada	P	0.80	10	832.5	1.07	777.5	0
Bosque Azul	P	0.83	11	790	1.06	737.5	0
San José	S	3.01	18	101	4.13	14.5	47.5
Península	S	3.27	22	215.5	3.44	10	159
Esmeralda	S	4.01	25	184	5.9	22	92.5
Agua Tinta	S	5.22	28	331.5	5.51	2.5	151.75
Tzisco	C	9.28	27	208.75	4.97	34.5	91.5
Cinco Lagos	C	13.59	13	88	2.54	10.5	0
Pojoj	C	18.08	11	134.25	2.66	9.5	52

En promedio, los lagos perturbados fueron los que tuvieron la mayor abundancia de individuos y la menor diversidad α de Fisher. Además, tuvieron la mayor abundancia de quironómidos y la menor abundancia de hialelas. Los lagos semiconservados tuvieron la mayor riqueza de familias y los índices de diversidad α de Fisher más altos (Tabla 4).

Tabla 4. Promedios y desviaciones estándar de los lagos agrupados para las dos temporadas. El número de lagos se encuentra entre paréntesis

	Riqueza de familias	Abundancia	Diversidad α de Fisher	Abundancia de quironómidos	Abundancia de hialelas
Secas					
Perturbados (6)	8.50 \pm 1.38	323.5 \pm 269.73	2.09 \pm 0.63	269.17 \pm 283.11	1.5 \pm 3.67
Semiconservados (4)	14.75 \pm 2.63	187.12 \pm 103.57	4.51 \pm 1.44	10.05 \pm 8.38	110.5 \pm 95.3
Conservados (3)	12.67 \pm 6.43	128 \pm 73.99	3.9 \pm 2.29	30.33 \pm 20.17	30.33 \pm 46.6
Lluvias					
Perturbados (6)	10.83 \pm 3.87	517.33 \pm 396.33	3.09 \pm 1.77	498.67 \pm 447.2	0 \pm 0
Semiconservados (4)	14.50 \pm 4.65	228.88 \pm 226.62	4.98 \pm 1.26	14 \pm 8.45	114.88 \pm 119.08
Conservados (3)	9.67 \pm 3.06	137 \pm 85.11	2.88 \pm 0.66	6 \pm 2.65	65.33 \pm 96.36

Al relacionar la transparencia con la riqueza de familias se encontró que la distribución de los datos se ajusta significativamente a una función cuadrática en la temporada de secas, pero en la temporada de lluvias la relación entre la riqueza y la transparencia fue débil y el ajuste a una curva cuadrática no fue significativo (Figura 7A y 7B). Sin embargo, el ajuste a la curva en la riqueza anual rarificada fue significativo (Figura 7C). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre los tres grupos de lagos en la temporada de secas y en la riqueza anual, pero no en la temporada de lluvias ($H=6.36$, $p < 0.05$ en secas; $H=2.328$, $p > 0.05$ en lluvias; $H=6.275$, $p < 0.05$ anual). Al hacer las comparaciones del promedio mediante la prueba de Man-Whitney se encontró que tanto en secas como en el promedio anual existen diferencias significativas ($U=2$, $p < 0.05$ en secas; $U=0$, $p < 0.05$ anual) entre los lagos semiconservados y perturbados, el grupo de los conservados no presentó diferencias significativas con los otros dos (Figura 8A, 8B y 8C).

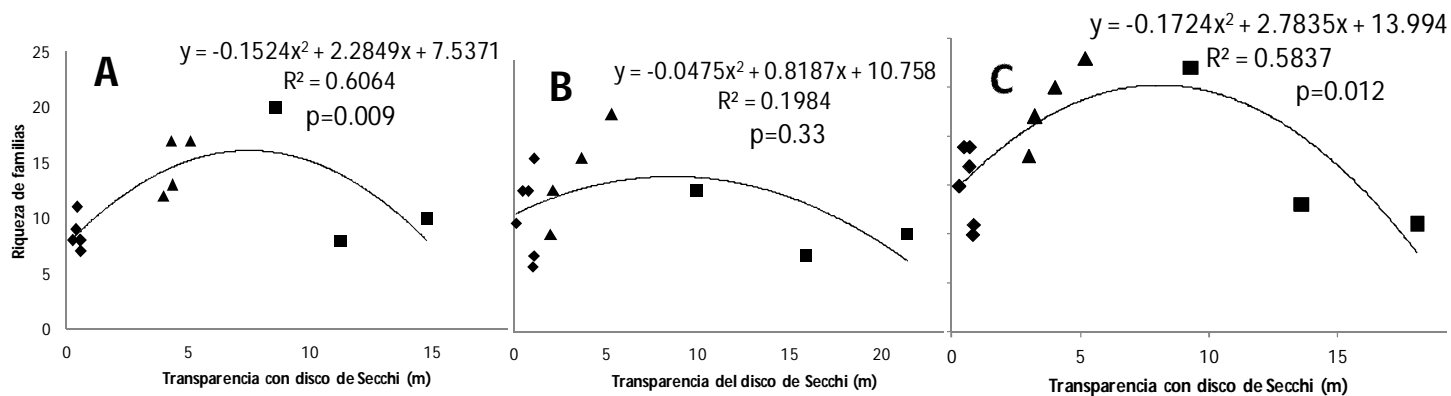


Figura 7. Riqueza de familias en función de la transparencia de cada lago. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: llluvias; C: anual.

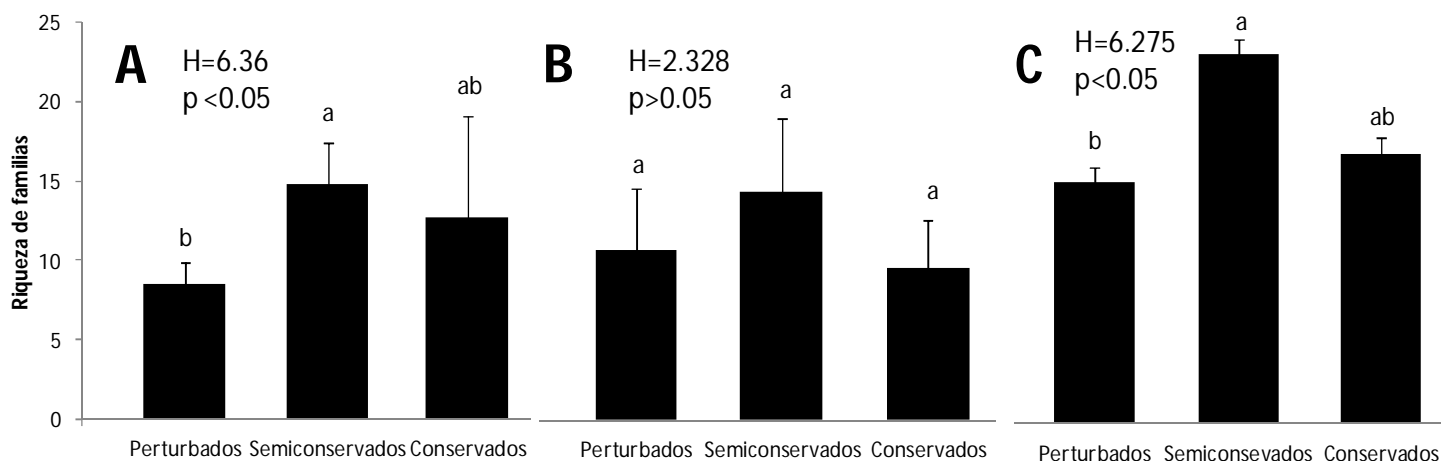


Figura 8. Promedio de la riqueza de familias (+1 D.E.) en los tres grupos de lagos. Se muestra el resultado de la prueba de Kruskal-Wallis. Letras diferentes arriba de las barras denotan diferencias significativas en la prueba de Mann-Whitney, $p < 0.05$. A: secas; B: llluvias; C: anual.

No se encontró ninguna relación entre la abundancia y la transparencia para ninguna temporada ($p > 0.05$) (Figura 9). De la misma manera, al realizar la prueba de Kruskal-Wallis, no encontraron diferencias significativas ($H = 1.15$, $p > 0.05$ en secas, $H = 2.15$, $p > 0.05$ en llluvias; $H = 4.2$, $p > 0.05$ en el promedio anual) en la abundancia de individuos entre las categorías de lagos (Figura 10). Sin embargo, en ambos análisis se aprecia una leve tendencia al aumento de la abundancia conforme aumenta el grado de perturbación. Además, se observa una gran variabilidad en la abundancia de los lagos perturbados.

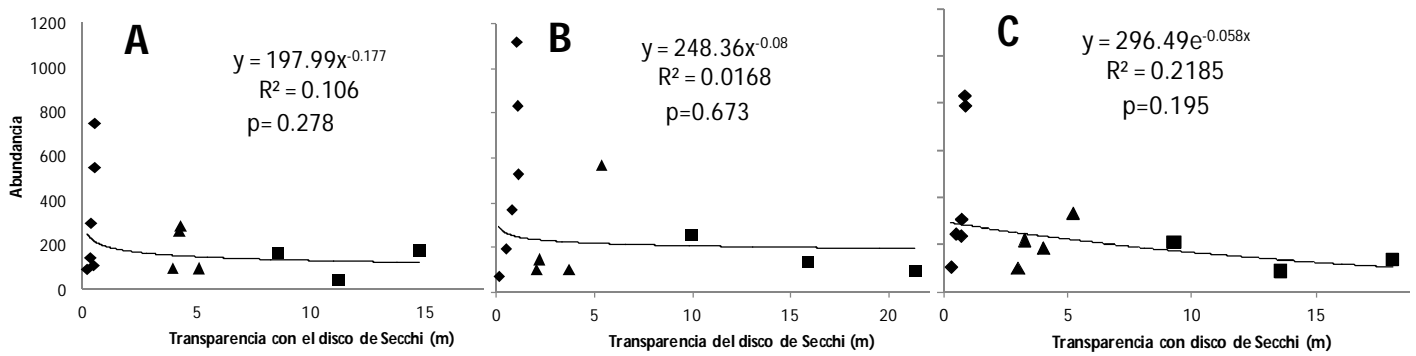


Figura 9. Abundancia de individuos contra la transparencia de cada lago. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

