



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
INSTITUTO DE GEOFÍSICA**

**EVALUACIÓN PALEOLIMNOLÓGICA DE LA EVOLUCIÓN
RECIENTE DE LOS LAGOS EN PARQUE NACIONAL LAGUNAS DE
MONTEBELLO, CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
Limnología

PRESENTA:

Biól. Margarita de Montserrat Amezcua Vargas

TUTORA PRINCIPAL:

Dra. Margarita Erna Caballero Miranda
Instituto de Geofísica, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dr. Javier Alcocer Durand
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dra. Blanca Lucia Prado Pano
Instituto de Geología, UNAM
Dra. Julieta Massaferro
CENAC, Parque Nacional Nahuel Huapi, Bariloche, Argentina
Dra. Alfonso Lugo Vázquez
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dra. Itzel Sigala Regalado (*asesora externa*)
Instituto de Geofísica, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., MAYO 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos académicos

Agradezco al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por el conocimiento, habilidades y aptitudes que se me otorgó a través de sus diversas actividades y por contribuir a mi crecimiento académico en mi formación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme el apoyo financiero durante la elaboración de esta tesis de maestría durante el periodo 2020 a 2022.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) proyecto IV200319 titulado "*Área Experimental de Lagos Tropicales: Montebello*" titular Dr. Javier Alcocer y al Fondo Sectorial de Investigación y Desarrollo Sobre el Agua (CONAGUA-CONACYT) proyecto 167603 "*Estudio hidrológico y de calidad del agua del sistema Lagunar de Montebello, en el estado de Chiapas*" por apoyar el financiamiento del trabajo de campo y material de laboratorio para el desarrollo de esta tesis.

Al equipo del Parque Nacional Lagunas de Montebello (CONANP), a la comunidad local y ejidatarios de Ojo de Agua y Tzisco por su apoyo y facilidades ofrecidas para el desarrollo del trabajo de campo de este estudio.

A mi tutora la Dra. Margarita Caballero por sus enseñanzas, el conocimiento compartido, tiempo y atención que me dedicó durante la elaboración de este proyecto. Su compromiso en fomentar el interés en el campo de la paleolimnología y su amplio conocimiento en el área representan un gran apoyo y motivación para este campo de investigación en la ciencia de nuestro país.

A la Dra. Itzel Sigala por su asesoría en la realización de este trabajo, por su apoyo en la identificación taxonómica de amebas testadas y en la interpretación de los resultados de este trabajo. Sus valiosas aportaciones en el estudio de amebas

testadas como bioindicador/paleobioindicador en sedimentos lacustres han ampliado el panorama en las reconstrucciones paleoambientales y han generado interés en el estudio del grupo en México.

A la Dra. Ana Carolina Ruíz Fernández del Laboratorio Geoquímica Isotópica y Geocronología (GEOCRON) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán de la UNAM por las dataciones de ^{210}Pb en sedimentos que permitieron establecer un modelo cronológico de esta reconstrucción paleoambiental.

A la Dra. Julieta Massaferrero por su valioso apoyo en la identificación taxonómica de quironómidos y en la interpretación de los resultados de este trabajo.

A la M. en C. Karla Rubio por el apoyo brindado para la identificación taxonómica de los moluscos, así como por su entusiasmo, tiempo e interés por el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Luis Oseguera por la obtención de los datos limnológicos utilizados en este estudio.

Finalmente, a mi comité tutor integrado por la Dra. Margarita Caballero, Dr. Javier Alcocer, Dra. Blanca Prado, Dra. Itzel Sigala, Dra. Julieta Massaferrero y Dr. Alfonso Lugo por sus revisiones, tiempo, guía, apoyo, consejos y observaciones que me brindaron durante este proceso que contribuyeron enormemente a la interpretación e integración de los datos obtenidos y a la finalización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco a los diferentes profesores del Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología que me acompañaron durante esta etapa de la maestría y quienes contribuyeron enormemente en mi formación.

A la Dra. Margarita Caballero por la oportunidad y confianza que me brindo para el desarrollo de esta tesis, sus enseñanzas, asesoría y tiempo en cada una de las revisiones de las presentaciones y este escrito. Además, por la manera y disponibilidad con la que pudimos resolver juntas el plan de trabajo desde casa debido a la pandemia.

A la Dra. Liseth Pérez por su valiosa ayuda en la interpretación de resultados, la revisión a la taxonomía de los ostrácodos y sobre todo por sus ánimos, motivación y apoyo en todo momento para continuar con mis estudios de posgrado. Agradezco mucho tu amistad, te admiro como científica, mamá, hija y amiga.

A la Dra. Itzel Sigala por la confianza, apoyo y motivación brindada para continuar trabajando con las amebas testadas. Admiro su desempeño en esta carrera científica, lo que ha logrado y su gran trabajo, además de su disciplina y capacidad de organización que le han permitido desarrollarse como investigadora y madre.

A mis colegas y amigos Karla Rubio, Fernanda Charqueño, Anais Cisneros, Paula Echeverría, Mauricio Bonilla y Martin Garibay, que aun en la distancia estuvieron presentes apoyándome con sus recomendaciones, ánimos y motivación durante estos años. En especial, destaco mi agradecimiento a la M. en C. Karla por estar pendiente del desarrollo de este trabajo y en mi estabilidad personal. Mi total agradecimiento a la M. en C. Fernanda y a la Dra. Paula por su ayuda en la interpretación de los DCA's y sus comentarios atinados en la discusión de este trabajo. Finalmente, a la Biól. Anais por brindarme su ayuda en la redacción de este escrito y su apoyo incondicional durante este tiempo.

Al M. en C. Eduardo Torres Aguirre por su ayuda en la elaboración del mapa de esta tesis, tú junto con Vania, Alfredo y Vianey fueron mis compañeros y amigos a lo largo de estos años en el posgrado siempre apoyándonos en las materias, tramites y consejos en cada uno de nuestros proyectos.

A la Dra. Lucy Palomino que, junto con M. en C. Mario Rodríguez Varela, Adriana Hernández y José Antonio Castro por su apoyo en la extracción de los núcleos de gravedad en el trabajo de campo de noviembre de 2019 como parte del proyecto de Montebello.

A Fernanda Moreno, mi compañera y amiga de laboratorio por su apoyo en el submuestreo de los núcleos sedimentarios, la identificación de quironómidos y por sus ánimos durante el desarrollo de este trabajo.

Al M. en C. Gustavo Olivares por su ayuda en la identificación de cladóceros de la familia Bosminidae.

DEDICATORIA

A mis padres, María Eugenia Vargas y Sergio Amezcua, este logro es tanto suyo como mío. Gracias por su amor, por creer y estar para mí en todo momento. Su respaldo me fortalece, me enterece y me guía cada que lo necesito. En estos años de pandemia, nuestra convivencia fue de tiempo completo, pude convivir más cercanamente con ustedes y aprendí a valorarlos. Estoy tan agradecida porque con cada consejo, ejemplo y el diario vivir me inspiran e impulsan a seguir cumpliendo sueños, metas y fijarme un objetivo a cada paso en esta vida. Durante este tiempo, les agradezco su motivación, paciencia, desvelos, por acompañarme a ir por el material de laboratorio y sobre todo por facilitarme un espacio en la casa para realizar la metodología de esta tesis.

A mis hermanas Rosario y Nancy, y a sus familias, porque me han acompañado a cada paso, por su cariño y apoyo, por reconfortarme y brindarme los mejores recuerdos y momentos más divertidos en mi vida.

A Cesar por prestarme su teléfono para tomar fotos de los bioindicadores al microscopio que me permitieron realizar la identificación taxonómica. Por estar ahí en los momentos que no me podía reconocer a mí misma y él me sostuvo, por darme su tiempo, cariño y paciencia.

A mi amiga Michelle por continuar una amistad llena de confianza, cariño y alegrías. Gracias por estar disponible a todas horas para escucharme.

A mis amigos del posgrado Vania, Alfredo, Lalito y Vianey por el apoyo, acompañamiento, momentos inolvidables y risas que compartimos dentro y fuera del instituto, en clases, en las reuniones para ayudarnos en nuestros tutorales y en las comidas tan divertidas al salir.

A ti Nati, mujer independiente, luchadora e inspiradora. De nuevo lo logramos.

*En memoria de Natividad Vargas Villa,
Hasta que nos volvamos a encontrar
Abuelita querida*

ÍNDICE

Resumen	xv
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Introducción.....	1
1.2 Justificación.....	5
1.3 Objetivos.....	6
1.4 Hipótesis.....	7
1.5 Preguntas de investigación	8
2. MARCO TEÓRICO	9
2.1 Geocronología	9
2.1.1 Fechamiento con ^{210}Pb	9
2.1.2 Fechamiento con ^{137}Cs	10
2.2 Indicadores paleoambientales (proxies).....	11
2.2.1 Indicadores no biológicos.....	12
2.2.2 Indicadores biológicos (paleobioindicadores)	14
3. ANTECEDENTES	22
3.1 Reconstrucciones paleoambientales en el sur y sureste de México durante el Megalayense tardío (últimos 2,000 años).....	23
3.1.1 Estudios paleoambientales de los últimos 2,000 años en la Península de Yucatán	23
3.1.2 Estudios paleoambientales de los últimos 2,000 años en el estado de Chiapas, México.....	27
4. ÁREA DE ESTUDIO	33
5. METODOLOGÍA	38
5.1 Trabajo de campo	38
5.2 Trabajo de laboratorio	39
6. RESULTADOS	44
6.1 Características limnológicas.....	44
6.2 Modelo cronológico.....	47
6.3 Estratigrafía y registro geoquímico.....	49
6.4 Ensamblajes de indicadores biológicos.....	57
6.4.1 Montebello.....	57
6.4.2 Bosque Azul.....	72

7. DISCUSIÓN	87
7.1 Características limnológicas.....	87
7.2 Características generales de los indicadores geoquímicos y biológicos	89
7.3 Reconstrucción paleoambiental.....	91
7.4 Contexto local y regional de la historia del PNLM en los últimos ~180 años	98
8. CONCLUSIONES	102
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
ANEXO 1	129

LISTADO DE TABLAS

Tabla	Título	Pág.
Tabla 1.-	Descripción de indicadores paleoambientales y la señal ambiental que registran.	11
Tabla 2.-	Características limnológicas de los lagos de estudio.	35
Tabla 3.-	Datos sobre las secuencias sedimentarias recuperadas en los lagos Bosque Azul y Montebello.	37
Tabla 4.-	Valores promedio de los parámetros limnológicos en las capas de la columna de agua del lago Montebello y Bosque Azul.	43
Tabla 5.-	Estadística descriptiva de las variables consideradas para el registro geoquímico del lago Montebello.	48
Tabla 6.-	Estadística descriptiva de las variables geoquímicas del registro sedimentario del lago Bosque Azul.	52
Tabla 7.-	Lista de taxones encontrados en las secuencias sedimentarias del lago Montebello y Bosque Azul que incluye la riqueza específica y concentración promedio.	58
Tabla 8.-	Lista taxonómica de los taxones de amebas testadas recolectadas de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Bosque Azul y Montebello.	59
Tabla 9.-	Lista taxonómica de las especies de cladóceros recolectadas de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Bosque Azul y Montebello.	63
Tabla 10.-	Lista taxonómica de los taxones de quironómidos recolectados de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Bosque Azul y Montebello.	67
Tabla 11.-	Lista taxonómica de los taxones de ostrácodos recolectados de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Montebello y Bosque Azul.	76
Tabla 12.-	Lista taxonómica de los taxones de moluscos recolectados de los sedimentos de la secuencia sedimentaria del lago Bosque Azul.	82
Tabla 13.-	Valores propios y longitud de los ejes de las especies y las muestras del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de cada grupo de paleobioindicadores de los sedimentos del lago Montebello y Bosque Azul.	85

LISTADO DE FIGURAS

Figura	Título	Pág.
Figura 1.-	Línea del tiempo de los eventos más importantes en los últimos 2,000 años en la historia paleoambiental para la zona del sur y sureste de México. En una ventana temporal más corta se destacan algunos eventos de los últimos 500 años.	31
Figura 2.-	Mapa de localización geográfica de los lagos Bosque Azul y Montebello.	32
Figura 3.-	Climograma del Parque Nacional Lagunas de Montebello	34
Figura 4.-	Perfil limnológico del lago Montebello durante noviembre de 2019 de acuerdo a los datos de campo.	44
Figura 5.-	Perfil limnológico del lago Bosque Azul durante noviembre de 2019 de acuerdo a los datos de campo.	45
Figura 6.-	Modelo de edad del núcleo sedimentario Montebello-II-G19.	46
Figura 7.-	Modelo de edad del registro sedimentario BAzul-II-G19.	47
Figura 8.-	Gráfica de correlación del análisis de componentes principales del registro geoquímico del lago Montebello.	49
Figura 9.-	Estratigrafía y análisis multielemental FRX del registro sedimentario del lago Montebello.	51
Figura 10.-	Gráfica de correlación del análisis de componentes principales del registro geoquímico del lago Bosque Azul.	53
Figura 11.-	Estratigrafía y análisis multielemental FRX del registro sedimentario del lago Bosque Azul.	55

Figura 12.-	Lámina de taxones de amebas testadas de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul.	60
Figura 13.-	Abundancias relativas (%) de taxones de amebas testadas y concentración (testas/cm ³) en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	61
Figura 14.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de amebas testadas en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	61
Figura 15.-	Lámina de taxones de cladóceros de la familia Bosminidae de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul.	64
Figura 16.-	Lámina de taxones de cladóceros de la familia Chydoridae de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul.	64
Figura 17.-	Abundancias relativas (%) de especies de cladóceros y concentración (caparazones/cm ³) en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	65
Figura 18.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de cladóceros en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	65
Figura 19.-	Lámina de taxones de quironómidos de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul.	68
Figura 20.-	Lámina de taxones de quironómidos de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul.	69
Figura 21.-	Abundancias relativas (%) de taxones quironómidos y concentración (cápsulas cefálicas/cm ³) en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	70

Figura 22.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de quironómidos en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	70
Figura 23.-	Abundancias relativas (%) de taxones de amebas testadas y concentración (testas/cm ³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	72
Figura 24.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de amebas testadas en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	73
Figura 25.-	Abundancias relativas (%) de especies de cladóceros y concentración (caparazones/cm ³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	74
Figura 26.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de cladóceros en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	75
Figura 27.-	Lámina de taxones de ostrácodos del núcleo sedimentario de Bosque Azul.	78
Figura 28.-	Abundancias relativas (%) de taxones ostrácodos y concentración (valvas/cm ³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	79
Figura 29.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de ostrácodos en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	79
Figura 30.-	Abundancias relativas (%) de taxones quironómidos y concentración (cápsulas cefálicas/cm ³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	81

Figura 31.-	Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de quironómidos en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	81
Figura 32.-	Lámina de taxones de moluscos del núcleo sedimentario de Bosque Azul.	84
Figura 33.-	Abundancias relativas (%) de taxones moluscos y concentración (conchas/cm ³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México.	84
Figura 34.-	Imagen satelital del Lago Montebello dentro del PNLM en Chiapas, México. Obtenida de Google Earth 2021	91
Figura 35.-	Gráfica de integración en la que se muestra la señal geoquímica, las abundancias de los organismos más abundantes de cada grupo, así como los ejes de los DCA de cada grupo, permitiendo observar las tendencias generales en el registro del lago Montebello, Chiapas.	92
Figura 36.-	Gráfica de integración en la que se muestra la señal geoquímica, las abundancias de los organismos más abundantes de cada grupo, así como los ejes de los DCA de cada grupo, permitiendo observar las tendencias generales en el registro del lago Bosque Azul, Chiapas.	95

RESUMEN

En Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) al sureste del estado de Chiapas, México a partir de 2003 se reportó por locatarios y autoridades una reducción en la transparencia y cambios en coloración del agua en algunos lagos de este complejo lacustre. Investigaciones previas asocian este cambio en las condiciones de los cuerpos de agua con forzantes antrópicos como agricultura, deforestación y entrada de aguas residuales. Esta investigación compara la evolución lacustre durante los últimos cientos de años de dos lagos del PNLM con características morfométricas similares, pero niveles tróficos contrastantes (Montebello oligotrófico – no impactado y Bosque Azul eutrófico – impactado) a través del análisis de secuencias sedimentarias cortas utilizando indicadores geoquímicos y biológicos para determinar el posible inicio y causas de las alteraciones en los lagos. La datación de ambos núcleos sedimentarios se realizó con ^{210}Pb y ^{137}Cs y fue analizado cada centímetro para la geoquímica elemental mediante FRX y cada dos centímetros la diversidad y abundancia de las comunidades de amebas testadas, cladóceros, ostrácodos, quironómidos y moluscos. El registro del lago Montebello tuvo una longitud de 80 cm y permitió reconstruir los últimos ~140 años en los que se identificó una historia de perturbación durante 1930 a 2010 asociada con procesos de deforestación debido al impacto humano local reciente de deforestación. Por otro lado, la secuencia sedimentaria del lago Bosque Azul alcanzó una mayor longitud (82 cm) permitiendo reconstruir los últimos ~180 años, los datos apuntan a que antes de 1926 el lago tuvo condiciones diferentes a las actuales, es decir, un lago de menor estado trófico (oligotrófico) y aguas claras. Posteriormente, desde 1926 altos valores de Ti, P y altas abundancias de bioindicadores afines a condiciones eutróficas, permitieron identificar que las condiciones en el lago cambiaron drásticamente hacia un ecosistema eutrófico con aguas más turbias y termoclina más somera, como lo es en la actualidad. El aumento del estado trófico del lago Bosque Azul se atribuyó al incremento en las actividades agrícolas a partir de la repartición de tierras durante la Reforma Agraria en los años 20's, el crecimiento urbano de Comitán, el incremento demográfico en la zona, entre otras. Al comparar ambas secuencias sedimentarias encontramos que el lago de montaña (Montebello) actualmente considerado prístino, tuvo una historia de impacto asociada con cambios locales; mientras que el lago de planicie (Bosque Azul), un lago impactado es más susceptible a responder ante cambios a nivel cuenca.

Palabras clave: geoquímica elemental, impacto antropogénico, reconstrucción paleoambiental, paleobioindicadores, eutrofización

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción

El Holoceno es la época geológica más estudiada por los científicos, debido al interés en los cambios que ocurrieron tanto climáticos como ambientales y su relación con la evolución cultural humana. Anteriormente esta época se dividía en tres edades informales: temprano, medio y tardío; sin embargo, actualmente estas tres edades se han denominado oficialmente: Groenlandiense, Norgripiense y Megalayense. Esta última abarca desde 4.2 ka AP hasta la actualidad (ICS 2020). En el Megalayense, se pueden estudiar los cambios derivados de la interacción entre las poblaciones humanas con el ambiente y viceversa. Para estudiar dichos cambios, la paleolimnología ha permitido evaluar la variabilidad climática y ambiental en conjunto con el desarrollo de las culturas y actividades humanas a través de la historia (Fritz 1996; Brenner et al. 2002; Park et al. 2012).

La paleolimnología se enfoca en el estudio de sedimentos lacustres, los cuales se caracterizan por ser excelentes archivos en los que se registra la historia de un ecosistema acuático y sus alrededores. Este tipo de sedimentos contienen componentes de origen terrígeno, químico y biogénico, los cuales varían en cantidad y calidad dependiendo de las condiciones ambientales pasadas (Cohen 2003). Lo anterior nos permite evaluar el impacto de la variabilidad natural y antrópica en la evolución de las condiciones de los lagos, aportando información que puede utilizarse para mejorar estrategias de conservación y/o restauración (Brenner et al. 1993).

La paleolimnología evalúa cambios que ocurrieron en el ambiente mediante el uso de indicadores (proxies) que son sensibles a dichos cambios. Estos indicadores pueden ser de tipo biológico o no biológico. Los biológicos, hacen referencia a organismos que poseen estructuras que se preservan en los sedimentos (Payne 2013) y que a partir de las preferencias ecológicas de cada una de las especies se pueden inferir las características ambientales en el pasado. Organismos como amebas testadas, cladóceros, ostrácodos, quironómidos y gasterópodos, son considerados excelentes paleobioindicadores ambientales ya

que poseen estructuras externas conformadas por diversos materiales como granos minerales (amebas testadas), quitina (caparazones de cladóceros y capsula cefálica de quironómidos) y carbonato de calcio (ostrácodos y gasterópodos) que les permite preservarse; además, habitan en ecosistemas acuáticos en una gran variedad de condiciones ambientales (Smol et al. 1994; Zawisza y Szeroczyńska 2007; Pérez et al. 2013; Echeverría-Galindo 2017; Rubio-Sandoval 2019). Por todo lo anterior el estudio de los restos de estos organismos en los sedimentos lacustres a lo largo del tiempo es un método muy útil para reconstruir variaciones del ambiente acuático como salinidad, niveles de nutrientes, profundidad, temperatura, entre otras (Halfman et al. 1992; Dole-Olivier et al. 2000; Szeroczynska 2002; Pérez et al. 2010; Payne 2013).

Los indicadores no biológicos incluyen, entre otros, el análisis de la geoquímica elemental y el contenido de carbono orgánico e inorgánico en los sedimentos. Estos proveen de información relacionada con procesos de erosión en el sistema, productividad del lago en el pasado y aportes de sedimentos (Jones y Bowse 1978; Boyle 2000; Franco-Gaviria 2014). Por ejemplo, el aumento de elementos terrígenos como el Ti, Fe y Al en núcleos de lagos se han utilizado como indicadores de mayor escorrentía y por lo tanto de condiciones climáticas más húmedas (Cohen 2003). La reducción de la relación Mn/Fe puede indicar una disminución del contenido de oxígeno del agua del fondo (Rothwell y Croudace 2015; Davies et al. 2015). Por otro lado, el contenido de carbono orgánico total (TOC) es un indicador que describe la abundancia de materia orgánica en los sedimentos (Meyers 2003), mientras que la concentración de carbono inorgánico total (TIC), cuando se relaciona con elementos como el Ca y Sr, es un indicador de precipitación autigénica de carbonatos (Franco et al. 2020).

A nivel global, los ecosistemas tropicales son muy importantes ya que contienen una alta biodiversidad, siendo los trópicos una fuente y refugio de especies terrestres y marinas de otras regiones, y son claves para el bienestar humano (Barlow et al. 2018). Sin embargo, estos ecosistemas se encuentran amenazados principalmente por el crecimiento de la población humana y el cambio climático, derivando en consecuencias como la migración y pérdida de

biodiversidad, entre otras (Jeppesen et al. 2014). México, un país megadiverso que posee gran variedad de ecosistemas debe prestar atención ante estas amenazas y en específico en los ecosistemas lacustres, ya que, de manera global ocupan el 0.8% de la superficie de la Tierra y proporcionan hábitats para casi el 6% de todas las especies descritas y son esenciales para mantener la existencia humana (Revenga et al., 2005; Dudgeon et al., 2006). Una de las amenazas que enfrentan los ecosistemas lacustres son el aumento en el aporte de nutrientes que puede derivar en eutrofización, pérdida de biodiversidad y contaminación, entre otros (Jeppesen et al. 2014).

Las reconstrucciones paleoambientales en lagos tropicales al sur de México son escasas, pero han aportado información valiosa sobre la evolución de los lagos ante los cambios ambientales y actividades antropogénicas. Algunos de estos registros se encuentran en Chiapas, en lagos dentro de Selva Lacandona (Domínguez-Vázquez e Islebe 2008; Franco 2014; Vázquez-Molina et al. 2016; Cisneros-García 2017; Díaz et al. 2017; Echeverría-Galindo 2017; Rubio-Sandoval 2019) los cuales han permitido identificar fluctuaciones importantes en los niveles lacustres y cambios en las comunidades biológicas dentro y en los alrededores de los lagos durante los últimos ~6,000 años.

También existen registros paleoambientales dentro del Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) en donde se han realizado tres reconstrucciones. La primera, en el lago Esmeralda, analizó el registro polínico, geoquímico y de susceptibilidad magnética obteniendo la historia ambiental de los últimos ~4,300 años en los cuales se evidencian cambios en las comunidades vegetales asociados con cambios en el régimen hídrico definido por la variación latitudinal de la Zona de Convergencia Tropical (ITCZ) y el fenómeno “El Niño” (Cordero 2015). La segunda, en el lago San Lorenzo, al analizar cladóceros, polen, geoquímica elemental y contenido total de carbono orgánico e inorgánico, se logró reconstruir la historia de los últimos 3,400 años identificando cambios climáticos y la presión de la ocupación humana que ha modificado el estado trófico del sistema lacustre (Franco et al. 2018, 2020). No obstante, en ambos trabajos el registro de los últimos siglos no tiene una buena resolución o está ausente. El tercer estudio, en el lago Balamtetik, es un

registro más reciente, con base en análisis de diatomeas, geoquímica y espectros infrarrojos en donde se reconocen tres eventos importantes de perturbación en la zona desde inicios de 1950 hasta los 2000, debido a erosión local y regional, procesos de eutrofización, deforestación y entrada de aguas residuales. Sin embargo, la datación de esta secuencia tuvo limitaciones y su alcance temporal no permitieron establecer las condiciones del lago antes de estos eventos de impacto humano ni la cronología precisa de estos eventos, por lo que existe la necesidad de realizar nuevos estudios que permitan caracterizar mejor estos eventos de perturbación (Caballero et al. 2019).

La importancia de realizar este tipo de estudios paleolimnológicos es debido a que a partir de 2003 las autoridades y locatarios del PNLM, han reportado cambios en la coloración, presencia de olores fétidos y mortandad de peces en algunos de los lagos del parque (CFE 2012). Con la finalidad de comprender las variaciones climáticas naturales y la presión antropogénica de este complejo de lagos, el presente estudio plantea analizar dos secuencias sedimentarias cortas de un lago considerado como “no impactado” y otro considerado como “impactado” para interpretar los cambios en la evolución lacustre de ambos y determinar el posible origen y temporalidad de los cambios observados. En este contexto se identifica al lago Montebello como “no impactado” por ser un lago que tiene aguas cristalinas (0 a 2 NTU) y oligotróficas (clorofila-a de $0.5 \mu\text{g L}^{-1}$) mientras que Bosque Azul es un lago “impactado”, ya que actualmente tiene aguas turbias (7 NTU) y es eutrófico (clorofila-a de $13.2 \mu\text{g L}^{-1}$).

1.2 Justificación

Uno de los principales atractivos turísticos de los lagos dentro del PNLM, son sus tonalidades azules y aguas muy transparentes. Sin embargo, estas características se están perdiendo en algunos cuerpos de agua del parque (CFE 2012), generando serias preocupaciones sobre su estado de salud.

Como ya se mencionó, estudios recientes (Caballero et al. 2019) han sugerido que en esta zona han actuado forzantes antrópicos relacionados con eventos de perturbación y que están asociados con un elevado aporte de sedimentos del Río Grande Comitán, así como con la deforestación, la entrada de aguas residuales y los drenes agrícolas ricos en fertilizantes.

La presente tesis pretende ubicar temporalmente el inicio de estas alteraciones y documentar la evolución lacustre durante los últimos cientos de años, obteniendo información sobre las condiciones iniciales, pre-impacto humano en la zona, y la naturaleza de las perturbaciones asociadas con el cambio de estado entre aguas claras y aguas turbias que posiblemente ocurrió en las últimas décadas en el lago Bosque Azul. Para ello, se plantea realizar un estudio comparativo a través de análisis de indicadores geoquímicos y biológicos preservados en las secuencias sedimentarias de dos lagos con características morfométricas similares, pero con transparencia y niveles tróficos contrastantes.

1.3 Objetivos

Objetivo general:

Comparar la evolución durante los últimos cientos de años de dos lagos con características morfométricas similares, pero niveles tróficos contrastantes (oligotrófico – no impactado vs. eutrófico – impactado), dentro del Parque Nacional Lagunas de Montebello a través del análisis de sus secuencias sedimentarias utilizando indicadores geoquímicos y biológicos para determinar el posible inicio y causas de las alteraciones en los lagos de este complejo lacustre.

Objetivos específicos:

- Recuperar y muestrear secuencias sedimentarias cortas (~1 m) de los lagos Montebello y Bosque Azul y establecer un modelo de edad de cada una.
- Cuantificar el contenido de elementos de importancia paleoambiental como el Ti, Sr, Ca, Mn/Fe para documentar cambios en la composición del sedimento que pudieran estar asociados con cambios en las variables ambientales y limnológicas del lago.
- Identificar las especies y cuantificar la abundancia de los restos de amebas testadas, cladóceros, quironómidos, ostrácodos y moluscos recuperados de los núcleos sedimentarios para analizar la señal ambiental de los diferentes ensamblajes de paleobioindicadores durante los últimos cientos de años.
- Comparar los cambios observados en los indicadores geoquímicos con los cambios observados en las comunidades biológicas para llegar a un modelo integrado de evolución de cada uno de los lagos.
- Determinar la naturaleza, intensidad y temporalidad del impacto humano reciente en la zona.

1.4 Hipótesis

- I. Derivado de las condiciones prístinas del lago Montebello, la variabilidad en el registro sedimentario será estable; por lo tanto, la señal geoquímica y las asociaciones de bioindicadores no mostrarán cambios relacionados al impacto humano a lo largo de los últimos cientos de años.

- II. En la columna sedimentaria del lago impactado, Bosque Azul, se espera identificar cambios en el registro de los indicadores, específicamente en las asociaciones biológicas antes y después de los años 2000, en consecuencia, de las perturbaciones reportadas en estas fechas cuando el estado trófico y la turbidez en el cuerpo de agua incrementaron.

1.5 Preguntas de investigación

- 1.- ¿Cuál ha sido la variabilidad del registro geoquímico en las dos secuencias sedimentarias y de qué manera se relaciona con las variaciones en los indicadores biológicos?
- 2.- ¿Cómo es la diversidad y estructura de las comunidades de indicadores biológicos (amebas testadas, cladóceros, ostrácodos, quironómidos y moluscos) en ambos lagos en el momento actual?
- 3.- ¿Cómo han cambiado las comunidades de indicadores biológicos (amebas testadas, cladóceros, ostrácodos, quironómidos y moluscos) en ambos registros en las últimas décadas/siglos?
- 4.- ¿Cómo es la secuencia de eventos de cambio ambiental para los lagos Montebello y Bosque Azul, y cómo correlacionan o contrastan temporalmente?
- 5.- ¿Cuáles son los forzantes de los cambios ambientales en los últimos cientos de años en ambos lagos?

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Geocronología

En estudios paleolimnológicos, es muy importante tener una cronología confiable para poder hacer referencia a eventos del pasado, ya sea climáticos, ambientales o históricos. Para ello, se han desarrollado diversas técnicas basadas en el principio del decaimiento radiactivo (Benoit y Rozan 2001). En este proceso un isótopo radiactivo (radionúclido padre) se transforma mediante la emisión de partículas subatómicas en otro tipo de átomo (núclido hijo). Al tiempo necesario para que cierta cantidad de radionúclido se reduzca a la mitad se le denomina periodo de semidesintegración (vida media) y este valor fijo para cada radionúclido, permite estimar la edad absoluta de una muestra. En reconstrucciones paleoambientales de eventos históricos, muy recientes, los isotopos más ampliamente utilizados son ^{210}Pb y ^{137}Cs (Oldfield y Appleby 1984; Bernal et al. 2010), los cuales se describen a continuación.

2.1.1 Fechamiento con ^{210}Pb

Las cronologías basadas en ^{210}Pb (vida media de 22.23 ± 0.12 años) pueden extenderse por los últimos ~100 a 150 años (Sanchez-Cabeza y Ruiz-Fernández 2012). El ^{210}Pb es un radionúclido que pertenece a la serie de decaimiento del ^{238}U . La datación a partir de este radionúclido se fundamenta en determinar la actividad de ^{210}Pb atmosférico (también llamado no soportado o en exceso) que se encuentra depositado en los sedimentos lacustres, y este se distingue del que está naturalmente contenido en los sedimentos (^{210}Pb soportado) al restarse la concentración de ^{226}Ra (isotopo que se encuentra en equilibrio con el soportado). Generalmente, este marco geocronológico se aplica en columnas de sedimentos no mayores a un metro, dependiendo de las tasas de sedimentación de cada zona; en donde las concentraciones del $^{210}\text{Pb}_{\text{exceso}}$ van disminuyendo de manera exponencial conforme la profundidad (Appleby 1998; Bernal et al. 2010).

La actividad del ^{210}Pb puede determinarse a través de su descendiente, el ^{210}Po , que es un emisor alfa que tiene una vida media de 138.37 ± 0.17 días; la diferencia entre los periodos de semidesintegración de estos radionúclidos, permite

asumir equilibrio secular de la actividad de ambos. La actividad del ^{210}Po se determina por medio de espectrometría alfa (García-Orellana y Sanchez-Cabeza 2012).

2.1.2 Fechamiento con ^{137}Cs

La medición de ^{137}Cs aporta mayor información del proceso de sedimentación que complementa a otros tipos de dataciones, en particular se emplea con frecuencia en conjunción con la datación por ^{210}Pb (Robbins y Edgington 1975). Juntos, estos radioisótopos proporcionan una validación convincente de la cronología de los núcleos sedimentarios ya que los perfiles de ^{137}Cs se trazan contra la cronología de ^{210}Pb para proporcionar una comparación de los picos esperados de ^{137}Cs con las fechas determinadas por ^{210}Pb (Schottler y Engstrom 2006).

El ^{137}Cs es un isótopo radiactivo del cual no existen fuentes naturales, sino que se produce durante la fisión nuclear y su presencia en el ambiente se debe a ensayos nucleares o descargas de reactores nucleares. Este radionúclido artificial se mueve de la estratósfera a la tropósfera y su reingreso de la troposfera a la superficie terrestre se relaciona con los patrones y tasas de precipitación (lluvia radiactiva) (Ritchie y McHenry 1990). Este isótopo tiene una vida media de 30.3 años (Bernal et al. 2010) y se adsorbe fuertemente en minerales arcillosos y partículas orgánicas (Robbins et al. 1979; Davis et al. 1984). La adsorción en sedimentos y su distribución en núcleos sedimentarios muestra una disminución exponencial con la profundidad del suelo (Ritchie y McHenry 1990).

El primer registro de la liberación de este radionúclido artificial fue en 1945 y su dispersión global a través de la atmosfera comenzó en 1952. Los periodos en los que ocurrió una mayor deposición global de cesio fueron en 1958 y alcanzó su cúspide en 1963/1964, como consecuencia de las pruebas nucleares. Por el contrario, los periodos con menores tasas de lluvia radiactiva se relacionan con el tratado de prohibición de las pruebas nucleares a partir de 1963 (Rember et al. 1993). Eventos locales como accidentes nucleares de Chernóbil (1986) y Fukushima (2011) tienen impactos significativos en los patrones regionales e impactos limitados en las tasas y patrones globales de lluvia radiactiva; aunque

pueden estar relacionados con una mayor deposición de ^{137}Cs en los sedimentos (Ritchie y McHenry 1990).

2.2 Indicadores paleoambientales (proxies)

Los indicadores paleoambientales son componentes tanto físicos, químicos y/o biológicos que quedan almacenados en los sedimentos y registran el cambio ambiental. El análisis de estos indicadores permite reconstruir las condiciones pasadas de los lagos y de su cuenca de captación. Por ejemplo, se pueden reconstruir procesos de erosión en la cuenca, cambios en la densidad de la vegetación circundante, variaciones en la temperatura, cambio de nivel lacustre, cambios en los niveles tróficos, entre otros. En la Tabla 1 se describen a grandes rasgos los indicadores paleoambientales tanto biológicos como no biológico que se utilizarán en este trabajo, y que son algunos de los más empleados en reconstrucciones lacustres.

Tabla 1.- Descripción de indicadores paleoambientales y algunas señales ambientales que registran.

Componente	Proxy	Estructuras preservadas	¿Qué indican?	Referencias
No biológico	Geoquímica	Concentración elemental por Fluorescencia de Rayos X (FRX)	<ul style="list-style-type: none"> Erosión Aumento de nutrientes Condiciones redox 	Cohen 2003; Croudace y Rothwell 2015; Davies et al. 2015
Biológico	Amebas testadas	Testa autógena o xenógena 	<ul style="list-style-type: none"> Oxígeno disuelto Metales pesados Estado trófico 	Patterson y Kumar 2002; Neville et al. 2010
	Cladóceros	Caparazón de quitina, escudo cefálico o epípia 	<ul style="list-style-type: none"> pH Estado trófico Contaminación 	Dole-Olivier et al. 2000; Szeroczynska 2002
	Ostrácodos	Caparazón o valvas calcáreas 	<ul style="list-style-type: none"> Metales pesados Temperatura Salinidad 	Külköylüoğlu y Yılmaz, 2006; Ruiz et al. 2013
	Quironómidos	Cápsula cefálica de quitina 	<ul style="list-style-type: none"> Temperatura Salinidad Estado trófico 	Helson et al. 2006; Ferrington 2007
	Moluscos	Concha calcárea 	<ul style="list-style-type: none"> Nivel lacustre Temperatura Estado trófico 	Cuppen et al. 2000; Cohen 2003

2.2.1 Indicadores no biológicos

Los indicadores no biológicos incluyen todo tipo de características físicas y/o químicas que quedan preservadas en los sedimentos. En este trabajo hacemos uso de la geoquímica elemental como una herramienta de reconstrucción paleoambiental. Las variaciones en concentración de algunos elementos a lo largo de un núcleo sedimentario se pueden interpretar como señales ambientales de procesos internos y externos de los sistemas lacustres. Dentro de los procesos que son inferidos a partir de la geoquímica son: transporte de material terrígeno al lago, actividad volcánica, acumulación de metales pesados, condiciones redox, productividad del lago, etc. (Cohen 2003; Koinig et al. 2003; Roy et al. 2006; Lamair et al. 2019). El método más ampliamente utilizado para estudiar la geoquímica de

sedimentos es la Fluorescencia de Rayos X (FRX). La FRX es una técnica analítica no destructiva de alta resolución para medir concentraciones de elementos químicos presentes en una muestra. Se basa en la emisión de rayos X que inciden en la muestra expulsando un electrón, lo que genera una vacante que es ocupada por otro electrón que se encuentra en un nivel energético mayor, generando un exceso de energía que es liberada como un rayo fluorescente, que es detectado y cuantificado como concentraciones elementales (Boyle 2000; Rothwell y Croudace 2015).

El Ti es un elemento terrígeno estable, es decir, no es afectado por diagénesis (Davies et al. 2015), sus concentraciones en los sedimentos lacustres se relacionan con el transporte de material terrígeno al lago por procesos de precipitación y escorrentía que con frecuencia se asocian con condiciones de elevada precipitación, pero que también indican cambios en el uso de suelo y pueden utilizarse como un indicador de erosión (aumento en la descarga de sedimentos al lago) (Rothwell y Croudace 2015; Lamair et al. 2019). El Ti con frecuencia co-relaciona con otros elementos terrígenos como el Al, Si y Fe (Cohen 2003) pero suele tener relaciones inversas con elementos como el Ca, Sr y Mg, que se utilizan para reconstruir procesos de evaporación (reducción del nivel del lago), asociados con la precipitación autigénica de carbonatos, que también se asocian con un aumento en la salinidad (Davies et al., 2015). En ambientes kársticos, sin embargo, esta señal puede ser mezclada con la entrada de sedimentos provenientes de rocas calizas. Por otro lado, debido a que los carbonatos endógenos lacustres están enriquecidos con elementos como Sr y Mg, la relación Sr/Ca resulta un buen indicador de concentración iónica del agua en la que ocurre la precipitación autigénica de carbonatos (Martín-Puertas et al. 2011) y un proceso que también puede estar favorecido por condiciones de elevada productividad en el lago (Kylander et al. 2013). Otros elementos como el Fe y Mn son sensibles a los procesos redox en ambientes acuáticos, su comportamiento depende en gran medida de los procesos de oxidación y reducción de los pares acoplados Fe(II)/Fe(III) y Mn(II)/Mn(IV) que dan como resultado su precipitación o (re) disolución. En un ambiente reductor la solubilidad de ambos aumenta, pero el Mn

es afectado más fácilmente, el Mn disminuye más rápidamente cuando las condiciones en el agua de fondo son anóxicas (Rothwell y Croudace 2015). Las proporciones más bajas de Mn/Fe indican concentraciones más bajas de oxígeno en la columna de agua y viceversa (Loizeau et al. 2001; Dean y Doner 2012; Melles et al. 2012; Naeher et al. 2013). De esta forma las variaciones de la relación Mn/Fe reflejan cambios en las condiciones redox y pueden también reflejar cambios en la productividad ya que a mayor productividad los niveles de oxígeno en los sedimentos del fondo lacustre tenderán a ser más anóxicos (Rothwell y Croudace 2015). Por otro lado, valores altos de Si/Ti ha sido utilizado para inferir el aumento de sílice biogénica (principalmente diatomeas); y la relación Ca/Ti+Al+Fe indica aumento de la precipitación de carbonato autigénico (condiciones más secas) (Mueller et al. 2009; Davies et al. 2015).

2.2.2 Indicadores biológicos (paleobioindicadores)

Los paleobioindicadores son organismos que se utilizan como indicadores del estado ambiental pasado, debido a que son sensibles a cambios ecológicos. Su estudio tiene como objetivo reconstruir cualitativa y/o cuantitativamente variables ambientales a través de la respuesta en la composición y estructura de sus poblaciones preservadas en los sedimentos (Payne 2013; Smol 2017; Burge et al. 2018). Una de las características más importantes que debe tener un buen paleobioindicador es poseer estructuras resistentes a la degradación, constituidas por compuestos como la esporopolenina, quitina, sílice, carbonato de calcio, etc. Relacionado con lo anterior, es importante que estas estructuras tengan las características suficientes que permitan su identificación a un buen nivel taxonómico (p.e. género y/o especie). Además, estos organismos deben ser abundantes en muestras de poco volumen, tal que una muestra pequeña, sea representativa de la abundancia y diversidad de la comunidad (Payne 2013).

También, un buen paleobioindicador debe tener una respuesta rápida ante los cambios en las condiciones ambientales. Lo anterior hace referencia a que tengan tiempos generacionales cortos, del orden de horas (p.e. ameba testada *Phryganella acropodia* ciclo de vida de 4 horas; Beyens y Meisterfeld 2001), días

(p.e. quironómido *Chironomus* sp. con un ciclo de vida de 14 días; Murrieta et al. 2016) o meses (p.e. ostrácodos *Cypridopsis vidua* ciclo de vida de 1 a 6 meses; Mezquita et al. 2000). Aunque hay especies excepcionales como *Darwinula stevensoni*, un ostrácodo que tiene un ciclo de vida que puede durar hasta más de un año (Van Doninck et al. 2003).

2.2.2.1 Amebas testadas

Las amebas testadas son un grupo polifilético de eucariontes unicelulares que tienen una cubierta o testa. Esta testa es la que queda preservada en los sedimentos. La testa puede ser autógena o xenógena, las testas autogénicas se forman por secreción proteica de la misma ameba mientras que las xenógenas se forman por aglutinación de granos minerales (Charman 2001). Estos organismos habitan en una amplia gama de hábitats tanto terrestres (suelos húmedos) como acuáticos (lagos, marismas, turberas, etc.). Su tipo de reproducción es asexual (fisión binaria) y sexual (meiosis), lo cual sucede muy rápido en cuestión de horas a días, una de las razones por las que son excelentes paleobioindicadores (Beyens y Meisterfeld 2001; Bobrov y Mazei 2004).

Son organismos sensibles a los cambios ambientales ante los que presentan una respuesta en su abundancia, diversidad y estructura de la población, inclusive algunas variables ambientales tienen efectos en la morfología de la testa (Wanner y Meisterfeld 1994). Asimismo, se debe considerar que es un grupo con amplia distribución. Otra razón se debe a su tamaño (~5-500 μm), ya que una pequeña muestra de sedimento es suficiente para obtener una cuantificación representativa de la comunidad (p.e. 46,000 individuos en un gramo Gilbert y Mitchell 2006); así como que tienen una buena conservación en los sedimentos lacustres (Payne 2013).

Su uso como paleobioindicador se ha centrado en reconstruir variables limnológicas como el pH, salinidad, estado trófico, temperatura, cambios en el nivel lacustre, cambios en la oxigenación y contaminación por metales pesados, entre otras (Patterson y Kumar 2002; Escobar et al. 2008; Nasser et al. 2016; Charqueño-Celis et al. 2019).

