

**UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES**



**COMPOSICIÓN DEL FITOPLANCTON Y RELACIONES
ESPECIES-ÁREA DE CINCO SISTEMAS LACUSTRES EN LOS
TUXTLAS, VER., MÉXICO.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN ECOLOGÍA TROPICAL**

PRESENTA

ENRIQUE MORA HEREDIA

**Comité tutorial:
Dr. Owen T. Lind
Dr. Javier Bello Pineda
Dr. Javier Alcocer Durand**

XALAPA, VERACRUZ, MARZO 2015

Resumen

La función matemática que describe el aumento en el número de especies al aumentar el área se conoce como relación especies-área. Considerada como uno de los patrones más antiguos en ecología, esta relación parece ser universal tras haber sido observada para un gran número de macroorganismos terrestres. Llama la atención que a pesar de los intensos estudios de muchos grupos de organismos, la evidencia que apoya la existencia de curvas especies-área positivas para el fitoplancton en general no ha sido reportada. El objetivo del presente estudio es probar esta teoría en la comunidad del fitoplancton en los lagos de la región de Los Tuxtlas, basado en la siguiente pregunta de investigación: ¿El área del lago determina la diversidad del fitoplancton?. El área de estudio está localizada en la región de Los Tuxtlas, en los lagos Catemaco, Nixtamalapan, Chalchoapan, Encantada y Majahual. Las muestras fueron tomadas en tres diferentes años, 2011, 2012 y 2013, a 1, 5, 10, 15 y 25m e integral. El área así como la batimetría de los lagos fue medida para calcular el volumen mediante sistemas de información geográfica. Las muestras fueron identificadas a nivel de género y especie mediante claves taxonómicas. El conteo celular se realizó utilizando cámara de Palmer-Maloney. La estructura de la comunidad fue determinada mediante curvas de acumulación de especies, utilizando los métodos de ajuste Simplex y Quasi Newton. La calidad del inventario de especies fue evaluada mediante el modelo Clench. El fitoplancton consistió principalmente de cianobacterias siendo *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Merismopedia punctata* y *Aphanothece minutissima* las especies dominantes en los lagos Catemaco, Nixtamalapan y Encantada. La riqueza de especies varió entre los lagos, siendo Chalchoapan el menos rico (22 especies), seguido de Encantada (37 especies) y Majahual (44 especies). Por el contrario los lagos con mayor riqueza de especies fueron Catemaco con 121 especies y Nixtamalapan con 94 especies. Los resultados muestran que el modelo función potencia $S = c A^z$ puede utilizarse para estimar y predecir el número de especies presentes en los lagos tropicales de la región de Los Tuxtlas, y que la diversidad del fitoplancton es una función positiva tanto del área como del volumen de los lagos.

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado enteramente a mi esposa Rosy y a mis hijos, Kike y Rosana, a quienes les debo este logro.

Rosy, gracias por tu apoyo incondicional y por tu amor, por compartir tu tiempo y tu vida conmigo, por darme la oportunidad de luchar.

Kike y Rosana, gracias por ser los mejores hijos del mundo, por compartir darme su amor y por regalarme esa sonrisa todos los días.

A mis tres amores mil disculpas por mi mal humor durante este tiempo y mil gracias por ser mi motivación.

Los amo

Agradecimientos

Quiero darle las gracias a la maestra Laura Dávalos por haberme aceptado en su equipo de trabajo, por sus consejos, críticas y comentarios que me han servido todo este tiempo para mejorar como persona y como investigador.

Gracias también al Dr. Owen T. Lind, por ser mi ejemplo a seguir, por todas sus enseñanzas y sabiduría, por el tiempo invertido en mi formación y por su paciencia, en especial por recordarme siempre cual es mi pregunta de investigación.

Gracias papá y mamá por sus oraciones, porque sé que nunca dejaron de rezar por mí.

Gracias a mis suegros porque nunca han dejado de apoyarme en todo este tiempo.

A Dany, por su amistad, por ser mi compañera de laboratorio, por ayudarme en las clases y en las salidas de campo.

A la Universidad de Baylor y a CRASR por todo el apoyo recibido durante mi doctorado y las salidas campo, por el equipo, reactivos, artículos.

A la Universidad Veracruzana y a CITRO por aceptarme como estudiante de doctorado en su programa de posgrado.

A todo el personal de CITRO, y a mis compañeros de citrito, Lolita, Eloisa, Dra. Leticia Cano, Alfredo y Ángel.

A todos mis profesores que ayudaron en mi formación durante mí doctorado, especialmente al Dr. Pech, quien me dio los fundamentos para estudiar la diversidad y al Dr. J. Dain por su amistad y sus enseñanzas.

Gracias Dios, porque este ha sido uno de los retos más grandes de mi vida, gracias por ponerme a prueba, por no haberme puesto las cosas fáciles y por darme las herramientas para superarlas. El reto y el premio han valido la pena 100%. Gracias Señor porque dejarme disfrutar el librar cada una de las adversidades.

ÍNDICE

1. Introducción	1
1.1 Biodiversidad Acuática Microbiana.....	2
1.2 Biodiversidad del fitoplancton	4
1.3 Relación Especie-Área (REA)	7
2. Pregunta de Investigación	11
3. Hipótesis	11
4. Objetivos	11
4.1 General	11
4.2 Específicos	11
5. Materiales y métodos	12
5.1 Los Tuxtlas: Descripción del área de estudio	12
5.3 Variables físicas y químicas.....	13
5.4 Identificación taxonómica.....	14
5.5 Conteo y abundancia de células	14
5.6 Diversidad de especies	15
5.7 Curvas de acumulación de especies	15
5.8 Inventario de especies	16
5.7 Batimetría, estimación del volumen y área	16
5.8 Relación especies-área	17
5.9 Relación especies-volumen.....	17
6. Resultados.....	18
6.1 Variables fisicoquímicas del lago de Catemaco.....	18
6.2 Variables fisicoquímicas del lago Majahual	20
6.3 Variables fisicoquímica del lago Chalchoapan.....	22
6.5 Variables fisicoquímicas del lago Nixtamalapan.....	25
6.6 Identificación taxonómica del lago de Catemaco	28
6.7 Identificación taxonómica del lago Majahual	32
6.8 Identificación taxonómica del lago Chalchoapan	34

6.9	Identificación taxonómica del lago Encantada	36
6.10	Identificación taxonómica del lago Nixtamalapan.....	39
6.11	Diversidad de especies	42
6.12	Curva de acumulación de especies del lago Catemaco.....	43
6.13	Curva de acumulación de especies del lago Majahual.....	44
6.14	Curva de acumulación de especies del lago Chalchoapan	45
6.15	Curva de acumulación de especies del lago Encantada	46
6.16	Curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan	47
6.17	Evaluación del inventario de especies.....	48
6.18	Batimetría del lago Majahual	49
6.19	Batimetría del lago Chalchoapan	51
6.20	Batimetría del lago Encantada	53
6.21	Batimetría del lago Nixtamalapan.....	55
6.22	Área y volumen	57
6.23	Relación especies-área, relación especies-volumen.....	58
7.	Discusión	61
8.	Conclusiones.....	77
9.	Recomendaciones.....	78
10.	Referencias.....	78

Índice de Figuras

Figura 1. Área de los lagos de estudio: 1) Catemaco, 2) Majahual, 3) Encantada, 4) Chalchoapan, 5) Nixtamalapan. INEGI 2014.....	12
Figura 2. Perfil de la temperatura del lago de Catemaco.....	18
Figura 3. Perfil del oxígeno disuelto del lago de Catemaco.	19
Figura 4. Profundidad de disco Secchi del lago de Catemaco.	19
Figura 5. Perfil de temperatura del lago Majahual	20
Figura 6. Perfil de oxígeno disuelto del lago Majahual.	21
Figura 7. Profundidad de disco Secchi del lago Majahual.	21
Figura 8. Perfil de temperatura del lago Chalchoapan.....	22
Figura 9. Perfil del oxígeno disuelto del lago Chalchoapan.	23
Figura 10. Profundidad de disco Secchi del lago Chalchoapan.....	23
Figura 11. Perfil de la temperatura del lago Encantada.	24
Figura 12. Perfil del oxígeno disuelto del lago Encantada.	24
Figura 13. Profundidad de disco Secchi del lago Encantada.	25
Figura 14. Perfil de la temperatura del lago Nixtamalapan.	26
Figura 15. Perfil del oxígeno disuelto del lago Nixtamalapan.	26
Figura 16. Profundidad de los discos de Secchi del lago Nixtamalapan.	27
Figura 17. Diversidad taxonómica (Phyllum) en el lago de Catemaco.	29
Figura 18. Diversidad taxonómica (%) en el lago Majahual	32
Figura 19. Diversidad taxonómica (%) en el lago Chalchoapan.	34
Figura 20. Diversidad taxonómica (%) en el lago Encantada.....	36
Figura 21. Diversidad taxonómica (%) en el lago Nixtamalapan.	39
Figura 22. Curva de acumulación de especies del lago Catemaco.	43
Figura 23. Curva de acumulación de especies del lago Catemaco (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por función de Clench. $R^2= 0.9891$	43
Figura 24. Curva de acumulación de especies de lago Majahual.	44
Figura 25. Curva de acumulación de especies del lago Majahual (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por el modelo Clench. $R^2= 0.9980$	44
Figura 26. Curva de acumulación de especies del lago Chalchoapan.	45
Figura 27. Curva de acumulación de especies del lago Chalchoapan (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por la función Clench. $R^2=0.9952$	45
Figura 28. Curva de acumulación de especies del lago Encantada.	46
Figura 29. Curva de acumulación de especies del lago Encantada (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por la función Clench. $R^2= 0.9985$	46

Figura 30. Curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan.....	47
Figura 31. Curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Circulos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por la función Clench. $R^2=0.9987$	47
Figura 32 Mapa batimétrico del lago Majahual. Isobatas son expresadas en metros.....	49
Figura 33 Mapa batimétrico en 3D del lago Majahual. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.	50
Figura 34. Mapa batimétrico del lago Chalchoapan. Isobatas expresadas en metros.....	51
Figura 35 Mapa batimétrico en 3D del lago Chalchoapan. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.	52
Figura 36. Mapa batimétrico del lago Encantada. Isobatas son expresadas en metros.	53
Figura 37. Mapa batimétrico en 3D del lago Encantada. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.	54
Figura 38. Mapa batimétrico del lago Nixtamalapan. Isobatas son expresadas en metros..	55
Figura 39. Mapa batimétrico en 3D del lago Nixtamalapan. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.	56

Índice de tablas

Tabla 1. Cronograma de muestreo de los lagos en estudio.....	13
Tabla 2. Valores de profundidad de disco Secchi, coeficiente de extinción vertical y zona fótica de los cinco lagos en estudio.....	28
Tabla 3. Lista de Phylla del lago Catemaco.....	29
Tabla 4. Lista de especies del lago de Catemaco.....	30
Tabla 5. Lista de Phylladel lago Majahual.....	32
Tabla 6. Lista de especies del lago Majahual.....	33
Tabla 7. Lista de Phylladel lago Chalchoapan.....	34
Tabla 8. Lista de especies del lago Chalchoapan.....	35
Tabla 9. Lista de Phylla del lago Encantada.....	36
Tabla 10. Lista de especies del lago Encantada.....	37
Tabla 11. Lista de Phylla del lago Nixtamalapan.....	39
Tabla 12. Lista de especies del lago Nixtamalapan.....	40
Tabla 13. Riqueza de especies, abundancia, índice Shannon-Wiener y valores de diversidad obtenidos en los cinco lagos en estudio.....	42
Tabla 14. Parámetros usados para la evaluación del inventario de especies. n0.95= esfuerzo de muestreo requerido para obtener 95% de especies.....	48
Tabla 15. Cálculos de área y volume de los cinco lagos en estudio.....	57
Tabla 16. Área, volumen, riqueza de especies y conversiones logarítmicas aplicadas para obtener los valores de las constantes z y c.....	58
Tabla 17. Valores de las constantes z y c y coeficiente de determinación (R^2) de las variables A (área), V_t (volumen total) y V_{Zeu} (volumen de la zona fótica).....	59
Tabla 18. Número de especies esperadas a partir de las relaciones especies-área y especies-volumen.....	59
Tabla 19. Tabla comparativa con los diferentes cálculos y estimaciones basados en el número de especies encontradas (Obs) y esperadas (Esp) en cada lago, porcentaje de especies representadas (Sp. rep.), diversidad (Divers.), asíntotas, número de muestras para obtener el 95% de especies, así como los modelos que representan las relaciones especies-área y especies volumen.....	60

1. Introducción

El término diversidad biológica se define como "la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otros, los ecosistemas acuáticos terrestres, marinos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas" (CDB, 1992), o, según lo definido por Magurran (2004), la diversidad biológica es la variedad y abundancia de especies en una unidad definida de estudio. Biodiversidad significa la diversidad en la abundancia, distribución y en comportamiento, incluyendo las interacciones entre los componentes de la diversidad biológica, incorpora la diversidad cultural humana que puede verse afectada por los mismos factores, y que tiene impactos sobre la diversidad de genes, especies y ecosistemas (Assefa *et al.*, 2012).

El mantenimiento de la biodiversidad es clave para proporcionar los servicios esenciales de los ecosistemas: el valor fundamental de la biodiversidad reside en su función de garantizar el funcionamiento de los ecosistemas y su capacidad para proporcionar servicios a los seres humanos y otros organismos vivos que los componen, el apoyo a la prestación de necesidades básica como alimentación, vivienda, medicamentos, mantener el oxígeno en el aire, enriquecer el suelo, proporcionar un hábitat para la flora y la fauna, la regulación del clima (GRI, 2007). Según Huston (1994) el concepto de diversidad requiere (1) juicios de valor (los diferentes tipos de especies son suficientemente diferentes para ser considerados entidades separadas, y si los objetos de una clase dada son susceptibles de ser considerados como del mismo tipo), y (2) identidad estadística (el número de diferentes tipos de objetos; es decir, cuántas especies existen, y el número o cantidad de cada una). De acuerdo con uno de los trabajos de Wilson (1992), la diversidad no puede ser evaluada solo por el número de especies, depende de los tipos y combinaciones de los organismos presentes (Maclaurin y Sterelny, 2008).

Con base en el número de especies en un ecosistema determinado y su distribución espacial, el *pool* de especies regional (γ -diversidad) es una función del número de especies en cada tipo de hábitat (α diversidad), y el recambio de especies entre los diferentes tipos de

hábitat (β -diversidad) (MacArthur, 1965). La diversidad de ecosistemas se refiere a la gran variedad de hábitats, los procesos ecológicos y las comunidades bióticas en la biosfera, así como a la diversidad de los ecosistemas, y puede ser descrita en diferentes escalas y niveles, como la diversidad funcional (la abundancia relativa de diferentes tipos de organismos), la diversidad de la comunidad (los tamaños y la distribución espacial de las comunidades, denominada agregación); la diversidad del paisaje, la diversidad de escalas de agregación (Pearce y Moran, 1994). Para tener una perspectiva de la biodiversidad a nivel mundial o sub nivel mundial es necesario medir la abundancia de todos los organismos a través del tiempo y el espacio, la aplicación de la taxonomía, los rasgos funcionales (el significado ecológico de especies fijadoras de nitrógeno en comparación con las no fijadora de nitrógeno), y las interacciones entre las especies que alteran la función y dinámica (depredación, competencia, parasitismo, y cómo estas interacciones afectan a los ecosistemas); aún más importante sería la de evaluar el recambio de la biodiversidad, no sólo estimaciones puntuales en el espacio o el tiempo (MEA, 2005).

1.1 Biodiversidad Acuática Microbiana

Sólo una pequeña fracción de la superficie de la Tierra está cubierta de ríos, pantanos y lagos, las aguas superficiales representan una muy pequeña parte del volumen de agua del mundo (0.3% de agua dulce o <0.001% del volumen total), ya que el 97% del total está en los océanos y el restante 3%, se almacena casi exclusivamente en las aguas subterráneas y glaciares (Gessner, 2010). Los ecosistemas acuáticos se encuentran entre los ecosistemas más diversos del mundo: la gran diversidad en los ecosistemas acuáticos se extiende desde los volcanes acuáticos de aguas profundas, hasta los arroyos y lagos de montaña extremadamente oligotróficos (Geist, 2011). Unos pocos mililitros de agua de mar pueden contener decenas o cientos de especies de diferentes grupos taxonómicos, a pesar de su evidente importancia, nuestro conocimiento sobre el papel funcional de la diversidad microbiana en general es muy limitado (Martiny *et al.*, 2006).

Nunca se ha hecho ningún análisis exhaustivo global de la biodiversidad de aguas dulces en comparación con los realizados en los sistemas terrestres (Olson *et al.*, 2001). Las 125,000

especies de animales de agua dulce que hasta ahora han sido descritas, representan el 9.5% de todas las especies animales conocidas en el planeta (incluyendo un tercio de todas las especies de vertebrados), y no se ha llevado a cabo un inventario completo (Strayer y Dudgeon, 2010). Las aguas dulces en su conjunto son un punto de acceso para la biodiversidad, algunas especies de agua dulce tienen grandes áreas geográficas, pero la naturaleza insular de los hábitats de agua dulce ha llevado a muchas especies a evolucionar en pequeños rangos geográficos, a menudo abarcando apenas un solo lago o cuenca de drenaje, lo que resulta en biotas con altos niveles de endemismos y alto grado de recambio de especies entre cuencas (Strayer, 2006). La diversidad de las poblaciones microbianas, sólo limitada por temperaturas extremas ($> 121^{\circ} \text{C}$), pH extremadamente ácido o alcalino ($< 0,5$ y $> 12,5$) y la disponibilidad de agua, indica que los microorganismos toman ventaja de casi cualquier nicho que se encuentra en el medio ambiente, viven en un ambiente intensamente competitivo y que deben explotar cualquier ventaja que posean (Griebler y Lueders, 2009). A través de su biomasa y sus capacidades metabólicas diversas, los microorganismos juegan un papel clave en la regulación de los procesos ecológicos, como la degradación de la materia orgánica en todos los ecosistemas (Sleator *et al.*, 2008).

La cuantificación de la diversidad de las comunidades ecológicas se ha convertido en una cuestión multifacética para todos los grupos de organismos, incluyendo microorganismos (Devictor *et al.*, 2010). Los estudios de la diversidad microbiana ambiental sufren de un mal en común: representan una mínima fracción de la comunidad total (Hughes y Bohannan, 2004). Los ecólogos microbianos, como todos los ecólogos, se han interesado en los factores que regulan la diversidad de la comunidad a través de escalas temporales y espaciales, el impacto de la actividad humana sobre la diversidad y las consecuencias de esta diversidad para los procesos ecosistémicos, investigar estos patrones requiere que la diversidad se compare entre diferentes ambientes (Bohannan y Hughes, 2003). Las investigaciones en esta área han comenzado a examinar si las comunidades microbianas son distintas en diferentes entornos, si la diversidad cambia con la heterogeneidad del hábitat y como los patrones de diversidad se comparan a aquellos de plantas y animales (Horner-Devine *et al.*, 2004).

La heterogeneidad del hábitat mucho tiempo se ha postulado como uno de los principales impulsores de la biodiversidad y se cree que es la base de la relación aparentemente universal especies-área, que establece que el número de especies de plantas y animales observados aumenta conforme aumenta el área muestreada (Rosenzweig, 1995).

1.2 Biodiversidad del fitoplancton

Un punto central en ecología es el entender cómo se genera la diversidad y también cuáles son los mecanismos que logran mantenerla; los patrones espaciales de diversidad realizan esta función y son esenciales para establecer estrategias de conservación (Ferrier *et al.*, 2004). Aunque los patrones han sido ampliamente documentados en estudios de plantas y animales (macroorganismos), no se han aplicado también a organismos microscópicos (Martiny *et al.*, 2006). Los inventarios de biodiversidad dulceacuícolas están en su mayoría incompletos en muchas partes del mundo, especialmente en los trópicos (Dudgeon *et al.*, 2006). Este representa una importante omisión debido al hecho de que los microorganismos comprenden gran parte de la diversidad en la Tierra y tienen un papel crucial en los ciclos biogeoquímicos y el funcionamiento de los ecosistemas (Morin y McGrady-Steel, 2004).

En el caso de los ecosistemas acuáticos, la increíble diversidad de especies, conocida como la paradoja del fitoplancton (Hutchinson, 1961), ha dado lugar a muchos estudios sobre la importancia de la competencia por luz, nutrientes y eventos de perturbación (Schippers *et al.*, 2001). Se sabe que las condiciones fisicoquímicas y de conservación del lago determinan la composición y distribución del fitoplancton, los cuales han sido utilizados como indicadores ecológicos, de manera que la composición taxonómica proporciona la base para establecer el estado general de los cuerpos de agua (Vázquez-Hurtado *et al.*, 2004). De la misma manera, hay antecedentes que muestran cómo los factores ecológicos como la depredación por el zooplancton, la competencia por los recursos limitantes bajo el principio de exclusión competitiva, inestabilidad de hábitats, recuperación de eventos catastróficos, entre otros, pueden influir en la biodiversidad de los sistemas acuáticos y la estructura de la comunidad fitoplanctónica (Reynolds, 2006). Actualmente se acepta que tanto los factores ambientales como la distancia geográfica pueden guiar la composición de

la comunidad microbiana (Dolan, 2006). La variación geográfica junto con los factores ambientales se ha documentado como una de las principales causas que determinan los patrones a gran escala en la diversidad del fitoplancton (Stomp *et al.*, 2004). La coexistencia de las especies a escala local puede verse afectada por la productividad (Leibold, 1996), la proporción de nutrientes (Sommer, 1993) y el clima de luz (Stomp *et al.*, 2004). Debido a su tamaño, la abundancia y la biología, los microorganismos han superado las limitaciones en relación con los mecanismos de dispersión, de este modo han logrado una distribución cosmopolita (Green y Bohannan, 2006). Los organismos de agua dulce a menudo desarrollan asociaciones de coexistencia regulados por eventos de depredación que pueden influir en su distribución (Shurin y Allen, 2001).

Los factores locales como la productividad (a menudo asociado con el agua clara o turbia), son cruciales para explicar los patrones de riqueza de especies (Scheffer *et al.*, 1993). Un estado eutrófico dominado por el fitoplancton tiene una mala calidad de agua y pocas especies, un sistema oligotrófico a menudo acompañado por un predominio de los macrófitos es usualmente más rica en especies (Jeppesen *et al.*, 1997; Declerck *et al.*, 2005). La vegetación acuática puede desempeñar un papel clave en estos sistemas, modulando las interacciones ecológicas (modificando la heterogeneidad del hábitat), dando lugar a una mayor riqueza que la que predice la teoría de biogeografía de islas (Scheffer *et al.*, 2006). La latitud también puede influir en la diversidad del fitoplancton a través de la irradiancia y temperatura (Pollinger, 1990) y por correlaciones significativas entre la profundidad media y la producción primaria (Mazaris *et al.*, 2010).

Las propiedades emergentes del ensamblaje del fitoplancton (densidad, diversidad de especies, uniformidad, frecuencias relativas, taxones dominantes), sobre todo la riqueza de especies es influenciada por la variabilidad espacial y temporal de los factores bióticos y abióticos y los eventos internos y exógenos (Reynolds *et al.*, 1993). Por otra parte la influencia de los efluentes puede aumentar la disponibilidad de nutrientes, esperando diferentes tendencias en la riqueza de especies dependiendo de la magnitud de las cargas y la duración del estudio, generando que la eutrofización cause un cambio catastrófico en las propiedades de los ecosistemas acuáticos (Scheffer, 2001). Según estimaciones de Crossetti *et al.*, (2008), el cambio de un estado eutrófico a uno hipertrófico en los embalses tropicales

puede conducir a una reducción del 37% de las especies presentes. Según Biccudo *et al.*, (2007), la eliminación de los macrófitos altera los sistemas acuáticos mediante el aumento del grado de perturbación, ya que en condiciones normales tienden a presentar baja biomasa de algas, alta transparencia y baja disponibilidad de fósforo. La turbidez causada por altas densidades de fitoplancton suprime el crecimiento de otros grupos de algas; en los sistemas dominados por cianobacterias el auto-sombreado tiene un impacto significativo en la productividad potencial y puede afectar a toda la estructura de la comunidad fitoplanctónica (Hubble y Harper, 2001). La variación estacional de la estructura de la comunidad de fitoplancton se ve influenciada por la dinámica de la circulación del agua, que varía en función de las temporadas de seca y lluvia en aguas tropicales (Marinho y Huszar, 2002). Crossetti *et al.*, (2008) encontraron que los períodos de formación de las floraciones masivas de fitoplancton (blooms) se limitan a períodos de estratificación (primavera y/o verano), cuando se registran altos niveles de fósforo total, carbonatos, pH y clorofila-a. Currie *et al.*, (2004) confirman que la variación estacional en las condiciones ambientales aumenta a latitudes más altas, y puede reducir la riqueza de especies mediante la exclusión de especies sensibles con estrechos márgenes de tolerancia. Otro factor que influye en la diversidad está relacionado con la dispersión reducida, que es un mecanismo por el cual la latitud puede reducir la diversidad de fitoplancton, como en el caso de los lagos de montaña, los cuales están relativamente aislados en comparación con la mayoría de los lagos que se encuentran a bajas latitudes (Vyverman *et al.*, 2007). Sin embargo, los organismos presentes en lagos de altas montañas son desafiados por la radiación UV, con lo que las especies sensibles pueden ser excluidas y por lo tanto la diversidad tiende a disminuir (Callieri *et al.*, 2001). Stomp *et al.*, (2011) mencionan que mediante la aplicación de un análisis de regresión lineal múltiple, la diversidad fitoplanctónica disminuye con respecto a la altitud y aumenta en relación con la latitud, también confirma que la temperatura, la concentración de la clorofila-a, el área y la profundidad de los lagos, mostraron efectos significativos sobre la diversidad del fitoplancton, lo que explica más del 50% de la variación total del conjuntos de datos.

Estudios recientes han demostrado que las diferencias en las características fotosintéticas pueden ofrecer oportunidades para diferenciar los nichos en el plancton (Ernst *et al.*, 2003).

Los resultados obtenidos por Stomp *et al.*, (2004), refuerzan esta teoría, ya que sus experimentos demuestran que las fuerzas selectivas promueven división del espectro de luz, favorece la divergencia en la composición de pigmentos, permite el uso más eficiente de la luz y contribuye a una biodiversidad inesperada de organismos autótrofos en los ecosistemas acuáticos.

Otro factor que influye en las estimaciones de la biodiversidad, es el propio proceso de estudio: el número de especies depende de la intensidad del muestreo, llamado esfuerzo de muestreo, que generalmente se mide como el número y tamaño de las muestras o el número de individuos, ya que si el esfuerzo de muestreo aumenta, también aumentan las especies observadas (Cam, 2002).

