

Taxonomía y sistemática

Composición florística y diversidad de diatomeas bentónicas del lago Chalco, México

Floristic composition and diversity of benthic diatoms of Lake Chalco, Mexico

Marisela Buendía-Flores ^a, Rosaluz Tavera ^{b, *}, Eberto Novelo ^c y Silvia Espinosa-Matias ^c

^a Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Copilco, 04510 Ciudad de México, México

^b Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Copilco, 04510 Ciudad de México, México

^c Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Copilco, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: r_tavera@ciencias.unam.mx (R. Tavera)

Recibido: 28 agosto 2018; aceptado: 15 febrero 2019

Resumen

En las diatomeas bentónicas del lago Chalco predominan especies que responden a cambios de nutrientes, temperatura y luz y evidencian rasgos ecológicos significativos para evaluar el disturbio causado por la presión urbana, la influencia agropecuaria y la sobreexplotación del manto acuífero. Con el objetivo de analizar la posible funcionalidad del ambiente acuático, se documentó detalladamente la composición y dominancia de especies. Se determinó la suficiencia del esfuerzo de muestreo (rarefacción). La diversidad de Shannon (H') y la equidad de Pielou (J') fundamentaron la caracterización de la comunidad y se calculó el valor de dominancia de Simpson (D) para detectar procesos empobrecedores de diversidad. La diversidad fue baja, con una marcada dominancia de especies en la que destacaron diatomeas centrales pequeñas. Se analiza su presencia como poblaciones bentónicas, en una situación ambiental de disturbio frecuente. La presencia continua de las dominantes, lejos de representar un estado estable, revela un ecosistema altamente competitivo y sugiere una tendencia hacia la disminución de la biodiversidad. Tres taxones constituyeron registros nuevos para México; uno de ellos es registro nuevo para América. Se resalta la importancia de estudios florísticos en este ecosistema que, aunque frágil, es importante porque actúa como regulador térmico en el valle de Chalco.

Palabras clave: Bacillariophyta; Dominancia; Índice de equidad; Lagos urbanos, Thalassiosirales

Abstract

In the benthic diatoms of Lake Chalco species that respond to changes in nutrients, temperature and light predominate, and show significant ecological features to assess the disturbance caused by urban pressure, agricultural influence and overexploitation of the aquifer. In order to analyze the possible functionality of the aquatic environment, the composition and dominance of species was documented in detail. Sufficiency of sampling effort (rarefaction) was determined. The diversity of Shannon (H') and the equity of Pielou (J') based the characterization of the community and Simpson's dominance value (D) was calculated to detect impoverishing processes of diversity. The diversity was low, with a marked dominance of species in which small central diatoms stood out. Its presence is analyzed as benthic populations, in an environmental situation of frequent disturbance. The continuous presence of the dominant ones, far from representing a stable state, reveals a highly competitive ecosystem and suggests a tendency towards the decrease of biodiversity. Three taxa constituted new records for Mexico; one of them is new record for the Americas. The importance of floristic studies is highlighted in this ecosystem which, although fragile, is important because it acts as a thermal regulator in the Chalco Valley.

Key words: Bacillariophyta; Dominance; Evenness index; Urban lakes; Thalassiosirales

Introducción

Las algas bentónicas son una de las comunidades más productivas en lagos y ríos (Passy, 2008). En particular las diatomeas bentónicas han mostrado una gran eficiencia en la regulación y flujo de nutrientes (Van Luijin et al., 1995). Algunos estudios en humedales han mostrado que las comunidades bentónicas ricas en diatomeas absorben fósforo reactivo soluble (FRS) directamente desde el sedimento superficial (Ibarra et al., 2009; Novelo y Tavera, 2003). La absorción de fósforo por diatomeas bentónicas ocurre en episodios constantes y rápidos (menos de 1 hora), produciendo aumentos en la dimensión de la capa oxigenada de los sedimentos e inhibiendo la liberación de FRS (Zhang y Mei, 2015), lo que contribuye a depauperar la columna de agua. En lagos eutrofizados, como el lago Chalco (Caballero, 1995), no es sorprendente que las diatomeas más abundantes en la comunidad bentónica sean especies con estrategias de alta asimilación de nutrientes. Este rasgo podría ser un factor común de ambientes someros y eutrofizados, especialmente si reciben un impacto antropogénico, y aunque este conocimiento hasta ahora no ha sido homologado para México, algunos autores han propuesto que ocurre en regiones tropicales, como resultado de una preferencia autóctona de las diatomeas de cada localidad, sugiriendo que su análisis podría requerir la modificación de índices históricamente utilizados para evaluar riqueza y diversidad (Bellinger et al., 2006). En el manejo de nuestros datos en el lago Chalco, utilizamos los índices reconocidos en la literatura y mostramos su pertinencia para el análisis de la estructura de una comunidad como las diatomeas bentónicas. El resultado de estos análisis se confrontó con la biología y ecología de algunas de las especies más abundantes de esta comunidad, que mostró rasgos comunes con otros ecosistemas lénticos del sur de

la Ciudad de México (Buendía-Flores et al., 2015). Sin embargo, la comparación con otras regiones de nuestro país está limitada porque el estudio de diatomeas que habitan en sedimentos de ambientes continentales lénticos ha recibido una atención desproporcionadamente menor en relación con su importancia a nivel global o nacional para comunidades bentónicas de lagos. No se cuenta entonces con datos históricos suficientes para identificar límites de la diversidad alfa, ni patrones de distribución de las especies, ni afinidades ecológicas de las poblaciones mexicanas.

En términos amplios, el estudio de diatomeas bentónicas de ambientes eutrofizados es importante, pues la tolerancia con la que responden ante factores de estrés permite su crecimiento sustancial, lo que las hace dominantes. Al mismo tiempo, mientras mayor sea el número de recursos, aumenta la oportunidad de que exista mayor riqueza. Por ello se considera que la comunidad en la que ocurre eso ofrece una mayor dimensionalidad de nicho (Passy, 2008). Desde luego, esta dinámica aporta argumentos medulares de sostenibilidad de los recursos acuáticos pues en ambientes con múltiples disturbios además de la eutrofización, no se conocen los límites que excluyen a más especies de las que se posibilita que existan. El estudio de las diatomeas bentónicas ofrece un alto valor en el contexto del lago Chalco pues se trata de una zona con alto disturbio urbano y agropecuario y con sobreexplotación del manto acuífero, lo que deriva en una acentuada subsidencia, generando varios problemas de tipo ambiental (Ortiz-Zamora y Ortega-Guerrero, 2007). Por otra parte, se ha comprobado que los cuerpos de agua en el Valle de México actúan como reguladores de las fluctuaciones estacionales de temperatura (Ruiz-Angulo y López-Espinoza, 2015), por lo que es necesaria su conservación, especialmente cuando se trata de lagos urbanos. Esta situación resalta el valor de estudiar a las comunidades bióticas como la que forman

las diatomeas, pues el aspecto biológico de la conservación de ecosistemas acuáticos debe atenderse para mantener los servicios ecosistémicos que ofrecen, como son la regulación térmica y calidad del agua.

Los aspectos que sobresalen de esta investigación son la documentación detallada de la composición y dominancia de especies de diatomeas bentónicas y un análisis de la posible funcionalidad del ambiente basada en la diversidad y equitatividad de la comunidad y en la biología de las especies más abundantes del componente florístico, principalmente de las diatomeas centrales de talla pequeña, y que coinciden con los registrados en otras investigaciones de ambientes similares, a nivel mundial (Jewson et al., 2015; Malik y Saros, 2016; Saros y Anderson, 2015; Saros et al., 2016).

Materiales y métodos

El lago Chalco se encuentra al sureste de la cuenca de México (fig. 1) en la porción centro oriental de la Faja Volcánica Transversal Mexicana a una altura media de 2,240 m snm. La precipitación anual es de 552 mm y el potencial de evaporación es de 1,825 mm anuales (SMN, 2019); predomina un clima semiseco templado (García, 1998). Presenta una longitud máxima de 4 km, ancho máximo de 3.2 km, una línea de costa de 19.8 km y una profundidad máxima de 3 m. Está limitado al norte por los domos volcánicos de la sierra de Santa Catarina, al este por la sierra Nevada, al sur por el campo volcánico monogenético de la sierra de Chichinautzin y al oeste por la divisoria por la que corre la avenida Tláhuac-Chalco (Herrera-Hernández, 2011). Alrededor del cuerpo de agua se pueden observar 2 tipos principales de uso de suelo (fig. 1), la zona urbana constituida por las delegaciones Tláhuac (344,106 habitantes) y Xochimilco (402,056 habitantes) en la Ciudad de México y el municipio de Valle de Chalco Solidaridad (332,279 habitantes) en el Estado de México y la zona agrícola con cultivos de maíz, alfalfa, frijol y

trigo. Además, algunas zonas se dedican a la ganadería (Bouvier et al., 1993).

Actualmente, el lago recibe solo el agua de lluvia que se acumula lo suficiente para llenarlo debido a una progresiva subsidencia del terreno; ésta es ocasionada por la sobreexplotación del manto acuífero como parte del suministro a la Ciudad de México (Ortiz-Zamora y Ortega-Guerrero, 2007).

Se realizaron recolecciones de muestras de agua en los meses de marzo a agosto, noviembre a diciembre de 2015 y de enero a octubre de 2016 con una frecuencia mensual, en 3 puntos geoposicionados. Se tomaron muestras de agua para determinar nutrientes como fósforo reactivo (ortofosfato) y fósforo total y las formas de nitrógeno inorgánico disuelto (NID expresado en mg L^{-1} , como suma de nitrato, nitrito y amonio) con métodos espectrofotométricos (Hach DR-1900, Loveland CO, EUA), con base en los estándares aprobados para el análisis de agua dulce de la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (USEPA, 2012). Se midieron algunos factores fisicoquímicos (temperatura, pH, conductividad K_{25} , oxígeno disuelto, clorofila-*a*) con una sonda multiparamétrica Hydrolab D-5 (Danaher Corp., Loveland CO, EUA). Para muestrear la comunidad bentónica de diatomeas, en cada punto se tomó sedimento con una draga Eckman (Analab, S.A. Barna, España), de la cual se recolectó solo la parte más superficial (≈ 2 mm de grosor de capa) con una espátula. Las muestras se mantuvieron en frío ($\approx 4-6$ °C) hasta su procesamiento en el laboratorio. Se tomaron 0.5 gr de sedimento liofilizado (Labconco Corporation FreeZone™, Kansas City, MO, EUA) y se sometieron a un proceso de digestión lenta de acuerdo con Stroemer et al. (1995), conservando la muestra final en 2.0 ml de agua destilada. Agitando suavemente, se tomaron 200 μl de la muestra por cada preparación montada con resina Naphrax® (Chippenham, RU). Para la documentación fotográfica y conteo de valvas se utilizó un microscopio Nikon-Optiphot (Nikon Co.)