2.2.2.2 Cladóceros

Los cladóceros son un grupo monofilético de microcrustáceos, mejor conocidos como pulgas de agua, son un importante componente del zooplancton en los sistemas lacustres. Son organismos de tamaño entre 0.2 a 6 mm que habitan desde agua dulce hasta salada y se encuentran en mayor abundancia en aguas estancadas. Se conocen cerca de 620 especies descritas, aunque se considera que el número real es de 2 a 4 veces mayor (Forró et al. 2007). Su reproducción es partenogenética y periódicamente gamogenética, y presenta dimorfismo sexual (Dole-Olivier et al. 2000). Dentro de su ciclo de vida, si las condiciones no son favorables para su desarrollo forman epiplas (ephippias), que son huevos en diapausa, que pueden persistir durante largos períodos de tiempo en los sedimentos y restaurar poblaciones una vez que las condiciones sean favorables (Piscia et al. 2012; Gerhard et al. 2017). Varias estructuras de estos organismos están enriquecidas en quitina, compuesto resistente a la degradación, lo cual les permite preservarse en buenas condiciones en los sedimentos (Frolova 2018). Los remanentes de cladóceros que podemos encontrar en mayor medida son los caparazones y las epiplas (Zawiska et al. 2013). Entre las familias más abundantes en los registros paleoambientales son Chydoridae (cladozóceros litoral-bentónicos) y Bosminidae (cladozóceros planctónicos) (Frey 1988). Esta última familia suele desempeñar un papel clave en los ecosistemas acuáticos, por lo que es fundamental una buena identificación taxonómica. Sin embargo, la identificación a nivel de especie de los restos de Bosminidae es complicada debido a su alta plasticidad fenotípica (Korosi et al. 2013; Adamczuk 2016). La ciclomorfosis es un fenómeno característico de estos organismos planctónicos y se refiere a los cambios, estacionales o no, de ciertas estructuras o partes del cuerpo en respuesta a un cambio ambiental externo (Castiglioni et al. 2008). Esta variabilidad morfológica se ha probado que ocurre en el tamaño corporal, la forma del caparazón, la longitud de antenas, anténulas y mucros (Wojewódka et al. 2020). Kerfoot (1975) informó que estos cambios derivan de adaptaciones evolutivas en respuesta de factores ambientales como la temperatura, turbulencia y el estado trófico (Hann et al. 1994).

Otros estudios como el de Sprules y colaboradores (1984) señalan que las antenas y mucros agrandados en Bosminidae ocurren en respuesta a la presión de depredación observando una relación inversa entre la longitud de antenas y mucros con la abundancia de depredadores. Wojewódka y otros (2020) recomiendan que la identificación de restos subfósiles de la familia Bosminidae sea a nivel de subgénero (*Bosmina* y *Liederbosmina*) y no a nivel de especie ya que para ello se necesitan una mayor cantidad de caracteres diagnósticos que involucran el análisis de partes blandas.

De manera general, se ha identificado que la abundancia de este grupo aumenta con la eutrofización y disminuye con la oligotrofización, así como su relación de mayor abundancia en cuerpos donde impera la presencia de vegetación macrófita (Szeroczyńska 2002; Korponai et al. 2011). Además, los cladóceros se han utilizado para reconstruir el nivel del lago a través de la relación entre especies planctónicas y litorales (Luoto y Nevalainen 2013). Por otro lado, son sensibles a cambios en el pH, concentración de oxígeno disuelto y temperatura (Szeroczyńska 2002).

2.2.2.3 Ostrácodos

Los ostrácodos son otro grupo de microcrustáceos que habitan en diversos hábitats, entre ellos los que pertenecen al orden Podocopida habitan cuerpos de agua epicontinentales. El número total de especies estimadas pertenecientes a este orden son ~5,000 (Dole-Olivier et al. 2000). Los ostrácodos son pequeños crustáceos que se caracterizan por tener un caparazón bivalvo que contiene al organismo completo. Las valvas del caparazón se encuentran unidas por un músculo aductor, lo que forma cicatrices distintivas que forman un patrón, que es de carácter taxonómico para identificar a nivel de superfamilia. La mayoría de las características taxonómicas por las cuales se pueden identificar a nivel genérico y/o específico se encuentran en el caparazón, que es la estructura que queda preservada en los sedimentos. Estas características van desde setas, poros, reticulaciones, espinas, tubérculos, etc. (Horne et al. 2002).

Entre los factores que pueden influir en la presencia/ausencia y abundancia de estos organismos carbonatados en los lagos son factores bióticos (depredación, competencia, parasitismo) y factores abióticos principalmente los que tienen que ver con la calcificación como la composición iónica del agua, pH, conductividad, índices de saturación de la calcita y dolomita (Mezquita et al. 2005). Estos organismos se han empleado para reconstruir concentraciones de oxígeno disuelto, nivel lacustre, contenido de nutrientes, cambios en salinidad, temperatura, metales pesados y contaminación (Külköylüoğlu y Yilmaz 2006; Ruíz et al. 2013; Parameswari et al. 2020).

2.2.2.4 Quironómidos

Los quironómidos son insectos pertenecientes al orden Díptera, los cuales desarrollan gran parte de su ciclo de vida en hábitats acuáticos (cuatro estadios larvarios) (Pinder 1986) y en su estado adulto son mosquitos que no pican. Las larvas tienen capsulas cefálicas esclerotizadas, en las cuales existen estructuras tales como mandíbulas (con placas transversales dentadas, mejor conocido como mentum), antenas, bases de antenas, entre otros (da Silva et al. 2018). Todos estos caracteres son indispensables para lograr una buena identificación taxonómica a nivel de familia, género y/o específico. Estas cápsulas cefálicas se preservan en los sedimentos y se han utilizado con éxito para reconstrucciones paleoambientales.

Uno de los requerimientos para una alta abundancia de quironómidos es la presencia de macrófitas, ya que proveen de una superficie para su colonización. Por otro lado, de manera general, una disminución en el pH disminuye su abundancia, a pesar de que muchas especies de este grupo (p.e. Tribu Chironomini) son tolerantes a un amplio rango de esta variable (~ de 6 a 9) (Pinder 1986).

Las interpretaciones paleoambientales con base en los quironómidos, han inferido procesos de erosión (p.e. Zhang et al. 2013) interpretados por una reducción en la abundancia y cambios en los ensambles de especies de estos insectos. También, los conjuntos de quironómidos han sido utilizados como paleotermómetros tanto de regiones templadas como tropicales (Eggermont et al. 2010). Por otra parte, la composición y distribución de las comunidades de

quironómidos en estudios paleolimnológicos han sido útiles para reconstruir la paleoproductividad en los lagos con especies como *Coelotanypus*, *Procladius* y *Chironomus* indicadoras de condiciones hipertróficas, las cuales pueden estar asociadas con actividades humanas (Morais et al. 2010; Montes de Oca et al. 2020). Adicionalmente, géneros como *Ablabesmyia* y *Tanytarsini* indican condiciones de altas salinidades (Montes de Oca et al. 2020).

2.2.2.5 Moluscos

Los moluscos son invertebrados acuáticos y terrestres que presentan un cuerpo blando no segmentado con cabeza, masa visceral y pie. Es uno de los grupos de animales más diversos y antiguos con ~93,000 especies vivas y ~70,000 extintas (Brusca y Brusca 2005). De acuerdo con las diferencias que presentan en el diseño corporal básico se definen siete clases de moluscos. Las clases Gastropoda y Bivalvia son las que mejor se encuentran representadas en los sedimentos lacustres y son sus conchas de carbonato de calcio las que se preservan en los sedimentos (Pérez et al. 2017). En estudios de reconstrucciones paleoambientales las conchas resultan la estructura básica para una buena identificación taxonómica a nivel de género y/o especie. En general, el uso de moluscos dulceacuícolas en reconstrucciones paleoambientales o paleoclimáticas se ha focalizado en la determinación isotópica ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de sus conchas como un indicador indirecto de procesos de evaporación, temperatura, productividad y salinidad (Li y Ku 1997; Curtis et al. 1999; Cohen 2003; Anadón et al. 2007; Pérez et al. 2017; Szymanek et al. 2015). Recientemente los estudios de Echeverría-Galindo (2017) y Rubio-Sandoval (2019) en los lagos Nahá y Metzabok en Selva Lacandona (Chiapas) y en el lago Petén Itzá (Guatemala), innovaron en el uso de la interpretación ecológica de las abundancias de estos organismos para las interpretaciones paleoambientales y encontraron que entre los factores ambientales que modulan las dinámicas ecológicas de los moluscos son el estado trófico, salinidad, conductividad, profundidad y cobertura vegetal.

La clase Gastropoda comprende a los caracoles y babosas, es el grupo más diverso y ampliamente distribuido de todo el phylum en el planeta (Fernández-Álamo

y Rivas 2012). Habitan los ecosistemas marinos, terrestres y de agua dulce y se alimentan de detritos y perifiton de macrofitas. Se distinguen por poseer un caparazón univalvo y tienen una rádula en forma de lima que usan para su alimentación (Brown y Lydeard 2010). Tienen un papel fundamental en los ecosistemas ya que el moco que producen ayuda a la colonización de microorganismos esenciales para la degradación de materia orgánica (Tovar-Juárez et al. 2020). Además, son importantes en la red trófica como alimento de otros invertebrados, aves, reptiles y mamíferos y algunas especies son huéspedes intermediarios de parásitos (Vermeij y Covich 1978). La distribución de los gasterópodos está relacionada con la temperatura, humedad relativa, disponibilidad de calcio y con el grosor y complejidad de la capa de hojarasca. La diversidad de estos organismos se relaciona positivamente con la biomasa de macrofitas (Brown y Lydeard 2010; Tovar-Juárez et al. 2020). Las familias Hydrobiidae, Planorbidae y Physidae tienen la mayor representación lacustre de esta clase. Los hidróbidos son una de las familias más diversas con ~300 géneros distribuidos alrededor del mundo (Pyron y Brown 2015) y suelen ser dominantes principalmente por la ausencia o baja abundancia de otros grupos de caracoles (por ejemplo, familia Pleuroceridae y Viviparidae) que compitan por recursos alimenticios; y debido a la segregación espacial del hábitat que puede facilitar su coexistencia (Brown et al. 2008). Entre los factores que influyen en la abundancia de estos prosobranquios son el tamaño del sustrato, la sombra de los arroyos, la velocidad del agua y la frecuencia de las inundaciones (Pyron y Brown 2015). Por otra parte, los caracoles pulmonados (Planorbidae y Physidae) a diferencia de la familia Hydrobiidae, son del grupo Pulmonata que se caracterizan por respirar a través de una invaginación en el manto que funciona como pulmón, lo cual los hace más competitivos en presencia de poco oxígeno debido a su capacidad para utilizar el O₂ atmosférico (Brenner et al. 2002). La familia Planorbidae es una de las familias de gasterópodos de agua dulce más abundantes y extendidas del mundo (Burch 1982), este dominio ha sido entre otros factores, debido a la alta tasa de dispersión pasiva a través de insectos y aves (Pyron y Brown 2015). En general, los planórbidos habitan en aguas cristalinas poco profundas y sombreadas sobre la vegetación abundante o no, troncos sumergidos,

lodos o piedras (Naranjo 2003). Un ejemplo, es *Helisoma* sp. que es un indicador de ambientes no (o moderadamente) contaminados y su presencia se asocia a aguas transparentes, con poca corriente y vegetación acuática (Naranjo y Maza 2000). Mientras que, *Planorbella trivolvis* es una especie que puede tolerar aguas con desechos domésticos e industriales y condiciones eutróficas (Naranjo 2003; Pyron y Brown 2015; Rubio-Sandoval 2019). Por otra parte, *Physa acuta* habita cuerpos de agua someros con sustratos como arenas y lodos y con abundantes macrófitas acuáticas, y es una especie tolerante a condiciones extremas (altas temperaturas y contaminación) de corta duración (Wethington 2004; Semenchenko et al. 2008).

La clase Bivalvia incluye moluscos que tienen una gran importancia como alimento en la industria acuícola, como productores de perlas y en el uso de sus conchas en la ornamentación. La mayoría de estos organismos viven en los fondos blandos o adheridos a sustratos duros. Anatómicamente, el cuerpo de los bivalvos está aplanado lateralmente y se encuentra cubierto por una concha de dos piezas unidas en la región dorsal mediante una charnela y un ligamento (Fernández-Álamo y Rivas 2012). Los bivalvos y sus crías son alimento de una gran diversidad de animales desde pequeños invertebrados hasta mamíferos. Igualmente juegan un papel importante en la modificación del hábitat y controlan la disponibilidad de recursos para otros organismos, a través de la bioturbación aumenta el contenido de agua y oxígeno en los sedimentos y libera nutrientes a la columna de agua (Cummings y Graf 2010). El tipo de sedimento es una variable que define la distribución específica de estos organismos, por ejemplo, las especies con conchas delgadas se encuentran con mayor frecuencia en sustratos blandos como lodos y limos mientras que los que concha gruesa están comúnmente en áreas arenosas y con grava (Vaughn y Hakenkamp, 2001). Las características ambientales que determinan la distribución de las especies de bivalvos son la hidrología, turbidez y estabilidad del sustrato (Cuppen et al. 2000; Bogan 2008; Cummings y Graf 2010). El principal rol ecológico que cumplen los bivalvos en los lagos es la filtración de grandes cantidades de cianobacterias, diatomeas, bacterias, materia orgánica particulada y absorben metales pesados (Bogan 2008). Entre algunos ejemplares

con distribución en Chiapas son *Nephronaias* sp. y *Pisidium casertanum*. La primera es una almeja de agua dulce que habita cuerpos de agua someros (< 6 m) (Herrera y Rivera 2012); mientras que, *P. casertanum* es una especie cosmopolita que habita cuerpos de agua oligotróficos (lago El Sol, Centro de México) y eutrófico (lago Esrom, Dinamarca) (Holopainen y Pétur 1983; Oseguera et al. 2016) con afinidad a sustratos gruesos (Bespalaya et al. 2019).

3. ANTECEDENTES

3.1 Reconstrucciones paleoambientales en el sur y sureste de México durante el Megalayense tardío (últimos 2,000 años)

Los estudios paleolimnológicos y paleoambientales en el sur y sureste de México durante los últimos 2,000 años se han concentrado en la región de la península de Yucatán (estados de Quintana Roo, Campeche y Yucatán en México y norte de Guatemala y Belice), sin embargo, también existen algunos trabajos paleoambientales realizados en los estados de Tabasco y Chiapas. Estos estudios son en su mayoría análisis de indicadores tanto biológicos como no biológicos en secuencias sedimentarias lacustres, pero también existen trabajos realizados en lagunas costeras y en estalagmitas.

3.1.1 Estudios paleoambientales de los últimos 2,000 años en la Península de Yucatán

Existen numerosos estudios de reconstrucciones paleoambientales en la Península de Yucatán y la mayoría describen las interacciones entre el ambiente, el clima y las actividades humanas (Brenner et al. 2002). Sobre todo, relativo a eventos de sequía que enmarcaron uno de los cambios culturales más importantes de la zona entre los años 600 a 1000 d.C., este intervalo de tiempo que es identificado por los arqueólogos como el Clásico tardío, y es parte de la cronología cultural mesoamericana (López y López 2002) (Fig.1).

Los registros paleolimnológicos en la zona datan de hace unos ~8,000 años cuando el nivel del mar subió al término de la última glaciación. Los registros que abarcan este tiempo (Whitmore et al. 1996; Leyden et al. 1998; Metcalfe et al. 2000) indican que durante el Holoceno temprano existieron ambientes húmedos con bosques tropicales medios y bajos. Durante el Holoceno medio se registran oscilaciones importantes en la humedad disponible, con climas más secos hace 5,000 años AP y de nuevo hace 3,500 años AP en los donde se desarrollaron mosaicos de vegetación tropical y sabana (Carrillo-Bastos et al. 2010).

Alrededor de 3,500 años cal AP se registran las primeras evidencias del impacto humano en la región (Carrillo-Bastos et al. 2010; Wahl et al. 2013). Se tiene información a partir de análisis polínico, geoquímica y susceptibilidad magnética de

una serie de sequías y cambios en la vegetación relacionada con actividades humanas durante los últimos 2,000 años. Por ejemplo, en la laguna Yaloch, Wahl y colaboradores (2013) registran el inicio del impacto humano desde 3,350 años cal AP asociados con asentamientos humanos cercanos y actividad agrícola que tiene lugar en un entorno caracterizado por un bosque abierto. Por su parte, Gutiérrez-Ayala et al. (2012) y Torrescano-Valle e Islebe (2015) identifican que a partir de ~2,250 a 1,100 años cal AP se encuentra un aumento de *Ficus*, gramíneas y amarantáceas, elementos típicos de disturbio humano que indican deforestación en la región. De manera similar los trabajos de Islebe et al. (1996) y Curtis et al. (1998) en el lago Petén Itzá, reportan que a partir de ~2,800 años cal AP los taxones de elementos arbóreos comienzan a disminuir alcanzando la menor abundancia durante ~1,800 a 950 años cal AP (150 a 1000 d.C.) coincidiendo con la mayor abundancia de elementos polínicos indicadores de perturbación y la presencia de polen de maíz, reflejando probablemente el impacto de la agricultura maya (Fig.1). Los trabajos anteriores coinciden en que ~3,000 años cal AP ya existía un impacto humano extendido en la región.

Durante el Holoceno tardío se registran nuevas sequías después de ~1,900 años cal AP (50 a.C.). En particular hay evidencias de sequías recurrentes entre 650 hasta 1,100 d.C. (1,300 a 850 AP) (Curtis et al. 1996; Islebe et al. 1996; Hodell et al. 2005, 2007; Carrillo-Bastos et al. 2010; Brenner et al. 2012; Mueller et al. 2012; Torrescano-Valle e Islebe 2015; Roy et al. 2018). Al estimar la magnitud del cambio hidrológico durante estas sequías, Evans y colaboradores en 2018 concluyeron que la precipitación anual en la zona disminuyó entre 41 y 54% (con intervalos de hasta un 70% de reducción de lluvia durante los picos de sequía) y la humedad relativa disminuyó entre un 2% y 7% en comparación con las condiciones actuales; lo anterior se determinó a través del análisis de isotopos triples de oxígeno e hidrógeno en yeso sedimentario. Estas fases de sequía que ocurren al final del Clásico probablemente influyeron de manera importante en la evolución cultural en Yucatán y posiblemente en toda Mesoamérica (Hodell et al. 1995; Gill 2000; Haug et al. 2003; Webster et al. 2007; Rodríguez-Ramírez et al. 2015) (Fig.1).

Otros estudios del paleoclima como los registros en estalagmitas han llegado a las mismas conclusiones que los basados en sedimentos lacustres. El estudio de la estalagmita en la cueva Macal Chasm (oeste de Belice) y el registro de Chaac (noroeste de Yucatán) proporcionan un registro de alta resolución de la variabilidad climática en la península de Yucatán durante los últimos ~3,000 y 1,500 años, respectivamente. En ellos también reportan una serie de sequías que tuvieron una duración entre 3 a 18 años durante 700 a 1135 d.C. y en este lapso se calcula que la precipitación se redujo entre un 36% a 52% (en comparación con la media anual actual) (Webster et al. 2007; Medina-Elizalde et al. 2010).

Wahl y colaboradores (2013) identifican que durante el Periodo Clásico el impacto humano en el ambiente fue importante, por ejemplo, la historia de los incendios muestra un aumento dramático en las quemadas durante ese periodo, posiblemente reflejando el cambio de estrategias agrícolas a partir de ~1010 d.C. (940 años cal AP). Varios registros apuntan al cese de la perturbación humana y abandono local del área hacia finales del Clásico. Desde ~1000 d.C. (950 años cal AP) se incrementan las abundancias de taxones de bosques y disminuyen los de perturbación haciendo alusión a una recuperación forestal y estabilización del suelo relacionado al declive poblacional asociado con el colapso Maya, que condujeron posiblemente a una reducción del impacto humano en la región (Wahl et al. 2007). Mueller et al. (2010) reconstruye los últimos ~1,000 años, logrando detectar la recuperación del bosque tropical del Petén entre 80 y 260 años después del declive demográfico y el abandono de los sistemas agrícolas regionales, así como el retorno de condiciones relativamente más húmedas que contribuyeron a esta reforestación (Fig.1). Durante los últimos 300 años se identifican cambios en la vegetación por la fuerte extracción de recursos realizados durante la colonización de México hasta la actualidad (Gutiérrez-Ayala et al. 2012).

La Pequeña Edad de Hielo (PEH o LIA, por sus siglas en inglés) (1350-1850 d.C.) es una de las oscilaciones climáticas más importantes durante el Megalayense. En Europa y América del Norte se reportan temperaturas extremadamente frías (Grove 1998), y en el mar Caribe la temperatura superficial del mar disminuyó (Nyberg et al. 2002). En la Península de Yucatán,

específicamente al noroeste de Yucatán, la señal de LIA registrada en el lago Aguada X'caamal a partir de valores altos de $\delta^{18}\text{O}$ en ostrácodos y gasterópodos y la presencia del foraminífero planctónico *Ammonia beccarii* que se relacionan con un aumento en la salinidad vinculado a condiciones secas y frías entre 1450 y 1900 d.C. (Hodell et al. 2005b). Esta señal de condiciones secas durante LIA no es exclusiva de la Península de Yucatán ya que también se reporta en la cuenca del Cariaco en Venezuela (Haug et al. 2003) lo cual se ha relacionado con la migración hacia el sur de la zona de convergencia intertropical (ZCIT). De manera diferente, en el registro sedimentario del Lago Verde en la región de los Tuxtlas, Veracruz se reporta una mayor disponibilidad de humedad con una estación más corta o inexistente durante la LIA, lo cual puede explicarse porque quizá la reducción en la precipitación de verano inferidas en Aguada X'caamal y Cariaco no fue suficientemente grande para generar una reducción en la humedad en esta región que actualmente es mucho más húmeda (Lozano-García et al. 2007).

En el registro del lago Petén Itzá se detecta que el enriquecimiento de nutrientes en el lago comenzó en la década de 1930 y el impacto antropogénico aumentó de manera significativa después de ~1970 (Pérez et al. 2010). El registro de quironómidos muestra que la presencia y alta abundancia de los géneros *Chironomus*, *Procladius* y *Einfeldia* indican condiciones altamente productivas relacionadas con un mayor estado trófico del lago durante inicios de los 60s hasta finales de los 90s. Además, desde ~1980 el registro geoquímico de elementos como el Br, Cu, Zn y Pb reflejan condiciones eutróficas, contaminación y desarrollo urbano indicando un aumento de la influencia antropogénica en los últimos años. La eutrofización en el lago Petén probablemente fue provocada por la rápida inmigración humana desde 1960, lo cual llevó a un aumento de actividades como agricultura, pesca, turismo y deforestación (Fig. 1). El registro sedimentario del lago Verde (Tuxtlas, Veracruz) reconstruyen los últimos ~340 años señalando que el impacto antropogénico en la región ocurrió desde 1921 y se intensificó para 1963 (Caballero et al. 2006). Durante 1664 a 1963 el registro de la diatomea *Aulacoseira ambigua* y la comunidad de algas clorófitas sugieren que la columna de agua era menos turbia y el nivel de nutrientes era menor que el actual (mesotrófico).

Posteriormente, en 1921 el aumento de *Aulacoseira granulata* indica condiciones más turbias en el lago y la presencia de polen de maíz (*Zea mays*) la actividad agrícola dentro de la cuenca del lago lo cual se relaciona con un pulso temprano de perturbación antrópica en el lago. Para 1963-1988 la intensa deforestación y altas tasas de erosión dieron lugar a un lago más turbio y más productivo. Finalmente, a partir de 1988 se alcanza un nuevo equilibrio y se establecen las condiciones actuales del lago, aunque en las últimas décadas la vegetación de la zona ha sido altamente modificada por las actividades agrícolas y ganaderas (Caballero et al. 2006).

3.1.2 Estudios paleoambientales de los últimos 2,000 años en el estado de Chiapas, México

Los trabajos realizados sobre reconstrucciones paleoambientales en el estado de Chiapas son abundantes y se basan tanto en indicadores biológicos (polen, diatomeas, cladóceros, ostrácodos, amebas testadas y gasterópodos) como en no biológicos (geoquímica elemental, isotopos estables, susceptibilidad magnética y contenido de carbono orgánico e inorgánico). Estos estudios reportan variabilidad climática en la zona consecuencia de la migración latitudinal de la posición de la Zona de Convergencia Intertropical, las oscilaciones de las masas de agua cálida del océano Atlántico y la actividad del fenómeno El Niño.

En el lago T'ziBaná a través del registro de ostrácodos, geoquímica y susceptibilidad magnética donde se reporta la transición de condiciones húmedas y menos cálidas durante el Holoceno medio (~6,500 a 4,200 años cal. AP) a condiciones secas y de mayores temperaturas durante el Holoceno tardío (~3,450 a 2,500 años cal. AP) (Cisneros-García 2017).

El estudio de Vázquez-Molina et al. (2016) infiere el estado trófico del lago Lacandón a partir del registro de cladóceros y geoquímica. En él, identifica que a lo largo de ~2,300 a 1,600 años cal AP las condiciones fueron de mayor humedad debido al aumento de especies plantónicas de cladóceros y altas concentraciones de Ti. Asimismo, esta reconstrucción indica que durante los últimos 1,600 años cal AP (350 d.C.) se caracterizaron por dos episodios de aumento y disminución del

nivel del lago. La condición de mayor humedad en los últimos 1000 años parece generalizada para toda la región de Selva Lacandona ya que también se registra en el núcleo sedimentario del lago Amarillo durante los últimos 800 años (Echeverría-Galindo 2017).

En cuanto al registro de actividades humanas durante los últimos ~4,000 años se registra una pérdida de la cobertura forestal y se detecta la aparición de *Zea mays* (maíz) indicando prácticas agrícolas de manera temprana en la Selva Lacandona (Franco 2014). De acuerdo al registro polínico, geoquímico y magnético en el lago Ocotitalo en Selva Lacandona (Franco 2014) durante ~2,500-1,800 años cal AP (550 a.C. – 150 d.C.) se registra un incremento en la presión sobre los recursos forestales y la agricultura como consecuencia probablemente del incremento demográfico regional. Entre 1,400 y 1,000 años cal AP (550 d.C. - 950 d.C.) se registran condiciones secas lo que probablemente provocó la migración de la comunidad de las tierras bajas mayas a la selva como un refugio durante el periodo Posclásico (950 d.C. – 1450 d.C.). Estas sequías coinciden temporalmente con las reportadas en los registros de la Península de Yucatán.

Por otro lado, Domínguez-Vázquez e Islebe (2008) encuentran en el registro sedimentario del lago Naja con una fecha base de ~2,020 años cal AP, cambios en el régimen de precipitaciones en la región lacandona. Interpretan el aumento en la presencia de *Pinus* y la reducción de elementos del bosque lluvioso de montaña como indicadores de una sequía durante 690 d.C.-1220 d.C.; posteriormente retornan condiciones más húmedas en el área. También señalan que probablemente la zona no estuvo fuertemente afectada por la agricultura debido a la ausencia de polen de maíz, pero si reportan la presencia de partículas de carbón y taxones de polen de vegetación secundaria.

Díaz y colaboradores (2017) ubican condiciones secas temporalmente entre 3,000 a 1,000 años cal AP (1050 a.C. – 950 d.C.) y un retorno a condiciones ligeramente más húmedas durante el último milenio. Franco et al. (2014) también identifica que en los últimos 500 años se incrementaron los taxones arbóreos reflejo de una mayor disponibilidad de humedad y una menor ocupación humana.

En los últimos 500 años en la Selva Lacandona, Rubio-Sandoval (2019) registra oscilaciones entre condiciones secas y húmedas en la región. En registros sedimentarios de los lagos Metzabok y Nahá se reporta una tendencia general de sequía durante 1574 y 1604 d.C. relacionado con la oscilación climática de la Pequeña Edad de Hielo que ocasionó en todo el país pérdidas de cultivos y epidemias (Garza 2014). Alrededor de 1624 y 1665 d.C. se incrementa la humedad regional hasta 1715 y 1766 d.C. donde nuevamente se reporta un evento de sequía. Después de 1766 se incrementan de nuevo los niveles de los lagos y entre 1835 a 1964 se reportan condiciones eutróficas posiblemente relacionado con el incremento de actividades agrícolas consecuencia de la repartición de tierras durante la reforma agraria (1912). Hacia el presente (1964 a 2015) disminuye el aporte de nutrientes probablemente por las medidas de conservación efectuadas en el área ya que en 1998 fue declarada Área de Protección de Flora y Fauna.

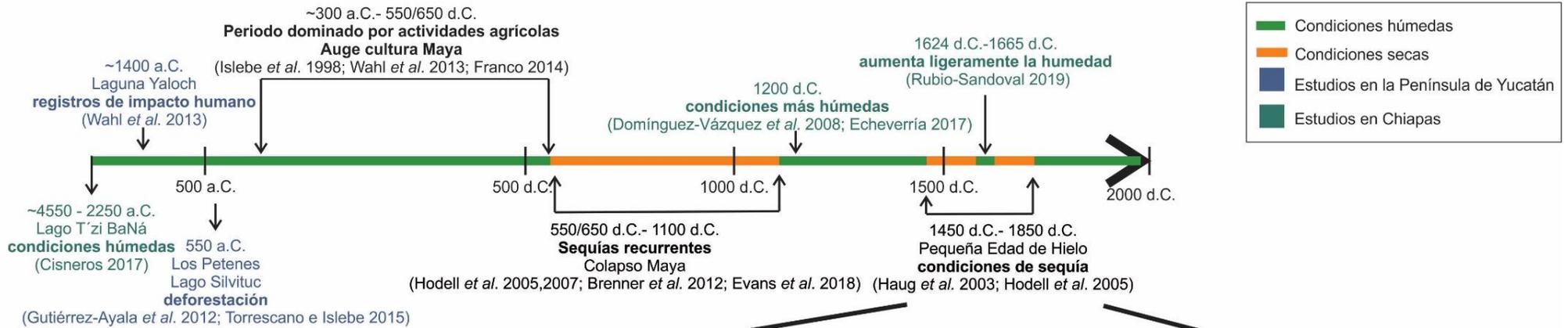
En el PNLN se cuenta con tres estudios paleoambientales en los lagos San Lorenzo, Esmeralda y Balamtetik. A través del análisis de polen, restos de carbón y geoquímica elemental en secuencias sedimentarias del lago San Lorenzo y Esmeralda se reconstruye la historia ambiental del área de los últimos ~3,400 y ~2,800 años, respectivamente. Entre 3,400 a 2,500 años AP los lagos son jóvenes y poco profundos con vegetación abierta atribuida por perturbaciones humanas y altas concentraciones de carbón vegetal lo que sugiere incendios regionales recurrentes. Para 2,400 a 1,500 años AP (450 a.C. – 450 d.C.) los taxones polínicos de perturbación incrementan y aparece polen de maíz desde 250 a.C. (2,200 AP) lo que sugiere que es un periodo dominado por actividades agrícolas. En el lago San Lorenzo se registra un fuerte impacto humano asociado con el aumento de las actividades agrícolas, en comparación en el lago Esmeralda hay ausencia de polen de maíz y bajo impacto humano denotando una alta heterogeneidad espacial en la zona. Entre 450 d.C. a 1350 d.C. disminuye la presencia de los taxa de perturbación y hay ausencia de polen de maíz, denotando una disminución de actividades humanas lo cual coincide con el Colapso Maya. Finalmente, de 1350 d.C. a tiempos modernos se caracterizó por la disminución de *Pinus* y *Alchornea* vinculado con una reducción en la presión antropogénica y condiciones más húmedas en la región; sin

embargo, hacia el presente se vuelve a incrementar la actividad humana circundante al lago San Lorenzo (Franco et al. 2018). En el mismo lago, Franco y colaboradores (2020) mediante el análisis de ensamblajes de cladóceros y geoquímica elemental detectan 3 momentos importantes en la historia ambiental del lago: (1) de 3,400 a 1,500 años cal AP (1450 a.C. a 450 d.C.) el lago San Lorenzo presenta aguas claras, un reciclaje efectivo de nutrientes, una cubierta densa de macrofitas sumergidas y un conjunto de cladóceros dominado por especies litoral-bentónicas. Luego (2) de 450 d.C.-1150 d.C. la disminución progresiva del contenido de Ti sugiere una tendencia hacia condiciones más secas, con una reducción del nivel del lago hacia el final de la etapa, coincidiendo con la sequía regional del Clásico tardío que probablemente contribuyó al colapso de la civilización maya; además, de 950 d.C.-1150 d.C. hubo una reducción en la diversidad y abundancia de cladóceros y en macrofitas acuáticas, sugiriendo condiciones adversas para la comunidad acuática. Finalmente (3) de 1150 d.C. hasta el presente se registra que en esta zona dominaron taxones planctónicos de cladóceros y el reemplazo de macrofitas sumergidas por plantas flotantes las cuales se asocian con aguas abiertas lo que indica una considerable profundización y ampliación del lago, así como una menor disponibilidad de luz en el fondo. También el aumento de las concentraciones de Ti y la relación K/Ti junto con las altas tasas de sedimentación apuntan a condiciones regionales más húmedas lo cual incrementó el nivel lacustre y el aporte terrígeno del Río Grande Comitán. En este estudio se hizo la distinción entre los cladóceros litoral-bentónicos y planctónicos, asociando a las especies litorales (p.e. *Alona ossiani*) con lagos poco profundos y altamente productivos vinculados con la presencia de *Chara* sp., alga que se asocia con aguas claras. Las especies de cladóceros planctónicos (p.e. *Bosmina longirostris*) se asociaron con una condición de baja productividad del lago.

Por otro lado, Caballero et al. (2019) reconstruyen la historia del lago Balamtetik durante los últimos ~70 años, a partir de ensamblajes de diatomeas, geoquímica y espectro infrarrojo (IR). En este estudio identifican 3 eventos principales de perturbación en el lago. Los primeros dos eventos se estima que ocurrieron a inicios y finales de la década de los 1950s, y ambos se relacionan con

cambios en el uso de la tierra durante la reforma agraria cuando las políticas gubernamentales favorecieron la transformación de áreas forestales en agrícolas generando pérdida del suelo y la entrada de sedimentos y materia orgánica al lago. El tercer evento abarca desde 1980 a los 2000 e indica alta deforestación y cambios en el uso del suelo relacionados con un aumento en la población local y la práctica de agricultura intensiva impulsada por empresas transnacionales; dichas actividades se vieron reflejadas en el registro paleoambiental por condiciones anóxicas derivadas de condiciones de mayor productividad en el lago y una elevada turbidez.

últimos 2,000 años



últimos 500 años

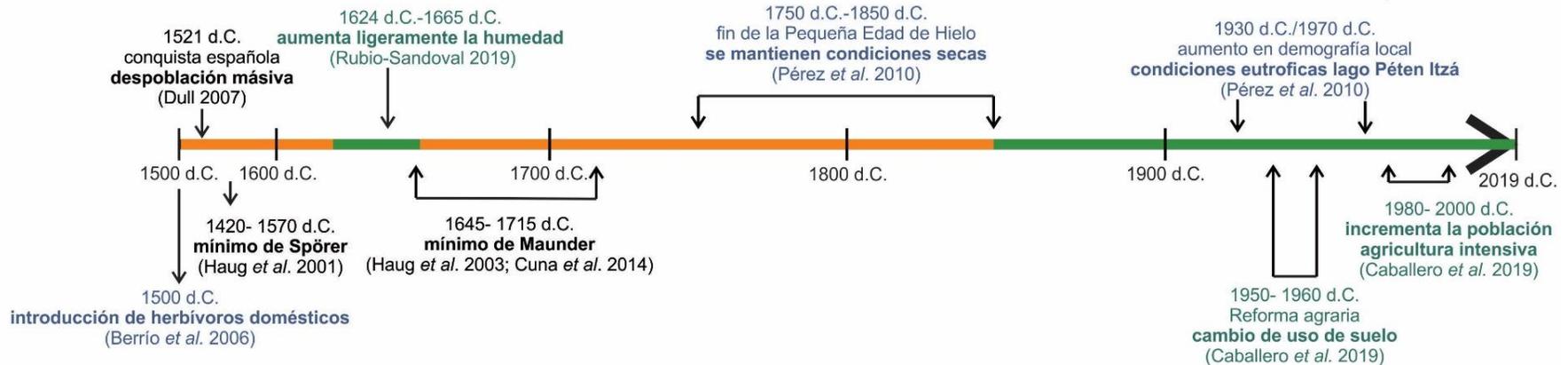


Figura 1.- Línea del tiempo de los eventos más importantes en los últimos 2,000 años en la historia paleoambiental para la zona del sur y sureste de México. En una ventana temporal más corta se destacan algunos eventos de los últimos 500 años. Elaboración propia.

4. ÁREA DE ESTUDIO

Los lagos Montebello y Bosque Azul se localizan dentro del PNLM ubicado en la región sur del estado de Chiapas, México, entre los municipios La Trinitaria y La Independencia, cerca de la frontera con Guatemala. El PNLM se localiza entre las coordenadas 16°04'40" y 16°10'20"N y 91°37'40" y 91°47'40" O y abarca una superficie total de 6,425 ha (Fig. 2) (CONANP 2007).

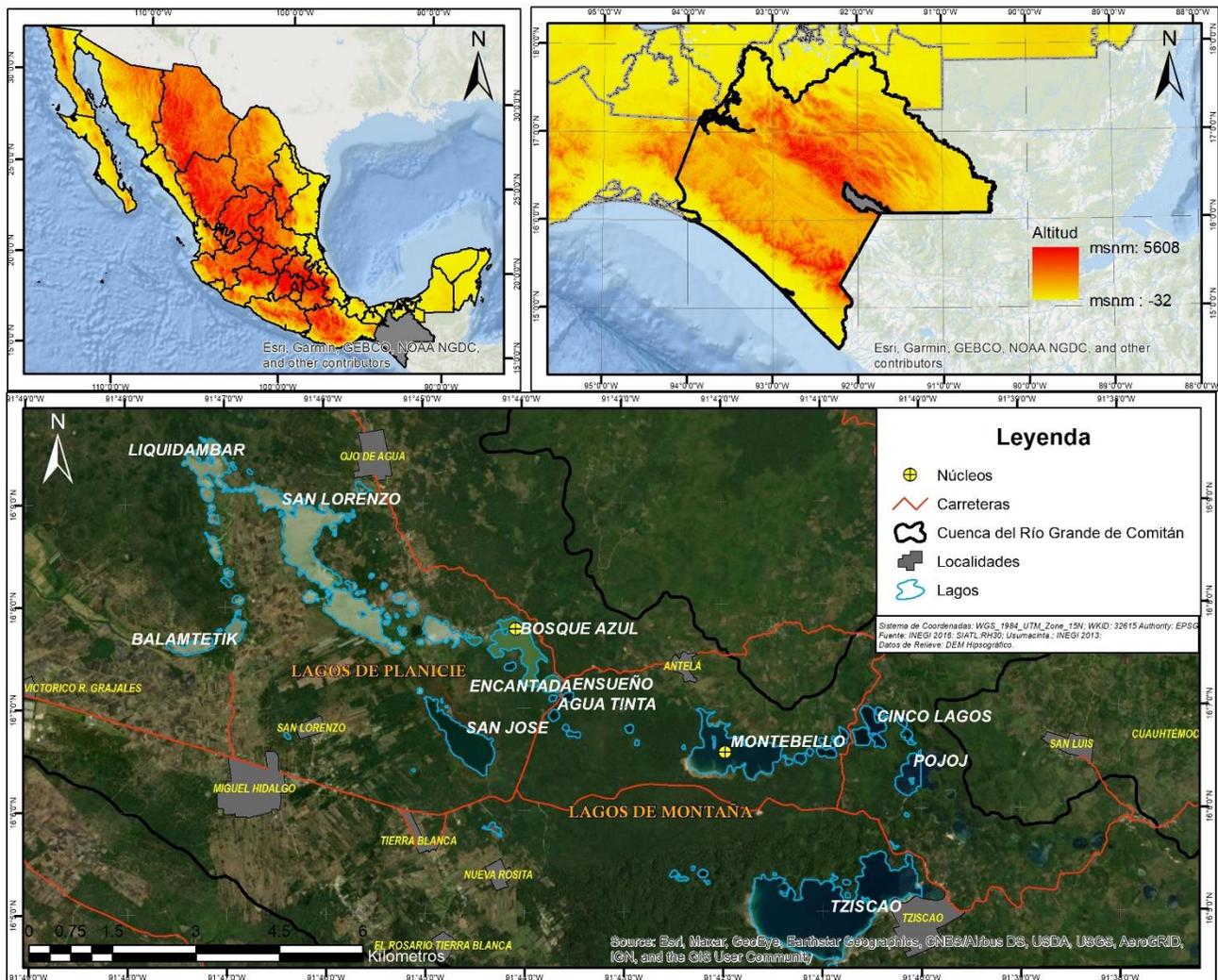


Figura 2.- Mapa de localización geográfica de los lagos Bosque Azul y Montebello. En el primer recuadro de la parte superior se muestra la ubicación del estado de Chiapas en México. El segundo recuadro en el contexto de Chiapas de localiza al Parque Nacional Lagunas de Montebello. El cuadro inferior muestra el contexto local del PNLM, los cuerpos de agua (letras blancas), localidades (letras amarillas) y la distinción entre lagos de planicie y de montaña (letras naranjas). Elaboración propia.

El PNLM se ubica dentro de la provincia geológica más extensa del estado, el Cinturón Chiapaneco de Pliegues y Fallas, en donde se encuentran expuestos afloramientos de rocas calcáreas y arcillo-calcáreas de edades del Mesozoico (Castro-Mora 2009). Además, el PNLM se localiza en el Terreno Maya, el cual tiene como basamento rocas metamórficas del Paleozoico y las fallas que delimitan meridionalmente el terreno corresponden al sistema de fallas laterales Polochic-Mapastepec (Castro-Mora 2009).

El sistema kárstico del PNLM se caracteriza por presentar un conjunto de más de 60 cuerpos de agua. Estos lagos se encuentran dentro de la subcuenca endorreica del Río Grande de Comitán (RH30GI-R) (INEGI 2007). Los lagos del complejo lacustre se encuentran alineados estructuralmente con fallas, fracturas y pliegues (Durán-Calderón et al. 2014). La geomorfología de la zona presenta una heterogeneidad en el relieve y en la morfología, explicada por la interacción de procesos kársticos y tectónicos. A partir de ello, se pueden clasificar dos tipos de lagos, los “lagos de montaña” y “lagos de planicie” (Fig. 2). Los lagos de montaña, son aquellos que se ubican a una mayor altitud (altitud 1,522 msnm), están en la unidad desarrollada sobre calizas y dolomías del Cretácico, su morfología se asocia a un intenso desarrollo de los procesos kársticos, no hay red de drenaje superficial y la cobertura vegetal es predominantemente bosques. Por otra parte, los lagos de planicie (altitud 1,458 msnm) tienen pendientes muy bajas (2.3°), alta disolución de rocas (Duran et al. 2014; Mora et al. 2016), su alimentación es superficial y en los alrededores dominan zonas agrícolas. Acorde a ello, el lago Montebello es un lago de montaña y el lago Bosque Azul es un lago de planicie (Fig. 2).

El clima es húmedo templado con lluvias todo el año (Cb(m)(f)) (García 1981; CONAGUA 2009). La temperatura media anual es de 17.5°C y tiene una precipitación media de 2,490 mm/año, concentrada entre junio a diciembre (83%) y un periodo menos húmedo entre enero a mayo (Fig. 3).

