

**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**

“Ostrácodos (Crustacea: Ostracoda) en lagos kársticos (Montebello, Selva Lacandona y El Petén) en el norte de los Neotrópicos en relación a un gradiente altitudinal: diversidad, distribución y ecología”

Paula Gabriela Echeverría Galindo

Bióloga

Guatemala, enero de 2016

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

“Ostrácodos (Crustacea: Ostracoda) en lagos kársticos (Montebello, Selva Lacandona y El Petén) en el norte de los Neotrópicos en relación a un gradiente altitudinal: diversidad, distribución y ecología”

Informe de tesis

Presentado por

Paula Gabriela Echeverría Galindo

Para optar al título de

Bióloga

Guatemala, enero de 2016

NOMINA DE LOS INTEGRANTES DE JUNTA DIRECTIVA DE LA FACULTAD

Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda	Decano
Licda. Elsa Julieta Salazar Meléndez de Ariza, M.A.	Secretaria
MSc. Miriam Carolina Guzmán Quilo	Vocal I
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal II
Lic. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal III
Br. Michael Javier Mó Leal	Vocal IV
Br. Blanqui Eunice Flores De León	Vocal V

DEDICATORIA

"En el punto donde se detiene la ciencia, empieza la imaginación" Jules de Gaultier.

A mi mami, la persona más importante en mi vida y la razón por la que he logrado todo.

A mi compañera de vida, Lili, por darme su cariño incondicional, acompañarme en las noches de desvelos y compartir momentos de tristezas y alegrías.

AGRADECIMIENTOS

A mis amigas, barbarita, kba, papita, saris y sofi por todas nuestras aventuras, trabajos en grupo y sobre todo por la amistad, cariño y apoyo que construimos durante los años de U y que sigue fuera de ella.

A mis compañeros de trabajo por la convivencia impartiendo los laboratorios de biología. Agradezco su apoyo y siempre estar pendientes de mí. A todos los colegas que conocí durante la carrera, con los que compartí clases, viajes de campo, proyectos de investigación, laboratorios y fiestas, con los que tenemos demasiados recuerdos que siempre están presentes. A mis estudiantes del CEMA y de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia por todo lo aprendido y la convivencia dentro y fuera de los laboratorios. Especialmente por aquellos que mostraron cierto interés en lo mucho o poco que pude compartirles.

A mis asesores, Lis y Charlie, por todo el apoyo educativo, económico y emocional, por confiar en mi y sobre todo por enseñarme con su ejemplo lo que es ser una excelente persona e investigador.

A los profesores y mentores que influyeron en mi transformación académica durante estos años de aprendizaje, por su confianza y amistad. Un especial agradecimiento al PhD. Mark Brenner y PhD. Jason Curtis de la Universidad de Florida.

A todos los investigadores y amigas del laboratorio de Paleocología y Paleoambientes del Instituto de Geología, UNAM. Especialmente al PhD. Alexander Correa – Metrio. También agradezco a la MSc. Berenit Gonzáles, responsable del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM.

A los proyectos PAPIIT IA100714 “Historia de la vegetación y el clima en las Selva Lacandona, Chiapas, durante los últimos 10,000 años” y PAPIIT IA101515 “Nuevas técnicas paleoambientales a partir del análisis combinado de quironómidos, ostrácodos e isótopos estables en la Selva Lacandona, Chiapas, México”. También, al proyecto SCHW 671/16-1 “Effects of Abrupt Climate Change on Ice Age Ecosystem of Lake Petén Itzá and on Distribution Patterns of Ostracodes across the Yucatán Peninsula” y “Paleoclimate and paleoecology of the northern lowland Neotropics, Phase I and II: Limnological survey of modern aquatic environments and paleoclimate reconstructions from fossil species assemblages recovered by the Lago Petén Itzá Scientific Drilling Project (PISDP)” financiados por “Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, grant Schw 671/3)”. Finalmente, a la PhD. Antje Schwalb, MSc. Sergio Cohuo y MSc. Laura Macario del Institut für Geosysteme und Bioindikation (IGeo), Technische Universität Braunschweig, Alemania.

ÍNDICE

	Pág.
RESUMEN	4
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Introducción	5
1.2 Justificación	8
1.3 Objetivos	11
1.4 Hipótesis	12
CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES Y GENERALIDADES DE OSTRÁCODOS	
2.1 Taxonomía	13
2.2 Morfología	15
2.2.1 <i>Caracteres morfológicos para la identificación</i>	17
A. <i>Partes duras</i>	
B. <i>Partes blandas</i>	
2.3 Distribución	22
2.4 Evolución	25
2.5 Biología	
A. Tipo de reproducción	
B. Ciclo de vida	25
2.6 Ecología	
A. Salinidad	
B. Tipo de sustrato	28
C. Temperatura	
D. Profundidad	
E. Disponibilidad de alimento	
CAPÍTULO 3. BIOINDICADORES – APLICACIÓN EN ESTUDIOS ACTUALES Y DEL PASADO	
3.1 Bioindicadores	32
3.2 Funciones de transferencia	34
CAPÍTULO 4. ÁREA DE ESTUDIO	
4.1 Área de estudio	36
4.1.1 <i>Localización</i>	36
4.1.2 <i>Generalidades</i>	
A. <i>Petén</i>	39
B. <i>Lacandona</i>	
C. <i>Montebello</i>	
4.1.3 <i>Geología y geomorfología</i>	40
4.1.4 <i>Hidrogeología</i>	44

4.2	Materiales y métodos	46
4.2.1	<i>Definición del problema</i>	46
4.2.2	<i>Materiales</i>	
	A. <i>Equipo</i>	46
	B. <i>Cristalería</i>	
	C. <i>Reactivos</i>	
4.2.3	<i>Métodos</i>	
	A. <i>Trabajo de campo</i>	
	B. <i>Descripción limnológica</i>	47
	C. <i>Colecta de muestras de ostrácodos</i>	
	D. <i>Trabajo de laboratorio</i>	
	E. <i>Disecciones</i>	
4.3	Análisis estadísticos	49
CAPÍTULO 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN		
5.1	Resultados	
5.1.1	<i>Variables ambientales y limnológicas a lo largo del gradiente altitudinal</i>	52
5.1.2	<i>Diversidad de ostrácodos</i>	61
5.1.3	<i>Preferencias ambientales de ostrácodos</i>	67
5.1.4	<i>Funciones de transferencia</i>	73
5.2	Discusión	
5.2.1	<i>Variables ambientales y limnológicas a lo largo del gradiente altitudinal</i>	79
5.2.2	<i>Diversidad de ostrácodos</i>	80
5.2.3	<i>Distribución de especies de ostrácodos</i>	82
5.2.4	<i>Funciones de transferencia</i>	85
CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES		
7.1	Conclusiones	87
7.2	Recomendaciones	88
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS		89
ANEXOS		96

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

	Pág.
Figura 1. Esquema general de ostrácodo dulceacuícola cíprido.	16
Figura 2. Esquema de valva de ostrácodo dulceacuícola.	18
Figura 3. Patrones de marcas musculares para la identificación de superfamilias de ostrácodos dulceacuícolas.	19
Figura 4. Apéndices (partes blandas) de ostrácodo dulceacuícola.	22
Figura 5. Provincias zoogeográficas del mundo.	23
Figura 6. Desarrollo del caparazón de los estadios de <i>Eucypris virens</i> .	28
Figura 7. Fisiografía.	37
Figura 8. Ubicación de cuerpos de agua estudiados en gradiente de precipitación.	38
Figura 9. Sistemas Kársticos del mundo.	42
Figura 10. Terreno Maya y Chortis.	44
Figura 11. Análisis de Componentes Principales (PCA).	56
Figura 12. Análisis de Componentes Principales (PCA) en 3D.	58
Figura 13. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).	59
Figura 14. Lámina fotográfica 1, ostrácodos con microscopía electrónica de barrido.	65
Figura 15. Lámina fotográfica 2, ostrácodos con microscopía electrónica de barrido.	66
Figura 16. Respuesta de las especies de ostrácodos en base a ciertas variables ambientales (distribución, HCO ₃ , precipitación, conductividad, profundidad y pH).	70
Figura 17. Mediciones (observadas) e inferidas de conductividad utilizando dos componentes del modelo de regresión WA-PLS.	74
Figura 18. Óptimos y rangos de tolerancias de conductividad.	76
Figura 19. Mediciones (observadas) e inferidas de profundidad utilizando dos componentes del modelo de regresión WA-PLS.	77
Figura 20. Óptimos y rangos de tolerancias de profundidad.	79
Cuadro 1. Clasificación de ostrácodos actual.	14
Cuadro 2. Características limnológicas de los lagos.	53
Cuadro 3. Factores físicos y químicos.	54
Cuadro 4. Especies de ostrácodos y su ocurrencia en los cuerpos de agua.	62
Cuadro 5. Riqueza e índice de diversidad (H) por sitios en base a sus especies.	63
Cuadro 6. Índice de similitud de Jaccard de los sitios en base a las especies.	64
Cuadro 7. Desempeño de la función de transferencia para conductividad WA-PLS	74
Cuadro 8. Óptimos y rangos de tolerancia para conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) determinados con el modelo de Promedio Ponderado WA.	75
Cuadro 9. Desempeño de la función de transferencia para profundidad WA-PLS.	77
Cuadro 10. Óptimos y rangos de tolerancia para profundidad (determinados con el modelo de Promedio Ponderado WA.	78

RESUMEN

Un total de 21 especies de ostrácodos se encontraron en 95 muestras de sedimentos superficiales provenientes de litorales y de zonas más profundas correspondientes a 27 cuerpos de agua en el gradiente altitudinal que conforma El Petén (110 - 500 msnm), Selva Lacandona (500 - 900 msnm) y Montebello (1,000 – 1,500 msnm). La altitud con sus variables asociadas de temperatura, precipitación y conductividad son las variables importantes que determinan la distribución de especies. El análisis de componentes principales (PCA) usando variables limnológicas, físicas y químicas, y variables ambientales en 51 muestras correspondientes a los 27 diferentes cuerpos de agua, demostraron que la conductividad y precipitación explican el 71% de la variabilidad en la química del agua. Además, mostró cómo la temperatura, determinada por la altitud, separa los cuerpos de agua en 3 regiones correspondientes a tierras bajas de El Petén, tierras de altura media de Selva Lacandona y tierras altas de Montebello. La riqueza y diversidad de especies es mayor en las tierras bajas de El Petén donde el clima es más cálido y húmedo en comparación con Montebello. La riqueza encontrada en Selva Lacandona es más similar a las tierras bajas que a tierras altas. Este estudio reporta por primera vez el género *Potamocypris* sp. en tierras medias de Selva Lacandona para el cuerpo de agua de Nahá. La respuesta diferencial de las especies de ostrácodos con respecto a cada variable ambiental nos habla de su ecología, lo que permitió el desarrollo de funciones de transferencia (WA-PLS) para las variables de conductividad y profundidad. La inclusión de los conteos de ostrácodos de los sitios de Selva Lacandona y Montebello, a la única función de transferencia que se tenía para la Península de Yucatán y Centro América, permitió desarrollar una función de transferencia más robusta (con una mejora de un r^2 de 0.11) que puede ser utilizada en estudios posteriores para la reconstrucción cuantitativa de conductividades. *Darwinula stevensoni*, *Cypridopsis okeechobei* y *Cytheridella ilosvayi* son las especies más tolerantes a cambios ambientales (temperatura y química del agua), por lo que se encontraron distribuidas en grandes abundancias a lo largo de todo el gradiente altitudinal. Los géneros *Vestalenula* sp., *Cypria* sp., *Cyprididae* sp. y *Keysercypria* sp. mostraron menos tolerancia a las variaciones en conductividad y química del agua. Los resultados obtenidos en este estudio proveen de información básica y pionera para los sitios de Selva Lacandona y Montebello que pueden ser utilizados en posteriores estudios de evolución, biogeografía y ecología. Además, la base de esta información puede ser utilizada en estudios paleoecológicos o paleoclimáticos.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.

1.1 INTRODUCCIÓN

Los cuerpos de agua de Montebello (en la altiplanicie de Chiapas y la planicie costera del golfo mexicano) y los de Selva Lacandona (en el oriente de Chiapas, México) colindan con Guatemala (Villanueva, 2011; Ramírez, 2007) y se encuentran, junto con El Petén (en el norte de Guatemala) sobre un mismo sistema kárstico. Los sitios de estudio se encuentran en una gran cuenca sedimentaria con plegamientos y depocentros (Kauffer y Villanueva, 2011) que representa un ambiente peculiar para el desarrollo de una alta biodiversidad.

Desde el punto de vista paleoecológico, los cuerpos de agua del norte de El Petén, Selva Lacandona y Montebello son de suma importancia ya que se encuentran sobre un sistema sedimentario que consiste principalmente de rocas carbonatadas con una secuencia de ca. 65 millones de años desde el Paleógeno hasta el Cuaternario (López, 1975; López, 2014). El gran sistema kárstico presenta un escurrimiento subterráneo, donde la plataforma sedimentaria descansa sobre un basamento Paleozoico (Kauffer y Villanueva, 2011). El desarrollo de esta plataforma desde el Mioceno hasta nuestros días, permite suponer que debido a los movimientos verticales de las placas, se ha favorecido la formación diferenciada (en dos momentos del tiempo) de un karst viejo y otro más joven, lo cual tiene un impacto directo en el desarrollo de la fauna del área (Lugo-Hubo, *et al.*, 1992).

Los lagos de zonas kársticas son uno de los ambientes con mayor diversidad y con un registro fiable de los cambios climáticos (Battarbee, 2000; Myers, *et al.*, 2000). Estas características se deben, en parte, a que el zoobentos de los lagos está formado por organismos con altas tasas de crecimiento, lo que los hace responder rápidamente a cambios en el ambiente y tener una alta dispersión (Conde, *et al.*, 2004). Además, microcrustáceos como cladóceros, copépodos y ostrácodos, forman huevos de resistencia que mantienen su viabilidad durante décadas o siglos, convirtiéndolos en reservorios bióticos (Hairston, 1996). En específico, los ensambles zoobentónicos de los cuerpos

lacustres de los Neotrópicos se caracterizan por presentar una alta riqueza de especies, debido a la relación directa que existe entre la productividad del ecosistema y la riqueza de especies (Jaksic, 2001), y a la relación inversa entre el número de especies y la concentración de iones (Williams, 1998). Los cuerpos de agua de El Petén, Selva Lacandona y Montebello conforman un gradiente altitudinal que abarca desde los 100 hasta 1,500 msnm (Moreira, *et al.*, 2007); más de mil kilómetros lineales de bosque y humedales que albergan una enorme y singular biodiversidad (Kauffer y Villanueva, 2011).

En general, el estudio de la estructura y funcionamiento de las comunidades zooplanctónicas/bentónicas de los lagos permiten el mejor entendimiento e interpretación de la dinámica del ecosistema y su evolución (Conde, *et al.*, 2004). El zooplancton/zoobentos ocupa un papel clave en la red trófica, por ejemplo: el alimento del zooplancton constituye la principal ruta de energía de ecosistemas limnéticos; es presa preferida de vertebrados e invertebrados; y constituye el alimento esencial para los peces en etapas cruciales de reclutamiento (Fabián y Cruz, 1997). Los microcrustáceos (ostrácodos, cladóceros y copépodos) son generalmente los grupos taxonómicos que dominan el zooplancton/zoobentos en lagos (Dole-Olivier, *et al.*, 2000; Cohen, 2003). Los ostrácodos miden aproximadamente 1.5 mm de largo y son especialmente útiles en reconstrucciones paleoecológicas debido a la excelente preservación de sus valvas en los sedimentos y por su alta sensibilidad al cambio climático y ambiental (Meisch, 2000; Canudo, 2002). Además, las características intrínsecas del grupo los convierten en un excelente bioindicador acuático, ya que son sensibles a cambios en la temperatura, conductividad y composición del agua (Meisch, 2000). Pérez (2010) demuestra la alta abundancia de ostrácodos en ambientes kársticos y su alta sensibilidad a cambios en la conductividad.

A pesar del gran potencial que tienen los ostrácodos como bioindicadores en estudios actuales y del pasado, éstos no han sido estudiados en las regiones de Selva Lacandona y Montebello. Sin embargo, ya se han iniciado estudios paleoclimáticos y paleoecológicos en éstas dos regiones (Sánchez, *et al.*, 2011). En 2008, Domínguez e Islebe publicaron el primer estudio paleoambiental realizado para Selva Lacandona donde presentan la reconstrucción del Holoceno tardío a partir de comunidades terrestres de polen. Por lo

tanto, la finalidad del presente estudio fue contribuir al conocimiento de la fauna actual de comunidades acuáticas de ostrácodos presentes en el gradiente altitudinal desde El Petén (<100 msnm) hasta Montebello (1,500 msnm), determinando las variables ambientales más importantes que definen la presencia y abundancia de estos organismos. Además, este estudio es base para futuros estudios paleoambientales que utilicen ostrácodos, permitiendo realizar comparaciones entre la fauna fósil y actual de la región.

1.2 JUSTIFICACIÓN

El estrés que se produce en los ecosistemas acuáticos a causa del cambio climático origina modificaciones estructurales y funcionales, afectando al ciclo biológico de muchas especies (Sánchez, *et al.*, 2007; Prat y Munné, 2013). Las modificaciones ocasionadas hacia los ecosistemas se hacen evidentes ya sea a escala local como regional, como se ha mostrado en estudios realizados en los trópicos (Sánchez, Ballesteros y Pavón, 2011). Sin embargo, se sabe realmente poco a cerca de las consecuencias de estas modificaciones sobre las comunidades acuáticas en sitios kársticos (Poff, *et al.*, 2002). Por esta razón, esta tesis estudia los ostrácodos los cuales son uno de los grupos taxonómicos más abundantes en los cuerpos de agua kársticos a lo largo del gradiente altitudinal desde El Petén a Montebello.

Dentro de la gran variedad de organismos que habitan los cuerpos de agua, el zooplancton/zoobentos es ecológicamente diverso y muy dinámico (Caraballo, 1992). Los ostrácodos, junto con otros microcrustáceos conforman la base de la cadena trófica debido a los múltiples roles ecológicos que juegan (Wetzel, 2001; Yamamoto, *et al.*, 2004; Torres, 2013). Por lo que, uno de los objetivos fue conocer y describir las diferentes especies de ostrácodos para entender su dinámica y su respuesta a los cambios ambientales como temperatura, conductividad y precipitación.

Los cuerpos de agua de Montebello, Selva Lacandona y El Petén forman parte de un complejo lacustre de origen kárstico, uno de los más grandes del mundo junto con el de Florida (Ford y Williams, 2007). Los cuerpos de agua que se incluyeron en este estudio forman parte del continuo más extenso de puntos de alta biodiversidad en Mesoamérica, el segundo más importante en cuanto a su diversidad biológica a nivel mundial (Conservation International, Programa México y América Central, 2004; Myers, *et al.*, 2000). Esta tesis aporta nuevos registros de la biodiversidad de ostrácodos encontrados en los cuerpos de agua de Selva Lacandona y Montebello, información de la cual no se tenía ningún registro hasta este estudio.

Las regiones de El Petén, Selva Lacandona y Montebello, representan una región hidrológica de suma importancia por sus valores ecológicos como vasos de captación de agua, reguladores climáticos y corredores biológicos (Kauffer y Villanueva, 2011; Ramírez, 2007). Algo a destacar para el sitio de Montebello es que está reconocido como área de importancia para la conservación de las aves (AICA) y humedales de importancia mundial (RAMSAR) (Ramírez, 2007). Los cuerpos de agua de Selva Lacandona forman parte de los sistemas de humedales más extensos de los trópicos de Norteamérica. Además, constituye parte del macizo de selvas tropicales más importante de Mesoamérica, junto con El Petén (Guatemala), Belice, Campeche y Quintana Roo (Villanueva, 2011). Por lo tanto, son sitios prioritarios de investigación en los que es necesario conocer los efectos del impacto climático y perturbaciones antropogénicas. De esta manera, la calibración actual y el desarrollo de funciones de transferencias es un producto de esta tesis, lo cual permitirá posteriores reconstrucciones cuantitativas paleoambientales.

Cabe entonces resaltar que, el gradiente altitudinal que va desde 100 msnm (El Petén) hasta poco más de 1,500 msnm (Montebello), pasando por lagos de altura media (Selva Lacandona, 500 - 900 msnm), es de gran importancia para el estudio ecológico de las comunidades acuáticas. En Guatemala existen estudios correspondientes a cuerpos de agua, específicamente utilizando ostrácodos como bioindicadores. Los estudios se refieren a las tierras bajas (El Petén) y a tierras altas (Atitlán, Amatitlán) (Pérez, *et al.*, 2012). Sin embargo, no se tenía ninguna información de lagos de altura media (500 - 900 msnm) como los de Selva Lacandona, hasta ahora con esta tesis.

La utilización de indicadores biológicos como los ostrácodos permiten una mejor interpretación del ambiente, pues este es el grupo de microfósiles calcáreos generalmente más abundantes en ambientes acuáticos continentales (Lister, 1988; Lowe & Walker, 1997). Estos organismos son sensibles a cambios de temperatura, conductividad y composición química del agua, lo que nos brinda información relevante de las condiciones en las que se encuentra el ambiente acuático (Meisch, 2000; Canudo, 2002). Por lo tanto, esta tesis aporta información nueva para lagos de altura media y alta (Selva Lacandona y Montebello respectivamente), ayudando a conocer las preferencias ecológicas y tolerancia de las especies en estos sitios.

La tesis realiza una comparación entre los cuerpos de agua de Selva Lacandona y Montebello con estudios previos realizados por Pérez, *et al.* (2010, 2012) en las tierras bajas de El Petén. La información obtenida ayudó a mejorar modelos matemáticos (funciones de transferencia) que son utilizadas para reconstrucciones cuantitativas de variables ambientales del pasado. Hasta esta tesis, no se tenían funciones de transferencia para sitios de altura media y tierras altas en esta zona, por lo que este fue uno de los aportes más significativos de la tesis.

Los estudios paleoecológicos tienen como objetivo principal la reconstrucción de los cambios ambientales que ocurren a diferentes escalas, desde globales hasta locales (Avendaño, 2012). Este tipo de información generada es útil, ya que al realizar el análisis poblacional de ostrácodos, por medio de la identificación de especies con afinidad a distintos parámetros ambientales a lo largo de secuencias sedimentarias, es posible inferir cambios ambientales y/o climáticos (Sánchez, *et al.*, 2011). Por lo tanto, el estudio de la fauna actual realizado en esta tesis, facilitará la identificación de comunidades fósiles de ostrácodos en secuencias sedimentarias en los lagos de El Petén, Selva Lacandona y Montebello. Es necesario resaltar que, la identificación es de importancia ya que se basó en las partes duras (valvas) y blandas (sólo presentes en ostrácodos actuales), lo que proporcionó una taxonomía consistente y confiable, siendo esto un pre-requisito para futuros estudios paleoambientales.

1.3 OBJETIVOS

1.3.1 General:

- Determinar la diversidad, distribución y ecología de ostrácodos presentes en sistemas kársticos del norte de los Neotrópicos en relación a un gradiente altitudinal en los lagos de tierras bajas en El Petén (110 - 500 msnm); lagos de altura media en la Selva Lacandona (500 - 900 msnm); y lagos del altiplano en Montebello (1,000 – 1,500 msnm).

1.3.2 Específicos:

- Determinar la (s) variable (s) ambientales y limnológicas que influye (n) en la distribución de ostrácodos de los sitios de El Petén, Selva Lacandona y Montebello.
- Determinar la diversidad de ostrácodos al nivel taxonómico más preciso posible, y su riqueza y abundancia en los sitios de estudio.
- Realizar gráficos de distribución de las especies de ostrácodos encontrados.
- Realizar una calibración comparativa actual, por medio de una función de transferencia.
- Determinar los óptimos y rangos de tolerancia de los taxa de ostrácodos, encontrados en los sitios de estudio, en base a las variables ambientales conductividad y profundidad para la posterior aplicación en estudios paleoecológicos.

1.4 HIPÓTESIS

- La diversidad y riqueza de ostrácodos es mayor en los lagos cálido-húmedo de las tierras bajas y medias (El Petén y Selva Lacandona, respectivamente) que en los lagos templados de las tierras altas (Montebello). Así mismo se espera encontrar una distinta composición de especies entre ambas zonas.
- Algunas especies de ostrácodos presentan una distribución continua a lo largo de todo el gradiente altitudinal, mientras que otras son altamente sensibles a cambios ambientales, mostrando una distribución más restringida determinada por la temperatura, conductividad y precipitación.

CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES Y GENERALIDADES DE OSTRÁCODOS.

2.1 TAXONOMÍA

La subclase Ostracoda se incluye en el subfilo Crustacea del filo Arthropoda. Los ostrácodos se diferencian del resto de los crustáceos por tener un cuerpo comprimido lateralmente, una cabeza sin diferenciar y un caparazón perforado formado por dos valvas. Los ostrácodos actuales se clasifican por las partes blandas, especialmente en sus apéndices. Sin embargo, las valvas contienen los caracteres diagnósticos utilizados en la paleontología para su clasificación (Maddocks, 1992; Canudo, 2002). La descripción de las valvas incluye el tamaño, forma y presencia de ornamentaciones.

Dependiendo de la clasificación de Crustáceos que se utilice, los ostrácodos se clasifican como una subclase de la clase Maxilopoda (Brusca y Brusca, 1990); o como una clase separada del subfilum Crustacea (Martin & Davis, 2001). De acuerdo con Maddocks (1982), los ostrácodos se dividen en cuatro órdenes: Myodocopida, Platycopida, Palaeocopida y Podocopida. Horne y otros (2002) dividen la clase en dos subclases: Myodocopa (con los órdenes Myodocopida y Halocyprida) y Podocopa (con los órdenes Platycopida, Podocopida y Palaeocopida). La subclase Myodocopa posee únicamente representantes marinos. En la subclase Podocopa, los Platycopida son casi sólo especies marinas. Palaeocopida es conocido por especies fósiles. Y el orden Podocopida está representado por organismos marinos y de agua dulce.

Podocopida por lo tanto, es el orden con el que se estará trabajando en esta tesis. A continuación, se presenta su clasificación según Martens *et al.* (1998), Meisch (2000) y Horne *et al.* (2005).

Cuadro 1. Clasificación de ostrácodos actuales.

Clase Ostracoda Latreille 1802

Subclase Myodocopa Sars 1866 m

Orden Myodocopida Sars 1866

Suborden Myodocopina Sars 1866

Orden Halocypridina Dana 1852

Suborden Halocypridina Dana 1852

Suborden Cladocopina Sars 1866

Subclase Podocopa Sars 1866 m/f

Orden Platycipida Sars 1866 m

Orden Podocopida Sars 1866 m/f

Suborden Bairdiocopina Sars 1866 m

Superfamilia Bairdiocopina Sars 1866

Familia Bairdiidae Sars 1866

Familia Bythocyprididae Maddocks 1969

Suborden Cytherocopina Baird 1850 m/f

Superfamilia Cytheroidea Baird 1850 m/f

Familia Bythocytheridae Sars 1866 m

Familia Cobanocytheridae Schomikov 1975 m

Familia Cuneocytheridae Mandelstam 1959 m

Familia Cushmanideidae Puri 1974

Familia Cytherettidae Triebel 1952 m

Familia Cytheridae Baird 1850 m

Familia Cytherideidae Sars 1952 m/f

Familia Cytheromatidae Elofson 1938 m

Familia Cytheruridae Müller 1894 m

Familia Entocytheridae Hoff 1942 f

Familia Eucytheridae Puri 1954 m

Familia Hemicytheridae Puri 1953 m

Familia Kliellidae Schäfer 1945 f

Familia Krithidae Mandelstam 1960 m

Familia Leptocytheridae Hanai 1957 m/f

Familia Limnocytheridae Klie 1938a f

Familia Loxoconchidae Sars 1925 m/f

Familia Microcytheridae Klie 1938a m

Familia Neocytheridae Puri 1957 m

Familia Paracytherideidae Puri 1957 m

Familia Paradoxostomatidae Brady y Norman 1889 m

Familia Parvocytheridae Hartmann 1959 m

Familia Pectocytheridae Hanai 1957 m

Familia Psammocytheridae Klie 1938a m

Familia Psammocytheridae Howe 1961 m
 Familia Schizocytheridae Howe 1961 m
 Familia Trachyleberididae Sylvester-Bradley 1948 m
 Familia Xestoleberididae Sars 1928 f/m
 Superfamilia Terrestricytheroidea Schomikov 1969 m
 Suborden Darwinulocopina Sohn 1987 f
 Superfamilia Darwinuloidea Brady y Norman 1889
 Familia Darwinulidae Brady y Norman 1889
 Suborden Cypridocopina Jones 1901 m/f
 Superfamilia Cypridoidea Baird 1845 m/f
 Familia Candonidae Kaufmann 1900a m/f
 Familia Cyprididae Baird 1845 f
 Familia Ilyocyprididae Kaufmann 1900a, f
 Familia Notodromadidae Kaufmann 1900a, f
 Superfamilia Macrocypridoidea Müller 1912
 Familia Macrocyprididae Müller 1912
 Superfamilia Pontocypridoidea Müller 1894 m
 Familia Potocyprididae Müller 1894
 Suborden Sigilliocopina Martens 1992c m
 Superfamiliaa Sigillioodea Mandelstam 1960
 Familia Sigilliidae Mandelstam 1960

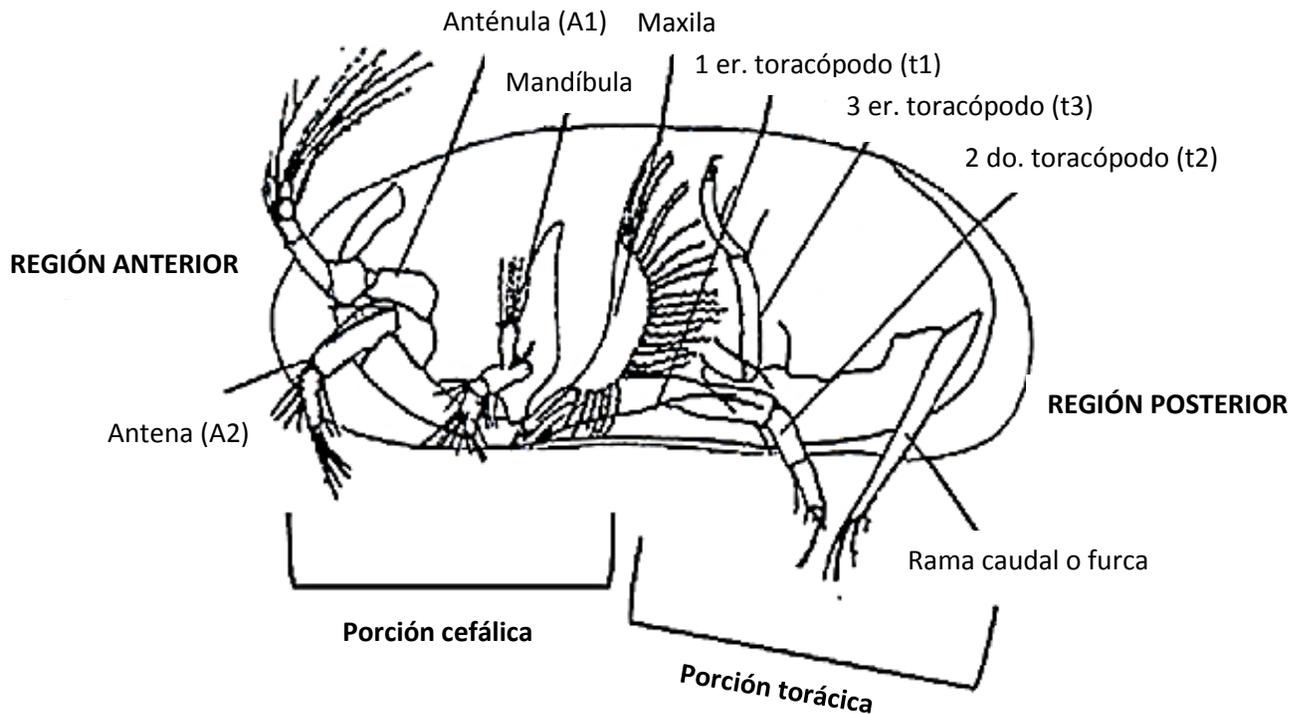
Fuente: modificado de Karanovic, 2012.

