



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
CARRERA DE BIOLOGÍA**

**HETEROGENEIDAD ESPACIAL EN EL SISTEMA  
LACUSTRE DE MONTEBELLO: ESTRUCTURA  
FUNCIONAL Y TAXONÓMICA DEL FITOPLANCTON**

# **T E S I S**

Que para obtener el grado académico de  
***BIÓLOGO***

Presenta

**TOMÁS ALMEIDA BECERRIL**

Directora de Tesis: **DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA**

Sinodales: **DRA. GLORIA VILA CLARA FATJÓ**

**DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ**

**DR. JORGE CIROS PÉREZ**

**M. EN C. MARÍA GUADALUPE OLIVA MARTÍNEZ**

Los Reyes Iztacala, Edo. de México, 2014.





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## *Agradecimientos*

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por abrirme sus puertas y permitirme vivir esta gran experiencia de conocimiento y diversión.

A la Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia, quien me brindó todo su apoyo durante la realización de este proyecto, aprendiendo mucho de sus observaciones y consejos a lo largo de este tiempo en el laboratorio. Estoy muy agradecido por el crecimiento académico que logre con sus múltiples asesorías. Si pudiera regresar el tiempo y escoger una nueva guía la volvería a elegir; incluso, como profesora, ya que considero que es un verdadero ejemplo de la docencia. Espero tenga el privilegio de hacerlo por muchos años para transmitir su conocimiento y dedicación.

A la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa por el financiamiento otorgado al proyecto "Diagnóstico limnológico del complejo lacustre Lagos de Montebello" con el cual se realizó el muestreo. A José Luis García Calderón, Alberto Pérez Rojas, Roberto Torres-Orozco Bermeo, Pedro Torres Colín y Mauricio Martínez Clorio del laboratorio de Geología y Limnología de la UAM Iztapalapa, por su labor en el muestreo de los lagos de Montebello.

A los revisores de este trabajo por sus críticas oportunas para ayudar a enriquecer mi formación académica.

A mis tutores a lo largo de la licenciatura: Dra. Margarita Canales, Dr. Roberto Velasco y Dra. Martha Salcedo, por sus consejos académicos y personales durante mi estancia en FES Iztacala.

Al Programa de Alta Exigencia Académica, por la ayuda que este significó para mí y por promover un mayor compromiso académico.

*"Solo aquellos que se arriesgan a ir  
demasiado lejos, pueden descubrir que  
tan lejos pueden llegar".*

Thomas Stearns Eliot

*"Confía en la dirección de tus sueños,  
vive la vida como la has imaginado".*

Henry David Thoreau

## *Dedicatoria*

A mí mamá, una parte fundamental para obtener este logro; por su cariño, protección incondicional, por la confianza que deposita en mí día a día, porque me apoya en todo momento a cumplir mis más grandes anhelos en la vida. Pero sobre todo, por brindarme a diario el regalo más grande que se le puede dar a un hijo...la educación.

A mis amigos de la licenciatura: Maricarmen, Erick, Laura, Pedro, Olga, Carmen, Karen, y Brenda, con quienes he pasado los momentos más divertidos y tensos de mi vida académica y de quienes aprendí cosas que jamás olvidaré. Cada uno de ustedes con un valor único y dejándome aprendizajes y momentos imborrables.

A mis amigos de Prepa 9: Natalia, Isvi, Alejandro y Aideé, al lado de quienes viví una de las etapas más significativas en mi vida, por lo que siempre están presentes; aunque por diversas circunstancias, no es posible estar en contacto directo. Pasamos juntos una etapa muy importante llena de todo tipo de momentos; afortunadamente, dominando siempre la diversión.

A Rogelio, por todo el tiempo que me ha permitido compartir y crecer con él, siendo una de las mejores personas que he conocido y la única capaz de sacarme una sonrisa en momentos difíciles de mi vida, gracias por dejarme conocerte todos estos años y por propiciar que la mala relación que nos caracterizó al principio, se convirtiera en algo completamente opuesto.

A Hugo, por enseñarme, entre muchas cosas, a observar al mundo con una mirada distinta, por participar en mi formación como una persona más crítica y sensible al entorno, por ayudarme a descubrir el gran valor que tienen los errores; en resumidas cuentas, por cambiar mi vida y por ser el peldaño para conocer a otra de las personas también importantes en mi andar: Yared, a quien agradezco todas sus atenciones, consejos, tiempo compartido, pero sobre todo su confianza y su legado al enseñarme a ejercer la autocrítica y a observar mejor a las personas.

# Índice

---

1. Resumen.....	7
2. Introducción.....	8
3. Justificación.....	11
4. Objetivos.....	12
5. Área de estudio.....	13
5.1. Ubicación geográfica.....	13
5.2. Clima.....	13
5.3. Geología.....	13
5.4. Edafología.....	14
5.5. Hidrología.....	14
5.6. Uso de suelo y vegetación.....	15
5.7. Fauna.....	17
6. Material y método.....	18
6.1. Trabajo de campo.....	18
6.2. Trabajo de laboratorio y gabinete.....	20
7. Resultados.....	22
7.1. Características limnológicas.....	22
7.2. Riqueza específica.....	22
7.3. Frecuencia de especies.....	22
7.4. Biomasa total de fitoplancton.....	30
7.5. Composición de la biomasa por especies.....	32

7.6. Composición de la biomasa por grupos taxonómicos.....	34
7.7. Riqueza funcional basada en la clasificación de Kruk <i>et al.</i> (2010).....	38
7.8. Composición de la biomasa por grupos funcionales basados en Kruk <i>et al.</i> (2010).....	41
7.9. Riqueza funcional basada en la clasificación de Reynolds <i>et al.</i> (2002).....	44
7.10. Composición de la biomasa por grupos funcionales basados en Reynolds <i>et al.</i> (2002).....	48
8. Discusión.....	52
8.1. Características limnológicas.....	52
8.2. Composición y distribución específica.....	52
8.3. Variabilidad entre los lagos de acuerdo a las tres clasificaciones empleadas.....	53
9. Conclusiones.....	57
10. Recomendaciones.....	58
11. Referencias.....	59

## Índice de figuras

---

Fig. 1. Ubicación geográfica de los lagos de Montebello (CONANP, 2007). Se muestran los límites del Área Natural Protegida.....	14
Fig. 2. Lagos muestreados en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. 1) Balamtetik, 2) Chaj Chaj, 3) Chojib, 4) Chotojovel, 5) Tierra Colorada, 6) Liquidámbar, 7) Vuelta el Agua, 8) Peñasquito, 9) Peineta, 10) Chilpotrero, 11) Bosque Azul, 12) Encantada, 13) Esmeralda, 14) San José, 15) Montebello, 16) Tzisco y 17) Pojoj (Google Earth, 2013).....	18
Fig. 3. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Balamtetik, Chaj Chaj y Chojib durante el muestreo.....	24
Fig. 4. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Peñasquito, Chilpotrero y Bosque Azul durante el muestreo.....	25
Fig. 5. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Encantada, Esmeralda y San José durante el muestreo.....	26
Fig. 6. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Montebello, Tzisco y Pojoj durante el muestreo.....	27
Fig. 7. Biomasa total de fitoplancton de los lagos de Montebello muestreados. Los lagos están ordenados siguiendo su localización de noroeste a sureste. Bal: Balamtetik, Cha: Chaj Chaj, Cho: Chojib, Chot: Chotojovel. Tie: Tierra Colorada, Liq: Liquidámbar, Vuelta: Vuelta el Agua, Peñ: Peñasquito, Pei: Peineta, Chil: Chilpotrero, Bosque: Bosque Azul, Enc: Encantada, Esm: Esmeralda, San: San José, Monte: Montebello, Tzis: Tzisco, Poj: Pojoj. Se señalan dos escalas debido al amplio intervalo de biomasa que se observó entre los lagos. E=Estación.....	31
Fig. 8. Relación entre la biomasa total y la riqueza específica. Coeficiente de Pearson = 0.101....	32
Fig. 9. Composición de la biomasa algal relativa (%) por especies de los lagos de Montebello muestreados.....	33

Fig. 10. Especies de fitoplancton con el mayor aporte de biomasa en los lagos estudiados: a) <i>Stephanocyclus</i> sp., b) <i>Cyclotella</i> sp., c) <i>Planktothrix suspensa</i> , d) <i>Cylindrospermopsis cuspis</i> .....	34
Fig. 11. Composición relativa (%) de la biomasa algal por grupos taxonómicos de los lagos de Montebello muestreados.....	36
Fig. 12. Análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) de las muestras de los lagos de Montebello basado en la biomasa de los grupos taxonómicos. La línea oscura indica una similitud >43%.....	37
Fig. 13. Fig. 13. Representación espacial del agrupamiento de los lagos de Montebello (1T-5T, véase Fig. 12) basado en la biomasa de los grupos taxonómicos. Los números corresponden a los nombres de los lagos que pueden consultarse en la Fig. 2.....	38
Fig. 14. Composición relativa (%) de la biomasa algal por grupos funcionales de Kruk <i>et al.</i> (2010) de los lagos de Montebello muestreados.....	42
Fig. 15. Análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) de las muestras de los lagos de Montebello basado en la biomasa de los grupos funcionales de Kruk <i>et al.</i> (2010). La línea oscura indica una similitud >43%.....	43
Fig. 16. Fig. 16. Representación espacial del agrupamiento de los lagos de Montebello (1K-5K, véase Fig. 15) basado en la biomasa de los grupos funcionales de Kruk <i>et al.</i> (2010) (números romanos). Los números arábigos corresponden a los nombres de los lagos que pueden consultarse en la Fig. 2.....	44
Fig. 17. Composición relativa (%) de la biomasa algal por grupos funcionales de Reynolds <i>et al.</i> (2002) de los lagos de Montebello muestreados.....	49
Fig. 18. Análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) de las muestras de los lagos de Montebello basado en la biomasa de los grupos funcionales de Reynolds <i>et al.</i> (2002). La línea oscura indica una similitud >37%.....	50

Fig. 19. Representación espacial del agrupamiento de los lagos de Montebello (1R-6R, véase Fig. 18) basado en la biomasa de los grupos funcionales de Reynolds *et al.* (2002) (letras mayúsculas). Los números corresponden a los nombres de los lagos que pueden consultarse en la Fig. 2.....51

## Índice de tablas

---

Tabla 1. Vegetación y uso de suelo presente alrededor de los 17 lagos muestreados del Parque Nacional Lagunas de Montebello (CONANP, 2007).....	15
Tabla 2. Profundidades de las muestras integradas en cada uno de los lagos.....	19
Tabla 3. Principales características limnológicas de los lagos de Montebello. La última columna indica la profundidad a partir de la cual se detectó anoxia.....	23
Tabla 4. Especies de fitoplancton encontradas en los lagos de Montebello (AlgaeBase, 2013).....	28
Tabla 5. Grupos funcionales de fitoplancton descritos por Kruk <i>et al.</i> (2010) encontrados en los lagos de Montebello: grupos funcionales basados en la morfología.....	39
Tabla 6. Grupos funcionales de fitoplancton descritos por Reynolds <i>et al.</i> (2002) encontrados en los lagos de Montebello.....	45

# 1. Resumen

---

Los lagos de Montebello son afectados negativamente por actividades antropogénicas, teniendo como consecuencia cambios en la coloración de algunos de ellos. Los grupos funcionales de fitoplancton son conjuntos de especies, con o sin afinidad taxonómica, que comparten características morfológicas y fisiológicas, viven en condiciones similares y permiten describir sencillamente comunidades complejas. El objetivo de este trabajo fue comparar la estructura de la comunidad de fitoplancton en base a la composición funcional y taxonómica de 17 lagos de Montebello durante una temporada seca cálida.

Las muestras fueron tomadas entre abril y mayo de 2011; el fitoplancton se contó por el método de Utermöhl, se calculó su biomasa con modelos geométricos y la estructura de la comunidad se describió en base a una clasificación taxonómica y dos funcionales.

Se determinaron 78 morfoespecies, de las cuales *Stephanocyclus* sp., *Cyclotella* sp., *Planktothrix suspensa* y *Cylindrospermopsis cuspis* fueron importantes o dominantes en términos de biomasa, por lo que los grupos taxonómicos más relevantes fueron Cyanobacteria y Heterokontophyta. La biomasa total más alta se registró en Chojib, Balamtetik y Peineta, con 26, 22 y 21 mg l<sup>-1</sup> respectivamente, y la más baja en Peñasquito, con 0.12 mg l<sup>-1</sup>, así como en las muestras de superficie de Tzisco y Pojoj, con 0.16 mg l<sup>-1</sup> en ambos. Los grupos funcionales más importantes por su biomasa son característicos de ambientes eutróficos.

Las tres clasificaciones reflejaron de manera similar la estructura de la comunidad al distinguirse claramente 4 grupos de lagos: dos de ellos caracterizados por dominancia de diatomeas centrales, uno con alta biomasa ubicado en el extremo noroeste (Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib y Chotojovel) y el otro con baja biomasa ubicado en el sureste (Peñasquito, Esmeralda, San José, Montebello, Tzisco, y Pojoj); y dos grupos de lagos ubicados en el centro del sistema, caracterizados por dominancia de cianobacterias filamentosas con alta biomasa (Liquidámbur, Peineta, Vuelta el Agua, Chilpotrero, Bosque Azul y Encantada) o baja (Tierra Colorada).

Se concluye que, para la época de estudio, el sistema lacustre de Montebello presenta heterogeneidad espacial en su composición taxonómica y funcional fitoplanctónica, a pesar de la cercanía de los lagos y, en base a esto, se observa que están siendo influenciados negativamente por las actividades antropogénicas de las zonas circundantes, aunque de manera diferencial, ya que algunos se encuentran más alterados que otros.

Palabras clave: Lagos de Montebello, fitoplancton, grupos funcionales.

## 2. Introducción

---

El fitoplancton es el grupo de microorganismos fotosintéticos que viven una parte o todo su ciclo de vida suspendidos en la columna de agua y es el principal productor de carbono orgánico en la zona pelágica (Reynolds, 2006). Esta comunidad es un grupo polifilético (Litchman y Klausmeier, 2008), en el cual destacan principalmente cianobacterias, glaucofitas, prasinofitas, clorofitas, euglenofitas, criptofitas, rafidofitas, xantofitas, crisofitas, bacilariofitas y dinofitas (Reynolds, 2006).

Existen varios factores, tanto abióticos como bióticos, de los cuales depende la comunidad de fitoplancton y para cada uno de estos factores las poblaciones presentan adaptaciones que les permiten sobrevivir y reproducirse, reflejándose en la adecuación de los organismos (Margalef, 1978; Tilman *et al.*, 1982; Reynolds, 2006; Violle *et al.*, 2007).

Dentro de las variables abióticas que mayormente afectan a las microalgas encontramos: 1) Luz, esencial debido a su metabolismo fotoautótrofo (Richardson *et al.*, 1983; Kirk, 1994). 2) Turbulencia, importante para la distribución de los organismos y los nutrientes en la columna de agua (Brönmark y Hansson, 2005). 3) Temperatura, con efecto sobre el comportamiento y las tasas metabólicas de los organismos. 4) Composición y abundancia iónica, así como el pH, que pueden afectar el éxito de la colonización de las especies (Grover, 1991). 5) Macro y micronutrientes, como nitrógeno, fósforo, sílice, hierro, molibdeno y zinc, son también necesarios para mantener la tasa adecuada de crecimiento de los organismos (Grover, 1991).

En cuanto a la biota, entre los aspectos más importantes para las microalgas se encuentran los depredadores herbívoros, así como las relaciones de competencia, mutualismo, simbiosis y parasitismo, que influyen en las tasas de crecimiento de las poblaciones (Tilman *et al.*, 1982).

El fitoplancton ha sido estudiado con fines diferentes, desde estudios estrictamente descriptivos de abundancia, biovolumen y biomasa, hasta su uso como indicador del estado trófico de los sistemas acuáticos (Rott, 1984; Dokulil, 2003).

La forma más común de describir la estructura del fitoplancton es mediante el uso de grupos filogenéticos. Algunas veces se asume que las especies relacionadas filogenéticamente también son similares ecológicamente; sin embargo, taxones muy relacionados pueden diferir ampliamente en el uso del hábitat y las características fenotípicas (Webb *et al.*, 2002; Kruk *et al.*, 2010).

Un enfoque alternativo es la clasificación por grupos funcionales, que surge a partir del interés de los ecólogos por tener un mejor entendimiento de los ecosistemas (Litchman y Klausmeier, 2008; Salmaso y Padisák, 2007). Los grupos funcionales se definen como asociaciones de especies con rasgos morfológicos y fisiológicos similares, basándose en las adaptaciones de los organismos para cubrir sus requerimientos, como son la afinidad por el fósforo o el dióxido de carbono y la necesidad de un exoesqueleto de sílice (Izaguirre *et al.*, 2012). Tanto las aproximaciones funcionales como las taxonómicas se fundamentan en el conocimiento de la estructura de una comunidad y ninguna sustituye a la otra (Izaguirre *et al.*, 2012).

Reynolds (1980) desarrolló una clasificación funcional para algas planctónicas sensibles a los cambios en el ambiente (especialmente a la eutrofización), fluctuaciones estacionales y disponibilidad de nutrientes; en este primer estudio se identificaron 14 grupos. Posteriormente, Reynolds *et al.*, 2002 propusieron un esquema de 31 grupos funcionales señalados con un código alfanumérico, definiendo las características ecológicas distintivas de cada grupo mediante la filogenia, morfología y ambiente. Esta clasificación fue actualizada por Padisák *et al.* (2009), determinando un total de 40 asociaciones funcionales y citando los errores usuales que se tienen al colocar a ciertas especies en grupos ajenos al que realmente corresponden.

En dicha actualización se revisaron las 130 citas de la publicación de Reynolds *et al.* (2002) disponibles en Web of Science y 143 en Scholar Google hasta el año 2008 y, particularmente, los 67 artículos que estaban relacionados directamente con la aplicación de la clasificación; siendo el alto número de citas un indicador de la utilidad de los grupos funcionales dentro del campo de la ecología del fitoplancton (Padisák *et al.*, 2009).

Recientemente, Kruk *et al.* (2010) propusieron otra clasificación funcional para el fitoplancton, que a diferencia de la clasificación de Reynolds, define solamente 7 grupos, denominados “grupos funcionales basados en la morfología” (GFBM). Esta clasificación se realizó con la información correspondiente a 711 especies de 211 lagos, cubriendo un amplio intervalo de características ambientales y bajo el postulado de que las condiciones ambientales favorecen a grupos de especies que comparten características adaptativas.

Esta clasificación funcional se basa exclusivamente en la morfología de los organismos, ya que las características morfológicas son más fáciles de medir y su relación con la fisiología es muy estrecha (Whitfield, 2001); por lo tanto, este sistema no requiere del conocimiento de características fisiológicas, condiciones ambientales o relaciones taxonómicas (Kruk *et al.*, 2010).

Las características morfológicas que se toman en cuenta en esta clasificación coinciden con las propuestas por Weithoff (2003) para completar la clasificación funcional de Reynolds *et al.* (2002): volumen, área superficial, dimensión máxima lineal, mucílago, flagelos, vesículas de gas, heterocitos y exoesqueleto de sílice (Kruk *et al.*, 2010). Esta clasificación es muy útil en el monitoreo y comparación de sistemas acuáticos, debido a que es relativamente simple y objetiva (Izaguirre *et al.*, 2012).

Los grupos funcionales descritos anteriormente han sido empleados para abordar el estudio de las comunidades fitoplanctónicas en diversos cuerpos de agua continentales de diferentes partes del mundo; por ejemplo, en lagos tropicales, lagos poco profundos, embalses y lagos subalpinos (Komárková y Tavera, 2003; Becker *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2011; Xiao *et al.*, 2011; Caroni *et al.*, 2012; Izaguirre *et al.*, 2012). Asimismo, han sido empleados en ambientes marinos (David *et al.*, 2012).

Entre las aplicaciones de estos grupos se encuentra el poder entender por qué ciertas especies de fitoplancton deberían estar mayormente favorecidas en comparación con otras dentro de la comunidad, entender la variación de la composición de especies en espacio y tiempo (Reynolds *et al.*, 2002), conocer los requerimientos ambientales para predecir las interacciones de la comunidad (Follows *et al.*, 2007) y evaluar la influencia de las perturbaciones externas sobre la composición del fitoplancton; por ejemplo, los estudios realizados en un embalse al este de España (Hoyer *et al.*, 2009) y el río Loire en Francia (Abonyi *et al.*, 2012).

Las publicaciones de estudios sobre la estructura de la comunidad de fitoplancton en lagos de México basados en grupos funcionales son escasas y sólo hay un registro, en el cual se observó el estado estacionario del fitoplancton en el lago tropical Catemaco (Komárková y Tavera, 2003), siendo el grupo S<sub>N</sub> (nostocales) el dominante de acuerdo a la clasificación funcional de Reynolds *et al.* (2002).