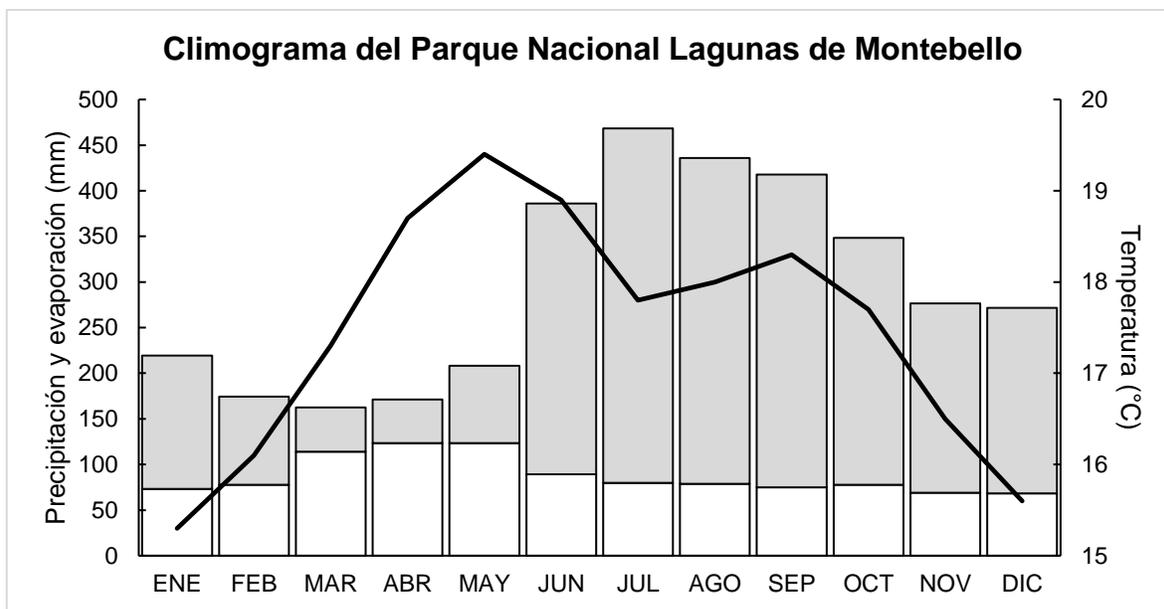


Figura 3.- Climograma del Parque Nacional Lagunas de Montebello basado en los datos de la estación meteorológica Tziscaco (CFE) del municipio La Trinitaria para el periodo 1951-2010. Las barras blancas representan la evaporación, las barras grises la precipitación mensual promedio y la línea negra la temperatura promedio. Fuente: Servicio Meteorológico Nacional.

La vegetación de la región está dominada por tres tipos de bosques: bosque de *Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus-Liquidambar* y mesófilo de montaña (Rzedowski 2006, CONANP 2007). De acuerdo con la hidrología la cuenca del Río Grande Comitán está conformada por el afluente principal Río Grande, el cual se origina en el lago Juznajib y recorre zonas urbanas y agrícolas que desembocan en el complejo lacustre del PNLM (Mora et al. 2016).

Montebello se ubica entre las coordenadas 16°6'23.035" y 16°7'1.92" N y 91°41'22.92" y 91°42'19.8" O, a una altitud de 1,490 msnm. Abarca una superficie de 96.2 ha y tiene una profundidad máxima de 45 m. Se considera un lago grande, poco profundo (profundidad media 12.3 m) y oligotrófico (Tabla 2) (Vera-Franco et al. 2015; Alcocer et al. 2016).

Bosque Azul es un cuerpo de agua con una superficie de 52.5 ha, se localiza en las coordenadas 16°7'11.64" y 16°7'52.68" N y 91°43'44.39" y 91°44'21.119" O. Se encuentra a una altitud de 1,458 msnm y presenta una profundidad máxima de 58 m. Se cataloga como un lago grande, profundo (profundidad media 20 m) y eutrófico (Tabla 2) (Vera-Franco et al. 2015; Alcocer et al. 2016).

Tabla 2.- Características limnológicas de los lagos de estudio.

	Bosque Azul	Montebello	Referencia
Altitud	1,458 m.s.n.m.	1,490 m.s.n.m	Alcocer et al. 2016
Estado trófico	Eutrófico	Oligotrófico	Vera-Franco et al. 2015
Turbidez	7 NTU	0 a 2 NTU	Hernández-Flores 2019
Conductividad eléctrica	550 $\mu\text{S/cm}$	160-190 $\mu\text{S/cm}$	Hernández-Flores 2019
Concentración de <i>Clor-a</i>	13.2 $\mu\text{g L}^{-1}$	0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$	Maya-García 2017
Concentración máxima de O.D.	1.7 mg L^{-1}	3.1 mg L^{-1}	Hernández 2019
Profundidad máxima	58 m	45 m	Alcocer et al. 2016
Categoría	Impactado	No impactado	Alcocer et al. 2018

Las características reportadas hasta el momento para los lagos del PNLM incluyen: análisis batimétrico y morfológico de los lagos, caracterización trófica, granulometría, contenido de materia orgánica, diversidad y ecología de la comunidad de los macroinvertebrados bénticos. Lo anterior brinda información necesaria y útil para el conocimiento en la generación de estrategias para su gestión, así como permite identificar las condiciones deterioradas de algunos de los lagos y el origen de este deterioro.

La morfología y batimetría son características fundamentales para comprender los procesos físicos, químicos y biológicos dentro de los lagos. Dichos atributos se determinaron en 18 lagos representativos del complejo lacustre a lo largo de un transecto noroeste (NW) a sureste (SE) y se encontró que las dimensiones de los lagos son muy variables entre pequeños/grandes y profundos/someros con una profundidad máxima promedio de 50 m. De los lagos estudiados 6 se encuentran entre los lagos más profundos de México, siendo Pojoj el lago más hondo con 198 m, esto favorece una estratificación prolongada lo cual incrementa la probabilidad de almacenamiento de contaminantes. Para estos mismos 18 lagos, Maya (2017) estimó el estado trófico identificando cuatro grupos de lagos de acuerdo a su condición trófica y profundidad: (1) someros impactados: Liquidámbar, San Lorenzo y Balametik, (2) profundos impactados: Bosque Azul y La Encantada, (3) someros prístinos: Chaj Chaj, San José, Esmeralda, Agua Tinta, Kichail, Patianú, Yalalush y Montebello, y (4) profundos prístinos: Ensueño, Cinco Lagos, Pojoj, Tzisco y Dos Lagos. También determinó que el cambio en la

coloración de los lagos está relacionado con el incremento de su estado trófico ya que este refleja un aumento en la concentración de clorofila a.

El análisis del contenido de materia orgánica en los sedimentos de los lagos del parque distinguió que la relación C:N es mayor en los lagos de montaña que en los de planicie. La proporción C:N indica que el origen de la materia orgánica en los lagos de planicie es mixto (alóctono y autóctono), mientras que en los lagos de montaña predomina el origen autóctono aunque en lagos ubicados en la porción SE del PNLM (p.e. Dos Lagos) predomina el origen mixto (Alcocer et al. 2021).

En cuanto a aspectos ecológicos y de diversidad, se ha identificado que los lagos más profundos presentan una mayor riqueza taxonómica a diferencia de los lagos someros y se sugiere que el oxígeno disuelto es el principal control en la colonización y permanencia de la comunidad bentónica (Guadarrama 2017). La familia de los Chironomidae es la mejor representada en estos cuerpos lacustres con 17 géneros y tuvo la mayor biomasa, al igual que la familia Hyallellidae (Cortés-Guzmán et al. 2019). Además, se reporta que la mayor riqueza taxonómica se registra en los lagos oligotróficos; mientras que la mayor densidad y biomasa corresponde a los lagos perturbados (Fernández et al. 2020). Estos estudios informaron que la eutroficación afecta a las comunidades bentónicas y amenaza los ecosistemas caracterizados por una alta diversidad y singularidad como lo son los lagos que constituyen al parque (Cortés-Guzmán et al. 2019).

Por último, es importante hacer referencia al reciente trabajo de Alcocer y colaboradores (2018) en el cual realizaron una investigación comparativa entre dos lagos “impactados” y dos “no impactados” del PNLM. En él reportan que la condición deteriorada de los lagos se debe a la descarga de nutrientes y materia orgánica de las aguas residuales (agrícolas y urbanas) de fuentes puntuales y no puntuales; mientras que los lagos “no impactados” que se encuentran en la porción sureste de la cuenca se alimentan por aguas subterráneas por lo que se encuentran aislados de la contaminación de las aguas superficiales. Asimismo, mencionan que, aunque esto sea así, debido a la plataforma kárstica del área se prevé que con la conexión hidráulica eventualmente se pueden disgregar los contaminantes a los lagos aún no deteriorados.

5. METODOLOGÍA

5.1 Trabajo de campo

En noviembre de 2019, se recuperaron secuencias sedimentarias cortas en cada uno de los lagos de estudio, Montebello y Bosque Azul (Tabla 3), utilizando un nucleador de gravedad UWITEC. Los sedimentos se recuperaron en tubos de PVC transparentes y las secuencias obtenidas tuvieron una longitud máxima de 80 cm en Montebello y 82 cm en Bosque Azul.

Los núcleos fueron seccionados transversalmente en cortes de 1 cm de espesor, empujando el contenido del tubo con un pistón. Al momento de realizar el muestreo, se describieron algunas características del sedimento como su color, textura, consistencia, la presencia de restos vegetales y/o de organismos como moluscos. Las muestras fueron almacenadas en frascos de plástico de 250 ml, etiquetados y preservados en hieleras hasta su transporte al Laboratorio de Paleolimnología del Instituto de Geofísica de la UNAM para su posterior análisis.

Tabla 3.- Datos sobre las secuencias sedimentarias recuperadas en los lagos Bosque Azul y Montebello.

Lago	Núcleo	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m.)	Profundidad del núcleo de sedimento (cm)
Montebello	Montebello-II	16°06.552N y 91°41.970W	1,486	80
Bosque Azul	BAzul-II	16°7.765N y 91°44.073W	1,454	82

Los parámetros físicos y químicos se midieron *in situ* en la parte central y más profunda de cada lago y estos fueron: temperatura, concentración de oxígeno disuelto, pH, conductividad eléctrica (K_{25}), turbidez y clorofila-a. Estas mediciones se registraron con una resolución vertical de un metro con ayuda de una sonda multiparamétrica de calidad de agua Hydrolab DS4 unida a un sistema de captura y almacenamiento de información Surveyor 4 (SVR4). Por otro lado, la radiación fotosintéticamente activa (PAR) se midió con un fluorómetro natural de perfil Biospherical PNF-300. La zona eufótica se calculó desde la superficie hasta la profundidad en la que la luz fotosintéticamente activa alcanza el 0.1% de la superficie.

5.2 Trabajo de laboratorio

En el laboratorio se separaron 3 cm³ de sedimento húmedo para el análisis de bioindicadores. El sedimento restante se secó y se tomaron 0.5 g para el análisis de diatomeas y el resto se molió en el mortero de ágata para el análisis de indicadores no biológicos (FRX) y para el fechamiento con ²¹⁰Pb y ¹³⁷Cs.

5.2.1 Modelo cronológico

El modelo cronológico se desarrolló con base en dataciones de los radioisótopos ²¹⁰Pb y ¹³⁷Cs. Con este fin todas las muestras de sedimento seco fueron pesadas y enviadas al laboratorio de “Geoquímica Isotópica y Geocronología (GEOCRON)” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán a cargo de la Dra. Ruiz-Fernández. La actividad de ²¹⁰Pb se determinó a partir de espectrometría alfa suponiendo equilibrio secular con su descendiente ²¹⁰Po y el ¹³⁷Cs se midió usando un espectrómetro gamma beta (ATOMEX AT1357). La tasa de acumulación másica se determinó a partir de las mediciones de ²¹⁰Pb y la densidad del sedimento en cada una de las capas (centímetros) de las secuencias sedimentarias método descrito en Sanchez-Cabeza et al. 2012.

5.2.2 Geoquímica elemental

El sedimento seco se molió hasta la textura talco usando un mortero de ágata, con la finalidad de homogeneizar el sedimento. Posteriormente, se procedió a realizar el análisis multielemental a través de un Analizador de Fluorescencia de Rayos X (FRX) NITTON GOLD. La medición se hizo por triplicado en modo GEOALL por 110 s en todas las muestras de ambas secuencias, se reportan los promedios de las tres mediciones por muestra. Además, se calcularon las proporciones de algunos elementos como Mn/Fe, Sr/Ca, Si/Ti, Ca/Ti+Al+Fe que también han sido utilizados como indicadores en las reconstrucciones paleoambientales.

5.2.3 Indicadores biológicos

El análisis de indicadores biológicos se realizó en muestras alternas en las dos secuencias sedimentarias (muestras nones).

Para el análisis de amebas testadas, cladóceros, ostrácodos, quironómidos y moluscos se trabajó con 1 cm³ de sedimento húmedo. El sedimento se tamizó con 3 tamices de luz de malla de 200 µm, 100 µm y 63 µm, recuperando las fracciones mayores de cada tamiz. El sedimento recuperado se observó al microscopio estereoscópico Olympus SZX-ST para separar, extraer, contabilizar e identificar taxonómicamente a los paleobioindicadores. Posteriormente, los individuos extraídos de amebas testadas, cladóceros y quironómidos se observaron bajo microscopio óptico Olympus CHS para su identificación taxonómica.

Amebas testadas

Las amebas testadas se preservaron en preparaciones con glicerina para su posterior identificación taxonómica con base en la literatura especializada: Deflandre 1929, Ogden y Hedley 1980 y Kumar y Dalby 1998, Sigala et al. 2016 y con la ayuda de la Dra Itzel Sigala Regalado especialista en el grupo. Entre las estructuras que ayudaron a determinar la identificación de las amebas testadas fueron: la forma de la testa, presencia o ausencia de espinas, material agregado, forma y ubicación de la abertura, entre otras. Debido a la alta plasticidad fenotípica del grupo los fenotipos caracterizados se designan como variedades. Las variedades (var.) no son divisiones taxonómicas válidas de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, pero como muchas morfologías infra subespecíficas han demostrado ser ecofenotipos, su uso es de utilidad como indicadores ambientales (Patterson et al. 2013; Nasser et al. 2016). Para realizar las inferencias paleoambientales con este grupo se utilizó como número de conteo mínimo 50 testas/cm³, el cual ha sido recomendado en la literatura (Payne y Mitchell 2009).

Cladóceros

Para el estudio de cladóceros se colocó el sedimento resultante de cada fracción tamizada en una probeta de 25 ml aforando con agua destilada. Luego, se homogenizó el sedimento y se tomó una alícuota de 5 ml para su posterior análisis en el microscopio estereoscópico Olympus SZX-ST. El análisis de estos organismos

se llevó a cabo con la extracción, conteo y separación en morfotipos de restos de cladóceros como: escudos de cabeza, caparazones, efiplas y postabdomen (Zawiska et al. 2013; Van Damme y Kotov 2016). Para la identificación taxonómica los remanentes se tiñeron con safranina y se montaron preparaciones semipermanentes. Previo a la tinción, algunos restos de cladóceros se trataron con KOH (10%) para eliminar la materia orgánica. La identificación se realizó con claves taxonómicas especializadas: Szeroczyńska y Sarmaja-Korjonen 2007, Sinev y Zawisza 2013, Elías-Gutiérrez et al. 2018, Wojewódka et al. 2020, y con la ayuda de la Dra. Edyta Zawisza, especialista en el grupo. Finalmente, es importante señalar que de los 5 ml contabilizados se extrapolaron a un volumen de 25 ml, para obtener la cantidad total de cladóceros presentes en 1 cm³. Para realizar las inferencias paleoambientales de este grupo se utilizó como número de conteo mínimo 200 caparazones/cm³, el cual ha sido recomendado en la literatura (Zawisza et al. 2012).

Ostrácodos

Las valvas de ostrácodos observadas en el sedimento fueron extraídas y almacenadas en cajas micropaleontológicas. La identificación de taxones se realizó con literatura especializada basándose en Furtos (1936), Meisch (2000), Karanovic (2012) y Cohuo et al. (2017). Para obtener un mayor detalle y validación de especies se analizaron algunas estructuras como reticulaciones, setas, poros, espinas, etc. en un microscopio electrónico de barrido. En este grupo se consideró un mínimo de 100 valvas/cm³ para realizar inferencias paleoambientales de este grupo, lo cual ha sido recomendado en estudios de los Neotrópicos (Pérez et al. 2011).

Quironómidos

Para los quironómidos se contaron y extrajeron cápsulas cefálicas con ayuda de un pincel y pinzas de relojero, estructuras almacenadas en tubos eppendorf para su posterior identificación. Las cápsulas cefálicas con mucha materia orgánica fue necesario agregar KOH (10%) para retirarla y proceder con la identificación taxonómica. Posteriormente, se montaron en preparaciones permanentes con

Hydromatrix® para su identificación bajo el microscopio óptico Olympus CHS. La identificación de quironómidos se realizó con claves taxonómicas especializadas Ruiz-Moreno et al. (2000) y Eppler (2001), también con ayuda y orientación de la Dra. Julieta Massafiero de CENAC/APN en Bariloche, Argentina, especialista en el grupo. Se consideró una abundancia mínima de 40 cápsulas cefálicas/cm³ ya que es suficiente para su uso en las inferencias paleoambientales (Heiri y Lotter 2001; Quinlan y Smol 2001; Massafiero et al. 2009).

Moluscos

Las conchas de moluscos se extrajeron y se preservaron en cajas micropaleontológicas. La identificación se realizó con base en las guías taxonómicas de Burch y Cruz-Reyes (1987), Bouchet y Rocroi (2005) y Thompson (2011). En este caso se consideró un conteo mínimo de 10 conchas/cm³ para considerar las inferencias paleoambientales de este grupo, lo cual se realizó con base en las abundancias obtenidas a posteriori debido a que este tipo de información aún no ha sido reportada en este grupo ya que el uso de moluscos como paleobioindicadores es innovador.

5.2.4. Análisis estadístico multivariado

Para analizar los datos obtenidos del análisis por FRX se utilizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés), con la finalidad de conocer la relación entre los diferentes elementos y su importancia en cada uno de los lagos de estudio.

Un PCA es la técnica exploratoria multivariada más utilizada que permite reducir la dimensión de un conjunto de datos, lo que facilita la interpretación de las variables (Jolliffe 1986). La relación entre el conjunto principal de datos que están correlacionados las transforma a un nuevo conjunto de variables no correlacionadas llamadas componentes principales. Estos componentes principales son combinaciones lineales y se definen en orden de importancia de acuerdo al porcentaje de variación de los datos que explican (Jolliffe y Cadima 2016). El gráfico obtenido del análisis, permite conocer y describir las relaciones entre las variables

que se quieran interpretar. Por ejemplo, cuanto mayor variabilidad aporte una variable a los componentes principales se reflejará por la longitud del vector. Además, si los vectores se encuentran muy cercanos en una misma dirección del gráfico se consideran variables correlacionadas, y si hay variables que tienen la dirección opuesta son variables que tienen una relación inversamente proporcional (Abdi y Williams 2010).

Por otra parte, para el análisis de la matriz de los indicadores biológicos se realizó un Análisis de Correspondencia sin tendencia (DCA, por sus siglas en inglés). Un DCA es una técnica multivariada de ordenación que permite identificar el espacio ecológico a través de una interpretación a priori de la ordenación de las especies, localizar momentos en el tiempo de recambio de especies y la distancia ecológica (desviaciones estándar) entre muestras de la secuencia sedimentaria (Correa-Metrio et al. 2014).

Para el procesamiento de los estadísticos y gráficos se utilizó el programa R (RC Team 2013), con las paqueterías ggplot2 (Wickham 2011), R-BACON (Blaauw y Christen 2011), Rioja (Juggins 2020), rPlum (Blaauw et al. 2021) y Vegan (Oksanen et al. 2013).

6. RESULTADOS

6.1 Características limnológicas

6.1.1 Montebello

En el momento de muestreo el lago Montebello mostró agua dulce (K_{25} 162.2 \pm 11.5 μ S/cm) con un pH básico (pH 8.5 \pm 0.5) y con aguas transparentes (disco de Secchi 6 m y Z_{EU} =16.23 m). Estos datos concuerdan estrechamente con los reportados por Hernández-Flores (2019) con base en los muestreos realizados en mayo de 2014 y febrero de 2015. La columna de agua del lago durante el muestreo de noviembre de 2019 (estratificación tardía) se encontró con un epilimnion que abarca los primeros 23 m de profundidad con un promedio de temperatura de 22 \pm 0.1 $^{\circ}$ C, un metalimnion que va de 24 a 27 m con un promedio de 19.4 \pm 0.3 $^{\circ}$ C y un hipolimnion a partir de los 28 a 32 m con una temperatura promedio de 18.8 \pm 0.0 $^{\circ}$ C (Tabla 4). Esto define un gradiente de 3.4 $^{\circ}$ C entre la temperatura superficial del lago y la del fondo y de 3.2 $^{\circ}$ C entre el epilimnion y el hipolimnion (Fig. 4). El epilimnion se caracterizó por tener baja turbidez; mientras que el hipolimnion es anóxico, turbio y con mayor conductividad eléctrica. La clorofila-a se mantuvo con concentraciones bajas (<2.5 μ g/L) en toda la columna, considerándose como un lago oligotrófico (OCDE 1982).

Tabla 4. Valores promedio de los parámetros limnológicos en las capas de la columna de agua del lago Montebello y Bosque Azul.

Capa de agua	Profundidad (m)	Temperatura ($^{\circ}$ C)	O.D. (mg/L)	pH	Conductividad (μ S/cm)	Turbidez (NTU)	Concentración clor-a (μ g/L)
Lago Montebello							
Epilimnion	0-23	22.0 \pm 0.1	6.9 \pm 0.1	8.8 \pm 0.0	155 \pm 0	1.4 \pm 0.4	0.0
Metalimnion	24-27	19.4 \pm 0.3	0.0	7.9 \pm 0.1	175 \pm 5	3.8 \pm 0.4	0.0
Hipolimnion	28-32	18.8 \pm 0.0	0.0	7.7 \pm 0.1	184 \pm 1	3.7 \pm 0.4	0.0
Promedio		21.1 \pm 1.4	4.7 \pm 3.3	8.5 \pm 0.5	162.2 \pm 11.5	2.1 \pm 1.2	0 \pm 0
Lago Bosque Azul							
Epilimnion	0-10	21.2 \pm 1.3	4.4 \pm 2.0	8.1 \pm 0.2	333 \pm 105	12.8 \pm 4.0	1.0 \pm 1.0
Metalimnion	11-14	19.2 \pm 1.4	0.0	7.8 \pm 0.05	445 \pm 47	5.2 \pm 2.0	0.0
Hipolimnion	15-50	17.8 \pm 0.2	0.0	7.7 \pm 0.1	472 \pm 15	2.1 \pm 0.3	0.0
Promedio		19.1 \pm 1.8	1.5 \pm 2.4	7.9 \pm 0.2	418.6 \pm 90.4	6.2 \pm 5.6	0.4 \pm 0.7

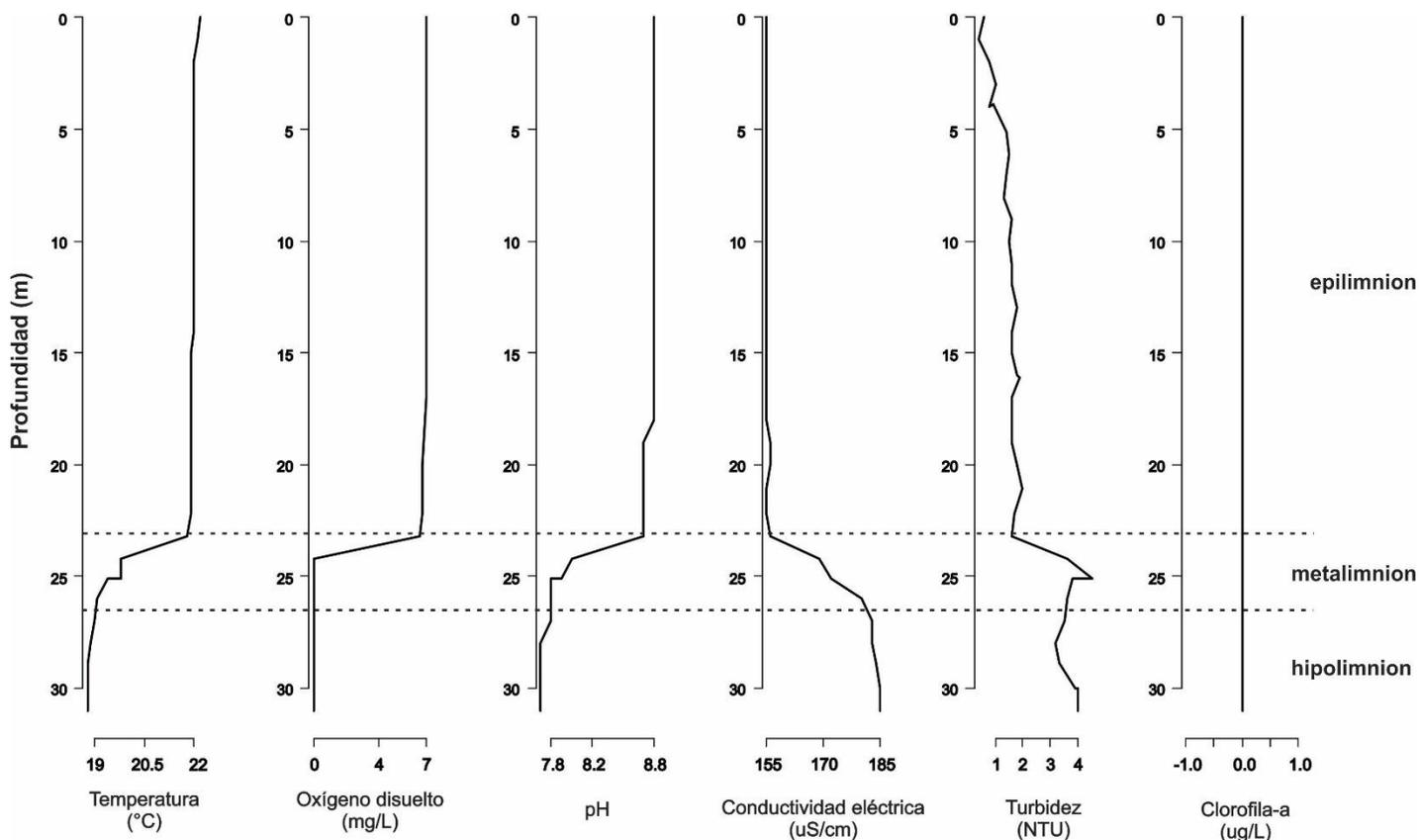


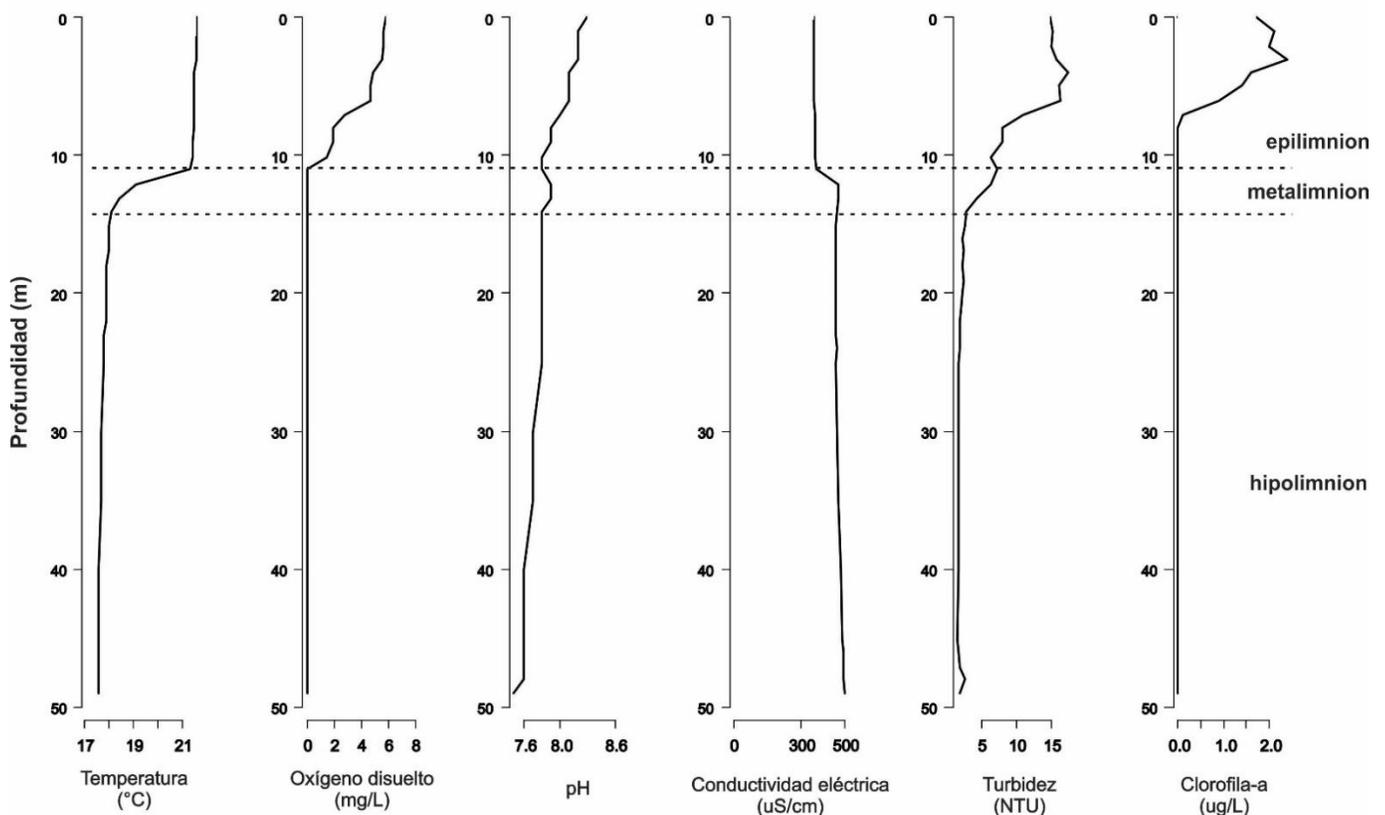
Figura 4.- Perfil limnológico del lago Montebello durante noviembre de 2019 de acuerdo a los datos de campo. Las líneas punteadas representan el límite entre cada una de las capas de agua (epilimnion, metalimnion e hipolimnion).

6.1.2 Bosque Azul

El lago Bosque Azul también es de agua dulce ($K_{25} 418 \pm 90.4 \mu\text{S/cm}$) con pH alcalino (7.9 ± 0.24), pero los valores de conductividad eléctrica fueron aproximadamente el doble de los que presentó Montebello (Tabla 4). En contraste con Montebello, este lago tiene aguas más turbias (disco de Secchi 1.1 m y $Z_{EU} = 3.25$ m). Estos datos concuerdan estrechamente con base en muestreos realizados en mayo de 2014 y febrero de 2015. En el momento de muestreo (estratificación tardía) la columna de agua del lago mostró un epilimnion que abarca los primeros 10 m de profundidad en donde el agua tiene una temperatura promedio de $21.2 \pm 1.3^\circ\text{C}$, un metalimnion que va de 11 a 14 m con un promedio de $19.2 \pm 1.4^\circ\text{C}$ y un hipolimnion de los 15 a 50 m con una temperatura promedio de $17.8 \pm 0.2^\circ\text{C}$ (Tabla 4). Esto establece una diferencia de 4°C entre la muestra superficial y la más profunda y de 3.4°C entre los

promedios del epilimnion y el hipolimnion (Fig. 5). En mayo de 2014 (estratificación temprana) el hipolimnion abarcaba a partir de los 10 m de profundidad (Hernández-Flores 2019) y en febrero de 2015 la columna de agua estaba en mezcla, de acuerdo con lo esperado para un lago tropical monomíctico, con una profundización de la termoclina entre la estratificación temprana y la tardía. En este muestreo (noviembre de 2019) al igual que en el muestreo realizado en mayo de 2014 (Hernández-Flores 2019) el epilimnion se caracterizó por ser relativamente turbio y con valores más altos de clorofila-a, mientras que el hipolimnion tiene aguas más claras y es anóxico. Cabe destacar que los valores de clorofila-a medidos con la sonda durante el muestreo de noviembre de 2019 fueron bajos comparados con los valores reportados en trabajos previos (13.2 $\mu\text{g/L}$, Maya-García 2007) con base en los cuales se ha clasificado a este lago como eutrófico.

Figura 5.- Perfil limnológico del lago Bosque Azul durante noviembre de 2019 de acuerdo a los datos

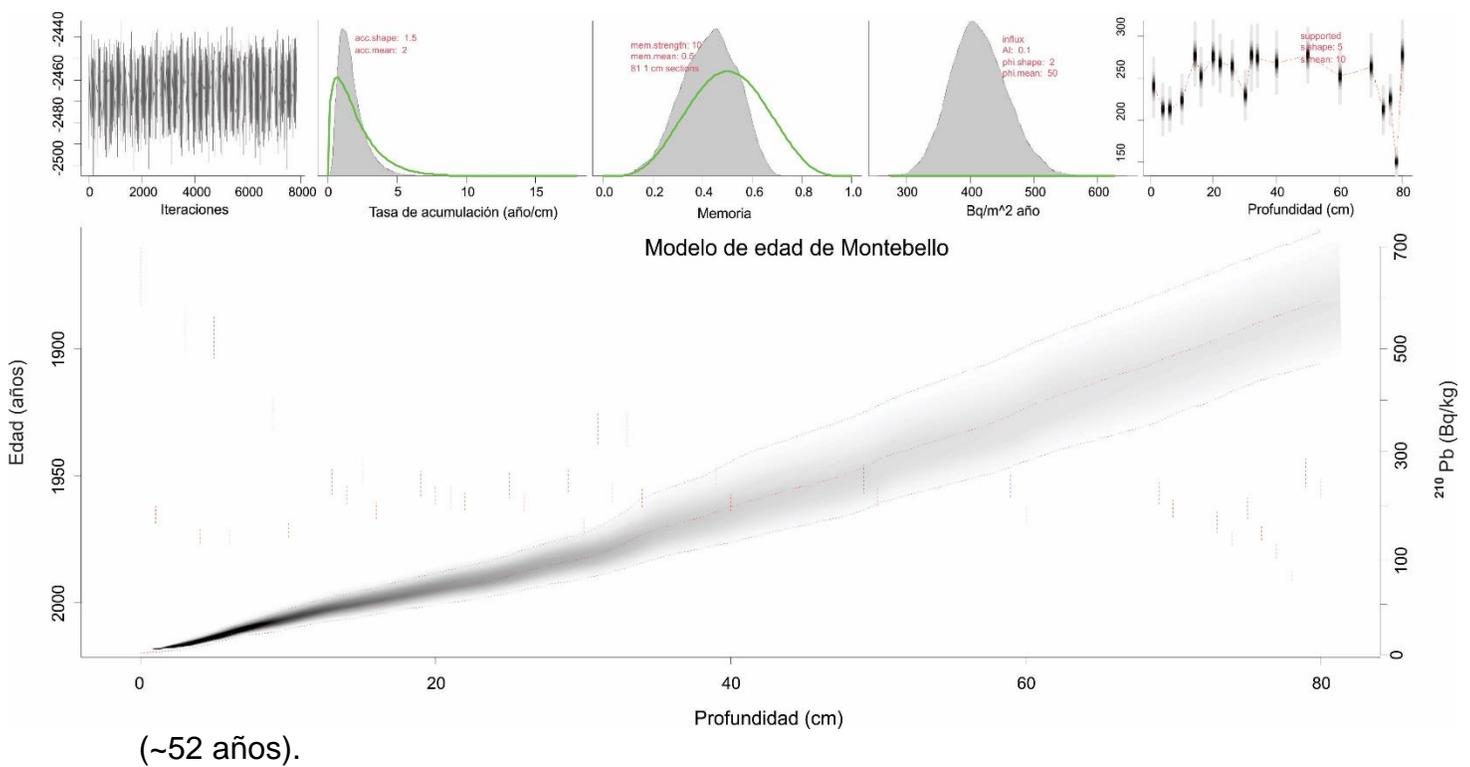


de campo. Las líneas punteadas representan el límite entre cada una de las capas del epilimnion, metalimnion e hipolimnion.

6.2 Modelo cronológico

6.2.1 Montebello

Los resultados de ^{210}Pb obtenidos permitieron datar la totalidad de la secuencia sedimentaria (80 cm). La presencia de ^{137}Cs se detectó en los primeros seis centímetros del núcleo, pero no resultó ser un buen trazador cronológico dado que no presentó un máximo definido. El modelo de edad bayesiano desarrollado a partir de los datos de ^{210}Pb (Fig. 6) permiten establecer que la base de la secuencia data al año 1881 ± 52 d.C., sin embargo, la incertidumbre en la parte más profunda es alta



(~52 años).

Figura 6.- Modelo de edad del núcleo sedimentario Montebello-II-G19. En el eje X se muestra la profundidad en centímetros y en el eje Y se muestran las edades. En color negro se identifica la incertidumbre del modelo, la línea roja son las edades medias. Las barras de color azul representan el contenido de ^{210}Pb (Bq/kg) y las de color rojo son los valores medidos de ^{214}Pb .

6.2.2 Bosque Azul

Los resultados de ^{210}Pb obtenidos permitieron datar los primeros 20 cm de la secuencia sedimentaria. Por otro lado, el valor más alto de ^{137}Cs se registró a una profundidad de 20 cm (2.23 Bq/kg) lo cual permite establecer que esta profundidad data del año de 1963 d.C., en concordancia con el modelo derivado del ^{210}Pb . El modelo de edad bayesiano desarrollado a partir de estos datos (Fig. 7) permite extrapolar las edades a la totalidad de la secuencia, con lo que se estableció tentativamente que la base del núcleo (82 cm) data al año 1836±50 d.C.; sin embargo, la incertidumbre en la parte más profunda es considerablemente alta (~50 años) y este modelo deberá ser corroborado posteriormente por dataciones de radiocarbono.

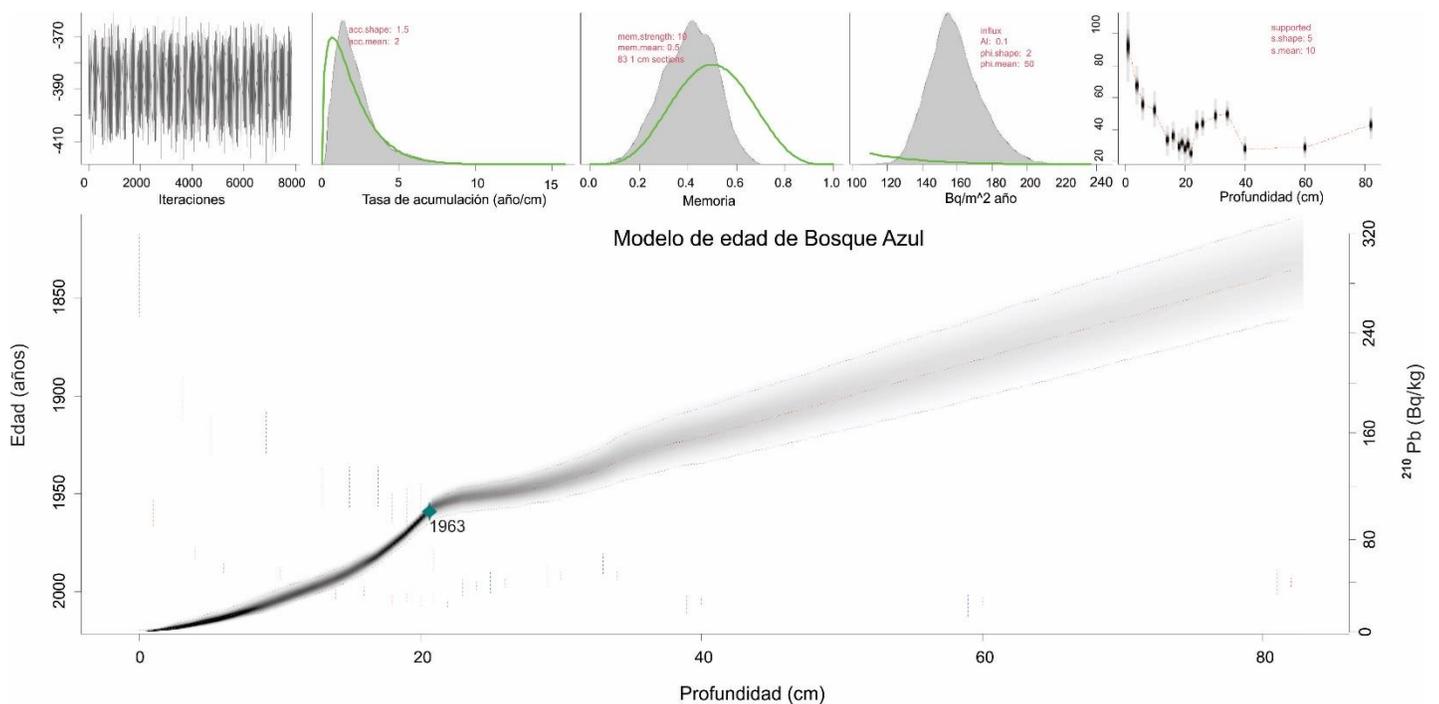


Figura 7.- Modelo de edad del registro sedimentario BAZul-II-G19. En el eje X se muestra la profundidad en centímetros y en el eje Y se muestran las edades. En color negro se identifica la incertidumbre del modelo, la línea roja son las edades medias y la sombra azul el valor máximo de ^{137}Cs a una profundidad de 20 cm, el cual representa el año 1963. Las barras de color azul representan el contenido de ^{210}Pb (Bq/kg) y las de color rojo son los valores medidos de ^{214}Pb .

6.3 Estratigrafía y registro geoquímico

6.3.1 Montebello

La secuencia Montebello19-GII se conforma mayoritariamente por sedimentos finos (limos y arcillas) de color café y gris, ricos en carbón. Se detectaron 2 secciones de 26 a 29 cm y 38 a 42 cm en las que había material más fino, compacto y con restos de carbón. Además, se encontraron restos vegetales como hojas y ramas pequeñas a los 30 cm, 36 cm y 60 cm de la secuencia (Fig. 9) y las partículas de carbón fueron mucho más abundantes en los sedimentos depositados en la parte superior de la secuencia (después de ~1970).

Dentro de los elementos identificados en el núcleo sedimentario el Si (\bar{X} =11.68%) fue el que tuvo las concentraciones promedio más elevadas, seguido del Al (\bar{X} =11.02%), Fe (\bar{X} =3.29%) y Ca (\bar{X} =3.02%) (Tabla 5).

Tabla 5.- Estadística descriptiva de las variables consideradas para el registro geoquímico del lago Montebello.

Variable	Media (\bar{X})	Desviación estándar (S)	Valor máx.	Valor mín.
Si (%)	11.68	1.88	16.90	6.61
Al (%)	11.02	1.65	14.19	6.29
Fe (%)	3.29	0.86	7.11	2.30
Ca (%)	3.02	2.46	12.45	1.09
Ti (%)	0.88	0.13	1.04	0.42
P (%)	0.07	0.02	0.13	0.00
Mn (ppm)	76.26	134.14	837.79	0.00
As (ppm)	13.70	2.06	19.81	7.79
Sr/Ca	0.0011	0.0009	0.007	0.0004
Mn/Fe	0.002	0.002	0.012	0.00

El análisis de componentes principales (ACP) explica el 66% de la varianza de los datos geoquímicos en los dos primeros componentes (Fig. 8). El CP1 captura el 43% de la variación total. Los elementos Ti, Al, P y Si correlacionan positivamente con el CP1 mientras que el Ca y Mg correlacionan negativamente con este

componente. El CP2 explica el 23% de la variabilidad total. El Pb correlaciona positivamente en el CP2 y el Sr, Mn/Fe y Sr/Ca correlacionan negativamente en este componente (Fig. 8).