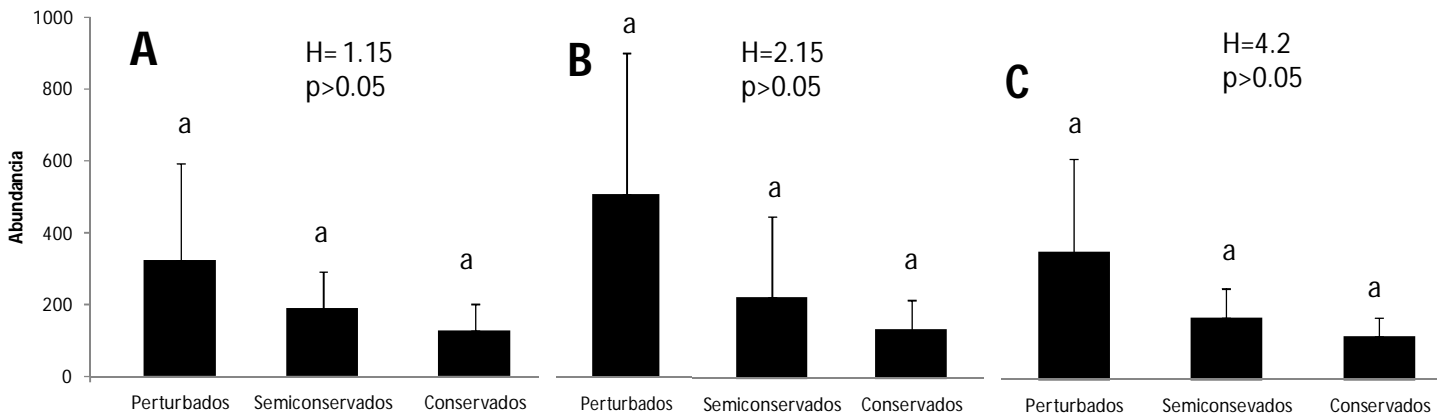


Figura 10. Promedio de la abundancia (+1 D.E.) en los tres grupos de lagos. Se muestra el resultado de la prueba de Kruskal-Wallis. Letras diferentes arriba de las barras denotan diferencias significativas (Mann-Whitney, $p < 0.05$). A: secas; B: lluvias; C: promedio anual. No se observa ninguna diferencia significativa.

Adicionalmente, se evaluó la correlación entre la riqueza y la abundancia de macroinvertebrados de los lagos y se encontró que existe una relación cuadrática entre estas dos variables, sin embargo el ajuste a una curva cuadrática sólo fue significativo en la temporada de lluvias y en el promedio anual (Figura 11).

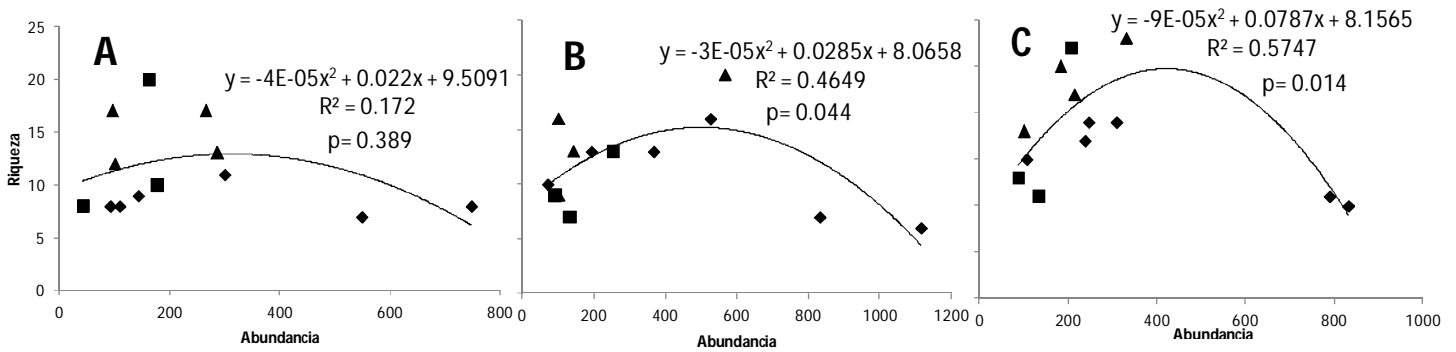


Figura 11. Relación entre la riqueza y la abundancia de macroinvertebrados en los lagos. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

La regresión del índice de diversidad α de Fisher respecto a la transparencia mostró que, igual que para la riqueza de familias, los datos se ajustan a una función cuadrática de forma significativa ($p < 0.05$) en temporada de secas, pero no en temporada de lluvias ($p > 0.05$) (Figura 12A y 12B). Al graficar el promedio anual se encontró una relación entre las variables, pero el ajuste a una función cuadrática no fue significativo ($p > 0.05$) (Figura 12C). Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis, se encontraron diferencias significativas entre los tres grupos de lagos en la temporada de secas y en el promedio anual, pero no en la temporada de lluvias ($H = 6.60$, $p < 0.05$ en secas, $H = 5.89$, $p > 0.05$ en lluvias; $H = 6.81$, $p < 0.05$ en el promedio anual). La prueba de Mann-Whitney mostró que tanto en secas como en el promedio anual existen diferencias significativas ($U = 0$, $p < 0.05$ en secas; $U = 1$, $p < 0.05$ en el promedio anual) entre los lagos semiconservados y perturbados, el grupo de los conservados no presentó diferencias significativas con los otros dos (Figura 13).

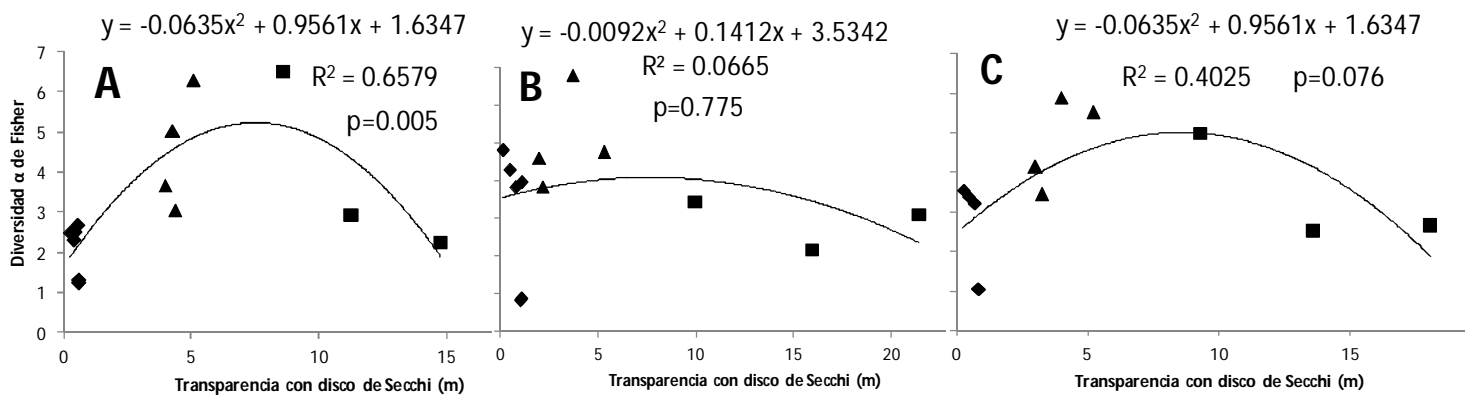


Figura 12. Índice de diversidad α de Fisher como función de la transparencia. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

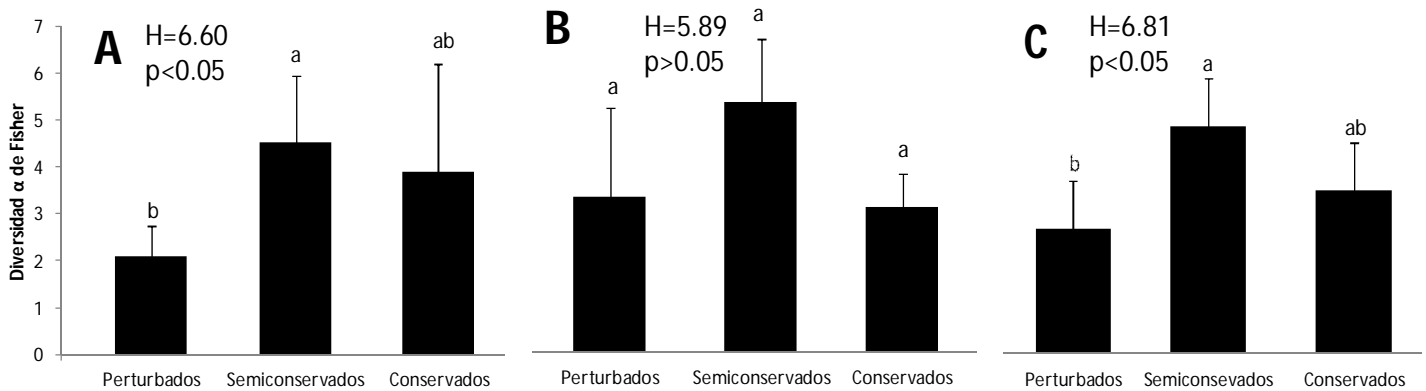


Figura 13. Promedio de la diversidad α de Fisher (+1 D.E.) en los tres grupos de lagos. Se muestran los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis. Letras diferentes arriba de las barras denotan diferencias significativas en la prueba de Mann-Whitney, $p < 0.05$. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

En la regresión de la abundancia de hielelas respecto a la transparencia, se obtuvo que los datos no se ajustan significativamente a una función cuadrática en la temporada de secas ($p > 0.05$). Sin embargo, el ajuste a la curva de una ecuación cuadrática sí es significativo ($p < 0.05$) en la temporada de lluvias (Figura 14A y 14B). La gráfica del promedio anual, muestra que existe una relación entre las dos variables, pero el ajuste a una curva cuadrática no fue significativo ($p > 0.05$) (Figura 14C). Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis para comparar la abundancia de hielelas entre los tres grupos de lagos, se encontraron diferencias significativas en las dos temporadas y en el promedio anual ($H = 7.22$, $p < 0.05$ en secas, $H = 7.47$, $p < 0.05$ en lluvias; $H = 7.64$, $p < 0.05$ en el promedio anual). Al comparar la abundancia de hielelas entre cada categoría de lagos utilizando la prueba de Mann-Whitney, se encontraron diferencias significativas ($U = 0$, $p < 0.05$ en secas, lluvias y en el promedio anual) entre los lagos semiconservados y los perturbados para las dos temporadas y en el promedio anual (Figura 15). Los lagos conservados no mostraron diferencias significativas con los otros dos grupos de lagos (Figura 15).