Los lagos de Montebello, localizados en el estado de Chiapas, actualmente son afectados principalmente por desechos de asentamientos humanos y el cambio de uso de suelo alrededor de estos (CONANP, 2007; Román y Martínez, 2006), teniendo como consecuencia un efecto en la comunidad de fitoplancton y un cambio en el color del agua (Rask *et al.*, 1993; Planas *et al.*, 2000). En este trabajo se emplearon los grupos taxonómicos y funcionales propuestos por Reynolds *et al.* (2002) y Kruk *et al.* (2010) como una herramienta descriptiva y comparativa del estado actual de la comunidad de fitoplancton de dichos lagos.

### **3. Justificación**

---

La información publicada acerca de los lagos de Montebello es escasa e inclusive nula en cuanto a las características ecológicas, por eso, es muy importante estudiar más detalladamente sus comunidades. Los principales problemas de la zona que afectan a los lagos son los desechos generados por los asentamientos humanos próximos al sistema lacustre, la presión sobre el agua para uso doméstico y consumo humano, la introducción de especies exóticas (carpa, tilapia y lobina), el cambio de uso de suelo para la agricultura, la inducción de pastizales y los incendios forestales (CONANP, 2007; Román y Martínez, 2006).

Los factores mencionados anteriormente pueden provocar la creciente eutrofización de los lagos (Carignan *et al.*, 2000; Selman y Greenhalgh, 2009), teniendo como consecuencia un impacto negativo reflejado en el incremento de la biomasa del fitoplancton y cambio del color del agua (Rask *et al.*, 1993; Planas *et al.*, 2000). Debido a que las condiciones circundantes a los lagos son diferentes, es probable que la composición fitoplanctónica sea diferente.

Por otro lado, este estudio permitirá validar el uso de los grupos funcionales para conocer la estructura de la comunidad de fitoplancton en los lagos, comparando dos sistemas de agrupación funcional contra el tradicional de grupos taxonómicos.

## 4. Objetivos

---

### Objetivo general

Comparar la estructura de la comunidad de fitoplancton analizando la composición funcional y taxonómica de 17 lagos de Montebello (Chiapas) durante una temporada seca cálida.

### Objetivos particulares

- Determinar la riqueza específica de la comunidad fitoplanctónica de los lagos.
- Clasificar las microalgas de acuerdo a los grupos taxonómicos a los que corresponden utilizando los sistemas de AlgaeBase (2013) y de grupos funcionales propuestos por Reynolds *et al.* (2002) y Kruk *et al.* (2010).
- Estimar la abundancia del fitoplancton (biomasa por unidad de volumen) presente en cada lago.
- Comparar la composición de la comunidad de fitoplancton de los lagos por medio de las tres clasificaciones empleadas, para determinar si se observa algún patrón espacial entre ellos.

## 5. Área de estudio

---

La información que a continuación describe al área de estudio está basada en el Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Lagunas de Montebello, México (CONANP, 2007).

### 5.1. Ubicación geográfica

Los lagos de Montebello se encuentran dentro del Parque Nacional Lagunas de Montebello, en la región Sur-Sureste del estado de Chiapas, entre los municipios La Independencia y La Trinitaria. Las coordenadas extremas son 16° 04' 40" y 16° 10' 20" latitud Norte y 91° 37' 40" y 91° 47' 40" longitud Oeste, mientras que la altitud promedio es de 1,500 msnm.

Los lagos están en la Región Hidrológica Nacional No. 30 Grijalva-Usumacinta, forman parte de la subcuenca del Río Grande de Comitán, con 545 km<sup>2</sup> y consisten en 60 cuerpos de agua (Johnson y Nelson, 2004); sin embargo, de acuerdo a sus dimensiones, son siete los lagos principales: el Sistema Tepancoapan, con 13 km de longitud, considerado como un cuerpo de agua continuo, que incluye también a los lagos San Lorenzo, Bosque Azul, Peninsular, Encantada, Esmeralda, Bartolo y Peñasquito. Le siguen los lagos de Tzisco, con 3.6 km de longitud, Montebello con 2 km y Pojoj con 1 km (Fig. 1).

### 5.2. Clima

Se presenta clima templado húmedo con lluvias todo el año, la temperatura media mensual es de 23.6 °C con una oscilación térmica anual de 5.6 °C; el mes más frío es enero, con un promedio de 20.9 °C y el más cálido abril, con un promedio mensual de 25.6 °C. La precipitación anual es de 2000 mm, destacando un periodo de humedad (mayo-diciembre) y otro de secas (enero-abril) (Johnson y Nelson, 2004).

### 5.3. Geología

Predominan materiales de origen marino cuya coloración es grisácea y rojiza. Las calizas ligeramente plegadas de la zona de Montebello se caracterizan por la carstificación de las rocas; es decir, la disolución de los carbonatos por la actividad química del CO<sub>2</sub> en el agua.

Muchos de los lagos se han formado en depresiones cársticas alargadas, rellenas y tapadas con sedimentos; están comunicados por conductos subterráneos y canales superficiales, alimentándose de agua subterránea y procedente de las lluvias.

#### 5.4. Edafología

En el área circundante a los lagos de Montebello se identifican dos tipos de suelos: rendzina y luvisol. El primero se distribuye alrededor de la mayor parte de los lagos y tiene una capa superficial abundante en materia orgánica con materiales ricos en cal. Por otro lado, el luvisol se distribuye alrededor de la parte central del Sistema Tepancoapan y alrededor de una parte del extremo noroeste del lago San José.

#### 5.5. Hidrología

Los manantiales que nacen en esta zona se localizan sobre el extremo Sureste del Parque, formando parte de la cuenca del Río Santo Domingo, mientras que Río Grande constituye el río principal de la subcuenca que abarca el Parque.

Las aguas negras de la ciudad de Comitán de Domínguez desembocan en Río Grande y resultan en una seria amenaza de contaminación al sistema hidrológico de Montebello. No obstante, existen inconsistencias de la información sobre el sitio en que el Río Grande vierte el contenido de sus aguas.

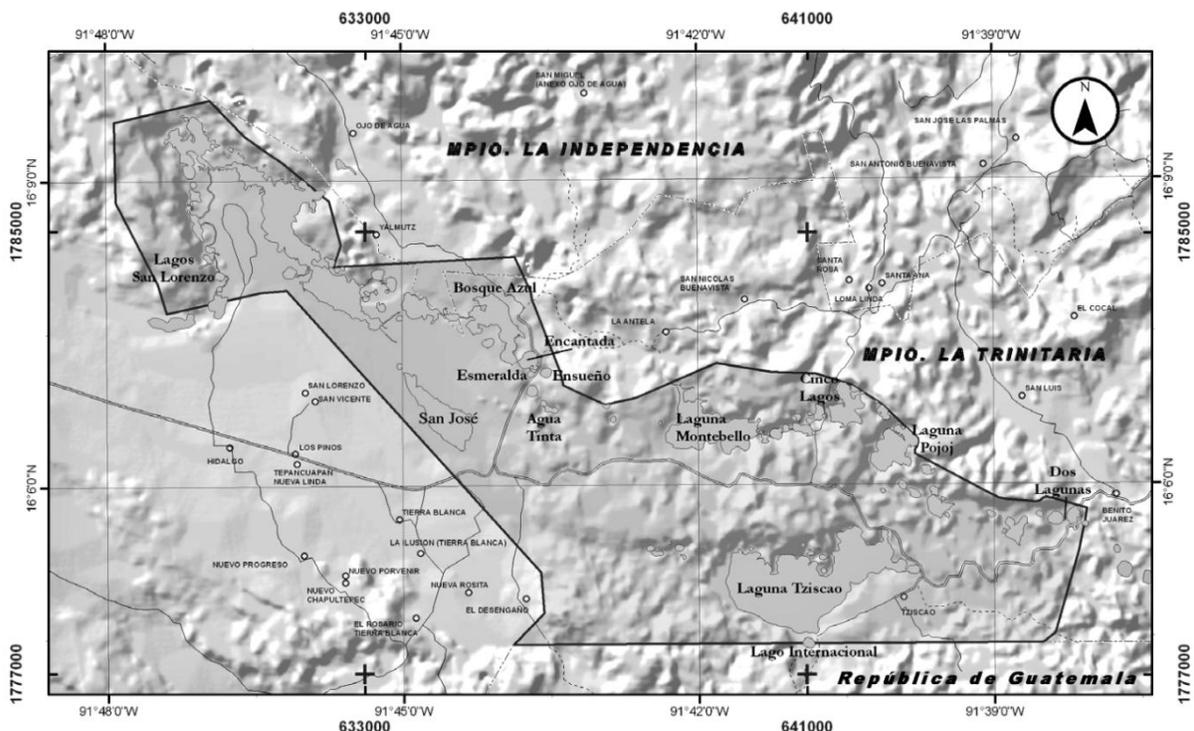


Fig. 1. Ubicación geográfica de los lagos de Montebello (CONANP, 2007). Se muestran los límites del Área Natural Protegida.

## 5.6. Uso de suelo y vegetación

La vegetación dominante alrededor de los lagos es el bosque mesófilo de montaña y el bosque de pino-encino. En la Tabla 1 se puede observar la distribución del uso de suelo y vegetación en las zonas circundantes a los lagos de Montebello.

Tabla 1. Vegetación y uso de suelo presente alrededor de los 17 lagos muestreados del Parque Nacional Lagunas de Montebello (CONANP, 2007).

<b>Lago</b>	<b>Vegetación y uso de suelo</b>
Balamtetik	Pequeña porción de agricultura al norte.
Chaj-Chaj	Pastizal inducido al noreste y bosque de pino-encino con vegetación secundaria arbórea.
Chojib	Del noreste al sureste el lago está rodeado de pastizal inducido; de suroeste a oeste, por una zona de agricultura, y de norte a noroeste por bosque de pino- encino.
Chotojovel	Al este se encuentra una pequeña parte de pastizal inducido y el resto del lago está rodeado por bosque de pino encino.
Tierra Colorada	Hay zona de agricultura en el este y sureste del lago. El resto es bosque de pino encino con vegetación secundaria arbórea.
Liquidámbar	Al norte, el lago se encuentra rodeado de bosque mesófilo de montaña con vegetación secundaria arbórea con pequeñas partes de agricultura y pastizal inducido. Al este, sur y oeste; el lago se encuentra rodeado por zona de agricultura.
Vuelta el Agua	Se caracteriza por tener al este y al sur zonas de agricultura y pastizal inducido, en el resto de su periferia destaca el bosque mesófilo de montaña.
Peñasquito	Se caracteriza por estar rodeado por zona de agricultura al norte, este y oeste. Al sur se ubican zonas de pastizal inducido y bosque de pino-encino con vegetación secundaria arbórea.

Tabla 1. (Continuación)

Peineta	Al norte y al este se encuentra un área de agricultura y pastizal inducido; la parte sur se encuentra rodeada por bosque de pino encino con vegetación secundaria arbórea y al oeste se encuentra una zona de agricultura.
Chilpotrero	Al norte se encuentra una zona de agricultura; al este y sur, bosque de pino encino con vegetación secundaria arbórea; y al oeste una zona de agricultura y pastizal inducido.
Bosque Azul	Al norte se encuentra una pequeña franja donde se practica la agricultura. Al oeste también destaca una pequeña zona de agricultura y al sur hay zona de popal-tular; aunque en su mayoría, el lago está rodeado por bosque de pino-encino.
Encantada	El lago está rodeado por bosque de pino-encino con una pequeña área de bosque mesófilo de montaña al noroeste.
Esmeralda	Se caracteriza por estar rodeado en su totalidad por bosque de pino-encino.
San José	Se encuentra rodeado de popal-tular.
Montebello	Está rodeado en la parte norte por bosque de pino encino con vegetación secundaria, al sur se presenta un área de agricultura y el resto del lago está rodeado por bosque de pino-encino.
Tziscoa	Se encuentra rodeado de bosque mesófilo de montaña con pequeñas áreas de agricultura, al sureste y pegado al lago se encuentra un poblado.
Pojoj	Se encuentra rodeado en su totalidad por bosque mesófilo de montaña con vegetación secundaria arbórea con excepción de una pequeña área al sur, en donde hay una delgada franja de bosque de pino-encino.

## 5.7. Fauna

El área de estudio alberga 102 especies de invertebrados y 518 especies de vertebrados, dentro de estos últimos se encuentran 9 especies de peces, los cuales son:

- *Vieja intermedia* (especie con estatus de protección especial y endémica): consume alimentos de origen vegetal y animal (Rodiles y González, 2006).
- *Astyanax aeneus*: come insectos, algas filamentosas y diatomeas (Small *et al.*, 2011).
- *Cyprinus carpio*: consume fragmentos vegetales, Cyclopoidea, Chydoridae, Chironomidae, Bosminidae, Harpacticoidae y semillas (Colautti y Lenicov, 2001).
- *Poeciliopsis hnilickai*: especie completamente detritófaga (Soto, 2006).
- *Profundulus labialis*: consume dípteros, larvas de odonatos, simúlidos y efemerópteros. Las tallas más grandes pueden consumir peces (Soto, 2006).
- *Profundulus candalarius*: no están reportados sus hábitos alimenticios.
- *Rhamdia guatemalensis*: presenta una dieta variada aunque es preferente carnívora, consumen larvas y ninfas de insectos, cuando presentan un mayor tamaño consumen decápodos y peces sin dejar de consumir los anteriores (Soto, 2006).
- *Brycon guatemalensis*: consume larvas de tricópteros y dípteros, así como materia vegetal particulada (Soto, 2006).
- *Micropterus salmoides*: el alimento de esta especie son principalmente acociles, aterínidos y odonatos; en menor proporción algas, restos vegetales, restos de peces, efemerópteros y goodéideos (Toledo, 1995).

Con respecto a las especies terrestres endémicas o bajo régimen de protección están: el ratón chiapaneco (*Peromyscus zarhynchus*), especie endémica y amenazada; el leoncillo (*Herpailurus yagouaroundi*) y el tigrillo (*Leopardus wiedii*), especies en peligro de extinción local; y el dragoncito (*Abronia lythrochila*), especie endémica.

## 6. Material y método

---

### 6.1. Trabajo de campo

El muestreo fue realizado por el laboratorio de Geología y Limnología de la UAM Iztapalapa y se eligieron los lagos Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib, Chotojovel, Tierra Colorada, Liquidámbar, Vuelta el Agua, Peñasquito, Peineta, Chilpotrero, Bosque Azul, Encantada, Esmeralda, San José, Montebello, Tziscaco y Pojoj (Fig. 2), ya que son cuerpos de agua con diferentes condiciones de vegetación y de uso de suelo (véase área de estudio). Dichos lagos se muestrearon en la temporada de secas durante un periodo comprendido del 26 de abril al 6 de mayo de 2011 a lo largo del día; estableciendo desde una estación central de muestreo o hasta tres, dependiendo de la extensión del espejo de agua.

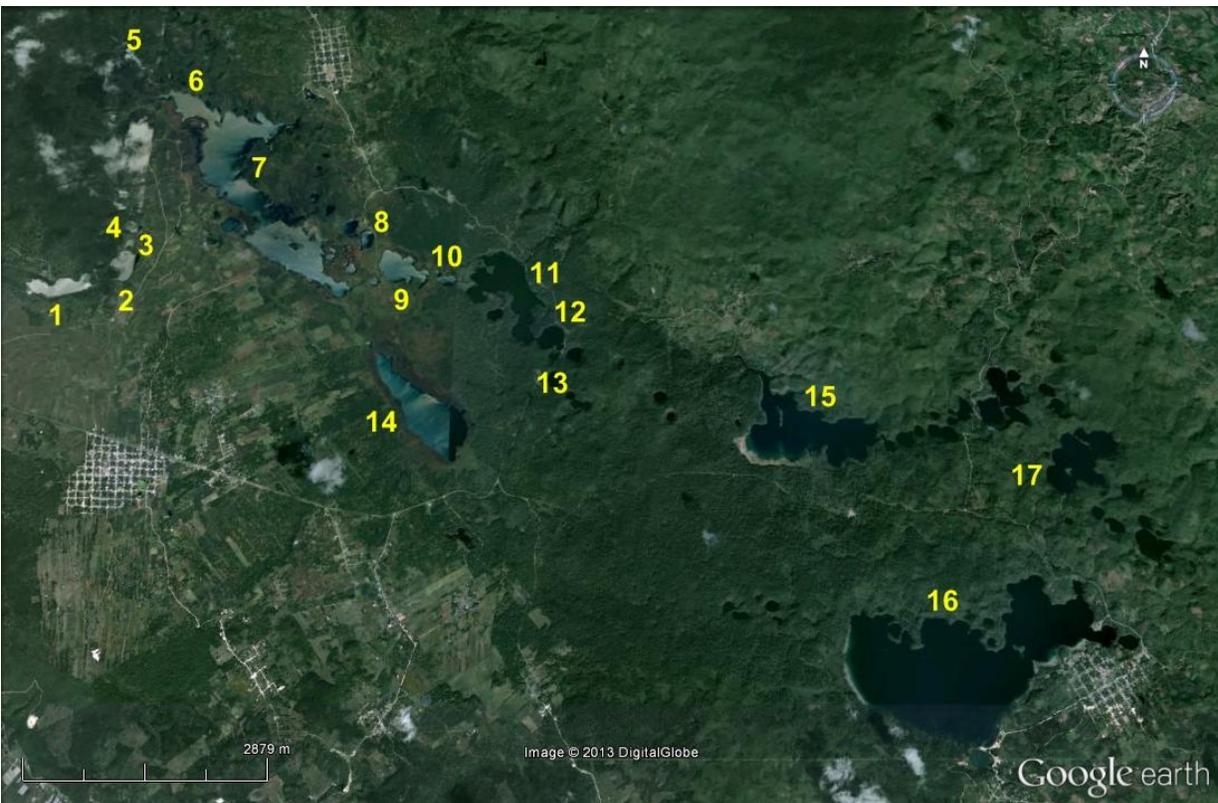


Fig. 2. Lagos muestreados en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. 1) Balamtetik, 2) Chaj Chaj, 3) Chojib, 4) Chotojovel, 5) Tierra Colorada, 6) Liquidámbar, 7) Vuelta el Agua, 8) Peñasquito, 9) Peineta, 10) Chilpotrero, 11) Bosque Azul, 12) Encantada, 13) Esmeralda, 14) San José, 15) Montebello, 16) Tziscaco y 17) Pojoj (Google Earth, 2013).

Para el análisis del fitoplancton en cada estación se hicieron de una a dos muestras integradas dependiendo de la profundidad del lago, cada una con agua de tres distintas profundidades (Tabla 2). Las muestras de agua se tomaron con una botella van Dorn con capacidad de 2 l.

De cada una de las muestras integradas se guardó una submuestra de 200 ml en una botella transparente de PET y se fijó con lugol. Se midió la profundidad máxima con una sondaleza y se utilizó una sonda YSI85 para medir el oxígeno disuelto y la temperatura. La estimación de la profundidad de la capa de mezcla se realizó mediante las curvas verticales de temperatura y oxígeno (Wetzel, 2001).

Tabla 2. Profundidades de las muestras integradas en cada uno de los lagos.

<b>Lago</b>	<b>Número de estaciones</b>	<b>Z<sub>máx</sub> (m)</b>	<b>Z capa de mezcla (m)</b>	<b>Profundidades Integradas (m)</b>
Balamtetik	1	9	0.5	0.25, 1, 2
Chaj Chaj	1	8	0.5	0.5, 4, 8
Chojib	1	6	2	0.5, 1.5, 3
Chotojovel	1	8	-	0.5, 4, 8
Tierra Colorada	1	10	-	0.5, 5, 10
Liquidámbur	1	5	-	0.5, 2.5, 5
Vuelta el Agua	2	10	-	0.5, 5, 10
Peñasquito	1	42	2	0.5, 5, 10
Peineta	1	10	-	0.5, 5, 10
Chilpotrero	1	40	4	Superficie: 0.5, 5, 10 Fondo: 20, 30, 40
Bosque Azul	1	50	2	Superficie: 0.5, 5, 10 Fondo: 20, 30, 40
Encantada	1	50	2	Superficie: 0.5, 10, 20 Fondo: 30, 40, 50
Esmeralda	1	4	4	0.5, 2, 4
San José	1	13	13	0.5, 5, 10
Montebello	2	40	10	Superficie: 0.5, 5, 10 Fondo: 20, 30, 40
Tziscoa	3	55	55	Superficie: 0.5, 10, 20 Fondo: 30, 40, 50
Pojoj	2	192	192	Superficie: 0.5, 10, 20 Fondo: 30, 40, 50

## 6.2. Trabajo de laboratorio y gabinete

En la determinación taxonómica se usó inicialmente la obra de Wehr y Sheath (2003). Dependiendo de los géneros encontrados en las muestras, se eligió la literatura necesaria para llegar al nivel taxonómico más bajo posible: para Chroococcales se consultó a Komárek y Anagnostidis (1998); para Oscillatoriales a Komárek y Anagnostidis (2005); para Nostocales y Pseudanabaenales a Komárek (1992) y a Komárek y Komárková (2003); para Heterokontophyta (diatomeas) a Hustedt (1985); para clorofitas a Uherkovich (1966), Philipose (1967), Hindák (1990) y Comas (1996).