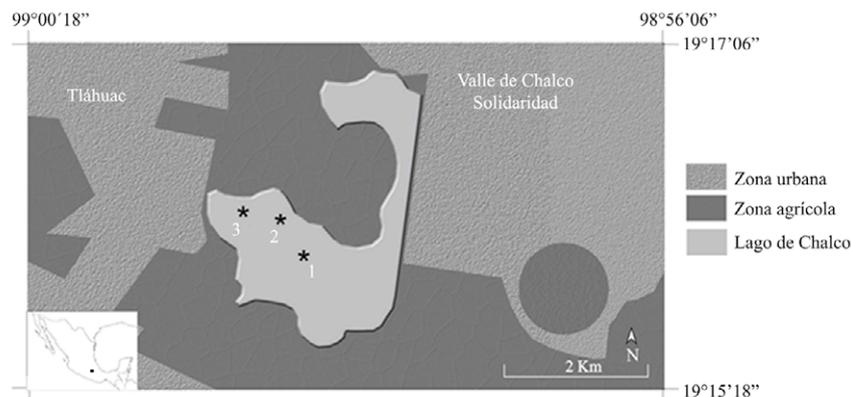


Figura 1. Ubicación de los puntos de recolección (*) en el lago Chalco. Modificado de www.gaia.inegi.org.mx

equipado con una cámara Nikon Coolpix S10 (Nikon Co., Tokio, Japón). El cálculo de la abundancia de cada especie sobre un conteo mínimo de 300 valvas se expresó como número de valvas por gramo de sedimento seco (gss), dividido por 2 para considerar frústulas en el cálculo final, de acuerdo con Scherer (1994). El cálculo de biomasa como peso fresco expresado en μm^3 gss se obtuvo sobre las frústulas contadas, de acuerdo con Hillebrand et al. (1999) y se aplicó a las especies dominantes con el ajuste morfométrico correspondiente (formas geométricas más cercanas). La mitad de volumen del material limpio (1.0 mL) se sometió a un proceso de flotación con metatugstato de litio, de acuerdo con Morley et al. (2004), como paso previo a la preparación para su documentación en un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310LV, (JEOL USA, Inc., Peabody, MA, EUA) a 20 o 25 kV. El material obtenido se incorporó a la colección EMexChal, de FCME (Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM).

La determinación taxonómica y la búsqueda de afinidades ecológicas de cada especie se realizó con base en literatura especializada: Krammer (1997a, b, 2000); Krammer y Lange-Bertalot (1985, 1986, 1988, 1991a, b); Lange-Bertalot (1980); López-Fuerte y Siqueiros-Beltrones (2006); Patrick y Reimer (1966, 1975). La clasificación taxonómica se basó en Medlin y Kaczmarska (2004) confrontada con Guiry y Guiry (2019); INA (2019) y Novelo (2012).

Los análisis para determinar la estructura de la comunidad de diatomeas bentónicas incluyeron la determinación del esfuerzo de muestreo (rarefacción) por medio de curvas de acumulación de especies (Kraker-Castañeda y Cobar-Carranza, 2011) con el programa StatSoft Statistica. Versión 6.0 (2001). Siguiendo a Ávalos (2007), la curva de acumulación fue calculada de acuerdo con el modelo paramétrico de Clench para ajustar la asíntota. Se estimó la diversidad de especies con el índice de Shannon-Wiener (H') y el valor de dominancia con el índice de Simpson (D) para detectar procesos empobrecedores de la comunidad (Magurran, 1996); la estimación de la equitatividad de la comunidad se realizó con el índice de equidad de Pielou (J'). Los cálculos de los índices se hicieron en el software PAST versión 3.17 (Hammer et al., 2001). Los resultados obtenidos se evaluaron independientemente para 2015 y 2016.

Resultados

Nutrientes y factores abióticos. La concentración de fósforo total estimada fue en promedio 0.43 mg L^{-1} en 2015 y de 1.1 mg L^{-1} en 2016; la concentración de clorofila-*a* promedio fue $75.6 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2015 y de $102.5 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2016. La concentración de fósforo total asumiendo la variación, indicó un lago eutrófico a hipertrófico; este

resultado no fue consecuente con la concentración de clorofila-*a*, que mostró una columna oligotrófica (Lampert y Sommer, 2007). La concentración promedio de nitrógeno inorgánico disuelto total (NID) fue de 1.0 mg L^{-1} en ambos años de estudio. Se determinó una columna homogénea de agua tibia (temperatura promedio anual de 21.7°C en 2015 y 20.8°C en 2016). Los valores de conductividad fueron en promedio de $1,567 \mu\text{S cm}^{-1}$ (K_{25}) en 2015 y $1,961 \mu\text{S cm}^{-1}$ (K_{25}) en 2016. Los valores de pH tanto en 2015 (9.6) como en 2016 (10.0) caracterizaron una columna de agua con basicidad importante, lo que se correspondió también con los valores registrados de alcalinidad de carbonatos, 350.2 mg L^{-1} en 2015 y 439.0 mg L^{-1} en 2016.

Se presentan las características morfológicas, comentarios taxonómicos y algunos comentarios ecológicos de las especies que constituyen registros nuevos para México, incluyendo la documentación de herbario y se ilustran los 70 taxones de diatomeas del lago Chalco, refiriendo la presencia particular en cada año o en ambos años de estudio (tabla 1; figs. 2-98). Tres taxones fueron registros nuevos: *Thalassiosira* aff. *duostra* que corresponde también con el primer registro para América; *Nitzschia graciliformis* y *Epithemia argus* var. *alpestris*.

Familia: Thalassiosiraceae

Thalassiosira aff. *duostra* Pienaar y Pieterse 1990; figuras 4-5, 84

Diatom Res. 5: 106, figs. 1-11. 1990.

Valvas circulares con la cara valvar plana. Estrías no agrupadas en fascículos. Areolas grandes, loculadas cubiertas exteriormente por foramina, cubiertas internamente por una cribra. En la cara valvar se presentan 28 a 33 fultopórtulas marginales como proyecciones alargadas y 4 fultopórtulas, distantes entre sí, aproximadamente a la mitad entre el centro y el margen de la valva. Las poblaciones observadas se consideraron afines a la especie *T. doostra* porque las areolas difieren en lo siguiente: son circulares solo en el centro y hasta 2/3 de la superficie de la valva y alargadas e irregulares en el margen y en la vista conectiva; además, no mostraron ningún arreglo radial evidente. Diámetro de la valva: $13.8\text{-}16.0 \mu\text{m}$; densidad de areolas: $20\text{-}25/10 \mu\text{m}$. Esta especie se presume habitante de aguas contaminadas, pero su ecología no está claramente documentada. Referencias de herbario: CDMXChl 6-CDMXChl 8, CDMXChl 12-CDMXChl 14, CDMXChl 19-CDMXChl 21, CDMXChl 26-CDMXChl 28, CDMXChl 33-CDMXChl 35, CDMXChl 42-CDMXChl 44, CDMXChl 47-CDMXChl 49, CDMXChl 52-CDMXChl 54, CDMXChl 58-CDMXChl 60, CDMXChl 63-CDMXChl 65, CDMXChl 73-CDMXChl 75, CDMXChl 76-CDMXChl 78, CDMXChl 79-CDMXChl 81, CDMXChl 83-CDMXChl 85, CDMXChl 94-CDMXChl 96, CDMXChl 99-CDMXChl 101, CDMXChl 103-CDMXChl 105.

Tabla 1

Listado y presencia de especies exclusivas en 2015, en 2016 y compartidas.

Bacillariophyta	2015	2016
Mediophyceae		
Thalassiosirales, Stephanodiscaceae		
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing, 1844	✓	✓
<i>Discostella pseudostelligera</i> (Hustedt) Houk et Klee, 2004		✓
Thalassiosirales, Thalassiosiraceae		
<i>Thalassiosira</i> aff. <i>duostris</i> Pienaar et Pieterse, 1990	✓	✓
Bacillariophyceae		
Fragilariales, Fragilariaceae		
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières, 1830		✓
<i>Fragilariforma virescens</i> (Ralfs) Williams et Round, 1988	✓	✓
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams et Round, 1987	✓	✓
<i>P. subsalina</i> (Hustedt) E.A. Morales, 2005	✓	✓
<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg, 1843	✓	✓
<i>S. neoproducta</i> (Lange-Bertalot) Chudaev et Gololobova, 2012	✓	✓
<i>S. venter</i> Cleve et J.D.Möller, 1879	✓	✓
<i>Punctastriata mimetica</i> E.A. Morales, 2005	✓	✓
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) D.M. Williams et Round, 1986	✓	✓
Achnanthes, Achnanthesiaceae		
<i>Achnanthes exiguum</i> (Grunow) Czarnecki, 1994		✓
<i>Achnanthes minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki, 1994	✓	✓
<i>Lemnicola hungarica</i> (Grunow) F.E. Round et P.W. Basson, 1997	✓	✓
Achnanthes, Cocconeidaceae		
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg, 1838	✓	✓
Cymbellales, Anomoeoneidaceae		
<i>Anomoeoneis costata</i> (Kützing) Hustedt, 1927	✓	✓
<i>A. sphaerophora</i> E. Pfitzer, 1871	✓	✓
Cymbellales, Cymbellaceae		
<i>Cymbella aspera</i> (Ehrenberg) Cleve, 1894	✓	✓
<i>C. mexicana</i> (Ehrenberg) Cleve, 1894	✓	✓
<i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) D.G. Mann, 1990		✓
<i>E. silesiacum</i> (Bleisch) D.G. Mann, 1990	✓	✓

Tabla 1

Continuación

Bacillariophyta	2015	2016
<i>Navicymbulla pusilla</i> (Grunow) Krammer, 2003	✓	✓
Cymbellales, Gomphonemataceae		
<i>Gomphonema affine</i> Kützing, 1844	✓	✓
<i>G. angustatum</i> (Kützing) Rabenhorst, 1864	✓	
<i>G. clavatum</i> Ehrenberg, 1832	✓	
<i>G. gracile</i> Ehrenberg, 1838	✓	✓
<i>G. hebridense</i> W. Gregory, 1854	✓	✓
<i>G. parvulum</i> (Kützing) Kützing, 1849	✓	✓
<i>G. truncatum</i> Ehrenberg, 1832		✓
Cymbellales, Rhoicospheniaceae		
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot, 1980	✓	✓
Naviculales, Diadesmidaceae		
<i>Diadesmis confervacea</i> Kützing, 1844	✓	✓
<i>Luticola goeppertiana</i> (Bleisch) D.G. Mann, 1990	✓	✓
<i>L. mutica</i> (Kützing) D.G. Mann, 1990	✓	✓
Naviculales, Diploneidaceae		
<i>Diploneis pseudovalis</i> Hustedt, 1930		✓
Naviculales, Naviculaceae		
<i>Eolimna subminuscula</i> (Manguin) G. Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin, 1998	✓	✓
<i>Geissleria tagensis</i> Novais et Ector, 2013	✓	✓
<i>Hippodonta hungarica</i> (Grunow) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski, 1996	✓	✓
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing, 1844		✓
<i>N. veneta</i> Kützing, 1844	✓	✓
Naviculales, Pinnulariaceae		
<i>Pinnularia abaujensis</i> var. <i>linearis</i> R.M.Patrick, 1966		✓
Naviculales, Sellaphoraceae		
<i>Fallacia pygmaea</i> (Kützing) A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990		✓
<i>Sellaphora laevissima</i> (Kützing) D.G. Mann, 1989	✓	✓
<i>S. pseudoventralis</i> (Hustedt) Chudaev et Gololobova, 2015	✓	✓
<i>S. pupula</i> (Kützing) Mereschkovsky, 1902	✓	✓
Naviculales, Stauroneidaceae		
<i>Craticula halophila</i> (Grunow) D.G. Mann, 1990	✓	✓

