

HIDROBIOLÓGICA

VOLUMEN 35
Número 1, 2025



UAM
Casa abierta al tiempo
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
METROPOLITANA
Unidad Iztapalapa

Enero-Abril de 2025

HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología

VOLUMEN 35

Número 1

2025

Hidrobiológica es una publicación científica cuatrimestral del Departamento de Hidrobiología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa creada desde 1991. **Hidrobiológica** está dirigida a publicar investigaciones originales e inéditas sobre la hidrología, biología, pesquerías, acuicultura, contaminación y ecología de los recursos y sistemas acuáticos, realizados en México y en todo el mundo.

Hidrobiológica (ISSN 0188-8897) pertenece al Catálogo de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT desde 1994. Indizada en:

PERIÓDICA. Índice de Revistas Latinoamericanas en Ciencias.

Latindex. Catálogo-Sistema Regional de Información en Línea para Revistas Científicas de América Latina, El Caribe, España y Portugal.

Redalyc. Red de Revistas Científicas de América Latina, El Caribe, España y Portugal.

SciELO - Scientific Electronic Library Online.

Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA).

ISI-Thomson: Biological Abstracts y Biosis Previews.

E&M Biology (Elsevier)

Journal Citation Reports - Thomson Reuters (JCR)

Página electrónica: <http://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/login>

HIDROBIOLÓGICA. Vol. 35 Año 2025, Número 1, enero-abril de 2025, es una publicación cuatrimestral editada por la Universidad Autónoma Metropolitana, a través de la Unidad Iztapalapa, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Hidrobiología. Prolongación Canal de Miramontes 3855, Colonia Ex Hacienda San Juan de Dios, Alcaldía Tlalpan, C.P. 14387, México, Ciudad de México y Avenida Ferrocarril San Rafael Atlixco, número 186, Colonia Leyes de Reforma 1A Sección, Alcaldía Iztapalapa, C.P. 09310, México, Ciudad de México, teléfono: 5804-6475.

Página electrónica de la revista: <http://hidrobiologica.izt.uam.mx> y dirección electrónica: rehb@xanum.uam.mx. Editora Responsable: Dra. Ma. del Rocío Torres Alvarado. Certificado de Reserva de Derechos al Uso Exclusivo de Título No. 04-2014-071117092600-102.

Fecha de última modificación: 30 de abril de 2025. Tamaño de archivo: 2.4 MB.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Queda estrictamente prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Universidad Autónoma Metropolitana.

COMITÉ EDITORIAL

Responsable de la edición del número

Editor en Jefe: Dra. María del Rocío Torres Alvarado

Área de Ecosistemas Costeros. Depto. de Hidrobiología.

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

EDITORES ASOCIADOS

ÁREA SISTEMÁTICA, FILOGENIA Y MORFOLOGÍA

Dr. Sergio Díaz Martínez

Laboratorio de Ficología, Herbario FEZA

Universidad Autónoma de México

CDMX, México

Dr. J. Rolando Bastida Zavala

Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)

Universidad del Mar, Campus Puerto Angel

Oaxaca, México

Dra. María A. Mendoza Becerril

Depto. de Sistemática y Ecología Acuática (Meduzoa)

El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Quintana Roo, México

Dr. Francisco F. Pedroche

Área de Ciencias Ambientales

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma (UAML)

Estado de México, México

Dra. María Luisa Núñez Reséndiz

Área de Ficología

Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

ÁREA DE MANEJO DE RECURSOS ACUÁTICOS

Dr. Manuel Mendoza Carranza

Depto. de Ciencias de la Sustentabilidad,

El Colegio Frontera Sur, Unidad Villahermosa

Tabasco, México

Dr. Pedro Cervantes Hernández

Área de Evaluación pesquera

Universidad el Mar, Puerto Ángel

Oaxaca, México

Dra. Eloísa Pacheco Almanzar

Área de Producción acuática

Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dra. Ana Laura Ibañez Aguirre

Área de Producción Acuática. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

ÁREA AMBIENTAL

Dra. Laura Georgina Calva Benítez

Área de Ecosistemas Costeros. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dra. Flor de María Cuervo López

Área de Microbiología. Depto. de Biotecnología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dra. Alma Socorro Sobrino Figueroa

Área de Producción Acuática. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

ÁREA DE ECOLOGÍA

M. en B. E. Sergio Humberto Álvarez Hernández

Área de Producción Acuática. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dr. Jose Alejandro Zavala Hurtado

Área de Ecología

Depto. de Biología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

EDITORES EXTERNOS

Luis Zamora Peredo

Centro de Investigación en Micro y Nanotecnología, UV

Ernesto Cabrera Becerril

Universidad Autónoma Metropolitana

Ciudad de México

Beatriz Irene Lira Hernández

Universidad Nacional Autónoma de México

Alejandra Mireles Vázquez

Facultad de Ciencias, UNAM

Dr. Gustavo Hernández Carmona

IPN Ciencias Agrícolas, Biología y Química

La Paz, BCS

Luz Elena Mateo Cid

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN

Alejandra Mireles Vázquez

Facultad de Ciencias, UNAM

Dra. Margarita Collazo Ortega

Facultad de Ciencias, UNAM

Carmen Zepeda Gómez

Facultad de Ciencias, UNAM

CONSEJO EDITORIAL

Dr. Raymundo Reyes-Gutiérrez

Área de Recursos Hídricos.

Depto. de Recursos de la Tierra

Universidad Autónoma Metropolitana

Unidad Lerma (UAM-L)

Estado de México, México.

Dra. Hisol Sarai López-Arellanes

Depto. Plancton y Ecología Marina

Instituto Politécnico Nacional, Centro

Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN)

La paz, BCS, México

Dr. Horacio Lozano-Cobo

Área de Zooplancton y Parasitología Marina.

Depto. De Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana Unidad

Iztapalapa (UAM-I)

CDMX, México

Dr. Manuel Castillo-Rivera

Área de Zoología. Depto. de Biología

Universidad Autónoma Metropolitana

Unidad Iztapalapa (UAM-I)

CDMX, México

Dra. Miriam Azucena Hernández-Zamora

Área de Ciencias Agrícolas y Biológicas

Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de

Ciencias Biológicas (IPN-ENCB)

CDMX, México

Dr. Roberto Rico-Martínez

Área de Centro de Ciencias Básicas.

Depto. de Química

Universidad Autónoma de Aguascalientes (UAA)

Aguascalientes, México

Dr. César Meiners-Mandujano

Área de Análisis de pesquerías y variables ambientales

Universidad Veracruzana, Instituto de Ciencias

Marinas y Pesquerías (UV)

Veracruz, México

Dr. Luis Amado Ayala-Pérez

Área de Sistemas y Procesos Ecológicos de los
Recursos Acuáticos Tropicales.

Depto. de El Hombre y su Ambiente.

Universidad Autónoma Metropolitana Unidad

Xochimilco (UAM-X)

CDMX, México

Dr. Jose Ivan Velázquez-Abunader

Área de Acuicultura, pesca y Biotecnología.

Depto. de Recursos del Mar

Instituto Politécnico Nacional, Centro de

Investigación y de Estudios Avanzados Mérida

(IPN-CINVESTAV)

Yucatán, México

Dra. Nataly Quiroz-González

Laboratorio de Ficología y Sección de Algas del Herbario

Universidad Nacional Autónoma de México,

Facultad de Ciencias (UNAM)

CDMX, México

Dra. Gloria Garduño-Solorzano

Laboratorio de Botánica.

Universidad Nacional Autónoma de México,

FES Iztacala (UNAM)

Estado de México, México

Dr. José Alberto Ocaña-Luna

Laboratorio de Ecología

Instituto Nacional de Ciencias Biológicas Escuela

Nacional de Ciencias Biológicas (IPN-ENCB)

CDMX, México

Dra. Rosa maría García-Martínez

Depto. de Zoología

Instituto Politécnico Nacional,

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN-ENCB)

CDMX, México

Dr. Héctor Omar Mejía-Guerrero

Laboratorio de Variación Biológica y Evolución.

Depto. de Zoología.

Instituto Politécnico Nacional,

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN-ENCB)

CDMX, México

HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología de la
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

ÍNDICE AL VOLUMEN 35, NÚMERO 1 • 2025

Estrada-Vargas, L., H. Hernández-García y Y. B. Okolodkov

Estimación del área superficial específica de macroalgas marinas mediante isotermas de Langmuir
como una alternativa para estudios de ensamblajes epibentónicos.....1-12

M. Centeno, C., A. Blanco-Jarvio, A. Bautista-García, Y. Beltrán y O. Mejía

Diversidad y estructura comunitaria de ensamblajes microbianos de pozas de evaporación
del Noroeste de México13-23

Guerrero-Lizarazo, M. C. y G. Pinilla-Agudelo

Aproximación al conocimiento de los rasgos funcionales de las algas perifíticas y su relación
con la calidad del agua en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia.....25-40

**González-Castro, A. L., M. Rojas-Contreras, M. Romero-Bastidas, R. N. Águila-Ramírez,
C. Rangel-Dávalos y P. M. Arce-Amezquita**

Evaluación de extractos de algunas algas marinas de la península de Baja California, México,
contra patógenos en plantas.....41-48

**García-Zamora, G. M., M. Muñoz-Ochoa, D. L. Arvizu-Higuera, Y. E. Rodríguez-Montesinos
y J. M. López-Vivas**

Actividad anticoagulante de polisacáridos sulfatados obtenidos del alga parda *Stephanocystis dioica*49-56

Çolak Sabancı, F., F. Şahin, I. Gárate-Lizárraga, Edanur Erbaş y İbrahim Tan

Primer reporte del florecimiento de *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae) en las aguas costeras
de la Bahía de İzmir, Mar Egeo (Mediterráneo oriental).....57-65

Valencia-Espinosa, J. A., O. Y. Durán-Rodríguez y J P. Ramírez-Herrejón

Análisis del manejo de *Pontederia crassipes* (Liliopsida): una perspectiva integral.....67-96

HIDROBIOLÓGICA

A Journal from Departamento de Hidrobiología de la
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

VOLUME INDEX 35, NUMBER 1 • 2025

Estrada-Vargas, L., H. Hernández-García and Y. B. Okolodkov

Estimation of the specific surface area in marine macroalgae using Langmuir isotherms as an alternative technique for studies of epibenthic assemblages 1-12

M. Centeno, C., A. Blanco-Jarvio, A. Bautista-García, Y. Beltrán and O. Mejía

Diversity and community structure of microbial assemblages from evaporitic ponds of Northwestern México 13-23

Guerrero-Lizarazo, M. C. and G. Pinilla-Agudelo

Approach to the knowledge of the functional traits of the periphytic algae and their relationship with water quality in the Zapatos Swamp Complex, Colombia 25-40

González-Castro, A. L., M. Rojas-Contreras, M. Romero-Bastidas, R. N. Águila-Ramírez, C. Rangel-Dávalos and P. M. Arce-Amezquita

Evaluation of some seaweed extracts from Baja Peninsula, Mexico, against plant pathogens 41-48

García-Zamora, G. M., M. Muñoz-Ochoa, D. L. Arvizu-Higuera, Y. E. Rodríguez-Montesinos and J. M. López-Vivas

Anticoagulant activity of sulfated polysaccharides obtained from the brown seaweed *Stephanocystis dioica* 49-56

Çolak Sabancı, F., F. Şahin, I. Gárate-Lizárraga, Edanur Erbaş and İbrahim Tan

First bloom report of *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae) in the coastal waters of İzmir Bay, Aegean Sea (Eastern Mediterranean) 57-65

Valencia-Espinosa, J. A., O. Y. Durán-Rodríguez and J. P. Ramírez-Herrejón

Management of *Pontederia crassipes* (Liliopsida): a general framework 67-96

Estimation of the specific surface area in marine macroalgae using Langmuir isotherms as an alternative technique for studies of epibenthic assemblages

Estimación del área superficial específica de macroalgas marinas mediante isothermas de Langmuir como una alternativa para estudios de ensamblajes epibentónicos

Lizbeth Estrada-Vargas¹, Héctor Hernández-García², Yuri B. Okolodkov^{1,*}

Recibido: 23 de abril de 2024.

Aceptado: 29 de agosto de 2024.

Publicado: abril de 2025.

ABSTRACT

Background: Benthic macroalgae offer a suitable habitat for the development of different epibenthic species. Knowing the macroalgal surface area allows the study of epibenthic assemblages, as well as the evaluation of interactions between host and epibiont. **Goals:** The aim of this research was to estimate the specific surface area of benthic macroalgae collected at two coastal sites in Veracruz, southwestern Gulf of Mexico. **Methods:** From August 2016 to July 2017, 12 monthly collections were made. The formation of the Methylene Blue monolayer on the macroalgal surface was verified using the Langmuir isotherms. The biomass of brown algae was chemically treated to cause the formation of the monolayer. **Results:** For all examined algal species (11 Rhodophyta, 6 Chlorophyta and 4 Phaeophyceae from four morpho-functional groups) the adsorption equilibrium point was reached with a high correspondence between the experimental and calculated data ($R^2 > 0.96$). The formation of the monolayer allowed estimation of the macroalgal specific surface area, which varied significantly among species, from 24 to 387 $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$. The corticated algae exhibited the greatest specific surface area (143–222 $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$), and the articulated calcareous forms had the least area (63–104 $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$). However, no correlation between the specific surface area and the morpho-functional groups was found ($P < 0.05$). In most algae, significant differences in specific surface area were observed in thalli of the same species ($P < 0.05$). **Conclusions:** The results could be related to infraspecific variability in morphological characteristics of the thallus that occur during ontogenesis under environmental conditions. The Methylene Blue adsorption technique is suitable for determination of the surface area and allows the comparison of macroalgae of different morpho-functional groups, thus minimizing the uncertainty associated with species-specific characteristics.

Keywords: epibenthos, Langmuir adsorption model, macroalgae, Methylene Blue, specific surface area

RESUMEN

Antecedentes: Las macroalgas bentónicas ofrecen un hábitat adecuado para el desarrollo de diferentes especies epibentónicas. Determinar el área superficial específica de las macroalgas permite el estudio de las asociaciones epibentónicas, así como, la evaluación de las interacciones entre el hospedero y el epibionte. **Objetivos:** El objetivo de esta investigación fue estimar el área superficial específica de las macroalgas bentónicas, recolectadas en dos sitios del suroeste del Golfo de México. **Metodología:** De agosto de 2016 a julio de 2017 se realizaron 12 recolectas mensuales. Mediante isothermas de Langmuir se verificó la formación de una monocapa de azul de metileno sobre la superficie de las macroalgas. Con la finalidad de promover la formación de la monocapa, a la biomasa de las algas pardas se le aplicó un tratamiento químico. **Resultados:** Se observó una alta correspondencia entre los datos experimentales y calculados ($R^2 > 0.96$) en el punto de equilibrio de adsorción para todas las algas estudiadas (11 especies de Rhodophyta, 6 de Chlorophyta y 4 de Phaeophyceae de cuatro grupos morfo-funcionales). La formación de la monocapa permitió la estimación del área superficial específica de las macroalgas, la cual varió significativamente entre especies, desde 24 hasta 387 $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$. Los resultados mostraron que las algas corticadas prestaron la mayor área superficial especí-

¹ Laboratorio de Botánica Marina y Plancología, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana. Mar Mediterráneo 314, Fracc. Costa Verde, Boca del Río, Veracruz, 94294. México

² Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Veracruzana. Circuito Gonzalo Aguirre Beltrán, s/n, Zona Universitaria, Xalapa, Veracruz, 91090. México

*Corresponding author:

Yuri B. Okolodkov: e-mail: yuriokolodkov@yahoo.com

To quote as:

Estrada-Vargas, L., H. Hernández-García & Y. B. Okolodkov. 2025. Estimation of the specific surface area in marine macroalgae using Langmuir isotherms as an alternative technique for studies of epibenthic assemblages. *Hidrobiológica* 35 (1): 1-12.

DOI:10.24275/CLYF7157

fica ($143\text{--}222\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$), y que las calcáreas articuladas tenían la menor área ($63\text{--}104\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$). Sin embargo, no se encontró correlación entre el área superficial específica y los grupos morfofuncionales ($P < 0.05$). En la mayoría de las algas, se observaron diferencias significativas en el área superficial específica en talos de la misma especie ($P < 0.05$). **Conclusiones:** Los resultados pueden estar relacionados con la variabilidad intraespecífica en las características morfológicas del talo que ocurren durante la ontogenia bajo condiciones ambientales. La técnica de adsorción de azul de metileno es adecuada para la determinación del área superficial específica y permite la comparación de macroalgas de diferentes grupos morfofuncionales, minimizando la incertidumbre asociada a las características específicas de especie.

Palabras clave: Epibentos, modelo de absorción de Langmuir, macroalga, azul de metileno, área superficial

INTRODUCTION

The surface of marine macroalgae provides a fitting habitat for animal and plant species development and provides food and shelter (Ryland, 1974; Chemello & Milazzo, 2002). The relationship between the epibionts and their host has been studied by several authors (Taylor & Cole, 1994; Parsons & Preskitt, 2007; Bates, 2009). Macroalgal morphology-based studies have explained the probable interactions (Taylor & Cole, 1994; Chemello & Milazzo, 2002; Bates, 2009; Torres *et al.*, 2015).

To explain the association between the epifauna and their host, Bates (2009) used the functional classification by Steneck & Dethier (1994). In contrast, Parsons & Preskitt (2007) classified macroalgae according to the structure of their thalli; they found that epibenthic dinoflagellates prefer microfilamentous macroalgal species, perhaps because of the surface area provided by the latter. Taylor & Cole (1994) found correlations between macroalgal morphology and epifauna and suggested that the more complex macroalgal forms resulted in higher epifaunal diversity.

Macroalgae classification based on their thallus morphology allows the assessment of the association between them and the epibionts. However, although the results are usually expressed as the number of epibiont individuals per gram of the host biomass, the estimation is inaccurate because the relation between weight and specific surface area in aquatic plants differs between species (Sher-Kaul *et al.*, 1995; Armstrong *et al.*, 2003). Therefore, Lobel *et al.* (1988) and Bomber *et al.* (1989) suggested that in comparative studies it is necessary to know the specific surface area of macroalgae to allow standardization of the abundance of epibionts in cells/individuals per area.

Different methodologies have been proposed to estimate the macroalgal specific surface area (S_m). Lobel *et al.* (1988) and Armitage & Sjøtun (2016) made these estimations for *Galaxaura* sp., *Dictyota* sp., *Codium fragile* (Suringar) Hariot and *Fucus serratus* Linnaeus based on geometrical forms; however, their technique assumes a flat surface. Lobel *et al.* (1988) and Bomber (1989) estimated the S_m by the weight difference between dry weight before and after immersion of the algae in a surfactant solution. For aquatic plants, Cattaneo & Carignan (1983) and Armstrong *et al.* (2003) estimated the specific surface area by using a mixture of detergent and different dyes. These techniques are promising; however, they need to be modified to obtain consistent and reliable data (Lobel *et al.*, 1988). The chemical adsorption methods

improved the specific surface area estimation because both texture and roughness were taken into account (Bergey & Getty, 2006).

It is important to mention that to compare the superficial area between different macroalgal species, it is necessary to standardize the methodology, and it must be suitable for all species, regardless of their morphological complexity and chemical composition. It has been reported that using geometric or mathematical techniques has low accuracy in algal species with complex structures (Harrod & Hall, 1962). In addition, the geometrical technique can neglect the algal surface microstructure (Lobel *et al.*, 1988), which may be relevant for epibenthic assemblages. On the other hand, the specific surface area determination per weight depends on the morphological complexity, composition, and surface characteristics of the algal species (Rubin *et al.*, 2010). The quantities of water and salts affect the gravimetric determination of dry weight (Zhu & Lee, 1997). Therefore, it is necessary to homogenize the samples and eliminate water, organic and inorganic substances. Arredondo-Vega & Voltolina-Lobina (2007) suggest elimination of water by drying the microalgal biomass at temperatures between 60 and 70°C until a constant weight at a constant temperature is obtained.

Nevertheless, when using the adsorption methods, it is important to guarantee that the monolayer is formed on the surface of the adsorbent material for the accurate estimation of surface area. In the case of weight differences, as mentioned by Lobel *et al.* (1988) and Bomber *et al.* (1989) in their investigations, the monolayer formation by adsorption of the surfactant is not guaranteed. One way to ensure the monolayer formation is by applying the Langmuir model to the adsorption model (Sandoval-Ibarra *et al.*, 2015).

Methylthionine chloride ($\text{C}_{16}\text{H}_{18}\text{ClN}_3\text{S}$; Methylene Blue (MB)) is one of the adsorbates used to evaluate the monolayer formation. This organic dye has been used to estimate the specific surface area of different materials such as bentonite (Pinzón-Bello, 1997), cotton fiber (Kaewprasit *et al.*, 1998) as well as terrestrial and aquatic plants (Vilar *et al.*, 2007; Bestani *et al.*, 2008; Rubin *et al.*, 2010). Rubin *et al.* (2005) and Pratiwi *et al.* (2019) evaluated the adsorption capacity of MB in *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt and *Ulva lactuca* Linnaeus. They showed that there is affinity between the MB and the algal biomass and that this adsorption fits that of the Langmuir type. Rubin *et al.* (2010) estimated the S_m of *S. muticum* according to the postulates of this model; the authors calculated an average specific surface area (S_m) of $242\text{--}747\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, suggesting that these variations may be related to the pretreatment of the studied thalli. Therefore, the aim of this study was to estimate the S_m of different macroalgal species that belong to different morpho-functional groups (corticated, articulated calcareous, corticated foliose and coriaceous) by means of the MB adsorption technique, according to the Langmuir adsorption model.

MATERIAL AND METHODS

Sampling. From August 2016 to July 2017, 12 monthly collections of macroalgae were made, which comprised corticated, articulated calcareous, corticated foliose and coriaceous algae, also referred to as functional-form groups, functional groups (Littler & Arnold, 1982; Littler *et al.*, 1983; Hanisak *et al.*, 1988; Steneck & Dethier, 1994; Phillips *et al.*, 1997; Padilla & Allen, 2000; Aioldi, 2001; Biber *et al.*, 2004; Collado-Vides *et al.*, 2005), morphological functional or morpho-functional groups (Balata *et al.*, 2011; the latter is used herein) at two coastal sites

in Veracruz, Mexico, Chachalacas and Villa Rica, in the southwestern Gulf of Mexico (Fig. 1). The climate in this region is sub-humid warm (Aw2) with three seasons: rainy (July to September), dry (April to May) and “nortes” (the northern winds beginning in October with the incursion of strong northern winds that persist until the end of winter). Their temporality and occurrence vary according to weather conditions (Tunnell Jr, 1992; Salas-Pérez & Granados-Barba, 2008). The sampling sites are characterized by mixed coasts with beaches, dunes, marshlands and coastal lagoons (Sánchez-Rodríguez, 1980; Geissert-Kientz, 1999).

At Chachalacas, samples were taken at the reef plain of Primera Laja ($19^{\circ}27.791'N$, $96^{\circ}18.370'W$) 700 m from the coastline. Sandy-rocky substrate and coral fragments characterize this area, with depths from 0.5 to 2.5 m (Estrada-Vargas *et al.*, 2019). At Villa Rica ($19^{\circ}27.850'N$, $96^{\circ}18.521'W$), characterized by coastal dunes and a rocky massif (García-López *et al.*, 2017), macroalgae were sampled in the intertidal zone with site depths that varied with the tide (<1.5 m) from a sandy-rocky substrate with sparse coral fragments.

Random samplings were performed at each site, where three specimens from each species were collected by free diving. Underwater,

these samples were placed in 500 ml polypropylene bottles with the surrounding water and sealed. The collected material was kept at $4^{\circ}C$ during transportation. All the samples were processed the same day they were collected. The species identification was based on morphological features, reproductive structures and cell arrangement (Littler & Littler, 2000; Guiry & Guiry 2024). The species classification by morpho-functional groups was made according to Steneck & Dethier (1994).

Preparation of the macroalgal biomass to estimate surface area.

Benthic macroalgae (171 specimens) were used for specific surface area estimation. To standardize the specific surface area estimation methodology and to minimize the error due to the amount of water, organic and inorganic substances, the material was prepared according to Rubin *et al.* (2010). To remove organic and inorganic particles from the macroalgal surface, the thalli were brushed and washed individually with filtered seawater (pore size $11\ \mu m$). The cleaned material was first dried at ambient temperature (72 h) and then at $60^{\circ}C$ for 24 h and passed through a plastic sieve; the size of dry biomass was homogenized at 1.0 mm. The dried and homogenized material was stored in polypropylene airtight bags in desiccators.



Figure 1. Map of the southwestern Gulf of Mexico indicating the two sampling sites (marked by stars) on the coast of Veracruz, Mexico.

Methylene Blue safety use considerations. MB has several medical uses in both human health and veterinary care, for therapeutic and diagnostic procedures. It is also used as a stain in bacteriology and as a redox coloring agent. Some common applications are for treating overexposure to certain drugs, industrial chemicals, or environmental poisons, such as excessive nitrate or cyanide compounds. In humans, a high dose of it (>500 mg) when injected has been reported to cause nausea, abdominal and chest pain, cyanosis, methemoglobinemia, sweating, dizziness, headache and confusion (Harvey, 1980). However, neither the Occupational Safety and Health Administration, the National Institute for Occupational Safety and Health, nor the American Conference of Governmental Industrial Hygienists have established permissible exposure limits for MB (NTP, 2008; NOAA, 2024). Nevertheless, it is recommended to follow the safety standards in the use of chemical reagents.

Methylene Blue adsorption by macroalgae biomass experiment. The test was based on Rubín *et al.* (2010), with a few modifications. MB (C.I. 52015, Merck, dye content 82 %) was the dye used to form the monolayer (Kaewprasit *et al.*, 1998; Rubín *et al.*, 2010). MB was dried for 2 h at 60° C; a 1000 mg l⁻¹ standard solution was then prepared.

In determining the Langmuir type adsorption isotherms, 0.05 g of dry biomass samples were put into Erlenmeyer flasks with 50, 100, 200 and 500 mg l⁻¹ MB dilutions. The mixtures were shaken (150 rpm) at a controlled temperature ($\bar{X}=24^\circ$ C) for 2 h. Subsequently, absorbance was read in a Hach DR 5000 spectrophotometer at a wavelength of 665 nm. The samples were diluted to obtain a concentration within the Lambert-Beer law range for the dye used. All experiments were performed in duplicate, and the analytical determinations were in triplicate.

Chemical modifications for macroalgal biomass that did not show monolayer formation during the Methylene Blue adsorption experiments. Chemical modifications of the biomass were performed on those species that did not show the Langmuir isotherm during the first set of MB adsorption experiments. The carboxyl group was modified with acidic methanol solution only; however, satisfactory determination coefficients were not obtained ($R^2<0.6$). The same scenario was observed with lipid extraction with methanol alone for some species of marine macroalgae. Therefore, lipid extraction was attempted after decarboxylation, achieving $R^2>0.9$. Consequently, the thalli underwent carboxylic acid esterification followed by extraction of the lipid fraction. Esterification was performed by suspending 1.5 g of dry biomass in 100 ml of methanol and 0.9 ml of HCl concentrate. The mixture was shaken for 24 h at 150 rpm, then washed with distilled water, decanted, and dried at 60° C for 24 h. The lipid extraction was performed by suspending 0.5 g of dry biomass in 50 ml of methanol 50% (v/v) and shaking (150 rpm) for 24 h. Finally, the biomass was washed with distilled water, decanted, and dried at 60° C for 24 h. Both processes were carried out according to Rubín *et al.* (2010).

The determination of isotherms was performed by placing 0.05 g of the treated biomass in Erlenmeyer flasks and adding 100, 200, 300 and 500 mg l⁻¹ of MB dilutions. Each subsample was shaken for 12 h at 150 rpm at a controlled temperature (24° C) and pH (7.1±0.21). At a wavelength of 665 nm, absorbance readings were performed by using a UV spectrophotometer to assess the equilibrium time.

Determining maximum adsorption capacity of the monolayer for macroalgal biomass. The value of the maximum adsorption capacity

of the monolayer for macroalgal biomass (X_m) was estimated by using the Langmuir adsorption model (Eq. 1), which satisfactorily describes the adsorption equilibria of both aquatic and terrestrial vegetable biomass (Vilar *et al.*, 2007; Rubin *et al.*, 2010).

$$X = \frac{X_m K C_f}{1 + K C_f} \quad \text{Eq. 1}$$

This equation can be expressed linearly as:

$$\frac{C_f}{X} = \frac{C_f}{X_m} + \frac{1}{X_m K} \quad \text{Eq. 2}$$

Where C_f represents the solute final concentration or equilibrium ($\text{mg}_{\text{MB}} \text{l}^{-1}$), X is the amount of adsorbed solute per milligram of adsorbent ($\text{mg}_{\text{MB}} \text{mg}_{\text{alga}}^{-1}$), and K is a constant depending on adsorption and desorption.

Estimating the macroalgal biomass surface area. The macroalgal biomass surface area (S_m) was calculated by using the equation: $S_m = X_m N_0 a$, which in the specific case of the MB can be expressed as (Sharma & Forster 1994) (Eq. 3):

$$S_m = \left(\frac{X_m \cdot N \cdot A_m}{MW} \right) \cdot 10^{-20} \quad \text{Eq. 3}$$

where S_m is the surface area ($\text{m}^2 \text{g}_{\text{alga}}^{-1}$), X_m is the maximum adsorption capacity of the monolayer ($\text{mg}_{\text{MB}} \text{g}_{\text{alga}}^{-1}$), N represents the Avogadro constant (6.02×10^{23}) and A_m and MW represent the cross section in Armstrong ($\text{\AA}^2$) and the molecular mass (mg mmol^{-1}) of the MB, respectively. The transversal area used by an MB molecule varies from 66 to 125 $\text{\AA}^2$ according to the observations on which its adsorption is supported (Hähner *et al.*, 1996). However, aiming to standardize and perform an appropriate comparison of the results, this study employed the value Rubín *et al.* (2010) proposed for determining the S_m of macroalgae (108 $\text{\AA}^2$).

RESULTS

Macroalgal species composition. During the study period at Chachalacas and Villa Rica the best represented taxonomic group was Rhodophyta (11 species), followed by Chlorophyta (6) and Phaeophyceae (4). *Digenea simplex* (Wulfen) C. Agardh, *Laurencia* sp., *Alsidium triquetrum* (S. G. Gmelin) Trevisan, *Caulerpa sertularioides* (S. G. Gmelin) M. Howe, *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh, *C. mexicana* Sonder ex Kützinger, *Cymopolia barbata* (Linnaeus) J. V. Lamouroux, *Padina* sp. and *Dictyota* sp. were present and collected from both sites. The only species collected at Chachalacas throughout 12 samplings was *Halimeda scabra* M. Howe, whereas at Villa Rica the recurrent species were *Alsidium triquetrum*, *Haliptilon subulatum* H. W. Johansen, *Caulerpa sertularioides*, *Cymopolia barbata*, *Padina* sp., *Dictyota* sp. and *Sargassum vulgare* C. Agardh. The species were classified into four morpho-functional groups: nine species were placed in the corticated group, eight in the articulated calcareous, three in the corticated foliose and one in the coriaceous group (Table 1).

Chemical modification effects applied to the macroalgal biomass that did not show monolayer formation in the first set of adsorption experiments. In brown algal species, the non-chemically treated adsorption experiments did not show a linear correlation between the final MB concentration and the algal biomass. In contrast, the treated biomass adsorption results showed that the sterilization and lipid extraction processes caused the dye to form a monolayer on the surface of *Padina* sp., *Dictyota* sp., *Dictyopteris delicatula* J. V. Lamouroux and *Sargassum vulgare* (Fig. 2).

Tests for the Methylene Blue monolayer formation in macroalgae. The MB adsorption dynamics in the three studied major taxonomic algal groups showed that the dye amount adsorbed by algae increased with increasing dye concentration in the solution. However, once the satu-

ration point was reached, the change of the MB concentration had no effect on the solute amount adsorbed per gram of algal biomass (Fig. 3). In all studied species, the adsorption equilibrium point was reached; it was associated with the MB monolayer formation on the algal surface. Correlation between the experimental data and values calculated by the Langmuir isotherm model showed a high correspondence for all the tests ($R^2 > 0.96$).

Estimating the surface area of macroalgae. Once all examined algal species showed a Langmuir type adsorption isotherm, it was assumed that the MB amount corresponded to that required for the monolayer formation; therefore, it was possible to estimate the surface area of each macroalga using equation 3.

Table 1. List of species, their affiliation with a morpho-functional group, sampling sites in the SW Gulf of Mexico and months of sampling in 2016–2017. CH – Chachalacas, VR – Villa Rica.

Taxa	Morpho-functional group	Sampling site and month
RHODOPHYTA		
<i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C. Agardh 1822	Corticated	CH: Aug VR: Nov
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützinger 1847	Corticated	VR: Apr, May
<i>Laurencia</i> sp.	Corticated	CH: Sep, Oct VR: Dec-Mar
<i>Alsidium triquetrum</i> (S. G. Gmelin) Trevisan 1845	Corticated	CH: Aug, Sep, Nov, Mar VR: Aug-Jul
<i>Liagora</i> sp. 1	Corticated	CH: Mar, Apr, Jun
<i>Liagora</i> sp. 2	Corticated	CH: Apr-Jun
<i>Haliptilon subulatum</i> H. W. Johansen 1970	Articulated calcareous	VR: Aug-Jul
<i>Jania</i> cf. <i>adhaerens</i> J. V. Lamouroux 1816	Articulated calcareous	VR: Aug-Sep, Jun, Jul
<i>Amphiroa</i> sp.	Articulated calcareous	CH: Oct
<i>Tricleocarpa cylindrica</i> Huisman et Borowitzka 1990	Articulated calcareous	CH: Sep, Dec, Jul
<i>Galaxaura</i> sp.	Articulated calcareous	CH: Sep, Jan
CHLOROPHYTA		
<i>Caulerpa sertularioides</i> (S. G. Gmelin) M. Howe 1905	Corticated	CH: Aug-Mar VR: Aug-Jul
<i>C. racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh 1873	Corticated	CH: Sep-Nov, Jan, Feb, Apr, May VR: Aug, Nov, Jan, May, Jun
<i>C. mexicana</i> Sonder ex Kützinger 1849	Corticated	CH: Dec-Mar VR: Dec-Apr
<i>Halimeda scabra</i> M. Howe 1905	Articulated calcareous	CH: Aug-Jul
<i>Cymopolia barbata</i> (Linnaeus) J. V. Lamouroux 1816	Articulated calcareous	CH: Aug, Sep, Mar, May-Jul VR: Aug-Jul
<i>Rhipocephalus phoenix</i> (J. Ellis et Solander) Kützinger, 1843	Articulated calcareous	CH: Jul
PHAEOPHYCEAE		
<i>Padina</i> sp.	Corticated foliose	CH: Aug-Oct, Dec, Jan, Mar-Jul VR: Aug-Jul
<i>Dictyota</i> sp.	Corticated foliose	CH: Aug, Sep, Mar-Jul VR: Aug-Jul
<i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux 1809	Corticated foliose	CH: Sep, Nov-Feb, Apr, Jun, Jul
<i>Sargassum vulgare</i> C. Agardh 1820	Coriaceous	VR: Aug-Jul

Within the four morpho-functional groups studied, the coriaceous group was represented only by the *Sargassum vulgare* collected in Villa Rica, with $190\text{--}333\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, whereas the corticated, corticated foliose and calcareous groups were represented by the species found at both sampling sites. The statistical analysis showed that 50% of the specimens in the corticated group in both Chachalacas and Villa Rica presented the largest surface area: $119\text{--}198\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$ and $150\text{--}233\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, respectively, followed by the corticated foliose group: $112\text{--}157\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$ for Chachalacas and $132\text{--}182\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$ for Villa Rica. The articulated calcareous group showed the smallest surface area, $69\text{--}128\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$ for Chachalacas and $59\text{--}94\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$ for Villa Rica (Fig. 4). The statistical analysis did not show any correlation between morpho-functional group and surface area ($P < 0.05$).

Macroalgal surface area varied significantly (tenfold) among species, from $24\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$ to $387\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$. At Chachalacas, the species with the higher surface area were *Alsidium triquetrum* and *Caulerpa mexicana*, and those with the smallest surface area were *Amphiroa* sp. and *Halimeda scabra*. At Villa Rica, *Hypnea spinella* (C. Agardh) Kützinger and *Caulerpa mexicana* showed the higher surface area, whereas the smallest surface area corresponded to *Jania* cf. *adhaerens* J. V. Lamouroux and *Haliptilon subulatum* (Table 2).

In contrast, significant differences were observed in most cases when comparing the surface area of different thalli of the same species, except for *Tricleocarpa cylindrica* Huisman et Borowitzka ($112 \pm 23\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.05$), *Laurencia* sp. 1 ($226 \pm 4\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.1$) and *Liagora* sp. 2 ($126 \pm 18\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.07$) from Chachalacas. These differences were also observed when comparing thalli from the same species between the two sites for the same sampling period. Significant differences were not observed in *C. sertularioides* collected in September at both sites ($159 \pm 41\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.08$); *Cymopolia barbata* collected in June ($125 \pm 45\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.05$); *Alsidium triquetrum* collected in November ($173 \pm 44\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.67$) and *Padina* sp. collected in August and May ($149 \pm 29\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.07$; $162 \pm 41\text{ m}^2\text{ g}^{-1}$, $P = 0.18$, respectively).

DISCUSSION

During our tests, the MB adsorption by macroalgal thalli was satisfactorily described by the Langmuir isotherms (Kaewprasit *et al.*, 1998). Hence, it was assumed that the change in the MB concentration was due to the monolayer formation on the macroalgal surface. A high degree of accuracy in the estimation of the macroalgal surface area is thus indicated.

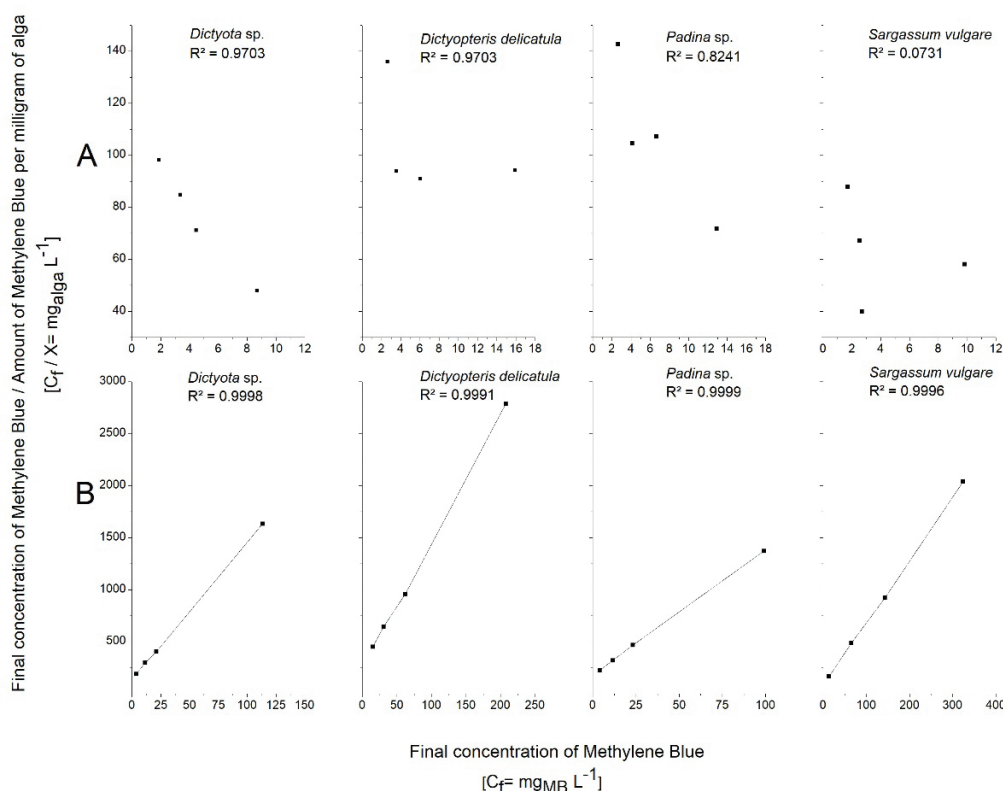


Figure 2. Methylene Blue adsorption dynamics for the brown algae *Dictyota* sp., *Dictyopteris delicatula*, *Padina* sp. and *Sargassum vulgare* with chemical treatment (A) and without it (B).