El conteo del fitoplancton se realizó con el método de Utermöhl (Edler y Elbrächter, 2010) sedimentando las muestras en cámaras de 20 a 100 ml por un tiempo de 12 a 48 h (Edler, 1979) y observando el material biológico con un microscopio invertido LEICA DMIRB con contraste de fases a 200x, 400x y 1000x aumentos, dependiendo del tamaño de los organismos; dicho conteo se detuvo al tener un máximo de 400 individuos (unicelular, colonia, cenobio o filamento) de la especie más frecuente en cada una de las muestras (Lund *et al.*, 1958).

La estimación de la biomasa por individuo se realizó a partir de los biovolúmenes de las morfoespecies de fitoplancton mediante la utilización de las ecuaciones de modelos geométricos próximos a la morfología de las especies, midiendo las dimensiones necesarias en 20 individuos (sin tomar en cuenta la presencia de mucílago) (Hillebrand *et al.*, 1999; Sun y Liu, 2003). La biomasa poblacional húmeda fue obtenida multiplicando el biovolumen promedio por la densidad de individuos y considerando que un cm<sup>3</sup> de biovolumen algal equivale a un gramo de biomasa húmeda (Riolobos *et al.*, 2002).

Para conocer si existía alguna relación entre la riqueza específica y la biomasa total de la comunidad fitoplanctónica se realizó un análisis de regresión con el programa SigmaPlot 11 (Systat Software, Inc, 2008).

La estructura taxonómica del fitoplancton fue descrita siguiendo la clasificación de la base de datos AlgaeBase (2013) y la estructura funcional se estableció en base a dos clasificaciones diferentes: los grupos funcionales propuestos por Reynolds *et al.* (2002), tomando en cuenta las modificaciones de Pádisak *et al.* (2009), y los grupos funcionales basados en la morfología propuestos por Kruk *et al.* (2010).

Para agrupar a las especies dentro de la clasificación de Kruk *et al.* (2010) se calculó su área superficial por medio de las ecuaciones de las figuras geométricas próximas a la morfología de los organismos (Hillebrand *et al.*, 1999; Sun y Liu, 2003) y se estableció la relación superficie-volumen (S/V) para cada especie.

También se midió la dimensión máxima lineal (incluyendo el mucílago) y se registró la presencia de aerotopos, heterocitos, mucílago, flagelos y estructuras de sílice en las diferentes especies.

Se realizaron análisis de agrupamiento con el índice de Bray-Curtis mediante promedios con el paquete estadístico PRIMER 6 v.6.1.6 (Clarke y Gorley, 2006), para observar si existen patrones espaciales entre los lagos de acuerdo a la composición taxonómica y la composición funcional.

## 7. Resultados

---

### 7.1. Características limnológicas

De 12 lagos en los que se midió la profundidad, el oxígeno disuelto y la temperatura, la mayor  $Z_{\text{máx}}$  se registró en Pojoj con 192 m y en Tzisco con 55 m, mientras que los de menor profundidad fueron Esmeralda con 4 m y Liquidámbar con 5 m. Los lagos que se encontraban mezclados (cambio de temperatura a lo largo de la columna de agua  $<0.5^{\circ}\text{C}/\text{m}$ ) fueron Esmeralda, San José, Tzisco y Pojoj, con temperaturas de  $21.1 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$  en Tzisco, hasta  $25.3 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$  en Esmeralda; en dichos lagos, toda la columna de agua estuvo oxigenada. Los otros ocho lagos estaban estratificados con temperaturas desde  $23.5 \pm 0^{\circ}\text{C}$  hasta  $26 \pm 0^{\circ}\text{C}$  en epilimnion y de  $18.7 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$  hasta  $22.3 \pm 0^{\circ}\text{C}$  en hipolimnion. En seis de ellos se registró anoxia hipolimnética (las excepciones fueron Chaj Chaj y Montebello). La profundidad a la cual se presentó la anoxia varió en cada lago; sin embargo, esta se alcanzó a profundidades someras que van desde 4 m en Balamtetik hasta 10 m en Peñasquito (Tabla 3 y Figs. 3-6).

### 7.2. Riqueza específica

En los 17 lagos analizados del sistema de Montebello se determinó en conjunto un total de 78 morfoespecies de fitoplancton. El filo con el mayor número de especies corresponde a Chlorophyta con 27, seguido de Cyanobacteria con 23, Heterokontophyta con 15, Charophyta con 5, Cryptophyta con 4, Euglenophyta con 2 y Dinophyta con 2 (Tabla 4).

La riqueza específica por lago osciló entre 10 y 37 especies, siendo Esmeralda el lago con mayor riqueza (37 spp.), seguido de Tzisco (36) y Montebello (34); mientras que los lagos que presentaron el menor número de especies fueron Chotojovel (10), Chaj Chaj y Vuelta el Agua (15).

### 7.3. Frecuencia de especies

La especie que se observó con la mayor frecuencia fue la diatomea central *Stephanocyclus* sp., presente en 15 de los 17 lagos muestreados, siendo dominante en algunos de ellos (ver apartado 7.5). Los lagos donde no se encontró esta diatomea fueron Vuelta el Agua y Bosque Azul, situados en la parte central del sistema. La cianobacteria *Synechocystis aquatilis* y las criptofitas *Cryptomonas* sp. y *Rhodomonas* sp., también presentaron una alta frecuencia al encontrarse en 14 lagos; sin embargo, no fueron dominantes en ninguno de los cuerpos de agua.

Tabla 3. Principales características limnológicas de los lagos de Montebello. La última columna indica la profundidad a partir de la cual se detectó anoxia.

Lago	Z <sub>máx</sub> (m)	Columna de agua	Temperatura de la capa de mezcla (°C)	Temperatura de hipolimnion (°C)	Anoxia (m)
Balamtetik	9	Estratificada	26±0	20.5±0	4
Chaj Chaj	8	Estratificada	26±0	22±0	No
Chojib	6	Estratificada	25.8±0.3	22.25±0	6
Chotojovel	8	-	-	-	-
Tierra Colorada	10	-	-	-	-
Liquidámbar	5	-	-	-	-
Vuelta el Agua	10	-	-	-	-
Peñasquito	42	Estratificada	25±0	19.5±0.7	10
Peineta	10	-	-	-	-
Chilpotrero	40	Estratificada	23.6±0.5	19±1.4	7
Bosque Azul	50	Estratificada	23.5±0	18.66±0.5	7
Encantada	50	Estratificada	24.8±0.3	19±0	8
Esmeralda	4	Mezclada	25.3±0.6	-	No
San José	13	Mezclada	23.02±1.2	-	No
Montebello	40	Estratificada	23.4±0.1	20.8±1.2	No
Tziscoa	55	Mezclada	21.1±1.6	-	No
Pojoj	192	Mezclada	22.4±0.9	-	No

(-) Indica la ausencia de información de características limnológicas para determinados lagos.

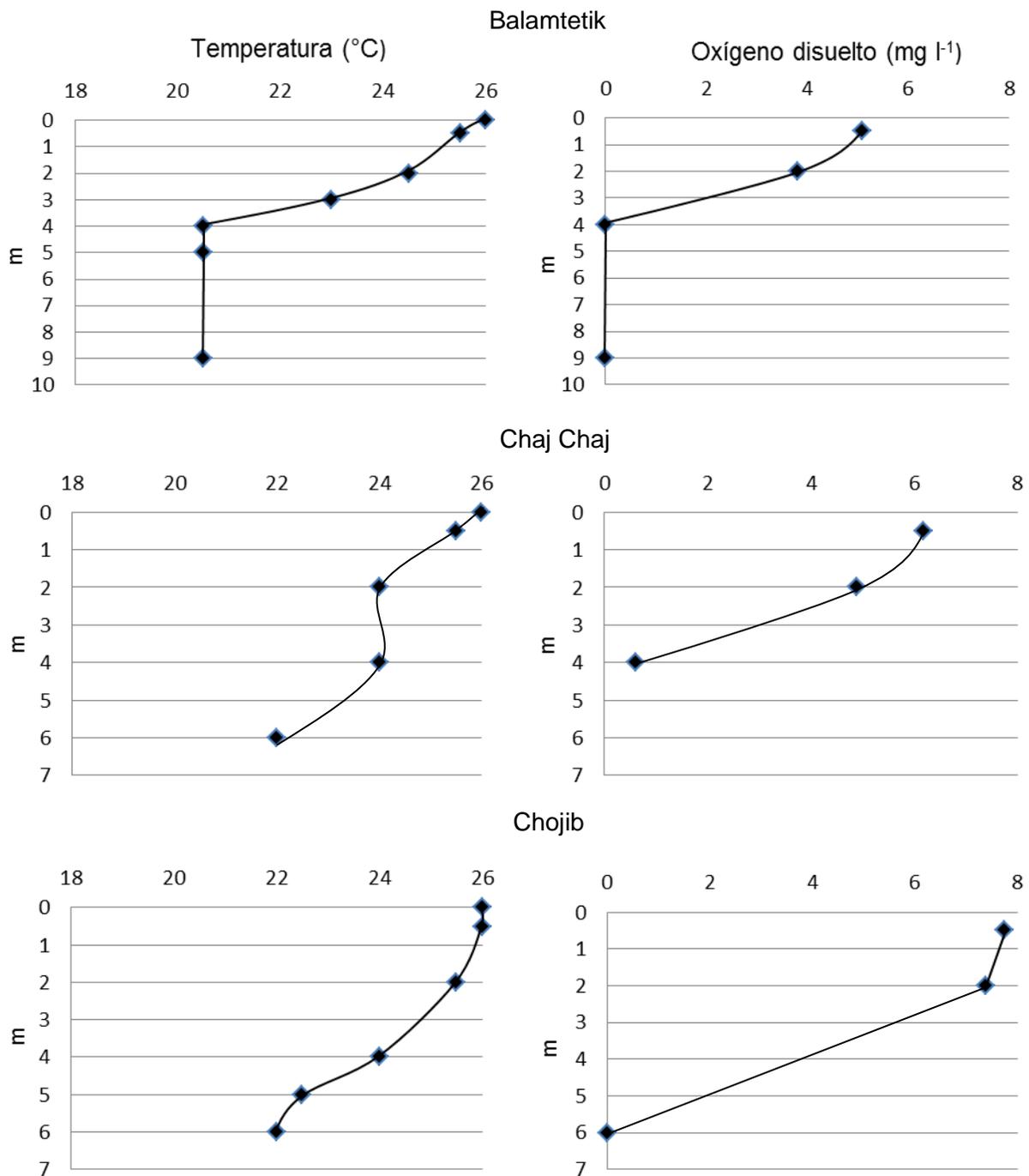


Fig. 3. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Balamtetik, Chaj Chaj y Chojib durante el muestreo.

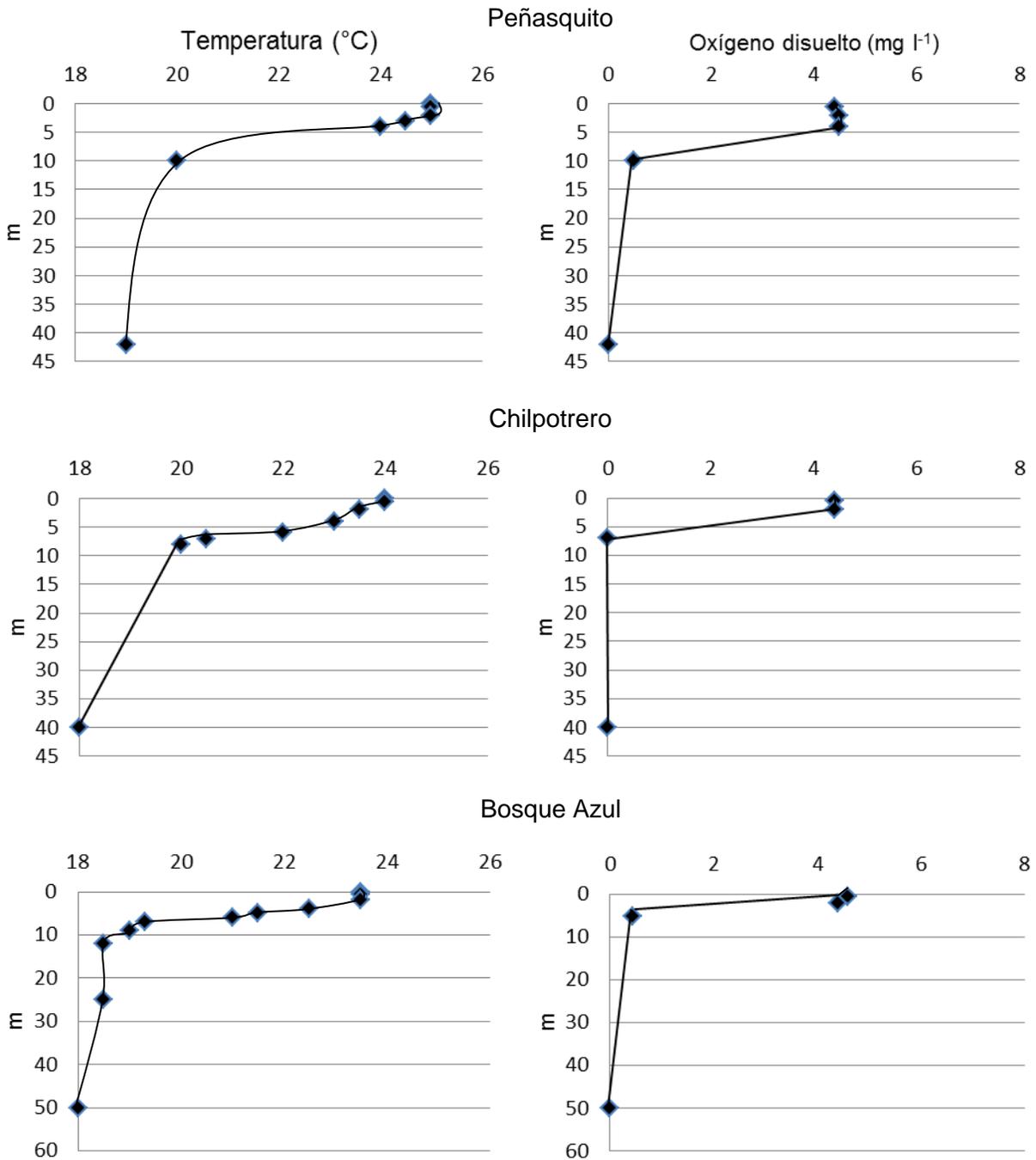


Fig. 4. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Peñasquito, Chilpotrero y Bosque Azul durante el muestreo.

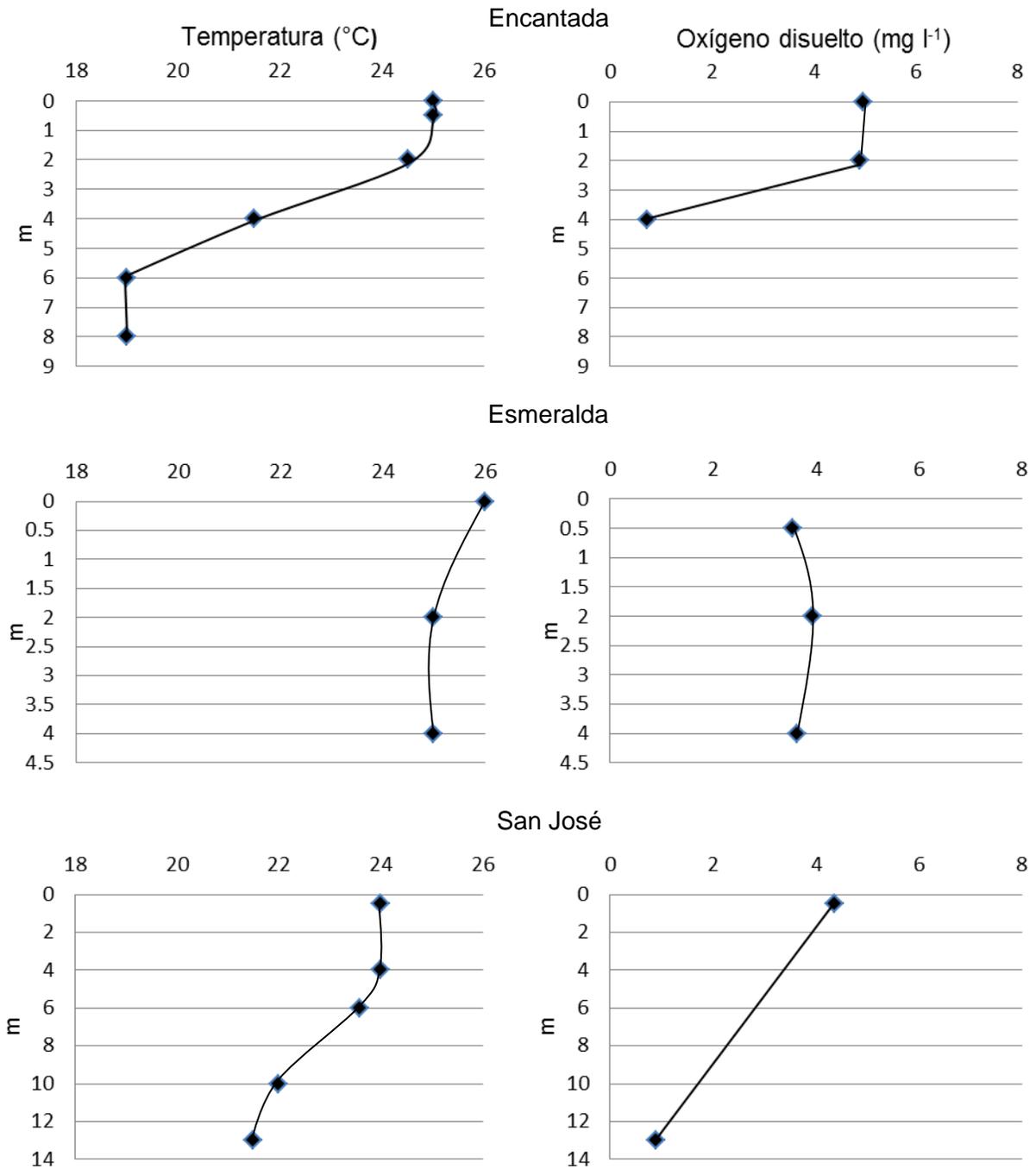


Fig. 5. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Encantada, Esmeralda y San José durante el muestreo.

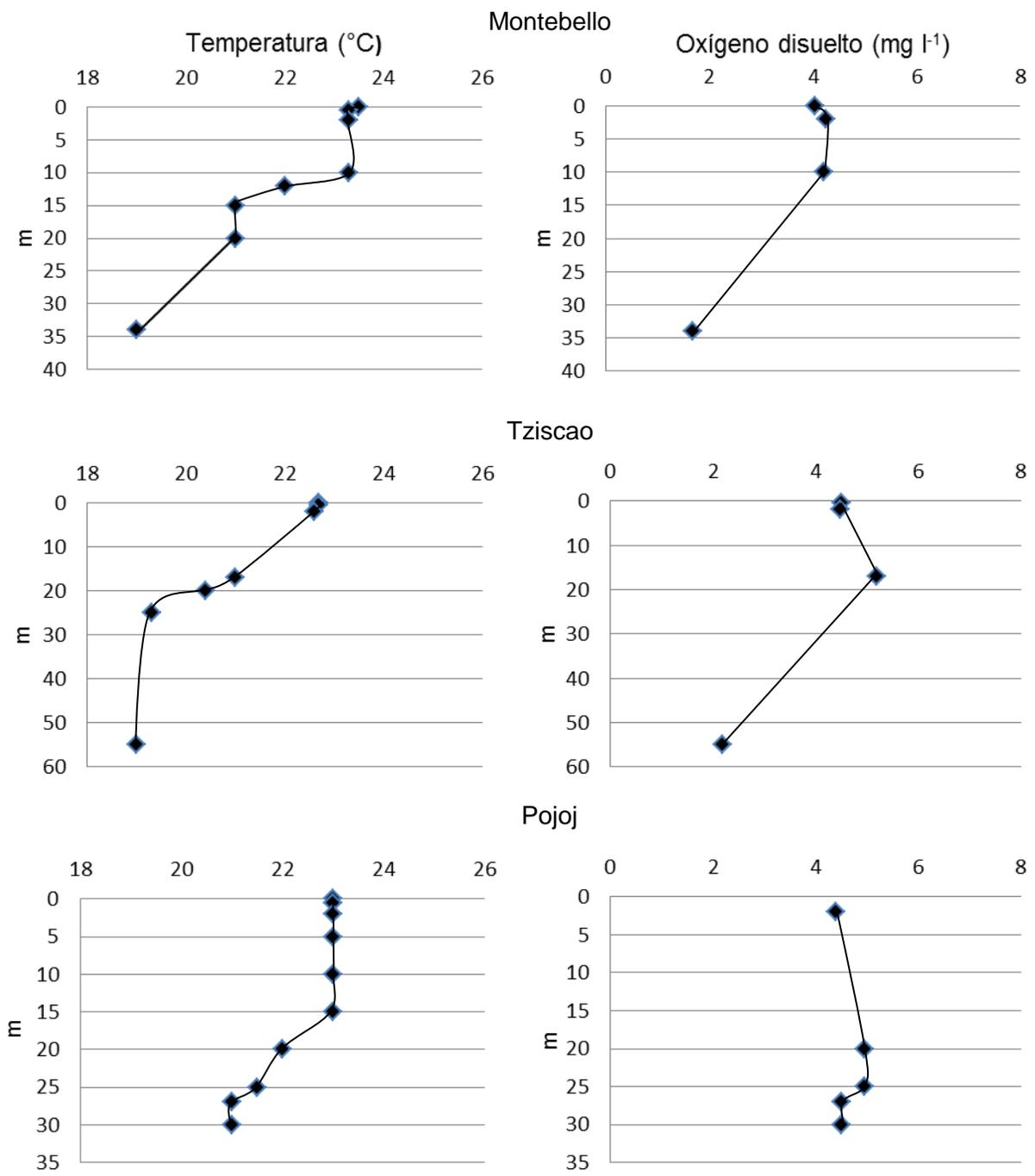


Fig. 6. Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de los lagos Montebello, Tzisco y Pojoj durante el muestreo.