Tabla 1
 Continuación

Bacillariophyta	2015	2016
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg, 1843	✓	
Thalassiophysales, Catenulaceae		
<i>Amphora copulata</i> (Kützing) Schoeman et R.E.M. Archibald, 1986	✓	✓
<i>Halamphora coffeiformis</i> (Agardh) Levkov, 2009	✓	✓
<i>H. veneta</i> (Kützing) Levkov, 2009	✓	✓
Bacillariales, Bacillariaceae		
<i>Denticula valida</i> (Pedicino) Grunow, 1882-1885	✓	✓
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow, 1880		✓
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow, 1862	✓	✓
<i>N. communis</i> Rabenhorst, 1848-1860	✓	✓
<i>N. frustulum</i> (Kützing) Grunow, 1880	✓	✓
<i>N. gandersheimiensis</i> var. <i>tenuirostris</i> Grunow, 1881	✓	✓
<i>N. graciliformis</i> Lange-Bertalot et Simonsen, 1978	✓	✓
<i>N. hantzschiana</i> Rabenhorst, 1860	✓	✓
<i>N. palea</i> (Kützing) W. Smith, 1856	✓	✓
<i>N. umbonata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot, 1978	✓	✓
<i>Tryblionella apiculata</i> W. Gregory, 1857	✓	
Rhopalodiales, Rhopalodiaceae		
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson, 1838	✓	✓
<i>E. argus</i> (Ehrenberg) Kützing, 1844		✓
<i>E. argus</i> var. <i>alpestris</i> (W. Smith) Grunow, 1860		✓
<i>E. sorex</i> Kützing, 1844	✓	✓
<i>E. turgida</i> (Ehrenberg) Kützing, 1844	✓	✓
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehrenberg) Brun, 1880		✓
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O.F. Müller, 1895	✓	✓
<i>R. operculata</i> (Agardh) Håkasson, 1979	✓	✓

Familia: Bacillariaceae

Nitzschia graciliformis Lange-Bertalot y Simonsen 1978; figura 66

Bacillaria 1: 33.1978.

Valvas linear lanceoladas con una constricción ligera en el centro de la valva. Ápices alargados estrechamente subcapitados y redondeados. El rafe es marginal con fíbulas cortas, rectangulares, equidistantes. Las estrías no son visibles en microscopía de luz. Largo de la valva: 38.0-65.5µm; ancho de la valva: 3.3µm; densidad de fíbulas: 20-22/10µm. Ha sido registrada como perifítica y epipélica en estanques, observada en ambientes eutróficos, subsalinos, alcalífila, β-mesosapróbica. Referencias de herbario: CDMXChl 19, CDMXChl 21, CDMXChl 26, CDMXChl 27, CDMXChl 59, CDMXChl 73, CDMXChl 75, CDMXChl 76, CDMXChl 83, CDMXChl 100.

Familia: Rhopalodiaceae

Epithemia argus var. *alpestris* (W. Smith) Grunow 1860; figura 74

Verh. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 10: 507. 1860

En vista valvar. Valvas dorsiventrals, estrechas, con el margen ventral cóncavo y el dorsal convexo. Esta variedad es diferente a la nominal por sus ápices redondeados y una ligera apariencia curvada hacia el lado dorsal. El canal del rafe se observa alineado al margen ventral y el arco central se extiende hasta casi llegar al margen dorsal. Costillas y estrías ligeramente radiadas. Largo de la valva: 40.0-44.8 µm; ancho de la valva: 7.3 µm; densidad de costillas: 5/10 µm; densidad de estrías entre costillas: 3-4; densidad de estrías: 11-13/10 µm. Se ha observado en arroyos, manantiales, lagos, estanques, y pantanos en tierras de cultivo, con un pH 7.3-8.6. Referencia de herbario: CDMXChl 95.

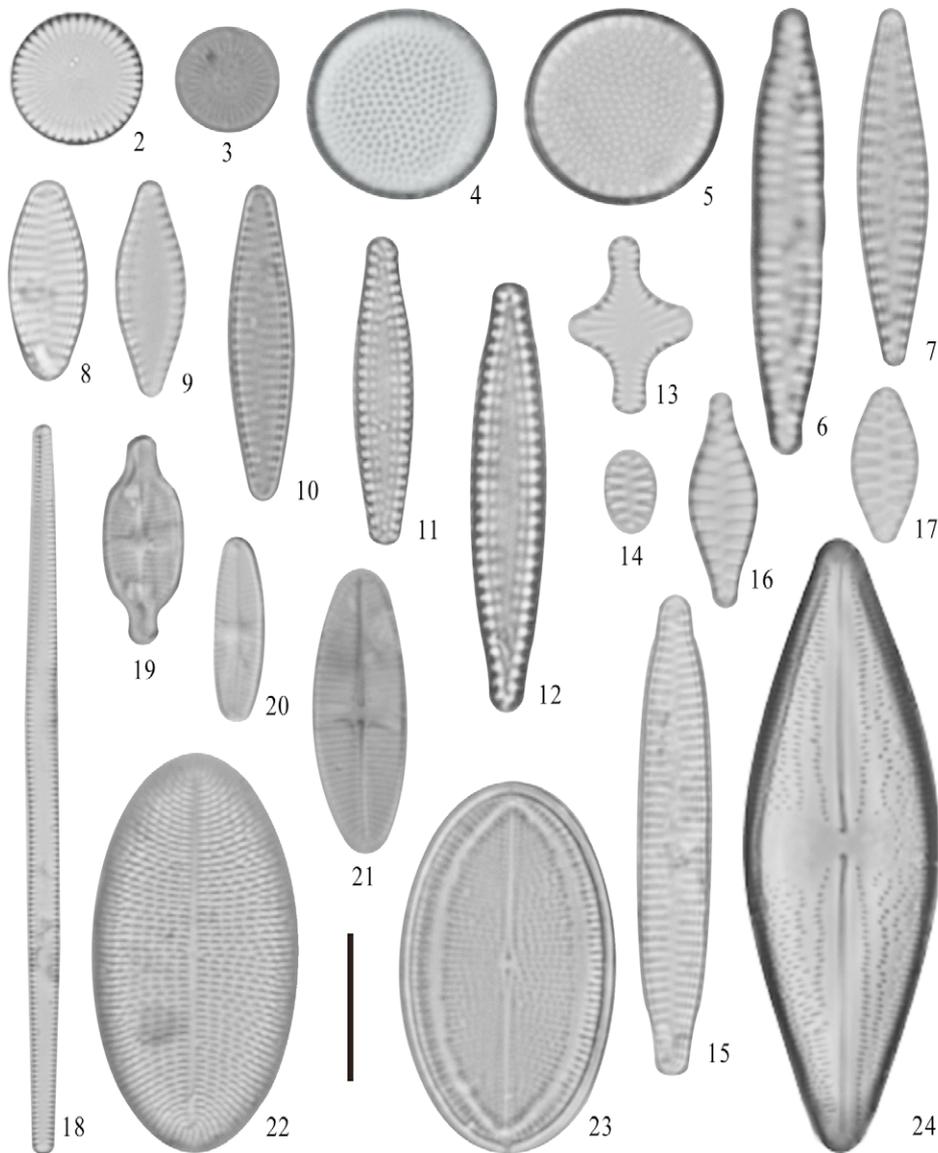
Análisis ecológico de las especies. A lo largo del estudio destacó la presencia constante de un grupo de 18 especies que reunieron abundancias con un mínimo de 13,560 frústulas totales/ggs en 2015 y 62,2458 frústulas totales/gss en 2016 (fig. 98). Esta diferencia en abundancia fue mayor a 45 veces, lo que justificó los análisis separados para cada año de estudio. En este conjunto de especies sobresalió *Cyclotella meneghiniana* que presentó más de 95% de la biomasa total (fig. 99 A, B). Solo *Thalassiosira* aff. *duostra* destacó con una biomasa total de 2-3%, como co-dominante de *C. meneghiniana* junto con el resto del grupo integrado por *Amphora copulata*, *Cocconeis placentula*, *Eolimna subminuscule*, *Gomphonema parvulum*, *Halamphora coffeiformis*, *H. veneta*, *Nitzschia frustulum*, *N. gandersheimiensis* v. *tenuirostris*, *N. hantzschiana*, *N. palea*, *Pseudostaurosira brevistriata*, *Punctastriata mimetica*, *Staurosira neoproducta*, *S. construens* y *S. venter*, todas con una biomasa total < 1%. El panorama presentado por la biomasa de estas especies fue similar al observado en la abundancia (figs. 98, 99 A, B).