1.3 Relación Especie-Área (REA)

Un patrón ecológico importante es el conocer la forma en que el número de especies aumenta conforme aumenta el área muestreada, comúnmente conocida como relación especie-área (Azovsky, 2011). Este patrón fue reconocido y formalizado como la curva especie-área a principios del siglo XX (Scheiner, 2003) en la forma ley-potencia $S=cA^z$, donde S es el número de especies en un grupo taxonómico dentro del área A, (Borda de Agua *et al.*, 2002), z cuantifica la escala de riqueza con respecto al área, mientras que c es un taxón y una constante dependiente del ambiente, que representa la pendiente de una gráfica donde el eje X es A^z , mientras que el eje Y es S (Smith *et al.*, 2005). Esta teoría ha sido utilizada para relacionar la probabilidad de extinción de especies debido a la pérdida de hábitat y el diseño de las reservas que tienen una alta biodiversidad, eventos competitivos, división de nichos y efectos de las perturbaciones (García-Martín y Goldenfeld, 2006). De acuerdo con Rosenzweig (1995), una relación de especie-área fue sugerida por primera vez por Watson (1835) para las plantas vasculares de Gran Bretaña, pero Arrhenius (1921) reportó conclusiones similares para las comunidades vegetales de Suecia. Esta relación se basa en los patrones de variación de aves en islas definidas por MacArthur y Wilson (1967), quienes concluyen que los ecosistemas de islas más pequeñas

o aquellos más distantes tienen menos especies que las islas de mayor tamaño o aquellas cercanas a los continentes (fuentes de inmigración). En los últimos años se ha renovado el interés en este tema, sobre todo porque se ha utilizado como una herramienta en áreas como la biología de la conservación (Tjørve, 2003).

La riqueza de especies o el número de especies es la medida de la diversidad más frecuentemente usada (Stirling y Wilsey, 2001). Sin embargo, la riqueza de especies *per se* no implica ninguna estandarización de área muestreada (Whittaker, 1977). Por ejemplo, para agregar una escala espacial, las curvas especies-área proporcionan información sobre la naturaleza de las diferencias entre los tipos de vegetación en áreas geográficas diferentes midiendo únicamente la riqueza de especies (Hellmann y Fowler, 1999). El hecho de que el área y la diversidad casi siempre presenta esta relación, así como diferentes consistencias observadas a través de los diferentes sitios y taxas, ha significado que esta sea considerada una de las pocas leyes reales en ecología (Schoener, 1974). La relación especies-área (REA) es importante para comprender la biodiversidad y para incrementar nuestra capacidad de conservarla (Turner y Tjørve, 2005), y sirve para diferentes propósitos, por ejemplo, utilizar la extrapolación para estimar la biodiversidad (He y Legendre, 1996), establecer un grano común para el análisis, y para probar las hipótesis sobre los procesos subyacentes (Scheiner *et al.*, 2000). Según Scheiner (2003), el incremento en el número de especies es generado porque 1) a medida que más individuos son tomados en una serie de muestra, la probabilidad de encontrar especies adicionales aumenta, especialmente si la distribución de las especies no es aleatoria y, 2) áreas grandes probablemente son más heterogéneas. La REA facilita las comparaciones a distintas escalas espaciales, lo que permite probar las hipótesis sobre los procesos responsables de los patrones de biodiversidad (Scheiner, 2003). Al graficar el número de especies (S) contra el área (A) para una serie de muestras de área crecientes, la curva inicialmente va constantemente en aumento y su pendiente es alta pero se va haciendo plana. La forma de estas curvas se ha utilizado para ayudar a determinar el área requerida para una adecuada toma de muestras de las especies de una comunidad particular (concepto de la superficie mínima) (Goodall, 1952), para caracterizar la estructura de la comunidad, para estimar la riqueza de especies (Grassle y Maciolek, 1992), para medir el efecto de las perturbaciones en las comunidades

(Lawery, 1991), para definir el tamaño adecuado de las áreas naturales y reservas en biología de la conservación y la estimación de las velocidades de extinción (MacArthur y Wilson, 1967). Durrett y Levin (1996) y Hubbell (2001) asumen que las REA son dinámicas y reflejan el equilibrio de la diversidad espacial de los procesos tales como eventos de dispersión y extinción en el paisaje biogeográfico. ¿Por qué es importante conocer la forma de la curva de especies-área? Basado en la forma de la curva, se puede estimar la diversidad total de especies de una comunidad o ecosistema de una muestra dada, estimar la extinción de especies como resultado de la pérdida de hábitat y la fragmentación de eventos, se pueden incluso crear modelos más complejos de las curvas especies-área en los patrones del paisaje a diferentes escalas, se pueden predecir patrones biológicos en la naturaleza (Tjørve, 2003).

En ecología microbiana esta relación ha recibido poca atención en los ecosistemas de agua dulce y los estudios que analizan las variables que determinan la biodiversidad en los lagos tropicales y subtropicales son escasos (Havens *et al.*, 1996; Smith *et al.*, 2005; Yuma *et al.*, 2006). Además de eso poco se sabe sobre cómo el tamaño de los lagos puede influenciar en los patrones de diversidad del fitoplancton. Los estudios sobre la riqueza de especies de fitoplancton en los ecosistemas naturales y experimentales muestran que existen relaciones especies-área significativas, donde el área de fitoplancton puede tener un efecto sobre la riqueza de especies. Esto último ha sido propuesto por Dodson *et al.*, (2000) quienes encontraron que el área actúa como un factor de control para determinar las relaciones significativas entre la riqueza de especies y la productividad primaria. Según Stomp *et al.*, (2011), la diversidad de fitoplancton se incrementa con respecto al área del lago. Este patrón es similar a la relación observada en muchos ecosistemas (MacArthur y Wilson, 1967). Debido a que los lagos pueden ser considerados como hábitats de islas proporcionan un sistema apropiado de estudio para probar algunos aspectos de esta teoría (Eadie *et al.*, 1986), tales como la proporción de la diversidad de especies de fitoplancton en los lagos. Según Hillebrand y Azovsky (2001), se espera que el área del lago sea importante para organismos grandes como el zooplancton y peces. Declerck *et al.*, (2005) y Smith *et al.*, (2005) afirman que esta relación no es clara para el fitoplancton, ya que algunos estudios muestran resultados discordantes. Contrariamente a lo anterior, Kruk *et al.*, (2009)

encontraron que la tendencia en la riqueza de fitoplancton es que esta disminuye a medida que el tamaño del lago aumenta, y que la riqueza de fitoplancton se incrementa cuando hay un alto porcentaje de vegetación sumergida.

¿La diversidad microbiana se ajusta a las mismas reglas que se aplican a los patrones de la biodiversidad en general, o un evento en particular y los diferentes grupos de organismos se rigen por normas diferentes, siendo limitados por diferentes tipos de restricciones? (Azovsky, 2002). Smith *et al.*, (2005) mencionan que hay evidencia sorprendente de que las relaciones especies-área que surgen de los estudios experimentales en pequeña escala pueden ajustarse correctamente a los ecosistemas acuáticos naturales, y que estos resultados pueden ampliar en gran medida nuestro conocimiento sobre la influencia de las dimensiones del área en la biodiversidad de un ecosistema y también confirman la relevancia de los datos obtenidos experimentalmente para ser aplicados al análisis, comprensión e interpretación de los patrones ecológicos de mayor escala, lo que confirma, además, que los patrones de diversidad microbiana son muy consistentes con los se han reportado para los macroorganismos. Green y Bohannan (2006) han sugerido que los microorganismos muestran las curvas de especies-área relativamente planas, con valores de z inferiores a los reportados para macroorganismos, sin embargo, hay algunos datos publicados que hace esta comparación difícil, a pesar de esto, estudios recientes muestran valores de z consistentes con los de macroorganismos. Aunque la relación especies-área se ha observado para prácticamente todos los principales grupos de organismos, hay relativamente pocos datos sobre si se puede aplicar al fitoplancton. De esta forma este estudio intenta responder a la pregunta de investigación: "¿es la diversidad del fitoplancton una función con respecto al área del lago?", aplicando la relación especies-área a los diferentes lagos en la región de Los Tuxtlas.

2. Pregunta de Investigación

¿La diversidad del fitoplancton está relacionada con el incremento en área y volumen del lago?

¿Es posible elaborar un inventario biológico de las especies de fitoplancton?

3. Hipótesis

La diversidad de las especies de fitoplancton se incrementa con respecto al aumento en el área del lago.

4. Objetivos

4.1 General

Determinar si la diversidad del fitoplancton en los lagos de la región de Los Tuxtlas está en función con el área de los lagos.

4.2 Específicos

1. Determinar la estructura de la comunidad de fitoplancton de cinco lagos de la región de Los Tuxtlas.
2. Determinar si la diversidad del fitoplancton es una función positiva del incremento en área y volumen de los lagos.
3. Elaborar un inventario biológico de las especies del fitoplancton.
4. Evaluar la calidad del inventario de fitoplancton por medio del Modelo Clench.

5. Materiales y métodos

5.1 Los Tuxtlas: Descripción del área de estudio

La región conocida como Los Tuxtlas se encuentra dentro del ecosistema de la selva neotropical. Representa la frontera norte de la selva neotropical en las Américas. La Sierra de Los Tuxtlas es una cadena montañosa volcánica situada al sur de Veracruz, en el Golfo de México, entre 18'05 "y 18'43" de latitud norte y 94'35 "y 95'25" de longitud oeste. Según Mayer (1962), fue formada por dos grandes macizos volcánicos: volcán San Martín Tuxtla al noroeste (1650 m snm) y Santa Marta al sureste (1700 m snm). Los Tuxtlas es un área clave del ecosistema en la región para capturar el agua de lluvia y el principal suministro de agua a las principales ciudades de los alrededores como Catemaco, San Andrés Tuxtla, Acayucan, Coatzacoalcos y Minatitlán (Estrada y Coates-Estrada, 1999). El presente estudio se realizó en cinco lagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz: Catemaco, Majahual, Chalchoapan, Encantada) y Nixtamalapan (figura 1), maximizando las diferencias de área en base a un gradiente que va del lago más grande al más pequeño.

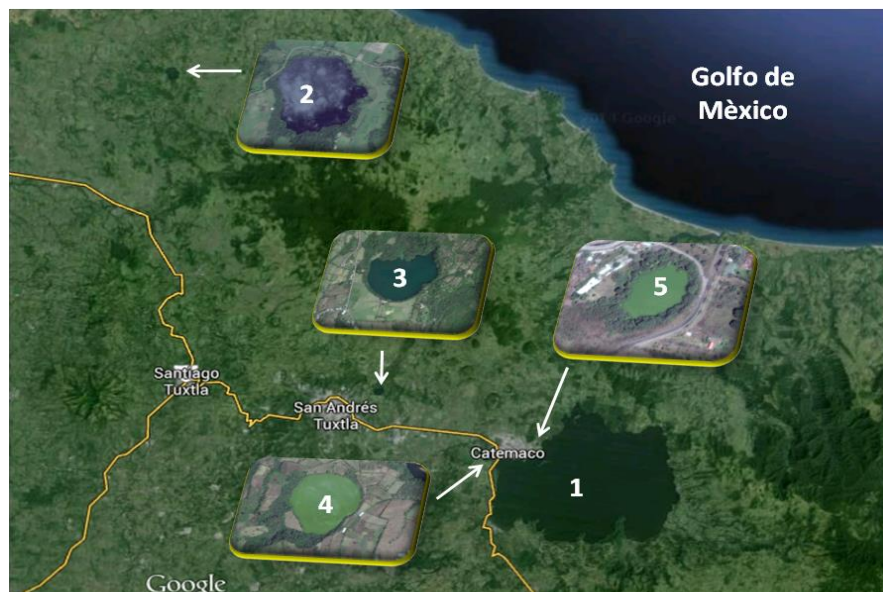


Figura 1. Área de los lagos de estudio: 1) Catemaco, 2) Majahual, 3) Encantada, 4) Chalchoapan, 5) Nixtamalapan. INEGI 2014.

5.2 Muestreo

El cronograma de muestreos se muestra en la tabla 1. Las muestras fueron tomadas con un muestreador Kemmerer: integral, 1, 5, 10, 15 m de profundidad más una muestra de 25 m en los lagos Majahual, Chalchoapan y Encantada. Las muestras fueron preservadas con una solución de Lugol en tubos de plástico de 50 mL. Todos los procedimientos fueron llevados a cabo con lo sugerido por Lind (1985).

Tabla 1. Cronograma de muestreo de los lagos en estudio

	2010		2011		2012			2013			
Lago	oct	oct	mar	apr	oct	mar	apr	may	jun	jul	oct
Cat	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Nix		x		x		x	x	x	x	x	x
Chal		x		x		x	x	x	x		
Enc	x	x		x		x	x	x	x	x	x
Maj				x			x	x	x	x	x

5.3 Variables físicas y químicas

Los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto fueron obtenidos usando una sonda multiparámetrica YSI 6600 V2. El disco Secchi fue usado para determinar la visibilidad (la profundidad a la cual el disco Secchi desaparece de la vista) (Z_{SD}), a partir de la media de los meses muestreados. A su vez la Z_{SD} fue utilizada para determinar el coeficiente de extinción vertical de la luz (Kalff, 2002) de acuerdo con la siguiente formula:

Ecuación 1
$$kd = \frac{1.7}{Z_{SD}}, \text{ donde}$$

kd = Coeficiente de extinción vertical de la luz

Z_{SD} = profundidad de disco Secchi

1.7 = factor de conversión

La zona fótica fue estimada a partir de los datos del coeficiente de extinción vertical usando la siguiente fórmula:

Ecuación 2
$$Z_{eu} = \frac{\ln 100}{k_d} \text{ , donde}$$

Z_{eu} = zona fótica

k_d = coeficiente de extinción vertical de la luz

5.4 Identificación taxonómica

Previo a la identificación taxonómica de las especies de fitoplancton se realizó un entrenamiento intensivo en taxonomía impartido por el M. en C. Ruben Hernández Morales, del Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Se usó un microscopio Nikon Eclipse 80i. Se tomaron imágenes de las muestras con una cámara Nikon D7000, para posteriormente utilizar el software Image-ProPlus 6.1 para la identificación a nivel de género o especie (Huber-Pestalozzi, 1955; Weber, 1971; Starmach y Sieminska, 1974; Prescott y Vinyard 1982; Krammer y Lange-Bertalot, 1986; Comas-González, 1996; John *et al.*, 2002; Komárek y Anagnostidis, 2005; Cronberg y Annadotter, 2006; Taylor *et al.*, 2007). Los siguientes Doctores apoyaron la identificación de organismos mediante asesoría en línea: Alexander Krakhmalny de la Academia Nacional de Ciencias de Ucrania, Yuri Okolodkov del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana y Eberto Novelo Maldonado, del Laboratorio de Algas Continentales, Ecología y Taxonomía, Departamento de Biología Comparada, Universidad Nacional Autónoma de México.

5.5 Conteo y abundancia de células

Los conteos celulares y los datos de abundancias fueron usados para la construcción de las curvas de acumulación de especies. Los conteos fueron realizados con cámara Palmer

Maloney (APHA, 1995). Para cada lago se contaron 30 campos de cada muestra y se calcularon abundancias (células l⁻¹) usando la siguiente fórmula:

Ecuación 3: Células l⁻¹ = N x 1,000 mm³ / A x D x F, donde:

N = células contadas

A = área del campo (mm²)

D = profundidad de campo (mm)

F = campos contados

5.6 Diversidad de especies

El índice de equitatividad de Shannon-Wiener fue estimado para cada lago (Magurran, 1988). El índice asume que todas las especies están representadas en las muestras, indica que tan uniformes son las especies representadas (en abundancia), considerando todas las especies muestreadas (Villareal *et al.*, 2004).

Ecuación 4: $H' = -\sum p_i \ln p_i$

Para calcular la diversidad del fitoplancton se utilizó el exponencial del índice de Shannon, ponderando todas las especies de acuerdo a su importancia relativa (Jost y González-Oreja, 2012).

Ecuación 5: ${}^1D = e^{-\sum p_i \ln p_i}$

5.7 Curvas de acumulación de especies

Una curva de acumulación de especies es la gráfica del número de especies observadas como función de alguna medida del esfuerzo de muestreo requerido para observarlas (Colwell *et al.*, 2004). Las curvas de acumulación de especies fueron construidas usando la metodología propuesta por Villareal *et al.*, (2004).

5.8 Inventario de especies

Para evaluar la calidad del inventario cada serie de datos fue ajustada usando el modelo Clench (Jimenez-Valverde y Hortal, 2003), cuya expresión matemática es

Ecuación 6: $S_n = a * n (1 + b * n)$, donde

a = tasa de incremento de nuevas especies al inicio del inventario

b = parámetro relacionado con la forma de la curva

Los parámetros a y b fueron aplicados para obtener las especies que representan la calidad del inventario mediante la expresión:

Ecuación 7: $IQ = S_{obs} / (a / b)$, donde

IQ = calidad del inventario

S_{obs} = especies observadas

Para predecir el esfuerzo de muestreo necesario para registrar el 95% de las especies presentes, la siguiente expresión fue aplicada:

Ecuación 8: $n_{0,95} = 0.95 / (b * (1 - 0.95))$

5.7 Batimetría, estimación del volumen y área

Los datos de profundidad fueron registrados usando una sonda Hummingbird 110. En cada lago se realizaron transectos para registrar la profundidad a cada 20 m y las respectivas posiciones con un sistema de posicionamiento global Garmin 76. Los datos fueron cargados en el software ArcScene para obtener los mapas batimétricos de cada lago y las capas de profundidad (frustrums) fueron utilizadas para calcular los volúmenes de acuerdo con Welch (1948):

Ecuación 9: $\text{Volumen del lago} = \Sigma \text{ de los frustrums}$

Ecuación 10 Volumen del frustrum = $\frac{h}{3} (a_1 + a_2 + \sqrt{a_1 a_2})$, donde

h = profundidad del frustrum

a₁ = area del frustrum

a₂ = area del fondo del frustrum

5.8 Relación especies-área

La relación especies-área fue definida mediante la siguiente ecuación:

Ecuación 11: $S = cA^z$, donde

S = riqueza de especies, A = área del lago

c = factor de riqueza de especies, normalmente entre 20-20000

z = factor de acumulación de especies, usualmente entre 0.2-0.5

5.9 Relación especies-volumen

La relación especies-volumen fue definida usando una modificación de la ecuación de la función potencia $S = cA^z$, calculando la relación primeramente para volumen total del lago (V_T) y posteriormente para el volumen comprendido en la zona fótica (Z_{eu}):

Ecuación 12: $S = cV_t^z$

Ecuación 13: $S = cV_{Zeu}^z$, donde

S = riqueza de especies

V_t = volumen total del lago

V_{Zeu} = volumen de la zona fótica

c = factor de riqueza de especies

z = factor de acumulación de especies

6. Resultados

6.1 Variables fisicoquímicas del lago de Catemaco

El perfil de temperatura del lago Catemaco (figura 2) es característico de un ambiente polimíctico, manteniendo el cuerpo de agua en una condición de mezcla casi continua durante los meses de octubre de 2011 y marzo-abril 2013. No obstante, se presentaron eventos de estratificación, siendo los más notables los de mayo y octubre de 2012 y junio de 2013. A nivel estacional, hay una marcada diferencia en los registros de la temperatura superficial, desde los 22°C a finales del invierno e inicios de primavera, hasta los 31° C en verano.

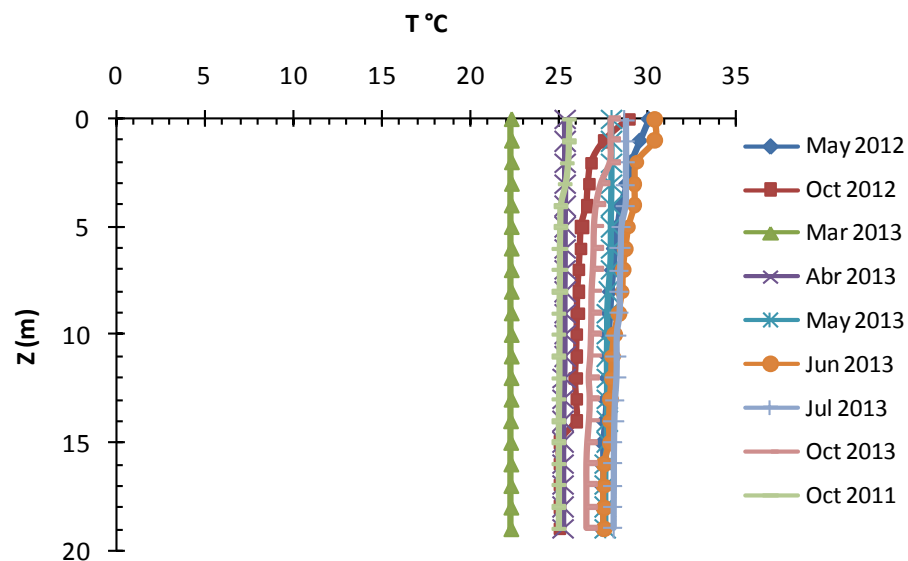


Figura 2. Perfil de la temperatura del lago de Catemaco

El oxígeno disuelto (figura 3) se mantuvo prácticamente presente en toda la columna de agua durante los meses de marzo y abril de 2013, fluctuando entre los 9.0 y 9.6 mg l⁻¹. El mes de octubre de 2011 presentó concentraciones de oxígeno en superficie y hasta los 3m de 9.0 mg l⁻¹, comenzando a descender a partir de los 5m hasta los 7 mg l⁻¹ hasta el fondo del lago. En mayo y octubre de 2012 se observan marcados descensos en la concentración del oxígeno hasta condiciones anóxicas desde los 15m hasta los 19m.

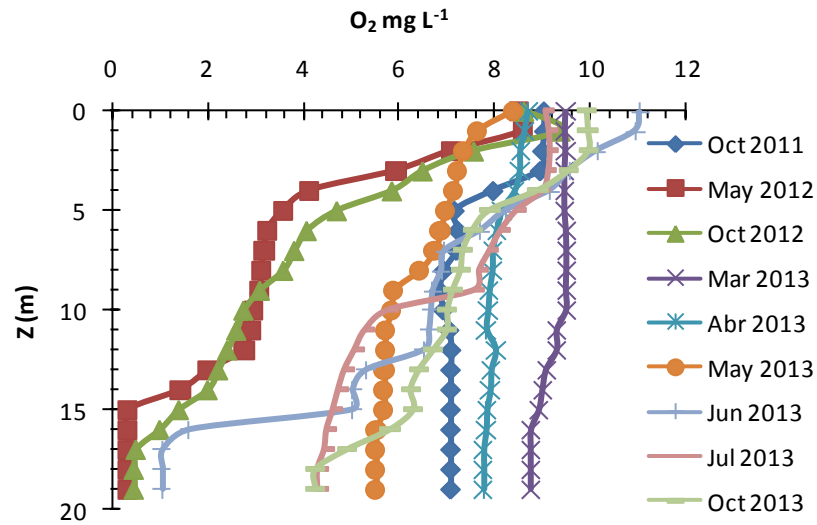


Figura 3. Perfil del oxígeno disuelto del lago de Catemaco.

En cuanto al disco Secchi, los valores máximos de visibilidad se registraron en octubre de 2011 y octubre de 2013 (0.70 m), mientras que para los demás meses se obtuvieron registros de 0.65 m (mayo de 2013) y 0.51 m en junio de 2013 (figura 4).

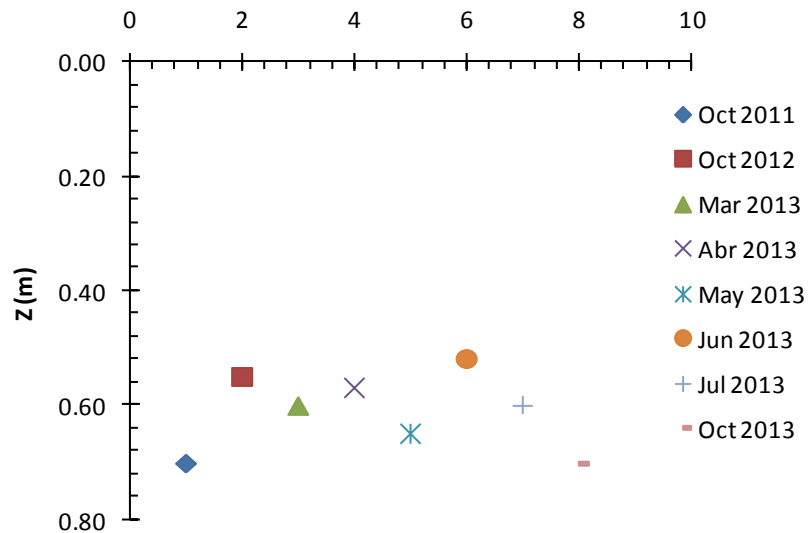


Figura 4. Profundidad de disco Secchi del lago de Catemaco.

6.2 Variables fisicoquímicas del lago Majahual

El perfil de temperatura del lago Majahual (figura 5) muestra prácticamente el mismo patrón de estratificación para todos los meses muestreados: de superficie a los 5 m hay un intervalo de temperatura (epilimnio) que va de 26 a 30°C, a partir de los 5-12 m (metalimnio) la temperatura comienza a descender hasta los 25-23°C, para finalmente presentar una zona hipolimnetica a partir de los 15m con una temperatura entre 21 y 22° C. A nivel estacional, hay una diferencia en los registros de la temperatura superficial, yendo desde los 26°C en primavera, 29-30°C en verano, mientras que en otoño se registra una temperatura de 28°C.

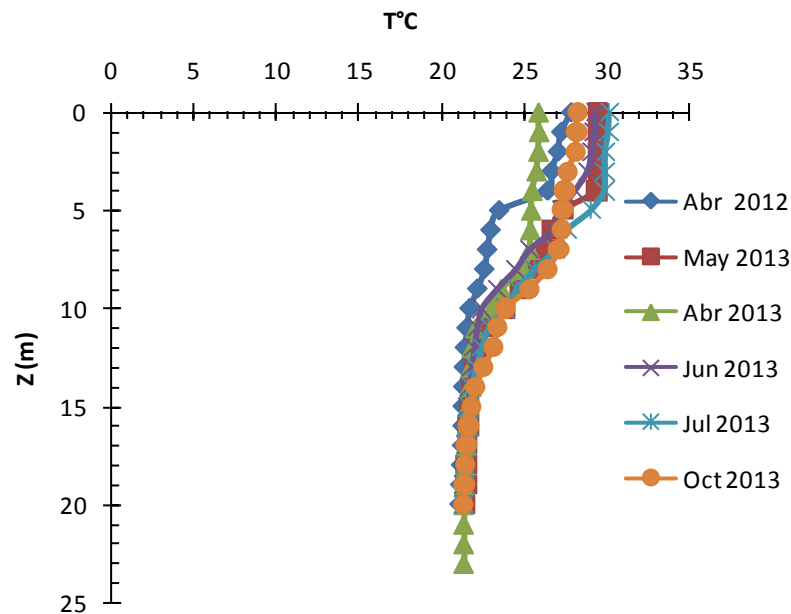


Figura 5. Perfil de temperatura del lago Majahual

El lago Majahual presenta una concentración de oxígeno en superficie que fluctúa entre los 9 y 11 mg L⁻¹ en superficie (perfil clinógrado), mostrando en abril de 2012 y mayo de 2013 ligeros aumentos a los 2 y 5 m de profundidad (perfiles heterógrados positivos), alcanzando los 11.5 y 12 mg L⁻¹ respectivamente (figura 6) . Por su parte la zona anóxica empieza por debajo de los 14 m. Majahual solo presentó un máximo de tres metros de visibilidad (figura

7) en octubre de 2013, a diferencia de los valores más estables obtenidos en los demás meses (1.2 -1.4 m).

