



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
ECOLOGÍA

HISTORIA DE DISTURBIO E IMPACTO HUMANO
EN EL LAGO DE CHALCHOAPAN, LOS TUXTLAS, VERACRUZ,
DURANTE LOS ÚLTIMOS 200 AÑOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Luis Tonatiuh Jiménez Zamora

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Margarita Erna Caballero Miranda
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM.

COMITÉ TUTOR:

Dra. María del Socorro Lozano García
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

Dra. Gabriela Vázquez Hurtado
INECOL-INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C

Ciudad Universitaria, CD. MX.

Enero, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 03 de octubre de 2016, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **JIMÉNEZ ZAMORA LUIS TONATIUH**, con número de cuenta **304330496**, con la tesis titulada **"HISTORIA DE DISTURBIO E IMPACTO HUMANO EN EL LAGO DE CHALCHOAPAN, LOS TUXTLAS, VERACRUZ, DURANTE LOS ÚLTIMOS 200 AÑOS."**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARGARITA ERNA CABALLERO MIRANDA**:

Presidente: DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Vocal: DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA
Secretario: DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Suplente: DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO
Suplente: DRA. GABRIELA VÁZQUEZ HURTADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 24 de noviembre de 2016.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM del plan 4085 y al subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas durante los ciclos 2015-1 al 2016-2.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo de la beca durante los ciclos 2015-1 al 2016-2.
- A mi tutora y directora de tesis Dra. Margarita Caballero Miranda por sus consejos, dirección y apoyos otorgados durante la maestría. También a los miembros de mi comité tutorial la Dra. María del Socorro Lozano García y la Dra. Gabriela Vázquez Hurtado por su dedicación y contribución al desempeño del presente estudio.
- DGAPA-PAPIIT IN107902 "Comparación de la variabilidad climática Holocénica entre los extremos occidental y oriental del centro de México" Titular: Dra. Beatriz Ortega.
- Proyecto Interno Instituto de Geofísica, UNAM: Paleomabientes y cambio climático durante el Cuaternario en el centro de México, Titular: Dra. Margarita Caballero.
- Dra. Ana Carolina Ruíz, del Laboratorio de Geoquímica Isotópica y Geocronología, Unidad Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, por el fechamiento de 210-Pb.
- Mtra. Kumiko Shimada y Dra. Lucy Mora Palomino, Laboratorio de Edafología Ambiental, Instituto de Geología, UNAM por las determinaciones de contenido de Carbono y Nitrógeno.
- Dr. Francisco Romero y Fabiola Vega por las facilidades proporcionadas para el uso del equipo de FR-X Nitton utilizado para las determinaciones de Titanio
- Al Biol. Gustavo Ibrahim Giles Pérez por realizar la preparación de las muestras de diatomeas como parte de su servicio social.
- A la Dra. Socorro Lozano y la Dra. Susana Sosa por su apoyo durante la preparación de muestras y conteos de polen.
- A la Dra. Gabriela Vázquez y Tiburcio Laez Aponte por su apoyo para el uso del microscopio electrónico de barrido del Instituto de Ecología, AC. en Jalapa.
- Al Dr. Mario Favila, Instituto de Ecología, AC, por su apoyo en la determinación y uso de los índices de diversidad.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

- Agradezco profundamente a mi tutora la Dra. Margarita Caballero por la constancia y valioso tiempo que entregó para finalizar este trabajo y cuya dirección y comentarios fueron muy importantes en la calidad del presente escrito. De la misma manera a los miembros de mi comité tutor la Dra. Socorro Lozano y la Dra. Gabriela Vázquez por sus contribuciones, apoyos y consejos que me facilitaron cada momento del proyecto.
- Un agradecimiento a la UNAM y a la coordinadora del Posgrado en Ciencias Biológicas la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga por la calidad y disponibilidad en todas las labores académicas que rodean la vida estudiantil de los alumnos.
- A mis sinodales que evaluaron el presente trabajo el Dr. Leopoldo Galicia, Dr. Enrique Cantoral y la Dra. Liseth Pérez por sus importantes comentarios para mejorar el escrito y en general mi futura formación.
- A María Rodríguez auxiliar de la oficina del Posgrado en Ciencias Biológicas del Instituto de Geología por su apoyo en los trámites administrativos. También al Dr. Armando Rodríguez por llevar mis trámites académicos para la graduación.
- A mis profesores durante la maestría que pertenecen a los Institutos de Ecología, Geología, Geografía de la UNAM así como al Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias (CRIM) de la misma institución. También al Instituto de Geofísica por darme todas las herramientas necesarias para elaborar este proyecto de tesis.
- Un especial agradecimiento a Conservation Strategy Fund, así como a sus organizadores, profesores, compañeros y amigos de la generación 2016 por darme una visión económica, financiera, integradora y transdisciplinaria del ámbito ambiental, y también por su valiosa convivencia.
- A mis amigos y compañeros durante las clases de la maestría. También a los integrantes del Laboratorio de Paleolimnología por su retroalimentación académica y compañerismo. De la misma manera a mi equipo de buceo por ser muy importante para la actividad deportiva y recreativa.
- A los amigos de toda la vida quienes siempre están a mi lado así como a mi familia, padres y hermanas por su cariño y protección en este largo camino.
- Por último, pero en un eterno agradecimiento, al Pueblo de México por darme la oportunidad como a otros estudiantes de realizar un Posgrado de calidad en el país, y cuyo trabajo realizado es una muestra de todo lo que he recibido.

A mis abuelos quienes siempre estarán en mi corazón

Raquel, Marcelino, Vicente, Catalina
y
María de los Ángeles

ÍNDICE

RESUMEN	10
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	12
OBJETIVO GENERAL	15
OBJETIVOS PARTICULARES	15
ANTECEDENTES	16
ZONA DE ESTUDIO	17
METODOLOGÍA	23
Extracción y colecta de la secuencia sedimentaria.	24
Fechaamiento del núcleo sedimentario con ²¹⁰ Pb.	24
Carbono Orgánico Total (COT) y su relación con el Nitrógeno Total (COT/NT)	27
Susceptibilidad Magnética	29
Titanio	30
Análisis de diatomeas en Laboratorio	31
Análisis de Diversidad	33
Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)	36
Tasa de Sucesión ecológica.....	37
Análisis Palinológico.....	38
RESULTADOS	39
Taxonomía y Ecología de diatomeas:	39
Registro Sedimentario	61
Cronología y registros geoquímicos	61
Análisis de Diatomeas	64
Análisis de Polen	66
DISCUSIÓN	75
CONCLUSIONES	89
REFERENCIAS	91
ANEXOS	105

Lista de Figuras, Tablas y Cuadros.

Figura 1. Localización del Lago de Chalchoapan	21
Figura 2. Imagen del Lago de Chalchoapan	22
Figura 3. Fechamiento del núcleo sedimentario del lago de Chalchoapan	62
Figura 4. Gráficos de los proxies geoquímicos, estratigrafía y modelo de edad	63
Figura 5. Estratigrafía de especies de Diatomeas	69
Figura 6. Estratigrafía de los principales palinomorfos en el lago de Chalchoapan	71
Figura 7. Estratigrafía polínica del lago de Chalchoapan	72
Figura 8. Estratigrafía de registros polínicos, diatomeas y geoquímicos	73
Lámina 1. Lámina de especies de diatomeas en el lago de Chalchoapan	40
Lámina 2. Lámina de especies de diatomeas en el lago de Chalchoapan	41
Lámina 3. Microscopía Electrónica de Barrido de especies de diatomeas en el lago de Chalchoapan.	42
Lámina 4. Microscopía Electrónica de Barrido de especies de diatomeas en el lago de Chalchoapan	43
Cuadro 1. Agrupación por tipos de vegetación de granos de polen encontrados en el núcleo sedimentario del lago de Chalchoapan	74
Tabla 1. Morfometría y características taxonómicas de las especies de diatomeas encontradas en el lago de Chalchoapan	59
Tabla 2. Características ecológicas de las diatomeas encontradas en el lago de Chalchoapan	60
Tabla 3. Valores de significancia de los ejes del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) en especies de diatomeas.	70
Tabla 4. Partición de la diversidad de especies de diatomeas de núcleo sedimentario del lago de Chalchoapan	70

RESUMEN

Durante los últimos años, actividades tales como deforestación, ganadería extensiva y asentamientos humanos han incrementado la fragmentación del bosque tropical de la sierra de los Tuxtlas. Este ecosistema, es dominado por vegetación secundaria y de disturbio, y está relacionado geográficamente con lagos de origen volcánico denominados *maars*, amenazados por estos cambios en el uso de suelo y cuyo impacto ha sido pobremente estudiado. Con este fin se obtuvo un núcleo sedimentario de uno de estos lagos: Chalchoapan. Mediante un estudio paleolimnológico multidisciplinario de esta secuencia se documentaron tres etapas de cambio asociadas con actividades humanas. La primera etapa de 1837 a 1915, en la que se registraron dos eventos de perturbación, el primero con un impacto relativamente menor entre 1860 a 1865 y el segundo, muy intenso, entre 1875 y 1915, con deforestación, aumento en la productividad del lago (eutrofización) y en general una intensa perturbación del ecosistema. Esta es una etapa durante la cual se presentó una expansión demográfica en la zona y una intensa actividad comercial relacionada con el cultivo del tabaco. Además, el registro polínico estuvo representado por el mayor porcentaje de especies de bosque secundario y de montaña y una menor proporción de vegetación de disturbio. Sin embargo especies como *Zea mays* y otros organismos de la familia Poaceae muestran un inicio de la expansión agrícola. La segunda etapa de 1915 a 1954, se caracterizó por un incremento de especies de disturbio como *Zea mays* y de la vegetación secundaria, además de diatomeas como *Achnanthydium exiguum* con un aumento en el Carbono Orgánico Total y la relación Carbono: Nitrógeno. Durante este tiempo se registró un proceso continuo de deforestación y erosión que se intensificó alrededor de 1920 a 1924. Entre 1950 y 1954 este proceso de perturbación se incrementó marcadamente, cuando se registraron nuevamente altas tasas de erosión que correlacionan con un aumento en el Carbono Orgánico Total que proviene principalmente del ecosistema terrestre y que afecta al lago, intensificando las condiciones de anoxia en las aguas del fondo y por otro aumentando la productividad del sistema. Finalmente la tercera etapa de 1954 a 2006, con el mayor porcentaje de especies de disturbio tales como *Zea mays* y otras Poaceae, partículas de carbón, los valores más altos de *Achnanthydium minutissimum* y otras especies de diatomeas como *Discostella pseudostelligera* de aguas muy estratificadas. El impacto humano por deforestación fue elevado afectando inclusive a los bosques de montaña, localizados a mayor altitud. El momento de máxima perturbación en el ecosistema acuático entre 1963 y 1972. A partir del año 1972 se registró un incremento de la vegetación secundaria principalmente por *Cecropia* y a partir de 1981 una ligera recuperación en las condiciones del lago. El estudio concluye que el uso de indicadores geoquímicos, biológicos e históricos son indispensables para la reconstrucción paleoecológica de la zona con la finalidad de recuperar los servicios ecosistémicos y la restauración del bosque tropical de los Tuxtlas.

Palabras clave: Bosque tropical, Los Tuxtlas, Chalchoapan, *Cecropia*, *Zea mays*, *Achnanthydium minutissimum*, *Achnanthydium exiguum*, restauración, servicios ecosistémicos.

ABSTRACT

During recent years, deforestation, cattle ranching and human settlements have increased the fragmentation of Los Tuxtlas tropical rainforest. Presently, secondary, disturbance vegetation dominates in this ecosystem, where crater lakes known as *maars* are also threatened by recent land-use changes, but which impacts have been poorly studied. In this thesis, the impacts of land-use changes on one of these tropical lakes (Chalchoapan) were studied. For this purpose, a sediment core was collected at the center of tropical lake Chalchoapan and by means of a multidisciplinary paleolimnological study three periods of intense human impact were documented. The first period between ca.1837 to 1915 provides evidence of two intervals with human disturbance, the first from 1860 to 1875, with less intense human impact, and the second, between ca.1875 to 1915 with deforestation, an increasing productivity of the lake (eutrophication) as a result of intense human disturbance within the ecosystem. During this period historical records indicate that at Los Tuxtlas there was an important population growth associated with intense tobacco-related commercial activities. The palynological record is characterized by high percentages of secondary forest and upland forest vegetation, with lower proportions of disturbance taxa. Nevertheless species such as *Zea mays* and others of the Poaceae family indicate the beginning of agricultural expansion. The second period, between 1915 to 1954 is characterized by an increase in disturbance species such as *Zea mays* and secondary forest vegetation whereas the records of benthic diatoms such as *Achnanthydium exiguum* are the highest. Total Organic Carbon values as well as C/N ratios increase. During this period, deforestation and erosion continuously intensified reaching higher values by 1920 to 1924. Between ca. 1950 to 1952 the highest erosion rates are recorded involving an increase in organic carbon from the terrestrial ecosystem. Higher organic carbon contents are also associated with a higher productivity in the lake, which favored bottom waters anoxic conditions. Finally, the last period, between ca. 1954 to 2006, with the highest disturbance indicators values such as *Zea mays*, Poaceae and charcoal particles as well as the highest abundances of tichoplanktonic diatom *A. minutissimum* and other planktonic species that indicate well stratified waters such as *Discostella pseudostelligera*. At the same time, deforestation induced by human impact increased including the clearance of upland forest. Consequently the aquatic ecosystem from 1963 to 1972 records the maximum disturbance in lake Chalchoapan. From 1972 secondary forest increased, mostly *Cecropia*, and aquatic ecosystem conditions improved since 1981. Therefore using geochemical, biological and historical indicators support the importance to paleoecological reconstruction at the site in order to recover the ecosystem services and restoration of Los Tuxtlas tropical rainforest.

Keywords: Tropical rainforest, Los Tuxtlas, Chalchoapan, *Cecropia*, *Zea mays*, *Achnanthydium minutissimum*, *Achnanthydium exiguum*, restoration, ecosystem services.

INTRODUCCIÓN

El incremento en el suministro de nutrientes hacia lagos y mares causa el fenómeno de eutrofización antrópica (Smith *et al.*, 1999). En diferentes regiones se ha observado que las causas principales de este fenómeno son las cantidades de Fósforo y Nitrógeno provenientes de las aguas residuales, de las heces del ganado y de los fertilizantes sintéticos aplicados en las actividades agrícolas (Schindler, 2012). En las regiones tropicales la destrucción de los bosques para la obtención de áreas de cultivo y pastoreo favorecen por tanto la eutrofización de los sistemas acuáticos (Vázquez *et al.*, 2011). Algunas consecuencias de este fenómeno se relacionan con un cambio en la eficiencia del uso de nutrientes, la extinción de la vegetación acuática sumergida, pérdida de la calidad del agua así como la liberación de gases de efecto invernadero (Moss *et al.* 2011; Qin *et al.* 2012).

Por otra parte, previos estudios, han indicado que la deforestación de estas áreas tropicales promueven cambios en la precipitación en otras regiones remotas, principalmente por la liberación de CO₂ a la atmósfera y por una disminución de las tasas de evapotranspiración de la vegetación (Avisar y Werth 2004; Bala *et al.* 2007; Longobardi *et al.* 2016). Estas variaciones en el régimen de lluvias pueden favorecer la entrada de materia orgánica y nutrientes a los lagos por erosión pluvial, así como incrementar las tasas de mineralización en el suelo por las elevadas temperaturas por efecto invernadero (Moss *et al.*, 2011). Además, la transformación de estas tierras en zonas agrícolas junto al incremento de las necesidades humanas originan consigo un cambio global y ambiental (Tilman *et al.*, 2001). De esta manera las consecuencias del manejo inapropiado de algunas actividades antropogénicas desencadenan la fragmentación de los bosques, la extinción de especies y finalmente la pérdida de los servicios ecosistémicos (Lewis *et al.* 2004; Koleff *et al.* 2012;).

Debido a estos problemas ambientales, los lagos son considerados como indicadores clave del cambio climático y del impacto humano en diferentes regiones del planeta (Williamson *et al.*, 2009). Por estas razones se han propuesto indicadores fisicoquímicos y biológicos para evaluar sus principales causas, por ejemplo, el uso de diatomeas bentónicas como indicadoras de eutrofización en lagos tropicales (Vázquez y Caballero, 2013). También el análisis palinológico documenta cambios en la vegetación a través del tiempo que pueden estar relacionados con el incremento de las actividades humanas (Lozano *et al.*, 2007). Finalmente por la interpretación de resultados paleolimnológicos que reconocen cambios en el uso de suelo bajo diferentes escenarios ambientales (Caballero *et al.*, 2006).

En México, en la región tropical de los Tuxtlas, estudios paleolimnológicos han documentado poblaciones humanas con una antigüedad de aproximadamente 2900 a.C. por la presencia de polen de maíz, así como una historia de disturbio que se intensifica a partir del año 1960 d.C., principalmente por deforestación y actividades agrícolas convencionales (Goman y Byrne 1998; Lozano *et al.* 2007). Adicionalmente, estudios limnológicos recientes han demostrado que 6 de los 13 lagos cráter en los Tuxtlas presentan valores fisicoquímicos que los definen en un rango ecológico de mesotróficos a hipereutróficos (Vázquez *et al.* 2004; Vázquez y Caballero 2013). En términos de restauración y conservación esta tendencia se ha relacionado con la proliferación de la cobertura vegetal circundante en los lagos mesotróficos y con una reducción o remoción de la vegetación original en los lagos con tendencia a la hipereutrofización (Vázquez *et al.*, 2005). El lago de Chalchoapan, ubicado al sur del volcán San Martín ha presentado esta tendencia con la presencia de monocultivos de maíz, caña de azúcar y tabaco así como el uso de fertilizantes que favorecen la hipereutrofización y el incremento de la productividad primaria del sistema lacustre (Vázquez *et al.* 2007; Vázquez y Caballero 2013). De esta forma Chalchoapan es actualmente un lago eutrófico a hipertrófico que presenta anoxia en sus aguas profundas y organismos fitoplanctónicos como cianobacterias y clorofitas, además de diatomeas de hábitat bentónico que se encuentran relacionadas con el incremento de la productividad

primaria lacustre, así como con el aumento de la biomasa en diferentes etapas de la sucesión anual (Vázquez *et al.*, 2005). Estudios paleolimnológicos realizados en este lago complementarían a estudios paleolimnológicos previos en la zona, como lago Verde, al noroeste del volcán San Martín, para corroborar diferentes etapas de disturbio por actividades humanas asociadas también con la fragmentación del hábitat en los Tuxtlas (Caballero *et al.*, 2006).

Con la finalidad de recuperar servicios ecosistémicos acuáticos y terrestres, (Lewis 2000; Finstad y Hein 2012; Soininen y Luoto 2012) son importantes los trabajos multidisciplinarios y multiescala para la resolución de diversos problemas ambientales (Saulnier-Talbot *et al.* 2014; Soininen *et al.* 2015). Por estas razones, la paleoecología es una herramienta que puede esclarecer las historias ecológicas de los ecosistemas identificando umbrales en los que se requieren diferentes niveles de intervención con fines de restauración (Jackson y Hobbs, 2009). Los objetivos del presente estudio son: 1) realizar una reconstrucción paleoambiental del lago de Chalchoapan durante los últimos 200 años para identificar cambios asociados con acciones antropogénicas en la región de los Tuxtlas, 2) aportar información histórica que pudiera vincularse a proyectos de investigación en las áreas de restauración ecológica.

OBJETIVO GENERAL

Identificar etapas de disturbio del lago de Chalchoapan y su entorno asociados con las acciones antropogénicas en la región a través de un estudio paleolimnológico y paleoecológico durante los últimos 200 años.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Definir las características geológicas y limnológicas actuales del lago de Chalchoapan con base en datos de campo y bibliográficos.
- Establecer un modelo de edad con base en fechamientos de ^{210}Pb para una secuencia sedimentaria de 46 cm de longitud recuperada del centro del lago Chalchoapan.
- Analizar algunos indicadores geoquímicos (carbono orgánico total, nitrógeno total, susceptibilidad magnética y contenido de Titanio) en la misma secuencia sedimentaria (aproximadamente 200 años) para identificar cambios en el uso de suelo.
- Realizar análisis de diatomeas, palinomorfos y partículas carbonizadas en la misma secuencia sedimentaria con la finalidad de establecer eventos de disturbio e impacto humano.
- Realizar las interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales del impacto humano durante los últimos 200 años del lago de Chalchoapan correlacionando los datos paleolimnológicos con datos históricos de los Tuxtlas.
- Reconstruir las características paleoecológicas del lago de Chalchoapan y su cuenca con fines de restauración.

ANTECEDENTES

La región de los Tuxtlas es particularmente biodiversa y actualmente representa el límite norte de la selva alta perennifolia de América (Dirzo y Miranda, 1991). Por esta razón, así como sus antecedentes sociales y políticos, la zona tiene el estatus de Reserva de la Biósfera desde 1998. Sin embargo, estudios paleolimnológicos y paleoecológicos indican que esta región ha experimentado cambios ambientales importantes que han involucrado diferentes periodos de deforestación intensa, por ejemplo entre ca. 100 y 800 a.C. y a partir de la década de 1960 (Caballero *et al.* 2011; Lozano *et al.* 2007). Actualmente factores como la deforestación, ganadería extensiva y la presencia de cultivos de maíz, caña de azúcar y tabaco, favorecen escurrimientos con altas concentraciones de sólidos suspendidos y fertilizantes favoreciendo así la hipereutrofización del lago de Chalchoapan (Vázquez *et al.* 2005; 2007). De acuerdo con la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico se ha considerado que un lago es eutrófico mediante los siguientes parámetros: concentración total de fósforo >0.035 mg/L; un promedio de clorofila *a* >0.008 mg/L; y un promedio de la transparencia <3 m e hipertrófico con valores >0.100 mg/L; clorofila *a* >0.075 mg/L y de transparencia una profundidad <1.5 m (OCDE, 1982). Recientemente el lago de Chalchoapan presenta un valor de fósforo de 0.37mg/L, una transparencia de 0.85m y valores de clorofila *a* con un valor de 22.73 mg/m³ que pertenecen a una escala de eutrófico a hipertrófico (Vázquez y Caballero, 2013). Sin embargo, debido a la ausencia de datos y otros indicadores biológicos sobre las condiciones pasadas del lago de Chalchoapan, en el presente estudio se plantea integrar información paleoecológica y paleolimnológica que permitan documentar los cambios experimentados principalmente por el impacto humano durante los últimos 200 años.

ZONA DE ESTUDIO

Localización. La región de los Tuxtlas, ubicada en la Sierra Madre Oriental, comprende una serie de elevaciones volcánicas que se originan de las planicies costeras del Golfo de México y que se encuentran relativamente aisladas de otros sistemas montañosos (Dirzo y García, 1992). El vulcanismo de la región es de tipo alcalino, y se remonta aproximadamente hace 11 millones de años, durante el Mioceno tardío (Ferrari *et al.*, 1999, 2005). Esta serie de montañas de origen volcánico se encuentran localizadas aproximadamente entre los 18° 10' y 18° 45' de latitud norte y los 94° 42' y 95° 27' de longitud oeste, abarcando un área de 90 por 50 kilómetros aproximadamente (González *et al.*, 1997). El lago de Chalchoapan se localiza en esta región, misma que forma parte de las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos en el estado de Veracruz (Figura 1 y 2).

La principal elevación en esta zona es el volcán San Martín (1780 m s.n.m) alrededor del cual existen aproximadamente 40 cráteres de explosión muchos de los cuales albergan cuerpos de agua denominados lagos cráter o maars (Caballero *et al.*, 2011). También dos importantes elevaciones son el volcán Santa Marta (1660m s.n.m) y el San Martín Pajapan (1245 m s.n.m) localizadas al sur, de cara al Golfo de México. El lago de Catemaco se encuentra en la depresión formada entre el volcán San Martín y el Santa Marta (González *et al.*, 1997).

Clima. La región de los Tuxtlas se caracteriza por un clima húmedo a subhúmedo con un régimen de lluvias de verano a otoño (Soto y Gamma, 1997). En la región están presentes el grupo de climas cálido A y el subgrupo semicálido A (C). El primero de ellos se caracteriza porque la temperatura media anual es mayor de 22°C y la media del mes más frío supera los 18°C, por el contrario, el semicálido tiene la media anual superior a los 18° (Soto y Gamma, 1997)

Vegetación. Su vegetación, desde el nivel del mar hasta los 700 m de altitud, es mayoritariamente selva alta perennifolia con más de 900 especies de plantas de las cuales aproximadamente el 30 % son árboles (Ibarra *et al.*, 1997). Algunas de las especies presentes en este tipo de hábitat son árboles de más de 30 m de

altura como la leguminosa *Lonchocarpus cruentus* (Sousa, 2011). Otros tienen alrededor de 20 m de altura, como *Pseudolmedia oxyphyllaria* o la leguminosa *Albizia purpusii* y otras con menos de 10 m como *Faramea occidentalis*. Por otra parte en el sotobosque hay palmas como *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea tepejilote* (Castillo y Laborde, 2004). También pueden presentarse lianas como *Abuta panamensis* y epífitas como *Aechmea bracteata*.

Cuando esta vegetación se ve afectada por fuegos o perturbación natural como la caída de árboles, se origina vegetación secundaria denominada acahual, que contiene principalmente especies pioneras y heliófilas de rápido crecimiento como *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* (Guevara et al, 1986, Castillo y Laborde, 2004). Por otra parte, existen los potreros que tuvieron como antecedente la apertura de cultivos que posteriormente se transformarán en pastos para el ganado. En los Tuxtlas predominan dos tipos de pastos, el grama que se hace inmediatamente después de la cosecha del maíz y el estrella africana (*Cynodon plectostachyus*), que es un pasto introducido a partir de los años setenta que se siembra por medio de estolones antes de la cosecha. En general algunas de las familias presentes con mayor número de especies son *Asteraceae*, *Leguminosae* y *Euphorbiaceae* (Castillo y Laborde, 2004).

Otro tipo de vegetación dentro de la sierra de los Tuxtlas que se encuentra por arriba de los 700 msnm, con un clima más fresco, es el bosque mésofilo de montaña (Rzedowski, 1996), principalmente dominado por especies como: *Carpinus*, *Liquidambar*, *Meliosma*, *Ulmus* y *Quercus* (Álvarez del Castillo, 1977). Además entre los 700 y 1200 m de altitud también se encuentra el bosque de encino con una mayor abundancia de *Quercus* spp. Por otra parte únicamente en la vertiente sur del cerro de Santa Marta desde los 500 hasta los 900 m de altitud se ubica el bosque de pino (Castillo y Laborde, 2004). Entre otros registros pero con una menor superficie y pocos fragmentos se encuentran la sabana, el manglar, la selva baja perennifolia inundada y las dunas costeras cuya vegetación es mayormente representada en altitudes bajas y cercanas a lo largo de toda la línea de costa (Castillo y Laborde, 2004).