Table 2. Surface area of the examined macroalgal species in the SW Gulf of Mexico in 2016–2017. C – Chlorophyta, P – Phaeophyceae, R – Rhodophyta; nf – not found.

Taxa	Major taxonomic group	Surface area, m ² g ⁻¹	
		Villa Rica (VR)	Chachalacas (CH)
Corticated			
<i>Digenea simplex</i>	R	103-109	179-199
<i>Hypnea spinella</i>	R	348-387	nf
<i>Laurencia</i> sp.	R	203-313	223-229
<i>Alsidium triquetrum</i>	R	112-256	106-268
<i>Liagora</i> sp. 1	R	nf	87-191
<i>Liagora</i> sp. 2	R	nf	105-143
<i>Caulerpa sertularioides</i>	C	129-220	77-172
<i>C. racemosa</i>	C	158-263	150-226
<i>C. mexicana</i>	C	221-350	168-281
Articulated calcareous			
<i>Haliptilon subulatum</i>	R	44-94	nf
<i>Jania</i> cf. <i>adhaerens</i>	R	24-58	nf
<i>Amphiroa</i> sp.	R	nf	51-57
<i>Tricleocarpa cylindrica</i>	R	nf	69-133
<i>Galaxaura</i> sp.	R	nf	89-162
<i>Halimeda scabra</i>	C	nf	50-134
<i>Cymopolia barbata</i>	C	61-127	84-178
<i>Rhipocephalus phoenix</i>	C	nf	106-113
Corticated foliose			
<i>Padina</i> sp.	P	99-200	109-294
<i>Dictyota</i> sp.	P	nf	104-148
<i>Dictyopteris delicatula</i>	P	nf	78-165
Coriaceous			
<i>Sargassum vulgare</i>	P	190-333	nf

For brown algal species, it was necessary to apply a chemical treatment to achieve the monolayer formation, which resulted in monomolecular MB adsorption due to the modification of available sites. However, it is important to stress that the modification is specific for each type of chemical treatment; consequently, different chemicals may modify the results of the area estimation (Lodeiro *et al.*, 2004; Rubín *et al.*, 2005, 2010; Vilar *et al.*, 2007). Despite this, the technique applied in this study can be used to compare macroalgae (specimens or species) analyzed under the same conditions (Rubín *et al.*, 2005, 2010; Vilar *et al.*, 2007). Accordingly, it can be argued that the differences found on the macroalgal surface area may be due to species-specific morphological features (Chemello & Milazzo, 2002; Bates, 2009).

Some morphology-based studies noted that the surface area is in direct proportion to the macroalgae structural complexity, with which they tended to show a higher diversity of epibionts (Chemello & Milazzo, 2002; Bates, 2009). The results of the present study agree with the above-mentioned ones. Less morphologically complex species such as articulated calcareous algae presented a smaller surface area; more

complex species presented a larger surface area. However, in general, no correlation between the surface area and the morpho-functional groups was found ($P < 0.05$). In contrast, other studies reported that less complex species, such as filamentous algae, showed larger surface areas (Parsons & Preskitt, 2007). Bates (2009) suggested that a greater morphological complexity is not necessarily related to a larger surface area, but the surface may be a function of ramifications and specific structures located along the thallus. For example, Taylor & Cole (1994) mentioned that the brown alga *Carpophyllum plumosum* (A. Richard) J. Agardh, characterized by fine structures on the frond, has a larger surface area than thick-frond species. In our study, the species with more developed ramification and fine thalli showed a greater surface area (*Hypnea spinella* and *Laurencia* sp.).

Another factor that could explain the differences is the surface area variation of the thallus components. The frond section for most of the species in this study was analyzed, except for *Sargassum vulgare* (for which samples containing both frond and stipe were analyzed) and *Caulerpa* species thalli (both frond and stolon were included). Christie *et*

al. (2003) reported that the frond, the stipe and the holdfast of *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie present different surface areas. Sher-Kaul *et al.* (1995) concluded that for stoloniferous plants the stolon and leaves modify the surface area. Armstrong *et al.* (2003) suggest that in determining the surface area of a species with a stolon it is important to consider the leaf to stolon ratio because the leaves provide a greater surface area than that of the stolon.

In articulated calcareous species, the differences observed in the stems of the same species could be related to both the cellular arrangement and the amount of CaCO_3 (Wefer, 1980; Lee & Carpenter, 2001; Hatt & Collado-Vides, 2019). Anderson *et al.* (2006) noticed that for coenocytic species calcification between segments and filament adhesion to the surface influenced the surface area. Lee & Carpenter (2001) stated that the produced inorganic carbonate amount depended on the morphology of each species and on the calcification mechanisms during ontogenesis.

In this study, the specimens were collected over a year; consequently, the specimens may have presented different development stages. For example, conceptacles (specialized cavities that contain the reproductive organs) with rough ramuli (spherical branchlets) were observed in some *Jania cf. adhaerens* thalli; only smooth ramuli were observed in other species (absence of conceptacles). In our study, de-

velopment of either conceptacles or tetrasporangia (sporangia containing four asexual spores), or both, were also observed in *Haliptilon cf. subulatum* and *Amphiroa* sp. According to Rosas-Alquicira *et al.* (2013) and Rover *et al.* (2015), tetrasporangia and conceptacle formation modify macroalgal surfaces. Vesik & Borowitzka (1984) reported that the formation of conceptacles is evident on the surface of *Haliptilon cuvieri* (J. V. Lamouroux) H. W. Johansen *et al.* P. C. Silva during the reproductive stage. Rosas-Alquicira *et al.* (2013) found that the formation of conceptacles in *Amphiroa* J. V. Lamouroux species allows observation of different cell growth stages on surfaces such as the elongation of the terminal layer cells and the formation of cell layers on the surface. This suggests that the increase in cell layers during the formation of reproductive structures may affect the surface area.

Regarding the differences found between the sampling sites, at each site environmental conditions could have modified the species morphology (Shaughnessy *et al.* 1996; Anderson *et al.*, 2006; Parsons & Preskitt, 2007) and, therefore, the surface area estimation. Anderson *et al.* (2006) mentioned that the surface area varies when water movements increase in speed. Shaughnessy *et al.* (1996) suggested that the surface area and the thallus morphology are modified according to hydrodynamics. In the present study, Chachalacas was considered a high energy site, whereas Villa Rica was one of medium energy (Tindall & Morton, 1998).

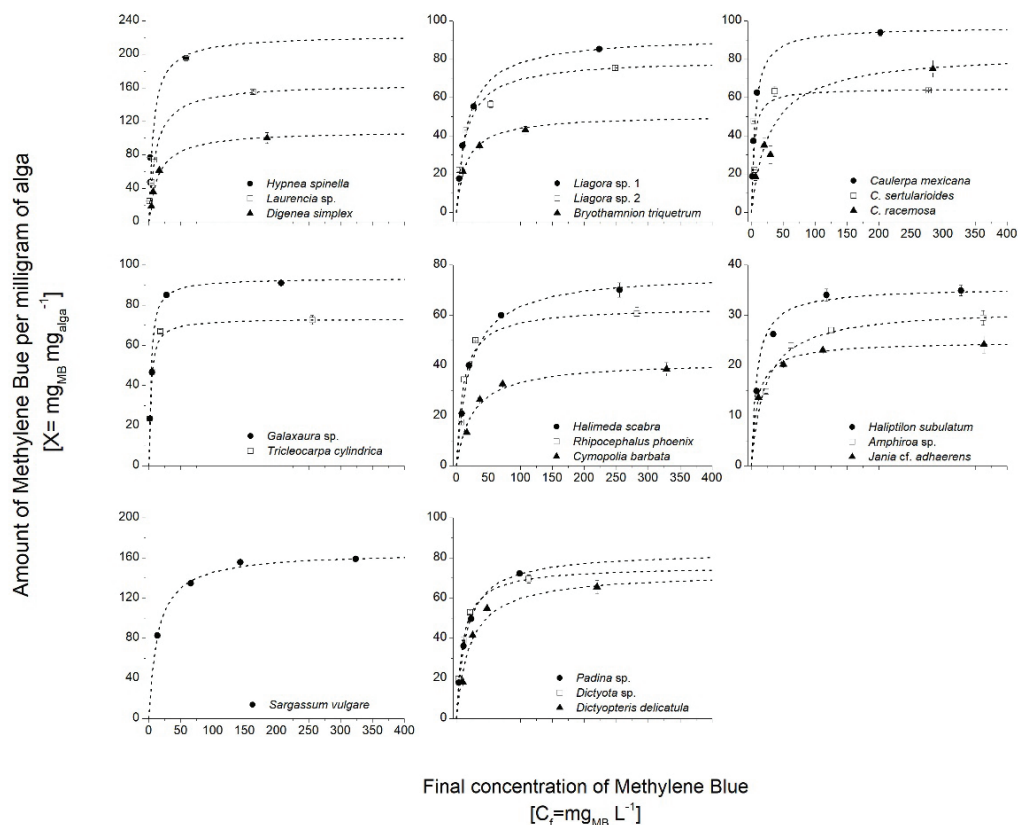


Figure 3. Methylene Blue adsorption isotherms for the studied macroalgal species. Points correspond to the experimental data, and dotted lines correspond to the adjusted Langmuir isotherms.

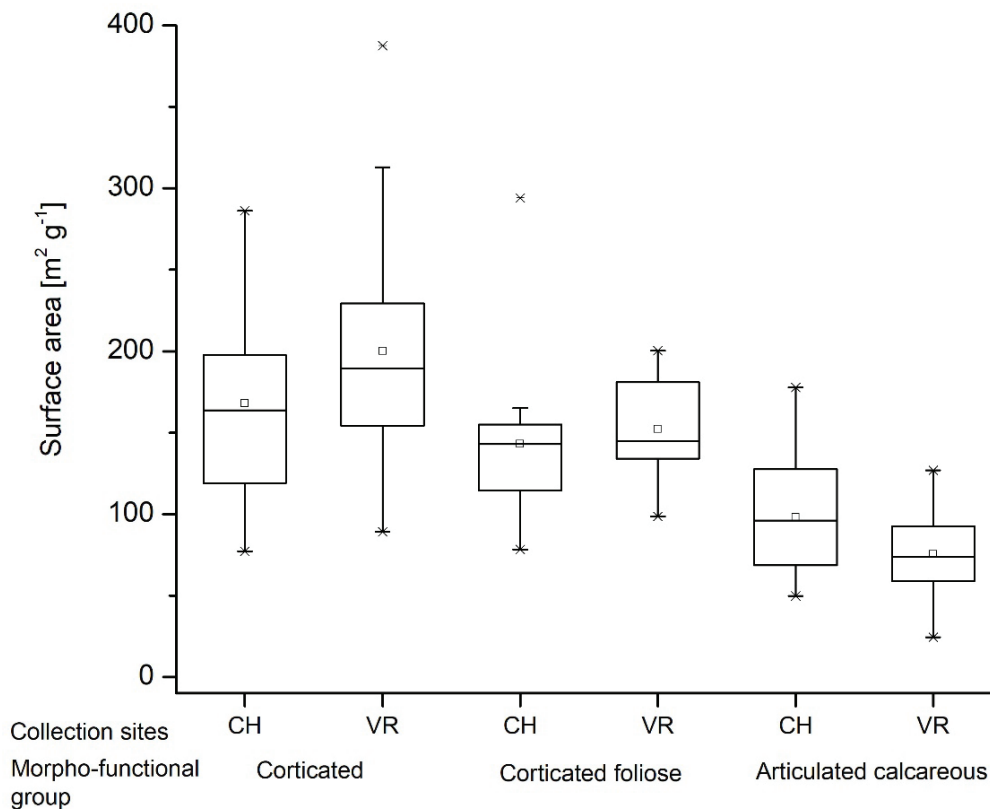


Figure 4. Surface area per morpho-functional group of macroalgae at Chachalacas (CH) and Villa Rica (VR). The coriaceous type is not included due to the occurrence of only one species (*Sargassum vulgare*) at one sampling site (see Table 2).

Finally, the present study showed that the MB adsorption technique is suitable for estimating the macroalgal surface area. The differences in this morphological (relief) characteristic may be explained by: 1) species-specific morphological features, 2) the structural components that constitute the thallus, 3) the morphological changes that occur during ontogenesis, and 4) the ecosystem hydrodynamics.

There is indeed a difference in size between MB and epibionts (macro vs. micro); however, the accuracy of the proposed methodology to approximate the surface area could be a good option for studies of epibenthic assemblages because it minimizes the effect of structural differences, chemical composition and surface/relief characteristics of the host, thus allowing a comparison among different algal species. Further investigations should focus on the availability of the surface area of host macroalgae for unicellular epiphytic species that may be much less than that estimated in the present study.

ACKNOWLEDGMENTS

LEV is grateful to the National Council of Science and Technology (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología – CONACyT, Mexico) for the PhD scholarship (registration No 174749). We thank Yolanda Cocotle-Ronzón for laboratory support, Citlalli Galicia-García for her help

in the identification of macroalgae, Abraham Hernández-García for the map design, Patricia A. Tester for valuable advice, and Marcia M. Gowing for improving the English style. The study was partially funded by the CONACyT as a stipend (No. 174749) awarded to LEV in 2016-2021.

REFERENCES

- AIROLDI, L. 2001. Distribution and morphological variation of low-shore algal turfs. *Marine Biology* 138: 1233-1239. DOI:10.1007/s002270100546
- ANDERSON, K., L. CLOSE, R. E. DEWREDE, B. J. LYNCH, C. ORMOND & M. WALKER. 2006. Biomechanical properties and holdfast morphology of coenocytic algae (Halimedales, Chlorophyta) in Bocas del Toro, Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328 (2): 155-167. DOI:10.1016/j.jembe.2005.07.005
- ARMITAGE, C. S. & K. SJØTUN. 2016. Epiphytic macroalgae mediate the impact of a non-native alga on associated fauna. *Hydrobiologia* 776: 35-49. DOI:10.1007/s10750-016-2707-9
- ARMSTRONG, N., D. PLANAS & E. PREPAS. 2003. Potential for estimating macrophyte surface area from biomass. *Aquatic Botany* 75 (2): 173-179. DOI:10.1016/S0304-3770(02)00169-9

- ARREDONDO-VEGA, B. O. & D. VOLTOLINA-LOBINA (Eds.). 2007. Métodos y herramientas analíticas en la evaluación de la biomasa microalgal. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, S.C., La Paz, Baja California Sur, México. 97 p.
- BALATA, D., L. PIAZZI & F. RINDI. 2011. Testing a new classification of morphological functional groups of marine macroalgae for the detection of responses to stress. *Marine Biology* 158: 2459-2469. DOI:10.1007/s00227-011-1747-y
- BATES, C. R. 2009. Host taxonomic relatedness and functional-group affiliation as predictors of seaweed-invertebrate epifaunal associations. *Marine Ecology Progress Series* 387: 125-136. DOI:10.3354/meps08089
- BERGEY, E. A. & G. M. GETTY. 2006. A review of methods for measuring the surface area of stream substrates. *Hydrobiologia* 556 (1): 7-16. DOI:10.1007/s10750-005-1042-3
- BESTANI, B., N. BENDERDOUCHE, B. BENSTAALI, M. BELHAKEM & A. ADDOU. 2008. Methylene blue and iodine adsorption onto an activated desert plant. *Bioresource Technology* 99 (17): 8441-8444. DOI:10.1016/j.biortech.2008.02.053
- BIBER, P. D., M. A. HARWELL & W.P. CROPPER JR. 2004. Modeling the dynamics of three functional groups of macroalgae in tropical seagrass habitats. *Ecological Modeling* 175 (1): 25-54. DOI:10.1016/j.ecol-model.2003.10.003
- BOMBER, J. W., M. G. RUBIO & D. R. NORRIS. 1989. Epiphytism of dinoflagellates associated with the disease ciguatera: substrate specificity and nutrition. *Phycologia* 28 (3): 360-368.
- CATTANEO, A. & R. CARIGNAN. 1983. A colorimetric method for measuring the surface area of aquatic plants. *Aquatic Botany* 17 (3-4): 291-294.
- CHEMELLO, R. & M. MILAZZO. 2002. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. *Marine Biology* 140: 981-990. DOI:10.1007/s00227-002-0777-x
- CHRISTIE, H., N. M. JØRGENSEN, K. M. NORDERHAUG & E. WAAGE-NIELSEN. 2003. Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 83 (4): 687-699. DOI:10.1017/S0025315403007653h
- COLLADO-VIDES, L., L. M. RUTTEN & J. W. FOURQUREAN. 2005. Spatiotemporal variation of the abundance of calcareous green macroalgae in the Florida Keys: a study of synchrony within a macroalgal functional-form group. *Journal of Phycology* 41 (4): 742-752. DOI:10.1111/j.1529-8817.2005.00099.x
- GARCÍA-LÓPEZ, D. Y., L. E. MATEO-CID & C. MENDOZA-GONZÁLEZ. 2017. Nuevos registros y lista actualizada de las algas verdes (Chlorophyta) del litoral de Veracruz, México. *Gayana Botanica* 74 (1): 41-56. DOI:10.4067/S0717-66432017005000104
- ESTRADA-VARGAS, L., Y. B. OKOLODKOV, C. GALICIA-GARCÍA, H. PÉREZ-ESPAÑA, N. ÁLVAREZ-VELÁZQUEZ & I. MARTÍNEZ-SERRANO. 2019. Corales hermatípicos y macroalgas en arrecifes bordeantes frente a Chachalacas, Veracruz, suroeste del Golfo de México. In: Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara & D. Salas-Monreal (Eds.). *Estudios científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Camp., México, pp. 178-189.
- GEISSERT-KIENTZ, D. 1999. Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. *Investigaciones Geográficas* 40: 23-47. DOI:10.14350/rig.59092
- GUIRY, M. D. & G. M. GUIRY. 2024. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, Ireland. Available online at: <http://www.algaebase.org> (accessed: 10 January 2024).
- HÄHNER, G., A. MARTI, N. D. SPENCER & W. R. CASERI. 1996. Orientation and electronic structure of methylene blue on mica: A near edge x-ray absorption fine structure spectroscopy study. *Journal of Chemical Physics* 104 (19): 7749-7757. DOI:10.1063/1.471451
- HANISAK, M. D., M. M. LITTLER & D. S. LITTLER. 1988. Significance of macroalgal polymorphism: intraspecific tests of the functional-form model. *Marine Biology* 99: 157-165.
- HARROD, J. J. & R. E. HALL. 1962. A method for determining the surface areas of various aquatic plants. *Hydrobiologia* 20: 173-178.
- HARVEY, S. C. 1980. Antiseptics and disinfectants; fungicides; ectoparasiticides. In: Goodman Gilman, A., L. S. Goodman, A. Gilman, S. E. Meyer & K. L. Melmon (Eds.). *Goodman and Gilman's The pharmacological basis of therapeutics*. 6th ed. Macmillan Publishing Co., Inc., New York, NY, USA, pp. 964-987.
- HATT, D. C. & L. COLLADO-VIDES. 2019. A comparative analysis of the organic and inorganic carbon content of *Halimeda* and *Penicillus* (Chlorophyta, Bryopsidales) in a coastal subtropical lagoon. *Botanica Marina* 62 (4): 323-326. DOI:10.1515/bot-2028-0095
- KAEWPRASIT, C., E. HEQUET, N. ABIDI & J. P. GOURLOT. 1998. Application of methylene blue adsorption to cotton fiber specific surface area measurement: Part I. Methodology. *Journal of Cotton Science* 2 (4): 164-173.
- LEE, D. & S. J. CARPENTER. 2001. Isotopic disequilibrium in marine calcareous algae. *Chemical Geology* 172 (3-4): 307-329. DOI:10.1016/S0009-2541(00)00258-8
- LITTLER, D. S. & M. M. LITTLER. 2000. Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida, and Gulf of Mexico. OffShore Graphics, Inc., Washington, D.C., USA. 542 p.
- LITTLER, M. M. & K. E. ARNOLD. 1982. Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America. *Journal of Phycology* 18 (3): 307-311. DOI:10.1111/j.1529-8817.1982.tb03188.x
- LITTLER, M. M., D. S. LITTLER & P. R. TAYLOR. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: Functional-form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology* 19 (2): 229-237. DOI:10.1111/j.0022-3646.1983.00229.x
- LOBEL, P. S., D. M. ANDERSON & M. DURAND-CLEMENT. 1988. Assessment of ciguatera dinoflagellate populations: Sample variability and algal substrate selection. *The Biological Bulletin* 175 (1): 94-101. DOI:10.2307/1541896

- LODEIRO, P., B. CORDERO, Z. GRILLE, R. HERRERO & M. E. SASTRE DE VICENTE. 2004. Physicochemical studies of cadmium(II) biosorption by the invasive alga in Europe, *Sargassum muticum*. *Biotechnology and Bioengineering* 88 (2): 237-247. DOI:10.1002/bit.20229
- NOAA (NATIONAL OCEANIC AND ATMOSPHERIC ADMINISTRATION). 2024. CAMEO Chemicals. Chemical datasheet. Methylene blue trihydrate. Available online at: <https://cameochemicals.noaa.gov/chemical/20645> (accessed: 20 April 2024).
- NTP (NATIONAL TOXICOLOGY PROGRAM). 2008. NTP Technical Report on the toxicology and carcinogenesis studies of methylene blue trihydrate (Cas No. 7220-79-3) in F344/N rats and B6C3F1 mice (gavage studies). National Toxicology Program Technical Report 540, NIH Publication No. 08-4429. National Institute of Health, Public Health Service, U.S. Department of Health and Human Services, Durham, NC, USA. 224 p.
- PADILLA, D. K. & B. J. ALLEN. 2000. Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypotheses in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250 (1-2): 207-221. DOI:10.1016/S0022-0981(00)00197-0
- PARSONS, M. L. & L. B. PRESKITT. 2007. A survey of epiphytic dinoflagellates from the coastal waters of the island of Hawai'i. *Harmful Algae* 6 (5): 658-669. DOI:10.1016/j.hal.2007.01.001
- PHILLIPS, J. C., G. A. KENDRICK & P. S. LAVERY. 1997. A test of a functional group approach to detecting shifts in macroalgal communities along a disturbance gradient. *Marine Ecology Progress Series* 153: 125-138. DOI:10.3354/meps153125
- PINZÓN-BELLO, J. A. 1997. Superficie específica de una bentonita mediante la adsorción de azul de metileno. *Revista Colombiana de Química* 26 (1): 1-14.
- PRATIWI, D., D. J. PRASETYO & C. D. POELOENGASIH. 2019. Adsorption of Methylene Blue dye using marine algae *Ulva lactuca*. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 251:012012, 2nd International Conference on Natural Products and Bioresource Sciences - 2018: 1-5.
- ROSAS-ALQUICIRA, E. F., R. RIOSMENA-RODRÍGUEZ, G. HERNÁNDEZ-CARMONA & A. I. NETO. 2013. Development of conceptacles in *Amphiroa* (Coralinales, Rhodophyta). *Acta Botanica Brasílica* 27 (4): 698-708. DOI:10.1590/S0102-33062013000400008
- ROVER, T., C. SIMIONI, L. OURIQUES & Z. BOUZON. 2015. Cytochemical, structural and ultrastructural characterization of tetrasporogenesis in *Bostrychia radicans* (Ceramiales, Rhodophyta) from the mangroves of Itacorubi and Rio Ratones, Santa Catarina, Brazil. *American Journal of Plant Sciences* 6 (14): 2393-2404. DOI:10.4236/ajps.2015.614242
- RUBÍN, E., P. RODRÍGUEZ, R. HERRERO, J. CREMADES, I. BARBARA & M. E. SASTRE DE VICENTE. 2005. Removal of Methylene Blue from aqueous solutions using as biosorbent *Sargassum muticum*: an invasive macroalga in Europe. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology* 80 (3): 291-298. DOI:10.1002/jctb.1192
- RUBÍN, E., P. RODRÍGUEZ, R. HERRERO & M. E. SASTRE DE VICENTE. 2010. Adsorption of Methylene Blue on chemically modified algal biomass: Equilibrium, dynamic, and surface data. *Journal of Chemical Engineering Data* 55 (12): 5707-5714. DOI:10.1021/je100666v
- RYLAND, J. S. 1974. Observations on some epibionts of gulf-weed, *Sargassum natans* (L.) Meyen. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 14 (1): 17-25. DOI:10.1016/0022-0981(74)90034-3
- SALAS-PÉREZ, J. J. & A. GRANADOS-BARBA. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera* 21 (3): 281-301. <https://www.revistascca.unam.mx/atm/index.php/atm/article/view/8607>
- SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, E. 1980. Ficoflora del sustrato rocoso dentro de las costas del Golfo de México, México. *Boletim do Instituto de Oceanografia (São Paulo)* 29 (2): 347-350. DOI:10.1590/S0373-55241980000200069
- SANDOVAL-IBARRA, F. D., J. L. LÓPEZ-CERVANTES & J. GRACIA-FADRIQUE. 2015. Ecuación de Langmuir en líquidos simples y tensoactivos. *Educación Química* 26 (4): 307-313. DOI:10.1016/j.eq.2015.03.002
- SHARMA, D. C. & C. F. FORSTER. 1994. A preliminary examination into the adsorption of hexavalent chromium using low-cost adsorbents. *Bioresource Technology* 47 (3): 257-264. DOI:10.1016/0960-8524(94)90189-9
- SHAUGHNESSY, F. J., R. E. DE WREEDE & E. C. BELL. 1996. Consequence of morphology and tissue strength to blade survivorship of two closely related Rhodophyta species. *Marine Ecology Progress Series* 136: 257-266. DOI:10.3354/meps136257
- SHER-KAUL, S., B. OERTLI, E. CASTELLA & J. B. LACHAVANNE. 1995. Relationship between biomass and surface area of six submerged aquatic plant species. *Aquatic Botany* 51 (1-2): 147-154. DOI:10.1016/0304-3770(95)00460-H
- STENECK, R. S. & M. N. DETHIER. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69 (3): 476-493. DOI:10.2307/3545860
- TAYLOR, R. B. & R. G. COLE. 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 115: 271-282. DOI:10.3354/meps115271
- TINDALL, D. R. & S. L. MORTON. 1998. Community dynamics and physiology of epiphytic/benthic dinoflagellates associated with ciguatera. In: Anderson, D. M., A. D. Cembella & G. M. Hallegraeff (Eds.). *Physiological ecology of harmful algal blooms*. NATO ASI Series, Series G: Ecological Sciences 41, Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 293-313.
- TORRES, A. C., P. VEIGA, M. RUBAL & I. SOUSA-PINTO. 2015. The role of annual macroalgal morphology in driving its epifaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 464: 96-106. DOI:10.1016/j.jembe.2014.12.016
- TUNNELL JR, J. W. 1992. Natural versus human impacts to southern Gulf of Mexico coral reef resources. In: Richmond, R. H. (Ed.). *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, Micronesia, 22-27 June 1992, vol. 1*. University of Guam Press, pp. 300-306.
- VESK, M. & M. BOROWITZKA. 1984. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the coralline alga *Halptilon cuvieri* (Rhodophyta). *Journal of Phycology* 20 (4): 501-515. DOI:10.1111/j.0022-3646.1984.00501.x

- VILAR, V. J. P., C. M. S. BOTELHO & R. A. R. BOAVENTURA. 2007. Methylene blue adsorption by algal biomass based materials: Biosorbents characterization and process behaviour. *Journal of Hazardous Materials* 147 (1-2): 120-132. DOI:10.1016/j.jhazmat.2006.12.055
- WEFER, G. 1980. Carbonate production by algae *Halimeda*, *Penicillus* and *Padina*. *Nature* 285 (5763): 323-324. DOI:10.1038/285323a0
- ZHU, C. J. & Y. K. LEE. 1997. Determination of biomass dry weight of marine microalgae. *Journal of Applied Phycology* 9 (2): 189-194. DOI:10.1023/A:1007914806640

“Diversity and community structure of microbial assemblages from evaporitic ponds of Northwestern México”

“Diversidad y estructura comunitaria de ensambles microbianos de pozas de evaporación del Noroeste de México”

Carla M Centeno¹, Anidia Blanco-Jarvio², Andrea Bautista-García², Yislem Beltrán³, and Omar Mejía^{4*}

Recibido: 15 de junio de 2024.

Aceptado: 29 de agosto de 2024.

Publicado: abril de 2025.

ABSTRACT

Background. Evaporitic environments are extreme habitats due to the combined effects of several environmental factors such as temperature and salinity, despite, their host a great diversity of prokaryotes, most poorly studied but with a great biotechnological potential. The Vizcaíno region in Northwestern Mexico represents an ideal area for the exploration of saline environments that result from their geological and contemporary history, particularly, the salty ponds known as “Las Charcas” represent an ideal model due to the null anthropogenic activity. **Goal.** To explore the factors that determine the structure community of bacteria and archaea residing in sediments with different levels of salinity. **Methods.** Six different ponds were sampled during January of 2018, after it, a fragment of 16S rRNA was amplified and sequenced using NGS. Alpha and beta diversity indices were estimated, on the other hand, Webb’s NTI and NRI metrics were used to evaluate which factors determine the phylogenetic community structures in each pond, finally, to evaluate which taxa are driven by selective pressures, a neutral test model was performed. **Results.** Diversity levels showed a positive correlation with salinity and organic matter, however, none of the biogeochemical parameters evaluated explained significantly the differences in composition among sampled ponds. **Conclusions.** The microbial structure community in the sediments of the ponds analysed is shaped by both deterministic and stochastic processes, including homogeneous selection, dispersal and ecological drift.

Keywords: Illumina, neutral theory, 16S rRNA, salinity, Vizcaíno

RESUMEN

Antecedentes. Los ambientes evaporíticos representan hábitats extremos por el efecto combinado de una serie de factores tales como temperatura y salinidad, a pesar de ello, alojan una gran diversidad de organismos procariontes, la mayoría poco estudiados pero con un gran potencial biotecnológico. La región del Vizcaíno en el Noroeste de México representa un área ideal para la exploración de ambientes salinos, los cuales son el resultado de su historia geológica y contemporánea, en particular, las pozas conocidas como “Las Charcas” representan un excelente modelo de estudio por su nula perturbación antrópica. **Objetivo.** Explorar los factores que determinan la estructura comunitaria de las bacterias y arqueas que residen en los sedimentos de pozas de evaporación con diferentes niveles de salinidad. **Método.** Seis pozas de evaporación fueron muestreadas durante enero de 2018, posteriormente, se amplificó y secuenció un fragmento de la fracción 16S rRNA mediante SNG. Se calcularon estimadores de diversidad alfa y beta, por otro lado, las métricas NTI y NRI descritas por Webb se utilizaron para discriminar los factores que determinan la estructura filogenética de las comunidades en cada poza, finalmente, para estimar que taxa podrían estar sujetos a presiones selectivas se realizó un modelo neutral. **Resultados.** Los niveles de diversidad mostraron una correlación positiva con la salinidad y la materia orgánica, sin embargo, ninguno de los parámetros biogeoquímicos evaluados permitió explicar las diferencias significativas encontradas al comparar las pozas. **Conclusiones.** La estructura de las comunidades que residen en los sedimentos de las pozas analizadas está determinada por factores tanto determinísticos como estocásticos, incluyendo selección homogenizadora, dispersión y deriva ecológica.

Palabras clave: Illumina, teoría neutral, 16seRNA, salinidad, Vizcaíno

¹ Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México

² Programa de Bioingeniería y Ciencias Ambientales, Departamento Académico de Ingeniería en Pesquerías, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Unidad Pichilingue, La Paz, Baja California Sur, México

³ Instituto de Ecología, Campus Yucatán, Ucu, 97357, México

⁴ Laboratorio de Variación Biológica y Evolución, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional

*Corresponding author:

Omar Mejía: e-mail: hmejia@ipn.mx; homarmeja@hotmail.com

To quote as:

M Centeno, C., A. Blanco-Jarvio, A. Bautista-García, Y. Beltrán & O. Mejía. 2025. “Diversity and community structure of microbial assemblages from evaporitic ponds of Northwestern México”. *Hidrobiológica* 35 (1): 13-23.

DOI:10.24275/XCIS7905

INTRODUCTION

Evaporitic environments can be dated as early as the Archean (3.8–2.5 Ga) (Marty *et al.*, 2018). These depositional settings are transitional and have varied over time (Brigmon *et al.*, 2008). A lot of ions are present in these systems because more water evaporates than falls as rain, creating a wide range of hypersaline conditions (Hollister *et al.*, 2010). Evaporitic systems occur worldwide in marine, lacustrine, tidal flats, solar salterns, brines, salt mines, and salty ponds (Eriksson *et al.*, 2007). They are inhabited by moderate and extreme halophiles that include a great variety of metabolisms (heterotrophs, phototrophs, lithotrophs, and methanogens) from all domains of life (DasSarma & DasSarma, 2017).

Microbes are ubiquitous in nature and harbor diverse metabolic capabilities that allow them to inhabit a wide range of terrestrial and aquatic environments (Paerl & Pinckney, 1996; Ley *et al.*, 2006; Brenner & Arnold, 2008). Microbes are the main components of extremophile environments characterized by high salinity, radiation, extreme temperatures, osmotic stress, or nutrient limitation, including thermal springs, hydrothermal vents, desert soils, and hypersaline evaporitic basins (Li *et al.*, 2014; Cowan *et al.*, 2015). Halophilic microorganisms have characteristic metabolic strategies, including the capacity to pump salt from the environment and accumulate them in the cytoplasm and inversely, thus controlling intracellular conditions (Ning *et al.*, 2019). In hypersaline environments, only a few groups of Archaea are dominant, while at intermediate saline levels, heterotrophic activity is common (Menéndez-Serra *et al.*, 2020). Hypersaline-inhabited microbes contribute to the biogeochemistry of the system by carrying out metabolisms that include carbon fixation, sulfate reduction, methanogenesis, and nitrogen cycling (Kouzuma *et al.*, 2015; Oren *et al.*, 2016); hence, there is a growing interest in their study for potential biotechnological applications (Oren, 2002; Eriksson *et al.*, 2007; Javor, 2012).

However, little is known about the factors that drive the microbial community structure in these extreme environments. It has been postulated that diversity decreases as salinity increases in aquatic environments (Oren, 1999) and that different adaptive strategies have evolved to deal with osmotic regulation (Ning *et al.*, 2019). Thus, selective pressures must be the main drivers of phylogenetic community structure, leading to a species-sorting scenario where similar habitat selection regimes contain similar microbial assemblages (Logares *et al.*, 2018). Nevertheless, variations in community structure, identified from molecular sequences, could also be explained by stochastic processes such as limited dispersal and ecological drift (Zhou & Ning, 2017).

The Vizcaino biosphere reserve comprises a desertic region in the middle of the Baja California Peninsula in Northwestern Mexico. This geosyncline has been filled with a sequence of continental and marine deposits as a result of eustatic changes. Currently, the climate is dry, with an average rainfall below 175 mm. The area is characterized by the occurrence of several evaporitic systems, including Guerrero Negro, Laguna San Ignacio, and Las Charcas, among others. The microbial mats of the Guerrero Negro saltern have been extensively studied (Harris *et al.*, 2013; García-Maldonado *et al.*, 2015, 2023), and recently, the diversity of microbial mats that develop in evaporitic ponds in the Lagoon of San Ignacio (LSI) has been explored, allowing to recover an inverse relationship between diversity and salinity, where each one of the analyzed ponds hosted a specific composition of microbes and also the relevance of methanogenic metabolisms (García-Maldonado *et al.*, 2018). In this study, we aimed to continue the analysis of the microbial

composition of evaporitic ponds in the Laguna de San Ignacio, focusing on describing the bacterial and archaeal diversity as well as assessing the factors that determine the community structure in sediments.

MATERIAL AND METHODS

During January 2018, sediment samples were collected in six ponds along an evaporite basin system constituted by a series of independent shallow salty ponds known as “Las Charcas.” These evaporitic salterns are part of an extensive system that adjoins San Ignacio Lagoon and has remained without anthropogenic disturbance (Fig. 1, Table 1). At each pond, three random points were selected, and sediment samples (50 g) were collected from the top 15 cm and pooled to obtain a mixed sample with a sterile plastic spatula. All samples were kept at -20 °C until processed.

Biogeochemical parameters

For each sampling site, electric conductivity (EC) was measured with a LAQUAact-EC110 conductivity meter (ABQ Industrial), on the other hand, biogeochemical parameters such as organic matter (OM), soluble forms of nitrogen (NH_4^+ , NO_3^- , and NO_2^-), total nitrogen, and soluble phosphorus were determined at the Laboratory of Chemical Water Analysis of the CIBNOR. Electroconductivity were translated into salinity (ppt) using the capital city aquatics salinity converter tool (<https://www.capitalcityaquatics.com/salinity>).

DNA extraction

Total environmental DNA was extracted from sediment samples using the UltraClean Soil DNA isolation kit (MoBio Laboratories Inc.) according to the manufacturer's instructions. After that, DNA yields were quantified with a photometer (Eppendorf ® Hamburg, Germany), and the quality was visualized in a 1% (w/v) agarose gel.

16S rRNA amplification

The hypervariable V4 region of the 16S rRNA gene was amplified with the universal bacteria/archaeal primers 515F/806R (Caporaso *et al.*, 2011). Amplicon libraries consisted of triplicate PCR reactions of 25 µl containing Takara ExTaq PCR buffer 10X, Takara dNTP mix (2.5 mM), 0.7 µl of bovine serum albumin (BSA, 20 mg ml⁻¹), each primer at 0.4 µM, 0.625 U of Takara Ex Taq DNA Polymerase (Takara, Shiga, Japan), and 2 µl of DNA template. The PCR protocol included an initial denaturation step at 95°C (3 min), followed by 35 cycles of 95°C (30s), 52°C (40s), and 72°C (90s), with a final extension at 72°C for 12 min. Amplicons were pooled and purified using magnetic beads. The purified 16S rRNA fragments of the sediments from the six ponds analyzed were sequenced on an IlluminaMiSeq platform (Yale Center for Genome Analysis, CT, USA), generating 250 bp paired-end reads. All sequences obtained were uploaded to the NCBI database under the bioproject number PRJNA962895.

The 16S rRNA gene V4 sequences were processed in R using the DADA2 pipeline (Callahan *et al.*, 2016) with the following filter parameters (truncLen=c (240,200), maxN=0, maxEE=c (2,2), truncQ=2, rm.phix=TRUE, compress=TRUE, multithread=FALSE); after filtering, the sequences were denoised and merged, and the chimeras were removed. The remaining ASVs were taxonomically assigned with the Bayesian classifier using the SILVA 138.1 database as a reference (Yilmaz *et al.*, 2014) using the assign taxonomy function. Finally, the assignment and abundance tables were exported to R for further analysis.