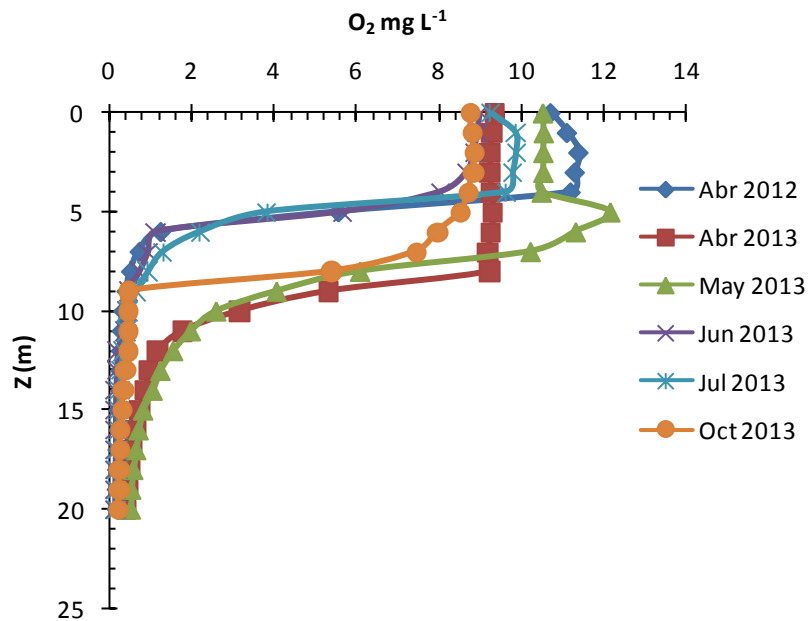


Figura 6. Perfil de oxígeno disuelto del lago Majahual.

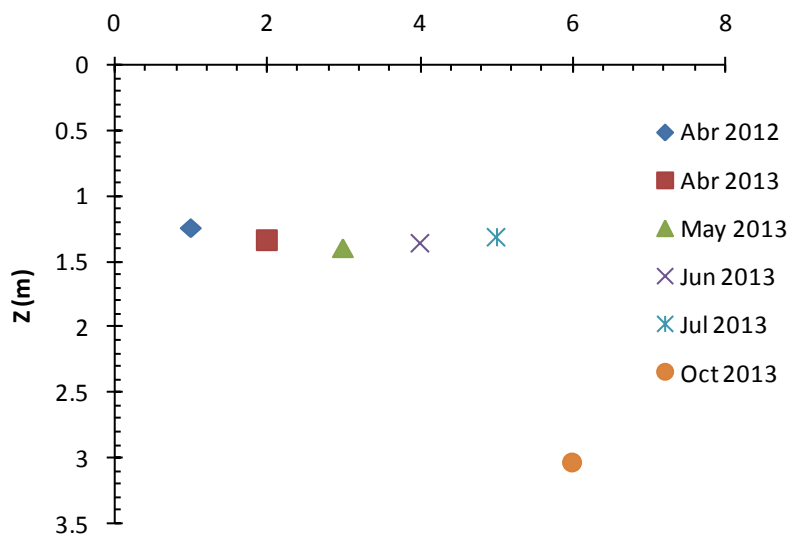


Figura 7. Profundidad de disco Secchi del lago Majahual.

6.3 Variables fisicoquímica del lago Chalchoapan.

El lago Chalchoapan es de tipo monomítico, es decir, presenta estratificación de la columna de agua en el verano, de marzo a octubre y circulación a finales del invierno y principios de primavera (figura 8). En marzo de 2013 prácticamente toda la columna de agua presentó la misma temperatura, no así para los meses restantes, los cuales muestran la zona epilimnetica de superficie hasta los 3-4m, excepto para el mes de octubre de 2011, cuando el límite inferior de este estrato baja hasta los 7-8m y la termoclina fluctúa entre 8 y 10m.

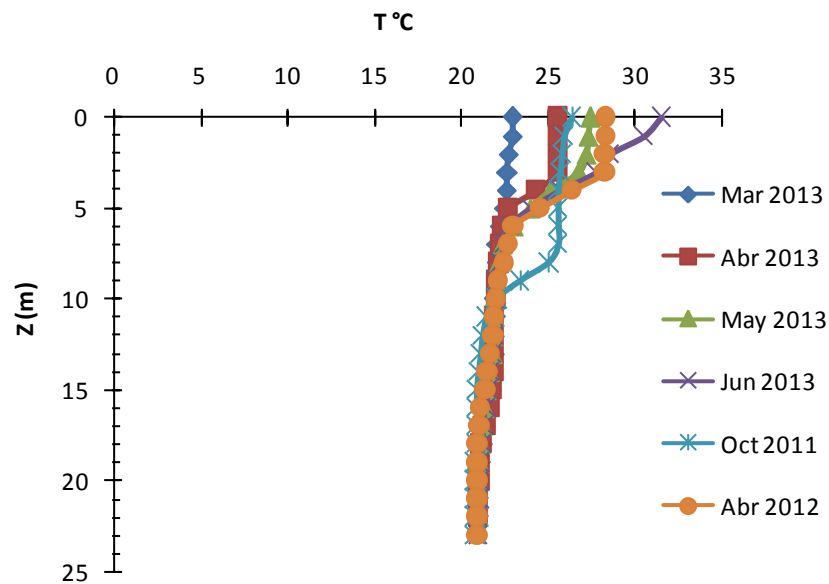


Figura 8. Perfil de temperatura del lago Chalchoapan.

El lago Chalchoapan presenta concentraciones de oxígeno disuelto por arriba de 7.8 mg l^{-1} , mientras el fondo tiende a ser anóxico (figura 9). En general la anoxia inicia alrededor de los 10 m, excepto en marzo de 2013, donde aparece por debajo de los 22 m. En abril de 2012 y junio de 2013 se presentan aumentos de concentración a los 5 y 2 m de profundidad respectivamente, relacionado con una acumulación de algas en esa zona. El perfil de oxígeno disuelto sigue una curva de tipo clinógrado, excepto en los meses de abril 2012 y junio de 2013, donde tiende a ser de tipo heterógrado positivo. La visibilidad responde a un

mayor registro en el mes de octubre de 2011 (1.6 m), que coincide con ser el mes con menor concentración de oxígeno disuelto (figura 10).

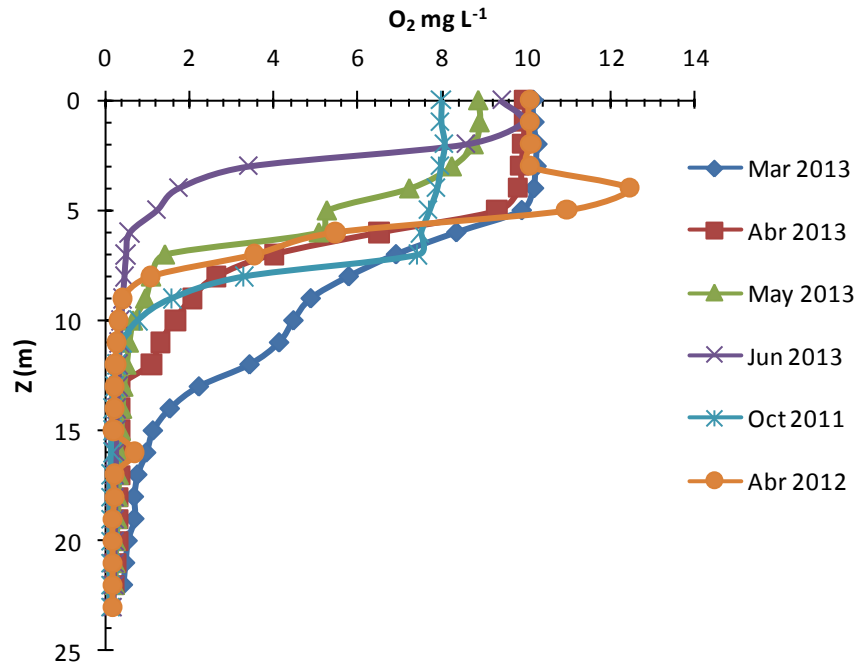


Figura 9. Perfil del oxígeno disuelto del lago Chalchoapan.

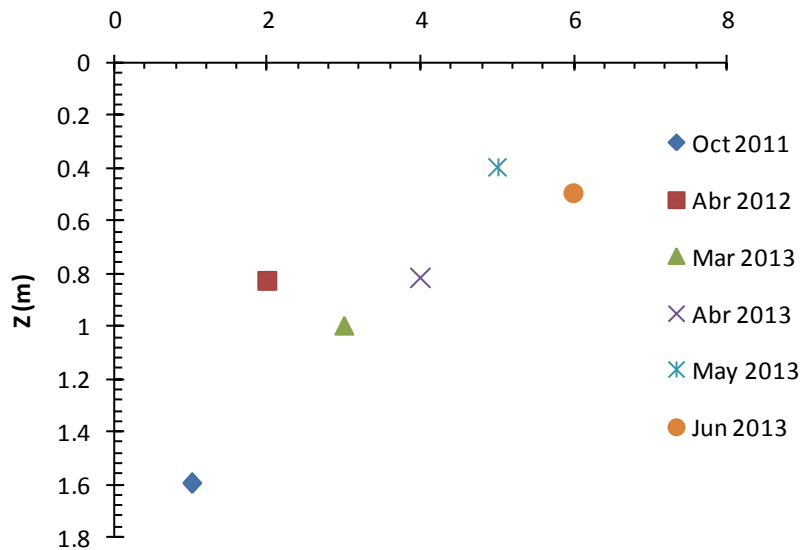


Figura 10. Profundidad de disco Secchi del lago Chalchoapan

6.4 Variables fisicoquímicas del lago Encantada

El perfil de temperatura del lago Encantada (figura 11) muestra una ligera variación en los primeros 4 m de profundidad, desde los 22°C (marzo 2013), hasta un máximo de 28°C (junio de 2013). El resto de los meses presentó un intervalo de 23°C (octubre 2011) a 27°C en (mayo 2013). Virtualmente no hay metalimnion, solo un epilimnion de 0 a 4 m de profundidad después del cual hay un hipolimnion homogéneo de los 5 a los 23 m.

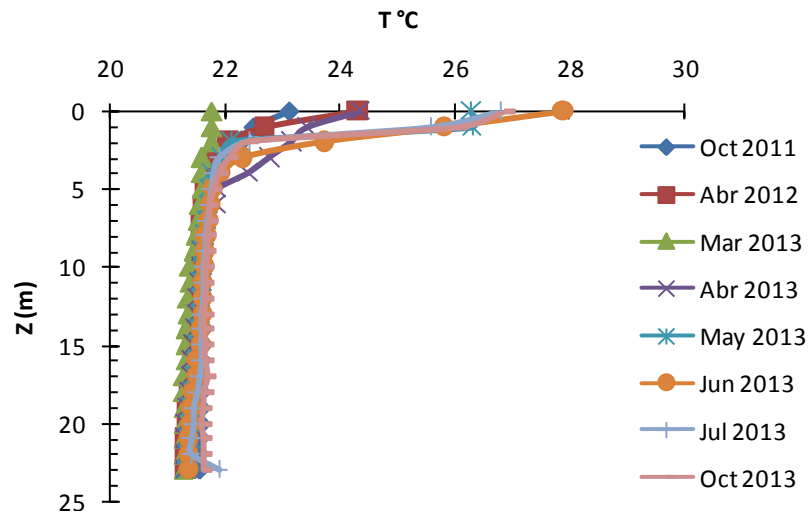


Figura 12. Perfil de la temperatura del lago Encantada.

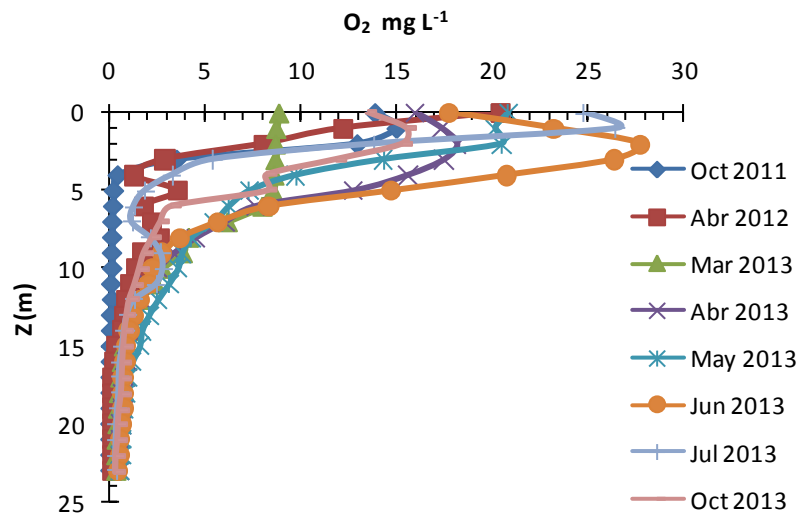


Figura 11. Perfil del oxígeno disuelto del lago Encantada.

El lago Encantada mostró variabilidad en los perfiles de oxígeno disuelto (figura 12), en los cuales los picos de concentración se registraron en abril (2012) y julio (2013) entre 2 y 4 m, alcanzando la máxima concentración en junio de 2013 con 26 mg L⁻¹ (curva de tipo heterógrada positiva). En contraste, la zona epilimnética más baja fue registrada en marzo de 2013 (9 mg L⁻¹). Hubo variación en los perfiles de abril 2012 y julio 2013 entre los 5 y 10 m, después de los 15 m se observa claramente la zona hipolimnética con anoxia. La visibilidad va de los 0.5 a 1.0 m, excepto los meses de junio y marzo de 2013 con 1.5 y 2.9 m respectivamente (figura 13).

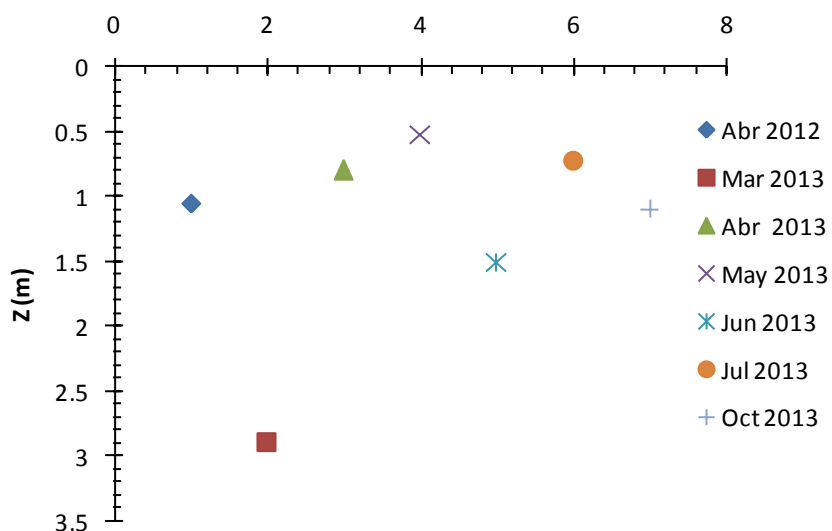


Figura 13. Profundidad de los discos de Secchi del lago Encantada.

6.5 Variables fisicoquímicas del lago Nixtamalapan

El perfil de temperatura del lago Nixtamalapan (fig. 14), muestra la capa epilimnética de 5m, el metalimnion entre los 5 y 9 metros y el hipolimnion después de los 10m hasta los 13m. Este patrón se mantuvo en todos los muestreos excepto en marzo de 2013, donde prácticamente no hubo estratificación.

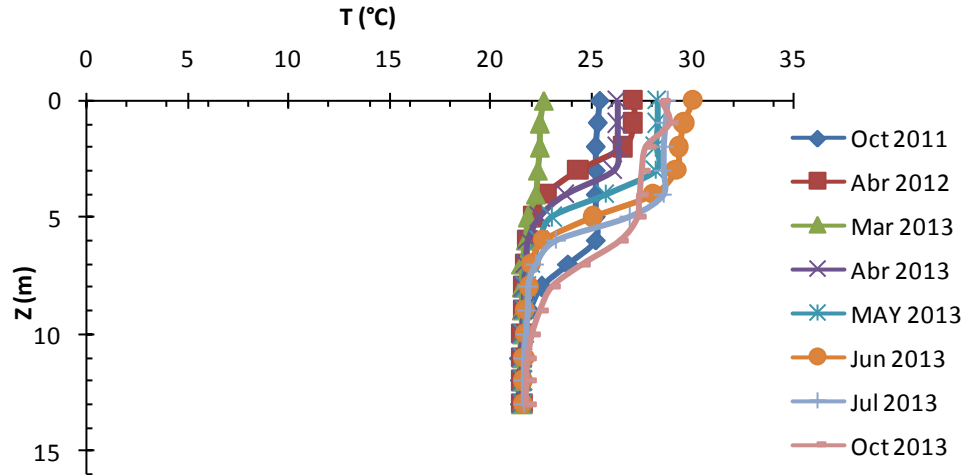


Figura 14. Perfil de la temperatura del lago Nixtamalapan.

El perfil de concentración de oxígeno disuelto es de tipo clinógrado (fig. 15), donde van disminuyendo las concentraciones de oxígeno en el hipolimnio hasta llegar prácticamente a la hipoxia. Las concentraciones registradas en los 4 m de profundidad oscilan entre los 8 y 10 mg L⁻¹, excepto en el mes de abril de 2013, cuando alcanzó el valor más bajo (4.5 mg L⁻¹), y por el contrario marzo de 2013 con 9.8 mg L⁻¹).

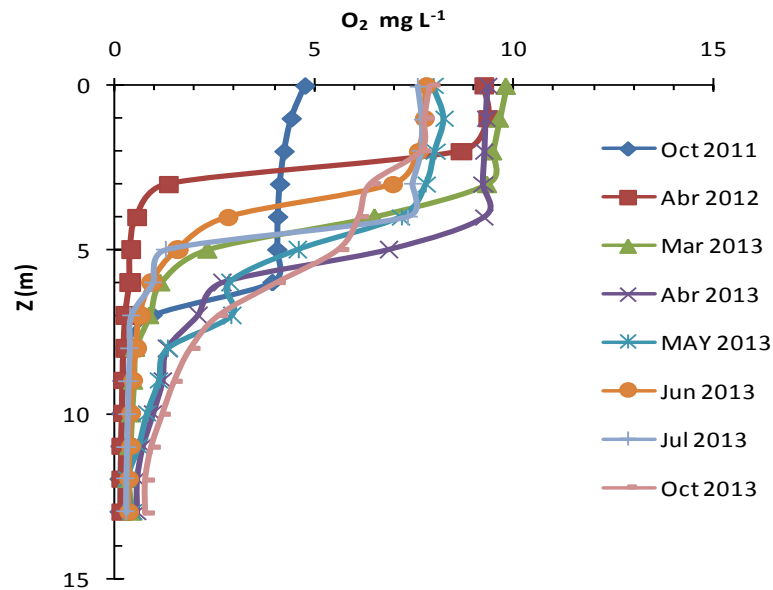


Figura 15 Perfil del oxigeno disuelto del lago Nixtamalapan.

La mayor visibilidad corresponde a julio de 2013 con 2 m (figura 16), seguido de octubre y marzo del mismo año con 1.75 y 1.90 m respectivamente. En los meses restantes se registraron valores entre 0.9 y 1.25 m.

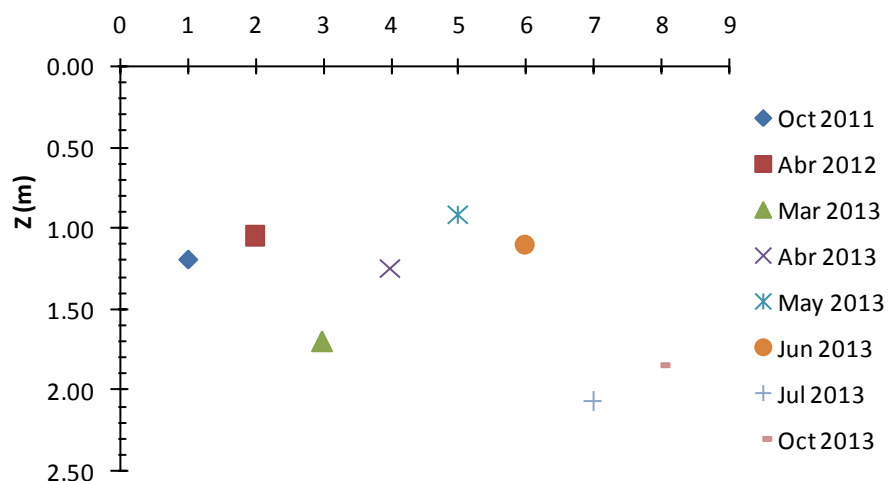


Figura 16. Profundidad de los discos de Secchi del lago Nixtamalapan.

Los valores medios de la profundidad de disco Secchi (Z_{SD}), coeficiente de extinción vertical y de la zona fótica se presentan en la tabla 2. El Lago de Catemaco presentó la menor Z_{SD} con 0.61 m, seguido de los lagos Encantada, Chalchoapan, Nixtamalapan y Majahual. Los valores del coeficiente de extinción vertical en los lagos en estudio se muestra en orden descendente a continuación: Catemaco (2.78 m^{-1}), Chalchoapan (1.98 m^{-1}), Encantada (1.45 m^{-1}), Nixtamalapan (1.22 m^{-1}) y Majahual (1.04 m^{-1}). Los resultados de la profundidad de la zona fótica muestran una relación inversa con las lecturas de Z_{SD} y kd , encontrándose que a menores valores de estas variables hay una mayor profundidad de la Z_{eu} : Majahual (4.42 m), Nixtamalapan (3.77 m), Encantada (3.17 m), Chalchoapan (2.32 m) y Catemaco (1.65 m).

Tabla 2. Valores de profundidad de disco Secchi, coeficiente de extinción vertical y zona fótica de los cinco lagos en estudio

Lago	Z_{SD} (m)	<i>k_d</i> (m⁻¹)	Z_{eu} (m)
Catemaco	0.61	2.78	1.65
Majahual	1.62	1.04	4.42
Chalchoapan	0.86	1.98	2.32
Encantada	0.17	1.45	3.17
Nixtamalapan	1.39	1.22	3.77

6.6 Identificación taxonómica del lago de Catemaco

El análisis de 182 muestras y 5,460 imágenes, arrojó el hallazgo de 286 especies. De ellas, 194 fueron identificadas a nivel de género y/o especie, al igual que 92 registradas con un código. 9 phylla agrupan 121 especies, 100 de ellas identificadas a nivel de género y especie y 21 registradas con un código. Las tablas 3 y 4 muestran la riqueza y lista de especies del lago Catemaco respectivamente, mientras la figura 17 expresa los porcentajes de cada grupo.

Tabla 3. Lista de Phylla del lago Catemaco.

Phylla	Riqueza de especies
Chlorophyta	41
Cyanophyta	26
Coded phylum	21
Bacillariophyta	13
Euglenophyta	6
Charophyta	6
Ochrophyta	6
Dynophyta	1
Cryptophyta	1
Total	121

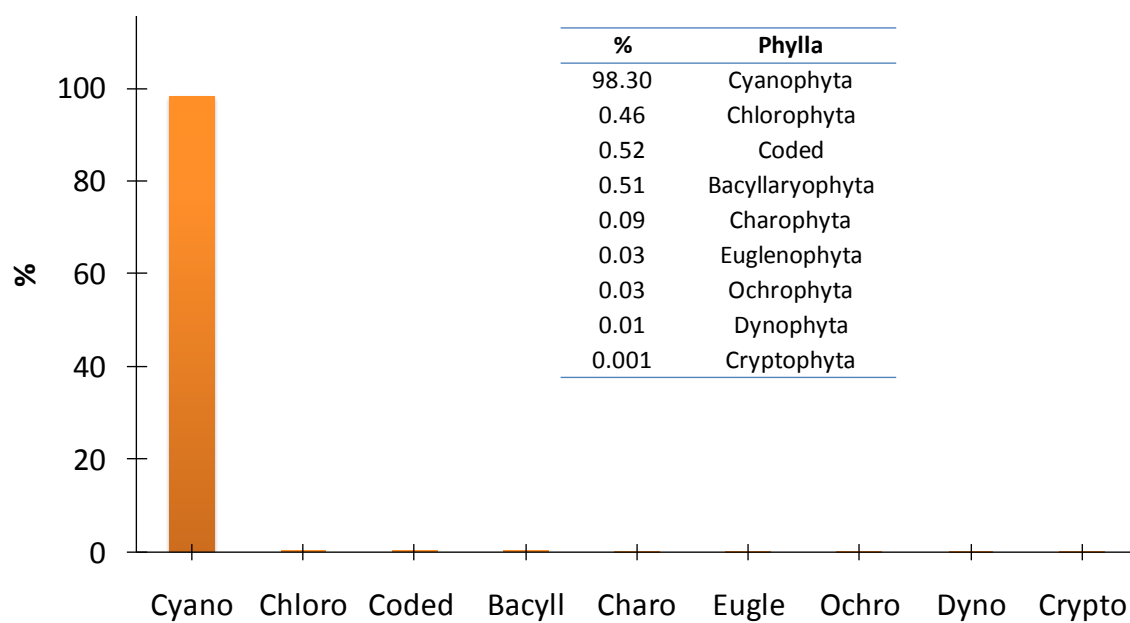


Figura 17. Diversidad taxonómica (%) en el lago de Catemaco.

Tabla 4. Lista de especies del lago de Catemaco.