Tabla 4. Especies de fitoplancton encontradas en los lagos de Montebello (AlgaeBase, 2013).

Filo	Especie
Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> sp. Bory de Saint-Vincent ex Bornet y Flahault 1886
	<i>A. spiroides</i> Klebahn 1895
	<i>Anabaenopsis circularis</i> (West) Woloszynska y Miller 1923
	<i>Aphanothece</i> sp. Nägeli 1849
	<i>Arthrospira</i> sp. Sizenberger ex Gomont 1892
	<i>Chroococcus</i> sp. Nägeli 1849
	<i>Coelomoron</i> sp. Buell 1938
	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli 1849
	<i>Cyanobacterium synechococcoides</i> Komárek 1999
	<i>Cyanodictyon imperfectum</i> Cronberg y Weibull 1981
	<i>Cyanothece</i> sp. (Nägeli) Komárek 1976
	<i>Cylindrospermopsis cuspis</i> Komárek y Kling
	<i>Limnothrix mirabilis</i> (Böcher) Anagnostidis 2001
	<i>Merismopedia marssonii</i> Lemmermann 1900
	<i>M. trolleri</i> Bachmann 1920
	<i>Microcystis wesenbergii</i> (Komárek) Komárek 1968
	<i>Planktothrix suspensa</i> (Pringsheim) Anagnostidis y Komárek 1988
	<i>Pseudanabaena acicularis</i> (Nygaard) Anagnostidis y Komárek 1988
	<i>P. limnetica</i> (Lemmermann) Komárek 1974
	<i>P. mucicola</i> (Naumann y Huber-Pestalozzi) Schwabe 1964
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle y Lauterborn 1900	
<i>Romeria leopoliensis</i> (Raciborski) Koczwara 1928	
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau 1892	
Heterokontophyta	<i>Achnanthes</i> sp.1 Bory de Saint-Vincent 1822
	<i>Achnanthes</i> sp. 2 Bory de Saint-Vincent 1822
	<i>Achnanthes</i> sp. 3 Bory de Saint-Vincent 1822
	<i>Aulacoseira</i> sp. Thwaites 1848
	<i>Cocconeis</i> sp. Ehrenberg 1837
	<i>Cyclotella</i> sp. Cleve y Grunow 1882
	<i>Cymbella</i> sp. C. Agardh 1830
	<i>Dinobryon</i> sp. Ehrenberg 1834
	<i>Fragilaria</i> sp. Lyngbye 1819
	<i>Navicula</i> sp. Bory de Saint-Vincent 1822
	<i>Nitzschia</i> sp.1 Hassall 1845
	<i>Nitzschia</i> sp. 2 Hassall 1845
	<i>Stephanocyclus</i> sp. Skabitshevsky 1975
<i>Synedra</i> sp. 1 Ehrenberg 1830	
<i>Synedra</i> sp. 2 Ehrenberg 1830	
Euglenophyta	<i>Euglena</i> sp. Ehrenberg 1830
	<i>Phacus</i> sp. Dujardin 1841

Tabla 4. (Continuación)

Dinophyta	<i>Ceratium</i> sp. Schrank 1793
	<i>Peridinium</i> sp. Ehrenberg 1830
Cryptophyta	<i>Chroomonas</i> sp. 1 Hansgirg 1885
	<i>Chroomonas</i> sp.2 Hansgirg 1885
	<i>Cryptomonas</i> sp. Ehrenberg 1831
	<i>Rhodomonas</i> sp. Karsten 1898
Chlorophyta	<i>Actinastrum</i> sp. Lagerheim 1882
	<i>Acutodesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Tsarenko 2001
	<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda ex Korshikov 1953
	<i>Chlamydomonas</i> sp. 1 Ehrenberg 1833
	<i>Chlamydomonas</i> sp. 2 Ehrenberg 1833
	<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli 1855
	<i>C. pulchrum</i> Schmidle 1892
	<i>Crucigenia quadrata</i> Morren 1830
	<i>Desmodesmus</i> sp. (R.Chodat) S. S. An, T. Friedl y E. Hegewald 1999
	<i>Golenkinia</i> sp. Chodat 1894
	<i>Hariotina reticulata</i> P. A. Dangeard 1889
	<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle) Bohlin 1897
	<i>K. obesa</i> (West) West y G.S.West 1894
	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová 1969
	<i>M. komarkovae</i> Nygaard 1979
	<i>Oocystis</i> sp. Nägeli ex A.Braun 1855
	<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs 1845
	<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen 1829
	<i>S. antillarum</i> Comas González 1981
	<i>S. ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat 1926
	<i>Schroederia robusta</i> Korshikov 1953
	<i>Schroederia</i> sp. (Schröder) Lemmermann 1898
	<i>Selenastrum</i> sp. Reinsch 1867
<i>Spermatozopsis exsultans</i> Korshikov 1913	
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korshikov) Bourelly 1966	
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansgirg 1888	
<i>T. minimum</i> (A. Braun) Hansgirg 1888	
Charophyta	<i>Closterium</i> sp. Nitzsch ex Ralfs 1848
	<i>Cosmarium</i> sp. Corda ex Ralfs 1848
	<i>Staurostrum anatinum</i> Cooke y Wills 1881
	<i>S. bioculatum</i> W.R.Taylor.
	<i>Staurostrum</i> sp. Meyen ex Ralfs 1848
Total	78

#### 7.4. Biomasa total de fitoplancton

Los 17 lagos fueron muy diferentes en cuanto a la biomasa total fitoplanctónica (Fig. 7) y en base a dichos valores se pueden diferenciar dos grupos. Comenzando por el extremo noroeste de la cadena de lagos hacia el centro, desde Balamtetik hasta Encantada, están los lagos con una biomasa epilimnética mayor a  $0.5 \text{ mg l}^{-1}$ ; destacando Chojib, Balamtetik y Peineta por ser los lagos con la biomasa total más alta con 26, 22 y  $21 \text{ mg l}^{-1}$ , respectivamente. Desde el centro hacia el sureste de la cadena de lagos, desde Esmeralda hasta Pojoj, se encuentran las muestras con una biomasa menor a  $0.5 \text{ mg l}^{-1}$ . Los lagos con menor biomasa fueron Peñasquito ( $0.12 \text{ mg l}^{-1}$ ) y las muestras de superficie de Tzisco y Pojoj ( $0.16 \text{ mg l}^{-1}$ , en ambos).

En las muestras de fondo de los lagos Chilpotrero, Bosque Azul, Encantada, Montebello, Tzisco y Pojoj se observó que la biomasa total es menor que en la capa de mezcla. La excepción fue en 2 de las 3 estaciones muestreadas en Tzisco, en donde en la estación 1 (E1), la biomasa en el fondo y en la superficie fue igual ( $0.3 \text{ mg l}^{-1}$ ); y en la E2 la biomasa total en fondo fue mayor que en superficie ( $0.5$  y  $0.2 \text{ mg l}^{-1}$ , respectivamente).

El análisis de regresión entre la biomasa total de la comunidad de fitoplancton y la riqueza específica no mostró una relación significativa ( $P = 0.681$ ; coeficiente de Pearson =  $0.101$ ; Fig. 8).

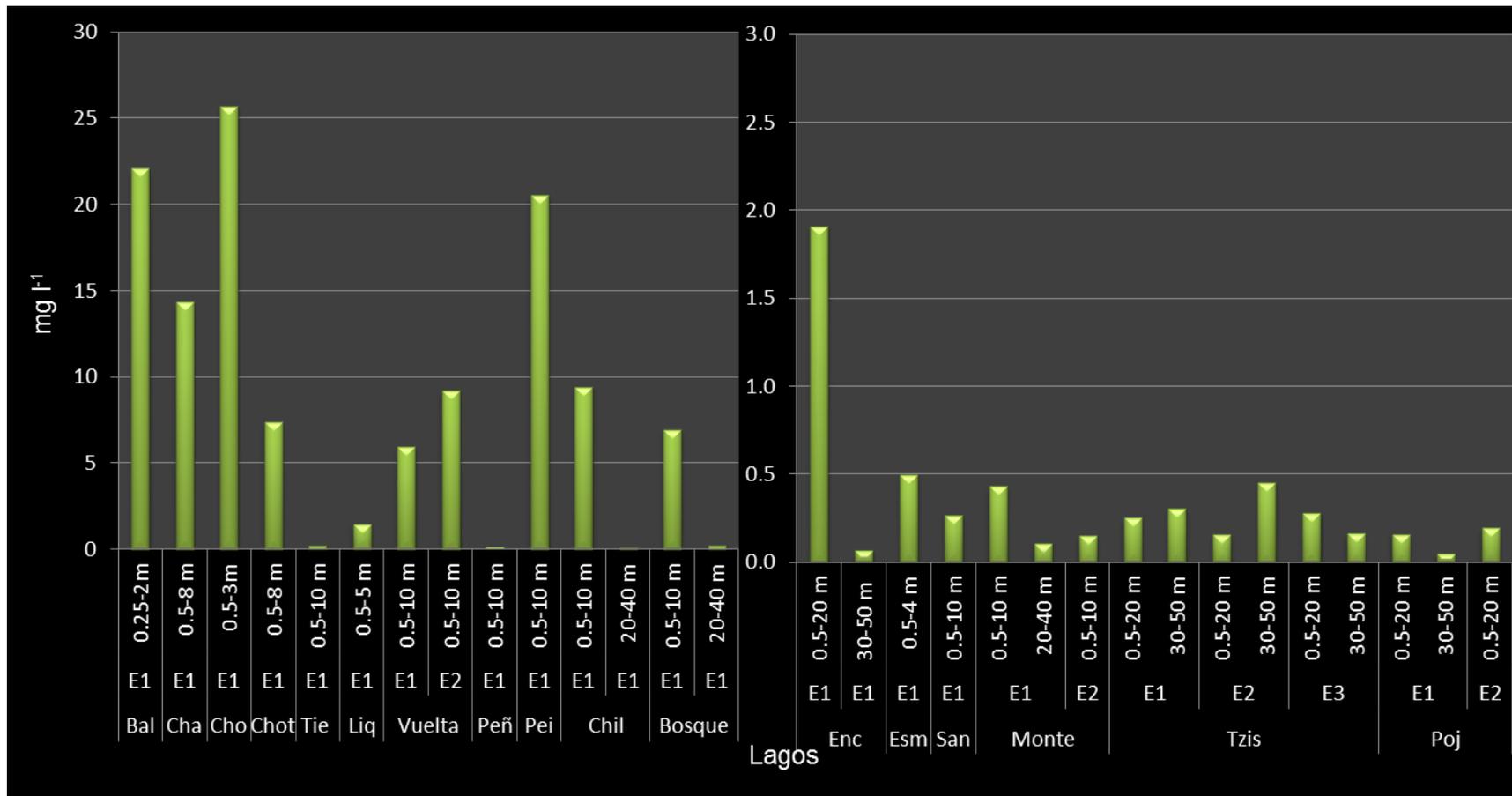


Fig. 7. Biomasa total de fitoplancton de los lagos de Montebello muestreados. Los lagos están ordenados siguiendo su localización de noroeste a sureste. Bal: Balamtetik, Cha: Chaj Chaj, Cho: Chojib, Chot: Chotojovel. Tie: Tierra Colorada, Liq: Liquidámbur, Vuelta: Vuelta el Agua, Peñ: Peñasquito, Pei: Peineta, Chil: Chilpotrero, Bosque: Bosque Azul, Enc: Encantada, Esm: Esmeralda, San: San José, Monte: Montebello, Tzis: Tzisco, Poj: Pojoj. Se señalan dos escalas debido al amplio intervalo de biomasa que se observó entre los lagos. E=Estación.

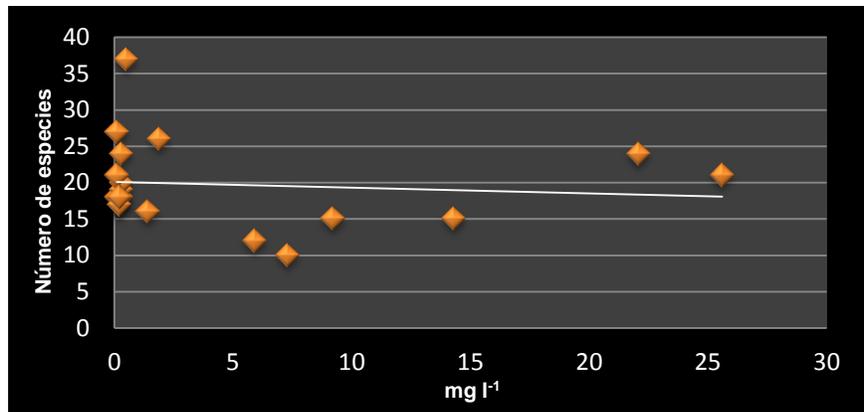


Fig. 8. Relación entre la biomasa total y la riqueza específica. Coeficiente de Pearson = 0.101.

### 7.5. Composición de la biomasa por especies

La diatomea central *Stephanocyclus* sp. fue dominante en 6 lagos con  $\geq 87\%$  de la biomasa algal en Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib, Chotojovel, Peñasquito y Esmeralda. Fue una especie importante en Tzisco (15-66% de la biomasa) junto con la diatomea central *Cyclotella* sp. (39-79% de la biomasa); esta última, dominante en San José con 79% de la biomasa (Figs. 9 y 10).

Por otro lado, la cianobacteria filamentosa *Planktothrix suspensa* constituyó el 90% de la biomasa algal en Encantada, mientras que en Liquidámbar, Vuelta el agua, Peineta, Chilpotrero y Bosque Azul presentó un aporte de biomasa  $\geq 43\%$ . En estos últimos 5 cuerpos de agua *Cylindrospermopsis cuspis* aportó entre 20 y 40% de la biomasa.

Montebello, Pojoj y Tierra Colorada tuvieron un patrón diferente a los otros cuerpos de agua. El dinoflagelado *Peridinium* sp. fue dominante en la estación E2 de Montebello, con 59% de la biomasa y la diatomea central *Stephanocyclus* sp. fue subdominante, con 21-37% en la capa de mezcla, mientras que en Pojoj, la diatomea aportó 41% a la biomasa y el dinoflagelado 29-39%. Es interesante que en la estación E1 de Montebello la composición sea diferente, ya que aunque *Stephanocyclus* sp. está presente, la mayor parte de la biomasa la componen *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Synechocystis aquatilis* y *Synedra* sp. 1. En Pojoj se observó que en el fondo las especies más abundantes fueron distintas que en la superficie, ya que en el fondo *Achnanthes* sp.1 aportó la mayor biomasa (38%) seguida de *Cyclotella* sp. (29%).

Finalmente, en Tierra Colorada no se observó una clara dominancia de ninguna de las especies, ya que fueron varias las que aportaron una biomasa  $\geq 10\%$ , destacando las cianobacterias *Synechocystis aquatilis*, *Pseudanabaena limnetica*, *Planktothrix suspensa*, *Merismopedia trolleri* y *Cylindrospermopsis cuspis*.

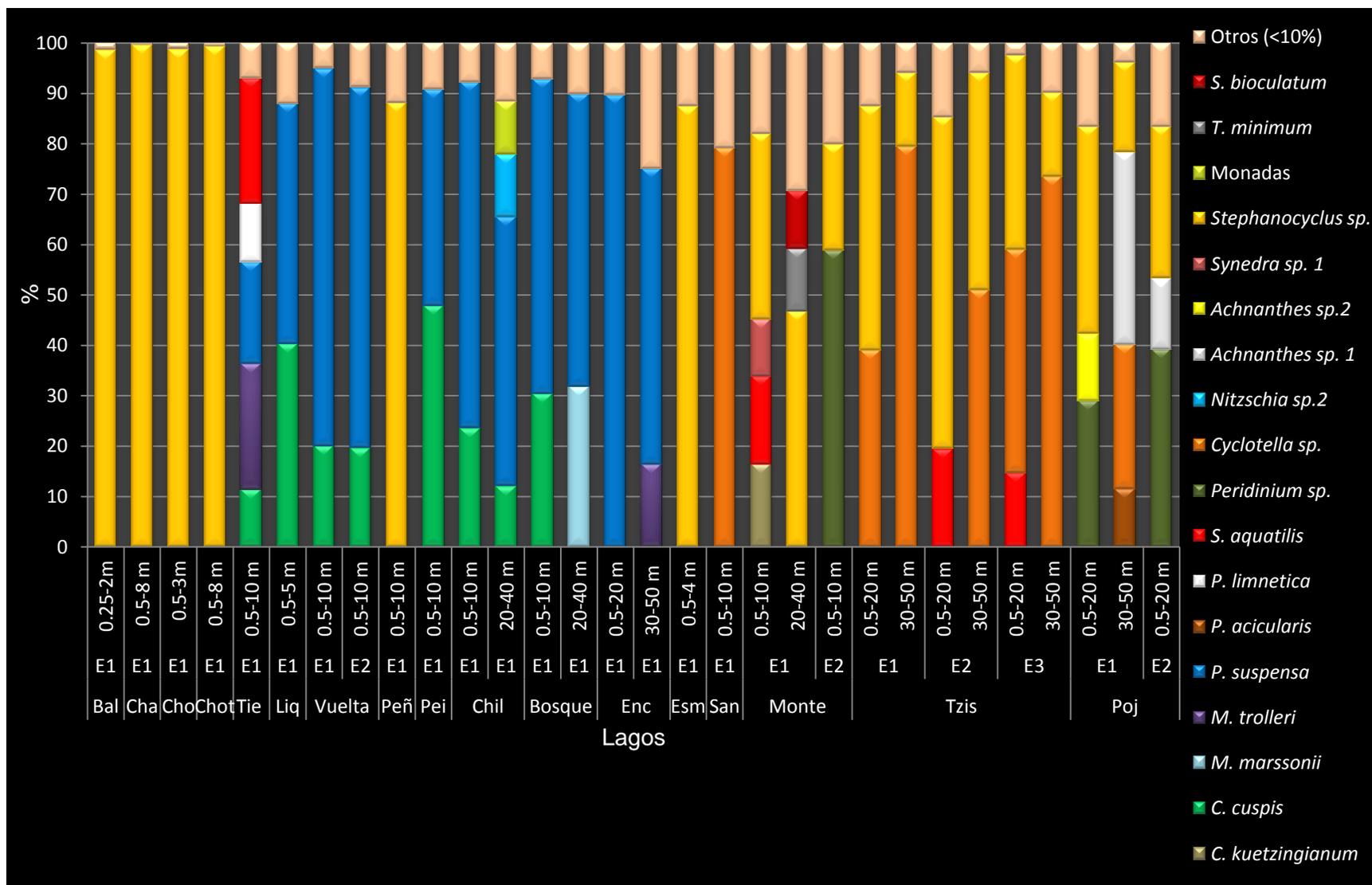


Fig. 9. Composición de la biomasa algal relativa (%) por especies de los lagos de Montebello muestreados.