En la región de los Tuxtlas durante los últimos años por efecto de la deforestación la cobertura vegetal ha disminuido aproximadamente en un 84% de la original, principalmente asociada con fines agrícolas, ganaderos y habitacionales (Dirzo y García, 1992). De esta manera este tipo de actividades han originado la fragmentación del ecosistema dentro de escalas regionales y a una pérdida de especies localmente (Turner, 1996). Así estas nuevas configuraciones del paisaje dentro de los Tuxtlas se consideran nuevas alternativas para la subsecuente conservación del hábitat (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2012).

Lago de Chalchoapan. Es un lago profundo (43 m), monomíctico cálido, esto es que presenta estratificación térmica de la columna de agua en el verano y recirculación en el invierno (Vázquez *et al.*, 2004). Sus aguas se encuentran dominadas por bicarbonatos y magnesio, con un pH circumneutral (7-7.5) y baja conductividad eléctrica ($<200 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Vázquez y Caballero, 2013). Además es un lago eutrófico a hipertrófico, con valores de transparencia muy bajos ($<0.85\text{m}$) y concentraciones elevadas de fosfatos, nitratos y amonio, sobretodo en el hipolimnion que además es anóxico (Vázquez *et al.*, 2004; Vázquez y Caballero, 2013), sin embargo presenta relativamente bajos niveles de clorofila *a*. Esta gran cantidad de nutrientes en la parte basal de la columna de agua, se debe principalmente por la diferencia de temperaturas durante la estratificación lo cual impide su mezcla y por lo tanto se enriquece de nutrientes debido a la descomposición de la materia orgánica y la liberación de fósforo en ambientes anóxicos. (Vázquez y Caballero, 2013).

De acuerdo con Vázquez y Caballero (2013), la mayoría de las especies de diatomeas encontradas en el lago de Chalchoapan fueron más abundantes en muestras de sedimento que en muestras de plancton. Algunas de las especies de diatomeas en muestras de sedimento son: *Achnanthisidium minutissimum* y *Cymbella microcephala*, las cuáles también tienen estrategias de adhesión a otras algas durante el periodo tardío de estratificación (Septiembre y Octubre), lo cual les permite permanecer en la columna de agua al ser ticooplanctónicas (Vázquez y Caballero, 2013). Algunas otras especies de diatomeas que se reportan son

Encyonema silesiacum, *Gomphonema gracile* y *Luticola mutica* preferentemente de hábitats bentónicos (Vázquez y Caballero, 2013).

En términos de sucesión ecológica del fitoplancton se ha reportado que las diatomeas junto con otros organismos como las clorofitas se presentan con mayor diversidad y recambio de especies durante el periodo de circulación (Enero), la estratificación temprana de la columna de agua (Febrero y Marzo) así como en la etapa tardía (Noviembre y Diciembre). Sin embargo durante la etapa máxima de estratificación (Mayo a Diciembre) cuándo la temperatura, los valores de pH, así como el Fósforo reactivo y la concentración de nitrato aumentan, organismos como las cianobacterias dominan en términos de su abundancia. Estos factores han caracterizado al lago de Chalchoapan como un sistema eutrófico con una gran dominancia de organismos durante el verano y mayor diversidad de especies en el invierno, cambios que se encuentran asociados a la estacionalidad tropical de la región (Vázquez *et al.*, 2005).

Además, dentro de la naturaleza de los lagos cráter de la región de los Tuxtlas se ha observado que aquellos que preservan mayor cobertura vegetal a su alrededor presentan los niveles más bajos de nutrientes (Vázquez *et al.*, 2005). El lago de Chalchoapan cuenta con una cobertura vegetal del 53%. Dentro de esta vegetación el 27% corresponde al bosque tropical deciduo y un 72% a campos de maíz, tabaco y pastos para el ganado (Vázquez *et al.*, 2005). Estos estudios sugieren por tanto que la deforestación ha sido un factor que ha acelerado el fenómeno de eutrofización antrópica en la región (Vázquez y Caballero, 2013).

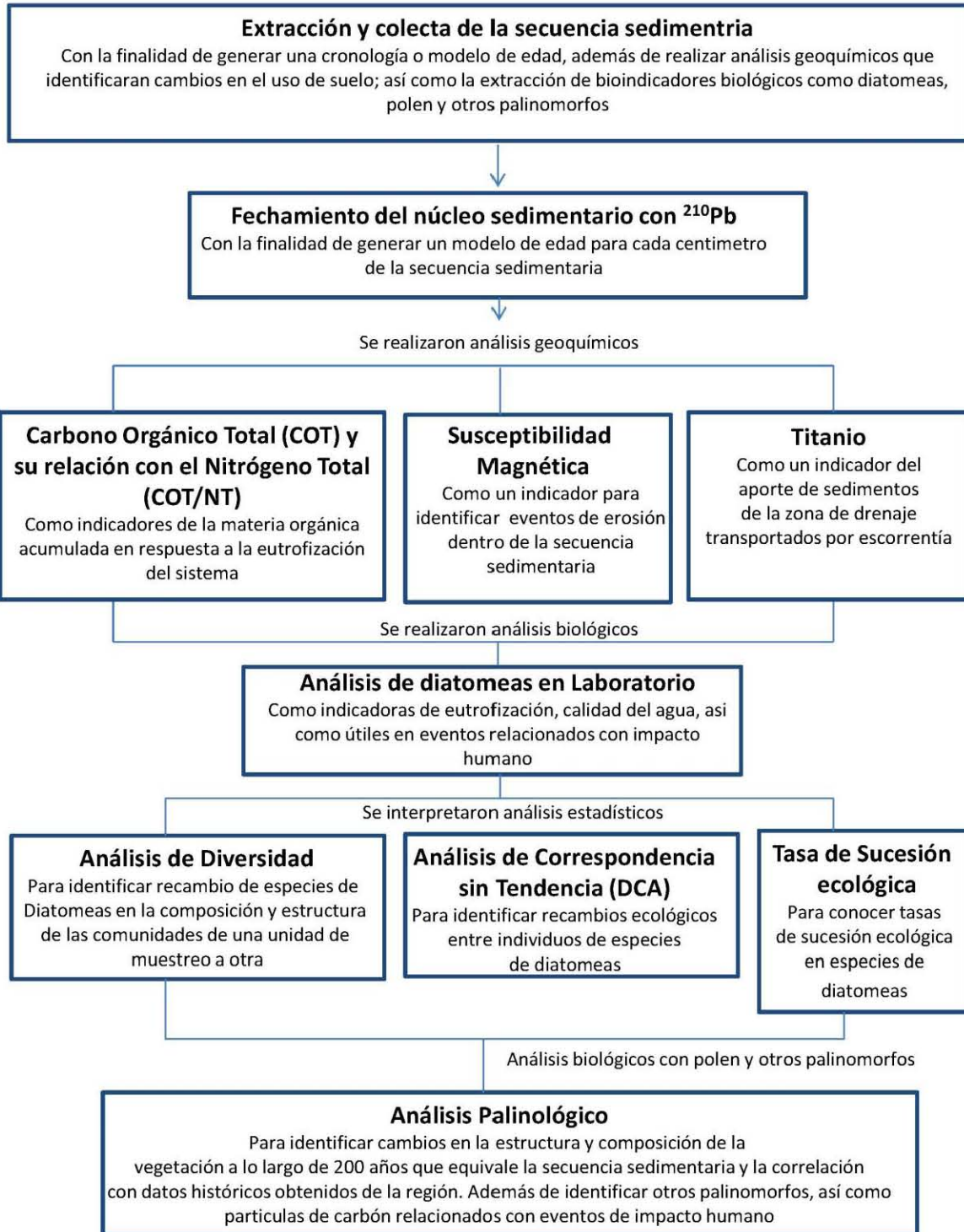


Figura 1. Localización del Lago de Chalchoapan ubicado al sur del volcán San Martín y al noroeste del Lago de Catemaco (figura modificada de Caballero et al. 2011).



Figura 2. Lago cráter de Chalchoapan en la Sierra de los Tuxtlas, Veracruz (fotografía tomada por M. Caballero).

METODOLOGÍA



Extracción y colecta de la secuencia sedimentaria.

Se utilizó un nucleador de gravedad UWITEC para obtener un núcleo del centro del lago, de aproximadamente 46 cm de longitud, que se trasladó al laboratorio de Paleolimnología, en el Instituto de Geofísica, UNAM. En el laboratorio el sedimento se extrajo mediante un pistón y la secuencia se dividió a la mitad longitudinalmente obteniendo dos partes iguales.

Posteriormente se describieron algunas características litológicas con la finalidad de caracterizar diferentes facies de la secuencia sedimentaria. También se procedió a muestrear una de las mitades cada 1 cm para fechar el núcleo por el método de ^{210}Pb y también para análisis geoquímicos y de bioindicadores. Los análisis geoquímicos incluyeron: carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT), susceptibilidad magnética (SM) y contenido de titanio (Ti). Los análisis de bioindicadores incluyeron: diatomeas, polen y otros palinomorfos, así como de partículas de material carbonizado que fueron observadas en cada una de las laminillas palinológicas.

Fechaamiento del núcleo sedimentario con ^{210}Pb .

Para fechar sedimentos muy recientes del Holoceno se utilizan principalmente dos métodos: la datación por Radiocarbono (^{14}C) y la datación por ^{210}Pb , un isótopo que es parte de la cadena de decaimiento del ^{238}U al ^{206}Pb (Noller *et al.*, 2000). En esta cadena de decaimiento se encuentra el isótopo ^{210}Pb el cual es usado para establecer modelos geocronológicos que son una herramienta muy útil para comparar edades entre diferentes lagos (Appleby y Oldfield, 1983). Debido a que la vida media del ^{210}Pb es corta, de aproximadamente 22.26 años, este método es adecuado para fechar núcleos sedimentarios de entre 100 y 150 años (Goslar *et al.*, 2000). Además por medio de modelos de ajuste también es posible identificar algunas características físicas que influyeron en las condiciones de sedimentación (Tylmann, 2004).

Esta técnica se fundamenta en que en los sedimentos hay dos componentes del ^{210}Pb , el “soportado” o propio, y el componente “no soportado” o en exceso que proviene de la precipitación atmosférica al decaer el ^{222}Rn (Tanner *et al.*, 2000). El ^{222}Rn es parte de la serie de desintegración del ^{238}U , dentro de la que se encuentra el ^{226}Ra , que desintegra en ^{222}Rn , que por ser un gas noble se difunde en la atmosfera y posteriormente se desintegra en diversos productos intermedios hasta llegar al ^{210}Pb . Este ^{210}Pb regresa a la litosfera durante eventos de precipitación constituyendo el ^{210}Pb no soportado o en exceso y es diferenciado del ^{210}Pb “soportado”, formado por la desintegración del ^{222}Rn que no logró escapar hacia la atmósfera y que se encuentra en equilibrio secular con el ^{226}Ra . El ^{210}Pb “soportado” se asocia con los valores de fondo del sistema litosférico y es determinante para calcular el ^{210}Pb en exceso o “no soportado”, proveniente de la atmosfera (Sikorski y Bluszcz, 2008).

Para fines del fechamiento también se debe considerar que la actividad del ^{210}Pb “no soportado” en la interfase agua- sedimento está en función de la tasa de flujo y sedimentación, así como también de la posibilidad de migración o intercambio del ^{210}Pb en exceso entre el agua intersticial y los sedimentos (Bernal *et al.*, 2010). La cantidad de ^{210}Pb “no soportado” dependerá de la profundidad, ya que existirá un máximo de ^{210}Pb “no soportado” en la superficie del núcleo sedimentario, disminuyendo en las partes más profundas debido a su decaimiento radiactivo.

El fechamiento por ^{210}Pb del núcleo sedimentario de 46 cm de longitud, tomado del lago cráter de Chalchoapan, en la región de los Tuxtlas, Veracruz, fue realizado por la Dra. Ana Carolina Ruíz, del Laboratorio de Geoquímica Isotópica y Geocronología, Unidad Mazatlán, ICMYL, UNAM. El método utilizado fue a través de mediciones del precursor del ^{210}Pb , el ^{210}Po mediante espectrometría alfa de dilución isotópica (Ortec-Ametek 576A Dual Alpha Spectrometer). Los valores exponencialmente decrecientes de éste isótopo en exceso se obtuvieron con la constante de decaimiento radiactivo ($\lambda = 0.03114$), con la fórmula ($t = \ln(A_0/A_x)/\lambda$),

donde A_0 es la actividad inicial del decaimiento sobre la superficie y A_x a diferente profundidad. (Sánchez-Cabeza y Ruiz-Fernández, 2012)

Para transformar los datos en edades se tomó en cuenta la tasa de flujo en la interfase agua-sedimento así como la posibilidad de intercambio del ^{210}Pb en exceso entre el agua intersticial y los sedimentos y las edades se ajustaron mediante el modelo "CFCS" (Constant Flux / Constant Sedimentation = Flujo Constante / Sedimentación Constante) (Sánchez-Cabeza y Ruiz-Fernández, 2012), el cual supone que el flujo de ^{210}Pb y que la tasa de acumulación del sedimento son constantes. Se utilizó la siguiente fórmula para calcular la tasa de sedimentación:

$$A_{mTOT} = A_0 (\text{exceso}) e^{-\lambda m/r} + A_{\text{soportado}}$$

Donde A_{mTOT} es la actividad del ^{210}Pb total (mBqg-1 en masa de sedimento seco), A_0 o en exceso es la actividad inicial de ^{210}Pb en la interfase agua/sedimento, m es el sedimento seco (g cm^{-2}), λ como la constante de decaimiento, r como la tasa de acumulación de masa o sedimento seco y $A_{\text{soportado}}$ como la actividad del ^{210}Pb en equilibrio secular. Finalmente se obtuvo el modelo de edad con la relación tasa de sedimentación y el equivalente en años (Figura 3).

Carbono Orgánico Total (COT) y su relación con el Nitrógeno Total (COT/NT)

El contenido de COT y de NT se midió en un total de 10 muestras colectadas cada 5 cm, en el Laboratorio de Edafología Ambiental, Instituto de Geología, UNAM (equipo CNHS Perkin Elmer 2400 series II). Dado que en este lago el contenido de carbono inorgánico es muy bajo, se asume que el carbono total está dado fundamentalmente por el carbono orgánico (COT) o con sus siglas en inglés TOC (Total Organic Carbon). Las mediciones de C y N fueron calculadas por la media de dos repeticiones y presentadas en porcentajes (%), mientras que las relaciones COT/NT se calcularon dividiendo los valores de cada elemento entre su peso atómico para obtener relaciones atómicas (C/N).

El COT se utiliza como un indicador de la materia orgánica acumulada en los sedimentos lacustres, y en este lago se asume que ésta es una respuesta de la eutrofización del sistema. El COT en sedimentos lacustres representa la fracción en porcentaje de la materia orgánica que escapó de la remineralización durante la sedimentación, estas concentraciones están influenciadas por la producción inicial de la biomasa y el subsecuente nivel de degradación. La materia orgánica se deriva principalmente de la productividad primaria de las plantas terrestres que rodean los lagos y las algas que se encuentran en este tipo de ecosistemas acuáticos (Meyers y Lallier-Vergés 1999; Kaushal y Binford, 1999). De esta manera conociendo los valores de la relación C/N de las muestras es posible identificar el tipo de material que se acumuló en los sedimentos lacustres. Por ejemplo una relación baja entre 4 y 10 se debe principalmente a organismos fitoplanctónicos, mientras que una relación casi siempre mayor a 20 pertenece a plantas vasculares las cuáles son ricas en celulosa y pobres en proteínas (Meyers y Lallier-Vergés, 1999). Sin embargo, es común encontrar valores intermedios entre estos rangos principalmente entre 13 y 14 lo que sugiere una combinación entre materia derivada del fitoplancton y las plantas vasculares (Meyers y Lallier-Vergés, 1999).

Por estas características, en estudios paleolimnológicos es posible identificar el origen de la materia orgánica depositada en los cuerpos lacustres así como algunos otros factores fisicoquímicos que se relacionan con el comportamiento de la columna de agua. Estos factores pueden atribuirse a una disminución de oxígeno en el hipolimnion y la ruptura de las cadenas tróficas por la acumulación de material orgánico en el fondo del lago que además favorece el metabolismo bacteriano generando aguas anóxicas (Qin *et al.*, 2012). Estas relaciones anteriormente descritas también pueden correlacionarse en los registros paleolimnológicos con datos palinológicos en la historia de la vegetación de la cuenca, así como con bioindicadores lacustres algales como las diatomeas que pueden aportar datos sobre cambios en el uso de suelo por antecedentes referentes al nivel trófico de los lagos (Friedel *et al.* 2000; Talbot y Laerdal 2000; Caballero *et al.* 2006; Qin *et al.* 2012).

Susceptibilidad Magnética

Con el objetivo de identificar eventos de erosión en la cuenca del lago de Chalchoapan durante los últimos 200 años, se midió la susceptibilidad magnética (SM) de la secuencia en estudio mediante cubos de 2 cm de lado con un equipo de instrumentación marca Bartington MS2 del Laboratorio de Paleolimnología, Instituto de Geofísica, UNAM. El peso del sedimento en cada cubo fue determinado y las mediciones de susceptibilidad magnética fueron normalizadas con respecto a la densidad del sedimento para obtener SM específica (χ).

La SM es una medida del grado de magnetización de un material en respuesta al campo magnético y es directamente proporcional a la cantidad y tamaño de minerales magnéticos en una muestra. Su uso como un indicador de eventos de erosión se debe principalmente a que la mayoría de los minerales magnéticos encontrados en los sedimentos de los lagos corresponden a sedimentos externos que entran al sistema lacustre por el intemperismo de las rocas del basamento y el suelo superficial y el transporte por ríos y corrientes superficiales (Sandgren y Snowball, 2001). Sin embargo, aunque existe una correlación positiva entre la concentración de material externo y las propiedades magnéticas en los sedimentos lacustres, esta relación no siempre es universal. Una excepción puede surgir por la disolución de minerales magnéticos en lagos anóxicos, también por el metabolismo bacteriano al producir magnetita y finalmente por las altas concentraciones de sulfuros de hierro que pueden formarse en determinados ambientes geoquímicos (Sandgren y Snowball, 2011).

Otros factores que influyen directamente en la SM de los lagos son procesos erosivos como la pérdida de vegetación por deforestación que incrementan la entrada de minerales por las altas tasas de erosión (Sandgren y Snowball, 2011). Entre otros aspectos el uso de fuego para diversas técnicas agrícolas puede tener un impacto en las propiedades magnéticas de los sedimentos por las elevadas temperaturas en que ocurren estos fenómenos y las reacciones de óxido-reducción en las que participan ciertos minerales; principalmente por técnicas de tumba, roza y quema (Evans y Heller, 2003).

Además en este tipo de lagos, con una pequeña cuenca de captación, las variaciones en la SM reflejan variaciones en la intensidad de la escorrentía superficial que pueden estar relacionadas con cambios en el uso del suelo y deforestación. Por ejemplo la correlación entre una alta susceptibilidad por titanomagnetita y el incremento en la abundancia de granos de polen principalmente gramíneas durante cambios en el uso de suelo por remoción de la vegetación original (Evans y Heller, 2003).

Titanio

La concentración de Titanio (Ti), un elemento que normalmente proviene de las rocas circundantes al sistema lacustre, es también un indicador del aporte de sedimentos de la zona de drenaje transportados por la escorrentía asociada con la precipitación pluvial. Se midió un estándar y cada centímetro respecto a la profundidad del núcleo con el método de fluorescencia de Rayos X usando un analizador de FRX Niton portátil Thermo Scientific, en el Instituto de Geología, UNAM, con el apoyo del Dr. Francisco Romero y Fabiola Vega. La concentración de Titanio se expresó en valores absolutos en partes por millón (ppm).

Análisis de diatomeas en Laboratorio

Las Diatomeas, pertenecientes a Bacillariophyta, son organismos unicelulares, eucariontes, fotosintéticos que se caracterizan por sus paredes celulares impregnadas de sílice y sus ciclos de vida sexual y asexual (Battarbee *et al.*, 2001). Estos organismos contribuyen con el 20 % del carbón fijado por fotosíntesis en el planeta (Amin *et al.*, 2012), y pueden presentarse en diferentes hábitats con distintas características ambientales (Mann, 1999). Sus cubiertas silíceas, además, se preservan en los sedimentos, donde son útiles ya que a través de su estudio, como por ejemplo mediante el desarrollo de funciones de transferencia, se puede establecer una relación entre la composición de estas comunidades y las condiciones del agua donde viven por lo que su estudio puede proveer información sobre el estatus trófico y la química del agua a través del tiempo (Correa *et al.*, 2014).

Para el análisis de diatomeas se obtuvieron muestras de sedimento cada 1 cm y se procesaron en el Laboratorio de Paleolimnología, Instituto de Geofísica, UNAM. Aproximadamente con 0.1 g de sedimento seco que se limpió usando HCl (ácido clorhídrico), H₂O₂ (peróxido de hidrogeno) y HNO₃ (ácido nítrico). Las preparaciones se montaron usando Naphrax® y se observaron con un microscopio Olympus BX50 con contraste de fases interferencial. Para determinar la diversidad y composición de especies se realizó la identificación de caracteres morfológicos diagnósticos por medio de claves taxonómicas (Krammer y Lange-Bertalot; 1988, 1991, 1997) y utilizando bases de datos especializadas para la revisión del estatus taxonómico actual (Kelly *et al.* 2005; Morales 2010; Potapova 2009, 2010; Guiry y Guiry 2014; Vergara 2014).

Posteriormente se realizaron láminas ilustrativas de las especies más abundantes en el registro (Lámina 1 y 2) con sus respectivas monografías informativas así como tablas con sus descripciones taxonómicas y ecológicas más importantes para cada especie (Tabla 1 y 2). La concentración total de las diatomeas se

expresó como valvas / g de sedimento seco ($v\ gsd^{-1}$) y la abundancia de cada especie se representó como abundancias relativas en porcentajes (%). La estratigrafía de diatomeas se graficó utilizando el programa Tilia (Grimm, 1991). Se realizó un análisis de cúmulos con los datos de abundancia en porcentaje utilizando la subrutina CONISS del programa Tilia (Grimm, 1992; 1997).

Análisis de Diversidad

Los análisis de diversidad *beta* han sido utilizados para explicar el recambio de especies en la composición y estructura de las comunidades de una unidad de muestreo a otra (Calderón-Patrón *et al.*, 2012). Estos fenómenos biológicos pueden deberse a las acciones antropogénicas o el cambio climático en diferentes escalas. De esta manera algunos microorganismos como las diatomeas se han empleado para ejemplificar diversos fenómenos globales a través del tiempo (Smol *et al.*, 2005). Además para microorganismos eucariontes estos análisis suelen ser significativos en diferentes gradientes geográficos donde el impacto humano está presente (Wang *et al.*, 2012). Por lo tanto, en la actualidad los componentes de la diversidad son importantes para conocer el recambio de especies entre sitios con características ecológicamente diferentes (Panizzo *et al.*, 2013).

Para conocer la diversidad de las comunidades de diatomeas a lo largo del registro sedimentario se empleó el índice de diversidad de Shannon-Wiener. Para el índice de Shannon-Wiener (H') se utilizó la fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Donde p_i es la proporción de la especie i con respecto al total, considerando que i varía desde 1 hasta S , siendo S el número de especies en la muestra. En este caso \sum es la sumatoria de las proporciones de cada especie (p_i) y \ln es el logaritmo natural. La diversidad se calculó para todas las 40 muestras en total.

Posteriormente, se realizaron análisis de diversidad verdadera para explorar la riqueza y composición de especies de Diatomeas. Se utilizaron la riqueza de especies y la diversidad de Shannon, las cuales forman parte de las llamadas diversidades verdaderas, porque representan el número de especies de la comunidad (Hill, 1973), y son conocidos también como números equivalentes de

los índices de diversidad (Jost 2007). En esta tesis se usará el término de diversidad verdadera (*true diversity*) acuñado por Jost (2006). De esta manera los valores de diversidad verdadera son interpretados como números efectivos de especies de la comunidad más que por el grado de entropía de seleccionar un organismo al azar.

Se utilizó la forma común del índice de Shannon Wiener y posteriormente la forma simplificada con la modificación de Jost, llamada qD o de números efectivos (Jost, 2006). Cuando q vale cero se obtiene la riqueza de especies, mientras que cuando q es igual a 1, ${}^1D = \exp(H')$ en donde H' es el índice de Shannon y 1D se conoce como diversidad de Shannon (Jost 2006), cuando q vale 2, se tiene la inversa del índice de Simpson.

La riqueza de especies (0D) y la diversidad de Shannon (1D) se utilizaron para calcular la diversidad alfa, beta y gamma de las especies de diatomeas encontradas en el registro sedimentario. De esta manera se obtuvo una partición real de la diversidad por sus componentes alfa y beta de forma independiente mediante el método multiplicativo.

Para calcular la diversidad de orden cero (0) o cuando ($q \neq 1$) se utilizó la ley de Whittaker para obtener los valores verdaderos o números efectivos de alfa, beta y gamma de la siguiente manera:

Diversidad alfa de orden q :

$${}^qD_\alpha = {}^q\lambda_\alpha^{1/(1-q)}$$

Diversidad gamma de orden q :

$${}^qD_\gamma = {}^q\lambda_\gamma^{1/(1-q)}$$

Diversidad beta de orden q :

$${}^qD_\beta = {}^qD_\gamma / {}^qD_\alpha = ({}^q\lambda_\gamma / {}^q\lambda_\alpha)^{1/(1-q)} \equiv {}^q\lambda_\beta^{1/(1-q)}$$

En la diversidad de orden 0 es completamente insensible a las abundancias de las especies, por estas razones el valor obtenido equivale únicamente a la riqueza de especies (Moreno *et al.*, 2011).

Para obtener la diversidad de orden 1 (1D), se utiliza la exponencial de Shannon y se calculan las entropías dentro de alfa, beta y gamma diversidad de la siguiente manera:

$${}^1D_\alpha = \exp [-w_1 \sum_{i=1}^s (p_{i1} \ln p_{i1}) + -w_2 \sum_{i=1}^s (p_{i2} \ln p_{i2}) + \dots]$$

$${}^1D_\gamma = \exp [\sum_{i=1}^s -(w_1 p_{i1} + w_2 p_{i2} + \dots) \times \ln (w_1 p_{i1} + w_2 p_{i2} + \dots)]$$

$$W_j = ind_j / ind_{tot}$$

$${}^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha$$

En dónde el exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies, es decir, la influencia que pueden tener las especies comunes o las especies raras en la medida de la diversidad. En otras palabras es un indicador que determina cuantas especies son consideradas en la muestra analizada, dependiendo de su nivel de rareza. Además w es el peso estadístico con que contribuye cada unidad de muestreo al total de la diversidad, expresado como el número de individuos en la comunidad j dividido por el número total de individuos (Latorre-Beltrán *et al.*, 2014), en nuestro caso en el núcleo sedimentario.