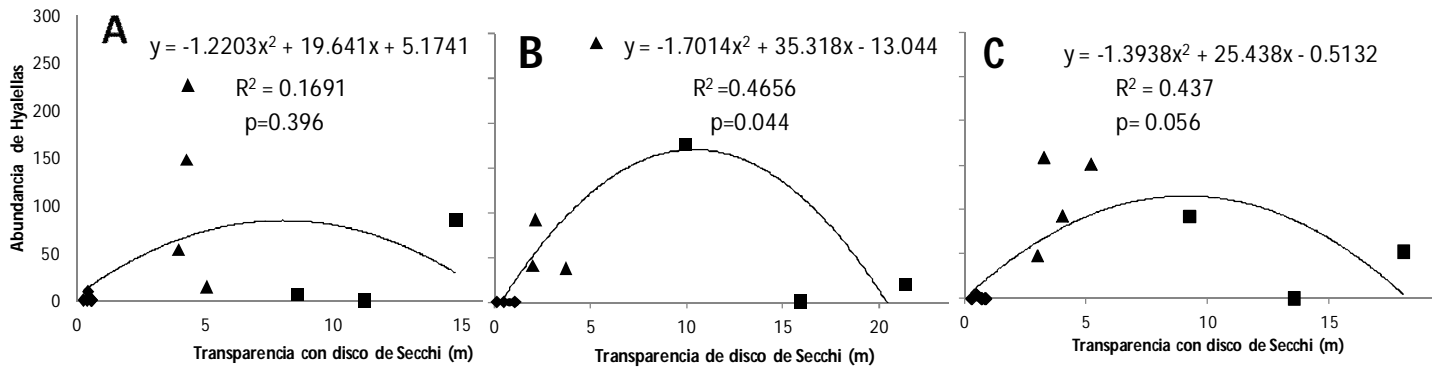


Figura 14. Abundancia de hialelas como función de la transparencia de cada lago. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

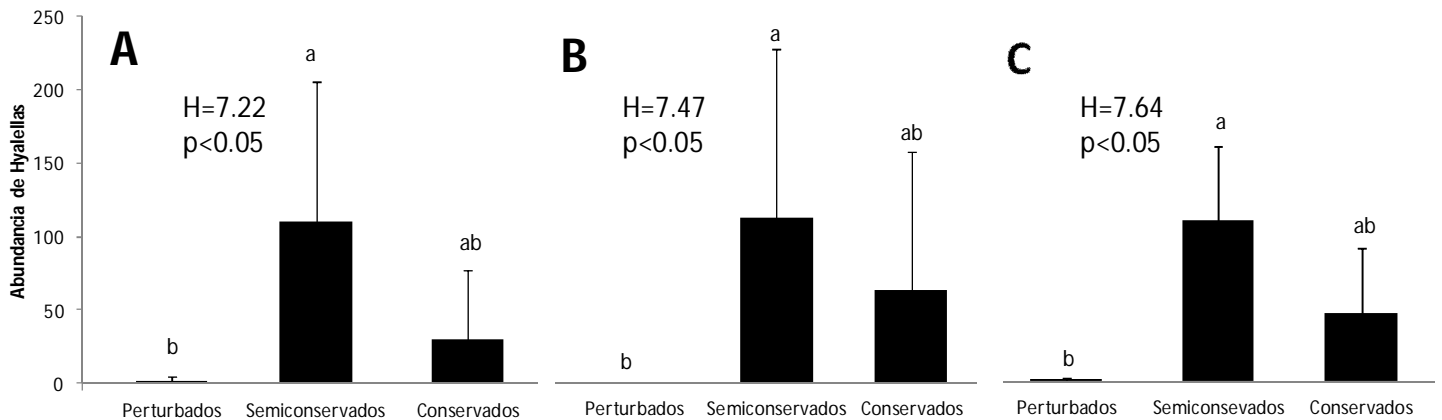


Figura 15. Promedio de la abundancia de hyallelas (1+D.E.) en los tres grupos de lagos. Se muestra el resultado de la prueba de Kruskal-Wallis Letras diferentes arriba de las barras denotan diferencias significativas en la prueba de Mann-Whitney, $p < 0.05$. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

En la regresión de la abundancia respecto a la transparencia se encontró que los datos se ajustan significativamente ($p < 0.05$) a una curva de crecimiento potencial en ambas temporadas y en el promedio anual (Figura 16). Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis para comparar la abundancia de quironómidos entre los tres grupos de lagos se encontraron diferencias significativas en las dos temporadas y en el promedio anual ($H = 6.78$, $p < 0.05$ en secas, $H = 9.35$, $p < 0.05$ en lluvias; $H = 9.04$, $p < 0.05$ en el promedio anual). Al comparar la abundancia de quironómidos entre cada categoría de lagos utilizando la prueba de Mann-Whitney, se encontraron diferencias significativas ($U = 1$, $p < 0.05$) entre la abundancia de quironómidos de los lagos perturbados y la de los lagos semiconservados en secas (Figura 17A). También se encontraron diferencias significativas ($U = 0$,

$p < 0.05$) entre la abundancia de quironómidos de los lagos perturbados con respecto a la de los lagos conservados y semiconservados en lluvias y en el promedio anual (Figuras 17B y 17C).

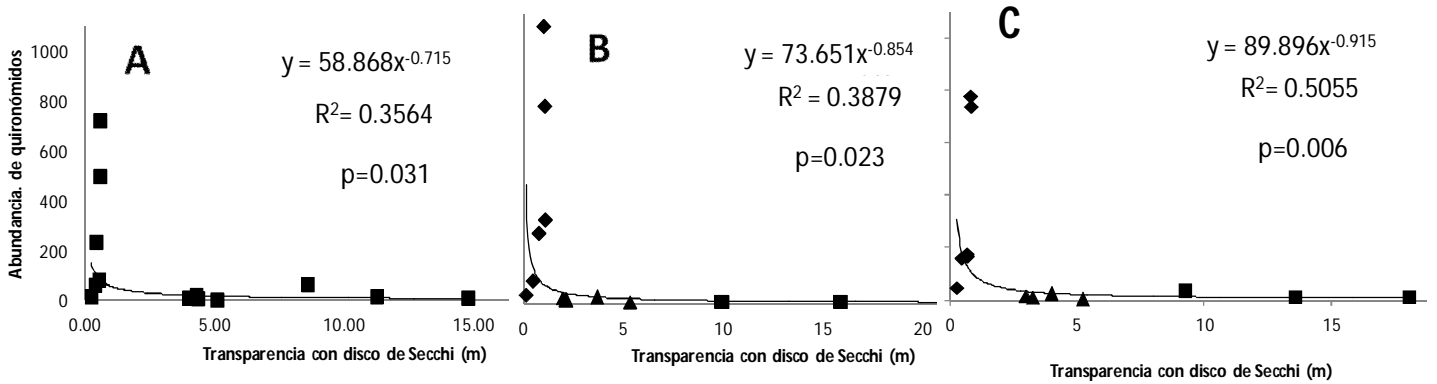


Figura 16. Abundancia de quironómidos como función de la transparencia de cada lago. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

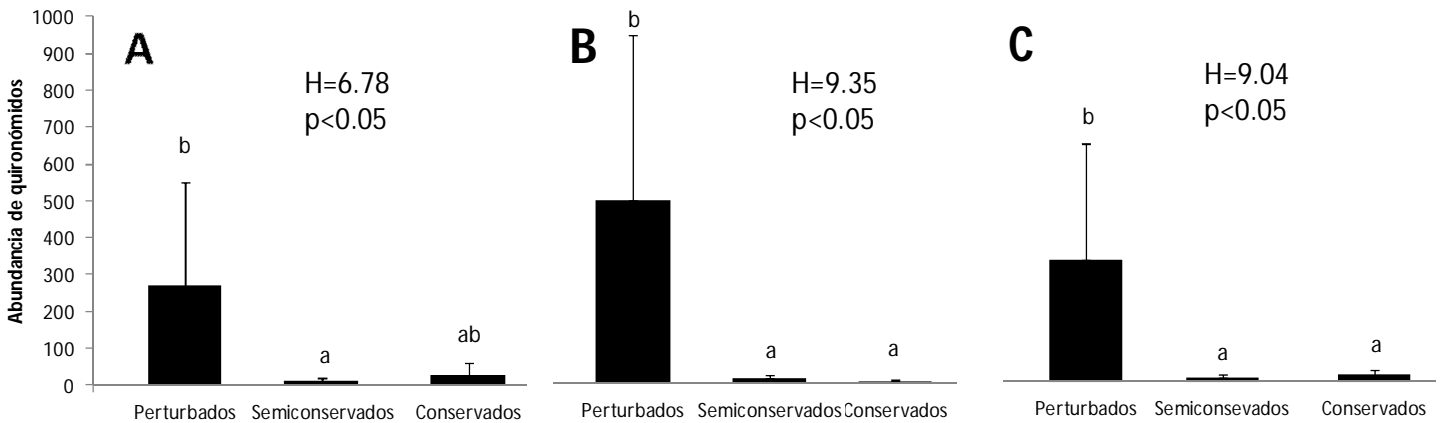


Figura 17. Promedio de la abundancia de quironómidos (+1 D.E.) en los tres grupos de lagos. Se muestra el resultado de la prueba de Kruskal-Wallis. Letras diferentes arriba de las barras denotan diferencias significativas en la prueba de Mann-Whitney, $p < 0.05$. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

Al comparar la abundancia proporcional de quironómidos y hialelas en cada lago se observa que en los lagos perturbados dominan los quironómidos, mientras que en los lagos conservados y semiconservados dominan las hialelas (Figura 18). En ambas temporadas, los lagos con mayor proporción de quironómidos fueron Bosque Azul y La Encantada, con 93% en promedio anual en ambos lagos. Península fue el lago con la mayor proporción de hialelas, 74% en promedio anual (Figura 18).