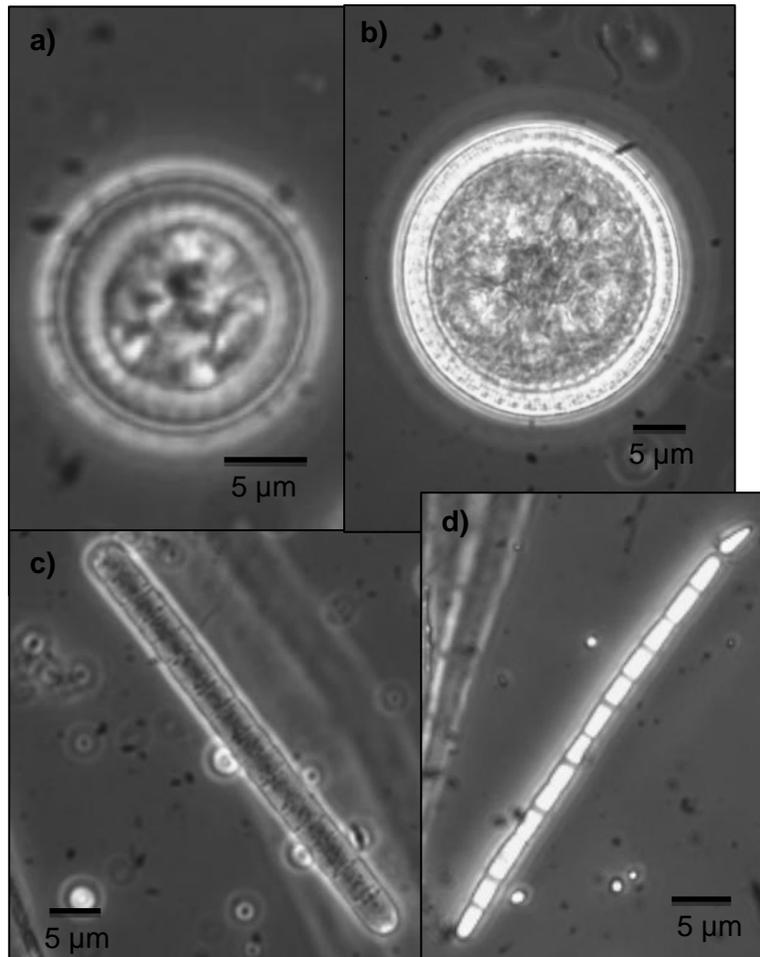


Fig. 10. Especies de fitoplancton con el mayor aporte de biomasa en los lagos estudiados: a) *Stephanocyclus* sp., b) *Cyclotella* sp., c) *Planktothrix suspensa*, d) *Cylindrospermopsis cuspis*.

#### 7.6. Composición de la biomasa por grupos taxonómicos

El filo Heterokontophyta fue dominante en 8 lagos, con un aporte de  $\geq 76\%$  a la biomasa algal en Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib, Chotojovel, Peñasquito, Esmeralda, San José y Tzisco. En Pojoj también fue un grupo importante (54-85% de la biomasa), junto con el filo Dinophyta (33-39% de la biomasa).

Por otro lado, el filo Cyanobacteria fue dominante en 7 lagos, con un aporte de  $\geq 71\%$  a la biomasa algal en Tierra Colorada, Liquidámbar, Vuelta el Agua, Peineta, Chilpotrero, Bosque Azul y Encantada.

En el caso de los lagos profundos, el filo dominante en la capa de mezcla también lo fue en el fondo de cada lago, con excepción de Montebello, donde Dinophyta aportó la mayor biomasa en la capa de mezcla, con 59%, mientras que en el fondo fue Heterokontophyta, con 51% de la biomasa. Dinophyta no estuvo presente en el fondo de Pojoj como en la capa de mezcla (Fig. 11).

De acuerdo con el análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis), se formaron 5 conjuntos con un nivel de similitud  $>43\%$  (Figs. 12 y 13). El grupo 1T se caracterizó por agrupar cuerpos de agua de alta biomasa fitoplanctónica ( $1.4-20.5 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia de Cyanobacteria e incluye a los lagos Liquidámbar, Peineta, Vuelta el Agua, y a las muestras de superficie de Encantada, Chilpotrero y Bosque Azul.

El grupo 2T se caracterizó por cuerpos de agua de alta biomasa ( $7.3-25.6 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia de Heterokontophyta e incluyó a los lagos Chotojovel, Chaj Chaj, Balamtetik y Chojib.

El grupo 3T incluye muestras de agua de baja biomasa ( $0.06-0.2 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia de Cyanobacteria e incluyó al lago Tierra Colorada y las muestras de fondo correspondientes a Bosque Azul, Chilpotrero y Encantada.

El grupo 4T se caracterizó por muestras de baja biomasa ( $0.1-0.5 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia de Heterokontophyta e incluyó a los lagos Peñasquito, Tzisco, San José, las dos muestras de superficie de Pojoj y una muestra de superficie de Montebello (E1).

El grupo 5T correspondió a capas de agua de muy baja biomasa ( $\leq 0.1 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia de Heterokontophyta e incluyó a una muestra de superficie (E2) y una de fondo del lago Montebello (E1) y la muestra de fondo de Pojoj (E1), es decir, de lagos incluidos en el grupo 4T.

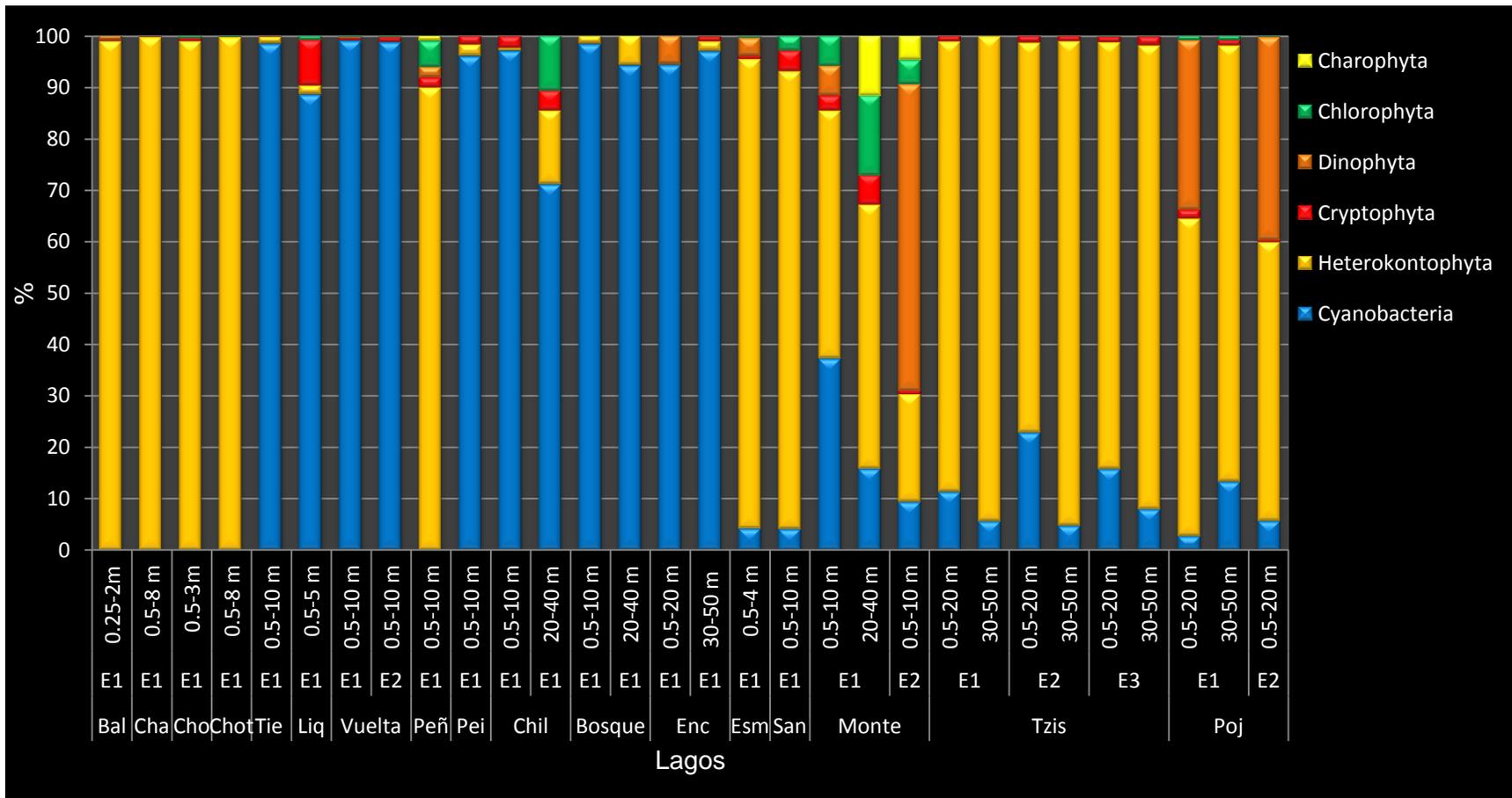


Fig. 11. Composición relativa (%) de la biomasa algal por grupos taxonómicos de los lagos de Montebello muestreados.

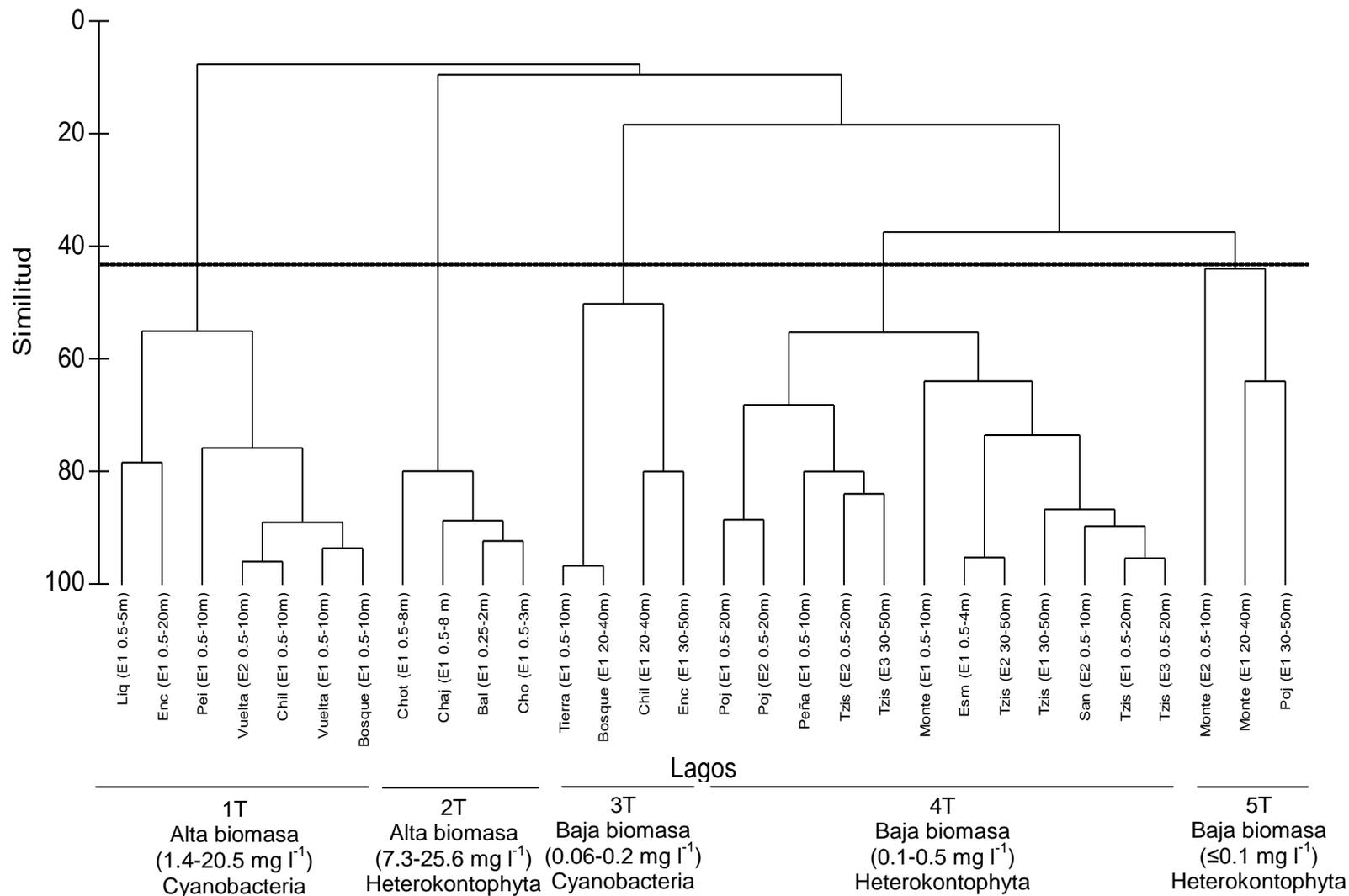


Fig. 12. Análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) de las muestras de los lagos de Montebello basado en la biomasa de los grupos taxonómicos. La línea oscura indica una similitud >43%.

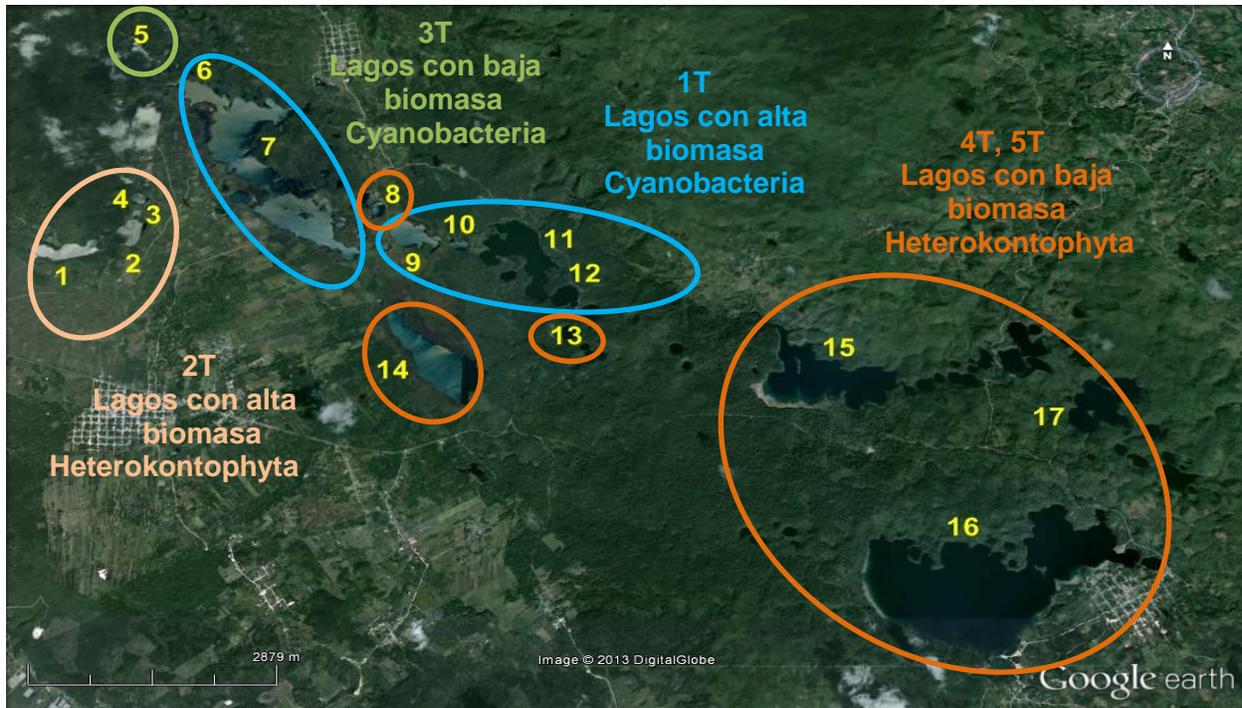


Fig. 13. Representación espacial del agrupamiento de los lagos de Montebello (1T-5T, véase Fig. 12) basado en la biomasa de los grupos taxonómicos. Los números corresponden a los nombres de los lagos que pueden consultarse en la Fig. 2.

#### 7.7. Riqueza funcional basada en la clasificación de Kruk *et al.* (2010)

Las 78 especies encontradas en los lagos se distribuyeron en los 7 grupos funcionales basados en la morfología (GFBM) descritos por Kruk *et al.* (2010) (Tabla 5). Los lagos que presentaron una mayor riqueza funcional fueron Balamtetik, Peñasquito, Bosque Azul, Encantada y Esmeralda, con 7 grupos, mientras que los lagos con la menor riqueza funcional fueron Chaj Chaj, Chojib y Vuelta el Agua, con 5, seguidos de Chotojovel, con 3.

Tabla 5. Grupos funcionales de fitoplancton descritos por Kruk *et al.* (2010) encontrados en los lagos de Montebello: grupos funcionales basados en la morfología.

GFBM	Especies	Morfología	Asimilación de recursos (luz, P,N,Si,C)	Vulnerabilidad a la depredación	Pérdida por sedimentación
I	<i>C. synechococcoides</i> <i>Chroococcus</i> sp. <i>Cyanothece</i> sp. <i>Golenkinia</i> sp. <i>Rhabdoderma lineare</i> <i>Schroederia</i> sp. <i>Selenastrum</i> sp. <i>Synechocystis aquatilis</i>	Organismos pequeños con relación alta S/V	Buena asimilación y baja concentración de saturación	Alta	Baja
II	<i>Dinobryon</i> sp.	Pequeños organismos flagelados con exoesqueleto de sílice	Moderada, requerimiento de sílice	Alta - moderada	Baja - moderada
III	<i>Anabaena</i> sp. <i>Anabaena spiroides</i> <i>Anabaenopsis circularis</i> <i>Arthrospira</i> sp. <i>Cylindrospermopsis cuspis</i> <i>Limnothrix mirabilis</i> <i>Planktothrix suspensa</i>	Filamentos largos con aerotopos	Moderada concentración de saturación, algunas fijan nitrógeno atmosférico	Baja	Ninguna
IV	<i>Actinastrum</i> sp. <i>Acutodesmus acuminatus</i> <i>Ankistrodesmus fusiformis</i> <i>Closterium</i> sp. <i>Coelastrum microporum</i> <i>Coelastrum pulchrum</i> <i>Cosmarium</i> sp. <i>Crucigenia quadrata</i> <i>Desmodesmus</i> sp. <i>Hariotina reticulata</i> <i>Monoraphidium contortum</i> <i>Monoraphidium komarkovae</i> <i>Pediastrum tetras</i> <i>Pseudanabaena acicularis</i> <i>Pseudanabaena limnetica</i> <i>Pseudanabaena mucicola</i> <i>Scenedesmus acutus</i>	Organismos de talla mediana sin estructuras especializadas	Moderada	Alta	Baja - moderada

Tabla 5. (Continuación)

	<i>Scenedesmus antillarum</i>				
	<i>Scenedesmus ecornis</i>				
	<i>Schroederia robusta</i>				
	<i>Staurastrum anatinum</i>				
	<i>Staurastrum bioculatum</i>				
	<i>Staurastrum</i> sp.				
	<i>Tetraedron caudatum</i>				
	<i>Tetraedron mínimum</i>				
	<i>Ceratium</i> sp.				
	<i>Chlamydomonas</i> sp. 1				
	<i>Chlamydomonas</i> sp. 2				
	<i>Chroomonas</i> sp.1				
	<i>Chroomonas</i> sp. 2				
V	<i>Cryptomonas</i> sp.	Flagelados unicelulares de tamaño mediano - grande	Moderada	Moderada - alta	Baja - moderada
	<i>Euglena</i> sp.				
	<i>Peridinium</i> sp.				
	<i>Phacus</i> sp.				
	<i>Rhodomonas</i> sp.				
	<i>Spermatozopsis exsultans</i>				
	<i>Achnanthes</i> sp.1				
	<i>Achnanthes</i> sp. 2				
	<i>Achnanthes</i> sp. 3				
	<i>Aulacoseira</i> sp.				
	<i>Cocconeis</i> sp.				
	<i>Cyclotella</i> sp.				
VI	<i>Cymbella</i> sp.	Organismos con exoesqueleto de sílice sin flagelo	Moderada, requerimiento de sílice	Moderada - alta	Alta
	<i>Fragilaria</i> sp.				
	<i>Navicula</i> sp.				
	<i>Nitzschia</i> sp.1				
	<i>Nitzschia</i> sp. 2				
	<i>Stephanocyclus</i> sp.				
	<i>Synedra</i> sp.1				
	<i>Synedra</i> sp. 2				
	<i>Aphanothece</i> sp.				
	<i>Coelomoron</i> sp.				
	<i>C.kuetzingianum</i>				
VII	<i>Cyanodictyon imperfectum</i>	Colonias grandes con mucilago	Alta concentración de saturación	Baja	Baja - ninguna
	<i>Kirchneriella obesa</i>				
	<i>Kirchneriella contorta</i>				
	<i>Merismopedia marssonii</i>				

Tabla 5. (Continuación)

---

*Merismopedia trolleri*  
*Microcystis wesenbergii*  
Monadas (Clorofita)  
*Oocystis* sp.  
*Romeria leopoliensis*  
*Sphaerocystis planctonica*

---

#### 7.8. Composición de la biomasa por grupos funcionales basados en Kruk *et al.* (2010)

El grupo funcional VI fue dominante en 8 lagos, con un aporte de  $\geq 76\%$  a la biomasa algal en Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib, Chotojovel, Peñasquito, Esmeralda, San José y Tziscaco (Fig. 14). Dicho grupo fue importante en Pojoj (54-85% de la biomasa). En este lago también destacó el grupo V (35-40% de la biomasa) en la capa de mezcla.

El grupo funcional III fue dominante en Vuelta el Agua, Peineta, Bosque Azul, Encantada, Liquidámbar y Chilpotrero con un aporte de  $\geq 62\%$  a la biomasa algal; fue un grupo importante en Tierra Colorada (35% de la biomasa) junto con el grupo I y VII (25% de la biomasa).