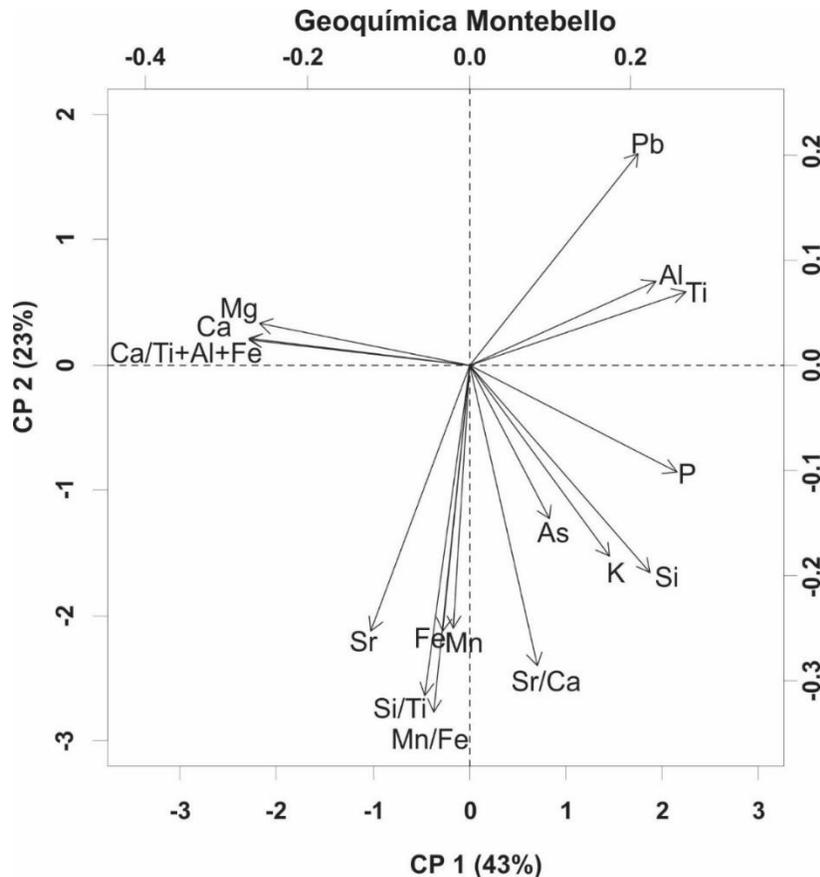


Figura 8.- Gráfica de correlación del análisis de componentes principales del registro geoquímico del lago Montebello. CP: Componente principal, Magnesio (Mg), Calcio (Ca), Estroncio (Sr), Sílice (Si), Manganeseo (Mn), Potasio (K), Hierro (Fe), Arsénico (As), Fósforo (P), Aluminio (Al), Titanio (Ti) y Plomo (Pb).

De acuerdo a la ordenación del ACP se identificaron grupos de variables con un comportamiento similar, por lo que se eligieron los más representativos y cuya interpretación paleoambiental sea más clara, evitando la redundancia. Del primer grupo de variables altamente correlacionadas (Pb, Al y Ti) se eligió al Ti por ser un elemento terrígeno indicador de aportes detríticos relacionados con escorrentías y erosión (Roy et al. 2012, Rothwell y Croudace 2015). Del segundo grupo de variables (Ca, Mg y Ca/Ti+Al+Fe) dado que el cociente Ca/Ti+Al+Fe tiene el mismo

patrón de variabilidad con respecto al Ca lo que indica que este último elemento está asociado principalmente con el depósito de carbonatos autigénicos (Davies et al. 2015), por lo que se usa directamente el Ca. Del segundo grupo de variables con alta correlación (Sr, Fe, Mn y Mn/Fe) se observa que el Fe y el Mn no son covariables con el Ti, indicando que en este lago las variaciones de las condiciones redox fueron importantes, favoreciendo la removilización de estos elementos, por ello se seleccionó la relación Mn/Fe como un indicador de las condiciones redox en el fondo del lago, ya que como se mencionó anteriormente los valores bajos de este cociente indican condiciones anóxicas de depósito (Naeher et al. 2013; Davies et al. 2015).

Del tercer grupo (Sr/Ca, As, Si, K y P) se seleccionó el P por ser un nutriente de suma importancia (Cohen 2003, Davies et al. 2015) y el Sr/Ca ya que es un buen indicador de productividad y de concentración iónica del agua (Zhang et al. 2010; Kylander et al. 2013). Con base en las variaciones observadas de los elementos seleccionados y a los puntajes de las muestras en el CP1 se propone una zonación de tres unidades (Fig. 9), las cuales se describen a continuación:

Zona I (80-71 cm; de 1880 a 1903): Los valores de Ti, P y Sr/Ca se encuentran por debajo de la media; mientras que los valores de Ca y Mn/Fe están por arriba del valor promedio.

Zona II (70-11 cm; de 1905 a 2007): Esta zona es la más amplia del registro la señal de Ti y P aumenta con valores por arriba del promedio. De manera inversa los valores de Ca decrecen y se mantienen por debajo de la media. Los valores de Mn/Fe son muy fluctuantes; sin embargo, hay tres momentos entre 1949-1954, 1955-1994 y 1999-2002 en los que se observan los valores más altos del registro. De manera similar, los valores de Sr/Ca están por debajo del valor promedio a excepción de un máximo entre 1973 a 1981. Además, en esta zona se identificó un valor máximo de la tasa de acumulación másica durante 1998.

Zona III (10-0 cm; de 2008 a 2019): Nuevamente la señal del Ti y P decrece con valores por debajo de la media y de manera opuesta, los valores de Ca y Mn/Fe se incrementan por encima del valor promedio. La señal de Sr/Ca se mantiene baja con valores muy por debajo del promedio.

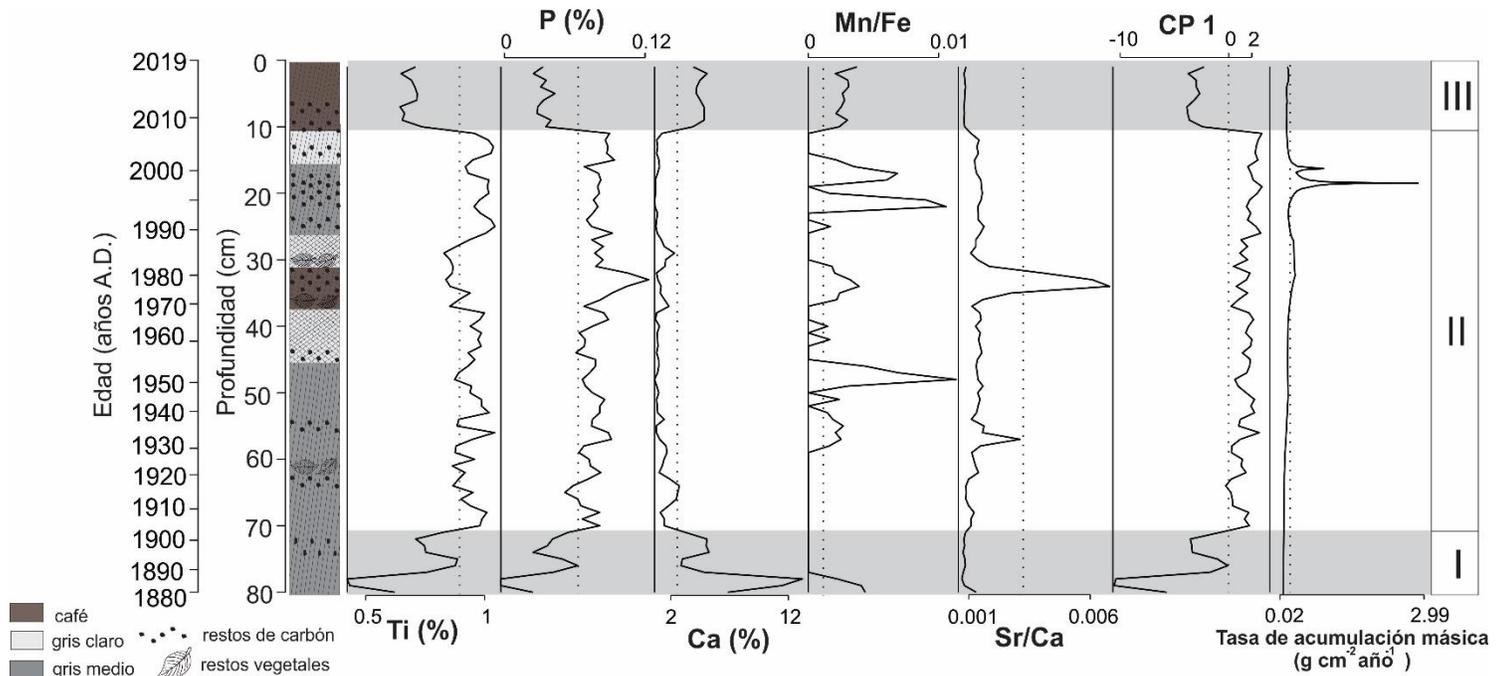


Figura 9.- Estratigrafía y análisis multielemental FRX del registro sedimentario del lago Montebello. Las líneas verticales punteadas indican la media de cada elemento [Ti 0.88, P 0.07, Ca 3.02, Mn/Fe 0.002, Sr/Ca 0.003 y Tasa de acumulación másica 0.30].

6.3.2 Bosque Azul

El núcleo sedimentario BAZul19-GII se conforma por sedimentos finos (limos y arcillas) con secciones en las que hubo un elevado contenido de conchas de moluscos (Fig. 11). La variación en la coloración de estos fue de café oscuro en la parte superficial, hacia tonos grises en la base del núcleo a excepción de la zona de 70 a 74 cm que se caracterizó por ser nuevamente de color café oscuro.

Dentro de los elementos identificados en el registro geoquímico el Ca fue el que tuvo las concentraciones promedio más elevadas (\bar{X} =21.3%), seguido del Si (\bar{X} =7.7%), Al (\bar{X} =3.9%) y Fe (\bar{X} =2.6%) (Tabla 6).

Tabla 6.- Estadística descriptiva de las variables geoquímicas del registro sedimentario del lago Bosque Azul.

Variable	Media (\bar{X})	Desviación estándar (S)	Valor máx.	Valor mín.
Ca (%)	21.3	8.9	34.1	3.1
Si (%)	7.7	2.7	13.8	0.5
Al (%)	3.9	1.2	6.8	0.1
Fe (%)	2.6	1.1	5.0	1.4
Ti (%)	0.2	0.1	0.4	0.02
P (%)	0.01	0.02	0.1	0.0
Mn (ppm)	398.5	144.6	783.9	204.9
As (ppm)	4.5	3.3	12.3	0.0
Mn/Fe	0.02	0.01	0.05	0.007
Sr/Ca	0.002	0.0005	0.003	0.0007

El análisis de componentes principales (ACP) explica el 75% de la variabilidad de los datos geoquímicos en los dos primeros componentes (Fig. 10). El CP1 captura el 61% de la variación total. Los elementos Ca, Sr y Ca/Ti+Al+Fe correlacionan positivamente con el CP1 mientras que el Ti, Al, Fe, Si, S, K, P, Pb, As y Si/Ti correlacionan negativamente con este componente. El CP2 explica el 14% de la variabilidad total. El cociente Sr/Ca correlaciona positivamente en el CP2 y el Mn y Mn/Fe correlacionan negativamente en el CP2 (Fig. 10).

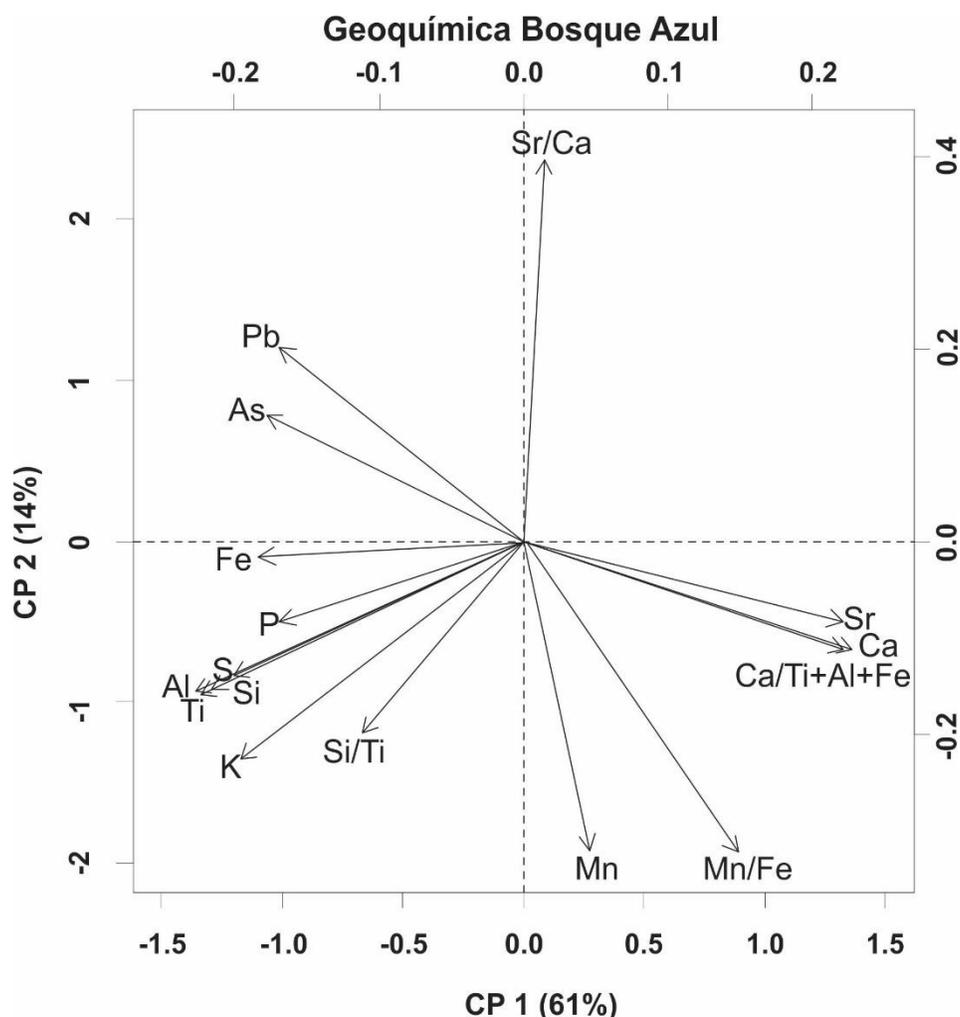


Figura 10.- Grafica de correlación del análisis de componentes principales del registro geoquímico del lago Bosque Azul. CP: Componente principal, Estroncio (Sr), Calcio (Ca), Plomo (Pb), Arsénico (As), Hierro (Fe), Manganeseo (Mn), Titanio (Ti), Aluminio (Al), Fósforo (P), Potasio (K), Sílice (Si) y Azufre (S).

Con base en los resultados del ACP se pueden identificar grupos de variables con un comportamiento similar y entre ellos se seleccionaron los más representativos y cuya interpretación paleoambiental sea más clara, evitando la redundancia. Del primer grupo de variables altamente correlacionadas (Ti, Al, Si y S) se seleccionó al elemento terrígeno Ti ya que es indicador de aportes detríticos relacionados a procesos de erosión y escorrentía superficial de la cuenca (Roy et al. 2012; Rothwell y Croudace 2015). Otro elemento seleccionado fue el P que debido a que es un indicador vinculado con la carga de nutrientes (fosfato) y la eutrofización de los

cuerpos de agua (Cohen 2003; Caballero et al. 2019). Del segundo grupo de variables (Ca, Sr y Ca/Ti+Al+Fe), se selecciona el Ca, dado que la relación Ca/Ti+Al+Fe tiene el mismo patrón de variabilidad al Ca, esto demuestra que este elemento se asocia principalmente con el depósito de carbonatos autigénicos (Davies et al. 2015). El tercer conjunto de variables altamente correlacionadas incluye al Mn y Mn/Fe, entre los que se seleccionó la relación Mn/Fe como indicador de cambios en las condiciones redox, los valores altos indican mayor oxigenación en el fondo del lago (condiciones más óxicas) (Naeher et al. 2013; Davies et al. 2015). El cociente Sr/Ca muestra un patrón independiente y resulta un buen indicador de la concentración iónica del agua, ya que el Sr se incorpora en los carbonatos a medida que su concentración en el agua aumenta (Zhang et al. 2010) y también ha sido utilizado como indicador de productividad, a mayor valor del cociente, mayor productividad (Kylander et al. 2013). De acuerdo a las variaciones observadas de los elementos seleccionados y de los puntajes de las muestras en el CP1 se propone una zonación de cinco unidades (Fig. 11), las cuales se describen a continuación:

Zona I (82-66 cm, de 1838 a 1870): En esta zona podemos observar que los valores del Ti casi siempre se encuentran por arriba de la media, y tiene un comportamiento opuesto al Ca, Mn/Fe y Sr/Ca. Sin embargo, hay dos momentos entre 1844 a 1848 y 1864 a 1866 en los que los valores de Ti disminuyen y aumenta el Ca, Mn/Fe y Sr/Ca.

Zona II (65-39 cm; de 1872 a 1924): Los valores de Ti se mantienen por debajo del valor promedio y los valores del CP1 son positivos. De manera inversa la señal de Ca tiene valores por arriba del promedio y el Mn/Fe y Sr/Ca también incrementan, pero se mantienen con valores por debajo del promedio.

Zona III (38-26 cm; de 1926 a 1951): Los valores del Ti están por arriba de la media, y coinciden con valores altos de P y Sr/Ca. Los valores del CP1, Ca y Mn/Fe son bajos.

Zona IV (25-12 cm; de 1952 a 2001): Nuevamente la señal del Ti y Sr/Ca se encuentra por debajo de la media. Los valores de Ca se encuentran por arriba de la media y los valores de Mn/Fe son los más altos del registro. La tasa de sedimentación másica alcanzó un pico máximo en el año 1998.

Zona V (11-0 cm; de 2004 a 2019): Hay una reducción gradual del Ca y un incremento del Ti en la parte superficial de la secuencia (2018-2019). Los valores de Mn/Fe y de Sr/Ca se encuentran por debajo de la media en esta zona.

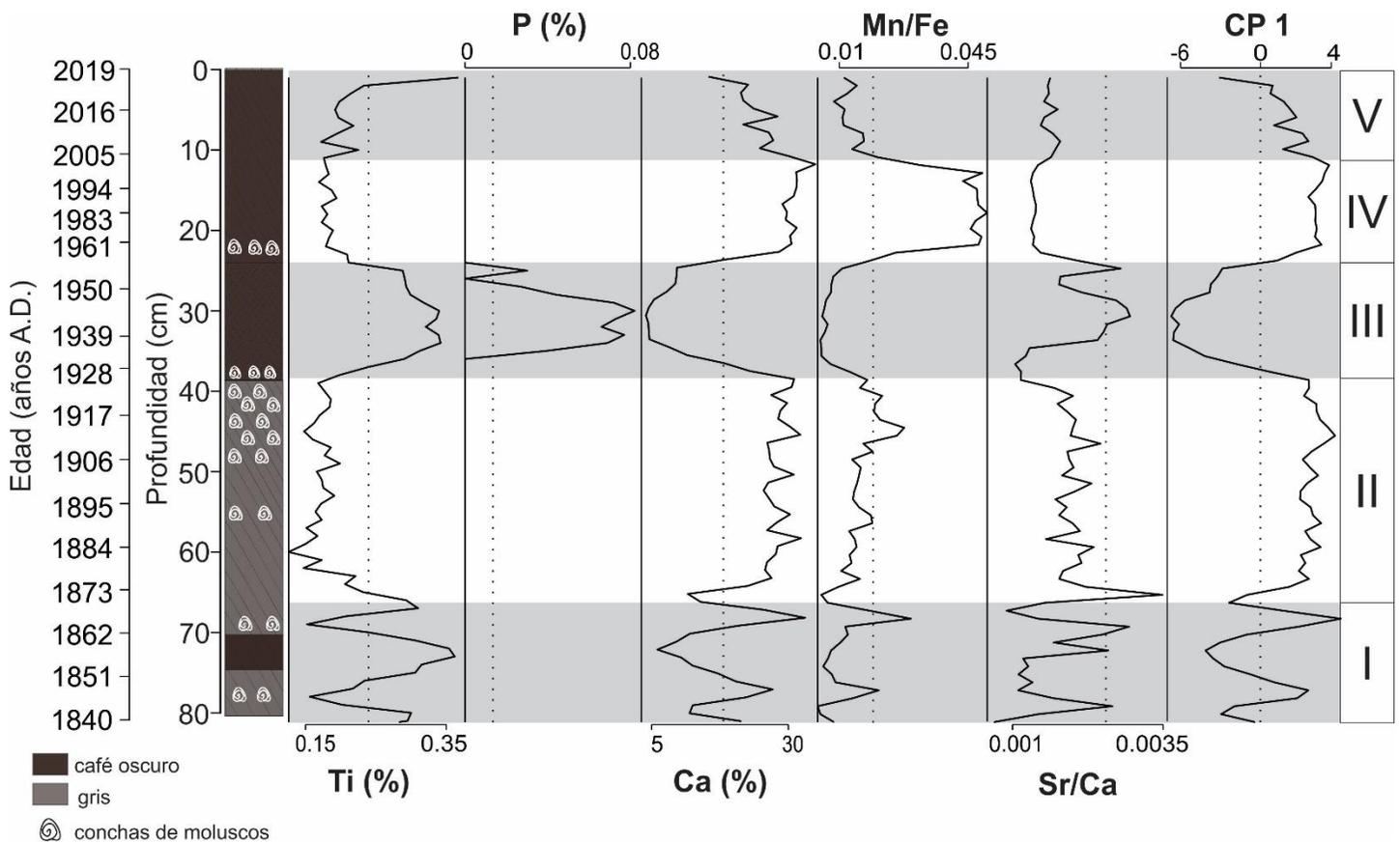


Figura 11.- Estratigrafía y análisis multielemental FRX del registro sedimentario del lago Bosque Azul. Las líneas verticales punteadas indican la media de cada variable geoquímica [Ti 0.22, P 0.01, Ca 21.31, Mn/Fe 0.018 y Sr/Ca 0.0018].

6.4 Ensamblajes de indicadores biológicos

En esta sección se presentan los resultados de los análisis de indicadores biológicos de cada una de las secuencias, lo que incluye los listados taxonómicos y de abundancia (Tablas 7, 8, 9, 10, 11 y 12), las gráficas de abundancias de los organismos (Figs.13, 17, 21, 23, 25, 28, 30 y 33) y los DCA realizados por cada grupo y por cada lago (Figs.14, 18, 22, 24, 26, 29, 31 y 34). Cabe resaltar que, por un principio de parsimonia, la zonación de cada núcleo se definió con base en la zonación geoquímica y las subzonas se definieron de forma que ajustaran de la mejor manera posible a la variabilidad observada en todos los grupos biológicos analizados. La descripción de las propiedades estadísticas de los DCAs se presenta en la Tabla 13.

6.4.1 Montebello

A lo largo de la secuencia sedimentaria de Montebello se identificaron un total de 28 taxones de indicadores biológicos, de los cuales 12 pertenecen al grupo de amebas testadas, 6 de cladóceros y 10 de quironómidos (Tabla 7).

Amebas testadas

Se identificaron un total de 12 taxones de amebas testadas en el núcleo Montebello19-GII, distribuidos en 4 géneros e identificados 5 hasta el nivel de especie y 7 a variedad (Tabla 8, Fig. 12), con una riqueza promedio de 4 taxones por muestra, incluyendo a dos taxones que no estuvieron presentes en el registro de Bosque Azul (*Centropyxis constricta* var. "constricta" y *Diffflugia urceolata* var. "urceolata") (Tabla 8). Los dos taxones más abundantes fueron *C. aculeata* var. "aculeata" (66% de abundancia relativa promedio) y *C. aculeata* var. "discooides" (23%). También fueron importantes, llegando a tener >20% de los conteos en algunas muestras, las especies *C. constricta* var. "constricta", *D. bidens*, *Arcella discooides* y *D. oblonga* var. "oblonga" (Fig. 13).

En el diagrama del DCA (Fig. 14) se observa que, entre los taxones principales, en valores positivos del eje 1 y negativos del eje 2 se encuentra *C. aculeata* var. "discooides", la cual domina en las muestras de la zona I (1880-1903).

Esta especie se asocia con condiciones oligotróficas de bajo contenido de nutrientes (Patterson et al. 2012; Kornecki y Katz 2020). En los valores negativos del eje 1 y positivos del eje 2 se ordenaron *C. aculeata* var. “aculeata” y *C. constricta* var. “constricta”, especies que son dominantes en las muestras de la zona II de la secuencia. *C. aculeata* var. “aculeata” es una especie tolerante a niveles tróficos elevados y concentraciones relativamente bajas de oxígeno (Roe et al. 2010; Burdíkóv et al. 2012; Sigala et al. 2018; Charqueno-Celis et al. 2019). Dentro de esta zona, la subzona IIa (1905 – 1957) se identifica como una transicin en la que gradualmente aumenta la abundancia de *C. aculeata* var. “aculeata” llegando a sus mximos valores en la zona IIb (1958 – 2007), mientras que *C. constricta* var. “constricta” presenta un mximo de abundancia (36%) durante 1964 a 1968. En los segmentos positivos de los ejes 1 y 2, en valores bajos, se ubica *A. discoides*, una especie distribuida a lo largo de casi toda la secuencia (valores mnimos en la zona IIb), y que es una especie comn en ambientes poco productivos (McCarthy et al. 1995; Roe et al. 2010; Caffau et al. 2015). Por otro lado, en los valores ms altos de ambos ejes se encuentra *D. bidens*, asociada con otros taxones principalmente del gnero *Diffugia* (*D. protaeiformis* var. “amphoralis”, *D. oblonga* var. “oblonga”, *D. urceolata* var. “urceolata”, *D. glans* var. “glans”), una asociacin que es caracterstica de la zona III (2008 – 2019) (Fig. 12). Estos taxones dentro del gnero *Diffugia* estn asociadas con ambientes enriquecidos en nutrientes (Patterson et al. 2002; Volik et al. 2016; Sigala et al. 2018). Por ltimo, cabe destacar que los puntajes del eje 1 muestran que un importante recambio de especies ocurri en 1903 a 1910, en 1935 y nuevamente en 2005 (Fig. 14).

Tabla 7.- Lista de taxones encontrados en las secuencias sedimentarias del lago Montebello y Bosque Azul que incluye la riqueza específica y concentración promedio.

Grupo	Taxón	Lago Montebello	Lago Bosque Azul
		Abundancia relativa promedio (%)	Abundancia relativa promedio (%)
Amebas testadas	<i>Centropyxis aculeata</i> var. "aculeata"	65.8	42.4
	<i>Centropyxis aculeata</i> var. "discooides"	22.8	0.2
	<i>Arcella discooides</i>	2.6	41.6
	<i>Diffflugia bidens</i>	1.3	4.9
	<i>Centropyxis constricta</i> var. "constricta"	3.6	0
	<i>Diffflugia glans</i> var. "glans"	0.4	2.9
	<i>Diffflugia oblonga</i> var. "oblonga"	1.8	2.6
	<i>Cucurbitella tricuspis</i>	0.4	2.4
	<i>Arcella vulgaris</i>	0.5	1.3
	<i>Arcella dentata</i>	0.2	1.2
	<i>Diffflugia protaeiformis</i> var. "amphoralis"	0.3	0.3
	<i>Diffflugia urceolata</i> var. "urceolata"	0.3	0
	<i>Mediolus corona</i>	0	0.3
Riqueza específica de amebas testadas total		12	11
Concentración promedio ind./cm³		455	185
Cladóceros	<i>Alona ossiani</i>	25.4	31.9
	<i>Bosmina</i> sp.	20.8	25.7
	<i>Chydorus</i> cf. <i>sphaericus</i>	20.5	23
	<i>Liederobosmina</i> sp.	21.4	17.9
	<i>Pleuroxus</i> cf. <i>denticulatus</i>	9.5	0
	<i>Leydigia</i> cf. <i>striata</i>	2.5	1.4
Riqueza específica de cladóceros total		6	5
Concentración promedio ind./cm³		2,576	3,030
Ostrácodos	<i>Heterocypris putei</i>	0	40.7
	<i>Pseudocandona</i> sp.	0	28.5
	<i>Cypridopsis vidua</i>	0	8.4
	<i>Chlamydotheca unispinosa</i>	0	6
	<i>Darwinula stevensoni</i>	0	6
	<i>Limnocythere</i>	0	4.5
	<i>Cytheridella ilosvayi</i>	0	4.1
	Especie desconocida	0	1.9
Riqueza específica de ostrácodos total		0	8
Concentración promedio ind./cm³		0	241
Quironómidos	<i>Goeldichironomus</i>	0	16.9
	<i>Procladius</i>	14.6	16.8
	<i>Chironomus anthracinus</i>	15.8	16.6
	<i>Polypedilum</i>	15	9.5
	<i>Dicrotendipes</i>	14.9	10.5
	<i>Labrundinia</i>	14.7	7.9
	<i>Cladopelma</i>	7.5	11.4
	<i>Endotribelos</i>	10.4	0
	Tanytarsini morphotipo 1	3.5	6.7
	Tanytarsini morphotipo 2	2.6	3.9
	<i>Paratanytarsus</i>	1	0
Riqueza específica de quironómidos total		10	9
Concentración promedio ind./cm³		69	38
Moluscos	<i>Aroapyrgus</i> sp.	0	58.6
	<i>Pyrgophorus</i> sp.	0	14.3
	<i>Planorbella trivolvis</i>	0	9
	<i>Helisoma</i> sp.	0	7.6
	<i>Physa acuta</i>	0	5.7
	<i>Nephronaias</i> sp.	0	3.7
	<i>Pisidium casertanum</i>	0	1.1
Riqueza específica de moluscos total		0	7
Concentración promedio ind./cm³		0	12
Taxones en total		28	40

Tabla 8. Lista taxonómica de los taxones de amebas testadas recolectadas de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Bosque Azul y Montebello (clasificación tomada de Adl et al. 2012).

Amoebozoa Lühe, 1913

Tubulinea Smimov et al., 2005

Arcellinida Kent, 1880

Arcellina Haeckel, 1894

Arcella dentata Ehrenberg, 1830

Arcella discoides Ehrenberg, 1843

Arcella vulgaris Ehrenberg, 1830

Diffflugina Meisterfeld, 2002

Diffflugia bidens Penard, 1902

Mediolus corona (Wallich, 1986)

Diffflugia glans Penard, 1902 var. “glans”

Diffflugia oblonga Ehrenberg, 1832 var. “oblonga”

Diffflugia protaeiformis Lamarck, 1816 var. “amphoralis”

Diffflugia urceolata Carter, 1864 var. “urceolata”

Centropyxis aculeata Ehrenberg, 1832 var. “aculeata”

Centropyxis aculeata Ehrenberg, 1832 var. “discoides”

Centropyxis constricta Ehrenberg, 1843 var. “constricta”

Cucurbitella tricuspis Carter, 1856

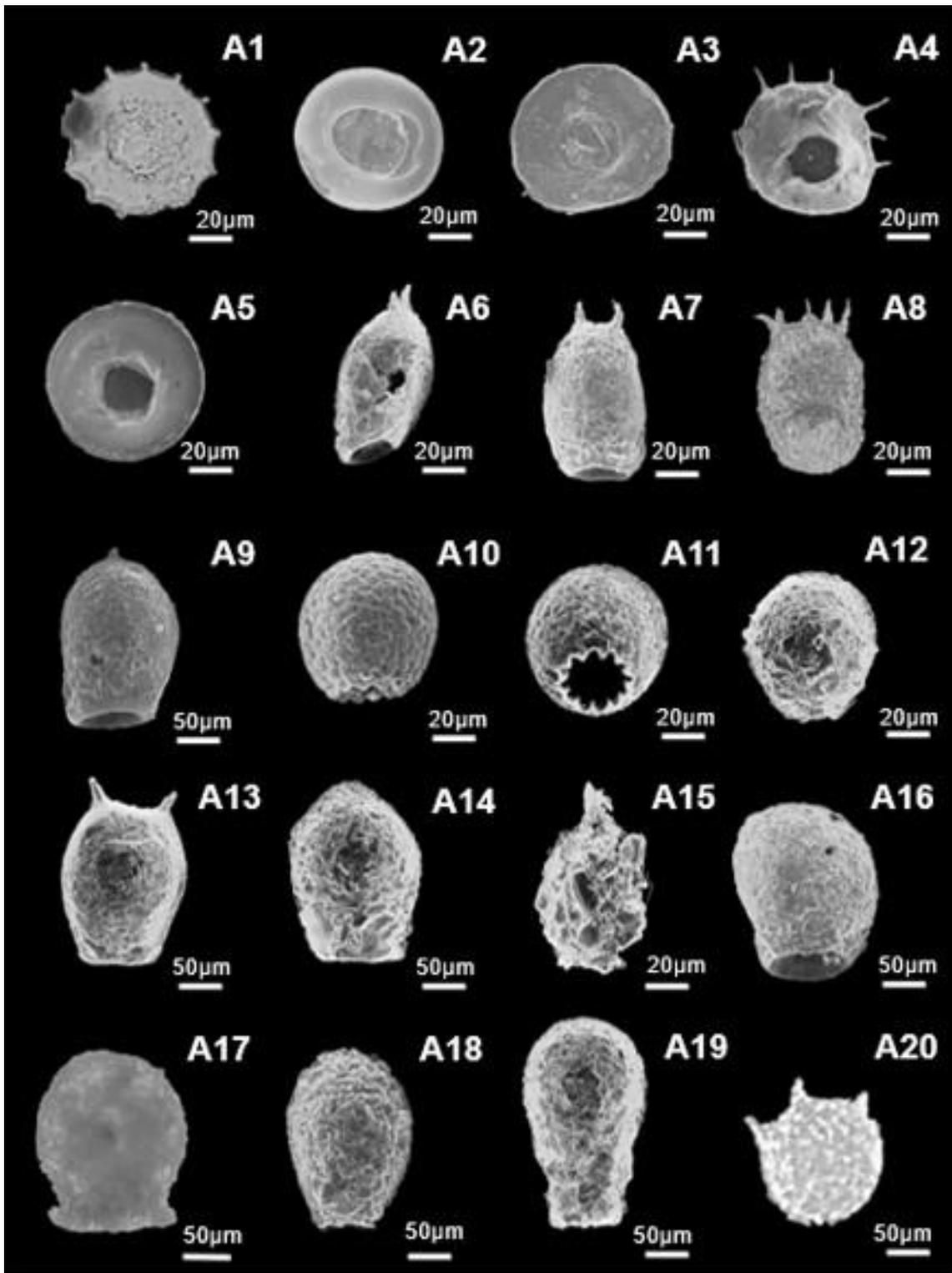


Figura 12.- Lámina de taxones de amebas testadas de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul. Código de especies: **A1)** *Arcella dentata*; **A2)** *Arcella discoides*; **A3)** *Arcella vulgaris*; **A4)** *Centropyxis aculeata* var. "aculeata"; **A5)** *Centropyxis aculeata* var. "discoides"; **A6-A8)** *Centropyxis constricta* var. "constricta"; **A9, A13, A16)** *Diffflugia bidens*; **A10-A11)** *Cucurbitella tricuspis*; **A12, A14, A18)** *Diffflugia glans* var. "glans"; **A15)** *Diffflugia protaeiformis* var. "amphoralis"; **A17)** *Diffflugia urceolata* var. "urceolata"; **A19)** *Diffflugia oblonga* var. "oblonga" y **A20)** *Mediolus corona*.

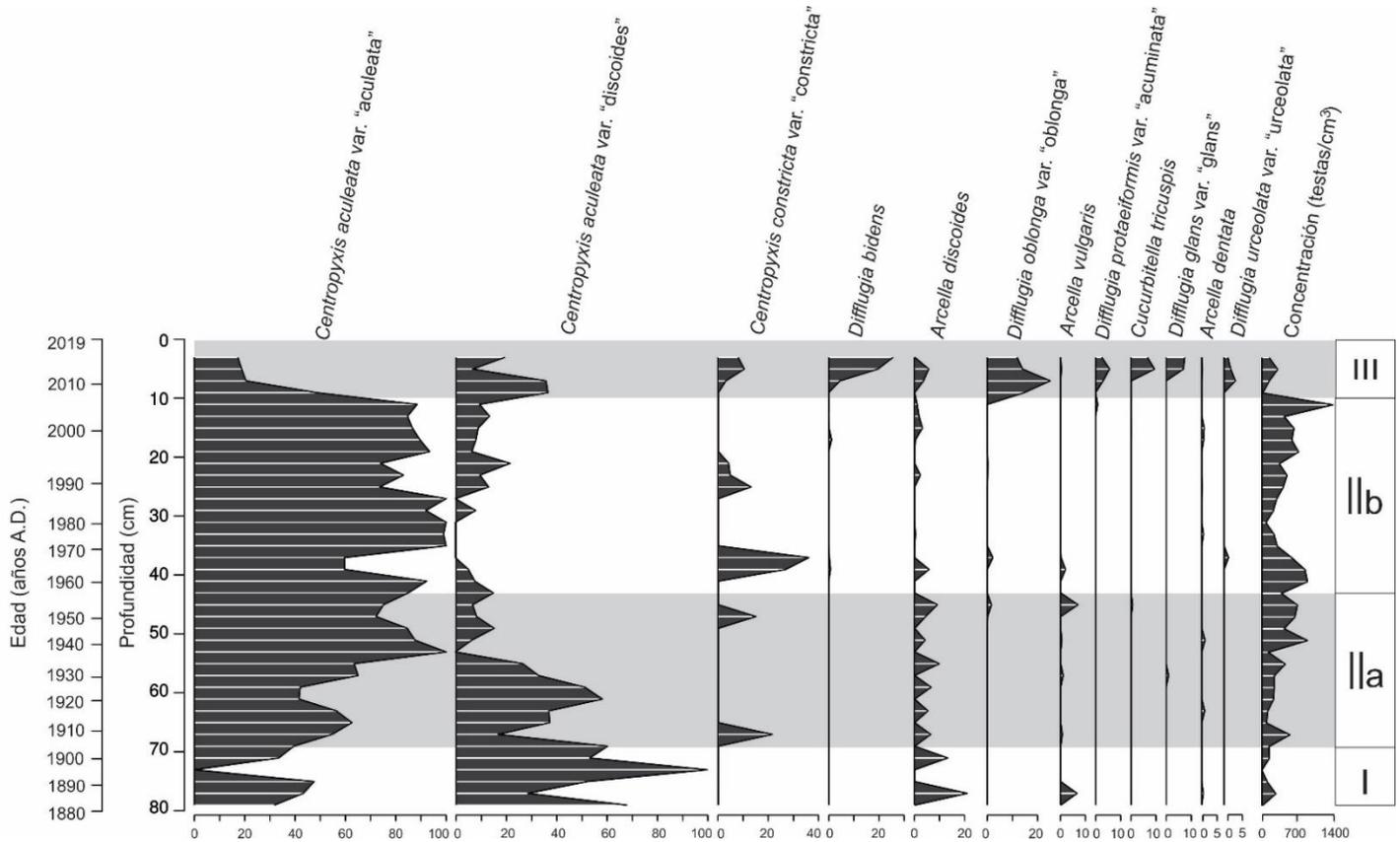


Figura 13.- Abundancias relativas (%) de taxones de amebas testadas y concentración (testas/cm³) en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

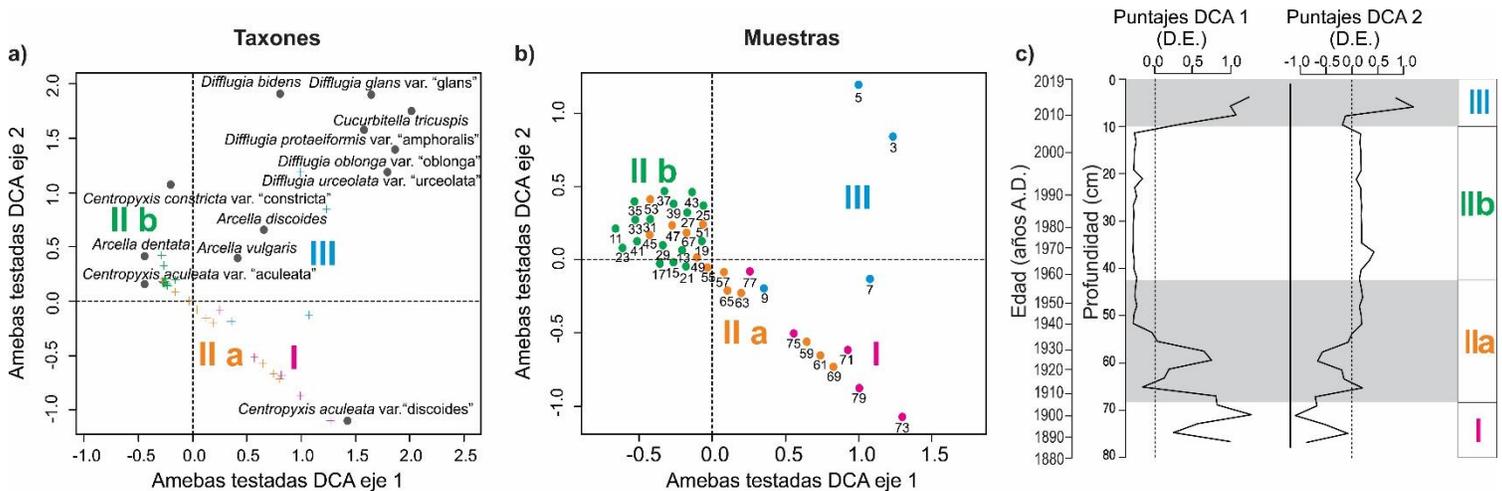


Figura 14.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de amebas testadas en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~140 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

Cladóceros

Se identificaron un total de 6 taxones de cladóceros pertenecientes a 2 familias y 6 géneros (Tabla 9, Fig. 15 y 16), de los cuales uno (*Picripleuroxus* cf. *denticulatus*) solo se registró en este lago. Dos de estos taxones (*Bosmina* sp. y *Liederbosmina* sp.) son planctónicos (ambos de la familia Bosminidae) y 4 son litoral-bentónicos (*Alona ossiani*, *Leydigia* cf. *striata*, *Chydorus* cf. *sphaericus* y *P.* cf. *denticulatus*). Cinco de las especies estuvieron presentes a lo largo de todo el núcleo en abundancias relativas promedio relativamente altas ($\geq 20\%$) y solo una *L.* cf. *striata* tuvo abundancias más bajas ($< 10\%$) y una distribución restringida a la parte superior de la secuencia (zonas IIb y III). La zona II fue la que presentó las concentraciones de organismos más elevadas (Fig. 17).

En el diagrama del DCA (Fig. 18), *A. ossiani* y *Liederbosmina* sp. se ubican en el cuadrante definido por valores negativos del eje 1 y del eje 2, en muestras que corresponden principalmente a la zona I (1880-1903). Estas especies son comunes en cuerpos de agua clara, oligotróficos con presencia de macrófitas (Duigan 1992; Lotter et al. 1998; Amsink et al. 2003, Wojewódka et al. 2016; Franco-Gaviria et al. 2020). Con los valores positivos más altos en el eje 2 se ubican *P.* cf. *denticulatus* y *C.* cf. *sphaericus*, en muestras que corresponden con la zona IIa (1905 – 1957). *C.* cf. *sphaericus* es la especie más generalista de la familia Chydoridae, ya que se distribuye en un amplio rango de condiciones ambientales (Korhola y Rautio, 2001; Zawisza y Szeroczyńska, 2011; Wojewódka et al. 2016). En los valores positivos más elevados en el eje 1 agrupan *Bosmina* sp. y *L.* cf. *striata*, en muestras que corresponden con la zona IIb (1958 – 2007). Ambas especies se relacionan con enriquecimiento de nutrientes y aguas poco transparentes (Ravera 1978; Kerfoot 1995; Kamenik et al. 2007; Beaver et al. 2018; Cheng et al. 2020; Olivares-Casillas et al. 2021 Milan et al. 2017). Las muestras de la zona III (2008 – 2019) se agrupan hacia el centro del diagrama, mostrando un conjunto en el que están presentes las cinco especies principales del registro en abundancias similares. Finalmente, de acuerdo a los puntajes del eje 1 se puede observar que el recambio de especies más importante del grupo ocurrió en 1957 y nuevamente en 2005 (Fig. 18).

Tabla 9. Lista taxonómica de las especies de cladóceros recolectadas de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Bosque Azul y Montebello (clasificación tomada de Kotov et al. 2013 y Wojewódka et al. 2020).

Subphylum Crustacea Brünnich, 1772

Clase Branchiopoda Latreille, 1817

Orden Anomopoda Sars, 1865

Familia Bosminidae Baird, 1845

Subgénero *Bosmina* Baird, 1845 *sensu* Sars, 1865

Bosmina sp.

Subgénero *Liederbosmina* Brtek, 1997

Liederbosmina sp.