El modelo de Clench mostró una estimación de 87% en 2015 ($R^2 = 0.99$) y 93% en 2016 ($R^2 = 0.98$), por

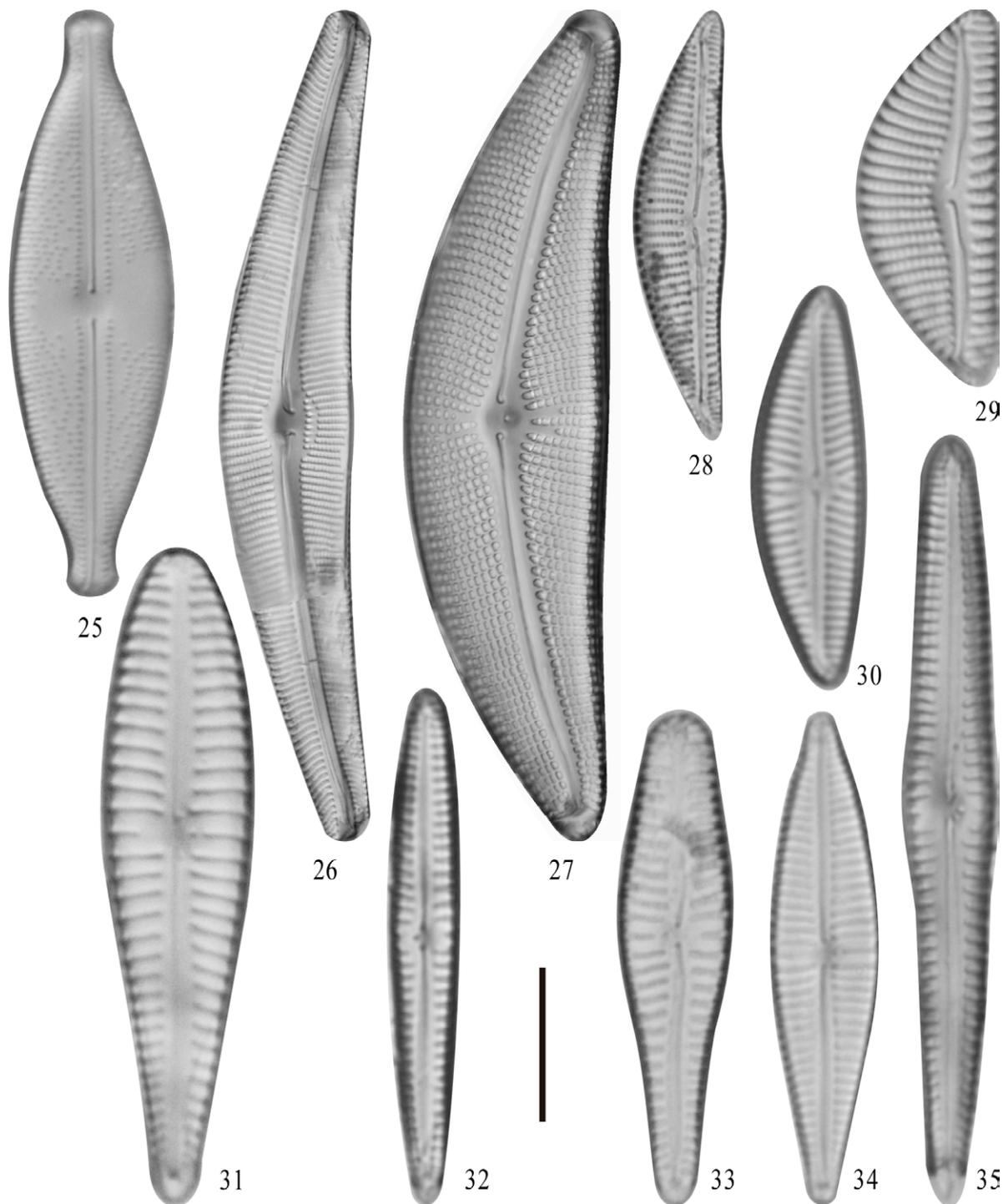
lo que las curvas asintóticas de acumulación de especies (rarefacción) (fig. 100 A, B), calculadas para los 2 años de recolecciones, comprobaron que el esfuerzo de muestreo fue suficiente, lo que respaldó el cálculo de la diversidad de Shannon-Wiener (H'), que mostró valores bajos (fig. 101); en 2015 fue $H' = 2.08$ ($H_{max} = 4.1$), mayor que en 2016, $H' = 0.5$ ($H_{max} = 4.2$); esto indicó, además,

una tendencia evidente a su disminución con respecto al tiempo.

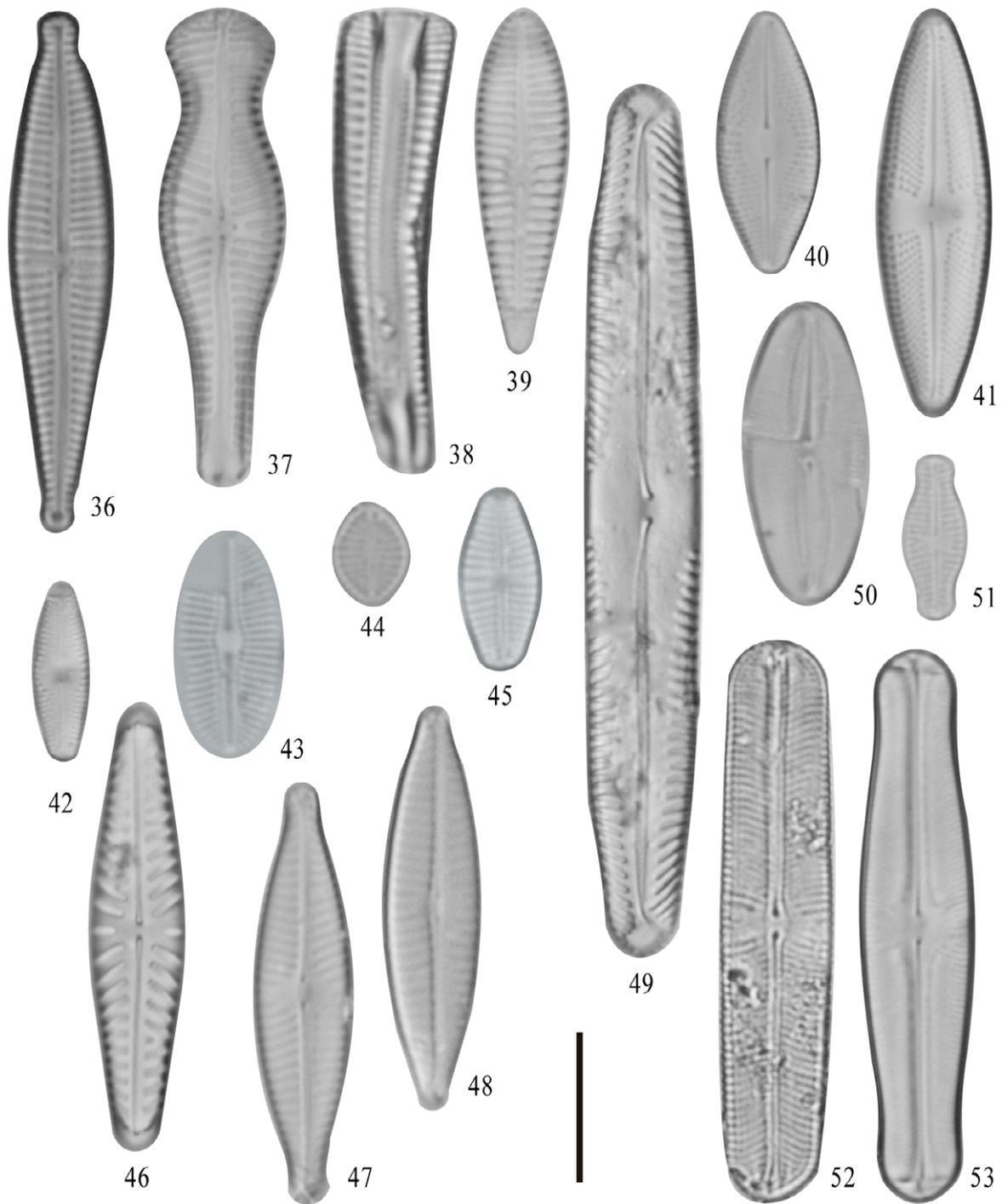
El índice de Simpson (D) mostró menor dominancia en 2015 ($D = 0.3$), que en 2016 ($D = 0.8$), lo que se correspondió con Shannon y con el valor del índice de Pielou (J'), que mostró mayor equitatividad en 2015 (0.5) que en 2016 (0.1) (fig. 102).



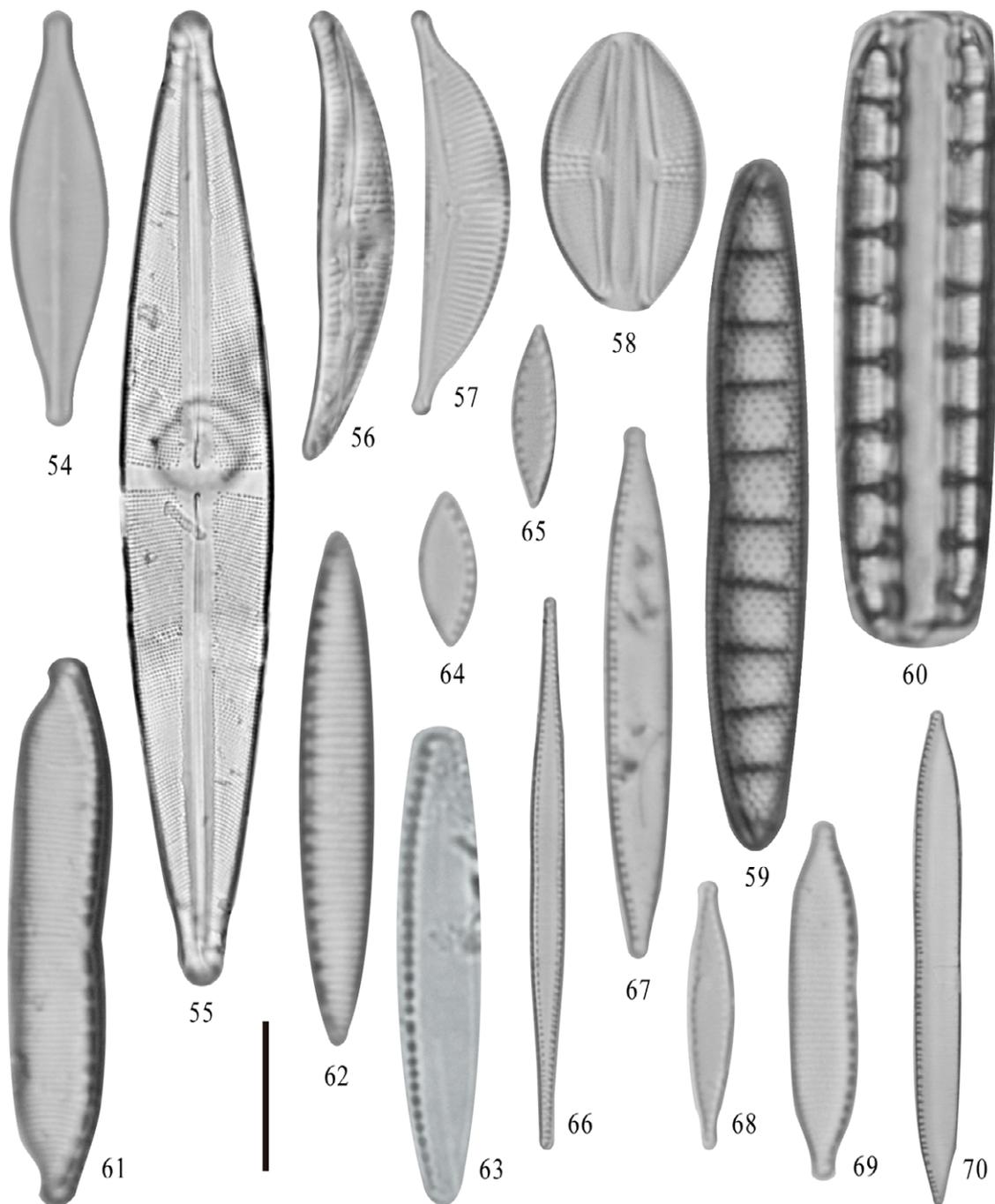
Figuras 2-24. 2) *Cyclotella meneghiniana*; 3) *Discostella pseudostelligera*; 4, 5) *Thalassiosira* aff. *duostra*; 6) *Fragilaria capucina*; 7) *Fragilaria* sp. 8) *Fragilariforma virescens*; 9) *Pseudostaurosira brevistriata*; 10-12) *Pseudostaurosira subsalina*; 13) *Staurosira construens*; 14) *Staurosira venter*; 15) *Staurosira neoproducta*; 16, 17) *Punctastriata mimetica*; 18) *Tabularia fasciculata*; 19) *Achnanthisdium exiguum*; 20) *Achnanthisdium minutissimum*; 21) *Lemicola hungarica*; 22, 23) *Cocconeis placentula*; 24) *Anomooneis costata*. Barra = 10 μ m.