En Montebello la composición difirió entre estaciones. En ambas está el grupo VI, pero mientras que en E1 la biomasa se completa con los grupos I y VII en el epilimnion (o IV en el fondo), en E2 el grupo dominante es el V.

Con el análisis de agrupamiento mediante el índice de Bray-Curtis (similitud  $>43\%$ ) se formaron 5 grupos (Figs. 15 y 16); el grupo 1K se caracterizó por ser cuerpos de agua de alta biomasa ( $1.4-20.5 \text{ mg l}^{-1}$ ) con dominancia del grupo III e incluyó a Liquidámbar, Peineta, Vuelta el Agua, y las muestras de la capa de mezcla de Encantada, Chilpotrero y Bosque Azul. El grupo 2K se caracterizó por una alta biomasa ( $7.3-25.6 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo VI en Chotojovel, Chaj Chaj, Balamtetik y Chojib.

El grupo 3K se caracterizó por tener baja biomasa ( $0.06-0.2 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo III e incluyó a Tierra Colorada y las muestras de fondo de Bosque Azul, Chilpotrero y Encantada. El grupo 4K se caracterizó por lagos de baja biomasa ( $0.1-0.5 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo VI e incluyó a Peñasquito, Tziscaco, San José, las dos muestras de superficie de Pojoj y una muestra de superficie del lago Montebello. El grupo 5K corresponde a cuerpos de agua de muy baja biomasa ( $\leq 0.1 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo VI e incluyó a una muestra de superficie y una de fondo de Montebello y la muestra de fondo de Pojoj.

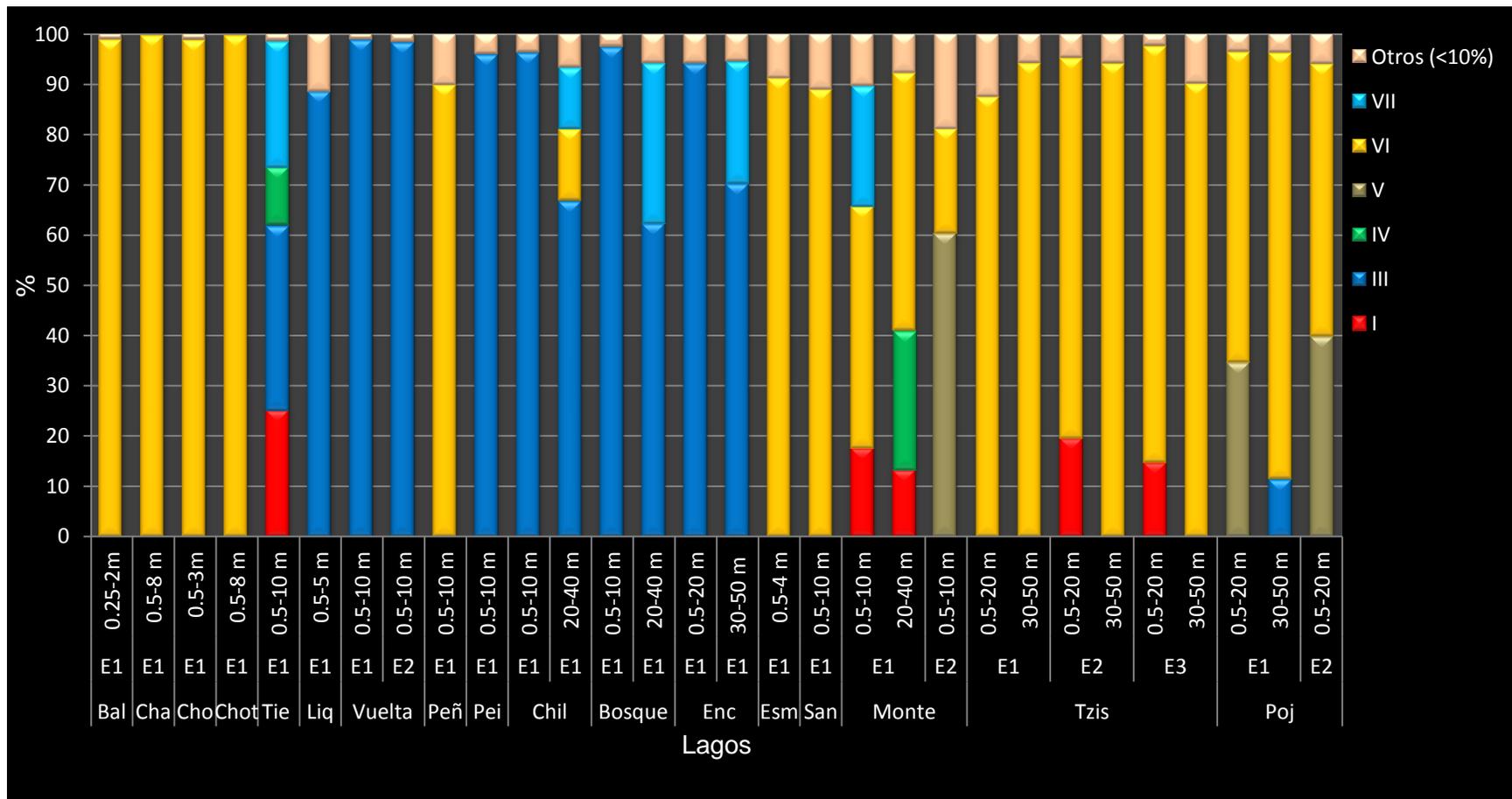


Fig. 14. Composición relativa (%) de la biomasa algal por grupos funcionales de Kruk *et al.* (2010) de los lagos de Montebello muestreados.

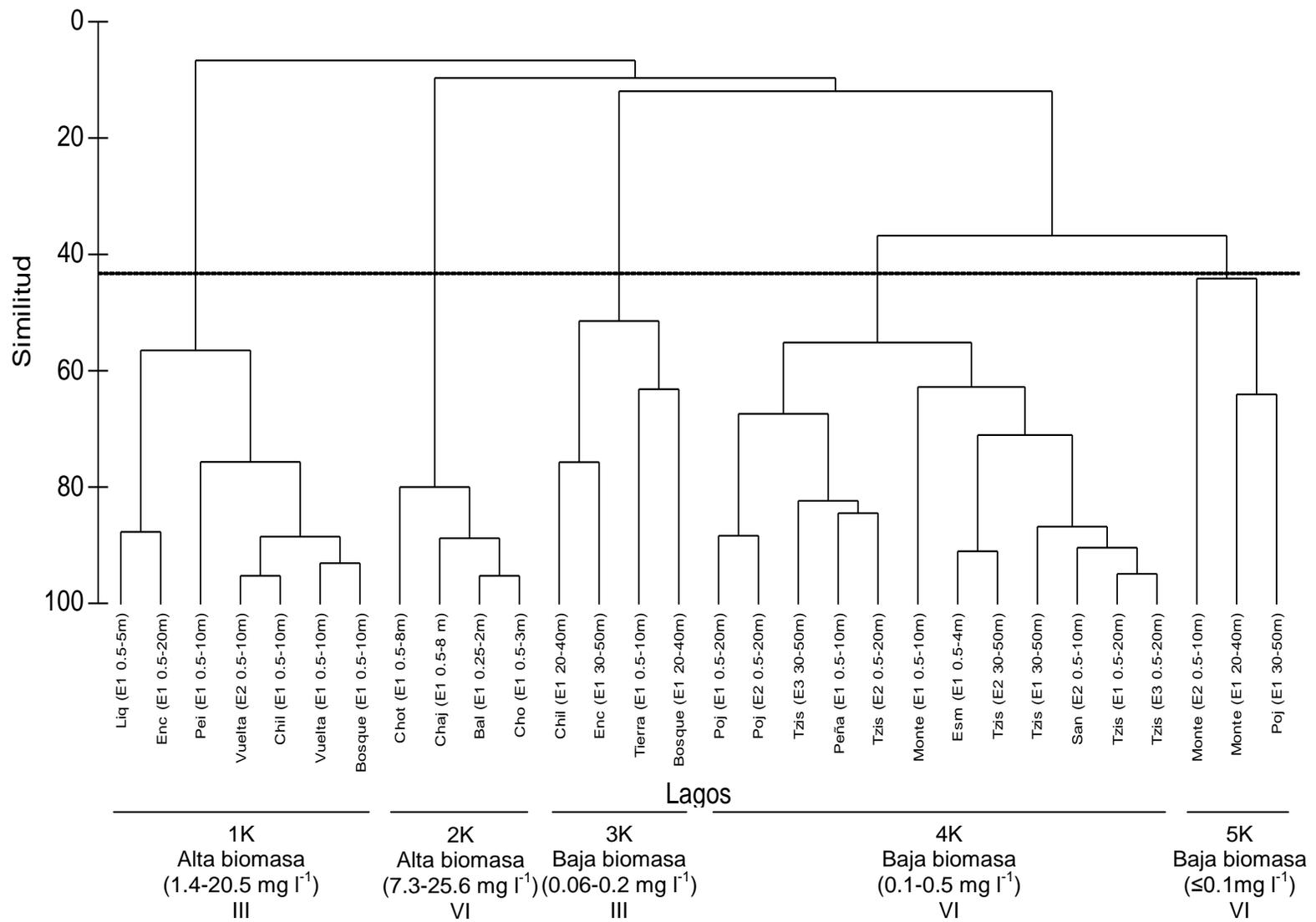


Fig. 15. Análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) de las muestras de los lagos de Montebello basado en la biomasa de los grupos funcionales de Kruk *et al.* (2010). La línea oscura indica una similitud >43%.

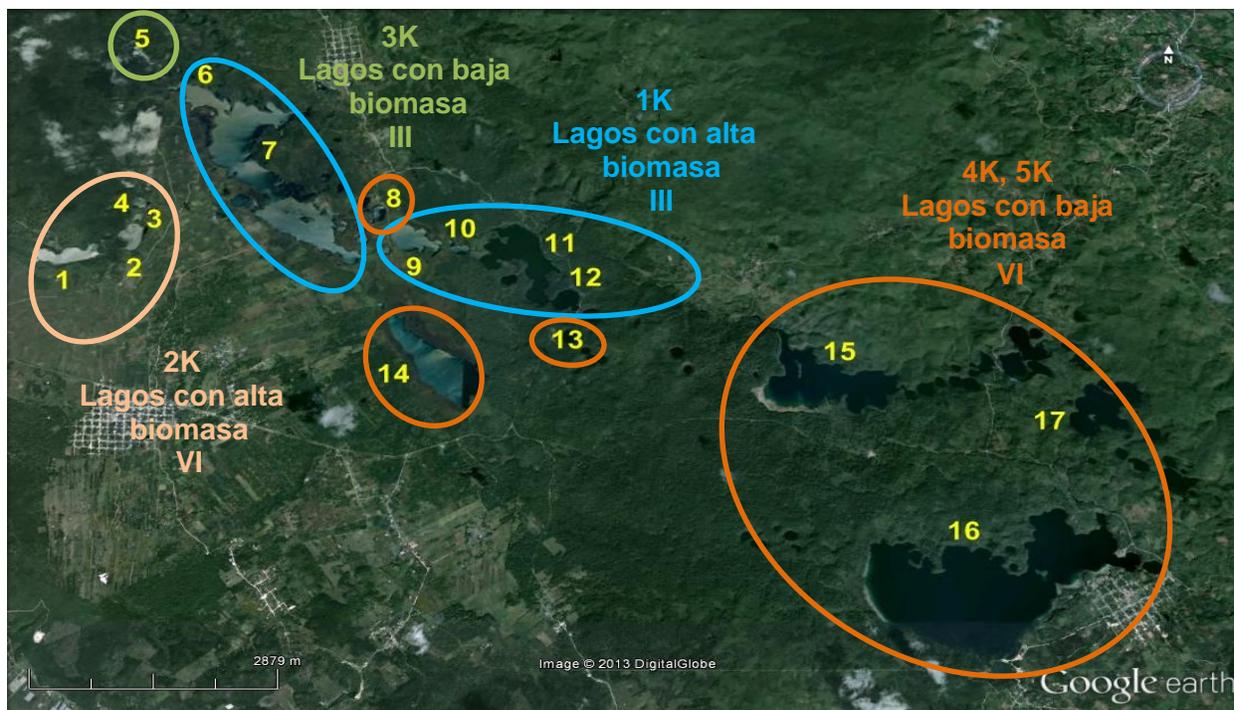


Fig. 16. Representación espacial del agrupamiento de los lagos de Montebello (1K-5K, véase Fig. 15) basado en la biomasa de los grupos funcionales de Kruk *et al.* (2010) (números romanos). Los números arábigos corresponden a los nombres de los lagos que pueden consultarse en la Fig. 2.

### 7.9. Riqueza funcional basada en la clasificación de Reynolds *et al.* (2002)

Las especies se agruparon en 22 grupos funcionales de los 40 descritos hasta la última actualización de esta clasificación (Padisák *et al.*, 2009) (Tabla 6). Los lagos que presentaron una mayor riqueza funcional fueron Esmeralda con 18, Tzisco con 17 y Pojoj con 16, mientras que los de menor riqueza funcional fueron Chaj Chaj y Vuelta el Agua, ambos con 8 grupos funcionales y Chotojovel con 5.

Tabla 6. Grupos funcionales de fitoplancton descritos por Reynolds *et al.* (2002) encontrados en los lagos de Montebello.

Grupo funcional	Especies encontradas en los lagos	Características ambientales	Características del fitoplancton
A	<i>Cyclotella</i> sp.	Lagos claros, bien mezclados y profundos	Tolerancia a deficiencia de nutrientes. Sensibles al aumento de pH
D	<i>Nitzschia</i> sp. 1 <i>Nitzschia</i> sp. 2 <i>Stephanocyclus</i> sp. <i>Synedra</i> sp. 1 <i>Synedra</i> sp. 2	Lagos someros, enriquecidos y turbios, incluyendo ríos	Tolerancia a la turbulencia. Sensibles a la disminución de los nutrientes
N	<i>Cosmarium</i> sp.	Epilimnion mesotrófico	Tolerancia a la deficiencia de nutrientes, sensible a la estratificación y al aumento del pH en el cuerpo de agua
P	<i>Aulacoseira</i> sp. <i>Closterium</i> sp. <i>Fragilaria</i> sp. <i>Staurastrum anatinum</i> <i>Staurastrum bioculatum</i> <i>Staurastrum</i> sp.	Epilimnion de lagos eutróficos	Tolerancia a luz moderada y deficiencia de carbono. Sensibles a la estratificación y a la concentración baja de sílice
S1	<i>Limnothrix mirabilis</i> <i>Planktothrix suspensa</i> <i>Pseudanabaena acicularis</i> <i>Pseudanabaena limnetica</i> <i>Pseudanabaena mucicola</i>	Lagos con capas mezcladas turbias	Tolerancia a alta deficiencia de luz. Sensibles a la turbulencia
S2	<i>Arthrospira</i> sp.	Lagos someros con capas mezcladas turbias	Tolerancia a la deficiencia de luz. Sensibles a la turbulencia
S <sub>N</sub>	<i>Cylindrospermopsis cuspis</i>	Lagos con capas de mezcla cálidas	Tolerancia a condiciones de deficiencia de luz, nitrógeno y nutrientes. Sensibles a la turbulencia
Z	<i>Cyanobacterium synechococcoides</i> <i>Cyanothece</i> sp.	Capas de mezcla clara	Toleran baja disponibilidad de nutrientes. Sensibles a la deficiencia de luz

Tabla 6. (Continuación)

X3	<i>Schroederia robusta</i> <i>Schroederia</i> sp.	Lagos someros oligotróficos con capas de mezcla clara	Sensibles a la mezcla y a la herbivoría
X2	<i>Chlamydomonas</i> sp. 1 <i>Chlamydomonas</i> sp. 2 <i>Chroomonas</i> sp. 1 <i>Chroomonas</i> sp. 2 <i>Rhodomonas</i> sp. <i>Spermatozopsis exsultans</i>	Capas de mezcla someras en lagos de meso-eutróficos	Toleran la estratificación. Sensibles a deficiencia de nutrientes y susceptibles a herbivoría (filtración)
X1	<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> <i>Monoraphidium contortum</i> <i>Monoraphidium komarkovae</i> <i>Selenastrum</i> sp.	Lagos someros, mezclados y eutróficos-hipertróficos	Tolerancia a la estratificación. Sensibles a deficiencia de nutrientes y susceptibles a la herbivoría (filtración)
Y	<i>Cryptomonas</i> sp.	Usualmente lagos pequeños y enriquecidos	Tolerancia a la baja disponibilidad de luz
E	<i>Dinobryon</i> sp	Lagos pequeños, someros y oligotróficos	Tolerancia a baja concentración de nutrientes y sensibles a bajas concentraciones de dióxido de carbono
F	<i>Kirchneriella contorta</i> <i>Kirchneriella obesa</i> <i>Oocystis</i> sp. <i>Sphaerocystis planctonica</i> Clorofita mucilaginosas	Lagos con epilimnion transparente, meso-eutróficos	Tolerancia a baja concentración de nutrientes y alta turbulencia. Sensibles a la deficiencia de dióxido de carbono
J	<i>Actinastrum</i> sp. <i>Acutodesmus acuminatus</i> <i>Coelastrum microporum</i> <i>Coelastrum pulchrum</i> <i>Crucigenia quadrata</i> <i>Desmodesmus</i> sp. <i>Golenkinia</i> sp. <i>Hariotina reticulata</i> <i>Pediastrum tetras</i> <i>Scenedesmus acutus</i> <i>Scenedesmus antillarum</i> <i>Scenedesmus ecornis</i> <i>Tetraedron caudatum</i> <i>Tetraedron mínimum</i>	Lagos someros, mezclados y enriquecidos	Sensibles a la baja disponibilidad de luz

Tabla 6. (Continuación)

K	<i>Aphanothece</i> sp. <i>Cyanodictyon imperfectum</i> <i>Rhabdoderma lineare</i> <i>Romeria leopoliensis</i>	Lagos someros y ricos en nutrientes	Sensibles a la mezcla en profundidad
H1	<i>Anabaena</i> sp. <i>Anabaena spiroides</i> <i>Anabaenopsis circularis</i>	Lagos estratificados, someros y con bajas concentraciones de nitrógeno	Tolerancia a baja disponibilidad de N. Sensibles a la mezcla, baja disponibilidad de luz y baja concentración de fósforo
L <sub>O</sub>	<i>Ceratium</i> sp. <i>Chroococcus</i> sp. <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> <i>Merismopedia marssonii</i> <i>Merismopedia trolleri</i> <i>Peridinium</i> sp. <i>Synechocystis aquatilis</i>	Lagos someros y profundos, medianos-grandes y oligo-eutróficos	Tolerancia a la segregación de nutrientes. Sensibles a la mezcla en hipolimnion
L <sub>M</sub>	<i>Coelomoron</i> sp.	Lagos pequeños-medianos y eutróficos-hipertróficos	Toleran baja disponibilidad de Carbono. Sensibles a la mezcla de la columna de agua y la disponibilidad de luz
M	<i>Microcystis wesenbergii</i>	Lagos pequeños-medianos y eutróficos-hipertróficos	Toleran alta insolación. Sensibles a la mezcla y baja disponibilidad de luz
MP*	<i>Achnanthes</i> sp. 1 <i>Achnanthes</i> sp. 2 <i>Achnanthes</i> sp. 3 <i>Cocconeis</i> sp. <i>Cymbella</i> sp. <i>Navicula</i> sp.	Lagos someros y turbios por materia inorgánica	...
W1	<i>Euglena</i> sp. <i>Phacus</i> sp.	Lagos ricos en materia orgánica proveniente de la agricultura o de aguas residuales	Toleran altas concentraciones de materia orgánica disuelta y son sensibles a la herbivoría

\*El grupo funcional MP fue propuesto por Padisák *et al.* (2006).

#### 7.10. Composición de la biomasa por grupos funcionales basados en Reynolds *et al.* (2002)

El grupo D fue dominante en 6 lagos, con un aporte de  $\geq 87\%$  a la biomasa algal en Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib, Chotojovel, Peñasquito y Esmeralda. En Montebello (E1) y en Tzisco también fue un grupo importante (47-66% de la biomasa), mientras que en Pojoj aportó entre el 30 y el 41% de biomasa en la zona de mezcla. En Tzisco también fue importante el grupo A (39-79% de la biomasa), el cual fue dominante en San José al aportar 79% de la biomasa.

Por otro lado, el grupo S1 aportó entre el 35 y el 91% de la biomasa en Tierra Colorada, Liquidámbar, Vuelta el Agua, Peineta, Chilpotrero, Bosque Azul y Encantada. En Tierra Colorada y en las muestras de fondo de Bosque Azul y Encantada otro grupo importante fue  $L_o$ , y en el resto de estos lagos  $S_N$ .

El grupo  $L_o$  aportó entre el 34 y el 66% de la biomasa en la capa de mezcla de Montebello y Pojoj. Finalmente, el grupo MP fue el más importante en el fondo de Pojoj, con 38% (Fig.17).