Chlorophyta	Cyanophyta	Bacillariophyta	Euglenphyta	Charophyta	Ochrophyta	Dynophyta	Cryptophyta	Coded species
Kirchneriella aperta	Cylindrospermopsis raciborskii	Aulacoseira crenulata	Euglena sp.	Cosmarium acutum	Goniochloris sp.	Peridinium sp.	Rhodomonas lacustris	Sp1
Closteriopsis acicularis	Aphanothece minutissima	Aulacoseira granulata	Trachelomonas volvocina	Cosmarium sinostegos	Synura curtispina			Sp2
Monoraphidium contortum	Pseudanabaena articulata	Melosira varians	Phacus caudatus	Spirogyra mirabilis	Mallomonas heterospina			Sp3
Tetraedron minimum	Synechocystis aquatilis	Nitzschia sp.	Trachelomonas sp.	Closterium costatum	Chromulina mikroplankton			Sp4
Kirchneriella obesa	Limnothrix redekeii	Fragilaria capucina	Trachelomonas sp1.	Cosmarium sp.	Mallomonas caudata			Sp5
Lagerheimia genevensis	Chroococcus minimus	Melosira linneata	Trachelomonas oblonga	Desmid A	Ochromonas sp.			Sp6
Ankistrodesmus bernardii	Plantolyngbya limnetica	Nitzschia acicularis	Phacus pleuronectes					Sp7
Oocystis lacustris	Aphanothece clathrata	Cyclotella meneghiniana						Sp8
Scenedesmus bernardii	Rhabdoderma linneare	Fragilaria pinnata						Sp9
Monoraphidium arcuatum	Merismopedia tenuissima	Diatoma sp.						Sp10
Monoraphidium convolutum	Merismopedia trolleri	Staurosira construens						Sp11
Crucigenia tetrapedia	Synechocystis minima	Fragillaria brevistriata						Sp12
Pediastrum duplex	Limnothrix mirabilis	Navicula sp.						Sp13
Tetrastrum komarekii	Chroococcus dispersus							Sp14
Scenedesmus dimorphus	Synechococcus nidulans							Sp15
Scenedesmus falcatus	Cyanonephron styloides							Sp16
Tetrastrum triangulare	Synechosystis fuscopigmentosa							Sp17
Closterium pygmaeum	Pseudanabaena catenata							Sp18
Scenedesmus acuminatus								Sp19
Dictyosphaerium botrytella								Sp20
Monoraphidium komarkovae								Sp21
Oocystis sp.								
Coelastrum proboscideum								
Staurodesmus phimus								
Monoraphidium minutum								
Monoraphidium irregulare								

Chlorophyta	Cyanophyta	Bacillariophyta	Euglenophyta	Charophyta	Ochrophyta	Dynophyta	Cryptophyta	Coded species
Sphaerellopsis fluviatilis								
Scourfieldia sp.								
Dictyosphaerium tetrachotomum								
Ankistrodesmus falcatus								
Chlorella kessleri								
Didymogenes palatina								
Kirchneriella irregularis								
Tetraedron sp.								
Lagerheimia sp.								
Planktosphaeria sp.								
Tetraedron caudatum								
Tetraedron incus								
Tetraedron minutum								
Oocystis naegelii								
Trochiscia								

6.7 Identificación taxonómica del lago Majahual

La cantidad asciende a 51 especies (tabla 5), 26 de las cuales fueron identificadas a nivel de género y/o especie, así como 15 registradas con un código. Los phylum Cyanophyta y Chlorophyta son los grupos con la mayor riqueza (16 y 10 especies cada uno, respectivamente), seguidos de Bacillariophyta, Ochrophyta, Charophyta y Euglenophyta (4, 2, 2 y 2 especies respectivamente) (tablas 5 y 6). El grupo codificado contiene 15 especies. La diversidad taxonómica expresada en porcentaje se muestra en la figura 18.

Tabla 5. Lista de Phylla del lago Majahual

Phylla	Riqueza de especies
Cyanophyta	16
Coded taxa	15
Chlorophyta	10
Bacillariophyta	4
Ochrophyta	2
Charophyta	2
Euglenophyta	2
Total	51

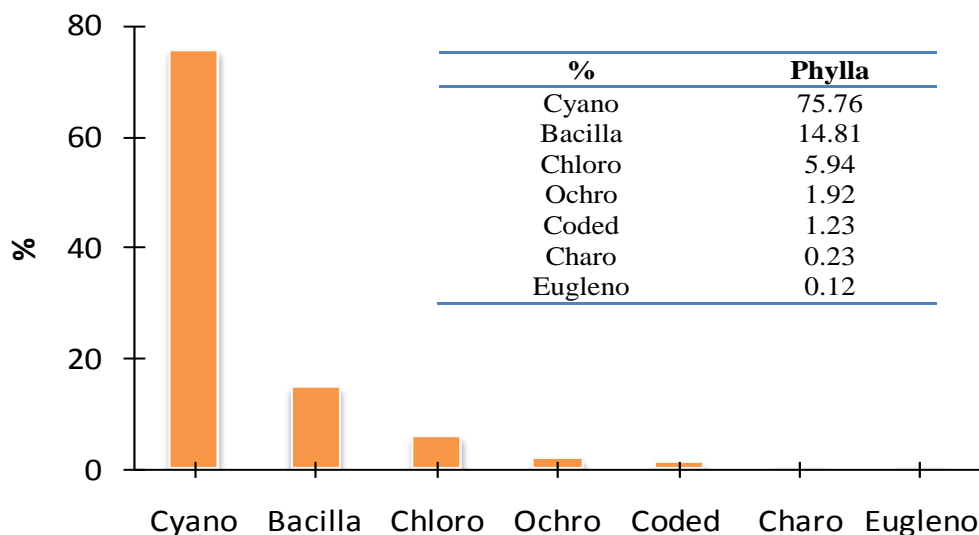


Figura 18. Diversidad taxonómica (%) en el lago Majahual

Tabla 6. Lista de especies del lago Majahual.

Cyanophyta	Chlorophyta	Bacillariophyta	Ochrophyta	Charophyta	Euglenophyta	Coded taxa
Cylindrospermopsis raciborskii	Chlorella vulgaris	Navicula sp.	Botrydium granulatum	Staurostrum chaetoceras	Trachelomonas volvocina	9766
Merismopedia punctata	Kirchneriella obesa	Acnanthes sp. 1	Ochromonas sp.	Cosmarium sp.	Euglena sp.	224
Aphanothece minutissima	Coelastrum proboscideum	Acnanthes sp.				431
Planktolyngbya limnetica	Monoraphidium contortum	Cyclotella ocellata				O392
Synechocystis minima	Oocystis sp.					OO18
Synechocystis aquatilis	Kirchneriella aperta					364
Synechococcus sp.	Oocystis lacustris					OO32
Pseudanabaena articulata	Sphaerellopsis sp.1					158
Chroococcus minimus	Sphaerellopsis sp.2					392
Limnothrix redekeii	Tetraedron minimum					9797
Synechococcus nidulans						0158 1m
Chroococcus dispersus						O128
Limnothrix sp.						O224
Synechocystis minima						OO11
Snowella sp.						OO88

6.8 Identificación taxonómica del lago Chalchoapan

54 especies en total (tabla 7), incluyen 44 con identificación a nivel de género y/o especie, al igual que 10 registradas con un código. Los phylla Cyanophyta y Chlorophyta alcanzaron las riquezas de especies más altas con 20 especies cada uno, seguidos del grupo codificado, Bacillariophyta, Euglenophyta, Ocrophyta y Charophyta (10, 1, 1, 1 y 1 especies respectivamente) (tablas 7 y 8). La diversidad taxonómica expresada en porcentaje se muestra en la figura 19.

Tabla 7. Lista de Phylla del lago Chalchoapan

Phylla	Riqueza de especies
Cyanophyta	20
Chlorophyta	20
Coded taxa	10
Bacillariophyta	1
Euglenophyta	1
Ocrophyta	1
Carophyta	1
Total	54

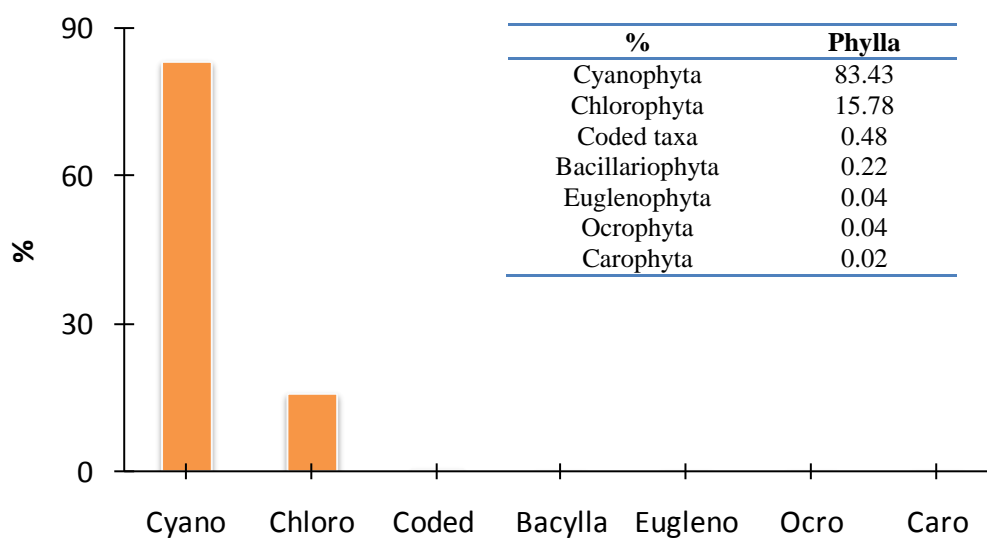


Figura 19. Diversidad taxonómica (%) en el lago Chalchoapan.

Tabla 8. Lista de especies del lago Chalchoapan.

Cyanophyta	Chlorophyta	Coded taxa	Bacillariophyta	Euglenophyta	Ochrophyta	Charophyta
Cylindrospermopsis raciborkii	Chlorella sp.	7759	Aulacoseira crenulata	Euglena sp.	Goniochloris sp.	Closterium acutum
Merismopedia punctata	Closteriopsis acicularis	7798				
Aphanothece minutissima	Sphaerellopsis fluviatilis	8258				
Chroococcus limneticus	Chlorella vulgaris	8405				
Chroococcus minimus	Scenedesmus sp.	7890				
Limnothrix redekeii	Kirchneriella obesa	8402				
Cyanonephron styloides	Actinastrum hantzschii	8031				
Synechocystis minima	tetrastrum komarekii	8206				
Rhabdoderma linneare	Scenedesmus falcatus	8488				
Planktolyngbya sp.	Monoraphidium contortum	8505				
Chroococcus sp.	Tetraedron sp.					
Merismopedia trolleri	Sphaerellopsis sp.					
Synechococcus nidulans	Chlamydomonas globosa					
Pleurocapsa sp.	Dydimogenes sp.					
Gloeocapsa sp.	Schroederia planctonica					
Planktolyngbya limnetica	Chlorella sp. 8085					
Synechocystis aquatilis	Actinochloris sp.					
Arthrospira sp.	Kirchneriella aperta					
Pseudanabaena articulata	Oocystis hunanensis					
Synechococcus sp.	Tetrastrum triangulare					

6.9 Identificación taxonómica del lago Encantada

92 especies (tablas 9 y 10) compilan 59 de ellas identificadas a nivel de género y/o especie, al igual que 33 registradas con un código. Los phylla Chlorophyta y Cyanophyta incorporan las riquezas de especies más altas (26 y 20 especies, respectivamente), seguidos de Bacillariophyta, Euglenophyta, Ochrophyta, Dynophyta, Charophyta y Haptophyta (6, 3, 1, 1 y 1 especies cada uno, respectivamente) (tabla 9). El grupo codificado incluye 33 especies. La diversidad taxonómica expresada en porcentaje se muestra en la figura 20.

Tabla 9. Lista de Phylla del lago Encantada.

Phylla	Riqueza de especies
Cyanophyta	20
Coded taxa	33
Chlorophyta	26
Bacillariophyta	6
Euglenophyta	3
Ochrophyta	1
Dynophyta	1
Carophyta	1
Haptophyta	1
Total	92

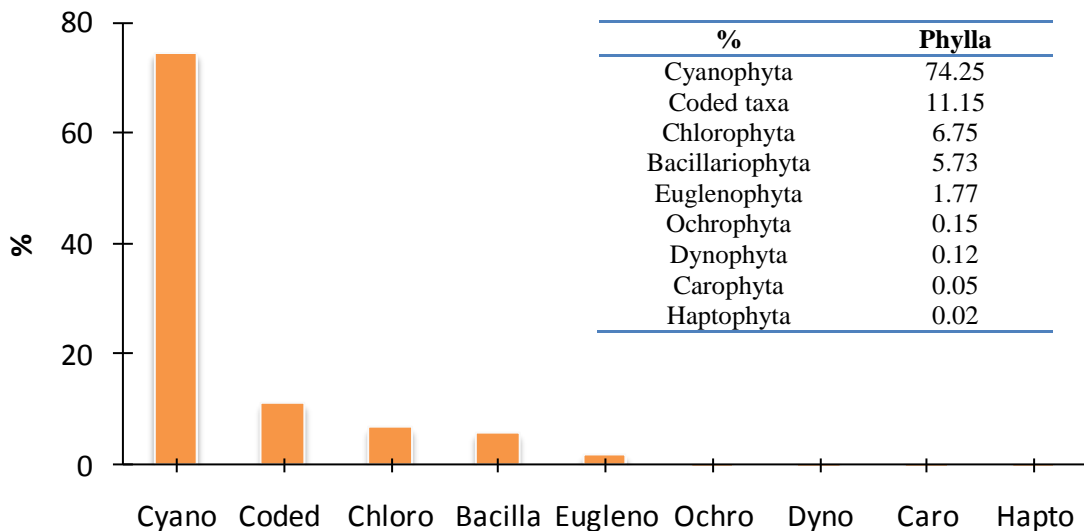


Figura 20. Diversidad taxonómica (%) en el lago Encantada.

Tabla 10. Lista de especies del lago Encantada.

Chlorophyta	Cyanophyta	Bacillariophyta	Euglenophyta	Ochrophyta	Dynophyta	Charophyta	Haptophyta	Coded taxa
Coelastrum astroideum	Planktolynghya limnetica	Nitzschia sublinearis	Trachelomons volvocina	Ochromonas sp.	Peridinium sp.	Closterium idiosporum	Prymnesium parvum	5m 9177
Nephrocytium sp.	Anabaena planktonica	Aulacoseira granulata	Phacus sp.					8705
K. obesa	Merismopedia punctata	Cyclotella ocellata	Euglena sp.					8705 2011
Trochiscia sp.	Chroococcus dispersus	Nitzschia acicularis						8640
Schroederia planctonica	Aphanothece minutissima	Nitzschia gracilis						10m 9499
Crucigenia tetrapedia	Anabaena limnetica	Nitzschia palea						9166
Monoraphidium contortum	Synechocystis aquatilis							9155
S. caribeanus	Anabaena flos-aquae							8720
Chlamydomonas globosa	Limnothrix redekeii							7759
Sphaerellopsis sp.	Chroococcus limneticus							8777
Chlorella sp. 8672	Cylindrospermopsis raciborskii							9433
Oocystis lacustris	Synechocystis minima							8713
Chlorella sp.	Synechococcus nidulans							8725
Coelastrum sp. 8675	Pleurocapsa sp.							8745
Scenedesmus acuminatus	Gloeocapsa sp.							9166 julio
Kirchneriella aperta	A. cubensis							8742
Oocystis sp.	Chroococcus sp. 9616							8575
Sphaerellopsis sp. 1	Chroococcus minimus							8637
C. vulgaris	Gloeocapsa sp. 221011 5m 8654							8638
Didymocystis sp.	Pseudanabaena articulata							8800
Sphaerellopsis fluviatilis								9512
Closteriopsis acicularis								8722
Chlorella sp. 8868								8776

Chlorophyta	Cyanophyta	Bacillariophyta	Euglenophyta	Ochrophyta	Dynophyta	Charophyta	Haptophyta	Coded taxa
								9150
								9505
								9549
								9653
								8722-1
								9505
								10m

6.10 Identificación taxonómica del lago Nixtamalapan

En el Lago Nixtamalapan se registraron 107 especies (tabla 11), 89 de las cuales fueron identificadas a nivel de género y/o especie, 18 registradas con un código. El phylum Chlorophyta contiene la riqueza de especies más alta con 36 especies, seguido de Cyanophyta con 33 y el taxa codificado con 18 especies. El conjunto de Euglenophyta, Charophyta, Bacillariophyta presentó 6 especies y finalmente Dynophyta con 2 especies (tablas 11 y 12). La diversidad taxonómica expresada se muestra en la figura 21.

Tabla 11. Lista de Phylla del lago Nixtamalapan.

Phylla	Riqueza de especies
Chlorophyta	36
Cyanophyta	33
Coded taxa	18
Euglenophyta	6
Charophyta	6
Bacillariophyta	6
Dynophyta	2
Total	107

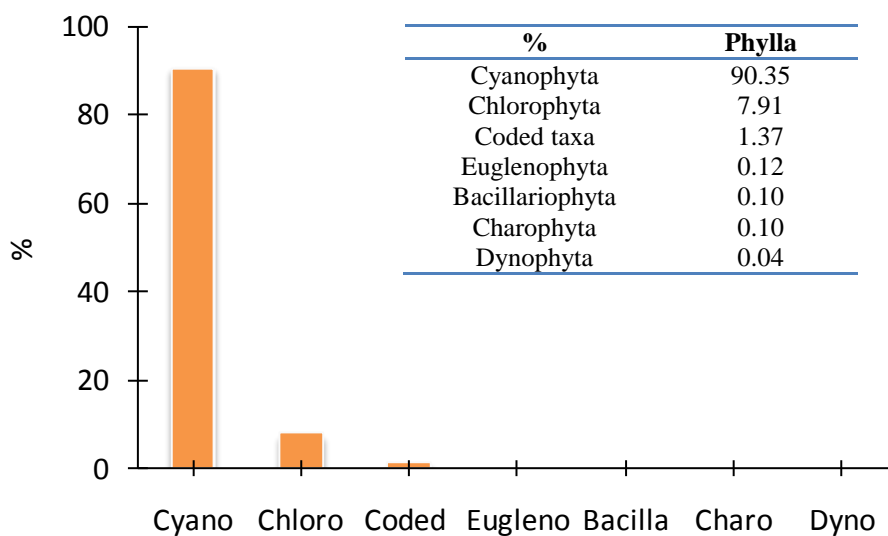


Figura 21 Diversidad taxonómica (%) en el lago Nixtamalapan.

Tabla 12. Lista de especies del lago Nixtamalapan.

Chlorophyta	Cyanophyta	Coded taxa	Euglenophyta	Charophyta	Bacillariophyta	Dynophyta
Sphaerocystis sp.	Aphanothece minutissima	Nixta 180713 10m 7452	Trachelomonas sp.	Charophyta	Aulacoseira crenulata	Peridinium sp.
Scenedesmues bernardii	Merismopedia punctata	Nixta 180713 10m 7451	Phacus agilis	Cosmarium sp. 2696	Diatoma sp.	Peridinium sp. 1
Chlorella vulgaris	Cilindrospermopsis raciborskii	7362	Trachelomonas volvocina	C. acutum	Fragillaria sp.	
Monoraphidium contortum	Merismopedia tenuissima	7278	Euglena sp.	Cosmarium sp.	Nitzschia sp.	
Tetrastrum komarekii	Limnothrix sp.	Nixta 200413 1m 7122	Phacus sp.	Staurastrum sp.	Cyclotella sp.	
Kirchneriella sp.	GlaucoSPIra sp.	7266	T. bomba	Staurodesmus sp.	Cymbella sp.	
Kirchneriella obesa	Chroococcus limneticus	231011 5M 6586		Desmid 1		
Actinastrum hantzschii	Planktolyngbya limnetica	030412 12m 6949				
Coelastrum microporum	Chroococcus dispersus	7263				
Coelastrum proboscideum	Aphanocapsa incerta	Nixta 300613 1m 7644				
Oocystis lacustris	Raphidiopsis mediterranea	Nixta 300613 5m 7644				
Scenedesmues falcatus	Merismopedia trolleri	OSC 2694				
Kirchneriella irregularis	Aphanothece clathrata	Nixta 200413 12m 7238				
Tetrastrum triangulare	Cyanonephron styloides	OSC 2694-1				
Ankistrodesmues falcatus	Synechocystis aquatilis	7248				
Tetraedron minimum	Merismopedia minutissima	7274				
Kirchneriella aperta	Microcystis novacekii	Nixta 180713 12m 7523				
Oocystis tainoensis	Pseudanabaena catenata	Nixta 180713 5m 7439				
Scenedesmus quadricanda	Pseudanabaena articulata					
Didymocystis sp.	Planktolyngbya minor					
Lagerheimia longiseta	Cilindrospermopsis sp.					
Monoraphidium convolutum	Lyngbya pseudospirulina					
Chlorella sp.	Planktolyngbya sp.					
Closterium sp.	Chroococcus minimus					

Chlorophyta	Cyanophyta	Coded taxa	Euglenophyta	Charophyta	Bacillariophyta	Dynophyta
Didymocystis fina	Aphanothece paraleliformis					
Scenedesmus sp.	Rhabdoderma linnearis					
Sphaerellopsis sp.	Cyanonephron sp.					
Monoraphidium arquatum	Synechococcus nidulans					
Raphidocelis rotunda	Chroococcus turgidus					
Chlamydomonas sp.	Chroococcus sp.					
Chlorophyta 1	Limnothrix pseudospirulina					
L. genevensis	Synechocystis sp.					
N. subsolitaria	Aphanocapsa sp.					
Planktosphaeria sp.						
Sphaerellopsis gloeocystiformis						
Crucigeniella apiculata						

6.11 Diversidad de especies

La tabla 13 muestra los valores de la riqueza de especies, abundancias, índice de Shannon-Wiener y diversidad. El lago de Catemaco aporta la mayor diversidad (0.574), seguido por Chalchoapan (0.142), Nixtamalapan (0.127), Majahual (0.096) y Encantada (0.077). De la misma forma Catemaco incluye la mayor abundancia, por arriba de Nixtamalapan, Chalchoapan, Encantada y Majahual.

Tabla 13. Riqueza de especies, abundancia, índice Shannon-Wiener y valores de diversidad obtenidos en los cinco lagos en estudio.

Lago	Catemaco	Majahual	Chalchoapan	Encantada	Nixtamalapan
Riqueza de especies	121	51	54	92	107
Abundancia (org/L)	373,114,218.75	7,385,104.15	15,534,694.43	11,741,701.95	45,299,337.65
Shannon-Wiener	0.555	2.343	1.952	2.560	2.064
Diversidad	0.574	0.096	0.142	0.077	0.127

6.12 Curva de acumulación de especies del lago Catemaco.

La figura 22 muestra la curva de acumulación de especies basada en los datos observados y esperados por los diferentes estimadores (ACEMean, CHAO1 y MMMeans), mientras que la figura 23 muestra la curva de acumulación de especies y la curva ajustada por el modelo Clench.

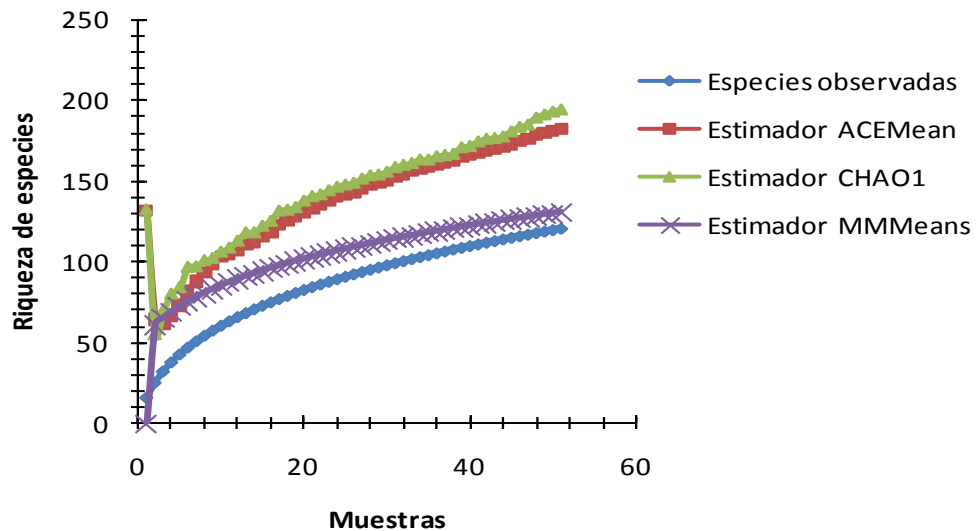


Figura 22. Curva de acumulación de especies del lago Catemaco.

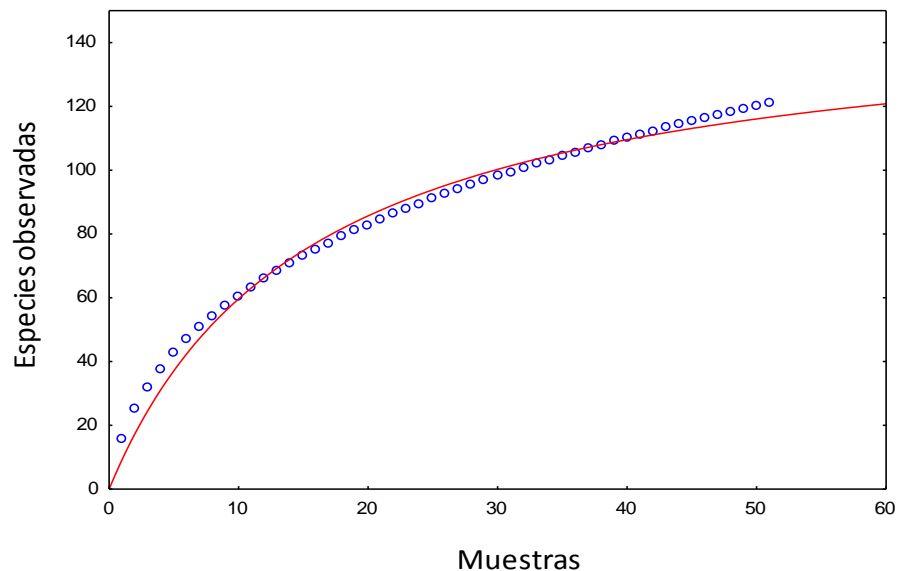


Figura 23. Curva de acumulación de especies del lago Catemaco (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en nivel de muestreo. Circulos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por función de Clench. $R^2 = 0.9891$.

6.13 Curva de acumulación de especies del lago Majahual

La figura 24 muestra las curvas de acumulación de especies basadas en los datos observados y los esperados por los diferentes estimadores (ACEmean, CHAO1 y MMMeans), mientras la figura 25 muestra la curva de acumulación de especies ajustada por el Modelo Clench.

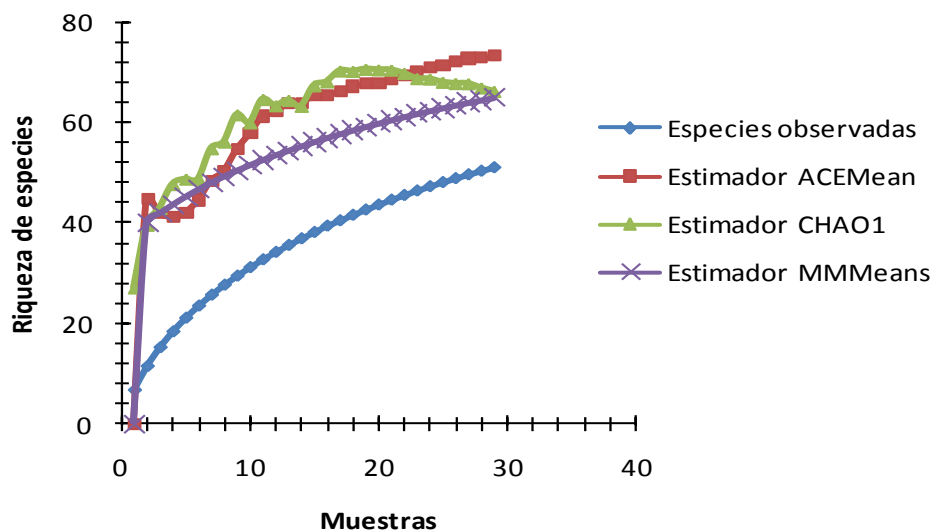


Figura 24. Curva de acumulación de especies de lago Majahual.