Familia Chydoridae Stebbing, 1902

Subfamilia Aloninae Dybowski y Grochowski, 1894

Género *Alona* Baird, 1843 *sensu lato*

Alona ossiani Sinev, 1998

Género *Leydigia* Kurz, 1875

Leydigia cf. *striata* Birabén, 1939

Subfamilia Chydorinae Dybowski y Grochowski, 1894

Género *Chydorus* Leach, 1816

Chydorus cf. *sphaericus* Müller, 1776

Género *Picripleuroxus* Frey, 1993

Picripleuroxus denticulatus Birge, 1879

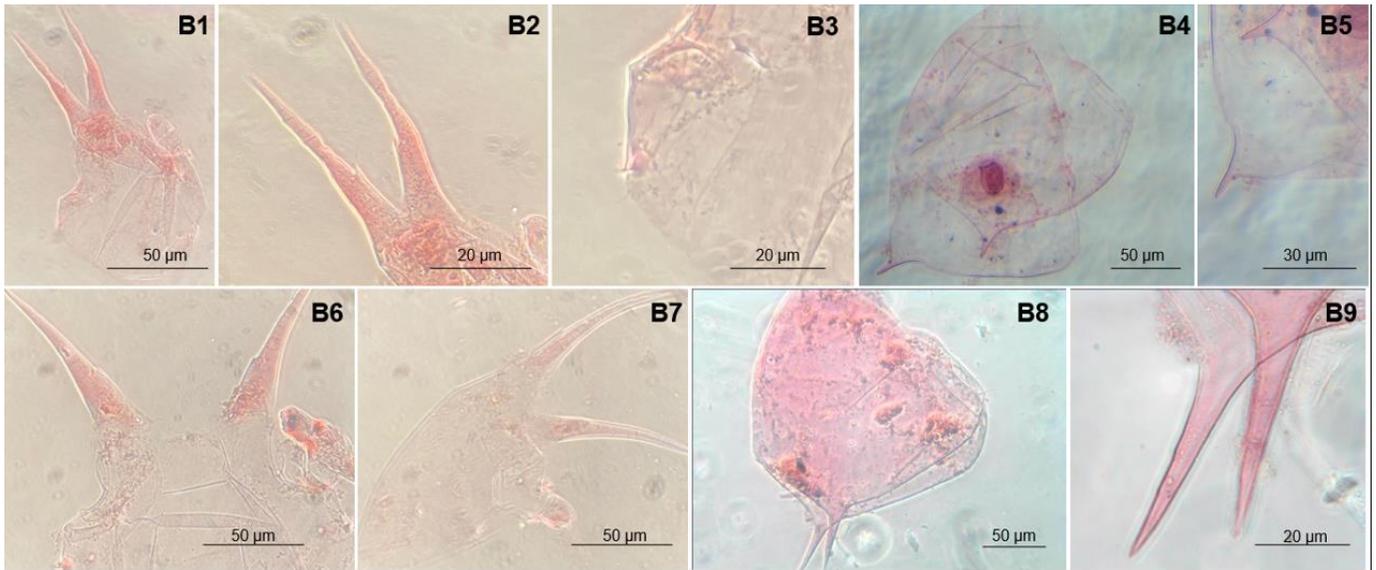


Figura 15.- Lámina de taxones de cladóceros de la familia Bosminidae de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul. Código de especies: **B1-B5)** *Bosmina* sp, B1 escudo cefálico, B2 acercamiento a las anténulas, B3 acercamiento a los poros laterales, B4 caparazón y B5 acercamiento al mucro. **B6-B9)** *Liederbosmina* sp, B6 escudo cefálico vista dorsal, B7 escudo cefálico vista lateral, B8 caparazón y B9 acercamiento al mucro.

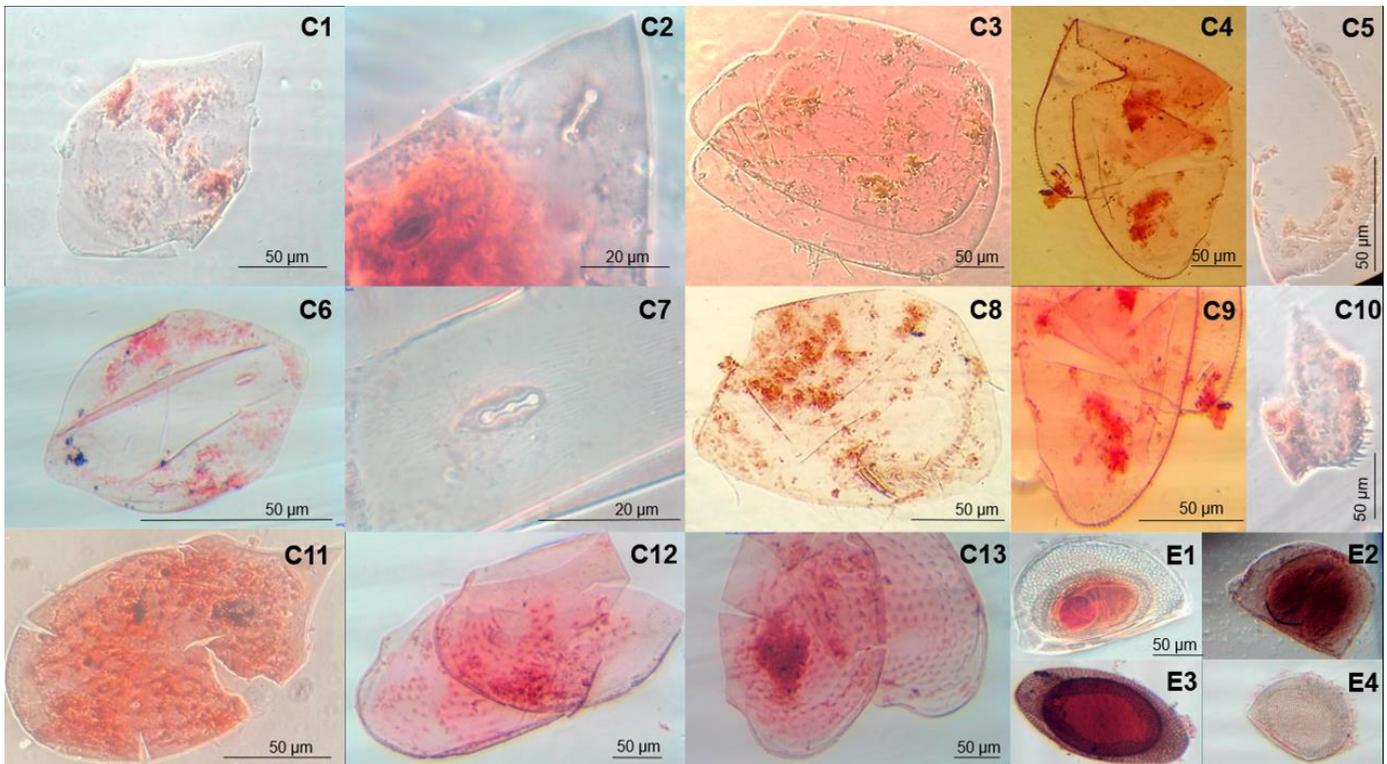


Figura 16.- Lámina de taxones de cladóceros de la familia Chydoridae de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul. Código de especies: **C1-C3, C10)** *Alona ossiani*, C1 escudo cefálico, C2 poros principales, C3 caparazón y C10 postabdomen; **C4, C9)** *Picripleuroxus denticulatus*, C4 caparazón y C5 acercamiento al margen del caparazón; **C5-C8)** *Leydigia* cf. *striata*, C5 postabdomen, C6 escudo cefálico, C7 poros principales y C8 caparazón; **C11-C13)** *Chydorus* cf. *sphaericus*, C11 escudo cefálico y C12-C13 caparazón; **E1-E4)** Diversidad de epias recuperadas.

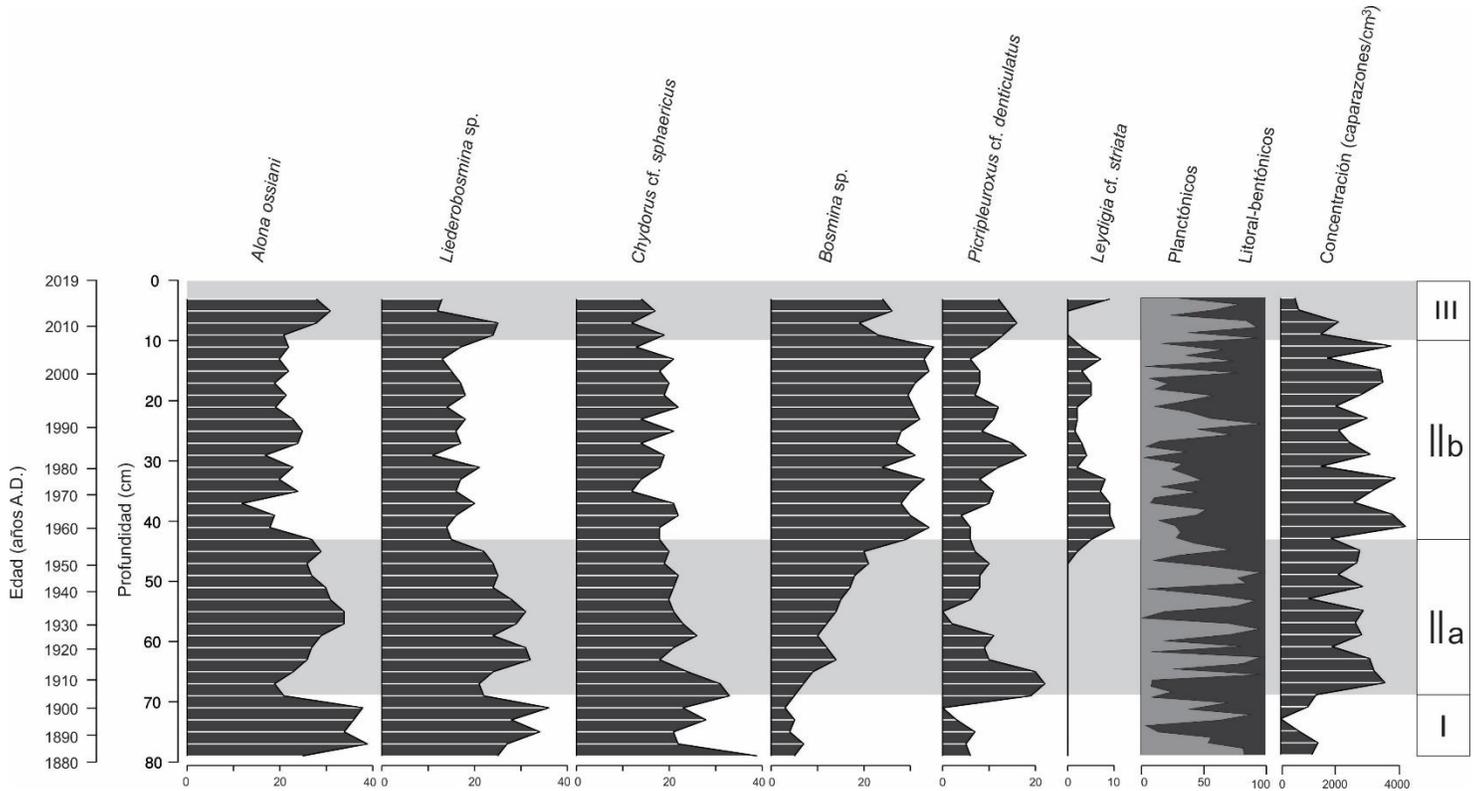


Figura 17.- Abundancias relativas (%) de especies de cladóceros y concentración (caparazones/cm³) en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

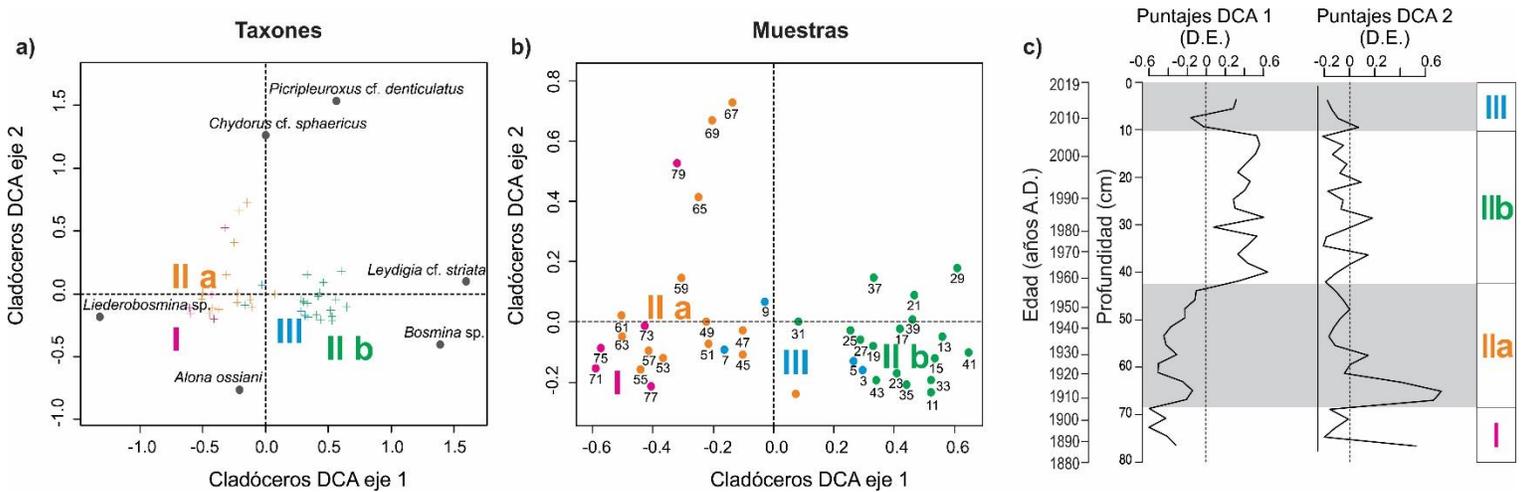


Figura 18.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de cladóceros en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~140 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

Quironómidos

Se identificaron un total de 10 taxones de quironómidos (2 subfamilias y 8 géneros) en el núcleo Montebello19-GII (Tabla 10, Fig. 19 y 20), de los cuales dos (*Endotribelos* y *Paratanytarsus*) solo se registraron en este lago. Los taxones que alcanzaron las abundancias más elevadas en las muestras (>20% en alguna muestra) fueron *Chironomus anthracinus*, *Polypedilum*, *Dicrotendipes*, *Labrundinia* y *Procladius* (Fig. 21).

En el DCA realizado (Fig. 22), en valores negativos del eje 1 y valores cercanos a cero en el eje 2 se ubica *Dicrotendipes* que caracteriza las muestras de la zona I (1880-1903). Esta especie se considera indicadora de condiciones de baja productividad con presencia de macrofitas (Hofmann 1984; Palmer et al. 2002; Medeiros y Quinlan 2011; Wu et al. 2016). Hacia los valores negativos del eje 1 y del eje 2 se ubican *Paratanytarsus*, Tanytarsini morfotipo 2, Tanytarsini morfotipo 1 y *Procladius*, un conjunto característico de la zona IIa (1905 – 1957). *Procladius* es un taxón más bien generalista en cuanto a condiciones tróficas (Engels y Cwynar 2011). En los valores positivos del eje 1 se ubican *Labrundinia*, *Polypedilum* y *C. anthracinus*, especies que caracterizan las muestras de la zona IIb (1958 – 2007). Estos taxones son típicos de lagos mesotróficos o eutróficos (Svensson y Leonardson 1996; Massaferró y Brooks 2002; Verschuren y Eggermont, 2006; Massaferró et al. 2009; Chang et al. 2018) y las larvas de *C. anthracinus* y *Polypedilum* contienen hemoglobina lo que les permite sobrevivir en condiciones de concentraciones de oxígeno bajas (Jonasson 1965; Cranston 2004; Hamerlik et al. 2018). Finalmente, en los valores más positivos del eje 2 se ubican *Endotribelos* y *Cladopelma* que son géneros distintivos de las muestras de la zona III (2008-2019). Estos dos últimos géneros son reconocidos como indicadores de condiciones oligotróficas (Jennings 2014) y en el caso de las larvas de *Endotribelos* se encuentran asociadas a macrófitas acuáticas (Williams et al. 2019). Por último, en los puntajes del eje 1 del DCA se muestra que un importante recambio de especies ocurrió en 1960 y nuevamente en 2005 (Fig. 22).

Tabla 10. Lista taxonómica de los taxones de quironómidos recolectados de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Bosque Azul y Montebello (clasificación tomada de Epler 2001, Pérez et al. 2010 y Pérez et al. 2013).

Subphylum Hexapoda Latreille, 1825

Clase Insecta Linnaeus, 1758

Orden Diptera Linnaeus, 1758

Subfamilia Chironominae Macquart, 1838

Tribu Chironomini Macquart, 1838

Género *Goeldichironomus* Fittkau, 1965

Género *Chironomus* Meigen, 1803

Chironomus anthracinus Zetterstedt, 1860

Género *Cladopelma* Kieffer, 1921

Género *Dicrotendipes* Kieffer, 1913

Género *Polypedilum* Kieffer, 1912

Tribu Tanytarsini Goetghebuer, 1937

Tanytarsini morphotipo 1

Tanytarsini morphotipo 2

Subfamilia Tanypodinae Kieffer, 1906

Género *Labrundinia* Fittkau, 1962

Género *Procladius* Skuse, 1889

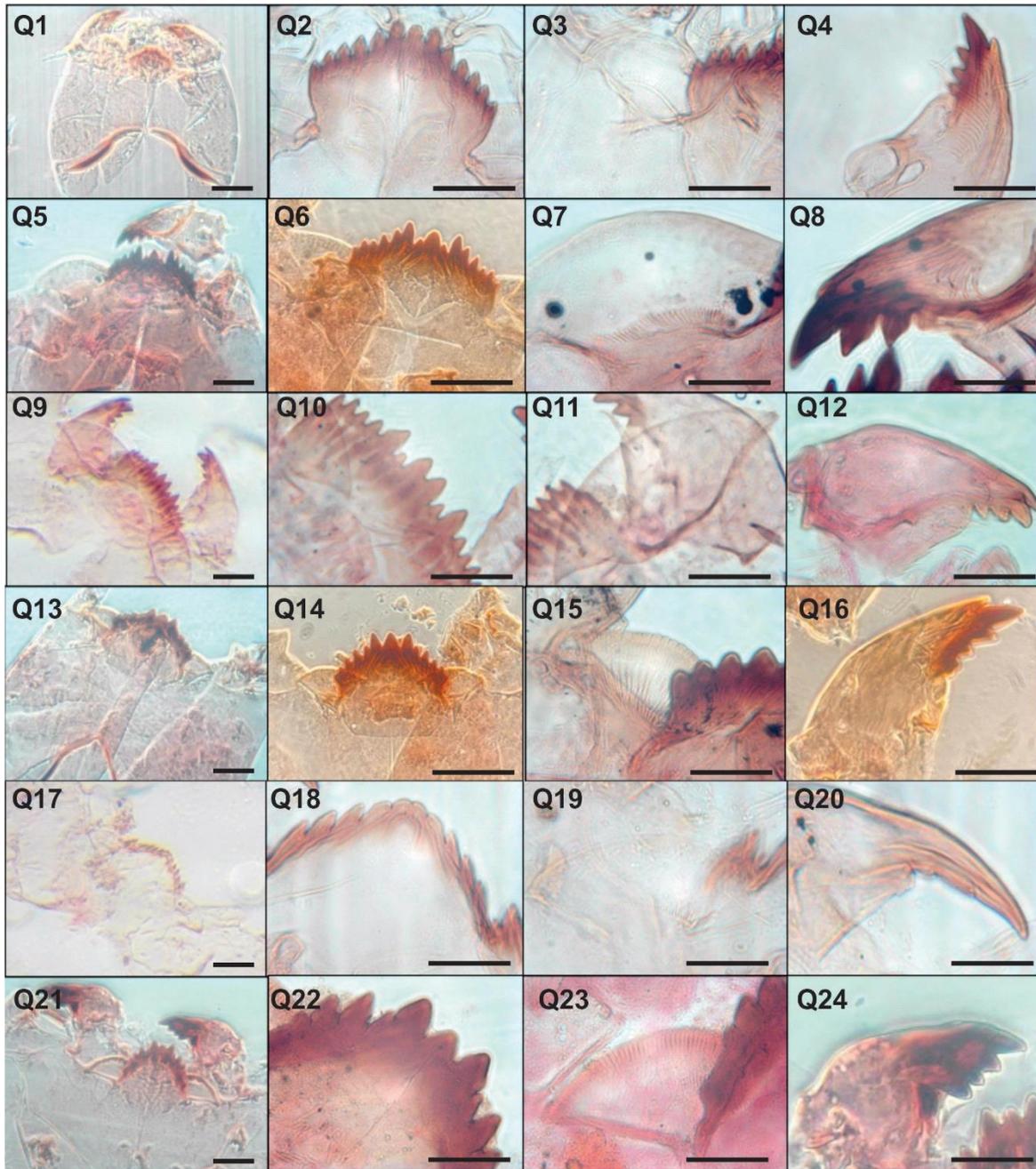


Figura 19.- Lámina de taxones de quironómidos de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul. Código de especies: Tribu:Chironomini **Q1-Q4)** *Goeldichironomus*, Q1 cápsula cefálica (escala 50µm), Q2 mentum, Q3 placa ventromental y Q4 mandíbula (escala 100µm); **Q5-Q8)** *Chironomus anthracinus*, Q5 cápsula cefálica (escala 50µm), Q6 mentum, Q7 placa ventromental y Q8 mandíbula (escala 100µm); **Q9-Q12)** *Polypedilum*, Q9 cápsula cefálica (escala 50µm), Q10 mentum, Q11 placa ventromental y Q12 mandíbula (escala 100µm); **Q13-Q16)** *Dicrotendipes*, Q13 cápsula cefálica (escala 50µm), Q14 mentum, Q15 placa ventromental y Q16 mandíbula (escala 100µm); **Q17-Q20)** *Cladopelma*, Q17 cápsula cefálica (escala 50µm), Q18 mentum, Q19 placa ventromental y Q20 mandíbula (escala 100µm); **Q21-Q24)** *Endotribelos*, Q21 cápsula cefálica (escala 50µm), Q22 mentum, Q23 placa ventromental y Q24 mandíbula (escala 100µm);

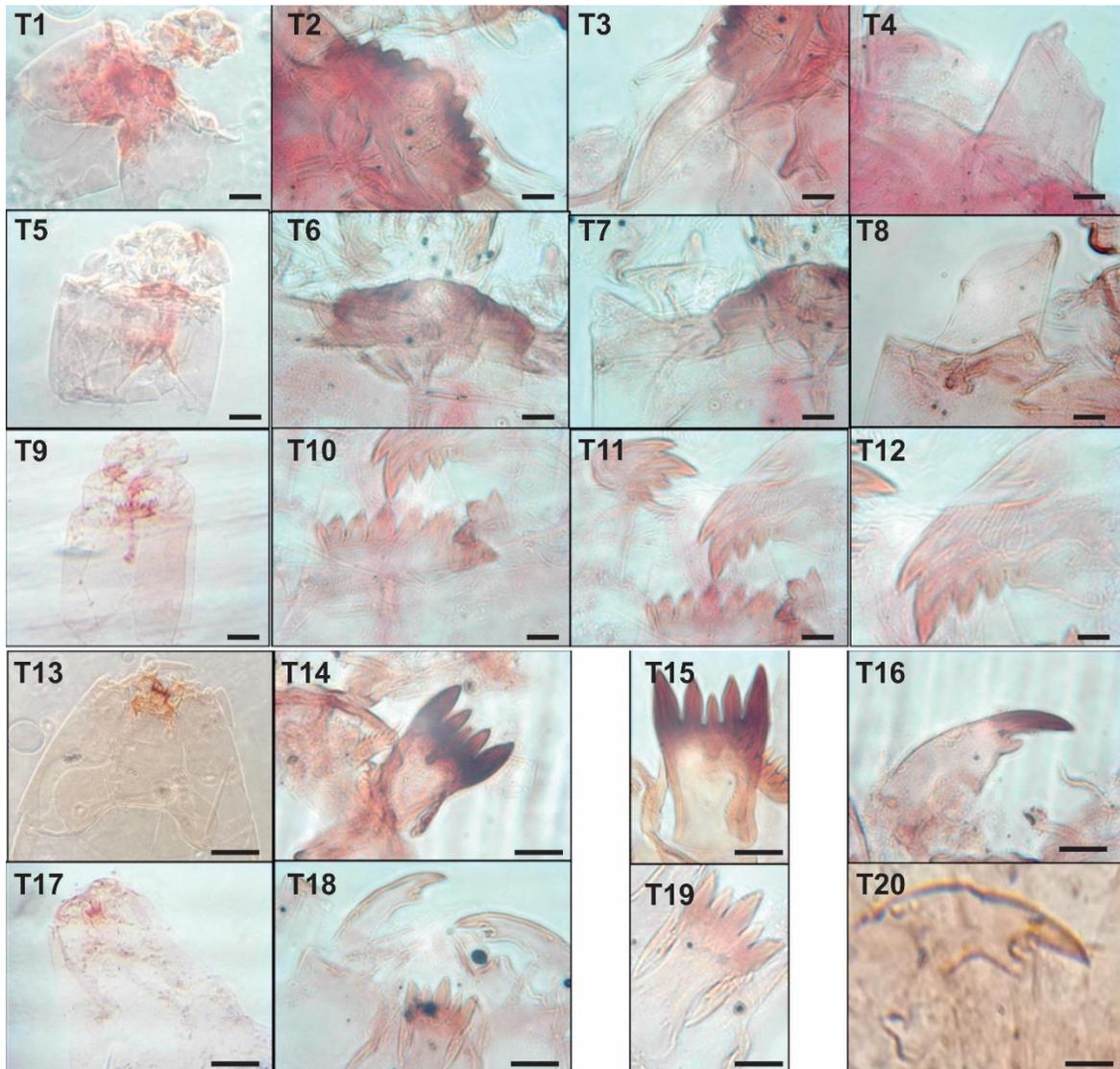


Figura 20.- Lámina de taxones de quironómidos de los núcleos sedimentarios de Montebello y Bosque Azul. Código de especies:Tribu:Tanytarsini **T1-T4)** Tanytarsini morfotipo 1, T1 cápsula cefálica (escala 20µm), T2 mentum, T3 placa ventromental y T4 pedestal de la antena (escala 10µm); **T5-T8)** Tanytarsini morfotipo 2, T5 cápsula cefálica (escala 20µm), T6 mentum, T7 placa ventromental y T8 pedestal de la antena (escala 10µm); **T9-T12)** *Paratanytarsus*, T9 cápsula cefálica (escala 20µm), T10 mentum y T11 mandíbula (escala 10µm); Subfamilia Tanypodinae **T13-T16)** *Procladius*, T13 cápsula cefálica, T14 lígula, T15 lígula y paralígula y T16 mandíbula (escala 50µm); **T17-T20)** *Labrundinia*, T17 cápsula cefálica, T18 lígula, T19 lígula y paralígulas y T20 mandíbula (escala 50µm);

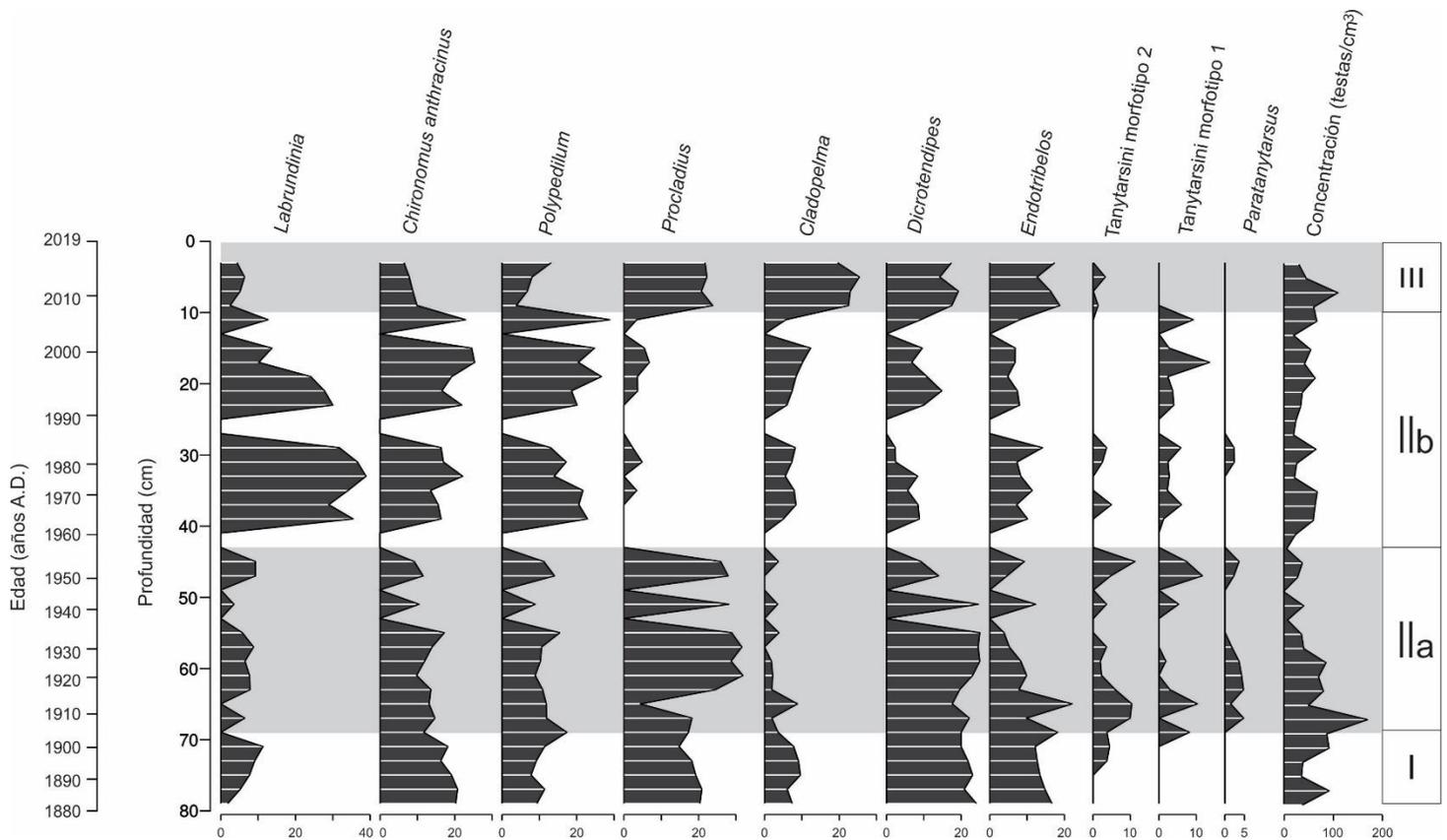


Figura 21.- Abundancias relativas (%) de taxones quironómidos y concentración (cápsulas cefálicas/cm³) en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

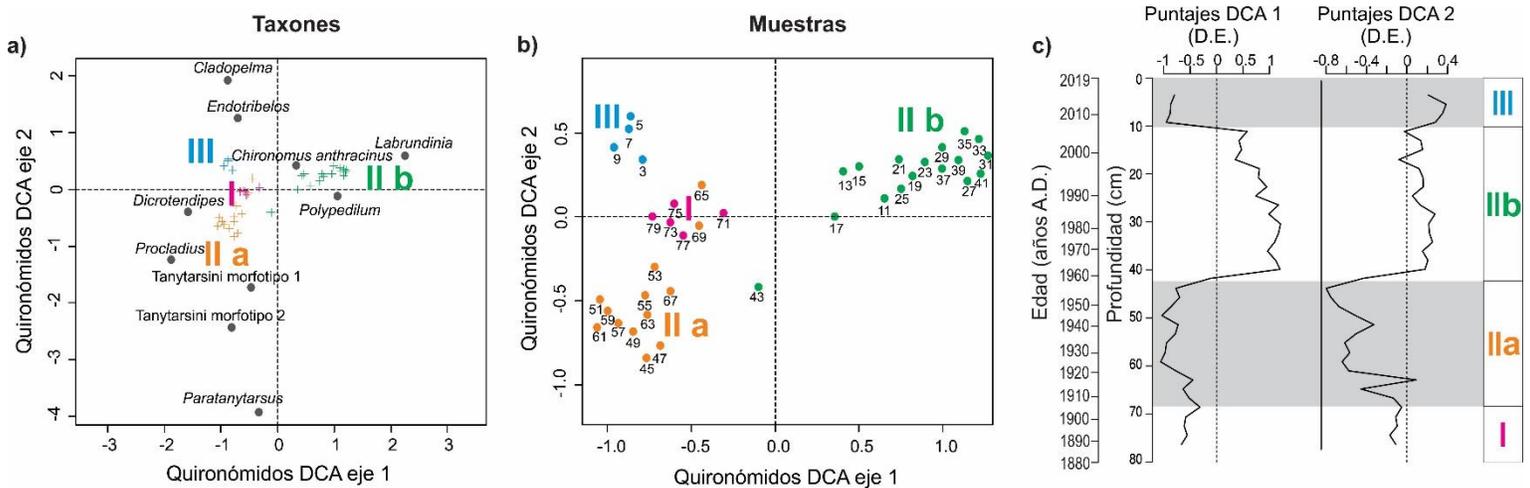


Figura 22.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de quironómidos en los sedimentos del lago Montebello, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~140 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

6.4.2 Bosque Azul

A lo largo del perfil sedimentario de Bosque Azul se identificaron un total de 40 taxones de paleobioindicadores, de los cuales 11 pertenecen al grupo de las amebas testadas, 5 de cladóceros, 8 de ostrácodos, 9 de quironómidos y 7 de moluscos (Tabla 7).

Amebas testadas

Se identificaron un total de 11 taxones de amebas testadas en el núcleo BAZul19-GII, distribuidos en 5 géneros e identificados 6 hasta el nivel de especie y 5 a variedad (Tabla 8, Fig. 13), con una riqueza promedio de 3 taxones por muestra, de los cuales uno (*Mediolus corona*) se registró exclusivamente en este lago. Los dos taxones más abundantes fueron *Centropyxis aculeata* var. "aculeata" (42% de abundancia relativa promedio) y *Arcella discoides* (42%). También fueron importantes, llegando a tener >20% de los conteos en algunas muestras, las especies *D. bidens*, *C. tricuspis* y *D. glans* var. "glans". La zona III (1926 a 1951) presentó una baja abundancia de amebas testadas (<50 testas/cm³) (Fig. 23).

En la ordenación del DCA (Fig. 24) se observa que, entre los taxones principales, en valores negativos del eje 1 se encuentran *A. dentata* y *C. aculeata* var. "aculeata", las cuales dominaron en las muestras de las zonas I y II (1838 a 1924). En general, estas especies son oportunistas, capaces de soportar condiciones de estrés asociadas con bajos niveles de nutrientes (Schönborn 1984; Patterson et al. 2002). En valores positivos del eje 1 y del eje 2 se ordenaron *C. tricuspis* y *D. oblonga* var. "oblonga", especies que son dominantes en las muestras de la zona IV (1952 a 2001) del registro sedimentario. Estas especies son indicadoras de condiciones eutróficas (Patterson et al. 2002; Reinhardt et al. 2005; Qin et al. 2009; Kihlman y Kauppila 2012; Prentice et al. 2017). Por último, en los valores positivos del eje 1 y negativos del eje 2 se ordenaron principalmente *D. bidens*, *D. glans* var. "glans", *A. discoides* y *A. vulgaris* que dominaron durante la zona V (2004 a 2019). Tanto *A. vulgaris* como *D. glans* var. "glans" muestran afinidad a cuerpos de agua con altas conductividades y condiciones eutróficas (Patterson et al. 1996; Roe y Patterson 2014; Prentice et al. 2017), mientras que *A.*

discoides es indicadora de bajos niveles de oxígeno disuelto (Charqueño-Celis et al. 2019). Por último, con base en las puntuaciones del eje 1 del DCA se observa un importante recambio de especies que ocurrió en 1960, en 1980 y nuevamente en 2005.

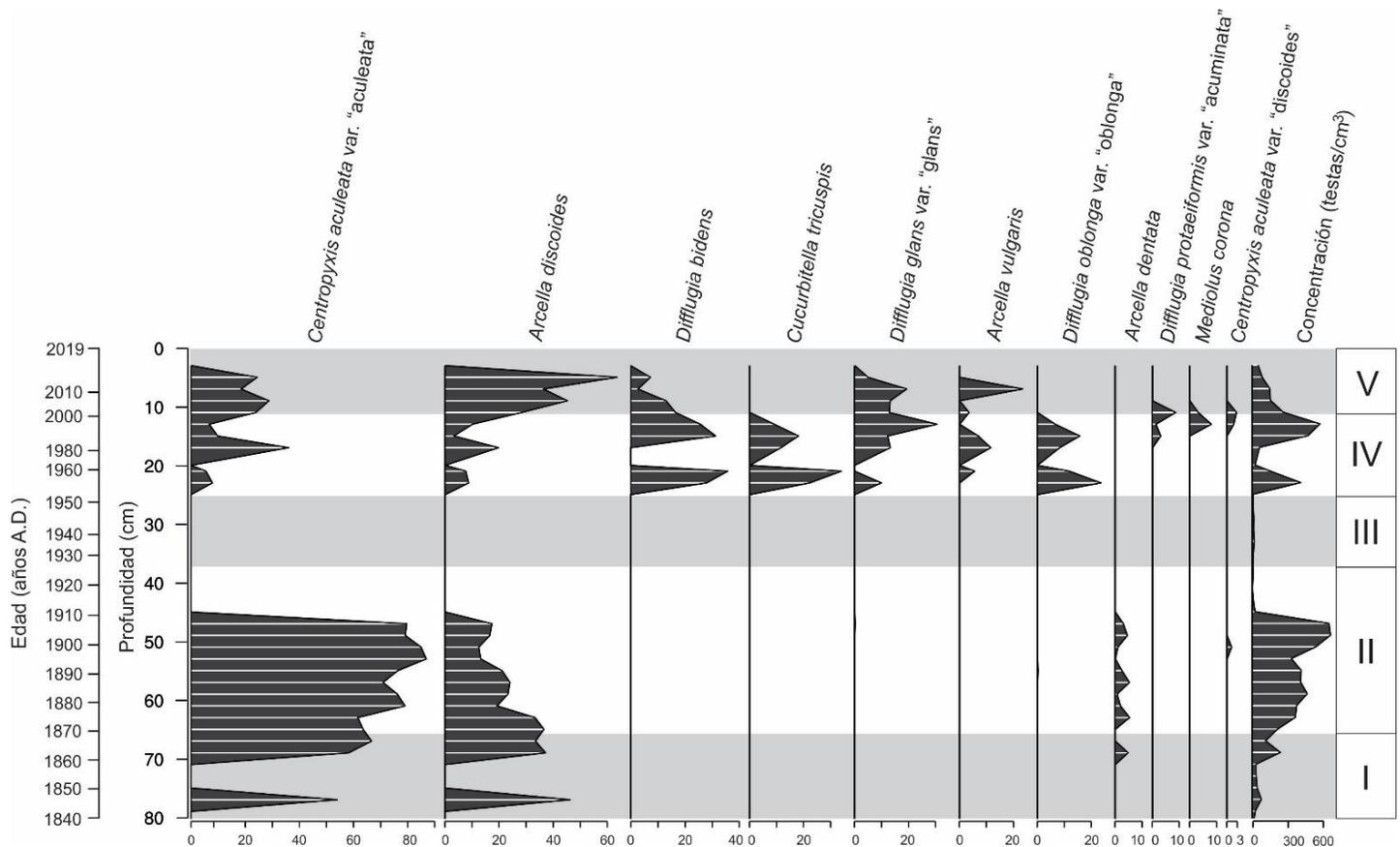


Figura 23.- Abundancias relativas (%) de taxones de amebas testadas y concentración (testas/cm³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

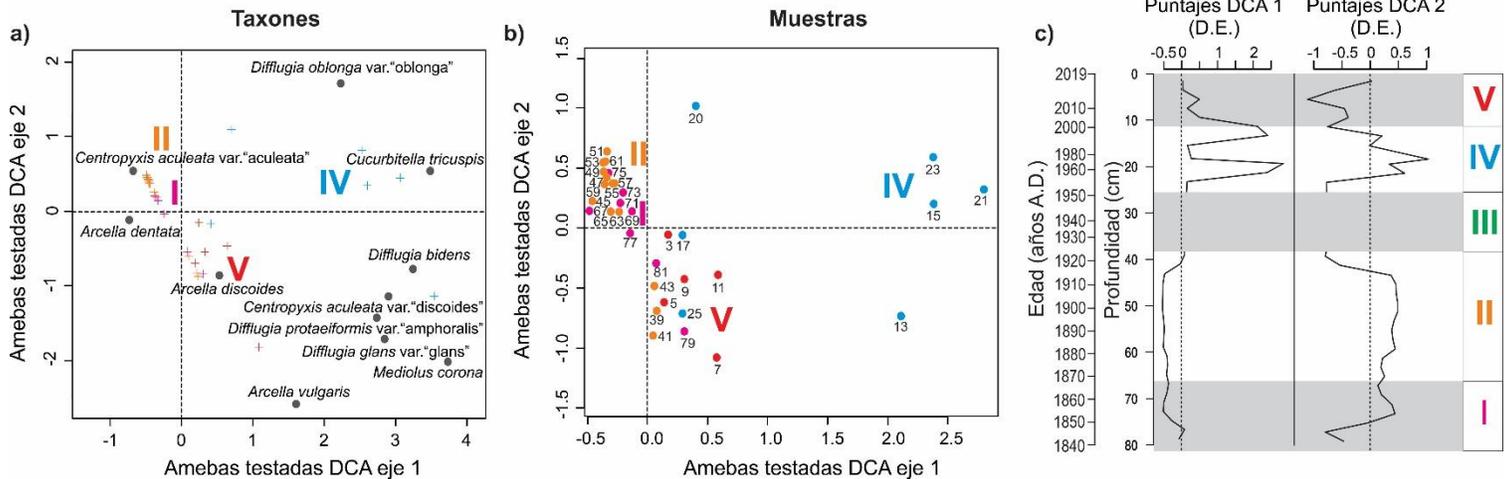


Figura 24.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de amebas testadas en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~180 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

Cladóceros

Se identificaron un total de 5 taxones de cladóceros pertenecientes a 2 familias y 5 géneros (Tabla 9, Fig. 15 y 16). Los taxones *A. ossiani*, *Bosmina* sp. y *C. cf. sphaericus* estuvieron presentes a lo largo del registro con abundancias relativas altas (>20%) y *Liederobosmina* sp. con una abundancia menor (<20%). La especie *L. cf. striata* tuvo abundancias más bajas (<10%) y una distribución exclusivamente en la parte superior del núcleo (zonas III, IV y V) (Fig. 25).

En el diagrama del DCA (Fig. 26), *C. cf. sphaericus* y *Liederobosmina* sp. se ubican en valores negativos del eje 2, en muestras que corresponden principalmente a la zona I (1838 – 1866). Estas especies prosperan en cuerpos de agua con escasos nutrientes, es decir en condiciones oligotróficas (Bennike et al. 2004; Cuna et al. 2013; Beaver et al. 2018). En valores negativos del eje 1 se ordenaron las especies litorales *A. ossiani* y *C. cf. sphaericus*, en muestras que corresponden con la zona II (1870 a 1992) principalmente. Estas son especies son indicadoras de lagos poco profundos con aguas claras relacionadas con vegetación acuática sumergida (Vázquez-Molina et al. 2016; Franco-Gaviria et al. 2020). Por

otro lado, especies como *Bosmina* sp. y *L. cf. striata* se distribuyeron en el cuadrante definido por valores positivos en el eje 1 y eje 2, en muestras que corresponden a las zonas III (1926 – 1951) y V (2004 – 2019). En general, estos dos últimos taxones se asocian con lagos productivos que pueden llegar a tener poca transparencia (Korponai et al. 2011; Cheng et al. 2020, Franco-Gaviria et al. 2020; Olivares-Casillas et al. 2021) y se caracterizan por poseer alta tolerancia a grandes cambios en el entorno (Rizo et al. 2017). En valores positivos del eje 2 y negativos del eje 1 se distribuyó *A. ossiani* en muestras que corresponden principalmente con la zona IV (1952-2001). Como anteriormente se informó, *A. ossiani* es una especie con afinidad a cuerpos de agua con aguas claras y macrófitas, pero también es tolerante a cambios en la productividad de los lagos hacia ambientes eutróficos (Wojewódka et al. 2016; Olivares-Casillas et al. 2021). Por otro lado, los puntajes del eje 1 muestran un importante recambio de especies que ocurrió en 1926 y nuevamente en 1957 (Fig. 26).