De acuerdo con el análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) se formaron 6 grupos con un nivel de similitud  $>37\%$  (Figs. 18 y 19). La primera agrupación (1R) se caracterizó por cuerpos de agua de alta biomasa ( $1.4-20.5 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo S1 e incluyó a los lagos Peineta, Liquidámbar, Vuelta el Agua y las muestras de la capa de mezcla de Chilpotrero, Bosque Azul y Encantada.

La siguiente agrupación (2R) se caracterizó por una alta biomasa ( $7.3-25.6 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo D e incluyó a los lagos Chotojovel, Chaj Chaj, Balamtetik y Chojib. Otra agrupación (3R) se caracterizó por tener una baja biomasa ( $0.06-0.2 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo S1 e incluyó al lago Tierra Colorada y las muestras de fondo correspondientes a Bosque Azul, Chilpotrero y Encantada.

La siguiente agrupación (4R) se caracterizó por la dominancia del grupo MP con biomasa de  $0.05 \text{ mg l}^{-1}$  e incluyó solo la muestra de fondo del lago Pojoj.

Otra agrupación (5R) se caracterizó por muestras de baja biomasa ( $0.2-0.5 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia de los grupos A y D e incluyó a los lagos San José y las muestras de superficie y fondo de las E1 y E3, y la muestra de fondo de la E2 del lago Tzisco.

La última agrupación (6R) correspondió a cuerpos de agua de baja biomasa ( $0.1-0.5 \text{ mg l}^{-1}$ ), con dominancia del grupo D e incluyó a los lagos Esmeralda, Montebello, Peñasquito, las muestras de superficie de las E1 y E2 del lago Pojoj y la muestra de superficie de la E2 del lago Tzisco.

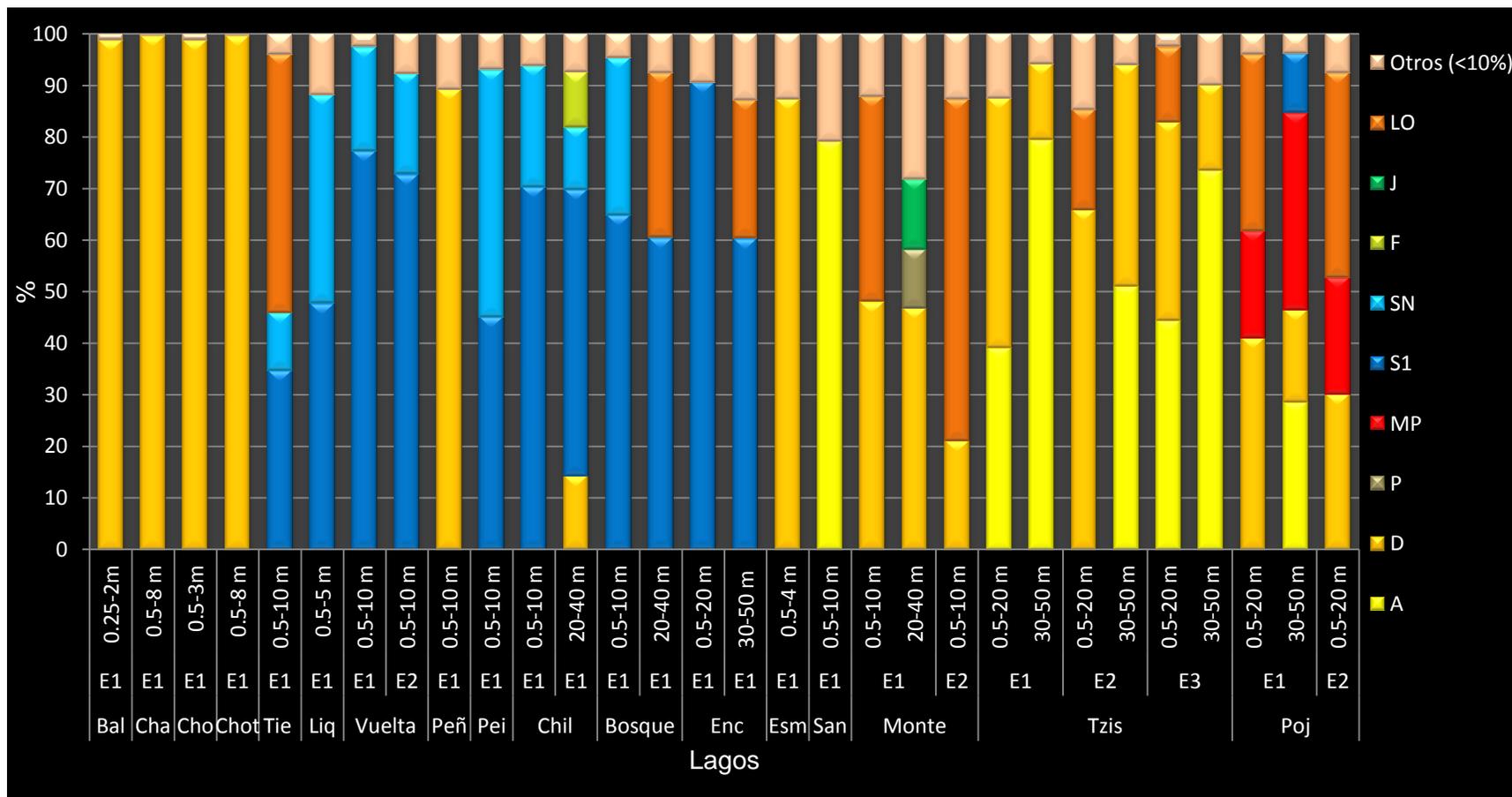


Fig. 17. Composición relativa (%) de la biomasa algal por grupos funcionales de Reynolds *et al.* (2002) de los lagos de Montebello muestreados.

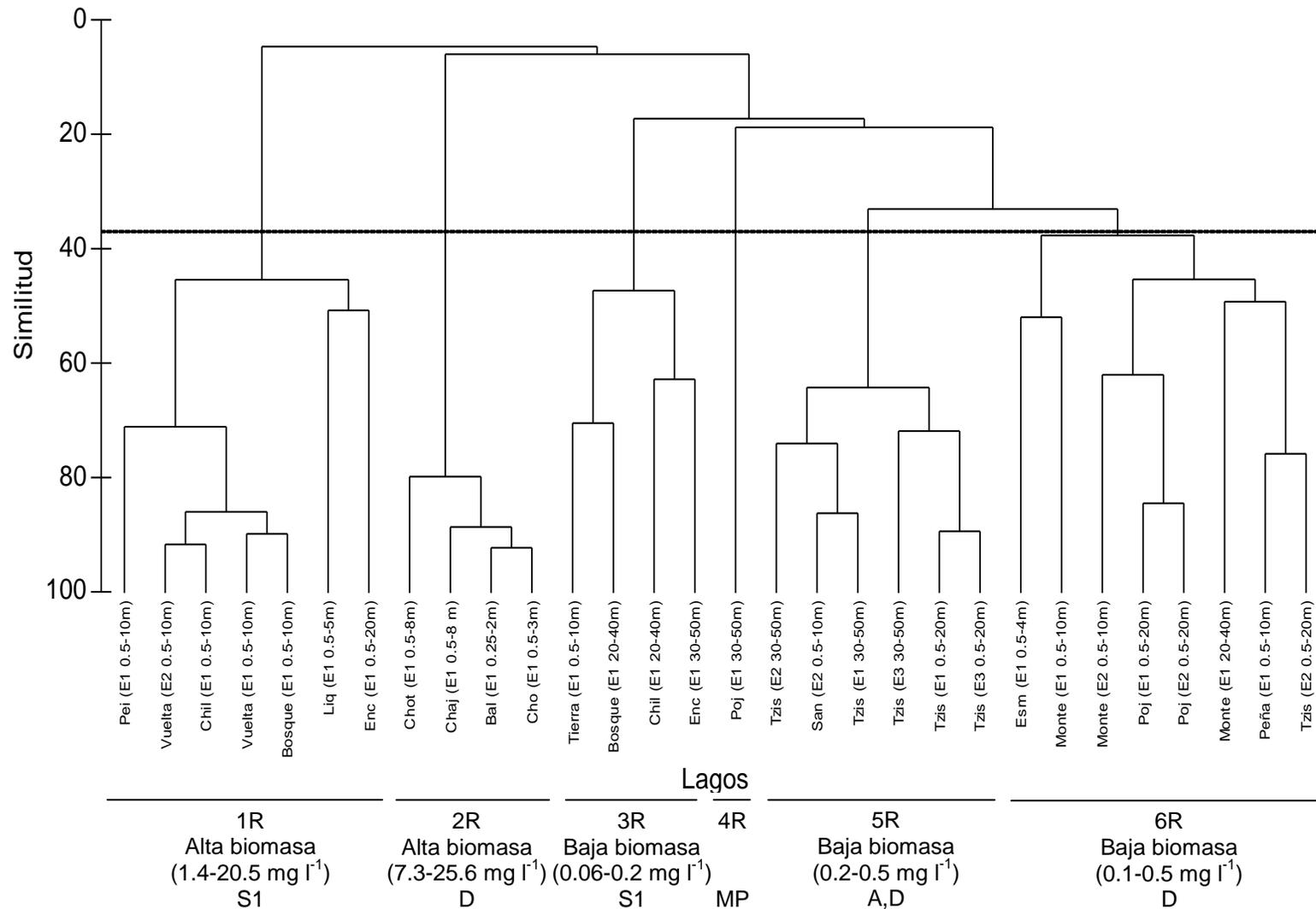


Fig. 18. Análisis de agrupamiento (índice de Bray-Curtis) de las muestras de los lagos de Montebello basado en la biomasa de los grupos funcionales de Reynolds *et al.* (2002). La línea oscura indica una similitud >37%.

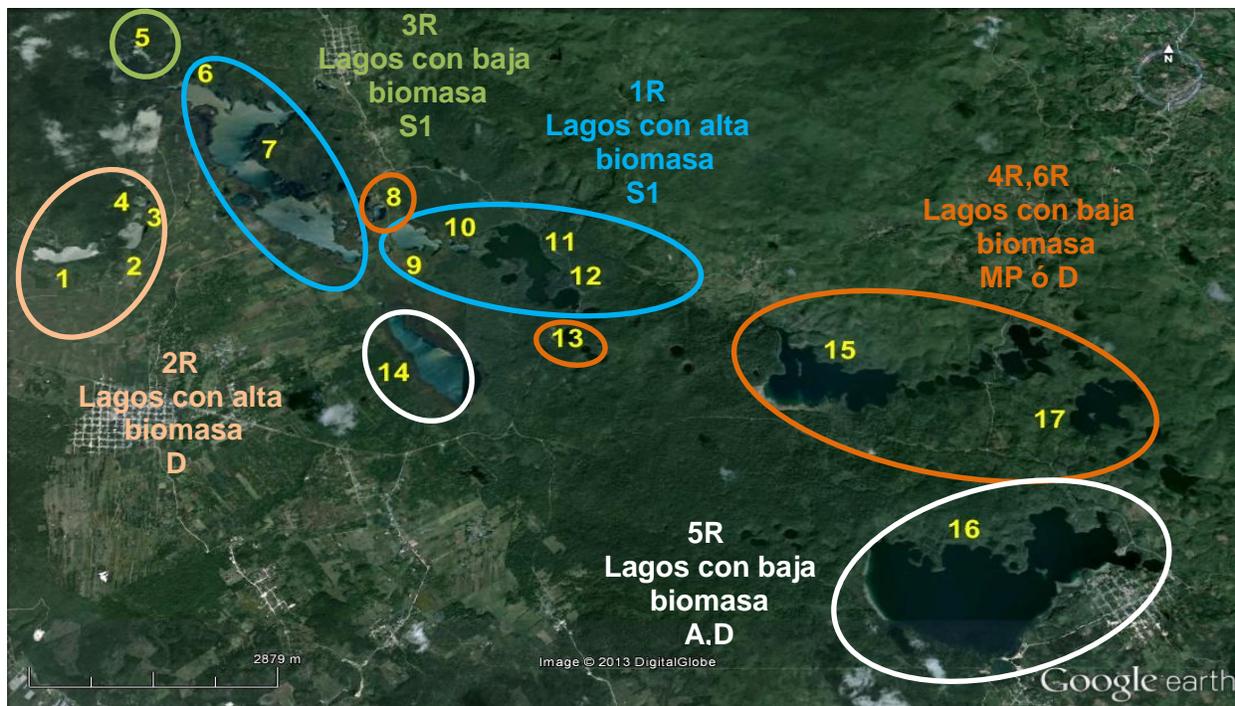


Fig. 19. Representación espacial del agrupamiento de los lagos de Montebello (1R-6R, véase Fig. 18) basado en la biomasa de los grupos funcionales de Reynolds *et al.* (2002) (letras mayúsculas). Los números corresponden a los nombres de los lagos que pueden consultarse en la Fig. 2.

## 8. Discusión

---

### 8.1. Características limnológicas

A pesar de que los lagos se ubican geográficamente en una zona tropical, su temperatura promedio en el epilimnion los caracteriza como subtropicales; lo cual puede deberse, entre otros factores, a que se encuentran a una altitud de 1500 msnm (Lewis, 1996).

Respecto a la  $Z_{m\acute{a}x}$ , se detectó heterogeneidad entre los lagos, diferenciando 10 lagos relativamente someros (entre 4-13 m: Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib, Chotojovel, Tierra Colorada, Liquidámbur, Vuelta el Agua, Peineta, Esmeralda y San José) y 7 lagos más profundos (entre 40-192 m: Peñasquito, Chilpotrero, Bosque Azul, Encantada, Montebello, Tzisco y Pojoj). Se observó heterogeneidad en las condiciones abióticas al encontrarse lagos estratificados y mezclados dentro de las dos categorías mencionadas; los primeros con anoxia en el fondo y los segundos sin anoxia; la excepción fue Montebello, que aunque estaba estratificado, presentó oxigenación en el fondo; debido probablemente a una baja actividad de descomposición de materia orgánica. De acuerdo a Talling (1963), se esperaba que para la temporada de estudio, los lagos se encontraran estratificados; sin embargo, factores como la profundidad pueden determinar que un lago este mezclado.

La anoxia de los cuerpos de agua puede deberse a que en las zonas profundas de los lagos estratificados aumenta la demanda de oxígeno de los microorganismos aerobios, ya que ahí se favorece la descomposición de materia orgánica; particularmente, en el sedimento y la capa de agua próxima a éste (Nürnberg, 1995; Livingstone y Imboden, 1996), donde se propicia la acumulación de restos de materia orgánica (Moss, 1993), de tal forma que las bajas concentraciones de oxígeno están asociadas a un incremento de la materia orgánica (Antoniades *et al.*, 2011). De acuerdo a Marotta *et al.* (2012), la oxigenación de toda la columna de los lagos mezclados es debido a que dicha mezcla de la masa de agua permite la oxigenación de la zona profunda.

### 8.2. Composición y distribución específica

Aunque la riqueza específica total fue de 78 morfoespecies, por lago osciló entre 10 y 37, evidenciando heterogeneidad en la composición algal. La riqueza podría ser considerada como baja a moderada comparada con la del lago urbano hipertrófico Tezozómoc con 50 especies (Oliva *et al.*, 2008), el embalse tropical mesoeutrófico Valle de Bravo con 68 (Gaytán *et al.*, 2011) y el lago tropical oligo-mesotrófico Reis (Brasil) con 35 (Silva *et al.*, 2013).

Es importante señalar que en dichos estudios el esfuerzo de muestreo fue mayor: mensual en los primeros dos estudios y, en temporada de secas y lluvias en el último estudio citado, por lo cual no puede hacerse una comparación directa de los resultados.

Aunque la riqueza específica de fitoplancton tiene una relación indirecta con el estado trófico del cuerpo de agua (Ganapati, 1940; Leibold, 1999; Skácelová y Leps, 2014), en el presente trabajo no se observó una relación entre el número de especies y la biomasa fitoplanctónica total de cada lago.

La mayoría de los taxones estuvieron dentro del filo Chlorophyta y Cyanobacteria. En las clorofitas, la organización celular colonial fue predominante comparada con la estructura unicelular; aunque tuvieron en común la presencia de mucilago la mayoría de ellas. En las cianobacterias, la organización celular filamentosa y colonial se presentó en igual proporción.

Los taxones con distribución más amplia fueron *Stephanocyclus* sp., *Planktothrix suspensa* y *Rhodomonas* sp., que pueden habitar lagos someros y profundos, con menor o mayor biomasa fitoplanctónica, lo cual evidencia su amplio intervalo de tolerancia a distintas condiciones, como disponibilidad de luz y nutrientes. Sin embargo, en la literatura no hay trabajos que describan particularmente la tolerancia a condiciones ambientales de dichos taxones.

### 8.3. Variabilidad entre los lagos de acuerdo a las tres clasificaciones empleadas

La biomasa total varió entre 0.05 y 26 mg l<sup>-1</sup> entre los diferentes lagos, siendo dichos valores característicos de lagos que van desde oligotróficos a eutróficos (Izaguirre *et al.*, 2012; Gasparini *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2013).

Los agrupamientos de los lagos por grupos filogenéticos y GFBM mostraron el mismo patrón, mientras que el agrupamiento por medio de la clasificación de Reynolds mostró ligeras diferencias respecto a las otras dos clasificaciones al formarse un mayor número de grupos de las muestras de lagos. Particularmente, la clasificación de Reynolds presenta una mayor minuciosidad, por lo que está conformada de más grupos funcionales, a lo cual se atribuye la formación de más conjuntos en el análisis de agrupamiento.

Conjuntando los resultados de los tres sistemas de agrupamiento de las especies, se reconocieron cuatro agrupaciones de lagos. El primer grupo, que tienen mayor impacto antropogénico de acuerdo a la distribución de grupos taxonómicos y funcionales, comprende a Balamtetik, Chaj Chaj, Chojib y Chotojovel, situados al extremo noroeste del sistema lacustre.

En estos cuerpos de agua el grupo taxonómico más importante fue Heterokontophyta, equivalente al grupo VI de los GFBM y, particularmente, el grupo D de la clasificación de Reynolds, que incluye a diatomeas de lagos someros, enriquecidos y turbios; donde el taxón más importante fue el género *Stephanocyclus* sp. Dichas características del grupo funcional D de Reynolds coinciden con las características ambientales de estos lagos.

Particularmente, los lagos mencionados anteriormente tienen un espejo de agua reducido y son someros respecto al resto de los lagos (CONANP, 2007), lo cual favorece el incremento en la concentración de materia orgánica e inorgánica proveniente de la zona circundante, que incluye áreas de agricultura o pastizal inducido que pueden provocar eutrofización en los cuerpos de agua (Selman y Greenhalgh, 2009; Carignan *et al.*, 2000; Romero, 2010; Salmaso *et al.*, 2012). A pesar de la inconsistencia de la información, se considera que las aguas negras de la ciudad de Comitán de Domínguez, que desembocan en Río Grande, vierten su contenido a partir de este grupo de lagos (CONANP, 2007).

Otro de los agrupamientos lo forman los lagos Liquidámbar, Peineta, Vuelta el Agua, Chilpotrero, Bosque Azul y Encantada, donde el grupo taxonómico más importante fue Cyanobacteria ya que la especie dominante fue la cianobacteria filamentosa con aerotopos *Planktothrix suspensa*, la cual pertenece al GFBM III y el grupo S1 de la clasificación de Reynolds, que incluye especies tolerantes a la deficiencia de luz y que habitan lagos turbios. La descripción del grupo S1 corresponde con las características de este grupo de lagos, tres de los cuales estaban estratificados, por lo que la presencia de aerotopos en las cianobacterias dominantes en estos cuerpos de agua es muy importante. Nixdorf *et al.* (2003) menciona que los filamentos representados por dicho grupo funcional son de las cianobacterias más exitosas debido a su elevada capacidad para regular su flotabilidad.

Las muestras de hipolimnion de Chilpotrero, Bosque Azul y Encantada quedaron en otro grupo debido a que tienen una biomasa algal menor que en el epilimnion y a que están presentes los grupos GFBM, VI y VII y de los grupos de Reynolds S<sub>N</sub>, F, D y L<sub>O</sub>, que toleran las bajas incidencias de luz. Las diferencias en biomasa en epilimnion e hipolimnion pueden deberse a la disponibilidad de luz, la cual es necesaria para el metabolismo autótrofo de la comunidad de fitoplancton (Reynolds, 2006), de manera que la baja biomasa puede estar relacionada con la disminución de la incidencia de la luz a medida que aumenta la profundidad de dichos lagos (Klausmeier y Litchman, 2001).

Los lagos mencionados anteriormente (incluidos Liquidámbar, Peineta y Vuelta el Agua) también tienen influencia de zonas de agricultura y/o pastizal inducido (que como se ha referido anteriormente, son posibles causantes de eutrofización); a excepción de Encantada, aunque este cuerpo de agua tiene conexión directa superficial con Bosque Azul. De acuerdo a Quin *et al.* (2013), la eutrofización en los lagos es un factor que aumenta la biomasa fitoplanctónica y tanto este grupo como el anterior tienen las biomasa más altas observadas en el sistema.