La matriz tomó en cuenta un total de 26 taxa utilizando las abundancias totales y los valores de sus frecuencias relativas en un número de 40 preparaciones o muestras. Se calcularon a partir de estas muestras los valores de la diversidad: alfa, beta y gamma de orden 0 y 1 con fines comparativos respecto a otros estudios, los valores son presentados en la tabla 4. Además los valores de la diversidad Shannon (1D) fueron graficados junto a la estratigrafía de especies de diatomeas para conocer su comportamiento a lo largo del tiempo (Figura 5).

Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)

El análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) se realizó utilizando la matriz de datos de especies de diatomeas mayores al 5 por ciento, en el núcleo sedimentario. Por consiguiente se utilizaron las abundancias relativas configuradas en una matriz de datos utilizando el programa PAleontological STatistics (PAST) (Hammer *et al.*, 2001). El análisis de correspondencia sin tendencia como un análisis multivariado se aplicó porque provee ordenaciones en el espacio que son definidas en unidades representadas por desviaciones estándar. Estas ordenaciones tienen ventajas porque analizan directamente recambios ecológicos entre individuos debido a sus distancias estadísticas (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Este análisis de re-escalamiento multidimensional además elimina el efecto de arco que resulta de otras técnicas de ordenamiento (Hill y Gauch, 1980).

Tasa de Sucesión ecológica

Para calcular la tasa de sucesión ecológica se utilizó el índice de suma diferencial (σ_s) propuesto por Lewis (1978).

$$\Sigma s = \sum_i |[bi(t_1)/B(t_1)] - [bi(t_2)/B(t_2)]| / (t_2 - t_1)$$

Donde b_i es la cantidad de individuos de la i^{th} especie en el tiempo t y $B(t)$ es el tamaño de la comunidad en el tiempo t dado por la abundancia de todas las especies.

Este índice podría presentar ventajas dimensionales en la sucesión de especies a lo largo de un gradiente espacial debido a la suma de las distancias en tres dimensiones no direccionales.

Debido a que las diatomeas responden a cambios ambientales en escalas de tiempo cortas para este núcleo sedimentario de aproximadamente 200 años fueron utilizadas para establecer la tasa de sucesión del lago.

Análisis Palinológico

Los granos de polen corresponden a la fase reproductora masculina de las plantas encontradas en angiospermas y gimnospermas. Diferentes taxa pueden dispersar polen de diferentes tipos ya sea vía anemófila o entomófila. Así el análisis polínico de muestras de sedimento es la principal técnica disponible para determinar las respuestas de la vegetación a través del tiempo por cambios ambientales o impacto humano (Bennett y Willis, 2001).

Para el análisis de polen se obtuvieron muestras de sedimento entre 2 a 3 cm³ y se procesaron en el Laboratorio de Paleoecología, Instituto de Geología, UNAM, con apoyo de la Dra. Socorro Lozano y de la Dra. Susana Sosa. Se pesó 0.5 g de muestra de sedimento seco y se limpió utilizando ácido clorhídrico (HCl), hidróxido de potasio (KOH) y finalmente ácido fluorhídrico (HF). Posteriormente se realizó la técnica de acetólisis de Erdtman (1969) para resaltar los granos de polen menores a 20 µm así como otras características diagnósticas. Se emplearon ácido acético (C₂H₄O₂), anhídrido acético (CH₃CO)₂ y ácido sulfúrico (H₂SO₄). Finalmente se montaron 3 laminillas por muestras en gelatina y teñidas con safranina. A cada muestra se le agregaron dos pastillas de *Lycopodium clavatum* cada una con 10679 esporas marcadoras para el cálculo de las concentraciones polínicas. Las preparaciones se observaron en un microscopio Zeiss en campo claro, en contraste de fases y campo oscuro. Además se contaron un número mínimo de 300 granos de polen en cada preparación. Se utilizó el objetivo de 100x para realizar los conteos en un aproximado de 40 transectos por laminilla. Se contaron: granos de polen, algas, y hongos. Al mismo tiempo se contabilizaron las partículas de carbón mayores a 100 µm. Todos los granos de polen fueron observados en distintos enfoques y tipos de luz, se realizó disección óptica para observar detalles del tectum y contraste de fases para características de la ornamentación. Se midieron y se anotaron características de la pared para su identificación.

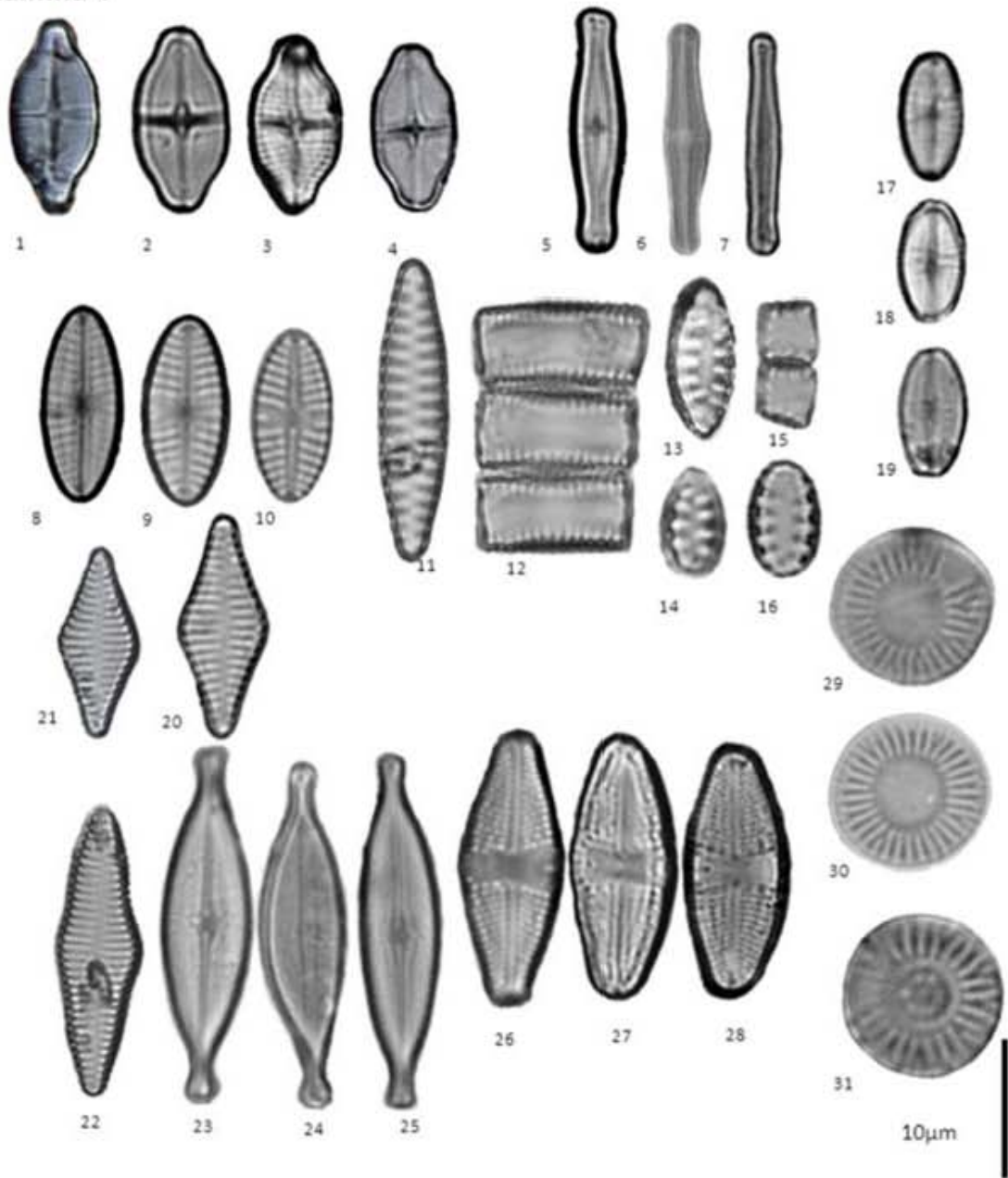
Se utilizaron diferentes referencias bibliográficas para determinar los tipos de abertura, grosor de la exina y variaciones en la ornamentación de las especies encontradas. Se utilizaron libros especializados en palinología para corroborar características diagnósticas en los ejemplares de cada laminilla (Kremp 1968; Kapp 1969; Lozano y Martínez 1990; Roubik y Moreno 1991). Para el caso de preparaciones sin polen se contaron hasta un total de 1000 esporas marcadoras. Las abundancias relativas se representaron como porcentajes (%) de la suma polínica para los granos de polen de hierbas, árboles y pteridofitas. Las algas, hongos, y partículas de carbón se expresaron en concentración total como organismos o partículas por cm^3 . Los gráficos se realizaron utilizando el programa Tilia (Grimm, 1991).

RESULTADOS

Taxonomía y Ecología de diatomeas:

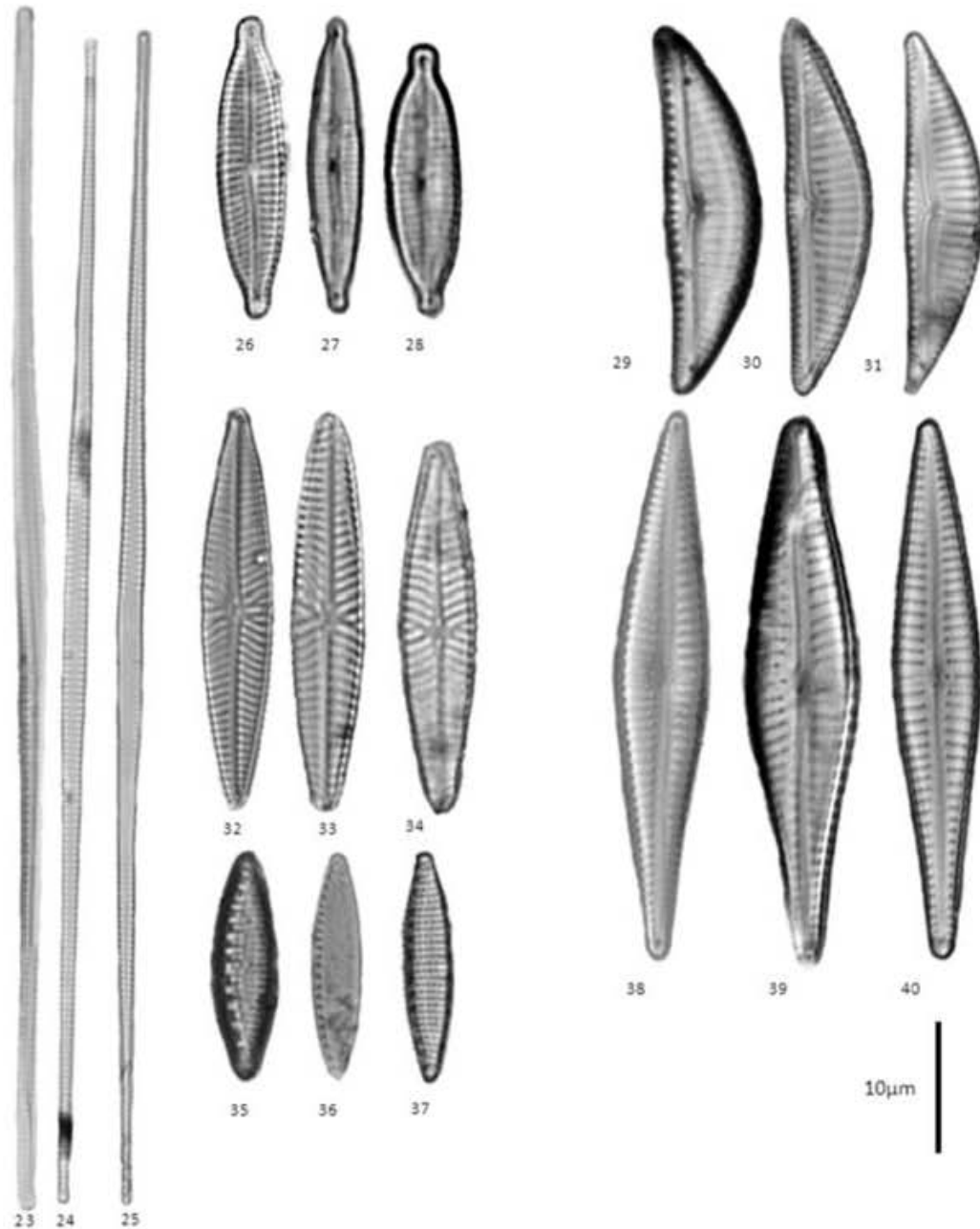
Se identificaron un total de 26 especies de diatomeas, de las cuales solo 15 tuvieron porcentajes mayores al 10%. Debido a que estas son las especies representativas del registro, se presentan sus descripciones y se ilustran en las láminas 1 y 2. Además se muestran algunas especies en microscopía electrónica de barrido (Láminas 3 y 4)

Lámina 1



Figuras (1-4) *Achnantheidium exiguum*, (5-7) *Achnantheidium minutissimum*, (8-10) *Craticula subminuscula*, (11-16) *Staurosirella pinnata* (12 y 15 en vista cingular), (17-19) *Adlafia minuscula* var. *muralis*, (20-22) *Staurosira construens* var. *venter* (22) afinidad *venter*, (23-25) *Brachysira vitrea*, (26-28) *Luticola mutica*, (29-31) *Discostella pseudostelligera*.

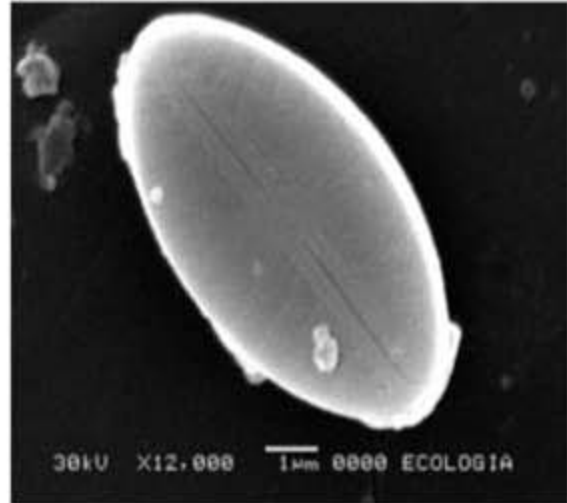
Lámina 2



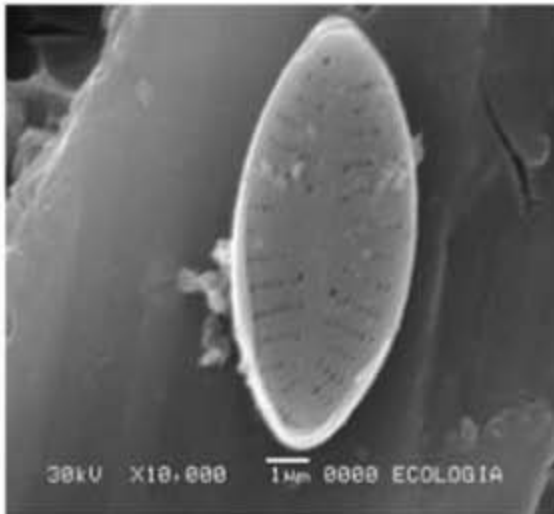
Figuras (23-25) *Ulnaria delicatissima*, (26-28) *Encyonopsis microcephala*, (29-31) *Encyonema silesiacum*, (32-34) *Navicula cryptotenella*, (35-37) *Nitzschia* spp., (38-40) *Gomphonema gracile*.



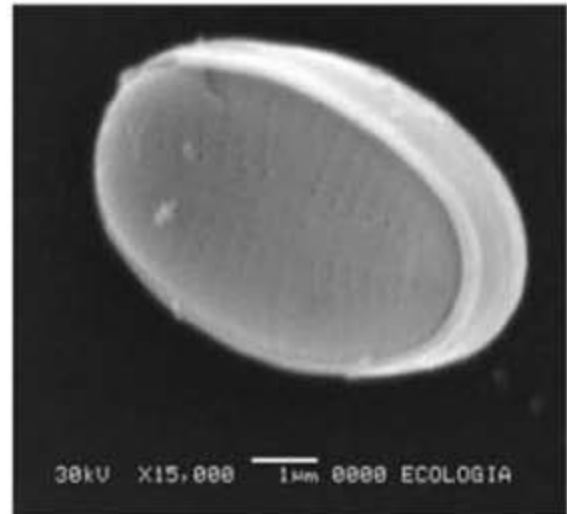
1



2

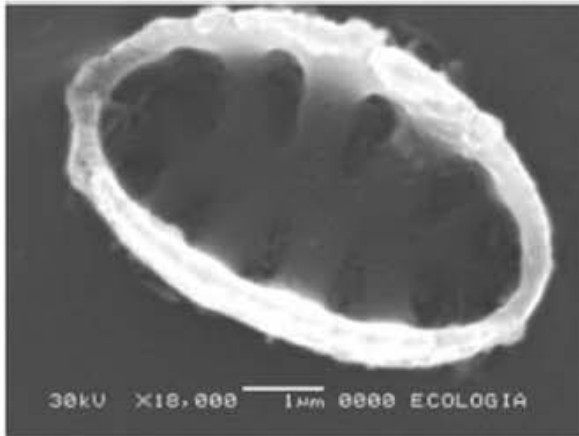


3

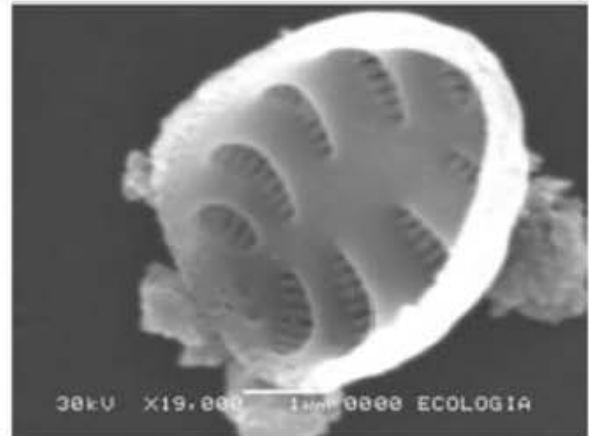


4

Lámina 3. (1-4) *Adlafia minuscula* var. *muralis*



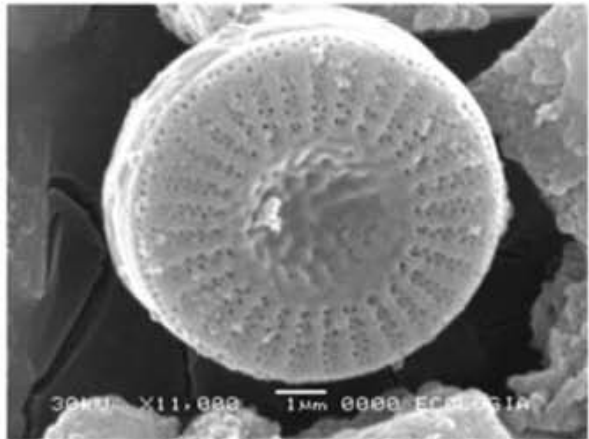
5



6



7



8

Lámina 4. *Staurosirella pinnata* (5-6), *Achnantheidium exiguum* (7), *Discostella pseudostelligera* (8).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Mediophyceae

Orden: Stephanodiscales

Familia: Stephanodiscaceae

Discostella pseudostelligera (Hustedt) Houk & Klee 2004

Sinonimias: *Cyclotella pseudostelligera* Hustedt 1939

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Diámetro:	3-7µm	4-7µm
Estrías en 10 µm:	15-18	9-18

Descripción.

Las caras valvares pueden ser planas o el área central puede presentarse de forma cóncava o convexa. Tiene una zona marginal y una zona central bien diferenciadas. En algunas valvas se forma un patrón de estrella principalmente por alveolos circulares a elongados. Los alveolos de la zona central pueden estar presentes o ausentes. Las estrías radiales marginales pueden presentarse bifurcadas por costillas o con un patrón irregular debido a la inserción de una estría más corta cerca de la zona marginal. Hay fultoportulas marginales que se proyectan cerca del margen valvar cada 3 a 7 costillas radiales. No hay espinas marginales y la furtopórtula está ausente en la cara valvar. Presenta 2 poros laterales dentro de la fultoportula ligeramente engrosadas que se observan entre las costillas de la zona marginal (Lowe 2015, Vergara 2014). La rimoportula está presente sobre el manto entre dos costillas marginales, sin una apertura externa, abierto internamente con un labio sésil (Guerrero y Echenique, 2006).

Ecología. Es una especie común en ambientes eutróficos principalmente en ecosistemas tropicales como los Tuxtlas en aguas con altos valores de conductividad eléctrica, fósforo reactivo y alcalinidad (Vázquez y Caballero, 2013). Es una especie planctónica aunque ha sido reportada como perifítica (Vergara, 2014). En otros lagos se ha encontrado que especies de *Cyclotella* son indicadoras de aguas muy estratificadas con disponibilidad de nutrientes en el fondo del epilimnion, por tanto son consideradas euplanctónicas y buenas

competidoras por los nutrientes frente a otras especies de algas (Wang *et al.*, 2008).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Fragilariales

Familia: Fragilariaceae

Staurosira construens var. *venter* (Ehrenberg) P.B. Hamilton in Hamilton, Poulin, Charles & Angel 1992.

Sinonimias: *Fragilaria venter* Ehrenberg 1854

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	8-13 μm	5.0-26.0 μm
Ancho:	4-5 μm	4.5 – 5.0 μm
Estrías en 10 μm :	14-15	12-16

Descripción Presenta valvas elípticas, lanceoladas a rómbicas con puntas rostradas en ejemplares más grandes y de forma elíptica con puntas redondeadas en las valvas más pequeñas (Morales, 2010). La cara valvar es plana o ligeramente ondulada debido a la presencia de costillas (Schmidt *et al.*, 2004). El área axial se encuentra estrechamente lanceolada. Las estrías están alternadas y compuestas por areolas ovaladas que decrecen en tamaño de la cara valvar hacia el esternón central. Las espinas están presentes en el margen o borde de la cara valvar excepto en los ápices y siempre localizadas en la costa entre las estrías. La rimopórtula está ausente (Morales, 2010).

Ecología. Es una especie reportada de hábito planctónico facultativo, por ejemplo, puede formar colonias unidas por un mucilago a un sustrato o también encontrarse de vida libre en la columna de agua (Morales, 2010). Además se encuentra asociada con alta conductividad en los cuerpos lacustres, y por una amplia tolerancia a variables ambientales. Debido a estas razones se asocia con lagos mesotróficos; con la presencia de vegetación acuática sumergida y como un organismo indicador de cambios en el uso de suelo (Fluin *et al.*, 2010). Se encuentra asociada también a macrofitas de ambientes tropicales (Ibarra *et al.*,

2009). Por otro lado esta especie suele encontrarse en lagos poco profundos y con un pH alcalino que además se relaciona con un incremento de nutrientes dentro del lago principalmente por actividades agrícolas e industriales (Thomas y John, 2010).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Fragilariales

Familia: Fragilariaceae

Staurosirella pinnata (Ehrenberg) D.M Williams & Round 1988

Sinonimias: *Fragilaria pinnata* Ehrenberg 1843

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	8-10 μm	4.0 -10.0 μm
Ancho:	3-4 μm	3.0 – 4.0 μm
Estrías en 10 μm :	11-14	11-14

Descripción. Las valvas son de forma elíptica u ovoidal con terminaciones redondeadas en los polos (Cocquyt, 2007). La cara valvar es plana, o ligeramente ondulada debido a la presencia de una costa. En vista cingular, las frústulas son rectangulares y forman colonias en forma de cinta unidas por espinas. Además en microscopía electrónica se puede observar la presencia de dos copulas que son mucho más estrechas que la valvocópula (Williams y Round, 1987). El área axial es linear o lanceolada. Las estrías son gruesas, formadas por alveolos muy elongados (lineolas). Las estrías varían de paralelas en la valva central a radiales hacia las terminaciones valvares. Las estrías se extienden sobre el manto valvar. Las espinas están sobre la costa a lo largo del margen valvar, excepto en los ápices (Morales, 2010).

Ecología. Es una especie cosmopolita que se encuentra en casi todos los ecosistemas acuáticos del mundo tanto en océanos y mares como lagos y ríos (Guiry y Guiry, 2014). Principalmente se encuentra en hábitats bentónicos, de aguas templadas, en arroyos con aguas someras, eurisaprobio, oligohalobio-

halofilo, en ambientes alcalinos, con características beta y alfa mesosapróbicas (Solak *et al.*, 2011). Además una limitante para su crecimiento es la cantidad de sílice disponible, por ejemplo, en ecosistemas marinos (Finkel *et al.*, 2010). Es también considerada como una especie de ecosistemas alpinos y por experimentos ecofisiológicos se sabe que requieren poco nitrógeno y fósforo para su crecimiento. También su abundancia puede disminuir en estos lagos por el incremento de diatomeas competidoras cuando el nitrógeno atmosférico aumenta (Michel *et al.*, 2006).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Licmophorales

Familia: Ulnariaceae

Ulnaria delicatissima (W. Smith) M. Aboal & P.C. Silva 2004

Sinonimias: *Synedra delicatissima* W. Smith 1853

Fragilaria delicatissima (W. Smith) Lange-Bertalot 1980

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	70-100 µm	100-200 µm
Ancho:	2-4 µm	2.0–3.0 µm
Estrías en 10 µm:	15-20	14-18

Descripción. Las valvas son lineares en forma de aguja con extremos que se adelgazan gradualmente y terminan en ápices redondeados. Presentan un esternón central muy estrecho extendiéndose de forma rectangular en el área central. Las estrías son paralelas, indistintas, cortas en apariencia en la zona central (Vergara, 2014, Patrick y Reimer, 1966).

Ecología. Reportada en otros estudios con su sinonimia *Fragilaria delicatissima* o también *Synedra delicatissima*, la especie *Ulnaria delicatissima* se ha reportado en lagos tropicales como una especie de hábito planctónico, pH indiferente, presente en aguas sin movimiento y con un alto contenido de nutrientes (Vergara 2014;

Caballero *et al.* 2015). Así como en lagos de montaña ultra-oligotróficos en otras partes del mundo (Schmidt *et al.*, 2004).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Cocconeidales

Familia: Achnanthidiaceae

Achnanthidium minutissimum (Kützing) Czarnecki 1994

Sinonimias:

Achnanthes minutissima Kützing 1833

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	10-15 μm	5-25 μm
Ancho:	3-4 μm	1.5–4 μm
Estrías en 10 μm :	25-30	25 - 35

Descripción. Los frústulos presentan una valva cóncava con rafe y la otra convexa sin rafe. Puede formar cadenas cortas de células unidas por la cara valvar. El perímetro valvar es linear - lanceolado estrecho, con los extremos redondeados a subcapitados. El rafe es recto, apenas visible al microscopio de luz. Presenta estrías finas que normalmente bajo el microscopio óptico solo son visibles en la zona central de la valva, donde están un poco más espaciadas. Las estrías son radiales a lo largo de toda la valva, tanto en la valva con rafe como en la valva sin rafe. Las estrías pueden estar ausentes en la parte central de la valva con rafe, formando una zona central hialina o fascia. (Potapova, 2009).