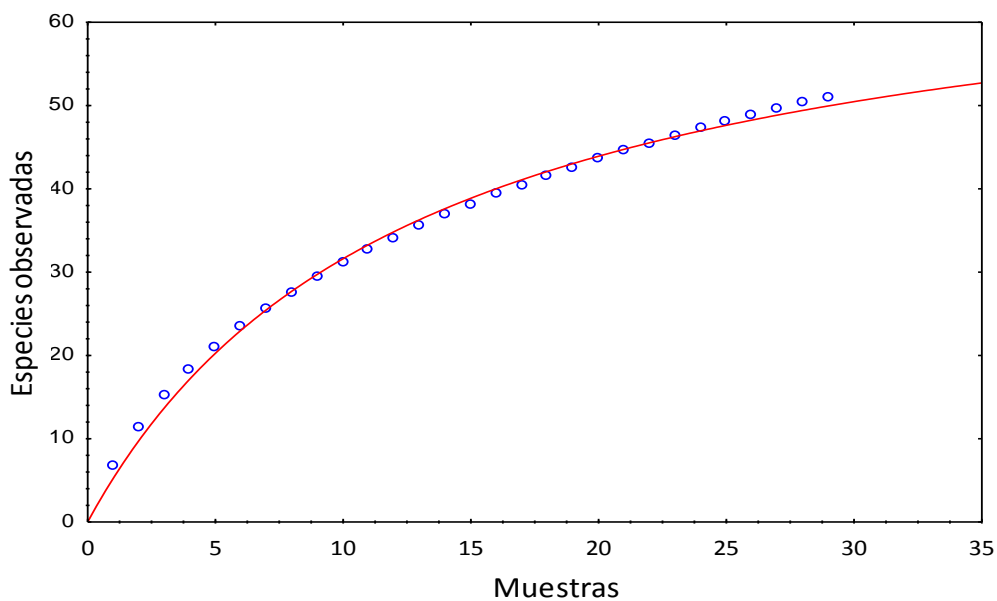


Figura 25. Curva de acumulación de especies del lago Majahual (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por el modelo Clench. $R^2 = 0.9980$

6.14 Curva de acumulación de especies del lago Chalchoapan

La figura 26 muestra las curvas de acumulación de especies del lago Chalchoapan basadas en los datos observados y los esperados por los diferentes estimadores (ACEmean, CHAO1 y MMMeans), mientras que la figura 27 muestra la curva de acumulación de especies ajustada por el Modelo Clench.

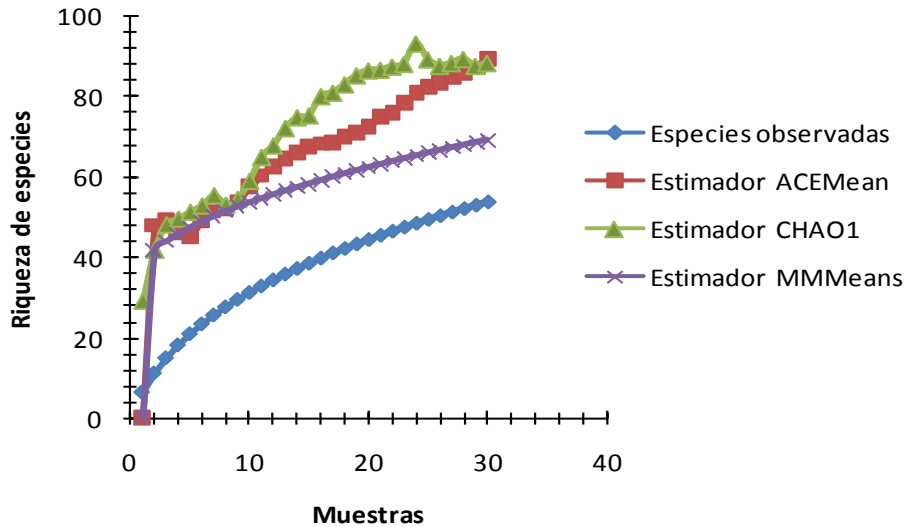


Figura 26. Curva de acumulación de especies del lago Chalchoapan.

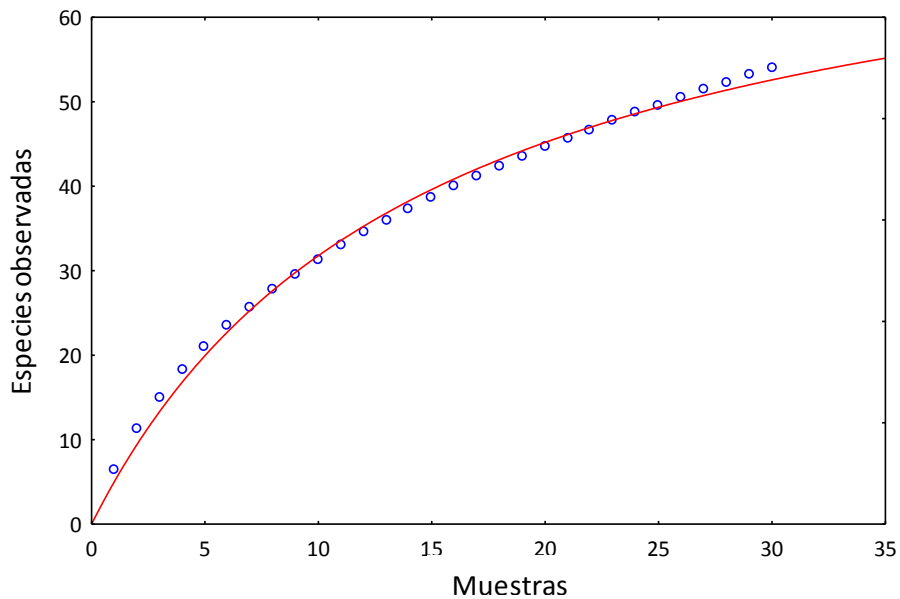


Figura 27 Curva de acumulación de especies del lago Chalchoapan (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por la función Clench. $R^2 = 0.9952$.

6.15 Curva de acumulación de especies del lago Encantada

La figura 28 muestra las curvas de acumulación de especies del lago Encantada basadas en los datos observados y los esperados por los diferentes estimadores (ACEmean, CHAO1 and MMMeans), mientras que la figura 29 muestra la curva de acumulación de especies ajustada por el Modelo Clench.

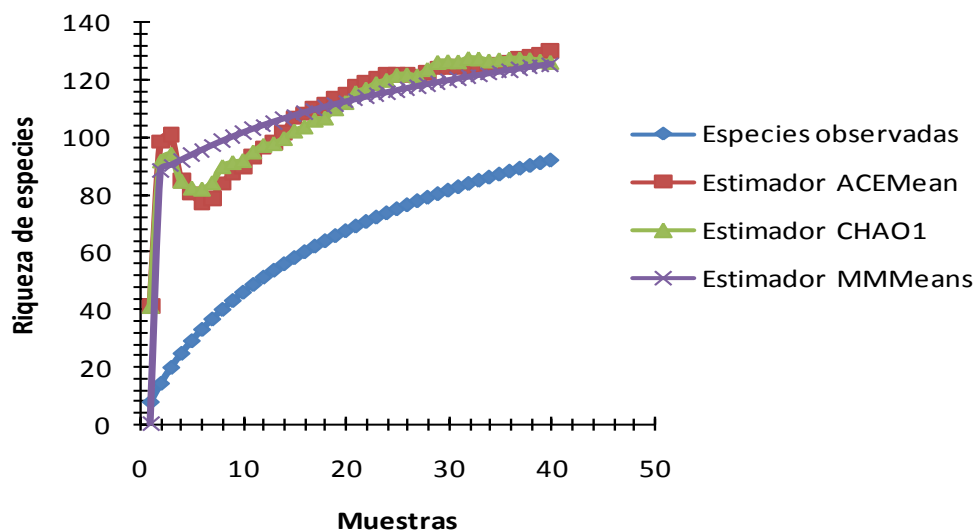


Figura 28. Curva de acumulación de especies del lago Encantada.

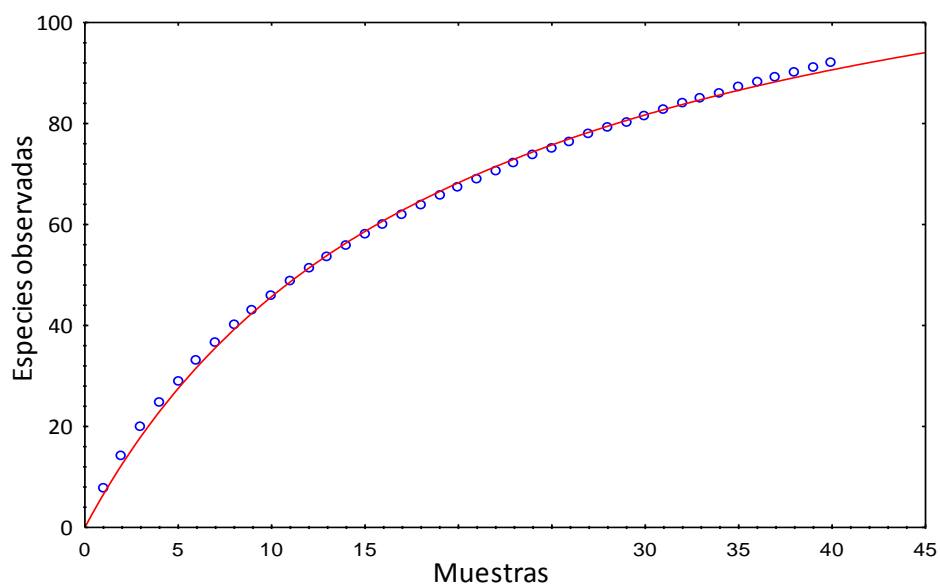


Figura 29. Curva de acumulación de especies del lago Encantada (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por la función Clench. $R^2 = 0.9985$

6.16 Curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan

La figura 30 muestra las curvas de acumulación de especies del lago Nixtamalapan basadas en los datos observados y los esperados por los diferentes estimadores (ACEmean, CHAO1 and MMMeans), mientras que la figura 31 muestra la curva de acumulación de especies ajustada por el Modelo Clench.

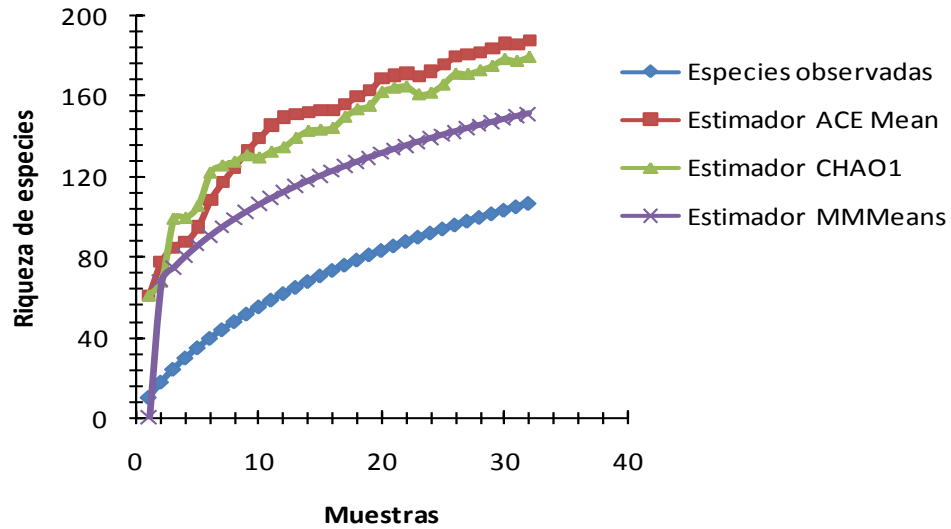


Figura 30. Curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan.

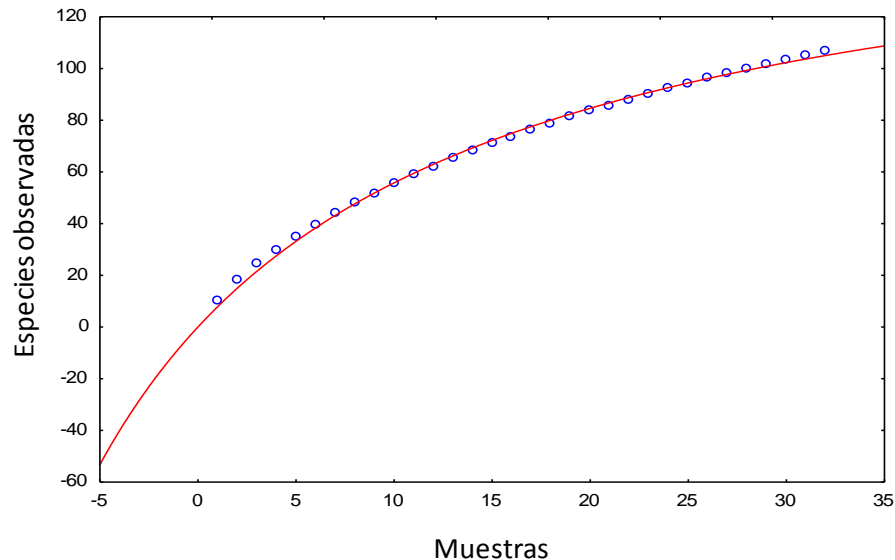


Figura 31. Curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan (Modelo Clench). Eje X, esfuerzo de muestreo (muestras). Eje Y, número de especies en cada nivel de muestreo. Círculos, curva aleatorizada. Línea continua, ajuste por la función Clench. $R^2 = 0.9987$

6.17 Evaluación del inventario de especies

De acuerdo con el modelo Clench Model, la calidad del inventario fue evaluada en base al porcentaje de especies obtenido en los cinco lagos, los cuales se muestran en la tabla 14. En la misma tabla se muestra el esfuerzo de muestreo requerido para alcanzar el 95% de las especies.

Tabla 14. Parámetros usados para la evaluación del inventario de especies. $n_{0.95}$ = esfuerzo de muestreo requerido para obtener el 95% de especies

Parámetros del Modelo					
Clench					
Lago	a	b	Especies representadas (%)	Asíntota a/b	$n_{0.95}$ (muestras)
Catemaco	9.81	0.06	79	163.5	294
Majahual	5.63	0.07	70	80.42	57
Chalchoapan	5.35	0.06	69	89.16	277
Encantada	6.92	0.05	68	138.4	370
Nixtamalapan	8.71	0.04	57	271.75	408

6.18 Batimetría del lago Majahual

La batimetría del lago Majahual se muestra en la figura 32. La máxima profundidad corresponde a dos puntos en la parte media del lago (57-60 m). En la figura 33 se muestra una perspectiva en 3D del mismo lago.

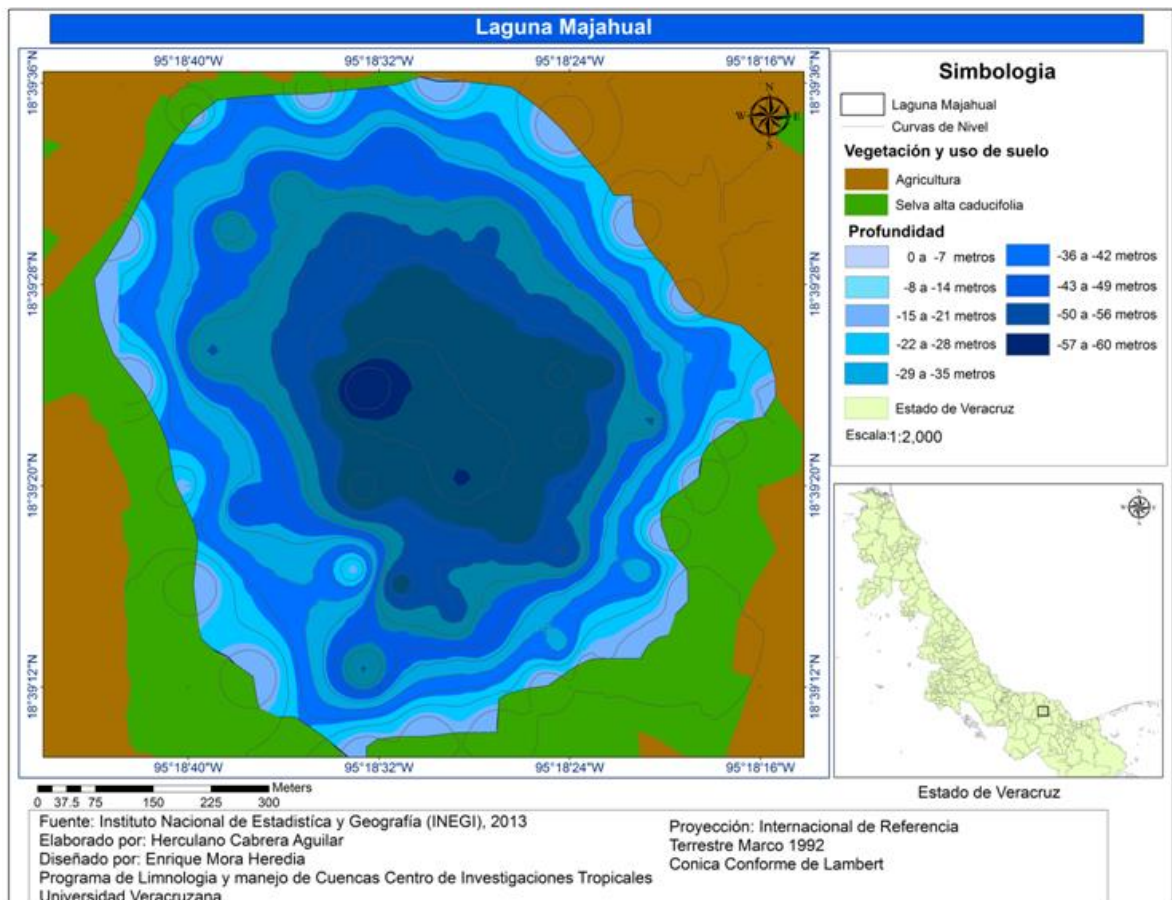


Figura 32 Mapa batimétrico del lago Majahual. Isobatas en metros.

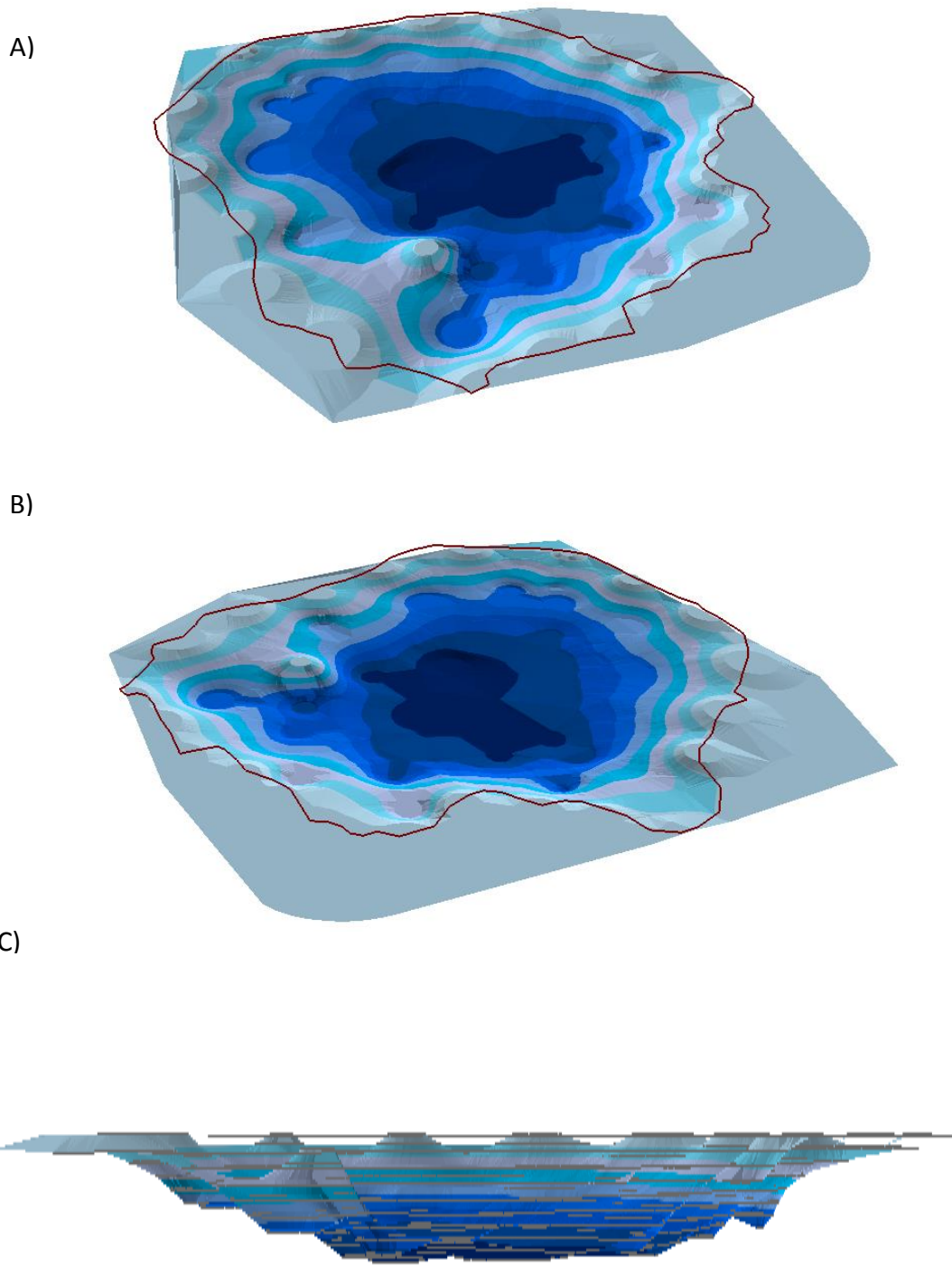


Figura 33 Mapa batimétrico en 3D del lago Majahual. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.

6.19 Batimetría del lago Chalchoapan

La batimetría del lago Chalchoapan se muestra en la figura 34. La profundidad máxima corresponde a dos fosos localizados en la parte central de la cuenca lacustre (113 y 118 m). La figura 35 muestra una perspectiva en 3D del mismo lago.

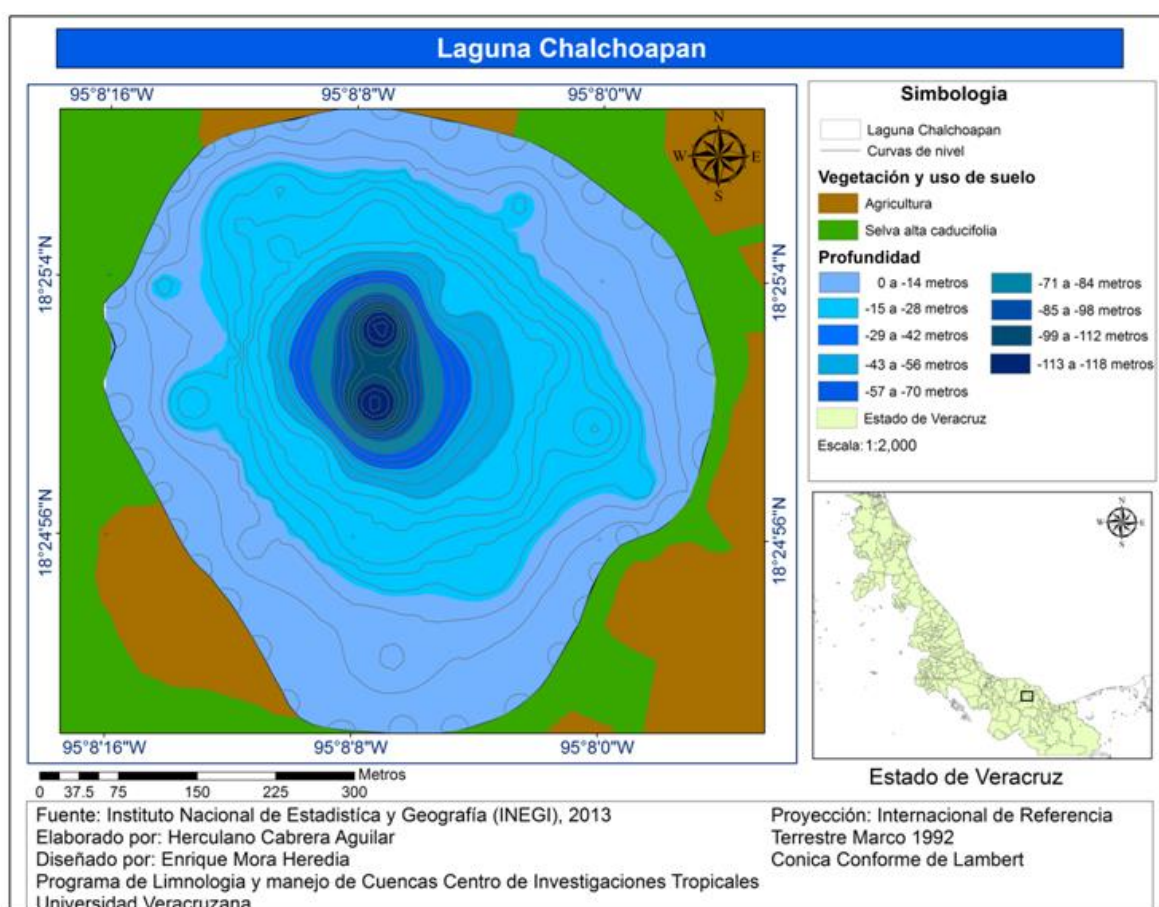
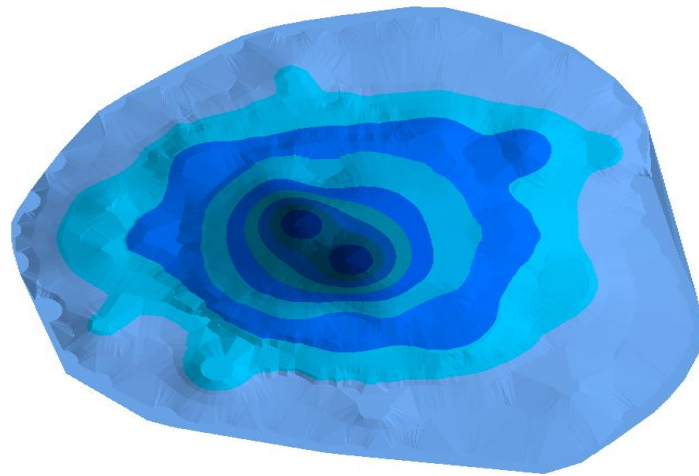
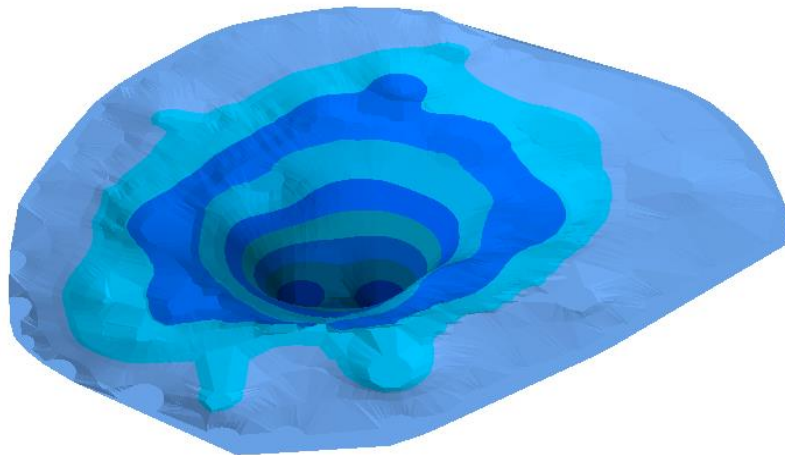


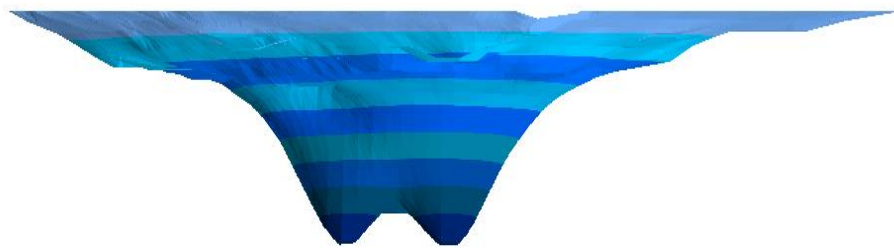
Figura 34. Mapa batimétrico del lago Chalchoapan. Isobatas en metros.