El cuadro anterior muestra, únicamente, la clasificación del orden Podocopida. Las letras *m* y *f* representan los ambientes donde los organismos de ese taxón pueden ser encontrados (*m*: especies marinas y *f*: especies de agua dulce).

MORFOLOGÍA

En general, la tagmosis divide el cuerpo de los ostrácodos en una porción cefálica y otra torácica (Meisch, 2000). Los ostrácodos tienen de cinco a siete pares de apéndices (ver Figura 4) de forma y función variable. En la porción cefálica se encuentran cuatro pares de apéndices: anténula, antena, mandíbula y maxila. Los dos primeros apéndices poseen una función sensorial y de locomoción. El tercero y cuarto par están relacionados con la alimentación. El resto de apéndices (pares de patas y rama caudal o furca) se encuentran en el tórax y varía de 1 a 3 pares, adaptados para alimentación, locomoción y para crear corrientes de agua. En machos, estos pares de apéndices se utilizan en la cópula.

Los ostrácodos tienen un sistema nervioso centralizado y suelen poseer un solo ojo que no sale al exterior (Canudo, 2002; Chacón y Rivas, 2009; Karanovic, 2012).



Fuente: Modificado de Henderson, 1990.

Figura 1. Esquema general de ostrácodo dulceacuícola cíprido. Las partes blandas de un ostrácodo están formadas por un cuerpo ligeramente segmentado, compacto y ligeramente comprimido lateralmente (Canudo, 2002). Cada parte del cuerpo secreta una valva, formando el caparazón. El cuerpo se sujeta a las valvas por músculos abductores las cuales dejan cicatrices en las valvas. La cabeza se separa del tórax por una constricción (Meisch, 1985).

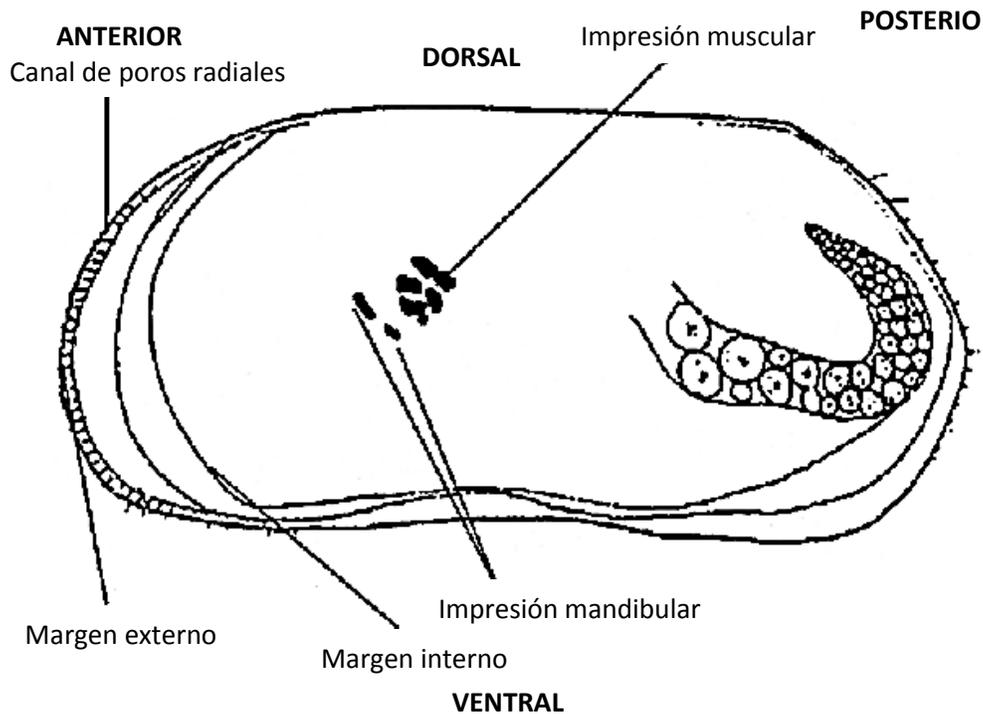
2.2.1 CARACTERES MORFOLÓGICOS PARA LA IDENTIFICACIÓN

A. Partes duras

El cuerpo de los ostrácodos está protegido por dos valvas calcificadas. Las valvas se forman por la deposición de sales minerales, carbonato de magnesio y calcio en forma de calcita, la cual ocurre en la parte externa de la cutícula (Canudo, 2002). Las dos valvas se unen por un ligamento en la parte dorsal y se encuentran conectadas por el músculo abductor (Karanovic, 2012). Las valvas no son simétricas, generalmente una es de mayor tamaño que la otra. Este carácter junto con la ausencia de líneas de crecimiento, diferencia a las valvas de los ostrácodos de los individuos juveniles de moluscos bivalvos. Su forma general es ovalada o en forma arriñonada (Chacón y Rivas, 2009).

El caparazón está formado por una valva derecha y una izquierda que se articulan por una charnela en el margen dorsal. La valva más grande (derecha) se traslapa encima de la otra. Cada valva está compuesta por dos capas que están en contacto en el margen ventral. En las especies actuales la capa externa está bien calcificada; sin embargo, la interna solo lo está en el contacto con la capa externa (Canudo, 2002). El caparazón protege a los ostrácodos de los depredadores. Además, provee de mayor estabilidad a las especies bénticas y permite la fijación de los músculos de las extremidades.

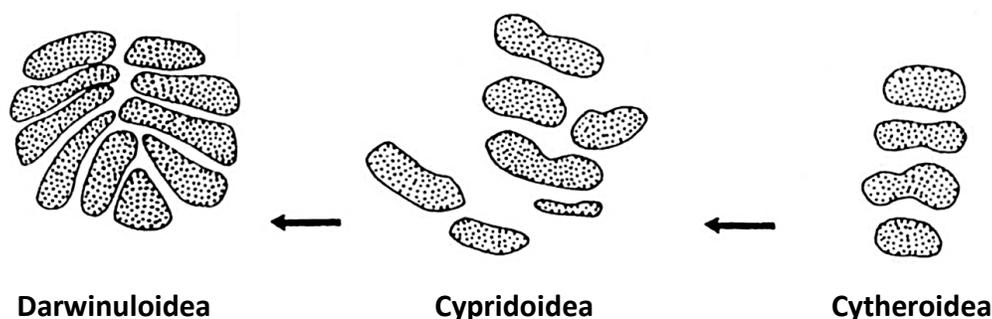
En una valva de ostrácodo se puede identificar cuatro vistas: dorsal, ventral, anterior y posterior. A partir de ellas se puede subdividir la valva del ostrácodo en otras áreas (ver Figura 2).



Fuente: modificado de Henderson, 1990.

Figura 2. Esquema de valva de ostrácodo dulceacuícola. La parte dorsal corresponde a la charnela y la ventral, a la zona de separación de las valvas. En la región anterior se encuentra la impresión muscular, la cual se forman por la unión del músculo con la valva.

Los patrones formados por las marcas musculares son de importancia taxonómica para diferenciar entre las tres superfamilias más destacadas: Darwinuloidea, Cypridoidea y Cytheroidea (ver Figura 3) (Meisch, 2000). También pueden presentarse impresiones mandibulares e impresiones del músculo abductor en la parte media del ostrácodo.



Fuente: Meisch, 2000.

Figura 3. Patrones de marcas musculares para la identificación de superfamilias de ostrácodos dulceacuícolas. La disposición de las cicatrices musculares permite identificar la familia de ostrácodos con la que se está trabajando. Darwinuloidea presenta una roseta, Cypridoidea un arreglo asimétrico que se distingue por dos marcas más debajo de las otras. Y Cytheroidea, presenta un arreglo simétrico verticalmente.

En el caso de que la fosilización haya destruido las impresiones, pueden usarse otros criterios como la posición del surco medio o caracteres morfológicos que irradian concéntricamente alrededor de las impresiones musculares (Canudo, 2002).

En ostrácodos con un margen dorsal largo y recto pueden existir ondulaciones distintivas de la valva. Estas ondulaciones modifican la valva formando elevaciones (lóbulos) y depresiones (surcos) que quedan marcadas en su interior. Las ornamentaciones externas no tienen reflejo en el interior de la valva y el tipo más sencillo de éstas es un fino patrón reticulado. Algunas veces se observan espinas, tubérculos, etc. (Meisch, 2000). Los ostrácodos dulceacuícolas presentan menos ornamentaciones que los marinos, aunque la variación de este carácter varía entre individuos o entre especies por factores ambientales o como una consecuencia de la ontogenia (Henderson, 1990; Maddocks, 1992).

B. Partes blandas

Anténula (A1)

Es el primer apéndice, situado en la región de la cabeza del ostrácodo. Es conocido como primera antena (A1) (Karanovic, 2012). La función de este apéndice es el de locomoción y balance en el agua (Meisch, 2000). Se caracterizan por ser unirrámeos y presentar de cinco a ocho podómeros (Smith, 2001). Las especies de ostrácodos nadadores poseen setas largas y delgadas. Aquellos que no nadan poseen setas cortas. La superfamilia Cypridoidea presenta setas sensoriales como estetascos y el órgano de Roma (Karanovic, 2012).

Antenas (A2)

Es el segundo apéndice. Se origina detrás de la anténula (Karanovic, 2012). La función de las antenas es alimenticia y de locomoción (Meisch, 2000). Se caracterizan por ser birrámeas y tener de cuatro a seis podómeros (Smith, 2001). Existen variaciones en este apéndice que son utilizadas para la identificación de las familias. Por ejemplo, en la familia Cypridae y Darwinulidae el exópodo está reducido. En Cytheridae es una seta larga. Específicamente, es en la antena en donde se ubica la glándula espinereta, que secreta una sustancia pegajosa (seda) utilizada para la locomoción (Meisch, 2000).

Mandíbula (Md)

La mandíbula es el tercer apéndice de la cabeza. La función principal es de alimentación (Meisch, 2000). Está formada por una base esclerotizada dentada, un plato branquial simple y un palpo con tres a cuatro podómeros (Henderson, 1990).

Maxila (Mxl)

La primera maxila es el cuarto apéndice del cuerpo. Su función es respiratoria y alimenticia (Meisch, 2000). Está formada por un palpo con dos podómeros, tres lóbulos masticadores y un plato branquial. Los lóbulos son de importancia taxonómica pues puede presentar cerdas lisas o dentadas (Henderson, 1990).

Primer par de apéndices torácicos (T1)

Llamado también maxilípido o segunda maxila (Karanovic, 2012). Este apéndice posee diferentes funciones dependiendo de la familia a la que nos refiramos. En la superfamilia Cytheroidea funciona como pata caminadora con una garra terminal. En Cypridoidea y Darwinuloidea es utilizado en la alimentación y la reproducción (Meisch, 2000).

Segundo par de apéndices torácicos (T2)

La función de este apéndice es la locomoción. En Cytheroidea, Cypridoidea y Darwinuloidea presenta de cuatro a cinco podómeros con una garra apical (Meisch, 2000).

Tercer par de apéndices torácicos (T3)

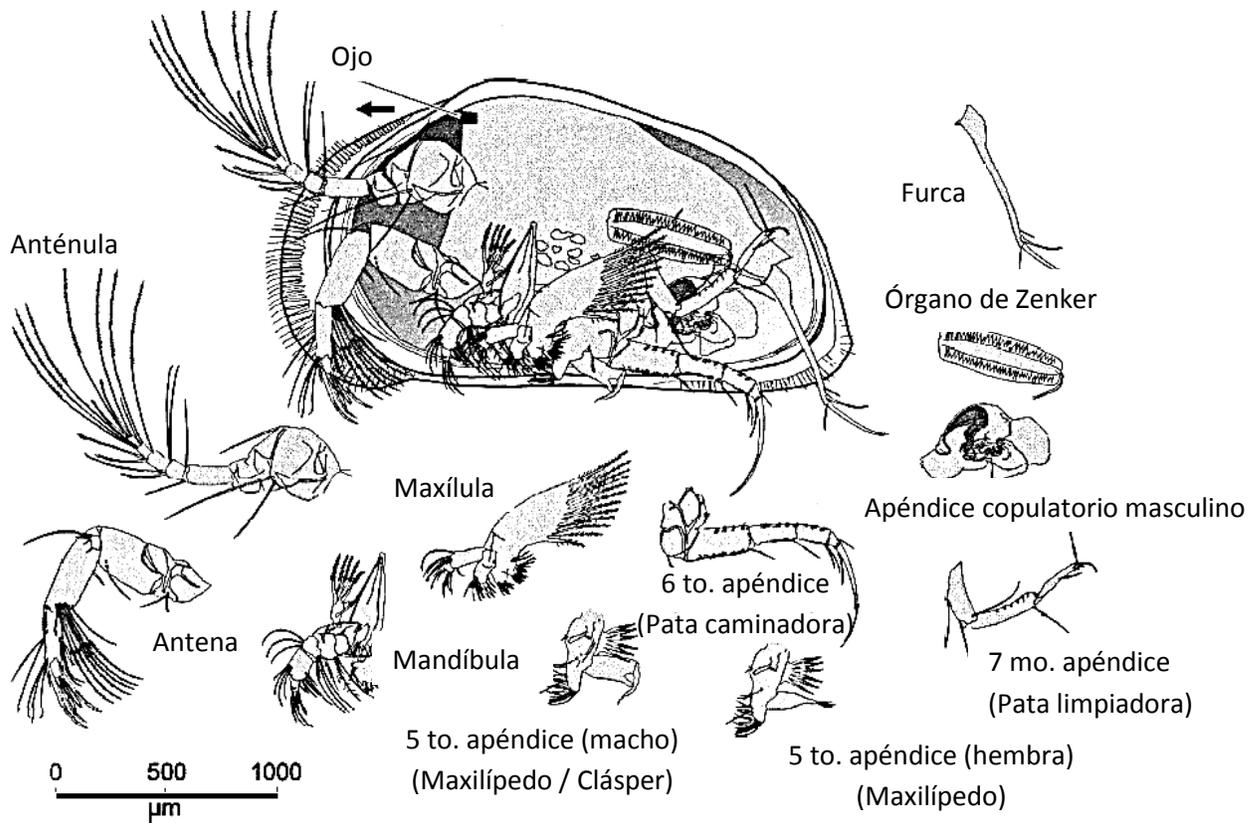
Este apéndice es característico de Cypridoidea, donde tiene una función de pata limpiadora. En Cytheroidea y Darwinuloidea es similar al segundo par de apéndices torácicos (T2) (Meisch, 2000). En el orden Platycopida (Podocopa) y Cladocopina (Myodocopa) está ausente (Karanovic, 2012).

Furca

La función de la furca es de propulsión para el desplazamiento (Henderson, 1990). En Cypridoidea presenta dos garras y dos setas terminales (Henderson, 1990; Smith, 2001). En otros casos esta estructura se encuentra reducida a una seta o está ausente (Karanovic, 2012).

Apéndice copulatorio

En los machos, el órgano copulatorio se llama hemipene. Este apéndice es par en todos los linajes de ostrácodos, excepto en Halocyprida. El hemipene se encuentra en frente del urópodo. Algunas veces, ocupa un tercio del tamaño del cuerpo (Karanovic, 2012).



Fuente: modificado de Horne, 2002.

Figura 4. Apéndices (partes blandas) de ostrácodo dulceacuícola. La figura muestra la morfología de un ostrácodo Cypridoideo (Podocopina, Cypridoidea, Cyprididae). Además, se presentan las diferencias en apéndices entre machos y hembras debido al dimorfismo sexual que existe.

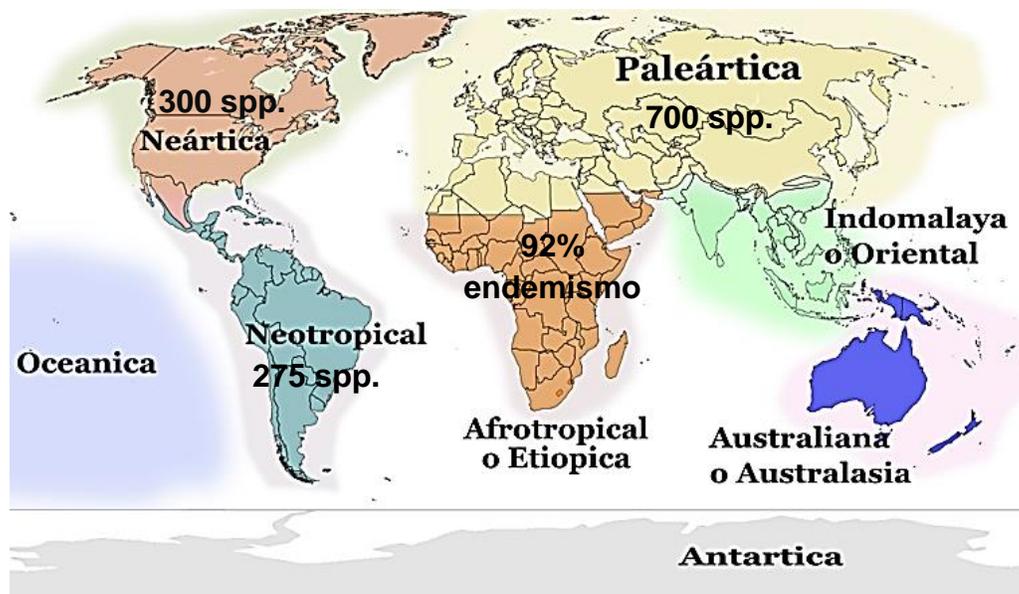
2.2 DISTRIBUCIÓN

Los ostrácodos se encuentran ampliamente distribuidos en diferentes hábitat referentes a cuerpos de agua, ya sean marinos o de agua dulce (Holmes y Chivas, 2002). La distribución y biodiversidad de los ostrácodos está determinada por diferentes factores. Algunos de los factores físicos que determinan su distribución es la temperatura, sustrato, tipo de sedimento, vegetación, topografía, profundidad y transparencia del agua. En cuanto a factores químicos está la salinidad, pH, fosfatos y oxígeno disuelto. La distribución de ostrácodos también está influenciada por sus requerimientos biológicos,

por ejemplo la disponibilidad de alimento. Además, un elemento importante a considerar son las interacciones ecológicas, como la competencia, que presentan los ostrácodos con otros organismos (Karanovic, 2012).

En zoogeografía se identifican otros factores que determinan la distribución de los ostrácodos, como la capacidad de dispersión que estos tienen, el tipo de reproducción, las adaptaciones morfológicas y las barreras que encuentren (Smith y Horne, 2002).

La distribución de los ostrácodos abarca ocho provincias zoogeográficas: Paleártica, Neártica, Neotropical, Etiópica, Oriental, Australiana, Islas del Océano Pacífico y Antártica (ver Figura 5). La región Paleártica es la que registra el mayor número de géneros y especies comparado con los Neotrópicos. Torres y Martínez (2010) indican que la región Neotropical es la de menor diversidad de ostrácodos. Lo que en realidad puede deberse a la falta de estudios de estas áreas (Martens, *et al.*, 2008).



Fuente: modificado de Karanovic, 2012.

Figura 5. Provincias zoogeográficas del mundo. La región Paleártica es la que presenta mayor diversidad de ostrácodos, siendo alrededor de 700 especies no marinas. La segunda región con más registro de especies es la Neártica, con 300 especies (Karanovic, 2012). La zona Neotropical posee un total de 275 especies (Martens, *et al.*, 2008). Sin embargo, la zona Afrotropical es la de mayor endemismo, 162 especies de 176 especies registradas (Karanovic, 2012).

La región zoogeográfica Neotropical reporta 280 especies, de las cuales 84% (235 especies) son endémicas (Karanovic, 2012). Martens y otros (2008), reportan, específicamente, para el continente Americano alrededor de 573 especies dulceacuícolas actuales.

Específicamente, no se tiene mayor información de Centroamérica. Sin embargo, se sabe que es una región de alta diversidad y endemismo debido a la variabilidad climática de la zona y sus características topográficas (Castoe, *et al.*, 2009). La compleja estratigrafía que caracteriza el límite del Bloque Maya-Chortis, debido a la tectónica de placas, demuestran la gran interacción entre las mismas, provocando subducciones y exhumaciones de márgenes continentales que se extiende desde Honduras hasta el sureste de México (Ortega, *et al.*, 2007; Avendaño, 2012).

La migración altitudinal y dispersión entre el Norte y Sur de América luego del cierre del Istmo Centroamericano es una de las causas de la alta concentración de especies en esta región (Pérez, *et al.*, 2012). El ciclo glacial – interglacial del Cuaternario ha tenido gran influencia en los procesos bióticos de migraciones y colonizaciones (Avendaño, 2012). Los refugios que se crearon durante el Pleistoceno en el cinturón montañoso a través del Golfo de México, Sureste de México, Centro de Guatemala y Costa Caribe de Guatemala hacen que la región sea de alto endemismo (Avendaño, 2012). Además, el período de la última glaciación hizo que los bosques se encontraran a altitudes más bajas de las que se encuentran ahora y esto provocó un movimiento de las especies de altitudes más bajas a unas mayores, cuando los casquetes polares retrocedieron (Bartoli, *et al.*, 2005). Por lo tanto, el estudio de los ostrácodos actuales en esta zona es de relevancia para el conocimiento de la diversidad y posible endemismo de la región.

2.3 EVOLUCIÓN

Los ostrácodos se encuentran en rocas marinas desde el Cámbrico (hace 510 - 570 millones de años) hasta la actualidad (Canudo, 2002). Existe evidencia que los ostrácodos invadieron ambientes continentales durante el Carbonífero (hace 320 – 350 millones de años) (Barnes, 1989). Estos organismos han tenido una espectacular radicación ecológica a lo largo de su historia evolutiva (Karanovic, 2012). Adaptándose a todo tipo de ambientes acuáticos, por ejemplo: cuencas oceánicas, estuarios, pantanos, manglares, ríos, lagos, manantiales sulfurosos, etc. (Torres y Martínez, 2010).

Los ostrácodos del grupo Archaeocopida junto con los trilobites son los dos primeros grupos de artrópodos que aparecen en el registro fósil. La base del Ordovícico marca una importante diversificación de los ostrácodos, probablemente relacionada con una transgresión y la formación de nuevos nichos ecológicos que los ostrácodos pudieron colonizar (Canudo, 2002). Sin embargo, es durante el Devónico y Carbonífero Inferior cuando se produce la mayor diversificación de ostrácodos.

2.4 BIOLOGÍA

Los ostrácodos son crustáceos microscópicos que pertenecen a la clase Ostrácoda. Se caracterizan por tener su cuerpo protegido por dos valvas mineralizadas con poco contenido de Mg (Pérez, *et al.*, 2010 y 2012). El tamaño de los organismos (de adultos a juveniles) va de los 0.3 a los 5 mm (Meisch, 2000). Sin embargo, hay excepciones como ocurre con algunas formas Paleozoicas, las cuales llegan hasta 80 mm (Bridgwater, *et al.*, 1999; Dole-Olivier, *et al.* 2000; Griffiths & Holmes, 2000). Los ostrácodos adultos de agua dulce, en el norte de los Neotrópicos, generalmente miden entre 0.5 y 1.5 mm de longitud (Pérez, *et al.*, 2012; Karanovic, 2012). Estos microcrustáceos poseen ocho estadios larvales y su ciclo de vida puede durar desde algunas semanas hasta varios años (Pérez, *et al.*, 2012). La mayoría de ostrácodos presentan dimorfismo sexual (Bronstein, 1988; Maddocks, 1992). Algunas de las estrategias que estos crustáceos presentan para sobrevivir en ambientes desfavorables es su capacidad para formar huevos contra la desecación y una reproducción partenogenética (Pérez, *et al.*, 2012).

Los ostrácodos son organismos bentónicos o planctónicos y la mayoría herbívoros y/o detritívoros. Algunas especies son carnívoras (Barnes, 1989). Los ostrácodos pueden alcanzar una alta tasa de reproducción. Algunas especies lacustres llegan a ser adultos en un mes y su ciclo vital en general no llega al año. Los ostrácodos son ovíparos. Los huevos son resistentes a la desecación y al frío, lo que les permite sobrevivir en condiciones secas o de inviernos severos (Canudo, 2002).

A. Tipos de reproducción

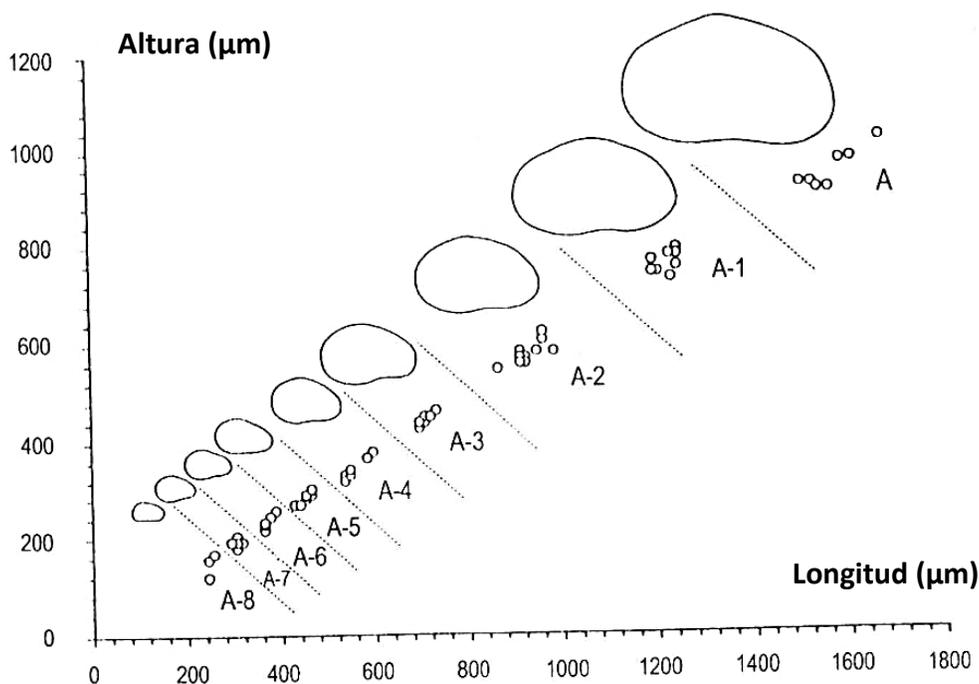
Horne y otros (2002), indican que existen cuatro diferentes tipos de reproducción en los ostrácodos no marinos. El tipo de reproducción más común para los ostrácodos es partenogenético. Es decir, las hembras ponen huevos fértiles que dan lugar a nuevas generaciones, sin producir machos. Muchas especies, especialmente pertenecientes al taxa Cyprididae son un buen ejemplo de este tipo de reproducción (Meisch, 2000). En este caso se cree que sí existen machos pero no se ha investigado suficiente. Sin embargo, existen organismos que han pasado alrededor de 100 millones de años siendo partenogenéticos estrictos, como es el caso de Darwinuloidae (Martens, 1998; Dole, *et al.*, 2000). Estos organismos se clasifican en un nuevo tipo de reproducción conocido como partenogénesis en ancestros asexuales (Meisch, 2000).

El tercer tipo de reproducción es completamente sexual. Este tipo de especies parece no poder reproducirse de manera partenogenética. Un ejemplo de estos son las especies del género Cyclocypris (Meisch, 2000). Generalmente, la reproducción sexual se da en las poblaciones que se encuentran en latitudes más bajas o en condiciones de estrés ambiental. Esto permite que al existir recombinación sexual en los huevos, éstos puedan adaptarse mejor al ambiente, siendo más resistentes a las condiciones adversas como la desecación o congelamiento (Delorme, 1898).

El último tipo de reproducción es mixta, conocida como partenogénesis geográfica. Aquí existen poblaciones de determinada especie en las que únicamente hay hembras y otras donde hay hembras y machos. Las poblaciones sólo con hembras, se reproducen partenogenéticamente. En las poblaciones donde se encuentran hembras y machos, la reproducción es sexual (Meisch, 2000).

B. Ciclo de vida

Los ostrácodos juveniles crecen de manera discontinua, cambiando mudas a lo largo de su desarrollo (ver Figura 6). Las primeras larvas de ostrácodos que salen de los huevos son del tipo metanauplio (Meisch, 2000). El proceso de abandono del exoesqueleto de quitina y sales cálcicas para la formación de uno de mayor tamaño, se realiza ocho veces y se da mediante el proceso denominado ecdisis. Podocopida usualmente tiene nueve etapas de vida libre y ocho mudas (Meisch, 2000). Los adultos no mudan más. Durante el proceso de crecimiento las valvas de los respectivos estadios larvarios se van depositando en los sedimentos. Mientras mayor son los organismos, las valvas son más gruesas y están más calcificadas en comparación con la de los juveniles (Canudo, 2002). Progresivamente, durante el ciclo de vida se van desarrollando características morfológicas más especializadas, lo que ayuda a distinguir a los juveniles de los adultos. Sin embargo, las impresiones de los ovarios y testículos pueden ser visibles en las valvas desde las primeras etapas de muda.



Fuente: modificado de Meisch, 2000.

Figura 6. Desarrollo del caparazón de los estadios de *Eucypris virens*. Los estadios de las larvas están designadas con la letra A (de adulto) y con números en orden descendente según su tamaño. Por lo tanto, A-8 es el estadio más juvenil. Seguido por A-7, A-6, A-5, A-4, A-3, A-2 y A-1. El estadio A es la última etapa, donde ya no hay más mudas y el ostrácodo está totalmente formado y es sexualmente maduro.

2.5 ECOLOGÍA

En la actualidad, los ostrácodos viven en medios marinos profundos, someros, salinos, hipersalinos e incluso en partes húmedas de ciertas plantas; encontrándose distribuidos desde el Ecuador hasta aguas polares (Canudo, 2002; Pérez, *et al.*, 2010). Los ostrácodos viven comúnmente en los litorales de lagos y ríos, aunque también pueden vivir en el bentos profundo de lagos (Griffith *et al.*, 1993). Aquí se alimentan de algas y detritos orgánicos que se encuentran en la interfase sedimento-agua.

Las especies de ostrácodos pueden ser clasificadas según su estilo de vida como nectobénticas y bénticas. La distribución de los ostrácodos bentónicos está controlada principalmente por los factores físicos, químicos y biológicos del fondo y del agua que les rodea (Pérez, *et al.*, 2010). Los factores ambientales más importantes son la salinidad, temperatura y profundidad (Pérez, *et al.*, 2010). Sin embargo, el tipo de sustrato (arena, arcilla, limo) y la disponibilidad de alimento también ejercen influencia en su distribución y abundancia (Chacón y Rivas, 2009). Es importante considerar también, las interacciones ecológicas como competencia y depredación.

A continuación se describen aquellos factores más relevantes que determinan la distribución y abundancia de los ostrácodos no marinos:

A. Salinidad

La salinidad es uno de los principales factores de distribución de los ostrácodos y cada grupo tiene bien definida su tolerancia a ella (Mischke, *et al.*, 2010). Por ejemplo, para las especies *Candona? balatonica* y *Cypridospsis okeechobei* éstas llegan a estar entre el límite de la zona oligohalina α y β . La especie *Cyprideis salebrosa* es conocida por ser la que tolera los mayores niveles de salinidad (Keyser, 1977). Así, se definen tres asociaciones: los ostrácodos de agua dulce ($>5\%$), los de transición (0.5 a 30%) y los marinos (30 a 40%). Canudo (2002) reporta que algunos ostrácodos soportan medios hipersalinos, de más de $>40\%$.

B. Tipo de sustrato

Luego de la salinidad, el tipo de sustrato es el siguiente factor más importante. Las especies marinas prefieren sustratos arenosos. Mientras que los ostrácodos dulceacuícolas se encuentran asociados a detritus orgánico (Keyser, 1977).

El tamaño, la forma y la ornamentación de los ostrácodos bentónicos tienen relación con la estabilidad, tamaño de grano y la porosidad del sustrato donde habitan. En los sustratos finos, los ostrácodos tienen una superficie ventral aplanada y prolongaciones alares. Los ostrácodos de sitios más turbulentos, tienden a presentar valvas más gruesas y ornamentaciones más robustas formadas por costillas o espinas (Meisch, 2000).

Los sedimentos de grano grueso como arenas u oolitos tienen poblaciones poco abundantes. Otra característica del suelo a tomar en cuenta es el grado de compactación. Los ostrácodos son abundantes a pocos centímetros, pero pueden encontrarse hasta 15 cm de profundidad. En los fondos anóxicos, donde se encuentran evaporitas, arenas de cuarzo y arenas calcáreas, los ostrácodos son escasos (Canudo, 2002).