Ecología. Es una especie que comúnmente se encuentra en comunidades bentónicas, ticoplanctónicas y perifíticas de agua dulce en todo el planeta por lo que se considera cosmopolita. Ha sido considerado como un organismo que habita tanto en lugares ácidos como alcalinos ya sea en condiciones oligotróficas a hipereutróficas. Sin embargo la alta variabilidad morfológica y ecológica que presenta considera a este organismo como un complejo de especies que

responden morfológicamente a diferentes gradientes, principalmente fisicoquímicos del agua como el nivel de nutrientes y la relación N: P (Luttenton y Lowe, 2006, Potapova y Hamilton, 2007). Estudios de taxonomía detallada han identificado nuevas especies dentro de lo que tradicionalmente había sido incluido dentro de esta especie (Van Vijver y Kopalová, 2014).

En ríos y arroyos *A. minutissimum* es una especie frecuentemente considerada como indicadora de suficiente oxígeno. Específicamente en México se ha encontrado que esta especie florece en el fitoplancton de lagos eutróficos tropicales durante el período de estratificación, asociada con la presencia de algas coloniales sobre todo cianobacterias y clorofitas (Vázquez y Caballero, 2013) con las que es posible que interactúe ya que *A. minutissimum* es una alga que desarrolla material extracelular (biofilms) para generar sustratos de adhesión a esta comunidad, lo que les facilita responder a diferentes condiciones ambientales (Karosienė y Kasperovičienė, 2008, Vázquez y Caballero 2013). Debido a su alta tasa de reproducción esta especie es frecuentemente pionera en ambientes perturbados (Barbour *et al.*, 1999; McCabe y Cyr, 2006), y en México se ha encontrado que es muy abundante en lagos perturbados por deforestación (Caballero *et al.*, 2006).

Phylum: Bacillariophyta
Clase: Bacillariophyceae
Orden: Cocconeidales
Familia: Achnanthidiaceae

Achnanthidium exiguum (Grunow) D.B Czarnecki 1994

Sinonimias: *Achnanthes exigua* in Cleve & Grunow 1880

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	8-12 μm	5 – 17 μm
Ancho:	3-5 μm	4.5 – 6.2 μm
Estrías en 10 μm valva con rafe:	13-26	24 a 34
Estrías en 10 μm valva sin rafe:	17-23	20 a 25

Descripción. Presenta valvas lineares-elípticas con extremos capitados o subcapitados. La valva con rafe presenta un área central hialina y engrosada (stauros) y la que no presenta rafe tiene una pequeña área central hialina rectangular, frecuentemente asimétrica. Las estrías son radiales a paralelas, y son más finas en la valva con rafe. Rafe recto, con los extremos distales del rafe curvos en sentidos opuestos, lo que se asocia a una área axial sigmoidea, la cual también está presente en la valva sin rafe (Potapova, 2010).

Ecología. Es una especie que se considera oligo-halobia- indiferente, en cuerpos de agua con tendencia a ser hipereutróficos, β mesosapróbica y alcalófila. Se reporta de hábito epífita sobre todo en macrofitas acuáticas y algunas veces bentónicas. Esta también reportada como especie resistente a la eutrofización cuando la contaminación es mínima (Valadez y Hernández, 2012).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Naviculales

Familia: Stauroneidaceae

Craticula subminuscula (Manguin) C.E. Wetzel & L. Ector 2015

Sinonimias: *Eolimna subminuscula* (Manguin) Gerd Moser, Lange-Bertalot & Metzeltin 1998.

Navicula subminuscula Manguin 1942

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	7-10 µm	7.3-10.5 µm
Ancho:	3-5 µm	3.3 – 5.0 µm
Estrías en 10 µm:	12-18	20-28

Descripción. Las valvas son elípticas-lanceoladas con ápices subrostrados o en forma de punta. El rafe es filiforme ligeramente arqueado, con terminaciones proximales externas, dilatadas en pequeños poros, ligeramente curvado al mismo lado y opuesto a las terminaciones distales en forma de gancho. Las terminaciones del rafe proximal interno ligeramente curvadas en la misma dirección y una de ellas con una pequeña helictoglosa. El área axial está engrosada, linear, ligeramente ampliadas o ensanchadas en el centro. El área central es variable ausente en algunos especímenes y asimétrica debido a la reducción de las estrías intermedias. Las estrías son radiadas a través de todo el cuerpo, uniseriadas, compuestas de areolas circulares radiales en los poros y paralelas en el centro (Sala *et al.*, 2008).

Recientemente en un estudio sobre morfología, tipificación y análisis críticos ecológicos de algunas especies de *Navicula*, *Navicula subminuscula* considerada sinonimia de *Eolimna subminuscula* ha sido formalmente transferida al género *Craticula* Grunow (Wetzel *et al.*, 2015).

Ecología. Se reporta como un organismo altamente tolerante a la contaminación por actividades humanas como la agricultura. Se considera una especie de hábito epilítico y es frecuentemente localizada en ríos o lagos tropicales (Sala *et al.*,

2008), considerada también tolerante a cambios en la variación espacial y temporal de los contaminantes interactuando con especies como *Luticola mutica* (Salomoni *et al.*, 2006). Se desarrolla en ambientes muy turbios, con baja demanda de oxígeno, en lugares contaminados por la presencia de sólidos disueltos (Schwarzbald *et al.*, 2006). Es una especie que produce material extracelular compuesto de sustancias poliméricas que les facilita la interacción con otras diatomeas y cianobacterias, evitando la depredación por otros organismos y generando un microambiente capaz de absorber proteínas y enzimas para su crecimiento (Congestri *et al.*, 2006).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Cymbellales

Familia: Anomoeoneidaceae

Adlafia minúscula var. *muralis*. (Grunow) Lange-Bertalot 1999.

Sinonimias: *Navicula muralis* Grunow in van Heurck 1880

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	7-10 µm	8-12 µm
Ancho:	4-5 µm	4-5.5 µm
Estrías en 10 µm:	14-35	35-45

Descripción. Las valvas son elípticas-lanceoladas, los ápices ligeramente prolongados con márgenes elípticos y redondeados en las partes terminales (Lange-Bertalot, 2001). El rafe es filiforme ligeramente engrosado en la parte central, las estrías son preferentemente radiales difícilmente visibles en microscopio de luz. (Lange-Bertalot, 2001).

Ecología. Tolera alta contaminación orgánica, resistentes a niveles α mesosaprobio a polisaprobicos (Lange-Bertalot, 2001), además frecuentemente aerófila (Guiry y Guiry, 2014). En México este complejo se ha registrado en el centro del país y algunas regiones tropicales (Novelo, 2012). En otros estudios se ha descrito la importante simbiosis que esta especie puede tener con las

flavobacterias, aportando nutrientes y material extracelular para su crecimiento en sitios donde algunos elementos para la fotosíntesis se encuentran limitados (Jolley y Jones, 1977).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Naviculales

Familia: Brachysiraceae

Brachysira vitrea (Grunow) R. Ross in Hartley, Ross & Williams 1986

Sinonimias: *Gomphonema vitreum* Grunow 1878

Anomoeoneis vitrea (Grunow) R. Ross 1966

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	17-24 μm	12.4-25.4 μm
Ancho:	5-6 μm	4.3–5.9 μm
Estrías en 10 μm :	22-32	32-36

Descripción. Las valvas que presenta son en general elípticas-lanceoladas con ápices capitados. El área axial es estrecha. El área central es pequeña y elíptica. Las terminaciones del rafe proximal están ligeramente expandidas. Las terminaciones del rafe en la cara distal no son observables en microscopio de luz. Las estrías son radiadas y uniseriadas. Las areolas en las estrías son transapicalmente elípticas a baciliformes. Las areolas están irregularmente espaciadas, creando un patrón de ondulación con líneas longitudinales (Bahls, 2014).

Ecología. Es generalmente una diatomea reportada de hábito bentónico y cosmopolita que se encuentra principalmente en aguas limpias y diluídas. Respecto al pH suele responder a un rango entre ácido a neutro principalmente; sin embargo en algunos otros lagos es reportada como alcalófila. Es también considerada una especie de vida libre y oligosapróbica en lagos oligotróficos, en aguas con baja conductividad preferentemente localizadas sobre el epipelon (Wolfe y Kling, 2001).

Sin embargo también es reportada en lagos tropicales con tendencia a la hipereutrofización y ticoplanctónica, como los Tuxtlas, en lagos con dominancia catiónica por Mg^+ , una alta relación de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo reactivo (DIN: RP) y relativamente baja conductividad eléctrica y fósforo reactivo (Vázquez y Caballero, 2013).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Cymbellales

Familia: Gomphonemataceae

Encyonema silesiacum (Bleisch) D.G.Mann in Round, R.M. Crawford & D.G. Mann 1990

Sinonimias: *Cymbella silesiaca* Bleisch in Rabenhorst 1864

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	21-34 μm	15-46 μm
Ancho:	8-12 μm	6.5–14 μm
Estrías en 10 μm :	16-19	10.5-20

Descripción. Las valvas son dorsiventrales y asimétricas con respecto al eje apical. El margen dorsal se encuentra arqueado. El margen ventral es recto o ligeramente biarqueado (raramente convexo). Los ápices de la valva redondeados a rostrados. Presenta un estigma en la parte dorsal del área central (Cocquyt, 2007). Tiene un rafe más o menos recto con terminaciones centrales desviadas dorsalmente y terminaciones apicales desviadas ventralmente (Kelly *et al.*, 2005).

Ecología. Frecuentemente se encuentra asociada a tubos mucilaginosos con más miembros de sus poblaciones, principalmente asociadas a un hábitat epilítico y bentónico que suelen tolerar un alto rango de nutrientes en aguas de ríos y lagos (Kelly *et al.*, 2005). Se encuentra interactuando con otras especies de diatomeas como *Achnanthis minutissimum* bajo diversos cambios en las condiciones ambientales (Vázquez y Caballero, 2013). Este género está comúnmente asociado a cuerpos de agua con altos grados de deforestación y erosión en ecosistemas

tropicales y como especies altamente tolerantes a la eutrofización por nitrógeno y fósforo (Bellinger *et al.*, 2006).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Cymbellales

Familia: Gomphonemataceae

Encyonopsis microcephala (Grunow) Krammer 1997

Sinonimias. *Cymbella microcephala* Grunow in Van Heurck 1885

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	16-21 μm	10-16 μm
Ancho:	4-7 μm	3-4 μm
Estrías en 10 μm :	24-26	22-24

Descripción. Las valvas son asimétricas con respecto al eje apical, el margen dorsal es convexo, el margen ventral es ligeramente convexo. Los ápices son prolongados y relativamente largos comparados con los tamaños de las valvas generalmente rodeadas y curvadas ligeramente a través del margen dorsal. El área axial es estrecha (Cocquyt, 2007). El área central es indistinta, cuando presenta formada por una estría más corta en el margen ventral. El rafe es filiforme y ligeramente arqueado a través del margen ventral. Las estrías son paralelas en el margen dorsal y radiadas en el margen ventral (Kociolek, 2016).

Ecología. Es una especie que interactúa con algunas cianobacterias tales como *Mycrocystis* y que se encuentran filogenéticamente cercanas a las Deltaproteobacteria como *Vamprovibrio chlorellavorus* y la Fusobacteria *Fusobacterium nucleatum* entre otras. Además esta especie de diatomea tiene la capacidad de biomineralizar grandes cantidades de Zinc en aguas alcalinas y con regímenes hidrológicos variables. Es considerada como cosmopolita en ecosistemas templados, montañosos y de tierras bajas y frecuentemente encontradas en turberas con una gran cantidad de materia orgánica, y que

presenta características halófilas y de hábitat aerófila o asociada a rocas (Podda *et al.*, 2013).

Por otro lado se ha reportado de hábito bentónico en ambientes tropicales como los Tuxtlas específicamente en Chalchoapan en muestras de sedimento con alta abundancia durante la estratificación. Además es una especie considerada ticoplanctónica ya que puede vivir adherida a otros organismos del plancton (Vázquez y Caballero, 2013).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Cymbellales

Familia: Gomphonemataceae

Gomphonema gracile Ehrenberg 1838

Sinonimias: No sinonimias registradas actualmente

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	45-90 µm	20-100 µm
Ancho:	6-10 µm	4 – 11 µm
Estrías en 10 µm:	14-17	9-17

Descripción. Las valvas son ligeramente asimétricas en los ejes con respecto al eje transversal (heteropolares), simétricos con respecto al eje apical. El contorno valvar es lanceolado. Células en forma de cuña en vista cingular con pseudoseptos visibles. Ápices estrechamente redondeados a subrostrados. Rafe frecuentemente es ligeramente sinuoso. Un único estigma está presente en un lado del área central. Las estrías son anchas y puntadas, frecuentemente con una estría más corta en el área central (Kelly *et al.*, 2005). Presenta un rafe lateral con extremos proximales rectos, poros centrales ligeramente expandidos y extremos distales no distinguibles (Salinas, 2015).

Ecología. Es una especie de hábito epipélico, es decir, que crece o se encuentra en sedimentos blandos limoarcillosos. Habita en aguas meso-eutróficas, principalmente en estanques en climas templados. Es una especie considerada

oligosapróbica, muy sensible a la contaminación y que se desarrolla en pH alcalino (Lysáková *et al.*, 2007). Se ha encontrado en Chalchoapan, los Tuxtlas, como una especie influenciada por la disponibilidad de fósforo y en un ambiente dominado por cationes de Mg⁺ (Vázquez y Caballero, 2013).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Naviculales

Familia: Diadesmidaceae

Luticola mutica (Kützing) D.G Mann in Round, R.M. Crawford & D.G.Mann 1990

Sinonimias: *Navicula mutica* Kützing 1844

<u>Morfometría:</u>	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica:</u>
Largo:	16 35 µm	30 40 µm
Ancho:	6-12 µm	9 15 µm
Estrías en 10 µm:	14-22	14-25

Descripción. Presenta valvas lanceoladas a elípticas con extensos ápices obtusos. El área axial es estrecha, algunas veces se ensancha a través del área central. El rafe central termina en forma ligeramente desviado en una dirección mientras que las fisuras polares terminan en posición opuesta. Presenta estrías radiadas a través de todo el cuerpo, compuestas de poros que se logran distinguir e irregularmente acortadas en el área central (Patrick y Reimer, 1966). Presenta además una fila periférica de poros a veces visible alrededor del margen de la valva. Presenta un poro aislado de un lado en la cara hialina transversal (Kelly *et al.*, 2005).

Ecología

Se considera una especie cosmopolita de hábitat bentónico, planctónico o aerófila. Esta reportada en climas templados y cálidos en condiciones alcalófilas (Barinova *et al.*, 2004). Además es considerada α-mesosapróbica y tolerante a los altos

grados de contaminantes (Kelly *et al.*, 2005). En lugares tropicales como los Tuxtlas, se ha encontrado de hábito bentónico (Vázquez y Caballero, 2013).

Phylum: Bacillariophyta

Clase: Bacillariophyceae

Orden: Naviculales

Familia: Naviculaceae

Navicula cryptotenella Lange-Bertalot in Krammer & Lange-Bertalot 1985

Sinonimias: *Navicula tenella* ex Kützing 1849

<u>Morfometría</u> :	<u>En Chalchoapan</u>	<u>Bibliográfica</u> :
Largo:	16-32 μm	14-40 μm
Ancho:	6-9 μm	5-7 μm
Estrías en 10 μm :	16-18	14-18

Descripción. Presenta valvas lanceoladas finas, redondeadas y con ápices ligeramente rostrados. Las terminaciones centrales del rafe con fisuras ligeramente expandidas, fisuras polares enganchadas sobre los ápices. El área axial es estrecha, el área central redondeada. Presenta estrías radiadas en el centro, alternándose entre cortas y largas, paralelas a ligeramente convergentes cerca de los ápices (Kelly *et al.*, 2005).

Ecología. Considerada como una especie pseudocríptica y en ocasiones cosmopolita por su complejo ecológico, genético y morfológico con las demás especies del mismo género, es también considerada una especie de hábito bentónico. Se presenta en condiciones alcalófilas, en aguas oligo-eutróficas- β mesosapróbicas. En algunos estudios se ha observado la presencia de estas diatomeas en el epifiton. (Antón-Garrido *et al.*, 2013). Actualmente la ecología de la especie está basada en los márgenes de las secuencias de marcadores moleculares capaces de diferenciar a nivel infraespecífico las características ecológicas de estos organismos (Poulicková *et al.*, 2010) empleando los genes LSU rDNA (subunidad grande de ADN ribosomal) y la región intergénica de transcripción ITS del operón rRNA (Mann y Evans, 2007).

Tabla 1. Características morfológicas y taxonómicas de las diatomeas encontradas en el Lago de Chalchoapan. Largo: L, Ancho: A. Los siguientes rangos de tamaño son los descritos por los ejemplares encontrados en el lago de Chalchoapan.

Especie	Tamaño	Forma Valvar	Tipo y forma de las estrías	Rafe	Forma
<i>Achnantheidium minutissimum</i>	L= 10-15 μ A= 3-4 μ	Lineares- lanceoladas capitadas	Radiales	C/S Rafe	Pennales/monoráfidas
<i>Achnantheidium exiguum</i>	L= 8-12 μ A= 3-5 μ	Lineares- elípticas capitadas	Radiales y paralelas	C/S Rafe	Pennales/monoráfidas
<i>Brachysira vitrea</i>	L= 17-24 A= 5-6 μ	Elípticas-lanceoladas	Radiales y unicentrales	Con Rafe	Pennales
<i>Discostella pseudostelligera</i>	D= 3-7 μ	Planas-Cóncavas	Radiales y con poros	Sin Rafe	Centrales
<i>Encyonema silesiacum</i>	L= 21-34 μ A=8-12 μ	Asimétricas dorsiventrales	Radiales y paralelas	Con Rafe	Pennales
<i>Encyonopsis microcephala</i>	L= 16-21 μ A= 4-7 μ	Asimétricas dorsiventrales	Radiales y paralelas	Con Rafe	Pennales
<i>Craticula subminuscula</i>	L= 7-10 μ A= 3-5 μ	Elípticas-lanceoladas	Radiales uniseriales	Con Rafe	Pennales
<i>Adlafia minúscula var. muralis</i>	L= 7-10 μ A= 4-5 μ	Elípticas-lanceoladas	Estrías no visibles	Con Rafe	Pennales
<i>Gomphonema gracile</i>	L=45-90 μ A= 6-10 μ	Heteropolar	Anchas y Puntadas	Con Rafe	Pennales
<i>Luticola mutica</i>	L= 16-35 μ A= 6-12 μ	Lanceoladas- elípticas	Radiales	Con rafe	Pennales
<i>Navicula cryptotenella</i>	L=16-32 μ A=6-9 μ	Lanceoladas-redondeadas	Radiales y paralelas	Con Rafe	Pennales
<i>Staurosira construens var. venter</i>	L= 8-13 μ A= 4-5 μ	Lanceoladas con puntas rostradas	Radiales y paralelas	Sin Rafe	Pennales/aráfidas
<i>Staurosirella pinnata</i>	L= 8-10 μ A= 3-4 μ	Ovoidales	Radiales y paralelas	Sin Rafe	Pennales/aráfidas
<i>Ulnaria delicatissima</i>	L= 70- 100 μ A= 2-4 μ	Lineares	Paralelas	Sin Rafe	Pennales/aráfidas

Tabla 2. Características ecológicas de las Diatomeas encontradas en el Lago de Chalchoapan. **Hábitat:** B, bentónico; T, ticoplanctónico; P, planctónico; Ep, epífito; Epil, epilítico; Aero, aerofítico, Epipélico. **Temperatura:** Eur, euritérico; Temp, templado, Cálida. **Reofilia y Oxigenación:** st, aguas estables; str, tipo arroyo, ríos. **Saprobia:** eu, eurisaprobio; Pol-Mes, polisaprobio-mesosaprobio; β -mes, β -mesosaprobio, α -mes, α -mesosaprobio; Ol, oligo-saprobio; O- β , oligo β -mesosaprobio; Sap, saprófita. **Halobia:** oi, oligohalobio-indiferente; oh, oligohalobio-halófilo; hal, halófilo. **pH:** Alcalófila, Neutro, Acidófila. **Distribución:** Cos, cosmopolita; Hol, holártica; B, boreal; Med, mediterránea; Neo, neotropical. (/) No presenta o hay escasez de datos.

Especie	Hábitat	Temperatura	Reofilia / Oxigenación	Saprobion	Halobion	pH	Distribución	Referencias
<i>Achnantheidium minutissimum</i>	B, T, P, Ep	Eur	st, str	eu	oi	Alcalofila	Cos	10,17,65,85,87, 108,143,148
<i>Achnantheidium exiguum</i>	B, Ep	/	/	β -mes	oi	Alcalofila	Cos	142
<i>Adlafia minúscula var. muralis</i>	Epil	Eur/temp	/	α Mes/Pol	/	/	Hol, Bor, Med	34,61,75,101
<i>Brachysira vitrea</i>	B	Temp/Cálida	/	Ol / eu	/	Neutro	Cos	148,158
<i>Craticula subminuscula</i>	B, Epil	Eur	/	Pol-Mes	/	/	Cos	25,116,118,124
<i>Discostella pseudostelligera</i>	P	Temp/Cálida	/	Eu	/	/	Cos	148,151,152
<i>Encyonema silesiacum</i>	B, Epil	Cálida	st, str	O- β	oh	Indiferente	Cos	13,67,148
<i>Encyonopsis microcephala</i>	Epil, Aero	Eur	/	/	hal	/	Cos	107,148
<i>Gomphonema gracile</i>	Epipelica, Per	Temp	/	β/α Mes	/	Alcalofila	Cos	86,148
<i>Luticola mutica</i>	P, B, Aero	Temp/Cálida	/	/	/	Alcalófila	Cos	11,67,148
<i>Navicula cryptotenella</i>	B	Eur	/	β/α Mes	oi	Alcalofila	Cos	3,89,111
<i>Staurosira construens var. venter</i>	P, T	Temp	st, str	Mes	oi	Alcalofila	Hol,Bor,Neo	36,58,95,136
<i>Staurosirella pinnata</i>	B, T, P	Eur/tem	/	β/α Mes	oh	Alcalofila	Cos	34,52,94,131
<i>Ulnaria delicatissima</i>	P, T	Temp/Cálida	/	/	/	Alcalofila	Cos	19,123,151

Registro Sedimentario

El núcleo sedimentario colectado en el centro del lago de Chalchoapan tuvo una longitud de 46 cm. Estuvo formado principalmente por sedimento fino, limo arcilloso color negro. Entre la base de la secuencia y los 39 cm se presentaron restos gruesos de materia orgánica vegetal. El horizonte entre el centímetro 27 al 25 presentó una capa limo arcillosa de color gris claro. En la cima de la secuencia, a partir del centímetro 8 al 3 se presentó una alternancia de tres capas grises claras y dos oscuras. Finalmente en la parte superior (el sedimento superficial) estuvo constituido por un horizonte de sedimento fino, rojizo por la presencia abundante de restos de *Botryococcus*.

Cronología y registros geoquímicos

El modelo de edad obtenido por el método del ^{210}Pb arrojó un intervalo en años que abarca de 1900 a 2006 en los primeros 29 cm de profundidad (Figura 3), lo que extrapolando indica que la base del núcleo data del año 1837. La tasa de sedimentación tuvo un promedio de 0.4 cm yr⁻¹ con el valor más elevado (0.9 cm/año) en el centímetro 15 que corresponde al año 1950; valores más bajos al promedio (<0.3 cm/año) se localizan por debajo de este horizonte y valores generalmente más altos se concentran entre éste nivel y los 6 cm (año 1985).

El COT tiene un valor promedio de 5.5%, con valores generalmente más bajos por debajo de los 25 cm (año 1915) y el valor más alto a los 15 cm, que corresponde con el año 1950. La relación C/N tiene un promedio de 14, con valores que oscilaron entre 11 y 17. El valor más alto también se registra en los 15 cm (año 1950); en el resto del núcleo este parámetro muestra tendencia descendente entre la base y los 25 cm (años 1845 a 1915) y de nuevo entre los 15 cm (año 1950) y la cima del núcleo (año 2006), donde se presenta el valor más bajo del registro. El Titanio tiene valores promedio de 3460 ppm que oscilaron entre 973 a 5416 ppm, presenta su valor más alto a los 29 cm (año 1897) y el más bajo a los 22 cm (año 1924). La SM tiene un promedio de 0.75, con un rango que va entre 0.16 y 1.75, presenta sus valores más altos (>1.5) entre los 33 y 31 cm (años 1885 a 1890) y en el cm 14 (año 1954), (Figura 4).