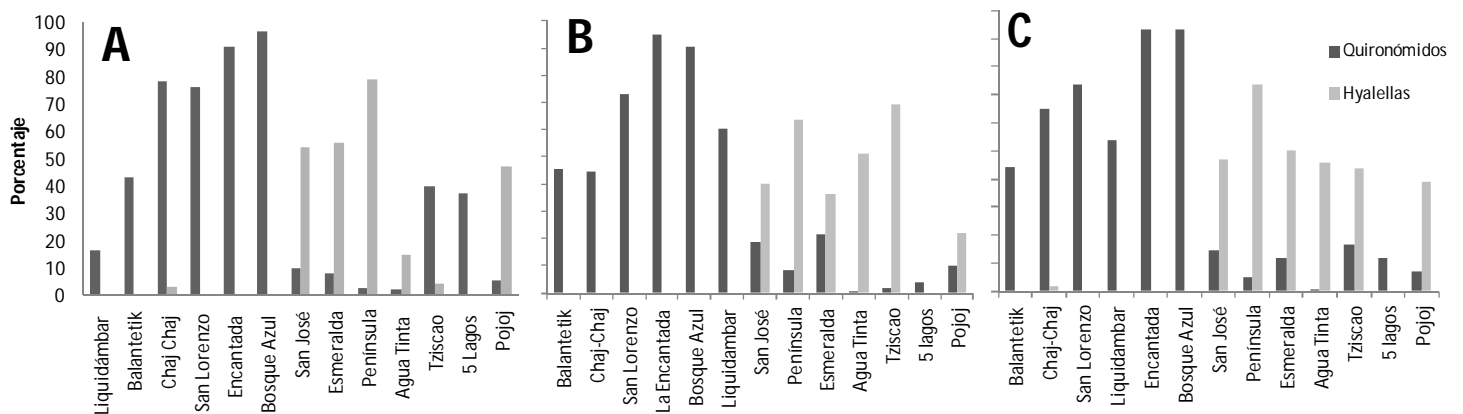


Figura 18. Abundancia proporcional de quironómidos y hialelas en cada lago, del lago más turbio al más transparente de izquierda a derecha. A: secas; B: lluvias; C: promedio anual.

Análisis de clasificación (clusters)

Con base en las familias presentes en un lago y en la abundancia con la que se encuentran estas familias los análisis arrojaron la formación de tres grupos y un lago no clasificado en la temporada de secas en un umbral de corte de 0.3 de similitud. En un grupo quedan prácticamente sólo lagos perturbados con excepción de Tziscoa y en los otros dos grupos quedan prácticamente sólo lagos conservados y semiconservados con excepción de Liquidámbar, Cinco Lagos queda como un lago no clasificado (Figura 19A). En la temporada de lluvias se formaron dos grupos y un lago no clasificado en un umbral de corte de 0.25. De forma general los lagos perturbados se encuentran en un grupo separado del grupo conformado por los lagos conservados y semiconservados, únicamente Balantetik (lago perturbado) se encontró en el segundo grupo (Figura 19B). Agua Tinta quedó como un lago no clasificado (Figura 19B). Los grupos formados corresponden a los lagos con mayor similitud en cuanto a la composición de la comunidad de macroinvertebrados bénticos.

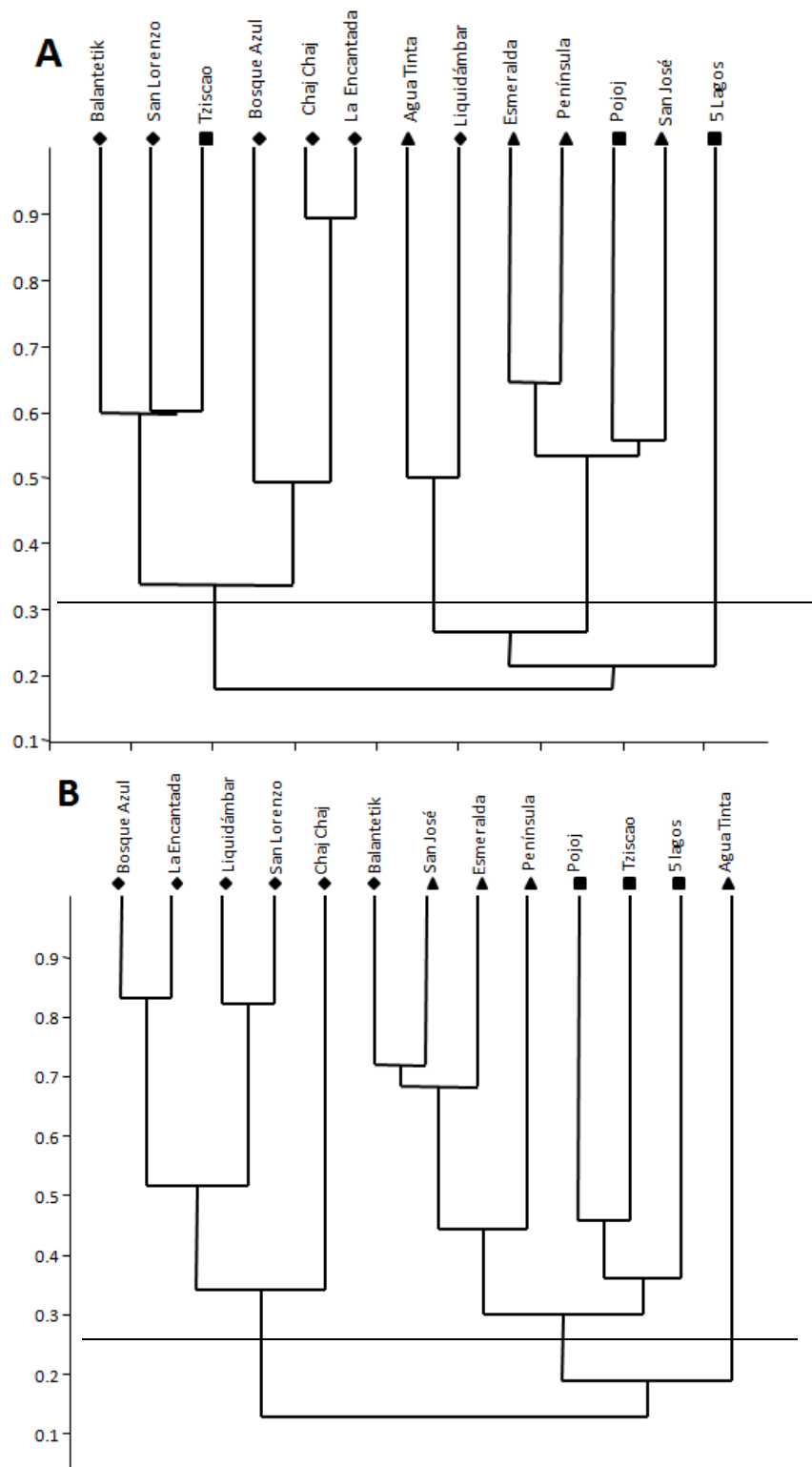


Figura 19. Análisis de agrupamiento (cluster) utilizando el método UPGMA y el algoritmo Bray Curtis. Similitudes en la composición de la comunidad de los lagos. Los rombos representan los lagos perturbados, los triángulos los lagos semiconservados y los cuadrados a los lagos conservados. A: secas; B: lluvias.

Discusión

Este estudio representa el primer esfuerzo para analizar la comunidad de bentónica en los lagos del Parque Nacional de Montebello. Este el primer informe sobre las familias de macroinvertebrados bentónicos presentes en el PNLM permite conocer cuáles son las familias más comunes en los lagos conservados y en los lagos perturbados de la zona de estudio, estableciendo que la composición de familias es diferente entre éstos. Para enriquecer el análisis de la estructura de la comunidad es importante que se realizar más estudios que permitan seguir reportando familias nuevas y conocer a nivel de especie la diversidad de macroinvertebrados.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que los lagos conservados, semiconservados y perturbados tienen diferencias en la estructura de las comunidades de macroinvertebrados. Entre las diferencias más importantes se encuentra la abundancia de individuos, que es mayor en los lagos perturbados. Tanto la riqueza como la diversidad fueron más altas en los lagos semiconservados. La familia Chironomidae (quironómidos) domina en los lagos perturbados y la familia Hyalellidae (hialelas) domina en los lagos semiconservados y conservados. Estos patrones de abundancia y riqueza están determinados principalmente por el grado de perturbación, es decir, el nivel de contaminación orgánica y concentración de nutrientes medidos indirectamente con la transparencia del disco de Secchi.

Abundancia

Conforme aumenta la cantidad de nutrientes aumenta la turbidez y los lagos pasan de ser oligotróficos a eutróficos (Carlson y Simpson 1996; Scheffer, 1998; Fontúrbel-Rada, 2005). Este exceso en la cantidad de nutrientes y energía disponible hace que el sistema pueda mantener una mayor cantidad de individuos (Currie, 1991). Dentro de la comunidad de macroinvertebrados aumenta la cantidad de consumidores primarios y por lo tanto de depredadores. De esta forma, los macroinvertebrados se vuelven más abundante (Jeffries y Lawton, 1985; Miserendino *et al.*, 2008). Sin embargo, dentro de los consumidores los macroinvertebrados se pueden agrupar en distintos grupos funcionales. Debido a que cada grupo tiene una fuente de alimento distinta, no todos los grupos se ven beneficiados de la misma forma por el aumento de nutrientes (Merrit y Cummins, 1996; Miserendino *et al.*, 2008; Rivera-Usme *et al.*, 2013). Por ejemplo, en lagos eutróficos el aumento de los nutrientes se ve reflejado en el aumento del detritus y el perifiton (Heino, 2000; Arimoro *et al.*, 2007; Miserendino *et al.*, 2008). Esto representa una ventaja para los

organismos colectores-raspadores, que se alimentan principalmente de materia orgánica particulada fina (MOPF). En este caso, los colectores-raspadores se benefician con el aumento de los nutrientes disponibles (Barbour *et al.*, 1996; Heino, 2000). En cambio, el grupo de los fragmentadores no obtiene ningún beneficio de este aumento de nutrientes y de hecho se ha comprobado que la riqueza de este grupo disminuye conforme aumenta la cantidad de detritus (Heino, 2000). Por el contrario, muchos organismos de este grupo se ven afectados porque la descomposición de la MOPF por microorganismos provoca bajas concentraciones de oxígeno disuelto en el agua (Barbour *et al.*, 1996; Alonso y Camargo, 2005; Parsons *et al.*, 2010).