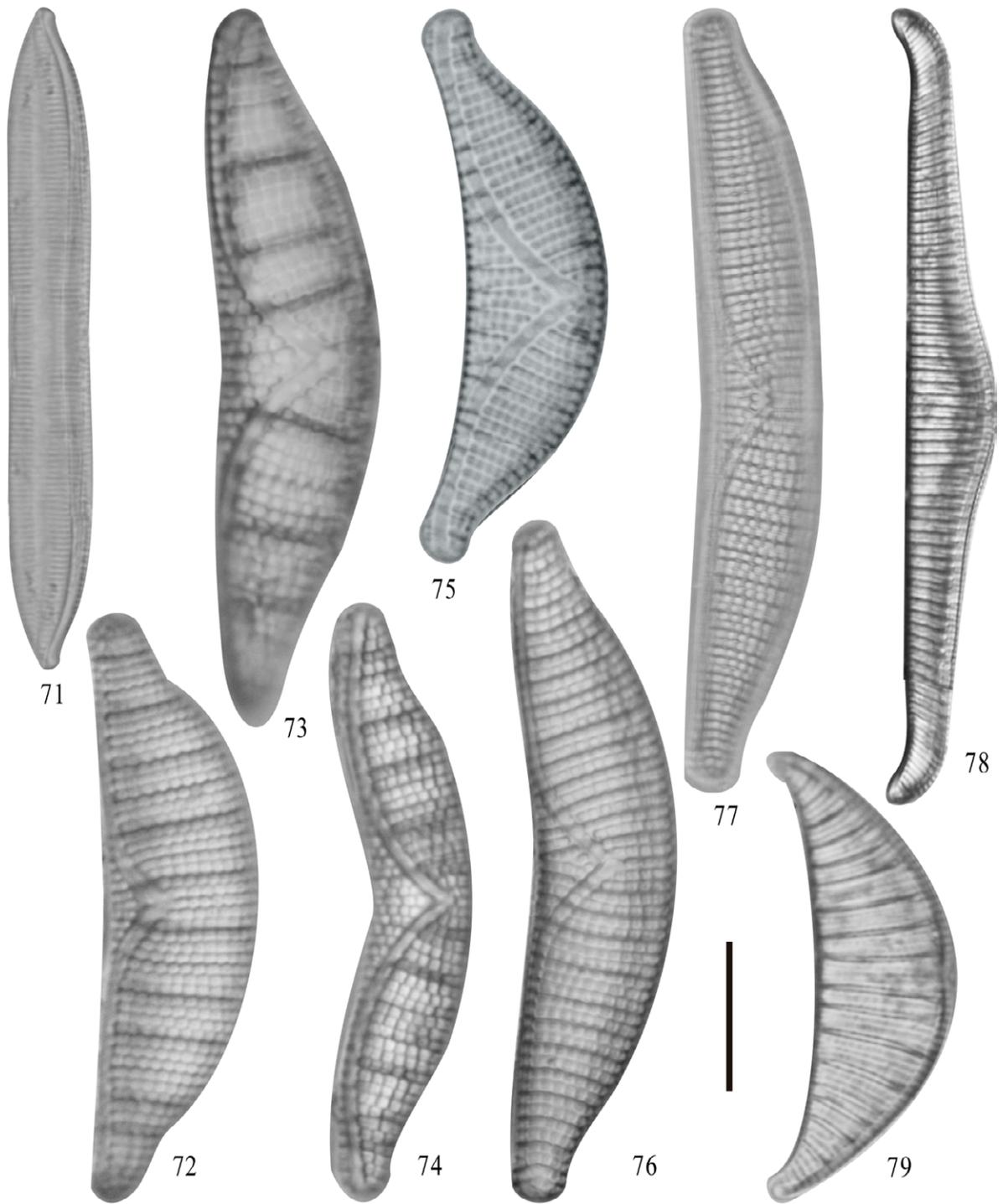
Figuras 25-35. 25) *Anomooneis sphaerophora*; 26) *Cymbella mexicana*; 27) *Cymbella aspera*; 28) *Encyonema mesianum*; 29) *Encyonema silesiacum*; 30) *Navicymbula pusilla*; 31) *Gomphonema affine*; 32) *Gomphonema angustatum*; 33) *Gomphonema clavatum*; 34) *Gomphonema gracile*; 35) *Gomphonema hebridense*. Barra = 10 μm ; 26 y 27) = 25 μm .



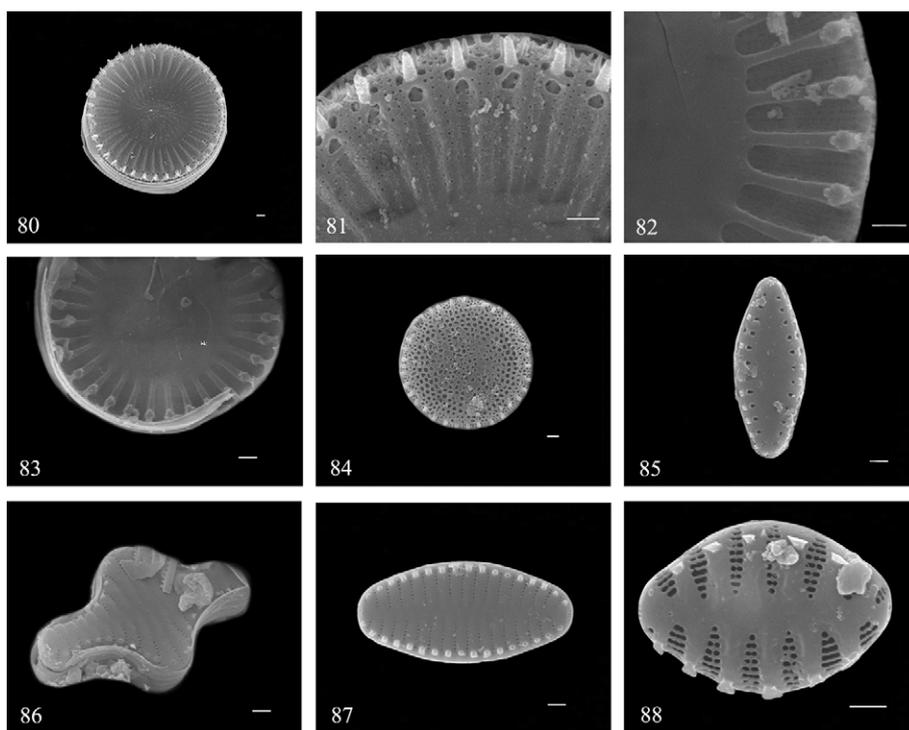
Figuras 36-53. 36) *Gomphonema parvulum*; 37) *Gomphonema truncatum*; 38-39) *Rhoicosphenia abbreviata*; 40) *Diademsis confervacea*; 41) *Luticola goeppertiana*; 42) *Luticola mutica*; 43) *Diploneis pseudovalis*; 44) *Eolimna subminuscula*; 45) *Geissleria tagensis*; 46) *Hippodonta hungarica*; 47) *Navicula cryptocephala*; 48) *Navicula veneta*; 49) *Pinnularia abaujensis* var. *linnearis*; 50) *Fallacia pygmaea*; 51) *Sellaphora pseudoventralis*; 52) *Sellaphora laevis*; 53) *Sellaphora pupula*. Barra = 10 μ m.



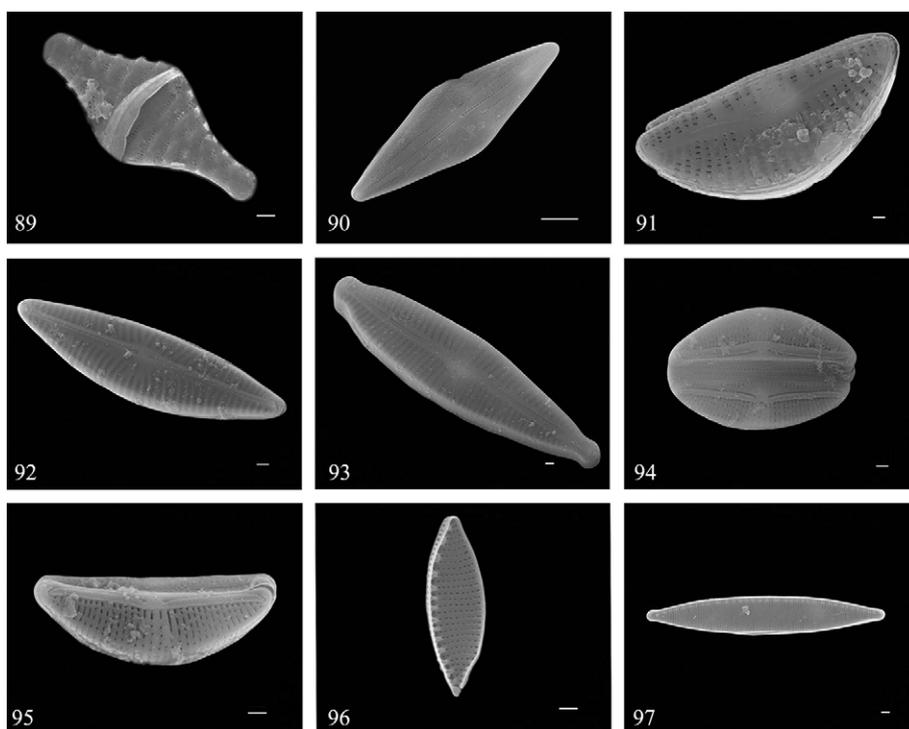
Figuras 54-70. 54) *Craticula halophila*; 55) *Stauroneis phoenicenteron*; 56) *Amphora copulata*; 57) *Halamphora coffeiformis*; 58) *Halamphora veneta*; 59, 60) *Denticula valida*; 61) *Hantzschia amphyoxis*; 62) *Nitzschia amphibia*; 63) *Nitzschia communis*; 64, 65) *Nitzschia frustulum*; 66) *Nitzschia graciliformis*; 67) *Nitzschia palea*; 68) *Nitzschia gandersheimiensis* var. *tenuirostris*; 69) *Nitzschia hantzschiana*; 70) *Nitzschia umbonata*. Barra = 10 μ m.