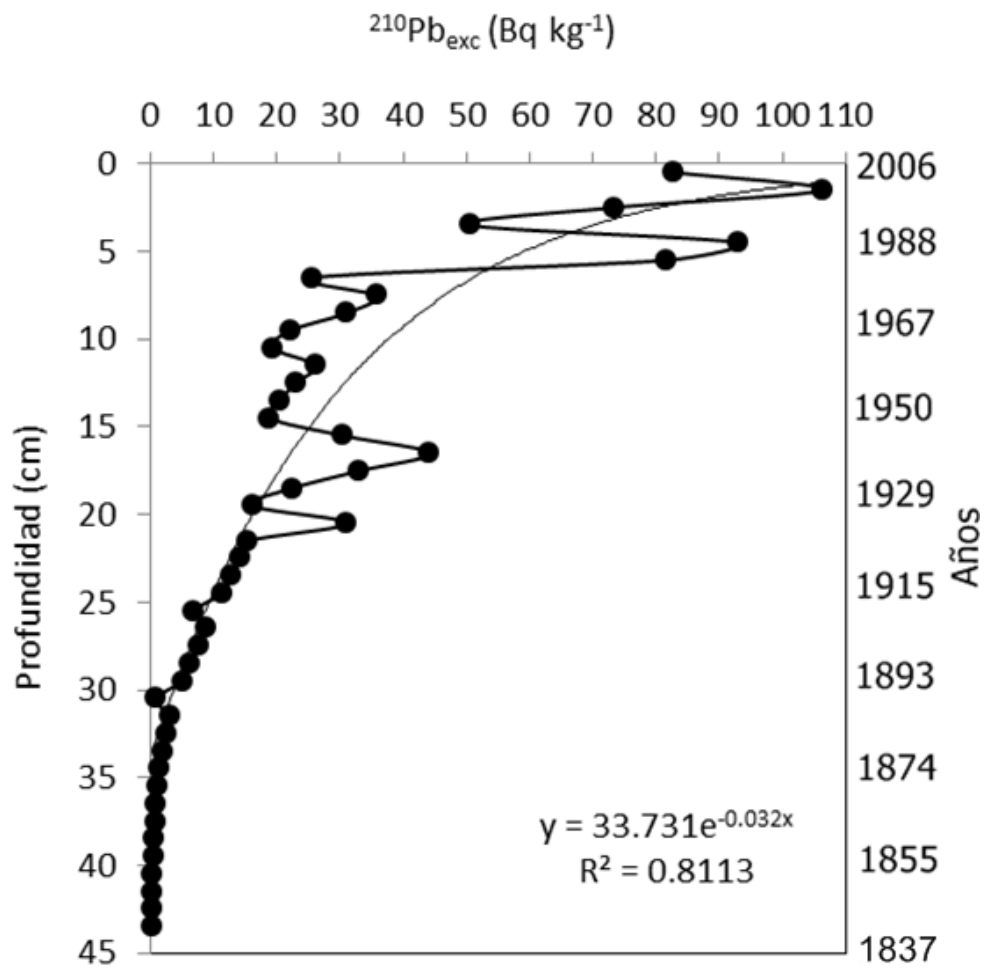


Figura 3. Fechamiento del núcleo sedimentario del Lago de Chalchoapan. Actividad radiactiva del ^{210}Pb en exceso en relación a la profundidad. Se presenta el modelo de edad del núcleo sedimentario calculado utilizando el modelo de ajuste CFCS (Flujo constante/sedimentación constante).

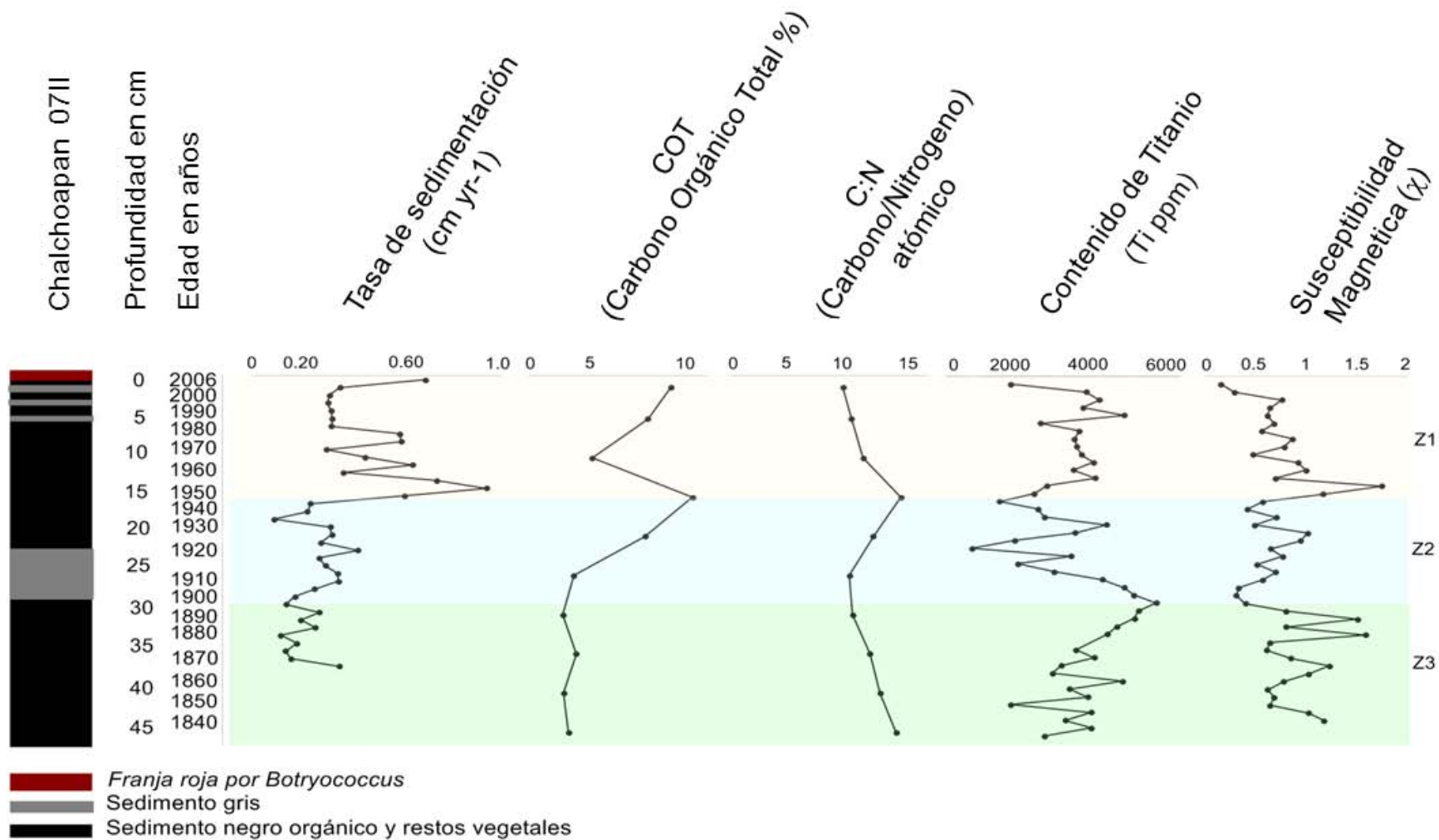


Figura 4. Gráfico que muestra los valores de cada proxy geoquímico a lo largo del núcleo sedimentario en unidades de profundidad y por un modelo de edad. La tasa de sedimentación, el Carbono Orgánico Total (COT) y la relación C/N se correlacionan con periodos de aporte de sedimento terrestre, mientras que la cantidad de Titanio (Ti) expresado en concentración por ppm y la susceptibilidad magnética corresponden al aporte de minerales magnéticos circundantes al lago de Chalchoapan. Las características litológicas del núcleo sedimentario están dominadas por restos orgánicos y vegetales y una franja superficial por *Botryococcus*.

Análisis de Diatomeas

La abundancia total de diatomeas (Fig. 5) presentó variaciones a lo largo de todo el núcleo sedimentario. Destacan dos horizontes en los que no hubo preservación de diatomeas: el centímetro 31 (año 1890) y de los 27 a 25 cm (1908-1915 años). Por otro lado los valores más altos de abundancia total de diatomeas se ubican entre los 10 y los 8 cm (1965-1980 años) con valores sobre 100×10^6 (v/gds).

Las especies de diatomeas más abundantes (>5%) se encuentran agrupadas de acuerdo al hábitat reportado: especies planctónicas (viven suspendidas en la columna de agua), especies ticoplanctónicas (aquellas que viven adheridas a un sustrato y entran en el plancton por turbulencia), especies perifíticas (asociadas a un sustrato), y aerófilas (que soportan tirantes de agua muy bajos y hasta desecación) (Fig. 5).

En la tabla 3 se indican los valores de cada uno de los ejes (eigenvalues) del DCA los cuáles determinan la varianza que representa la importancia relativa por los mismos. Además se presenta el porcentaje de la varianza que es explicado por cada factor individual al ser el eje 1 y 2 los más importantes. En la figura 5 se grafican los puntajes del eje 1 con mayor peso del DCA para cada muestra a lo largo de la secuencia, y al mismo tiempo se observa como los valores son relativamente bajos hasta el horizonte en el cm 15 (año 1950), elevándose posteriormente hasta la muestra más superficial.

El análisis de cúmulos estratigráficamente constreñido (CONISS) permite identificar tres zonas a lo largo de la secuencia en donde dominan diferentes asociaciones de diatomeas. La zona más antigua (zona 3) corresponde con las muestras más profundas que se ubican entre los cm 40 y 25 (años 1855-1915), están dominadas en abundancia por las especies *Adalfia minuscula* var. *muralis*, *A. exiguum* y *Staurosira construens* var. *venter*. La segunda zona entre los 25 y 14 cm (1915-1954 años) está caracterizada por un conjunto dominado por *A. exiguum* y *A. minuscula* var. *muralis*. En la primera zona entre los 14 y 0 cm (1953-2006 años) posterior a 1950 domina *A. minutissimum* con picos de abundancia de *U. delicatissima*, *D. pseudostelligera* y *B. vítrea* en algunas muestras.

En cuanto a la tasa de sucesión ecológica, los valores más altos se encuentran en dos horizontes de la secuencia entre el cm 20 y 22 (1929-1924 años) y el cm 14 (1953) que corresponden con los límites entre las zonas identificadas por CONNIS (zona 2 y zona 1). También se encuentran dos zonas con valores muy bajos en la tasa de sucesión entre los 36 y 33 cm (1870-1882 años) 19 y 17 cm (1931-1942), que pertenece a la zona 2 y el segundo en la zona 1 entre los 11 y 8 cm (1962-1977 años). Estos horizontes muestran valores bajos en la diversidad verdadera de Shannon.

La diversidad verdadera Shannon tuvo un valor de cero en los horizontes en los que no hubo preservación de diatomeas: 31 cm (año 1890) y de 27 a 25 cm (años 1908 a 1915). En el resto de las muestras (Fig. 5) la diversidad verdadera tuvo valores que se mantuvieron constantes alrededor de 5 y 6 especies durante los años anteriores a 1910, decreciendo hasta casi 2 especies (valor de 2.5) en el cm 18 (año 1936) debido al incremento en la abundancia de las especies *A. exiguum* y *A. minuscula* var. *muralis*. El valor de la diversidad Shannon vuelve a aumentar hasta el cm 15 (año 1950) pero entre ésta fecha y hasta el cm 10 (año 1967) se encuentra el valor más bajo de la diversidad con casi una especie (1.13), asociados con el incremento en la abundancia de *A. minutissimum*. Después del cm 10 (año 1967) los valores vuelven a incrementar oscilando entre 1 y 8 especies con el valor más alto en el cm 4 (año 1991).

En cuanto a la diversidad verdadera, en la tabla 4 se muestran los valores de los componentes de la diversidad utilizando la presencia de las especies y las frecuencias relativas de las mismas, es decir considerando la diversidad de orden 0 y de orden 1 respectivamente. En términos de diversidad de orden 0 (riqueza de especies) se calculó un valor de gama (γ) de 26 especies, un cálculo de diversidad alfa (α) de 13.63 especies promedio por muestra y un recambio general entre unidades (β) de 1.90 especies. La diversidad de Shannon (orden 1), como diversidad real, dio un total de 4.80 especies efectivas en el sistema (γ), con un valor de (α) promedio de 4.18 y un recambio general de especies efectivas de 1.14 (β).

Análisis de Polen

Los resultados del análisis polínico se presentan en las figuras 6 y 7. Dentro de los palinomorfos (Fig. 6) destacan los algales como las Desmidiaceas que son abundantes a lo largo de la secuencia con dos máximos a los 15 cm (año 1950) y los 10 cm (año 1970). *Pediastrum* que presenta valores elevados entre las muestras 41 y 39 cm (años 1850-60), 33 cm (año 1882) así como a los 15 cm (año 1950) y finalmente *Botryococcus* y *Coelastrum*, que también presentan un máximo en el cm 15 (año 1950). Cabe destacar que entre el cm 28 y 31 (años 1915 y 1890) no se registraron tanto palinomorfos como partículas carbonizadas. También fueron importantes las esporas de hongos, sobre todo por arriba del cm 10 (año 1970). En esta grafica también se incluye el conteo de partículas de carbón en donde se observa un incremento a partir de los 15 cm (año 1950), alcanzando un máximo a los 10 cm (año 1970).

En la Fig. 7 los granos de polen se agruparon por tipos de vegetación (Cuadro 1). El bosque tropical, con representantes de vegetación nativa como los géneros *Lonchocarpus* que puede encontrarse desde el nivel del mar hasta los 700 m de altura (Castillo y Laborde, 2004) así como el género *Cordia* presente en la mayoría de los bosques tropicales (Marchant *et al.*, 2002). Por otro lado el género *Pouteria* que se desarrollan en un amplio rango de distribución y crecen dentro del dosel (Castillo y Laborde, 2004). Además árboles de menor altura como el género *Psychotria* (Marchant *et al.*, 2002) y la palma del género *Astrocaryum* que crece principalmente en el sotobosque (Castillo y Laborde, 2004). Entre algunas otras especies como *Miconia* presentes en diferentes estadios sucesionales del bosque tropical y secundario (Marchant *et al.*, 2002)

El bosque secundario se clasificó de acuerdo a los diferentes estadios de sucesión que presenta: a) Especies pioneras en las primeras etapas de sucesión (5-10 años). En esta clasificación se encuentran aquellos organismos que son capaces de colonizar áreas abiertas, que son de vida corta, presentan crecimiento rápido, intolerantes a la sombra y además producen pequeñas semillas (Román-Dañobeytia *et al.*, 2014). Por ejemplo especies de los géneros *Cecropia* que se desarrolla en grandes cantidades de luz (Guariguata y Ostertag, 2001), *Trema*, *Acalypha* (Castillo y Laborde, 2004) y *Piper* (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976) como especies pioneras típicas de claros. En otro nivel de sucesión b) Especies persistentes que se encuentran durante casi toda la sucesión y que presentan

algunas adaptaciones como los rebrotes que surgen de los tocones de los árboles y que les permite sobrevivir a diferentes disturbios (Román-Dañobeytia *et al.*, 2014). Por ejemplo especies del género *Bursera* y *Celtis*, esta última que también se encuentra en estadíos intermedios de la sucesión (Marchant *et al.*, 2002).

Finalmente en el último nivel de sucesión del bosque secundario (15-50 años) c) Especies de vida prolongada usualmente tolerantes a la sombra y que producen grandes frutos y semillas que son dispersados principalmente por mamíferos (Román-Dañobeytia *et al.*, 2014). Por ejemplo especies de los géneros *Spondias* (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976), *Zantoxylum* y *Heliocarpus* ambos pertenecientes a la etapa madura del bosque secundario (Marchant *et al.*, 2002). Además es posible encontrar especies del género *Ficus* en esta etapa, debido a que son organismos que no crecen bajo su propia sombra (Guariguata y Ostertag, 2001) y que se pueden encontrar en asociación con otros especies de otras etapas como *Piper* y *Zantoxylum*. (Marchant *et al.*, 2002).

Para el bosque de montaña los principales taxa incluyeron *Alnus* que se desarrollan en partes altas así como pueden también dominar en bosques de galería (Marchant *et al.*, 2002), *Pinus* que suele ubicarse en la vertiente sur del cerro de Santa Marta en los Tuxtlas, desde los 500 hasta los 900 m de altitud, sobre suelos lateríticos muy viejos y pobres (Castillo y Laborde, 2004), *Quercus* que suele encontrarse en el bosque mesófilo en las partes más altas de la sierra de Santa Marta y San Martín Pajapan entre los 800 y 1100 m de altitud y *Ulmus* también característico del bosque mesófilo de montaña (Castillo y Laborde, 2004).

Las especies de disturbio encontradas en el núcleo sedimentario fueron principalmente de la familia Asteraceae como *Ambrosia* y *Mikania*, ésta última asociada también a plantas parásitas que incrementan la mortalidad de los árboles (Lewis *et al.*, 2004). Otros géneros de la familia Amaranthaceae así como el género *Iresine* también fueron considerados de disturbio. A su vez la presencia de organismos de la familia Poaceae, *Zea mays* y representantes de la familia Solanaceae se encontraron también como especies indicadoras de impacto humano y de extensos monocultivos. Además algunas otras hierbas como *Hyptis* también se incluyeron en este grupo.

De acuerdo a la estratigrafía polínica se pueden apreciar dos descensos de los taxa arbóreos a los 35 cm (año 1875) y entre los 23 y los 15 cm (años 1920 a 1950). Por otra parte se observa un incremento de la especie de bosque secundario, principalmente *Cecropia* a los 12 cm (año 1960). En lo que respecta a las especies indicadoras de disturbio, *Hyptis* incrementa a partir de los 15 cm (año 1950) además *Zea mays* y *Poaceae* muestran sus valores más altos entre este horizonte y los 10 cm (año 1967).

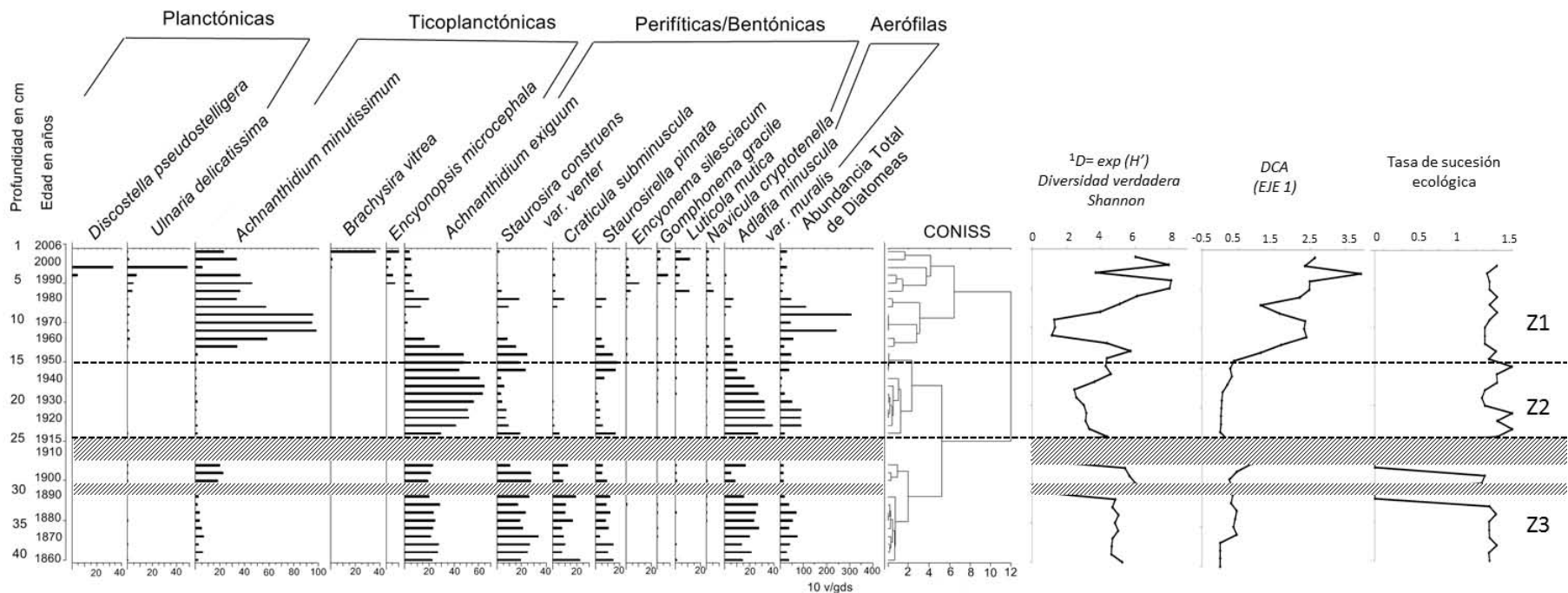


Figura 5. Estratigrafía de especies de Diatomeas con mayores abundancias en el lago de Chalchoapan; *Achnanthydium exiguum*, *Achnanthydium minutissimum*, *Adlafia minuscula* var. *muralis*, *Craticula subminuscula*, *Discostella pseudostelligera*, *Staurosira construens* var. *venter*, *Staurosirella pinnata*, *Brachysira vitrea*, *Ulnaria delicatissima* y *Luticola mutica*. Se muestran con menores proporciones otras especies de diatomeas y se representa una agrupación de cúmulos mediante un diagrama de Coniss. El índice de diversidad de Shannon-Wiener se muestra en la parte derecha del diagrama junto con los valores de los ejes más representativos del DCA. Finalmente se grafica la tasa de sucesión ecológica a lo largo del núcleo sedimentario.

Tabla 3. Valores de importancia relativa y porcentajes de la varianza de los ejes del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de especies de Diatomeas del Lago de Chalchoapan, los Tuxtlas, Veracruz.

DCA	Eje 1	Eje 2
Diatomeas	0.7052	0.2217
% de la varianza	60.02	21.69

Tabla 4. Partición de la diversidad por el método multiplicativo de especies de diatomeas en un núcleo sedimentario del Lago de Chalchoapan, Los Tuxtlas, Veracruz.

		Componentes de la diversidad		
		γ	α	β
0D	26	13.63	1.90	
1D	4.80	4.18	1.14	

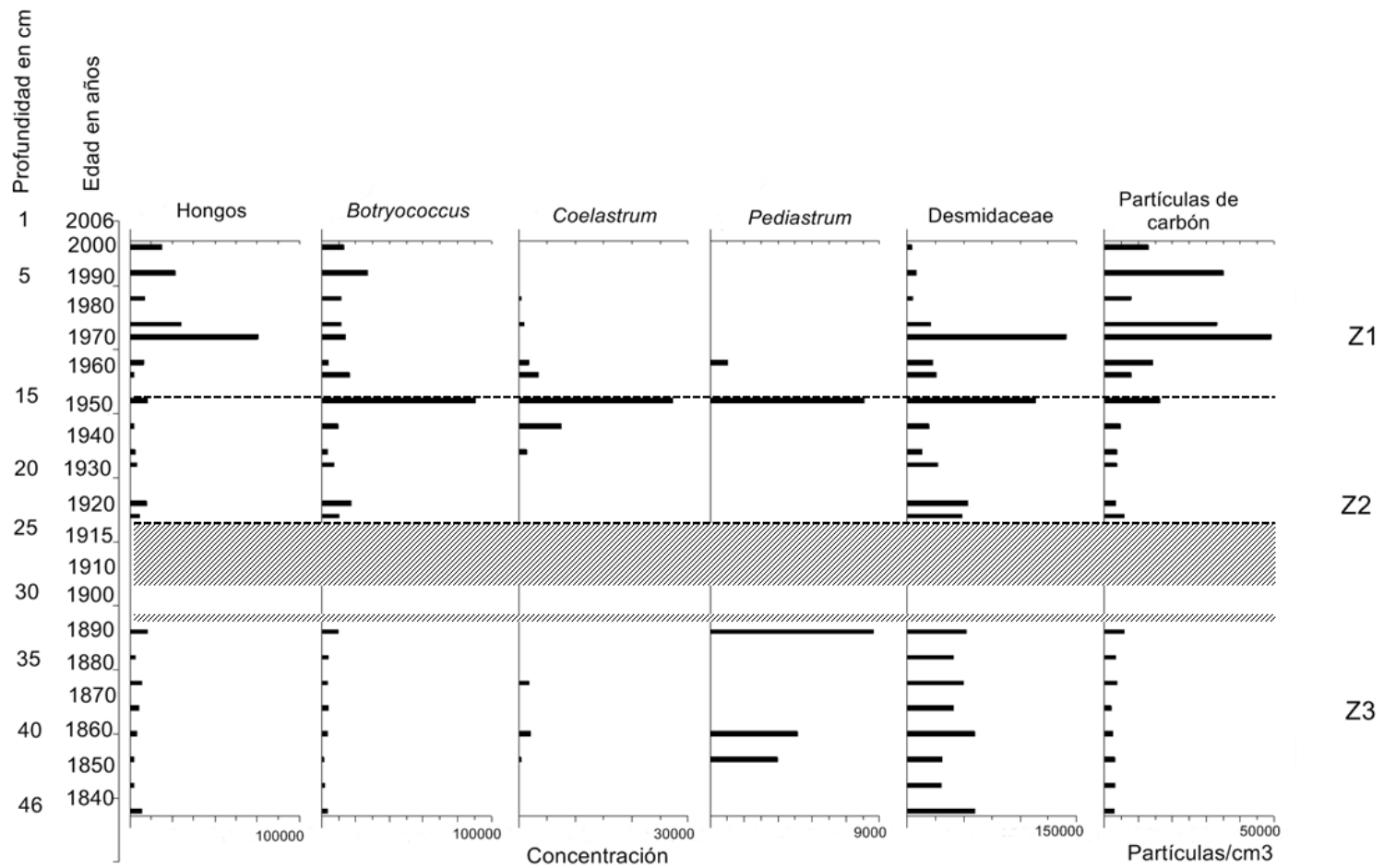


Figura 6. Estratigrafía de los principales palinomorfos y partículas de carbón en el núcleo sedimentario del lago de Chalchoapan expresados en concentraciones.

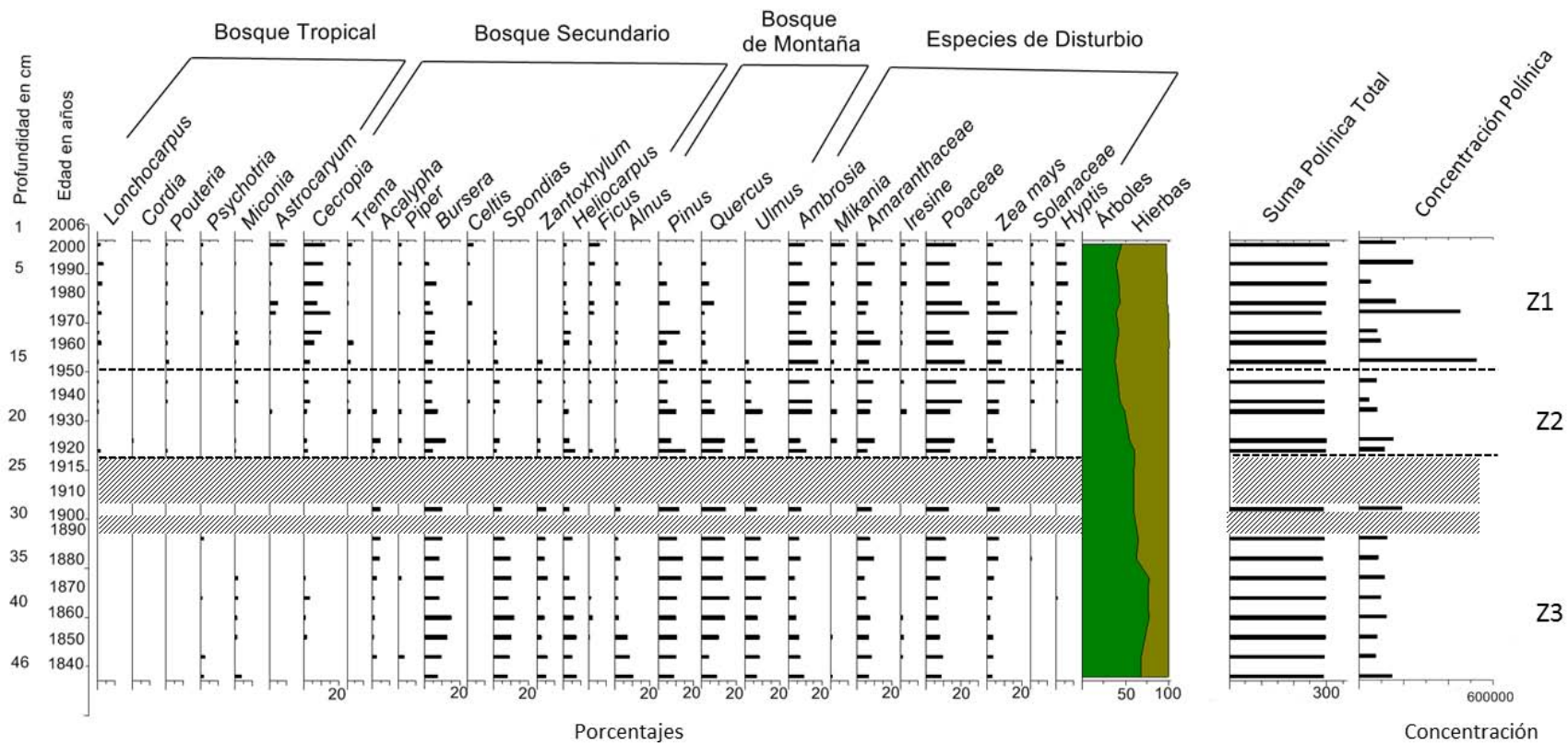


Figura 7. Estratigrafía polínica de especies arbóreas y herbáceas del núcleo sedimentario del lago de Chalchoapan agrupadas de acuerdo al tipo de vegetación. Los valores de las especies y la suma polínica total se muestran en porcentajes mientras que los valores de la concentración se expresan como granos de polen /centímetro cúbico.