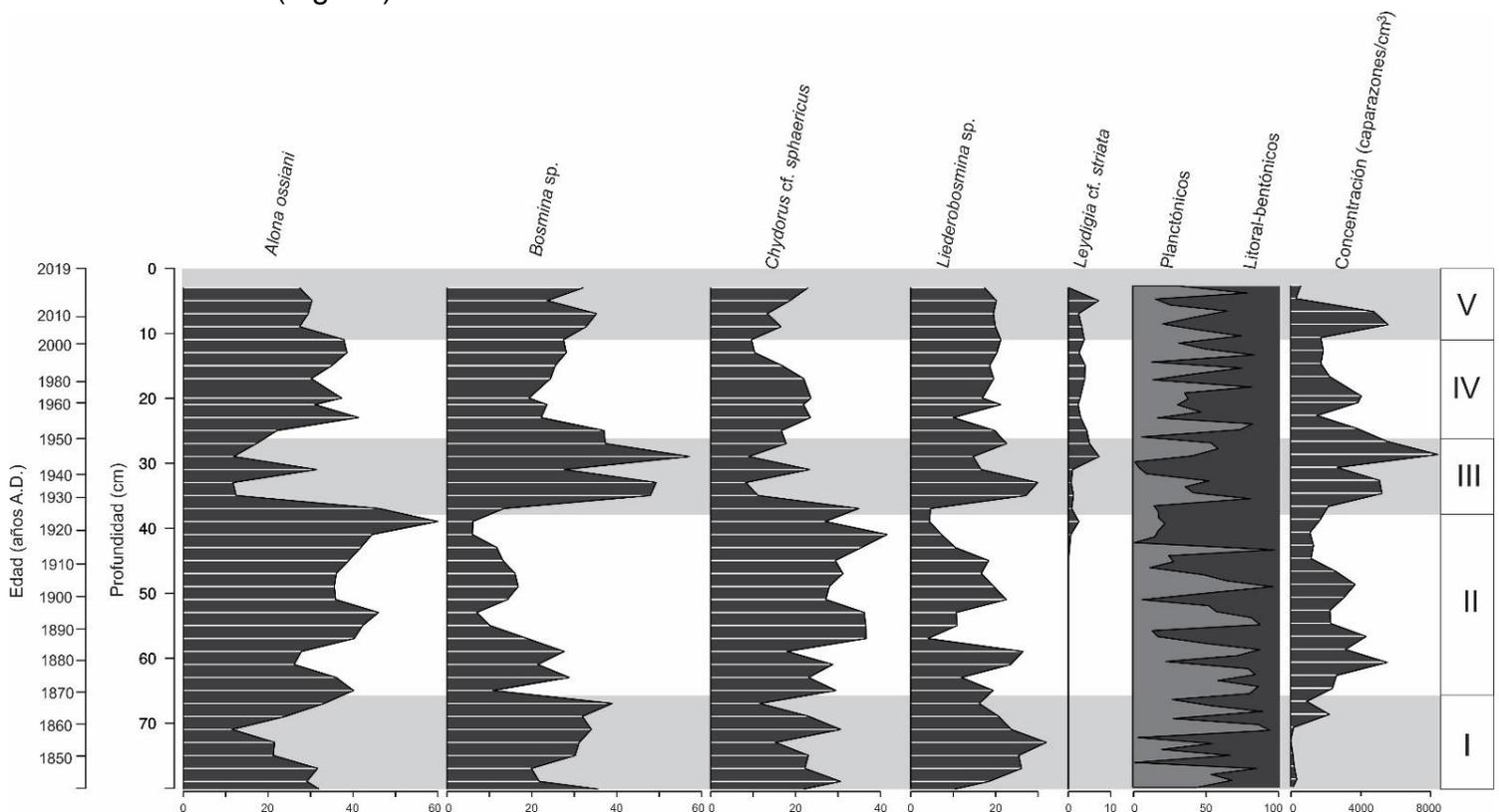


Figura 25.- Abundancias relativas (%) de especies de cladóceros y concentración (caparazones/cm³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

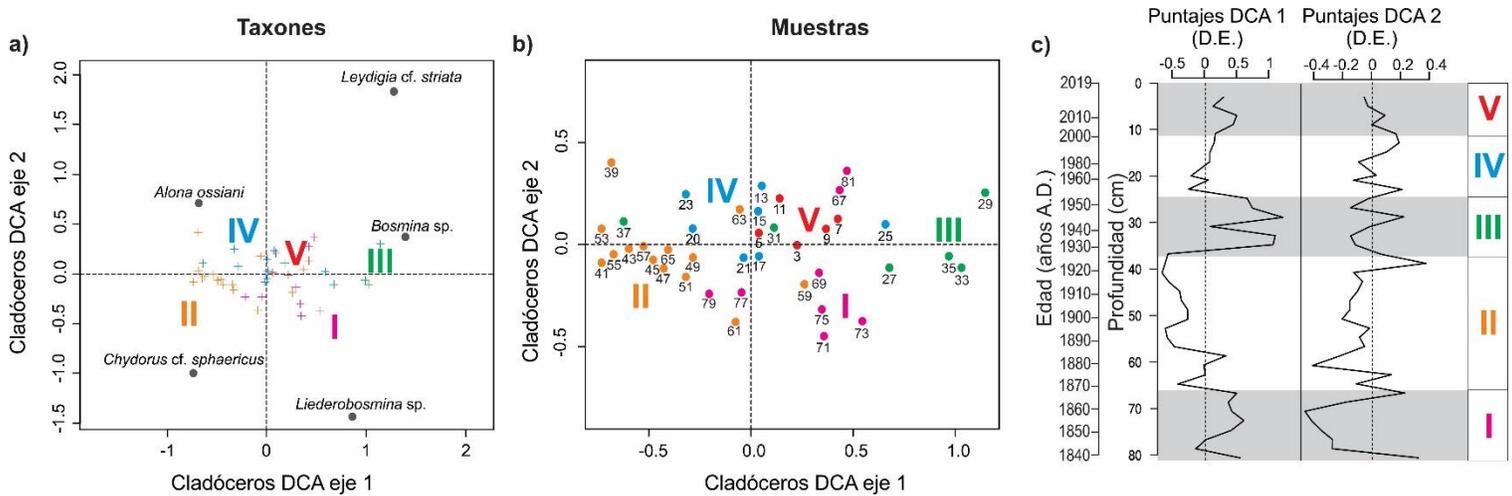


Figura 26.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de cladóceros en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~180 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

Ostrácodos

Se identificaron un total de 8 taxones de ostrácodos en el núcleo BAZul19-GII pertenecientes a 4 familias y 7 géneros (Tabla 11, Fig. 27). Los dos taxones con abundancias relativas mayores (>20%) fueron *Heterocypris putei* (40.65%) y *Pseudocandona* sp. (28%), mientras que el resto de taxones tuvieron una abundancia relativa baja (<10%) (Fig. 28). En las zonas III (1926 – 1951) y V (2004 – 2019) de este registro no hubo presencia de restos de ostrácodos. Además, a lo largo de la secuencia sedimentaria de Bosque Azul, se registró una especie de ostrácodo no identificada y que probablemente se trate de una nueva especie.

En el diagrama del DCA (Fig. 29), las especies *C. unispinosa*, *H. putei* y *Pseudocandona* sp. se ubicaron en valores negativos del eje 1, en muestras que corresponden con las zonas I y II (1838-1924). Estas especies están asociadas con ambientes someros y oligotróficos y se desplazan preferencialmente en la zona litoral (Pérez et al. 2010; Saldarriaga y Martínez et al. 2010; Díaz et al. 2017). En valores positivos del eje 1 se ordenaron las especies *D. stevensoni*, *C. ilosvayi*, *Limnocythere* sp. y *C. vidua*, las cuales dominaron en las muestras de la zona IV (1952 – 1996). Tanto *D. stevensoni* como *C. ilosvayi* se ha informado que son

especies tolerantes a la eutrofización (Pérez et al. 2010b). *D. stevensoni* también es una especie indicadora de aguas con altos niveles de oxígeno disuelto (Mezquita et al. 2005; Dügel et al. 2008), mientras que *C. vidua* es una especie oportunista que habita en cuerpos de agua con abundantes macrofitas (Roca y Danielopol 1991, Curry 1999; Kùlköylüođlu et al. 2007; Karanovic 2012; Echeverría-Galindo et al. 2019). De acuerdo con las puntuaciones del eje 1 del DCA se pudo identificar un importante recambio de especies en 1958. Finalmente, en este diagrama podemos distinguir que las muestras más antiguas (zona I y II) se ubicaron en valores negativos del eje 1, mientras que las más recientes (zona IV) se agruparon en los valores positivos (Fig. 29).

Tabla 11. Lista taxonómica de los taxones de ostrácodos recolectados de los sedimentos de las secuencias sedimentarias del lago Montebello y Bosque Azul (clasificación tomada de Pérez et al. 2013).

Subphylum Crustacea Brùnnich, 1772

Clase Ostracoda Latreille, 1806

Subclase Podocopoda G.W. Müller, 1894

Orden Podocopida G.O.Sars, 1866

Suborden Cypridocopina Baird, 1845

Superfamilia Cypridoidea Baird, 1845

Familia Cyprydidae Baird, 1845

Subfamilia Cypridinae Baird, 1845

Género *Chlamydotheca* Saussure, 1858

Chlamydotheca unispinosa Baird, 1862

Subfamilia Cypridopsinnae Kaufmann, 1900

Género *Cypridopsis* Stuhlmann, 1880

Cypridopsis vidua O.F. Müller, 1776

Subfamilia Cypridopsinnae Kaufmann, 1900

Género *Heterocypris* Claus, 1893

Heterocypris putei Furtos, 1936

Familia Candonidae Kaufmann, 1900
Subfamilia Candoninae Kaufmann, 1900
Género *Pseudocandona* Kaufmann, 1900
Pseudocandona sp.

Infraorden Cytherocopina Gründel, 1976
Superfamilia Cytheroidea Baird, 1850
Familia Limnocytheridae Klie, 1938
Subfamilia Limnocytherinae Klie, 1938
Tribu Limocytherini Klie, 1938
Género *Limnocythere* Brady, 1868
Limnocythere sp.

Subfamilia Tomiriaseviinae Mandelstam, 1960
Género *Cytheridella* Daday, 1905
Cytheridella ilosvayi Daday, 1905

Infraorden Darwinulocopina Sohn, 1988
Superfamilia Darwinuloidea Brady and Norman, 1889
Familia Darwinuloidea Brady and Norman, 1889
Género *Darwinula* Brady and Robertson, 1889
Darwinula stevensoni Brady and Robertson, 1870

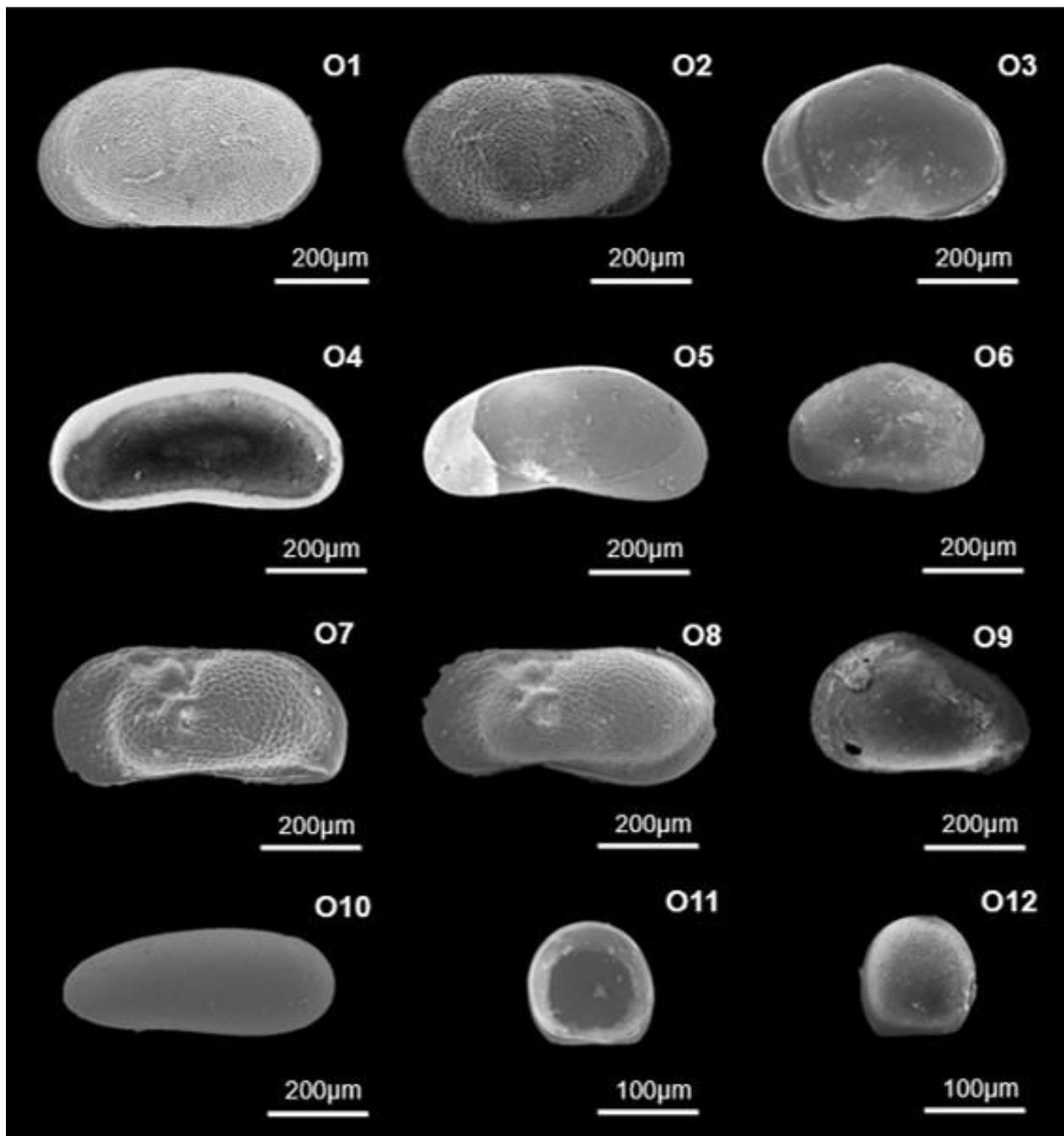


Figura 27.- Lámina de taxones de ostrácodos del núcleo sedimentario de Bosque Azul. Código de especies: **O1-O2)** *Cytheridella ilosvayi*, vista externa, O1 valva izquierda (VI) y O2 valva derecha (VD); **O3)** *Heterocypris putei*, vista ventral, VD; **O4-O5)** *Pseudocandona* sp., O4 vista externa, VI y O5 vista interna VD; **O6)** *Cypridopsis vidua*, vista externa, VD; **O7-O8)** *Limnocythere* sp., vista externa, VI; **O9)** *Chlamydotheca unispinosa*, vista externa, VI; **O10)** *Darwinula stevensoni abrundinia*, vista externa, VI; **O11-O12)** Especie desconocida, O11 vista interna y O12 vista externa.

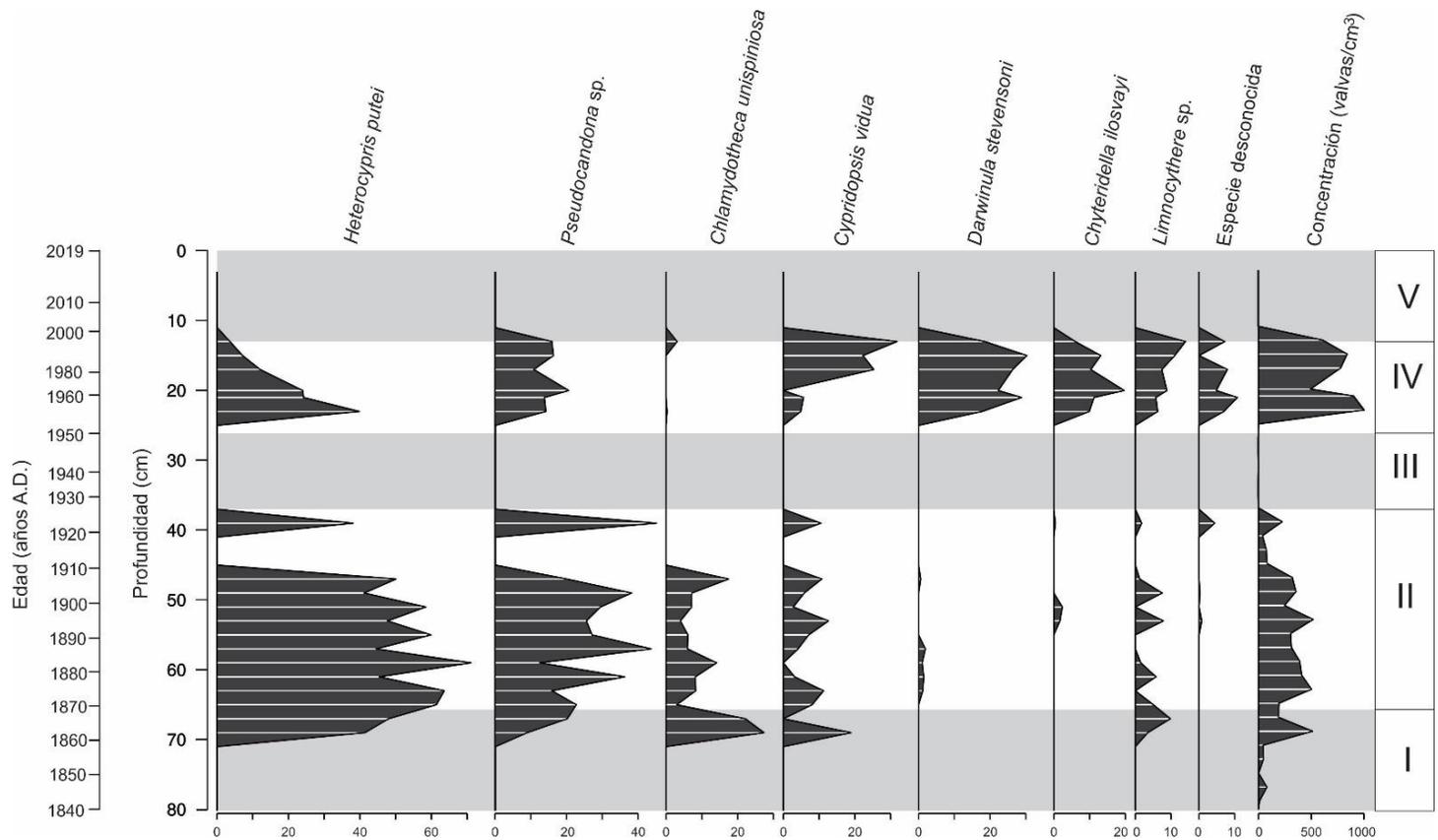


Figura 28.- Abundancias relativas (%) de taxones ostrácodos y concentración (valvas/cm³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

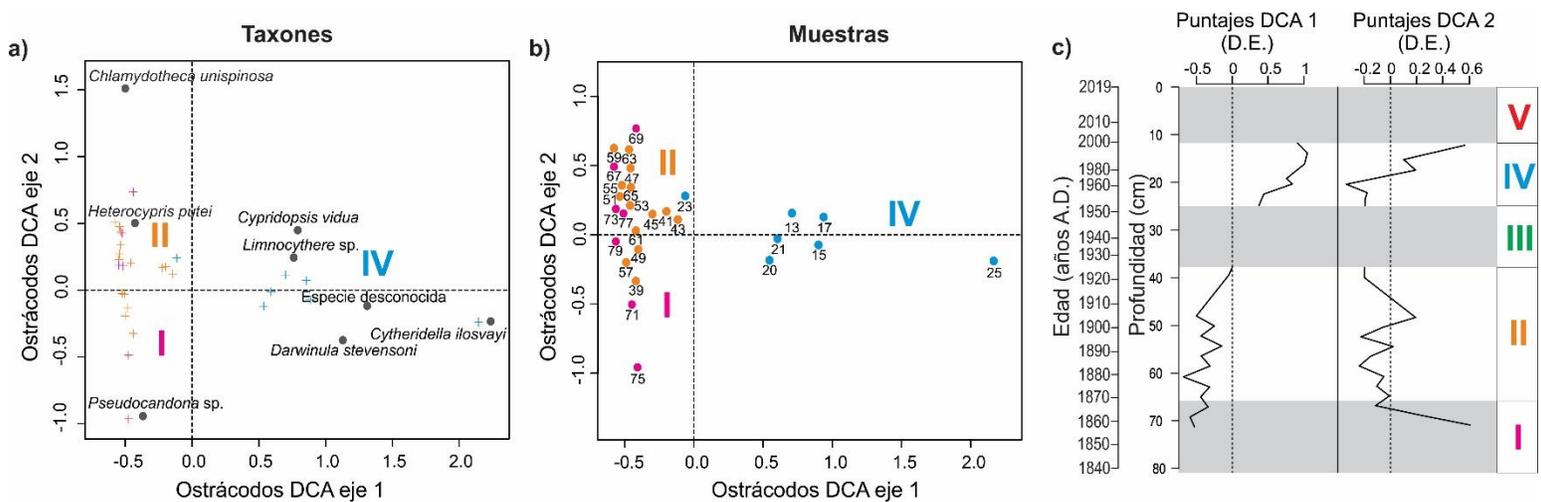


Figura 29.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de ostrácodos en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~180 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

Quironómidos

Se identificaron un total de 9 taxones de quironómidos (2 subfamilias y 7 géneros) en el núcleo BAZul-II-G19 (Tabla 10, Fig.17 y 18), de los cuales el taxón *Goeldichironomus* solo se registró en este lago y no en Montebello (Tabla 8). Los taxones que alcanzaron las abundancias más elevadas en las muestras (>20% en alguna muestra) fueron *Labrundinia*, *Procladius*, *C. anthracinus* y *Goeldichironomus* y en la zona V (2001 a 2019) la abundancia del grupo decrece (<30 capsulas cefálicas/cm³) (Fig. 30).

En el DCA realizado (Fig. 31) en valores positivos del eje 1 se ubicaron los taxones de la familia Tanypodinae (*Procladius* y *Labrundinia*), *Dicrotendipes* y *Cladopelma*, un conjunto característico de las zonas I y II (1838 a 1922). Estos taxa son considerados indicadores de bajos nutrientes (Medeiros y Quinlan 2011; Wu et al. 2016). En valores más positivos del eje 1 se ubican *Labrundinia* y *Procladius* especies que caracterizan las muestras de la zona II (1872 - 1924). Estos géneros también son indicadores de alta oxigenación en la columna de agua desde la superficie hasta el fondo (Blauth de Lima et al. 2013). En los valores negativos del eje 1 se ubican *C. anthracinus*, *Goeldichironomus*, Tanytarsini morfotipo 1 y 2 y *Polypedilum*, taxones dominantes en las muestras de las zonas III (1926 - 1951) y IV (1952 – 2001). Estos taxones son comunes en cuerpos de agua perturbados con alto contenido orgánico y son indicadores de un incremento en el estado trófico de los lagos (Massaferro y Corley 1998; Brooks 2000; Porincho y MacDonald 2003; Blauth de Lima et al. 2013; Pérez et al. 2013). Hacia los valores negativos del eje 1 y del eje 2 se ubica *C. anthracinus*, especie característica de la zona III, y además de ser un indicador de incremento trófico es un indicador de anoxia en aguas profundas (Verschuren y Eggermont 2006; Morellón et al. 2009). Por otra parte, un importante recambio de especies se observa en los puntajes del eje 1 en 1866, en 1910 y nuevamente en 1948. También, es importante destacar que las muestras más antiguas (zona I y II) se ordenaron en valores positivos del eje 1 y las más recientes (zonas III, IV y V) se ordenaron en valores negativos (Fig. 31).

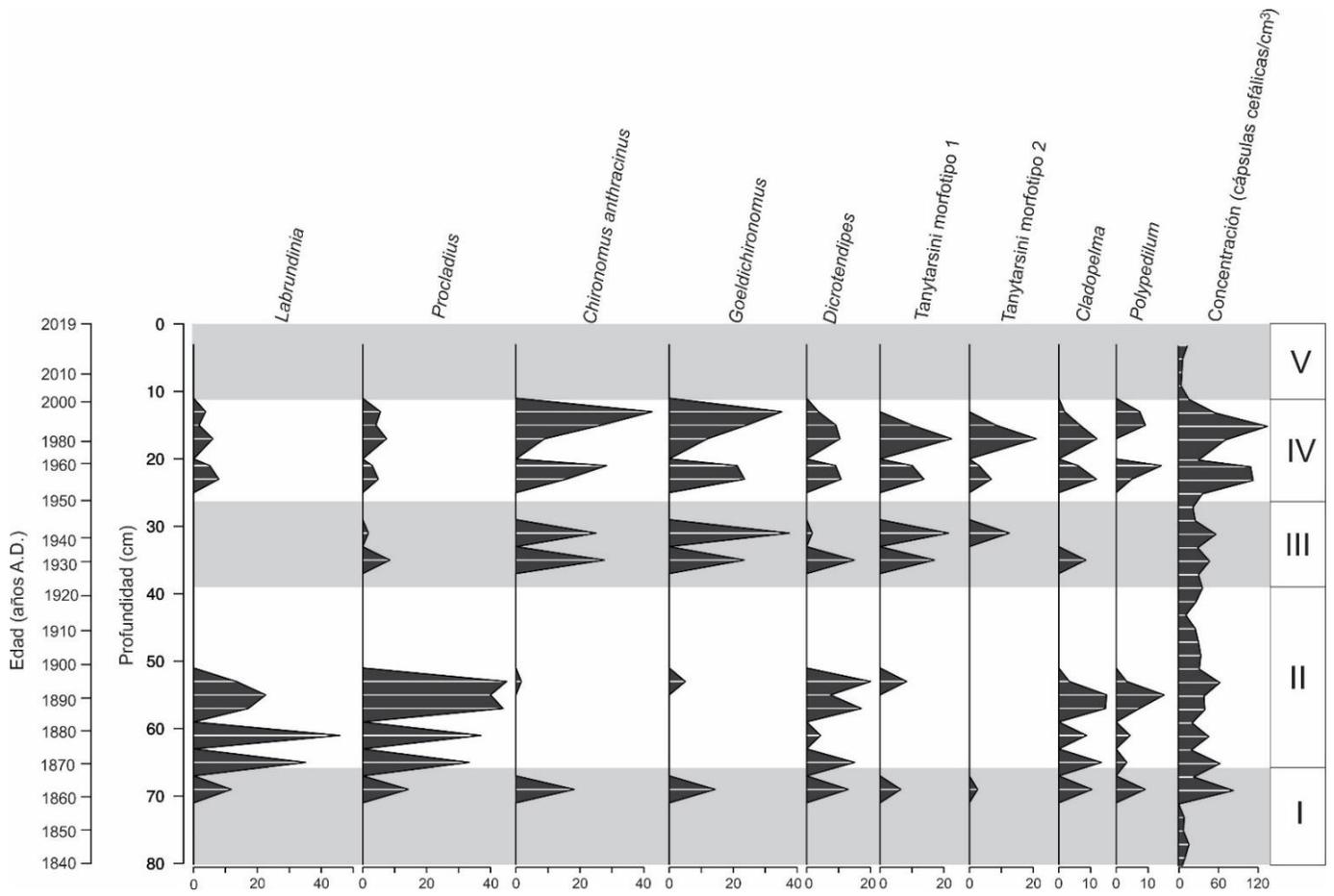


Figura 30.- Abundancias relativas (%) de taxones quironómidos y concentración (cápsulas cefálicas/cm³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

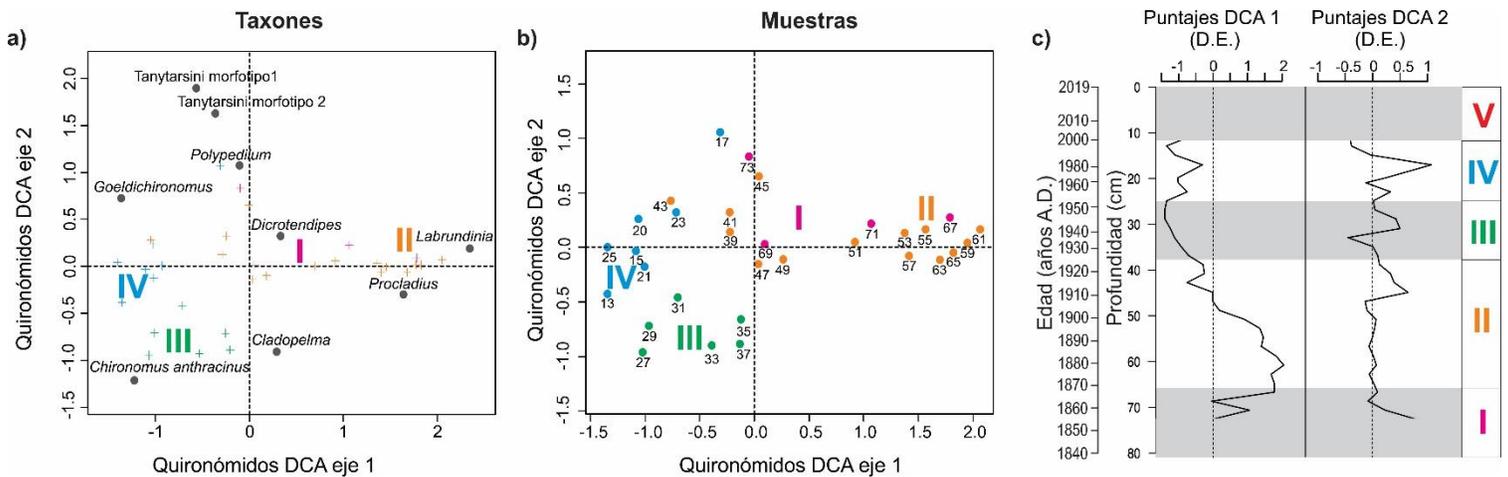


Figura 31.- Gráfico del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de quironómidos en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. a) El plano de asociación señala la agrupación ecológica de los taxones; b) El plano de las distancias indica la separación de muestras conforme a la profundidad; c) La distribución de los puntajes de los ejes 1 y 2 muestra la variabilidad de la ordenación durante los últimos ~180 años. Las unidades de los ejes de ordenación y estratigráficos son desviaciones estándar (D.E.).

Moluscos

Se identificaron un total de 7 taxones de moluscos dulceacuícolas en el núcleo BAZulG19-II incluyeron representantes de la clase Gastropoda (5 taxones) y Bivalvia (2 taxones), los cuales pertenecen a 5 familias y 7 géneros (Tabla 12, Fig. 32). El registro de restos de moluscos se distribuyó únicamente en las dos primeras zonas (I y II; 1838-1924) del perfil sedimentario. Los dos taxones más abundantes fueron los gasterópodos *Aroapyrgus* sp. (59% de abundancia relativa promedio) y *Pyrgophorus* sp. (14%) (Fig. 33). *Aroapyrgus* sp. y *Pyrgophorus* sp. se caracterizan por habitar en la zona litoral frecuentemente en niveles bajos del lago (ambientes someros) con presencia de macrófitos acuáticos (Lamothe-Argumedo et al. 1983; Curtis et al. 1999). Se encuentran adheridos a las raíces de plantas flotantes y prefieren el sustrato arenoso (Lamothe-Argumedo et al. 1983; Amarista et al. 2001; Albarrán et al. 2017). Además, tienen poca tolerancia a la salinidad (≤ 3 g/L) y son indicadores de bajas conductividades, aguas claras con poca disponibilidad de nutrientes y, en el caso de *Aroapyrgus* es un indicador de ambientes no contaminados y/o con buen estado de conservación (Naranjo y Meza 2000; Brenner et al. 2002, Avendaño et al. 2004, 2010; Albarrán et al. 2017).

Tabla 12. Lista taxonómica de los taxones de moluscos recolectados de los sedimentos de la secuencia sedimentaria del lago Bosque Azul (clasificación tomada de Thompson 2012).

Phylum Mollusca Cuvier, 1795
Clase Gastropoda Cuvier, 1797
Subclase Caenogastropoda Cox, 1960
Orden Littorinimorpha Golikov and Starobogatov, 1975
Superfamilia Rissoidae Gray, 1845
Familia Hydrobiidae Troschel, 1857
Subfamilia Cochliopinae Tryon, 1866
Género <i>Aroapyrgus</i> Baker, 1931
<i>Aroapyrgus</i> sp.

Género *Pyrgophorus* Ancey, 1888
Pyrgophorus sp. Ancey, 1888
Subclase Heterobranchia Burmeister, 1837
Orden Hygrophila Férussac, 1822
Superfamilia Lymnaeoidea Rafinesque, 1815
Familia Planorbidae Rafinesque, 1815
Género *Planorbella* Baker, 1931
Planorbella trivolvis Say, 1817
Género *Helisoma* Swainson, 1840
Helisoma sp.
Familia Physidae Fitzinger, 1833
Género *Physa* Draparnaud, 1801
Physa acuta Draparnaud, 1805
Clase Bivalvia Linnaeus, 1758
Subclase Palaeoheterodonta Newell, 1965
Orden Unionoida Stoliczka, 1871
Familia Unionidae Rafinesque, 1820
Subfamilia Unioninae Rafinesque, 1820
Género *Nephronaias* Crosse y Fischer, 1894
Subclase Heterodonta Stoliczka, 1871
Orden Sphaeriida Deshayes, 1855 (1820)
Superfamilia Sphaerioidea Deshayes, 1855 (1820)
Familia Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820)
Género *Pisidium* Pfeiffer, 1821
Pisidium casertanum Poli, 1791

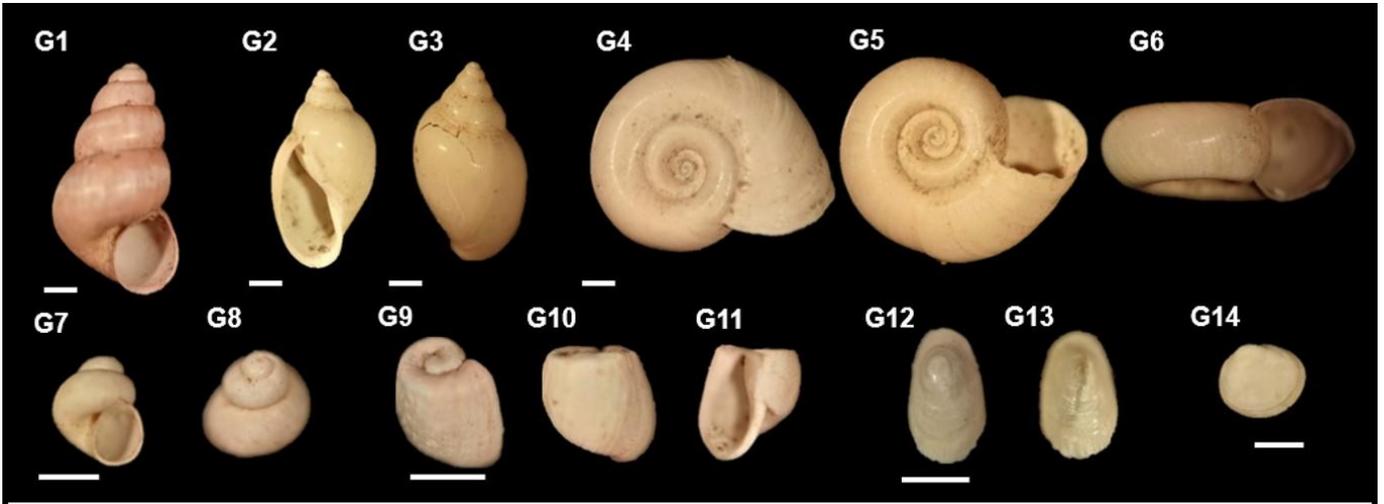


Figura 32.- Lámina de taxones de moluscos del núcleo sedimentario de Bosque Azul. Código de especies: Gasterópodos: **G1)** *Pyrgophorus* sp, vista ventral; **G2-G3)** *Physa acuta*, vista ventral y dorsal; **G4-G6)** *Planorbella trivolvis*, vista dorsal, ventral y lateral; **G7-G8)** *Aroapyrgus* sp., vista ventral y dorsal; **G9-G11)** *Helisoma* sp., vista dorsal y ventral. Bivalvos: **G12-G13)** *Nephronaias* sp., vista dorsal y ventral; **G14)** *Pisidium casertanum*, vista dorsal. La barra de escala representa 1 mm.

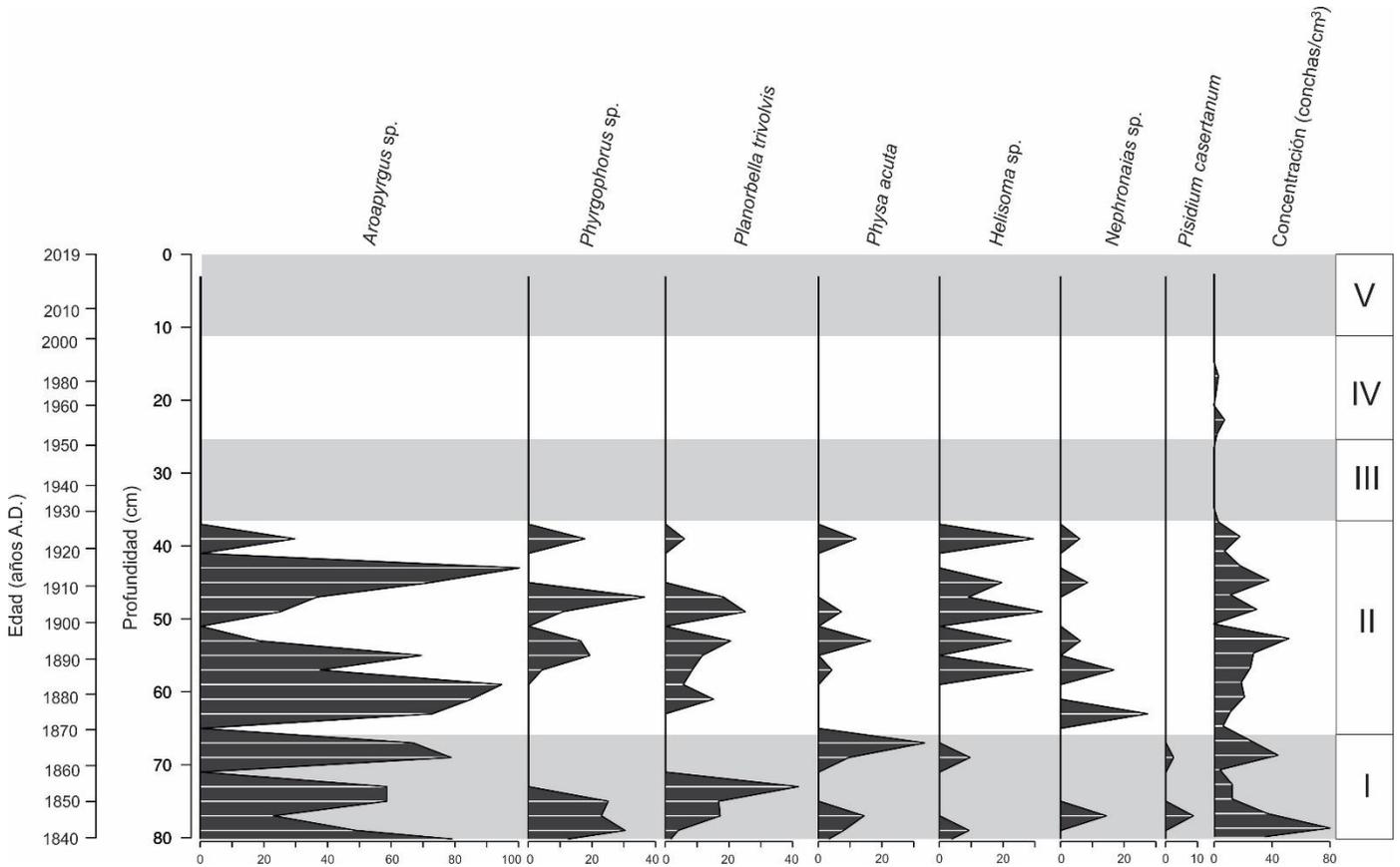


Figura 33.- Abundancias relativas (%) de taxones moluscos y concentración (conchas/cm³) en los sedimentos del lago Bosque Azul, Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Los taxones se muestran en orden de abundancia.

Tabla 13. Valores propios y longitud de los ejes de las especies y las muestras del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de cada grupo de paleobioindicadores de los sedimentos del lago Montebello y Bosque Azul.

			DCA1	DCA2
Lago Montebello	Amebas testadas	Valores propios	0.60	0.53
		Longitud de los ejes	1.55	2.28
	Cladóceros	Valores propios	0.19	0.08
		Longitud de los ejes	1.25	0.94
	Quironómidos	Valores propios	0.51	0.19
		Longitud de los ejes	2.26	1.36
Lago Bosque Azul	Amebas testadas	Valores propios	0.72	0.62
		Longitud de los ejes	3.38	2.14
	Cladóceros	Valores propios	0.32	0.06
		Longitud de los ejes	1.88	0.84
	Ostrácodos	Valores propios	0.37	0.09
		Longitud de los ejes	1.72	0.94
	Quironómidos	Valores propios	0.72	0.24
		Longitud de los ejes	3.45	2.17
	Moluscos	Valores propios	0.27	0.16
		Longitud de los ejes	1.32	1.25

7. DISCUSIÓN

7.1 Características limnológicas

Los lagos estudiados tienen características morfométricas similares (superficie y profundidad), pero tienen características contrastantes en cuanto conductividad eléctrica (K_{25}), transparencia del agua y nivel trófico (clorofila-a).

Los valores de K_{25} fueron más altos ($>400 \mu\text{S}/\text{cm}$) en el lago Bosque Azul que en el lago Montebello ($<200 \mu\text{S}/\text{cm}$). Estas diferencias concuerdan con lo reportado por Mora y colaboradores (2017) quienes encontraron que, en el PNLM, existe un gradiente de la región noroeste (NW) (lagos de planicie) a la región sureste (SE) (lagos de montaña), con valores más altos en los lagos de planicie y menores en los lagos de montaña. Este gradiente en la K_{25} está asociado con una alta concentración de sulfatos y cloruros en los lagos de planicie como Balamtetik, San Lorenzo y Bosque Azul, mientras que los lagos de montaña, como Montebello, Cinco Lagos y Pojoj, tienen una menor concentración de estos iones. Esta diferencia puede deberse a que los lagos de planicie (como Bosque Azul) en la región NW del PNLM están interconectados a través de canales que permiten el flujo de masas de agua entre ellos y tienen conexión con la descarga de aguas residuales del RCG; además reciben el impacto de actividades agrícolas que se desarrollan en los alrededores del área que pueden agregar solutos a los lagos y por ende presentar concentraciones iónicas más elevadas que se traducen en valores más altos de K_{25} (Mora et al. 2017; Olea y Escolero 2018; Alcocer et al. 2021). De esta forma las diferencias en concentración iónica, expresada como K_{25} , se asocian con un mayor impacto humano en la zona de planicie y en lagos como Bosque Azul, comparado con lagos de montaña como Montebello.

Además de lo anteriormente mencionado, el lago Montebello es oligotrófico, lo cual se traduce en una mayor transparencia de sus aguas, así como una zona fótica y una termoclina más profunda ($Z_{EU}=16.23 \text{ m}$, termoclina 24 m) en comparación con Bosque Azul que es un lago eutrófico, con una zona fótica estrecha y una termoclina más superficial ($Z_{EU}=3.25 \text{ m}$, termoclina 11 m) (Tablas 4 y 5). A pesar de estas diferencias ambos lagos presentan un perfil de oxígeno

disuelto clinógrado con un hipolimnion anóxico, si bien el déficit de oxígeno en Bosque Azul se presentó una zona más amplia (~40 m). Algunos autores Sosa-Aranda y Zambrano (2019) y Vargas-Sánchez y colaboradores (2022) han sugerido que los niveles tróficos elevados de los lagos de planicie como Bosque Azul se asocian con un proceso de eutrofización antrópica, lo que es base para identificar al lago Montebello como un lago no impactado y al lago Bosque Azul como impactado.