C. Temperatura

La temperatura afecta de manera variable a los ostrácodos. Dependiendo de la especie, el rango de tolerancia a la temperatura varía (Viehberg, 2006). Las especies de aguas profundas y frías se conocen como psicrosféricas; las de aguas someras frías, criofílicas; y las de aguas cálidas, termofílicas (Sánchez y Rodríguez, 2009).

En general, las asociaciones de bajas latitudes tienen mayor diversidad taxonómica que las de altas latitudes. Las especies que se encuentran en zonas más frías suelen ser de mayor tamaño, y esto se explica porque poseen un metabolismo más bajo y por lo tanto requieren de más tiempo para alcanzar la madurez sexual (Canudo, 2002).

D. Profundidad

Generalmente, en los medios continentales los lagos no alcanzan grandes profundidades, por lo que las asociaciones de ostrácodos suelen tener pocas variaciones en función de la profundidad. Sin embargo, en medios marinos es un factor determinante (Sánchez y Rodríguez, 2009). A pesar de esto, los lagos en los que se estará trabajando son lagos kársticos bastante profundos. Por ejemplo, Tzibaná, en Selva Lacandona, alcanza los 35 m de profundidad en uno de sus puntos, y Peñasquito, en Montebello, alcanza los 46 m. Los lagos Yaxhá, Ocotolito, Metzabok (Selva Lacandona) y Yala, Esmeralda, Vuelta del Agua y Balamtetic (Montebello) se encuentran en un rango de hasta 21 m de profundidad en algunos de los puntos medidos; por lo que la profundidad puede ser un factor determinante en la distribución y abundancia de ostrácodos.

E. Disponibilidad de alimento

En cuanto al alimento, los ostrácodos de agua dulce suelen ser consumidores de materia orgánica o predadores de otros microorganismos como diatomeas o bacterias que atrapan con sus apéndices (Meisch, 2000). Tienen una valva fina, lo que favorece que puedan nadar durante intervalos amplios en las aguas del fondo en busca de alimento. Los ostrácodos marinos generalmente tienen la valva más gruesa, lo que les permite colonizar el medio endobentónico. En general, el elevado contenido orgánico de los sedimentos favorece la abundancia de estos organismos (Canudo, 2002).

CAPÍTULO 3. BIOINDICADORES – APLICACIÓN EN ESTUDIOS ACTUALES Y DEL PASADO.

3.1 BIOINDICADORES

Las cuencas lacustres son sistemas que pueden registrar muy bien las variaciones ambientales regionales y las tendencias del cambio climático (Anadón, *et al.*, 1994). Según las características del lago, como profundidad, ubicación y tasa de sedimentación, la respuesta de los lagos a los cambios ambientales, en comparación con los océanos, son más rápidos (Margalef, 1983). Las condiciones adecuadas, hacen que los sedimentos lacustres tengan un registro detallado y de alta resolución que permite interpretar la variabilidad de temperatura, precipitación, estacionalidad, etc., en base a variaciones de salinidad, proporciones iónicas, entre otras (Schnurrenberger, *et al.*, 2001).

Los primeros estudios de ostrácodos dulceacuícolas en la Península de Yucatán (tierras bajas de México, Guatemala y Belice) iniciaron hace poco más de un siglo (Pérez, *et al.*, 2012). Investigaciones bases para el estudio de los ostrácodos son las realizadas por Brehm y Furtos. Brehm (1932) realizó el primer estudio que se tiene para el Lago Petén Itzá. Furtos (1936) describió 23 especies de ostrácodos, indicando su distribución en los cenotes de los estados de Yucatán y Veracruz, México.

Además de algunos organismos filtradores, los ostrácodos son uno de los grupos distintivamente sensibles a los cambios ambientales y estadísticamente significativos en medios continentales. Los parámetros más influyentes en su presencia en medios lacustres son la composición química, salinidad y la temperatura del agua (Canudo, 2002; Chacón y Rivas, 2009). Por lo tanto, pueden ser utilizados en estudios actuales para análisis de contaminación de ecosistemas acuáticos a través del análisis geoquímico de sus valvas. Palacios y otros (2003) documentan la presencia de metales traza y, por primera vez, de elementos de Tierras Raras en las valvas de ostrácodos. Los resultados indican que la química de las valvas de ostrácodos puede emplearse para reconstruir el registro histórico de contaminación de un sistema acuático a partir del análisis de núcleos o materiales fósiles.

Otro tipo de trabajos, utiliza el análisis de isótopos en las valvas de ostrácodos para el estudio de huracanes. Silverberg y otros (2007), mediante la determinación de carbono orgánico e inorgánico (flujos verticales de carbono) relacionan la liberación de CO₂, que se da por la secreción de CaCO₃ del plancton, con los registros que se tienen de huracanes.

Estudios como los de Smith y Horne (2002) muestran el uso de ostrácodos para la inferencia del movimiento de masas de aire. A partir de la distribución de especies de ostrácodos y sus preferencias ecológicas, como el rango de temperatura en la que se encuentran, es posible hacer distinciones entre fauna de ambientes cálidos y fríos; y por lo tanto deducir cómo ha cambiado el clima en la región y el movimiento que ha tenido.

Es importante mencionar que debido a la abundancia y buena preservación en los sedimentos de las valvas de los ostrácodos, este grupo taxonómico también se ha utilizado en las interpretaciones paleoecológicas (Delorme, 2001) y bioestratigráficas (Canudo, 2002). En específico, la paleolimnología centra su interés en el estudio de la evolución lacustre, analizando el registro sedimentario y utilizando indicadores (proxis) biológicos, como los ostrácodos; valiéndose también de herramientas químicas, físicas, geológicas, etc. para reflejar cambios en la eutrofización del lago, acidificación, régimen de mezcla-estratificación, etc. (Alcocer, *et al.*, 1995). Este tipo de estudios se sustenta en los requerimientos ecológicos de las especies y la composición de las comunidades de ostrácodos actuales (modernos), así como de la relación con el registro estratigráfico (Holmes, 1992).

En las reconstrucciones paleoambientales se considera el ensamble de especies, los isótopos de oxígeno y carbono en las valvas de ostrácodos, para mostrar los cambios que han sufrido los lagos a través de tiempo (Goulden, 1966). Schwalb (2003), identifica rangos de evaporación-precipitación y productividad del lago.

Además, es posible hacer reconstrucciones de paleosalinidades y detectar cambios eustáticos, llegando a ser, los ostrácodos, buenos indicadores paleobatimétricos (Pérez, *et al.*, 2012). Otros estudios pueden dar explicaciones a fenómenos culturales, como la extracción de núcleos de sedimento en la Península de Yucatán que ha mostrado evidencia entre el colapso de la civilización Maya y cambios ambientales durante el

Holoceno. Este estudio se basó en el análisis de concentraciones de $\delta^{18}\text{O}$ en las valvas de ostrácodos, la variación de estas concentraciones es un indicador de evaporación/sequía (Brenner, *et al.*, 2002).

Algunos de los métodos utilizados para el estudio de los ostrácodos son: la comparación de estos organismos con el modo de vida de las especies actuales; morfología funcional de los caracteres del caparazón y sus cambios en el tiempo y espacio; estructura y cambios de las poblaciones y comunidades; y el análisis de los grupos acompañantes (Canudo, 2002; Chacón y Rivas, 2009).

Por lo tanto, el estudio de la ecología de los ostrácodos actuales o modernos es de relevancia ya que es la base para el análisis de especies fósiles preservadas en sedimentos. Este conocimiento, combinado con análisis geoquímico de las valvas de ostrácodos (Mg/Ca, Sr/Ca), permite una interpretación más precisa del paleoambiente que se estudia (Torres y Martínez, 2010).

3.2 FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

El conocimiento actual (moderno) de los ecosistemas acuáticos es crucial para identificar aquellos factores que determinan la distribución de los bioindicadores sensibles al ambiente, como lo son los ostrácodos (Boomer y Eisenhauer, 2002). Las reconstrucciones paleolimnológicas, utilizando indicadores biológicos, requieren de funciones de transferencia, en donde modelos matemáticos que relacionan especies-ambiente derivan de una calibración moderna para reconstruir la (s) variable (s) ambientales de interés (Schwab, *et al.*, 2004). Las calibraciones modernas consisten en información de ensambles de especies e información limnológica y del ambiente (Pérez, 2010). Por lo tanto, las funciones de transferencia son ecuaciones matemáticas que relacionan, cuantitativamente, los ensambles de especies de ostrácodos recientes con las variables limnológicas (físicas y químicas) de los sitios donde se encuentran (Saros, 2009; Frenzel, *et al.*, 2010). Estas funciones requieren la determinación de tolerancias y óptimos de cada una de las especies en base a las mediciones ambientales que se toman en

consideración. Las funciones de transferencia requieren de una taxonomía consistente y datos físicos y químicos del cuerpo de agua, fiables (Pérez, 2010).

La importancia del desarrollo de las funciones de transferencia radica en su aplicación en las reconstrucciones paleoambientales (Mischke, *et al.*, 2010). Por ejemplo, los ensamblajes fósiles de ostrácodos encontrados en un núcleo de sedimento se utilizan para hacer inferencias a cerca del clima y ambientes pasados por medio de la aplicación de una función de transferencia. De esta manera, esta tesis contribuyó a la construcción de dos funciones de transferencia utilizando datos biológicos (ostrácodos) y físico-químicos de lagos de las tierras bajas (El Petén), altura media (Selva Lacandona) y tierras altas (Montebello) para posteriores aplicaciones en núcleos sedimentarios que permitirán reconstrucciones cuantitativas de las variables ambientales pasadas de conductividad y profundidad.

CAPÍTULO 4. ÁREA DE ESTUDIO.

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

Esta tesis se realizó tomando en cuenta los datos publicados por Pérez (2010) y Pérez, *et al.* (2012) de los ostrácodos actuales en 15 cuerpos de agua de El Petén, Guatemala. Además, se revisaron muestras de 7 cuerpos de agua de Selva Lacandona y 5 de Montebello, México. Considerando el gradiente altitudinal que éstos conforman, se presenta a continuación la distribución geográfica de los sitios trabajados.

4.1.1 LOCALIZACIÓN

La zona de estudio se encuentra específicamente en la cuenca Grijalva-Usumacinta (figura 7) en el sureste de México, noroeste de Guatemala. En lo que respecta a la división política, la cuenca Grijalva-Usumacinta comprende la mayor parte de los estados de Chiapas y Tabasco y pequeñas partes de los estados aledaños de Campeche y Oaxaca. Su límite al sur es representado por el soconusco (región costera comprendida en la zona limítrofe entre México y Guatemala), al sureste limita con la frontera de Guatemala y el límite norte constituye el Golfo de México (Kolb, 2013).

La compleja estratigrafía que se extiende desde Honduras y Nicaragua hasta la península de Yucatán, está caracterizada por el límite de los Bloques Maya y Chortis, los que tectónicamente han sufrido subducciones y exhumaciones a lo largo de márgenes continentales. Estas interacciones han provocado una amplia diversidad de ambientes, lo que posiblemente está relacionado con una alta diversidad de organismos y una zona compleja y dinámica (Ortega, *et al.*, 2007; Avendaño, 2012).

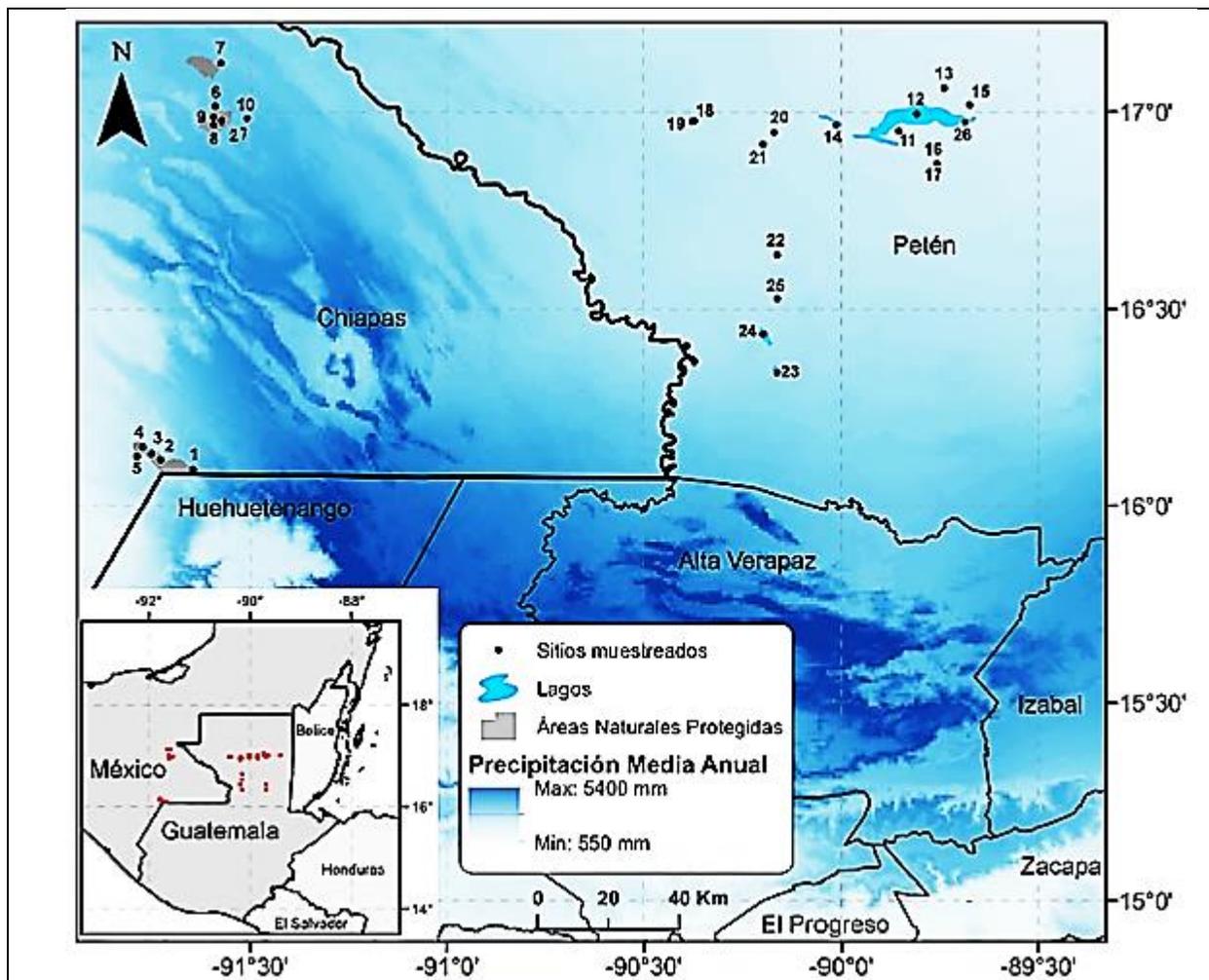
La Selva Lacandona se ubica al oriente de Chiapas, en el sureste de México. Los cuerpos de agua de Montebello se encuentran localizadas en la región sureste del estado de Chiapas, en la frontera con Guatemala, en la región fisiográfica de la Altiplanicie de Chiapas y la Planicie Costera del Golfo, que forma parte de las Sierras de Chiapas y Guatemala (Villanueva, 2011; Ramírez, 2007).



Fuente: modificado de Kolb, 2013.

Figura 7. Fisiografía. Los cuerpos de agua de Selva Lacandona (1) y Montebello (2) se encuentran específicamente en la cuenca Grijalva-Usumacinta en el sureste de México, noroeste de Guatemala.

Utilizando las coordenadas de los lagos, se representa en la figura 8 los 15 cuerpos de agua de tierras bajas, El Petén (110 - 500 msnm): El Rosario, Perdida, Macanché, Yaxhá, Petén Itzá, Oquevix, Estanque Oquevix, Petexbatún, Sacpuy, Salpetén, Subin, La Gloria, San Diego, Río Ixlú y Las Pozas. Los 7 lagos de altura media, Selva Lacandona (500 - 900 msnm): Nahá, Amarillo, Yaxhá, Ocotolito, Tzibana, Metzabok y Lacandona. Y los 5 cuerpos de agua de tierras altas de Montebello (1000 - 1500 msnm): Balamtetic, Vuelta del Agua, Esmeralda, Peñasquito y Yala. Un total de 27 cuerpos de agua fueron estudiados con un total de 95 muestras revisadas.



Cuerpos de agua y número de muestras por sitio.

1 Yala: 1	8 Yax-há: 2	15 Yaxhá: 2	22 Subin: 1
2 Esmeralda: 2	9 Naha: 5	16 Oquevix: 2	23 Pozas: 3
3 Peñasquito: 2	10 Amarillo: 1	17 Estanque Oquevix: 2	24 Petexbatun: 4
4 Vuelta del Agua: 3	11 Ocotolito: 5	18 Sacpuy: 3	25 Rosario: 3
5 Balamtetic: 2	12 Petén Itzá: 26	19 Salpetén: 6	26 Río Ixlú: 2
6 Lacandón: 2	13 Perdida: 2	20 Gloria: 5	27 Metzabok: 3
7 Xibaná: 2	14 Macanché: 2	21 San Diego: 2	

Fuente: elaboración propia, 2015.

Figura 8. Ubicación de los cuerpos de agua estudiados en un gradiente de precipitación. El gradiente altitudinal en el que se ubican los sitios corresponde a 100 msnm en El Petén (no.12 - 26), 500 - 900 msnm en Selva Lacandona (no. 6 – 11 y 27) y 1,500 msnm en Montebello (no. 1 - 5).

4.1.2 GENERALIDADES

A. El Petén

El departamento de El Petén en Guatemala limita al Oeste con México y se encuentra a una altitud de 100 msnm. El Petén es un lugar de interés especial para los limnólogos tropicales porque los cuerpos de agua que ahí se encuentran se formaron como consecuencia de la disolución de piedra caliza (carbonatos) y el movimiento tectónico, mostrando una variada morfometría (Brenner, *et al.*, 2002). El cuerpo de agua más grande de El Petén es el lago Petén Itzá, con un área de ~100 Km² y ~165 m de profundidad. La precipitación promedio anual en El Petén es ~1665 mm y la temperatura promedio anual es ~27°C. Las temperaturas más bajas (~22°C) se observan en enero y las más altas en Mayo (~30°C) (Pérez, 2010). Según la clasificación de Holdridge, el departamento tiene dos zonas de vida, una de bosque húmedo subtropical cálido y otra de bosque muy húmedo subtropical cálido. La vegetación dominante es Caoba (*Swietenia macrophylla King*), Cedro (*Cedrela odorata*), Chico zapote (*Achras zapota*), Ramón (*Brosimum alicastrum*) y Ceiba (*Bombax pentandrum*). Dentro de la vegetación acuática se encuentran las ninfas (*Echhicornia crassipes*), *Salvinia* sp., etc. En los cuerpos de agua también se observa pez blanco (*Petenia splendida*), guapote (*Cichlasoma friedrichsthalii*), anguila (*Anguilla rostrata*), pepesca (*Astyanax aeneus*), entre otros (Reyes, 2007).

B. Selva Lacandona

La Selva Lacandona se encuentra a una altitud entre 500 a 950 msnm y presenta una de las extensiones más grandes de selvas altas perennifolias, uno de los ecosistemas más complejos y diversos que se conocen. En base a la clasificación de Rzedowski (1978) se ha identificado diversos tipos de vegetación desde bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas, hasta vegetación secundaria. Los cuerpos de agua de Selva Lacandona se encuentran en la zona Neotropical por lo que se caracteriza por una gran diversidad ecológica. La Selva Lacandona posee muchas especies endémicas a las selvas húmedas mesoamericanas (CONABIO, 2015) y varias especies de animales que se encuentran amenazadas o en peligro de extinción, como el jaguar (*Panthera onca*), águila arpía (*Harpia harpyja*) y el quetzal (*Pharomachrus mocinno*). La gran diversidad biológica, riqueza y fragilidad ecológica debido a las condiciones de alta humedad, ubicación en la franja tropical, variaciones altitudinales y geomorfología,

favorecen la conformación de ecosistemas que requieren ser conservados (Conservation International, Programa México y América Central, 2004).

El importante papel que juega esta selva como regulador hidrológico, control de erosión, y mantenimiento de la humedad de los suelos es primordial para el entendimiento de la dinámica ecológica de la zona. En la Selva Lacandona predomina un relieve montañoso conformado por sierras y serranías de origen sedimentario. El clima es cálido subhúmedo. La precipitación fluctúa entre los 1200 y 3500 mm anuales, con dos períodos de menor precipitación entre febrero - mayo y entre julio – agosto (Kauffer y Villanueva, 2011).

Los cuerpos de agua de Selva Lacandona se comunican entre sí. Por ejemplo, Nahá y Ocotitalito junto con el sistema lagunario de Metzabok se comunican a través del río Nahá. Este fenómeno incrementa la importancia del papel hidrológico que los cuerpos de agua tienen en la recarga de acuíferos de la subcuenca. Debido a ésta importancia como humedal, la Selva Lacandona se encuentra en el listado de sitios RAMSAR desde el 2003 (Ramírez, 2007).

C. Montebello

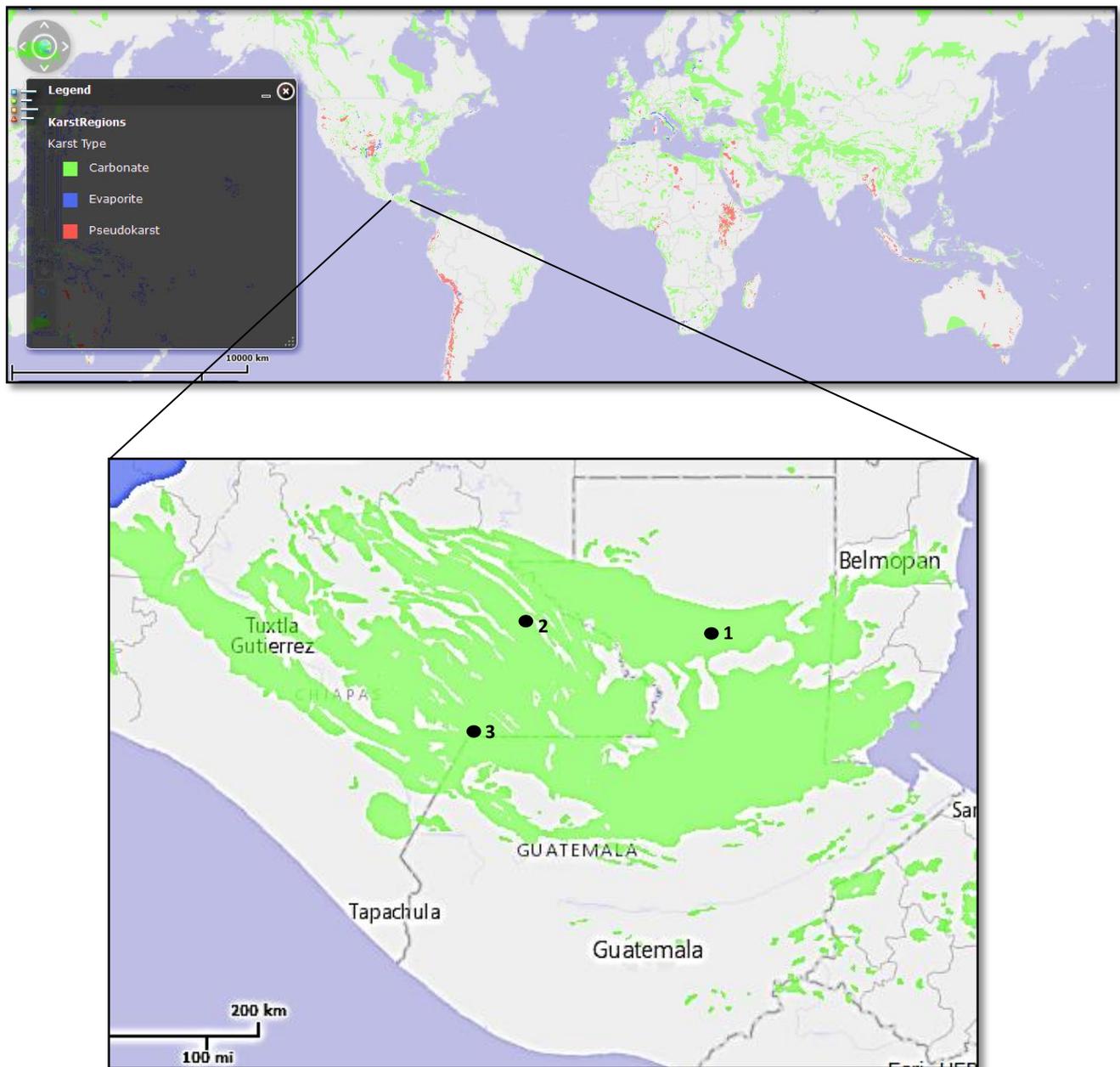
Las Lagunas de Montebello, entre 1,000 a 1,500 msnm, presentan como principales asociaciones vegetales los bosques de coníferas, bosques de latifoliadas, bosques mesófilos de montaña, vegetación riparia, vegetación secundaria y zonas de cultivos (Villanueva, 2011). Montebello presentan un clima templado húmedo con lluvias todo el año y cálido húmedo con abundantes lluvias en verano en el extremo noreste. La precipitación total anual es de 1862 mm distribuidos en dos períodos, uno de alta humedad y otro de relativa sequía (Rzedowski, 1978).

4.1.3 GEOLOGÍA Y GEOMORFOLOGÍA

La Península de Yucatán está constituida por una plataforma de caliza, con un área superficial de 165, 000 km² (Bauer-Gottwein, *et al.*, 2011). Las rocas principales dentro de la cuenca Grijalva-Usumacinta son sedimentarias del cretácico y terciario (Kolb, 2013). Una capa geológica importante son los sedimentos aluviales, depositados sucesivamente

por los cauces fluviales en la planicie costera, provenientes de materiales erosionados, como las arcillas caoliníticas, montmorilloníticas y arenas calcáreas. Los suelos en esta zona son jóvenes, fértiles y con disponibilidad de humedad durante todo el año (Kolb, 2013).

La plataforma kárstica corresponde a rocas sedimentarias del Mesozoico y Cenozoico que presenta un grosor de hasta 3500 metros, descansando sobre un basamento Paleozoico. Más abajo se encuentra una columna de rocas Jurásicas. El Cretácico forma parte de toda la plataforma, en especial en la porción de evaporitas en Yucatán. Las rocas características son calizas, areniscas y evaporitas del Paleoceno y Eoceno (López, 2014), conocido como “cinturón chiapaneco de pliegues y fallas”. Ésta provincia geológica es la más extensa, cubriendo aproximadamente 70% de la superficie de la Península. Se caracteriza por presentar extensos afloramientos de rocas sedimentarias calcáreas y arcillo-calcáreas pertenecientes al Grupo Sierra Madre de edad Mesozoica (Mora, 1999). Alrededor del mundo existen diferentes sistemas kársticos (ver Figura 9). El karst ocupa aproximadamente 20% de la superficie terrestre en una variedad de climas y regiones (Duarte, *et al.*, 2013). En México y Centroamérica, abarca aproximadamente el 23% del total de éste territorio (Kueny y Day, 2002). La Península de Yucatán y parte de Guatemala se encuentran sobre la misma plataforma kárstica de carbonato de calcio. El Karst se forma por un proceso de disolución de las rocas calcáreas (generalmente limolitas o dolomitas) por acción de ácido carbónico disuelto en el agua y por cambios de temperatura (Tarbuck y Lutgens, 2005). Los paisajes kársticos dejan rasgos muy particulares tanto en la superficie como en cavernas subterráneas. Por ejemplo, grutas, dolinas, cavernas con estalactitas, etc. (Dávila, 2011). La plataforma kárstica de este terreno posee una hidrología y forma terrestre característica, debido a la alta solubilidad de las rocas y su porosidad. Los sistemas kársticos presentan mayores velocidades de agua subterránea (Hollingsworth, *et al.*, 2008).

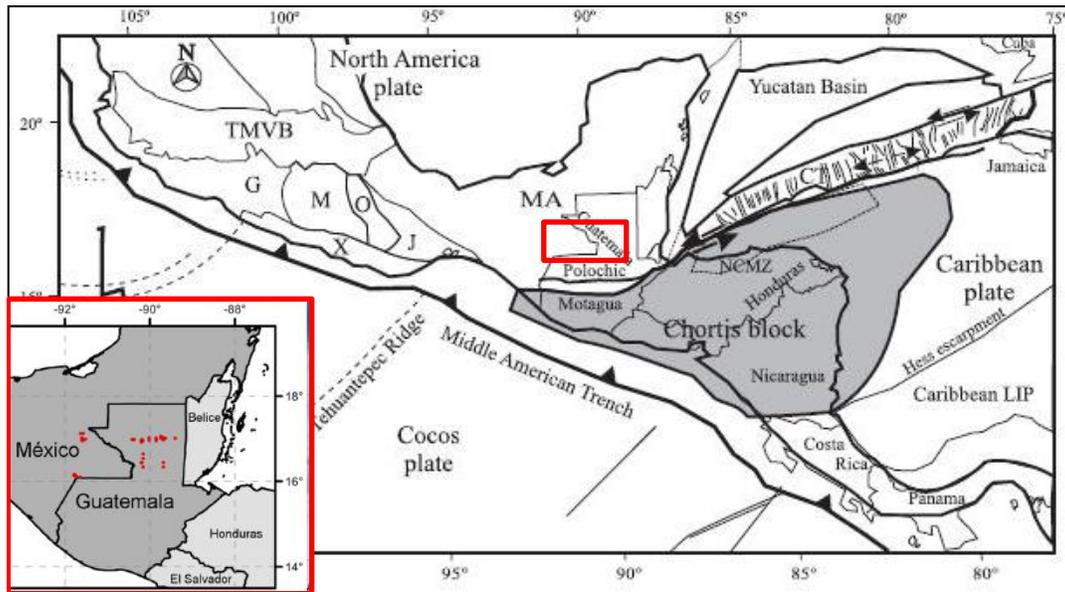


Fuente: *Karst Regions of the World, 2008, [en línea].*

Figura 9. Sistemas Kársticos del mundo. Alrededor del mundo existen diferentes tipos de karst clasificados según el tipo de cama rocosa en la que se forma. Los tipos son: carbonato (verde), evaporita (azul) y seudokarst (rojo). La figura muestra la plataforma kárstica de tipo carbonatada en la que se encuentran los cuerpos de agua de tierras bajas, El Petén (1); tierras medias, Selva Lacandona (2); y tierras altas, Montebello (3).

La evolución tectónica del norte de Centroamérica ha involucrado un proceso geológico complejo como resultado de una triple interacción entre las placas de Norte América, Caribe y Cocos (Ortega, *et al.*, 2007). A partir del Mioceno, las fuerzas tectónicas compresivas cesaron, y desde entonces, existe una interacción de fuerzas transcurrentes entre los terrenos Maya y Chortis (Avendaño, 2008).

En cuanto a la formación de los terrenos actuales que conforman la Península de Yucatán y Guatemala, el terreno Chortis marca el límite entre las Placas del Caribe y de Norte América (figura 10). El basamento del bloque Chortis está conformado por rocas metamórficas y plutónicas que oscilan en edad del Precámbrico al Paleozoico (Morán, *et al.*, 2009). La cobertura litológica de este terreno está representada por una secuencia Mesozoica sedimentaria con paquetes de rocas plutónicas y volcánicas de edad Cretácica, sobre las cuales descansan los sedimentos y horizontes de rocas volcánicas del Cenozoico. En la parte que corresponde al estado de Chiapas, se encuentra el terreno Maya, el cual tiene como basamento rocas metamórficas de edad Paleozoica que pertenecen al Grupo Chuacús. Sobre él, descansa una columna de rocas mesozoicas y cenozoicas. Las fallas que delimitan este terreno son el sistema de fallas laterales Polochic-Mapastepec (Keppie, 2004).



Fuente: modificado de Dante, et al., 2009.

Figura 10. Terreno Maya y Chortis. En el terreno Maya (MA) es donde se encuentra la cuenca en la que están los sitios de estudio (El Petén, Selva Lacandona y Montebello), por lo que las tres regiones comparten una misma historia geológica.

4.1.4 HIDROGEOLOGÍA

La hidrología está dominada por el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta. La cuenca Grijalva-Usumacinta es una cuenca exorreica que drena al Golfo de México con un sistema fluvial de dentrificación angular. El área de captación de agua es de 8, 553 km² y cubre una amplia variedad de regiones fisiográficas que se van diversificando de norte a sur (Kolb, 2013). Hanshaw y Back (1980) propusieron un estimado de pérdida anual por evapotranspiración de 900 mm, con una precipitación anual mínima de 500 mm hasta 1500 mm.