En procesos de eutrofización causada por la acción del hombre, además del aumento de nutrientes, se incrementa la contaminación y se deteriora la calidad del agua (Spieles y Mitsch, 2000). Estos lagos eutrofizados se caracterizan por tener una importante cantidad de contaminantes, bajas concentraciones de oxígeno disuelto y altos niveles de nitrógeno (Alonso y Camargo, 2005; Fontúrbel-Rada, 2005; Flores-López *et al.*, 2009). Por lo tanto, en estos lagos sólo pueden establecerse familias con tolerancia a estas condiciones (Miserendino *et al.*, 2008). Esto provoca que las familias sensibles reduzcan su abundancia o incluso desaparezcan, mientras que las familias más tolerantes aumentan sus densidades cuando las otras ya no compiten por los recursos de alimento y refugio (Spieles y Mitsch, 2000; Alonso y Camargo, 2005). En particular, algunas familias detritívoras y tolerantes al exceso de materia orgánica aumentan su abundancia debido a que dejan de competir por alimento con las familias detritívoras sensibles a la contaminación orgánica y dejan de competir por refugios y espacios libres de depredadores con las familias sensibles de otros grupos funcionales (Jeffries y Lawton, 1985; Arimoro *et al.*, 2007). Esto conlleva a que sea común que en un proceso de contaminación por materia orgánica se den cambios en los taxones dominantes y se encuentren comunidades dominadas por familias detritívoras y tolerantes como quironómidos y oligoquetos (Barbour *et al.* 1996; Pérez, 1999; Alonso y Camargo, 2005; Miserendino *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2010). En el caso del PNLM, la familia Chironomidae se volvió claramente dominante en los lagos perturbados.

Cuando las familias de organismos depredadores son tolerantes a las condiciones de los lagos eutrofizados, sus poblaciones pueden aumentar conforme aumentan las poblaciones detritívoras (Jeffries y Lawton, 1985; Wallace y Webster, 1996). En este estudio, las poblaciones de las familias de depredadores Coenagrionidae, Belostomatidae (clase Insecta) y Glossiphoniidae (clase Hirudinea) que tienen amplios intervalos de tolerancia a la perturbación (Hilsenhoff, 1988; Rios-

Touma *et al.*, 2014), muestran un ligero aumento en los lagos perturbados, muy probablemente debido al aumento de las poblaciones de Chironomidae.

Particularmente, la población de quironómidos fue la que tuvo un aumento más notorio con respecto al aumento de la turbidez. En los lagos perturbados, los quironómidos fueron la familia dominante mientras que en los lagos conservados y semiconservados se encontraron en una proporción más baja. Los quironómidos son una familia con una tolerancia alta a la contaminación y a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Barbour *et al.* 1996; Alonso y Camargo, 2005). Debido a estas características, el aumento en la proporción de quironómidos con respecto a condiciones naturales o de referencia ha sido asociado con la contaminación de los cuerpos de agua y a las altas concentraciones de materia orgánica (Alonso y Camargo, 2005). La dominancia de los quironómidos en los lagos perturbados del PNLM podría ser consecuencia del deterioro por la baja calidad del agua en estos lagos.

En contraste con los lagos perturbados, en los lagos semiconservados y conservados, la familia dominante es Hyalellidae. Esta familia tiene menores intervalos de tolerancia a las condiciones ambientales (Alonso y Camargo, 2005). Pero de la misma forma que los quironómidos, las hialelas son colectores-raspadores y se alimentan de detritus y perifiton (Rivera-Usme *et al.*, 2013). Debido a que los lagos semiconservados y conservados tienen una menor cantidad de nutrientes y una mayor riqueza de familias que los lagos perturbados, la abundancia de hialelas en estos lagos no es tan alta como la abundancia de quironómidos en los lagos perturbados.

Los resultados mostraron que la abundancia de hialelas crece conforme aumenta la cantidad de nutrientes en los lagos conservados y semiconservados. En los lagos perturbados la abundancia de hialelas es muy baja, a veces hasta prácticamente de cero. Este resultado refleja que las hialelas, al ser menos tolerantes a la perturbación, no pueden establecerse en los lagos perturbados.

Las hialelas son una familia colonizadora que suele ser muy abundante en lagos mesotróficos con abundantes macrófitas como los lagos semiconservados de este estudio, pero que también es común en lagos oligotróficos con pocas macrófitas como los lagos conservados de este trabajo (France, 1992). Esto se debe a que las poblaciones de esta familia pueden adaptar sus tasas de fecundidad y crecimiento con el fin de optimizarlas con base en los nutrientes disponibles (France, 1992). Por ejemplo, en ambientes con pocos nutrientes tienen tasas de fecundidad y crecimiento bajas, mientras que en ambientes con mayor concentración de nutrientes sus tasas de crecimiento

y fecundidad son mayores (France, 1992). Por esta razón, las hialelas tienen ventaja competitiva sobre otras especies y obtienen una mayor cantidad de los recursos en los lagos conservados y semiconservados. Como las hialelas y los quironómidos pertenecen al mismo grupo funcional y por lo tanto compiten entre sí por el alimento (Arimoro *et al.*, 2007; Miserendino *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2010; Rivera-Usme *et al.*, 2013), en los lagos conservados y semiconservados los quironómidos son menos abundantes posiblemente debido a la presión competitiva. Por el contrario, en los lagos perturbados, en los que las hialelas no pueden establecerse debido a que son menos tolerantes a la contaminación orgánica (Alonso y Camargo, 2005), los quironómidos ya no tienen que competir con las hialelas por los recursos y se vuelven más abundantes. Además, los quironómidos tienen una ventaja competitiva en los lagos perturbados, ya que cuentan con adaptaciones metabólicas que les permiten realizar todas sus funciones a bajas concentraciones de oxígeno y en presencia de contaminación orgánica (Hoback y Stanley, 2001; Alonso y Caramrigo, 2005). Esta ventaja les permite aprovechar una mayor proporción de los recursos disponibles. De esta forma, sus poblaciones aumentan de tamaño y los quironómidos se vuelven la familia dominante. Por lo tanto, este cambio de la familia dominante entre los lagos conservados y semiconservados contra los lagos perturbados refleja el deterioro de la estructura y función de la comunidad y del ecosistema (Smith y Knapp, 2003).

Riqueza

La riqueza se comportó de forma diferente a la abundancia. El máximo de la riqueza se obtuvo en los lagos semiconservados y la menor riqueza se obtuvo en los perturbados. En muchas ocasiones se espera que aumente el número de familias de macroinvertebrados que pueden coexistir en un lago conforme aumenta la productividad y la energía disponible, debido a que esta energía se reparte entre las poblaciones de distintas especies (Currie, 1991; Voels y McArthur, 2000). Sin embargo, se ha observado que la perturbación prolongada en un cuerpo de agua conduce a una pérdida de la riqueza de macroinvertebrados y los ecosistemas acuáticos con niveles intermedios de perturbación, de materia orgánica y de nutrientes son los más ricos en especies (Voelz y McArthur, 2000; Arimoro *et al.*, 2006). Varios factores pueden estar influyendo en este comportamiento (Currie, 1991).

Uno de éstos es la heterogeneidad y la diversidad de hábitats que hay en un ecosistema. En general, los lagos sometidos a un disturbio moderada o discontinua son más heterogéneos espacial y temporalmente en cuanto a las condiciones del agua, a los recursos alimenticios

disponibles y a la conformación del espacio físico (Voelz y McArthur, 2000). En estos ecosistemas en los que existen diversos microhábitats, poblaciones de especies diferentes pueden establecerse en un mismo ecosistema sin competir directamente (Voelz y McArthur, 2000).

La diversidad de fuentes de alimento es otro factor que afecta la riqueza de especies (Voelz y McArthur, 2000). Esto se debe a que los macroinvertebrados sólo pueden aprovechar la energía que esté disponible en la fuente de alimento que consumen. Por lo tanto, un aumento en la energía del ecosistema no tendrá ningún efecto sobre una población si ésta no tiene forma de aprovecharla (Currie, 1991). Por ejemplo, cuando en el ecosistema existe una amplia variedad de fuentes de alimento, se establecen más especies de grupos funcionales distintos (Cummins y Klug, 1979; Merrit y Cummins, 1996). Además, la variedad de fuentes de alimento favorece el establecimiento de especies especialistas de macroinvertebrados, lo cual a su vez reduce la competencia por una misma fuente de alimento (Wallace y Webster, 1996).

La competencia también es un factor importante que podría contribuir a que se encuentre mayor riqueza en los lagos con un nivel intermedio de perturbación. Esto puede deberse a que la competencia se intensifica al incrementarse la energía y los nutrientes del ecosistema, ya que aumenta la abundancia de la comunidad (Currie, 1991). En estos casos las especies de macroinvertebrados con una mayor ventaja competitiva pueden desplazar a otras especies y obtener una mayor proporción de los recursos disponibles, llegando a ser especies dominantes (Currie, 1991). Este fenómeno está claramente relacionado con la diversidad de hábitats y de fuentes de alimento, pues una baja diversidad de éstos aumentan la presión por competencia.