A)



B)



C)



D)

Figura 35 Mapa batimétrico en 3D del lago Chalchoapan. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.

6.20 Batimetría del lago Encantada

La batimetría del lago Encantada se muestra en la figura 36. La máxima profundidad corresponde a la parte noroeste del lago con 63 m. La figura 37 presenta una perspectiva 3D del mismo lago.

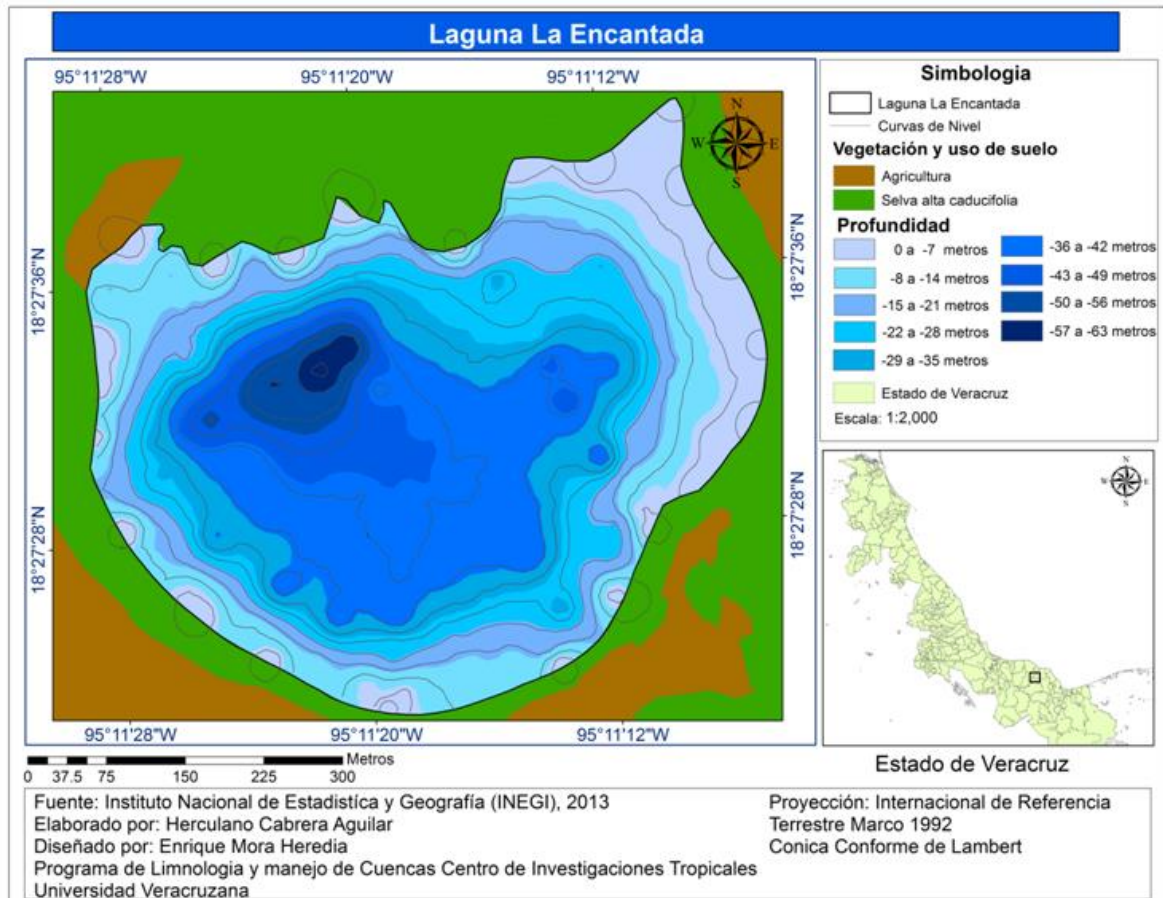


Figura 36. Mapa batimétrico del lago Encantada. Isobatas en metros.

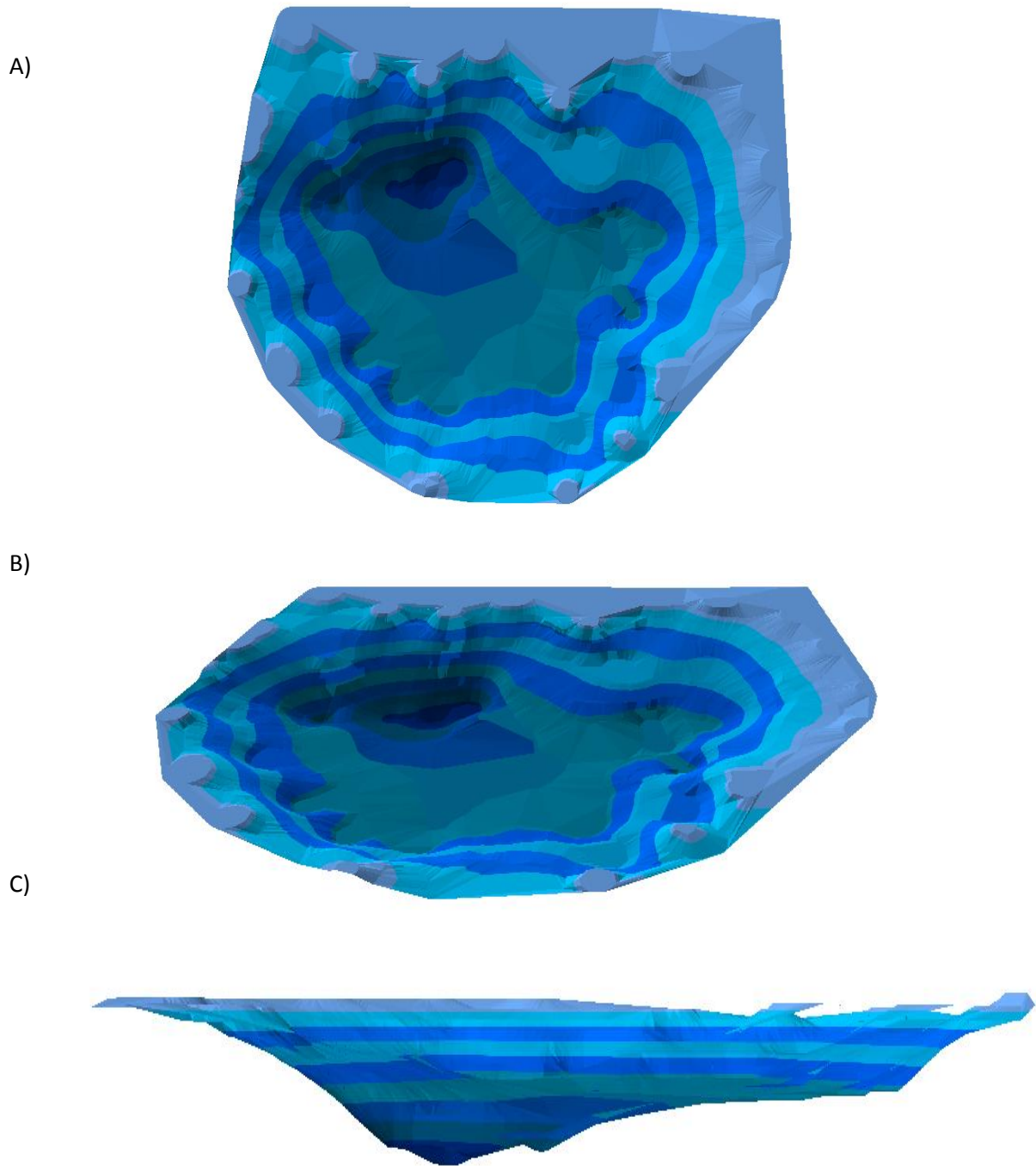


Figura 37. Mapa batimétrico en 3D del lago Encantada. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.

6.21 Batimetría del lago Nixtamalapan

La batimetría del lago Nixtamalapan se muestra en la figura 38. La máxima profundidad corresponde a la parte central del lago (13 m). En la figura 39 se puede apreciar una perspectiva 3D del mismo lago.

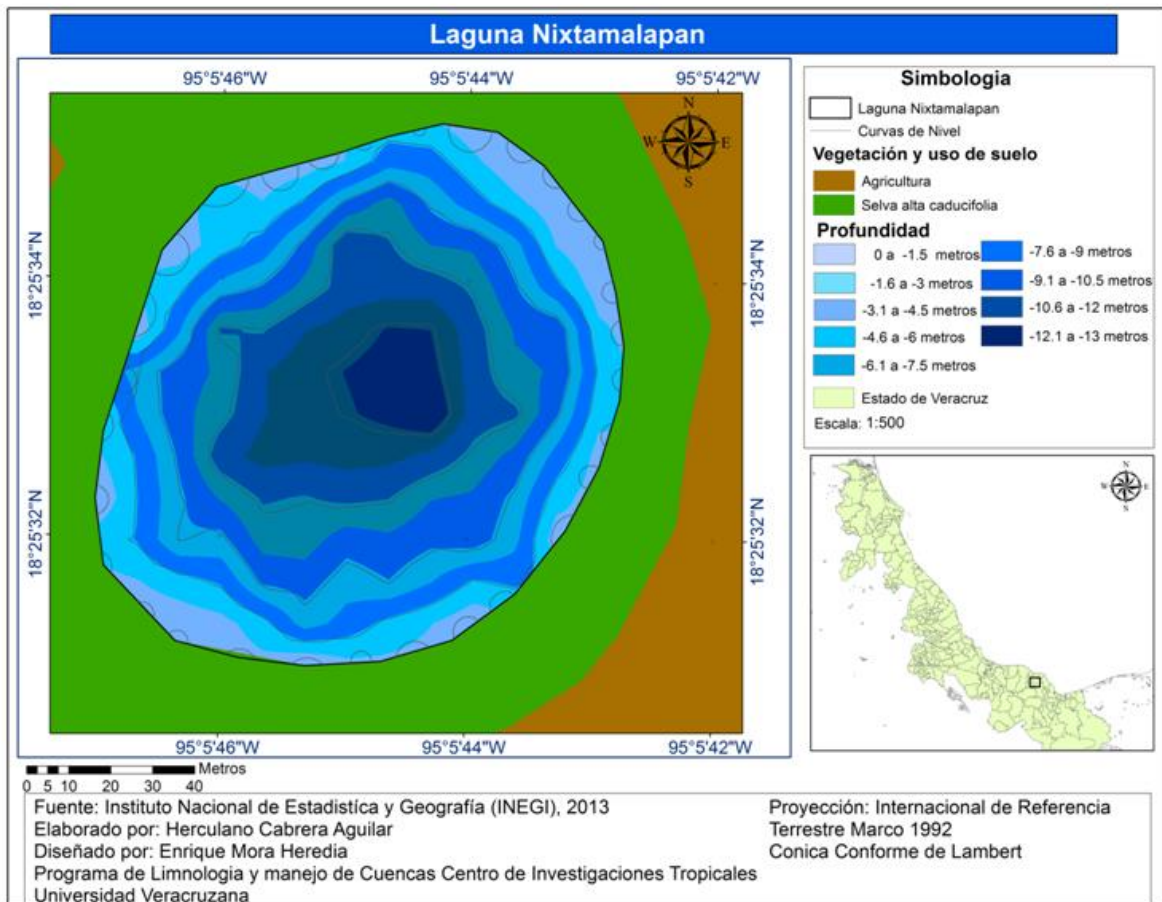


Figura 38. Mapa batimétrico del lago Nixtamalapan. Isobatas en metros.

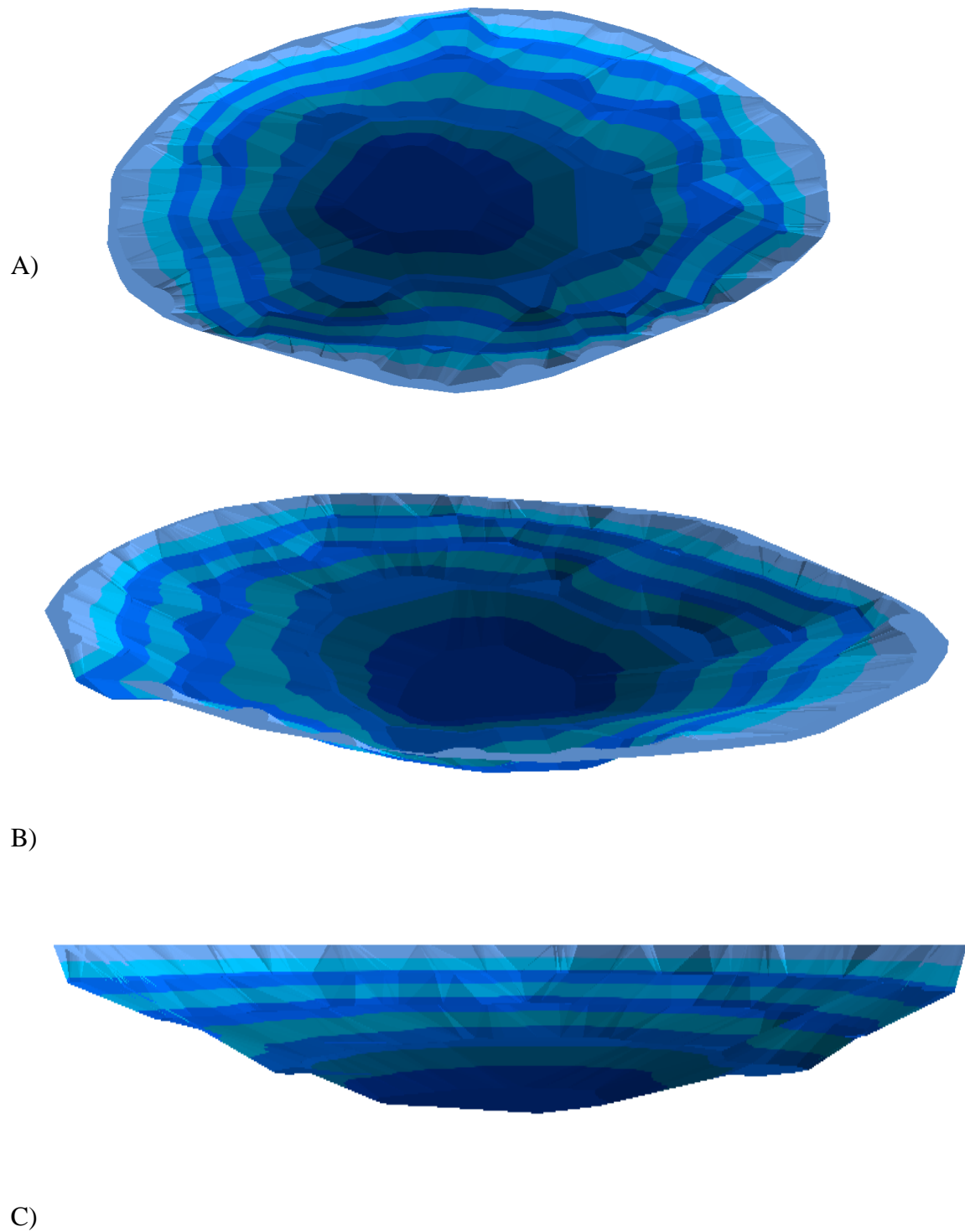


Figura 39. Mapa batimétrico en 3D del lago Nixtamalapan. A) Vista superior, B), vista lateral, C) vista de perfil.

6.22 Área y volumen

La tabla 15 detalla los cálculos de área y volumen de los cinco lagos en estudio con base en datos de campo, a excepción del lago Catemaco (datos obtenidos de De la Lanza-Espino y García-Calderon, 1995).

Tabla 15. Cálculos de área y volumen de los cinco lagos en estudio.

Lago	Área del frustrum m ²	Prof. del frustrum	Vol. del frustrum m ³	Área del lago km ²	Vt m ³	V _{Zeu} m ³
Catemaco				72.543	551,520,000.00	118,420,694.0
Majahual	179256.867	20	2635947.1	0.4704	4,287,377.27	750,966.29
	89483.7792	10	899070.912			
	90331.0686	5	435667.474			
	83974.5684	5	258884.347			
	25280.7059	5	57807.4369			
Chalchoapan	105944.743	15	1200321.12	0.254	2,716,919.92	373,883.72
	56649.0444	15	738823.296			
	42213.9039	10	296306.129			
	18632.4578	10	177444.164			
	16870.9501	10	106115.999			
	5410.11679	20	124744.221			
	7102.63759	20	73164.9955			
	1089.86349	20				
Encantada	97284.7015	15	796972.508	0.2484	1,496,905.57	282,556.05
	19054.7591	5	100500.016			
	21163.691	5	96289.4511			
	17413.0114	5	97135.6975			
	21513.4574	5	140604.887			
	35294.1072	5	142616.538			
	22251.669	5	71477.2882			
	7616.37156	5	31380.2881			
	5025.21229	5	16060.1822			
	1693.59285	5	3868.71728			
Nixtamalapan	4988.64234	5	15193.4353	0.0125	29,445.03	13,603.31
	1443.72353	1	1556.8675			
	1672.82211	1	1606.41886			
	1540.91829	1	1467.30567			
	1394.90414	2	2408.77208			
	1023.43465	3	2124.52046			
	434.353306	1	5087.71683			

6.23 Relación especies-área, relación especies-volumen

La tabla 16 muestra los valores del área, volumen y riqueza de especies convertidos a logaritmo para obtener las constantes z y c a partir de la regresión lineal de las variables especies y área, así como los valores de los coeficientes de determinación (tabla 17). En la tabla 18 se muestra la riqueza de especies esperada a partir de las relaciones especies-área y especies-volumen. En la tabla 19 se comparan los datos observados y esperados de riqueza de especies, diversidad, asíntotas, el 95% de las especies así como los modelos de la relación especies-área y especies-volumen.

Tabla 16. Área, volumen, riqueza de especies y conversiones logarítmicas aplicadas para obtener los valores de las constantes z y c .

LAGO	A km²	V_t m³	V_{Zeu} m³	RIQUEZA DE ESPECIES	LOG ÁREA	LOG V_t	LOG V_{Zeu}
Catemaco	72.540	551,520,000.0	118,420,694.32	123	1.860	2.741	8.07
Majahual	0.470	4,287,377.27	750,966.30	51	-0.327	0.632	5.87
Chalchoapan	0.253	2,716,919.93	373,883.72	54	-0.595	0.434	5.57
Encantada	0.248	1,496,905.57	282,556.05	92	-0.604	0.175	5.45
Nixtamalapan	0.012	29,445.04	13,603.31	107	-1.903	-1.530	4.13

Tabla 17. Valores de las constantes z y c y coeficiente de determinación (R^2) de las variables A (área), V_t (volumen total) y V_{Zeu} (volumen de la zona fótica).

VARIABLE	CONSTANTES		R^2
	z	c	
A	0.032	82.035	0.062
V_t	0.013	78.886	0.014
V_{Zeu}	0.010	1.842	0.007

Tabla 18. Número de especies esperadas a partir de las relaciones especies-área y especies-volumen.

Lago	$S = cA^z$ $S = 82.03 A^{0.032}$	$S = cV_t^z$ $S = 78.88 V_t^{0.013}$	$S = c V_{Zeu}^z$ $S = 69.5 V_{Zeu}^{0.01}$
Catemaco	94.08	102.48	83.70
Majahual	80.07	96.21	79.57
Chalchoapan	78.51	95.64	79.01
Encantada	78.46	94.90	78.80
Nixtamalapan	71.30	90.17	76.44

Tabla 19. Tabla comparativa con los diferentes cálculos y estimaciones basados en el número de especies encontradas (Obs) y esperadas (Esp) en cada lago, porcentaje de especies representadas (Sp. rep.), diversidad (Divers.), asíntotas, número de muestras para obtener el 95% de especies, así como los modelos que representan las relaciones especies-área y especies volumen.

Especies									
Lago	Obs.	Esp.	Sp. rep. (%)	Divers.	Asíntota a/b	n_{0.95} (muestras)	S = 82.03 A^{0.032}	S = 78.88 V_t^{0.013}	S = 69.5 V_{Zeu}^{0.01}
Catemaco	121	130	79	0.57	163.5	294	94.089	102.480	83.70
Majahual	51	65	70	0.096	80.42	57	71.302	90.177	79.57
Chalchoapan	54	69	69	0.14	89.16	277	78.514	95.641	79.02
Encantada	92	125	68	0.07	138.4	370	78.460	94.902	78.80
Nixtamalapan	107	151	57	0.12	271.75	408	80.079	96.210	76.44

7. Discusión

El comportamiento de la temperatura en los lagos en estudio muestra que en el lago Catemaco existe una mezcla de la columna del agua prácticamente en todos los meses muestreados, excepto por mayo y octubre de 2012, al igual que junio de 2013, donde se observan ligeros eventos de estratificación entre la superficie y los 2 m de profundidad. En contraste, Majahual muestra patrones de estratificación muy similares en los diferentes meses de muestreo, presentando cambios de temperatura a los 5 y 10 m, para después de los 15 m mostrar una columna de agua homogénea. Los lagos Chalchoapan y Encantada muestran estabilidad a partir de los 5-6 m de profundidad, excepto por el mes de marzo, donde hay evento de mezcla en la totalidad de la columna. Por su parte Nixtamalapan, al igual que Chalchoapan y Encantada presentan eventos de mezcla en la zona de los 0 a 5-6 m de profundidad. Los lagos monomícticos poseen la característica de ser lo suficientemente profundos para permitir una estratificación estable durante un periodo significativo (Kalff, 2002). En el caso de los lagos polimícticos como Catemaco, se encuentra que por lo general son lagos tropicales, mostrando períodos frecuentes de circulación a temperaturas muy superiores de los 4°C, pequeñas variaciones de temperatura, períodos repetidos de circulación entre intervalos cortos de calentamiento y de estratificación débil, esto aunado a la fuerza del viento que es suficientemente intensa para romper la estratificación (Wetzel, 1981). Estos lagos no tienen la suficiente capacidad de almacenar calor (volumen), para poder mantener la estratificación por 24 horas (Kalff, 2002). Encantada, Chalchoapan y Nixtamalapan presentan un solo evento de recirculación en el mes de marzo (fines de invierno y principios de marzo), por lo que pueden clasificarse como monomícticos cálidos. No obstante, este último lago caería dentro de la clasificación que hace Lewis (1983) en cuanto a latitud y profundidad, por ser un lago de latitudes tropicales y de poca profundidad (13 m z_{max}), Nixtamalapan se clasificaría igual que Catemaco, polimíctico cálido. En lagos tropicales la temperatura mínima está directamente relacionada con la temporada de mezcla completa, excepto para lagos someros, los cuales se mezclan frecuentemente, además de que la temperatura superficial y la de fondo muestran una diferencia de entre 5 o 6°C, (en el caso del presente estudio de alrededor de 8-9°C), pero sobre todo, los lagos tropicales se estratifican y mezclan más fácilmente que

los lagos templados, teniendo esto gran importancia en la eficiencia de reciclaje de nutrientes y en el establecimiento del reloj sucesional de la comunidad del fitoplancton (la capa de mezcla comienza a estabilizarse, renovando nutrientes, incrementando turbulencia y al mismo tiempo transparencia restableciendo el sistema nuevamente) (Lewis, 1996). La temperatura y una mayor capa de mezcla afectan la fotosíntesis, teniendo estas variables efectos directos en la velocidad fotosintética bajo condiciones de saturación de nutrientes, lo cual puede provocar una producción primaria anual dos veces más alta en lagos tropicales que en sus contrapartes templadas (Lewis, 1983). En este sentido Lewis (1996) destaca que estas estimaciones parecen ser más precisa para lagos someros altamente eutróficos que no presentan estratificación estacional. Este sería el caso del lago de Catemaco, al presentar la mayor riqueza de especies y mayores abundancias (tabla 12). También es posible que haya transporte constante de nutrientes en la zona de mezcla aún cuando esta es estable, ya que los nutrientes se mueven en la columna de agua, haciendo más probable que estos se reutilicen.

Las estimaciones de la riqueza de especies muestran que Catemaco, un sistema polimíctico, posee el mayor número de especies (121), seguido de Nixtamalapan (107), un lago monomíctico cálido al igual que los restantes lagos (Majahual, Chalchoapan y Encantada), en los cuales se registraron valores de riqueza de especies de 51, 54 y 92, respectivamente. En este sentido, la mayor diversidad se relaciona con los eventos de mezcla, no así para los sistemas que presenta mezcla una vez por años. Lewis (1987), subraya que la mezcla completa en un lago de profundidad moderada a grande, muy probablemente reduzca la producción primaria del fitoplancton por la absorción de los niveles bajos de luz. En otras palabras, la temperatura representa el factor que determina la producción primaria al controlar la capa mezclada. Esta capa puede ser vista como un evento de perturbación que condiciona el reloj sucesional de la comunidad del fitoplancton (Reynolds, 1984). Las perturbaciones de la estratificación de la columna de agua poseen implicaciones en la dinámica del fitoplancton dadas las alteraciones en el suministro de luz y nutrientes (Flöder y Sommer, 1999). Si estos eventos se incrementan o disminuyen la diversidad de una comunidad también dependerá de la productividad y de la velocidad de suministro del recurso (Huston, 1994). Ptacnik *et al.*, (2008) demostraron que la diversidad es un excelente predictor para estimar la eficiencia y la estabilidad de uso de los recursos en las

comunidades del fitoplancton, y que en comunidades con índices de diversidad bajos los recursos pueden ser más fácilmente monopolizados por especies formadoras de *blooms*. Estos eventos de mezcla completa, prácticamente anuales en Catemaco y estacionales en los lagos restantes, pueden influenciar la presencia de las especies de cianobacterias que dominan estos sistemas, puesto que en los cinco lagos en estudio existe dominancia de las mismas: *C. raciborskii* en Catemaco, *C. raciborskii* y *M. punctata* en Majahual, *C. raciborskii* y *M. punctata* en Chalchoapan, *P. limnetica* y *A. planctónica* en Encantada y *A. minutissima* y *M. punctata* en Nixtamalapan.