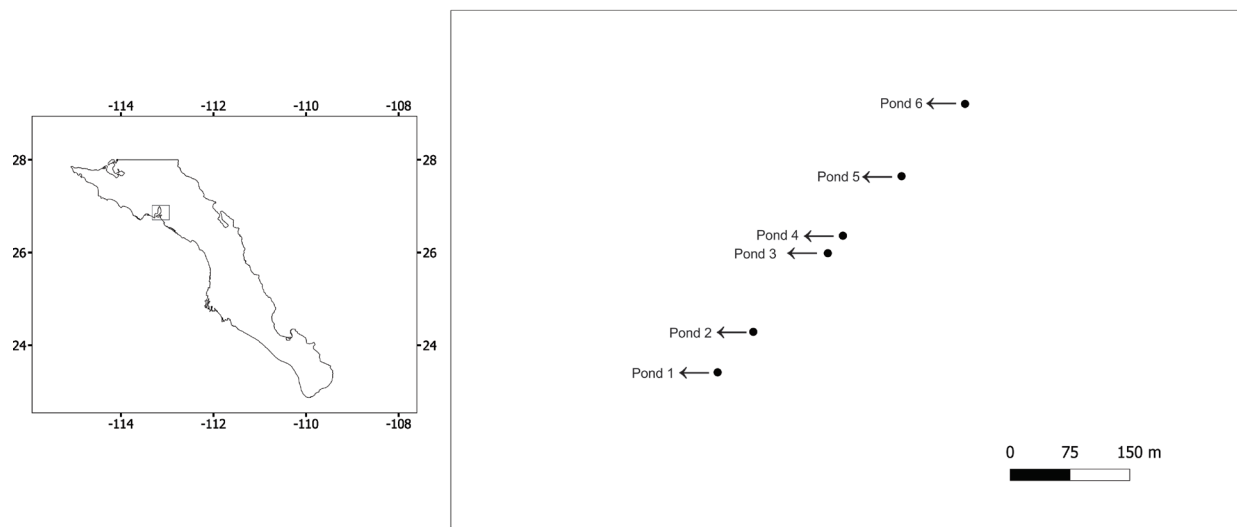


Figure 1. Map of the geographic location of the six evaporite ponds analysed in this study in the vicinity of the San Ignacio Lagoon in Baja California Sur, Mexico

In this study, we indicate the new prokaryote classification in parenthesis. Since diversity estimators are very sensitive to the number of sequences read in the library, normalization approaches such as rarefaction are used to compare samples with different library sizes; thus, in this paper, we used the recently described procedure of repeated rarefaction as implemented in the library *myrline* (Cameron *et al.*, 2021). First, we used the `rarefy_whole_rep` over 1000 replicates and the rare-curve function to assess the minimum library size. Multiple iterations of the rarefying libraries were generated with the function `mirl` over 1000 replicates without replacement, and the `alphadivDF` function was used to estimate diversity indexes for the multiple iterations of the rarefying libraries. The `alphacone` function was applied to evaluate the effect of different rarefied library sizes on the Shannon index. Additionally, we estimated the Shannon diversity index from the non-rarefied dataset as implemented in *Microeco* (Liu *et al.*, 2021) to compare results. A Spearman correlation test was performed to evaluate if the differences in the Shannon index were correlated with the biogeochemical parameters evaluated. The rest of the analysis was performed with the complete data set without rarefaction.

The sequences were aligned in *Seaview* (Gouy *et al.*, 2010), and a phylogenetic tree was built in *RAxML* (Stamatakis, 2015) using a GTR + Γ substitution model with 100 bootstrap replicates, keeping the best tree as the hypothesis of phylogeny. The phylogenetic tree and the abundance and assignment tables were imported into *Phyloseq* (McMurdie & Holmes, 2013) and *microeco* objects (Liu *et al.*, 2021) for further analysis. Relative abundance bar plots per pond at the phylum level were obtained using the *microeco* package, where groups with less than 1% of relative abundance were clustered into other groups, as well as genera with relative abundances lower than 1% (Pedrós-Alió, 2012) that were also recovered.

Beta diversity was analyzed from PCoA ordinations calculated using weighted UniFrac, unweighted UniFrac, and Bray-Curtis metrics to compare the six ponds. Additionally, to detect the differences in diversity composition associated with the biogeochemical parameters, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) with Hellinger transformation

(Legendre & Gallagher, 2001) was used in *vegan* with 10,000 permutations (Oksanen *et al.*, 2007), as well as a Mantel test to evaluate if the differences were correlated either with the biogeochemical parameters or the geographic distance among ponds using *vegan*.

To evaluate the phylogenetic community structure of each pond, the nearest relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) statistics (Webb 2000) were estimated in the *metagMisc* package (<https://github.com/vmikk/metagMisc>) with 1000 permutations. Briefly, NRI estimate the overall phylogenetic distance among all pair of taxa within a community, on the other hand, NTI measures the phylogenetic pairwise distance between the closed related taxa, negative values of both estimators indicate phylogenetic overdispersion, in other words, communities where competition is the main driver of community structure; on the other hand, positive values indicate phylogenetic clustering, where habitat filtering rules the community structure.

A modification of the Raup-Crick test based on Bray-Curtis distance was performed in *microeco* with 1000 permutations to evaluate the relative importance of stochastic and deterministic processes in the complete community of ponds. The Raup-Crick test allows disentangling the relative contribution of variable selection, which refers to shifts in environmental conditions that lead to different selective pressures that in turn cause community composition turnover. Homogeneous selection refers to the biotic and abiotic factors that lead to similar community structures. Homogenous dispersal refers to high levels of organism dispersion that lead to low levels of turnover among communities; dispersal limitation refers to the impossibility of an organism migrating due to geographic distance or environmental filtering; and ecological drift refers to stochastic processes that promote population size fluctuations that lead to extinction only by chance and variable selection (Oren, 2002; Stegen *et al.*, 2013, 2015; Wang *et al.*, 2022). Finally, to evaluate the fit of the communities to a neutral model, we used the model proposed by Sloan *et al.* (2006), following the procedure described by Burns *et al.* (2016). Briefly, the model predicts that taxa that showed high abundances in sampled ponds will also be widespread across ponds because they are more likely to disperse and be sampled in a pond. In other words, OTUs that fit within the 95% confi-

dence limits of the model are assumed to be driven by stochastic factors such as dispersal and ecological drift; meanwhile, OTUs with observed frequencies above expected are driven by selective pressures; and finally, OTUs with frequencies below expected are explained as taxa with low dispersal potential.

RESULTS

Despite their geographic proximity, the six evaporitic ponds showed different characteristics, specifically in the salinity: ponds 1 and 2 were classified as marine (35.8–45.5 ppt), ponds 3, 5, and 6 were classified as hypersaline (65.7–131.3 ppt), and finally, pond 4 was classified as extreme hypersaline (159.3 ppt). Marine ponds showed a lower amount of organic matter, while the highest amount was found in one hypersaline pond (pond 6) and the extreme hypersaline pond (4). Total nitrogen ranges from 0.05% in marine pond 1 to 0.210% in hypersaline pond 3. All ponds showed low values of nitrites, and the nitrates range widely from very low values of 0.6 mg/kg in marine pond 1 and extreme hypersaline pond 4 up to 176 mg/kg in the hypersaline ponds 3 and 5. Finally, soluble phosphorus showed the lowest value of 0.9 mg/kg in marine pond 1 and the highest in marine pond 2 and hypersaline pond 6 (5.8 mg/kg) (Table 1).

The number of reads recovered for the 16S rRNA amplification of the gene V4 hypervariable region was 631 947, and 230 349 sequences remained after quality filtering. The number of sequences ranged widely from 14 603 (pond 1) to 57 229 (pond 3) (Table 1). The minimum library size was defined at 6, 000 sequences after rarefaction, according to Myrlin. The Shannon index on the rarefaction data set ranged from ($H = 5.33$, $sd = 0.0081$) in pond 1 up to ($H = 6.23$, $sd = 0.0104$) in pond 6 (Table 2). Similar results were recovered for the non-rarefied dataset (not shown). The Shannon diversity index was positively correlated with electric conductivity ($r = 0.8857$, $P = 0.0333$) and organic matter ($r = 0.9276$, $P = 0.0076$), hence diversity increased with conductivity.

Bacterial phyla in Las Charcas evaporitic pond sediments were the most abundant, representing over 80% of ASVs in all samples. Desulfobacterota and Myxococcota were the main components in all ponds, ranging from 37.8% in pond 3 up to 57.4% in pond 1, followed by Bacteroidota (Bacteroidetes) (12.6% in pond 1 to 22.7% in pond 5). Other abundant phyla were Firmicutes (Bacillota) (4.9% to 12%), Spirochaetes (Spirochaetota) (2.9% to 6.7%), Mycoplasmatota (Tenericutes) (1.2% to 7%), Cyanobacteria (0.46% to 2.62%), Verrucomicrobiota (1.1% to 7.8%), Chloroflexi (Chloroflexota) (0.5% to 5%), and Woesearchaeota (1.5% to 3.9%) (Fig. 2).

The most abundant genera belong mainly to the sulfate-reducing, fermentative Desulfobacterota, followed by Myxococcota and Campylobacterota. *Desulfotignum* ranges in abundance from 2.9% to 6.9% and is present in all sites. Other abundant genera varied between ponds: *Desulfopila* (8.7%) and the Fe-reducing bacteria *Desulfuromusa* (5.6%), pond 1; *Spirochaeta* (4.1%) and *Marinobacter* (3.8%), pond 2; sulfate-reducer *Desulfocella* (6.4%), pond 4; *Spirochaeta_2* (4.9%), *Desulfomicrobium* (4%), pond 3; and *Desulfotignum* (6.9% and 5.3%), ponds 5 and 6, respectively (Fig. 3). The proportion of rare genera (abundance lower than 1%) was high, ranging from 84.9% in pond 1 up to 91% in pond 2 (Fig. 3), and the proportion of very rare genera (abundance lower than 0.01%) ranged from 49% in pond 1 to 62.5% in pond 2 (Fig. S1).

The percentage of variance explained by the first two axes in the beta diversity analysis ranged from 43% in the unifracs unweighted distance (S2 Fig. B) up to 76.5% for the unifracs weighted distance (Fig. S2 item C), where the beta distance ranges from 0.1217 between pond 4 and pond 6 for the unifracs weighted distance to 0.9100 between ponds 1 and 3 for the Bray Curtis index (Table S1). The first two axes of the CCA analyses explained 43.5% of the variance, where ponds 4 and 6 are related to the amount of organic matter and conductivity, while ponds 2 and 3 are related to the amount of total nitrogen and nitrates (Fig. 4). The Mantel test showed that the differences in community composition among ponds are not related to geochemical parameters or geographic distance ($P > 0.05$).

The nearest taxon index (NTI) values were zero in all the analyzed samples, on the other hand, the nearest related index (NRI) yielded negative results in ponds 1 and 5, suggesting the occurrence of phylogenetic overdispersion. In the rest of the ponds, the NRI statistic yielded positive values indicating phylogenetic clustering (Table 3). Further, the Raup-Crick metric suggests that homogeneous selection is the principal factor that determines the differences in community structure among ponds (33.33%), followed by homogeneous dispersal (26.66%), whereas dispersal limitation and ecological drift contribute 20%, with a null contribution of variable selection (Table 4). Finally, the model predicts that most of the OTU abundances in the evaporitic pond communities are explained by a neutral model (93.46%); meanwhile, only a small proportion (3.70%) showed an observed frequency above expected, including bacteria involved in the sulfur cycle such as the phylum Desulfobacterota and archaeans of the phyla Bathyarchaeota and Woesearchaeota that are positively selected in the communities (Fig. S3, Table S2).

Table 1. Geographic location and biogeochemical parameters evaluated in each one of the six evaporite ponds analysed in this study

Samplesite	Latitude	Longitude	EC (mS/cm)	Salinity (ppt)	TN (%)	OM (%)	N02 (mg/Kg)	N03 (mg/Kg)	NH4 (mg/Kg)	SP (mg/Kg)	Type*
Pond 1	26.9168	-113.0941	54.20	35.84	0.05	1.30	<0.100	0.60	17.5	0.90	Marine
Pond 2	26.9173	-113.0937	67.00	45.58	0.15	2.60	<0.100	144.00	5.50	5.80	Marine
Pond 3	26.9183	-113.0927	91.90	65.74	0.21	3.40	<0.100	176.00	16.80	2.50	Hypersaline
Pond 4	26.9185	-113.0925	180.60	159.30	0.12	6.20	<0.100	10.60	18.30	3.40	Extreme hypersaline
Pond 5	26.9193	-113.0918	100.30	72.92	0.18	4.00	<0.100	176.00	25.60	2.50	Hypersaline
Pond 6	26.9202	-113.0910	162.90	131.30	0.20	6.20	<0.100	101.00	1.70	5.80	Hypersaline

EC: Electroconductivity, TN: Total Nitrogen, OM: Organic matter, SP: Soluble Phosphorus. * Salinity was obtained following Menéndez-Serra et al. 2021

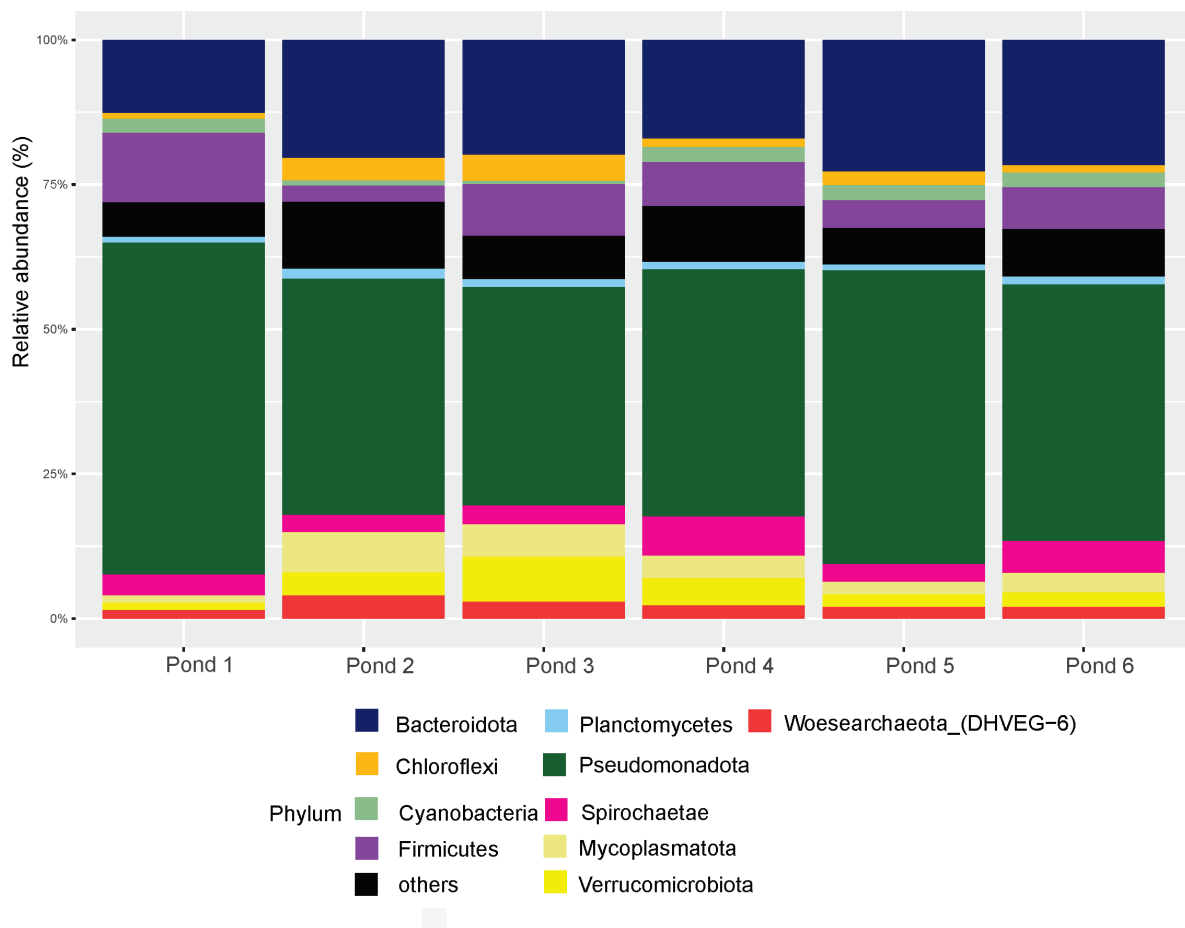


Figure 2. Barplot of the most abundant bacterial and archaeal phyla present in the six evaporite ponds analysed in this study

DISCUSSION

The research presented here complements previous studies that have characterized the microbial diversity and biogeochemical contributions to evaporitic environments in the LSI Baja California, Mexico. Evaporitic ponds are shown to be similar in their biogeochemical roles yet distinct in their compositions, suggesting a restricted connectivity between ponds that act as independent evaporitic entities. The role of sulfur-reducing bacteria could be suggested as a key component of all sediments analyzed, opening our understanding of evaporitic ecosystems, where

microbial mats harbor a different composition, apparently in charge of C-transformations, particularly methane (García-Maldonado *et al.* 2018), whereas sediments mainly contribute to S-cycling (Fig. S4). We could highlight the dominance and positive selection of both bacteria and archaeans involved in the sulfur cycle (Table S2). For example, the Desulfobacterota (previously Deltaproteobacteria) (Liu & Häggblom, 2018) are involved in sulfate reduction and have been proposed as the main mineralization process in a great diversity of environments, as has been evidenced here in evaporation ponds, including genus such as *Desulfotignum*, *Desulfopila* and *Desulfocella* (Table S3), which are sulfate-re-

Table 2. Diversity Shannon index (H) values estimated for each one of the six evaporite ponds analysed in this study after 1000 replicates. The mean (X), minimum, maximum and standard deviation estimators are presented

Samplesite	(X)	Minimum	Maximum	Sd	Number of sequences
Pond 1	5.33	5.31	5.35	0.01	14603
Pond 2	5.95	5.93	5.98	0.01	37535
Pond 3	5.78	5.74	5.81	0.01	57229
Pond 4	6.13	6.10	6.16	0.01	42183
Pond 5	6.04	6.01	6.07	0.01	32634
Pond 6	6.23	6.21	6.26	0.01	46165

ducers that have been characterized in intertidal permeable sediments that serve as sites of accumulation of organic matter, harboring a great microbial diversity (Brandt *et al.*, 1999; Gittel *et al.*, 2010). On the other hand, the more abundant Archaeans belong to the phyla Woesearchaeota (Fig. 2) and are dominant in anoxic environments, sediments, and sulfuric springs (Zhou *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2021b). It has been documented that several factors influence the bacterial communities in sediments, including salinity, organic matter, phosphorus, and nitrogen content (Ikenaga *et al.* 2010), as well as geographic distance (Finstad *et al.*, 2017; Violle *et al.*, 2017); nevertheless, despite all sampled ponds analyzed in this

study showed differences in composition and abundance (Fig 2), none of the biogeochemical parameters analyzed or the geographic distance were associated with the observed differences ($P > 0.05$ according with Mantel test). For the aforementioned, we can postulate that the bacterial community ensembles here analyzed are shaped by a series of deterministic ecological factors such as microbial traits, biological interactions, and environmental conditions (e.g., environmental filtering) that are usually more important in environments with steep gradients, and stochastic processes include colonization, extinction, and speciation that are prevalent in more homogeneous environments (Huang *et al.*, 2022). It is

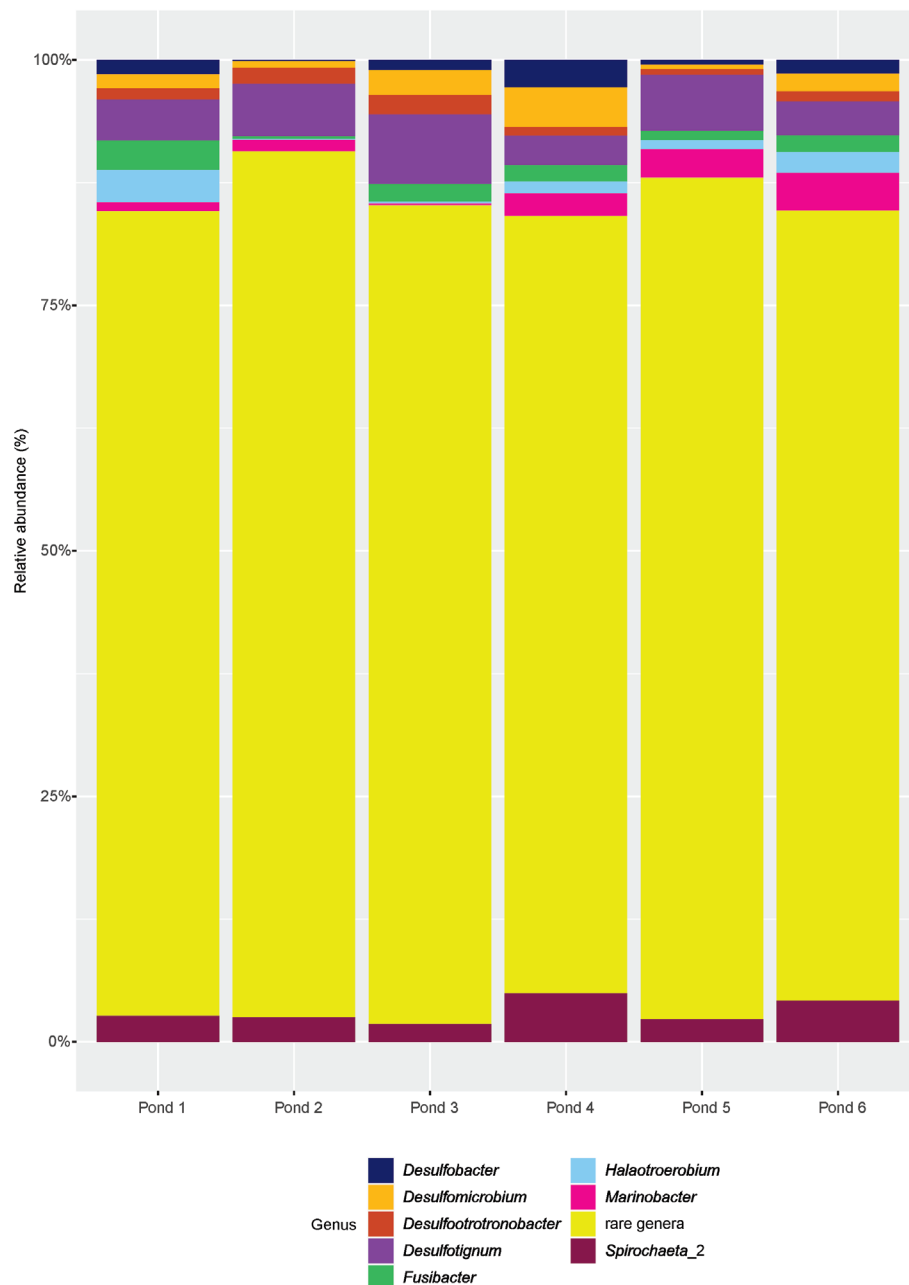


Figure 3. Barplot of the most abundant bacterial genera present in the six evaporite ponds analysed in this study

difficult to fully associate the differences in diversity patterns recovered among ponds with a single variable due to the fact that all samples only represent a snapshot of the system, and we were not able to evaluate changes through time and the effect of potential perturbations. However, in other studies performed in evaporite ponds, it has been found that repeated samples through time recovered similar patterns despite the fact that most of the diversity proceeds from the rare biosphere (Bowen *et al.*, 2012), allowing us to suggest selective pressures as an important driver of community ensembles in these systems, as has been suggested by the small proportion of taxa that showed signals of being positively selected according to the Sloan neutral model (Fig. S3, Table S2). On the other hand, the community ensembles analyzed in this study could be mainly determined by stochastic processes such as ecological drift, considering that these evaporitic environments do not share a hydrological flow that would be the main agent for homogenization. Thus, ecological drift could be an important stochastic factor that drives changes in the rare biosphere of a microbiome, particularly in the transient rare taxa (TRT), which refers to the taxa that disappeared from one sample to another in opposition to the permanent rare taxa (PRT), which refers to taxa that disappear across biogeographic and seasonal patterns that are driven by deterministic processes (Jia *et al.*, 2018). The role of the rare biosphere has been widely discussed; some authors suggest that members of the rare biosphere represent a genomic reservoir and that these rare taxa could become dominant after a drastic change in environmental conditions (Shade *et al.*, 2014); on the other hand, other studies have revealed their importance in the biogeochemical cycles in terrestrial and marine environments (Martiny *et al.*, 2006). Nevertheless, there is a lack of consensus regarding the threshold abundance value to consider a taxon to be rare. For example, Medina-Chávez and Travisano (2022) recently split taxa into rare (relative abundance lower than 0.1%) and strictly rare (relative abundance lower than 0.01%); thus, according to their proposal, in our evaporite basins, the proportion of rare taxa was higher than 96% and the proportion of strictly rare taxa was higher than 52%; nevertheless, contrary to what would be expected, the proportion of rare taxa does not increase to their proposal, in our evaporite basins, the proportion of rare taxa was higher than 96% and the proportion of strictly rare taxa was higher than 52%; nevertheless, contrary to what would be expected, the proportion of rare taxa does not increase with the total number of OTUs (Locey & Lennon, 2016), leading to the suggestion that the term rarity must be used beyond an abundance value. Thus, the term rarity must include all the facets that a taxon must match to be considered a real rarity beyond abundance, such as geographic range, habitat specificity, and functional traits (Uritskiy *et al.*, 2020). The diversity levels found in this study (Shannon index) varied widely among the different ponds. One of the possible explanations relies on the use of rarefaction

datasets (McMurdie & Holmes, 2014; Willis, 2019). In this study, we used a recently published approach that used repetitive rarefying to avoid the concerns associated with the use of random or omission data (Callahan *et al.*, 2016). However, recently, Schmidt *et al.* (2022) warned about the negative effect of repeated rarefaction since this leads to a decrease in the Shannon index of larger libraries and wrongly suggests that the diversity levels are similar among different library sizes. Results from this study showed that the highest range in the Shannon index corresponds to the ponds with the lower number of sequences and that the value decreases as several sequences increase (Table 1 and Table 2), supporting the idea that repeated rarefaction estimators must be used with caution. However, the estimated intervals did not show overlap, and the estimated values were similar to those recovered from analysis without rarefaction (data not shown), so we can conclude that the differences in diversity are real and not an artifact of the procedure. Diversity values found in this study showed a strong correlation with salinity levels (Table 1), a result that contrasts with previous papers that suggest that species richness must decrease with increasing salinity (Casamayor *et al.*, 2000; Benlloch *et al.*, 2002; Baati *et al.*, 2008), but is similar to other published studies that found an increase in diversity with salinity levels (Yang *et al.*, 2016; Menéndez-Serra *et al.* 2021). For example, Dillon *et al.* (2013) found that archaeal diversity is higher than bacterial diversity as salinity increases; however, our results found that the proportion of archaea was low, ranging from 1.65% to 4.53% without a pattern related to salinity levels. Thus, further investigation of the microbial diversity in other biomes within the evaporitic ponds, e.g., water and sedimentary columns, as well as their temporal variation, would be necessary to fully understanding the dynamic of these ecosystems.

CONCLUSIONS

The hypersaline aquatic system analyzed here is made up of contiguous evaporation ponds, although diversity was associated with salinity, other factors remained insignificant in explaining the patterns of pond-specific diversity. For the aforementioned, we conclude that the main processes maintaining species coexistence are homogeneous selection and ecological drift due to the high percentage of rare biospheres; thus, low-abundance taxa are more prone to experiencing random fluctuations in their abundance, leading to highly differentiated communities over relatively short distances with no pattern related to the geographic distance. Finally, the study of salty ponds provides unique habitats for organisms, which can provide information on adaptive strategies and a better understanding of the diversity of life, as well as their potential use for biotechnological applications in the future.

Table 3. Phylogenetic community structure of the six evaporite ponds analysed in this study estimated through the use of Near related index (NRI) and Near Taxon index (NTI)

Samplesite	(NRI)	(NTI)
Pond 1	-2.2305	0.0000
Pond 2	0.0628	0.0000
Pond 3	0.7111	0.0000
Pond 4	0.9502	0.0000
Pond 5	-2.2093	0.0000
Pond 6	0.1047	0.0000

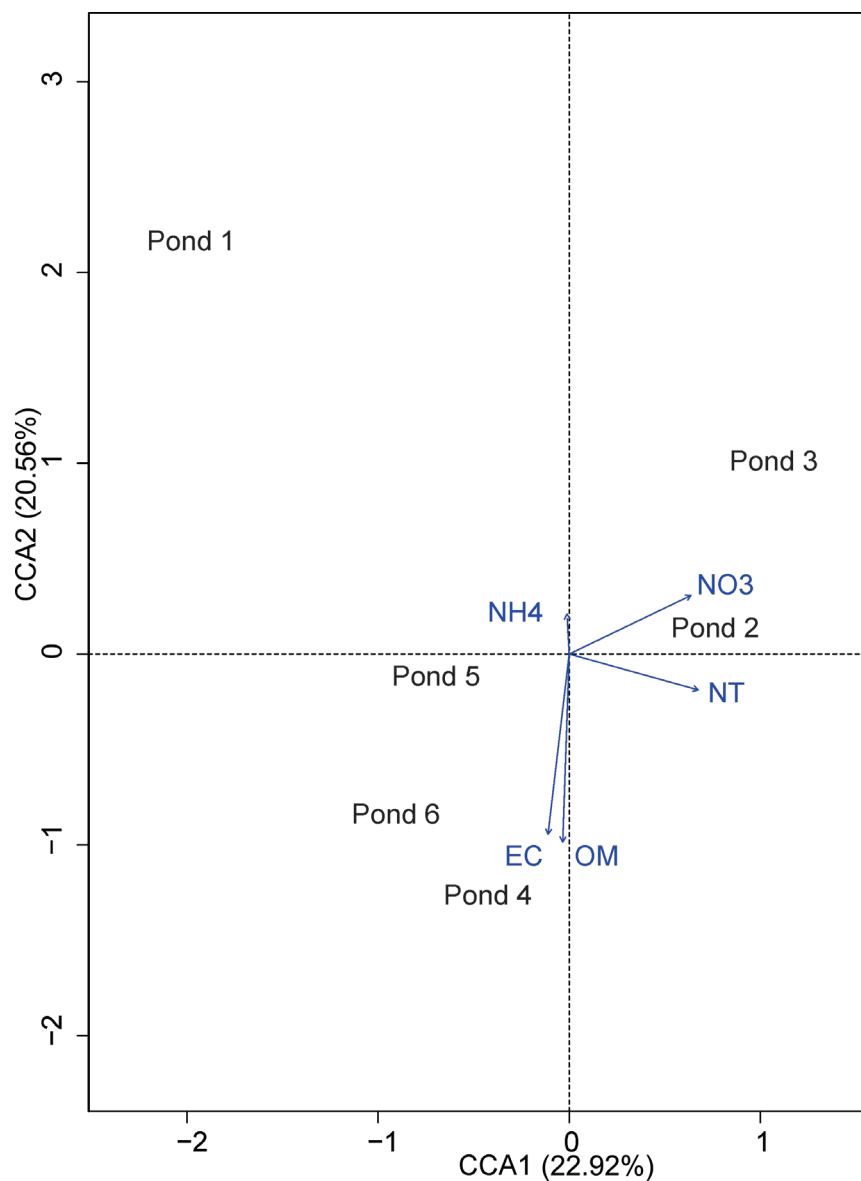


Figure 4. Canonical correspondence analysis (CCA) ordination biplot of the six evaporite ponds analysed in this study showing their relationships with the five explanatory biogeochemical variables

ACKNOWLEDGMENTS

We acknowledge Dr. Hiram Rosales for field support and sample collection, Elisabeth Gómez-Acata for their technical assistance, Norberto Martínez-Méndez for the support to perform the analysis of Sloan neutral model and to Laboratorio de Ecología Bacteriana of the Instituto de Ecología Unidad Mérida for their facilities.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Additional supplementary material is available at: <https://github.com/Evaporitas-2024/Vizcaino-evaporite-ponds>

REFERENCES

- BAATI, H., S. GUERMAZI, R. AMDOUNI, N. GHARSALLAH, A. SGHIR & E. AMMAR. 2008. Prokaryotic diversity of a Tunisian multipond solar saltern. *Extremophiles* 12: 5-518. DOI:10.1007/s00792-008-0154-x
- BENLLOCH, S., A. LÓPEZ-LÓPEZ, E.O. CASAMAYOR, L. ØVREÅS, V. GODDARD, F.L. DAAE & F. RODRÍGUEZ-VALERA. 2002. Prokaryotic genetic diversity throughout the salinity gradient of a coastal solar saltern. *Environmental Microbiology*, 4, 349-360. DOI: 10.1046/j.1462-2920.2002.00306.x
- BOWEN, J.L., H. G. MORRISON, J.E. HOBIE & M.L. SOGIN. 2012. Salt marsh sediment diversity: a test of the variability of the rare biosphere

- among environmental replicates. *The ISME Journal*, 6, 2014-2023. DOI: 10.1038/ismej.2012.47
- BRANDT, K. K., B.P. PATEL & K. INGORSSEN. 1999. *Desulfocella halophila* gen. nov., sp. nov., a halophilic, fatty-acid-oxidizing, sulfate-reducing bacterium isolated from sediments of the Great Salt Lake. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 49, 193-200. DOI: 10.1099/00207713-49-1-193
- BRENNER, K., L. YOU & F.H. ARNOLD. 2008. Engineering microbial consortia: a new frontier in synthetic biology. *Trends in Biotechnology*, 26: 483-489. DOI: 10.1016/j.tibtech.2008.05.004
- BRIGMON, R. L., P. MORRIS & G. SMITH. 2008. Evaporite microbial films, mats, microbialites and stromatolites. In: Dilek, Y., H. Furnes & K. Muehlenbachs (eds.), *Links between Geological Processes, Microbial Activities, Evolution of Life*. Springer Netherlands, pp. 197-235.
- BRITO-CASTILLO, L., L. C. MÉNDEZ-RODRÍGUEZ, S. CHÁVEZ-LÓPEZ & B. ACOSTA-VARGAS. 2010. Groundwater differentiation of the aquifer in the Vizcaino Biosphere Reserve, Baja California Peninsula, Mexico. *Geofísica Internacional*, 49, 167-179. DOI: 10.22201/igeof.00167169p.2010.49.4.126
- BURNS, A. R., W. Z. STEPHENS, K. STAGAMAN, S. WONG, J.F. RAWLS, K. GUILLMIN & B.J. BOHANNAN. 2016. Contribution of neutral processes to the assembly of gut microbial communities in the zebrafish over host development. *The ISME journal*, 10, 655-664. DOI: 10.1038/ismej.2015.142
- CALLAHAN, B.J., P.J. McMURDIE, M.J. ROSEN, A.W. HAN, A.J.A. JOHNSON & S.P. HOLMES. 2016. "DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data." *Nature Methods*, 13, 581-583. DOI: 10.1038/nmeth.3869
- CAMERON, E. S., P.J. SCHMIDT, B.J.M. TREMBLAY, M.B. EMELKO & K.M. MÜLLER. 2021. Enhancing diversity analysis by repeatedly rarefying next generation sequencing data describing microbial communities. *Scientific reports*, 11, 1-13. DOI: 10.1038/s41598-021-01636-1
- CAPORASO, J. G., C.L. LAUBER, W.A. WALTERS, D. BERG-LYONS, C.A. LOZUPONE, P.J. TURNBAUGH & R. KNIGHT. 2011. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. *Proceedings of the national academy of sciences*, 108(supplement_1), 4516-4522. DOI: 10.1073/pnas.1000080107
- CASAMAYOR, E. O., J. I. CALDERÓN-PAZ & C. PEDRÓS-ALIÓ. 2000. 5S rRNA fingerprints of marine bacteria, halophilic archaea and natural prokaryotic assemblages along a salinity gradient. *FEMS microbiology ecology*, 34, 113-119. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2000.tb00760.x
- COWAN D.A, J.B. RAMOND, T.P. MAKHALANYANE & P. DE MAAYER. 2015. Metagenomics of extreme environments. *Current Opinion in Microbiology*, 25, 97-102. DOI: 10.1016/j.mib.2015.05.005
- DASARMA, S. AND P. DASARMA. 2017. Halophiles. In: *eLS*, John Wiley & Sons, Ltd (ed.). DOI: 10.1002/9780470015902.a0000394.pub4
- DILLON, J.G., M. CARLIN, A. GUTIERREZ, V. NGUYEN & N. McLAIN. 2013. Patterns of microbial diversity along a salinity gradient in the Guerrero Negro solar saltern, Baja CA Sur, Mexico. *Frontiers in microbiology*, 4, 399. DOI: 10.3389/fmicb.2013.00399
- ERIKSSON, P. G., S. BANERJEE, O. CATUNEANU, S. SARKAR, A.J. BUMBY & M.N. MTIMKULU. 2007. Prime controls on Archaean-Palaeoproterozoic sedimentation: change over time. *Gondwana Research*, 12, 550-559. DOI: 10.1016/j.gr.2007.04.004
- FINSTAD, K. M., A.J. PROBST, B.C. THOMAS, G.L. ANDERSEN, C. DEMERGASSO, A. ECHEVERRÍA & J.F. BANFIELD. 2017. Microbial community structure and the persistence of cyanobacterial populations in salt crusts of the hyperarid Atacama Desert from genome-resolved metagenomics. *Frontiers in microbiology*, 8, 1435. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01435
- GARCÍA-MALDONADO, J. Q., B.M. BEBOUT, R.C. EVERROAD & A. LÓPEZ-CORTÉS. 2015. Evidence of novel phylogenetic lineages of methanogenic archaea from hypersaline microbial mats. *Microbial ecology*, 69, 106-117. DOI: 10.1007/s00248-014-0473-7
- GARCÍA-MALDONADO, J. Q., A. ESCOBAR-ZEPEDA, L. RAGGI, B.M. BEBOUT, A. SANCHEZ-FLORES & A. LÓPEZ-CORTÉS. 2018. Bacterial and archaeal profiling of hypersaline microbial mats and endoevaporites, under natural conditions and methanogenic microcosm experiments. *Extremophiles*, 22, 903-916. DOI: 10.1007/s00792-018-1047-2
- GARCÍA-MALDONADO, J. Q., H. LATISNERE-BARRAGÁN, A. ESCOBAR-ZEPEDA, S. CADENA, P.J. RAMÍREZ-ARENAS, R. VÁZQUEZ-JUÁREZ & A. LÓPEZ-CORTÉS. 2023. Revisiting Microbial Diversity in Hypersaline Microbial Mats from Guerrero Negro for a Better Understanding of Methanogenic Archaeal Communities. *Microorganisms*, 11, 812. DOI: 10.21203/rs.3.rs-2281927/v1
- GITTEL, A., M. SEIDEL, J. KUEVER, A.S. GALUSHKO, H. CYPIONKA & M. KÖNNEKE. 2010. *Desulfopila inferna* sp. nov., a sulfate-reducing bacterium isolated from the subsurface of a tidal sand-flat. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 60, 1626-1630. DOI: 10.1099/ijs.0.015644-0
- GOUY, M., S. GUINDON & O. GASCUEL. 2010. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular biology and evolution*, 27, 221-224. DOI: 10.1093/molbev/msp259
- HARRIS, J.K., J. CAPORASO, J.J. WALKER, J.R. SPEAR, N.J. GOLD, C.E. ROBERTSON & N.R. PACE. 2013. Phylogenetic stratigraphy in the Guerrero Negro hypersaline microbial mat. *The ISME journal*, 7, 50-60. DOI: 10.1038/ismej.2012.79
- HOLLISTER E. B., A.S. ENGLEDDOW, A.J. HAMMETT, T.L. PROVIN, H.H. WILKINSON & T.J. GENTRY. 2010. Shifts in microbial community structure along an ecological gradient of hypersaline soils and sediments. *ISME J*, 4: 829. DOI: 10.1038/ismej.2010.3
- HUANG, L., J. BAI, J. WANG, G. ZHANG, W. WANG, X. WANG & B. CUI. 2022. Different stochastic processes regulate bacterial and fungal community assembly in estuarine wetland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 167, 108586. DOI: 10.1016/j.soilbio.2022.108586
- IKENAGA, M., R. GUEVARA, A.L. DEAN, C. PISANI & J.N. BOYER. 2010. Changes in community structure of sediment bacteria along the Florida coastal everglades marsh-mangrove-seagrass salinity gradient. *Microbial ecology*, 59, 284-295. DOI: 10.1007/s00248-009-9572-2
- JAVOR, B. 2012. *Hypersaline environments: microbiology and biogeochemistry*. Springer Science & Business Media, Berlin. 328 p.