Las condiciones ambientales también pueden determinar la riqueza de taxones a través de las reglas de ensamblaje y de respuesta (Keddy, 1992; Matthaei *et al.*, 2004; Heino *et al.*, 2007). Las reglas de ensamblaje intentan explicar cómo se conforman los ensambles de especies, estableciendo que el ambiente funciona como un filtro que elimina a las especies que carecen los caracteres necesarios para establecerse en ese ambiente (Keddy, 1992). De forma similar, las reglas de respuesta buscan determinar cómo se modificará un ensamble ante un cambio en las condiciones ambientales; en este caso deben considerarse las especies que pueden desaparecer y las que pueden aprovechar las nuevas condiciones para colonizar o aumentar en densidad (Keddy, 1992). En el caso de los macroinvertebrados, ciertos órdenes y familias particulares tienen tolerancias fisiológicas diferentes, por lo que responden de manera diferente a los cambios ambientales (Merrit y Cummins, 1996; Alonso y Camargo 2005). De esta manera, los grupos con

ciertas características, como sensibilidad a la contaminación orgánica, no podrán sobrevivir ante un aporte excesivo de materia orgánica, mientras que otros se verán beneficiados por este acontecimiento (Wallace y Webster, 1996; Alonso y Carmargo, 2005). Sin embargo, para el ensamblaje de la comunidad de macroinvertebrados los factores bióticos como la competencia y la depredación son de suma importancia, pues provocan la pérdida de especies que podrían subsistir bajo condiciones ambientales adversas pero que no pueden competir con otras que tienen tolerancias más amplias (Matthaei *et al.*, 2004; Heino *et al.*, 2007). En estos casos, el filtro ambiental es muy estrecho y sólo unas pocas familias logran establecerse y aprovechar los recursos (Heino *et al.*, 2007).

En los lagos del PNLM pueden estarse presentando una combinación de los factores anteriores. Por un lado, las macrófitas emergentes proporcionan directa o indirectamente la mayor cantidad de alimento para los macroinvertebrados. Estas plantas absorben una gran cantidad de nitrógeno de los lagos, por lo cual su abundancia depende de la cantidad de nutrientes del lago (Scheffer, 1998). En los lagos más conservados Pojoj y Cinco Lagos, la vegetación de este tipo es escasa. Además de proveer pocos refugios y poca cantidad de comida, esta situación reduce la heterogeneidad de microhábitats y la diversidad de fuentes de alimento. En última instancia, esto podría explicar porque en estos dos lagos la riqueza de familias fue baja.

Entre los lagos conservados, Tzisco es un lago muy heterogéneo que se encuentra rodeado completamente por distintos tipos de vegetación. Tzisco fue significativamente el lago con mayor riqueza de los lagos conservados. En todos los lagos semiconservados la vegetación emergente es muy abundante y aunque en éstos dominan el cortador o el tule, existen otros tipos de plantas en menores proporciones que aumentan el número de recursos alimenticios y de refugios disponibles.

Así mismo, en los lagos conservados y semiconservados se encontraron familias pertenecientes a diferentes grupos funcionales que no se encontraron en los lagos perturbados. Por ejemplo, se registraron varias familias del orden Coleoptera, como Dystiscidae y Elmidae que son colectores-fragmentadores y familias del orden Ephemeroptera que son fragmentadores y se alimentan de tejido vascular vivo o de materia orgánica particulada gruesa (MOPG) (Merrit y Cummins, 1996; Rivera-Usme *et al.*, 2013). Esto podría sugerir que en los lagos conservados y semiconservados los recursos están repartidos entre diversas fuentes de alimento. Sin embargo, la mayor cantidad de

nutrientes en los lagos semiconservados permite que las distintas fuentes de alimento se encuentren en mayor abundancia.

En los lagos perturbados, en cambio, la mayor parte de las familias que se encuentran son colectores que se alimentan de detritus o MOPF y depredadores que se alimentan de otros macroinvertebrados (Merritt y Cummins 1996). Esto podría reflejar un exceso en el detritus y la MOPF que hace que esta fuente de alimento se encuentre en mayor proporción que las otras. Esto representa una gran ventaja competitiva para los macroinvertebrados que se alimentan del detritus. Estas familias podrían desplazar a otras pertenecientes a otros grupos funcionales. Este podría ser el caso de la familia Scirtidae (colectora-fragmentadora) que se encuentra en todos los tipos de lagos, pero con abundancias ligeramente más bajas en los lagos perturbados (Merritt y Cummins, 1996).

Además, sólo las familias con una tolerancia alta a la mala calidad del agua pueden establecerse en los lagos perturbados. Es por esta razón que no se registraron algunas familias del orden Ephemeroptera ni ninguna familia del orden Trichoptera en los lagos perturbados, pues estas familias son comúnmente reportadas como poco tolerantes a la perturbación y mala calidad del agua (González *et al.*, 2012).

Relación entre la abundancia y la riqueza

Al analizar cómo se comportaba la abundancia de individuos con respecto a la riqueza de familias en los lagos del PNLM se encontró que la curva de esta relación tiene forma de cuenca, lo que significa que existen lagos en los que la abundancia de individuos es alta pero la riqueza es baja; lagos en los que la abundancia es muy baja, pero la riqueza es intermedia y lagos en los que tanto la riqueza y como la abundancia son altas. A pesar de que estos tres tipos de lagos no corresponden con las categorías de lagos que se establecieron en este trabajo, éste es un resultado muy interesante en términos de la teoría ecológica sobre la estructuración de comunidades y repartición de la energía dentro de las comunidades. Con este resultado se hizo evidente que en algunos lagos unas cuantas familias monopolizan los recursos y sus poblaciones se vuelven muy abundantes, mientras que en otros lagos la energía se reparte entre las poblaciones de distintas familias, dando lugar a comunidades equitativas y diversas.

Diversidad

La diversidad α de Fisher es una medida que aporta información complementaria a la riqueza de familias, ya que además de medir la riqueza de familias, también refleja la proporción de cada familia a través de la abundancia relativa de individuos por familia (Moreno, 2001; Magurran, 2004). Es una medida basada en la estructura de la comunidad que indica qué tan equitativa es ésta; una comunidad más equitativa es una comunidad más diversa (Moreno, 2001; Magurran, 2004). En el caso de los lagos del PNLM muestreados, las comunidades de los lagos semiconservados fueron las más diversas. Esto se debe a que los lagos semiconservados tienen una alta riqueza de familias y una comunidad equitativa en la que todas las familias contribuyen en proporciones similares. En cambio, en los lagos perturbados la riqueza de familias fue más baja y se presentó una fuerte dominancia por parte de una sola familia. Por otro lado, en los lagos conservados la riqueza de familias fue baja y aunque la comunidad fue equitativa, había muchas familias con pocos individuos y por lo tanto la comunidad fue poco diversa.

Además del grado de perturbación, existen otros factores que afectan la abundancia, la riqueza y la diversidad de macroinvertebrados en los lagos (Dance y Hynes, 1980; Scheffer, 1998). La vegetación, la diversidad de microhábitats y la comunidad de peces son algunos elementos que pueden estar afectando la estructura de la comunidad y contribuyendo a explicar los resultados obtenidos.

Vegetación y diversidad de microhábitats

Uno de los principales factores que afecta a la comunidad de macroinvertebrados es el tipo de vegetación que se encuentra en el lago. Esta puede ser emergente, sumergida o libre flotadora (Scheffer, 1998). En lagos profundos como los del PNLM casi no se encuentran macrófitas sumergidas ni libres flotadoras. Por lo tanto, la vegetación emergente que se encuentra únicamente en las orillas de los lagos es la más importante para las rutas bentónicas en este ecosistema léntico. La vegetación sirve como refugio y fuente de alimento de los macroinvertebrados (Scheffer, 1998; Voelz y McArthur, 2000). La forma de las hojas y raíces de la planta, así como la densidad de la vegetación, determinan la eficiencia del refugio (Scheffer, 1998).

De acuerdo con las observaciones en campo, en el PNLM existen dos especies principales de plantas: cortador (*Cladium jamaicense*) y tule (*Schoenoplectus californicus*). En la mayoría de los lagos domina el cortador, pero en Balantetik, Chaj Chaj y San José, el tule es el más abundante. En Pojoj y Cinco lagos el cortador es la especie dominante, pero crece con muy bajas densidades, en

parches esparcidos por la orilla del lago. Por la forma de sus hojas y raíces, el cortador podría ofrecer un mejor refugio que el tule, debido a que el cortador tiene muchas hojas alargadas y el tule posee un tallo liso que crece para emerger del agua y sus hojas de la parte inferior presentan vainas foliares carentes de láminas (Diego-Pérez y González-Elizondo, 2013). Además, las raíces del cortador se extienden hacia los lados y las del tule crecen a lo largo de un estolón.

Las zonas con vegetación, especialmente si ésta es densa, son una importante fuente de alimento y atraen una mayor cantidad de macroinvertebrados (Scheffer, 1998). Aunque algunos estudios han mostrado que son muy pocos los macroinvertebrados que se alimentan de la planta intacta, varios se alimentan del detritus generado por las plantas en descomposición (Cummins y Klug, 1979; Merrit y Cummins, 1996; Scheffer, 1998). Además, un gran número de macroinvertebrados se alimentan del perifiton que cubre las macrófitas (Cummins y Klug, 1979; Merrit y Cummins, 1996; Scheffer, 1998). En algunos lagos éste ha sido identificado como la fuente de carbono más importante para la comunidad de macroinvertebrados (Scheffer, 1998). El cortador parece ser de igual forma óptimo para acumular perifiton en sus hojas que el Tule.

Otro factor importante para la estructura de las comunidades de macroinvertebrados es la diversidad de microhábitats (Voelz y McArthur, 2000). Se ha comprobado que la riqueza de macroinvertebrados es más alta en lagos con una mayor diversidad de microhábitats (Currie, 1991; Scheffer, 1998; Voelz y McArthur, 2000). Estos estudios muestran que distintos tipos de vegetación con plantas de diferentes formas pueden ser refugios y fuente de alimento para especies distintas (Scheffer, 1998; Voelz y McArthur, 2000). Además, un lago puede tener distintos tipos de sustrato a los que ciertas especies estarán mejor adaptadas. Entre los lagos muestreados, Tzisco, Chaj Chaj y San Lorenzo fueron probablemente los que presentaron más especies de plantas diferentes. Balantetik, Península, Agua Tinta y Esmeralda, tenían pocas especies de plantas; estaban dominados por tule o cortador aunque tenían algunos parches de vegetación diferente. El resto de los lagos estaban prácticamente dominados por cortador y no presentaban ningún otro tipo de vegetación.