Las especies del género *Cylindrospermopsis* poseen múltiples estrategias de adaptación, tales como resistencia a la herbivoría, tolerancia a bajas intensidad de luz, capacidad para migrar en la columna de agua gracias a sus aerotopos, almacenamiento y uso de reservas intracelulares y la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico (Cronberg y Annadotter, 2006). No se sabe si los morfotipos se comportan en respuesta a las condiciones ambientales tales como intensidad de luz y temperatura del agua, aunque en lagos estratificados las poblaciones de cianobacterias pueden alcanzar picos de abundancia en el epilimnio (Bittencourt-Oliveira *et al.*, 2011). Sin embargo, hay pocos datos disponibles con los que se pueda generalizar acerca de los movimientos verticales o las temperaturas e intensidades de luz adecuadas para el desarrollo de estas especies (Fabro y Duivenvoorden, 1996). Los resultados de los valores de abundancias indican que *C. raciborskii* predomina en los lagos Majahual y Chalchoapan, frente a los grupos de clorofita, bacilariofita, ocofita, carofita y euglenofita al grado de existir como especies raras (figuras 21 y 19). La estratificación juega un papel importante en la estructura de la comunidad del fitoplancton en los lagos monomíctico. Estos eventos de mezcla pueden ocasionar la dominancia de una especie con base en un determinado morfotipo. El caso de *C. raciborskii* aumenta o disminuye la superficie de contacto para mantenerse presente en la columna de agua. Fabro y Duivenvoorden (1996) encontraron que en reservorio tropical estratificado existe predominancia de *C. raciborskii* en su morfotipo recto, y que el morfotipo espiral exhibe mayores densidades en los estratos inferiores siendo más susceptible a la luz. De acuerdo con Lewis (1987) y Flöder y Sommer (1999), la estratificación de la columna de agua poseen implicaciones en la dinámica del fitoplancton dadas las alteraciones en el suministro de luz y nutrientes. En este sentido faltaría en la presente investigación realizar la

evaluación del morfotipo dominante en estos lagos para poder tener datos consistentes y comparar con la información existente en la literatura. Por su parte en lago Encantada hubo también dominancia de cianofitas (*P. limnetica* y *A. plaktonica*), dos especies filamentosas, mientras que en lago Nixtamalapan la especies dominante fueron *A. minutissima* y *M. punctata*, dos especies unicelulares formadoras de colonias. En relación a lo anterior Reynolds *et al.*, (2002) destaca que algunas especies de cianobacterias pueden presentar ensamblajes algales en lagos pequeños estratificados, pueden presentar movimientos ascendentes y descendentes, con una marcada capacidad para la capacidad de la flotabilidad y gran capacidad para la adaptación a las condiciones de luz durante la estratificación. Casos de grandes poblaciones de los géneros *Aphanothece* han sido reportados en la literatura, sin embargo, existe muy poca información disponible acerca de la regulación de la flotabilidad (Mur *et al.*, 1999). Especies de los géneros *Aphahothece* y *Planktothrix* son géneros que han sido reportados por Reynolds (1997) como las únicas especies presentes en el verano en lagos pequeños de Inglaterra. No existen relaciones obvias que puedan explicar la coexistencia o el ensamblaje de estas especies y su súbita dominancia. En lago Majahual la codominancia de las cianofitas (75% de la comunidad del fitoplancton) puede estar relacionada con la característica mezcla estacional presente en la temporada más cálida del año, a pesar de las características señaladas líneas atrás (Cronberg y Annadotter, 2006) que les confieren ciertas ventajas sobre los demás grupos taxonómicos que completan la comunidad del fitoplancton. Reynolds (1987), menciona que este grupo puede mantenerse en la zona fótica a pesar de existir una zona de mezcla, desarrollándose bien en lagos bien mezclados o en el epilimnio de lagos estratificados; pueden presentar migración diarias (como el caso de *Anabaena*), o mantenerse en la interface entre las capas del epilimnio y metalimnio. La variabilidad temporal y espacial de las poblaciones de cianobacterias (que prácticamente representan entre el 75 y 95% de la estructura de la comunidad del fitoplancton), depende de los regímenes en los diferentes sistemas, la morfología, geografía, química del agua así como de las interacciones biológicas. Estos patrones resultan únicos para cada lago, y las generalizaciones son difíciles debido a un alto grado de variabilidad entre los diferentes sistemas. Por otro lado, un amplio intervalo de factores químicos, físicos y biológicos, pueden potencialmente limitar el crecimiento algal,

y no hay una variable que represente un enlace inequívoco para la formación o dominancia de las cianobacterias (Reynolds, 1984; Wetzel, 1981).

La diversidad de grupos y el número de especies de fitoplancton es variable entre los sistemas en estudio. En general las cianobacterias son el grupo dominante, seguida de las clorofitas y bacilariofita, aunque la proporción de estas y el resto de los phylla registrados varía en cada lago. Catemaco está prácticamente dominado por la especie *Cylindrospermopsis raciborskii*, representando un porcentaje por arriba del 90% del total de las cianofitas. Suárez *et al.*, (1986) confirman en un estudio previo la dominancia de la cianofitas, representando el 95% del fitoplancton, mencionando también que las clorofitas y las diatomeas fueron escasas. Komárková y Tavera (2003), encontraron para este mismo lago 17 especies de cianobacterias, 22 de clorofitas y 8 de diatomeas, mientras que en el presente estudio se encontró una riqueza de 12 especies, con 26 especies de cianobacterias, 41 de clorofitas y 13 bacilariofitas, además de otros taxa que representan un porcentaje menor de los mencionados anteriormente, pero que sin duda aportan peso a la estructura de la comunidad del fitoplancton. La diferencia entre los números de especies encontradas puede deberse al número de muestras tomadas y a la forma en que se hizo el muestreo. Komárková y Tavera (2003) no utilizaron muestras integrales, solamente muestras de superficie, 3, 7 y 9m, tomadas en cuatro diferentes sitios de muestreo, mientras que en este estudio se revisaron muestras integrales, a 1, 5, 10, 15m, y de un metro por arriba del fondo, este muestreo intensivo evidentemente arroja resultados distintos al momento de comparar ambos estudios, ya que incluso los muestreos se realizaron en fechas distintas del presente trabajo. No obstante, a pesar de las diferencias metodológicas se llega a la misma conclusión, el grupo cianofita es el grupo dominante en el lago Catemaco prácticamente en todo el año, sin embargo, dichos autores describen la especie dominante como *C. catemaco* y *C. philipinensis*, mientras que en el presente estudio se describe como *C. raciborskii*. Tanto en temporada de secas como en lluvia la especie dominante es *C. raciborskii*. Komárková y Tavera (2003) discuten que son las lluvias torrenciales la variable que determina la dominancia de *C. catemaco* y *C. philipinensis* junto con la aparición de las diatomeas *A. granulata*, (especie registrada en el presente estudio también) y una especie del género *Pediastrum*, sugiriendo que las lluvias ayudan a mezclar la columna de agua y probablemente a remover nutrientes de los sedimentos. Torres-Orozco y Pérez-Rojas

(2002), destacan también la abrumadora dominancia de las cianobacterias con un 95% del total de los individuos registrados para este grupo.

Esta dominancia de especies por parte del género *Cylindrospermopsis* le ha valido al lago de Catemaco que Komárkova y Tavera (2003), lo describan como un lago con una comunidad de fitoplancton estable (steady state). Estos autores mencionan que de acuerdo con Reynolds *et al.*, (2002), un ensamblaje en estado estable se traduce en la invariancia de la composición de sus especies a lo largo de un periodo de tiempo, lo cual se confirma en este estudio. Después de examinar los resultados de Tavera (1996), Suárez (1986) y los suyos propios, Komárková y Tavera (2003) concluyen que la biomasa del fitoplancton del lago de Catemaco consiste en un 36 a 81% de dos especies de cianobacterias *C. catemaco* y *C. philippinensis* durante los tres años de su estudio. Similares resultados se obtuvieron en el presente estudio, ya que en todas las muestras que se revisaron para este lago, todas exhibían dominancia de *C. raciborskii*, de forma tan abrumadora que incluso se encontraron muestras sólo con esta especie, presente en toda la columna de agua. Según Torres-Orozco y Pérez-Rojas (2002), las bajas proporciones de fósforo y nitrógeno reportadas en la literatura, indican que el lago de Catemaco está limitado por nitrógeno y no por fósforo. Esto conlleva a la conclusión de que la capacidad de las cianofitas de poder fijar el nitrógeno atmosférico les proporciona una enorme ventaja sobre sus demás competidores clorofitas y diatomeas. Por otro lado, el lago Catemaco es por mucho el lago que posee la cuenca con mayor nivel de perturbación. La alta tasa de deforestación y la elevada precipitación, generan arrastre de materiales y sedimentos que al igual que las grandes áreas agrícolas que utilizan cantidades considerables de pesticidas, llegan en forma disuelta al lago (Challenger y Dirzo *et al.*, 2009). Esto de alguna manera influye en las cargas de nutrientes y en la potencial eutrofización del sistema, modificando la estructura de la comunidad del fitoplancton.

En el lago de Nixtamalapan la estructura de la comunidad del fitoplancton está dominada al igual que el lago de Catemaco, por el grupo de las cianofitas *A. minutissima*, *M. punctata*., *C. raciborskii* y *M. tenuissima*, como las especies con mayor presencia. Un patrón que se observa en este sistema es que, similar a Catemaco, el segundo grupo dominante es el de las clorofitas, las cuales representan el 7.91% del total de la comunidad fitoplanctónica. En

este lago la riqueza de especies fue de 107 especies. Este valor es contrario a lo que se esperaba, ya que de acuerdo con la teoría, a mayor área mayor número de especies, patrón que no sucede en el lago Nixtamalapan, el cual es el más pequeño, el menos profundo ($z_{\max}= 13\text{m}$) y el de menor volumen de los cinco sistemas en estudio. La microcuenca del lago Nixtamalapan está influenciada también por zonas aledañas dedicadas a la agricultura, pero lo más importante es la influencia directa que pudiera estar ejerciendo una zona de extracción de material rocoso ubicada a escasos 200 metros arriba del lago mencionado. Estas zonas de extracción conocidas como *graveras* ha provocado un cambio de uso de suelo con la consecuente pérdida de la cobertura vegetal, las actividades relacionadas con la agricultura (sembradíos de tabaco y de temporal) aunadas a la precipitación pluvial presente en la zona determinando que muchos materiales presentes en el suelo sean acarreados durante los escurrimientos. Torres-Orozco y Pérez-Rojas *et al.*, (2002), mencionan que el cambio de uso de suelo, así como los materiales volcánicos inestables, combinándolos con los altos niveles de deforestación, la creciente mancha urbana y las pendientes pronunciadas, pueden potencialmente traer consigo un aporte de sedimentos que influyen directamente en la dinámica de los sistemas lacustres, afectando su estabilidad de forma temporal y anual, determinando de este modo cambios en la diversidad y abundancia del fitoplancton afectando directamente la dinámica del ecosistema. Sin embargo, a pesar de las potenciales influencias externas que pudieran afectar la dinámica del lago Nixtamalapan, una variable que puede estar influyendo en la obtención de un número de riqueza de especies alto, es el estado de conservación de su microcuenca. Este lago posee como característica un cinturón de vegetación de selva alta caducifolia que como menciona Vázquez-Hurtado *et al.*, (2004), pudiera representar una zona buffer que potencialmente bloquee el aporte de sedimentos generados en la periferia del lago.

En general, este es el primer reporte de un estudio limnológico del lago Nixtamalapan. No existen reportes formales previos acerca de sus características generales, por lo cual no hay ningún otro documento con el cual puedan compararse los datos obtenidos en el presente estudio.

El lago de Chalchoapan es el lago que ocupa el tercer lugar en cuanto a mayor área superficial se refiere, el segundo en volumen y el de mayor profundidad ($z_{\max} = 118\text{m}$). Sin

embargo, junto con el lago Majahual, son los sistemas que menor riqueza de especies poseen con 54 y 51 respectivamente. Los únicos antecedentes que se tiene de estudios previos en estos lagos pertenecen a Vázquez-Hurtado *et al.*, (2004 y 2007), por lo que representan las únicas fuentes de comparación de los resultados obtenidos en el presente estudio. De acuerdo con los anteriores autores, se encontraron 30 especies en el lago Chalchoapan, manifestando la estructura de la comunidad fitoplanctónica está dominada por diatomeas, para después tener un cambio hacia las cianobacterias y finalmente las clorofitas como principales grupos dominantes. Ellos encontraron a *M. aeruginosa* como la especie dominante en el sistema con más de 80% del total representado, mientras que en el presente estudio ni siquiera aparece presente algún representante del género *Microcystis*. Chalchoapan registró 54 especies, en equilibrio entre los grupos cianofita y clorofita, ambos con 20 especies, *C. raciborskii* dominando con 52% del total, seguido de los taxa que no pudieron llegar a identificarse a nivel de género, con 10 especies, las diatomeas, el grupo euglenofita, ocrofita y carofita, todos representados con una sola especie. Chalchoapan ha presentado valores de visibilidad bajos, desde 0.19 a 0.53m, mientras que en este estudio se registraron valores que van desde 0.4m a 1m, hasta el máximo registrado en octubre de 2011 de 1.6m. En cuanto al uso de su cuenca, Chalchoapan es un sistema que tiene uno de los mayores grados de uso de su cuenca, ya que posee zonas de cultivo de chile muy cerca a la orilla del lago en la parte suroeste, las cuales es evidente que son fertilizadas constantemente, mientras que en la parte norte posee zonas de pastoreo para el ganado. Aunado a esto, el sistema es sometido a extracción constante de agua por medio de un sistema de bombeo para abastecer zonas destinadas al cultivo de tabaco.

El lago Encantada es el otro ejemplo de un lago que no tiene ningún antecedente previo de haber sido estudiado con anterioridad. Este sistema se encuentra en el cuarto lugar en tamaño de área, el cuarto en volumen, pero ocupa el tercer lugar en cuanto a número de especies presentes (92), por arriba incluso de lagos de mayor tamaño como Chalchoapan y Majahual. La profundidad máxima se encuentra cercana a la zona central, registrando un valor de 63 m. Es un lago que al igual que en Nixtamalapan, posee un cinturón de cobertura vegetal (selva alta caducifolia) que prácticamente rodea todo el sistema, a excepción únicamente de la punta noroeste, la cual presenta uso agrícola. En cuanto al estado de conservación, podemos decir que junto con el lago Nixtamalapan, son los únicos lagos que

poseen un zona periférica de selva caducifolia, al contrario del lago Chalchoapan y Catemaco, los cuales presentan una fuerte presión antropogénica. Este lago presentó también dominancia de especies del grupo de las cianofitas, dominado por *P. limnetica* con 43% del total presente, seguido del grupo de las bacilariofita, a continuación el grupo de especies no identificadas y después el grupo de las clorofitas. Los grupos restantes representan un porcentaje menor del 1%.

El lago Majahual, después del lago de Catemaco, es el lago con mayor área y mayor volumen, con una profundidad máxima de 60 m en la parte central. En la zona noreste existe presencia de zonas destinadas al pastoreo, lo cual puede verse claramente en la figura 36, donde se observa que una cuarta parte de la periferia está sufriendo una fuerte presión antropogénica. En este lago se practica el cultivo de peces de especies destinadas al comercio, utilizando jaulas flotantes que los pescadores colocan en la región noreste, cercana a la orilla. No se sabe si se utilizan alimentos comerciales que de alguna forma pudieran afectar la dinámica natural del lago, produciendo efectos en la estructura de la comunidad del fitoplancton, ayudando en cierta forma a un proceso de eutrofización. Los grupos dominantes del fitoplancton están representados por los grupos cianobacterias, bacilariofita, clorofita y ocrofita, similar al patrón de especies presente en el lago Encantada. Vázquez-Hurtado *et al.*, (2004), encontró que en el lago Majahual los grupos dominantes eran las clorofíceas y las diatomeas, con las cianofitas teniendo un porcentaje menor dentro de la comunidad fitoplanctónica. Destacan además que Majahual es un lago mesotrófico (Vázquez-Hurtado *et al.*, 2004), relacionando esta característica con niveles mayores de conservación de la cuenca, frenando de esta forma el aporte de nutrientes que pudiera presentarse con el acarreamiento durante la temporada de lluvias.

El número de especies es generalmente, el atributo más utilizado al describir la parte de una comunidad definida por su pertenencia a determinado grupo taxonómico, ya que a su vez representa una manera mediante la cual se obtiene una idea sencilla y rápida de su diversidad (Magurran, 1988). Los índices de diversidad de especies normalmente empleados son expresiones matemáticas de medir la complejidad de un conjunto de especies (Just y González-Oreja, 2012). El número de especies ha pasado a ser un parámetro comúnmente empleado para comparar localidades diferentes, por lo que el poder

registrar el número total de especies durante un trabajo de muestreo es una cuestión de gran importancia en estudios de biodiversidad (Gotelli y Colwell, 2001). En la inmensa mayoría de los casos no es posible llegar a conocer el número total de especies de una comunidad o ensamble y por lo tanto se recurre a estimadores de riqueza específica obtenidos a partir de una o varias muestras, para este caso los métodos disponibles son las funciones de acumulación de especies, y los métodos paramétricos o no paramétricos de estimación de riqueza (Magurran, 2004). La valoración de la calidad de los inventarios mediante el estudio de las curvas de acumulación de especies es una aproximación más precisa (Gray, 2002). Las curvas de acumulación permiten dar confiabilidad a los inventarios obtenidos en campo y compararlos entre sí, una planificación más precisa del trabajo de muestreo, ya que se puede predecir el esfuerzo requerido para conseguir inventarios más confiables, y finalmente, extrapolar el número de especies observado en un inventario para estimar el total de especies presentes un área específica (Soberón y Llorente, 1993).

El lago de Catemaco es el lago más diverso, registrando un número equivalente de especies o número efectivo de especies igualmente comunes de la comunidad del fitoplancton de 0.5 (${}^1D= 0.57$), es decir, del total de 121 especies observadas, solamente 0.5 de ellas son igualmente abundantes o equiprobables). El número observado de especies para el lago de Catemaco equivalen a 121 especies, mientras que los datos predichos por los estimadores CHAO1 y ACEmean por arriba de los valores observados. Sin embargo, el estimador MMmean es el estimador cuya curva predice un número total de especies de 130 especies, muy similar a la producida a partir de los datos observados (121 especies). La asíntota calculada por el modelo Clench es equivalente a 163.5 especies. En un punto de vista extremadamente riguroso, podemos decir que la curva de acumulación de especies del lago de Catemaco indica deficiencia en el muestreo, pues las curvas no son asíntóticas. Sin embargo, al evaluar la calidad del muestreo mediante los parámetros a y b del modelo Clench, tenemos una representación de especies del 79% (tabla 13). Más aún, el cálculo teórico del esfuerzo de muestreo requerido para obtener el 95% de la población asciende a 294 muestras.

El lago de Nixtamalapan registra un número equivalente de especies o número efectivo de especies igualmente comunes de la comunidad del fitoplancton de 0.127 o (${}^1D= 0.127$), es

decir, del total de 107 especies observadas, solamente 0.127 de ellas son igualmente abundantes o equiprobables. En cuanto a la predicción del número de especies esperadas por los estimadores a partir del número de especies observadas (107), los datos predichos por los estimadores CHAO1 y ACEmean finalizan por encima de los valores observados. Sin embargo, el estimador MMmean es el estimador cuya curva predice un número total de especies de 151 especies, cercana a la producida a partir de los datos observados (107 especies). La asíntota calculada por el modelo Clench es equivalente a 217 especies. Podemos decir que la curva de acumulación de especies del lago Nixtamalapan indica deficiencia en el muestreo, pues las curvas no son asintóticas. Al evaluar la calidad del muestreo mediante los parámetros a y b del modelo Clench, tenemos una representación de especies del 57% (tabla 13). Utilizando los parámetros del modelo Clench podemos calcular el esfuerzo de muestreo necesario para obtener el 95% de la población, resultando de esta manera en 408 muestras.

Para el lago Chalchopan se registró un índice de diversidad de 0.14 (un número equivalente de especies o número efectivo de especies igualmente comunes de la comunidad del fitoplancton), $^1D= 0.14$, es decir, del total de 54 especies observadas, solamente 0.14 de ellas son igualmente abundantes o equiprobables). Por otro lado, el número observado de especies predicho por los estimadores CHAO1 y ACEmean finalizan por encima de los valores observados. Sin embargo, el estimador MMmean es el estimador cuya curva (predice un número total de especies de 69) es muy similar a la producida a partir de los datos observados (54 especies). La asíntota calculada por el modelo Clench es equivalente a 89.16 especies. Podemos decir que la curva de acumulación de especies del lago de Chalchoapan muestra algunas deficiencias en el muestreo pues las curvas no son asintóticas. Sin embargo, al evaluar la calidad del muestreo mediante los parámetros a y b del modelo Clench, tenemos una representación de especies del 69% (tabla 13). El cálculo de esfuerzo requerido para obtener el 95% de la población demanda la toma de 277 muestras.

El lago menos diverso es el lago Encantada registrando un valor de 0.07, en otras palabras, de las 92 especies encontradas a lo largo del tiempo, 0.07 de ellas son igualmente probables de ser encontradas en el sistema. Los estimadores predicen CHAO1 y ACEmean predicen

un valor de riqueza de especies por arriba de los valores observados. A pesar de ello la predicción del estimador MMMmean es de 125 especies. La asíntota calculada por el modelo Clench es equivalente a 138 especies. Podemos decir que aún cuando la curva de especies acumuladas no llega a la asíntota, tenemos una representación de especies muy cercana al 70% (tabla 13). De acuerdo con los parámetros de la ecuación del modelo Clench 370 muestras representan lo necesario para obtener el 95% de las especies.

El caso de estudio menos diverso de todos los analizados corresponde al lago Majahual, con un valor de diversidad de 0.096. La riqueza de especies (51), es un valor ligeramente más alto que el reportado por Vázquez *et al.*, (2007), es decir, de las 51 presencias en el sistema solamente 0.09 de ellas ($^1D= 0.09$) son igualmente abundantes o equiprobables. En cuanto a los valores predichos por los estimadores CHAO1 y ACEmean, vemos que finalizan por encima de los valores observados. No obstante, la curva obtenida por el estimador MMMmean nos lleva a esperar un total de 65 especies. En relación a ello, tenemos que la asíntota esperada por el modelo Clench es equivalente a 80 especies. De acuerdo con la asíntota predicha, la curva de acumulación de especies del lago Majahual tuviera algunas deficiencias, pues las curvas no son asintóticas. Sin embargo, al evaluar la calidad del muestreo mediante los parámetros a y b del modelo Clench, tenemos una representación de especies del 70% (tabla 13). De acuerdo con estos resultados, el esfuerzo de muestreo necesario para obtener el 95% de la población arroja en teoría 57 muestras, 28 más de las obtenidas en el estudio. En general, para la ecuación de Clench y con el número de individuos o de registros en una base de datos como unidad de esfuerzo, a partir de proporciones superiores al 70% las estimas de la riqueza asintótica se hacen estables (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). A menos que se alcance el número asintótico de especies, no existen criterios objetivos que permitan decidir cuándo se considera un inventario lo suficientemente completo, sin embargo, las especies que pueden faltar aún por encontrar serán probablemente especies localmente raras o individuos errantes en fase de dispersión, procedentes de poblaciones estables externas a la unidad del territorio estudiada (Moreno y Halfter, 2000). A medida que avanzamos en el proceso de inventariado se hace más complicado encontrar las especies que faltan. Por tanto, el esfuerzo de muestreo necesario para encontrar más especies se eleva a medida que la curva se acerca a la asíntota, lo que nos obliga a llegar a un compromiso entre el esfuerzo que se puede invertir

en el trabajo de muestreo-inventariado y la proporción de especies observada (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

La relación especies-área es importante para la comprensión básica de la diversidad y para aumentar la capacidad de conservarla, sin embargo, nuestros conocimientos de cómo los diversos factores contribuyen a ella es escaso, quedando todavía la búsqueda de interpretación de variables individuales cuyo poder de predicción es limitado (Turner and Tjørve, 2005). La mayoría de lo que sabemos acerca de la relación especies-área es derivado de sistemas terrestres. Otros grupos microbianos cosmopolitas de tamaño microscópico han demostrado relaciones especies-área significativas, como es el caso de los protozoarios ciliados, los cuales han mostrado valores del z (valor de la pendiente) bajos aunque medibles ($z = 0.043$), sugiriendo la hipótesis de que un valor cercano a cero puede corresponder al fitoplancton (Finlay, 2002). Los valores de z encontrados en este trabajo (tabla 15) muestran un valor de $z = 0.032$, por debajo de los obtenidos por Smith *et al.*, (2005), quienes representan prácticamente el único antecedente para poder comparar los resultados obtenidos en el presente estudio. Estos autores señalan que sus valores de z para fitoplancton son muy pequeños, (0.114 para sistemas naturales y 0.139 para sistemas experimentales) y que se encuentran en el extremo inferior de los valores que han sido observados para la mayoría de los taxa con tallas de mayor tamaño. Rosenzweig (1995) reportó un intervalo de z de entre 0.116 a 0.669 para invertebrados marinos y aves, respectivamente. Aunque nuestros valores de z podrían considerarse modestos, debemos considerar que la escala a la que se hizo el presente estudio está jugando un papel fundamental en la obtención de estos resultados. Cuatro de los cinco lagos comprenden un intervalo entre 0.01 a 0.47 km² (tabla 15), Catemaco, el lago más grande (72.54 km²) podría afectar los cálculos en la obtención de valores bajos de z bajos, en tanto los cinco lagos representan islas para las poblaciones de fitoplancton, apareciendo una sola vez en el análisis, y nunca siendo combinados con otras islas (es decir, los otros lagos) para formar unidades anidadas de mayor área. El sistema con menor área (Lago Nixtamalapan, 107 especies), debiera contar con un menor número de especies desde el punto de vista teórico, sin embargo, los resultados indican la mayor riqueza de especies después del Lago Catemaco (121 especies). La cercanía de los dos lagos mencionados anteriormente podría influir en un intercambio de propágulos a través de mecanismos de dispersión vía atmósfera

y por medio de aves acuáticas (Smith *et al.*, 2005) utilizando Catemaco como semillero. La figura 30 muestra el mapa batimétrico del Lago Nixtamalapan rodeado de selva alta perennifolia, de hecho, solamente presente en este lago, en una extensión relativamente pequeña podría favorecer la segunda mayor riqueza de especies. Vázquez Hurtado *et al.*, (2004) sugieren que las condiciones de conservación biológica determinan las composición y distribución de la comunidad fitoplanctónica de los lagos de la región de los Tuxtlas. Además de esto mencionan que la composición de especies en esta región es alta en biodiversidad y que se relaciona con el uso de suelo, sugiriendo que a menor grado de perturbación y mayores zonas cubiertas con cinturones de vegetación, el número de especies es mayor.