- JIA, X., F. DINI-ANDREOTE & J.F. SALLES. 2018. Community assembly processes of the microbial rare biosphere. *Trends in microbiology*, 26, 738-747. DOI: 10.1016/j.tim.2018.02.011
- KOUZUMA, A., S. KATO & K. WATANABE. 2015. Microbial interspecies interactions: recent findings in syntrophic consortia. *Frontiers in Microbiology*, 6: 477. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00477
- LEGENDRE, P. & E. D. GALLAGHER. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280. DOI:10.1007/s004420100716
- LEY, R. E., J.K. HARRIS, J. WILCOX, J.R. SPEAR, S.R. MILLER, B.M. BEBOUT & N.R. PACE. 2006. Unexpected diversity and complexity of the Guerrero Negro hypersaline microbial mat. *Applied and environmental microbiology* 72, 3685-3695. DOI: 10.1128/aem.72.5.3685-3695.2006
- LI, S. J., Z.S. HUA, L.N. HUANG, J. LI, S.H. SHI, L.X. CHEN & W.S. SHU. 2014. Microbial communities evolve faster in extreme environments. *Scientific Reports* 4: 6205. DOI: 10.1038/srep06205
- LIU, J. & M.M. HÄGGBLÖM. 2018. Genome-guided identification of organohalide-respiring Deltaproteobacteria from the marine environment. *MBio*, 9, 10-1128. DOI: 10.1128/mbio.02471-18
- LIU, C., Y. CUI, X. LI & M. YAO. 2021. microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. *FEMS Microbiology Ecology* 97, fiae255. DOI: 10.1093/femsec/fiae255
- LIU, X., Y. WANG, Y. & D.J. GU. 2021b. Ecological distribution and potential roles of Woesearchaeota in anaerobic biogeochemical cycling unveiled by genomic analysis. *Computational and Structural Biotechnology Journal* 19, 794-800. DOI: 10.1016/j.csbj.2021.01.013
- LOCEY, K. J. & J.T. LENNON. 2016. Scaling laws predict global microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 5970-5975. DOI: 10.1073/pnas.1521291113
- LOGARES, R., S.V.M. TESSON, B. CANBÄCK, M. PONTARP, K. HEDLUND & K. RENGEFORS. 2018. Contrasting prevalence of selection and drift in the community structuring of bacteria and microbial eukaryotes. *Environmental Microbiology* 20, 2231-2240. DOI: 10.1111/1462-2920.14265
- MARTY, B., G. AVICE, D.V. BEKAERT & M.W. BROADLEY. 2018. Salinity of the Archaean oceans from analysis of fluid inclusions in quartz. *Comptes Rendus Geoscience* 350, 154-163. DOI: 10.1016/j.crte.2017.12.002
- McMURDIE, P. J., & S. HOLMES. 2013. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PloS one* 8, e61217. DOI: 10.1371/journal.pone.0061217
- McMURDIE, P. J., & S. HOLMES, S. 2014. Waste not, want not: why rarefying microbiome data is inadmissible. *PLoS Computational Biology*, 10, e1003531. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1003531
- MEDINA-CHÁVEZ, N. O. & M. TRAVISANO. 2022. Archaeal Communities: The Microbial Phylogenomic Frontier. *Frontiers in Genetics*, 12, 693193. DOI: 10.3389/fgene.2021.693193
- MENÉNDEZ-SERRA, M., V.J. ONTIVEROS, X. TRIADÓ-MARGARIT, D. ALONSO & E.O. CASAMAYOR. 2020. Dynamics and ecological distributions of the Archaea microbiome from inland saline lakes (Monegros Desert, Spain). *FEMS Microbiology Ecology*, 96, fiae019. DOI: 10.1093/femsec/fiae019
- MENÉNDEZ-SERRA, M., X. TRIADÓ-MARGARIT & E. CASAMAYOR. 2021. Ecological and Metabolic thresholds in the Bacterial, Protist, and Fungal microbiome of Ephemeral saline lakes (Monegros Desert, Spain). *Microbial Ecology*, 82: 885-896. DOI: 10.1007/s00248-021-01732-9
- NING, D., Y. DENG, J.M. TIEDJE & J. ZHOU. 2019. A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116, 16892-16898. DOI: 10.1073/pnas.1904623116
- OKSANEN, J., R. KINDT, P. LEGENDRE, B. O'HARA, M.H.H. STEVENS, M.J. OKSANEN & M.A.S.S. SUGGESTS. 2007. *The vegan package. Community ecology package* 10, 719. DOI: 10.1658/11009233(2003)014[0927:vapor-fj2.0.co;2
- OREN, A. 1999. Bioenergetic aspects of halophilism. *Microbial and Molecular Biology Reviews*, 63:334-348. DOI: 10.1128/mmbr.63.2.334-348.1999
- OREN, A. 2002. Diversity of halophilic microorganisms: environments, phylogeny, physiology, and applications. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 28, 56-63. DOI: 10.1038/sj.jim.7000176
- OREN, A. 2016. Probing Saltern Brines with an Oxygen Electrode: What Can We Learn about the Community Metabolism in Hypersaline Systems? *Life* 6:,23. DOI: 10.3390/life6020023
- PAERL H. W. & J.L. PINCKNEY. 1996. A mini-review of microbial consortia: their roles in aquatic production and biogeochemical cycling. *Microbial Ecology*, 31, 225-247. DOI: 10.1007/bf00171569
- PEDRÓS-ALIÓ, C. 2012. The rare bacterial biosphere. *Annual review of marine science*, 4, 449-466. DOI: 10.1146/annurev-marine-120710-100948
- SCHMIDT, P. J., E.S. CAMERON, K.M. MÜLLER, & M.B. EMELKO. 2022. Ensuring that fundamentals of quantitative microbiology are reflected in microbial diversity analyses based on next-generation sequencing. *Frontiers in microbiology*, 13, 258. DOI: 10.3389/fmicb.2022.728146
- SHADE, A., S.E. JONES, J.G. CAPORASO, J. HANDELSMAN, R. KNIGHT, N. FIERER & J.A. GILBERT. 2014. Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity. *MBio*, 5, e01371-14. DOI: 10.1128/mbio.01371-14
- SLOAN, W. T., M. LUNN, S. WOODCOCK, I.M. HEAD, S. NEE & T.P. CURTIS. 2006. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environmental microbiology*, 8, 732-740. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2005.00956.x
- STAMATAKIS, A. 2015. Using RAxML to infer phylogenies. *Current protocols in bioinformatics*, 51, 6-14. DOI: 10.1002/0471250953.bi0614s51
- STEGEN, J.C., X. LIN, J.K. FREDRICKSON, X. CHEN, D.W. KENNEDY, C.J. MURRAY & A. KONOPKA. 2013. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them. *The ISME journal*, 7, 2069-2079. DOI: 10.1038/ismej.2013.93
- STEGEN, J. C., X. LIN, J.K. FREDRICKSON & A. E. KONOPKA. 2015. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial commu-

- nity assembly. *Frontiers in microbiology*, 6, 370. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00370
- URITSKIY, G., A. MUNN, M. DAILEY, D.R. GELSINGER, S. GETSIN, A. DAVILA & J. DIRUGGIERO. 2020. Environmental factors driving spatial heterogeneity in desert halophile microbial communities. *Frontiers in Microbiology*, 11, 578669. DOI: 10.3389/fmicb.2020.578669
- VIOLLE, C., W. THUILLER, N. MOUQUET, F. MUNOZ, N.J. KRAFT, M.W. CADOTTE & D. MOUILLOT. 2017. Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology and Evolution*, 32, 356-367. DOI: 10.1016/j.tree.2017.02.002
- VOGT, J. C., R.M. ABED, D.C. ALBACH & K.A. PALINSKA. 2018. Bacterial and archaeal diversity in hypersaline cyanobacterial mats along a transect in the intertidal flats of the Sultanate of Oman. *Microbial ecology*, 75, 331-347. DOI: 10.1007/s00248-017-1040-9
- WANG, Z., K. FENG, G. LU, H. YU, S. WANG, Z. WEI & Y. DENG. 2022. Homogeneous Selection and Dispersal Limitation Dominate the Effect of Soil Strata Under Warming Condition. *Frontiers in Microbiology*, 13, 338. DOI: 10.3389/fmicb.2022.801083
- WEBB, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145-155. DOI: 10.2307/3079215
- YANG, J., L.A. MA, H. JIANG, G. WU & H. DONG. 2016. Salinity shapes microbial diversity and community structure in surface sediments of the Qinghai-Tibetan Lakes. *Scientific reports*, 6, 25078. DOI: 10.1038/srep25078
- YILMAZ P., L.W. PARFREY, P. YARZA, J. GERKEN, E. PRUESSE & C. QUAST. 2014. The SILVA and “all-species living tree project (LTP)” taxonomic frameworks. *Nucleic acids research* 42(D1) D643-D648. DOI: 10.1093/nar/gkt120
- ZHOU, J. & D. NING. 2017. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81, e00002-17. DOI: 10.1128/mmbr.00002-17
- ZHOU, Z., J. PAN, F. WANG, J.D. GU & M. LI. 2018. Bathyarchaeota: globally distributed metabolic generalists in anoxic environments. *Fems Microbiology Reviews* 42, 639-655. DOI: 10.1093/femsre/fu

Aproximación al conocimiento de los rasgos funcionales de las algas perifíticas y su relación con la calidad del agua en el complejo cenagoso de Zapatosá, Colombia

Approach to the knowledge of the functional traits of the periphytic algae and their relationship with water quality in the Zapatosá Swamp Complex, Colombia

Mayra Camila Guerrero-Lizarazo^{1*} y Gabriel Pinilla-Agudelo²

Recibido: 08 de julio de 2024.

Aceptado: 24 de septiembre de 2024.

Publicado: abril de 2025.

RESUMEN

Antecedentes: Las microalgas perifíticas se han utilizado ampliamente como bioindicadores del estrés ambiental. **Objetivo:** En este trabajo se contrastó la hipótesis de que las características morfofuncionales del ficoperifiton están relacionada con las condiciones físicas, químicas y bacteriológicas del agua en diferentes sistemas acuáticos del Complejo Cenagoso de Zapatosá (CCZ). **Métodos:** Para ello, se evaluaron algunos aspectos de la morfología funcional de estas algas (dimensión lineal máxima, área superficial, relación superficie-volumen, biovolumen) y de rasgos de formas de vida (formación de colonias, organización en filamentos, presencia de exoesqueleto de sílice, ocurrencia de aerotopos, producción de mucílago y tenencia de flagelos) y se estudió su relación con distintas variables ambientales (oxígeno disuelto, temperatura, pH, conductividad, nutrientes, iones, demandas de oxígeno, carbono orgánico, sólidos disueltos y suspendidos, coliformes fecales y totales). **Resultados:** Los rasgos funcionales no mostraron diferencias espaciales dentro del CCZ, ni se relacionaron de manera concluyente con las variaciones en las variables fisicoquímicas, excepto por un grado moderado de asociación positiva del biovolumen y el área superficial con las coliformes totales, y negativa del mucílago y la formación de colonias con la dureza total. **Conclusiones:** Las condiciones de contaminación y deterioro de los distintos sitios del CCZ fueron homogéneas y no permitieron detectar respuestas claras de los rasgos funcionales ante los cambios en la calidad del agua. No obstante, la caracterización de la morfología funcional y de los rasgos biológicos del ficoperifiton del CCZ constituye una primera aproximación a la ecología funcional de este grupo, que permitirá valorar las modificaciones que se produzcan en el futuro ante las intervenciones humanas y los cambios climáticos y ambientales.

Palabras claves: ciénagas neotropicales; ecología funcional; ficoperifiton; morfología; morfometría.

ABSTRACT

Background: Periphytic microalgae are commonly used as indicators of environmental stress. **Objectives:** This study aimed to investigate the relationship between the characteristics of phycoperiphyton and water's physical, chemical, and bacteriological conditions in various aquatic systems of the Zapatosá Swamp Complex (ZSC). **Methods:** The research evaluated the functional morphology of these algae (such as maximum linear dimension, surface area, surface-volume ratio, and biovolume) as well as life form traits (including colony formation, filament organization, presence of silica exoskeleton, occurrence of aerotopes, mucilage production, and possession of flagella) and their correlation with different environmental variables (e.g., dissolved oxygen, temperature, pH, conductivity, nutrients, ions, oxygen demands, organic carbon, dissolved and suspended solids, fecal and total coliforms). **Results:** The study found that the functional traits did not exhibit significant spatial differences within the ZSC, and they were not conclusively related to variations in physicochemical variables, except for a moderate positive association of biovolume and surface area with total coliforms, and a negative association of mucilage and colony formation with total hardness. **Conclusions:**

¹ Bióloga M.Sc., consultora independiente, Bogotá, Colombia; mcguerrero@unal.edu.co, celular 3223895675

² Biólogo Ph.D., Grupo de Investigación "Biodiversidad, biotecnología y conservación de ecosistemas", Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia; gapinilla@unal.edu.co

*Corresponding author:

Mayra Camila Guerrero Lizarazo: e-mail: mcguerrero@unal.edu.co

To quote as:

Guerrero-Lizarazo, M. C. & G. Pinilla-Agudelo. 2025. Aproximación al conocimiento de los rasgos funcionales de las algas perifíticas y su relación con la calidad del agua en el complejo cenagoso de Zapatosá, Colombia. *Hidrobiológica* 35 (1): 25-40.

DOI:10.24275/TSVY9218

The pollution and deterioration conditions of the different sites in the ZSC were similar, which did not allow for the clear detection of responses of the functional traits to changes in water quality. Nevertheless, the characterization of the functional morphology and biological traits of the ZSC phycoperiphyton provides an initial understanding of the functional ecology of this group, offering insights that can help assess potential future modifications due to human interventions, as well as climatic and environmental changes.

Keywords: functional ecology; morphology; morphometry; neotropical swamps; phycoperiphyton.

INTRODUCCIÓN

Se sabe que los factores físicos de los sistemas naturales causan estrés a los organismos que los habitan (Hellawell, 1986; Hoffmann & Hercus, 2000). Esta situación de estrés es el motor en los procesos de adaptación y evolución en cada nivel de organización biológica. Normalmente, varios agentes de estrés actúan simultáneamente (Markert *et al.*, 2003; Pirota *et al.*, 2022), de forma que el equilibrio de un sistema es dinámico y oscila en diferentes amplitudes (Sánchez-Pinillos *et al.*, 2024). De esta manera, el medio ambiente influye en la diversidad y la abundancia de las comunidades que constituyen el sistema, además de incidir en la distribución de sus especies. En otras palabras, los componentes biológicos reflejan los efectos de esas variaciones en la calidad del medio fisicoquímico (Karr *et al.*, 1986; Peck, 2011). Si el estrés induce el cambio de estado de un sistema biótico o abiótico ante los disturbios, la respuesta a dicho estrés se reflejará en la estructura y función de las comunidades y los ecosistemas (Sulmon *et al.*, 2015). Además de la amplia gama de tensiones naturales que soportan los organismos en sus hábitats, las actividades humanas y la manipulación del medio ambiente han generado otras perturbaciones, algunas de ellas similares a las naturales, como las modificaciones en los patrones de inundación, pero en diferente grado o magnitud, y otras de un tipo completamente ajeno al entorno natural, como la descarga de contaminantes emergentes como hormonas, pesticidas y medicamentos (Chu & Karr, 2017). Sin embargo, los factores de estrés y las limitaciones que estos generan, tienen el carácter de ser señales externas y los organismos afectados registran tales señales, a fin de responder mediante las reacciones y tensiones adecuadas (Baedke *et al.*, 2021). Los mecanismos de adaptación al estrés comprenden, por una parte, las modificaciones en las propiedades internas del organismo, que se oponen al disturbio por medio de una respuesta específica, y por la otra, el sistema de reparación que invierte esos cambios (Turner *et al.*, 2003; Sulmon *et al.*, 2015).

La adaptación de una especie puede ser estable, surgida a lo largo de un gran número de generaciones, o inestable, dependiendo de la etapa de desarrollo del organismo y de los factores ambientales a los que ha estado expuesto. En este contexto, las muestras de organismos individuales que se obtienen del medio ambiente alterado se pueden utilizar y analizar como posibles representaciones de entidades mayores (poblaciones, comunidades o ecosistemas) o de comportamientos ambientales similares o relacionados (Xue *et al.*, 2019; Baedke *et al.*, 2021). Así, se pueden definir agrupaciones de organismos que desarrollan adaptaciones similares para sobrevivir, dependiendo del medio y de las limitaciones que éste presente. La evaluación de tales caracte-

rísticas, a través de las dimensiones corporales de los individuos, lleva a clasificarlos dentro de determinados grupos, lo que se denomina el estudio de la morfología funcional.

El primero en hablar de la morfología funcional fue el botánico Christen Raunkjær, quien en 1907 aplicó el concepto de formas de vida a las plantas (Raunkjær, 1934). Según Raunkjær, dichas formas de vida son la respuesta al clima y a sus fluctuaciones. Las ideas de este autor hicieron cuestionarse a los ficólogos de la época sobre las adaptaciones del fitoplancton a las condiciones ambientales del medio acuático. Los investigadores W.H. Munk y G.A. Riley demostraron esta premisa y la relacionaron con el hundimiento y con la absorción de nutrientes por parte de las algas (Munk & Riley, 1952). A partir de ese trabajo, se han desarrollado otros estudios, como el análisis de la relación superficie/volumen de las formas de vida fitoplanctónicas y sus efectos sobre la absorción de la luz y nutrientes (Lewis, 1976; Margalef, 1978). El estudio de la plasticidad morfológica de las algas y su relación con las condiciones del medio físico muestra que, en ambientes con características abióticas similares, las formas de vida del fitoplancton son morfológicamente muy parecidas. Reynolds (1980) señala que esto implica una interacción directa del medio con los organismos que componen las comunidades de microalgas.

En diversos estudios se ha confirmado la utilidad de los análisis morfométricos o de tamaño de las algas para evaluar las condiciones de los cuerpos de agua en respuesta a los procesos ecológicos y evolutivos ocasionados por las particularidades ambientales (Salmaso & Padisák, 2007; Stanković *et al.*, 2012; Bortolini *et al.*, 2014; Vadrucchi *et al.*, 2017). En ecosistemas de planos de inundación neotropicales, también se han estudiado los cambios en los rasgos morfofuncionales de las algas perifíticas y planctónicas como respuestas directas a las variaciones estacionales (Dunck *et al.*, 2015; Lobo *et al.*, 2018). Este enfoque no se ve afectado por la heterogeneidad taxonómica que presentan las algas en los diferentes ecosistemas, lo cual hace que los estudios en distintos ambientes sean comparables (Vadrucchi *et al.*, 2007). En Colombia existen algunos trabajos sobre morfología funcional de fitoplancton, como los realizados por Muñoz-López *et al.* (2017) y Hernández *et al.* (2020), pero los estudios que tratan estos aspectos en algas perifíticas son escasos y apenas se empiezan a abordar. Una primera aproximación fue el estudio de Guerrero-Lizarazo *et al.* (2021), quienes hicieron un análisis preliminar de las características morfológicas del ficoperifiton de algunos ríos de la Reserva La Planada (Nariño); para las algas perifíticas del complejo cenagoso de Zapatosa, Guerrero-Lizarazo (2022) incluyó esta perspectiva morfofuncional.

Una visión general sobre la importancia de las algas perifíticas en los ecosistemas acuáticos colombianos, se puede consultar en el artículo de Montoya Moreno & Aguirre (2013) y, una perspectiva más amplia con respecto a la ecología y la biodiversidad de las ciénagas de la región de interés está disponible en el libro del Rangel-Ch. (2012). En el presente artículo se señalan algunos aspectos sobre la morfología funcional de las algas perifíticas del Complejo Cenagoso de Zapatosa (CCZ) y se contrasta la hipótesis de que la caracterización morfofuncional obtenida se relaciona con las condiciones derivadas de las variables físicas y químicas de los diferentes sistemas acuáticos estudiados en esa región. Este objetivo se enmarcó en un diseño muestral estratificado (no aleatorio) y solo para el periodo hidrológico de descenso de la inundación que se presenta en este complejo cenagoso.

METODOLOGÍA

Área de estudio. La ciénaga de Zapatos es una depresión cóncava con una profundidad máxima de 12 metros (Fig. 1). Por su ubicación geográfica, es el mayor reservorio de agua dulce de Colombia y la trampa de sedimentos más grande de la planicie inundable de los ríos Cesar y Magdalena. Estacionalmente, es una zona de amortiguamiento del río Magdalena (Rangel-Ch., 2012), pero su origen principal es el río Cesar, el cual nace en las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta. La ciénaga de Zapatos es responsable de buena parte de la dinámica hídrica del sistema geográfico del nororiente colombiano. En época de caudales altos, el río Magdalena irrumpe en la ciénaga y hace retroceder al río Cesar, arrastrando juveniles de especies acuáticas importantes para la repoblación natural del CCZ; en la época seca, la ciénaga se contrae porque el río Magdalena recibe el agua almacenada en la planicie de inundación por medio de canales y zonas de menor consolidación de sedimentos. El patrón climático en el CCZ es bimodal-tetraestacional, con un ciclo mayor de lluvias que se inicia en septiembre y que conduce a una fase de caudales altos en el período octubre-diciembre; el otro periodo de niveles altos de precipitación ocurre en mayo-julio, pero es notablemente menor (Rangel-Ch., 2012).

Trabajo de campo. Los muestreos de los ecosistemas acuáticos dulceacuícolas de la CCZ se realizaron entre el 15 y el 28 de julio de 2021, época de descenso de la inundación del sistema. Se empleó un diseño de muestreo estratificado en el que las zonas de colecta se seleccionaron con base en criterios del grado de conservación. Como zonas mejor conservadas por los requerimientos para el desarrollo de los peces, se ubicaron las áreas de mayor riqueza ictica, de acuerdo con el conocimiento de los pescadores locales. Se usaron herramientas cartográficas y sistemas de información geográfica (ArcGIS) para establecer los

usos del suelo y las coberturas vegetales mejor y peor conservadas. También se tuvo en cuenta la cercanía o lejanía a las comunidades humanas. De esta manera, se buscó que las zonas para la toma de muestras representaran condiciones ambientales contrastantes y, por lo tanto, distintos efectos sobre la comunidad de ficoperifiton. En cada estrato o zona de muestreo, el sitio específico de colecta se ubicó aleatoriamente. La recolección de muestras se hizo en 19 zonas de muestreo dentro del CCZ, dos de las cuales (el Arroyo Alfaro y Montecarlo) se ubicaron en sistemas lóticos, pero para la época de muestreo presentaron características de ambientes lénticos. Los 17 lugares restantes se localizaron en la zona litoral de los sistemas lénticos. En la Figura 1 se muestran las localidades de muestreo y en la Tabla 1 se indican sus coordenadas y algunas características generales de las condiciones que los circundaban.

En cada sitio se midieron las siguientes variables *in situ*: profundidad media, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, temperatura del agua, pH y conductividad eléctrica, para lo cual se emplearon sondas multiparamétricas HYDROLAB y HANNA. La transparencia se registró con un disco Secchi. Se tomaron muestras de agua de cada zona en recipientes que se conservaron refrigerados y se llevaron al Laboratorio Nancy Flórez García SAS, certificado por Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) de Colombia, donde se realizaron análisis de carbono orgánico total (COT), ortofosfato, calcio, demanda biológica de oxígeno (DBO₅), demanda química de oxígeno (DQO), turbiedad, hierro, magnesio, sílice, nitrógeno total, nitrato, fósforo total, fosfato, sulfato, sólidos disueltos totales (SDT), sólidos suspendidos totales (SST), dureza total, alcalinidad y coliformes fecales y totales. Las muestras de agua correspondieron a la integración de las profundidades sub-superficial, mitad de la zona fótica y aproximadamente 50 cm antes del fondo.

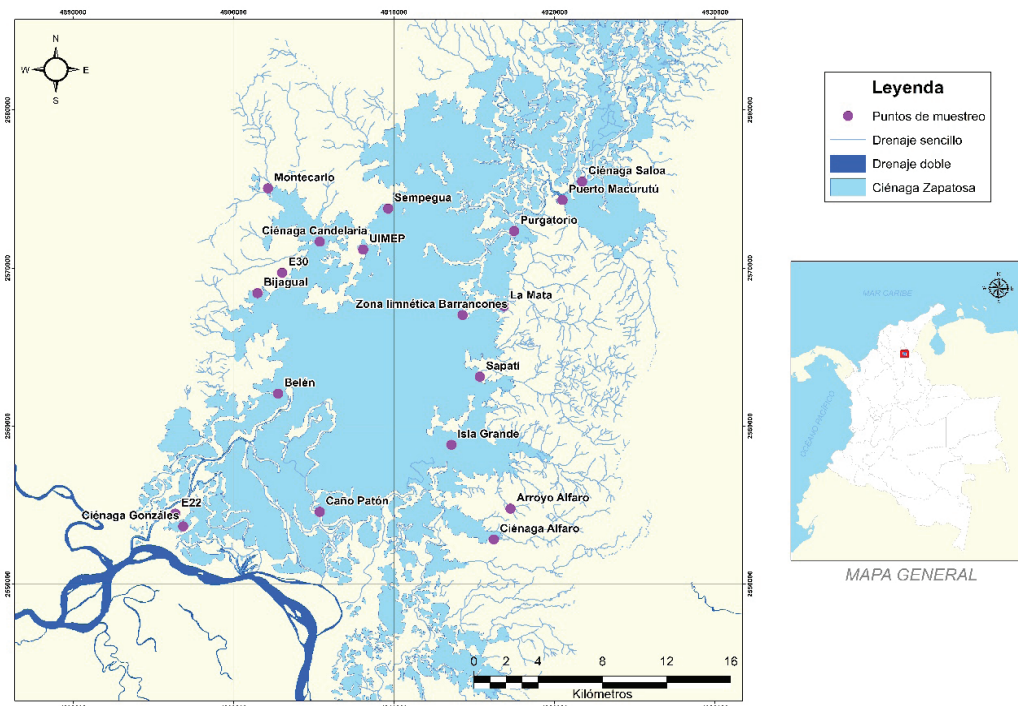


Figura 1. Mapa de los puntos de muestreo en el Complejo Cenagoso de Zapatos.

Tabla 1. Ubicación y características generales de los lugares de muestreo en el CCZ. El uso circundante se refiere a la condición observada en los alrededores del área al momento del muestreo.

Lugar	Tipo de sistema	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m)	Usos circundantes
Ciénaga González	Léntico	N 9°00'33,0" W 73°56'19,2"	28	Cobertura natural
Montecarlo	Lótico (léntico para el momento del muestreo)	N 9°12'10,2" W 73°53'28,0"	22	Ganadería Cobertura natural
Belén	Léntico	N 9°05'17,3" W 73°53'18,7"	26	Cobertura natural Ganadería
Bijagual	Léntico	N 9°08'44,1" W 73°54'01,1"	26	Ganadería Cobertura natural
Ciénaga Candelaria	Léntico	N 9°10'20,4" W 73°51'42,00"	30	Ganadería Natural
Sempegua	Léntico	N 9°11'29,1" W 73°49'22,40"	29	Cobertura natural
Ciénaga Saloa	Léntico	N 9°12'25,5" W 73°42'46,5"	26	Cobertura natural
Zona limnética- Barran- cones	Léntico	N 9°07'50,1" W 73°46'49,9"	33	Ganadería Cobertura natural
La Mata	Léntico	N 9°08'08,60" W 73°45'25,9"	23	Ganadería
Ciénaga Alfaro	Léntico	N 9°01'11,00" W 73°45'11,4"	35	Cobertura natural Agricultura
Sapati	Léntico	N 9°05'42,91" W 73°46'14,40"	25	Ganadería Cobertura natural
Estación E-22	Léntico	N 8°59'19,2" W 73°58'08,3"	28	Cobertura natural
Estación E-30	Léntico	N 09°09'16,4" W 73°52'58,5	26	Cobertura natural Otras: Balneario
Unidad de Mejoramiento Pesquero (UIMEP)	Léntico	N 09°10'4,3" W 73°50'13,2"	33	Ganadería Agricultura Cobertura natural
Arroyo Alfaro	Lótico (léntico para el momento del muestreo)	N 9°00'07,70" W 73°45'45,34"	31	Ganadería
Puerto Macurutú	Léntico	N 09°11'47,4" W 73° 43'26,4"	26	Ganadería Residencial
Purgatorio	Léntico	N 09°10'43,4" W 73° 45'05,1"	28	Ganadería Agricultura Natural
Isla Grande	Léntico	N 9°03'22,5" W 73° 47'12,1"	30	Cobertura natural
Caño Patón	Léntico	N 9°01'03,6" W 73°51'40,8"	28	Ganadería

Para la colecta del perifiton se siguieron los procedimientos establecidos por el IDEAM & INVEMAR (2021), consistentes en seleccionar el sustrato más representativo y tomar fragmentos de este para preservarlos completamente. En el CCZ, se utilizaron principalmente trozos de madera de plantas sujetas al sustrato y expuestas al sistema hídrico a muestrear; estos fragmentos se cortaron y se preservaron directamente en un frasco plástico con solución Transeau (agua destilada, etanol

90% y formol al 40%, en proporciones 6:3:1). En algunos pocos casos, se seleccionaron hojas o tallos de plantas flotantes (cuatro sitios), o rocas (un sitio), dependiendo de la disponibilidad del sustrato en cada lugar. Para reducir en lo posible el sesgo ocasionado por el uso de estos diferentes sustratos, se tuvo cuidado en mantener similares las condiciones de profundidad e iluminación en todos los casos. Posteriormente, los fragmentos se rasparon y se midieron sus áreas.

Análisis de laboratorio. En el departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá, se hizo la identificación taxonómica de los individuos hasta el nivel de género, para lo cual se utilizaron claves locales y regionales como las publicadas por Necchi (2016), Bicudo & Menezes (2006) y Dos Santos (2016), y claves más generales como las de Whitford & Schumacher (1969), Ramírez (2000) y Wehr *et al.* (2015). Mediante un microscopio con cámara integrada, se tomaron fotografías de las algas en cuatro láminas portaobjetos por cada sitio. Las fotografías se utilizaron para medir con el programa ImageJ (Rueden *et al.*, 2017), en al menos 20 individuos de cada taxón, los siguientes rasgos morfológicos sugeridos por Biggs *et al.* (1998) y Tapolczai *et al.* (2016): dimensión lineal máxima, área, relación superficie-volumen [S/V] y biovolumen. El cálculo del área superficial, la S/V y el biovolumen se basó en los trabajos de Lewis (1976), Hillebrand *et al.* (1999) y Sun & Liu (2003). Otros atributos funcionales de tipo nominal cualitativo (formación de colonias o de filamentos, presencia de exoesqueleto de sílice, de aerotopos, de mucílago o de flagelos), conocidos como rasgos de formas de vida (Dunck *et al.*, 2016), se observaron directamente en los taxones colectados. El conteo de los organismos se realizó en un microscopio invertido mediante la técnica de sedimentación en cámaras de tipo Utermöhl (Lund *et al.*, 1958; Wetzel & Likens, 2000), para lo cual se contabilizaron los organismos de cada género hasta llegar a 200 individuos del taxón más abundante en cada muestra, de acuerdo con la recomendación de Kryk *et al.*, (2023). Los resultados se reportaron en individuos por cm² de sustrato.

Análisis numéricos. Dado que para llevar a cabo los análisis de ordenamiento es preferible tener un número de variables igual o menor al número de lugares evaluados (Kenkel, 2006), se hizo una selección previa de las variables ambientales más representativas (tanto de las tomadas *in situ* como de las fisicoquímicas y microbiológicas de laboratorio). Para ello, se seleccionaron aquellas variables no redundantes que tuvieran una alta explicación y que describieran el mayor porcentaje de la varianza de los datos. Para esta selección inicial de las variables fisicoquímicas, se siguieron dos pasos: 1) cálculos de la correlación de Spearman para eliminar las variables que covarían, es decir, cuyas correlaciones fueran mayores a 0,8; 2) cálculo del coeficiente de variación para excluir las variables con coeficientes menores al 20%. Las variables ambientales seleccionadas se emplearon para realizar otros análisis multivariados que permitieron organizar los datos y cruzar la información biótica y abiótica. Así, el análisis de componentes principales (PCA), se utilizó para identificar los agrupamientos de lugares, de acuerdo con sus condiciones ambientales; para este ordenamiento, se calculó el test de esfericidad de Bartlett (Bartlett, 1951) y la medida de Kaiser-Meyer-Olkin (Kaiser, 1970) a fin de establecer la exactitud del ordenamiento. Por su parte, el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) permitió explorar las relaciones entre las variables ambientales y las abundancias de los géneros del fítoplancton. Este NMDS se basó en una matriz de distancias calculada con el índice de Morisita (Magurran, 2004) y tuvo en cuenta las variables ambientales, cuyos coeficientes de correlación con las puntuaciones del NMDS se presentan como vectores desde el origen, a fin de considerar sus direcciones y longitudes relativas (Hammer, 2024). Los taxones se incluyeron en los gráficos del NMDS como promedios ponderados de las puntuaciones de los sitios de muestreo; la ponderación utiliza los valores originales, por lo que son independientes del índice de similitud utilizado y permiten el trazado de los géneros de algas junto con los sitios (Taguchi & Oono, 2005). También se usó el NMDS, con las matrices ambientales

y las matrices de rasgos somáticos, para examinar la organización de cada atributo morfológico (dimensión lineal máxima, área superficial, biovolumen, relación S/V) en el conjunto de sitios de muestreo y para ver la influencia que tuvieron los factores ambientales sobre dicha organización. Todos los análisis NMDS incluyeron el cálculo del “stress” o grado de ajuste de las ordenaciones obtenidas. Por otra parte, se elaboraron gráficas de cajas y bigotes (“box plots”) con los promedios de los atributos morfológicos (previamente estandarizados) y de las abundancias de los rasgos nominales y se calculó la correlación de Spearman entre las variables ambientales y los rasgos morfofuncionales.

Adicionalmente, para conocer el grado de deterioro del agua en los distintos sitios del CCZ, se calculó el Índice de Calidad del Agua (ICA) utilizado en Colombia por el Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) para determinar las condiciones sanitarias de los sistemas acuáticos del país (Caho-Rodríguez & López-Barrera, 2017). Este índice emplea las variables oxígeno disuelto, demanda química de oxígeno, conductividad eléctrica, sólidos suspendidos totales, pH, relación nitrógeno total/fosforo total y coliformes fecales. Un análisis final mediante la técnica NMDS, incluyó las variables fisicoquímicas y el ICA como factores ambientales en la organización de los promedios de todo el conjunto de rasgos morfofuncionales en los sitios de muestreo del complejo cenagoso. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST 4.16 (Hammer *et al.*, 2001). Las figuras de PAST se editaron con el programa INKSCAPE 1.3 (The Inkscape Project, 2022).

RESULTADOS

Caracterización ambiental. Los datos completos del conjunto de variables fisicoquímicas y bacterianas evaluadas se presentan como material suplementario (Tabla 1S). En general, se observó que la mayoría de los factores ambientales fueron similares en las distintas zonas del CCZ: la temperatura del agua fue alta y osciló entre 29,3 °C y 33,7 °C; el pH tendió a la neutralidad, con un promedio de 6,9 y variaciones de condiciones más ácidas (4,4) en el sitio E22 a más básicas (8,07) en E30; la conductividad eléctrica fue moderadamente alta, con una media de 123,36 µS/cm y con el menor valor (68 µS/cm) en el Arroyo Alfaro; la DBO₅ (promedio 4,27 mg O₂/L) y la DQO (promedio 20 mg O₂/L) fueron bajas en todos los lugares muestreados; el fosfato y el fósforo total presentaron concentraciones casi iguales en todos los sitios, con promedios de 0,153 mg/L para los dos casos; los valores de nitrato fueron reducidos, con una concentración generalizada de 0,886 mg NO₃/L, exceptuando la Ciénaga González, que alcanzó los 1,28 mg NO₃/L y la Zona limnética Barrancones, que llegó a 0,896 mg NO₃/L; la concentración de nitrógeno total fue baja, con 2 mg N/L en todos los lugares y los sólidos disueltos fueron moderadamente altos, con un promedio de 97,24 mg/L, un valor mínimo en el Arroyo Alfaro de 57,5 mg/L y una concentración máxima en Puerto Macuruté de 126 mg/L.

En cuanto a los sitios que mostraron diferencias notables, se observó que la mayor abundancia de coliformes totales se presentó en la Ciénaga Alfaro, pero esta a su vez registró la menor concentración de coliformes termo-tolerantes (fecales). El Caño Patón fue el lugar más turbio y por consiguiente con una mayor cantidad de sólidos suspendidos; también presentó la mayor concentración de coliformes termo-tolerantes, el valor de oxígeno disuelto más elevado y, por ende, la saturación de oxígeno más alta. El Arroyo Alfaro sobresalió por su alta concentración de carbono orgánico; adicionalmente, fue el sitio de me-

nor alcalinidad. Por el contrario, Puerto Macurutú fue la zona de alcalinidad más elevada y de baja cantidad de sólidos suspendidos totales.

Organización de los sitios de muestreo de acuerdo con las variables ambientales. Con las 11 variables fisicoquímicas y microbiológicas seleccionadas (las de mayor coeficiente de variación y que no covariaron con otras variables), se realizó el PCA que se presenta en la Figura 2.

El test de esfericidad de Barlett ($p = 0,05$) indicó que el análisis proporcionó una reducción eficiente de la dimensionalidad de los datos, pero la medida de Kaiser-Meyer-Olkin fue 0,36 ($< 0,5$), lo que implica que la adecuación del muestreo fue “inaceptable”, es decir que la proporción de varianza en las variables podría ser causada por otros factores subyacentes. En consecuencia, los resultados del PCA deben asumirse con precaución. El hierro (en el componente 1) y el sílice (en el componente 2) fueron las variables más asociadas a los ejes del ordenamiento. Según este análisis, parecen existir cuatro grupos de estaciones. Un primer grupo estuvo constituido por el Caño Patón y el Arroyo Alfaro, los cuales presentaron una alta concentración de coliformes termotolerantes y de hierro. Los dos sitios de este primer grupo hicieron parte de los lugares con mayor grado de contaminación. Un segundo grupo lo conformaron las estaciones UIMEP, Purgatorio, E22, Ciénaga Alfaro, Ciénaga González, Ciénaga Candelaria, Ciénaga Saloa e Isla Grande, todas ellas con mayor dureza total, más sílice y una concentración media a alta de coliformes totales. Este conjunto de estaciones parece tener un mayor grado de mineralización del agua. Un tercer grupo asoció a los sitios La Mata, Zona limnética Barrancones y Sempegua, los cuales tendieron a una alta concentración de sulfato y a una mayor DBO₅. El cuarto grupo correspondió a los lugares Montecarlo, Sapatí, Puerto Macurutú, Belén, Bijagual y E30, que se ubicaron opuestos a las mayores cantidades de hierro y coliformes fecales, con aguas más transparentes. Este cuarto grupo parece ser el de condiciones de menor contaminación del agua, aunque presentan cierta cantidad de carbono orgánico.

De acuerdo con estos resultados, los lugares que, desde el punto de vista del análisis PCA, se consideraron como localidades con el mejor estado de conservación fueron Puerto Macurutú, Belén, Bijagual y E30. Las estaciones más contaminadas fueron el Arroyo Alfaro, el Caño Patón, La Mata y Sempegua. Las demás localidades se encontraron en una posición intermedia en el gradiente de deterioro. Al considerar los resultados del cálculo del ICA (Tabla 2), se puede ver que según este índice todos los sitios del CCZ tendrían una condición de calidad del agua entre aceptable y regular, a excepción de la estación Purgatorio, que tuvo una mala calidad sanitaria del agua. Además, los sitios con mayor valor del ICA (Ciénaga Saloa, Isla Grande, Zona limnética-Barrancones) no coinciden con los de mejores condiciones ambientales detectados con el PCA.