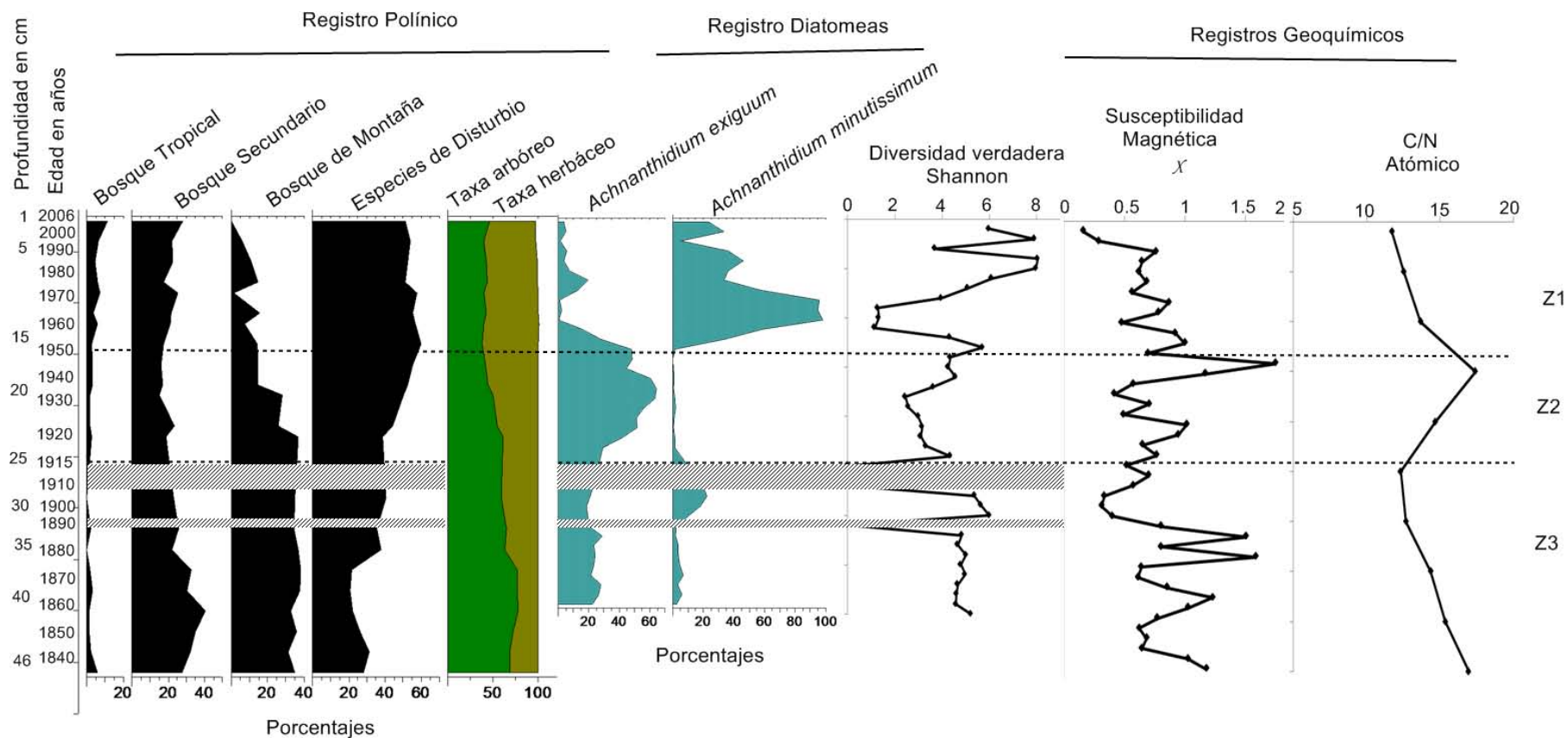


Figura 8. Estratigrafía polínica y de Diatomeas junto algunos indicadores estadísticos como Diversidad verdadera Shannon y algunos registros geoquímicos que indican cambios de uso de suelo (susceptibilidad magnética) y eutrofización (relación C/N atómico). Se observan los descensos y ascensos del registro arbóreo y herbáceo respecto a las especies de diatomeas *A. exiguum* y *A. minutissimum* presentes en cuerpos eutróficos y con altas tasas de deforestación.

Cuadro 1. Agrupación por tipos de vegetación de los principales granos de polen encontrados en el núcleo sedimentario del lago de Chalchoapan.

Bosque Tropical	Bosque Secundario	Bosque de montaña	Especies de Disturbio
<i>Lonchocarpus</i> <i>Cordia</i> <i>Pouteria</i> <i>Psychotria</i> <i>Miconia</i> <i>Astrocaryum</i>	Sucesión Temprana: <i>Cecropia</i> <i>Trema</i> <i>Acalypha</i> <i>Piper</i> Sucesión intermedia: <i>Bursera</i> <i>Celtis</i> Sucesión tardía: <i>Spondias</i> <i>Zantoxylum</i> <i>Heliocarpus</i> <i>Ficus</i>	<i>Alnus</i> <i>Pinus</i> <i>Quercus</i> <i>Ulmus</i>	Parásitas e invasoras: <i>Ambrosia</i> <i>Mikania</i> Amaranthaceae <i>Iresine</i> <i>Hyptis</i> Monocultivos: Poaceae <i>Zea mays</i> Solanaceae

DISCUSIÓN

En estudios recientes se han observado cambios en la composición, diversidad y características ecológicas de especies de diatomeas en algunos núcleos sedimentarios, que a su vez se encuentran relacionados con cambio climático e impacto humano (Smol *et al.* 2005; Panizzo *et al.*, 2013). Por lo tanto respecto al análisis de los componentes de la diversidad de las especies de diatomeas encontradas en el núcleo sedimentario, el componente *gamma* para la riqueza (0D) fue de 26 especies presentes en el núcleo, que es un valor mucho mayor con respecto a la diversidad verdadera (1D) que es de solo 4.80 especies, esto es que la diversidad real del registro equivaldría a solo tener al menos 5 especies equitativamente distribuidas. Respecto a los valores *alfa*, que representan las riquezas y diversidades promedio por muestra, la riqueza de especies promedio (0D) en el registro fue de 13.63 especies, sin embargo la diversidad real por muestra (1D) fue solo de 4.18. El valor de diversidad *beta* para la riqueza (0D) que fue de 1.90 mostró que existen al menos 2 comunidades a lo largo del registro, mientras que para la diversidad Shannon (1D) solo una comunidad está presente ya que se obtuvo un valor de 1.14.

De esta manera el valor obtenido del componente *beta* dado por la riqueza sugiere la existencia de dos comunidades en el lago de Chalchoapan durante los 200 años que representa este registro. El valor de diversidad *beta* concuerda con la estratigrafía de diatomeas, donde la primera de las comunidades caracterizada por *Achnanthisdium exiguum* y *Adalfia minuscula* var. *muralis* (Zonas 2 y 3, Fig. 5) dominó en el lago desde 1837 hasta 1954, y la segunda comunidad, caracterizada por *Achnanthisdium minutissimum* (Zona 1, Figura 5) ha dominado en Chalchoapan a partir de 1954. Al mismo tiempo los resultados obtenidos del eje 1 del DCA a partir de 1950 muestran un cambio importante en las comunidades de diatomeas con valores que oscilaron entre 1.7 y 4. Estas variaciones también han sido reportadas en otros estudios como recambios importantes de especies indicadoras de impacto humano (Panizzo *et al.*, 2013).

En el registro sedimentario del Lago de Chalchoapan se identificaron tres periodos o zonas a lo largo del núcleo, que se basaron en los cambios observados principalmente en la estratigrafía de diatomeas (CONISS) y también se ajustaron a los cambios en los otros registros tanto biológicos como geoquímicos. De esta manera los diferentes indicadores

analizados fueron considerados la base para la interpretación de fenómenos de erosión por cambios en el uso de suelo, variabilidad en la diversidad de especies de diatomeas indicadoras de impacto humano, así como en la interpretación respecto a las diferencias en estructura y composición de la vegetación a lo largo del tiempo.

La primera etapa en la historia reciente del lago de Chalchoapan inicia en 1837 y termina en 1915 aproximadamente: **Zona 3 (46 – 25 cm)**. En esta zona se registraron bajos valores de la tasa de sedimentación (0.1 y 0.3 cm año⁻¹), pero con incrementos a los 37, 32, 30, 26 y 25 cm (años 1865, 1885, 1893, 1912 y 1915). Además los datos de la susceptibilidad magnética (χ) presentaron un primer incremento a los 37 cm (año 1865) y posteriormente a los 33 y 31 cm (años 1882 y 1890). El contenido de Titanio (Ti) presentó un primer valor alto a los 39 cm (año 1860) y entre los 32 y 27 cm (años 1885 a 1910), con el valor más elevado de todo el registro a los 29 cm (año 1900). Estos datos indicaron la presencia de dos etapas de perturbación, con un aumento en las tasas de transporte de sedimentos de la cuenca hacia el lago de Chalchoapan. El primero que ocurrió alrededor de los años 1860 a 1865 y el segundo entre 1875 y 1915.

Estos fenómenos erosivos anteriormente descritos se reflejaron también en la diversidad de especies de diatomeas principalmente con características ecológicas de ambientes hipertróficos e indicadoras de cambios en el uso de suelo. El conjunto se encontró dominado por *Achnantheidium exiguum*, *Staurosira construens* var. *venter*, *Adlafia minuscula* var. *muralis* y con porcentajes menores de *A. minutissimum*, *Staurosirella pinnata* y *Craticula subminuscula*. Por lo anterior en este periodo se registró una diversidad verdadera Shannon entre 4 y 6 especies, salvo en los horizontes donde no se registró preservación de diatomeas (31cm y 27 a 25 cm). Entre los 30 y 28 cm (años 1897 a 1908) se presentó un evento importante con el incremento de la especie indicadora de impacto humano *Achnantheidium minutissimum*, que inicialmente presentaba valores muy bajos. Este aumento en *A. minutissimum* posdata el primer horizonte que no tiene preservación de diatomeas a los 31 cm (año 1893) y correlaciona cercanamente con los valores más altos de Ti, que se registran después de 1875 y en general con una reducción en la abundancia de diatomeas que culmina en un segundo horizonte sin preservación entre 27 a 25 cm (años 1910 a 1915). Este horizonte sin preservación corresponde con una capa de color gris en la estratigrafía.

De esta manera el aumento de *A. minutissimum* parece estar respondiendo a una perturbación importante en el lago a partir de 1875 y cuyo máximo impacto se registra entre 1900 y 1915. Este evento es parecido al que se reporta en lago Verde, ubicado al noroeste del volcán San Martín, dentro de los límites de los Tuxtlas, donde la especie *A. minutissimum* presentó sus valores más altos junto con un incremento en la susceptibilidad magnética y especies de disturbio de la vegetación circundante asociadas a un impacto por deforestación (Caballero *et al.*, 2006).

El porcentaje del Carbono Orgánico Total (COT) tiene valores bajos, alrededor de 3% en toda la zona. La relación del C/N atómico al inicio del periodo tiene valores altos (16.96), los que van decreciendo poco a poco hacia la cima de la zona, llegando a (12.67) a los 30 cm (año 1890). Esta transición de valores podría indicar que el origen de la materia orgánica se debe a un aporte mixto, proveniente de la cuenca y del propio lago. Primero por el valor cercano a 17 que se reporta para ambientes dominados por vegetación terrestre y segundo por el valor cercano a 13 característico de material mixto (Meyers y Lallier-Vergés, 1999). Esta tendencia entre ambos indicadores sugiere inicialmente un alto aporte de materia orgánica terrestre propiciada por deforestación y cambios en el uso de suelo, pero se nota una tendencia hacia una contribución mayor del lago, posiblemente por un incremento en su productividad. Por otra parte en el registro de los palinomorfos algales dominaron las Desmidaceas y *Pediastrum* que es abundante en muestras que correlacionan con las etapas de perturbación del lago, alrededor de 1960 y en particular en 1890.

Con respecto a la estratigrafía polínica entre el cm 46 y 30 (años 1837 y 1875) se observaron bajos porcentajes de especies de bosque tropical, los más altos porcentajes de especies de bosque secundario, altos valores de vegetación de bosque de montaña y los más bajos porcentajes de especies de disturbio. Las concentraciones de las partículas de carbón son relativamente bajas. Esto sugiere que la perturbación originada por las técnicas agrícolas hasta este momento no fue tan intensa, proceso que facilitó la reincorporación natural y proliferación de la vegetación secundaria, de las etapas de sucesión tardía como *Heliocarpus*, y *Zantoxylum*. Sin embargo posterior al cm 30 (año 1875) y hasta el cm 25 (año 1915) se nota una disminución en el polen arbóreo, además de un incremento en las especies de disturbio y una reducción en las de bosque secundario. En esta etapa los registros polínicos concuerdan con un ligero incremento de las partículas de carbón que

sugieren una intensificación de las técnicas agrícolas. Al igual que en el registro de diatomeas no hay preservación de polen y otros palinomorfos en los 31 cm (año 1893) y entre los 27 y 25 cm (años 1900 a 1915). Esto puede ser explicado por fenómenos naturales de gran impacto como el ciclón de 1888 y una fuerte sequía en 1901 que afectaron gran parte de los cultivos de la zona. Por estas razones se respalda la interpretación obtenida de los registros de Ti, SM y diatomeas que el lago y su cuenca experimentaron un momento de perturbación importante a partir de 1875. Dicho de esta manera, se sugiere que el impacto humano se sumó a estos fenómenos naturales debido al incremento de las partículas de carbón, y de especies de disturbio principalmente *Zea mays* y otras Poaceae que son utilizadas en áreas controladas para la producción agrícola.

Estos cambios en la estructura y composición de la vegetación así como en el uso de suelo indican que en esta etapa el Lago de Chalchoapan ya presentaba niveles de nutrientes elevados y se encontraba rodeado principalmente por bosque secundario. Esto se correlaciona con datos históricos de la región que documentan la existencia de tres cultivos principales: la caña de azúcar desde el siglo XVI, el algodón entre el siglo XVII y XVIII y el cultivo del tabaco desde mediados del siglo XIX, éste último considerado el cultivo más importante de la zona (González, 1991). El registro de Chalchoapan indica que entre 1860 a 1865 se dio una intensificación de la deforestación y erosión de la cuenca hacia el lago que parece estar relacionada con la introducción del cultivo de tabaco en la zona.

Entre 1875 y 1915 existen evidencias en el registro de Chalchoapan de otro periodo de deforestación, asociado con un nuevo evento de perturbación en la cuenca. Históricamente este evento correlaciona con el proceso de urbanización en San Andrés Tuxtla entre 1840 y 1880 al consolidarse como ciudad en 1893 y por otro lado el cultivo de tabaco que alcanzó su clímax comercial y cultural de la región a principios del año 1900. Así, estos proyectos de construcción arquitectónica sumados al auge comercial fomentaron una fuerte inmigración de origen cubano y español en 1876 incrementando el número de pobladores (Medel y Alvarado, 1963) en la zona. Esto sugiere que la cuenca del lago de Chalchoapan experimentó modificaciones en el uso de suelo al incrementar los procesos de erosión por las actividades agrícolas. Por ejemplo un evento histórico documentado es la inauguración de la empresa de tabaco “La Diosa de los Tuxtlas” en 1893, que a pesar de su corta duración en el mercado local fue un ejemplo del creciente poder económico y del incremento de las

actividades humanas en esta región geográfica (Medel y Alvarado, 1963). El evento de erosión fechado entre 1875 y 1915 también coincide con la entrada de un fuerte ciclón en 1888 y con sequías que afectaron los cultivos en 1901, eventos que también pudieron acelerar el transporte de terrígenos hacia el lago. Aunque los datos geoquímicos indicaron un mayor aporte de material terrígeno al interior del lago junto a un incremento del Ti, la susceptibilidad magnética presentó valores muy bajos. Esto es interpretado por la gran cantidad de carbono orgánico total del ecosistema terrestre que generó las condiciones anóxicas adecuadas en el lago para la disolución de ciertos minerales magnéticos en condiciones reductoras como ha sido observado en otros registros del centro de México (Torres-Rodríguez *et al.*, 2012).

En resumen, en esta zona, los datos indican que existieron dos etapas de perturbación en la cuenca y el lago, una primera etapa con un impacto relativamente menor entre 1860 a 1865 y posteriormente una segunda etapa de perturbación muy intensa, donde se registra deforestación, aumento en la productividad del lago (eutrofización) y en general un incremento de las especies de disturbio en el ecosistema entre 1875 y 1915.

La segunda etapa se ubica entre los años 1915 y 1954: **Zona 2 (25 – 14 cm)**. En este periodo los datos geoquímicos analizados principalmente por la SM y la tasa de sedimentación muestran una tendencia ascendente en los resultados obtenidos. La tasa de sedimentación mantiene inicialmente valores similares a los de la cima de la zona 3 (0.3 a 0.4 cm por año), seguidos de un valor muy bajo (0.1 cm por año) a los 18 cm (año 1930) y un incremento posterior hasta los valores más altos del registro (0.9 cm por año) en la muestra 14 cm (año 1954). De manera similar la SM muestra en general una tendencia ascendente en la zona, con valores un poco más bajos entre 19 y 16 cm (años 1932 a 1947) pero llegando al valor máximo del registro a los 14 cm (1954). Para el Ti se observan oscilaciones con dos niveles bajos (22 y 16 cm, años 1924 y 1947). Estos datos se interpretan como oscilaciones en las tasas de aporte de material terrígeno externo a la cuenca por fenómenos de erosión, la cual se registra con valores un poco más bajos entre 1932 a 1947, pero con un incremento marcado alrededor de los años 1950 a 1954. El COT muestra un incremento con valores que van de 7 al 10% a lo largo de la zona.

También para el caso de la relación C/N atómico el incremento es similar en el mismo lapso de tiempo con valores entre 14 y 17. Esto sugiere que entre 1915 y 1954 se incrementó marcadamente la incorporación de materia orgánica terrestre hacia el sistema lacustre, lo que muy probablemente representó también una entrada importante de nutrientes al lago. Sin embargo aún con este aporte de materia orgánica, la cantidad esperada de Ti no incrementa como se observa con la susceptibilidad magnética. Una hipótesis podría ser explicada por la generación de fuegos en la zona y la quema de minerales superparamagnéticos como la magnetita que elevan estos valores respecto al Ti (Evans y Heller, 2003). Esto puede corroborarse porque en el registro palinológico se observa un decremento de la vegetación arbórea, en especial de la vegetación secundaria y del bosque de montaña, que decrecen considerablemente a partir de los 23 cm (año 1920) a la par que aumentan las especies de disturbio, hasta el año 1954. Por otra parte las partículas de carbón también incrementan considerablemente en este nivel (14 cm, año 1954). En esta zona además se registra la presencia de Solanaceae y un aumento en porcentaje de granos de *Zea mays* como especies de disturbio. En conjunto los datos polínicos y de partículas de carbón indican un proceso continuo de deforestación y actividades agrícolas de tumba-roza y quema.

Respecto a la diversidad en este periodo hay un cambio en el conjunto de diatomeas (alta tasa de sucesión ecológica entre 1920 a 1930), con una disminución en la diversidad verdadera ahora entre 3 y 4 especies que está dado por un incremento en la abundancia de: *Achnanthisidium exiguum*, *Adlafia minuscula* var. *muralis*, *Staurosira construens* var. *venter* y *Staurosirella pinnata*. Para el caso de *A. exiguum* y *A. minuscula* var. *muralis* se reportan en ambientes con altos niveles de nutrientes y un alto grado de simbiosis con otros organismos principalmente bacterias (Jolley y Jones 1977; Valadez y Hernández 2012). Este tipo de simbiosis ha sido reportada como responsable de la generación de anoxia en las aguas del fondo por el incremento del metabolismo bacteriano al consumir el oxígeno disuelto, y que por otra parte suele ser indicador de la materia orgánica en descomposición (Qin *et al.*, 2013). Adicionalmente para el caso de *S. construens* var. *venter* y *S. pinnata* la ecología reporta estas especies en lagos mesotróficos y eutróficos asociados con cambios en el uso de suelo (Fluin *et al.* 2010; Solak *et al.* 2011; Thomas y John 2010).

Por otra parte algas como *Botryococcus*, y las Desmidaceas incrementaron ligeramente entre 23 y 22 cm (años 1920 y 1924), pero todas las algas en el registro de los palinomorfos (*Botryococcus*, *Coelastrum*, *Pediastrum* y Desmidaceae) tienen un incremento muy marcado en el horizonte 14 cm (1954). Estos cambios en los conjuntos de algas en el lago (diatomeas y palinomorfos algales) parecen haber sido desencadenados por los eventos de erosión registrados en esta zona principalmente por los valores de C/N atómico registrados en los sedimentos lacustres y los altos valores de la susceptibilidad magnética.

Los datos históricos documentan cambios importantes en la estructura y composición de la vegetación en esta zona que correlacionan con los resultados polínicos de la secuencia sedimentaria. Esto inicia en 1910 con la Revolución Mexicana que marca una transición histórica de suma importancia para la región y el país, llevando en 1919 al inicio de la repartición agraria solicitada por sus habitantes. Posteriormente entre 1920 y 1950 se mencionan las primeras escuelas secundarias y primarias así como la provisión de aguas potables y el primer camino para automóviles a Catemaco que corría desde San Andrés. En 1928 se inicia el cultivo de plátano Roatán a pesar de la precaria situación agrícola municipal. En esta etapa las riñas por tierras y los asesinatos de agricultores incrementaron considerablemente como Medel y Alvarado (1963) documenta. Otro cultivo que logró consolidarse a partir de 1940 fue el café que se extendió por las tierras del sur y occidente de toda la sierra en zonas deshabitadas en décadas pasadas (Velázquez, 2006). En la secuencia de Chalchoapan se registra una continua deforestación de la zona entre 1915 y 1950, al modificar las condiciones del lago donde se establece un conjunto de diatomeas indicadoras de perturbación y con baja diversidad dominado por *A. exiguum*. Entre 1950 a 1954 se registra un nuevo pulso importante de erosión, con un aumento marcado en las partículas de carbón.

En resumen, después de la intensa perturbación del sistema que se registra en la zona 3 (1875 a 1915), se detalla un proceso continuo de deforestación y erosión que se intensifica alrededor de 1920 a 1924, y que se refleja en el lago como un incremento en *A. exiguum* en el conjunto de diatomeas y de *Botryococcus* y Desmidaceas en los palinomorfos algales. Entre 1950 y 1954 este proceso de perturbación se intensifica marcadamente, cuando se registran nuevamente tasas de erosión elevadas que correlacionan con un aumento en el COT. Esta alta cantidad de carbono orgánico proviene principalmente del ecosistema

terrestre, que sin embargo afecta al lago, por un lado, por la generación de mayor anoxia en las aguas del fondo y por otro aumentando la productividad del sistema, como lo indica el incremento en los palinomorfos algales.

Durante la tercera etapa, entre 1954 y 2006: **Zona 1 (14 - 0 cm)**, la secuencia sedimentaria registra un incremento notable de la vegetación de disturbio y una mayor concentración de partículas de carbón, lo que indicaría prácticas de manejo de mayor intensidad, muy posiblemente por actividades agrícolas y de pastoreo convencionales. Posteriormente este alto nivel de deforestación originó el momento de mayor impacto en el ecosistema acuático entre 1963 a 1972 (zona 1), cuando se alcanza la menor diversidad en el conjunto de diatomeas, con los valores más elevados de *A. minutissimum*. Adicionalmente en el registro palinológico *Cecropia*, que es una planta de perturbación, aumenta sus porcentajes a partir de este evento de impacto.

En esta última etapa de disturbio entre los años 1954 a 2006, la tasa de sedimentación oscila entre 0.28 y 0.70 cm por año, siendo muy variable entre 14 y 7 cm (años 1954 a 1981) y permaneciendo más estable en valores cercanos a 0.30 cm/año entre los 6 y 1 cm (años 1981 a 2000) y finalmente con un incremento de 0.6 cm por año en la última muestra (año 2006). El Ti vuelve a incrementar con valores que oscilan aproximadamente entre 3000 a 5000 ppm hasta los 2 cm (año 2000), sin embargo en 2006 decae hasta menos de 2000 ppm. La SM oscila entre 0.50 y 0.75 hasta los 2 cm (año 2000), con valores más variables entre 14 y 7 cm (años 1954 a 1981); en las muestras más superficiales (<2 cm, año 2000) los valores decrecen y son menores a 0.3. Estos datos sugieren que las tasas de erosión fueron altas pero variables entre 1954 y 1980, manteniéndose en valores más estables entre esta fecha y el año 2000.

El COT disminuye de 10 a <5% a los 10 cm (año 1967) y nuevamente aumenta hasta la cima de la secuencia (año 2006, 9%). La relación C/N atómico disminuye con valores desde 13 hasta casi 10 en la superficie del núcleo, indicando que hay un aumento en la proporción de materia orgánica proveniente del propio lago, lo que es consistente con un aumento en la productividad primaria del fitoplancton.