No existen reportes en la literatura donde se evalúen inventarios de fitoplancton, sólo listas de especies. El presente estudio incluye un inventario de cinco lagos tropicales, con datos de cuatro años, hacia la obtención de un inventario biológico de las especies presentes en los lagos Catemaco, Majahual, Chalchoapan, Encantada y Nixtamalapan. Al evaluar la calidad de los inventarios del presente estudio los resultados de muestran que prácticamente todos los lagos están representando un 70% del total de especies presentes (donde a partir de este valor las estimas de la riqueza asintótica se hacen estables según Jiménez-Valverde y Hortal, 2003), con excepción de Nixtamalapan, que aunque se representa el 57% de las especies, ocupa el segundo lugar en cuanto a riqueza (no obstante el último en diversidad). Williams (1964) propone que el incremento en la riqueza de especies en áreas de mayor tamaño se debe la mayor variedad de hábitats. Esto permite a las especies que viven solamente en un hábitat específico poder existir en áreas grandes, y al mismo tiempo posibilita a las especies que necesitan hábitats múltiples persistir en áreas de mayor tamaño, teniendo como resultado riqueza de especies más altas en hábitats más grandes que en los pequeños (Connor y McCoy, 2001). Sin embargo, el primer factor que contribuye al incremento de diversidad conforme aumenta el área es el proceso de muestreo por sí mismo. Un inventario incompleto (aunque relativamente) contribuye a un incremento del número de especies con respecto al área (Rosenzweig, 1995; Moreno y Halfter, 2000; Jiménez-Valverde y Hortal, 2003), o como lo señalan Turner y Tjørve (2005), un muestreo incompleto reducirá artificialmente la diversidad por debajo de lo que en realidad representa en áreas pequeñas. En relación a lo anterior podemos decir que al observar las

curvas de acumulación de especies (figuras 22, 24, 26, 28 y 30), aunque todas las curvas están por debajo de los estimadores aplicados, tenemos las herramientas para predecir cuánto esfuerzo de muestreo necesitamos para la obtención de un inventario confiable (complete surveying). El fundamento de la relación especies-área radica en la base de datos que logremos obtener durante nuestro muestreo. A mejor porcentaje de representación, mayor grado de confiabilidad en las estimaciones. La relación entre la riqueza de especies y alguna variable ambiental, o combinación o comparación de datos de diversas fuentes, requiere de una función que estandarice los cálculos de riqueza de especies respecto a una escala común (Scheiner *et al.*, 2000). En el presente estudio dicha función de escalamiento es la curva especies-área. En este sentido, si solamente el área afectara la acumulación de especies, y si en el supuesto de que el número de especies muestreadas fuera lo suficientemente grande, entonces la curva llegaría a su asíntota en el número total de especies.

En relación a ello, y a pesar de los datos de diversidad muy bajos y las estimaciones de las pendientes (valor de z) inferiores a los datos que ofrece la única referencia de la literatura (Smith *et al.*, 2005), los resultados son consistentes y se validan tanto a partir de las curvas de acumulación de especies, de los valores de diversidad mismos, así como también de las evaluaciones de los inventarios, del modelo obtenido de la relación especies-área e incluso a partir de la nueva y original relación especies-volumen (tabla 17). En el presente estudio se obtuvieron coeficientes de determinación bajos tanto para la relación especies-área y especies-volumen, 0.062, 0.014 y 0.01 respectivamente. Las curvas que relacionan especies y volumen son realmente escasas, representadas tan solo por algunos trabajos enfocados en la diversidad de peces. Angermeier y Schlosser (1989) trabajaron en la relación especies-área en peces de ríos de Minnesota y Panamá, obteniendo también coeficientes de determinación bajos (0.1 y 0.17) para la relación especies-volumen. En nuestro caso particular, y muy a pesar de que los valores de estos coeficientes no favorecen el establecimiento de las relaciones de especies tanto con área como con volumen (0.062, 0.014 y 0.007), se puede concluir que el modelo función potencia $S = c A^z$ puede utilizarse para estimar y predecir el número de especies presentes en los lagos tropicales de la región de Los Tuxtlas, a expensas de realizar previamente una evaluación del esfuerzo de muestreo basado en las estimaciones del modelo Clench y del estimador MMMean.

8. Conclusiones

Podemos decir que a partir de los modelos matemáticos obtenidos que relacionan Especies-Área y Especies-Volumen, la diversidad del fitoplancton en los lagos Catemaco, Majahual, Chalchoapan, Encantada y Nixtamalapan es una función positiva tanto del área como del volumen de los lagos. Tomando en consideración los números de los modelos predictivos y de los modelos generados en la presente investigación, la ley ecológica que asume que a mayor área mayor número de especies se cumple también para sistemas acuáticos tropicales.

La alta dominancia de las especies de cianobacterias contribuye a una baja diversidad de la estructura de la comunidad del fitoplancton, haciendo difícil la comparación de los datos observados contra los datos obtenidos por medio de los modelos predictivos. No obstante, se logró representar la estructura de la comunidad del fitoplancton, las especies que dominan los diferentes sistemas y las especies que aportan peso a las estimaciones de diversidad a pesar de su condición de especies raras.

Se ha demostrado sólidamente que las herramientas de evaluación de la diversidad se pueden aplicar no sólo en el área terrestre, sino también para organismos acuáticos. Más aún, estas herramientas se utilizaron para evaluar la diversidad de los microorganismos del fitoplancton, cuya validez se ha venido consolidando lentamente, confirmando que existen patrones de diversidad de los microorganismos similares a los de las especies superiores. Queda comprobado en el presente estudio que se pueden llegar a consolidar inventarios biológicos de fitoplancton con una alta representatividad de las especies presentes en estos sistemas acuáticos.

Los modelos función potencia $S = cA^z$, $S = cV_t^z$ y $S = cV_{Zeu}^z$ pueden utilizarse para estimar y predecir el número de especies presentes en los lagos tropicales de la región de Los Tuxtlas, a expensas de realizar previamente una evaluación del esfuerzo de muestreo basado en las estimaciones del modelo Clench y del estimador MMMean.

Es necesaria la aplicación a futuro de herramientas moleculares para aumentar la resolución taxonómica, a fin de esperar cambios en la riqueza de especies y en las estimaciones de los modelos matemáticos desarrollados en el presente estudio.

9. Recomendaciones

Todas las especies mostradas en el presente documento están basadas exclusivamente en definiciones morfológicas, por lo que en próximas investigaciones será indispensable el uso de criterios taxonómicos de alta resolución los cuales mejorarán las estimaciones locales de riqueza de especies, provocando con ello cambios en las evaluaciones de la relación especies-área y especies-volumen.

Los lagos de la región de Los Tuxtlas representan un escenario de un número desconocido de especies nuevas de fitoplancton, especialmente del grupo de las cianobacterias. Nada se sabe acerca de la biología de estas nuevas especies, de su efecto tóxico potencial (bioacumulación y biomagnificación de toxinas), así como de su increíble capacidad como fuente de productos biotecnológicos. En este sentido se tiende ante nosotros una enorme posibilidad de nuevas áreas de investigación en ecología de fitoplancton, taxonomía y biología molecular.

Finalmente, se abre la oportunidad de seguir evaluando diferentes grados de esfuerzo de muestreo y los siguientes niveles que siguen a la escala local para encontrar patrones similares con aquellos que presentan los macroorganismos.

Determinar los patrones de diversidad del fitoplancton no solo aumenta nuestra comprensión de la ecología microbiana, sino que proporciona a los ecólogos una comprensión real de la universalidad de los patrones de escala espacial.

10. Referencias

APHA. 1995. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association. United Book Press, Inc., Baltimore, Maryland. 1197 pp.

Angermeier, P.L. and Schlosser, I.J. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*. 70: 1450-1462.

Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology*. 9: 95-99.

Assefa, Y., Baillie, J., Bakkar, M., Bhattacharjya, S., Cokeliss, Z., Guhl, A., Giroto, P., Hirsch, L., Idrisova, A., Mace, G., Maffi, L., Mainka, S., Migongo-Bake, E., Gerhartz-M., J., Pena, M., Woodley, E. y Zahedi, K. 2012. Section B. State-and-Trends of the Environment 1987-2007. Chapter 5. Biodiversity. In: Global Environmental Outlook 5. United Nations Environment Programme. Malta. pp. 157.

Azovsky, A.I. 2002. Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes?. *Ecography*. 25: 273-282.

Azovsky, A.I. 2011. Species-area and species sampling effort relationships: disentangling the effects. *Ecography* 34: 18-30.

Bicudo, D.C., Fonseca, B.M., Bini, L.M., Crossetti, L.O., Bicudo, C.E.M. y Jesus, T.A. 2007. Undesirable side-effects of water hyacinth control in a shallow tropical reservoir. *Freshwater Biology*. 52: 1120-1133.

Bittencourt-Oliveira, M.C., Nascimento-Moura, A., Hereman, T.C. y Wocylí—Dantas, E. 2011. Increase in straight and coiled *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) populations under conditions of thermal de-stratifications in a shallow tropical reservoir. *Journal of Water Resource and Protection*. 3: 245-252.

Bohannon, J.M. y Hughes, J. 2003. New approaches to analyzing microbial biodiversity data. *Current Opinion in Microbiology*. 6: 282-287.

Borda-de-Água, L., Hubbell, S.P. y McAllister, M.K. 2002. Species-Area curves, diversity indices and species abundance distributions: a multifractal analysis. *The American Naturalist*. 159: 138-155.

Callieri, C., Morabito, G., Huot, Y., Neale, P. J. y Litchman, E. 2001. Photosynthetic response of pico- and nanoplanktonic algae to UVB, UVA and PAR in a high mountain lake. *Aquatic Sciences*. 63: 286–293.

Cam, E. 2002. On the estimation of species richness based on the accumulation of previously unrecorded species. *Ecography*. 25: 102-108.

CDB. Perspectiva Mundial sobre Diversidad Biológica 2 de la Secretaria del Convenio sobre la Diversidad Biológica (2006). Montreal, 81 pp.

- Challenger, A.R. y Dirzo, R. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. In: Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México. pp. 37-73.
- Colwell, R.K., Xuan-Mao, C. and Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*. 85: 2717-2727.
- Comas-González, A. 1996. Las Chlorococcales Dulciacuículas de Cuba. J. Cramer. Berlín. 193 pp.
- Connor, E. and Mc Coy, E.D. 2001. Species-area relationships. In: The Encyclopedia of Biodiversity. Levin, S.A. (ed.). Academic Press. San Diego, Cal. Pp 397-411.
- Cronberg, G. y Annadotter, H. 2006. Manual on Aquatic Cyanobacteria. A Photo Guide and Synopsis of their Toxicology. Intergovernmental Oceanographic Commission. International Society for the Study of Harmful Algae. UNESCO. 106 pp.
- Crossetti, L.O., Bicudo, D.C., Bicudo, C.E.M. y Bini, L.M. 2008. Phytoplankton biodiversity changes in a shallow tropical reservoirs during the hypereutrophication process. *Brazilian Journal of Biology*. 68: 1061-1067.
- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V, Field, R. J., Guegan, F. B., Hawkins, A., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., O'Brien, E. y Turner, J. R. G. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*. 7: 1121–1134.
- De la Lanza Espino, G. y García-Calderón, J.L. 2002. Lagos y presas de México. México, D.F. AGT Editor. 608 pp.
- Declerck, S., Vandekerkhove, J. y Johansson, L. 2005 . Multi-group diversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*. 86: 1905–1915.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. y Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*. 13: 1030-1040.
- Dodson, S.I., Arnott, S.E. y Nottingham, K.L.. 2000. The relationship in lake community between primary productivity and species richness. *Ecology*. 81: 2662-2679.
- Dolan, J.R. 2006. Microbial biogeography?. *Journal of Biogeography*. 33: 199–200.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Leveque, C., Naiman, R.J., Prieur, A.H., Soto, D., Stiassny, M.L.J. y Sullivan, C.A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163–182.
- Durrett, R., y Levin, S.A. 1996. Spatial models for species-area curves. *Journal of Theoretical Biology*. 179: 119-127.

- Eadie, J.M., Hurly, A., Montgomerie, R.D. y Teather, K.L. 1986. Lakes and rivers as islands: species-area relationships in the fish faunas of Ontario. *Environmental Biology of Fishes*. 5: 81-89.
- Ernst, A., Becker, S., Wollenzien, U. I. A. y Postius, C. 2003. Ecosystem-dependent adaptive radiations of picocyanobacteria inferred from 16S rRNA and ITS-1 sequence analysis. *Microbiology* 149: 217–228.
- Estrada, A. y Coates-Estrada R. 1999. Las Selvas Tropicales Húmedas de Mexico: Recurso Poderoso pero Vulnerable. Fondo de Cultura Económica. Serie La Ciencia desde Mexico. pp. 34-38.
- Fabbro, L. D. y Duivenvoorden, L. J. 1996. Profile of a bloom of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju in the Fitzroy river in tropical Central Queensland. *Marine and Freshwater Research*. 47: 685-694.
- Ferrier, S., Powell, G.V.N., Richardson, K.S., Manion, G., Overton, J.M., Allnutt, T.F., Cameron, S.E., Mantle, K., Burgess, N.D., Faith, D.P., Lamoreux, J.F., Kier, G., Hijmans, R.J., Funk, V.A., Cassis, G.A., Fisher, B.L., Flemmons, P., Lees, D., Lovett, J.C. y Van Rompaey, R.S.A.R. 2004. Mapping more of terrestrial biodiversity for global conservation assessment: a new approach to integrating disparate sources of biological and environmental data. *BioScience*. 54: 1101-1109
- Finlay, B.J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*. 296: 1061-1063.
- Floder, S. y Sommer, U. 1999. Diversity in planktonic communities: An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnology and Oceanography*. 44: 1114-1119.
- García-Martín, H. y Goldenfeld, N. 2006. On the origin and robustness of power-law species-area relationships in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103: 10310-10315.
- Geist, J. 2011. Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecological Indicators*. 11: 1507-1516.
- Gessner, M. 2010. Biodiversity-facts, myths, prospects. En: *Aquatic biodiversity – a forgotten asset?*. *Ewag News*. 69: 4-36.
- Goddall, D.W. 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Biological Review*. 27: 194-245.
- Gotelli, N. J. y Colwell, N.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4: 379-391.
- Gray, J. S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series*. 244: 285-297.
- Grassle, J. y Maciolek, N. 1992. Deep sea richness: regional and local estimates from quantitative bottom samples. *The American Naturalist*. 139: 313-341.

- Green, J. y Bohannon, B.J.M. 2006. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 501-507.
- GRI. Global Reporting Initiative. 2007. Biodiversity: its relationship with ecosystem services, policy frameworks and organizations. En: *Biodiversity a GRI reporting resource*. GRI. Amsterdam, The Netherlands. pp 12.
- Griebler, C. y Lueders, T. 2009. Microbial biodiversity in groundwater ecosystems. *Freshwater Biology*. 54: 649-677.
- Havens, K.E., Bull, L.A., Warren, L., Crisman, T.L., Philips, E.J. y Smith, J.P. 1996. Food web structure in a subtropical lake ecosystem. *OIKOS*. 75: 20–32.
- He, F. y Legendre, P. 1996. On species-area relations. *The American Naturalist*. 148: 719-737.
- Hellmann, J.J. y Fowler, G.W. 1999. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications*. 9: 824–834.
- Hillebrand, H., and Azovsky, A.L. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography*. 24: 251–256
- Horner-Devine, M.C., Carney, K.M. y Bohannon, B.J.M.. 2004. An ecological perspective on bacterial biodiversity. *Proceedings of the Royal Society of London*. 271: 113-122.
- Huber-Pestalozzi, G. 1955. Das phytoplankton des süßwassers. Systematik und biologie. En: Thienemann A. (ed.). *Die Binnengewässer. Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren nachbargebieten. Teil. Euglenophycaen. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhanlung. Stuttgart*. 633 pp.
- Hubble, D.S. y Harper, D.M. 2001. Impact of light regimen and self-shading by algal cells on primary productivity in the water column of a shallow tropical lake (Lake Naivasha, Kenya). *Lakes Reservoirs Resesearch and Management*. 6: 143-150.
- Hughes, J.B. y Bohannon, B. J. M. 2004. *Molecular Microbial Ecology Manual*. 7: 1321-1344.
- Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 681 pp.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*. 95: 137-145.
- Jeppesen E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L.J. y Jensen, L. 1997. Topdown control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*. 342/343: 151–164.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 8: 151-161.

John, D.M., B.A. Whitton y Brook, A.J. 2002. The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge University Press. 702 pp.

Just, L. y González-Oreja, J.A. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoologica Lilloana*. 56: 3-14.

Kalff, J. *Limnology*. 2002. Prentice Hall. New Jersey. 592 pp.

Komárek, J. y K. Anagnostidis. 2005a. Cyanoprokaryota. 1. Teil/2nd Part: Chroococales. Elsevier GMBH, München. 548 pp.

Komárek, J. y K. Anagnostidis. 2005b. Cyanoprokaryota. 2. Teil/2nd Part: Oscillatoriales. Elsevier GMBH, München. 757 pp.

Komárková, J. y Tavera, R. 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (México). *Hidrobiologia*. 502: 187-196.

Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1986. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculae. En: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.), *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, G. Fischer Verlag. Stuttgart. New York. 873 pp

Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1988. Bacillariophyceae. 2. Teil. Bacillariacea. Epithemiacea, Surirellaceae. En: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.), *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fischer Verlag. Jena. 597 pp.

Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1991a. Bacillariophyceae 3. Teil. Centrales. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. En: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.), *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. New York. 574 pp

Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1991b. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. En: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.), *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. Jena. 433 pp

Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Meerhoff, M., Quintans, F., Lacerot, Gissell, Mazzeo, N., Scasso, F., Paggi, J.C., Peeters, E.T.H.M. y Scheffer, M. 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology*. 54: 2628-2641.

Lawery, J.D. 1991. The species-area curve as an index of disturbance in saxicolous lichen communities. *Bryologist*. 94: 377-382.

Leibold, M. A. Jr. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *American Naturalist*. 147: 784-812.

- Lewis, W.M. Jr. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 40: 1779-1787.
- Lewis, W.M. Jr. 1987. Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 159-184.
- Lewis, W.M. Jr. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. En: *Perspectives in Tropical Limnology*. Schiemer, F. y Boland, K.T. (eds). SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands. pp 43–64.
- Lind, T.O. 1985. *Handbook of Common Methods in Limnology*. Kendall/Hunt Publishing Company. Iowa. USA. pp. 108-109.
- MacArthur, R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biology Reviews*. 40, 510–533.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University. Press, Princeton, New Jersey. 199 pp.
- Maclaurin, J. y Sterelny, K. 2008. *What is Biodiversity. Taxonomy red in tooth and claw*. The University of Chicago Press. pp 2.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University, New Jersey. 179 pp.
- Magurran, A. E. 2004. Introduction: measurement of (biological) diversity. *Measuring Biological diversity*. En: *Measuring biological diversity*. Blackwell Science LTD. pp 6.
- Marinho, M.M. y Huszar, V.L.M.. 2002. Nutrient availability and physical conditions as controlling factors of phytoplankton composition and biomass in a tropical reservoir (southeastern Brazil). *Archives of Hydrobiology*. 153: 443-468.
- Martiny, J.B., Bohannon, B.J., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Ovreås, L., Reysenbach, A.L., Smith, V.H. y Staley JT. 2006. Microbial biogeography: Putting microorganisms on the map. *Natural Microbial Review*. 4: 107–112.
- Mayer- Pérez Rul, F. 1962. *Estudio vulcanológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ingeniería, UNAM, México. pp. 45.
- Mazaris, A.D., Moustaka-Gouni, M., Michaloudi, E. y Bobori, D.C. 2010. Biogeographical patterns of freshwater micro- and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. *Journal of Biogeography*. 37: 1341-1351.
- MEA. Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Key Questions on Biodiversity in the Millennium Ecosystem Assessment*. En: *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC. pp 17.

- Moreno, C. E. y Halfter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*. 37: 149-158.
- Morin, P.J. y McGrady-Steel, J. 2004. Biodiversity and ecosystem functioning in aquatic microbial systems. A new analysis of temporal variation and species richness-predictability relations. *OIKOS*. 104: 458-466.
- Mur, L.R., Skulberg, O.M. y Utkilen, H. 1999. Cyanobacteria in the Environment. Chapter 2. En: Chorus, I., Bartram, J. (eds.). *Toxic Cyanobacteria in Water: A Guide to Their Public Health, Consequences, Monitoring and Management*. St. Edmundsbury Press, Suffolk. pp. 15-40.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J., C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. y Kassem, K. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience*. 51 (11): 933-938.
- Pearce, D. y Moran, D. 1994. Ecosystem diversity. En: *The economic value of biodiversity*. Earthscan Publications Ltd, London. pp 5.
- Pollingher, U. Effects of latitude on phytoplankton composition and abundance in large lakes: ecological structure and function. M.M. Tilzer y C. Serruya. (eds). 1990. Springer Verlag, Berlin. pp. 368-402.
- Prescott, G W., y Vinyard, W. C. 1982. A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 4. University of Nebraska Press. Lincoln. 346 pp.
- Ptacnik, R., Solimini, A. G., Andersen, T., Tamminen, T., Brettum, P., Lepistö, L., Willén, E. y Rekolainen, S. 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy Science*. 105: 5134-5138.
- Reynolds, C.S. 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press. London. 552 pp.
- Reynolds, C.S. 1987. Cyanobacterial water blooms. *Advances in Botanical Research*. 13: 67-143.
- Reynolds, C.S. 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. *Excellence in Ecology* no. 9. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany. 371 pp.
- Reynolds, C.S., Padisak, J. y Sommer, U. 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiologia*. 249: 183-188.
- Reynolds, C.S., Huszar, V. L., Kruk, C. Naselli-Flores, L. y Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*. 24: 417-428.

- Reynolds, C. 2006. Patterns of species composition and temporal change in phytoplankton. En: Ecology of phytoplankton.. Reynolds, C. (ed.). Cambridge University Press. New York. pp. 303-350.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press. pp. 9-22.
- Scheiner, S.M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 441-447.
- Scheiner, S.M., Cox, S.B., Willig, M.R., Mittelbach, G.G., Osenberg, C. y Kaspari, M. 2000. Species richness, species-area curves, and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research*. 2: 791-802.
- Scheffer, M. 2001. Alternative attractors of shallow lakes. *The Scientific World*. 1: 254-263.
- Scheffer M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. y Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*. 8: 275–279.
- Scheffer, M., Van Geest, G.J., Jeppesen, E., Sondergaard, M., Butler, M.G., Hanson, M.A., Declerck, S. y De Meester, L. 2006. Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *OIKOS*. 112: 227–231.
- Schippers, P., Verschoor, A.M., Vos, M. y Mooij, W.M. 2001. Does “supersaturated coexistence” resolve the “paradox of the plankton”? *Ecology Letters*. 4: 404-407.
- Schoener, T.W. 1974. The species-area relationship within archipelagos: Models and evidence from island land birds. En: Proceedings of the 16th International Ornithological Congress. Firth, H.J. y Calby, J.H. (eds.). Australian Academy of Science, Canberra, Australia. pp. 629-642.
- Shurin, J.B. y Allen, E.G. 2001. Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *The American Naturalist*. 158: 624–637.
- Sleator, R.D., Shortall, C. y Hill, C. 2008. Metagenomics. *Letters in Applied Microbiology* 47: 361–366.
- Smith, V.H., Foster, B.L., Grover, J.P., Holts, R.D., Leibold, M.A. y De Noyelles, F. 2005. Phytoplankton species richness scales consistently from laboratory microcosms to the world's oceans. *Proceedings of the National Academy Sciences*. 102: 4393-4396.
- Soberón, J. y Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7: 480-488.
- Sommer, U. 1993. Phytoplankton competition in Plubsee: a field test of the resource-ratio hypothesis. *Limnology and Oceanography*. 38: 838–845.

- Starmach, K. y Sieminska, J. 1974. Flora sladkowodna polski. Tom 4. Panastwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa, Krakow. 519 pp.
- Stirling, G. y Wilsey, B. 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. *The American Naturalist*. 158: 286–299.
- Stomp, M., Huisman, J., De Jongh, F., Veraart, A.J., Gerla, D., Rojkeboer, M., Ibelings, B.W., Wollenzien, U.I.A. y Stal, L.J. 2004. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature*. 432: 104-106.
- Stomp, M., Huisman, J., Mittelbach, G.G., Litchman, E. y Klausmeier, C.A. 2011. Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. *Ecology*. 92: 2096-2107.
- Strayer, D.L. 2006. Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society*. 25: 271–287
- Strayer, D.L. y Dudgeon, D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*. 29: 344–358.
- Suárez, E., Segura, L. y Fernández, M.A. 1986. Diversidad y abundancia del plancton en la Laguna de Catemaco. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 13: 313-316.
- Tavera, R. L., 1996. Phytoplankton of the tropical Lake Catemaco. Ph.D. Thesis, University of South Bohemia, Faculty of Biological Sciences, České Budějovice, Czech Republic. 62 pp.
- Taylor, J.C., Harding, W.R. y Archibald, C.G.M. 2007. An illustrated guide to some common diatom species from South Africa. Water Research Commission. Report 77-282. 225 pp.
- Tjørve, E. 2003. Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*. 30: 827–835.
- Torres-Orozco, R.E. y Pérez-Rojas, A. 2002. El lago de Catemaco. En: Lagos y Presas de México. De la Lanza-Espino, G. and García-Calderón, J.L. (eds.). AGT Editor, S.A. pp 214-251.
- Turner, W.R. y Tjørve, E. 2005. Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography*. 28: 721-730.
- Vázquez-Hurtado, G., Díaz-Pardo, E.A., Gutiérrez-Hernández, Doadrio, I. y De Sostoa, A. 2004. Los ríos y los lagos. En: Los Tuxtlas: El paisaje de la Sierra. Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (eds.). Unión Europea-INECOL. pp. 201-230.
- Vázquez-Hurtado, G., Caballero, M., Lozano, S. y Rodríguez, L. 2007. Lagos cráter de la región de Los Tuxtlas: limnología, flora algal y estudio paleolimnológico de la deforestación reciente. En: Las aguas Interiores de México. Conceptos y Casos. De la Lanza-Espino, G. (ed.). AGT Editor, S.A. pp. 214-232.

- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A.M. 2004. Manual de Métodos para el Desarrollo de Inventarios de Diversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia. 236 pp.
- Vyverman, W. 2007. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology*. 88: 1924–1931.
- Watson, H.C. 1835. Remarks on the Geographical Distribution of British Plants. Longman, Rees, Orme, Brown, Green, and Longman, London, UK. 234 pp.
- Weber, C.I. 1971. A guide to the Common Diatoms at Water Pollution Surveillance System Stations. Environmental Protection Agency. U.S. 106 pp.
- Welch, P.S. 1948. Limnological Methods. En: Handbook of Common Methods in Limnology. Lind. O.T. 1985. Kendall/Hunt Publishing Company. Pp 14.
- Wetzel, R.G. 1981. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 679 pp.
- Whittaker, R.H. 1977. Evolution of species diversity on land communities. *Evolution Biology*. 10: 1–67.
- Williams, C.B. 1964. Patterns in the balance of nature. Academic Press, London. 264 pp.
- Wilson, E. O. 1992, The diversity of life, Cambridge: Belknap Press. Pp. 21.
- Yuma, M., Timoshkin, O.A., Melnik, N.G., Khanaev, I.V. y Ambali, A. 2006. Biodiversity and food chains on the littoral bottoms of Lakes Baikal, Biwa, Malawi and Tanganyika: working hypotheses. *Hydrobiologia*. 568: 95–99.