Descripción general de la comunidad de algas perifíticas y de sus rasgos funcionales. En total, se encontraron 75 géneros, de los cuales 41 se hallaron simultáneamente en los conteos del microscopio invertido y en las fotografías para los análisis morfológicos. Los 35 taxones que no se midieron pertenecieron a géneros que aparecieron una sola vez en los sitios de muestreo o que tuvieron abundancias inferiores al 0,3 % de los individuos contados; la abundancia total de estos 35 taxones fue de 1,46 %, es decir, correspondió a algas con una representación muy baja en la comunidad. Las abundancias absolutas (ind/cm²) y las características morfofuncionales de los 41 taxones más importantes se detallan en la Tabla 2S (material suplementario) y fotografías de los organismos más abundantes se muestran en la Figura suplementaria 1. *Aulacoseira* (Thwaites, 1848) y *Oscillatoria* (Vaucher ex Gomont, 1892) estuvieron presentes en los 19 lugares de muestreo. Los géneros que mostraron la mayor variación de sus abundancias entre sitios fueron *Aulacoseira*, *Cosmarium* (Corda ex Ralfs, 1848), *Eunotia* (Ehrenberg, 183), *Fragilaria* (Lyngbye, 1819), *Nitzschia* (Hassall, 1845), *Pinnularia* (Ehrenberg, 1843) y *Trachelomonas* (Ehrenberg, 1834), con ocurrencia en más de la mitad de los lugares muestreados. En cambio, el género

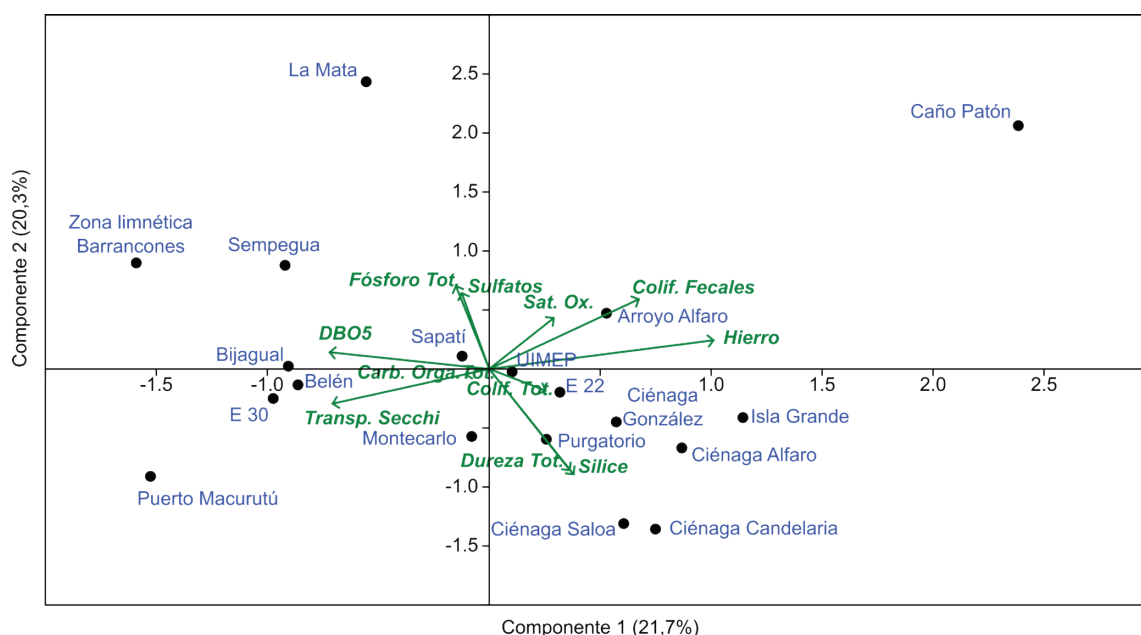


Figura 2. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables físicas, químicas y microbiológicas del CCZ. Se alcanzó el 60,1% de explicación con los tres primeros ejes. PC1: 21,7%; PC2: 20,3%; PC3: 18,1%.

Tabla 2. Resultados del Índice de Calidad del Agua (ICA) basado en siete variables ambientales para los sitios de muestreo del Complejo Cenagoso de Zapatosá (julio de 2021).

Lugar	ICA	Condición según el ICA
Ciénaga Saloa	0,81	Aceptable
Isla Grande	0,79	Aceptable
Zona limnética-Barrancones	0,77	Aceptable
Sapatí	0,76	Aceptable
Estación E-30	0,76	Aceptable
Ciénaga Candelaria	0,76	Aceptable
Ciénaga Alfaro	0,74	Aceptable
Belén	0,73	Aceptable
La Mata	0,73	Aceptable
Bijagual	0,72	Aceptable
Sempegua	0,71	Aceptable
Ciénaga González	0,69	Regular
Unidad de Mejoramiento Pesquero (UIMEP)	0,69	Regular
Caño Patón	0,67	Regular
Puerto Macurutú	0,67	Regular
Montecarlo	0,63	Regular
Estación E-22	0,62	Regular
Arroyo Alfaro	0,56	Regular
Purgatorio	0,49	Mala

Ulnaria ([Kützing] Compère, 2001), que tuvo una gran variación en sus abundancias, solo se halló en seis de las 19 localidades. En conjunto, las comunidades evaluadas mostraron una alta heterogeneidad y una gran variabilidad en su estructura. Sin embargo, el Caño Patón y UIMEP presentaron una notoria abundancia de *Nitzschia*, para el primer caso, y de *Aulacoseira* para el segundo.

En cuanto a los rasgos funcionales cualitativos, el 53,6 % de los taxones (22 géneros) presentaron mucílago, el 44 % (18 géneros) fueron formadores de colonias, el 39 % (16 géneros) tuvieron exoesqueleto de sílice, el 19,5 % (8 géneros) se organizaron en filamentos, el 4,9 % (2 géneros) presentaron aerotopos y el 7,3 % (3 géneros) tuvieron flagelos. La presencia de aerotopos y flagelos fueron los atributos con menor abundancia de individuos en casi todos los lugares, exceptuando Sapatí y Puerto Macurutú, sitios que presentaron también una menor abundancia de organismos con exoesqueleto de sílice. La Figura 3A resume este comportamiento de los atributos nominales del ficoperifiton del CCZ.

La presencia de individuos con aerotopos solo se dio en cinco de las 19 estaciones de muestreo. Al parecer, todas estas características cualitativas se distribuyeron de forma heterogénea en los distintos puntos de muestreo; sin embargo, en términos de abundancia, los organismos más comunes fueron aquellos con presencia de mucílago y los formadores de colonias.

De las medidas morfológicas, las algas de mayor dimensión lineal máxima promedio (25,2 μm) ocurrieron en la Ciénaga Alfaro (*Melosira*

C. Agardh, 1824, *Oedogonium* Link ex Hirn, 1900), en contraposición con la estación E22, en donde los taxones tuvieron un menor promedio de esta longitud (3,54 μm) (*Anabaena* Bory ex Bornet & Flahault, 1886, *Rhabdoderma* Schmidle & Lauterborn, 1900). El punto E22 mostró una escasa variación en los datos de dimensión lineal máxima, mientras que Montecarlo fue el de mayor variabilidad en esta característica. Para el biovolumen y el área superficial, Montecarlo presentó en promedio los mayores registros, así como las medidas absolutas más altas de estos dos atributos, con datos absolutos máximos de 5796,9 μm^3 (biovolumen) y 2349 μm^2 (área superficial), correspondientes al género *Oedogonium*. En contraste, Bijagual tuvo los menores promedios, con un registro de 40,3 μm^2 de área superficial y un biovolumen de 29,9 μm^3 , que estuvo entre los valores más bajos registrados. Consecuente con sus datos altos de biovolumen y área superficial, el índice S/V fue máximo en Montecarlo (28,7 μm^{-1}). En promedio, este lugar alcanzó el valor más alto de este índice (algas con tendencia a ser pequeñas y esféricas), mientras que la Ciénaga Alfaro tuvo el menor registro, con 6,37 μm^{-1} (algas con tendencia a ser más grandes, planas y voluminosas). En síntesis, la Figura 3B (basada en las variables morfológicas estandarizadas) muestra que todos los rasgos somáticos tuvieron un comportamiento similar en el conjunto de estaciones del CCZ, con cierta tendencia a una mayor cantidad de registros superiores a la mediana. Para el biovolumen los cuartiles estuvieron más cercanos a dicha mediana (menor dispersión), mientras que la relación S/V tuvo un comportamiento opuesto.

Relaciones entre las abundancias de fítoperifiton y las variables ambientales.

Para este análisis se tuvieron en cuenta las 11 variables ambientales evaluadas en el PCA y la composición y abundancia de los géneros de las algas perifíticas (Tabla 2S). El resultado del NMDS se muestra en la Figura 4, en la que se observa que algunos sitios se ubicaron alejados del origen de los datos. Así, a la Zona limnética-Barrancones, con mayor transparencia y aguas más saturadas de oxígeno, se asociaron los géneros *Anabaena* y *Dictyosphaerium* (Nägeli, 1849); en La Mata, donde el fósforo total fue alto, se destacaron *Aphanocapsa* (Nägeli, 1849) y *Aphanothece* (Nägeli, 1849); y en el Arroyo Alfaro, con predominancia de carbono orgánico total y tendencia a aguas más duras, se presentó un grupo de algas que incluyó los géneros *Cocconeis* (Ehrenberg, 1836), *Gloeocystis* (Nägeli, 1849), *Oocystis* (Nägeli ex A. Braun, 1855), *Closterium* (Nitzsch ex Ralfs, 1848), *Melosira*, *Eudorina* (Ehrenberg, 1832), *Spondylosium* (Brébisson ex Kützinger, 1849), *Eunotia*, *Coelastrum* (Nägeli, 1849), *Cosmarium* y *Frustulia* (C. Agardh, 1821), entre otros. Otros taxones, como *Phacus* (Dujardin, 1841), *Rhabdoderma*, *Gomphonema* (Ehrenberg, 1832), *Oscillatoria* y *Botryococcus* (Kützinger, 1849) no mostraron una asociación clara a algún sitio de muestreo específico. El “stress” de este ordenamiento fue de 0,13 (inferior a al valor límite de 0,2) y se considera como un resultado que permite hacer deducciones valederas (Clarke, 1993). Desde el punto de vista de la composición y abundancia de las algas perifíticas, se nota una dispersión de los datos y no se destacan otros patrones de agrupamiento o segregación, más allá de los casos mencionados.

Los rasgos funcionales del fítoperifiton en el espacio ambiental del CCZ. La técnica de ordenamiento NMDS, permitió explorar la organización de los rasgos morfológicos de las algas perifíticas en el conjunto de estaciones del CCZ y ver la posible influencia de las variables ambientales en dicha estructura. Como se observa en la Figura 5, para los cuatro rasgos morfológicos la primera coordenada estuvo principal-

mente asociada a la demanda biológica de oxígeno y en menor grado a la dureza total. En cambio, la importancia de las variables ambientales de la segunda coordenada varió para cada rasgo morfológico.

Para la dimensión lineal máxima (Fig. 5A), los factores determinantes en la coordenada 2 fueron el carbono orgánico total y las coliformes totales; para el área superficial (Fig. 5B), además del carbono orgánico total, otras variables importantes fueron la saturación de oxígeno y sulfato; en el caso del biovolumen (Fig. 5C), el carbono orgánico tuvo la mayor influencia sobre esta coordenada 2; por su parte, las coliformes totales mostraron un mayor dominio en el eje Y de la relación S/V (Fig. 5D). De otro lado, los cuatro ordenamientos tuvieron un “stress” < 0,2, o, dicho de otra manera, los modelos estadísticos obtenidos fueron aceptables. Se destacó el ordenamiento de la dimensión lineal máxima (Fig. 5A), que alcanzó el menor “stress” (0,105), lo cual indica que en este caso el ajuste del modelo con la realidad fue el más preciso. Para el área superficial, el biovolumen y la relación S/V el “stress” fue de 0,17, 0,15 y 0,14, respectivamente, lo cual señala que los datos permitieron establecer algunas diferencias en el espacio de dos dimensiones del ordenamiento, por lo que se pueden considerar como modelos moderadamente aceptables (Kruskal, 1964; Clarke, 1993). Con base en lo anterior, se detallan a continuación los resultados del ordenamiento más ajustado, correspondiente a la dimensión lineal máxima.

La máxima longitud se halló en las algas de los géneros *Oedogonium*, *Melosira* y *Oscillatoria*, todas ellas de tipo filamentosas. La clorofícea *Oedogonium* se ubicó cerca de las estaciones Sempegua, UIMEP y la Zona limnética-Barrancones, mientras que *Melosira* y *Stenopterobia* (Brébisson ex Van Heurck, 1896) (una diatomea de gran tamaño) se asociaron a las Ciénagas Saloa, Alfaro y González. La cianobacteria *Aphanothece*, cuyas colonias alcanzan dimensiones grandes, se relacionó con las estaciones E30 y E22 que mostraron mayores registros

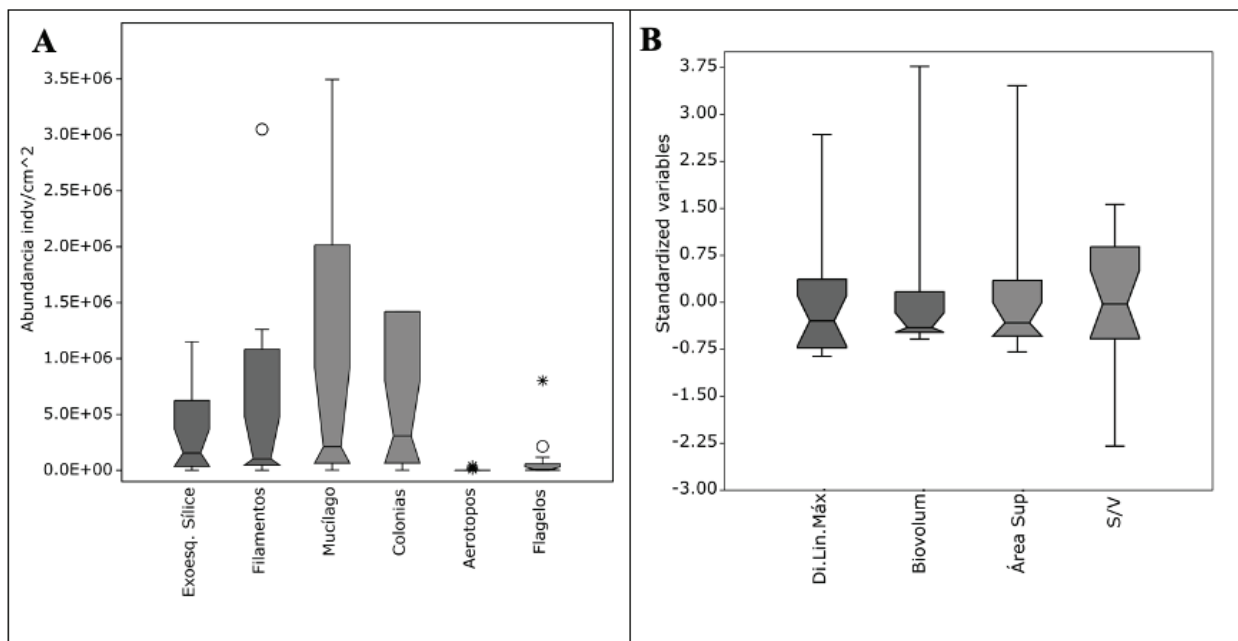


Figura 3. Análisis de cajas y bigotes (“box plots”) de los rasgos morfofuncionales de comunidad de fítoperifiton del CCZ. A. Atributos cualitativos; datos de abundancia de los organismos que presentan los rasgos (ind/cm²). B. Caracteres morfológicos estandarizados.

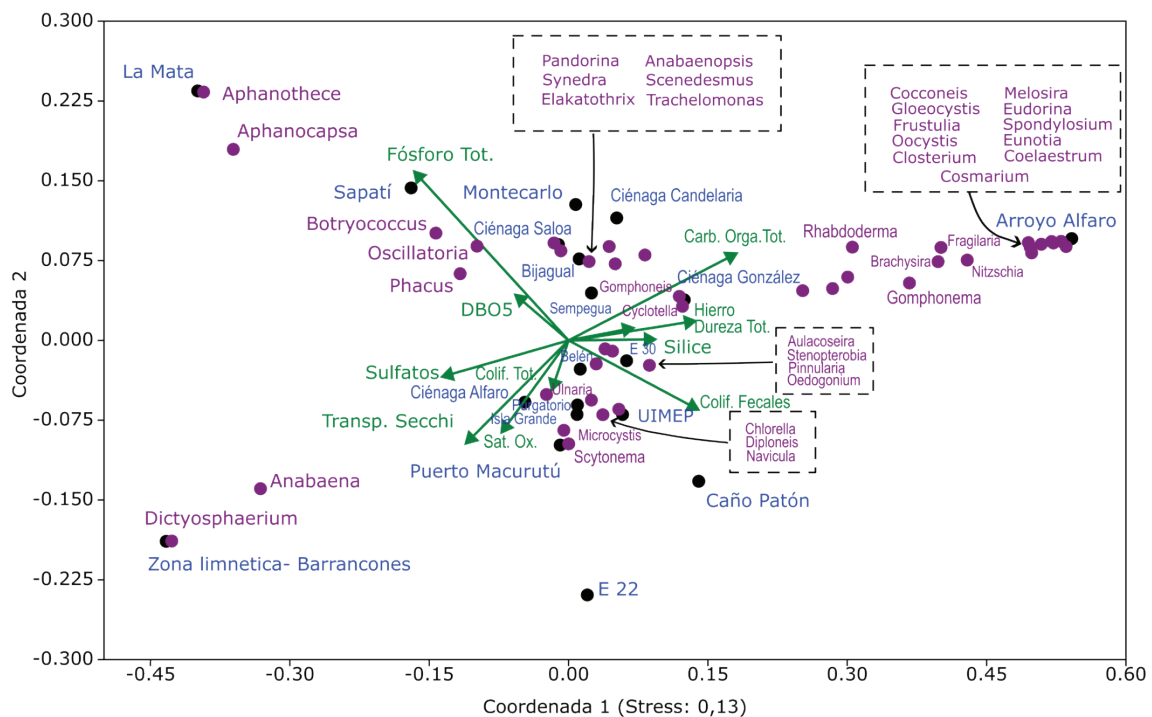


Figura 4. Análisis multidimensional no métrico (NMDS) de la comunidad de ficerperifiton del CCZ y de las variables ambientales. En el título del eje X se indica el "stress" o grado de ajuste de la ordenación.

de demanda biológica de oxígeno (Fig. 5A). El género *Oscillatoria* estuvo más cerca de Caño Patón, donde las características ambientales fueron opuestas, es decir, menor cantidad de coliformes totales, además de aguas más ricas en sulfato y fósforo. Por su parte, el tamaño de las algas más pequeñas (*Scenedesmus*, *Anabaena*, *Anabaenopsis* (V.V. Miller, 1923), *Chlorella* (Beyerinck [Beijerinck], 1890), *Cyclotella* ([Kützinger] Brébisson, 1838) y *Eunotia*, entre otras no parece estar afectado en especial por ninguna variable ambiental, como se deduce de la ubicación de estos taxones cerca del origen de los datos.

En un intento por estudiar de manera simultánea el efecto del ambiente fisicoquímico y bacteriológico sobre las variables cualitativas y morfológicas del ficerperifiton del CCZ, se realizó el NMDS que se muestra en la Figura 6. Este análisis incluyó las abundancias de las características funcionales cualitativas (formas de vida) y los promedios de los rasgos dimensionales y los relacionó con los factores fisicoquímicos, bacteriológicos y de calidad del agua-ICA. Las variables más relacionadas con la coordenada 1 fueron las coliformes fecales y la dureza total; con la coordenada 2 se asociaron principalmente el sulfato, la saturación de oxígeno y la demanda biológica de oxígeno. Como se observa en este ordenamiento, los atributos de formación de filamentos y de presencia de exoesqueleto de sílice estuvieron muy asociados a la dureza total, en especial en los sitios Arroyo Alfaro y Ciénaga Alfaro. La presencia de flagelos se relacionó con el sulfato y la saturación de oxígeno en la Ciénaga Saloa. Los aerotopos se asociaron con el sitio Sempegua, pero sin un factor ambiental determinante. El biovolumen se vinculó con el ICA y tendió a ubicarse en dirección al Caño Patón, Montecarlo y la Ciénaga Candelaria. La presencia de mucílago se asoció al hierro y al fósforo total, sin ubicarse espacialmente en ningún lugar. Por

su parte, la capacidad de formar colonias se asoció a mayores cantidades de bacterias coliformes fecales, y este vector mostró tendencia dirigirse hacia Sapatí, La Mata y la Zona limnetica-Barrancones. Los demás rasgos morfofuncionales (dimensión lineal máxima, área superficial y relación S/V) no exhibieron patrones concluyentes de asociación con los factores ambientales ni con sitios específicos dentro del CCZ. En general, se puede decir que las estaciones con mejores condiciones de calidad fisicoquímica del agua (marcadas con cuadrados verdes en la Fig. 6), se ubicaron hacia la región izquierda del ordenamiento, mientras que aquellos sitios de menor calidad (triángulos rojos) se ubicaron de manera dispersa en el ordenamiento. Se destaca en este análisis NMDS el "stress" bajo (0,067), que indica un muy buen ajuste de los datos con el modelo estadístico obtenido.

Las correlaciones de Spearman mostraron resultados positivos y significativos entre el biovolumen y las coliformes totales ($p = 0,04$, $r = 0,46$) y entre éstas y el área superficial ($p = 0,01$, $r = 0,54$). De los rasgos cualitativos, tanto la presencia de mucílago como la organización en colonias se relacionaron inversamente con la dureza total ($p = 0,01$, $r = -0,53$ y $p = 0,02$, $r = -0,51$, respectivamente).

DISCUSIÓN

Los factores físicos, químicos y bacteriológicos de las aguas en los sistemas lénticos del CCZ evidencian un ambiente de clima cálido, relativamente enriquecido con materia orgánica y nutrientes provenientes probablemente de su cuenca hidrológica y de las actividades humanas (ganadería, agricultura, aguas residuales puntuales y difusas). Su estado general se puede considerar como eutrófico (Álvarez-S, 2012),

característica que es la esperada en sistemas cenagosos asociados al plano de inundación de los grandes ríos. Durante la fase de campo, en varios de los sitios de colecta cercanos a la costa del sistema cenagoso, se visualizó un uso intensivo de suelo en actividades de ganadería y de agricultura. Además, se detectaron grandes tapetes de jacinto de agua (*Eichhornia* [Kunth, 1843] spp.) en el espejo de agua, los cuales se acumularon en las zonas litorales de la ciénaga, de acuerdo con la acción predominante del viento. Los efectos de la intervención antrópica se reflejan principalmente en la presencia notoria de bacterias coliformes, tanto totales como termo-tolerantes (fecales). Las coliformes, junto con el hierro y el grado de mineralización del agua, parecen tener algún grado de influencia sobre la estructura y distribución de las comunidades de algas perifíticas del CCZ.

Un aspecto destacado en estos resultados es la ausencia de grandes diferencias en las variables ambientales en todo el complejo cenagoso, con excepción de las bacterias coliformes (totales y fecales). Esta homogeneidad fue bastante generalizada, como se pudo ver en los datos del ICA, e impidió separar con mayor claridad los sitios más limpios de aquellos más degradados. Parte de esta respuesta homogénea del ICA podría obedecer los registros muy similares de los nutrientes (fósforo total, fosfato, nitrato, nitrógeno total) en todos los sitios del CCZ. Esto hace pensar que pudieron presentarse inconvenientes con los límites de detección de los análisis de nitrógeno y fósforo, un problema recurrente en los laboratorios del país que llama la atención sobre la necesidad de utilizar metodologías más precisas para establecer la concentración real de estos elementos, fundamentales para entender el funcionamiento ecológico y la salud de los sistemas acuáticos. No obstante, aunque no fue posible detectar un gradiente de nutrientes, si se observó un gradiente de mineralización y de transparencia; este último es muy importante por sus efectos en el régimen de luz para las algas en el ambiente acuático (Pacheco *et al.*, 2022). De esta manera, hay cierta tendencia a que la región occidental del CCZ sea más transparente (y con menos contaminación fecal), mientras que la zona oriental se inclina a presentar aguas más turbias (y con mayores cantidades de coliformes).

Desde el punto de vista morfofuncional, las algas perifíticas del CCZ tienden a ser pequeñas y con una relación S/V moderadamente alta. Algunas algas filamentosas de gran tamaño (como *Oedogonium* y *Melosira*) parecen asociarse a lugares con una mayor concentración de coliformes totales (pero baja de coliformes fecales) y con menos sulfato y menos fósforo total. La propensión a los tamaños reducidos parece ser una respuesta de las algas bentónicas al enriquecimiento con nutrientes, especialmente con nitrógeno, como fue demostrado experimentalmente por Ferragut & Bicudo (2010). En el trabajo de dichos autores, la comunidad de algas perifíticas de un sistema oligotrófico pasó de estar compuesta por organismos nanoperifíticos (2–20 µm) al dominio de algas picoperifíticas (0,2–2 µm) cuando se adicionó nitrógeno al sistema. Esto parece darle ventaja a las algas cuando el fósforo es deficitario, como es el caso de Zapatos, donde la relación N/P fue en promedio 20,3 (Tabla 2S), es decir, con limitación por fósforo. Reynolds *et al.* (2002) hallaron un comportamiento similar para las algas planctónicas, las cuales tienden a ser pequeñas (nano y picoplactónicas) en ambientes meso a eutróficos con profundidades de la capa superficial de mezcla inferiores a 3 metros y bajas concentraciones de fósforo.

Por otra parte, las tallas reducidas de las algas del CCZ podrían estar favorecidas por la herbivoría, ya que las comunidades de ficope-

rifiton muy pastoradas están dominadas generalmente por especies de algas pequeñas, adheridas o postradas sobre el sustrato, que son menos consumidas debido a su pequeño tamaño (Marks & Lowe, 1989). Esta es una suposición que requerirá hacer trabajos experimentales para comprobar su validez.

Como se sabe, las algas que tienen una alta relación S/V presentan una mayor área de contacto directo con el ambiente que las rodea, y con ello reciben la influencia de los factores físicos y químicos del agua de forma más rápida (Reynolds, 2006). De esta manera, las algas que tienen valores medios a altos de S/V son por lo general esféricas y pequeñas y poseen una alta capacidad de absorber nutrientes (Lewis, 1976; Foy, 1980), lo que les puede dar una ventaja competitiva (Friebele *et al.*, 1978). Para el caso del CCZ esta ventaja podría favorecer a las algas pequeñas, dada la limitación por fósforo en el ecosistema. La correlación significativa hallada entre el biovolumen y el área superficial con los coliformes totales parece deberse a que en el sitio donde estas bacterias fueron más abundantes (Ciénaga Alfaro), los géneros grandes y voluminosos como *Oscillatoria* y *Melosira* tuvieron una alta representación (Fig. 5). Aunque la abundancia de coliformes no explica el comportamiento de las algas, la relación parece ser indirecta, dado que la presencia de altas densidades de coliformes implica una fuerte intervención humana, acompañada generalmente por mayores concentraciones de nutrientes. Es probable que estos nutrientes no fueran cuantificados por los métodos analíticos empleados o que no están disponibles en el ambiente, ya que su absorción en la columna de agua se atribuye a las macrófitas; además, los nutrientes que bombean estas plantas desde los sedimentos pueden ser atrapados por las algas bentónicas que cubren las macrófitas antes de que alcancen la columna de agua (Stevenson, 1996).

La presencia de mucílago en muchos taxones es una estrategia común de adhesión al sustrato (Stevenson, 1996), pero también podría servir de protección contra la herbivoría, como se ha documentado para el fitoplancton (Reynolds, 2007), de resistencia a la digestión de los herbívoros cuando pasan a través del tracto intestinal (Gliwicz, 2003) o como mecanismo de dispersión, como se ha visto en microalgas bentónicas marinas (Caronni *et al.*, 2016). En cuanto a la presencia de géneros coloniales y filamentosos, cuyas formas diversas y complicadas están muy bien adaptadas a las condiciones bentónicas (Stevenson, 1996), se han propuesto varias explicaciones a su predominancia. En primer lugar, sus estructuras complejas les permiten inmovilizar nutrientes y sedimentos en la matriz perifítica; asimismo, el crecimiento en filamentos posibilita utilizar mejor la luz y los nutrientes de la columna de agua, con lo cual superan a las formas subyacentes en la competencia por esos recursos (Stevenson, 1996). Además, las formas filamentosas prosperan mejor en condiciones de baja velocidad del agua (Ahn *et al.*, 2013), como es el caso de los sistemas lénticos del CCZ. Por otra parte, la dureza del agua parece tener un efecto negativo sobre la abundancia de algas que producen mucílago y sobre la densidad de taxones formadores de colonias, como se deduce de las correlaciones halladas. Podría ser que estas correlaciones sean fortuitas, ya que hasta el momento no existen estudios que demuestren esta clase de afectaciones de la mineralización del agua sobre la abundancia de estos grupos funcionales de microalgas perifíticas. Igualmente, es probable que este resultado se deba a una mayor abundancia de organismos que se alimentan de las algas, es decir, un incremento de la actividad de los herbívoros. Estos son temas que merecen investigarse en el futuro, preferiblemente a través de abordajes experimentales.

La presencia de aerotopos se halló solamente en dos géneros de cianobacterias (*Anabaenopsis* y *Microcystis*), por lo que esta característica parece tener menor relevancia en la ecología de la comunidad de ficoperifiton del CCZ. En el caso del ambiente planctónico, estas estructuras acumuladoras de gas mejoran la flotabilidad de las cianobacterias (Reynolds, 2006). Este no parecer ser un el caso de los aerotopos en los géneros perifíticos de los sistemas estudiados. Otra función que podrían cumplir estas vesículas gaseosas en los géneros perifíticos de Zapatos es recolectar el dióxido de carbono producido por la descomposición interna de los carbohidratos dentro de las células para su reutilización en la fotosíntesis (Rae *et al.*, 2013).

Aunque los rasgos morfofuncionales del ficoperifiton responden a las características del ambiente acuático, no parecen reflejar adecuadamente las condiciones de calidad sanitaria de los distintos sitios del CCZ, ya que no se observaron patrones claros de agrupamiento de los rasgos funcionales de las algas de acuerdo a las condiciones

físicas, químicas o microbiológicas. Como ya se mencionó, esto podría obedecer a la falta de diferencias evidentes en la calidad del agua entre las distintas zonas del sistema cenagoso de Zapatos. Aunque se buscó que los sitios de muestreo tuvieran características ambientales contrastantes, parece ser que estas diferencias no fueron tan grandes. Así se deduce de las respuestas bióticas de la comunidad de ficoperifiton y de los valores del ICA obtenidos en el complejo de ecosistemas estudiados. Probablemente, dicho índice no tiene un poder de resolución suficiente que permita separar las condiciones de calidad del agua de los distintos sitios del CCZ. Sin embargo, esta homogeneidad que se obtuvo en los valores del ICA (la mayoría correspondientes a situaciones aceptables de calidad y con un solo caso de características inadecuadas) podría deberse muy seguramente a que en general todos los subsistemas del CCZ están sometidos a presiones similares de deterioro. Esto a su vez implicaría que no existen realmente ambientes prístinos dentro del complejo cenagoso. Por supuesto, no pueden descartarse los efectos que podrían tener sobre los resultados

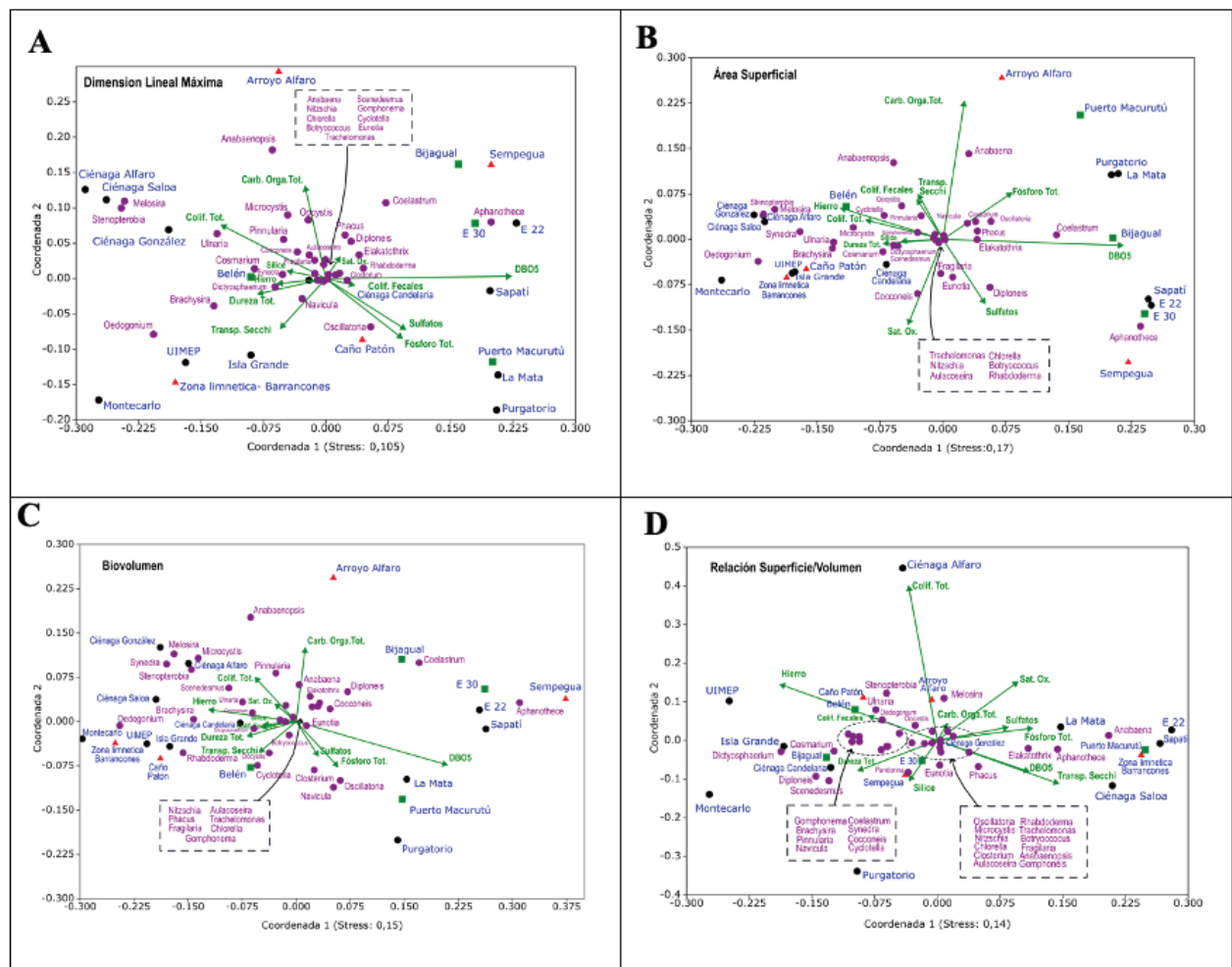


Figura 5. Análisis multidimensional no métrico (NMDS) de los rasgos morfológicos de comunidad de ficoperifiton del CCZ y de las variables ambientales. A. Dimensión lineal máxima. B. Área superficial. C. Biovolumen. D. Relación S/V. En cada caso, en el título del eje X se indica el "stress" o grado de ajuste de la ordenación. Los triángulos rojos corresponden a las estaciones probablemente más contaminadas, los cuadrados verdes a las aparentemente menos deterioradas y los puntos negros a los sitios con una degradación moderada.

los límites de detección inadecuados en los análisis de laboratorio de los nutrientes, ni el efecto del diseño muestral empleado (estratificado en lugar de aleatorio), aspectos que podrían influir parcialmente en la homogeneidad observada en los rasgos funcionales de las algas. Aun así, parece existir una uniformidad real en el ambiente fisicoquímico de todo el complejo cenagoso, por lo que las respuestas morfofuncionales de las comunidades ficoperifíticas tampoco fueron significativamente diferentes entre las distintas zonas del sistema. Esto parece explicar, al menos en parte, la falta de patrones claros en el ordenamiento de los atributos y de los rasgos de historias de vida de las algas perifíticas en el gradiente de disturbio del CCZ, como lo mostraron los análisis NMDS. Para el fitoplancton, Lobo *et al.* (2018) encontraron que los grupos funcionales basados en la morfología responden bien a los cambios en las variaciones ambientales provocados por los ciclos de inundación en lagos de la planicie amazónica; por lo tanto, es probable que en el CCZ los rasgos funcionales del ficoperifiton cambien notablemente en diferentes momentos del ciclo hidrológico, hipótesis que deberá probarse en próximos estudios.

Sobre el fitoplancton se ha investigado más que sobre el ficoperifiton. En sistemas de planos de inundación tropicales y subtropicales, las investigaciones han mostrado resultados contrastantes para las algas planctónicas; por una parte, se ha visto que la luz, los nutrientes y la temperatura son factores determinantes en la organización morfofun-

cional de la comunidad, tanto a la escala particular de un lago amazónico (De Souza *et al.*, 2022), como en el ámbito regional al comparar lagos de inundación de zonas bajas con lagos de montaña tropical (Hernández *et al.*, 2020), pero en otros casos no se han detectado relaciones entre los rasgos funcionales y la variabilidad ambiental (Silva *et al.*, 2022). Para el caso de las algas perifíticas en estos ambientes inundables tropicales, los estudios son escasos; Dunck *et al.* (2015) demostraron que los rasgos funcionales del ficoperifiton responden a los cambios en los factores ambientales provocados por el pulso de inundación en lagos asociados a la cuenca del río Paraná en Brasil. Según estos autores, el pulso favoreció el predominio de formas de vida coloniales, pedunculadas y heterofilamentosas, una respuesta similar a la hallada en el presente estudio (muestreo de aguas en descenso del CCZ), en el que predominaron formas coloniales, mucilaginosas y filamentosas. A diferencia de nuestro estudio, en el plano de inundación del río Paraná las diatomeas fueron el grupo dominante (Bichoff *et al.*, 2018), pero en ese trabajo los muestreos se hicieron principalmente en sistemas fluviales, lo que explicaría la dominancia de las algas con exoesqueleto de sílice; dichos autores hallaron una relación entre los rasgos funcionales (formas de vida, formas de adherencia) y las variables del gradiente ambiental (turbidez, temperatura, conductividad y concentraciones de nitrato), probablemente porque dicho gradiente, que abarcó una distancia de 200 km, fue muy marcado.

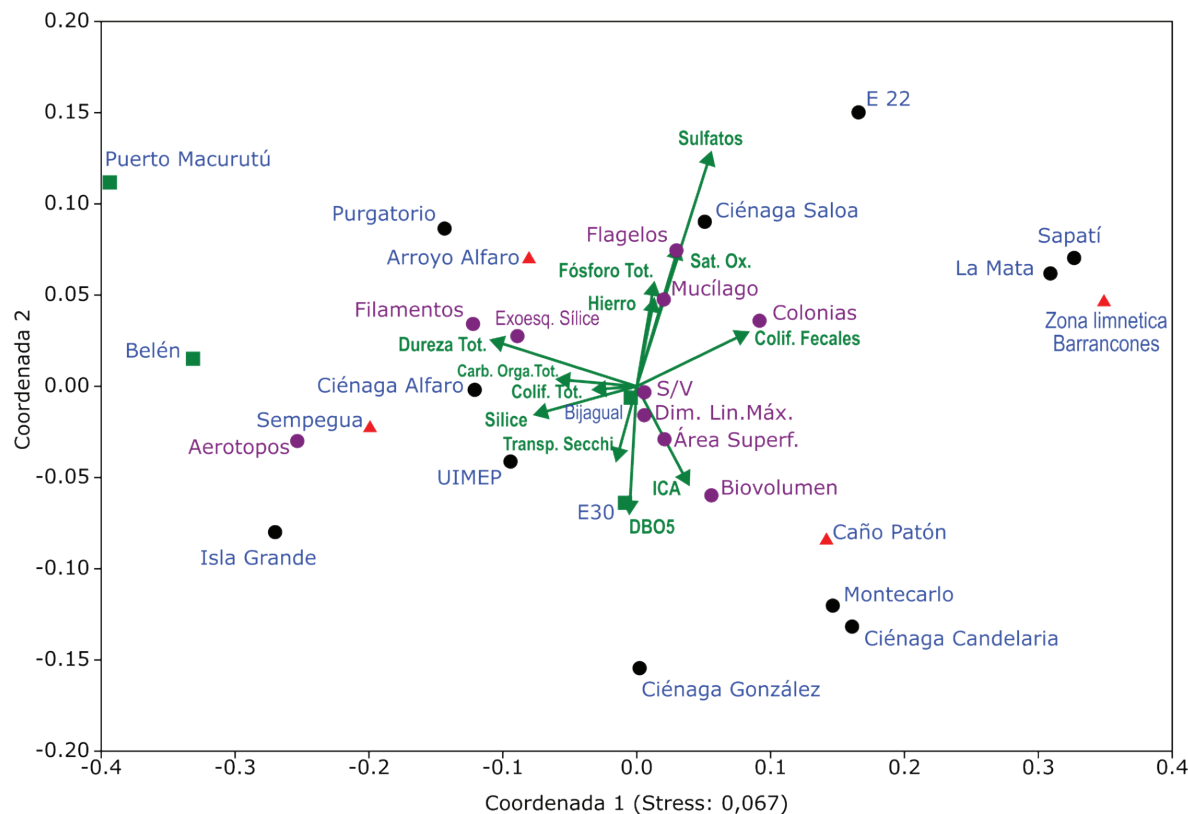


Figura 6. Análisis multidimensional no métrico (NMDS) teniendo en cuenta las 11 variables ambientales más determinantes, el índice ICA y las 10 características funcionales de la comunidad de ficoperifiton del CCZ. En el título del eje X se indica el "stress" o grado de ajuste de la ordenación. Los triángulos rojos corresponden a las estaciones probablemente más contaminadas, los cuadrados verdes a las aparentemente menos deterioradas y los puntos negros a los sitios con una degradación moderada.