Figuras 71-79. 71) *Tryblionella apiculata*; 72) *Epithemia adnata*; 73) *Epithemia argus*; 74) *Epithemia argus* var. *alpestris*; 75) *Epithemia sorex*; 76) *Epithemia turgida*; 77) *Epithemia turgida* var. *granulata*; 78) *Rhopalodia gibba*; 79) *Rhopalodia operculata*. Barra = 10 μ m.



Figuras 80-88. Fotografías de MEB por método de electrones secundarios. 80-83) *Cyclotella meneghiniana*; 84) *Thalassiosira* aff. *duostra*; 85) *Pseudostaurosira brevistriata*; 86) *Staurosira construens*; 87) *Staurosira venter*; 88) *Punctastriata mimetica*. Barras = 1 μ m.



Figuras 89-97. Fotografías de MEB por método de electrones secundarios. 89) *Punctastriata mimetica*; 90) *Anomoeoneis costata*; 91) *Encyonema mesianum*; 92) *Navicymbulla pusilla*; 93) *Gomphonema parvulum*; 94, 95) *Halamphora veneta*; 96) *Nitzschia frustulum*; 97) *Nitzschia palea*. Barras = 1 μ m.

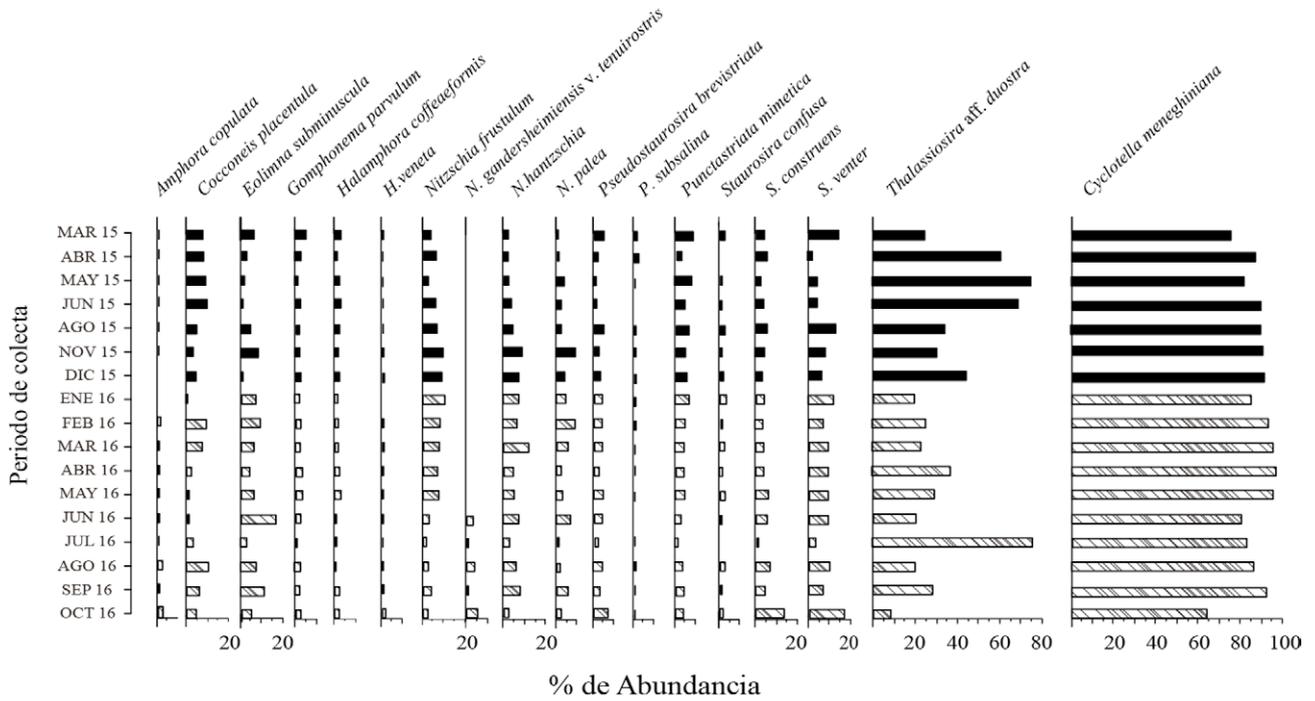


Figura 98. Porcentaje de abundancia (frústulas totales) de diatomeas bentónicas dominantes del lago Chalco durante 2015 y 2016. Las abundancias de las diatomeas dominantes fueron $\geq 2\%$ del componente bentónico total. Los datos de *Thalassiosira aff. duostra* y *Cyclotella meneghiniana* son gráficas independientes para facilitar una visualización comparativa.

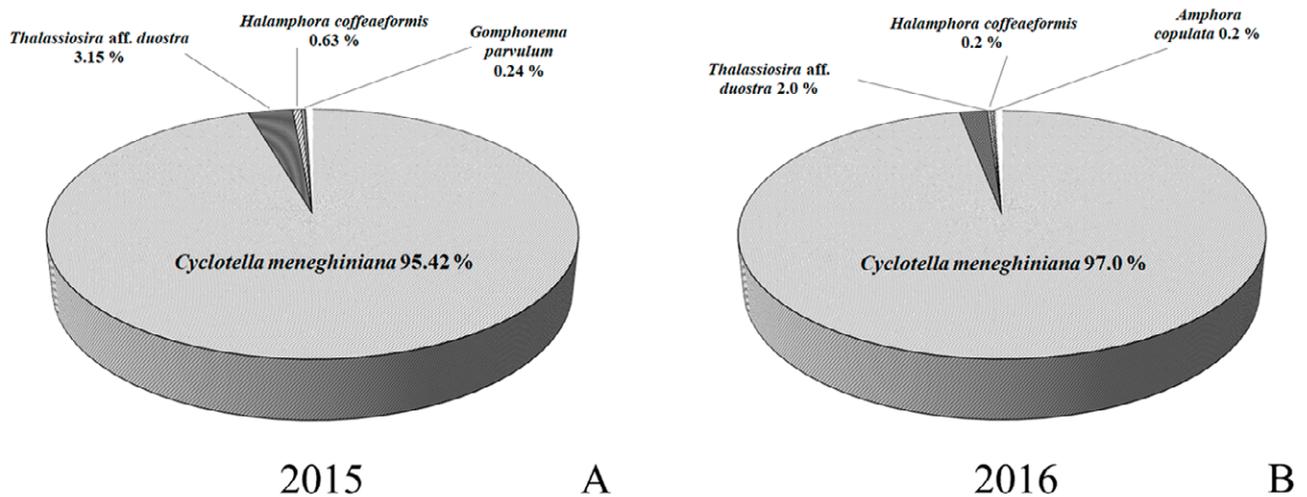


Figura 99. Porcentaje de biomasa obtenida como peso fresco (μm^3 gss) para el total de diatomeas dominantes. A, 2015; B, 2016. Se destacan las especies cuya biomasa como peso fresco fue $> 0.2\%$

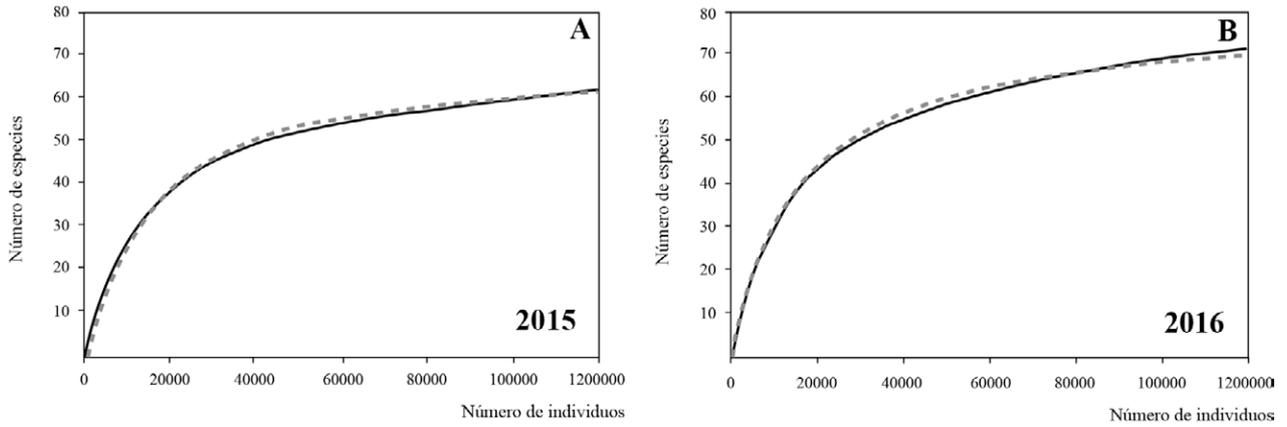


Figura 100. Curvas de rarefacción observadas (línea continua) y esperadas (línea punteada) de máximo número de frústulas (individuos). A, 61 especies en 2015; B, 70 especies en 2016.

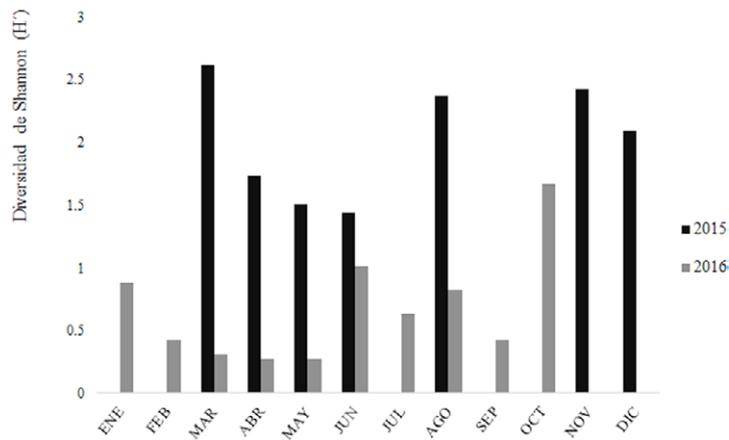


Figura 101. Valores obtenidos a partir del índice de Shannon-Wiener para la diversidad mensual en 2015 y 2016.

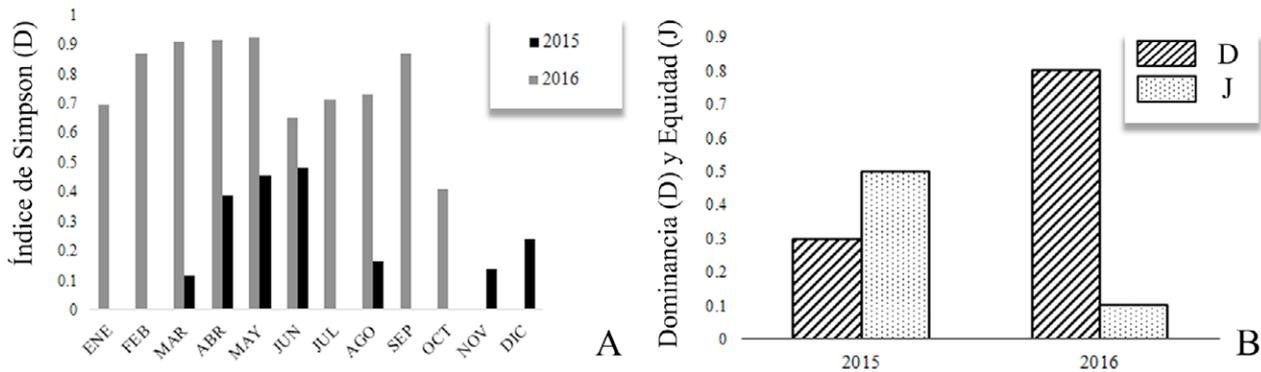


Figura 102. A, Dominancia mensual analizada por año con el índice de Simpson; B, contraste entre índice de dominancia de Simpson (D) e índice de equidad de Pielou (J). Valores anuales en el periodo de estudio (2015 y 2016).