Respecto a la diversidad al inicio de esta zona la tasa de recambio ecológico es alta, asociada con un cambio en los conjuntos de diatomeas, que alcanzan los valores menores de diversidad verdadera Shannon de 1.13 al presentarse un conjunto dominado por *Achnantheidium minutissimum*. Este conjunto se asocia con la abundancia de diatomeas más alta del registro a los 11 y los 9 cm (años 1963 a 1972). Hacia la cima de la secuencia (<7cm, año 1982) aumenta la diversidad verdadera del conjunto de diatomeas con valores entre 1 a 8 especies en todo el sistema, al registrarse una disminución en la abundancia de *A. minutissimum* y aumentos en los porcentajes de especies como *Ulnaria delicatissima*, *Discostella pseudostelligera*, *Brachysira vitrea* y *Luticola mutica* entre otras, que sugieren una recuperación en el lago después de un momento de disturbio que favoreció la dominancia de *A. minutissimum*. A los 9 cm (año 1972) también se observa un incremento considerable en los hongos y en las Desmidiaceae.

En cuanto a la estructura y composición de la vegetación el registro palinológico muestra una disminución considerable de especies del bosque de montaña con la presencia de especies de disturbio como *Hyptis*, *Iresine*, *Zea mays*, Poaceae, Solanaceae. Los taxa del bosque secundario muestran un incremento en sus valores en particular de la especie pionera *Cecropia* a partir de los 9 cm (año 1972). Las partículas de carbón alcanzan las concentraciones más altas de la secuencia, en particular entre los 11 y 6 cm (años 1963 y 1995). De esta manera es posible que el incremento de especies pioneras como *Cecropia* versus especies de sucesión tardía como *Zantoxylum* y *Heliocarpus* indiquen técnicas de manejo agrícolas mucho más intensas y continuas que están asociadas con una lenta recuperación del bosque secundario. Además el incremento de especies del género *Astrocaryum* y de la especie pionera *Cecropia* a partir de 1970 puede asociarse con una menor cobertura arbórea que facilitó la entrada de luz para la proliferación de estos organismos de rápido crecimiento. En otras palabras esto generó una mayor fragmentación dentro de la matriz así como el aislamiento continuo de los remanentes del bosque tropical maduro.

En resumen en esta zona los datos indican que el impacto humano por deforestación fue elevado, afectando inclusive a los bosques de montaña, localizados a mayor altitud. Se registra una etapa de alta perturbación en la cuenca y en el lago hasta 1981, con el momento de máxima perturbación en el ecosistema acuático entre 1963 y 1972. A partir de esta fecha

(1972) se nota un incremento en la vegetación secundaria principalmente por especies pioneras como *Cecropia*. Por el contrario se registra una disminución de organismos representantes de las etapas tardías de sucesión tales como *Heliocarpus* y *Zantoxylum*. Esto además correlaciona con el incremento de las partículas de carbón registradas en Lago Verde a partir de 1970 (Caballero *et al.*, 2006) y de la vegetación de disturbio en el presente estudio hasta el año 2000 principalmente por plantas como *Zea mays*, *Iresine*, *Ambrosia* y otras Poaceae.

Los datos anteriormente descritos (geoquímicos y biológicos) correlacionan con un momento histórico importante en México (1963 a 1972) la llamada “Revolución Verde” (González, 2006). Así durante la década de 1960 la fragmentación de la sierra de los Tuxtlas, con la transformación del paisaje por la expansión de pastizales, se originó de manera paulatina a raíz de la creciente repartición agraria y la movilización poblacional principalmente de origen nahua y popoluca a la vertiente oriental del volcán Santa Marta y al norte del volcán San Martín, de cara al Golfo de México (Velázquez, 2006). De esta manera este re-ordenamiento espacial fue favorecido por parte del gobierno Mexicano (Velázquez, 2006). En el registro polínico se traduce en el aumento de los conjuntos herbáceos y el aumento en las partículas de material carbonizado indicando el incremento de fuego en la zona.

Emilia Velázquez (2006) en su capítulo “Transformaciones en el paisaje y nuevas modalidades de organización regional después del reparto agrario”, menciona varios eventos que ocurrieron entre los años 1960 y 1980 como parte de la culminación de la repartición de tierras a indígenas y mestizos dentro de un megaproyecto que incluía al estado de Veracruz como la principal fuente de generación de alimentos para el país. Además este flujo de población comenzaría con una nueva dinámica que causaría la mayor fragmentación por desmontes de la selva: la ganadería.

Por ejemplo, Velázquez (2006) menciona que entre 1960 y 1970 la selva siguió desmontándose para sembrar maíz pero aún más para establecer pastizales que pudieran alimentar al nuevo ganado. Posteriormente la ganadería se extendería junto con la mediería para establecer tratos con otros ganaderos mestizos de mayor rango (Velázquez, 2006). Estos eventos históricos estuvieron apoyados en la década de 1970 por una canalización de recursos gubernamentales hacia el campo con el fin de “promover el desarrollo rural”

(Velázquez, 2006). Por consiguiente la expansión de la ganadería, junto con los incendios forestales ocasionados por la falta de control de las prácticas empleadas por los agricultores y ganaderos, ocasionaron grandes pérdidas de la cobertura forestal reportados en el año de 1975 (Velázquez, 2006). Así mismo en menos de 10 años desaparecieron un total de 35,783 ha de selva originándose un nuevo espacio regional característicamente vinculado por la ganadería bovina como la principal actividad económica (Velázquez, 2006).

En el registro de Chalchoapan después de 1972, pero sobre todo a partir de 1981, se registra una recuperación de especies que pertenecen al bosque tropical, con un incremento en la vegetación secundaria en particular *Cecropia*, y en general una recuperación en el sistema lacustre, al incrementar la diversidad de los conjuntos de diatomeas en el lago. Estas tendencias podrían vincularse a políticas públicas de protección al medio ambiente de la región y como parte de algunos programas de desarrollo rural. La primera por la declaración de protección forestal de veda de la cuenca de Catemaco en 1937. También, en 1967, debido al establecimiento por parte de la UNAM de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtles. Posteriormente por Decreto presidencial la Zona de Protección Forestal y Refugio de la Fauna Silvestre en la región del Volcán de San Martín Tuxtla en 1979 y de la Sierra de Santa Marta en 1980 (Paré y Fuentes, 2007).

Sin embargo, aún con las políticas públicas que incentivaron el desarrollo rural y a las iniciativas de conservación del hábitat el aislamiento y la fragmentación del ecosistema continuaron. Esto se facilitó debido a que dichas políticas operaron bajo un modelo de Área Natural Protegida que se basaron en zonas núcleo y zonas de amortiguamiento y que se intensificaron con el paso del tiempo en problemas agrarios (Paré y Fuentes, 2007). Estos eventos históricos culminaron en la exclusión del capital social y espacios de participación ciudadana generando una deficiencia en la práctica de la gobernanza ambiental y por lo tanto en la fragmentación y destrucción del hábitat (Paré y Fuentes 2007, Colfer y Pfund 2011).

Una consecuencia de dicha fragmentación y aislamiento entre ambas zonas, puede verificarse en un estudio que provee evidencia del crecimiento desmesurado de la palma *Astrocaryum mexicanum* que puede reducir la composición y la diversidad de especies que contribuyen relativamente en la biomasa forestal de los Tuxtles (Martínez-Ramos *et al.*, 2016). En el registro sedimentario del lago de Chalchoapan se puede observar un incremento

de granos de polen de especies del género *Astrocaryum* a partir de 1970 hasta el año 2000. (Zona 1) junto a un aumento de la especie pionera del bosque secundario *Cecropia* hasta el mismo año. Esto podría indicar que la apertura de tierras con fines agrícolas continuó de tal manera que especies favorecidas por la cantidad de luz como la palma *Astrocaryum* y *Cecropia* dominaron en esta etapa a la vez que especies de disturbio como *Zea mays* aumentaron y otras especies secundarias de la fase tardía disminuyeron.

En términos de sucesión ecológica esto corrobora que la intensidad de manejo aumentó considerablemente reduciendo el tiempo de barbecho o de regeneración de la vegetación secundaria. Esto se debió principalmente a las técnicas agrícolas convencionales que disminuyeron los tiempos de regeneración entre cosechas evitando que el bosque secundario lograra madurar hacia un estado parecido al del bosque nativo (Guariguata y Ostertag, 2001). Esto se ha observado en estudios que evalúan la pérdida de resiliencia de los bosques secundarios en áreas tropicales debido a tres principales componentes: la intensidad de manejo por técnicas convencionales, el tiempo de regeneración del bosque secundario y la conectividad con los remanentes del bosque nativo (Jakovac *et al.*, 2015). De esta manera el aislamiento ocasionado entre los fragmentos de las zonas núcleo o de conservación respecto a las de amortiguamiento facilitaron la fragmentación del bosque ocasionando pérdida de la biodiversidad, de los servicios ecosistémicos y por lo tanto de las interacciones biológicas que componen este tipo de sistemas naturales (Verdú y Valiente-Banuet 2008, Ceccon 2013, Bagchi *et al.* 2014, Martínez-Ramos *et al.* 2016).

Por estas razones, los bosques secundarios en todas sus fases han retomado mucha importancia, principalmente porque proveen de servicios ecosistémicos tales como, protección contra la erosión y la fijación de carbono atmosférico, importantes en el proceso de sucesión o regeneración de un bosque nativo, ser refugio de una gran diversidad de plantas en configuraciones altamente fragmentadas y proveer de recursos alternativos a la madera como semillas o plantas de uso medicinal (Guariguata y Ostertag, 2001). De esta manera en términos de sucesión, conservación y restauración son un incentivo para abatir la ganadería extensiva y la agricultura por métodos convencionales en el manejo de estos sistemas naturales (Brancalión *et al.* 2012, Koleff *et al.* 2012). En México se ha planteado una redefinición de estos bosques para incrementar el tiempo de regeneración y abatir actividades agrícolas convencionales de gran impacto. Se ha propuesto que en lugar de ser

definidos estructuralmente con un área de 4m²/ha y 15 árboles con un diámetro >25 cm, de acuerdo a la Ley de Desarrollo Forestal Sustentable, este aumento en dimensiones a 20m²/ha y 100 árboles por hectárea. Este trabajo llevado a cabo en la Reserva de la Biosfera de Calakmul comprueba que los tiempos de barbecho mejorarían la regeneración del bosque en términos de sus dimensiones permitiendo así abatir la ganadería extensiva y otras actividades convencionales (Román-Dañobeytia, 2014).

Además, es importante mencionar, que sin un adecuado plan de manejo y al intensificarse la agricultura en zonas de amortiguamiento por métodos convencionales utilizando agrotóxicos químicos es posible la recarga de estos compuestos a los sistemas acuáticos, ocasionando mayor impacto ambiental y social (Perfecto y Vandermeer, 2012). Esto puede corroborarse con el registro de diatomeas, en donde la aparición de especies planctónicas versus bentónicas en la parte superficial del núcleo fue más evidente a partir de 1990 hasta el año 2000 con la presencia de las especies *Discostella pseudostelligera* y *Ulnaria delicatissima*. Este recambio se ha reportado en otros estudios debido al incremento de las actividades humanas y con anomalías en la temperatura asociadas con periodos de estratificación de la columna de agua más prolongados (Panizzo *et al.*, 2013). Por otra parte, en dichos estudios, los análisis de diversidad *beta* sugieren que este recambio de especies bentónicas a planctónicas está relacionado con estrategias de dispersión y movilidad que facilitan a los organismos planctónicos adaptarse a una mayor disponibilidad de nutrientes en el epilimnion (Wang *et al.*, 2008).

Dicho de esta manera por la importancia que adquieren los sistemas acuáticos y terrestres en áreas tropicales (Field *et al.*, 1998) así como el nivel de impacto ambiental generado en los Tuxtlas por las actividades humanas (Koleff *et al* 2012, González-Abraham *et al.*, 2015); es importante considerar metodologías que integren indicadores lacustres y terrestres (Moreno 2001, Soininen *et al* 2004, Msaky *et al* 2005, Wetzel *et al* 2012, Vázquez y Caballero 2013, Latorre-Beltrán *et al.* 2014) para conocer el estado de conservación y restauración en el que se puede intervenir (Ceccon, 2013). Debido a estas razones en ecosistemas altamente fragmentados y con actividades económicas históricas es importante tomar en cuenta los espacios de participación social y las herramientas económicas para la restauración y conservación de estos bosques tropicales (Guariguata y Brancalión 2014, Brancalión *et al.* 2012). Dichas herramientas pueden evaluar los costos de oportunidad para

la obtención de madera, cultivos agrosucesionales y productos no maderables con la finalidad de abatir la ganadería extensiva así como la inclusión de pagos por servicios ambientales para la conservación de los recursos hídricos (Brancalión *et al.*, 2012). Estos esfuerzos de restauración además podrían solucionar alteraciones en el régimen hídrico provocadas por la deforestación. Por estas razones, los lagos y la heterogeneidad espacial de la vegetación, son elementos considerados dentro de los planes de manejo integral que posteriormente puedan incluir técnicas de restauración como la fitorremediación entre otras para mejorar la calidad del agua, el suelo o las interacciones biológicas (Lindig-Cisneros y Zambrano, 2009). Entre otras cosas estos proyectos a largo plazo podrían utilizar metodologías económicas como las tasas de descuento o “discounting” en el manejo integral de bosques con la finalidad de asegurar la provisión de una gran cantidad de servicios ambientales en el futuro (Hepburn y Koundouri, 2007). Adicionalmente una nueva definición espacial de los bosques secundarios por su importancia en la regeneración ecosistémica será un factor importante para el desarrollo económico y social en zonas rurales (Román-Dañobeytia *et al.*, 2014).

Por lo anterior la actividad transdisciplinaria jugará un papel importante en la elaboración de proyectos ambientales que generen por si mismos beneficios para la sociedad. Un objetivo importante estará relacionado con la eliminación de externalidades negativas entre los ecosistemas y las actividades económicas que se generan en regiones tropicales de México. Así mismo el componente social y la capacidad de autogestión serán características esenciales para el desarrollo de programas que aseguren un adecuado uso del manejo de los recursos naturales. Finalmente y tomando como ejemplo el corredor biológico mesoamericano es fundamental considerar los enlaces entre las Áreas Naturales Protegidas frente a las zonas de producción para evitar el aislamiento genético de las especies, pero sobre todo para proponer desarrollos agroecológicos de bajo impacto con la finalidad de conservar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que brindan (Toledo, 2005).

CONCLUSIONES

En el presente estudio la comparación entre datos científicos e históricos fue importante para esclarecer los principales eventos de disturbio e impacto humano en los Tuxtlas. Esta comparación sugiere que en los estudios paleolimnológicos y paleoecológicos el uso de multiproxies es complementario al conocimiento ecológico que se obtiene de trabajos actuales de referencia. Por estas razones la información a través del tiempo pero también el conocimiento sobre la configuración espacial de la zona fueron elementos importantes en la descripción de la historia de disturbio del lago de Chalchoapan en los Tuxtlas, Veracruz.

De esta manera el estudio identificó tres importantes etapas de disturbio, la primera entre 1837 a 1915, con dos eventos importantes de erosión que se relacionan con alta productividad del lago y por otra parte un bosque secundario y de montaña rodeado por vegetación de disturbio. La segunda etapa entre 1915 a 1954 con un aumento del COT y la relación C/N que identifican un umbral importante por la anoxia de las aguas del fondo en el lago de Chalchoapan y por otra parte con un incremento de la deforestación por la presencia de maíz. Finalmente el estudio identificó la tercera etapa de disturbio por una reducción de especies de bosque de montaña y vegetación secundaria así como la presencia de la especie de diatomea *A. minutissimum* indicadora de deforestación por una intensificación de la actividad agrícola.

Adicionalmente otros aspectos concluyen que el uso y análisis de núcleos sedimentarios cortos son herramientas esenciales para conocer el estado actual de las Áreas Naturales Protegidas en México que se encuentran bajo diferentes escenarios ambientales. Esto es posible debido a la recopilación de registros biológicos, históricos, ecológicos, políticos y sociales que han caracterizado a lo largo del tiempo al área de estudio. Por otra parte, también son importantes porque proveen las bases para la medición y evaluación del éxito de prácticas de conservación y restauración en escalas de tiempo cortas. Dicho de esta manera los núcleos cortos pueden ser indicadores del impacto humano pasado y también para el monitoreo de nuevos proyectos que involucran algunas técnicas de manejo alternativas.

De esta manera en términos de restauración y conservación es un estudio pionero que ejemplifica las diferentes externalidades que surgen de los problemas ambientales entre diferentes ecosistemas, instituciones y actividades humanas dentro de las áreas de estudio. Por ejemplo, la agricultura, la ganadería y cambios en el uso de suelo como la deforestación que desencadenan la eutrofización de lagos así como la fragmentación y pérdida de los servicios ecosistémicos del bosque. Por estas razones los resultados obtenidos sugieren que algunos elementos relacionados con la historia de disturbio de los Tuxtlas se relacionan con técnicas de manejo que aceleran los bienes de oferta y demanda. Por ejemplo, la intensidad de manejo de las actividades agrícolas para el desarrollo de monocultivos convencionales utilizando agrotóxicos químicos, así como la ganadería extensiva en un modelo que se intensificó en áreas decretadas para la producción versus la conservación.

Por lo tanto, el presente trabajo puede sumarse a iniciativas de restauración y conservación que ejemplifican la importancia que algunos elementos estructurales como la vegetación secundaria juega en la regeneración del bosque tropical de los Tuxtlas. A su vez, aspectos importantes como el manejo adecuado de las cuencas para mejorar el estado trófico actual de los lagos mediante el pago por servicios ecosistémicos, así como también los beneficios de la conectividad entre los remanentes del bosque para evitar el aislamiento genético de las especies. Entre otras cosas podrá sumarse a iniciativas tales como los sistemas agrosilvopastoriles o agroecológicos de menor impacto que compensen social y económicamente factores como la degradación y la fragmentación de los bosques.

Finalmente el presente estudio será un antecedente para la inclusión de herramientas económicas y sociales que tomen en cuenta los antecedentes históricos y paleoecológicos de la región de los Tuxtlas. Además estas metodologías estarán relacionadas con proyectos que mejoren y aseguren la calidad de vida de la población que dependen en general de los recursos naturales que brinda el bosque tropical en el sur del estado de Veracruz. Así mismo, estos fundamentos contribuirán al desarrollo de una ciencia transdisciplinaria que logre reunir a las instituciones que participan en el manejo de Áreas Naturales Protegidas en diferentes regiones. Por lo tanto, la comunicación e intercambio de proyecciones entre los diferentes actores jugarán un papel importante en términos de gobernanza que favorezcan el beneficio cultural, social, educativo y económico de la región de los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México.

REFERENCIAS

1. Álvarez del Castillo, C. 1977. *Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán San Martín Tuxtla, Veracruz*, Biótica, 2, pp. 3-54.
2. Amin S, Parker M, Armbrust E. 2012. *Interactions between diatoms and bacteria. Microbiology and molecular biology reviews*. Volume 76. Number 3 p.667-684.
3. Antón-Garrido B, Romo S, Villena J. 2013. *Diatom species composition and índices for determining the ecological status of coastal Mediterranean Spanish lakes*. Anales Del Jardín Botánico de Madrid 70(2): 122-135.
4. Appleby P y Oldfield, F. 1983. *The assessment of ²¹⁰Pb data from sites with varying sediment accumulation rates*. Hydrobiologia. 103, 29-35.
5. Arroyo-Rodríguez, B., Cavender-Bares, J., Escobar, Federico., Melo, F., Tabarelli, M y Santos B. 2012. *Maintenance of tree phylogenetic Diversity in a highly fragmented rainforest*. Journal of Ecology.
6. Avissar R, Werth D. 2004. *Global Hydroclimatological Teleconnections Resulting from tropical deforestation*. Journal of Hydrometeorology. Volume 6. 134-145.
7. Bagchi, R., Gallery, R., Gripenberg, S., Gurr, S., Narayan, L., Addis, C., Freckleton, R y Lewis, O. 2014. *Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition*. Letters. Nature. Vol. 506.
8. Bahls, L. (2014). *Brachysira vitrea*. In *Diatoms of the United States*. Retrieved May 26, 2015, from http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/brachysira_vitrea
9. Bala G, Caldeira K, Wickett M, Phillips T, Lobell D, Delire C, Mirin A. 2007. *Combined climate and carbon cycle effects of large-scale deforestation*. PNAS. Vol.104. 6550-6555.
10. Barbour M, Gerritsen J, Snyder B, Stribling J. 1999. *Rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish*. United States Environmental Protection Agency; Washington. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable.
11. Barinova S, Anissimova O, Nevo E, Jarygin M, Wasser S. 2004. *Diversity and Ecology of algae from the Nahal Qishon River, northern Israel*. Plant Biosystems, Vol. 138, No.3, pp. 245-259.
12. Battarbee R, Carvalho L, Juggins S. 2001. *Diatoms*. En J. P. Smol, H.J.B Birks and W.M Last (eds), 2001. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*.

- Volume 3: Terrestrial, Algal and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
13. Bellinger B, Cocquyt C, O'Reilly C. 2006. *Benthic diatoms as indicators of eutrophication in tropical streams*. Hydrobiologia (2006) 573:75–87.
 14. Bennett K y Willis K. 2001. *Pollen*. En J. P. Smol, H.J.B Birks and W.M Last (eds), 2001. Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
 15. Bernal J, Beramendi L, Lugo-Ibarra K, Walter S. 2010. *Revisión de algunos geocronómetros radiométricos aplicables al Cuaternario*. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Volumen 62, Num.3, 2010. 305-323.
 16. Brancalión P, Viani R, Strassburg B, Rodrigues S. 2012. *Finding the money for tropical forest restoration*. Unasyva 239, Vol.63.
 17. Caballero M., G. Vázquez, M. S. Lozano, A. Rodríguez, S. Sosa, C. Ruiz y B. Ortega. 2006. *Present limnological conditions and recent (ca. 340 yr) paleolimnology of a tropical lake in the Sierra de Los "Tuxtlas", eastern Mexico*". Journal of Paleolimnology, 351 pp. 83-97.
 18. Caballero M., S. Lozano y B. Ortega. 2011. *Impacto humano y cambio climático en la región de Los Tuxtlas y sus implicaciones paleoambientales en Mesoamérica. Escenarios de cambio climático: Registros del Cuaternario en América Latina (Vol. II)*. Caballero M. y Ortega B. (compiladoras). Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM (ISBN: 978-607-02-2439-1) pp 41-56.
 19. Caballero M, Vázquez G, Ortega B, Favila M, Lozano S. 2015. *Responses to a warming trend and "El Niño" events in a Tropical lake in western Mexico*. Aquatic Sciences.
 20. Calderón-Patrón J, Moreno C, Zuria I. 2012. *La diversidad beta medio siglo de avances*. Revista Mexicana de Biodiversidad 83: 879-891.
 21. Castillo, G., y J. Laborde. 2004. *La vegetación*, en S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez (comp.), *Los Tuxtlas, El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea, Xalapa, pp. 23 I -2 70.
 22. Ceccon E. 2013. *Restauración en Bosques Tropicales: Fundamentos ecológicos, prácticos y sociales*. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, UNAM.2013.

23. Cocquyt C. 2007. *Diatom diversity in Hausburg Tarn, a glacial lake on Mount Kenya, East Africa*. Diatom Research, Volume 22 (2), 255-285.
24. Colfer C y Pfund J. 2011. *Collaborative governance of tropical landscapes*. Earthscan: London: UK. 2011.
25. Congestri R, Di Pippo F, De Philippis R, Buttino I, Paradossi G, Albertano P. 2006. *Seasonal succession of phototrophic biofilms in an Italian wastewater treatment plant biovolume, spatial structure and expolysaccharides*. Aquatic Microbial Ecology. Vol.45: 301-312.
26. Correa- Metrio A, Dechnik Y, Lozano- García S, Caballero M. 2014. *Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify Ecological changes from fossil data sets*. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Volumen 66, No1. P. 135-143
27. Dirzo, R. y A. Miranda, 1991. *El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente Americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia*. Interciencia 16: 240–247.
28. Dirzo, R. y M. C. García. 1992. *Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico*. Conservation Biology, 6, pp. 84-90.
29. Erdtman G. 1969. *Handbook of Palynology, An Introduction to the study of pollen grains and spores*. Hafner Publishing Co., New York.
30. Evans M, Heller F. 2003. *Environmental magnetism. Principles and applications of enviromagnetics*. Academic Press. An imprint of Elsevier science. 317pp.
31. Ferrari, L., López- Martínez, M., Aguirre-Díaz, G., Carrasco-Núñez, G. 1999. *Space time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: Occidental to the Mexican Volcanic Belt*. Geology 27, 303-307.
32. Ferrari, L., Tagami, T., Eguchi, M., Orozco-Esquivel., Petrone, Ch., Jacobo-Albarrán, J y López-Martinez, M. 2005. *Geology, geochronology and tectonic setting of late Cenozoic volcanism along the southwestern Gulf of Mexico. The Eastern alkaline province revisited*. Journal of volcanology and geothermal research 146: 284-306.
33. Field C, Behrenfeld M, Randerson J, Falkowski P. 1998. *Primary Production of the Biosphere: Integrating terrestrial and Oceanic Components*. Science. Vol. 281.
34. Finkel Z, Matheson K, Regan K, Irwin A. 2010. *Genotypic and phenotypic variation in diatom silification under paleo- oceanographic conditions*. Geobiology.
35. Finstad AG, Hein CL. 2012. *Migrate or stay: Terrestrial primary productivity and climate drive anadromy in Arctic char*. Global Change Biology 18: 2487–2497.

36. Fluin J, Tibby J, Gell P. 2010. *The palaeolimnological record from Lake Cullulleraine, lower Murray River (south-east Australia): implications for understanding riverine histories*. Journal of Paleolimnology. 43:309-322.
37. Friedel J, Langer T, Siebe C, Stahr K. 2000. *Effects on long term waste water irrigation on soil organic matter soil microbial biomass and its activities in central Mexico*. Biol. Fertil. Soils. 31 414- 421.
38. Goman M, Byrne R. 1998. *A 5000 year record of agricultural and tropical forest clearance in the Tuxtlas, Veracruz, México*. The Holocene 8(1), 83-89.
39. Gómez-Pompa A, Vázquez-Yanes C. 1976. *Estudio sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de la vida de las especies secundarias*. En: Gómez-Pompa A, Vázquez-Yanes C, del Almo S., Butanda C. (Eds), Regeneración de selvas. Compañía editorial Continental, México, pp. 579-593.
40. González J. 1991. *Los Tuxtlas*. Xalapa: Gobierno del estado de Veracruz. Archivo General del Estado.
41. González E, Dirzo R, Vogt R. 1997. *Historia Natural de los Tuxtlas*. México: UNAM, Instituto de Biología: UNAM, Instituto de Ecología, 1997.
42. González B. 2006. *La Revolución Verde en México*. Agraria, Sao Paulo, No. 4, pp.40-68.
43. González-Abraham C, Ezcurra E, Garcillán P, Ortega-Rubio A, Kolb M, Bezaury J. 2015. *The human Footprint in Mexico: Physical Geography and Historical Legacies*. PLoS ONE 10(3).
44. Goslar T, Ganowicz M, Czernik J, Sikorski J. 2000. *First measurements of natural radioactivities of ²¹⁰Pb in the Institute of Physics, Silesian University of Technology*. Geochronometria Vol. 18, pp 29-34. Journal on Methods and Applications of Absolute Chronology.
45. Grimm, E. 1991. Tilia 1.12, Tilia-Graph 1.18. Springfield, Illinois: Illinois State Museum, Research and Collection Center.
46. Grimm E.C. 1992. TILIA 2 Software. Illinois State Museum, Springfield.
47. Grimm E.C. 1997. CONISS: *A FORTRAN program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares*. Computers and Geosciences 13: 13–35.
48. Guerrero J, Echenique R. 2006. *Discostella Taxa (Bacillariophyta) from the Rio Limay basin (northwestern Patagonia, Argentina)*. Eur. J. Phycol., 41.:83-96.