Finalmente, es importante recalcar que la información analizada correspondió a un conjunto limitado de datos y solamente a una de las fases hidrológicas del CCZ (aguas en descenso). Será necesario ampliar esta base de registros, tanto espacial como temporalmente, con lo cual se podrían obtener resultados más claros y contundentes sobre la respuesta morfofuncional de las algas perifíticas ante las variaciones y tensores ambientales. Igualmente, sería conveniente, en lo posible, buscar ecosistemas similares cercanos que tengan un elevado grado de conservación, que estén muy poco afectados por las actividades humanas y que sirvan de ambientes de referencia para determinar los rasgos funcionales típicos de sus comunidades perifíticas.

CONCLUSIONES

Los rasgos funcionales cualitativos (presencia o ausencia de valvas o exoesqueleto de sílice, organización o no en filamentos, presencia o ausencia de mucílago, movilidad mediante flagelos, capacidad de formar colonias, aparición de aerotopos) y los rasgos morfológicos (dimensión lineal máxima, biovolumen, área superficial, relación superficie/volumen) medidos en el fítoperifiton del CCZ aportan un primer acercamiento a la ecología funcional de esta comunidad. Por lo tanto, permiten aproximarse a entender la manera como las especies pueden ser exitosas para establecerse y desarrollarse en este ambiente cenagoso. Estas mediciones morfofuncionales, además de brindar herramientas para conocer las respuestas ecológicas de estos organismos, constituyen una línea base que servirá para valorar los cambios futuros que se produzcan en dichas algas ante las variaciones ambientales, tanto naturales como producidas por la acción humana.

Las condiciones de contaminación y deterioro de los distintos sitios evaluados en el complejo cenagoso fueron muy semejantes y no permitieron detectar claramente las respuestas de estos rasgos funcionales frente a los cambios en la calidad del agua. En consecuencia, si se quisieran emplear los atributos funcionales como medidas del grado de disturbio de los sistemas acuáticos, será necesario ampliar el rango ambiental, de manera que se incluyan sitios muy bien conservados y otros con un alto deterioro, esto con el fin de que tales rasgos recojan adecuadamente la variabilidad en un gradiente de alteración suficientemente amplio.

La suposición inicial de que las características morfofuncionales de las algas perifíticas reflejarían las condiciones ambientales del agua se pudo comprobar parcialmente, ya que los análisis estadísticos no fueron contundentes en el establecimiento de estas relaciones. Probablemente esto se debió, al menos en parte, a la mencionada tendencia a la homogeneidad en las variables físicas, químicas y bacteriológicas de los diferentes sitios estudiados en el CCZ.

DECLARACIÓN DE CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

MCGL realizó el trabajo de campo y los análisis de laboratorio. MCGL y GPA hicieron los análisis estadísticos y participaron en la redacción del manuscrito y en su revisión crítica, contribuyendo a su contenido intelectual.

DECLARACIÓN DE CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen ningún conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por un convenio entre la Universidad Nacional de Colombia y la Fundación Natura para el desarrollo del proyecto GEF “Magdalena-Cauca VIVE”. Agradecemos a las personas que formaron parte del grupo de trabajo en este proyecto, ya que sus aportes enriquecieron los resultados del estudio.

REFERENCIAS

- AHN, C. H., H. M. SONG, S. LEE, J. H. OH, H. AHN, J.-R. PARK, J. M. LEE & J. C. JOO. 2013. Effects of water velocity and specific surface area on filamentous periphyton bio-mass in an artificial stream mesocosm. *Water* 5: 1723-1740. DOI: 10.3390/w5041723
- ÁLVAREZ-S, J. P. 2012. Aspectos limnológicos (físico-química, fitoplancton y zooplancton) de las ciénagas de Zapatosa, Mata de Palma y La Pachita (Caribe colombiano) y su relación con la fluctuación en el nivel hidrométrico. In: Rangel-Ch., J. O. (ed.). *Diversidad biótica XIII: complejo cenagoso Zapatosa y ciénagas del Sur del Cesar*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Corpocesar, Bogotá. pp. 393-452.
- BAEDKE, J., A. FÁBREGAS-TEJEDA & G. I. PRIETO. 2021. Unknotting reciprocal causation between organism and environment. *Biology and Philosophy* 36: 48. DOI: 10.1007/s10539-021-09815-0
- BARTLETT, M. S. 1951. The effect of standardization on a χ^2 approximation in factor analysis. *Biometrika* 38: 337-344. DOI: 10.1093/biomet/38.3-4.337
- BICHOFF, A., N. C. OSÓRIO, D. T. RUWER, B. DUNCK & L. RODRIGUES. 2018. Trait structure and functional diversity of periphytic algae in a floodplain conservation area. *Brazilian Journal of Botany* 41: 601-610. DOI: 10.1007/s40415-018-0467-7
- BICUDO, E. DE M., & M. MENEZES. 2006. *Gêneros de algas de águas continentais do Brasil (chave para identificação e descrições)* (2ª Ed). RiMa, São Carlos. 498 p.
- BIGGS, B. J. G., R. J. STEVENSON & R. L. LOWE. 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143(1): 21-56. DOI: 10.1127/archiv-hydrobiol/143/1998/21
- BORTOLINI, J. C., L. C. RODRIGES, S. JATI & S. TRAIN. 2014. Phytoplankton functional and morphological groups as indicators of environmental variability in a lateral channel of the Upper Paraná River floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26(1): 98-108. DOI: 10.1590/S2179-975X2014000100011
- CAHO-RODRÍGUEZ, C. A. & E. A. LÓPEZ-BARRERA. 2017. Determinación del Índice de Calidad de Agua para el sector occidental del humedal Torca-Guaymaral empleando las metodologías UWQI y CWQI. *Pro-ducción + Limpia* 12(2): 35-49. DOI: 10.22507/pml.v12n2a3
- CARONNI, S., M. A. DELARIA, K. HEIMANN, G. MACRI, A. NAVONE, P. PANZALIS & G. CECCHERELLI. 2016. The role of floating mucilage in the invasive spread of the benthic microalga *Chrysophaeum taylorii*. *Marine Ecology* 37(4): 867-876. DOI: 10.1111/maec.12365
- CLARKE, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143. DOI: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

- CHU, E. W. & J. R. KARR. 2017. Environmental impact: Concept, consequences, measurement. *Reference Module in Life Sciences* B978-0-12-809633-8.02380-3. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.02380-3
- DE SOUZA, D. A., C. N. KRAUS, A. L. BURLIGA, S. DE MELO, S. COUCEIRO, K. DIAS-SILVA, N. R. SIMÕES, T. BRAGA, M. P. BONNET & DA D. MOTTA MARQUES. 2022. Understanding the effects of environmental heterogeneity on the morphofunctional structure of the phytoplankton community during the hydrological year in an Amazon floodplain lake, Brazil. *Limnology* 23: 275-286. DOI: 10.1007/s10201-021-00685-9
- DOS SANTOS, R. M. 2016. *Algas del Paraguay: características generales, importancia, muestreos en Paraguay, clave de identificación e ilustraciones*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales - Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo. 234 p.
- DUNCK, B., L. RODRIGUES & D. C. BICUDO. 2015. Functional diversity and functional traits of periphytic algae during a short-term successional process in a Neotropical floodplain lake. *Brazilian Journal of Biology* 75(3): 587-597. DOI: 10.1590/1519-6984.17813
- DUNCK, B., V. M. ALGARTE, M. V. CIANCARUSO & L. RODRIGUES. 2016. Functional diversity and trait-environment relationships of periphytic algae in subtropical floodplain lakes. *Ecological Indicators* 67: 257-266. DOI: 10.1016/j.ecolind.2016.02.060
- FERRAGUT, C. & D. DE C. BICUDO. 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295-309. DOI: 10.1007/s10750-010-0168-0
- FOY, R. H. 1980. The influence of surface to volume ratio on the growth rates of planktonic blue-green algae. *British Phycological Journal* 15(3): 279-289. DOI: 10.1080/00071618000650281
- FRIEBELE, E. S., D. L. CORRELL & M. A. FAUST. 1978. Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake: *in situ* observations of an estuarine population. *Marine Biology* 45: 39-52. DOI: 10.1007/BF00388976
- GLIWICZ, Z. M. 2003. Zooplankton. In: O'Sullivan P. E. & C. S. Reynolds (eds.), *The Lakes Handbook*, Vol. 1. Blackwell Science, Malden. pp. 461-516.
- GUERRERO-LIZARAZO, M. C., G. PINILLA-AGUDELO & I. J. ESTRADA GALINDO. 2021. Ecología funcional de las algas perifíticas en el Chocó colombiano: limitación de recursos, competencia y variables ambientales. *Revista de Biología Tropical* 69(1): 331-351. DOI: 10.15517/rbt.v69i1.42042
- GUERRERO-LIZARAZO, M. (2022). Evaluación de la integridad biótica de la comunidad de algas perifíticas de la ciénaga de Zapatosa, departamento de Cesar y Magdalena, Colombia. Tesis de Maestría en Ciencias Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 80 p.
- HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER & P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- HAMMER, Ø. 2024. *PAST. PAleontological STatistics Version 4.17. Reference manual*. Natural History Museum, University of Oslo, Oslo. 315 p.
- HELLAWELL, J. M. 1986. *Biological indicators of freshwater pollution and environmental management*. Elsevier Science Publishers Ltd, London. 546 p.
- HOFFMANN, A. A. & M. J. HERCUS. 2000. Environmental stress as an evolutionary force. *BioScience* 50(3): 217-226. DOI: 10.1641/0006-3568(2000)050[0217:ESAAEF]2.3.CO;2
- HERNÁNDEZ, E., N. AGUIRRE, K. PALACIO, J. PALACIO, J. J. RAMÍREZ, S. R. DUQUE, M. MOGOLLÓN & C. KRUK. 2020. Clasificación de grupos morfofuncionales del fitoplancton en seis sistemas lénticos de las regiones Caribe, Andina y Amazónica de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 44(171): 392-406. DOI: 10.18257/raccefyn.1082
- HILLEBRAND, H., C-D. DÜRSELEN, D. KIRSCHTEL, U. POLLINGER & T. ZOHARY. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424. DOI: 10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x
- IDEAM (INSTITUTO DE HIDROLOGÍA METEOROLOGÍA Y ESTUDIOS AMBIENTALES) & INVERMAR (INSTITUTO DE INVESTIGACIONES MARINAS Y COSTERAS JOSÉ BENITO VIVES DE ANDRÉS). 2021. *Protocolo de monitoreo y seguimiento del agua*. Bogotá. Disponible en línea en: http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/023773/PROTOCOLO_MONITOREO_AGUA_IDEAM.pdf (consultado el 23 marzo 2024).
- KAISER, H. F. 1970. A second generation little jiffy. *Psychometrika* 35: 401-415. DOI: 10.1007/BF02291817
- KARR, J. R., K. D. FAUSCH, P. L. ANGERMEIER, P. R. YANT & I. J. SCHLOSSER. 1986. *Assessing biological integrity in running waters. A method and its rationale*. Illinois Natural History Survey Special Publication 5, Champaign. 28 p.
- KENKEL, N. C. 2006. On selecting an appropriate multivariate analysis. *Canadian Journal of Plant Science* 86(3): 663-676. DOI: 10.4141/P05-164
- KRYK, A., M. BAŁ, A. KANIAK, & M. ADAMCZYK. 2023. Is it possible to optimise the labour and time intensity of diatom analyses for determination of the Polish Diatom Indices (IO, IOJ)? *Environmental Monitoring and Assessment* 195(64): 1-24. DOI: 10.1007/s10661-022-10676-7
- KRUSKAL, J. B. 1964. Nonmetric Multidimensional Scaling: a numerical method. *Psychometrika* 2: 115-129. DOI: 10.1007/BF02289694
- LOBO, M. T., I. D. NOGUEIRA, L. F. SGARBI, C. N. KRAUS, E. D. BOMFIM, J. GARNIER, D. D. MARQUES & M. BONNET. 2018. Morphology-based functional groups as the best tool to characterize shallow lake-dwelling phytoplankton on an Amazonian floodplain. *Ecological Indicators* 95(1): 579-588. DOI: 10.1016/j.ecolind.2018.07.038
- LEWIS, W. M. 1976. Surface/volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science* 192(4242): 885-887. DOI: 10.1126/science.192.4242.885
- LUND, J. W., C. KILPLING & E. D. LECREN. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers, and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-170. DOI: 10.1007/BF00007865
- MAGURRAN, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford. 256 p.

- MARGALEF, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1(4): 493-509. DOI: 10.1007/BF00202661
- MARKERT, B. A., A. M. BREURE & H. G. ZECHMEISTER (eds.). 2003. *Bioindicator and Biomonitors Principles. Concepts and Applications*. Elsevier Science Publishers Ltd, Oxford. 997 p.
- MARKS, J. C. & R. L. LOWE. 1989. The independent and interactive effects of snail grazing and nutrient enrichment on structuring periphyton communities. *Hydrobiologia* 185: 9-17. DOI: 10.1007/BF00006063
- MONTOYA MORENO, Y. & N. AGUIRRE. 2013. Estado del arte del conocimiento sobre perifiton en Colombia. *Gestión y Ambiente* 16(3): 91-117. DOI: 10.15446/ga
- MUNK, W. H. & G. A. RILEY. 1952. Absorption of nutrients by aquatic plants. *Journal of Marine Research* 11: 215-240.
- MUÑOZ-LÓPEZ, C. L., N. J. ARANGUREN-RIÑO & S. R. DUQUE. 2017. Morfología funcional del fitoplancton en un lago de alta montaña tropical: Lago de Tota (Boyacá-Colombia). *Revista de Biología Tropical* 65(2): 669-683. DOI: 10.15517/rbt.v65i2.23903
- NECCHI, O. (ed.). 2016. *River Algae*. Springer International Publishing, Cham. 287 p. DOI: 10.1007/978-3-319-31984-1
- PACHECO, J. P., C. CALVO, C. AZNAREZ, M. BARRIOS, M. MEERHOFF, E. JEPPESEN & A. BAATRUP-PEDERSEN. 2022. Periphyton biomass and life-form responses to a gradient of discharge in contrasting light and nutrients scenarios in experimental lowland streams. *Science of The Total Environment* 806(1):150505. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.150505
- PECK, L. S. 2011. Organisms and responses to environmental change. *Marine Genomics* 4(4): 237-243. DOI: 10.1016/j.margen.2011.07.001
- PIROTTA, E., L. THOMAS, D. P. COSTA, A. J. HALL, C. M. HARRIS, J. HARWOOD, S. D. KRAUS, P. J. O. MILLER, M. J. MOORE, T. PHOTOPOULOU, R. M. ROLLAND, L. SCHWACKE, S. E. SIMMONS, B. L. SOUTHALL & P. L. TYACK. 2022. Understanding the combined effects of multiple stressors: A new perspective on a longstanding challenge. *Science of The Total Environment* 821: 153322. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.153322
- RAE, B. D., B. M. LONG, M. R. BADGER & G. D. PRICE. 2013. Functions, compositions, and evolution of the two types of carboxysomes: polyhedral microcompartments that facilitate CO₂ fixation in cyanobacteria and some proteobacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 77(3): 357-379. DOI: 10.1128/MMBR.00061-12
- RAMÍREZ, J. J. 2000. *Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios*. Universidad de Antioquia, Medellín. 207 p.
- RANGEL-CH., J. O. (ed.). 2012. *Diversidad biótica XIII: complejo cenagoso Zapatosa y ciénagas del Sur del Cesar*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Corpocesar, Bogotá. 707 p.
- RAUNKJÆR, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford. 147 p.
- REYNOLDS, C. S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography* 3(3): 141-159. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1980.tb00721
- REYNOLDS, C. S. 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge. 535 p. DOI: 10.1017/CB09780511542145
- REYNOLDS, C. S. 2007. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. *Hydrobiologia* 578: 37-45. DOI: 10.1007/s10750-006-0431-6
- REYNOLDS, C. S., V. HUSZAR, C. KRUK, L. NASELLI-FLORES & S. MELO. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24(5): 417-428. DOI: 10.1093/plankt/24.5.417
- RUEDEN, C. T., J. SCHINDELIN, M. C. HINER, B. E. DEZONIA, A. E. WALTER, E. T. ARENA & K. W. ELICEIRI. 2017. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC Bioinformatics* 18(1): 1-26. DOI: 10.1186/s12859-017-1934-z
- SALMASO, N. & J. PADISÁK. 2007. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 578: 97-112. DOI: 10.1007/s10750-006-0437-0
- SÁNCHEZ-PINILLOS, M., V. DAKOS & S. KÉFI. 2024. Ecological dynamic regimes: A key concept for assessing ecological resilience. *Biological Conservation* 289: 110409. DOI: 10.1016/j.biocon.2023.110409
- SILVA, T. T., G. MEDEIROS, M. W. W. AMARAL, M. C. PILATTI, J. C. BORTOLINI & N. C. BUENO. 2022. Taxonomic and morphofunctional phytoplankton response to environmental variability in rivers from different hydrographic basins in Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 34: e23. DOI: 10.1590/S2179-975X1222
- STANKOVIĆ, I., T. VLAHOVIĆ, M. GLIGORA UDoviČ, G. VÁRBIRÓ & G. BORICS. 2012. Phytoplankton functional and morpho-functional approach in large floodplain rivers. *Hydrobiologia* 698(1): 217-231. DOI: 10.1007/s10750-012-1148-3
- STEVENSON, R. J. 1996. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. In: Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds.). *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press. San Diego, pp. 3-30. DOI: 10.1016/B978-0-12-668450-6.X5027-9
- SULMON, C., J. VAN BAAREN, F. CABELLO-HURTADO, G. GUESBET, F. HENNION, C. MONY, D. RENAULT, M. BORMANS, A. EL AMRANI, C. WIEGAND & C. GÉRARD. 2015. Abiotic stressors and stress responses: What commonalities appear between species across biological organization levels? *Environmental pollution* 202: 66-77. DOI: 10.1016/j.envpol.2015.03.013
- SUN, J. & D. LIU. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25(11): 1331-1346. DOI: 10.1093/plankt/fbg096
- TAGUCHI, Y. H. & Y. OONO. 2005. Relational patterns of gene expression via non-metric multidimensional scaling analysis. *Bioinformatics* 21: 730-740. DOI: 10.1093/bioinformatics/bti067
- TAPOLCZAI, K., A. BOUCHEZ, C. STENGER-KOVÁCS, J. PADISÁK & F. RIMET. 2016. Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. *Hydrobiologia* 776: 1-17. DOI: 10.1007/s10750-016-2736-4
- THE INKScape PROJECT. 2022. *Inkscape*. Disponible en línea en: <http://www.inkscape.org> (consultado el 23 febrero 2024).

- TURNER, M. G., S. L. COLLINS, A. L. LUGO, J. J. MAGNUSON, T. S. RUPP & F. J. SWANSON. 2003. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. *BioScience* 53(1): 46-56. DOI: 10.1641/0006-3568(2003)053[0046:DDAERT]2.0.CO;2
- VADRUCCI, M. R., M. CABRINI & A. BASSET. 2007. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of Mediterranean Ecoregion. *Transitional Waters Bulletin* 1(2): 83-102. DOI: 10.1285/i1825229Xv1n2p83
- VADRUCCI, M. R., E. BARBONE, N. UNGARO, A. ROMANO & R. BUCCI. 2017. Application of taxonomic and morpho-functional properties of phytoplankton communities to water quality assessment for artificial lakes in the Mediterranean Ecoregion. *Journal of Plankton Research* 39(3): 550-563. DOI: 10.1093/plankt/fbx011
- WEHR, J. D., R. G. SHEATH & J. P. KOCIOLEK (eds.). 2015. *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Elsevier Inc., San Diego. 1050 p. DOI: 10.1016/c2010-0-66664-8
- WETZEL, R. G. & G. E. LIKENS. 2000. *Limnological analyses* (3rd ed.). Springer, New York. 429 p. DOI: 10.1007/978-1-4757-3250-4
- WHITFORD, L.A., SCHUMACHER, G. J. 1969. *A manual of the fresh-water algae in North Carolina*. The North Carolina Agricultural Experiment Station, Raleigh. 313 p.
- XUE, B., P. SARTORI & S. LEIBLER. 2019. Environment-to-phenotype mapping and adaptation strategies in varying environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(28): 13847-13855. DOI: 10.1073/pnas.1903232116

Evaluation of some seaweed extracts from Baja Peninsula, Mexico, against plant pathogens.

Evaluación de extractos de algunas algas marinas de la península de Baja California, México, contra patógenos en plantas.

Ana Laura González-Castro¹✉, Maurilia Rojas-Contreras¹✉, Mirella Romero-Bastidas¹, Ruth Noemí Águila-Ramírez²✉, Carlos Rangel-Dávalos¹✉ & Pablo Misaél Arce-Amezquita^{1*}✉

Recibido: 29 de mayo de 2024.

Aceptado: 27 de septiembre de 2024.

Publicado: abril de 2025.

ABSTRACT

Background. The widespread use of synthetic pesticides to control pests has generated serious consequences on the environment and human health. Currently, efforts focused on searching for new pesticides with less environmental impact have been doubled. Marine algae synthesize chemical compounds with biological activity, antibacterial and antifungal, and recent studies on brown seaweeds have reported activity against some agricultural pests, insects, and nematodes. However, marine pesticides are an underdeveloped alternative. This represents an opportunity to explore new sources of active compounds. **Goals.** Evaluate the antibacterial, antifungal, nematocidal, and insecticidal activity of seaweed extracts against pathogens of agricultural importance. **Methods.** Seaweeds were collected from different locations at the Baja California peninsula, Mexico, and ethanolic extracts were obtained. The antibacterial and antifungal activity against five phytopathogenic strains and *Fusarium oxysporum* was evaluated by disc diffusion on agar. The nematocidal activity was assessed by egg hatching inhibition on *Meloidogyne incognita* and insecticidal activity against maize weevil *Sitophilus zeamais*. Additionally, the total phenolic content of the seaweed extracts was assessed. **Results.** Regarding the antibacterial potential, *Laurencia johnstonii*, *Asparagopsis taxiformis*, and *Dictyota dichotoma* showed the highest inhibition against all the phytopathogenic strains and the fungus *F. oxysporum*. Regarding egg hatching inhibition against nematode *M. incognita*, the extract of *Padina conchocens* exhibited the highest percentage of inhibition (59 %) followed by *L. johnstonii* (48 %). All the seaweeds cause the mortality of the insect *S. zeamais*. However, the highest insecticidal activity was identified on *L. johnstonii* (71.9%). In general, red and brown seaweeds showed a higher content of total phenolic compounds. **Conclusions.** This study showed that species of red and brown seaweeds evaluated have a great potential for controlling the phytopathogens evaluated. However, further research is necessary to identify the active compounds and established lethal doses.

Keywords: antibacterial, ethanolic extracts, insecticide, *Laurencia johnstonii*, nematocidal.

RESUMEN

Antecedentes. El uso indiscriminado de plaguicidas sintéticos para el control de plagas ha generado consecuencias graves en el ambiente y en la salud humana. Recientemente, se han duplicado los esfuerzos enfocados en la búsqueda de nuevos pesticidas con menor impacto ambiental. Las algas marinas sintetizan compuestos activos con actividad biológica: antibacteriana y antifúngica. Estudios recientes con algas pardas han identificado actividad contra algunas plagas agrícolas: insectos y nematodos. Sin embargo, los plaguicidas marinos aún son una alternativa poco desarrollada. Esto representa una oportunidad para explorar nuevas fuentes de compuestos activos. **Objetivos.** Evaluar la actividad antibacteriana, antifúngica, nematocida e insecticida de extractos de algas marinas contra patógenos de importancia agrícola. **Métodos.** Se recolectaron algas marinas de distintas localidades en la Península de Baja California, México. Se obtuvieron extractos etanólicos. La actividad antibacteriana contra cinco cepas fitopatógenas y la antifúngica para *Fusarium oxysporum* se evaluaron por el método de difusión en agar. La actividad nematocida se evaluó por la inhibición de eclosión de huevos del nemátodo *Meloidogyne incognita* y la actividad insecticida contra el gorgojo del maíz *Sitophilus zeamais*. Adicionalmente, se cuantificó el contenido fenólico de los extractos.

¹ Universidad Autónoma de Baja California Sur, Departamento Académico de Agronomía, Carretera al Sur KM 5.5, Colonia el Mezquitito, CP. 23080, La Paz, Baja California Sur, México

² Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas s/n. Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23096. México

*Corresponding author:

Pablo Misaél Arce-Amezquita: e-mail: parce@uabcs.mx

To quote as:

González-Castro, A. L., M. Rojas-Contreras, M. Romero-Bastidas, R. N. Águila-Ramírez, C. Rangel-Dávalos & P. M. Arce-Amezquita. 2025. Evaluation of some seaweed extracts from Baja Peninsula, Mexico, against plant pathogens. *Hidrobiológica* 35 (1): 41-48.

DOI:10.24275/BAKR8385

Resultados. *Laurencia johnstonii*, *Asparagopsis taxiformis* y *Dictyota dichotoma* mostraron la mayor inhibición contra todas las cepas fitopatógenas y contra el hongo *F. oxysporum*. En el ensayo de inhibición de la eclosión contra el nematodo *M. incognita* el extracto de *Padina concrescens* mostró la mayor inhibición (59%), seguido del de *L. johnstonii* (48 %). Todos los extractos evaluados causaron mortalidad al insecto *S. zeamais*. Sin embargo, la mayor actividad insecticida fue identificada en *L. johnstonii* (71.9%). Las algas rojas y pardas mostraron el mayor contenido de compuestos fenólicos. **Conclusiones.** Este estudio sugiere que las especies de algas rojas y pardas evaluadas tienen potencial para el control de los fitopatógenos evaluados. Sin embargo, es necesario continuar con las investigaciones para identificar los compuestos activos y establecer dosis letales.

Palabras clave: antibacteriano, extractos etanólicos, insecticida, *Laurencia johnstonii*, nematocida.

INTRODUCTION

The precise quantification of global food losses and waste remains a significant challenge due to the absence of harmonized global estimates, as well as the lack of recent data (Gatto & Chepeliev, 2024). The most recent estimates indicate that pests cause more than 40% of the annual loss in economically important crop production and plant diseases cause more than \$220 billion of damage and invasive insects cause around \$70 billion (FAO, 2019). Furthermore, between 30-40% of the produced food is lost during post-harvest storage, processing, and transportation facilities (Sarker *et al.*, 2024; Gustavsson *et al.*, 2011).

All these factors have a significant impact on food security, including food availability, economic and physical access, and therefore the use. Thus, it is necessary to manage or prevent the development of infectious diseases at all stages of crop production (Nazarov *et al.*, 2020).

Bacteria and fungi are major plant pathogens that cause significant damage to plants, leading to reduced germination, plant length, yield and productivity, adverse effects on soil health and post-harvest rotting of fresh fruits and vegetables (Tewari & Sharma, 2019; Kwon-Ndung *et al.*, 2022; Vicente *et al.*, 2023). Plant-parasitic nematodes alter normal root growth and function, leading to nutrient deficiencies and crop losses of around 12.3% worldwide. One of these organisms' most economically important pathogens is the genus *Meloidogyne*. The damage it causes to the plants can lead to secondary infections by pathogenic microorganisms, increasing crop loss (Sikandar *et al.*, 2020; Mendoza-de Gives, 2022).

Post-harvest insect pests such as the maize weevil *Sitophilus zeamais* (Motschulsky & V.de, 1855), can cause significant damage to the quantity and quality of stored cereals. This has huge economic implications as the cereals are ready for consumption and have already been grown (agricultural process) and harvested. Losses in stored grain have been estimated to be as high as 60% (Arrahman *et al.*, 2022; Odjo *et al.*, 2022).

To control these pathogens, synthetic agrochemicals with antimicrobial properties are applied. However, the extensive application of these chemical compounds causes many environmental and toxicological risks to human health (Devi *et al.*, 2022). Alternative methods have been explored to improve food production, and to ensure quality and environmental safety (Vicente *et al.*, 2021). In recent years, the use of

seaweeds in sustainable agriculture has increased due to the numerous benefits that improve crop productivity and stress resilience: fertilizers, biostimulants, root promoters, germination enhancers, phytoelicitors, resistance inducers to biotic and abiotic stress, antibacterial and antifungal (Ali *et al.*, 2021; Shukla *et al.*, 2021; Deolu-Ajayi *et al.*, 2022; Parab & Shankhadarwar, 2022).

Seaweeds are a rich source of bioactive metabolites with remarkable chemical diversity that can promote plant defense against pathogens, resulting in higher biomass yield and quality (Pan *et al.*, 2019; Jiménez *et al.*, 2011). Therefore, the use of seaweed extracts has potential benefits in the prevention and management of pathogens in crops of economic importance. Despite the numerous benefits, research into plant disease management from marine sources is still underdeveloped. This provides the opportunity to identify new sources of active compounds and strategies for sustainable agriculture. Thus, this work aims to evaluate the antibacterial, antifungal, nematicidal and insecticidal activity of seaweed extracts found in Baja California peninsula, Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Seaweed recollection and extract preparation. Sixteen seaweed species were collected during low tide from different localities in México (table 1, fig. 1). In particular, the red seaweed *Laurencia johnstonii* was collected from two distinct localities: Calerita and Califin (table 1). Taxonomic identification was assessed by morphological characters (Abbott & Hollenberg, 1976) and confirmed by a taxonomist. The fresh material was washed with fresh water, air-dried and ground to 40 mesh size. The dried seaweed was treated after maceration with ethanol and in a rotary evaporator (Buchi II) at less than 40°C, under reduced pressure, the extract was concentrated. The extracts were stored at 4°C until further use.

Antibacterial assay by disk diffusion method. Antibacterial activity was evaluated against five phytopathogenic strains: *Clavibacter michiganensis* (Smith, 1910) Davis *et al.*, 1984, *Ralstonia solanacearum* (Smith, 1896) Yabuuchi *et al.*, 1996, *Xanthomonas campestris* (Pammel, 1885) Dowson, 1939, *Pseudomonas syringae* van Hall, 1902, *Pseudoxanthomonas sp.* Finkmann *et al.*, 2000. The Laboratory of Microbiology of the Instituto Politécnico Nacional provided the bacterial strains. All the bacteria were grown on Tryptic Soy Agar (TSA, BD Bioxon) and incubated at 35°C for 24 h.

The agar disk diffusion method was used in the antibacterial assay. Sterile paper disks (Whatman, 6 mm) were loaded with seaweed extract stock solution (10 mg·mL⁻¹) to achieve a final concentration of 2 mg per disk. Impregnated disks were placed on agar plates previously inoculated with 100 µL a bacterial strain suspension adjusted to 0.5 McFarland units (~1.5x10⁸ CFU·mL⁻¹). The plates were incubated at 35°C for 24 h. The growth inhibition zones were measured. All assays were performed in triplicate.

Antifungal activity by disk diffusion method. The pathogenic strain *Fusarium oxysporum* Schlechtendal was provided by the fungal collection of Phytopathology Laboratory at the Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). The fungus was cultured on potato dextrose agar (PDA, BD Bioxon) at 28°C for seven days. For the assay, the inoculum suspension was obtained with cotton swabs from spores of colonies grown on PDA and adjusted to 0.5 McFarland units. Sterile paper

disks loaded with 2 mg of seaweed extract were placed on pre-inoculated PDA plates. The plates were incubated at 28°C for seven days. The inhibition of fungal growth appeared around the paper disk. All assays were performed in triplicate.

Nematicidal activity against root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by egg hatch inhibition assay. *M. incognita* eggs were obtained from infected *Solanum melongena* Linnaeus roots. Galled roots were cut into small segments and washed with sodium hypochlorite solution (0.5%). The eggs were extracted using the centrifugation-floatation method with a sucrose solution (40%). The total number of eggs was counted under a microscope and adjusted to approximately 200 eggs per mL of water. Assays were conducted in a sterile 24-well tissue culture plate (Costar); each well contained 1 ml of nematode egg suspension and 1 ml of seaweed extract (10 mg·mL⁻¹). Four replicates were evaluated by extract. Distilled water was considered as a control. Plates were covered and incubated at 28°C for one week. The

percentage of egg hatch inhibition was assessed after seven days of incubation with Eq. (1).

$$\text{Egg hatching inhibition (\%)} = \frac{(C-T)}{C} * 100 \quad \text{Eq. (1)}$$

C is the total number of hatched eggs in control, and T is the number of hatched eggs in the seaweed treatment.

Insecticidal activity against maize weevil *Sitophilus zeamais*. The maize weevil colony of *S. zeamais* was provided by the Integrated Pests Management Laboratory of UABCS. For each assay, 20 female and male adults of *S. zeamais* were placed in Petri dishes covered with sterile paper disks (Whatman, 8 cm) previously impregnated with 10 mg of seaweed extract. Four replicates were evaluated for each seaweed. Distilled water and ethanol were used as controls. Mortality was assessed after five days of incubation in darkness at 28 ± 2 °C.

Table 1. Collection localities of seaweeds in Baja California Peninsula, México.

Seaweed	Extract code	Locality	Latitude, Longitude
Green seaweed			
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh	22-04	Calerita, BCS	24°21'03"N- 110°17'07"W
<i>Caulerpa sertularioides</i> (S. G. Gmelin) M. Howe	22-03	Calerita, BCS	24°21'03"N- 110°17'07"W
<i>Codium amplivesiculatum</i> Setchell & N. L. Gardner	23-11	La ventana, BCS	24°03'24.5"N- 109°59'15.3"W
<i>Halimeda discoidea</i> Decaisne	22-02	Calerita, BCS	24°21'03"N- 110°17'07"W
<i>Ulva</i> sp.	23-08	Calerita, BCS	24°21'03"N- 110°17'07"W
Brown seaweed			
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	23-06	Califin, BCS	24°16'13"N- 110° 37'01" W
<i>Eisenia arborea</i> Areschoug	23-12	La Bocana, BCS	26°47'25.5"N- 113°42'58.1"W
<i>Egregia menziesii</i> (Turner) Areschoug	23-16	La Bocana, BC	31°32'06.8"N- 116°39'43.9"W
<i>Macrocystis pyrifera</i> (Linnaeus) C. Agardh	23-15	La Bocana, BC	31°32'06.8"N- 116°39'43.9"W
<i>Padina conrescens</i> Thivy	23-09	Califin, BCS	24°16'13"N- 110°37'01"W
<i>Sargassum horridum</i> Setchell & N. L. Gardner	23-07	Califin, BCS	24°16'13"N- 110°37'01"W
<i>Sargassum lapazeanum</i> Setchell & N. L. Gardner	23-13	El Sauzoso, BCS	24°18'55" N- 110°38'32"W
Red seaweed			
<i>Acanthophora spicifera</i> (M. Vahl) Børgesen	22-01	El Sauzoso, BCS	24°18'55"N- 110°38'32"W
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan	23-14	La ventana, BCS	24°03'24.5"N- 109°59'15.3"W
<i>Laurencia johnstonii</i> * Setchell & N. L. Gardner	23-05	Calerita, BCS	24°21'03"N- 110°17'07"W
<i>Laurencia johnstonii</i> **	23-10	Califin, BCS	24°16' 13"N- 110° 37'01"W

* Sample collected in Calerita, ** sample collected in Califin.

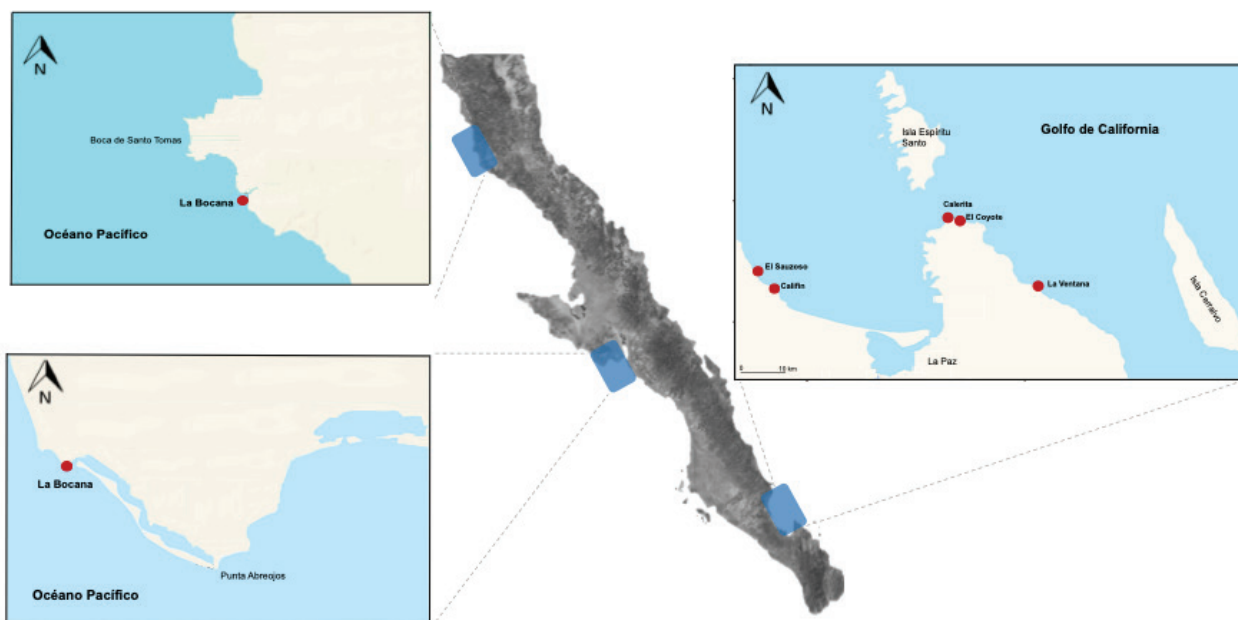


Figure 1. Seaweeds collection sites of Baja California Peninsula.

Determination of total phenolic content on microplate. The determination of total phenolic content (TPC) of seaweed extracts was carried out by Folin-Ciocalteu reagent according to Zhang *et al.*, 2006 method with minor modifications. Specifically, 20 μ L of each extract was mixed with 100 μ L of Folin-Ciocalteu (2N, Sigma aldrich) followed by the addition of 80 μ L of aqueous Na_2CO_3 (7.5%). The microplates were incubated in darkness at room temperature for 2 hours. Absorbance was measured at 620 nm with a spectrophotometer reader (Multiskan FC, Thermo Scientific). For each extract four replicates were assessed. Gallic acid was used as standard reference. TPC was expressed as mg gallic acid equivalents per gram of dry extract (mg GAE/g).

Statistical analysis.

Prior to the statistical analyses, all data were tested for normality (Anderson-Darling) and homogeneity of variance (Bartlett). No transformations were necessary. One-way ANOVA and mean comparison by Tukey ($\alpha = 0.05$) were performed for nematocidal activity, insecticidal activity and total phenolic content of the seaweed extracts.