Discusión

Las concentraciones de nutrientes asimilables (NID y fósforo reactivo soluble) en la columna de agua, se mantuvieron en una proporción baja con respecto al óptimo estequiométrico considerado en la literatura (Falkowski, 2000) que, en promedio, en el lago Chalco fue de 10 veces. Esto sugiere que el fitobentos podría controlar una proporción importante de los nutrimentos hacia la columna de agua, lo que de acuerdo con la literatura podría influir en la densidad del fitoplancton por desbalance entre nutrientes (Zhang y Mei, 2015).

El conjunto de diatomeas bentónicas dominantes del lago Chalco se caracterizó por presentar especies con altos requerimientos de nitrógeno, que habitan en pH básico y comunes en cuerpos de agua con desechos sanitarios o agrícolas, por lo que se consideran tolerantes a la contaminación. Durante 2016, también se observaron especies cuyas preferencias ecológicas incluyen ambientes alcalinos, eurihalobios, de alta evaporación y elevada conductividad (Van Dam et al., 1994). Estos cambios en la composición de especies, con un abundante desarrollo en el lago Chalco sugieren una relación con la variación observada en las concentraciones de sales, que podría ser producto de fluctuaciones en el nivel de agua. Esta situación se facilita en la región porque predomina un clima semiseco, así que la composición florística y la abundancia poblacional de diatomeas dominantes de este lago sería una característica típica asociada al clima actual del valle de México, que se ha modificado fuertemente en los últimos 700 años (Ruiz-Angulo y López-Espinoza, 2015). De acuerdo con Caballero (1995), la composición de especies de diatomeas bentónicas que se registró hace 20 años tuvo un componente importante (47%) de las especies dominantes que observamos en este estudio, cuando el lago Chalco tenía un valor de precipitación anual de 662 mm y un potencial de evaporación de 1,695 mm anuales, es decir, valores similares a los que se registran actualmente, lo que implica que en Chalco se mantiene un balance negativo de precipitación- evaporación. Es notable que estos datos revelen una relación entre la composición de especies de diatomeas y las condiciones climáticas.

Una característica particular de la comunidad bentónica estudiada en Chalco es la presencia de especies de diatomeas centrales como *Cyclotella meneghiniana* y *Thalassiosira* aff. *duostra*, así como de *Discostella pseudostelligera*, una especie rara (biomasa < 0.2%) que se observó en los conteos de 2016 (tabla 1). Estas especies de diatomeas centrales en las que destacó la dominancia de *C. meneghiniana*, han sido recientemente estudiadas en relación con el cambio climático (Malik y Saros, 2016) y se ha visto que, independientemente de su tamaño,

no necesariamente son habitantes del fitoplancton. Los cambios en temperatura, así como en profundidad de mezcla de la columna de agua afectan tanto la posición de varias especies de estos géneros como su tasa de división celular, por lo que influyen en su dominancia, pero la variación y selección de tamaño depende también de respuestas específicas a luz y nutrientes (Jewson et al., 2015; Saros et al., 2016; Vilmi et al., 2015), que sería el caso de *C. meneghiniana* y *D. pseudostelligera*. En el lago Chalco tenemos una columna de agua tibia, somera y eutrófica y *C. meneghiniana* y *T. duostra* han sido registradas como habitantes del perifiton y del bentos en regiones templadas (Altuner, 2017; Szabó et al., 2004); en México existen registros de perifiton y de bentos en los que *C. meneghiniana* y *D. stelligera* crecen con ecología similar a *D. pseudostelligera* (Buendía-Flores et al., 2015; García-Meza, 1999; López-Fuerte, 2010). Asimismo, *C. meneghiniana* ha sido reportada como afín a lagos salinos y eutróficos (Bolgovics et al., 2017), algunos con contaminación orgánica (Bere, 2014); esta especie también ha sido registrada como acalífila y halófila, dominante en la cuenca del antiguo lago Chalco (Ortega-Guerrero et al., 2017), lo que coincide con la situación ambiental que hemos observado. *T. duostra* se presume habitante de aguas contaminadas (Szabó et al., 2004), pero desde su descripción en ríos de África (Pienaar y Pieterse, 1990), no se ha documentado en detalle su ecología y tampoco ha sido registrada con abundancia notable. De acuerdo con algunos autores (Malik y Saros, 2016; Saros y Anderson, 2015), la presencia de diatomeas centrales sugiere la importancia de descifrar su autoecología para interpretar la distribución regional que presentan y su asociación con modificaciones climáticas a gran escala, pero sus comportamientos poblacionales no son unidireccionales ni sincrónicos, aún dentro de una misma región.

En el lago Chalco en particular, es evidente el contraste de la dominancia de *Cyclotella meneghiniana* con el grupo de especies más abundantes (fig. 98). Esta disparidad corresponde con los valores de dominancia y equitatividad de la comunidad (fig. 102 A, B). Asimismo, también es consecuente con los valores bajos de la diversidad (H'). La baja diversidad de una comunidad se considera un resultado de la respuesta resiliente de especies, en situaciones ambientales de disturbio frecuente (Lengyel et al., 2014). Ciertamente, la diversidad de diatomeas bentónicas de Chalco es baja en contraste con la que se ha registrado en otros estudios (López-Fuerte y Siqueiros-Beltrones, 2006; Pérez et al., 2013; Vázquez y Caballero, 2013), con valores entre $H' = 2$ y $H' = 3$. Si acaso este pequeño grupo de especies dominantes y codominantes reflejaran una respuesta resiliente, sería posible asociarla con estados de equilibrio del lago porque cumple con los

paradigmas de estabilidad y equilibrio establecidos para el fitoplancton (Komárková y Tavera, 2003; López-Mendoza et al., 2015; Naselli-Flores et al., 2003; Sommer, 1993). Sin embargo, algunos autores consideran que, desde el punto de vista de la biomasa el panorama es diferente porque el número de individuos puede ser elevado, pero por su morfometría, este número puede corresponder con una biomasa pequeña (Hillebrand et al., 1999). Si una sola especie tiene la mayor contribución a la biomasa total de una comunidad (80% mínimo), como ocurre en el caso de Chalco con *C. meneghiniana* (fig. 99 A, B), nos encontramos ante un sistema altamente competitivo, que implica períodos de estabilidad muy cortos, por lo que no debe considerarse un sistema en estado de verdadero equilibrio (Leitão et al., 2003). Entonces el concepto de resiliencia no aplica adecuadamente para Chalco. Si bien la composición y la biomasa de las diatomeas bentónicas en Chalco indican una relación entre disturbio del ambiente y estados efímeros de equilibrio, no reflejan cambios rápidos de las condiciones ambientales, que podrían ser entonces en lapsos prolongados (O'Farrell et al., 2003). Por tanto, las diatomeas bentónicas estudiadas señalan una tendencia sostenida hacia la disminución de la diversidad en el lago Chalco, indicando que hay respuestas de cierto ajuste de las especies dominantes a las condiciones de alteración urbana y agropecuaria del sitio, que son continuas. Es importante añadir este resultado al conocimiento de la autoecología de diatomeas centrales en México, para entender los cambios climáticos a niveles regionales y aun cuando faltan elementos para explicar completamente la ecología de las diatomeas bentónicas del lago Chalco, en este estudio concluimos que existe una correspondencia entre la composición de especies y el ecosistema, que nos sugiere que las variaciones de la comunidad (diversidad, dominancia y equidad de especies) podrían ser fluctuantes y episódicas y que al menos las diatomeas dominantes exhiben respuestas que se relacionan de manera directa con las características ecológicas y climáticas particulares del ambiente.

Agradecimientos

La investigación fue financiada por el proyecto de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) DGAPA-PAPIIT IV100215. Los autores agradecemos el apoyo técnico de laboratorio de G. Vidal, el apoyo económico de Conacyt (beca de posgrado a B-F, M.) y los permisos B00.801.06.13/0214 y B00.R01.02.17/1169 otorgados por Conagua para realizar los muestreos.

Referencias

- Altuner, Z. (2017). An Investigation on the Benthic Diatoms of Murat River (Muş) and Comparison with Ehrenberg's Study. *Journal of New Results in Science*, 6, 17–23.
- Ávalos, O. A. (2007). Bombyliidae (Insecta: Diptera) de Quilamula en el área de reserva Sierra de Huautla, Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 23, 139–169.
- Bellinger, B. J., Cocquyt, C. y O'Reilly, C. M. (2006). Benthic diatoms as indicators of eutrophication in tropical streams. *Hydrobiologia*, 573, 75–87. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0262-5>
- Bere, T. (2014). Ecological preferences of benthic diatoms in a tropical river system in São Carlos-SP, Brazil. *Tropical Ecology*, 55, 47–61.
- Bolgovics, Á., Ács, É., Várbiró, G., Görgényi, J., Kiss, K. T., Földi, A., Nagy-László et al. (2017). Benthic diatom-based lake types in Hungary. *Fundamental Applied Limnology*, 189, 105–116. <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0942>
- Bouvier, C., Didon, E., Niedzielski, H. y Huizar, R. (1993). Hidrología e hidrogeología en la Cuenca de Chalco: descripción y perspectivas. *ContactoS*, 10, 19–29.
- Buendía-Flores, M., Tavera, R. y Novelo, E. (2015). Florística y ecología de diatomeas bentónicas de la zona lacustre de Xochimilco-Tláhuac, México. *Botanical Sciences*, 93, 531–558. <https://doi.org/10.17129/botsci.148>
- Caballero, M. (1995). *Late Quaternary paleolimnology Lake Chalco, the Basin of Mexico (unpublished Phd thesis)*. University of Hull.
- Falkowski, P. G. (2000). Rationalizing elemental ratios in unicellular algae. *Journal of Phycology*, 36, 3–6. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99161.x>
- García, E. (1998). *Climas, escala 1000000: México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.: Conabio.
- García-Meza, J. V. (1999). *Algas de desechos mineros (Tesis de maestría)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Guiry, M. D. y Guiry, G. M. (2019). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Recuperado el 6 febrero, 2019 de: <http://www.algaebase.org>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica*, 4, 1–9.
- Herrera-Hernández, D. (2011). *Estratigrafía y análisis de facies de los sedimentos lacustres del Cuaternario tardío de la cuenca de Chalco, México (Tesis de maestría)*. Instituto de Geofísica, UNAM. México D.F.
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollinger, U. y Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35, 403–424. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>