El río Grijalva nace en la falla oriental de la Sierra de Cuchumatanes en Guatemala y después de recorrer la Depresión Central de Chiapas entra a la Planicie Costera del Golfo de México por el cañón del Sumidero, cruza la planicie y confluye con el río Usumacinta

antes de desembocar en el Golfo de México. El río Usumacinta es el segundo con mayor caudal en México y el séptimo a nivel mundial (115, 536 millones de m³/año); se forma por los ríos Chixoy y la Pasión en Guatemala y forma la frontera entre este país y México (Sánchez y Barba, 2005). El flujo del noreste llega al río Belice y sus afluentes (Bauer-Gottwein, *et al.*, 2011).

En la plataforma existe el almacenamiento de aguas subterráneas en un sistema principalmente de cuevas, el más grande del mundo, donde el flujo del agua es turbulento (Bauer-Gottwein, *et al.*, 2011). Uno de los hechos históricos que transformó las propiedades hidrogeológicas del subsuelo ha sido el impacto del meteorito Chicxulub, hace 65 millones de años; permitiendo la permeabilidad del suelo en algunas regiones (Bauer-Gottwein, *et al.*, 2011). Es posible también que la permeabilidad se desarrollara en el Eoceno a partir del movimiento de la placa del Caribe en el Este y por la relajación de la corteza (Perry, *et al.*, 2010).

En la Península existe intrusión de agua marina, llegando a decenas de kilómetros hacia el interior (Bauer-Gottwein, *et al.*, 2011). Esta característica hace que el sistema acuífero de Yucatán reciba iones de dos grandes fuentes: disolución de minerales y mezcla con la intrusión de agua marina (Perry, *et al.*, 2010).

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 DEFINICIÓN DEL PROBLEMA

A. Universo

Cuerpos de agua y su depósito de sedimento superficial en El Petén, Selva Lacandona y Montebello.

B. Población y muestra

Ostrácodos (valvas y partes blandas de juveniles y adultos) en muestras sedimentarias (5 cc observados) de los cuerpos de agua de El Petén (El Rosario, Perdida, Macanché, Yaxhá, Petén Itzá, Oquevix, Estanque Oquevix, Petexbatún, Sacpuy, Salpetén, Subin, La Gloria, San Diego, Río Ixlú y Las Pozas); Selva Lacandona (Lacandón, Tzibana, Nahá, Yaxhá, Amarillo, Metzabok y Ocotálito); y Montebello (Yala, Esmeralda, Peñasquito, Vuelta del Agua y Balamtetic).

4.2.2 MATERIALES

A. Equipo

Trabajo de campo

Sonda multiparamétrica Hydrolab Quanta y WTW, botella tipo Van Dorn, botellas plásticas, disco Secchi, profundímetro portátil, draga, red de mano con luz de malla de 125 micras, etanol 90%, GPS.

Trabajo de laboratorio

Estereoscopio, microscopio, pinceles, celdillas micropaleontológicas, tamiz con luz de malla de 63 micras, eppendorf, agujas entomológicas, hojas de registro (conteo de ostrácodos).

B. Cristalería probeta, vidrios de reloj, porta y cubreobjetos.

C. Reactivos etanol 90%, pegamento/medio de montaje Hydro-matrix.

4.2.3 MÉTODOS

A. Trabajo de campo

Las muestras de los sitios de Lagunas de Montebello y Selva Lacandona fueron colectadas en junio del 2013, durante la época lluviosa, por el grupo universitario de paleoambientes de la Universidad Nacional Autónoma de México -UNAM-, conformado por investigadores de los Institutos de Geología y Geofísica.

Se muestrearon 7 cuerpos de agua en Selva Lacandona y 5 en Montebello. La ubicación de cada lago y su altitud fueron determinadas utilizando un GPS. Los datos de El Petén corresponden a 15 cuerpos de agua, colectados en época seca entre noviembre y febrero de los años 2005, 2006 y 2008. En total 27 cuerpos de agua fueron estudiados con 98 muestras examinadas (68 muestras corresponden a El Petén, 20 a Selva Lacandona y 10 muestras a Montebello). Las muestras y datos generados para los cuerpos de agua de El Petén corresponden a Pérez (2010) y Pérez y otros (2012). La información de El Petén fue utilizada en esta tesis para realizar una comparación con los sitios de Selva Lacandona y Montebello y así completar el gradiente altitudinal (tierras bajas, medias y altas en el sistema kárstico del norte de los Neotrópicos).

B. Descripción limnológica

En los cuerpos de agua en cada área de estudio se colectaron muestras de agua en el sitio más profundo, haciendo un perfil vertical de temperatura, conductividad, pH, oxígeno disuelto y sólidos totales disueltos. Estos parámetros fueron determinados *in situ* utilizando una sonda multiparamétrica Hydrolab Quanta para los cuerpos de agua Lagunas de Montebello y Selva Lacandona, y una WTW para los cuerpos de agua de El Petén. Las mediciones fueron realizadas a lo largo de una columna vertical incluyendo por lo menos mediciones en las aguas superficiales, medias y profundas. Esto con el objetivo de obtener las mediciones limnológicas del agua para conocer las variables ambientales que están asociadas a las especies de ostrácodos actuales encontrados. En los cuerpos de agua más someros (hasta 0.5 m) solamente se realizaron las mediciones en las aguas superficiales generalmente de la zona litoral. Así mismo, se colectaron muestras paralelas para análisis químicos (aniones, cationes, SiO₂, sólidos disueltos totales (SDT), isótopos estables ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$) y carbono inorgánico disuelto (CID), nutrientes (NH₄, NO₂, NO₃,

NDI (nitrógeno disuelto inorgánico) y FT (fósforo total). El disco Secchi se utilizó para medir la transparencia, mientras que por medio de un profundímetro portátil se ubicó la profundidad máxima de cada cuerpo de agua (Pérez, 2010 y L. Pérez, comunicación personal, abril 2014).

C. Colecta de muestra de ostrácodos

En el sitio más profundo de cada cuerpo de agua se tomó una muestra de sedimento con una draga y en las zonas litorales se tomaron muestras utilizando una red de mano de zooplancton con una luz de malla de 125 micras. Todas las muestras fueron fijadas en etanol al 90%. El muestreo de cuerpos de agua de Selva Lacandona y Montebello se realizó en 2013. La metodología correspondiente al muestreo de El Petén se establece con mayor precisión en Pérez (2010). Es importante mencionar que las muestras colectadas corresponden a fauna actual; de las muestras obtenidas con draga se tomó únicamente la parte superficial del sedimento.

D. Trabajo de laboratorio

De cada muestra colectada (draga y red de mano) se midieron 5 cc de sedimento en una probeta dejando sedimentar la muestra por un par de minutos dependiendo del tipo de muestra. Posteriormente, las muestras fueron tamizadas utilizando una luz de malla de 63 micras para eliminar arcillas y materia vegetal de mayor tamaño. La fracción mayor a 63 µm se colocó en una caja de Petri desechable y se observó al estereoscopio para realizar los conteos. El mínimo para contar son 300 ostrácodos o bien un volumen determinado, en este caso 5 cc de los cuales se extrajeron todas las valvas y caparazones de ostrácodos adultos y juveniles encontrados (rotos o intactos). El conteo de los ostrácodos se realizó de la siguiente manera: juveniles con valvas rotas (JVR) o intactas (JVI), adultos con valvas rotas (AVR) o intactas (AVI), juveniles con caparazones rotos (JCR) o intactos (JCI) y adultos con caparazones rotos (ACR) o intactos (ACI). Para los caparazones (adulto y juvenil) se anotó si éstos contenían partes blandas o no. Las valvas fueron colocadas en celdillas micropaleontológicas especiales para su almacenamiento, clasificadas por especie (Pérez, 2010). Los ostrácodos encontrados con partes blandas fueron extraídos y preservados en etanol al 90% en tubos eppendorf para posteriormente

realizar las disecciones que permitieron la identificación de los organismos hasta nivel de especie (Danielopol, *et al.*, 2002).

E. Disecciones

La disección de ostrácodos se llevó a cabo utilizando agujas entomológicas y bajo un estereoscopio se separaron las valvas del caparazón cuidadosamente. Las valvas se colocaron en celdillas micropaleontológicas para su almacenamiento (una valva hacia arriba y la otra hacia abajo) para posteriormente apreciar las características diagnósticas internas y externas de las valvas (Danielopol, *et al.*, 2002). El cuerpo del ostrácodo se trasladó a un portaobjetos con una gota de pegamento Hydro-matrix. Se separaron todos los apéndices cuidando que no queden sobrepuestos unos sobre otros. Se colocó el cubre objetos y se observó al microscopio para tener una identificación consistente y confiable (Danielopol, *et al.*, 2002; Meisch, 2000). Las especies de ostrácodos se identificaron taxonómicamente utilizando Brehm (1939), Furtos (1933, 1936 a, b), Deevey, *et al.* (1980), Pérez, *et al.* (2009).

4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Integrando los resultados derivados del estudio limnológico y conteos cuantitativos de ostrácodos de las muestras de sedimento actual, se realizó un análisis multivariado para conocer las variables ambientales que determinan la distribución de los ostrácodos (Leps & Smilauer, 1999; Sheskin, 2004). Uno de los análisis estadísticos más frecuentemente utilizados en el estudio de ostrácodos es el análisis de componentes principales (PCA) para determinar las variables ambientales más importantes que controlan la presencia o ausencia de ostrácodos (Sturm, 2007). En base a la identificación de las variables ambientales más explicativas se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA). El CCA es una técnica multivariada de ordenación restringida que asume un gradiente unimodal. El análisis restringe la varianza a las distribuciones de las variables ambientales (Sturm, 2007). Este análisis responde a la pregunta ¿Cómo se ordenan los sitios con base en sus especies, en el marco de las variables ambientales? Por lo tanto, en este estudio se evaluó la composición de las comunidades de ostrácodos como variable dependiente (una matriz de sitios x especies) con el gradiente ambiental como variable independiente

(una matriz de variables ambientales). De este modo se evidenció la formación de grupos de especies de ostrácodos a lo largo del gradiente altitudinal (El Petén, Selva Lacandona y Montebello) (Leps & Smilauer, 1999). Estos dos análisis son los más utilizados en estudios paleo-ecológicos y paleo-limnológicos (Correa-Metrio, *et al.*, 2014).

Además, se calcularon valores de diversidad con el índice de Shannon para cada sitio estudiado (Krebs, 1989; Moreno, 2010). Este índice reflejó la heterogeneidad de la comunidad sobre la base de dos factores: (1) el número de especies presentes y (2) su abundancia relativa. El índice de Shannon se define como: $H = -\sum_{i=1}^S \pi \ln \pi$. El antilogaritmo de H (e^H) cuantifica el número de especies, igualmente abundantes, suficiente para producir el mismo grado de incertidumbre, en otras palabras, el mismo valor de H. Cuanto mayor sea la diferencia entre e^H y S, el total de especies, menos diversa será la comunidad (Jost, 2006). Entonces, si una comunidad de S especies de ostrácodos es muy homogénea, por ejemplo porque existe una especie claramente dominante y las restantes (S – 1) especies apenas presentes, el grado de incertidumbre es más bajo que si todas las S especies fueran igualmente abundantes. Por lo tanto, al tomar al azar un individuo, en el primer caso tendremos un grado de certeza mayor (menos incertidumbre, producto de una menor entropía) que en el segundo; porque mientras en el primer caso la probabilidad de que pertenezca a la especie dominante será cercana a 1, mayor que para cualquier otra especie, en el segundo, la probabilidad será la misma para cualquier especie. Se realizó también un análisis de similitud de Jaccard de los sitios en base a sus especies. El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies.

También, se realizaron gráficos de distribución a través de un análisis no paramétrico de regresión LOESS. El análisis arroja un valor de “vecindario” (α) para cada especie en base a los parámetros ambientales que se analizan, indicando si la dispersión de la especie es local o regional (si responde al parámetro ambiental o no) (Correa-Metrio, *et al.*, 2011). Además, se determinaron los óptimos y rangos de tolerancia para conductividad y profundidad de cada una de las especies actuales por medio del modelo de Promedios Ponderados WA (por sus siglas en inglés) (Legendre & Legendre, 2003). El modelo WA calcula los óptimos y tolerancias y sus errores estándar (SE). La

determinación de los óptimos y rangos de tolerancia de los ostrácodos radica en su utilización para inferir las condiciones ecológicas del pasado en ensamblajes de especies fósiles que se encuentran en núcleos de sedimento. Finalmente, a través del método de Regresión de Mínimos Cuadrados de Promedios Ponderados Parciales WA-PLS (por sus siglas en inglés) se actualizaron las funciones de transferencia que se tenían de conductividad y profundidad, las cuales consideraba únicamente datos obtenidos de las tierras bajas de El Petén. La actualización de las funciones de transferencia, que ahora consideran a las tierras medias de Selva Lacandona y altas de Montebello, permitirán reconstrucciones cuantitativas de las variables ambientales conductividad y profundidad en estudios posteriores de paleoecología y paleoclimatología (Mischke, *et al.*, 2010).

Los análisis estadísticos, gráficos de distribución y tratamiento de figuras se llevaron a cabo utilizando los programas Past 1.89 (Hammer, *et al.*, 2001), C2 (Juggins, 2003), R Project (R Core Team, 2013) y CorelDraw X7 (Golden Software, Inc., 2012).

CAPÍTULO 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

5.1 RESULTADOS

5.1.1 VARIABLES AMBIENTALES Y LIMNOLÓGICAS A LO LARGO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL

Los datos trabajados cubren un área latitudinal desde 16° hasta 17° N y longitudinal de 89° a 91° E (figura 8). Existe un gradiente altitudinal que va desde poco menos de ~100 msnm hasta ~1,500 msnm. El rango de precipitación a lo largo de este gradiente es significativo, pues va desde ~1,000 hasta más de ~3,000 mm por año. El lago Esmeralda, en las Lagunas de Montebello, es el cuerpo de agua que se encuentra a mayor altura (~1,463 msnm). La mayoría de los cuerpos de agua considerados en este estudio corresponden a los reportados por Pérez (2010) para las tierras bajas de El Petén, un total de 15 de 27 cuerpos de agua, en un rango que va de 75 msnm (Perdida, El Petén) a 219 msnm (Yaxhá, El Petén). Los 12 cuerpos de agua restantes corresponden a 7 de Selva Lacandona y 5 de Montebello. Todos los cuerpos de agua estudiados tienen una profundidad menor a 40 m a excepción de los lagos La Gloria (65 m), Macanché (~80 m) y Petén Itzá, que es el más profundo (160 m).

Los cuadros 2 y 3 describen las características limnológicas y las variables físico-químicas de los cuerpos de agua de Selva Lacandona y Montebello. Los datos de El Petén se obtuvieron de Pérez (2010) y se encuentran en el anexo I. La temperatura superficial del agua en los cuerpos lacustres va desde 18.2 °C (Peñasquito, Montebello) a 31.4 °C (Oquevix, El Petén) y un rango de oxígeno disuelto de 0.07 mg l⁻¹ (Peñasquito) a 9.7 mg l⁻¹ (Petexbatun, El Petén). Los lagos más someros generalmente presentaron temperaturas más altas. Los cuerpos de agua presentaron un pH de neutral de 6.7 (Yax-há, Selva Lacandona) a alcalino de 9.4 (Estanque Oquevix, El Petén). La conductividad presentó datos extremos de 235 µS cm⁻¹ (Yax-há, Selva Lacandona) a 4310 µS cm⁻¹ (Salpetén, El Petén). La concentración de SO₄⁻² varía de 0.9 mg l⁻¹ (Nahá, Selva Lacandona) a 242 mg l⁻¹ (Macanché, El Petén). El Cl⁻ varió de 1.7 mg l⁻¹ (Yala, Montebello) a 41.8 mg l⁻¹ en Macanché. El K⁺ menor es de 0.2 mg l⁻¹ en Yala, Montebello, y 7.6 mg l⁻¹ en Petén

Itzá. El Mg^{+2} varió de 1.4 a 410 $mg\ l^{-1}$ (Estanque Oquevix y Salpetén, El Petén). En la Selva Lacandona los valores van de 12.67 a 32.9 $mg\ l^{-1}$, y en Montebello de 0.2 $mg\ l^{-1}$ (Yala) a 4.5 $mg\ l^{-1}$ (Balamtetic). Por último, el Na^{+} varió de 0.3 $mg\ l^{-1}$ (Lacandón y Yax-há) a 156.8 $mg\ l^{-1}$ (Salpetén).

Cuadro 2. Características limnológicas de los lagos.

Área	Cuerpo de agua	Código	Coordenadas		Profundidad máxima muestreada [m]	Altitud [msnm]
			E	N		
Selva Lacandona (Tierras de altura media)	Lacandón	LAC2	-91.5898	17.015	2	545
	Tzibaná	XIB2	-91.5754	17.1236	35	542
	Yax-há	YAXL2	-91.5938	16.966	32	930
	Nahá	NAH5	-91.5089	16.9857	18	830
	Amarillo	AMA1	-91.5089	16.9834	9.1	830
	Metzabok	MET1	-91.5089	17.0355	20.1	543
	Ocotolito	OCOT5	-89.854	16.9504	23	920
	Yala	YAL1	-91.6464	16.0925	18	--
Montebello (Tierras altas)	Esmeralda	ESM2	-91.728	16.1172	5	1,463
	Peñasquito	PEÑA2	-91.7522	16.1322	40	1,462
	Vuelta del Agua	LIQ3	-91.7889	16.15	9	--
	Balamtetic	BAL2	-91.7889	16.126	0.5	1,500

Fuente: elaboración propia, 2015.

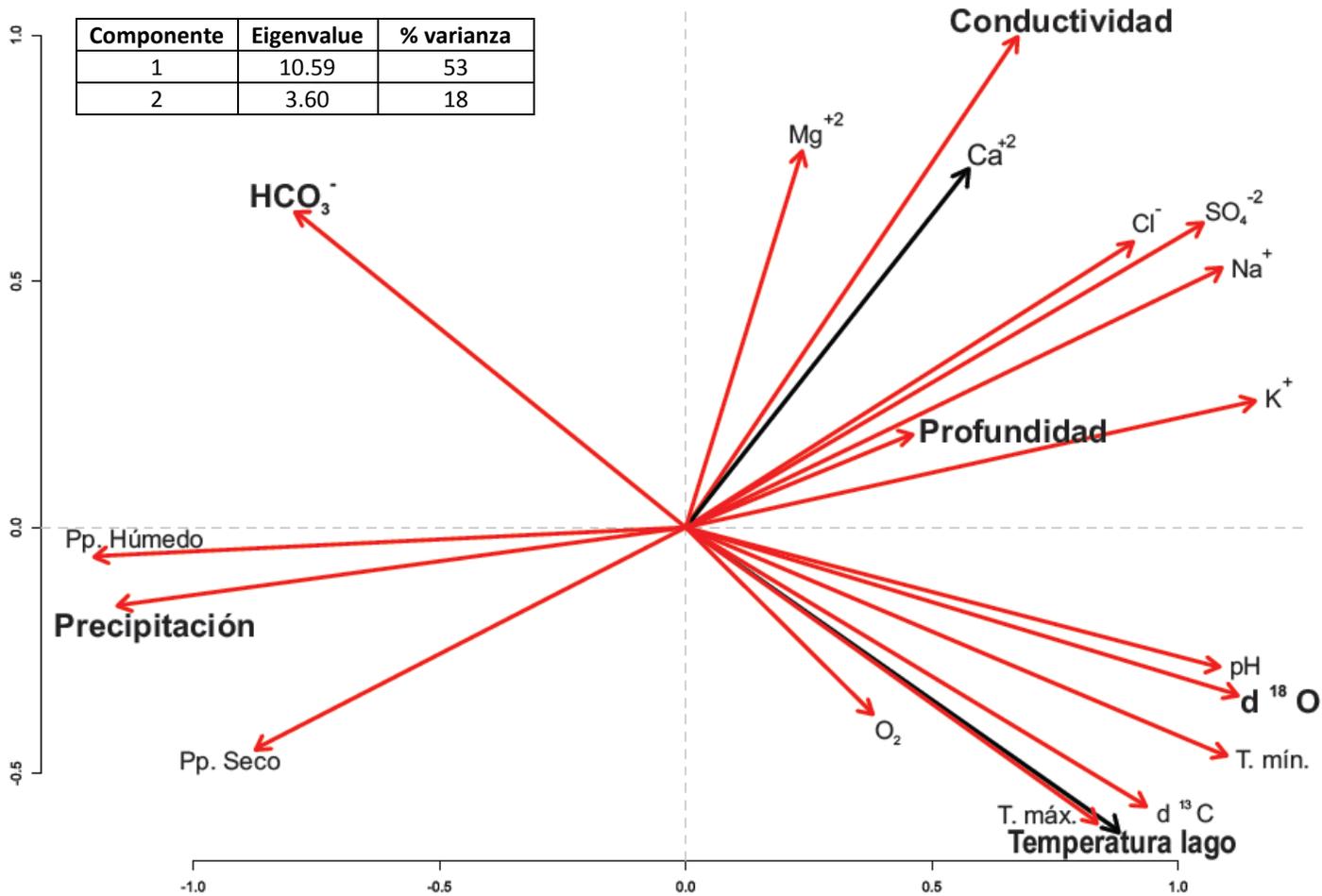
Cuadro 3. Factores físicos y químicos.

Área	Cuerpo de agua	Código	Temp. [C°]	O ₂ [mg/l ⁻¹]	pH	Cond. [μS cm ⁻¹]	d ¹⁸ O [‰]	d ¹³ C [‰]	SO ₄ ⁻² [mg/l]	Cl ⁻ [mg/l]	HCO ₃ ⁻ [mg/l]	Ca ⁺² [mg/l]	K ⁺ [mg/l]	Mg ⁺² [mg/l]	Na ⁺ [mg/l]	
Selva Lacandona (Tierras medias)	Lacandón	LAC1	26.33	5.89	7.48	246.0	-6.75	-47.81	3.1	1.9	157.9	35.1	0.6	12.57	0.3	
	Lacandón	LAC2	26.05	5.59	7.61	246	-6.75	-47.81	3.13	1.87	157.88	35.1	0.58	12.57	0.3	
	Xibaná	XIB1	28.64	6.07	7.52	364.0	-6.02	-37.20	9.4	2.1	196.2	44.45	0.5	23.6	0.43	
	Xibaná	XIB2	20.92	0.11	7	446.0	-5.54	-30.03	7.9	2.3	278.7	55.56	0.5	26.47	0.51	
	Yax-há	YAXL1	27.3	6.33	7.54	235.0	-2.28	-19.66	1.3	2.0	134.0	30.95	0.4	13.48	0.3	
	Yax-há	YAXL2	21.41	0.29	6.74	346.0	-2.13	-16.80	2.9	2.0	220.1	46.03	0.5	14.92	0.52	
	Nahá	NAH1	27.3	6.72	7.8	397.0	-5.73	-33.63	0.9	2.2	233.2	43.67	0.3	29.4	0.4	
	Nahá	NAH2	NA	NA	7.99	395.0	-5.77	-34.27	0.9	1.8	220.1	42.85	0.3	29.84	0.38	
	Nahá	NAH5	21.23	0.58	7.15	483.0	-5.58	-31.01	1.2	2.3	330.1	55.83	0.4	32.89	0.5	
	Amarillo	AMA1	21.4	0.38	6.97	366.0	-2.38	-18.34	1.6	1.9	241.6	42.3	0.5	22.25	0.34	
	Metzabok	MET1	26.33	4.05	7.46	NA	-5.09	-31.07	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	Metzabok	MET2	30.54	6.3	7.67	NA	-5.09	-31.07	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	Ocotalito	OCOT1	NA	NA	7.89	267.0	-2.69	-22.33	1.5	1.8	162.7	25.39	0.6	21.66	0.33	
	Ocotalito	OCOT2	NA	NA	7.78	284.0	-3.78	-29.42	1.6	2.0	183.0	28.6	0.7	21.18	0.35	
	Yala	YAL1	20.72	4.05	7.52	293.0	-5.11	-33.57	1.0	1.7	189.0	34.92	0.2	18.3	0.36	
Montebello (Tierras altas)	Esmeralda	ESM1	23.03	5.92	7.47	355.0	-6.12	-41.07	7.5	2.0	223.7	44.67	0.3	20.8	0.57	
	Esmeralda	ESM2	22.29	5.07	7.54	358.0	-6.14	-41.62	5.7	2.0	227.3	44.67	0.3	20.8	0.54	
	Peñasquito	PEÑA1	23.5	6.07	7.51	440.0	-5.83	-42.73	99.2	4.4	154.3	59.79	1.3	19.97	3.5	
	Peñasquito	PEÑA2	18.23	0.07	7.04	453.0	-6.56	-45.15	40.1	3.0	234.4	65.1	1.0	17.32	2.13	
	Vuelta del Agua	LIQ1	23.2	8.62	8.3	485.0	-10.06	-72.75	111.7	7.0	134.0	72.6	3.4	15	6.6	
	Vuelta del Agua	LIQ3	20.75	0.43	7.21	536.0	-9.46	-67.47	126.8	6.5	161.5	79.76	2.8	20.8	6	
	Balamtetic	BAL1	21.94	6.66	7.46	712.0	-9.11	-67.63	136.7	12.1	284.7	116	4.5	18.2	14.73	
Balamtetic	BAL2	21.94	6.66	7.46	712.0	-9.46	-69.94	136.7	12.1	284.7	116	4.5	18.2	14.73		

Fuente: elaboración propia, 2015.

El análisis de componentes principales (PCA) fue utilizado para determinar las variables ambientales que explican mejor la presencia/ausencia de ostrácodos, así como la existencia de posibles correlaciones entre factores (figura 11). Todas las variables ambientales (temperatura del lago, oxígeno disuelto, pH, conductividad, profundidad, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, SO_4^{-2} , Cl^- , HCO_3^- , Ca^{+2} , K^+ , Mg^{+2} y Na^+) se incluyeron en este análisis. Además, se incluyeron cinco variables ambientales regionales extraídas de la base de datos climática para modelado ecológico y SIG (WorldClim). Estas variables fueron: temperatura media anual, temperatura máxima del mes más caliente, temperatura mínima del mes más frío, precipitación anual, precipitación del trimestre más húmedo y precipitación del trimestre más seco. Los dos primeros componentes explican el 71% del total de la varianza de los datos. El primer componente, asociado a la precipitación, explica un 53% de la varianza. El segundo componente, asociado a la conductividad y todas las variables relacionadas de concentraciones de cationes y aniones, explica el 18% del total de la varianza (“eigenvalue” = 3.6). Esto indica que los ecosistemas acuáticos de El Petén, Selva Lacandona y Montebello están regidos por un gradiente de precipitación y conductividad determinado por la temperatura que a su vez está dictada por el gradiente altitudinal del área.

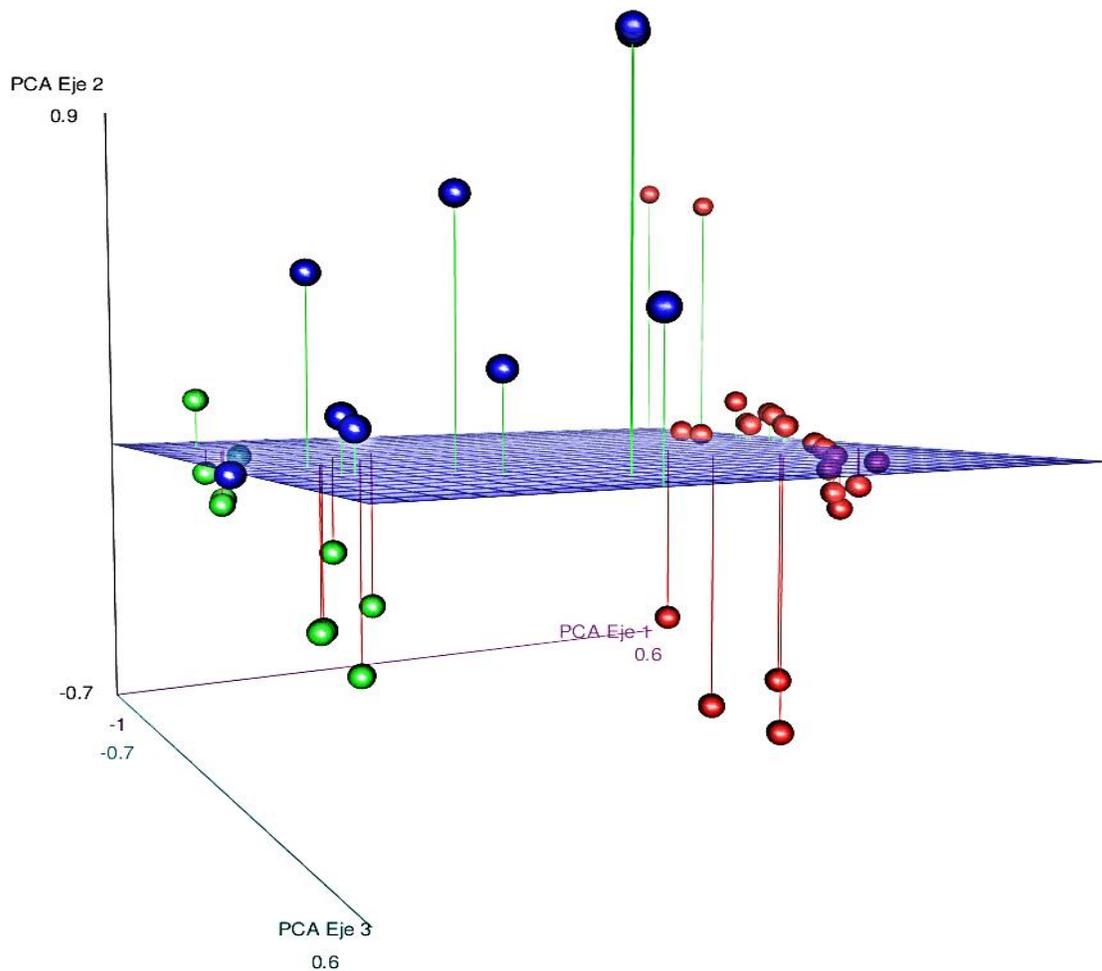
El PCA evidencia que las variables conductividad y calcio (Ca) se encuentran correlacionadas. Sin embargo, la conductividad es más explicativa, presentando una mayor variabilidad, y por ello en análisis posteriores se excluye el calcio como variable explicativa, evitando así correlación entre variables. Lo mismo sucede para la temperatura del lago y temperatura máxima de la región (T max.). En este caso, se eliminó la temperatura del lago y se conservó la temperatura máxima de la región, pues ésta última es más explicativa y es evidencia del cambio altitudinal que existe entre los sitios de estudio. La variable precipitación también es significativa y se relaciona inversamente con el $\delta^{18}\text{O}$.



Fuente: en programa R project (R Core Team, 2013).