Comunidad de peces

La comunidad de peces presente en un lago también puede afectar la abundancia y la riqueza de la comunidad de macroinvertebrados, debido a que la presión de depredación sobre los macroinvertebrados cambia de acuerdo con la estructura de la comunidad de peces (Wallace y

Webster, 1996; Scheffer, 1998). Así mismo, cuando aumenta la abundancia de peces herbívoros, la densidad de la vegetación disminuye y se pierden refugios para los macroinvertebrados (Wallace y Webster, 1996; Scheffer, 1998).

Familias que conforman las comunidades

La riqueza, la abundancia y la diversidad no son los únicos atributos que se ven modificados con el grado de perturbación. Las familias que fueron registradas en los lagos perturbados no fueron las mismas que se encontraron en los otros dos tipos de lagos. El análisis de clasificación muestra que aun cuando los lagos conservados y los perturbados tuvieron una riqueza de familias similar y los lagos conservados se agrupan con los lagos semiconservados por ser más similares en cuanto a su composición de especies. Al utilizar el algoritmo de similitud de Bray Curtis en el análisis de clasificación, se agruparon los lagos con una estructura de la comunidad de macroinvertebrados más parecida. Este algoritmo toma en cuenta qué especies se encuentran en los lagos y sus abundancias (Clarke, 1993). La clasificación mostró que si bien los lagos conservados tienen una abundancia y una riqueza de familias ligeramente menor que los semiconservados, la estructura de la comunidad es muy similar entre estos dos tipos de lagos. Con el análisis de clasificación se corrobora que estos cambios hacen a las comunidades de macroinvertebrados de los lagos perturbados diferentes de los otros dos tipos de lagos.

Como ya se ha mencionado anteriormente, es posible que muchas familias que están presentes en los lagos conservados y semiconservados no se encuentren en los lagos perturbados debido a que tienen intervalos de tolerancia estrechos para las condiciones ambientales (Alonso y Camargo, 2005). Así mismo, algunas familias con intervalos de tolerancia más amplios se encuentran en una proporción mucho mayor en los lagos perturbados que en los no perturbados (Dance y Hynes, 1980; Battle y Golladay, 2001).

En general, se considera que el orden Trichoptera es sensible a las condiciones ambientales y está frecuentemente asociado con cuerpos de agua de buena calidad. En los lagos del PNLM se encontraron seis familias de este orden. Todas estas familias se usan como bioindicadoras de la calidad del agua y únicamente se encontraron en lagos conservados o semiconservados (Hilsenhoff, 1988; Barbour *et al.*, 1996; Alonso y Camargo, 2005; Miserendino *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2010; González *et al.*, 2012; Rios-Touma *et al.*, 2014). De la misma manera, algunas familias del orden Ephemeroptera se asocian a una buena calidad del agua. En el PNLM se encontraron las

familias Caenidae, Leptophlebiidae y Leptohephidae, las cuales son indicadoras de la calidad del agua (Hilsenhoff, 1988; Barbour *et al.* 1996; Miserendino *et al.*, 2008; Parsons *et al.*, 2010; González *et al.*, 2012, Rios-Touma *et al.*, 2014). Sin embargo, estas familias fueron muy raras y se encontraron únicamente en un par de lagos, siempre conservados o semiconservados. Por último, la familia Dugesidae del orden Tricladida, también se encontró únicamente en los lagos conservados y semiconservados. Esta familia sólo prospera en lagos oligotróficos (Villagrán *et al.*, 2006).

En el caso de los lagos del PNLM pareciera que el proceso reciente y local de eutrofización ha modificado la estructura de la comunidad de macroinvertebrados en los lagos perturbados. Antes de la perturbación los lagos de toda la región tenían las mismas condiciones ambientales (CONACYT y CONAGUA, 2012). Los lagos perturbados debieron tener una comunidad de macroinvertebrados muy parecida a la de los lagos conservados. Sin embargo, al ser este el primer trabajo que se realiza sobre la diversidad de macroinvertebrados bentónicos de los lagos del PNLM no se cuenta con datos para comparar la estructura actual con la que pudo haber existido previamente al disturbio.

Al establecer que el proceso de eutrofización está afectando a la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nos permite evaluar la situación actual. Sin embargo, también es importante considerar qué puede pasar a futuro si continúa este proceso de perturbación (Scheffer, 1998). En primer lugar, los cambios de la comunidad de macroinvertebrados y la pérdida de algunos grupos funcionales de ésta en los lagos perturbados, reflejan un deterioro del ecosistema y sus funciones (Merritt y Cummins, 1996; Naeem y Li, 1997; Spieles y Mitsch, 2000). Este deterioro puede acrecentarse en estos lagos hasta que el ecosistema deje de proveer servicios ambientales (Scheffer, 1998). En segundo lugar, los lagos semiconservados tienen conexiones con los lagos perturbados al menos en ciertas temporadas del año. Se ha propuesto que en cuerpos de agua conectados el estado de turbidez y el de transparencia pueden coexistir. Sin embargo, no se sabe con certeza cómo los sistemas conectados pueden afectarse el uno al otro por histéresis, es decir, que el efecto de estar conectados puede no manifestarse inmediatamente sino hasta después de un tiempo prolongado en el que el cambio de estados se observe de un momento a otro (Scheffer, 1998).

Por lo tanto, es importante realizar un biomonitoreo constante que permita conocer cómo evolucionan tanto los lagos perturbados como los semiconservados y vigilar que los lagos

conservados mantengan dicho estado de conservación. Con base en los resultados obtenidos, un biomonitoreo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos podría ser bastante eficiente (Vásquez *et al.* 2006 y Merlo Galeazzi, 2014). En el PNLM existen varias familias con potencial bioindicador y la familia dominante cambia de acuerdo con el grado de perturbación. Estos podrían ser los indicadores de cambios en la calidad del agua y de su efecto en el ecosistema (Vásquez *et al.* 2006).

Como parte del proyecto de CONACYT y CONAGUA, se incluye plantear un plan de restauración. Un biomonitoreo de la comunidad de macroinvertebrados sería muy útil para evaluar los resultados de este plan.

Conclusiones

La eutrofización tiene un efecto en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del PNLM, pues es muy evidente que ha afectado la abundancia, la riqueza y la diversidad de esta comunidad. Los lagos perturbados tienen una abundancia ligeramente mayor que el resto de los otros tipos de lagos, mientras que la riqueza y la diversidad alcanzan su máximo en los lagos semiconservados.

La estructura de la comunidad es diferente en los lagos perturbados con respecto a los otros dos tipos de lagos i. e. los conservados y los semiconservados. Los quironómidos son la familia dominante en lagos perturbados, mientras que las hialelas dominan en los conservados y semiconservados. Las familias que se encuentran en los lagos conservados y semiconservados no son las mismas ni se encuentran en la misma abundancia que en los lagos perturbados.

Referencias

- Acevedo Benitez, J., Váldez Vázquez, I. Y Poggi Varaldo, H. M. 2006. ¿Cómo medir la diversidad? TESE. México.
- Arimoro, F. O., Ikomi, R. B. Y Iwegbue, C. 2007. Water quality changes in relation to Diptera community patterns and diversity measured at an organic effluent impacted stream in the Niger Delta, Nigeria. *Ecological indicators*, 7: 541-552.
- Alonso, A. Y Camargo, J. A. 2005. Estado actual y perspectivas en el empleo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos como indicadora del estado ecológico de los ecosistemas fluviales españoles. *Revista Ecosistemas*, 14: 87-99
- Bain, M.B., Harig, A.L., Loucks, D.P., Goforth, R.R. Y Mills, K.E. 2000. Aquatic ecosystem protection and restoration : Advances in methods for assessment and evaluation. *Environmental Science & Policy*, 3: 589–598.
- Barbour, M.T., Gerristen, J., Griffith, G.E., Frydenborg, R., McCarron, E., White, J.S. Y Bastian, M.L. 1996. A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *Journal of North American Benthological Society*, 15: 185–211.
- Battle, J. Y Golladay, S. W. 2001. Water quality and macroinvertebrate assemblages in three types of seasonally inundated limesink wetlands in southwest Georgia. *Journal of Freshwater Ecology*, 16: 189-207.
- Burch J. Y Cruz-Reyes A. 1987. Clave genérica para la identificación de gasterópodos de agua dulce en México. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Carlson, R.E. Y J. Simpson. 1996. A Coordinator's Guide to Volunteer Lake Monitoring Methods. North American Lake Management Society, p. 96.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J. Y Chapman, M. G. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. Y Chang, J. 2005. Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. Y Melic, A. (Eds.), *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España, pp. 73–84.