- Ibarra, C., Tavera, R. y 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.
- INA (Index Nominum Algarum). (2019). Bibliographia Phycologica Universalis. Silva Center for Phycological Documentation of the University Herbarium, University of California, Berkeley. Recuperado el 6 febrero, 2019 de: <http://ucjeps.berkeley.edu>
- Jewson, D. H., Granin, N. G., Gnatovsky, R. Y., Lowry, S. F. y Teubner, K. (2015). Coexistence of two *Cyclotella* diatom species in the plankton of Lake Baikal. *Freshwater Biology*, 60, 2113–2126. <https://doi.org/10.1111/fwb.12636>
- Komárková, J. y Tavera, R. (2003). Steady state of phytoplankton assemblage in tropical Lake Catemaco. *Hydrobiologia. Developments in Hydrobiology*, 502, 187–196. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000004281.11917.7a>
- Kraker-Castañeda, C. y Cobar-Carranza, A. J. (2011). Uso de rarefacción para la comparación de la riqueza de especies: el caso de las aves de sotobosque en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, Guatemala. *Naturaleza y Desarrollo*, 9, 60–70.
- Krammer, K. (1997a). *Die cymbelloiden Diatomeen. Eine Monographie der weltweit bekannten Taxa. Teil 1. Allgemeines und Encyonema Part.* Bibliotheca Diatomologica, Stuttgart: J. Cramer.
- Krammer, K. (1997b). *Die cymbelloiden Diatomeen. Eine Monographie der weltweit bekannten Taxa. Teil 2. Encyonema part. Encyonopsis und Cymbellopsis.* Bibliotheca Diatomologica Stuttgart: J. Cramer.
- Krammer, K. (2000). *The genus Pinnularia.* Ruggell: Gantner.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1985). *Naviculaceae. Neue und wenig bekannte Taxones, neue Kombinationen und Synonyme sowie Bemerkungen zu einigen Gattungen.* Berlin, Stuttgart: J. Cramer.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1986). *Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae. Band 2/1.* Stuttgart: Gustav Fischer.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1988). *Bacillariophyceae. Teil 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Band 2/2.* Stuttgart: Gustav Fischer.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1991a). *Bacillariophyceae Teil. 4, Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4:* Stuttgart: Gustav Fischer.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1991b). *Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae, Band 2/3.* Stuttgart: Gustav Fischer.
- Lampert, W. y Sommer, U. (2007). *Limnoecology. The ecology of lakes and streams.* New York: Oxford University Press.
- Lange-Bertalot, H. (1980). New species, Combinations and synonyms in the genus *Nitzschia*. *Bacillaria*, 3, 41–77.
- Leitão, S. M., Morata, S., Rodriguez, S. y Vergon, J. P. (2003). The effect of perturbations on phytoplankton assemblages in a deep reservoir (Vouglans, France). *Hydrobiologia*, 502, 73–83. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000004271.08002.73>
- Lengyel, E., Padišák, J. y Stenger-Kovács, C. (2014). Establishment of equilibrium states and effect of disturbances on benthic diatom assemblages of the Torna-stream, Hungary. *Trends in Aquatic Ecology, Hydrobiologia*, 750, 43–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2065-4>
- López-Fuerte, F. O. (2010). *Diversidades alfa y beta de diatomeas epilíticas en oasis de Baja California Sur (Tesis de doctorado en Ciencias Marinas).* Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B. C. S., México.
- López-Fuerte, F. O. y Siqueiros-Beltrones, D. A. (2006). Distribución y estructura de comunidades de diatomeas en sedimentos de un sistema de manglar. *Hidrobiológica*, 6, 23–33.
- López-Mendoza, Z., Tavera, R. y Novelo, E. (2015). El fitoplancton de un canal de Xochimilco y la importancia de estudiar ecosistemas acuáticos urbanos. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 18, 13–28. <https://doi.org/10.1016/j.recqb.2015.05.002>
- Magurran, A. E. (1996). *Ecological diversity and its measurement.* New Jersey: Chapman y Hall.
- Malik, H. I. y Saros, J. E. (2016). Effects of temperature, light and nutrients on five *Cyclotella sensu lato* taxa assessed with in situ experiments in arctic lakes. *Journal of Plankton Research*, 38, 431–442. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw002>
- Medlin, K. L. y Kaczmarska, I. (2004). Evolution of the diatoms. V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia*, 43, 245–270. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-3-245.1>
- Morley, D. W., Leng, M. J., Mackay, A. W., Sloane, H. J., Rioual, P. y Battarbee, R. W. (2004). Cleaning of lake sediment samples for diatom oxygen isotope analysis. *Journal of Paleolimnology*, 31, 391–401. <https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000021854.70714.6b>
- Naselli-Flores, L., Padišák, J., Dokulil, M. T. y Chorus, I. (2003). Equilibrium/steady-state concept in phytoplankton ecology. *Hydrobiologia*, 548, 85–99. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000004297.52645.59>
- Novelo, E. (2012). *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bacillariophyta Hustedt. Fascículo 102.* México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Novelo, E. y Tavera, R. (2003). The role of periphyton in the regulation and supply of nutrients in a wetland at El Eden, Quintana Roo. En A. Gómez-Pompa, S. Fedick y M. Allen (Eds), *Lowland Maya area: three millennia at the human-wildland interface* (pp. 217–236). Binghamton: The Haworth Press.
- O'Farrell, I., Sinistro, R., Izaguirre, I. y Unrein, F. (2003). Do steady state assemblages occur in shallow lentic environments from wetlands? *Hydrobiologia*, 502, 197–209. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2666-5_18
- Ortega-Guerrero, B., Lozano-García, S., Caballero, M. y Herrera-Hernández, D. (2017). Historia de la evolución deposicional del lago Chalco, México, desde el MIS 3. *Boletín de la*

- Sociedad Geológica Mexicana*, 67, 185–201. <https://doi.org/10.18268/BSGM2015v67n2a4>
- Ortiz-Zamora, D. y Ortega-Guerrero, A. (2007). Origen y evolución de un nuevo lago en la planicie de Chalco: implicaciones de peligro por subsidencia e inundación de áreas urbanas en Valle de Chalco (Estado de México) y Tláhuac (Distrito Federal). *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*, 64, 26–42.
- Passy, S. (2008). Continental diatom biodiversity in stream benthos declines as more nutrients become limiting. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 9663–9667. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802542105>
- Patrick, R. y Reimer, C. (1966). *The diatoms of the United States. Vol. 1. Part 1*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Patrick, R. y Reimer, C. (1975). *The diatoms of the United States, Vol. 2, Part 1*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Pérez, L., Lorenschat, J., Massafferro, J., Pailles, C., Sylvestre, F., Hollwedel, W. et al. (2013). Bioindicators of climate and trophic state in lowland and highland aquatic ecosystems of the Northern Neotropics. *Revista de Biología Tropical*, 61, 603–644. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i2.11164>
- Pienaar, C. y Pieterse, A. J. H. (1990). *Thalassiosira duostra* sp. nov. a new freshwater centric diatom from the Vaal River, South Africa. *Diatom Research*, 5, 105–111. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1990.9705096>
- Ruiz-Angulo, A. y López-Espinoza, E. D. (2015). Estimación de la respuesta térmica de la cuenca lacustre del Valle de México en el siglo XVI: un experimento numérico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67, 215–225. <https://doi.org/10.18268/BSGM2015v67n2a6>
- Saros, J. E. y Anderson, N. J. (2015). The ecology of the planktonic diatom *Cyclotella* and its implications for global environmental change studies. *Biological Reviews*, 90, 522–541. <https://doi.org/10.1111/brv.12120>
- Saros, J. E., Northington, R. M., Anderson, D. S. y Anderson, N. J. (2016). A whole-lake experiment confirms a small centric diatom species as an indicator of changing lake thermal structure. *Limnology and Oceanography Letters*, 1, 27–35. <https://doi.org/10.1002/lol2.10024>
- Scherer, R. P. (1994). A new method for the determination of absolute abundance of diatoms and other silt-sized sedimentary particles. *Journal of Paleolimnology*, 12, 171–179. <https://doi.org/10.1007/BF00678093>
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). (2019). *Temperatura máxima promedio a nivel nacional y por entidad federal*. Recuperado el 6 febrero, 2019 de: <http://smn.cna.gob.mx/>
- Sommer, U. (1993). Disturbance-diversity relationships in two shallow lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiologia*, 249, 59–65. <https://doi.org/10.1007/BF00008843>
- StatSoft Statistica V. 6.0. (2001). Automate routine tasks and scale analytics. Tibco Statistica Software Inc. Recuperado el 6 febrero, 2019 de: <https://www.tibco.com>
- Stroemer, F. E., Edlund, M. B., Pilskahn, C. H. y Schelske, C. L. (1995). Siliceous microfossils distribution in the surficial sediments of Lake Baikal. *Journal of Paleolimnology*, 14, 69–82. <https://doi.org/10.1007/BF00682594>
- Szabó, K., Kiss, K. T., Ector, L., Kecskés, M. y Ács, É. (2004). Benthic diatom flora in a small Hungarian tributary of River Danube (Rákos-stream). *Algological Studies*, 111, 79–4. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2004/0111-0079>
- USEPA (U.S. Environmental Protection Agency). (2012). Science and Research at the U.S. Environmental Protection Agency. EPA Progress Report, Office of Research and Development. Recuperado el 6 febrero, 2019 de: <http://nepis.epa.gov/Exe/ZyPURL.cgi?Dockey=30000Q10.txt>
- Van Dam, H., Mertens, A. y Sinkeldam, J. (1994). A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28, 117–133. <https://doi.org/10.1007/BF02334251>
- Van Luijn, F., Van der Molen, D. T., Luttmer, W. J. y Boers, P. C. M. (1995). Influence of benthic diatoms on the nutrient release from sediments of shallow lakes recovering from eutrophication. *Water Science Technology*, 32, 89–97. <https://doi.org/10.2166/wst.1995.0169>
- Vázquez, G. y Caballero, M. (2013). The structure and species composition of the diatom communities in tropical volcanic lakes on eastern Mexico. *Diatom Research*, 28, 77–91. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2012.739974>
- Vilmi, A., Karjalainen, S. M., Landeiro, V. L. y Heino, J. (2015). Freshwater diatoms as environmental indicators: evaluating the effects of eutrophication using species morphology and biological indices. *Environmental Monitoring and Assessment*, 187, 243–252. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4485-7>
- Zhang, X. y Mei, X. (2015). Effects of benthic algae on release of soluble reactive phosphorus from sediments: a radioisotope tracing study. *Water Science y Engineering*, 8, 127–131. <https://doi.org/10.1016/j.wse.2015.04.008>