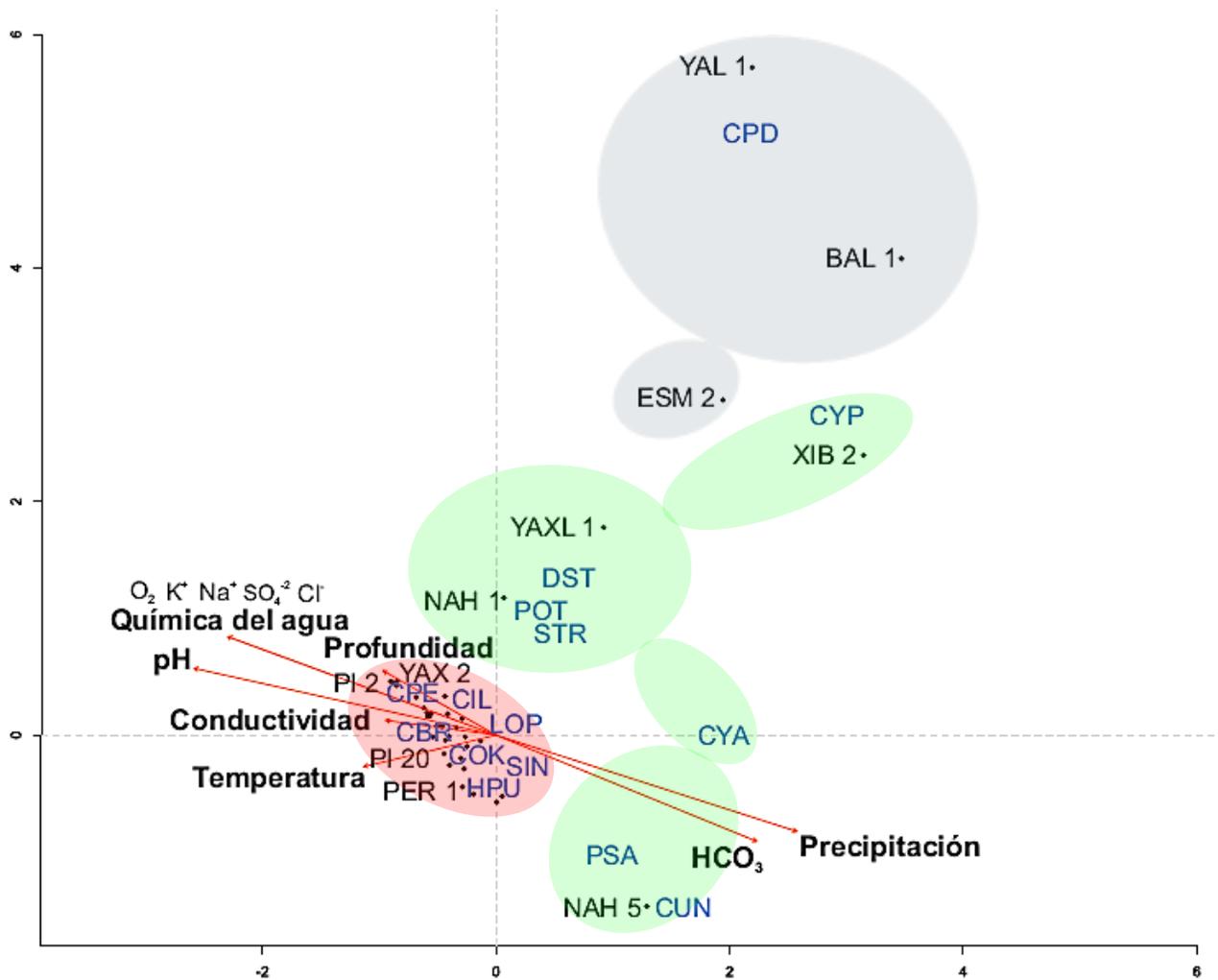
Figura 11. Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables ambientales regionales y variables limnológicas.

El análisis se realizó con 51 muestras de un total de 98 que se tenían. La elección de muestras incluye a todas aquellas que presentaban la información limnológica completa para todos los sitios. Clasificar estos cuerpos lacustres con base en la composición química de sus aguas se dificulta pues existen muchos factores (17 según el PCA) que explican o juegan un rol importante para caracterizarlos. Sin embargo, al ordenar los sitios con base en el gradiente ambiental de temperatura (figura 12), se observan 3 grupos bien diferenciados que corresponden a los cuerpos de agua de El Petén, Selva Lacandona y Montebello. Los sitios marcados con rojo (figura 12) corresponden a todos los cuerpos de agua que se encuentran en tierras bajas y que presentan las mayores temperaturas ambientales y superficiales del agua (hasta ~ 34 °C). Todos los cuerpos lacustres en tierras bajas se caracterizan por presentar los mayores valores de SO_4^{2-} , HCO_3^- , Ca^{+2} y Mg^+ . La conductividad es mucho mayor en las tierras bajas de El Petén ($4,310 \mu\text{S cm}^{-1}$) que en las tierras altas de Montebello ($712 \mu\text{S cm}^{-1}$). De igual manera, los valores de $\delta^{18}\text{O}$ son más altos en los lagos de tierras bajas, alcanzando valores de + 5.0‰. El $\delta^{18}\text{O}$ es indicativo del balance que existe entre precipitación y evaporación, mientras mayores son los valores de $\delta^{18}\text{O}$ mayor es la evaporación, si por el contrario los valores son más bajos, representa una mayor humedad o más efecto de aguas subterráneas. Los sitios en verde, corresponden a la Selva Lacandona, donde los cuerpos de agua se encuentran a una altura media y por lo tanto tienen temperaturas medias entre 26 y 29 °C. Las demás variables limnológicas y ambientales muestran una transición entre los datos observados en las tierras bajas de El Petén y tierras altas de Montebello. Por ejemplo, en Selva Lacandona los valores de $\delta^{18}\text{O}$ son entre - 6 a - 2‰ y en Montebello de - 10 a - 6‰. Finalmente, los sitios en azul identifican los cuerpos de agua de Montebello, los cuales se encuentran a una mayor altitud (~1,500 msnm), presentando temperaturas de aguas superficiales más frías (17 - 22 °C) que las que se registran en tierras bajas.



Fuente: en programa R project (R Core Team, 2013).

Figura 12. Análisis de Componentes Principales (PCA) en 3D. La figura separa los sitios de estudio en base a un gradiente ambiental el cual está determinado por la temperatura. El color rojo, mayor temperatura, identifica a los sitios de El Petén; el color verde se refiere a cuerpos de agua de Selva Lacandona; y de azul identifica a Montebello (sitios con menor temperatura -templados-).



Fuente: en programa R project (R Core Team, 2013).

Figura 13. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). La figura muestra la ordenación de los sitios en base a las especies de ostrácodos y las variables ambientales. Los sitios de El Petén están agrupados con un color rojo, los de Selva Lacandona con verde y los de Montebello con azul. Las flechas rojas representan las variables ambientales seleccionadas a partir del PCA (figura 11) y están multiplicadas por tres para mayor visibilidad en la figura. Los sitios están mostrados de color negro y las especies de azul. Los códigos de las especies son: *Cypria petenensis* (CPE), *Cytheridella ilosvayi* (CIL), *Limnocythere opesta* (LOP), *Cypretta brevisaepta?* (CBR), *Cypridopsis okeechobei* (COK), *Strandesia intrepida* (SIN), *Heterocypris punctata* (HPU), *Pseudocandona annae* (PSA), *Chlamydoteca unispinosa* (CUN), *Cypria* sp. (CYA), *Strandesia* sp. (STR), *Potamocypris* sp. (POT), *Darwinula stevensoni* (DST), *Cypridopsis* sp. (CYP), Cyprididae (CPD).

El CCA utilizó 19 especies de ostrácodos y 51 muestras de 27 diferentes cuerpos de agua correspondientes a Montebello, Selva Lacandona y El Petén. El análisis de correspondencia canónica no tomó en cuenta las variables de temperatura del lago ni calcio, ya que se encuentran altamente correlacionadas con la temperatura máxima ambiental y conductividad del agua, respectivamente. Las variables ambientales utilizadas fueron aquellas que mostraron mayor variabilidad en el análisis de componentes principales –PCA– (figura 11). La variabilidad total explicada por los ejes de ordenación (inercia) es de 3.8987. La varianza explicada por los ejes 1 y 2 es de 61% para la matriz de especies. Y 82% de varianza corresponde a las variables ambientales.

Las comunidades de ostrácodos responden a un gradiente ambiental, el cual está determinado por la altitud. El CCA evidencia que la química del agua y pH tienen tanto peso como la precipitación y el HCO_3 en sentidos contrarios, ambos sobre el eje 1 como variables que explican ese gradiente. En el eje 2 no se observa una variable que tenga tanto peso para sugerir un gradiente crítico en ese eje. Los sitios de Montebello se ordenan en la región positiva (eje 1) del CCA, más alejados del factor temperatura, lo que concuerda con el clima templado de tierras altas que se conoce en la región. El Petén, al contrario, registra temperaturas más cálidas por lo que su asociación a este factor es más fuerte. Los sitios correspondientes a Selva Lacandona, al ser una región de media altura, se ordena justo en la transición entre El Petén y Montebello. En cuanto a las especies, el CCA muestra que algunos ostrácodos son altamente sensibles a cambios ambientales, mostrando una distribución restringida determinada en mayor medida por la altitud y sus variables asociadas, temperatura ambiental y precipitación. Por ejemplo, una especie de la familia Cyprididae (CPD) muestra una ordenación restringida a sitios de Montebello. Es importante resaltar que esta ordenación puede ser un artefacto del propio análisis, ya que para los sitios de Montebello y Selva Lacandona fueron pocos los cuerpos de agua incluidos y que presentaron conteos altos de ostrácodos.

5.1.2 DIVERSIDAD DE OSTRÁCODOS

Este estudio reporta la composición de especies y diversidad de los ostrácodos no marinos de 27 cuerpos de agua localizados en el gradiente altitudinal de El Petén, Selva Lacandona y Montebello. Los ostrácodos para El Petén fueron reportados previamente por Pérez (2010). En todos los cuerpos de agua del gradiente altitudinal se encontraron 21 especies de ostrácodos, de las cuales 7 especies (*Candonocypris serratomarginata?*, *Cypretta brevisaepta*, *Cypria petenensis*, *Heterocypris punctata*, *Limnocythere opesta*, *Physocypris globula* y *Strandesia intrepida*) y 1 género (*Eucypris* sp.) están restringidas a las tierras bajas de El Petén. Las tierras altas de Montebello tienen una especie de la familia Cyprididae. En las tierras medias de Selva Lacandona se encontró 1 especie (*Chlamydoteca unispinosa*) y 3 géneros (*Cypria*, sp., *Strandesia* sp. y *Vestalenula* sp.), dos de ellos (*Cypria* sp. y *Vestalenula* sp.) restringidos a las alturas medias. *Chlamydoteca unispinosa*, *Strandesia* sp. y *Vestalenula* sp. se colectaron solamente en un cuerpo de agua (Nahá, Selva Lacandona). *Potamocypris* sp. se encuentra en tierras bajas y medias, *Keysercypris* sp. en tierras medias y altas, y *Stenocypris major* y *Limnocythere opesta* se encuentran en tierras bajas y altas. La especie *Limnocythere opesta* es endémica de El Petén (Pérez, 2010). Sin embargo, se encontró una valva de este género en Peñasquito, Montebello. Es posible que exista algún error en la identificación o que pertenezca a otra especie del género *Limnocythere*. También, podría considerarse que el endemismo de *Limnocythere opesta* sea regional y se extienda a toda la Península de Yucatán. Las especies *Darwinula stevensoni*, *Pseudocandona annae*, *Cytheridella ilosvayi* y *Cypridopsis okeechobei* son las especies más dominantes en todo el gradiente altitudinal, desde El Petén hasta Montebello, lo cual nos habla de sus amplios rangos de tolerancia a las variables ambientales.

Cuadro 4. Especies de ostrácodos y su ocurrencia en los cuerpos de agua.

Código	Especies	Tierras bajas												Tierras medias					Tierras altas				Ocurrencia en lagos						
		Petén Itzá	Perdida	Macanché	Yax-há	Oquevix	Estanque Oquevix	Sacpuy	Salpetén	La Gloria	San Diego	Subin	Las Pozas	Petexbatún	El Rosario	Río Ixlu	Lacandón	Xibaná	Yax-há	Nahá	Amarillo	Metzabok		Ocotalito	Yala	Esmeralda	Peñasquito	Vuelta del Agua	Balamtetic
CSE	<i>Candonocypris serratomarginata?</i>																												1
CUN	<i>Chlamydoteca unispinosa</i>																												1
EUC	<i>Eucypris</i> sp.																												1
HET	<i>Heterocypris</i> sp.																												1
PGL	<i>Physocypris globula</i>																												1
CBR?	<i>Cypretta brevisaepta?</i>																												3
SIN	<i>Strandesia intrepida</i>																												4
CPE	<i>Cypria petenensis</i>																												7
HPU	<i>Heterocypris punctata</i>																												7
STR	<i>Strandesia</i> sp.																												1
VES	<i>Vestalenula</i> sp.																												1
CYA	<i>Cypria</i> sp.																												2
CPD	Cyprididae																												2
POT?	<i>Potamocypris</i> sp.																												3
SMA	<i>Stenocypris major</i>																												2
LOP	<i>Limnocythere opesta</i>																												8
KEY	<i>Keysercypris</i> sp.																												5
DST	<i>Darwinula stevensoni</i>																												13
PSA	<i>Pseudocandona annae</i>																												13
CIL	<i>Cytheridella ilosvayi</i>																												15
COK/CYP	<i>Cypridopsis okeechobei</i>																												20

Fuente: elaboración propia, 2015.

Béntica

Nectobéntica

Los colores más fuertes (anaranjado, verde y azul) identifican los sitios en los que están presentes las especies. Los colores suaves (anaranjado, verde y azul) representan a las especies que se encuentran restringidas a los sitios de El Petén, Selva Lacandona y Montebello, respectivamente.

Cuadro 5. Riqueza e índice de diversidad (H) por sitios en base a sus especies.

	Tierras bajas														Tierras medias					Tierras atas				
	Petén Itzá	Perdida	Macanché	Yaxhá	Oquevix	Estanque Oquevix	Sacpuy	Salpeten	Gloria	Subin	Pozas	Petexbatun	Rosario	Río Ixú	Xibaná	Yax-há	Nahá	Metzabok	Ocotalito	Yala	Esmeralda	Peñasquito	Vuelta del Agua	Balamtetic
Riqueza (S)	8	6	8	5	1	2	6	7	1	2	3	8	8	2	3	2	10	6	4	3	5	4	1	3
Individuos	3809	51	395	115	7	4	64	1802	17	2	3	61	444	6	193	6	2172	341	24	24	37	40	1	39
Shannon (H)	1.5	1.2	1.2	0.5	0.0	0.7	1.5	0.9	0.0	0.7	1.1	1.5	1.5	0.6	0.7	0.6	1.6	1.3	1.0	0.8	1.5	1.0	0.0	0.3
Evenness (e^{H/S})	0.6	0.6	0.4	0.3	1.0	1.0	0.7	0.4	1.0	1.0	1.0	0.5	0.5	0.9	0.7	0.9	0.5	0.6	0.7	0.7	0.9	0.7	1.0	0.5

Fuente: en programa Past 1.89 (Hammer, et al., 2001).

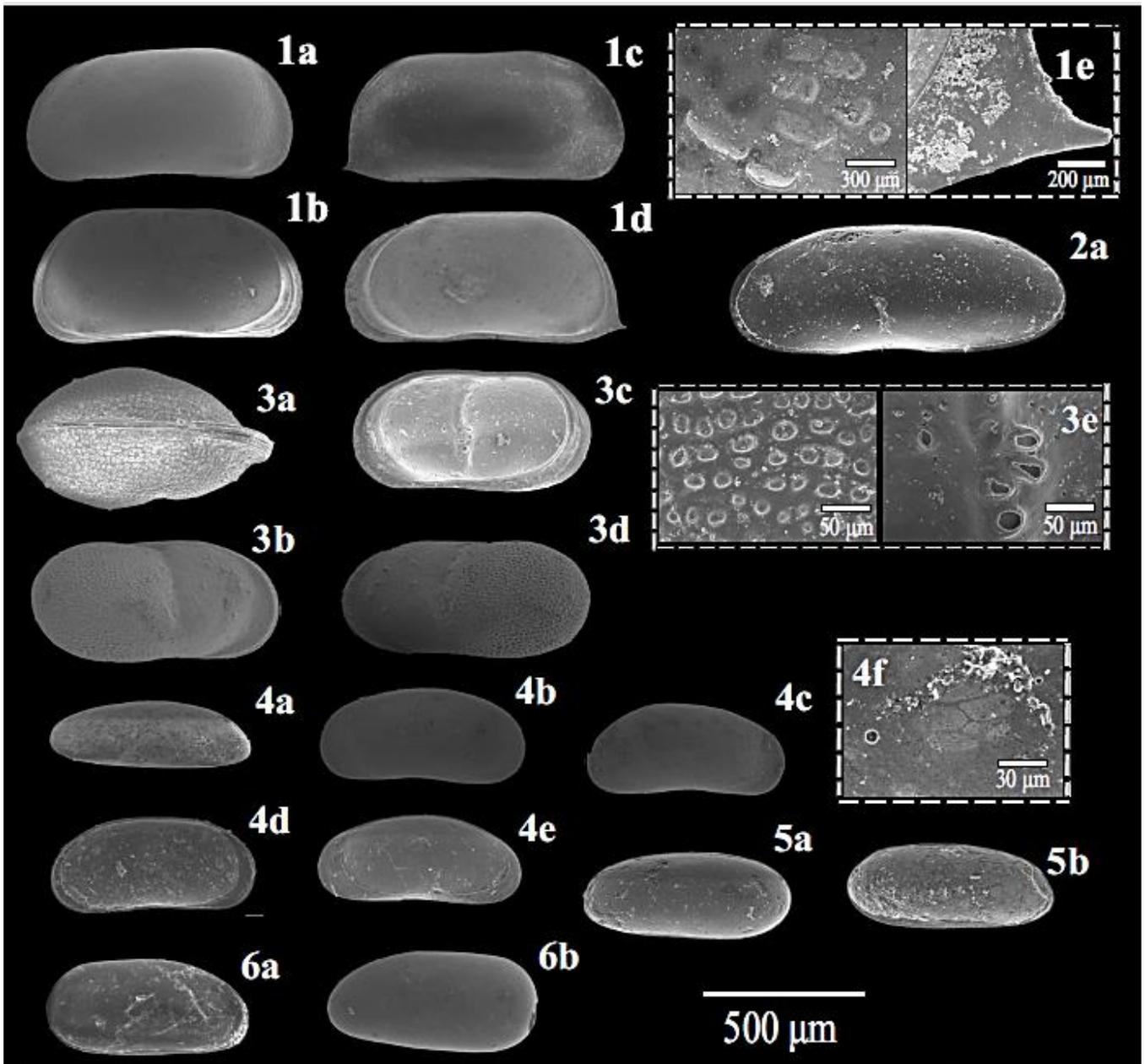
El cuadro 5 muestra que la mayor riqueza de especies para las tierras bajas de El Petén se encontró en los lagos Petén Itzá, Macanché, Petexbatun y El Rosario (S = 8 especies para cada uno); en Selva Lacandona, el lago Nahá (S = 10); y en Montebello, el lago Esmeralda (S = 5). La menor riqueza de especies se encontró en Oquevix y La Gloria, El Petén (S = 1), Yax-há, Selva Lacandona (S = 2) y Vuelta del Agua, Montebello (S = 1). El índice de Shannon reflejó la heterogeneidad de la comunidad de ostrácodos sobre la base de dos factores: (1) el número de especies presentes y (2) su abundancia relativa. Los cuerpos de agua de El Petén, Petén Itzá, Sacpuy, Petexbatun y El Rosario son los más heterogéneos (H = 1.5). En Selva Lacandona, Nahá (H = 1.6) y en Montebello, Esmeralda (H = 1.5). Los cuerpos de agua menos heterogéneos fueron Oquevix, La Gloria, Vuelta del Agua y Balamtetic.

Cuadro 6. Índice de similitud de Jaccard de los sitios en base a las especies. Los valores subrayados indican los valores de similitud más altos (≥ 0.5).

		Tierras bajas													Tierras medias					Tierras altas					
		Petén Itzá	Perdida	Macanché	Yaxhá	Oquevix	Estanque Oquevix	Sacpuy	Salpeten	Gloria	Subin	Pozas	Petexbatun	Rosario	Río Ixlu	Xibaná	Yax-há	Nahá	Metzabok	Ocotalito	Yala	Esmeralda	Peñasquito	Vuelta del Agua	Balamtetic
Tierras bajas	Petén Itzá	1.0	<u>0.8</u>	<u>0.8</u>	<u>0.6</u>	0.1	0.1	<u>0.8</u>	<u>0.9</u>	0.1	0.3	0.4	<u>1.0</u>	<u>0.6</u>	0.3	0.1	0.1	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.0	0.2
	Perdida		1.0	<u>0.6</u>	<u>0.6</u>	0.2	0.1	<u>0.7</u>	<u>0.6</u>	0.2	0.3	0.5	<u>0.8</u>	<u>0.6</u>	0.3	0.1	0.1	0.2	0.3	0.4	0.3	0.4	0.4	0.0	0.3
	Macanché			1.0	<u>0.6</u>	0.1	0.1	<u>0.6</u>	<u>0.7</u>	0.1	0.3	0.4	<u>0.8</u>	<u>0.5</u>	0.3	0.1	0.1	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.0	0.2
	Yaxhá				1.0	0.2	0.0	<u>0.6</u>	<u>0.7</u>	0.2	0.4	0.6	<u>0.6</u>	0.4	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.3	0.1	0.3	0.3	0.0	0.1
	Oquevix					1.0	0.0	0.2	0.1	<u>1.0</u>	<u>0.5</u>	0.3	0.1	0.1	<u>0.5</u>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Estanque Oquevix						1.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Sacpuy							1.0	<u>0.6</u>	0.2	0.3	0.3	<u>0.8</u>	<u>0.6</u>	0.3	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	0.3	0.0	0.1
	Salpeten								1.0	0.1	0.3	0.4	<u>0.9</u>	<u>0.5</u>	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.0	0.1
	Gloria									1.0	<u>0.5</u>	0.3	0.1	0.1	<u>0.5</u>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Subin										1.0	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.1	0.1	0.2	0.0	0.2	0.2	0.0	0.0
	Pozas											1.0	0.4	0.2	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.0	0.2
	Petexbatun												1.0	<u>0.6</u>	0.3	0.1	0.1	0.2	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.0	0.2
	Rosario													1.0	0.3	0.1	0.1	0.3	0.3	<u>0.5</u>	0.2	0.3	0.3	0.0	0.2
Río Ixlu														1.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.2	0.0	0.3	
Tierras medias	Xibaná														1.0	<u>0.7</u>	0.3	<u>0.5</u>	0.2	0.0	0.3	0.4	0.3	0.2	
	Yax-há															1.0	0.2	0.3	0.2	0.0	0.4	<u>0.5</u>	<u>0.5</u>	0.3	
	Nahá																1.0	<u>0.6</u>	0.4	0.3	<u>0.5</u>	0.4	0.1	0.3	
	Metzabok																	1.0	0.4	0.3	<u>0.6</u>	<u>0.7</u>	0.2	<u>0.5</u>	
	Ocotalito																		1.0	0.4	<u>0.5</u>	<u>0.6</u>	0.0	0.4	
Tierras altas	Yala																			1.0	<u>0.6</u>	0.4	0.0	<u>0.5</u>	
	Esmeralda																				1.0	<u>0.8</u>	0.2	<u>0.6</u>	
	Peñasquito																					1.0	0.3	<u>0.8</u>	
	Vuelta del Agua																						1.0	0.3	
	Balamtetic																							1.0	

Fuente: en programa Past 1.89 (Hammer, et al., 2001).

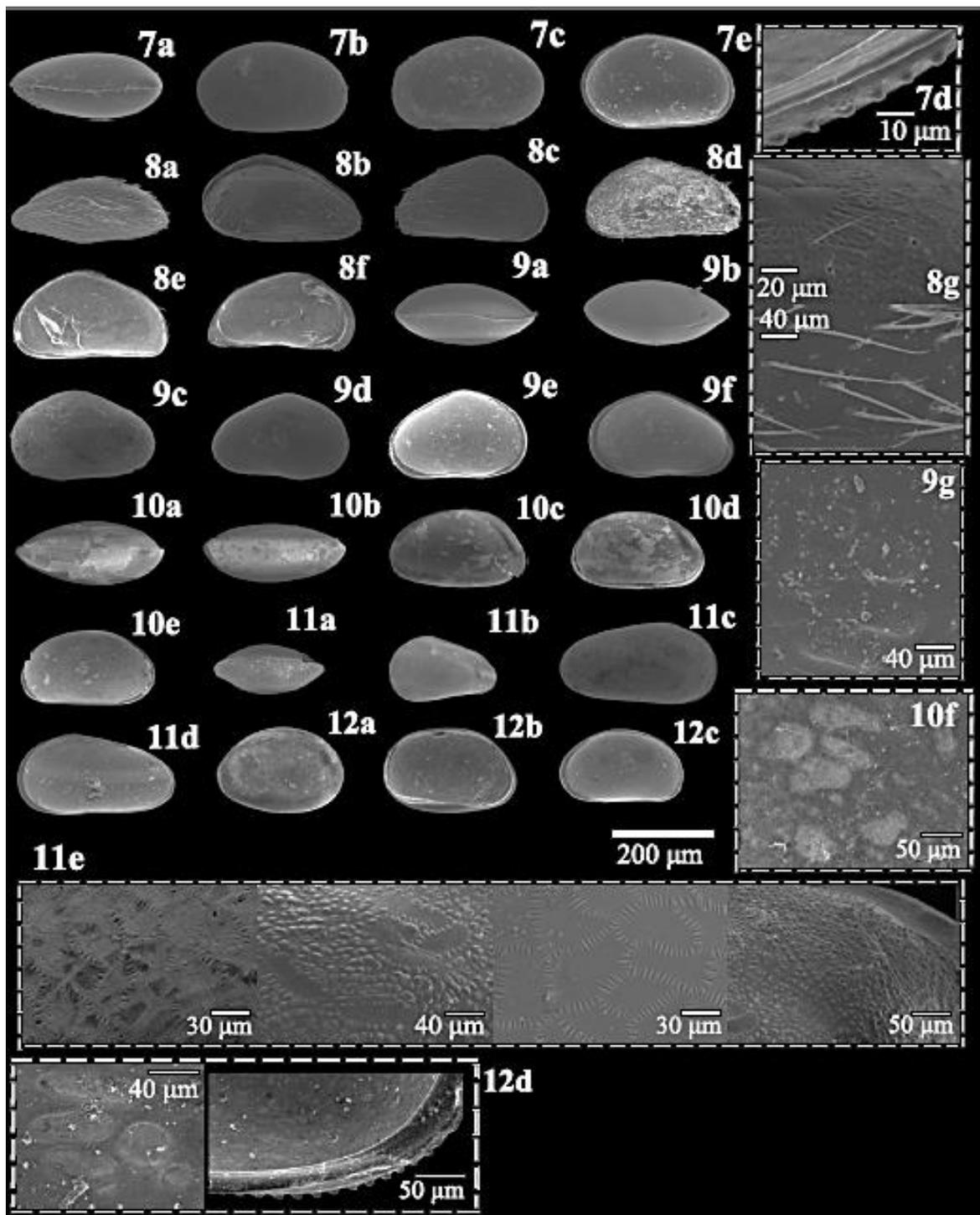
El cuadro muestra que los cuerpos de agua de las tierras bajas de El Petén son más similares entre sí que con los cuerpos de agua de tierras medias, Selva Lacandona, y tierras altas, Montebello. Sin embargo, El Rosario (El Petén) es similar 0.5 con Ocotalito (Selva Lacandona). Los cuerpos de agua de tierras medias son similares a los de tierras altas, Metzabok y Ocotalito en 0.6 y 0.7 con Esmeralda y Peñasquito.



Fuente: en programa CorelDraw X7, 2015.

Figura 14. Lámina fotográfica 1, ostrácodos con microscopia electrónica de barrido.

Chlamydoteca unispinosa (1a) valva izquierda (LV), vista externa (EV); (1b) LV, vista interna (IV); (1c) valva derecha (RV), EV; (1d) RV, IV; (1e) cicatrices musculares y espina en RV, IV. *Stenocypris major* (2a) LV, IV. *Cytheridella ilosvayi* (3a) caparazón vista dorsal; (3b) RV, EV; (3c) RV, IV; (3d) LV, EV; (3e) ornamentación en RV, EV; u cicatrices musculares en RV, IV. *Pseudocandona annae* (4a) caparazón, vista dorsal; (4b) LV, EV; (4c) RV, EV; (4d) LV, IV; (4e) RV, EV; (4f) cicatrices musculares en RV, IV. *Darwinula stevensoni* (5a) LV, EV; (5b) LV, IV. *Vestalenula* sp. (6a) caparazón lado derecho, EV; (6b) caparazón lado izquierdo, EV.



Fuente: en programa CorelDraw X7, 2015.

Figura 15. Lámina fotográfica 2, ostrácodos con microscopia electrónica de barrido.

Keysercypris sp. (7a) caparazón, vista dorsal; (7b) RV, EV; (7c) LV, EV; (7d) serrado en margen anterior de LV, IV; (7e) LV, IV. *Potamocypris* sp. (8a) caparazón, vista dorsal; (8b) caparazón lado derecho, IV; (8c) LV, EV; (8d) RV, EV; (8e) LV, IV; (8f) RV, IV; (8g) cicatrices musculares, poros y tricomas en caparazón lado derecho. *Cypridopsis* sp. (9a) caparazón, vista ventral; (9b) caparazón, vista dorsal; (9c) RV, EV; (9d) LV, EV; (9e) RV,

IV; (9f) LV, IV; (9g) cicatrices musculares en valva izquierda, IV. Cyprididae. (10a) caparazón, vista ventral; (10b) caparazón, vista dorsal; (10c) caparazón lado derecho; (10d) caparazón lado izquierdo; (10e) RV, IV; (10f) cicatrices musculares en RV, IV. *Strandesia* sp. (11a) caparazón, vista dorsal; (11b) RV, EV; (11c) LV, EV; (11d) LV, IV; (11e) ornamentación en caparazón lado derecho, EV. *Cypria* sp. (12a) caparazón lado izquierdo; (12b) LV, IV; (12c) RV, IV; (12d) cicatrices musculares y serrado en margen posterior de RV, IV.

5.1.3 PREFERENCIAS AMBIENTALES DE LOS OSTRÁCODOS

La figura 16 muestra la respuesta, en abundancia, de las especies con respecto a cada variable ambiental obtenida a partir de un análisis de regresión LOESS. Las variables ambientales utilizadas (distribución, HCO_3^- , precipitación, conductividad, profundidad y pH) son aquellas que fueron más significativas en el análisis de la figura 11 (PCA) y 13 (CCA). En el eje Y se representa la abundancia de la especie de ostrácodo y en el eje X se representan los valores que toma cada variable ambiental. La línea negra continua es la media de la respuesta de las especies. El área gris es la dispersión de la respuesta de las especies con validación de 0.025 y 0.975 (líneas discontinuas negras). Las especies de ostrácodos utilizadas en los gráficos corresponden a CPE (*Cypria petenensis*), COK (*Cypridopsis okeechobei*), CIL (*Cytheridella ilosvayi*), DST (*Darwinula stevensoni*), LOP (*Limnocythere opesta*) y PSE (*Pseudocandona annae*). Únicamente se realizó el modelado de estas especies ya que fueron las más abundantes (mayor a 10 por cc) en los conteos de todos los cuerpos de agua en las tres zonas altitudinales.

El análisis de regresión LOESS, nos indica si la distribución de la especie es regional o local en base a su dispersión para cada variable ambiental, en este caso pocas especies responden a una variabilidad local. Por ejemplo, la regresión para HCO_3^- en *Limnocythere opesta* ($\alpha = 0.5$); la regresión para conductividad en *Darwinula stevensoni*, *Limnocythere opesta* y *Pseudocandona annae* ($\alpha = 0.65$, 0.5 y 0.4); y la regresión para pH en *Cypria petenensis* ($\alpha = 0.5$). Las demás especies responden a una distribución regional, con valores de vecindarios (α) iguales a uno o mayores a 0.75. La especie *Limnocythere opesta* (para las variables distribución, HCO_3^- y precipitación), *Pseudocandona annae* (para la variable HCO_3^-), *Cypria petenensis* (para la variable precipitación) y *Cytheridella*

ilosvayi (para la variable conductividad) presentan una distribución normal, lo cual indica que su respuesta se debe al parámetro ambiental. La mejor validación de las regresiones LOESS son aquellas en las que se observa una menor dispersión y menor distribución como en *Limnocythere opesta* en base a HCO_3^- y *Cypria petenensis* en base a la precipitación y pH.

A continuación se describen las variables más importantes que determinan la distribución de las especies

5.1.3.1 Altura, temperatura y precipitación

La altura con sus variables asociadas, temperatura y precipitación, son las que mejor explican la distribución de los ostrácodos. La distribución de *Cypria petenensis* y *Limnocythere opesta* se encuentra desde los 89.5° a 90.0°O, lo que corresponde a las tierras bajas de El Petén. *Cytheridella ilosvayi*, *Darwinula stevensoni* y *Pseudocandona annae* se encuentran mayormente distribuidas a partir de los 90° O, a mayor longitud mayor abundancia de las especies en Montebello. *Cypridopsis okeechobei* es una especie más tolerante a diferentes cambios ambientales por lo que se encuentra en todo el rango desde 89.5° hasta 91.5°. Sin embargo, sus abundancias disminuyen en zonas más templadas. La precipitación es una variable ambiental que determina la presencia de *Cypria petenensis* y *Limnocythere opesta* en zonas de tierras bajas, donde la precipitación tiene valores ~1,500 mm. Por el contrario, *Darwinula stevensoni* y *Pseudocandona annae* son más abundantes a mayor altura con precipitaciones de 2,000 – 2,500 mm. *Cytheridella ilosvayi* y *Cypridopsis okeechobei* son las especies más tolerantes a rangos más amplios en la variación de precipitación (1,000 – 2,500 mm).