RESULTS

Antibacterial and antifungal activity of seaweeds. Seaweeds extracts showed antibacterial activity against some phytopathogenic bacteria strains (table 2). Red seaweeds *Asparagopsis taxiformis* and *Laurencia johnstonii* showed strong activity against all strains (≥ 12 mm). *Dictyota dichotoma* was the most active extract of brown algae (≥ 6.5 mm), followed by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. The *Sargassum* genus, exhibited no activity within the first 24 hours of incubation. Among the green algae, only *Ulva* sp. extract showed moderate activity against two bacterial strains (8.0 mm).

The most susceptible strain to macroalgae extracts was *Pseudoxanthomonas*. Nine of the sixteen extracts showed inhibition. Specifically, extracts 23-14 of *A. taxiformis* and 23-10 of *L. johnstonii* showed a zone of inhibition diameter of 19 mm, followed by extract 23-05 of *L. johnstonii* with a diameter of 16 mm. *L. johnstonii* extract 23-05 from a different locality had slightly lower activity against all strains tested. This suggests a relationship between chemical composition and biological activity.

Only nine extracts showed antifungal activity against *Fusarium oxysporum* (table 3). Significant inhibition was observed in all extracts from red seaweeds and the brown algae *Dictyota dichotoma*. Our results suggest that red and brown seaweeds evaluated in this study have the potential to be a source of compounds with antimicrobial properties against plant pathogens.

Insecticidal and nematocidal activity of seaweed extracts. Mortality of the maize weevil *Sitophilus zeamais* was assessed after five days of exposure. All the seaweed extracts showed insecticidal activity against adult *S. zeamais* (table 4). The higher insecticidal activity was observed with the extract from *Laurencia johnstonii* collected at Calerita (72%), followed by *L. johnstonii* collected at a different location (52%). *Caulerpa racemosa* and *Asparagopsis taxiformis* also exhibited significant activity (44% and 40% respectively). The rest of the extracts had moderate activity.

The inhibition of egg hatching of *Meloidogyne incognita* was assessed after seven days (fig. 2). The brown seaweed *Padina concrescens* exhibited a higher percentage of inhibition (59 %) followed by the two extracts from *Laurencia johnstonii* (48 % and 42 %) and *Sargassum horridum* (43 %). *Asparagopsis taxiformis*, *Sargassum lapazeanum* and *Eisenia arborea* showed moderate nematocidal activity (28 %, 25 % and 22 %, respectively). No activity was observed with extracts from *Dictyota dichotoma*.

Table 2. Zones of bacterial growth inhibition (mm) of seaweeds after 24 hours of incubation.

Seaweed	<i>Ralstonia solanacearum</i>	<i>Clavibacter michiganensis</i>	<i>Xanthomonas campestris</i>	<i>Pseudomonas syringae</i>	<i>Pseudoxanthomonas</i>
<i>Caulerpa racemosa</i>	ND	ND	ND	ND	ND
<i>Caulerpa sertularioides</i>	ND	ND	ND	ND	ND
<i>Codium amplivesiculatum</i>	ND	ND	ND	ND	ND
<i>Halimeda discoidea</i>	ND	ND	ND	ND	ND
<i>Ulva</i> sp.	ND	ND	ND	8.0	8.0
<i>Dictyota dichotoma</i>	6.5	10	8.5	9.5	9.5
<i>Eisenia arborea</i>	ND	ND	ND	ND	8.0
<i>Egregia menziesii</i>	ND	8.0	ND	8.0	9.5
<i>Macrocystis pyrifera</i>	8.5	8.5	ND	9.0	8.5
<i>Padina concrescens</i>	ND	ND	ND	8.0	ND
<i>Sargassum horridum</i>	ND	ND	ND	ND	ND
<i>Sargassum lapazeanum</i>	ND	ND	ND	ND	ND
<i>Acanthophora spicifera</i>	ND	ND	ND	ND	8.5
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	14	15	15	16	19
<i>Laurencia johnstonii</i> *	14	15	14	18	16
<i>Laurencia johnstonii</i> **	13	12	13	17	19

* Sample collected in Calerita (extract code: 23-05), ** sample collected in Calfin (extract code: 23-10). ND = non detected.

Total phenolic content. The total phenolic content (TPC) of the seaweed extracts ranged from 1.81 to 32.5 mg of gallic acid equivalents per gram of extract (mg GAE /g) (table 5). Among all the seaweeds the extract of the green algae *C. amplivesiculatum* had the higher TPC (32.5 ± 0.56 mg GAE /g) followed by the red seaweeds *A. taxiformis* (22.8 ± 2.08 mg GAE /g) and *L. johnstonii* collected from Calfin, BCS (19.1 ± 1.44 mg GAE /g), and the brown algae, *E. arborea* (20.6 ± 2.48 mg GAE /g). In general, red and brown seaweeds showed higher amounts of TPC.

DISCUSSION

Some of the seaweeds studied have the potential for pest control. In particular, *Laurencia johnstonii* and *Asparagopsis taxiformis* showed higher antibacterial and antifungal activities against all phytopathogenic strains tested. Our study agrees with earlier studies indicating that red and brown algae exhibited higher antimicrobial activity than green algae (Lakhdar *et al.*, 2015). This is related to the presence of phenolic compounds (Negara *et al.*, 2021) and possibly to halogenated terpenoids in red species (Kasanah *et al.*, 2015).

Red algae are primary producers of active halogenated terpenes with antibacterial properties. For example, sesquiterpene elatol is one of the main compounds found in *Laurencia* species and has shown multiple activities against several human pathogenic bacteria (Kasanah *et al.*, 2015). Previous studies have also investigated the antibacterial activity of *Asparagopsis* sp. against human and aquaculture pathogens, and GC/MS analysis revealed that the active fraction was a mixture of fatty acids and volatile compounds (Manilal *et al.*, 2009, Genovese *et al.*, 2012).

All the seaweed extracts at 10 mg·mL⁻¹ concentration exhibited insecticidal activity against the maize weevil *Sitophilus zeamais*. *Laurencia johnstonii* showed the highest insecticidal activity. However, notable differences in bioactivity were identified between sample collection

sites. *L. johnstonii* from Calerita showed higher insecticidal activity (71.9%) than *L. johnstonii* collected from Calfin (51.5%). Salvador-Neto *et al.* (2016) found differences in the larvicidal activity of *Laurencia dendroidea* J. Agardh extract from two collection sites. Although GC/MS analysis revealed the same significant compounds, the differences in bioactivity may be attributed to a synergistic effect between

Table 3. Antifungal activity of seaweed extracts against *Fusarium oxysporum* after seven days of incubation.

Seaweed	<i>Fusarium oxysporum</i>
<i>Caulerpa racemosa</i>	+
<i>Caulerpa sertularioides</i>	ND
<i>Codium amplivesiculatum</i>	ND
<i>Halimeda discoidea</i>	+
<i>Ulva</i> sp.	ND
<i>Dictyota dichotoma</i>	++
<i>Eisenia arborea</i>	ND
<i>Egregia menziesii</i>	+
<i>Macrocystis pyrifera</i>	+
<i>Padina concrescens</i>	ND
<i>Sargassum horridum</i>	ND
<i>Sargassum lapazeanum</i>	ND
<i>Acanthophora spicifera</i>	+
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	++
<i>Laurencia johnstonii</i> *	++
<i>Laurencia johnstonii</i> **	++

* extract number 23-05, sample collected in Calerita, ** extract number 23-10, sample collected in Calfin. ND = non detected, + = moderate activity, ++ = strong activity.

Table 4. Insecticidal activity of seaweeds against the maize weevil *Sitophilus zeamais* after five days of incubation.

Seaweed	Mortality on <i>Sitophilus zeamais</i> (%)
<i>Caulerpa racemosa</i>	44 ± 5.5 ^{bc}
<i>Caulerpa sertularioides</i>	22 ± 5.1 ^f
<i>Codium amplivesiculatum</i>	38 ± 3.1 ^{bcde}
<i>Halimeda discoidea</i>	36 ± 6.3 ^{bcdef}
<i>Ulva</i> sp.	25 ± 6.0 ^{ef}
<i>Dictyota dichotoma</i>	29 ± 5.3 ^{def}
<i>Eisenia arborea</i>	29 ± 6.5 ^{def}
<i>Egrecia menziesii</i>	36 ± 5.4 ^{bcdef}
<i>Macrocystis pyrifera</i>	33 ± 5.8 ^{cdef}
<i>Padina conrescens</i>	36 ± 5.8 ^{bcdef}
<i>Sargassum horridum</i>	35 ± 7.0 ^{cdef}
<i>Sargassum lapazeanum</i>	22 ± 6.6 ^f
<i>Acanthophora spicifera</i>	34 ± 4.6 ^{cdef}
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	40 ± 5.7 ^{bcd}
<i>Laurencia johnstonii</i> *	72 ± 5.8 ^a
<i>Laurencia johnstonii</i> **	52 ± 6.7 ^b

* Sample collected in Calerita (extract code: 23-05), ** sample collected in Califin (extract code: 23-10). Values represent mean ± standard deviation. Different letters represent statistical difference ($p \leq 0.05$, $n = 4$)

the compounds produced by the macroalgae. The variation type and amount of metabolites produced by the same seaweed at two different locations is attributed to the environmental conditions present at each place (Gaubert *et al.*, 2019). That could be why the two *L. johnstonii* collected in this research showed different bioactivities. On the other hand, the insecticidal activity of *Laurencia* sp. has also been assessed against termites and mosquitoes. The main constituents of the extracts are brominated sesquiterpenes such as laurinterol (González-Castro *et al.*, 2024; Ishii *et al.*, 2017), obtusol (Salvador-Neto *et al.*, 2016) and elatol (Bianco *et al.*, 2013). Therefore, multiple halogenated terpenes in the ethanolic extracts of *Laurencia johnstonii* may be responsible for their biological activities. However, the isolation and identification of the active compounds require further research.

Regarding nematocidal activity, the brown seaweed *Padina conrescens* showed the highest egg hatching inhibition of *M. incognita* (59 %), followed by red seaweed *Laurencia johnstonii* (48 %) and *Sargassum horridum* (43 %). Previous experiments have shown that aqueous and methanolic extracts of brown and red seaweeds are more effective than those of green macroalgae on nematode egg hatching inhibition and nematocidal activity (Khan *et al.*, 2015; Verónico & Melillo, 2021). Even though the seaweeds studied in the research mentioned before were collected in a very different locations compared to the seaweeds collected for our experiment, our results suggest the same tendency. Also, another research demonstrated that *Laurencia nidifica* J. Agardh aqueous extract significantly reduced hatchability; however, the aqueous extract was used directly at a concentration of 5-15 %, without knowing the amounts of

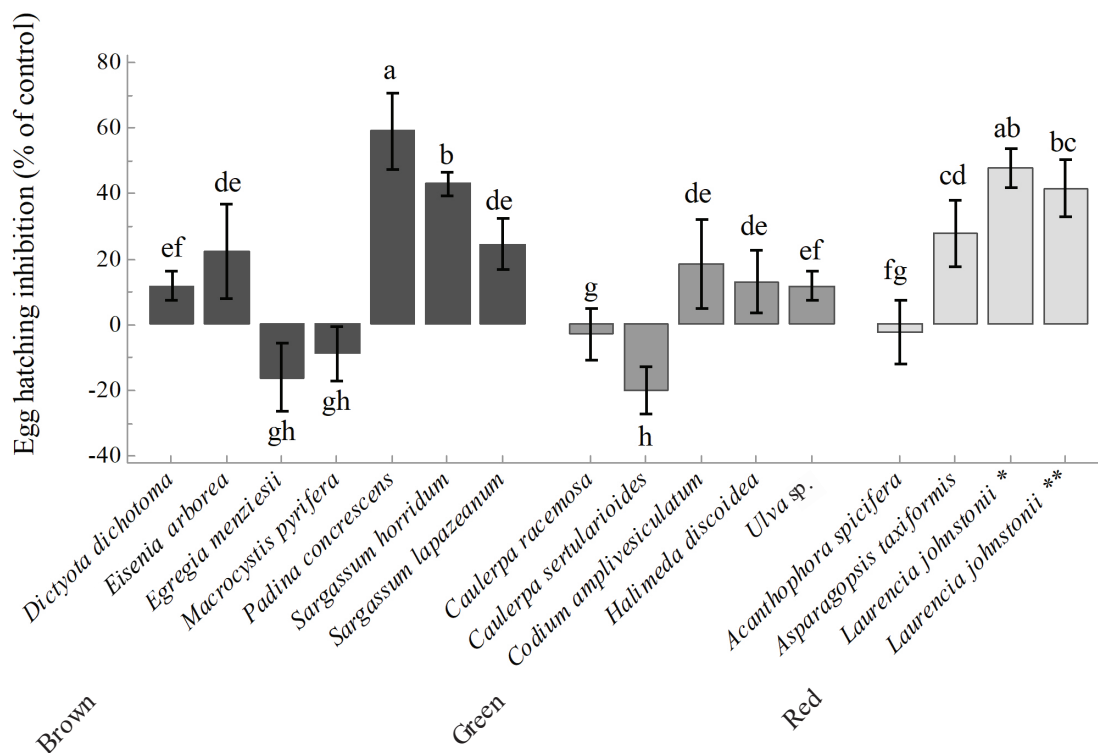


Figure 2. Nematocidal activity regarding egg hatching inhibition of *Meloidogyne incognita* at day seven. * Sample collected in Calerita (extract code: 23-05), ** sample collected in Califin (extract code: 23-10). Values represent mean ± standard deviation. Different letters represent statistical difference ($p \leq 0.05$, $n = 4$).

Table 5. Total phenolic content (TPC) of seaweed extracts.

Seaweed extract	TPC (mg GAE/g)
<i>Caulerpa racemosa</i>	5.05 ± 0.41 ^{gh}
<i>Caulerpa sertularioides</i>	6.04 ± 0.22 ^{fg}
<i>Codium amplivesiculatum</i>	32.5 ± 0.56 ^a
<i>Halimeda discoidea</i>	2.72 ± 0.39 ^{gh}
<i>Ulva</i> sp.	1.81 ± 0.59 ^h
<i>Dictyota dichotoma</i>	4.89 ± 0.30 ^{gh}
<i>Eisenia arborea</i>	20.6 ± 2.48 ^b
<i>Egria menziesii</i>	8.85 ± 2.11 ^{ef}
<i>Macrocystis pyrifera</i>	6.36 ± 2.23 ^{fg}
<i>Padina concrescens</i>	15.5 ± 1.71 ^{cd}
<i>Sargassum horridum</i>	3.72 ± 0.41 ^{gh}
<i>Sargassum lapazeanum</i>	16.9 ± 1.81 ^c
<i>Acanthophora spicifera</i>	2.13 ± 0.99 ^h
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	22.8 ± 2.08 ^b
<i>Laurencia johnstonii</i> *	12.0 ± 2.00 ^{de}
<i>Laurencia johnstonii</i> **	19.1 ± 1.44 ^{bc}

*extract number 23-05 sample collected in Calerita, ** extract number 23-10 sample collected in Califin. Values represent mean ± standard deviation. Different letters represent statistical difference ($p \leq 0.05$, $n = 4$)

solutes present in it (El-Deen & Issa, 2016). Interestingly, some seaweeds showed a negative percentage of egg-hatching inhibition, which suggests that these extracts promoted hatching rather than inhibiting. It is well known that some metabolites act as nematode egg hatching stimulants which are normally present in root exudates and play a crucial role during nematode infestation (Sikder & Vestergård, 2020). Therefore, some metabolites produced by seaweeds could act as analogs of these metabolites, known as hatching factors.

Some phenolic compounds have shown insecticidal activity against *S. zeamais* (Rodríguez *et al.*, 2022). Therefore, the total phenolic content may be associated with the insecticide activity observed in *C. amplivesiculatum* and *A. taxiformis*. Both extracts exhibited a high phenolic content and showed insect mortality rates of around 40%. However, in the case of *L. johnstonii*, the insecticidal activity may be related to the presence of sesquiterpenes in the extract, as previous studies have linked insecticidal activity to brominated sesquiterpenes such as laurinterol (González-Castro *et al.*, 2024; Ishii *et al.*, 2017). In general, the TPC of the extracts ranged from 1.81 to 32.5 mg of gallic acid equivalents. Several studies support that the phenolic content of crude extracts shows a spatial variability (Tanniou *et al.*, 2013; Van Hees *et al.*, 2017). Thus, the significant differences observed in the phenolic samples of *L. johnstonii* may be attributed to the geographical location. Seaweeds may provide a safer alternative for the control of agricultural pests. In particular, red seaweeds *Asparagopsis taxiformis* and *Laurencia johnstonii* have shown significant potential for developing biopesticides.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors acknowledge Dr. Juan Manuel Lopez-Vivas for taxonomic identification, to Baja kelp company for the seaweeds donated.

REFERENCES

- ABBOTT, I. & G. J. HOLLENBERG. 1976. *Marine algae of California*. Stanford University Press, Redwood City. 844 p.
- ALI, O., A. RAMSUBHAG & J. JAYARAMAN, J. 2021. Biostimulant properties of seaweed extracts in plants: Implications towards sustainable crop production. *Plants*, 10(3): 531. DOI: 10.3390/plants10030531
- ARRAHMAN, A., H. MIRSAM, N. DJAENUDDIN, S. PAKKI, M. S SAENONG & A. SEBAYANG, 2022. An in-depth study on *Sitophilus zeamais* Motsch (Coleoptera: Curculionidae) pests on corn plants. *Earth and Environmental Science* 1107 (1): 1-9. DOI: 10.1088/1755-1315/1107/1/012060
- BIANCO E. M, L. PIRES, G. K. N. SANTOS, K. A DUTRA, T. N. V. REIS, E. VASCONCELOS, A. COCENTINO & D. NAVARRO. 2013. Larvicidal activity of seaweeds from northeastern Brazil and of a halogenated sesquiterpene against the dengue mosquito (*Aedes aegypti*). *Industrial Crops and Products* 43: 270-275. DOI: 10.1016/j.indcrop.2012.07.032
- DEOLU-AJAYI, A. O., I. M. VAN DER MEER, A. VAN DER WERF & R. KARLOVA. 2022. The power of seaweeds as plant biostimulants to boost crop production under abiotic stress. *Plant Cell & Environment* 45(9): 2537-2553. DOI: 10.1111/pce.14391
- DEVI, P.I., M. MANJULA & R. V. BHAVANI. 2022. Agrochemicals, Environment, and Human Health. *Annual Review of Environment and Resources* 47(1): 399-421. DOI: 10.1146/annurev-environ-120920-111015
- EL-DEEN, A. H. N., & A.A. ISSA. 2016. Nematicidal properties of some algal aqueous extracts against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in vitro. *Egyptian Journal of Agronomatology* 15(1): 67-78.
- FAO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS). 2019. New standards to curb the global spread of plant pests and diseases. Available online at: <https://www.fao.org/newsroom/detail/New-standards-to-curb-the-global-spread-of-plant-pests-and-diseases/en>
- GATTO, A. & M. CHEPELIEV. 2024. Global food loss and waste estimates show increasing nutritional and environmental pressures. *Nature Food* 5(2): 136-147.
- GAUBERT, J., C. E. PAYRI, C. VIEIRA, H. SOLANKI & O. P. THOMAS. 2019. High metabolic variation for seaweeds in response to environmental changes: a case study of the brown algae *Lobophora* in coral reefs. *Scientific Reports* 9: 993. DOI: 10.1038/s41598-018-38177-z
- GENOVESE, G., C. FAGGIO, C. GUGLIANDOLO, A. TORRE, A. SPANO, M. MORABITO & T. L. MAUGERI. 2012. In vitro evaluation of antibacterial activity of *Asparagopsis taxiformis* from the Straits of Messina against pathogens relevant in aquaculture. *Marine environmental research* 73: 1-6. DOI: 10.1016/j.marenvres.2011.10.002
- GONZÁLEZ-CASTRO A. L., J. L. TORRES-ESTRADA & M. MUÑOZ-OCHOA M. 2024. Larvicidal and oviposition deterrent activity of sesquiterpenes from the red seaweed *Laurencia johnstonii* against *Aedes aegypti*. *Journal of Applied Phycology* 36: 1555-1560. DOI: 10.1007/s10811-024-03194-1
- GUSTAVSSON, J., C. CEDERBERG, U. SONESSON, R. VAN OTTERDIJK & A. MEYBECK (eds.). 2011. *Global food losses and food waste*. FAO. Rome. 29 p.

- ISHII T., T. NAGAMINE, B. C. Q. NGUYEN & S. TAWATA. 2017. Insecticidal and repellent activities of laurinterol from the Okinawan red alga *Lau-
rencia nidifica*. *Records of Natural Products* 11: 63-68.
- JIMÉNEZ, E., F. DORTA, C. MEDINA, A. RAMÍREZ, I. RAMÍREZ & H. PEÑA-CORTÉS, H. 2011. Anti-phytopathogenic activities of macro-algae extracts. *Ma-
rine Drugs* 9(5): 739-756. DOI: 10.3390/md9050739
- KASANAH, N., T. TRIYANTO, D. S. SETO, W. AMELIA & A. ISNANSETYO. 2015. Anti-
bacterial compounds from red seaweeds (Rhodophyta). *Indonesian
Journal of Chemistry* 15(2): 201-209. DOI: 10.22146/ijc.21215
- KHAN, S. A., M. ABID & F. HUSSAIN, F. 2015. Nematicidal activity of seaweeds
against *Meloidogyne javanica*. *Pakistan Journal of Nematolo-
gy* 33(2): 195-203.
- KWON-NDUNG, E. H., T. P. TERNA, E. E. GOLER & G. OBANDE. 2022. Post-harvest
assessment of infectious fruit rot on selected fruits in Lafia, Nasa-
rawa State Nigeria. *Journal of Plant Science and Phytopathology* 6:
154-160. DOI: 10.29328/journal.jpssp.1001090
- LAKHDAR, F., N. BOUJABER, K. OUMASKOUR, O. ASSOBEI S. & ETAHIRI. 2015. Inhibi-
tive activity of 17 marine algae from the coast of El Jadida-Morocco
against *Erwinia chrysanthemi*. *International Journal of Pharmacy
and Pharmaceutical Sciences* 7(10): 376-380.
- MANILAL, A., S. SUJITH, G. S. KIRAN, J. SELVIN, C. SHAKIR, R. GANDHIMATHI & A. P.
LIPTON. 2009. Antimicrobial potential and seasonality of red algae
collected from the southwest coast of India tested against shrimp,
human and phytopathogens. *Annals of Microbiology* 59: 207-219.
DOI: 10.1007/BF03178319
- MENDOZA-DE GIVES, P. 2022. Soil-Borne nematodes: Impact in agriculture
and livestock and sustainable strategies of prevention and control
with special reference to the use of nematode natural enemies. *Pa-
thogens* 11(6): 640. DOI: 10.3390/pathogens11060640
- NAZAROV P. A., D. N. BALEEV, M. I. IVANOVA, L. M. SOKOLOVA M. V. & KARAKOZOVA.
2020. Infectious plant diseases: etiology, current status, problems
and prospects in plant protection. *Acta Naturae* 12(3): 46-59. DOI:
10.32607%2Facta naturae.11026
- NEGARA, B. F. S. P., J. H. SOHN, J. S. KIM & J. S. CHOI. 2021. Antifungal and
larvicidal activities of phlorotannins from brown seaweeds. *Marine
Drugs* 19(4): 223. DOI: 10.3390/md19040223
- ODJO, S., N. BONGIANINO, J. GONZÁLEZ REGALADO, M. L. CABRERA SOTO, N. PALA-
CIOS-ROJAS, N. J. BURGUEÑO & N. VERHULST, N. 2022. Effect of storage
technologies on postharvest insect pest control and seed germi-
nation in Mexican maize landraces. *Insects* 13:878. DOI: 10.3390/
insects13100878
- PAN, S., J. JEEVANANDAM M. K. & DANQUAH. 2019. Benefits of algal extracts
in sustainable agriculture. In: Hallmann, A. & P. Rampelotto (eds.).
Grand challenges in algae biotechnology. Springer, pp.501-534.
DOI: 10.1007/978-3-030-25233-5_14
- PARAB, A., & S. SHANKHADARWAR. 2022. Growth enhancement of agricultural
crops using seaweed liquid fertilizer. *Plant Science Today* 9(2): 322-
330. DOI: 10.14719/pst.1439
- Rodríguez, A., M. Beato, V. L. Usseglio, J. Camina, J. A. Zygadlo, J. S.
Dambolena & M. P. Zunino. 2022. Phenolic compounds as con-
trollers of *Sitophilus zeamais*: A look at the structure-activity re-
lationship. *Journal of Stored Products Research* 99: 102038. DOI:
10.1016/j.jspr.2022.102038
- SALVADOR-NETO O., S. AZEVEDO-GOMES, A. RIBEIRO-SOARES, F. L. SILVA-MACHADO, R.
I. SAMUELS, R. NUNES NA FONSECA, J. SOUZA-MENEZES, J. L. CUNHA-MOARES, E.
CAMPOS, F. BORGES-MURY & J. R. SILVA. 2016. Larvicidal potential of the
halogenated sesquiterpene (+)-obtusol, isolated from the alga *Lau-
rencia dendroidea* J. Agardh (Ceramiales: Rhodomelaceae), against
the dengue vector mosquito *Aedes aegypti* (Linnaeus) (Diptera: Cu-
licidae). *Marine Drugs* 14: 1-14. DOI: 10.3390/md14020020
- SARKER, A., AHMED, R., AHSAN, S. M., RANA, J., GHOSH, M. K. & R. NANDI.
2024. A comprehensive review of food waste valorization for the
sustainable management of global food waste. *Sustainable Food
Technology* 2: 48-69. DOI: 10.1039/D3FB00156C
- SHUKLA, P. S., T. BORZA, A. T. CRITCHLEY & B. PRITHIVIRAJ. 2021. Seaweed-ba-
sed compounds and products as biostimulants for sustainable pro-
tection against plant pathogens. *Marine Drugs* 19(59):1-32. DOI:
10.3390/md19020059
- SIKANDAR, A., M. Y. ZHANG, Y. Y. WANG, X. F. ZHU, X. Y. LIU, H. Y. FAN, Y. H.
XUAN, L. J. CHEN & Y. X. DUAN. 2020. *Meloidogyne incognita* (root-knot
nematode) a risk to agriculture. *Applied Ecology & Environmental
Research* 18(1): 1679-1690. DOI: 10.15666/aeer/1801_16791690
- SIKDER, M. M. & M. VESTERGÅRD. 2020. Impacts of root metabolites on soil
nematodes. *Frontiers in Plant Science* 10: 1792. DOI: 10.3389/
fpls.2019.01792
- TANNIOU, A., L. VANDANJON, M. INCERA, E. SERRANO-LEON, V. HUSA, J. LE GRANS, J.
L. NICOLAS, N. POUPART, N. KERVAREC, A. ENGELN, R. WALSH, F. GUERARD, N.
BOURGOUNGON & V. STIGER-POUVREAU. 2013. Assessment of the spatial
variability of phenolic contents and associated bioactivities in the
invasive alga *Sargassum muticum* sampled along its European
range from Norway to Portugal. *Journal of Applied Phycology* 26:
1215-1230. DOI: 10.1007/s10811-013-0198-x
- TEWARI, S. & S. SHARMA. 2019. Molecular techniques for diagnosis of bac-
terial plant pathogens. In: D. Surajit & R. D. Hirak (eds.). Microbial
diversity in the genomic Era. Academic Press, pp. 481-497. DOI:
10.1016/B978-0-12-814849-5.00027-7
- VAN HEES, D. H., OLSEN, Y. S., WERNBERG, T., VAN ALSTYNE, K. L. & G. A. KENDRICK.
2017. Phenolic concentrations of brown seaweeds and relations-
hips to nearshore environmental gradients in Western Australia.
Marine Biology 164: 74. DOI: 10.1007/s00227-017-3115-z
- VERONICO, P., & M. T. MELILLO. 2021. Marine organisms for the sustainable
management of plant parasitic nematodes. *Plants* 10(2): 369. DOI:
10.3390/plants10020369
- VICENTE, T. F. L., C. FÉLIX, R. FÉLIX, P. VALENTÃO & M. F. L. LEMOS. 2023.
Seaweed as a natural source against phytopathogenic bacteria.
Marine Drugs 21(1): 23. DOI: 10.3390/md21010023
- VICENTE, T. F. L., M. F. L. LEMOS, R. FÉLIX, P. VALENTÃO & C. FÉLIX. 2021. Marine
macroalgae, a source of natural inhibitors of fungal phytopatho-
gens. *Journal of Fungi* 7(1006): 1-25. DOI: 10.3390/jof7121006
- ZHANG, Q., J. ZHANG, J. SHEN, A. SILVA, D. A. DENNIS & C. J. BARROW. 2006. A
simple 96-well microplate method for estimation of total polyphen-
ol content in seaweeds. *Journal of Applied Phycology* 18(3-5):
445-450. DOI: 10.1007/s10811-006-9048-4

Anticoagulant activity of sulfated polysaccharides obtained from the brown seaweed *Stephanocystis dioica*

Actividad anticoagulante de polisacáridos sulfatados obtenidos del alga parda *Stephanocystis dioica*

Gabriela Margarita García-Zamora¹, Mauricio Muñoz-Ochoa¹, Dora Luz Arvizu-Higuera^{1*},
Yoloxochitl Elizabeth Rodríguez-Montesinos¹ y Juan Manuel López-Vivas²

Recibido: 20 de agosto de 2024.

Aceptado: 10 de octubre de 2024.

Publicado: abril de 2025.

ABSTRACT

Background: Brown algae are recognized as a source of sulfated polysaccharides of great economic value and importance in biomedical studies due to their diverse biological activities such as anticoagulant, antioxidant, antiviral, among others. **Goals:** In this study, an aqueous extract from the brown seaweed *Stephanocystis dioica* was evaluated to determine its potential anticoagulant activity. **Methods:** An aqueous extraction was carried out at room temperature to obtain sulfated polysaccharides, which were semi-purified by fractional precipitation with ethanol to obtain three fractions. These fractions were employed in prothrombin time (PT) and activated partial thromboplastin time (aPTT) assays to evaluate anticoagulant activity at different concentrations (6.25–100 µg mL⁻¹). The partial chemical composition (fucose, uronic acids, and sulfates) and SO₄/sugar residue ratio were also determined. **Results:** In the PT assay, at a concentration of 100 µg mL⁻¹, fraction F3 exhibited the greatest coagulation time (76 s), which was four times that of the control. In the aPTT assay, the three fractions extended the control time (28.8 s) to more than 300 s at a concentration of 100 µg mL⁻¹. Partial chemical analysis showed that fractions F1, F2, and F3 are sulfated heteropolysaccharides rich in fucose, with lower concentrations of uronic acids and other sugars. In the infrared spectrum, the observed vibrations at 820 cm⁻¹ indicate a twist of the sulfate group at the equatorial position of the sugar ring at 2-O and/or 3-O positions. **Conclusions:** The results showed that sulfated polysaccharide from *Stephanocystis dioica* has potential anticoagulant activity.

Keywords: anticoagulant activity, bioactive, brown seaweed, fucoidan, uronic acids.

RESUMEN

Antecedentes: Las algas pardas son reconocidas como fuente de polisacáridos sulfatados de gran valor económico e importancia en estudios biomédicos debido a sus diversas actividades biológicas como anticoagulante, antioxidante, antiviral, entre otras. **Objetivos:** Para este estudio se evaluó un extracto acuoso obtenido del alga parda *Stephanocystis dioica* para determinar su potencial actividad anticoagulante. **Métodos:** Se realizó una extracción acuosa a temperatura ambiente para obtener polisacáridos sulfatados, los cuales se semipurificaron por precipitación fraccionada con etanol, obteniendo tres fracciones. Estas fracciones se emplearon en ensayos de tiempo de protrombina (TP) y tiempo de tromboplastina parcial activada (TTPa) para evaluar la actividad anticoagulante a diferentes concentraciones (6.25–100 µg mL⁻¹). También se determinó la composición química parcial (fucosa, ácidos urónicos y sulfatos) y la relación SO₄/residuos de azúcar. **Resultados:** En el ensayo TP, a una concentración de 100 µg mL⁻¹, la fracción F3 mostró el mayor tiempo de coagulación (76 s), el cual fue cuatro veces superior al tiempo del control. En el ensayo TTPa, las tres fracciones prolongaron el tiempo del control (28.98 s) a más de 300 s a una concentración de 100 µg mL⁻¹. El análisis químico parcial mostró que las fracciones F1, F2 y F3 son heteropolisacáridos sulfatados ricos en fucosa, con menores concentraciones de ácidos urónicos y otros azúcares. En el espectro infrarrojo, las vibraciones observadas a 820 cm⁻¹ indican una torsión del grupo sulfato en la posición ecuatorial del anillo de azúcar en las posiciones 2-O y/o 3-O. **Conclusiones:** Los resultados mostraron que el polisacárido sulfatado de *Stephanocystis dioica* tiene una potencial actividad anticoagulante.

Palabras clave: ácidos urónicos, actividad anticoagulante, alga parda, bioactividad, fucoidan.

¹ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23096. México

² Universidad Autónoma de Baja California Sur. Boulevard Forjadores s/n, La Paz, Baja California Sur, 23080. México

*Corresponding author:

Dora Luz Arvizu-Higuera: e-mail: darvizu@ipn.mx

To quote as:

García-Zamora, G. M., M. Muñoz-Ochoa, D. L. Arvizu-Higuera, Y. E. Rodríguez-Montesinos & J. M. López-Vivas. 2025. Anticoagulant activity of sulfated polysaccharides obtained from the brown seaweed *Stephanocystis dioica*. *Hidrobiológica* 35 (1): 49-56.

DOI:10.24275/QTZ8162

INTRODUCTION

Brown seaweeds are important sources of sulfated polysaccharides and hold special interest in the search for natural products (Liyana-ge *et al.*, 2023). These compounds are found mainly in the cell walls or extracellular matrices of brown seaweeds, although they have also been isolated from microorganisms (e.g., cyanobacteria) and marine invertebrates (e.g., jellyfish, sea urchins, and sea cucumbers) (Yang & Zhang, 2009; Senthilkumar *et al.*, 2013). Sulfated polysaccharides are of great economic value and are important in biomedical research due to the variety of biological activities they exhibit, either by themselves or by inducing complex reaction cascades (Inácio *et al.*, 2020).

Fucoidan is one of the most studied sulfated polysaccharides due to its anticoagulant, antithrombotic, antiviral, and antiproliferative activities (Inácio *et al.*, 2020). As such, a promising opportunity to develop better and safer anticoagulant drugs with fewer and less severe side effects has opened up with fucoidan isolated from brown seaweeds (Pereira *et al.*, 2002; Athukorala *et al.*, 2006; Cumashi *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2019). However, the high structural complexity of this sulfated polysaccharide makes it difficult to establish a clear relationship between its structure and bioactivity.

Both the chemical composition and biological properties of algae depend on multiple factors, including seasonal variation, geographic location, species, nutrient concentrations in seawater, and other factors related to the processes of obtaining and extracting polysaccharides (Rioux *et al.*, 2007; Pradhan *et al.*, 2020). Thus, each new fucoidan isolated from a brown seaweed is a unique compound with specific structural features that confer different physicochemical properties, which are responsible for the diversity of biological activities with potential applications in medicine and pharmacology that have been identified among sulfated polysaccharides (Muñoz-Ochoa *et al.*, 2009; Inácio *et al.*, 2020).

In Mexico, the studies of *Stephanocystis dioica* (N. L. Gardner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau & T. Thibaut have only focused on its taxonomy, distribution, and ecological roles (Pedroche & Senties, 2020). Our interest in searching for novel and alternative bioactive compounds led us to explore the potential of *S. dioica* to serve as a source of sulfated polysaccharides with anticoagulant activity. The results of our study will complement our current understanding of the chemical composition of this alga and its biological properties.

MATERIAL AND METHODS

Sampling. *Stephanocystis dioica* was collected in Popotla, Baja California, Mexico (32° 18' 06" N, 117° 02' 43" W) in summer 2014 from the subtidal zone at 2 m depth (Fig. 1). The samples were washed with tap fresh water to remove epiphytes and sand, after which they were dried in the shade for two days. The dried samples were cut into small pieces and stored in clean containers until use.

Crude fucoidan (CF). One hundred grams of dried algae were macerated with ethanol, which was changed every third day. The extracts were passed through Whatman No. 4 filter paper (25 µ) and the algae were extracted twice again under the same conditions. After filtration, the ethanolic extract (EE) was evaporated under reduced pressure at 40 °C. The dry EE was stored in vials at -4 °C until use. The residual algal tissue was dried at 45 °C and stored for fucoidan extraction.

Fucoidan extraction was conducted by the method of Muñoz-Ochoa *et al.* (2009). A sample (50 g) of dried residual algal tissue (algae used for EE) was placed in 600 mL of distilled water at room temperature (28 °C) and stirred continuously for 2 h. Then, the algal tissue was removed by simple filtration using a cloth, and the resulting aqueous solution was precipitated with two volumes of ethanol. This process was performed twice more under the same conditions. The obtained crude fucoidan (CF) extract was dried at 45 °C in an oven.

Partial fucoidan purification. The CF extract was dissolved in 100 mL of distilled water, and the insoluble material was removed by centrifugation at 2500 rpm for 10 min (Beckman TJ-6/R, Beckman Coulter, Brea, CA, USA). The clarified solution was precipitated with 10 mL of 10% CaCl₂ and centrifuged at 2500 rpm for 10 min. The supernatant was removed and subjected to fractional precipitation with three volumes of ethanol. The precipitate from each volume of ethanol was recovered by centrifugation at 2500 rpm for 10 min. The recovered precipitates were dried in an oven at 45 °C and stored in vials. They were labeled as fractions F1, F2, and F3 (Muñoz-Ochoa *et al.*, 2009).

Anticoagulant activity. The anticoagulant activity of the extracts (F1, F2, and F3) was evaluated with prothrombin time (PT) and activated partial thromboplastin time (aPTT) coagulation assays, following the instructions of the manufacturer (Siemens, Munich, Germany). Briefly, 90 µL of citrated human plasma was mixed with 10 µL of extract solution and incubated for 1 min at 37 °C. After incubation, 200 µL of PT reagent (Thromborel S, Siemens) was added to the mixture, and the coagulation time was recorded. For the aPTT assay, 100 µL of aPTT reagent (Actin, Siemens) was added to the mixture followed by 100 µL of 0.025 M CaCl₂, and the coagulation time was recorded. Distilled water was used as a negative control. Dilutions of CF and F1, F2, and F3 (100, 50, 25, 12.5, and 6.25 µg mL⁻¹) were prepared to determine the lowest concentration at which anticoagulant activity was still notable (Muñoz-Ochoa *et al.*, 2009).

Partial fucoidan characterization. A structural characterization of the fractions obtained from the *S. dioica* extracts was conducted with Fourier transform infrared spectroscopy with a total refraction attenuator (FTIR-ATR) (Spectrum Two, Perkin Elmer, Waltham, MA, USA). Each spectrum was obtained from the sum of 24 replicates at a resolution of 4 cm⁻¹ in the spectral range of 4000-500 cm⁻¹.