49. Guariguata M, Ostertag R. 2001. *Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics*. Forest Ecology and Management 148. 185-206.
50. Guariguata M, Brancalion P. 2014. *Current challenges and Perspectives for Governing Forest Restoration*. Forests. 5. 3022-3030.
51. Guevara, S., Purata, E., Vander Maarel, E. 1986. *The role of remnant forest trees in tropical secondary succession*. Vegetation 66: 77-84.
52. Guiry M y Guiry M. 2014. Algaebase. World-Wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Searched on 20 November, 2014.
53. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis*. Palaeontologia Electronica 4(1): 9pp.
54. Hepburn C, Koundouri P. 2007. *Recent advances in discounting: Implications for forest economics*, Journal of Forest Economics 13 (2007) 169-189.
55. Hill, M. 1973. *Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences*. Ecology 54: 427-432.
56. Hill M, Gauch H. 1980. *Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique*. Vegetatio vol. 42: 47-58.
57. Ibarra, G., M. Martinez, R. Dirzo y J. Núñez. 1997. *La Vegetación*. en E. González, R. Dirzo y R. Vogt (comp.), *Historia natural de Los Tuxtlas*, UNAM, pp. 61-85.
58. Ibarra C, Tavera R, Novelo E. 2009. *Diversity and structure of periphyton and metaphyton Diatom communities in a tropical wetland in Mexico*. Revista Mexicana de Biodiversidad 80: 763-769.
59. Jackson J, Hobbs R. 2009. *Ecological Restoration on the light of Ecological History*. Science. Vol. 325.
60. Jakovac C, Peña-Claros M, Kuyper T, Bongers F. 2015. *Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon*. Journal of Ecology, 103, 67-77.
61. Jolley E, Jones A. 1977. *The interaction between Navicula muralis Grunow and associated species of Flavobacterium*. Br. phycol. J. 12: 315-328.
62. Jost L. 2006. *Entropy and diversity*. Oikos 113:363-375.
63. Jost L. 2007. *Partitioning diversity into independent alpha and beta components*. Ecology. Vol. 88, No.10.
64. Kapp R. 1969. *How to know pollen and spores*. (Pictured- Key nature series).

65. Karosienė J y Kasperovičienė J. 2008. *Seasonal succession of epiphyton algal communities on Phragmites australis (Cav.) Trin. Ex Steud. In a mesoeutrophic lake.* Ekologija. Vol. 54. No. 1. P. 32-39.
66. Kaushal S y Binford M. 1999. *Relationships between C:N ratios of lake sediments, organic matter sources, and historical deforestation in lake Pleasant, Massachusetts, USA.* Journal of Paleolimnology 22: 439- 442.
67. Kelly M, Bennion H, Cox E, Goldsmith B, Jamieson J, Juggins S, Mann D, Telford R. 2005. *Common freshwater diatoms of Britain and Ireland: an interactive key.* Environment Agency, Bristol.
68. Kociolek, P. (2011). *Encyonopsis microcephala.* In *Diatoms of the United States.* Retrieved May 26, 2015, from http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/encyonopsis_microcephala
69. Koleff P, Urquiza-Haas T, Contreras B. 2012. *Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo.* Ecosistemas 21 (1-2). 6-20
70. Kramer K, Lange-Bertalot. 1988. *Susswasserflora von Mitteleuropa, Vol 2/2 Bacillariaceae, Ephitemiaceae, Surirellaceae.*
71. Kramer K, Lange-Bertalot. 1991. *Susswasserflora von Mitteleuropa, Vol 2/3 Bacukkaruiohtyceae. Centrales, Fragilariales, Eunotiaceae.*
72. Kramer K, Lange-Bertalot. 1991. *Susswasserflora von Mitteleuropa, Vol 2/4 Bacukkaruiohtyceae. Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema.*
73. Kramer K, Lange-Bertalot. 1997. *Susswasserflora von Mitteleuropa, Vol 1/3 Bacillariophyceae. Naviculaceae.*
74. Kremp G. 1968. *Morphologic encyclopedia of palynology. An international collection of definitions and illustrations of spores and pollen,* (Arizona. University Program in geochronology).
75. Lange-Bertalot H. 2001. *Diatoms of Europe. Volume 2. Navicula sensu stricto. 10 Genera separated from Navicula sensu lato. Frustulia.* A.R.G. Gantner Verlag K.G.
76. Latorre-Beltrán I, Novelo-Gutiérrez R, Fávila M. 2014. *Diversidad genérica de Trichoptera (Insecta) en dos microcuencas del Páramo Rabanal (Cundinamarca-Boyaca, Colombia).* Revista Biología Tropical. Vol. 62: 97-110.

77. Lewis, W. M., 1978. *Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate*. American Naturalist, 112: 401-414.
78. Lewis W. 2000. *Basis for the protection and management of tropical lakes*. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 5: 35-48.
79. Lewis S, Malhi Y, Phillips O. 2004. *Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests*. Philosophical Transactions of the Royal Society London. 359, 437-462.
80. Lindig-Cisneros R y Zambrano L. 2009. Aplicaciones prácticas para la conservación y restauración de humedales y otros ecosistemas acuáticos. En: Sánchez, o., Herzig, M., Peters, E., Márquez, R. & L. Zambrano eds. *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México*. Primera edición, Instituto Nacional de Ecología, México. Pp: 167-188.
81. Longobardi P, Montenegro A, Beltrami H, Eby M. 2016. *Deforestation induced climate change: effects of spatial scale*. PLoS ONE 11(4): e0153357. Doi:10.1371/journal.pone.0153357
82. Lowe, R. 2015. *Discostella pseudostelligera*. In *Diatoms of the United States*. Retrieved March 15, 2016, from http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/discostella_pseudostelligera.
83. Lozano-García M y Martínez E. 1990. *Palinología de los Tuxtlas: especies arbóreas*. Publicaciones especiales Del Instituto de Biología Núm 3.
84. Lozano-García M, Caballero M, Ortega B. 2007. *Evidencia del Impacto Humano y Cambio Climático Natural en la región de los Tuxtlas, Ver. Un enfoque Multidisciplinario*. Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 10(2):49-55.
85. Luttenton, M.R. & Lowe, R.L. 2006. *Response of a lentic periphyton community to nutrient enrichment at low N: P ratios*. Journal of Phycology 42: 1007-1015.
86. Lysáková M, Kitner M, Poulicková A. 2007. *The epipellic algae of fishponds of central and northern Moravia (The Czech Republic)*. Fottea Olomouc, 7(1):69-75.
87. MacCabe S, Cyr H.2006. *Environmental variability influences the structure of benthic algal communities in an oligotrophic lake*. Oikos 115: 197-206.
88. Mann D. 1999. *The species concept in diatoms*. Phycologia (1999). Volume 38 (6), 437-495.
89. Mann, DG, Evans KM. 2007. *Molecular Genetics and the Neglected Art of Diatomics*. In Brodie J, Lewis J (Eds). *Unravelling the Algae the Past, Present, and Future of Algal Systematics*. CRCPress,BocaRaton,pp231–267

90. Marchant R, Almeida L, Behling H, Berrio J, Bush M, Cleef A, Duivenvoorden J, Kappelle M, De Oliveira P, De Oliveira A, Lozano-García S, Hooghiemstra H, Ledru M, Ludlow-Wiechers B, Markgraf V, Mancini V, Paez M, Prieto A, Rangel O, Salgado-Labouriau M. 2002. *Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database*. Review of Paleobotany and Palynology 121. 1-175.
91. Martínez-Ramos M. Ortiz Rodríguez I, Piñero D, Dirzo R, Sarukhán. *Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves*. PNAS. 2016.
92. Medel y Alvarado L. 1963. *Historia de San Andrés Tuxtla, 1532-1950*. Prólogo de Leonardo Pasquel. México, Citlaltepetl. 1963.
93. Meyers P y Lallier- Vergés. 1999. *Lacustrine sedimentary organic matter records of Lake Quaternary paleoclimates*. Journal of Paleolimnology 21: 345-372.
94. Michel T, Saros J, Interlandi S, Wolfe A. 2006. *Resource requirements of four freshwater diatom taxa determined by in situ growth bioassays using natural populations from alpine lakes*. Hydrobiologia. 569: 235-243.
95. Morales, E. (2010). *Staurosira construens*. In Diatoms of the United States. Retrieved November 28, 2016, from http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/staurosira_construens_var_venter.
96. Moreno C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Manuales y Tesis SEA.
97. Moreno C, Barragán F, Pineda E Pavón N. 2011. *Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas*. Revista Mexicana de Biodiversidad 82: 1249-1261.
98. Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H y Sheffer, M. 2011. *Allied attack: climate change and eutrophication*. Inland Waters. 1, pp. 101-105.
99. Msaky E, Livingstone E, Davis O. 2005. *Paleolimnological investigations of anthropogenic environmental change in Lake Tanganyika: V. Palynological evidence for deforestation and increased erosion*. Journal of Paleolimnology. 34:73-83.
100. Noller J, Sowers J, Colam S, Pierce K. 2000. *Introduction to Quaternary Geochronology*. *Quaternary Geochronology: Methods and Applications*. American Geophysical Union.

101. Novelo E. 2012. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Facultad de Ciencias. Instituto de Biología. 102:1-230.
102. Organization for Economic Cooperation and Development (OCDE). *Eutrophication of water: Monitoring, Assessment and Control*. Organization for Economic Cooperative Development, Paris, 1982.
103. Panizzo V, Mackay A, Rose N, Rioual P, Leng M. 2013. *Recent paleolimnological change, northeast China: Climatic versus anthropogenic forcing*. *Quaternary International*. Volumes, 290-291. Pages 322-334.
104. Paré L y Fuentes T. 2007. *Gobernanza ambiental y políticas públicas en Áreas Naturales Protegidas: lecciones desde los Tuxtlas*. Cuadernos de Investigación 38. México: UNAM, Instituto de Investigaciones Sociales.
105. Patrick R, Reimer C. 1966. *The Diatoms of the United States. Exclusive of Alaska and Hawaii*. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Number 13.
106. Perfecto I, Vandermeer J. 2012. *Separación o Integración para la conservación de biodiversidad: la ideología detrás del debate "land-sharing" frente a "land-sparing"*. *Ecosistemas* 21 (1-2): 180-191.
107. Podda F, Medas D, Giudici G, Ryszka P, Wolowski K, Turnau K. 2013. *Zn biomineralization processes and microbial biofilm in a metal-rich stream (Naracauli, Sardinia)*. *Environmental Pollution Science Research*.
108. Potapova, M. & Hamilton, P.B. 2007. *Morphological and ecological variation within the Achnantheidium minutissimum (Bacillariophyceae) species complex*. *Journal of Phycology* 43(3): 561-575, 10 figs, 3 tables.
109. Potapova, M. 2009. *Achnantheidium minutissimum*. In *Diatoms of the United States*. Retrieved May 25, 2015, from http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/Achnantheidium_minutissimum
110. Potapova, M. 2010. *Achnantheidium exiguum*. In *Diatoms of the United States*. Retrieved May 25, 2015, from http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/achnantheidium_exiguum
111. Poulicková A, Vasela J, Neustupa J, Skaloud P. 2010. *Pseudocryptic Diversity versus Cosmopolitanism in Diatoms: a case study on Navicula cryptocephala Kütz. (Bacillariophyceae) and morphologically similar taxa*. *Protist*, Vol. 161, 353-369.

112. Qin, B., Gao, G., Zhu, G., Zhang, Y., Song, Y., Tang, H., Xu, H., Deng, J. 2013. *Lake Eutrophication and its ecosystem response*. Chinese Science Bulletin, Vol. 58, No: 9, 961-970.
113. Román-Dañobeytia, Levy-Tacher S, Macario-Mendoza P, Zúñiga-Morales J. 2014. *Redefining secondary forest in the Mexican forest code: Implications for Management, Restoration, and Conservation*. Forest, 5, 978-991.
114. Roubik D, Moreno E. 1991. *Pollen and spores of Barro Colorado Island*. St Louis, Miss.: Missouri Botanical Garden, 1991.
115. Rzedowski J. 1996. *Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México*. Acta Botánica México 35: 25-44.
116. Sala S, Ramírez J, Plata Y. 2008. *Diatoms from lentic and lotic systems in Antioquia, Chocó and Santander Departments in Colombia*. Revista Biología Tropical. Vol 56 (3): 1159-1178.
117. Salinas V. 2015. *Taxonomía y distribución de las diatomeas epilíticas de ríos en la cuenca de México*. Tesis de Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias.
118. Salomoni S, Rocha O, Callegaro V, Lobo E. 2006. *Ephilitic diatoms as indicators of water quality in the Gravataí River, Río Grande do Sul, Brazil*. Hydrobiologia. 559:233-246.
119. Sánchez-Cabeza J y Ruiz-Fernández A. 2012. *^{210}Pb sediment radiochronology: an integrated formulation and classification of dating models*. Geochimica et Cosmochimica Acta 82, 183–200.
120. Sandgren P y Snowball I. 2001. *“Application of mineral magnetic techniques to Paleolimnology. En Tracking Environmental Change Using Lakes Sediments. Volume 2. Physical and Geochemical Methods*. W. M. Last y P. Smol (Eds). 2001. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
121. Saulnier-Talbot E, Gregory-Eaves I, Simpson K, Efitre J, Nowlan T, Taranu Z, Chapman L. 2014. *Small changes in climate can profoundly alter the dynamics and ecosystems services of tropical crater lakes*. PLoS ONE 9(1): e86561. Doi:10.1371/journal.pone.0086561.
122. Schindler D. 2012. *The dilemma of controlling cultural eutrophication of lakes*. Proceedings of the Royal Society B. doi:10.1098/rspb.2012.1032.
123. Schmidt R, Kamenik C, Lange-Bertalot H, Klee R. 2004. *Fragilaria and Staurosira (Bacillariophyceae) from sediments surfaces of 40 lakes in the Australian Alps in*

- relation to environmental variables, and their potential for paleoclimatology.* Journal of Limnology. 63(2): 171-189.
124. Schwarzbald H, Lobo E, Oliviera M. 2006. *Ecology of the epilithic Diatom community in a low-order stream system of the Guaíba hydrographical region: subsidies to the environmental monitoring of southern Brazilian aquatic systems.* Acta. Limnol. Brasil, 18(1): 9-27.
 125. Sikorski J y Bluszcz A. 2008. *Application of α and γ spectrometry in the ^{210}Pb method to model sedimentation in artificial retention reservoir.* Geochronometria 31, pp 65-75.
 126. Smith, V., Tilman, G., Nekola, J. 1999. *Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine and terrestrial ecosystems.* Environmental Pollution 100 (1999) 179-196.
 127. Smol J, Wolfe A, Birks J. 2005. *Climate driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes.* PNAS. Environmental Sciences. Vol. 102. No 12. 4397-4402.
 128. Soininen J, Paavola R, Muotka T. 2004. *Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients.* Ecography 27: 330-342.
 129. Soininen J, Luoto M. 2012. *Is catchment productivity a useful predictor of taxa richness in lake plankton communities?* Ecological Applications 22: 624–633.
 130. Soininen J, Bartels P, Heino J, Luoto M, Hillebrand H. 2015. *Toward more integrated Ecosystem research in aquatic and terrestrial environments.* Bioscience. Vol.65 No.2
 131. Solak C, Barinova S, ACS E, Dayioglu H. 2011. *Diversity and Ecology of diatoms from Felent creek (Sakarya river basin), Turkey.* Turk J. Bot. 36. 191- 203.
 132. Soto, M y L. Gama. 1997. *Climas*, en E. González, R. Dirzo, y R. Vogt (comp.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*, UNAM, México DF, pp. 7-23.
 133. Sousa, M. 2011. *Lonchocarpus del género Lonchocarpus (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae): nuevas especies y subespecie para México y Mesoamérica.* Acta Botánica Mexicana no.94.
 134. Talbot M y Laerdal T. 2000. *The late Pleistocene- Holocene Paleolimnology of Lake Victoria, East Africa based upon elemental and isotopic analyses of sedimentary organic matter.* Journal of Paleolimnology 23 141: 164.

135. Tanner P, Pan S, Yu K. 2000. *γ -Ray Spectrometric and a α -Counting Method Comparison for the Determination of Pb-210 in Estuarine Sediments*. Applied Spectroscopy, Volume 54, Number 10.
136. Thomas E y John J. 2010. *Diatoms in wetlands from the south-west of Western Australia: community structure in relation to pH*. Journal of the Royal Society of Western Australia, 93: 29-42.
137. Toledo V. 2005. *Repensar la conservación: ¿áreas naturales protegidas o estrategia bioregional?* Gaceta Ecológica (77).
138. Torres- Rodríguez E, Lozano-García S, Figueroa-Rangel B, Ortega-Guerrero B, Vázquez-Castro G. 2012. *Cambio ambiental y respuestas de la vegetación de los últimos 17000 años en el centro de México: el registro del lago Zirahuén*. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v.29,núm.3 2012,p.764-778..
139. Tilman D, Fargione J, Wolff B, D' Antonio C, Dobson A, Howarth R, Schindler D, Schlesinger W, Simberloff D, Swackhamer D. 2001. *Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change*. Science. Vol. 292.
140. Turner, I. 1996. *Species loss in fragments of tropical rainforest: a review of the evidence*. Journal of Applied Ecology, 33, 200-209.
141. Tylmann W. 2004. *Estimating recent sedimentation rates using ^{210}Pb on the example of morphologically complex lake (Upper lake Radunskie, N Poland)*. Geochronometria Vol. 23, pp 21-26. Journal on methods and Applications of Absolute Chronology.
142. Valadez F y Hernández L. 2012. *Diatomeas perifíticas de Laguna Lagartos, Akumal, Quintana Roo*. En: Sánchez A. J, Chiappa Carrara X, Brito Pérez R. Eds. *Recursos Acuáticos Costeros del Sureste. Vol I*. pp. 147-149. México: CONCIYTEY (Consejo de ciencia innovación y tecnología del estado de Yucatán)- UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México).
143. Van Vijver B, Kopalová K. 2014. *Four Achnantheidium species (Bacillariophyta) formerly identified as Achnantheidium minutissimum from the Antarctic Region*. European Journal of Taxonomy. 79: 1-19.
144. Vázquez G, Favila M, Madrigal R, Montes C, Baltanás A y Bravo M. 2004. *Limnology of crater lakes in Los Tuxtlas, México*. Hidrobiología 523: 59–70.
145. Vázquez G., Jiménez, S., Favila, M., Martínez, A. 2005. *Seasonal dynamics of the phytoplankton community and cyanobacterial dominance in a eutrophic crater lake in Los Tuxtlas, México*. ÉCOSCIENCE, Vol. 12 (4).

146. Vázquez G., Caballero M.M., Lozano S., Rodríguez A. 2007. *Lagos cráter de la región de Los Tuxtlas: limnología, flora algal y estudio paleolimnológico de la deforestación reciente*. En: De la Lanza G. (ed.), *Las aguas interiores de México*. (ISBN 978-468-463-132-3) Editorial AGT, México. pp: 213-232
147. Vázquez G, Ake-Castillo J, Fávila M. 2011. *Algal assemblages and their relationship with water quality in tropical streams with different land uses*. *Hydrobiologia* 667:173-189.
148. Vázquez G y Caballero M. 2013. *The structure and species composition of the diatom communities in tropical volcanic lakes of eastern Mexico*. *Diatom Research* Vol. 28, No. 1, March 2013, 77–91.
149. Velázquez E. 2006. *Territorios fragmentados: estado y comunidad indígena en el istmo veracruzano*. México, D.F: CIESAS; Zamora Michoacán: El colegio de Michoacán, 2006.
150. Verdú M y Valiente-Banuet A. 2008. *The nested assemblies of Plant Facilitation Networks prevent Species Extinctions*. *The American Naturalist*, 172: 751-760.
151. Vergara M. 2014. *Diatomeas como indicadores de impacto Antropogénico y variabilidad climática en el lago la "Alberca" en Tacámbaro Michoacán*. Tesis Licenciatura. FES- Zaragoza. UNAM.
152. Wang L, Lu H, Liu J, Gu Z, Mingram Z, Chu G, Li J, Rioual P, Negendank J, Jan H, Liu T. 2008. *Diatom based inference of variations in the strenght of Asian Winter monsoon winds between 17,500 and 6000 calendar years B. P.* *Journal of Geophysical Research*, Vol. 113.
153. Wang J, Soininen J, Zhang Y, Wang B, Yang X, Shen J. 2012. *Patterns of elevational beta diversity in micro- and macroorganisms*. *Global Ecology and Biogeography*.
154. Wetzel C, Bicudo D, Ector L, Lobo E, Soininen J, Landeiro V, Bini L. 2012. *Distance decay of similarity in Neotropical Diatom Communities*. *Plos One*. Volume 7. Issue 9.
155. Wetzel C, Ector L, Van de Vijver B, Compere P, Mann D. 2015. *Morphology Typification and critical analysis of some ecologically important small naviculoid species (Bacillariophyta)*. *Fottea, Olomouc*, 15(2):203-234.
156. Williams D, Round F. 1987. *Revision of the genus Fragilaria*. *Diatoms Research* 2: 267-288.

157. Williamson, C., Saros, J., Warwick, F., Smol, P. 2009. *Lakes and reservoirs as sentinels, integrators and regulators of climate change*. *Limnology and Oceanography*, 54(6, part 2), 2009, 2273-2282.
158. Wolfe P, Kling H. 2001. *A consideration of some North American soft-water Brachysira taxa and description of B. arctoborealis sp.nov.* In: Jahn, R., J. P. Kociolek, A. Witkowski and P. Compere (Eds): *Lange-Bertalot-Festschrift*: 243-264. Gantner, Ruggell.-ISBN 3-904144-26-X.

ANEXOS

Glosario Ecológico de Diatomeas

Bentónico: hábitat u organismos que viven en los cuerpos acuáticos y se alimentan del detritus del fondo.

Ticoplanctónico: hábitat u organismos que viven tanto en el plancton de la columna de agua como adheridas algún sustrato.

Planctónico: hábitat u organismos que viven sobre la columna de agua y forman parte de la cadena alimenticia de los ambientes acuáticos marinos o de agua dulce.

Epífito: hábitat u organismos que tienen como forma de vida adherirse algún sustrato orgánico o vegetal, por ejemplo, macrófitas acuáticas.

Epilítico: hábitat u organismos que tienden a desarrollarse sobre las rocas de algún cuerpo acuático.

Aerófitico o Aerófila: hábitat u organismos que se desarrollan en condiciones semisumergidas en cuerpos de agua poco profundos.

Epipélico: hábitat u organismos que se desarrollan sobre un sustrato principalmente compuesto de limos y arcillas.

Euritérmico: organismos que pueden tolerar grandes diferencias de temperatura

Templado: organismos que se desarrollan en ambientes templados principalmente en el hemisferio norte del planeta tierra.

Cálida o Cálido: organismos que se desarrollan en condiciones cálidas en lagos principalmente tropicales.

Reofilia: característica ecológica que define cualquier cuerpo de agua de acuerdo al tipo de dinámica que presenta; por ejemplo, si son aguas estancadas, con movimiento, ríos, arroyos etc.

Saprobia: organismos que viven en medios ricos de sustancias orgánicas en descomposición.

Eurisaprobio: organismos que presentan un intervalo amplio a la saprobiedad.

Polisaprobio-mesosaprobio: organismos que pueden vivir en aguas muy contaminadas sin oxígeno con cantidades masivas de oxígeno hasta en cuerpos donde predominan los procesos de oxidación.

Alfa-mesosaprobio: organismos que se desarrollan en ambientes con oxígeno pero donde el consumo incrementa conforme la actividad bacteriana aparece. Organismos superiores como plantas y otros animales no suelen desarrollarse. Predominan las diatomeas y otras algas verdes.

Beta-mesosaprobio: organismos que viven en cuerpos de agua con bastante oxígeno, principalmente rodeados de vegetación herbácea. En este nivel otros tipos de organismos son más abundantes y diversos que en el nivel alfa-mesosapróbica.

Oligo-saprobio: organismos que crecen en cuerpos de agua poco contaminados, ricos en oxígeno y que carecen casi por completo de sustancias orgánicas. La cantidad de especies debido a la escasez de nutrientes es menor que en los niveles beta y alfa mesosapróbico.

Oligo-beta-mesosaprobio: organismos que crecen en ambientes con buena cantidad de oxígeno pero con la presencia de macrófitas.

Saprófita: microorganismos que tienden a vivir sobre materia orgánica muerta.

Halobia: organismos que pueden desarrollarse en cuerpos de agua con ciertas cantidades de cloruros.

Oligo-halobio indiferente: organismos que pueden presentarse en un rango muy amplio de concentraciones de sal en el agua.

Oligo-halobio halófila: organismos que se desarrollan principalmente en rangos variables de sal en ambientes estuarinos.

Halófila: organismos que se desarrollan en grandes cantidades de sal principalmente zonas litorales.

Alcalófila: organismos que tienden a desarrollarse en ambientes con pH básico, mayor a 8.5.

Acidófila: organismos que tienen a desarrollarse en ambientes con pH ácido menores a 6.

Neutro: organismos que tienden a desarrollarse en ambientes con un pH de 7.

Cosmopolita: organismos con una distribución amplia, en todo el mundo, pero que requieren de ciertas condiciones físicas y ambientales para sobrevivir.

Holarctico: hace referencia a los hábitats de climas templados del hemisferio norte.

Boreal: hace referencia a las regiones cercanas al ártico del planeta tierra.

Mediterránea: se refiere a los márgenes y condiciones climáticas del mar mediterráneo y Europa del sur así como a otras regiones con características similares.

Neotropical: es una región biogeográfica que se refiere a la zona tropical del continente americano, del centro de México hasta el sur de Brasil.