El lago Tierra Colorada quedaría como único integrante de un tercer tipo de lago, con una composición y biomasa similar al hipolimnion de los lagos que se acaban de describir, es decir, que también está dominado por cianobacterias, pero con una biomasa baja.

Aunque el resto de los lagos (Peñasquito, Esmeralda, San José, Montebello, Tzisco y Pojoj) estuvieron en agrupaciones diferentes, tuvieron baja biomasa aportada en su mayoría por Heterokontophyta, equivalente al GFBM VI; sin embargo, de acuerdo a la clasificación funcional de Reynolds, dichas diatomeas formaron parte de las asociaciones MP (lagos someros con materia orgánica), A (Lagos claros, profundos y mezclados) y D (lagos someros enriquecidos y turbios). Estos dos últimos grupos funcionales coinciden con las características observadas en los lagos en los que se encontraron, algo que no corresponde con lo descrito para el grupo MP, ya que éste se encontró en un lago profundo (Pojoj).

Los lagos mencionados en el párrafo anterior no tienen aparente influencia antropogénica, excepto Tzisco, donde hay un poblado al sureste del lago; sin embargo, es muy probable que el aporte de materia orgánica e inorgánica por parte de dicho poblado aun no haya causado un efecto notable ya que este lago es el más grande en superficie y uno de los más profundos del sistema, lo cual provocaría un efecto de dilución (CONANP, 2007).

Las diferencias horizontales en la composición fitoplanctónica de dos de los lagos más extensos (Montebello y Tzisco) pueden deberse a que los lagos de superficie grande (CONANP, 2007) proporcionan condiciones adecuadas que dan lugar a una heterogeneidad espacial, la cual podría causar una distribución irregular del fitoplancton debido a las características hidrodinámicas que provocan las diferentes influencias del viento (Carrick *et al.*, 1993).

Kruk *et al.* (2011) compararon las mismas tres clasificaciones basándose en datos correspondientes a 211 lagos de diferentes regiones climáticas y encontraron que los grupos que mejor explicaban las condiciones ambientales de los lagos eran los GFBM; por otro lado, en el presente estudio las tres clasificaciones arrojaron patrones similares de distribución.

Este resultado puede ser debido a que son pocas las especies que dominan a lo largo de los lagos, además que las diatomeas son equivalentes al grupo VI de GFBM.

Entre los estudios donde el empleo de GF y GFBM han revelado patrones en la distribución espacial y temporal de la comunidad de fitoplancton está el realizado por Oliveira *et al.* (2013) en el lago subtropical Mangueira (Brasil) en el que se observó que los grupos funcionales MP, S1 y J, fueron los más importantes, reflejando las características de lagos turbios; además, se encontraron diferencias en la composición funcional en las tres zonas del lago, revelando heterogeneidad del sistema. Hu *et al.* (2013), en un grupo de embalses subtropicales (China) observó que los grupos funcionales de Reynolds y Kruk revelan similarmente la variabilidad del fitoplancton y las condiciones hidrológicas de los lagos comparados.

Los grupos funcionales propuestos por Reynolds son una forma apropiada en la caracterización de los lagos analizados en el presente trabajo y los principales grupos funcionales reflejan las características de cada grupo de lagos formados con el análisis de agrupamiento. En los trabajos realizados por Allende *et al.* (2009) e Izaguirre *et al.* (2012) en lagos someros con diferentes estados de eutrofización por actividad antropogénica (Argentina), se reportó que dicha clasificación también es un recurso apropiado en la caracterización de lagos.

Por otro lado, una de las desventajas de esta clasificación es que sus criterios en la agrupación dependen del conocimiento de la fisiología, taxonomía y ecología de las especies que conforman a la comunidad fitoplanctónica (Izaguirre *et al.*, 2012). En dos de los lagos de Montebello se encontró la presencia de la diatomea *Aulacoseira* sp., que no fue posible determinar hasta especie, lo cual era necesario para asignarla al grupo funcional más adecuado (B, C o P). Debido a esto, se recurrió a las características del hábitat en el que se encontró; siendo el grupo P el que mejor explica sus condiciones de vida, ya que los organismos de este grupo son característicos de lagos estratificados. Lo mismo sucedió para el caso de las diatomeas centrales, las cuales no fue posible determinar hasta especie.

En resumen, las tres clasificaciones reflejaron de manera similar la estructura de la comunidad de fitoplancton, al distinguirse claramente 4 grupos de lagos en común: dos de ellos caracterizados por dominancia de diatomeas centrales, uno con alta biomasa ubicado en el extremo noroeste y el otro con baja biomasa ubicado en el sureste; y dos grupos de lagos ubicados en la parte central del sistema, caracterizados por dominancia de cianobacterias filamentosas con alta o baja biomasa.

## 9. Conclusiones

---

- En general, la riqueza específica fue baja-moderada en el sistema lacustre de Montebello.
- Los grupos funcionales más importantes por su aporte a la biomasa en los lagos están mayormente relacionados con características de ambientes eutróficos; aunque los lagos presentan biomasa características de lagos desde oligotróficos hasta eutróficos.
- Los cuerpos de agua muestran heterogeneidad espacial en su composición taxonómica y funcional fitoplanctónica, a pesar de que se encuentran muy cercanos entre sí, mostrando que hay lagos con diferente grado de deterioro.
- Las 3 clasificaciones empleadas reflejan de manera similar la estructura de la comunidad del fitoplancton.
- Los GF y los GFBM son útiles para revelar la heterogeneidad espacial en un conjunto de lagos, aunque en términos generales, la clasificación por GFBM facilita la labor en el monitoreo de lagos debido a su fácil manejo y menor tiempo empleado, comparada con las otras dos clasificaciones abordadas en este trabajo.
- Particularmente, los grupos de Reynolds proporcionan una aproximación de las características generales del ambiente, al haber similitud en los lagos estudiados con la descripción de los grupos funcionales que fueron más importantes.
- El empleo de los grupos funcionales y taxonómicos en este trabajo, permite observar que el uso de una u otra clasificación es dependiente de los objetivos que se tengan, incluso siendo una clasificación, complementaria de otra.

## **10. Recomendaciones**

---

- Realizar estudios estacionales para conocer el reemplazo de las poblaciones de fitoplancton en los lagos, debido al posible arrastre de nutrientes de las zonas circundantes hacia los lagos, la posible conexión superficial entre estos y la relación de este último evento con la dispersión de las especies.
- Averiguar si entre los lagos existe una conexión subterránea que permita la dispersión de los organismos entre dichos cuerpos de agua que este favoreciendo la semejanza de la estructura de la comunidad en algunos lagos o la dispersión de ciertos grupos tolerantes a ciertas condiciones.
- Aplicar las medidas necesarias para evitar el flujo de materia orgánica e inorgánica aportada por las actividades humanas de la zona circundante hacia los lagos, que pueda estar favoreciendo las altas abundancias en biomasa.
- Conocer los aspectos limnológicos y el resto de las comunidades biológicas para tener una mejor aproximación de los tipos de interacciones y establecer un manejo adecuado del sistema lacustre debido a su importancia al formar parte de un área natural protegida en categoría de parque nacional.

## 11. Referencias

---

- Abonyi, A., M. Leitaó, A. Lançon y J. Padisák. 2012. Phytoplankton functional groups as indicators of human impacts along the River Loire (France). *Hydrobiologia* 698 (1): 233-249.
- AlgaeBase. 2013. En línea en: <http://www.algaebase.org/>
- Allende, L., G. Tell, H. Zagarese, A. Torremorell, G. Pérez, J. Bustingorry, R. Escaray y I. Izaguirre. 2009. Phytoplankton and primary production in clear-vegetated, inorganic-turbid and algal-turbid shallow lakes from the Pampa plain (Argentina). *Hydrobiologia* 624 (1): 45-60.
- Antoniades, D., N. Michelutti, R. Quinlan, J. Blais, S. Bonilla, M. Douglas, R. Pienitz, J. Smol y W. Vincent. 2011. Cultural eutrophication, anoxia, and ecosystem recovery in Meretta Lake, High Arctic Canada. *Limnology and Oceanography* 56 (2): 639-650.
- Becker, V., L. Caputo, J. Ordóñez, R. Marcé, J. Armengon, L. Crossetti y V. Huszar. 2010. Driving factors of the phytoplankton functional groups in a deep Mediterranean reservoir. *Water Research* 44 (11): 3345-3354.
- Brönmark, C. y L. Hansson. 2005. *The Biology of Lakes and Ponds*. 2° ed. Oxford University Press. Reino Unido. 285 p.
- Carignan, R., P. D'Arey y S. Lamontagne. 2000. Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 (2): 105-117.
- Caroni, R., G. Free, A. Visconti y M. Manca. 2012. Phytoplankton functional traits and seston stable isotopes signature: a functional-based approach in a deep, subalpine lake, Lake Maggiore (N. Italy). *Journal of Limnology* 71 (1): 84-94.
- Carrick, H., F. Aldridge y C. Schelske. 1993. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. *Limnology and Oceanography* 38 (6): 1179-1192.
- Clarke, K. y R. Gorley. 2006. Primer v 6.1.6: *User manual/Tutorial*. PRIMER-E. Ltd. Plymouth Marine Laboratory. Reino Unido. 190 p.

- Colautti, D. y M. Lenicov. 2001. Alimentación de la carpa (*Cyprinus carpio* Linnaeus 1758) en la laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral* 11 (2): 68-79.
- Comas, A. 1996. *Las Chlorococcales dulceacuícolas de Cuba*. Cramer. Berlín. 192 p.
- CONANP. 2007. *Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Lagunas de Montebello*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, DF. 194 p.
- David, V., M. Rickaert, M. Karpytchev, C. Bacher, V. Arnaudeau, N. Vidal, D. Maurer y N. Niquil. 2012. Spatial and long-term changes in the functional and structural phytoplankton communities along the French Atlantic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108 (SI): 37-51.
- Dokulil, M. 2003. *Algae as ecological bio-indicators*. En B. Market, A. Breure y H. Zeichmeister (Eds.). *Biondicators and biomonitors-principles, concepts and applications*. Elsevier. San Diego. 941 p.
- Edler, L. 1979. *Recommendations on methods for Marine Biological Studies in the Baltic Sea*. Phytoplankton and Chlorophyll. *Baltic Marine Biologists Publication*. No. 5. 38 p.
- Edler, L. y M. Elbrächter. 2010. *The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis*. En: Karlson, B., C. Cusack y E. Bresnan (Eds.). *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis*. Intergovernmental Oceanographic Commission. 110 p.
- Follows, M., S. Dutkiewicz, S. Grant y S. Chisholm. 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315 (5820): 1843-1846.
- Ganapati, S. 1940. The ecology of a temple tank containing a permanent bloom of *Mycrocystis aeruginosa* (Kutz.). *Journal of the Bombay Natural History Society* 42: 65-77.
- Gasparini, D., M. do Carmo y M. Conde. 2013. A trophic state index for tropical/subtropical reservoirs (TSI<sub>tsr</sub>). *Ecological Engineering* 60: 126-134.
- Gaytán, M., V. Martínez, M. Oliva, A. Durán y P. Ramírez. 2011. Temporal variation of phytoplankton from the tropical reservoir Valle de Bravo, Mexico. *Journal of Environmental Biology* 32 (1): 117-126.
- Google Inc. 2013. Google Earth 7.1.2.2041.

- Grover, J. 1991. Resource competition in a variable environment: phytoplankton growing according to the variable-internal-stores-model. *The American Naturalist* 138 (4): 811-835.
- Hillebrand, H., C. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinghter y T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35 (2): 403-424.
- Hindák, F. 1990. *Studies on the Chlorococcal Algae (Chlorophyceae) V*. VEDA. Bratislava. 225 p.
- Hoyer, A., E. Moreno, J. Vidal, J. Blanco, R. Palomino, A. Basanta, C. Escot y J. Rueda. 2009. The influence of external perturbation on the functional composition of phytoplankton in a Mediterranean Reservoir. *Hydrobiologia* 636 (1): 49-64.
- Hu, R., B. Han y L. Naselli. 2013. Comparing biological classifications of freshwater phytoplankton: a case study from South China. *Hydrobiologia* 701 (1): 219-233.
- Hustedt, F. 1985. *Diatoms. Vol. II: The Pennate Diatoms*. Koeltz Scientific Books. Koeltz Scientific Books. Alemania. 375 p.
- Izaguirre, I., L. Allende, R. Escaray, J. Bustingorry, G. Pérez y G. Tell. 2012. Comparison of morpho-functional phytoplankton classification in human-impacted shallow lakes with different stable states. *Hydrobiologia* 698 (1): 203-216.
- Johnson, K. y A. Nelson. 2004. Common Property and Conservation: The Potential for Effective Communal Forest Management within a National Park in Mexico. *Human Ecology* 32 (6): 703-733.
- Kirk, J. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press. Reino Unido. 509 p.
- Klausmeier, C. y E. Litchman. 2001. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography* 46 (8): 1998-2007.
- Komárek, J. 1992. Diversita a moderní Klasifikace sinic (Cyanoprocaroyota) [Diversity and modern classification of Cyanobacteria (Cyanoprokaryota). –Inaugural dissertation. Not published].
- Komárek, J. y K. Anagnostidis. 1998. *Cyanoprocaroyota. 1. Teil: Chroococcales*. Jena: Gustav Fischer. 548 p.

- Komárek, J. y K. Anagnostidis. 2005. *Cyanoprokaryota. 2. Teil/2<sup>nd</sup> part: Oscillatoriales*. Elsevier. Alemania. 757 p.
- Komárek, J. y J. Komárková. 2003. Phenotype diversity of the cyanoprokaryotic genus *Cylindrospermopsis* (Nostocales); review 2002. *Czech Phycology* 3: 1-30.
- Komárková, J. y R. Tavera. 2003. Steady stage of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (Mexico). *Hydrobiologia* 502 (1-3): 187-196.
- Kruk, C., E. Peeters, E. Van, V. Huszar, L. Costa y M. Scheffer. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography* 56 (1): 110-118.
- Kruk, C., L. Vera, E. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lürling, C. Reynolds y M. Scheffer. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55 (3): 614-627.
- Leibold, M. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evolutionary Ecology Research* 1 (1): 73-95.
- Lewis, W. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. En: Schiemer, F. y K. Boland (Eds.). *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB Academic Publishing. Amsterdam. pp. 43-64.
- Litchman, E. y C. Klausmeier. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39 (1): 615-639.
- Livingstone, D. y D. Inboden. 1996. The prediction of hypolimnetic oxygen profiles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53 (4): 924-932.
- Lund, J., C. Kipling y E. Le Cren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11 (2): 143-170.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1 (4): 493-509.
- Marotta, H., M. Fontes y M. Petrucio. 2012. Natural events of anoxia and low respiration index in oligotrophic lakes of the Atlantic Tropical Forest. *Biogeosciences* 9 (8): 2879-2887.

- Moss, B. 1993. *Ecology of Fresh Waters*. 3° ed. Blackwell Science. Vancouver. 557 p.
- Nixdorf, B., U. Mischke y J. Rücker. 2003. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes-an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales. *Hydrobiologia* 502 (1-3):111-121.
- Nürnberg, G. 1995. Quantifying anoxia in lakes. *Oceanography* 40 (6): 1100-1111.
- Oliva, M., A. Rodríguez, A. Lugo y M. Sánchez. 2008. Taxonomical composition and dynamics of phytoplankton in an urban hypertrophic lake. *Hidrobiológica* 18 (1): 1-13.
- Oliveira, L., V. Becker, L. de Souza, L. Ribeiro, L. Silva y D. da Motta. 2013. Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? *Limnologica* 43 (3): 157-163.
- Padisák, J., L. Crossetti y L. Naselli. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621 (1): 1-19.
- Philipose, M. 1967. *Chlorococcales*. Indian Council of Agricultural Research. Nueva Delhi. 364 p.
- Planas, D., M. Desrosiers, S. Groulx, S. Paquet y R. Carignan. 2000. Pelagic and benthic algal responses in Eastern Canadian Boreal Shields lakes following harvesting and wildfires. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 (2): 136-145.
- Quin, B., G. Gao, G. Zhu, Y. Zhang, Y. Song, X. Tang, H. Xu y J. Deng. 2013. Lake eutrophication and its ecosystem response. *Chinese Science Bulletin* 58 (9): 961-970.
- Rask, M., L. Arvola y K. Salonen. 1993. Effects of catchment deforestation and burning on the limnology of a small forest lake in southern Finland. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 25: 525-528.
- Reynolds, C. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarctic Ecology* 3 (3): 141-159.
- Reynolds, C., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli y S. Melo. 2002. Towards a functional classification of the fresh water phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24 (5): 417-428.

- Reynolds, C. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press. Reino Unido. 550 p.
- Richardson, K., J. Beardall y J. Raven. 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytologist* 93 (2): 157-191.
- Riolobos, P., M. Álvarez, C. Rojo, M. Rodrigo, E. Ortega y S. Cirujano. 2002. Técnicas habituales de análisis físicos, químicos y biológicos. Real Jardín Botánico. España. 80 p.
- Rodiles, R. y A. González. 2006. Ficha técnica de *Vieja intermedia*. En: Schmitter-Soto, J. (compilador). Evaluación del riesgo de extinción de los cíclidos mexicanos y de los peces de la frontera sur incluidos en a NOM-059. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK001. México. D.F.
- Román, R. y J. Martínez. 2006. Effectiveness of protected areas in mitigating fire within their boundaries: Case study of Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 20 (4): 1076-1084.
- Romero, M. 2010. Proceso de eutrofización de afluentes y su prevención por medio de tratamientos de efluentes. *Revista Ingeniería Primero* 17: 64-74.
- Rott, E. 1984. Phytoplankton as biological parameter for the trophic characterization of lakes. *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie* 22: 1078-1085.
- Salmaso, N. y J. Padisák. 2007. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 578 (1): 97-112.
- Salmaso, N., L. Naselli y J. Padisák. 2012. Impairing the largest and most productive forest on our planet: how do human activities impact phytoplankton? *Hydrobiologia* 698 (1): 375-384.
- Scácelová, O. y J. Leps. 2014. The relationship of diversity and biomass in phytoplankton communities weakens when accounting for species proportions. *Hydrobiologia* 724 (1): 67-77.
- Selman, M. y S. Greenhalgh. 2009. *Eutrophication: sources and drivers of nutrient pollution*. World Resources Institute. En línea en: <http://www.wri.org/publication/eutrophication-sources-and-drivers-nutrient-pollution>

- Systat Software, Inc. 2008. SigmaPlot 11 for Windows.
- Silva, I., A. Moura y E. Dantas. 2013. Phytoplankton community of Reis lake in the Brazilian Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85 (2): 649-663.
- Small, G., C. Pringle, M. Pyron y J. Duff. 2011. Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient Neotropical streams. *Ecology* 92 (2): 386-397.
- Soto, E. 2006. Ictiofauna de los corredores biológicos Sierra Madre del Sur y la Selva Maya Zoque. Instituto Politécnico Nacional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Bases de datos SNIB2010-CONABIO proyecto No. Y026. México, D.F.
- Sun, J. y D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25 (11): 1331-1346.
- Talling, J. 1963. Origin of stratification in an African Rift lake. *Limnology and Oceanography*. 8: 68-78.
- Tilman, D., S. Kilham y P. Kilham. 1982. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 349-372.
- Toledo, M. 1995. Consumo de aterínidos (*Chirostoma* spp) por la lobina negra (*Micropterus salmoides*) en el Lago Pátzcuaro, Mich., México, 1986. *Ciencia Pesquera* 11 (11): 71-74.
- Uherkovich, G. 1966. *Die Scenedesmus – Arten Ungarns*. Akadémiai Kiadó. Budapest. 173 p.
- Violle, C., N. Navas, D. Vile, E. Kazakou y C. Fortunel. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116 (5): 882-892.
- Xiao, L., T. Wang, R. Hu, B. Han, S. Wang, X. Quian y J. Padisák. 2011. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir. *Water Research* 45 (16): 5099-5109.
- Wang, S., X. Quian, B. Han, L. Luo y D. Hamilton. 2012. Effects of local climate and hydrological conditions on the thermal regime of a reservoir at Tropic of Cancer, in southern China. *Water Research* 46 (8): 2591-2604.

- Wang, L., Q. Cai, Y. Xu, L. Kong, L. Tan y M. Zhang. 2011. Weekly dynamics of phytoplankton functional groups under high water level fluctuations in a subtropical reservoir-bay. *Aquatic ecology* 45 (2): 197-212.
- Webb, C., D. Ackerly, M. McPeck y M. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Wehr, J. y R. Sheath. 2003. *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*. Elsevier Science. EUA. 918 p.
- Weithoff, G. 2003. The concept of “plant functional types” and “functional diversity” in lake phytoplankton - a new understanding of phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 48 (9): 1669-1675.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology*. Elsevier Academic Press. 3° ed. EUA. 1006 p.
- Whitfield, J. 2001. All creatures great and small. *Nature* 413 (6854): 342-344.