- CONACIT y CONAGUA. 2012. Estudio hidrológico y de Calidad del Agua del sistema Lagunar de Montebello, en el estado de Chiapas. CONAGUA. México.
- CONANP y Consultorías Integrales para el Desarrollo Rural Sustentable S. C. 2009. Programa de monitoreo: estudio para el monitoreo de calidad del agua de las lagunas en el Parque Nacional Lagunas de Montebello. CONANP. México.
- CONANP. 2011. Programa de monitoreo de calidad del agua: estudio para monitorear los parámetros de calidad de agua de las lagunas comunicadas con el sistema lagunar Tepancoapan. CONANP. Comitán de Domínguez, Chiapas.
- Cummins, K. W. Y Klug, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 147-172.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- Dance, K. W. Y Hynes, H. B. N. 1980. Some effects of agricultural land use on stream insect communities. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*, 22: 19-28.
- Diego-Pérez, N. Y González-Elizondo, M.S.2013. Cyperacea. En: Lot, A., Medina-Lemos, R. Y Chiang, F. (Eds.). *Plantas acuáticas mexicanas, una contribución a la flora de México*. Instituto de Biología, UNAM. Pp.85-164.
- Euliss Jr, N. H., Swanson, G. A. Y MacKay, J. 1992. Multiple tube sampler for benthic and pelagic invertebrates in shallow wetlands. *The Journal of Wildlife Management*, 56: 186-191.
- Flores-López, H. E., Carrillo-González, R., Francisco-Nicolás, N., Hidalgo-Moreno, C., Ruíz-Corral, J. A., Casteñeda-Villanueva, A. A. Y Velazco-Nuño, R. 2009. Aportes de nitrógeno y fósforo de tres sistemas agrícolas de la cuenca hidrográfica "El Jihuite", Jalisco, México. *Agrociencia*, 43(7): 659-669.
- Fontúrbel Rada, F. 2005. Indicadores fisicoquímicos y biológicos del proceso de eutrofización del Lago Titikaka (Bolivia). *Ecología Aplicada*, 4: 135-141.
- France, R. L. 1992. Biogeographical variation in size-specific fecundity of the amphipod *Hyaella azteca*. *Crustaceana*, 62: 240-248.
- Gil Mora, E. 2005. Bioindicadores reofilos para cursos de agua en el Cusco. IV Encuentro internacional sobre desarrollo sostenible y población.
- González, S. M., Ramírez, Y. P., Meza, A. M. Y Dias, L. G. 2012. Diversidad de macroinvertebrados acuáticos y calidad de agua de quebradas abastecedoras del municipio de

- Manizales. Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural, 16(2): 135-148.
- Heino, J. 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia* 418: 229–242.
- Heino, J., Mykrä, H., Kotanen, J. Y Muotka, T. 2007. Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography*, 30(2): 217-230.
- Hilsenhoff, W. L. 1988. Rapid field assessment of organic pollution with a family-level biotic index. *Journal of the North American Benthological Society*, 7: 65-68.
- Hoback, W. W. Y Stanley, D. W. 2001. Insects in hypoxia. *Journal of Insect Physiology*, 47(6): 533-542.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113(1): 81-101.
- Jeffries, M. J. Y Lawton, J. H. 1985. Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space. *Freshwater Biology*, 15(1): 105-112.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Branco, C., Huszar, V. Y Scasso, F. 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*, 341-359.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 157-164.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Matthaei, C. D., Townsend, C. R., Ar Buckley, C. J., Peacock, K. A., Guggelberger, C., Küster, C. E. Y Huber, H. 2004. Disturbance, assembly rules and benthic communities in running waters: a review and some implications for restoration projects. En: *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practise*. Island Press, Washington, DC, 367-388.
- McCaferry, W.P., Lugo-Ortiz, C.R., Provonsha, A.V., Wang, T.Q., 1997. Los efemerópteros de México: I. Clasificación superior, diagnóstico de familias y composición. *Dugenia*, 4: 1–29.

- Medianero, E., Valderrama, A., Y Barrios, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 89: 153-168.
- Merlo-Galeazzi A. 2014. Efectos de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad taxonómica y funcional de los macrorinvertebrados acuáticos de Xochimilco. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Merritt, R. y Cummins, K. 1996. An introduction to the aquatic insect of North America, 3th ed. Kendall/Hunt Publishing Company, USA.
- Miserendino, M. L., Brand, C. Y Di Prinzio, C. Y. 2008. Assessing urban impacts on water quality, benthic communities and fish in streams of the Andes Mountains, Patagonia (Argentina). *Water, Air, and Soil Pollution*, 194(1-4), 91-110.
- Moreno, C.E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad. MYT- Manuales y Tesis SEA, Zaragoza, España.
- Naeem, S. Y Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390(6659): 507-509.
- Pérez, G. R. 1999. Los macroinvertebrados y su valor como indicadores de la calidad del agua. *Academia Colombiana de Ciencia*, 23(88): 375-387.
- Palmer M. A., Ambrose, R. F. Y Poli, N. L. 1997. Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 5(4): 291-300.
- Parsons, B. G., Watmough, S. A., Dillon, P. J., Y Somers, K. M. 2010. A bioassessment of lakes in the Athabasca Oil Sands Region, Alberta, using benthic macroinvertebrates. *Journal of Limnology*, 69(1s), 105-117.
- Ramírez Marcial N., González Espinosa M., Martínez Icó M. Y Luna Gómez A. 2007. Restauración forestal en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. BIOCOR.
- Ramsar. 2003. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar Parque Nacional Lagunas de Montebello. Compiladora González del Castillo E. C. México.
- Rangel-Salazar, J. L., Enríquez, P. L., Y Sántiz López, E. C. 2009. Variación de la diversidad de aves de sotobosque en el Parque Nacional Lagos de Montebello, Chiapas, México.
- Rios-Touma, B., Acosta, R. Y Prat, N. 2014. The Andean Biotic Index (ABI): revised tolerance to pollution values for macroinvertebrate families and index performance evaluation. *Revista de Biología Tropical*, 62: 249-273.

- Rivera Usme, J. J., Pinilla Agudelo, G. Y Camacho Pinzón, D. L. 2013. Grupos tróficos de macroinvertebrados acuáticos en un humedal urbano andino de Colombia; Macroinvertebrate Trophic Groups in an Andean Wetland of Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 18(2): 279-292.
- Scheffer, M., 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman Y Hall, Great Britain.
- SEMARNAT y CONANP. 2007. Programa de conservación y manejo del Parque Nacional Lagunas de Montebello. SEMARNAT y CONANP. México.
- Singh, W. 2008. Robustness of three hierarchical agglomerative clustering techniques for ecological data. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Ambiente y Recursos Naturales University of Iceland, Reykjavik, Iceland.
- Smith, M. D. Y Knapp, A. K. 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6(6): 509-517.
- Smith, V. H., Tilman, G. D. Y Nekola, J. C. 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 100(1): 179-196.
- Solomon C. T., Carpenter S. R., Cole J.J. Y Pace M.L. 2008. Support of benthic invertebrates by detrital resources and current autochthonous primary production: results from a whole-lake ¹³C addition. *Freshwater Biology* 53: 42–54.
- Spieles, D. J. Y Mitsch, W. J. 2000. Macroinvertebrate community structure in high-and low-nutrient constructed wetlands. *Wetlands*, 20(4): 716-729.
- Vander Zanden, M. J. Y Vadeboncoeur, Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology*, 83(8): 2152-2161.
- Vásquez, G., Castro, G., González, I., Pérez, R. Y Castro, T. 2006. Bioindicadores como herramientas para determinar la calidad del agua. Depto. El Hombre y su Ambiente, UAM-X.
- Villagrán-Mella, R., Aguayo, M., Parra, L. E. Y González, A. 2006. Relación entre características del hábitat y estructura del ensamble de insectos en humedales palustres urbanos del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79(2): 195-211.
- Voelz, N. J. Y McArthur, J. V. 2000. An exploration of factors influencing lotic insect species richness. *Biodiversity & Conservation*, 9(11): 1543-157
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6(1): 18-23.
- Wallace, J. B. Y Webster, J. R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41(1): 115-139.

Anexo I

Tabla 3. Clasificación taxonómica, valor de tolerancia y grupo funcional de cada familia registrada. Para el valor de tolerancia diez representa la mayor tolerancia a la contaminación y cero la menor tolerancia a la contaminación. Para grupo funcional: Re=recolector, Ra=raspador, Fra=fragmentador, Fil=filtrador y D=depredador.

Clasificación taxonómica	Valor de tolerancia	Grupo funcional
Filum Platyhelminthes		
Clase Turbellaria		
Orden Tricladida		
Familia Dugesiidae	4	D
Filum Annelida		
Clase Clitellata		
Orden Rhynchobdellida		
Familia Glossiphoniidae	10	D/Re
Filum Mollusca		
Clase Gastropoda		
Orden Architaenioglossa		
Familia Ampullariidae	ND	
Orden Basommatophora		
Familia Hebetancylus	5	Ra
Orden Hygrophila		
Familia Physidae	8	Ra
Familia Planorbidae	8	Ra
Orden Hygrophila		
Familia Lymnaeidae	6	Ra
Orden Littorinimorpha		
Familia Hydrobiidae	8	Ra
Clase Bivalva		
Orden Veneroida		
Familia Verenidae	8	Re/Fil
Filum Arthropoda		
Clase Crustacea		
Orden Amphipoda		
Familia Hyalellidae	5	Re
Orden Decapoda		
Familia Cambaridae	6	Fra

Clase Insecta

Orden Coleoptera

Familia Curculionidae	ND	Fra
Familia Dysticidae	6	D
Familia Elmidae	4	Re/Ra
Familia Gyrinidae	6	D
Familia Hydrophilidae	8	D/Re/Fra
Familia Lampyridae	10	ND
Familia Salpingidae	ND	ND
Familia Scirtidae	6	Re/Ra
Familia Staphylinidae	5	ND

Orden Diptera

Familia Athericidae	2	D
Familia Ceratopogonidae	6	Re
Familia Chironomidae	8	Re
Familia Culicidae	9	Re
Familia Dixidae	4	Re
Familia Ephydriidae	6	Fra
Familia Musidae	6	D
Familia Nymphomyiidae	ND	ND
Familia Simuliidae	6	Re
Familia Stratiomyidae	ND	Re
Familia Tabanidae	6	D/Re
Familia Tipulidae	3	D/Re

Orden Ephemeroptera

Familia Baetidae	4	Re
Familia Caenidae	7	Re
Familia Leptohyphidae	4	Re
Familia Leptophlebiidae	2	Re

Orden Hemiptera

Suborden Heteroptera

Familia Belostomatidae	7	D
Familia Corixidae	6	D
Familia Gerridae	6	D
Familia Macroveliidae	ND	D
Familia Mesoveliidae	ND	D
Familia Naucoridae	6	D
Familia Nepidae	ND	D
Familia Notonectidae	6	D
Familia Ochteridae	ND	D
Familia Veliidae	8	D

Orden Odonata		
Suborden Anisoptera		
Familia Aeshnidae	3	D
Familia Libellulidae	9	D
Suborden Zygoptera		
Familia Calopterigidae	5	D
Familia Coenagrionidae	9	D

Orden Trichoptera		
Familia Calamoceratidae	3	ND
Familia Glossosomatidae	0	Ra
Familia Hydroptilidae	4	Ra
Familia Leptoceridae	4	D/Re
Familia Polycentropodidae	6	D/Re
Familia Xiphocentronidae	3	ND