5.1.3.2 Conductividad

La variable de conductividad no fue la mejor modelada. Sin embargo, *Pseudocandona annae* se caracteriza por encontrarse en zonas donde los valores de conductividad son bajos ($> 1,000 \mu\text{S cm}^{-1}$). *Cytheridella ilosvayi* se encuentra con mayor abundancia cuando los valores son alrededor de $2,000 \mu\text{S cm}^{-1}$. Un ejemplo de una especie tolerante a cambios en la conductividad es *Darwinula stevensoni*.

5.1.3.3 HCO₃⁻

Limnocythere opesta se encuentra en donde los valores de HCO₃⁻ son menores (~100 mg l⁻¹), y *Pseudocandona annae* donde son más altos (200 – 400 mg l⁻¹). *Cytheridella ilosvayi* y *Cypria petenensis* toleran un rango más amplio de HCO₃⁻. Sin embargo, *Cypria petenensis* muestra una tendencia a mayor abundancia con bajos valores de HCO₃⁻.

5.1.3.4 Profundidad

En cuanto a la profundidad, *Pseudocandona annae* es abundante a >50 m. *Cytheridella ilosvayi* se encuentra hasta 100 m. *Cypria petenensis* puede encontrarse a más de 150 m de profundidad. *Limnocythere opesta* tolera cambios en los niveles de los cuerpos de agua pues se encuentra desde zonas litorales hasta 150 m de profundidad.

5.1.3.5 pH

Pseudocandona annae es la especie indicativa de pH bajo (7). *Cypria petenensis* es abundante en cuerpos de agua más básicos (pH = 8). *Limnocythere opesta* es la más tolerante a pH alto (8.5 – 9.0). *Cytheridella ilosvayi* y *Cypridopsis okeechobei* se encuentran abundantes en todo el rango de pH de 7 a 9.

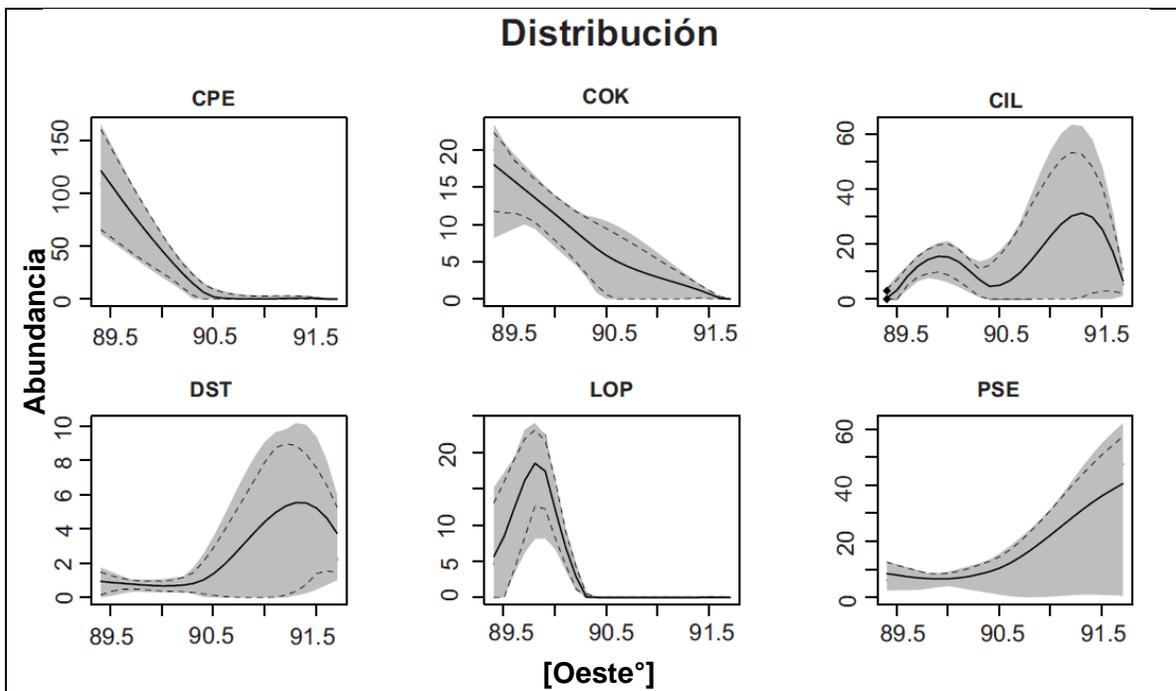
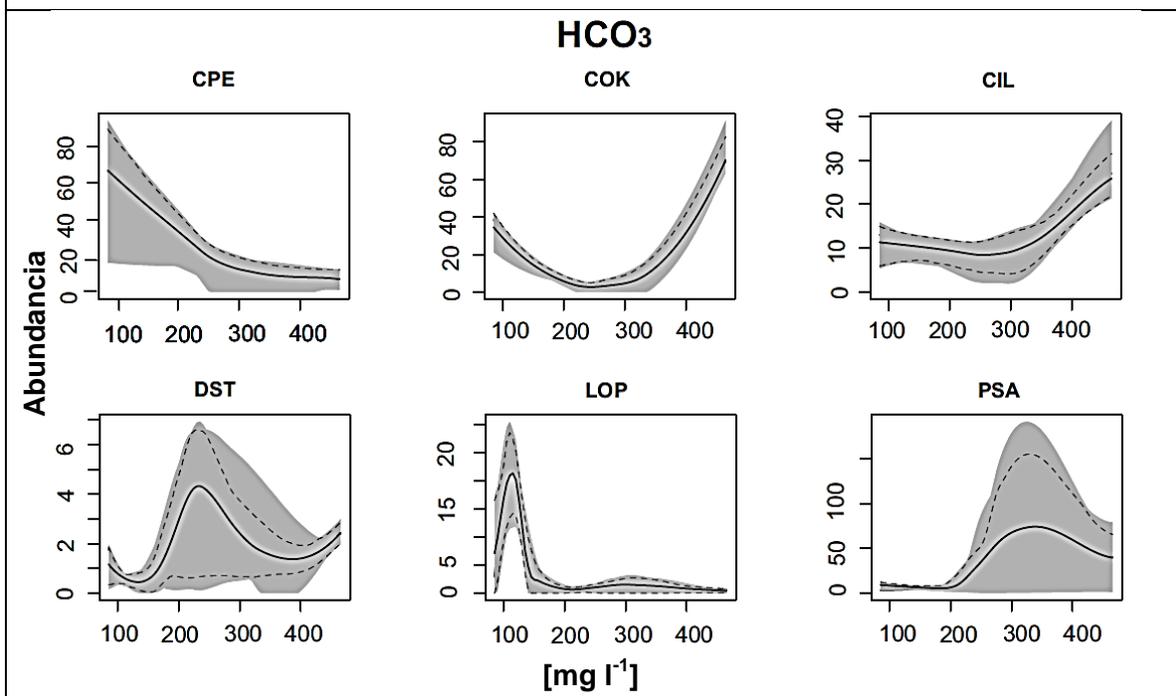


Figura 16a. Respuesta de las especies de ostrácodos en base a su distribución en el gradiente ambiental.



Fuente: en programa R project (R Core Team, 2013).

Figura 16b. Respuesta de las especies de ostrácodos en base a la variable ambiental de HCO_3 .

Los códigos de las especies son: *Cypria petenensis* (CPE), *Cypridopsis okeechobei* (COK), *Cytheridella ilosvayi* (CIL), *Darwinula stevensoni* (DST), *Limnocythere opesta* (LOP), *Pseudocandona annae* (PSA).

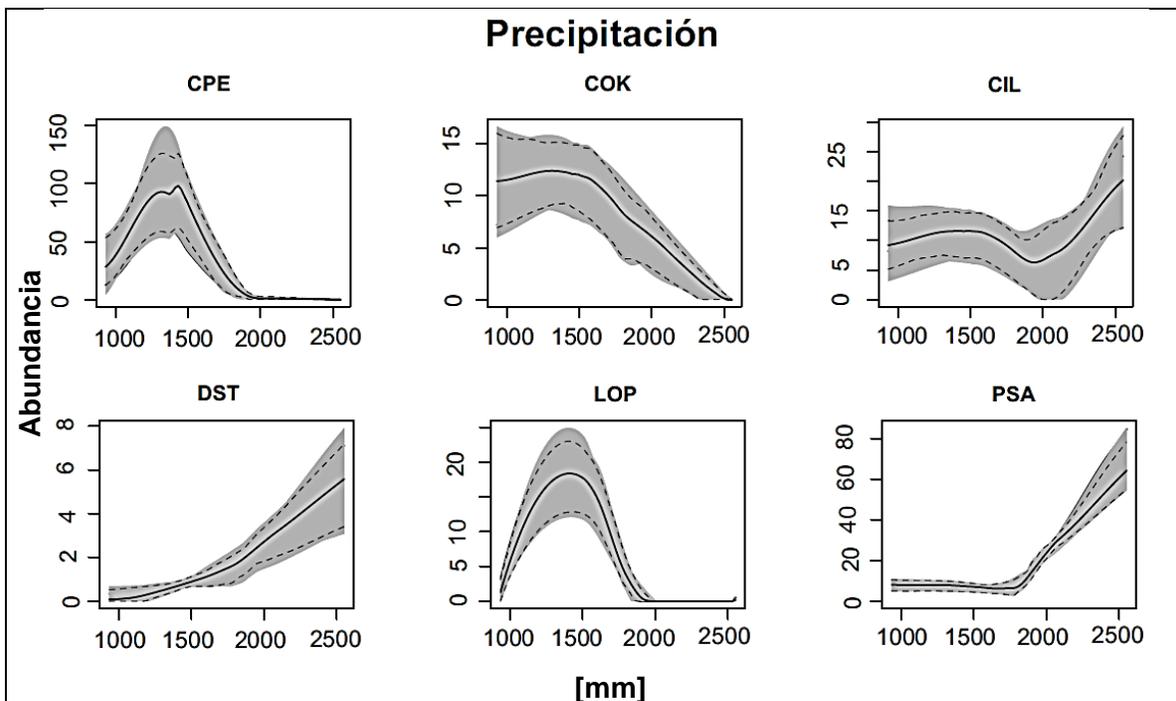
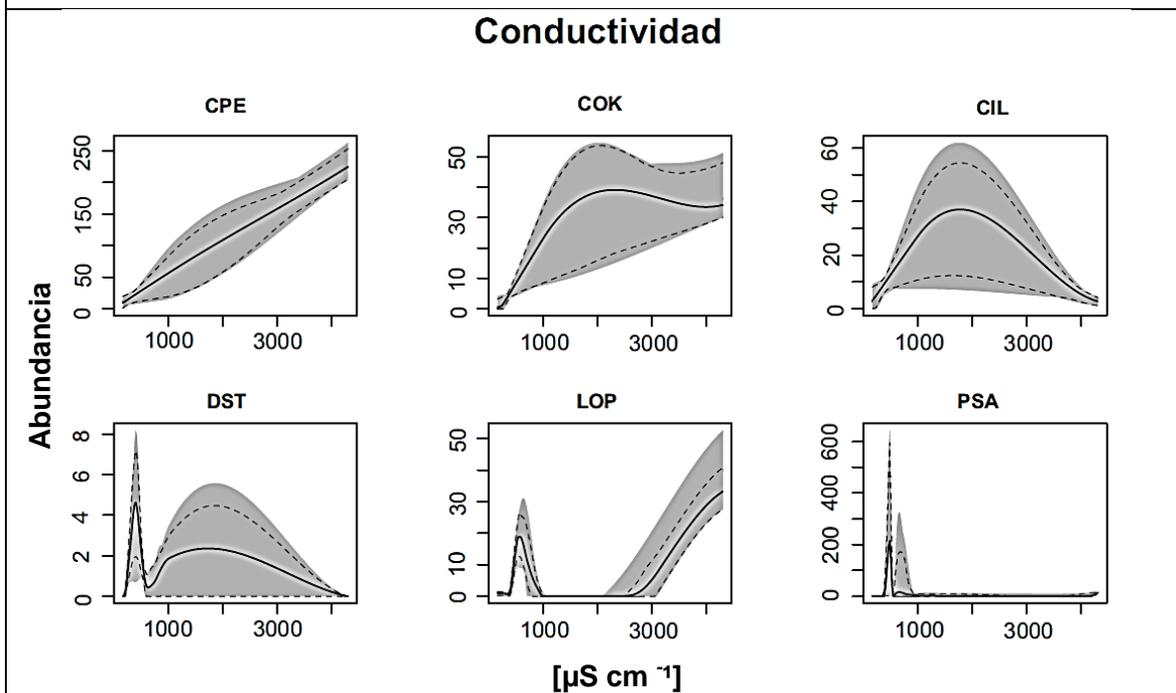


Figura 16c. Respuesta de especies de ostrácodos en base a la variable ambiental de precipitación.



Fuente: en programa R project (R Core Team, 2013).

Figura 16d. Respuesta de especies de ostrácodos en base a la variable ambiental de conductividad.

Los códigos de las especies son: *Cypria petenensis* (CPE), *Cypridopsis okeechobei* (COK), *Cytheridella ilosvayi* (CIL), *Darwinula stevensoni* (DST), *Limnocythere opesta* (LOP), *Pseudocandona annae* (PSA).

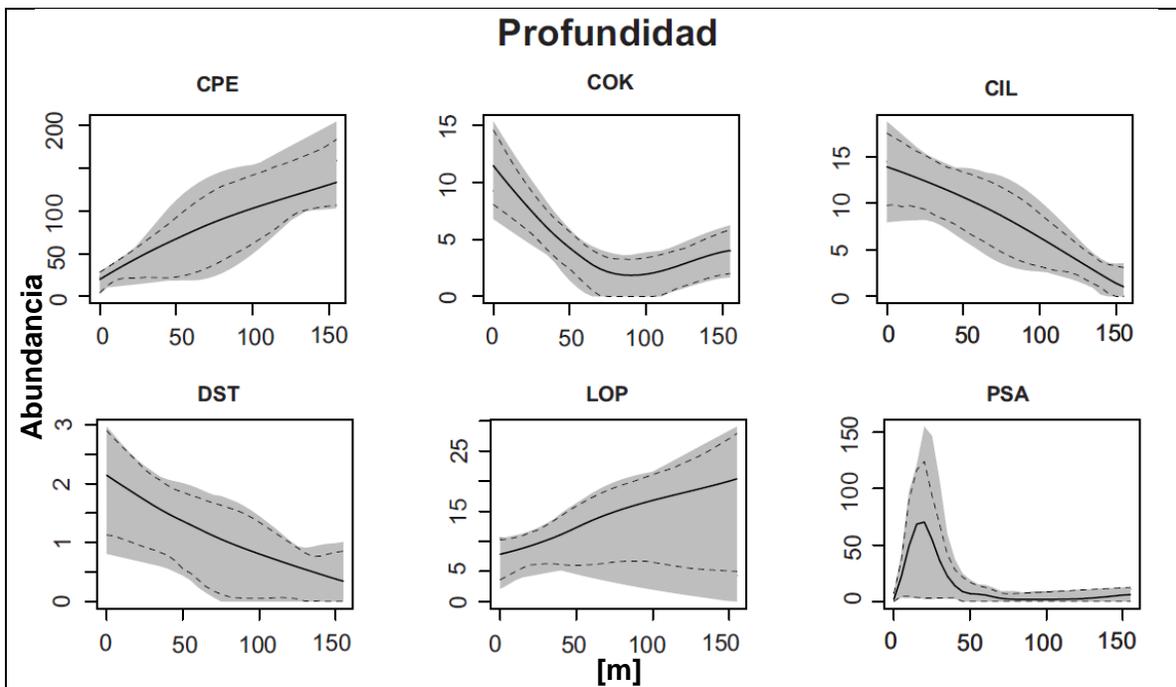
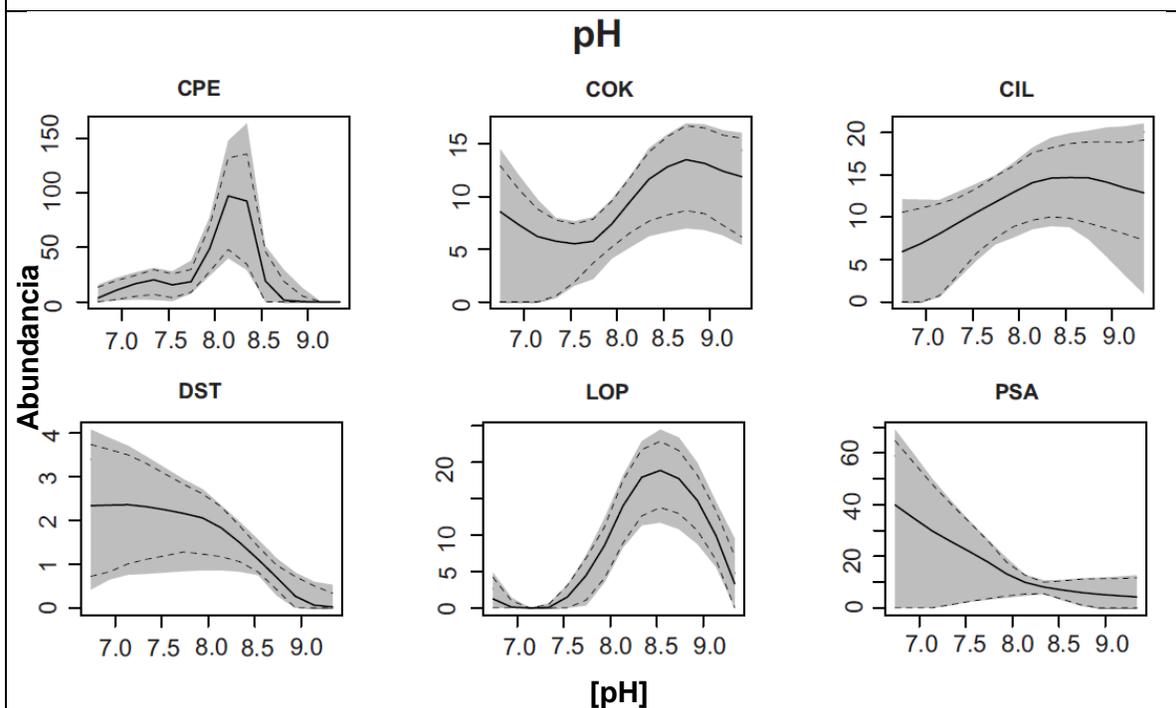


Figura 16e. Respuesta de especies de ostrácodos en base a la variable ambiental de profundidad.



Fuente: en programa R project (R Core Team, 2013).

Figura 16f. Respuesta de especies de ostrácodos en base a la variable ambiental de pH.

Los códigos de las especies son: *Cypria petenensis* (CPE), *Cypridopsis okeechobei* (COK), *Cytheridella ilosvayi* (CIL), *Darwinula stevensoni* (DST), *Limnocythere opesta* (LOP), *Pseudocandona annae* (PSA).

5.1.4 FUNCIONES DE TRASFERENCIA

Las funciones de transferencia se desarrollaron para predecir, en estudios posteriores de reconstrucciones paleoambientales y paleoecológicas, las variables de conductividad y profundidad en cuerpos de agua que se encuentren en todo el gradiente altitudinal de tierras bajas de El Petén hasta tierras altas de Montebello. Estas dos variables son aquellas que mejor explican la distribución de ostrácodos y que son de interés paleoecológico. Pérez (2010) y Pérez, *et al.* (2012) desarrollaron la primera función de transferencia para conductividad y profundidad, sin embargo faltaba información para alturas medias y altas, por lo que para esta tesis se tomaron los resultados de ambos estudios para generar funciones de transferencia más robustas y con un mejor desempeño.

En las funciones de transferencia se incluyeron cuerpos de agua de toda la Península de Yucatán (ver anexo II los nombres de las especies) para obtener una mejor predicción y abarcar los rangos más amplios de las variables ambientales. La función de transferencia para conductividad es bastante robusta ($r^2 = 0.90$) (cuadro 7, figura 17) en la que se utilizó un total de 55 muestras y 25 variables en el modelo de Regresión de Mínimos Cuadrados de Promedios Ponderados Parciales (WA-PLS). El cuadro 8 y figura 18 muestran los óptimos y rangos de tolerancia de las especies de ostrácodos utilizados para desarrollar la función de transferencia. El desempeño de la función de transferencia para profundidad ($r^2 = 0.68$) (cuadro 9, figura 19) es menos robusta y se realizó con 31 muestras y 18 variables. Las muestras utilizadas en esta función fueron únicamente aquellas que respondían mejor a los cambios de profundidad. El cuadro 10 y figura 20 muestra los óptimos y rangos de tolerancia de las especies para la profundidad. Los óptimos y rangos de tolerancia para conductividad y profundidad brindan información ecológica de las especies de ostrácodos.

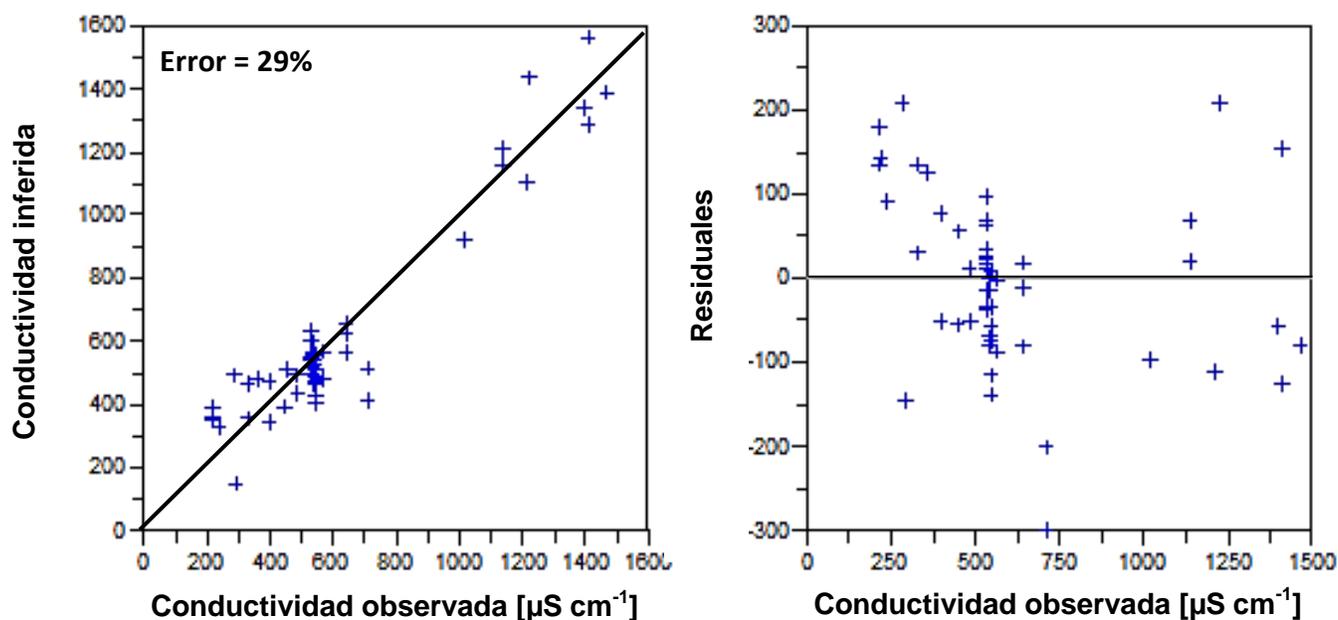
Cuadro 7. Desempeño de la función de transferencia para conductividad utilizando el método de Regresión de Mínimos Cuadrados de Promedios Ponderados Parciales (WA-PLS por sus siglas en inglés).

Modelo usado	WA-PLS
Método de validación	“Leave-one-out”
Número de componentes	2
Aparente	
r^2	0.95
RMSE	71.94
Avg. Bias	7.09
Max. Bias	97.63
Validado con Jack-knife	
r^2	0.90
RMSE	99.39
Avg. Bias	2.86
Max. Bias	207.64

r^2 : correlación al cuadrado.

RMSE: desviación de la raíz cuadrada media.

Fuente: en programa C2 (Juggins, 2003).



Fuente: en programa C2 (Juggins, 2003).

Figura 17. Mediciones (observadas) e inferidas de conductividad utilizando dos componentes del modelo de regresión WA-PLS (por sus siglas en inglés). Los residuales muestran la dispersión de los datos, ideal mientras más cercano al cero y a lo largo de todo el eje horizontal se encuentren.

Cuadro 8. Óptimos y rangos de tolerancia para conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) determinados con el modelo de Promedio Ponderado WA (por sus siglas en inglés). El cuadro indica la ocurrencia de las especies en los cuerpos de agua y el cálculo del error estándar (SE) para los óptimos y tolerancias.

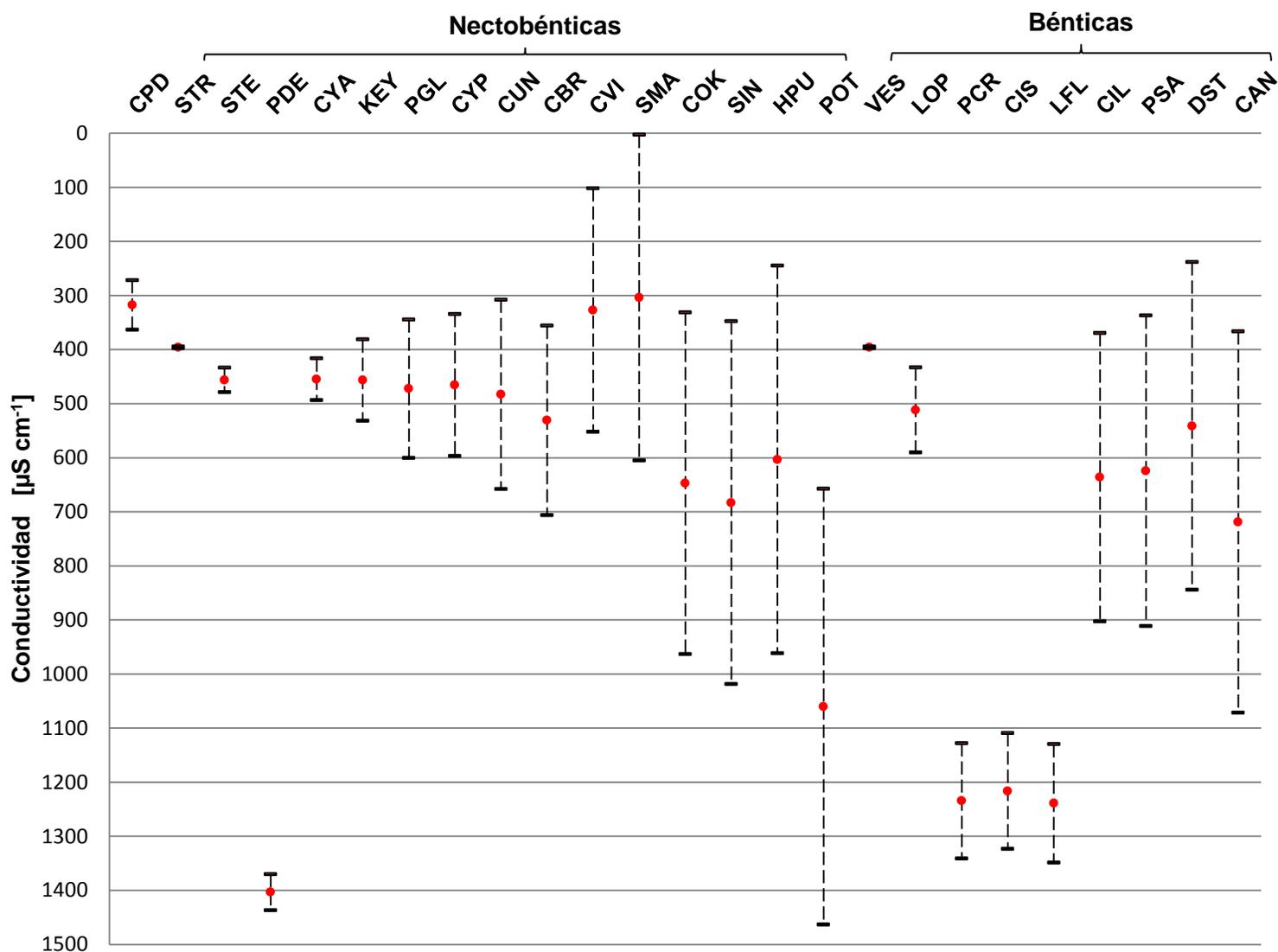
Código*	Ocurrencia	Óptimo	Tolerancia	SE Óptimo	SE Tolerancia
CAN	2	718.8	352.6	57.2	35.5
CBR	1	531.0	175.1	0.0	5.0
CIS	4	1216.5	107.1	6.8	11.6
COK	43	647.4	315.9	7.6	7.5
CVI	4	327.1	225.2	19.6	31.2
CIL	40	636.2	266.6	6.7	7.0
DST	36	541.3	303.0	9.3	7.8
HPU	6	603.4	358.4	19.6	33.7
LFL	4	1239.2	109.5	7.9	9.9
LOP	31	511.8	78.4	2.2	2.9
PCR	2	1234.6	106.6	22.2	12.0
PDE	4	1403.4	33.3	0.9	4.6
PGL	33	472.4	128.1	3.6	2.6
POT	6	1060.5	403.1	24.6	19.0
PSE	42	624.3	287.2	6.4	7.3
SMA	2	304.0	301.2	47.0	24.4
SIN	16	683.2	335.4	13.1	15.2
CUN	1	483.0	175.1	0.0	5.0
CPD	2	317.6	46.0	6.4	25.3
CYA	3	455.1	38.6	3.5	3.6
CYP	7	465.7	131.4	8.3	12.9
STR	2	396.0	1.4	0.2	35.2
STE	2	456.3	22.6	3.9	30.0
VES	2	396.0	1.4	0.2	35.2
KEY	6	456.5	75.2	3.2	6.3

* Nombre de especies en anexo.

Fuente: elaboración propia, 2015.

Las filas resaltadas en gris en el cuadro 8 corresponden a las especies encontradas en los sitios de El Petén, Selva Lacandona y Montebello (según cuadro 5) y que fueron incluidas en el desarrollo de la función de transferencia. Las otras especies corresponden a cuerpos de agua de otros sitios de la Península de Yucatán tomados del estudio de Pérez (2010 y 2012).

En la figura 18, se observa que una especie de la familia Cyprididae, *Strandesia* sp., *Stenocypris major*, *Vestalenula* sp., *Limnocythere opesta*, *Physocypris denticulata*?, son las que presentan un menor rango de tolerancia a los cambios en conductividad. Al contrario, *Stenocypris major*, *Cypridopsis okeechobei*, *Strandesia intrepida*, *Heterocypris punctata*, *Potamocypris* sp., *Pseudocandona* sp., *Darwinula stevensoni* y *Candona* sp. son las especies más tolerantes, que presentan un amplio rango de valores de conductividad.



* Nombre de especies en cuadro 4 (pág. 62).

Fuente: elaboración propia, 2015.

Figura 18. Óptimos y rangos de tolerancias de conductividad. Los extremos de las líneas verticales discontinuas representan los máximos y mínimos de tolerancia de cada una de las especies de ostrácodos utilizadas en la función de transferencia. El punto rojo señala el óptimo de las especies.