En el contexto del presente trabajo es importante destacar que las secuencias sedimentarias estudiadas provenientes de ambos lagos se extrajeron en un punto diferente al más profundo del lago (12 m en el lago Montebello y 15 m en Bosque Azul) y que estas profundidades corresponden al epilimnion en el caso de Montebello y a la transición entre el metalimnion y el hipolimnion en el lago Bosque Azul. Debido a que los lagos del sistema lacustre del PNLM tienen un patrón de mezcla monomítico cálido, es decir se mezclan una vez al año durante el invierno (Alcocer et al. 2021), se puede inferir que durante la mayor parte del año los sitios en los que se obtuvieron las secuencias sedimentarias permanecen predominantemente en condiciones óxicas en el caso de Montebello; mientras que en Bosque Azul predominan las condiciones anóxicas. Lo anterior tiene relevancia para los organismos pues estas características definen, entre otros factores, su diversidad, distribución, abundancia, reproducción, alimentación e inclusive estrategias y adaptaciones. Por ejemplo, la estratificación del lago da como resultado un aislamiento persistente de las aguas del fondo y una reducción progresiva del oxígeno en el hipolimnion, esto a su vez puede tener un impacto negativo en la supervivencia de organismos bentónicos, como las amebas testadas, ostrácodos y quironómidos (Pérez et al. 2013; Amezcua-Vargas 2019; Charqueño-Celis et al. 2019).

7.2 Características generales de los indicadores geoquímicos y biológicos

En ambos registros geoquímicos el Ti y Al presentaron una alta correlación positiva (Fig. 8 y 10), lo cual resulta congruente pues son elementos litogénicos, geoquímicamente estables, indicadores de aportes detríticos y erosión (Böes et al. 2011). El P tiene una correlación positiva con el Ti (Fig. 8 y 10) y un perfil a lo largo de las secuencias similar (Fig. 9 y 11) mostrando un origen común. Esto sugiere que las altas concentraciones de P indican un incremento en la entrada de nutrientes al lago a través de un aumento en el transporte de sedimentos alóctonos muy probablemente por el Río Grande Comitán. En las reconstrucciones del lago Balamtetik (dentro del PNLM) y del lago Montornès (España) se han relacionado las altas concentraciones de P con periodos de mayor carga de nutrientes debido a las prácticas agrícolas y deforestación asociada a cambios de uso de suelo en la cuenca del lago (Corella et al. 2012; Caballero et al. 2019). Así, en el contexto del presente estudio, en una zona donde la principal actividad económica es la agricultura (Ortiz 2007), el P puede ser interpretado como indicador de enriquecimiento de nutrientes. A menudo el Ti covaría con el Fe, como es el caso de Bosque Azul, pero debido a que el Fe puede verse afectado por las condiciones redox y la diagénesis, el Ti se considera un indicador de erosión más confiable ya que es inmóvil en la meteorización química y no responde a la variación redox (Boyle 2001; Metcalfe et al. 2010; Davies et al. 2015). En Montebello el Ti no es covariable con el Fe indicando que existieron procesos importantes de cambio redox en este lago. La relación Mn/Fe se ha utilizado por varios estudios para inferir la evolución de las condiciones redox en los lagos (Dean y Doner 2012; Melles et al. 2012; Naeher et al. 2013), donde las proporciones bajas en relación Mn/Fe sugirieron bajos de O₂ y viceversa (Loizeau et al. 2001). La proporción Sr/Ca mostró un patrón independiente a las otras variables geoquímicas. Debido a que los carbonatos endógenos lacustres están enriquecidos con elementos como Sr y Mg, la relación Sr/Ca resulta un buen indicador de una mayor concentración iónica del agua, así como de condiciones de mayor productividad en el lago (Kylander et al. 2013).

En cuanto a los paleobioindicadores, la fauna de amebas testadas fue la más diversa de los grupos estudiados (13 taxones) y en ambos lagos fue similar en riqueza y composición de especies; sin embargo, en Montebello dominó un conjunto formado por *C. aculeata* var. “aculeata” y *C. aculeata* var. “discoides”, mientras que en Bosque Azul el conjunto dominante fue *C. aculeata* var. “aculeata” y *Arcella discoides*. En contraste, los cladóceros fueron el grupo con una menor riqueza de especies (6 taxones en total), lo que contrasta con la diversidad del grupo en otras regiones geográficas (por ejemplo, Europa) donde frecuentemente se reportan >20 taxones por sitio (Szeroczynska 2002; Zawisza et al. 2016; Milan et al. 2017). Sin embargo, en los Neotrópicos la riqueza de especies por sitio de este grupo parece ser en general baja (Zawisza et al. 2012, 2017; Cuna et al. 2014; Vázquez-Molina et al. 2016; Wojewódka et al. 2016; Fernández et al. 2020; Franco-Gaviria et al. 2020; Olivares-Casillas et al. 2021). Los conjuntos de cladóceros en ambos lagos fueron similares dominados por 4 taxones *A. ossiani*, *Bosmina* sp., *Liederbosmina* sp. y *C. cf. sphaericus*.

En cuanto a los quironómidos (11 taxones en total) al igual que en los dos grupos anteriores la riqueza de especies entre ambos lagos fue similar, con taxones abundantes en ambos lagos que incluye a *Labrundinia*, *C. anthracinus*, *Polypedilum* y *Procladius*; sin embargo, en los sedimentos más recientes de Bosque Azul (<2010) los quironómidos son poco abundantes y en el registro de este lago existe un taxon (*Goeldichironomus*) abundante que está ausente en Montebello y es indicador de aguas más productivas (Takahashi et al. 2008; Souza et al. 2015). Los ostrácodos (8 taxones) y moluscos (7 taxones) solo estuvieron presentes en Bosque Azul, posiblemente debido a que la conductividad eléctrica y los índices de saturación de calcita y dolomita en los lagos de planicie como Bosque Azul son más elevados en comparación con los lagos de montaña como Montebello (Alcocer et al. 2021), ya que se ha documentado, en el caso de los ostrácodos, que generalmente están en baja abundancia o ausentes en cuerpos de agua con bajas conductividades (Külköylüoğlu 2005; Echeverría-Galindo et al. 2019). Los ostrácodos y moluscos más abundantes fueron *H. putei*, *Pseudocandona* sp.,

Aroapyrgus sp. y *Pyrgophorus* sp. especies características en la región de la Península de Yucatán y Chiapas (Avendaño et al. 2004; 2010; Pérez et al. 2010).

7.3 Reconstrucción paleoambiental

Lago Montebello

En conjunto todos los indicadores geoquímicos y biológicos en el lago Montebello apuntan a una historia durante los últimos 140 años (Fig. 35) que involucra una etapa inicial (zona I) que data entre 1880 y 1903 en la cual dominan organismos indicadores de niveles tróficos bajos y con afinidad a cuerpos de agua con una cubierta importante de macrófitas enraizadas. Esta zona coincide con bajos niveles de Ti y P lo que indica un bajo aporte de sedimentos al lago y confirman un nivel trófico bajo. Sin embargo, los niveles de Ti y P empiezan a incrementarse hacia 1890, en la misma medida que el Mn/Fe indican que hubo una disminución importante en los niveles de oxígeno de los sedimentos que se extendió hasta 1930. Esto sugiere que al recibir un aporte mayor de sedimentos por erosión el lago presentó aguas levemente más turbias y por ende una termoclina levemente más somera, con lo cual el sitio de estudio pasó muy posiblemente de un ambiente predominantemente oxigenado, en el límite entre el metalimnion y el hipolimnion como lo es hoy en día, a un ambiente predominantemente anóxico dentro del hipolimnion.

Durante el intervalo entre 1905 a 1956 (zona IIa) el incremento en Ti y P y el cambio en las asociaciones de todos los bioindicadores (amebas testadas, cladóceros y quironómidos) permiten inferir una transición hacia condiciones de mayor nivel trófico que dominan entre 1957 a 2010 (zona IIb). Existen dos momentos (1930 y 1975) en los que el lago presentó también incrementos en su concentración iónica y/o productividad de acuerdo con los altos valores de Sr/Ca. La presencia de abundantes partículas de carbón después de 1970 también sugiere eventos de fuego más frecuentes entre 1970 a 2010. El máximo detectado en la tasa de acumulación másica en el año 1998 indica el momento de mayor acumulación de sedimentos y se relaciona con los incendios documentados en este

año, los cuales provocaron una reducción de ~50% de la superficie del parque y del 30% del estrato arbóreo (CONANP 2006, Ponce et al. 2020). Estos incendios pudieron estar directamente relacionados a condiciones de extrema sequía y altas temperaturas, provocadas por el fenómeno climático “El Niño” (Román-Cuesta et al. 2003; Ramírez-Marcial et al. 2010) o bien fueron fuegos provocados por parte de los pobladores para la ampliación de la frontera agrícola, aprovechamiento del recurso forestal, etc. (Román-Cuesta et al. 2007). Los puntajes del DCA1 de los tres bioindicadores marcan que para las amebas testadas los años de 1910, 1930 y 2010 fueron los momentos de mayor recambio ecológico, mientras que para los cladóceros y quironómidos el recambio más alto ocurrió en 1960 y 2010.

Alrededor de 2010 los valores de Ti y P disminuyen, el Mn/Fe se estabiliza y el Sr/Ca desciende, sugiriendo un menor nivel de erosión y en general del impacto humano en la zona, los bioindicadores también apuntan a un cambio ecológico con una recuperación de algunas de las especies presentes en la zona I en el caso de los cladóceros y quironómidos, lo que sugiere una recuperación del ecosistema a partir de 2010, lo que coincide con su estado oligotrófico actual. Es posible que esta tendencia reciente a la recuperación sea el resultado, entre otras cosas, de las acciones de preservación implementadas por el programa de manejo del PNLM, entre ellas la integración de las comunidades aledañas para la conservación del parque, la reforestación, la regulación del uso del agua, evitar la introducción de especies exóticas, entre otras (CONANP 2007). Esta historia resulta sumamente interesante si consideramos que partimos del supuesto que el lago Montebello, por ser actualmente oligotrófico, representa un lago no impactado. Sin embargo, la historia que emerge es diferente, indicando una larga etapa de disturbio muy posiblemente asociada con cambios de uso del suelo y deforestación en la zona norte de la cuenca del lago, como es evidente en la imagen de Google Earth (Fig. 34).



Figura 34.-Imagen satelital del Lago Montebello dentro del PNLM en Chiapas, México. Obtenida de Google Earth 2021.

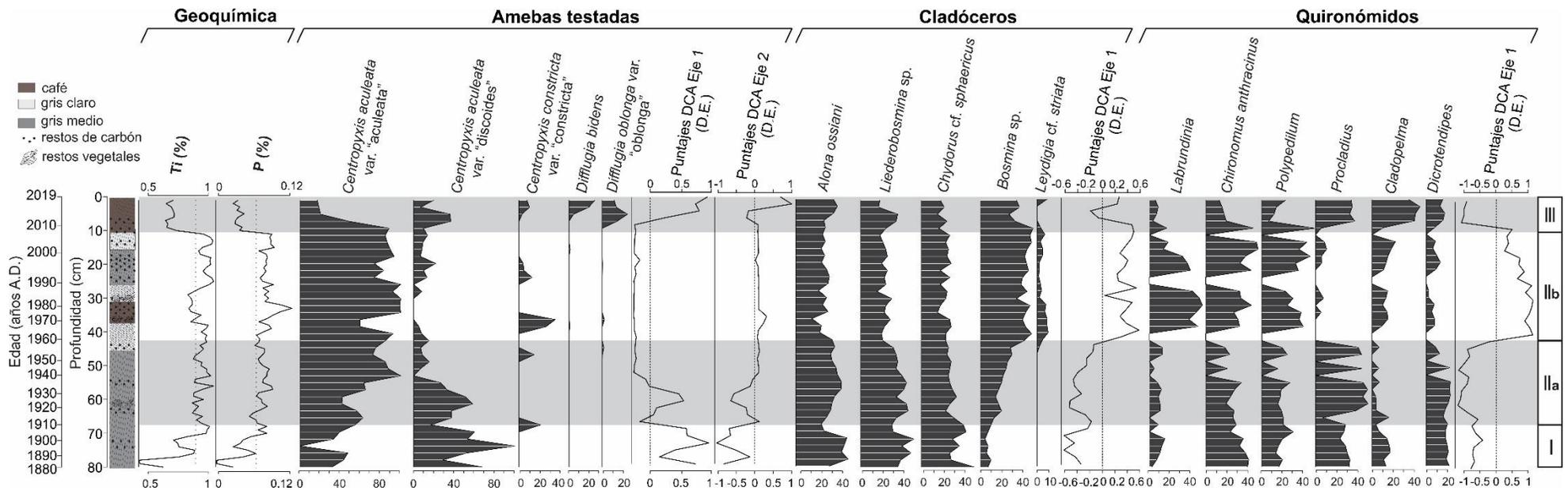


Figura 35.-Gráfica de integración en la que se muestra la señal geoquímica, las abundancias de los organismos más abundantes de cada grupo, así como los ejes de los DCA de cada grupo, permitiendo observar las tendencias generales en el registro del lago Montebello, Chiapas.

Lago Bosque Azul

Los indicadores geoquímicos y biológicos en la secuencia sedimentaria de Bosque Azul permiten reconstruir los últimos ~180 años en la historia de este lago (Fig. 36). Antes de 1920 durante las primeras dos etapas (zona I y II) este lago, que hoy en día es eutrófico, posiblemente tuvo un nivel trófico bajo con aguas transparentes, baja conductividad eléctrica y probablemente con una densa cubierta vegetación acuática a la cuál son afines los bioindicadores dominantes (*A. ossiani*, *C.cf. sphaericus*, *Aroapyrgus* sp. y *Pyrgophorus* sp.). Además, las bajas concentraciones de Ti y Sr/Ca indican un bajo aporte de sedimentos al lago y una concentración iónica y/o productividad menor. Lo anterior contribuyó al establecimiento de un hábitat adecuado para los moluscos en el fondo sujetos a las raíces de macrofitas, con luz y comida abundantes.

Durante el periodo comprendido entre 1926 a 1951 (zona III) las condiciones en el lago cambian drásticamente hacia un ecosistema eutrófico con aguas más turbias y termoclina más somera, tornándose en un ambiente anóxico. En esta etapa los niveles de Ti y P empiezan a incrementar, indicando el momento de mayor erosión y aporte de nutrientes al lago, lo que coincide con el menor nivel de Mn/Fe que indica una reducción en los niveles de oxígeno a nivel de los sedimentos. Entre 1940 y 1950 los valores de Sr/Ca incrementan sugiriendo mayor concentración iónica y/o productividad en el lago. Esto se reflejó también en cambios importantes en las asociaciones de todos los bioindicadores (amebas testadas, cladóceros, ostrácodos, quironómidos y moluscos), entre ellos el dominio de organismos indicadores de niveles tróficos altos y condiciones anóxicas. Paralelamente, el registro de amebas testadas, ostrácodos y moluscos estuvo ausente o en baja abundancia, esto en consecuencia muy probablemente de la alteración en la estructura y reducción de la heterogeneidad del hábitat, disminución en la calidad y cantidad de alimentos, el desplazamiento de estos organismos hacia otras zonas del lago, condiciones no favorables para su preservación, entre otras (Jennings et al. 2003; Donohue y Garcia 2009). Además, dependiendo de la magnitud y energía de la descarga, se puede producir la remoción de sedimentos ya asentados a través

del arrastre de exoesqueletos calcáreos (caparazones y conchas) de la zona litoral hacia la parte profunda del lago y/o el fraccionamiento de estas, generando la discontinuidad del registro de estos organismos (Wrozyna et al. 2009; Zhai et al. 2015). Esto resulta importante considerando que el núcleo sedimentario del lago Bosque Azul se extrajo en una zona de baja profundidad (15 m) y cercana a la orilla del lago (zona litoral) (Fig. 2). Además, se debe considerar que, de manera general, el litoral es un área cubierta de vegetación, por lo tanto, constituye la mayor fuente de materia orgánica disponible para descomposición y, en consecuencia, las peores condiciones para la conservación de los restos carbonatados (Cristini et al. 2017).

Para los años 1952 a 2001 (zona IV), los valores de Ti y Sr/Ca disminuyen al mismo tiempo que el Mn/Fe incrementa, sugiriendo un menor aporte de sedimentos al lago y un aumento en los niveles de oxígeno de los sedimentos. Sin embargo, el dominio de *D. bidens* indicadora de aportes clásticos altos (Patterson et al. 1985), sugiere que la entrada de terrígenos al lago continuó. La señal de todos los bioindicadores apunta a que durante este periodo el lago mantuvo condiciones eutróficas, si bien la reducción en la erosión que llega al lago permitió la reaparición de los ostrácodos asociados a vegetación acuática, por ejemplo *C. vidua* que prospera en densas comunidades de ejemplares de la familia Characeae (Kowalewski et al. 2016) lo que sugiere el establecimiento nuevamente de una importante cobertura de macrofitas en el lago.

Durante los últimos 15 años (zona V; 2004-2019) las concentraciones de Ti y Sr/Ca se mantuvieron bajas y los valores de Mn/Fe disminuyeron, lo que indica condiciones estables de bajo aporte de sedimentos al lago, pero con una importante reducción en los niveles de oxígeno de los sedimentos. Los bioindicadores también apuntan a un cambio ecológico con los quironómidos y ostrácodos ausentes y/o en baja abundancia, mientras que las especies dominantes continúan indicando condiciones eutróficas, lo que coincide con el estado trófico actual del lago Bosque Azul y es consistente con las condiciones de anoxia en el metalimnion del sitio de estudio.

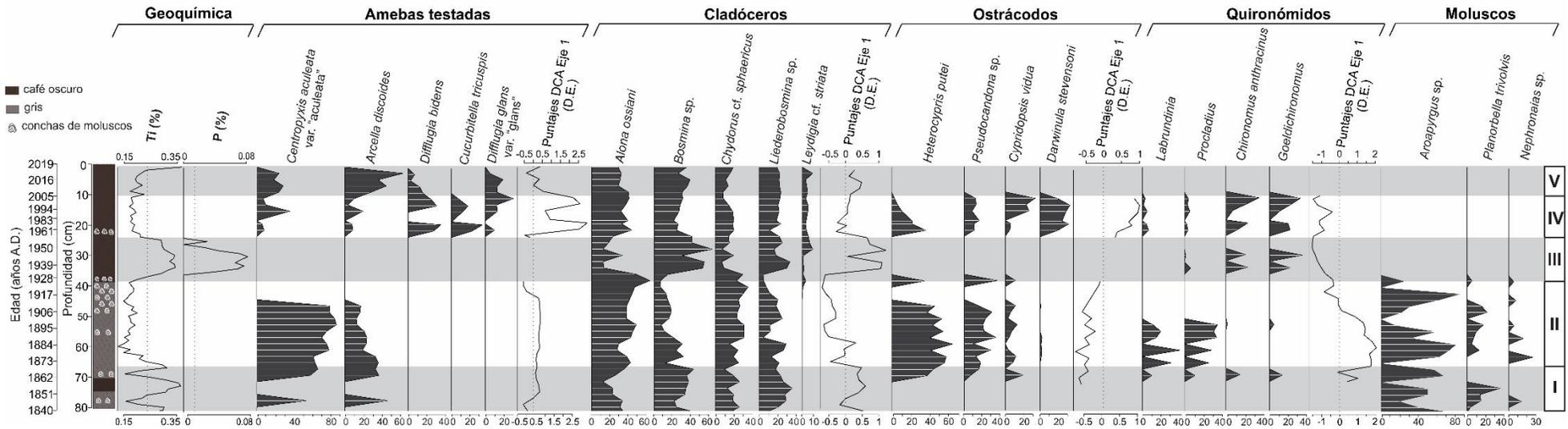


Figura 36.- Gráfica de integración en la que se muestra la señal geoquímica, las abundancias de los organismos más abundantes de cada grupo, así como los ejes de los DCA de cada grupo, permitiendo observar las tendencias generales en el registro del lago Bosque Azul, Chiapas.

7.4 Contexto local y regional de la historia del PNLM en los últimos ~180 años

Cada lago es sensible a cosas distintas, mientras que Bosque Azul ha estado más influenciado por las prácticas agrícolas que se llevan a cabo en la cuenca y el flujo de aguas residuales relacionado con la red de drenaje del Río Grande Comitán, Montebello ha sido más afectado por una deforestación local.

Las secuencias sedimentarias tanto de Montebello como la de Bosque Azul tuvieron una temporalidad similar, permitiendo comparar la evolución ambiental reciente entre ambos cuerpos de agua del PNLM. De manera general, se puede observar que existe mayor variación en los cambios de la señal geoquímica y de los paleobioindicadores en el lago Bosque Azul, razón por la que se pudieron identificar más zonas que en Montebello. Es por ello que la comparación no se realizó por zonas sino por intervalos de tiempo, lo que también permitió relacionar nuestros registros en un contexto histórico y regional con otros estudios.

De ~1840 a 1920 podemos inferir que Montebello y Bosque Azul presentaron una etapa inicial con condiciones de bajos nutrientes y aguas claras. La condición de baja productividad en ambos lagos posiblemente se relacione a un bajo número de habitantes en la localidad (40, CONANP 2007) y al lento ritmo de crecimiento demográfico, tal y como lo señala Wasserstrom (1978) para todo Chiapas durante 1814 a 1876. Aunado a esto, también pudo influir el escaso acceso al parque debido a que estos años pre-datan el desarrollo de caminos y carreteras que comunicaran esta zona con otros pueblos y que se construirían posteriormente.

Después de 1910 a 1920, particularmente a partir de ~1926 se empieza a detectar impacto humano asociado con descargas de aguas residuales en Bosque Azul que lo modifica hacia un ecosistema eutrófico. El incremento en el aporte de sedimentos propició un ambiente más productivo, con poca transparencia, condiciones anóxicas y una zona litoral reducida. Este cambio en las condiciones del lago podría relacionarse con el inicio de la repartición de tierras en la zona con la finalidad de formar comunidades agrícolas que comenzó a finales de la década de los 20's durante la reforma agraria (O'Brien 1995). De manera similar, también se detectó un pulso temprano de perturbación antropogénica alrededor de 1921 en

el registro de lago Verde (Veracruz) asociado a la tala de bosques y altas tasas de erosión que dieron lugar a un lago más turbio y rico en nutrientes (Caballero et al. 2006; Lozano et al. 2007). En Montebello el Ti indica inicios de deforestación y erosión desde 1910.

Durante ~1930 a 1940 las condiciones en ambos lagos se mantuvieron iguales, Bosque Azul un lago eutrófico y Montebello con menor estado trófico (oligotrófico). Sucesos que pudieron favorecer esto fue que en esta década continuó el reparto agrario en el área, especialmente en el municipio Las Margaritas y a inicios de los 30's la ciudad de Comitán se posicionó como el cuarto lugar de los centros urbanos más importantes del estado (Cruz y Robledo 2000; Cruz et al. 2003), lo cual pudo incrementar la descarga del RGC en Bosque Azul. En el contexto regional varios autores (Rosenmeier et al. 2004; Pérez et al. 2010b) identificaron una condición similar en el lago Petén Itzá (Guatemala), ya que a partir de 1930 comenzó a incrementar la tasa de acumulación de sedimentos y el enriquecimiento de nutrientes en el cuerpo de agua coincidiendo con el crecimiento en la población de la cuenca, actividades de deforestación y mayor escorrentía.

En ambos lagos se detecta un momento de máxima perturbación entre aproximadamente 1960 a 2005/2010. Lo anterior concuerda con el registro de Caballero y colaboradores (2019; 2022) en los lagos Balamtetik y San Lorenzo (dentro del PNLM) quienes identificaron que la transformación de áreas forestales en áreas agrícolas y el aumento en la población local a inicios y finales de la década de los 50s y durante 1980 a los 2000, incrementaron la entrada de sedimentos y materia orgánica generando un aumento en la productividad y turbidez del lago. Además, alrededor de los 50s se observó una mayor tendencia a ocupar las tierras de la región fronteriza como La Trinitaria y La Independencia (Cruz y Robledo 2000) y durante este periodo las rutas de transporte y comunicación se fueron ampliando, facilitando la comercialización de productos agrícolas, muestra de ello fue la construcción de la carretera Panamericana hacia finales de los 40's (O'Brien 1995; Cruz y Robledo 2000).

En los años 60s el registro del lago Nahá dentro de Selva Lacandona (Chiapas), también detecta la presencia de especies indicadoras de altos niveles de

nutrientes, lo que permitió inferir que el lago tuvo una condición trófica elevada (Rubio-Sandoval 2019). Asimismo, entre 1965 y 1967 el contenido de fósforo total, las tasas de sedimentación y el registro de diatomeas en el lago Petén Itzá (Guatemala) sugirieron una fase muy importante de eutrofización derivado de la expansión de la agricultura, el uso de fertilizantes, la colocación del drenaje y la construcción de una carretera (Rosenmeier et al. 2004). También, en lago Verde (Veracruz) se observaron dos momentos (1963 y 1988) de mayor impacto en los que el lago fue más turbio y más eutrófico (Caballero et al. 2006). Después de ~1970 el enriquecimiento de nutrientes en el lago Petén Itzá aumentó de manera significativa en consecuencia, entre otros factores, a la disminución de cobertura forestal (Pérez et al. 2010b). Parecido a ello, durante este periodo las condiciones de mayor entrada de sedimentos y alta condición trófica en los lagos Bosque Azul y Montebello se mantiene, lo cual puede estar asociado a la importante deforestación que ocurrió en el PNLM, ya que en los años 70's había 4,752 ha en buen estado de conservación, mientras que entre 1988 y 1993 la cobertura forestal disminuyó a 264 ha (March y Flamenco 1996).

Para 1980, ocurrió un suceso crucial histórico y social en la región ya que fue un periodo en el que arribaron miles de indígenas guatemaltecos que emigraron entre 1979 a 1982 como consecuencia de los regímenes militares y genocidio de su país, lo que derivó en un incremento en la población y fue detectado en el núcleo sedimentario de Balamtetik como una etapa de erosión más larga con dos pulsos de mayor concentración de P y Ca entre ~1983 a los 2000's (Cruz et al. 2003; Caballero et al. 2019). Este último registro coincidió con la fase comprendida entre 1969 a 1987 en el lago San Lorenzo, el cual recibió mayores aportes orgánicos terrestres no locales sino más bien relacionados a una mayor descarga a través del RGC (Caballero et al. 2022).

Todos estos eventos parecen haberse registrado en los sedimentos de los lagos del PNLM tanto en Balamtetik, San Lorenzo como Bosque Azul y Montebello. A pesar de que cada lago tiene características especiales que le permita registrar los eventos con diferentes intensidades, por ejemplo Balamtetik, San Lorenzo y Bosque Azul están conectados por el RGC, pero mientras que Balamtetik es el

primero, Bosque Azul es el último de la serie de lagos de planicie intercomunicados por una red, razón por la que se puede asumir la atenuación de esta señal a diferencia de Balamtetik y San Lorenzo que se ubican más al noroeste del parque, cercanos con las descargas directas del Río Grande Comitán (Duran et al. 2014; Caballero et al. 2019).

En el año 2003 autoridades y locatarios reportaron cambios en la coloración, presencia de natas blancas-amarillentas, olores fétidos y mortandad en peces en varios lagos del PNLM (CFE 2012). Sin embargo, cercano a esta fecha, en el ~2004 en Bosque Azul, se deduce que ocurrió un cambio en las condiciones del lago distinguiéndose con una ligera disminución en la productividad y con aguas anóxicas diferenciándose así del periodo anterior (1952 a 2001) y manteniéndose hasta la actualidad (2019). En contraparte durante la última década en el lago Montebello (~2007-2019) con base en los paleobioindicadores y la señal geoquímica se logró interpretar, al igual que en Bosque Azul, la productividad probablemente también disminuyó. La estabilidad en las condiciones ambientales de ambos sistemas lacustres probablemente se pueda asociar a cambios en las condiciones climáticas (p.e. mayor pluviosidad) y/o a las acciones de conservación que se llevan a cabo en el parque nacional a partir de la alarma generada en 2003. Entre estas acciones se encuentra la reforestación dentro y fuera del parque a través de la reintroducción de especies de árboles nativos durante finales de 2003 para el uso sostenible de los recursos naturales (Ramírez-Marcial et al. 2010, anexo 1) de esta manera se evita que la erosión del suelo sea mayor reteniendo el ingreso de sedimentos y nutrientes que puedan traer de la cuenca al lago. Además, la implementación del pago por servicios ecosistémicos a los ejidatarios y/o propietarios de las tierras.

8. CONCLUSIONES

El registro geoquímico y de bioindicadores (amebas testadas, cladóceros y quironómidos) del lago de montaña Montebello mostró que durante los últimos ~140 años este lago de montaña inicialmente considerado como no impactado estuvo sujeto a entradas mayores de sedimentos desde 1900-1910 relacionadas probablemente con causas antropogénicas como la deforestación local. Esto provocó un aumento de su estado trófico, la reducción de la transparencia de sus aguas y un fondo anóxico con un periodo más prolongado entre 1950 y 2010. En el lago de planicie Bosque Azul, considerado como impactado, el registro de los indicadores geoquímicos y biológicos (amebas testadas, cladóceros, quironómidos, ostrácodos y moluscos) durante los últimos ~180 años sugieren que antes de 1920 el lago era oligotrófico, con aguas claras y bajas conductividades. Posterior a 1920 se identifican dos eventos de perturbación principales: el primero que data de 1926 y el segundo que comenzó en 1940-1950. Estos eventos de perturbación muestran mayor erosión y entrada de nutrientes al lago, así como una mayor concentración iónica en las aguas del lago. Lo anterior se asocia con las actividades agrícolas, el crecimiento del desarrollo urbano en la cuenca y una importante entrada de aguas residuales del Río Grande Comitán al lago que tuvo su máximo impacto entre 1960 y 2005. El uso de múltiples indicadores biológicos permitió una reconstrucción más robusta, donde cada grupo sugiere variaciones en los niveles tróficos, turbidez, niveles de oxígeno en los sedimentos, conductividad y presencia de macrofitas acuáticas. Por último, los cambios en los bioindicadores junto con el registro geoquímico identificaron condiciones estables desde los últimos ~10 años en ambos lagos. En Montebello las amebas testadas y cladóceros indicaron una tendencia hacia condiciones de media a mayor productividad (mesotrófico) en el lago; mientras que la señal de los quironómidos y la geoquímica sugiere un retorno a un estado trófico menor (oligotrófico), con aguas transparentes y niveles más altos de oxígeno en los sedimentos, que corresponde con las condiciones que presenta hoy en día. En el caso de Bosque Azul las amebas testadas, cladóceros y el Mn/Fe también sugieren una disminución en el estado trófico y condiciones anóxicas, lo cual se ha mantenido desde 2004 hasta la actualidad.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdi, H., y Williams, L. J. (2010). Principal component analysis. *Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics*, 2(4), 433-459.
- Adamczuk, M. (2016). Past, present, and future roles of small cladoceran *Bosmina longirostris* (OF Müller, 1785) in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, 767(1), 1-11.
- Albarrán Méizer, N. C., Rangel Ruiz, L. J., Gama Campillo, L. M., Arévalo de la Cruz, J. A., Moguel-Ordoñez, E., y Pacheco Figueroa, C. J. (2017). Tolerancia a la salinidad aguda de gasterópodos dulceacuícolas nativos e introducidos en Tabasco, México. *Hidrobiológica*, 27(2), 145-151.
- Alcocer J, Oseguera LA, Sánchez G, González CG, Martínez JR, González R (2016). Bathymetric and morphometric surveys of the Montebello lakes, Chiapas. *Journal Limnology* 75:56–65.
- Alcocer, J., Merino-Ibarra, M., Oseguera, L. A., y Escolero, O. (2018). Anthropogenic impacts on tropical karst lakes: “Lagunas de Montebello,” Chiapas. *Ecohydrology*, 11(8).
- Alcocer, J., Prado, B., Mora, L., Oseguera, L. A., y Caballero, M. (2021). Sediment characteristics of tropical, karst lakes and their relationship with watershed topography, lake morphometry, and human activities. *Journal of Paleolimnology*, 66(3), 333-353.
- Amezcuca Vargas Margarita de Montserrat (2019). Aspectos ecológicos de amebas testadas, cladóceros, ostrácodos y quironómidos en dos cuerpos de agua impactados: Lago Ocotolito, Chiapas y Laguna de Bacalar, Quintana Roo, México. *Tesis de licenciatura, Biología, Facultad de Ciencias, UNAM*.
- Amsinck, S., Jeppesen, E., y Ryves, D. (2003). Cladoceran stratigraphy in two shallow brackish lakes with special reference to changes in salinity, macrophyte abundance and fish predation. *Journal of Paleolimnology*, 29(4), 495-507.
- Anadón, P., Utrilla, R., Vázquez, A., Martín-Rubio, M., Rodríguez-Lázaro, J., y Robles, F. (2008). Paleoenvironmental evolution of the Pliocene Villarroya

- Lake, northern Spain, from stable isotopes and trace-element geochemistry of ostracods and molluscs. *Journal of Paleolimnology*, 39(3), 399-419.
- Appleby, P. G. (1998). Dating recent sediments by ^{210}Pb : Problems and solutions. *STUK-A145*, 7-24.
- Aquino-López, M. A., Blaauw, M., Christen, J. A., y Sanderson, N. K. (2018). Bayesian Analysis of ^{210}Pb Dating. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 23(3), 317-333.
- Avendaño Gil, M. J. 2004. Inventario de gasterópodos terrestres y dulceacuícolas del área focal de Ixcán, Chiapas. Instituto de Historia Natural y Ecología. *Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. Y015*.
- Avendaño Gil, M. J., Carbot-Chanona, G., y García, E. N. (2010). Moluscos gasterópodos terrestres y dulceacuícolas del área focal Ixcán, Chiapas, México. *Lacandonia*, 4(1), 29-36.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., y Graham, N. A. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559: (7715), 517-526.
- Beaver, J. R., Renicker, T. R., Tausz, C. E., y Vitanye, B. T. (2018). Distribution of six taxa in the family Bosminidae Baird (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda) in the plankton of lakes and reservoirs within the continental United States, including expanded range of the invasive cladoceran *Bosmina* (*Eubosmina*) *coregoni* Baird. *Zootaxa*, 4407(4), 506-520.
- Bespalaya, Y., Joyner-Matos, J., Bolotov, I., Aksenova, O., Gofarov, M., Sokolova, S., y Ovchinnikov, D. (2019). Reproductive ecology of *Pisidium casertanum* (Poli, 1791) (Bivalvia: Sphaeriidae) in Arctic lakes. *Journal of Molluscan Studies*, 85(1), 11-23.
- Benoit, G., y Rozan, T. F. (2001). ^{210}Pb and ^{137}Cs dating methods in lakes: a retrospective study. *Journal of Paleolimnology*, 25(4), 455-465.
- Bennion, H., Fluin, J., y Simpson, G. L. (2004). Assessing eutrophication and reference conditions for Scottish freshwater lochs using subfossil diatoms. *Journal of applied Ecology*, 41(1), 124-138.

- Bernal, J. P., Beramendi Orosco, L. E., Lugo-Ibarra, K. C., y Daesslé, L. W. (2010). Revisión a algunos geocronómetros radiométricos aplicables al Cuaternario. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 305-323.
- Beyens, L., y Meisterfeld, R. (2002). Protozoa: testate amoebae. En *Tracking environmental change using lake sediments*, 121-153. Springer, Dordrecht.
- Birks, H. J. B., Braak, C. T., Line, J. M., Juggins, S., y Stevenson, A. C. (1990). Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical transactions of the royal society of London. B, Biological Sciences*, 327(1240), 263-278.
- Blauth de Lima, Schäfer, A. E., y Lanzer, R. M. (2013). Diversity and spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrates with respect to the trophic state of Lake Figueira in the South of Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 25(4), 429-441.
- Brenner, M., Whitmore, T. J., Flannery, M. S., y Binford, M. W. (1993). Paleolimnological methods for defining target conditions in lake restoration: Florida case studies. *Lake and Reservoir Management*, 7(2), 209-217.
- Brenner, M., Rosenmeier, M. F., Hodell, D. A., y Curtis, J. H. (2002). Paleolimnology of the Maya lowlands: Long-term perspectives on interactions among climate, environment, and humans. *Ancient Mesoamerica*, 13(1), 141-157.
- Boyle J. (2000) Rapid elemental analysis of sediment samples by isotope source XRF. *Journal of Paleolimnology*; 23:213-221.
- Borcard, D., Gillet, F., y Legendre, P. (2018). Numerical ecology with R. Springer.
- Bouchet, P., y Rocroi, J.P. (2005). Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia*, 47: 1-397.
- Burch, J.B., 1982. North American freshwater snails. Identification keys, generic synonymy, supplemental notes, glossary, references, index. *Walkeriana* 1, 217–365.
- Burch, J. B., y Cruz-Reyes, A. (1987). Clave genérica para la identificación de gastrópodos de agua dulce en México. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Burdíková, Z., Čapek, M., Švindrych, Z., Gryndler, M., Kubínová, L., y Holcová, K. (2012). Ecology of testate amoebae in the Komořany Ponds in the Vltava Basin. *Microbial ecology*, 64(1), 117-130.
- Burge, D. R., Edlund, M. B., y Frisch, D. (2018). Paleolimnology and resurrection ecology: The future of reconstructing the past. *Evolutionary Applications*, 11(1), 42-59.
- Boës, X., Rydberg, J., Martinez-Cortizas, A., Bindler, R., y Renberg, I. (2011). Evaluation of conservative lithogenic elements (Ti, Zr, Al, and Rb) to study anthropogenic element enrichments in lake sediments. *Journal of paleolimnology*, 46(1), 75-87.
- Bogan, A. E. (2008). Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. En *Freshwater animal diversity assessment*, 139-147.
- Brusca, R. C., y Brusca, G. J. (2005). Invertebrados. México, McGraw-Hill Interamericana.
- Brown, K. M., Lang, B., y Perez, K. E. (2008). The conservation ecology of North American pleurocerid and hydrobiid gastropods. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 484-495.
- Brown, K. M., y Lydeard, C. (2010). Mollusca: gastropoda. En *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 277-306.
- Caballero, M., Vázquez, G., Lozano-García, S., Rodríguez, A., Sosa-Nájera, S., Ruiz-Fernández, A. C., y Ortega, B. (2006). Present limnological conditions and recent (ca. 340 yr) palaeolimnology of a tropical lake in the Sierra de Los Tuxtlas, Eastern Mexico. *Journal of Paleolimnology*, 35(1), 83-97.
- Caballero, M., Mora, L., Muñoz, E., Escolero, O., Bonifaz, R., Ruiz, C., y Prado, B. (2019). Anthropogenic influence on the sediment chemistry and diatom assemblages of Balamtetik Lake, Chiapas, Mexico. *Environmental Science and Pollution Research*, 1-9.
- Caffau, M., Lenaz, D., Lodolo, E., Zecchin, M., Comici, C., y Tassone, A. (2015). First evidence of testate amoebae in Lago Fagnano (54 S), Tierra del Fuego (Argentina): proxies to reconstruct environmental changes. *Journal of South American Earth Sciences*, 64, 27-41.

- Carrillo-Bastos, A., Islebe, G. A., Torrescano-Valle, N., y González, N. E. (2010). Holocene vegetation and climate history of central Quintana Roo, Yucatán Península, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160(3-4), 189-196.
- Castiglioni, M., Collins, P., y Paggi, J. C. Ciclomorfosis inducida por detergente en *Daphnia magna*. *Revista FABICIB*, 12, 137-148.
- Castro-Mora, J. (2009). Estructura Geológica del estado de Chiapas. Instituto de Geofísica, UNAM, México. Disponible en <https://www.yumpu.com/es/document/read/14641680/estructura-geologica-del-estado-de-chiapas> consultado el 04 de enero de 2021.
- Cummings, K. S., y Graf, D. L. (2010). Mollusca: bivalvia. En *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 309-384.
- CFE (2012). Estudio para conocer la calidad del agua de las lagunas de Montebello, Chiapas. Comisión Federal de Electricidad. México. 45 pp.
- Charman, D. J. (2001). Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews*, 20(16-17), 1753-1764.
- Charqueño Celis, N. F., Garibay, M., Sigala, I., Brenner, M., Echeverría Galindo, P., Lozano García, S., Massafiero, J. y Pérez, L. (2019). Testate amoebae (Amoebozoa: Arcellinidae) as indicators of dissolved oxygen concentration and water depth in lakes of the Lacandón Forest, southern Mexico. *Journal Limnology*, 79(1), 82-91.
- Cheng, L., Kattel, G., Xue, B., Yao, S., Li, L., y Liu, J. (2020). Application of subfossil *Bosmina* and its $\delta^{13}\text{C}$ values in tracing the long-term food web dynamics of shallow eutrophic lakes: A case in Taihu Lake, southeast China. *Science of The Total Environment*, 730.
- Cisneros García, A. (2017). Reconstrucción paleoambiental basada en el análisis de ostrácodos fósiles del Lagi T'zi BaNá en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cohen, A. S. (2003) Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems. *Oxford University Press*. Estados Unidos, 2, 5-37.

- Cohuo, S., Macario-González, L., Pérez, L., y Schwalb, A. (2017). Overview of Neotropical-Caribbean freshwater ostracode fauna (Crustacea, Ostracoda): identifying areas of endemism and assessing biogeographical affinities. *Hydrobiologia*, 786(1), 5-21.
- CONAGUA. (2009). Actualización de la disponibilidad media anual de agua subterránea del acuífero de Comitán, Chiapas. Comisión Nacional del Agua. www.conagua.gob.mx/Conagua07/Aguasubterranea/pdf/DR_0707.pdf
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) y SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales) (2007). Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Lagunas de Montebello, 200, CDMX, México.
- Cordero Oviedo, M.C. (2015) Paleopalínología y geoquímica del Lago Esmeralda, Chiapas, México: Una reconstrucción paleoecológica. *Tesis de Licenciatura. Universidad de Costa Rica, Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio. Costa Rica.*
- Coronel Pastrana, H. (2019). Granulometría y composición elemental de los sedimentos de lagos prístinos e impactados del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México. *Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.*
- Correa-Metrio, A., Urrego, D. H., Cabrera, K. R. y Bush, M. B., (2010). Package ‘paleoMAS’.
- Correa-Metrio, A., Dechnik, Y., Lozano-García, S., y Caballero, M. (2014). Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1), 135-143.
- Cortés-Guzmán, D., Alcocer, J., y Oseguera, L. A. (2019). Benthic macroinvertebrate community diversity of Montebello Lakes, Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90.
- Cristini, P. A., Tietze, E., De Francesco, C. G., y Martínez, D. E. (2017). Water geochemistry of shallow lakes from the southeastern Pampa plain, Argentina

- and their implications on mollusk shells preservation. *Science of the Total Environment*, 603, 155-166.
- Cruz Burguete, J. L., y Robledo Hernández, G. (2000). Comitán y Las Margaritas, Chiapas: las nuevas ciudades de la frontera sur. *Alteridades*, 10(19), 99-108.
- Cuna, E., Zawisza, E., Caballero, M., Ruiz-Fernández, A. C., Lozano-García, S., y Alcocer, J. (2013). Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of a tropical alpine lake. *Journal of Paleolimnology*, 51(1), 1-14.
- Cuppen, J. G., Van den Brink, P. J., Camps, E., Uil, K. F., y Brock, T. C. (2000). Impact of the fungicide carbendazim in freshwater microcosms. I. Water quality, breakdown of particulate organic matter and responses of macroinvertebrates. *Aquatic toxicology*, 48(2-3), 233-250.
- Curtis, J. H., Brenner, M., Hodell, D. A., Balsler, R. A., Islebe, G. A., y Hooghiemstra, H. (1998). A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya Lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of paleolimnology*, 19(2), 139-159.
- Curtis, J. H., Brenner, M., y Hodell, D. A. (1999). Climate change in the Lake Valencia Basin, Venezuela, ~ 12600 yr BP to present. *The Holocene*, 9(5), 609-619.
- Curry, B. B. (1999). An environmental tolerance index for ostracodes as indicators of physical and chemical factors in aquatic habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 148(1-3), 51-63.
- da Silva, F. L., Pinho, L. C., Wiedenbrug, S., Dantas, G. P., Siri, A., Andersen, T., y Trivinho-Strixino, S. (2018). Family chironomidae. En *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* 661-700. Academic Press.
- Davis, R. B., Hess, C. T., Norton, S. A., Hanson, D. W., Hoagland, K. D., y Anderson, D. S. (1984). ¹³⁷Cs and ²¹⁰Pb dating of sediments from soft-water lakes in New England (USA) and Scandinavia, a failure of ¹³⁷Cs dating. *Chemical Geology*, 44(1-3), 151-185.
- Davies, S. J., Lamb, H. F., y Roberts, S. J. (2015). Micro-XRF core scanning in palaeolimnology: recent developments. En *Micro-XRF studies of sediment cores*, 189-226. Springer, Dordrecht.