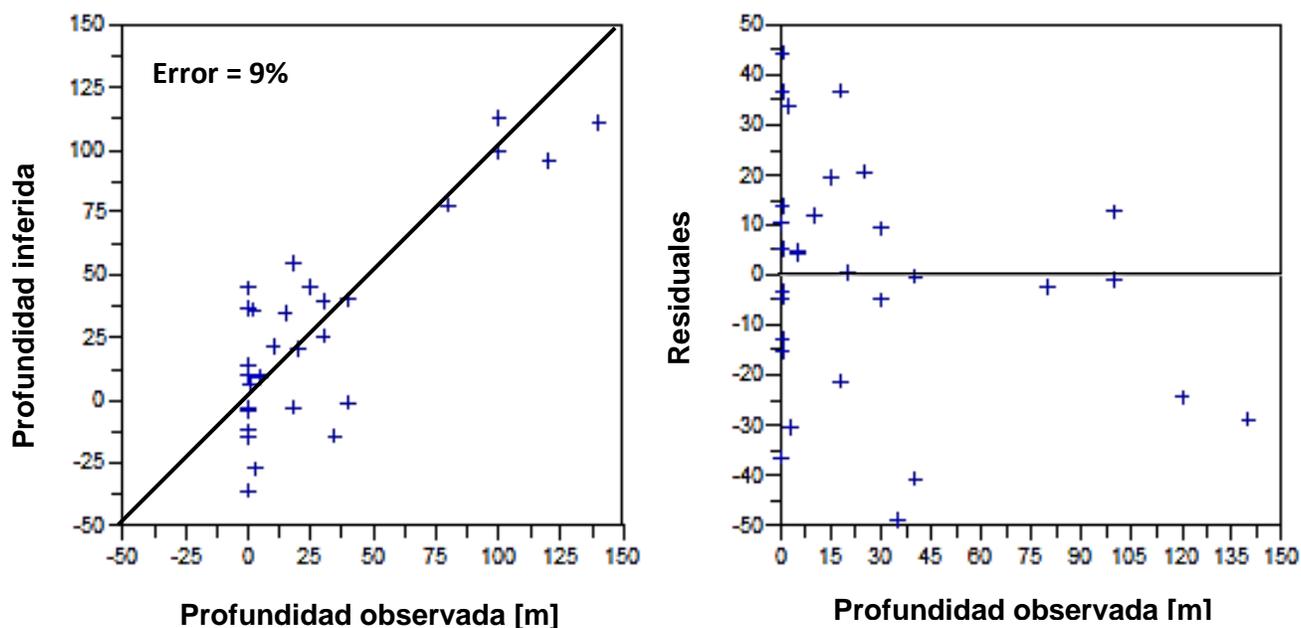
Cuadro 9. Desempeño de la función de transferencia para profundidad utilizando el método de Regresión de Mínimos Cuadrados de Promedios Ponderados Parciales (WA-PLS por sus siglas en inglés).

Modelo usado	WA-PLS
Método de validación	“Leave-one-out”
Número de componentes	2
Aparente	
r^2	0.86
RMSE	14.69
Avg. Bias	-2.74
Max. Bias	19.97
Validado con Jack-knife	
r^2	0.68
RMSE	22.85
Avg. Bias	-0.059
Max. Bias	28.86

r^2 : correlación al cuadrado.

RMSE: desviación de la raíz cuadrada media.

Fuente: en programa C2 (Juggins, 2003).



Fuente: en programa C2 (Juggins, 2003).

Figura 19. Mediciones (observadas) e inferidas de profundidad utilizando dos componentes del modelo de regresión WA-PLS (por sus siglas en inglés). Los residuales muestran la dispersión de los datos, ideal mientras más cercano al cero y a lo largo de todo el eje horizontal se encuentren.

Cuadro 10. Óptimos y rangos de tolerancia para profundidad (m) determinados con el modelo de Promedio Ponderado WA (por sus siglas en inglés). El cuadro indica la ocurrencia de las especies en los cuerpos de agua y el cálculo del error estándar (SE) para los óptimos y tolerancias.

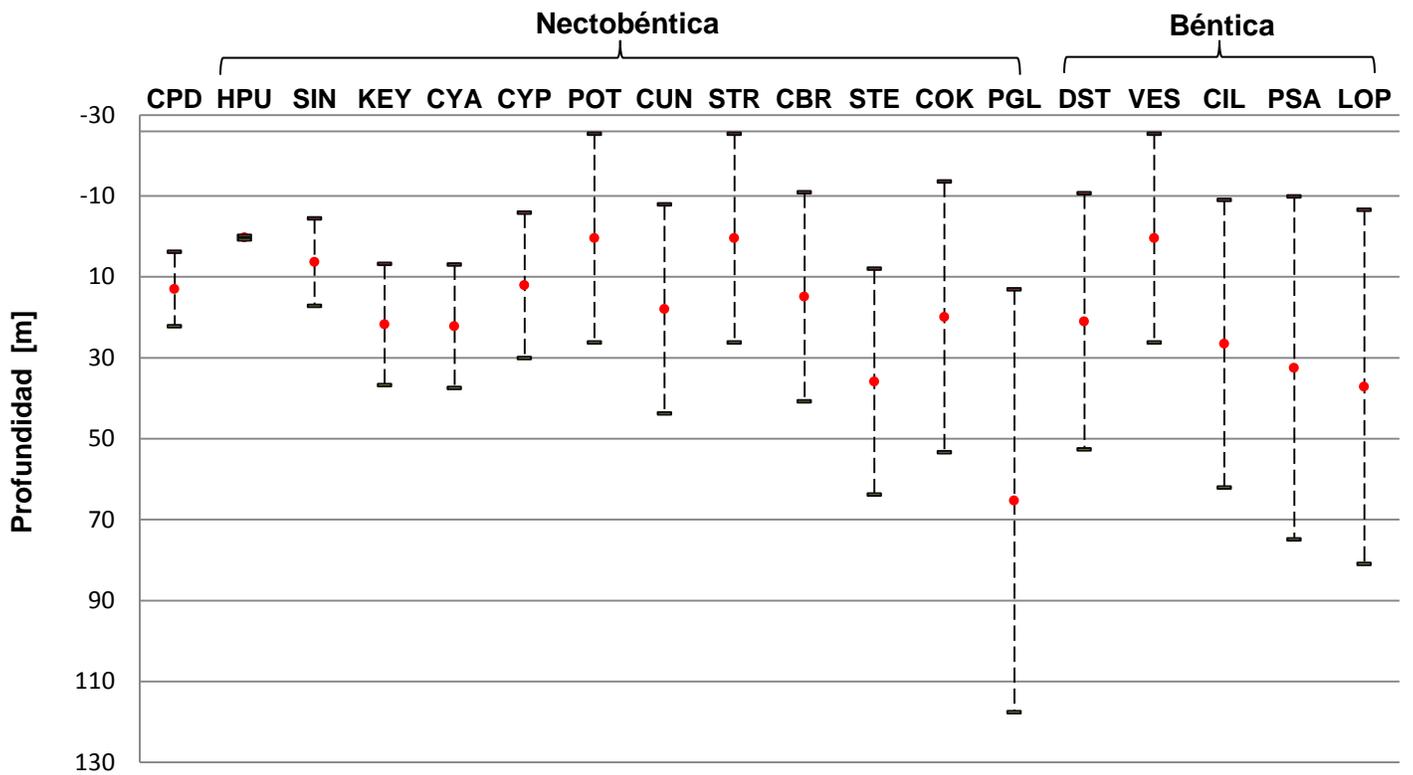
Código*	Ocurrencia	Óptimo	Tolerancia	SE Óptimo	SE Tolerancia
CBR	1	15	25.8	0.0	0.9
COK	27	20.0	33.5	1.0	1.2
CIL	26	26.6	35.6	1.2	1.2
DST	22	21.1	31.6	1.2	1.6
HPU	2	0.4	0.4	0.1	6.8
LOP	20	37.3	43.8	1.8	1.3
PGL	19	65.4	52.3	2.7	1.2
POT	3	0.5	25.8	0.0	0.9
PSE	27	32.6	42.4	1.6	1.4
SIN	10	6.4	10.8	0.8	1.4
CUN	1	18	25.8	0.0	0.9
CPD	2	13.1	9.2	1.7	4.5
CYA	3	22.3	15.3	1.8	1.8
CYP	8	12.2	18.0	1.5	0.9
STR	2	0.5	25.8	0.0	0.9
STE	2	35.9	27.9	6.3	0.6
VES	2	0.5	25.8	0.0	0.9
KEY	6	21.8	15.0	1.6	1.2

* Nombre de especies en anexo.

Fuente: elaboración propia, 2015.

Las filas resaltadas en gris en el cuadro 10 corresponden a especies encontradas en los sitios de El Petén, Selva Lacandona y Montebello (según cuadro 5) y que fueron incluidas en el desarrollo de la función de transferencia. Las otras especies corresponden a cuerpos de agua de otros sitios de la Península de Yucatán tomados del estudio de Pérez (2010 y 2012).

En la figura 20 se observa que una especie de la familia Cyprididae, *Heterocypris punctata*, *Strandesia intrepida*, *Keysercypris* sp. y *Cypria* sp. son las que presentan un menor rango de tolerancia a los cambios de profundidad. Al contrario, *Cypridopsis okeechobei*, *Physocypris globula*, *Cytheridella ilosvayi*, *Pseudocandona annae* y *Limnocythere opesta* son las especies más tolerantes a la variación del nivel del agua.



* Nombre de especies en cuadro 4 (pág. 62).

Fuente: elaboración propia, 2015.

Figura 20. Óptimos y rangos de tolerancias de profundidad. Los extremos de las líneas verticales discontinuas representan los máximos y mínimos de tolerancia de cada una de las especies de ostrácodos utilizadas en la función de transferencia. El punto rojo señala el óptimo de las especies.

5.2 DISCUSIÓN

5.2.1 VARIABLES AMBIENTALES Y LIMNOLÓGICAS A LO LARGO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL

El estudio de aguas continentales en esta área es compleja debido a las características limnológicas y a la influencia de múltiples factores incluidos la precipitación, el origen de las cuencas, la geografía y geología del área, la topografía, la orografía, el cambio climático y el impacto humano. El gradiente altitudinal va desde 75 a 1,463 msnm, extendiéndose desde las tierras altas de Montebello, parte sur de la Península de Yucatán, hasta las tierras bajas de El Petén, Guatemala. Los lagos de tierras altas mostraron una gran diferencia entre la temperatura superficial y la profunda en comparación a los lagos de tierras bajas. Basterrechea (1988) indica que Petén Itzá tiene la termoclina más profunda (20 - 40 m), esto se debe a que el lago Petén Itzá es el más profundo (~165 m) que se encuentra en el norte de las tierras bajas de Centro América y se debe a la tectónica de placas y a la disolución de caliza.

El análisis multivariado, utilizando las variables limnológicas y ambientales, mostró que la precipitación es el factor dominante en la caracterización del agua en los diferentes cuerpos lacustres, esto se asocia al gradiente de precipitación que ocurre en el área (Kilham, 1990). Pérez (2010) reporta que el gradiente latitudinal de precipitación-evaporación se ve reflejado en valores de conductividad mayores en sitios que se encuentran más al norte, y valores menores en sitios que se ubican más hacia el sur. Sin embargo, esa diferencia en las conductividades no es tan notoria en este estudio, posiblemente por la relativa cercanía en la que se encuentran los cuerpos de agua. Se esperaba que Montebello por ser una zona de alta montaña, con elevadas precipitaciones, sus valores de conductividad rebasara los $1,000 \mu\text{S cm}^{-1}$, sin embargo, se obtuvieron valores medios de ~ 300 a $\sim 700 \mu\text{S cm}^{-1}$. Las muestras obtenidas de los cuerpos de agua de Selva Lacandona y Montebello se realizaron durante época lluviosa (junio) y en época seca, entre noviembre y febrero, los correspondientes a El Petén, por lo que es posible que los resultados mostrados en este estudio no consideren toda la variabilidad temporal que podría existir en las mediciones de temperatura, conductividad y pH. Esto puede ser detectado con un muestreo frecuente o con un muestreo en el que se

considere la estacionalidad, obteniendo los datos de la misma época en todos los sitios. Además, no solo el haber realizado los muestreos en diferentes épocas arrojó resultados variables sino que también pudo afectar la hora a la que se muestreó, lo cual influye en el pH de la columna de agua, pues se esperarían valores altos durante los períodos de máxima producción primaria en la tarde (Pérez, *et al.*, 2010). La diferencia estacional de la precipitación también podría estar jugando un papel, teniendo consecuencias sobre los valores de conductividad. Al realizar comparaciones entre mediciones de conductividad en el lago Petén Itzá de hace 40 años, nos damos cuenta que ésta ha aumentado (1969 = 483 $\mu\text{S cm}^{-1}$; 2008 = 533 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Lo mismo sucede con otros cuerpos de agua de El Petén (Pérez, 2010). Seiler y otros (1994) indican que los valores altos de conductividad están relacionados con altas tasas de evaporación. Sin embargo, los valores de $\delta^{18}\text{O}$ (isótopo de Oxígeno 18) sugieren que existen otros factores, además de la evaporación, que son responsables del cambio temporal de la conductividad, como por ejemplo cambios en la humedad o efecto de aguas subterráneas (Pérez, 2012). Las altas concentraciones de cationes y aniones en los lagos pueden estar asociadas a una reducción en el flujo de salida de agua subterránea. Brezonik y Fox (1974) reportan concentraciones más bajas para Petén Itzá de las obtenidas en este estudio. A pesar de que los cuerpos de agua de El Petén, Selva Lacandona y Montebello comparten el mismo sistema kárstico, su origen tectónico y el no tener salida por tierra, el amplio rango altitudinal da como resultado diferencias en la química del agua y conductividades.

Clasificar los cuerpos de agua con base a su composición química es difícil debido a que son muchos los factores que afectan la química del agua. La limnología actual requiere considerar la geografía, geología y características climáticas. A través del CCA se lograron distinguir 3 grupos (ver figura 13) que están determinados por la temperatura. La temperatura responde a los cambios altitudinales de manera inversa. La separación de grupos también se observa en base al $\delta^{18}\text{O}$, encontrándose valores más negativos en Selva Lacandona y Montebello y más positivos en El Petén. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ están controlados principalmente por la proporción que existe entre evaporación/precipitación, el intercambio de aguas subterráneas y la mezcla del lago. Sin embargo, en este estudio la diferencia en los valores $\delta^{18}\text{O}$ entre los sitios de El Petén y Selva Lacandona y Montebello se debe a la estratificación estacional, debido a la temporalidad en la que se realizaron los muestreos. En El Petén, los valores son coincidentes con épocas secas (baja

evaporación/precipitación), mientras que en Selva Lacandona y Montebello con épocas lluviosas (mayor humedad y por lo tanto valores de $\delta^{18}\text{O}$ más bajos). También debe considerarse la influencia que tiene el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta en estos cuerpos de agua, ya que puede surtir de agua empobrecida de ^{18}O . Clark y Fritz (1997) mencionan que una elevada altitud da como resultado valores bajos de isótopo de oxígeno con altas concentraciones de sodio (Na), en contraste con los cuerpos de agua que se encuentran en tierras bajas en los que domina el calcio (Ca).

5.2.2 DIVERSIDAD DE OSTRÁCODOS

La heterogeneidad de especies de ostrácodos es mayor ($H>2$) en los lagos cálidos-húmedos de las tierras bajas de El Petén en comparación a los lagos templados de las tierras altas de Montebello ($H=0.8$). Los cuerpos de agua de El Petén contienen gran cantidad de calcio, bicarbonato, magnesio y sulfatos (Pérez, 2010), por lo que hay una alta riqueza de especies. La característica de los cuerpos de agua de Montebello de encontrarse a una mayor altitud (~1,500 msnm), representa un factor determinante en cuanto a la respuesta de los patrones de riqueza de las especies. El gradiente de elevación considerado en este estudio influye en diferentes variables ambientales como la temperatura, ya que a mayor altitud menor temperatura, una menor presión del aire, menor radiación solar y mayor precipitación (McCain y Grytnes, 2010). Los factores antes mencionados tienen un efecto en la productividad de los cuerpos de agua, su química, la época de mezcla, estratificación, etc. Las altas conductividades y cambios en los niveles de los lagos pueden explicar los bajos valores de riqueza que se encontraron en Montebello. Los cuerpos de agua que se encuentran a una altura media (500 – 900 msnm) presentan una diversidad de Shannon igual a 1.2, diferentes estudios indican que la diversidad de especies en alturas medias es 25% más similar a la que se encuentra en tierras bajas (McCain y Grytnes, 2010). Los patrones de riqueza en un gradiente altitudinal nos reflejan la ecología del grupo taxonómico (McCain, 2009), considerando a las comunidades no como un súper organismo sino como la expresión de las características de los individuos. Además de considerar la altitud como el factor que determina la diversidad y abundancia de las especies.

5.2.3 PREFERENCIAS AMBIENTALES DE OSTRÁCODOS

La respuesta de las especies con respecto a cada variable ambiental es diferente, lo cual nos habla de la ecología de los ostrácodos. Algunas especies de ostrácodos mostraron una distribución continua a lo largo de todo el gradiente altitudinal, siendo más tolerantes a los cambios ambientales y limnológicos. Por ejemplo, *Cytheridella ilosvayi*, una especie Neotropical (Martens y Behen, 1994), se encontró a lo largo de todo el gradiente, encontrándose a temperaturas mayores a los 20°C, estas temperaturas ocurre mayormente en las tierras bajas de El Petén (Lorenschat, 2009), por lo que se observa cómo la ocurrencia de esta especie va disminuyendo al aumentar el gradiente altitudinal y encontrar menores temperaturas. Pérez y otros (2010 a) reportan que *Cypridopsis okeechobei*, a pesar de tener una distribución Neártica, es la especie más tolerante a los cambios ambientales, especialmente a los cambios en la química del agua y también puede ser encontrada en las tierras bajas del norte de Guatemala (El Petén). En este estudio se encontró a la especie en todo el gradiente, desde las tierras bajas de El Petén hasta las tierras altas de Montebello. En estudios paleoecológicos, encontrar esta especie muy abundante podría significar que existe estrés ambiental para otras especies. *Pseudocandona annae* es una especie indicadora de altas conductividades, tolerante a cambios en la precipitación. *Darwinula stevensoni* también se encontró en todo el gradiente altitudinal, especialmente en aquellos cuerpos de agua someros (≤ 18 m) y con bajas corrientes (Meisch, 2000).

Sin embargo, otras especies son más sensibles a los cambios ambientales por lo que presentaron una distribución restringida determinada principalmente por los cambios en temperatura, conductividad y precipitación. Las especies *Cypria petenensis* y *Limnocythere opesta* son endémicas de El Petén (Ferguson, *et al.*, 1964; Pérez, 2012), lo cual se observa en el análisis de regresión LOESS (figura 16) donde estas especies se encuentran en mayor abundancia justo en los rangos que corresponden a los cuerpos de agua presentes en las zonas bajas. *Stenocypris major* se distribuye en las tierras bajas de El Petén y tierras altas de Montebello, pero con baja ocurrencia. Esta especie se encuentra en lagos con corriente, baja salinidad ($\leq 0.1\%$) y a profundidades de ≤ 5 m (Pérez, 2010). Keyser (1976) indica que *Heterocypris punctata* se distribuye desde la Península de Yucatán hasta Florida. Sin embargo, en este estudio no se encontró en

Selva Lacandona ni Montebello, posiblemente por que es una especie de zonas litorales y profundidades no mayores a ≤ 15 m. *Potamocypris* sp. fue colectada por primera vez por Pérez (2010) en Guatemala, en el cuerpo de agua El Rosario, El Petén. Díaz (2015) reporta este género en Ocotitalito (tierras medias). En este estudio se reporta por primera vez en las tierras medias de Selva Lacandona para el cuerpo de agua Nahá. Pérez (2010) indica también que *Limnocythere opesta* es una especie endémica del lago Petén Itzá. En este estudio se encontró a esta especie en Peñasquito, Montebello. Sin embargo, se requiere de una mayor revisión taxonómica ya que por medio de disecciones de ostrácodos adultos completamente desarrollados sería posible revisar los órganos copulatorios de machos y hembras y encontrar diferencias que permitan dar certeza taxonómica, de esta manera se corroborarían las especies.

El ajuste unimodal en las regresiones LOESS son la respuesta a un gradiente ambiental que es lo que se requiere en las especies para ser incluidas en el desarrollo de funciones de transferencia (Correa-Metrio, *et al.*, 2011). Los porcentajes de algunas especies presentan un buen ajuste pero una respuesta bimodal al gradiente ambiental. La respuesta bimodal puede ser explicada por problemas de identificación taxonómica. Las especies que presentaron bajos valores alfa (alta variabilidad local), son especies que presentan una alta variabilidad y rangos amplios de tolerancia en el gradiente ambiental. Por ejemplo, la regresión LOESS de HCO_3^- para *Pseudocandona annae* mostró una alta dispersión entre 250 y más de $400 \mu\text{S cm}^{-1}$. La razón para esa dispersión puede deberse a la falta de uniformidad a lo largo de las muestras en el gradiente, teniéndose mucha información para uno de los valores donde se concentra más (Correa-Metrio, *et al.*, 2011). También deben considerarse todas aquellas variables que no fueron tomadas en cuenta en este estudio y que podrían estar causando algún sesgo en las interpretaciones de los resultados y que son variables igualmente importantes para definir la distribución de las especies, algunas de estas variables son los efectos de la competencia, parasitismo, depredación, tipo de sustrato de los cuerpos de agua y vegetación presente en los litorales.

5.2.3 FUNCIONES DE TRASFERENCIA

Recientemente, han existido estudios que buscan el desarrollo de relaciones cuantitativas entre ensambles de ostrácodos modernos y variables ambientales. Estas calibraciones permiten desarrollar funciones de transferencia que pueden aplicarse a ensambles fósiles de núcleos sedimentarios para inferir condiciones pasadas incluyendo temperatura (Horne, 2007), conductividad (Mischke, *et al.*, 2007) y profundidad (Wrozyna, *et al.*, 2009). Las funciones de transferencia de conductividad y profundidad que se desarrollaron en este estudio partieron de la única función de transferencia desarrollada para México y Centro América publicada por Pérez (2010) en la que se incluyeron 63 ecosistemas acuáticos de la Península de Yucatán, incluyendo El Petén y Belice. La información obtenida de Selva Lacandona y Montebello permitió desarrollar una función de transferencia más robusta para conductividad, mejorando el desempeño de un $r^2 = 0.79$ (reportado por Pérez, 2010) a $r^2 = 0.90$. Sin embargo, la función de transferencia para profundidad mostró un desempeño más bajo, realizando una predicción no tan fuerte ($r^2 = 0.68$) a la obtenida por Pérez ($r^2 = 0.89$). Otros estudios han demostrado que la baja significancia en la función de profundidad puede deberse a que la conductividad es más explicativa para la presencia de ostrácodos (figura 11). Es importante mencionar que para el desarrollo de la función de transferencia de Pérez (2010) se utilizó una correlación binomial y en este estudio se utilizó el método WAPLS, por lo que esta diferencia metodológica podría causar algún sesgo en los r^2 arrojados y comparados en este estudio. También, es posible que la función de transferencia para profundidad sea menos robusta debido a que hace falta un muestreo más intensivo en cada cuerpo de agua, que abarque transectos de las zonas litorales hasta lo más profundo para tener un mayor detalle y considerar así el rango más amplio de cambios en profundidad.

La función de conductividad identifica a *Cypria* sp., Cyprididae y *Keysercypria* sp. como géneros poco tolerantes a los cambios en conductividad. Es posible que la baja tolerancia encontrada en este estudio se deba a incertidumbre taxonómica, pues no se lograron identificar hasta el nivel taxonómico de especie. Sin embargo, deberán ser géneros a considerar en las reconstrucciones paleoambientales como indicadores de conductividades entre $\sim 350 \mu\text{S cm}^{-1}$ mínimo y $\sim 465 \mu\text{S cm}^{-1}$ máximo. *Darwinula stevensoni*, *Cypridopsis okeechobei* y *Pseudocandona* sp. son bien conocidas por ser

tolerantes a cambios ambientales, coincidente con los hallazgos de este estudio. En base al desempeño de las funciones de transferencia generadas aquí es posible aplicar las dos en estudios paleoecológicos y paleoambientales para reconstruir cambios en las conductividades y profundidades de los cuerpos de agua de la Península de Yucatán y de los sitios de El Petén, Selva Lacandona y Montebello. Sin dejar de considerar que la reconstrucción de conductividades será más robusta que la de profundidades.

CAPÍTULO 7

7.1 CONCLUSIONES

La diversidad de ostrácodos es mayor en los cuerpos de agua que presentan un ambiente más cálido y húmedo, correspondiente a las tierras bajas de El Petén y tierras medias de Selva Lacandona, que en las tierras altas de Montebello donde el ambiente es más templado. Las áreas más parecidas entre sí en base a sus especies son los cuerpos de agua Metzabok de Selva Lacandona y Esmeralda y Peñasquito de Montebello; siendo los cuerpos de agua más diversos Petén Itzá, Sacpuy, Petexbatun y El Rosario de tierras bajas, Nahá (tierras medias) y Esmeralda (tierras altas). La respuesta de las especies con respecto a cada variable ambiental es diferente, lo cual nos habla de la ecología de los ostrácodos. Por lo tanto, la variable mejor modelada y que determina la distribución de las especies es la altitud, junto a sus variables asociadas, temperatura, precipitación y conductividad. Estas variables definen los patrones de distribución de las especies de ostrácodos. *Darwinula stevensoni*, *Pseudocandona annae*, *Cytheridella ilosvayi* y *Cypridopsis okeechobei* son las especies más tolerantes, por lo que se distribuyen a lo largo de todo el gradiente altitudinal, desde El Petén hasta Montebello. Por el contrario, algunas especies son altamente sensibles a cambios ambientales, mostrando una distribución más restringida determinada por la temperatura, conductividad y precipitación. Por ejemplo, *Cypria petenensis* y *Limnocythere opesta* son características de las tierras bajas. *Chlamydoteca unispinosa* y los géneros *Heterocypris* sp., *Vestalenula* sp. y *Cypria* sp. están restringidas a las tierras medias de Selva Lacandona. Una especie de la familia Cyprididae es característica de las zonas altas de Montebello. Este estudio reporta por primera vez el género *Potamocypris* sp. en las tierras medias de Selva Lacandona para el cuerpo de agua Nahá. Además, este estudio demostró que tener cuerpos de agua a lo largo de todo un gradiente mejoró el desempeño de la función de transferencia de conductividad, la cual puede ser aplicada en posteriores estudios paleoecológicos y paleoambientales de la cuenca Grijalva-Usumacinta y Península de Yucatán.

7.2 RECOMENDACIONES

Es necesario aumentar el esfuerzo de muestreo en los sitios de Selva Lacandona y Montebello, incluyendo variables limnológicas, geológicas, fisiográficas, de vegetación y sobre todo considerar la estacionalidad. Realizar muestreos durante las estaciones lluviosas y secas permitirá coleccionar ostrácodos adultos necesarios para una mayor certeza taxonómica, más fácil de identificar en comparación a los juveniles. Para determinar la influencia de cada factor ambiental es necesario el monitoreo frecuente de los lagos. Esto permitirá realizar una mejor caracterización de los cuerpos de agua y así contribuir de manera más integral a formular estrategias de conservación y manejo de los sistemas acuáticos de la región. Ampliar el rango de colecta a otros cuerpos de agua que se encuentren en la zona ayudaría a comprender de forma más clara los patrones de distribución de los ostrácodos, así como los cambios climáticos y ambientales que influyen en su biogeografía. Este estudio moderno que trata la ecología de ostrácodos es esencial para interpretar los ensambles fósiles en estudios paleolimnológicos que infieran cambios climáticos y ambientales en la Península de Yucatán sur y norte de Guatemala.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Alcocer, D. (1995). *Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
2. Anadón, J., Utrilla, R. y Juliá, R. (1994). Paleoenvironmental reconstruction of a Pleistocene lacustrine sequence from faunal assemblages and ostracode Shell geochemistry, Baza Basin, SE Spain. *Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology* 111: 191-205.
3. Avendaño, C. (2008). *The Peten Basin: Gathering the pieces of a foreland model in Guatemala*. Canada: Department of Geography, University of Toronto.
4. Avendaño, C. (2012). *Natural and cultural landscape Evolution during the Late Holocene in North Central Guatemalan Lowlands and Highlands*. Canadá: Department of Geography, University of Toronto.
5. Barnes, R. (1989). *Zoología de los invertebrados*. México: Interamericana McGraw-Hill.
6. Bartoli, G., Sarnthein, M., Weinelt, M., Erlenkeuser, H., Garbe-Schönberg, D., Lea, D. (2005). Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciation. *Earth and Planetary Science Letters*, 237: 33-44
7. Basterrechea, M. (1988). Limnología del Lago Petén itzá, Guatemala. *Revista de Biología Tropical*, 36: 123-127.
8. Battarbee, R. (2000). Paleolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews* 19: 107-124.
9. Bauer-Gottwein, P., Gondwe, B., Charvet, G., Marín, L., Rebolledo, M., y Merediz, G. (2011). Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 19: 507-524
10. Boomer, I. & Eisenhauer, G. (2002). *Ostracod faunas as paleoenvironmental indicators in marginal marine environments*. USA: Geophysical Monograph.
11. Brehm, V. (1932). Notizen zur Süßwasserfauna Guatemalas und Mexiños. *Zool. Anz.*, 91: 63-66.
12. Brehm, V. (1939). La Fauna Microscópica del Lago Petén, Guatemala. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, 1: 173-204.
13. Brenner, M., Rosenmeier, M., Hodell, D. & Curtis, J. (2002). Paleoclima de la región Maya: síntesis del conocimiento basado en registros paleolimnológicos. México. Universidad Autónoma de Campeche. *Los Investigadores de la Cultura Maya*, 10 (1):248-261.
14. Brezonik, P., & Fox, J. (1974). The limnology of selected Guatemalan lakes. *Hydrobiologia*, 45: 467-487.
15. Bridgwater, N., Holmes, J. & O'Hara, S. (1999). Complex control on the trace-element chemistry of non-marine ostracods: an example from Lake Pátzcuaro, central Mexico. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 148: 117-131.
16. Bronshtein, Z. (1988). *Freshwater Ostracoda*. Nueva Delhi: United States Department of the Interior and National Science Foundation by Amerid.
17. Brusca, R. y Brusca, G. (1990). *Invertebrados*. 2da. Ed. Massachusetts: Sinauer Ass.
18. Canudo, J. (2002). *Ostrácodos*. En: Molina, E. (eds). (2002). *Micropaleontología*. España: Colección Textos Docentes.
19. Caraballo, P. (1992). *Historia de vida e dinámica poblacional de Daphnia gessneri e Ceriodaphnia cornuta (Crustácea-Cladocera) no Lago Calado*. Brasil: INPA/FUA.

20. Castoe, T., Daza, J., Smith, E., Sasa, M., Ulrich, U., Campbell, J., *et al.* (2009). Comparative phylogeography of pitcipers suggests a consensus of ancient Middle American Highland biogeography. *Journal of Biogeography*, 36, 88-103.
21. Chacón, L. y Rivas, P. (2009). *Paleontología de invertebrados*. España: Sociedad Española de Paleontología.
22. Clark, I., y Fritz, P. (1997). *Environmental isotopes in Hydrogeology*. New York: Lewis Publishers.
23. Cohen, A. (2003). *Paleolimnology*. New York: Oxford University Press.
24. CONABIO. (2015). Biodiversidad Mexicana. [En línea]: Recuperado el 20 de julio de 2015 de: <http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/endemicas/endemicas.html>
25. Conde, J., Ramos, E. y Morales, R. (2004). El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lénticos. *Ecosistemas* 13 (2): 23-29.
26. Conservation International. Programa México y América Central. (2004). *Perfil de ecosistema. Región norte del hotspot de biodiversidad de Mesoamérica. Belice, Guatemala, México*. México: Critical Ecosystem Partnership Fund.
27. Correa-Metrio, A., Bush, M., Pérez, L., Schwalb, A. y Carera, K. (2011). Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* 21 (4): 681-692.
28. 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*, vol. 66, no. 1, 135–143
29. Danielopol, D., Ito, E., Wansard, G., Kamiya, T., Cronin, T. y Baltanás, A. (2002). *Techniques for collection and study of ostracoda*. En: Holmes, J. & Chivas, A. (eds.). *The Ostracoda, applications in quaternary research*. Washington: American Geophysical Union.
30. Dávila, J. (2011). Diccionario geológico. Perú: Arth Grouting S.A.
31. Delorme, L. (1898). Methods in Quaternary ecology: Freshwater Ostracoda. *Geosciences Canada* 16: 85-90.
32. Delorme, L. (2001). *Ostracoda*. En: Throp, J. y Covic, A. (eds). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. 2da ed. San Diego: Academic Press.
33. Deevey, E., Deevey, G. y Brenner, M. (1980). Structure of zooplankton communities in the Peten Lake District Guatemala. In: W.C. Kerfoot (Ed.), *The Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hannover, New Hampshire: 669-678.
34. Díaz, A. (2015). *Historia ambiental durante el Holoceno en la Selva Lacandona inferida a partir de ostrácodos en sedimentos del lago Ocotálito, Chiapas, México*. Tesis de licenciatura para optar al título de Bióloga. UNAM: Facultad de Ciencias.
35. Dole-Olivier, M., Galassi, D., Marmonier, P. & Chatelliers, M. (2000). *The biology and ecology of lotic microcrustaceans*. *Freshwat. Biol.*, 44: 63-91.
36. Domínguez, G. & Islebe, G. (2008). Protracted drought during the late Holocene in the Lacandon rain forest, Mexico. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(3): 327-333.
37. Duarte, Y., Bautista, F., Mendoza, M. y Delgado, C. (2013). Revisión vulnerabilidad y riesgo de contaminación de acuíferos kársticos. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 16: 243-263.
38. Fabián, D. y Cruz, L. (1997). Variaciones espaciales y temporales del zooplancton en un lago monomítico eutrófico (lago Ton-Ton, Uruguay). *Limnética*, 13(1): 55-68.

39. Ferguson, E., Hutchinson, G. y Goulden, C. (1964). Postilla. *Cypria petenensis*, a new name for the ostracode *Cypria pelagica* Brehm 1932. Number 80. USA: Peabody Museum of Natural History. Yale University. New Haven, Conn.
40. Ford, D. y Williams, P. (2007). *Karst hydrology and geomorphology*. 2da ed. Londres: Wiley Chichester.
41. Frenzel, P., Wronzyna, M., Xie, M., Zhu, L. & Schwalb, A. (2010). Paleo-water depth estimations for a 600-year record from Nam Co (Tibet) using an ostracod-based transfer function. *Quaternary International*, 218: 157-165.
42. Furtos, N. (1933). The ostracoda of Ohio. *Bulletin of the Ohio Biological Survey*, 29: 411-524.
43. Furtos, N. (1936 a). On the Ostracoda from the cenotes of Yucatán and vicinity, The cenotes of Yucatan, a zoological and hydrographic survey. *Carnegie Institution of Washington*, 89-115.
44. Furtos, N. (1936 b). Fresh-water ostracoda from Florida and North Carolina. *The American Midland Naturalist*, 17: 491-522.
45. Golden Software, Inc. (2012). CorelDraw X7. Corel Corporation.
46. Goulden, C. (1966). The history of Laguna de Petenxil: The animal microfossils. *Acad. Arts Sci. Mem*, 17: 84-120.
47. Griffiths, H. & Holmes, J. (2000). *Non-marine ostracods and Quaternary palaeoenvironments*. QRA Technical Guide No. 8. London: Quaternary Research Association.
48. Hairston, N. (1996). Zooplankton eggs Banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, 41: 1087-1092.
49. Hammer, O., Harper, D. & Ryan, P. (2001). PAST: Palaentological Statistics software package for education and data analysis. *Palaentologica Electronica*, 4:9.
50. Hanshaw, B. & Back, W. (1980). Chemical mass-wasting of the northern Yucatan Peninsula by groundwater dissolution. *Geology*, v. 8, 222-224.
51. Henderson, P. (1990). *Freshwater ostracods; keys and notes for the identification of the species*. London: Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association. Universal Book Services/W. Backhuys.
52. Hillesheim, M., Hodell, D., Leyden, B., Brenner, M., Curtis, J. y Anselmetti, F. (2005). Climate change in lowland Central America during the late deglacial and early Holocene. *Journal of Quaternary Science*, 20: 363-376.
53. Hollingsworth, E., Brahana, V., Inlander, E. & Slay, M. (2008). *Karst regions of the World (KROW): Global karst datasets and maps to advance the protection of karst species and habitats worldwide*. USA: University of Arkansas.
54. Holmes, J. (1992). Nonmarine ostracods as Quaternary palaeoenvironmental indicators. *Physycal Geography*, 16(4): 405-431.
55. Holmes, J. y Chivas, A. (2002). The Ostracoda: Applications in Quaternary Research. *Geophysical Monograph*, 131: 1-4.
56. Horne, D. (2007). A mutual temperature range method for Quaternary palaeoclimatic analysis using European nonmarine Ostracoda. *Quaternary Science Reviews*, 26: 1398-1415.
57. Horne, D., Cohen, A. & Martens, K. (2002). *Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda*. En: Holmes, J. & Chivas, A. (eds.). *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research*. *Geophysical Monograph*, 131: 5-36.

58. Horne, D., Schön, I., Smith, R. & Martens, K. (2005). *What are Ostracoda? A cladistic analysis of the extant superfamilies of the subclasses Myodocopa and Podocopa (Crustacea: Ostracoda)*. En: Koenemann, S. & Jenner, R. (eds.). *Crustacea and arthropod relationships. Crustacean issues*. Vol. 16. London: Taylor and Francis.
59. Jaksic, F. (2001). *Ecología de comunidades*. Chile: Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile.
60. Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *OIKOS* 113:2.
61. Juggins, S. (2003). C2. Version 1.5. Newcastle University: Newcastle upon Tyne.
62. Karanovic, I. (2012). *Resent fresh water ostracods of the World. Crustacea, Ostracoda, Podocopida*. Berlin: Springer.
63. Karst regions of the World. (2008). *Karst regions of the World*. USA: Geoportall Universidad del Sur de Florida. Recuperado el 5 de febrero de 2015 de: <http://arcweb.forest.usf.edu/flex/KarstRegions/>
64. Kauffer, F. y Villanueva, C. (2011). Retos de la gestión de una cuenca construida: la península de Yucatán en México, volumen (3) N° 2. México: Aqua-LAC pp. 81-91.
65. Keppie, D. (2004). Terranes of Mexico Revisited: A 1.3 billion years odyssey. México: Instituto Geología, UNAM.
66. Keyser, D. (1977). *Ecology and zoogeography of recent brackish-water Ostracoda (Crustacea) from South-West Florida*. Saalfelden: Sixth Intern. Ostracod Symposium.
67. Kilham, P. (1990). Mechanisms controlling the chemical composition of lakes and rivers: Data from Africa. *Limnology and Oceanography*, 35: 80-83.
68. Kolb, M. (2013). *Dinámica del uso del suelo y cambio climático en la planeación sistemática para la conservación: un caso de estudio de la cuenca Grijalva-Usumacinta*. Francia: Université Toilouse le Mirail.
69. Krebs, C. (1989). *Ecological Methodology*. NY: Harper and Row Publishers.
70. Kueny, J., Day, M. (2002). Designation of protected karstlands in Central America: a regional assessment. *Journal of Cave and Karst Studies*, 64(3):165-174.
71. Legendre, P. & Legendre, L. (2003). *Numerical Ecology*. 2nd. Ed. Canadá: Elsevier.
72. Leps, J. & Smilauer, P. (1999). *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. New York: Cambridge.
73. Lister, G. (1988). *A 15 000-year isotopic record from Lake Zürich of deglaciation and climatic change in Switzerland*, *Quaternary Research* 29: 129-141.
74. López, E. (1975). *Geological summary of the Yucatán Peninsula*. Nueva York: Plenum Press.
75. López, M. (2014). *Material carbonizado en registros sedimentarios lacustres como indicadores de regimens de incendios en el centro y sur del país*. (Tesis inédita de licenciatura). México, Facultad de Ciencias, UNAM.
76. Lorenschat, J. (2009). *Ostracoden aus Hoch- und Tieflandseen in südlichen Guatemala als Bioindikatoren*. Germany: Institut für Umweltgeologie, Technische Universität Braunschweig.
77. Lowe, J. & Walker, M. (1997). *Temperature variations in NW Europe during the last glacial – interglacial transition (14–914C ka BP) based upon the analysis of coleopteran assemblages*. *Quaternary Proceedings*, 165-175.
78. Lugo-Hubo, J. Aceves, J., Espinosa, R. (1992). *Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán*. México: Instituto de geología.
79. Maddocks, R. (1982). *Ostracoda*. En: Harrison F. & Humes, A. (eds.). *The biology of Crustacea*. Vol. 1, Systematics, the morphometrics. *Micropaleontology*. New York: Wiley-Bliss, Inc.

80. Maddocks, R. (1992). *Chapter 9. Ostracoda*. En: Harrison F. & Humes, A. (eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 9, Crustacea. New York: Wiley-Bliss, Inc.
81. Martens, K. (1998). Diversity and endemism of recent non-marine ostracods (Crustacea, Ostracoda) from Africa and South America: a faunal comparison. *Verh Int Ver Limnol* 26:2093-2097.
82. Margalef, R. (1983). *Limnología*. Barcelona: Omega.
83. Martens, K. Schon, I., Meisch, C. & Horne, D. (2008). Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 185-193.
84. Martin, J. & Davis, G. (2001). An updated classification of the Recent, free-living, non-marine Ostracoda (Crustacea). *Nat Hist Mus Los Angel Cty Sci Ser*, 39:132.
85. McCain, C. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18: 346–360.
86. McCain, C. y Grytnes, J. (2010). Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
87. Meisch, C. (1985). Revision of the Recent Western Europe species of genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part I. Species with short swimming setae on the second antennae. *Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg*, 3: 1-55.
88. Meisch, C. (2000). *Freshwater Ostracoda of western and central Europe*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag GmbH.
89. Mischke, S., Herzschuh, U., Massmann, G, y Zhang, C. (2007). An ostracod-conductivity transfer function for Tibetan lakes. *Journal of Paleolimnology*, 38:509-524.
90. Mischke, S., Almogi-Labin, R., Ortal, A., Rosenfeld, M., Schawab, J. & Boomer, I. (2010). Quantitative reconstruction of lake conductivity in the Quaternary of the Near East (Israel) using ostracods. *Journal of Paleolimnology*, 43: 667-688.
91. Mora, C. (1999). *Estructura geológica del Estado de Chiapas*. México: Instituto de Geofísica, UNAM.
92. Morán, J., Keppie, D., Martiny, B. y González, E. (2009). Evaluación de la posición del bloque de Chortis con respecto al sur de México durante el Paleógeno: ordenamiento jerárquico de datos y rasgos. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, vol.26 no.1: 177-188.
93. Moreira, J., McNab, R., García, R., Córdova, F., Dubón, T., Córdova, M. y Soto, J. (2007). *Abundancia y patrones diarios de actividades del Jabalí (Tayassu pecari) en la región este del Parque Nacional Mirador-Río Azul, Petén, Guatemala*. Guatemala: WCS-Guatemala.
94. Moreno, C. (2010). *Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA*, volumen 1. México: Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
95. Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for Conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
96. Ortega, F., Solari, L., Ortega, C., Elías, M. (2007). The Maya-Chortís Boundary: A tectonostratigraphic Approach. *International Geology Review*, 49, 996-1024.
97. Palacios, M., Park, L., Gonzáles, J., Palacios, M. y Dix, G. (2003). Química de conchas de ostrácodos: una alternativa para medir la contaminación por metales en sistemas acuáticos. *Revista Maexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 20, núm. 2: 139-153.
98. Pérez, L. (2010): *Non-marine ostracodes from the Yucatán Peninsula as late Quaternary paleoenvironmental indicators*. (Tesis inédita de doctorado en rec. nat.). Institut für Umweltgeologie, Technische Universität Braunschweig, Braunschweig, Deutschland.

99. Pérez, L., Lorenschat, J., Bugia, R., Brenner, M., Scharf, B. & Schwalb, A. (2010). Distribution, diversity and ecology of modern freshwater ostracodes (Crustacea), and hydrochemical characteristics of Lago Petén Itzá, Guatemala. Alemania: Journal of Limnology, 69(1), 146-159.
100. Pérez, L., Frenzel, P., Hoelzmann, P., Escobar, J., Brenner, M., Scharf, B. & Schwalb, A. (2012). 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), pp. 59-74.
101. Pérez, L., Lorenschat, J., Brenner, M., Scharf, B. & Schwalb, A. (2012). *Non-marine ostracodes (crustacea of Guatemala)*. Biodiversidad de Guatemala, volumen 2. Guatemala: UVG.
102. Perry, E., Veñazquez, G. y Marin, L. (2010). The Hydrogeochemistry of the Karst Aquifer of the Norther Yucatan Peninsula, Mexico. International Geology Review, 44:3, 191-221.
103. Poff, N., Brinson, M., Day, J. (2002). *Aquatic ecosystems & Global Climate Change. Potencial Impacts on Inland Freshwater and Coastal Wetland Ecosystems in the United States*. USA: University of Colorado.
104. Prat, N. y Munné, A. (2013). *Impactos en los ecosistemas acuáticos*. España: Universidad de Barcelona.
105. R Core Team. (2013). *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Austria: Vienna. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
106. Ramírez, N. (2007). *Programa de conservación y manejo Parque Nacional Lagunas de Montebello*. México: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
107. Reyes, F. (2007). *Evaluación de la Contaminación del Pez Blanco (Petenia splendida) en Tejido Muscular y su Relación con los Niveles de Calidad de Agua del Lago Petén Itzá, Flores, Petén, Guatemala*. Guatemala: CCQQ Far.
108. Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México: LIMUSA.
109. Sánchez, C. y Rodríguez, J. (2009). Ostracoda. En: Martínez, M. y Rivas, P. (eds.). (2009). *Paleontología de invertebrados*. España: Ediciones de la Universidad de Oviedo.
110. Sánchez, G., Ballesteros, C. y Pavón, N. (2011). *Cambio Climático. Aproximaciones para el estudio de su efecto sobre la biodiversidad*. México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
111. Sánchez, A. y Barba, E. (2005). Biodiversidad de Tabasco. En: Bueno J., Álvarez F. y Santiago S. (eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM.
112. Sánchez, O., Herzig, M., Peters, E., Márquez, R. y Zambrano, L. (2007). *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México*. México: Instituto Nacional de Ecología.
113. Saros, J. (2009). Integrating neo- and paleolimnological approaches to refine interpretations of environmental change. Journal of Paleolimnology, 41: 243-252.
114. Schnurrenberger, W., Kelts, K., Johnson, T., Share, L. & Ito, E. (2001). National lacustrine core repository (Lac Core). Journal of Paleolimnology, 25(11): 123-127.
115. Schwab, M., Neumann, F., Litt, T., Negendank, J. & Stein, M. (2004). Holocene paleoecology of the Golan Heights (Near East): investigation of lacustrine sediments from Birkat Ram crater lake. Quat Sci Rev 23: 1723-1731.

116. Schwalb, A. (2003). Lacustrine ostracodes as stable isotope recorders of late-glacial and Holocene environmental dynamics and climate. *Journal of Paleolimnology*, 29 (3): 256-351.
117. Seiler, K., Trimborn, P. & Baldison, R. (1994). Investigaciones isotópicas ambientales, químicas e hidrogeológicas en la cuenca del Lago de Atitlán, Guatemala. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, 1/2: 531-539.
118. Sheskin, D. (2004). *Parametric and nonparametric statistical procedures*. 3th. Ed. New York: Chapman & Hall/CRC.
119. Silverberg, N., Aguirre, F., Cortés, M. y Urcádiz, F. (2007). Flujos verticales de carbono orgánico e inorgánico particulado en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, y comparación con otros ambientes en el norte de México. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México. Mexico: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada-Instituto Nacional de Ecología*, 411-426.
120. Smith, A. y Horne, D. (2002). *Ecology of marine, marginal marine and nonmarine ostracodes*. En: Holmes, J. & Chivas, A. (eds.). *The Ostracoda, applications in quaternary research*. Washington: American Geophysical Union.
121. Smith, D. (2001). *Pennak's freshwater invertebrates of the United States. Capítulo 21, Ostracoda*. USA: John Wiley & Sons, Inc.
122. Sturm, R. (2007). Freshwater molluscs in mountain lakes of the Eastern Alps (Austria): relationship between environmental variables and lake colonization. *Journal of Limnology*, 66: 160-169.
123. Tarbuck, E. y Lutgens, F. (2005). *Ciencias de la Tierra. Una introducción a la geología física*. España: Pearson Educación, S.A.
124. Torres, A. (2013). *Ecología trófica y dinámica del zooplancton en dos lagos de inundación de la amazonia colombiana*. Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
125. Torres, A. y Martínez, J. (2010). Ecology of non-marine ostracoda from La Fe reservoir (El Retiro, Antioquia) and their potencial applications in paleoenvironmental studies. *Rev. Acad. Col. Cienc.* 34 (132): 397-409.
126. Viehberg, F. (2006). Freshwater ostracod assemblages and their relationship to environmental variables in waters from northeast. Germany: *Hydrobiologia*, 571, 213-224.
127. Villanueva, M. (2011). *Selva Lacandona*. México: WWF.
128. Wetzel, R. (2001). *Limnology, lake and rivers ecosystems*. 3ra. Ed. USA: Academic Press.
129. Williams, W. (1998). Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia*, 381: 191-201.
130. Wrozyna, C., Frenzel, P., Schwalb, A., Steeb, P., y Zhu, L. (2009). Water depth related assemblage composition of recent ostracoda in Lake Nam Co, southern Tibetan Plateau. *Revista Espanola de Micropaleontología*, 41: 20.
131. Yamamoto, K., Solares, M., Freitas, C. (2004). Alimentación de *Triportheus angulatus* (Spix y Agassiz, 1892) no lago Camaleao, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 34 (4): 653-659.

ANEXOS

I. Variables ambientales y limnológicas de El Petén.

Cuerpo de agua	Código	Coordenadas		Profundidad máxima muestreada [m]	Altitud [msnm]	Temp. [°C]	O ₂ [mg/l ⁻¹]	pH	Cond. [μS cm ⁻¹]	d ¹⁸ O [‰]	d ¹³ C [‰]	SO ₄ ⁻² [mg/l]	Cl ⁻ [mg/l]	HCO ₃ ⁻ [mg/l]	Ca ⁺² [mg/l]	K ⁺ [mg/l]	Mg ⁺² [mg/l]	Na ⁺ [mg/l]
		E	N															
Petén Itzá	PI1	-89.8539667	17.0059167	0.1	115	27.6	8.9	8.5	533.0	2.9	-5.2	158.2	13.1	115.3	57.2	5.1	18.5	11.8
Petén Itzá	PI2	-89.8539667	17.0059167	0.5	115	27.6	8.9	8.5	533.0	2.9	-5.2	158.2	13.1	115.3	57.2	5.1	18.5	11.8
Petén Itzá	PI3	-89.8539667	17.0059167	2	115	27.5	8.9	8.5	533.0	3.1	-7.0	159.8	13.1	115.0	65.9	6.3	20.6	13.4
Petén Itzá	PI4	-89.8539667	17.0059167	3	115	27.4	8.9	8.5	532.0	3.1	-7.0	159.8	13.1	115.0	65.9	6.3	20.6	13.4
Petén Itzá	PI5	-89.8539667	17.0059167	5	115	27.2	8.9	8.5	532.0	3.3	-8.9	161.4	13.1	114.7	74.7	7.6	22.8	15.0
Petén Itzá	PI6	-89.8539667	17.0059167	10	115	27.2	8.9	8.5	531.0	3.2	-7.7	149.5	13.0	115.3	72.6	3.9	20.1	11.4
Petén Itzá	PI7	-89.8539667	17.0059167	15	115	27.5	6.8	8.5	531.0	3.0	-4.6	153.4	13.0	114.7	80.4	4.7	21.0	13.2
Petén Itzá	PI8	-89.8539667	17.0059167	20	115	26.8	6.5	8.5	529.0	3.7	-6.0	159.9	13.0	115.9	82.1	6.4	21.1	12.6
Petén Itzá	PI9	-89.8539667	17.0059167	25	115	26.7	5.9	8.5	534.0	3.6	-6.3	160.3	13.0	124.7	83.8	6.5	20.9	11.8
Petén Itzá	PI10	-89.8539667	17.0059167	30	115	26.5	5.3	8.5	539.0	3.6	-6.3	160.3	13.0	124.7	83.8	6.5	20.9	11.8
Petén Itzá	PI11	-89.8539667	17.0059167	40	115	26.2	3.1	8.5	548.0	3.5	-6.6	160.6	12.9	133.6	85.5	6.7	20.8	10.9
Petén Itzá	PI12	-89.8539667	17.0059167	60	115	25.9	3.7	8.4	546.0	3.9	-6.6	156.8	12.9	123.2	76.5	6.8	21.2	14.6
Petén Itzá	PI13	-89.8539667	17.0059167	80	115	25.7	1.7	8.4	544.0	3.7	-7.4	157.9	12.9	121.4	68.3	6.7	21.0	13.0
Petén Itzá	PI14	-89.8539667	17.0059167	95	115	25.7	1.7	8.4	544.0	3.7	-7.4	157.9	12.9	121.4	68.3	6.7	21.0	13.0
Petén Itzá	PI15	-89.8539667	17.0059167	100	115	25.7	3.4	8.3	543.0	3.1	-7.3	161.6	12.9	119.6	81.3	6.5	21.2	13.8
Petén Itzá	PI16	-89.8539667	17.0059167	120	115	25.6	2.0	8.3	544.0	3.0	-6.6	158.9	12.9	117.7	85.2	6.1	26.1	10.8
Petén Itzá	PI17	-89.8539667	17.0059167	140	115	26.1	2.0	8.2	541.0	3.1	-6.2	157.3	12.9	125.1	75.2	4.0	19.5	6.8
Petén Itzá	PI18	-89.8539667	17.0059167	160	115	25.8	1.5	8.1	544.0	3.0	-9.5	157.4	12.9	121.4	65.5	3.7	19.3	7.9
Petén Itzá	PI19	-89.8539667	17.0059167	0.1	115	27.6	8.9	8.5	533.0	2.9	-5.2	158.2	13.1	115.3	57.2	5.1	18.5	11.8
Petén Itzá	PI20	-89.8539667	17.0059167	0.7	115	27.6	8.9	8.5	533.0	2.9	-5.2	158.2	13.1	115.3	57.2	5.1	18.5	11.8
Petén Itzá	PI21	-89.8539667	17.0059167	5	115	27.2	8.9	8.5	532.0	3.3	-8.9	161.4	13.1	114.7	74.7	7.6	22.8	15.0
Petén Itzá	PI22	-89.8539667	17.0059167	15	115	27.5	6.8	8.5	531.0	3.0	-4.6	153.4	13.0	114.7	80.4	4.7	21.0	13.2
Petén Itzá	PI23	-89.8539667	17.0059167	30	115	26.5	5.3	8.5	539.0	3.6	-6.3	160.3	13.0	124.7	83.8	6.5	20.9	11.8
Petén Itzá	PI24	-89.8539667	17.0059167	50	115	26.0	3.4	8.4	547.0	3.7	-6.6	158.7	12.9	128.4	81.0	6.8	21.0	12.8
Petén Itzá	PI25	-89.8539667	17.0059167	80	115	25.7	3.4	8.3	543.0	3.1	-7.3	161.6	12.9	119.6	81.3	6.5	21.2	13.8
Petén Itzá	PI26	-89.8539667	17.0059167	100	115	25.7	3.4	8.3	543.0	3.1	-7.3	161.6	12.9	119.6	81.3	6.5	21.2	13.8
Perdida	PER1	-90.0211583	17.0601944	0.5	75	28.8	9.8	8.8	232.0	0.4	-1.3	15.1	4.2	131.2	43.4	3.8	2.2	2.7
Perdida	PER2	-90.0211583	17.0601944	4.3	75	26.0	7.8	8.6	234.0	0.6	-1.3	14.9	4.2	123.2	34.9	1.9	2.1	4.8
Macanché	MAC1	-89.6385777	16.9666667	0.5	165	26.8	5.0	8.1	850.0	3.3	-8.5	241.8	41.8	286.7	44.5	5.2	71.3	21.8
Macanché	MAC2	-89.6385777	16.9666667	60	165	25.1	1.5	7.9	848.0	3.3	-8.4	236.5	40.5	274.5	44.4	5.6	70.9	20.0
Yaxhá	YAX1	-89.4075	17.018583	0.5	219	29.0	7.3	8.7	232.0	4.3	-2.6	7.4	12.8	118.1	23.3	3.7	4.6	9.8
Yaxhá	YAX2	-89.4075	17.018583	25.2	219	24.8	3.5	8.0	236.0	4.1	-3.6	6.5	12.4	113.2	24.1	3.4	3.3	8.9

Cuerpo de agua	Código	Coordenadas		Profundidad máxima muestreada [m]	Altitud [msnm]	Temp. [°C]	O ₂ [mg/l ⁻¹]	pH	Cond. [μS cm ⁻¹]	d ¹⁸ O [‰]	d ¹³ C [‰]	SO ₄ ⁻² [mg/l]	Cl ⁻ [mg/l]	HCO ₃ ⁻ [mg/l]	Ca ⁺² [mg/l]	K ⁺ [mg/l]	Mg ⁺² [mg/l]	Na ⁺ [mg/l]
		E	N															
Oquevix	OQU2	-89.7409444	15.0050556	0.5	148	31.4	6.9	7.7	238.0	1.3	-	-	-	189.0	62.2	-	4.2	4.0
Oquevix	OQU1	-89.7409444	15.0050556	0.5	148	31.4	6.9	7.7	238.0	1.3	-	-	-	189.0	62.2	-	4.2	4.0
Estanque Oquevix	TUM1	-89.7409444	15.0050556	0.5	179	25.9	9.4	9.4	168.0	5.6	-38.7	-	-	85.4	26.3	-	1.4	6.5
Estanque Oquevix	TUM2	-89.7409444	15.0050556	0.5	179	25.9	9.4	9.4	168.0	5.6	-38.7	-	-	85.4	26.3	-	1.4	6.5
Sacpuy	SAC5	-90.0145	16.9756667	5	122	26.4	4.4	7.8	289.0	2.9	1.5	-	-	207.3	52.0	-	6.2	11.6
Sacpuy	SAC2	-90.0145	16.9756667	0.5	122	28.8	8.0	8.4	285.0	2.9	-9.5	-	-	170.7	52.1	-	6.2	11.7
Sacpuy	SAC4	-90.0145	16.9756667	5	122	26.4	4.4	7.8	289.0	2.9	1.5	-	-	207.3	52.0	-	6.2	11.6
Salpeten	SAL3	-89.67525	16.9772778	0.5	114	29.7	8.4	8.2	4310.0	4.6	-15.7	-	-	122.0	801.1	-	351.1	142.1
Salpeten	SAL4	-89.67525	16.9772778	15	114	25.6	1.6	7.5	4290.0	4.6	-5.0	-	-	170.7	893.2	-	410.0	156.8
Salpeten	SAL6	-89.67525	16.9772778	37.5	114	25.4	0.8	7.3	4250.0	4.7	-4.3	-	-	140.3	795.8	-	360.7	148.2
Salpeten	SAL1	-89.67525	16.9772778	0.5	114	29.7	8.4	8.2	4310.0	4.6	-15.7	-	-	122.0	801.1	-	351.1	142.1
Salpeten	SAL2	-89.67525	16.9772778	0.5	114	29.7	8.4	8.2	4310.0	4.6	-15.7	-	-	122.0	801.1	-	351.1	142.1
Salpeten	SAL5	-89.67525	16.9772778	37.5	114	25.4	0.8	7.3	4250.0	4.7	-4.3	-	-	140.3	795.8	-	360.7	148.2
Gloria	GLO2	-90.376694	16.952083	64	132	24.4	0.8	7.2	175.0	1.94	-6.78	-	-	109.8	34.3	-	3.3	4.5
Gloria	GLO4	-90.372028	16.9485	4.2	132	26.0	1.9	8.0	173.0	2.04	-5.76	-	-	115.9	35.1	-	3.6	4.8
Gloria	GLO1	-90.376694	16.952083	64	132	24.4	0.8	7.2	175.0	1.94	-6.78	-	-	109.8	34.3	-	3.3	4.5
Gloria	GLO3	-90.372028	16.9485	4.2	132	26.0	1.9	8.0	173.0	2.04	-5.76	-	-	115.9	35.1	-	3.6	4.8
Gloria	GLO5	-90.365	16.950722	0.5	132	29.2	8.8	8.6	186.9	2.4	-1.3	-	-	134.2	39.7	-	5.0	5.2
San Diego	DIE3	-90.4226667	16.9189722	8.1	134	25.4	1.02	7.3	189.2	1.3	-0.72	-	-	134.2	41.67	-	3.39	4.892
San Diego	DIE1	-90.4226667	16.9189722	0.5	134	28.6	8.2	8.6	179.1	1.60	2.38	-	-	140.3	35.9	-	2.7	3.8
Subin	SUB1	-90.183417	16.636556	0.5	141	26.2	4.2	7.4	720.0	-3.3	-10.5	-	-	329.3	163.9	-	12.1	9.2
Pozas	POZ1	-90.1676667	16.3375278	0.5	146	29.8	9.0	8.4	292.0	1.0	-14.1	-	-	250.0	44.3	-	30.5	3.4
Pozas	POZ4	-90.1676667	16.3375278	35	146	25	1.08	7.2	334	0.8	-11	-	-	243.9	44.45	-	22.7	3.04
Pozas	POZ2	-90.1676667	16.3375278	0.5	146	29.8	9.0	8.4	292.0	1.0	-14.1	-	-	250.0	44.3	-	30.5	3.4
Petexbatun	PET2	-90.196111	16.436611	40	115	23.6	1.1	7.3	941.0	-3.8	-11.2	-	-	408.6	178.8	-	47.1	6.8
Petexbatun	PET4	-90.196111	16.436611	0.5	115	30.9	9.7	8.0	568.0	-2.9	-7.9	-	-	292.7	74.5	-	40.2	4.9
Petexbatun	PET3	-90.196111	16.436611	40	115	30.9	9.7	8.0	568.0	-3.8	-11.2	-	-	408.6	178.8	-	47.1	6.8
Petexbatun	PET1	-90.196111	16.436611	5	115	30.9	9.7	8.0	568.0	-3.5	-7.9	-	-	353.7	166.0	-	48.1	5.6
Rosario	ROS5	-90.1600556	16.5253889	0.5	117	28.3	7.6	7.1	1019.0	-4.3	-7.4	-	-	469.5	132.9	-	47.1	2.9
Rosario	ROS4	-90.1600556	16.5253889	0.5	117	28.3	7.6	7.1	1019.0	-4.3	-7.4	-	-	469.5	132.9	-	47.1	2.9
Rosario	ROS2	-90.1600556	16.5253889	0.5	117	28.3	7.6	7.1	1019.0	-4.3	-7.4	-	-	469.5	132.9	-	47.1	2.9
River Ixlú	IXL1	-89.6866667	16.97425	0.5	110	25.9	6.7	7.5	1025.0	-3.9	-17.6	-	-	433.0	238.2	-	59.8	64.4
River Ixlú	IXL2	-89.6866667	16.97425	0.5	110	25.9	6.7	7.5	1025.0	-3.9	-17.6	-	-	433.0	238.2	-	59.8	64.4

Fuente: Pérez, 2010 y Pérez, et al., 2012.

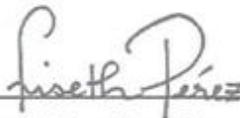
II. Código de especies para funciones de transferencia desarrolladas.

Especie	Código
<i>Candona</i> sp.	CAN
<i>Cyprretta brevisaepta?</i>	CBR
<i>Cyprideis</i> sp.	CIS
<i>Cypridopsis okeechobei</i>	COK
<i>Cypridopsis vidua</i>	CVI
<i>Cytheridella ilosvay</i>	CIL
<i>Darwinula stevensoni</i>	DST
<i>Heterocypris punctata</i>	HPU
<i>Limnocythere floridensis</i>	LFL
<i>Limnocythere opesta</i>	LOP
<i>Perissocytheridea cribosa</i>	PCR
<i>Physocypris denticulata?</i>	PDE
<i>Physocypris globula</i>	PGL
<i>Potamocypris</i> sp.	POT
<i>Pseudocandona</i> sp.	PSE
<i>Stenocypris major</i>	SMA
<i>Strandesia intrepida</i>	SIN
<i>Chlamydoteca unispinosa</i>	CUN
<i>Cyprididae</i> sp.	CPD
<i>Cypria</i> sp.	CYA
<i>Cypridopsis</i> sp.	CYP
<i>Strandesia</i> sp.	STR
<i>Stenocypris major</i>	STE
<i>Vestalenula</i> sp.	VES
<i>Keysercypris</i> sp.	KEY



Paula Gabriela Echeverría Galindo

Autora



Dra. Liseth Carolina Pérez Alvarado

Asesora



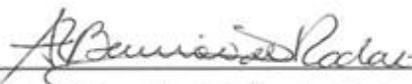
Dr. Carlos Enrique Avendaño Mendoza

Asesor



MSc. Lucía Margarita Prado Castro

Revisora



Licda. Ana Rosalito BARRIOS de Rodas

Directora de Escuela



Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda

Decano