- Díaz, K.A., Pérez, L., Correa-Metrio, A., Franco-Gaviria, J.F., Echeverría, P., Curtis, J. y Brenner, M. (2017). Holocene environmental history of tropical, mid altitude Lake Ocotlito, México, inferred from ostracodes and non-biological indicators. *The Holocene*, 1-10.
- Dole-Olivier, M. J., Galassi, D. M. P., Marmonier, P., y Creuzé des Châtelliers, M. (2000). The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater biology*, 44(1), 63-91.
- Domínguez-Vázquez, G., e Islebe, G. A. (2008). Protracted drought during the late Holocene in the Lacandon rain forest, Mexico. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(3), 327-333.
- Donohue, I., y Garcia Molinos, J. (2009). Impacts of increased sediment loads on the ecology of lakes. *Biological reviews*, 84(4), 517-531.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C. y Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.
- Durán-Calderón I., O. Escolero, E. Salinas, M. Castillo y G. Silva. (2014). Cartografía geomorfológica a escala 1:50000 del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas (México). *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66: 263-277 pp.
- Echeverría Galindo, P. (2017) Reconstrucción paleoambiental de dos lagos kársticos en el norte del Neotrópico con base en múltiples paleobioindicadores acuáticos y análisis multielemental. *Tesis de maestría. México: Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Geología, UNAM.*
- Echeverría Galindo, P. G., Pérez, L., Correa-Metrio, A., Avendaño, C. E., Moguel, B., Brenner, M., Cohuo, S., Macario, L., Caballero, M. y Schwalb, A. (2019). Tropical freshwater ostracodes as environmental indicators across an altitude gradient in Guatemala and Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 67(4), 1037-1058.

- Eggermont, H., Heiri, O., Russell, J., Vuille, M., Audenaert, L., y Verschuren, D. (2010). Paleotemperature reconstruction in tropical Africa using fossil Chironomidae (Insecta: Diptera). *Journal of Paleolimnology*, 43(3), 413-435.
- Epler, J. H. (2001). *Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina*. Crawford, South Carolina: John H. Epler.
- Escobar, J., Brenner, M., Whitmore, T. J., Kenney, W. F., y Curtis, J. H. (2008). Ecology of testate amoebae (thecamoebians) in subtropical Florida lakes. *Journal of Paleolimnology*, 40(2), 715-731.
- Fallu, M. A., Allaire, N., y Pienitz, R. (2002). Distribution of freshwater diatoms in 64 Labrador (Canada) lakes: species environment relationships along latitudinal gradients and reconstruction models for water colour and alkalinity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(2), 329-349.
- Fernández-Álamo, M. A., y Rivas, G. (Eds.). (2007). Niveles de organización en animales. UNAM, 264-267.
- Forró, L., Korovchinsky, N. M., Kotov, A. A., y Petrusek, A. (2007). Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. En *Freshwater animal diversity assessment*. Springer, Dordrecht, 177-184.
- Franco Gaviria, F. (2014). Dinámicas de la vegetación y el clima del Holoceno en la Selva Lacandona, estado de Chiapas, México. *Tesis de maestría. México: Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geología, UNAM*.
- Franco Gaviria, F., Correa-Metrio, A., Cordero-Oviedo, C., López-Pérez, M., Cárdenes-Sandí, G. M., y Romero, F. M. (2018). Effects of late Holocene climate variability and anthropogenic stressors on the vegetation of the Maya highlands. *Quaternary Science Reviews*, 189, 76-90.
- Franco Gaviria, F., Correa-Metrio, A., Núñez-Useche, F., Zawisza, E., Caballero, M., Prado, B. y Olivares, G. (2020). Millennial-to-centennial scale lake system development in the mountains of tropical Mexico. *Boreas*, 49(2), 363-374.
- Frey, D. G. (1988). Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology*, 1(3), 179-191.

- Fritz, S. C. (1996). Paleolimnological records of climatic change in North America. *Limnology and Oceanography*, 41(5), 882-889.
- Frolova, L. A. (2018). Cladocera from bottom deposits as an indicator of changes in climate and ecological conditions. En *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 107(1).
- García, E. (1981). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática. *Publicaciones UNAM*, CDMX, México.
- García-Orellana, J., y Sanchez-Cabeza, J. A. (2012). El ^{210}Pb como trazador de procesos ambientales. Radiocronología de sedimentos costeros utilizando ^{210}Pb : Modelos, Validación y Aplicaciones. Sánchez-Cabeza, J., Díaz-Asencio, M., y Ruiz-Fernández, A. (Eds.). *Organismo Internacional de Energía Atómica*. Viena, Suiza, 118.
- Garibay Velasco, M. (2018). Diversidad de amebas testadas (Amoebozoa:Arcellinida) en lagos de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Tesis de licenciatura. México: Licenciatura en Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias*, UNAM.
- Gerhard, M., Iglesias, C., Clemente, J. M., Goyenola, G., Meerhoff, M., Pacheco, J. P. y Mazzeo, N. (2017). What can resting egg banks tell about cladoceran diversity in a shallow subtropical lake?. *Hydrobiologia*, 798(1), 75-86.
- Gill, R. B. (2000). The great Maya droughts: water, life, and death. UNAM.
- Guadarrama Hernández, S. (2017). Ecología del bentos de seis lagos del Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Chiapas, México. *Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias*, UNAM.
- Gutiérrez-Ayala, L. V., Torrescano-Valle, N., e Islebe, G. A. (2012). Reconstrucción paleoambiental del Holoceno tardío de la reserva Los Petenes, Península de Yucatán, México. *Revista mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(3), 749-763.
- Hann, B. J., Leavitt, P. R., y Chang, P. S. (1994). Cladocera community response to experimental eutrophication in Lake 227 as recorded in laminated sediments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(10), 2312-2321.

- Haug, G. H., Gunther, D., Peterson, L. C., Sigman, D. M., Hughen, K. A., y Aeschlimann, B. (2003). Climate and the collapse of Maya civilization. *Science*, 299(5613), 1731-1735.
- Heiri, O., y Lotter, A. F. (2001). Effect of low count sums on quantitative environmental reconstructions: an example using subfossil chironomids. *Journal of Paleolimnology*, 26(3), 343-350.
- Helson J. E., Williams D. D. y Turner D. (2006) Larval Chironomid community organization in four tropical rivers: human impacts and longitudinal zonation. *Hydrobiologia* 559(1): 413-431.
- Hernández-Flores S. J. (2019). Descripción ambiental de un conjunto de lagos kársticos en el trópico húmedo mexicano. *Tesis de Licenciatura. México: Licenciatura en Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, UNAM.*
- Herrera, N., y Rivera, R. (2012). Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR). Complejo Güija, El Salvador.
- Hodell, D. A., Curtis, J. H., y Brenner, M. (1995). Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature*, 375(6530), 391-394.
- Hodell, D. A., Brenner, M., y Curtis, J. H. (2005). Terminal Classic drought in the northern Maya lowlands inferred from multiple sediment cores in Lake Chichancanab (Mexico). *Quaternary Science Reviews*, 24(12-13), 1413-1427.
- Hodell, D. A., Brenner, M., y Curtis, J. H. (2007). Climate and cultural history of the northeastern Yucatan Peninsula, Quintana Roo, Mexico. *Climatic Change*, 83(1-2), 215-240.
- Holopainen, I. J., y Jónasson, P. M. (1983). Long-term population dynamics and production of *Pisidium* (*Bivalvia*) in the profundal of Lake Esrom, Denmark. *Oikos*, 99-117.
- Horne, D. J., Cohen, A., y Martens, K. (2002). Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda. *GMS*, 131, 5-36.
- ICS (2020) Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch. ICS, Cambridge.
- INEGI (2007). Conjunto de datos vectoriales: Red Hidrológica escala 1:50000, Edición 2.0 Subcuenca RH30GI-R. Disponible en:

http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/hidrologia/regiones_hidrograficas.aspx consultado 16 de marzo de 2020.

- Islebe, G. A., Hooghiemstra, H., Brenner, M., Curtis, J. H., y Hodell, D. A. (1996). A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene*, 6(3), 265-271.
- Jennings, Z. (2014). Recovery of Chironomidae from metal contamination in a multi-stressor environment: a paleolimnological analysis of a circumneutral Sudbury, Ontario lake (*Doctoral dissertation, Queen's University Kingston*).
- Jeppesen, E., Leavitt, P., De Meester, L., y Jensen, J. P. (2001). Functional ecology and palaeolimnology: using cladoceran remains to reconstruct anthropogenic impact. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(4), 191-198.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Davidson, T. A., Trolle, D., Sondergaard, M., Lauridsen, T. L y Nielsen, A. (2014). Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology*, 73, 84-107.
- Jolliffe, I. T. (1986). Principal components in regression analysis. En *Principal component analysis*. Springer, New York, NY, 129-155.
- Jolliffe, I. T., y Cadima, J. (2016). Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2065), 20150202.
- Jones, B. F., y Bowser, C. J. (1978). The mineralogy and related chemistry of lake sediments. En *Lakes* 179-235. Springer, New York.
- Karanovic, I. (2012). Recent freshwater ostracods of the world: Crustacea, Ostracoda, Podocopida. *Springer Science and Business Media*.
- Kerfoot, W. C. (1975). Seasonal changes of *Bosmina* (Crustacea, Cladocera) in Frains Lake, Michigan: laboratory observations of phenotypic changes induced by inorganic factors. *Freshwater Biology*, 5(3), 227-243.
- Kihlman, S., y Kauppila, T. (2012). Effects of mining on testate amoebae in a Finnish lake. *Journal of Paleolimnology*, 47(1), 1-15.
- Koinig, K. A., Shotyck, W., Lotter, A. F., Ohlendorf, C., y Sturm, M. (2003). 9000 years of geochemical evolution of lithogenic major and trace elements in the

- sediment of an alpine lake—the role of climate, vegetation, and land-use history. *Journal of Paleolimnology*, 30(3), 307-320.
- Korhola, A. (1999). Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction. *Ecography*, 22(4), 357-373.
- Korhola, A., Olander, H., y Blom, T. (2000). Cladoceran and chironomid assemblages as qualitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes. *Journal of Paleolimnology*, 24(1), 43-54.
- Kornecki, K. M., y Katz, M. E. (2020). Profundal Testate Amoebae (Arcellacea) of Lake Superior and Lake Michigan. *Journal of Foraminiferal Research*, 50(1), 3-10.
- Korosi, J. B., Kurek, J., y Smol, J. P. (2013). A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in lake sediments to infer historic shifts in predation regimes. *Journal of plankton research*, 35(2), 444-460.
- Korhola, A., y Rautio, M. (2001). Cladocera and other branchiopod crustaceans. En *Tracking environmental change using lake sediments*, 5-41.
- Korponai, J., Varga, K. A., Lengré, T., Papp, I., Tóth, A., y Braun, M. (2011). Paleolimnological reconstruction of the trophic state in Lake Balaton (Hungary) using Cladocera remains. *Hydrobiologia*, 676(1), 237.
- Külköylüoğlu, O., y Yılmaz, F. (2006). Ecological requirements of Ostracoda (Crustacea) in three types of springs in Turkey. *Limnologica*, 36(3), 172-180.
- Klaminder, J., Appleby, P., Crook, P., y Renberg, I. (2012). Post-deposition diffusion of ¹³⁷Cs in lake sediment: Implications for radiocaesium dating. *Sedimentology*, 59(7), 2259-2267.
- Kylander, M. E., Klaminder, J., Wohlfarth, B., y Löwemark, L. (2013). Geochemical responses to paleoclimatic changes in southern Sweden since the late glacial: the Hässeldala Port lake sediment record. *Journal of paleolimnology*, 50(1), 57-70.
- Lamair, L., Hubert-Ferrari, A., El Ouahabi, M., Yamamoto, S., Schmidt, S., Vander Auwera, J., ... y De Batist, M. (2019). Late Holocene Changes in Erosion Patterns in a Lacustrine Environment: Landscape Stabilization by Volcanic

- Activity Versus Human Activity. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 20(4), 1720-1733.
- Lamothe-Argumedo, R., Malek, E. A., y Meave-Gallegos, O. (1983). *Aroapyrgus alleei* Morrison, 1946 (Gastropoda: Hydrobiidae) first intermediate host of *Paragonimus mexicanus* in Colima, Mexico. *The Journal of parasitology*, 226-228.
- Leyden, B. W., Brenner, M., y Dahlin, B. H. (1998). Cultural and Climatic History of Cobá, a Lowland Maya City in Quintana Roo, Mexico. *Quaternary Research*, 49(1), 111-122.
- Li, H. C., y Ku, T. L. (1997). $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{18}\text{O}$ covariance as a paleohydrological indicator for closed-basin lakes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 133, 69-80.
- López, A. L., y López, L. L. (2002). La periodización de la historia mesoamericana. *Arqueología Mexicana*, (11), 14-23.
- Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Hofmann, W., y Marchetto, A. (1998). Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. II. Nutrients. *Journal of Paleolimnology*, 19(4), 443-463.
- Lozano-García, M., Caballero, M., y Ortega, B. (2007). Evidencia del impacto humano y cambio climático natural en la región de Los Tuxtlas, Ver.: un enfoque multidisciplinario. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 10(2), 49-55.
- Luoto, T. P., y Nevalainen, L. (2013). Climate-driven limnological changes determine ecological thresholds in an alpine lake. *Aquatic Biology*, 18(1), 47-58.
- March Mifsut, I., y Flamenco Sandoval, A. (1996). Evaluación rápida de la deforestación en las áreas naturales protegidas de Chiapas 1970-1993.
- Massaferro, J., y Corley, J. (1998). Environmental disturbance and chironomid palaeodiversity: 15 kyr BP of history at Lake Mascardi, Patagonia, Argentina. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*, 8(3), 315-323.
- Massaferro, J., y Brooks, S. J. (2002). Response of chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of*

Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association, 17(2), 101-111.

- Massaferro, J. I., Moreno, P. I., Denton, G. H., Vandergoes, M., y Dieffenbacher-Krall, A. (2009). Chironomid and pollen evidence for climate fluctuations during the Last Glacial Termination in NW Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 28(5-6), 517-525.
- Maya García, E. E. (2017). Estimación del estado trófico de 18 lagos del Parque Nacional “Lagunas de Montebello”, Chiapas, México. *Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.*
- McCarthy, F. M., Collins, E. S., McAndrews, J. H., Kerr, H. A., Scott, D. B., y Medioli, F. S. (1995). A comparison of postglacial arcellacean (“thecamoebian”) and pollen succession in Atlantic Canada, illustrating the potential of arcellaceans for paleoclimatic reconstruction. *Journal of Paleontology*, 69(5), 980-993.
- Medina-Elizalde, M., Burns, S. J., Lea, D. W., Asmerom, Y., von Gunten, L., Polyak, V., y Karmalkar, A. (2010). High resolution stalagmite climate record from the Yucatán Peninsula spanning the Maya terminal classic period. *Earth and Planetary Science Letters*, 298(1-2), 255-262.
- Medioli, F. S., y Scott, D. B. (1988). Lacustrine thecamoebians (mainly arcellaceans) as potential tools for palaeolimnological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62(1-4), 361-386.
- Metcalfe, S. E., O'Hara, S. L., Caballero, M., y Davies, S. J. (2000). Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico—a review. *Quaternary Science Reviews*, 19(7), 699-721.
- Meyers, P. A. (2003). Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic geochemistry*, 34(2), 261-289.
- Mezquita, F., Sanz-Brau, A., y Wansard, G. (2000). Habitat preferences and population dynamics of Ostracoda in a helocrene spring system. *Canadian journal of zoology*, 78(5), 840-847.
- Mezquita, F., Roca, J. R., Reed, J. M., y Wansard, G. (2005). Quantifying species–environment relationships in non-marine Ostracoda for ecological and

- palaeoecological studies: examples using Iberian data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 225(1-4), 93-117.
- Milan, M., Bigler, C., Tolotti, M., y Szeroczyńska, K. (2017). Effects of long term nutrient and climate variability on subfossil Cladocera in a deep, subalpine lake (Lake Garda, northern Italy). *Journal of Paleolimnology*, 58(3), 335-351.
- Mitchell, E. A., Charman, D. J., y Warner, B. G. (2008). Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and conservation*, 17(9), 2115-2137.
- Montes de Oca, F., Tonello, M. S., Massaferró, J., Plastani, M. S., y Laprida, C. (2020). The chironomids (Diptera: Chironomidae) of shallow lakes of the humid Pampa region, Argentina: An approach to paleoproductivity reconstruction. *Palaios*, 35(4), 191-200.
- Mora L, Bonifaz R y López-Martínez R (2016). Unidades geomorfológicas de la cuenca del Río Grande Comitán, Lagos de Montebello, Chiapas-México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 68:377–394.
- Morais, S. S., Molozzi, J., Viana, A. L., Viana, T. H., y Callisto, M. (2010). Diversity of larvae of littoral Chironomidae (Diptera: Insecta) and their role as bioindicators in urban reservoirs of different trophic levels. *Brazilian Journal of Biology*, 70(4), 995-1004.
- Morellón, M., Valero-Garcés, B., González-Sampériz, P., Vegas-Vilarrúbia, T., Rubio, E., Rieradevall, M., y Soto, J. (2009). Climate changes and human activities recorded in the sediments of Lake Estanya (NE Spain) during the Medieval Warm Period and Little Ice Age. *Journal of Paleolimnology*, 46(3), 423-452.
- Moser, K. A., MacDonald, G. M., y Smol, J. (1996). Applications of freshwater diatoms to geographical research. *Progress in Physical Geography*, 20(1), 21-52.
- Naeher, S., Gilli, A., North, R. P., Hamann, Y., y Schubert, C. J. (2013). Tracing bottom water oxygenation with sedimentary Mn/Fe ratios in Lake Zurich, Switzerland. *Chemical Geology*, 352, 125-133.

- Naranjo García, E., y Meza Meneses, G. (2000). Moluscos. En *Organismos indicadores de la calidad del agua y de la contaminación (bioindicadores)*, de la Lanza-Espino, G., Pulido, S. H., y Pérez, J. L. C. (Eds.), 309-402.
- Naranjo García, E. (2003). Moluscos continentales de México: dulceacuícolas. *Revista de Biología Tropical*, 51(3), 495-505.
- Nasser, N. A., Patterson, R. T., Roe, H. M., Galloway, J. M., Falck, H., Palmer, M. J. y Neville, L. A. (2016). Lacustrine Arcellinina (testate amoebae) as bioindicators of arsenic contamination. *Microbial ecology*, 72(1), 130-149.
- Nevalainen, L., Sarmaja-Korjonen, K., y Luoto, T. P. (2011). Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes. *Quaternary Research*, 75(3), 430-437.
- O'Brien, K. L. (1995). Deforestation and climate change in the Selva Lacandona of Chiapas, Mexico: some preliminary results. *Norsk Geografisk Tidsskrift-Norwegian Journal of Geography*, 49(3), 105-122.
- OECD (Organization for Economic Co-operation and Development) (1982). Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. *Organization for Economic Cooperation and Development*, Paris: 154 pp.
- Oldfield, F., y Appleby, P. G. (1984). Empirical testing of ^{210}Pb -dating models for lake sediments. En *Lake sediments and environmental history*.
- Olivares-Casillas, G., Correa-Metrio, A., Zawisza, E., Wojewódka-Przybył, M., Blaauw, M., y Romero, F. (2021). Environmental variability during the last three millennia in the rain shadows of central Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 73(1).
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., y Wagner, H. (2013). Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2(9), 1-295.
- Oseguera L. y Alcocer J. (2015). Concentración y distribución vertical del carbono particulado (total y orgánico) en los lagos de Montebello, Chiapas. En Paz Pellat F., Wong González J. y Torres Alamilla R. (eds.) Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2015. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en

- colaboración con el Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste, A.C y el Centro Internacional de Vinculación y Enseñanza de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Texcoco, Estado de México, México; 381-387.
- Oseguera, L. A., Alcocer, J., y Escobar, E. (2016). Macroinvertebrados bentónicos de dos lagos tropicales de alta montaña en el volcán Nevado de Toluca, en la región central de México. *Hidrobiológica*, 26(3), 419-432.
- Palmer, M. A., Van Dijken, G. L., Mitchell, B. G., Seegers, B. J., Lowry, K. E., Mills, M. M., y Arrigo, K. R. (2013). Light and nutrient control of photosynthesis in natural phytoplankton populations from the Chukchi and Beaufort seas, Arctic Ocean. *Limnology and oceanography*, 58(6), 2185-2205.
- Parameswari, E., Davamani, V., Kalaiarasi, R., Ilakiya, T., y Arulmani, S. (2020). Utilization of Ostracods (Crustacea) as bioindicator for environmental pollutants. *Intern Res J Pure Appl Chem*, 21, 73-93.
- Park, J., Yu, K. B., Lim, H. S., y Shin, Y. H. (2012). Multi-proxy evidence for late Holocene anthropogenic environmental changes at Bongpo marsh on the east coast of Korea. *Quaternary Research*, 78(2), 209-216.
- Patterson, R. T., MacKinnon, K. D., Scott, D. B., y Medioli, F. S. (1985). Arcellaceans (Thecamoebians) in small lakes of New Brunswick and Nova Scotia: modern distribution and Holocene stratigraphic changes. *Journal of Foraminiferal Research*, 15(2), 114-137.
- Patterson, R. T., Baker, T., y Burbidge, S. M. (1996). Arcellaceans (thecamoebians) as proxies of arsenic and mercury contamination in northeastern Ontario lakes. *The Journal of Foraminiferal Research*, 26(2), 172-183.
- Patterson, R. T., y Kumar, A. (2002). A review of current testate rhizopod (thecamoebian) research in Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 180(1-3), 225-251.
- Patterson, R. T., Dalby, A., Kumar, A., Henderson, L. A., y Boudreau, R. E. (2002). Arcellaceans (thecamoebians) as indicators of land-use change: settlement history of the Swan Lake area, Ontario as a case study. *Journal of Paleolimnology*, 28(3), 297-316.

- Patterson, R. T., Roe, H. M., y Swindles, G. T. (2012). Development of an Arcellacea (testate lobose amoebae) based transfer function for sedimentary phosphorus in lakes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348, 32-44.
- Patterson, R. T., Lamoureux, E. D., Neville, L. A., y Macumber, A. L. (2013). Arcellacea (testate lobose amoebae) as pH indicators in a pyrite mine-acidified lake, Northeastern Ontario, Canada. *Microbial ecology*, 65(3), 541-554.
- Payne, R. J., y Mitchell, E. A. (2009). How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoecological studies of testate amoebae. *Journal of Paleolimnology*, 42(4), 483-495.
- Payne Richard J. (2013). Seven Reasons Why Protists Make Useful Bioindicators. *Acta Protozool* 52:105–113.
- Pérez, L., Lorenschat, J., Brenner, M., Scharf, B., y Schwalb, A. (2010). Extant freshwater ostracodes (Crustacea: Ostracoda) from Lago peten itza, Guatemala. *Revista de Biología Tropical*, 58(3), 871-895.
- Pérez, L., Bugja, R., Massaferró, J., Steeb, P., van Geldern, R., Frenzel, P., Brenner, M., Scharf y Schwalb, A. (2010b). Post-Columbian environmental history of Lago Petén Itzá, Guatemala. *Revista mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(3), 490-507.
- Pérez, L., Frenzel, P., Brenner, M., Escobar, J., Hoelzmann, P., Scharf, B., y Schwalb, A. (2011). Late Quaternary (24–10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala. *Journal of Paleolimnology*, 46(1): 59.
- Pérez, L., Bugja, R., Lorenschat, J., Brenner, M., Curtis, J., Hoelzmann, P., Islebe, G., Scharf, B. y Schwalb, A. (2011). Aquatic ecosystems of the Yucatan peninsula (Mexico), Belize, and Guatemala. *Hydrobiologia*, 661(1), 407-433.
- Pérez, L., Lorenschat, J., Massaferró, J., Pailles, C., Sylvestre, F., Hollwedel, W., y Scharf, B. (2013). Bioindicators of climate and trophic state in lowland and highland aquatic ecosystems of the Northern Neotropics. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 603-644.

- Pérez, L., Massaferró, J. y Correa-Metrio, A. (2017). Paleobioindicadores lacustres neotropicales. UNAM, 192-206.
- Piscia, R., Guilizzoni, P., Fontaneto, D., Vignati, D. A., Appleby, P. G., y Manca, M. (2012). Dynamics of rotifer and cladoceran resting stages during copper pollution and recovery in a subalpine lake. En *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 48(2), 151-160.
- Pinder, L. C. V. (1986). Biology of freshwater Chironomidae. *Annual review of entomology*, 31(1), 1-23.
- Ponce Calderón, L. P., Álvarez Gordillo, G. D. C., Vera Cortés, G., Rodríguez Fernández, I., Rodríguez Trejo, D. A., y Villanueva Díaz, J. (2020). El nacimiento de los "Sin fuego": caso Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. *Nova scientia*, 12(25).
- Porinchu, D. F., y MacDonald, G. M. (2003). The use and application of freshwater midges (Chironomidae: Insecta: Diptera) in geographical research. *Progress in Physical Geography*, 27(3), 378-422.
- Prentice, S. V., Roe, H. M., Bennion, H., Sayer, C. D., y Salgado, J. (2017). Refining the palaeoecology of lacustrine testate amoebae: insights from a plant macrofossil record from a eutrophic Scottish lake. *Journal of Paleolimnology*, 60(2), 189-207.
- Pyron, M., y Brown, K. M. (2015). Introduction to mollusca and the class Gastropoda. En *Thorp and Covich's freshwater invertebrates*, 383-421.
- Quinlan, R., y Smol, J. P. (2001). Setting minimum head capsule abundance and taxa deletion criteria in chironomid-based inference models. *Journal of Paleolimnology*, 26(3), 327-342.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., Camacho-Cruz, A., y Ortiz-Aguilar, D. (2010). Forest restoration in Lagunas de Montebello National Park, Chiapas, Mexico. *Ecological Restoration*, 28(3), 354-360.
- Reinhardt, E. G., Little, M., Donato, S., Findlay, D., Krueger, A., Clark, C., y Boyce, J. (2005). Arcellacean (thecamoebian) evidence of land-use change and eutrophication in Frenchman's Bay, Pickering, Ontario. *Environmental Geology*, 47(5), 729-739.

- Rember, W. C., Erdman, T. W., Hoffmann, M. L., Chamberlain, V. E., y Sprenke, K. F. (1993). Dating of mine waste in lacustrine sediments using cesium-137. *Environmental Geology*, 22(3), 242-245.
- Revenga, C., Campbell, I., Abell, R., De Villiers, P., y Bryer, M. (2005). Prospects for monitoring freshwater ecosystems towards the 2010 targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 397-413.
- Ritchie, J. C., y McHenry, J. R. (1990). Application of radioactive fallout cesium-137 for measuring soil erosion and sediment accumulation rates and patterns: A review. *Journal of environmental quality*, 19(2), 215-233.
- Rizo, E. Z. C., Gu, Y., Papa, R. D. S., Dumont, H. J., y Han, B. P. (2017). Identifying functional groups and ecological roles of tropical and subtropical freshwater Cladocera in Asia. *Hydrobiologia*, 799(1), 83-99.
- Robbins, J. A., y Edgington, D. N. (1975). Determination of recent sedimentation rates in Lake Michigan using Pb-210 and Cs-137. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 39(3), 285-304.
- Robbins, J. A., McCall, P. L., Fisher, J. B., y Krezoski, J. R. (1979). Effect of deposit feeders on migration of ¹³⁷Cs in lake sediments. *Earth and Planetary Science Letters*, 42(2), 277-287.
- Roca, J. R., y Danielopol, D. L. (1991). Exploration of interstitial habitats by the phytophilous Ostracod *Cypridopsis vidua* (O.F. Muller): experimental evidence. En *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 27(3), 243-252.
- Rodríguez-Ramírez, A., Caballero, M., Roy, P., Ortega, B., Vázquez-Castro, G., y Lozano-García, S. (2015). Climatic variability and human impact during the last 2000 years in western Mesoamerica: evidence of late Classic (AD 600–900) and Little Ice Age drought events. *Climate of the Past*, 11(9), 1239-1248.
- Roe, H. M., Patterson, R. T., y Swindles, G. T. (2010). Controls on the contemporary distribution of lake thecamoebians (testate amoebae) within the Greater Toronto Area and their potential as water quality indicators. *Journal of Paleolimnology*, 43(4), 955-975.

- Roe, H. M., y Patterson, R. T. (2014). Arcellacea (testate amoebae) as bio-indicators of road salt contamination in lakes. *Microbial ecology*, 68(2), 299-313.
- Rosenmeier, M. F., Brenner, M., Kenney, W. F., Whitmore, T. J., y Taylor, C. M. (2004). Recent eutrophication in the southern basin of Lake Petén Itzá, Guatemala: human impact on a large tropical lake. *Hydrobiologia*, 511(1), 161-172.
- Rothwell, R. y Croudace, I. (2015). Micro-XRF studies of sediment cores: a perspective on capability and application in the environmental sciences. En *Micro-XRF studies of sediment cores*. Springer, Dordrecht.
- Roy, P. D., Smykatz-Kloss, W., y Sinha, R. (2006). Late Holocene geochemical history inferred from Sambhar and Didwana playa sediments, Thar Desert, India: comparison and synthesis. *Quaternary International*, 144(1), 84-98.
- Roy, P. D., Jonathan, M. P., Pérez-Cruz, L. L., Sánchez-Córdova, M. M., Quiroz-Jiménez, J. D., y Romero, F. M. (2012). A millennial-scale Late Pleistocene–Holocene palaeoclimatic record from the western Chihuahua Desert, Mexico. *Boreas*, 41(4), 707-718.
- Roy, P. D., Torrescano-Valle, N., del Socorro Escarraga-Paredes, D., Vela-Pelaez, A. A., y Lozano-Santacruz, R. (2018). Comparison of elemental concentration in near-surface late Holocene sediments and precipitation regimes of the Yucatán Peninsula (Mexico): a preliminary study. *Bol Geol Min*, 129, 693-706.
- Rubio Sandoval, K. (2019) Estudio Paleoambiental en dos lagos kársticos de la Selva Lacandona, Chiapas, México, durante los últimos ~500 años utilizando indicadores biológicos y geoquímicos. *Tesis de maestría. México: Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, UNAM.*
- Ruiz-Moreno, J. L., Ospina-Torres, R., Gómez-Sierra, H., y Riss, W. (2000). Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae) de la sabana de Bogotá. III. Subfamilias Tanypodinae, Podonominae y Diamesinae. *Caldasia*, 34-60.
- Ruiz, F., Abad, M., Bodergat, A. M., Carbonel, P., Rodríguez-Lázaro, J., González-Regalado, M. L. y Prenda, J. (2013). Freshwater ostracods as environmental

- tracers. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 10(5), 1115-1128.
- Rzedowki, J. (2006) Vegetación de México. Primera Edición Digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Saldarriaga, A. T., y Martínez, J. I. (2010). Ecology of non-marine ostracoda from La Fé reservoir (El Retiro, Antioquia) and their potential application in paleoenvironmental studies. *Rev. Acad. Col. Cienc*, 34(132), 397-409.
- Sanchez-Cabeza, J. A., y Ruiz-Fernández, A. C. (2012). 210Pb sediment radiochronology: an integrated formulation and classification of dating models. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 82, 183-200.
- Semenchenko, V., Laenko, T., y Razlutskiy, V. (2008). A new record of the North American gastropod *Physella acuta* (Draparnaud 1805) from the Neman River Basin, Belarus. *Aquatic Invasions*, 3(3), 359-360.
- Sigala, I., García, S. L., Alvarado, L. P., Caballero, M., y Vázquez, A. L. (2018). Ecological drivers of testate amoeba diversity in tropical water bodies of central Mexico. *Journal of Limnology*, 77(3).
- Schottler, S. P., y Engstrom, D. R. (2006). A chronological assessment of Lake Okeechobee (Florida) sediments using multiple dating markers. *Journal of paleolimnology*, 36(1), 19-36.
- Smol, J.P., Cumming, BF, Douglas, MS y Pienitz, R. (1994). Inferring past climatic changes in Canada using paleolimnological techniques. *Geoscience Canada*, 21(3), 113-118.
- Smol, J. P. (2017). Conservation biology and environmental change: a paleolimnological perspective. En *Conservation Paleobiology: Science and Practice*, University of Chicago Press, 31-43.
- Soto García, E.O. (2018). Estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos de seis lagos del Parque Nacional "Lagunas de Montebello", Chiapas, México. *Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM*.
- Sprules, W. G., Carter, J. C., y Ramcharan, C. W. (1984). Phenotypic associations in the Bosminidae (Cladocera): Zoogeographic patterns 1. *Limnology and Oceanography*, 29(1), 161-169.

- Svensson, J., y Leonardson, L. (1996). Effects of bioturbation by tube-dwelling chironomid larvae on oxygen uptake and denitrification in eutrophic lake sediments. *Freshwater Biology*, 35(2), 289-300.
- Szeroczyńska, K. (2002). Human impact on lakes recorded in the remains of Cladocera (Crustacea). *Quaternary International*, 95, 165-174.
- Szymanek, M., Bińka, K., y Nitychoruk, J. (2016). Stable 18O and 13C isotope records of *Viviparus diluvianus* (Kunth, 1865) shells from Holsteinian (MIS 11) lakes of eastern Poland as palaeoenvironmental and palaeoclimatic proxies. *Boreas*, 45(1), 109-121.
- Team, R. C. (2013). R: A language and environment for statistical computing.
- Thompson, F. G., y Hulbert, R. C. (2011). An annotated checklist and bibliography of the land and freshwater snails of Mexico and Central America. *Bulletin Florida Museum of Natural History, University of Florida*, 50(1), 1-299.
- Torrescano-Valle, N., e Islebe, G. A. (2015). Holocene paleoecology, climate history and human influence in the southwestern Yucatan Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 217, 1-8.
- Tovar-Juárez, E., López-Paz, V. I., Naranjo-García, E., Estrada-Santos, Y., Negrete-Moreno, P. M., y Espinoza-Toledo, A. (2020). Variation of the community structure of terrestrial gastropods in different plant associations from the Coatán River watershed, southeastern Chiapas, Mexico. *Acta zoológica mexicana*, 36.
- Vaughn, C. C., y Hakenkamp, C. C. (2001). The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 46(11), 1431-1446.
- Vázquez-Molina, Y., Correa-Metrio, A., Zawisza, E., Franco-Gaviria, J. F., Pérez, L., Romero, F., Prado, B., Charqueño-Célis, F. y Esperón-Rodríguez, M. (2016). Decoupled lake history and regional moisture availability in the middle elevations of tropical Mexico. *Revista mexicana de Ciencias Geológicas*, 33(3), 355-364.
- Vera-Franco M., Hernández-Victoria P., Alcocer J., Ardiles-Gloria V. y Oseguera L. (2015). Concentración y distribución vertical de la clorofila-a fitoplanctónica en los lagos de Montebello, Chiapas. *Tendencias de Investigación*, 107-114.

- Vermeij, G. J., y Covich, A. P. (1978). Coevolution of freshwater gastropods and their predators. *The American Naturalist*, 112(987), 833-843.
- Verschuren, D., y Eggermont, H. (2006). Quaternary paleoecology of aquatic Diptera in tropical and Southern Hemisphere regions, with special reference to the Chironomidae. *Quaternary Science Reviews*, 25(15-16), 1926-1947.
- Volik, O., McCarthy, F. M., y Riddick, N. L. (2016). Insights from pollen, non-pollen palynomorphs and testate amoebae into the evolution of Lake Simcoe. *Journal of Paleolimnology*, 56(2), 137-152.
- Wahl, D., Estrada-Belli, F., y Anderson, L. (2013). A 3400 year paleolimnological record of prehispanic human–environment interactions in the Holmul region of the southern Maya lowlands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 379, 17-31.
- Webster, J. W., Brook, G. A., Railsback, L. B., Cheng, H., Edwards, R. L., Alexander, C., y Reeder, P. P. (2007). Stalagmite evidence from Belize indicating significant droughts at the time of Preclassic Abandonment, the Maya Hiatus, and the Classic Maya collapse. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 250(1-4), 1-17.
- Wethington, A. R. (2004). Phylogeny, taxonomy, and evolution of reproductive isolation in *Physa* (Pulmonata: Physidae). The University of Alabama.
- Whitmore, T. J., Brenner, M., Curtis, J. H., Dahlin, B. H., y Leyden, B. W. (1996). Holocene climatic and human influences on lakes of the Yucatan Peninsula, Mexico: an interdisciplinary, palaeolimnological approach. *The Holocene*, 6(3), 273-287.
- Wickham, H. (2011). ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(2), 180-185.
- Williams, N., Suárez, D. A., Rieradevall, M., Rizzo, A., Daga, R., Arribére, M. A., y Guevara, S. R. (2019). Response of Chironomidae to environmental disturbances in a high mountain lake in Patagonia during the last millennium. *Quaternary Research*, 92(2), 273-287.
- Wojewódka, M., Zawisza, E., Cohuo, S., Macario-González, L., Schwalb, A., Zawiska, I., y Pérez, L. (2016). Ecology of Cladocera species from Central

- America based on subfossil assemblages. *Advances in Oceanography and Limnology*, 7(2), 151-162.
- Wojewódka, M., Sinev, A. Y., y Zawisza, E. (2020). A guide to the identification of subfossil non-chydorid Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from lake sediments of Central America and the Yucatan Peninsula, Mexico: part I. *Journal of Paleolimnology*, 63(4), 269-282.
- Wojewódka, M., Sinev, A. Y., Zawisza, E., & Stańczak, J. (2020). A guide to the identification of subfossil chydorid Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from lake sediments of Central America and the Yucatan Peninsula, Mexico: part II. *Journal of Paleolimnology*, 63(1), 37-64.
- Zawisza, E., y Szeroczyńska, K. (2007). The development history of Wigry Lake as shown by subfossil Cladocera. *Geochronometria*, 27(1), 67-74.
- Zawisza, E., Caballero, M., y Ruiz-Fernandez, C. (2012). 500 years of ecological changes recorded in subfossil cladocera in a high-altitude, tropical lake Lago de la Luna, Central Mexico. *Studia Quaternaria*, 29.
- Zawiska, I., Zawisza, E., Woszczyk, M., Szeroczyńska, K., Sychalski, W., y Correa-Metrio, A. (2013). Cladocera and geochemical evidence from sediment cores show trophic changes in Polish dystrophic lakes. *Hydrobiologia*, 715(1), 181-193.
- Zhang, E., Tang, H., Cao, Y., Langdon, P., Wang, R., Yang, X., y Shen, J. (2013). The effects of soil erosion on chironomid assemblages in Lugu Lake over the past 120 years. *International review of hydrobiology*, 98(3), 165-172.

ANEXO 1

Imágenes satelitales de Google Earth Pro del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México con acercamiento a los lagos Bosque Azul y Montebello durante diferentes años. El objetivo de ello es mostrar visualmente el cambio en la cobertura forestal en el área.



Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2003.

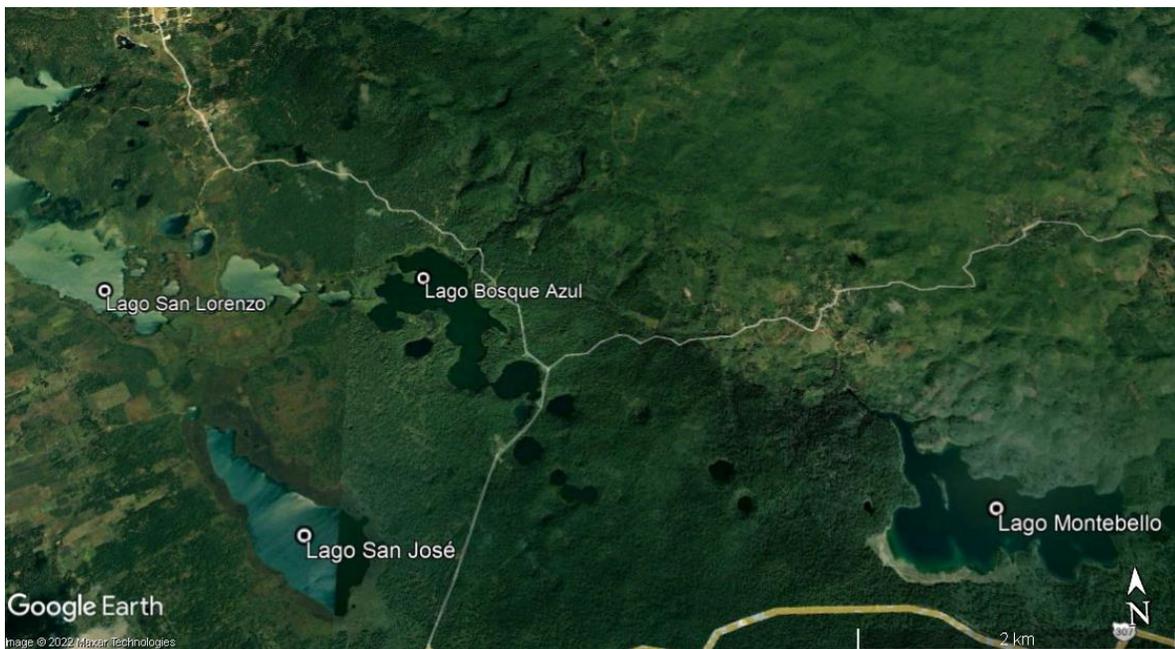


Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2005.



Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2011.

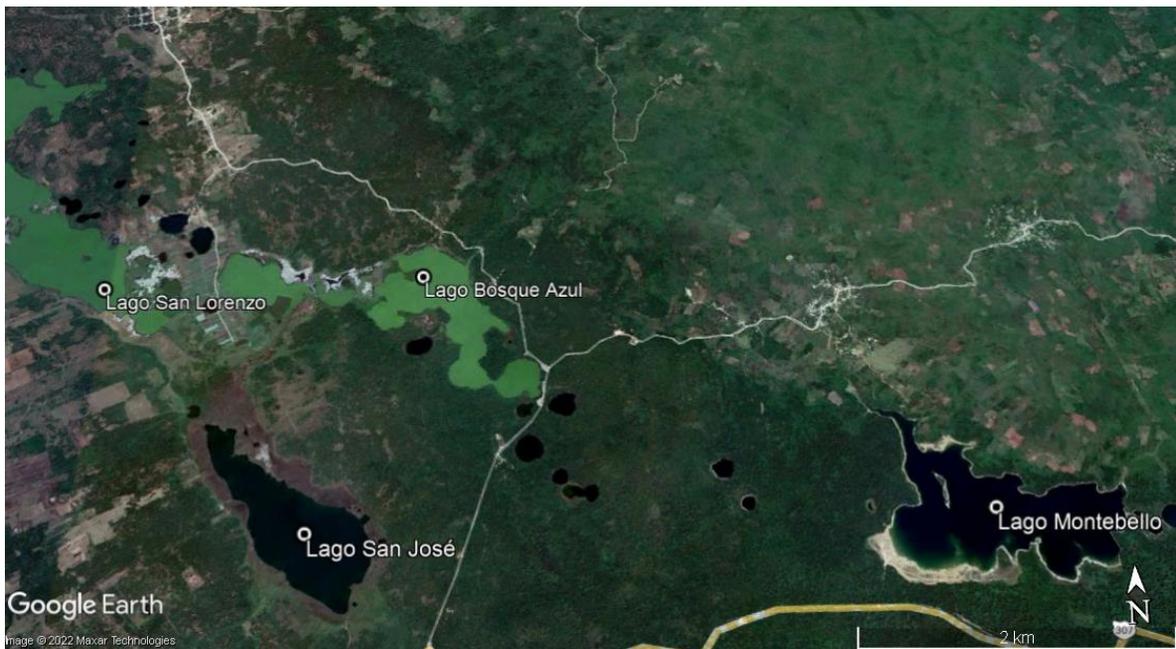


Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2013.



Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2016.



Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2019.



Imagen de los lagos Montebello y Bosque Azul y la cobertura forestal durante 2022.