Determination of fucose. The fucose concentration was determined by the colorimetric cysteine-sulfuric acid method (Dische, 1955) using L-fucose (Sigma) as the standard. Briefly, 1 mL of each CF fraction (100 µg mL⁻¹) was placed in a previously cooled test tube, and 4.5 mL of 85.7% H₂SO₄ solution were added. The tubes were allowed to cool for 1 min in ice-water, and then the water bath temperature was raised to 100 °C for 10 min. After which, the samples were allowed to cool to room temperature, and a total of 100 µL of 3% (w/v) cysteine solution was added. After mixing, the solutions were allowed to stand for 30 min, and absorbance was measured at 396 and 427 nm (*OD*₃₉₆ and *OD*₄₂₇, respectively). The absorbance of fucose (*OD*_{fuc}) was calculated using the formula:

$$OD_{fuc} = OD_{396} - OD_{427} \quad \text{Eq. (1)}$$

Determination of uronic acids. The relative uronic acid concentration was estimated by the baseline method based on the infrared spectra, considering the ratio of the area between the peaks of 1000 and 1180 cm⁻¹, which is characteristic of sugars, and the area between the peaks

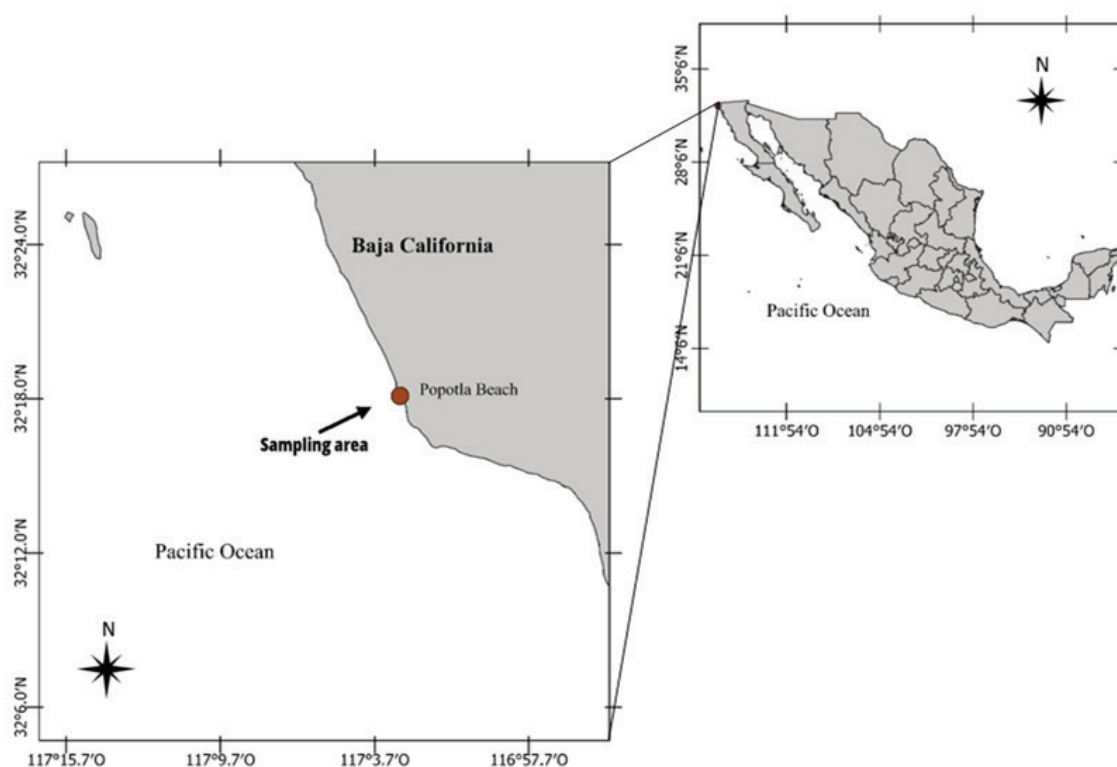


Figure 1. Location of the sampling area of *Stephanocystis dioica* collected in Popotla, Baja California, Mexico.

of 1590 and 1650 cm^{-1} , which is characteristic of uronic acids (Bociek & Welti, 1975).

Determination of sulfates. Sulfate content was estimated by infrared spectroscopy using the baseline method proposed by Lijour *et al.* (1994). The absorption bands around 1230 cm^{-1} , which are characteristic of sulfate, and 1020–1180 cm^{-1} , which are characteristic of the hemi-acetal ring of the carbon skeleton of sugars, were used with the most probable baseline. The SO_4 /sugar residue relationship was determined based on the average between the maxima of the two bands. Equation (2) was used to determine the composition of the sulfated polysaccharides:

$$TS = \%Fuc + \%UA + \%Others - \%SO_4 \quad \text{Eq. (2)}$$

where TS is total sugars, $\%Fuc$ is the percentage of fucose, $\%UA$ is the percentage of uronic acids, $\%SO_4$ is the percentage of sulfates, and $\%Others$ includes mannose, galactose, acetyl groups, and proteins (Li *et al.*, 2008; Jiao *et al.*, 2011; Wijesinghe & Jeon, 2012).

RESULTS

Extract yields. The yield of the CF extract was 9.78%. Fraction F1 exhibited a higher yield (2.22%) than those of fractions F2 and F3 (1%).

Anticoagulant activity tests. In the PT assay, the coagulation time of fraction F1 was similar to that of the control (17.45 s) at all evaluated concentrations, while those of fractions F2 and F3 were similar to the

control time at a concentration of 6.25 $\mu\text{g mL}^{-1}$, with clot formation times of 18.12 s and 19.10 s, respectively. At a concentration of 100 $\mu\text{g mL}^{-1}$, fraction F3 exhibited the greatest coagulation time (76.0 s), which was almost four times that of the control, followed by fraction F2, which exhibited a coagulation time (52.85 s) that was three times that of the control. Fractions F2 and F3 exhibited similar coagulation times, which were nearly double that of the control at a concentration of 50 $\mu\text{g mL}^{-1}$ (Table 1).

In the aPTT assays, the high anticoagulant potential of *S. dioica* was evident. At a concentration of 100 $\mu\text{g mL}^{-1}$, all fractions exhibited coagulation times greater than 300 s, surpassing the coagulation time of the control (28.89 s) by almost ten times. Even at the lowest concentration (6.25 $\mu\text{g mL}^{-1}$), the three fractions showed strong anticoagulant activity, with a coagulation time for fraction F1 that was almost double that of the control (51.06 s), while fractions F2 and F3 exhibited coagulation times that were four (127.6 s) and three (91.06 s) times greater than that of the control, respectively. The highest anticoagulant activity in the aPTT assay occurred in the F3 fraction at a concentration of 12.5 $\mu\text{g mL}^{-1}$ with a time greater than 300 s (Table 1).

Structural characterization of fucoidan. The infrared spectrum of the CF fractions ranged from 4000 to 500 cm^{-1} (Fig. 2). In the diagnostic region, extensive signals around 3300 cm^{-1} due to the vibration of hydroxyl group bonds (OH) were detected, while the signals around 2900 cm^{-1} were due to the stretching of methyl bonds (CH). When analyzing the fingerprint region for each spectrum, the characteristic bands reported for fucoidans were evident. The signals between 1630 and 1415

cm⁻¹ were attributed to the vibrations of the bonds of the carboxyl acid group belonging to the uronates, with higher intensity vibrations observed in the F1 fraction.

The observed difference in the intensity of the signals around 1220-1230 cm⁻¹ for the three CF fractions indicates a concentration of sulfate ester groups (S=O), with a low sulfate concentration for fraction F1 and a higher sulfate concentration for fraction F2, which was corroborated by the vibrations at 570 cm⁻¹. The signals observed around 820 cm⁻¹ indicate sulfate ester group torsion at the equatorial position of the sugar ring at the 2-O and/or 3-O positions, with higher intensity bands for fraction F2.

The spectrum also showed bands at 1024-1022 cm⁻¹ corresponding to the vibrations of the hemiacetal bonds of the sugar ring (C-O-C), with bands of greater intensity for fraction F2 as well as other vibrations within this peak that indicated the presence of more than one type of sugar. The small shoulder at 963 cm⁻¹ observed with fractions F2 and F3 agrees with the signals reported for fucoidans given the vibration of fucose methyl group residues (CH₃) (Muñoz-Ochoa *et al.*, 2009; Ptak *et al.*, 2021; Augustyniak *et al.*, 2024).

Partial chemical characterization. The chemical analysis of the three fractions indicated that fraction F1 is partially composed of sulfates (10%) and total sugars (90%), of which 15% was fucose and 60% uronic acids. Fraction F1 showed the lowest SO₄/sugar residue ratio of 0.11. On the other hand, fraction F2 was partially composed of sulfates (38%) and total sugars (62%), of which 20% was fucose and 13% uronic acid. In contrast to fraction F1, fraction F2 showed the highest SO₄/sugar residue ratio (0.61). Finally, fraction F3 was partially composed of sulfates (27%) and total sugars (72%), of which 18% was fucose and 8% uronic acids. Fraction F3 showed a SO₄/sugar residue ratio of 0.38 (Table 2).

DISCUSSION

Currently, many products contain various functional compounds obtained from natural marine sources. Indeed, brown seaweeds have been widely used to produce industrially useful ingredients. Numerous studies have focused on sulfated fucoidans and their bioactive properties, with anticoagulant activity receiving notable attention (Wijesinghe & Jeon, 2012). It is now understood that the degree of anticoagulant activity depends in large part on the degree of sulfation, structure, and

molecular weight of the fucoidan (Zvyagintseva *et al.*, 2003; Jiang *et al.*, 2010; Wijesinghe & Jeon, 2012; Wang *et al.*, 2019).

In the present study, the dry base yield of the CF obtained from *S. dioica* was 9.78%. Lower yields have been reported for *Laminaria japonica* Areschoug (1.9%), *Saccharina longicrusis* (Bachelot Pylaie) Kuntze (1.3%), and *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis (2.6%) (Rioux *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008). It is important to emphasize that fucoidan content varies among brown seaweeds due to the developmental differences among species and the influence of other factors, including local environmental conditions, seasonal variations, and the extraction method (Rioux *et al.*, 2007; Inácio *et al.*, 2020).

In this study, all fucoidans were able to prolong blood coagulation time. The results of the PT assay suggest that fucoidans obtained from *S. dioica* inhibited the extrinsic pathway, as all fractions exhibited clotting times longer than that of the control. Indeed, the coagulation time of fraction F3 was four times that of the control at a concentration of 100 µg mL⁻¹. A more evident inhibitory effect was observed in the aPTT assay, which inhibited the intrinsic pathway. All fractions doubled the coagulation time established by the control (28.9 s), even at the minimum concentration.

Similar results to those of the aPTT assay in this study have been reported for *Sargassum* species, with times greater than 300 s for *S. vulgare* C. Agardh and *S. horneri* (Turner) C. Agardh and a time of 200 s for *S. siliquastrum* (Mertens ex Turner) C. Agardh (De Lara-Isassi & Álvarez-Hernández, 1999; Athukorala *et al.*, 2007). Other sulfated heteropolysaccharides with similar anticoagulant activity have been isolated from brown seaweeds, including *Dictyota dichotoma* (Hudson) J. V. Lamouroux, *Padina pavonia* (Linnaeus) J. V. Lamouroux, *P. tetrastrum* Hauck (Abel-Fattah *et al.*, 1974; Dobashi *et al.*, 1989), *Ecklonia cava* Kjellman, *A. nodosum*, and *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Athukorala *et al.*, 2006). Thus, the fucoidans obtained from brown seaweeds are active modulators of coagulation and constitute potential therapeutic compounds and viable alternatives to heparin (Mourão, 2004; Cumashi *et al.*, 2007).

The specific anticoagulant effects of fucoidans are determined by their composition and chemical structure, especially the positions of sulfate groups and sulfated fucose chains (Jiang *et al.*, 2010; Wijesinghe & Jeon, 2012; Dore *et al.*, 2013). Among fucoidans, the bonds, branching, and positions of the monosaccharides and the arrangement and content of the sulfate groups notably differ, which seriously impedes clear relationships from being established between chemical structures and biological activity (Cumashi *et al.*, 2007; Holtkamp *et al.*, 2009; Jiao *et al.*,

Table 1. Coagulation times obtained in the prothrombin time (PT) and activated partial thromboplastin time (aPTT) assays of the three polysaccharide fractions (F1, F2, and F3; Mean ± SD, n = 3).

Extract concentration (µg mL ⁻¹)	F1		F2		F3	
	PT (s)	aPTT (s)	PT (s)	aPTT (s)	PT (s)	aPTT (s)
100	19.70±0.72	>300	52.85±3.69	>300	76.00±4.24	>300
50	18.70±0.61	234.5±10.6	32.42±2.70	>300	33.94±0.53	>300
25	17.11±0.91	ND	25.66±1.13	ND	23.93±1.55	>300
12.5	16.15±0.44	59.79±2.10	20.37±0.22	243.8±1.59	20.83±0.54	>300
6.25	15.53±0.07	51.06±1.40	18.12±0.26	127.6±2.94	19.10±0.86	91.06±3.73
Control	17.45±2.07	28.89±0.97	17.45±2.07	28.89±0.97	17.45±2.07	28.89±0.97

ND = Not determined

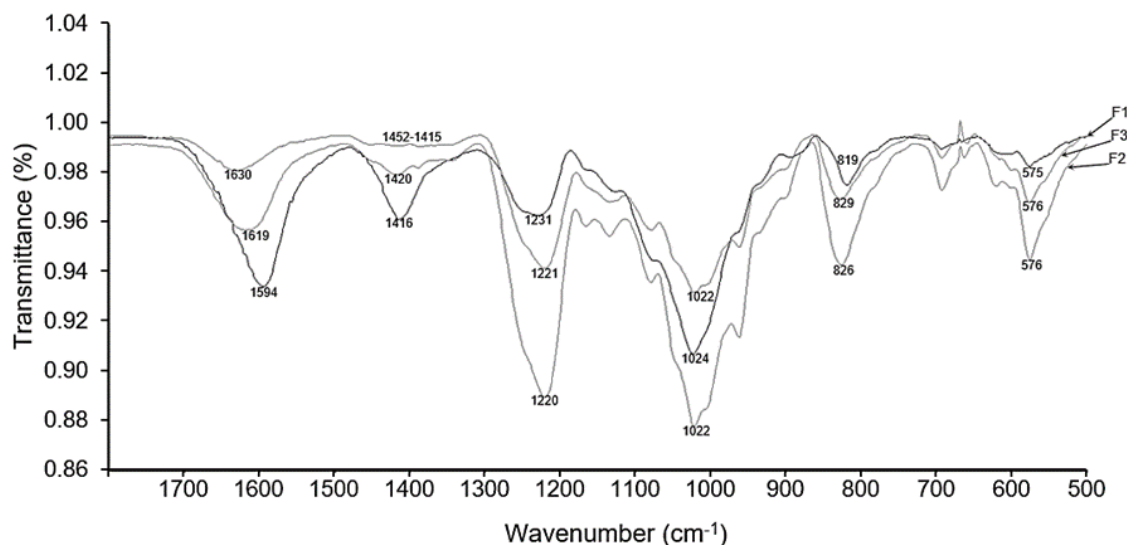


Figure 2. Comparison of the spectra obtained from the crude fucoidan fractions (F1, F2, and F3) of *Stephanocystis dioica*

2011). The anticoagulant capacity of *S. dioica* observed in this study can be attributed to the ability of heterofucans to inhibit the catalytic activity of thrombin by acting directly on the enzyme or by activating inhibitors in the plasma.

On the other hand, we observed that prior to the formation of the clot, F2 and F3 promoted the formation of platelet aggregates. In a previous study, Manne *et al.* (2013) reported that fucoidans obtained from *Fucus vesiculosus* Linnaeus promoted platelet aggregation, highlighting its potential alternative use as a CLEC-2 agonist in treating hemophilia, given that CLEC-2 is a C-type lectin-like type II transmembrane receptor. Zhu *et al.* (2010) evaluated the effect of high and low molecular weight fucoidans from *Laminaria japonica* on platelet aggregation. These authors reported a pro-aggregation effect of high molecular weight fucoidans and an inhibitory effect of low molecular weight fucoidans, indicating that *L. japonica* is a promising candidate to develop treatments for thrombosis-related cardiovascular diseases. Due to the platelet aggregation effect we detected with the F2 and F3 fractions, the majority of the fucoidans produced by *S. dioica* are likely of high molecular weight.

In the present study, the infrared spectra of the three CF fractions were similar to those that have been previously published for sulfated heterofucans obtained from brown seaweeds (Chevolot *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2005). In addition, the absorption patterns of the three CF fractions were similar, which suggests that all fractions contained similar functional groups, although they exhibited differences in composition that were evident in the different intensities of the absorption peaks (Fig. 2). In addition, the sulfate groups of the three fractions were in the equatorial position (C-O-S) according to the moderate band detected around 820 cm⁻¹. This has been generally attributed to sulfates in fucose residues at the O-2 and/or O-3 positions, which is a common feature reported for anticoagulant fucoidans (Nishino *et al.*, 1989; Patankar *et al.*, 1993; Dore *et al.*, 2013). In addition, the fucoidans presented glycosidic bonds of the L-fucose type with α - (1 $\rightarrow$ 3) and α - (1 $\rightarrow$ 4)

bonds responsible for anticoagulant activity, as has been reported for a heterofucans obtained from *A. nodosum* (Chevolot *et al.*, 1999).

It has been suggested that in addition to the position of the sulfate group and the length of the sulfated fucose chain, the difference in fucose, uronic acid, and sulfate content among fucoidan fractions may be related to the observed difference in bioactivity (Shanmugam & Mody, 2000; Mourão, 2004; Cumashi *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2008). This agrees with what has been reported in previous studies, namely that compounds containing higher amounts of uronic acids and neutral sugars (other than fucose) and small amounts of sulfates show little or no inhibitory effect on the thrombin-fibrinogen reaction (Shanmugam & Mody, 2000; Trejo, 2004; Awad *et al.*, 2009). In this study, the characteristics of the F1 fraction included bands of greater intensity for sugars and uronates (1590 and 1650 cm⁻¹) and a composition high in uronic acids (60%) and low in sulfates (10%) (Table 2).

On the other hand, fucoidans with higher fucose and sulfate content and lower uronic acid and neutral sugar content were also obtained with fractions F2 and F3. For these fractions, absorption bands of higher intensity were observed for the sulfate group (1230 cm⁻¹). In addition, both fractions exhibited high sulfated fucose compositions (Fig. 2), namely 38% sulfates and 20% fucose for fraction F2 and 27% sulfates and 18% fucose for fraction F3 (Table 2).

Ciancia *et al.*, 2010 cited that the SO₄/sugar residue ratio must approach or be greater than unity for potent anticoagulant activity to develop in fucoidans obtained from brown seaweeds. Thus, fucoidans with SO₄/sugar residue ratios < 0.3 should show low or no bioactivity; however, it is not yet fully understood if the degree of sulfation in fucoidans increases or decreases anticoagulant activity. In agreement with these authors, the SO₄/sugar residue ratio of fraction F1 (0.11) reflects the low bioactivity observed in the PT and aPTT tests. In contrast, fractions F2 and F3 exhibited higher SO₄/sugar residue ratios of 0.61 and 0.38, respectively, which were consistent with higher anticoagulant activity when compared to that of fraction F1 (Table 2). Similar results have been

Table 2. Partial chemical composition expressed as a percentage of the polysaccharide fractions (F1, F2, and F3) obtained from *Stephanocystis dioica*, and the SO₄/sugar residue ratio. (*Mean ± SD, n = 3).

Fraction	Total sugars	Fucose*	Uronic acids	Sulfates	Other components**	SO ₄ /sugar residues
F1	90.09	14.39 ± 0.00	60.36	9.91	15.34	0.11
F2	62.11	20.19 ± 0.02	13.04	37.88	28.88	0.61
F3	72.46	17.76 ± 0.02	7.97	27.53	46.73	0.38

**Other components: acetyl groups and proteins

reported for sulfated fucoidans with chemical characteristics and similar anticoagulant activity isolated from *Eisenia bicyclis* (Kjellman) Setchell (sulfated fucans), *U. pinnatifida* (fucogalactan sulfate), and *Ecklonia kuro-me* Okamura (sulfated galactofucan; Dobashi *et al.*, 1989).

It is important to mention that the bioactivity reported in this study does not exclude the possibility of *S. dioica* exhibiting variable anticoagulant activity. Bioactivity is influenced by specific biosynthetic factors that are directly related to the physiological requirements of the algae. This leads to the formation of generally heterogeneous and branched algal polysaccharides with different structures and bioactivity (Matsubara, 2004). Furthermore, we must consider that different coagulation pathways interact with different factors, thus the heterofucans extracted from *S. dioica* may or may not be active depending on the coagulation pathway being evaluated (Shanmugam & Mody, 2000; Dore *et al.*, 2013).

This study is the first to provide a partial characterization of fucoidan isolated from *S. dioica* and its anticoagulant activity. The results contribute to our fundamental understanding of sulfated polysaccharides from this brown alga and highlight the great pharmacological potential of fucoidans as anticoagulant agents with potential for use in the treatment of thrombotic diseases.

In conclusion, the sulfated polysaccharides produced by *Stephanocystis dioica* are heterofucans composed mainly of fucose, uronic acids, and sulfate. A direct relationship was observed between the sulfate content and anticoagulant activity observed. Platelet pro-aggregation was also observed, suggesting that the fucoidans present in *S. dioica* are of high molecular weight. It is necessary to deepen the study of sulfated polysaccharides to develop alternative compounds to treat cardiovascular diseases like thrombosis, platelet aggregation disorders, and other maladies that involve regulating blood coagulation mechanisms.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank to Instituto Politécnico Nacional for financially supporting this research. Also, thanks to Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas (COFAA) and Estímulo al Desempeño de los Investigadores (EDI), and Sistema Nacional de Investigadoras e Investigadores (SNI).

REFERENCES

ABEL-FATTAH, A. F., M. M. D. HUSSEIN & H. M. SALEM. 1974. Some structural features of sargassan, a sulphated heteropolysaccharide from

Sargassum linifolium. *Carbohydrate Research* 33: 19-24. DOI: 10.1016/S0008-6215(00)82936-5

ATHUKORALA, Y., W. K. JUNG, T. VASANTHAN & Y. J. JEON. 2006. An anticoagulative polysaccharide from an enzymatic hydrolysate of *Ecklonia cava*. *Carbohydrate Research* 66: 184-191. DOI: 10.1016/j.carbpol.2006.03.002

ATHUKORALA, Y., K. W. LEE, S. K. KIM & Y. J. JEON. 2007. Anticoagulant activity of marine green and brown algae collected from Jeju Island in Korea. *Bioresource Technology* 98: 1711-1716. DOI: 10.1016/j.biortech.2006.07.034

AUGUSTYNIAK, A., J. PRZYBORSKA & H. McMAHON. 2024. Differential effects of Fucus vesiculosus fucoidan on fibroblast and macrophage cell lines inflammatory activation. *Results in Chemistry* 7: 101443. DOI: 10.1016/j.rechem.2024.101443

AWAD, N. E., H. M. MOTAWA, M. A. SELIM & A. A. MATLOUB. 2009. Antitumorigenic polysaccharides isolated from the brown algae, *Padina pavonia* (L.) Gaill and *Hydroclathrus clathratus* (C. Agardh) Howe. *Medicinal and Aromatic Plant Science and Biotechnology* 3: 6-11.

BOCIEK, S. M. & D. WELTI. 1975. The quantitative analysis of uronic acid polymers by infrared spectroscopy. *Carbohydrate Research* 42: 217-226. DOI: 10.1016/S0008-6215(00)84263-9

CHEVOLOT, L., A. FOUCAULT, F. CHAUBET, N. KERVAREC, C. SINQUIN, A. M. FISHER & C. BOISSON-VIDAL. 1999. Further data on the structure of brown seaweed fucans: relationships with anticoagulant activity. *Carbohydrate Research* 319: 154-165. DOI: 10.1016/S0008-6215(99)00127-5

CIANCIA, M., I. QUINTANA & A. S. CEREZO. 2010. Overview of anticoagulant activity of sulfated polysaccharides from seaweeds in relation to their structures, focusing on those of green seaweeds. *Current Medicinal Chemistry* 17: 2503-2529. DOI: 10.2174/092986710791556069

CUMASHI, A., N. A. USHAKOVA, M. E. PREOBRAZHENSKAYA, A. D'INCECCO, A. PICCOLI, L. TOTANI, N. TINARI, G. E. MOROZEVICH, A. E. BERMAN, M. I. BILAN, A. I. USOV, N. E. USTYUZHANINA, A. A. GRACHEV, C. J. SANDERSON, M. KELLY, G. A. RABINOVICH, S. IACOBELLI & N. E. NIFANTIEV. 2007. A comparative study of the anti-inflammatory, anticoagulant, antiangiogenic, and antiadhesive activities of nine different fucoidans from brown seaweeds. *Glycobiology* 17: 541-552. DOI: 10.1093/glycob/cwm014

DE LARA-ISASSI, G. & S. ÁLVAREZ-HERNÁNDEZ. 1999. Evaluación de la actividad anticoagulante de algas marinas presentes en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 49: 75-82. Available online at: <http://hdl.handle.net/11154/143155>

- DISCHE, Z. 1955. New color reaction for determination of sugars in polysaccharides. *Methods of Biochemical Analysis* 2: 313-358. DOI: 10.1002/9780470110188.ch11
- DOBASHI, K., T. NISHINO, M. FUJIHARA & T. NAGUMO. 1989. Isolation and preliminary characterization of fucose-containing sulfated polysaccharides with blood-anticoagulant activity from the brown seaweed *Hizikia fusiforme*. *Carbohydrate Research* 194: 315-320. DOI: 10.1016/0008-6215(89)85032-3
- DORÉ, C. M. P. G., M. G. C. FAUSTINO-ALVES, L. S. E. PORFÍRIO-WILL, T. G. COSTA, D. A. SABRY, L. A. R. DE SOUZA-RÊGO, C. M. ACCARDO, H. A. O. ROCHA, L. G. A. FILGUEIRA & E. L. LEITE. 2013. A sulfated polysaccharide, fucans, isolated from brown algae *Sargassum vulgare* with anticoagulant, antithrombotic, antioxidant and anti-inflammatory effects. *Carbohydrate Polymers* 91: 467-475. DOI: 10.1016/j.carbpol.2012.07.075
- HOLTKAMP, A. D., S. KELLY, R. ULBER & S. LANG. 2009. Fucoidan and fucoidanases—focus on techniques for molecular structure elucidation and modification of marine polysaccharides. *Applied Microbiology and Biotechnology* 82: 1-11. DOI: 10.1007/s00253-008-1790-x
- INÁCIO, A. R., A. C. CARVALHO, C. OLIVEIRA, L. REYS, S. S. SILVA, N. M. NEVES, A. MARTINS, R. L. REIS & T. H. SILVA. 2020. Sulfated Seaweed Polysaccharides. In: Oliveira, J. M., H. Radhouani & R. L. Reis (Eds.). *Polysaccharides of Microbial Origin. Biomedical Applications*. Springer, pp. 307-340. DOI: 10.1007/978-3-030-42215-8
- JIANG, Z., T. OKIMURA, T. YOKOSE, Y. YAMASAKI, K. YAMAGUCHI & T. ODA. 2010. Effect of sulfated fucan, ascophyllan, from the brown alga *Ascophyllum nodosum* on various cell lines: a comparative study on ascophyllan and fucoidan. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 110: 113-117. DOI: 10.1016/j.jbiosc.2010.01.007
- JIAO, G., G. YU, J. ZHANG & H. E. STEPHEN. 2011. Chemical structures bioactivities of sulfated polysaccharides from marine algae. *Marine Drugs* 9: 196-223. DOI: 10.3390/md9020196
- LI, B., F. LU, X. WEI & R. ZHAO. 2008. Fucoidan: Structure and bioactivity. *Molecules* 13: 1671-1695. DOI: 10.3390/molecules13081671
- LJOUR, Y., E. GENTRIC, E. DESLANDES & J. GUEZENNEC. 1994. Estimation of the sulfate content of hydrothermal vent bacterial polysaccharides by Fourier transform infrared spectroscopy. *Analytical Biochemistry* 220: 244-248. DOI: 10.1006/abio.1994.1334
- LIYANAGE, N. M., D. P. NAGAHAWATTA, T. U. JAYAWARDENA, K. K. A. SANJEEWA, H. A. C. K. JAYAWARDHANA, J. I. KIM & Y. J. JEON. 2023. Sulfated Polysaccharides from Seaweeds: A Promising Strategy for Combatting Viral Diseases-A Review. *Marine Drugs* 21(9): 461. DOI: 10.3390/md21090461
- MANNE, B. K., T. M. GETZ, C. E. HUGHES, O. ALSHEHRI, C. DANGELMAIER, U. P. NAIK, S. P. WATSON & S. P. KUNAPULI. 2013. Fucoidan is a novel platelet agonist for the C-type lectin-like receptor 2 (CLEC-2). *Journal of Biological Chemistry* 288(11): 7717-7726. DOI: 10.1074/jbc.M112.424473
- MATSUBARA, K. 2004. Recent advances in marine algal anticoagulants. *Current Medicinal Chemistry – Cardiovascular & Hematology Agents* 2: 13-19. DOI: 10.2174/1568016043477314
- MOURÃO, P. A. S. 2004. Use of sulfated fucans as anticoagulant and antithrombotic agents: future perspectives. *Current Pharmaceutical Desing* 10: 967-981. DOI: 10.2174/1381612043452730
- MUÑOZ-OCHOA, M., J. I. MURILLO-ÁLVAREZ, Y. E. RODRÍGUEZ-MONTESINOS, G. HERNÁNDEZ-CARMONA, D. L. ARVIZU-HIGUERA, J. PERALTA-CRUZ & J. LIZARDI-MENDOZA. 2009. Anticoagulant screening of marine algae from México, and partial characterization of the active sulphated polysaccharide from *Eisenia arborea*. *CICIMAR Oceanides* 24: 41-51. DOI: 10.37543/oceanides.v24i1.52
- NISHINO, T., G. YOKOYAMA, K. DOBASHI, M. FUJIHARA & T. NAGUMO. 1989. Isolation, purification, and characterization of fucose containing sulfated polysaccharides from the brown seaweed *Ecklonia kurome* and their blood anticoagulant activities. *Carbohydrate Research* 186: 119-129. DOI: 10.1016/0008-6215(89)84010-8
- PATANKAR, M., S. OEHNINGER, T. BARNETT, R. L. WILLIAMS & G. F. CLARK. 1993. A revised structure for fucoidan may explain some of its biological activities. *Journal of Biological Chemistry* 268: 21770-21776. DOI: 10.1016/S0021-9258(20)80609-7
- PRADHAN, B., S. PATRA, R. NAYAK, C. BEHERA, S. R. DASH, S. NAYAK, B. B. SAHU, S. K. BHUTIA & M. JENA. 2020. Multifunctional role of fucoidan, sulfated polysaccharides in human health and disease: A journey under the sea in pursuit of potent therapeutic agents. *International Journal of Biological Macromolecules* 164: 4263-4278. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2020.09.019
- PTAK, S. H., L. SANCHEZ, X. FRETTE & D. KUROUSKI. 2021. Complementarity of Raman and Infrared spectroscopy for rapid characterization of fucoidan extracts. *Plant Methods* 17: 130. DOI: 10.1186/s13007-021-00830-6
- PEDROCHE, F. F. & A. SENTÍES. 2020. Diversidad de macroalgas marinas en México. Una actualización florística y nomenclatural. *Cymbella* 6: 4-55. Available online at: https://cymbella.fcien.unam.mx/articulos/V6/01/Diversidad_de_macroalgas_marinas_en_Mexico.html
- PEREIRA, M. S., F. R. MELO & P. A. S. MOURÃO. 2002. Is there correlation between structure and anticoagulant action of sulfated galactans and sulfated fucans? *Glycobiology* 12: 573-580. DOI: 10.1093/glycob/cwf077
- RIOUX, L. E., S. L. TURGEON & M. BEAULIEU. 2007. Characterization of polysaccharides extracted from brown seaweeds. *Carbohydrate Polymers* 69: 530-537. DOI: 10.1016/j.carbpol.2007.01.009
- SENTHILKUMAR, K., P. MANIVASAGAN, J. VENKATESAN & S. K. KIM. 2013. Brown seaweed fucoidan: biological activity and apoptosis, growth signaling mechanism in cancer. *International Journal of Biological Macromolecules* 60: 366-374. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2013.06.030
- SHANMUGAM, M. & K. H. MODY. 2000. Heparinoid-active sulphated polysaccharides from marine algae as potential blood anticoagulant agents. *Current Science* 79: 1672-1683. Available online at: <https://www.jstor.org/stable/24104127>
- SILVA, T. M. A., L. G. ALVES, K. C. S. DE QUEIROZ, M. G. L. SANTOS, C. T. MARQUES, S. F. CHAVANTE, H. A. O. ROCHA & E. L. LEITE. 2005. Partial cha-

- racterization and anticoagulant activity of a heterofucan from the brown seaweed *Padina gymnospora*. *The Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 38: 523-533. DOI: 10.1590/S0100-879X2005000400005
- TREJO, C. I. 2004. Anticoagulantes: Farmacología, mecanismos de acción y usos clínicos. *Cuadernos de Cirugía* 18: 83-90. Available online at: <http://revistas.uach.cl/index.php/cuadcir/article/view/2322>
- WANG, Y., M. XING, Q. CAO, A. JI, H. LIANG & S. SONG. 2019. Biological activities of fucoidan and the factors mediating its therapeutic effects: A review of recent studies. *Marine Drugs* 7(3): 183. DOI: 10.3390/md17030183
- WIJESINGHE, W. A. J. P. & Y. J. JEON. 2012. Biological activities and potential industrial applications of fucose rich sulfated polysaccharides and fucoidans isolated from brown seaweeds: A review. *Carbohydrate Polymers* 88: 13-20. DOI: 10.1016/j.carbpol.2011.12.029
- YANG, L. & L. M. ZHANG. 2009. Chemical structural and chain conformational characterization of some bioactive polysaccharides isolated from natural sources. *Carbohydrate Polymers* 76: 349-361. DOI: 10.1016/j.carbpol.2008.12.015
- ZHANG, H. J., W. J. MAO, F. FANG, H. Y. LI, H. H. SUN, Y. CHEN & X. H. QI. 2008. Chemical characteristics and anticoagulant activities of a sulfated polysaccharide and its fragments from *Monostroma latissimum*. *Carbohydrate Polymers* 71: 428-434. DOI: 10.1016/j.carbpol.2007.06.012
- ZHU, Z., Q. ZHANG, L. CHEN, S. REN, P. XU, Y. TANG & D. LUO. 2010. Higher specificity of the activity of low molecular weight fucoidan for thrombin-induced platelet aggregation. *Thrombosis Research* 125(5): 419-26. DOI: 10.1016/j.thromres.2010.02.011
- ZVYAGINTSEVA, T. N., N. M. SHEVCHENKO, A. O. CHIZHOV, T. N. KRUPNOVA, E. V. SUNDUKOVA & V. V. ISAKOV. 2003. Water-soluble polysaccharides of some far-eastern brown seaweeds. Distribution, structure, and their dependence on the developmental conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 294: 1-13. DOI: 10.1016/S0022-0981(03)00244-2

First bloom report of *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae) in the coastal waters of İzmir Bay, Aegean Sea (Eastern Mediterranean)

Primer reporte del florecimiento de *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae) en las aguas costeras de la Bahía de İzmir, Mar Egeo (Mediterráneo oriental)

Fatma Çolak Sabancı^{1*}, Fatih Şahin², Ismael Gárate-Lizárraga³, Edanur Erbaş¹, İbrahim Tan⁴

Recibido: 06 de agosto de 2024.

Aceptado: 06 de noviembre de 2024.

Publicado: abril de 2025.

ABSTRACT

Background. Harmful algal blooms have increased in frequency, intensity and distribution in the last decades around the world. This increase has also been observed for the waters of the Mediterranean Sea. In November 2023, several reddish patches were observed in İzmir Bay (Aegean Sea); the dinoflagellate *Polykrikos hartmannii* was the causative agent. **Goal.** The purpose of this study was to report for the first time a bloom of this species in İzmir Bay. **Methods.** During the bloom, surface samples of seawater were collected using 1 liter plastic bottles at eleven sampling stations and fixed with Lugol for cell counting, which were performed under an OLYMPUS BX-50 microscope, using 1 ml Sedgewick-Rafter chambers. Samples were collected for live analysis and correct identification of the responsible species. **Results.** The moderate bloom occurred in November 2023 was caused by *Polykrikos hartmannii*. During the bloom two-celled chains were the predominant species, with single cells occurring less frequently. The highest cell abundance (4.8×10^4 cells L⁻¹) was observed at station 29 in the inner bay. Cell sizes were 29.7 - 34.6 µm long, and 39.6 - 44.5 µm wide. **Conclusions.** Living samples allowed correct identification of *P. hartmannii*. Cells tend to become round or disrupted when preserved with Lugol's solution. This may be why this species has not been previously reported. The maximum abundance of *P. hartmannii* was recorded in İzmir Bay at a water temperature of 14.84 °C and a salinity of 38.02 ‰, coinciding with highest values of nutrients. The bloom occurred in the shallowest area with limited water circulation and significant riverine inflow.

Keywords: phytoplankton, unarmored dinoflagellates, *Polykrikos hartmannii*, İzmir Bay, eastern Mediterranean.

RESUMEN

Antecedentes. Los florecimientos de algas nocivas se han incrementado en frecuencia, intensidad y distribución en las últimas décadas en todo el mundo. Este aumento también se ha observado en aguas del mar Mediterráneo. En noviembre de 2023 se observaron manchas rojizas en la Bahía de İzmir (Mar Egeo); la especie responsable fue el dinoflagelado *Polykrikos hartmannii*. **Objetivo.** El objetivo del presente estudio fue reportar el primer florecimiento de esta especie en la Bahía de İzmir. **Métodos.** Durante el florecimiento, se recogieron muestras superficiales de agua de mar, utilizando frascos de plástico de 1 litro en once estaciones de muestreo y se fijaron con Lugol para el recuento de células, los cuales se realizaron en un microscopio OLYMPUS BX-50, utilizando cámaras Sedgewick-Rafter de 1 ml. Se colectaron muestras para su análisis in vivo y la correcta identificación de la especie responsable. **Resultados.** El florecimiento moderado ocurrido en noviembre de 2023 fue causado por *Polykrikos hartmannii*. Durante el florecimiento predominaron las cadenas bicelulares, siendo menos frecuente la presencia de células individuales. La mayor abundancia (4.8×10^4 células L⁻¹) se observó en la estación 29 en la bahía interior. El tamaño de las células fue de 29.7 – 34.6 µm de largo y 39.6 – 44.5 µm de ancho. **Conclusiones.** Las muestras vivas permitieron identificar correctamente a *P. hartmannii*, ya que los organismos fijados con Lugol se deforman o se disgregan. Esta puede ser la razón de que esta especie no se haya descrito anteriormente. La máxima abundancia de *P. hartmannii* se registró en la Bahía de İzmir, con una temperatura del agua de 14.84 °C y una salinidad de 38.02 ‰, coincidiendo con valores altos de nutrientes. El florecimiento ocurrió en la zona somera, con circulación limitada de agua y entradas fluviales significativas.

Palabras clave: fitoplancton, dinoflagelados desnudos, *Polykrikos hartmannii*, Bahía de İzmir, Mediterráneo oriental.

¹ Department of Hydrobiology, Faculty of Fisheries, Ege University, İzmir, 35100. Türkiye

² Department of Marine Biology, Faculty of Fisheries, Sinop University, Sinop, 57000. Türkiye

³ Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Departamento de Plancton y Ecología Marina, Apartado postal 592, La Paz, B.C.S., 23096. México

⁴ Marmara Research Center, TUBITAK Marmara Research Center - Climate Change and Sustainability Vice Presidency - Marine Research and Technologies Research Group, Kocaeli, 41470. Türkiye

*Corresponding author:

Fatma Çolak Sabancı: e-mail: sabanci.fatma@gmail.com

To quote as:

Çolak Sabancı, F.F. Şahin, İ. Gárate-Lizárraga, Edanur Erbaş & İbrahim Tan. 2025. First bloom report of *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae) in the coastal waters of İzmir Bay, Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Hidrobiológica* 35 (1): 57-65.

DOI:10.24275/VFPH4819

INTRODUCTION

Harmful algal blooms (HABs) represent a growing global threat that frequently occurs in bays and exhibits increased frequency, scale and duration. This phenomenon results in severe consequences for human health, economies, marine ecosystems and surrounding creatures (Anderson *et al.*, 2008; Anderson *et al.*, 2012; Grattan *et al.*, 2016; Montes *et al.*, 2018; Brown *et al.*, 2020; Fire *et al.*, 2021; Hallegraeff *et al.*, 2021; Otero & Silva, 2022). The formation of HABs, particularly in coastal environments, occurs in response to changing physicochemical factors, such as tides, winds or available nutrients. These have different timescales of variability, and therefore, blooms can be short-term episodic events, recurrent seasonal phenomena, or rare events associated with exceptional climatic or hydrological conditions (Cloern, 1996). However, among the species causing HABs, there are several that can continue blooming over the long term even if environmental conditions have changed, making the characterization of the mechanisms causing HABs even more complex (Park *et al.*, 2018).

Dinoflagellates, a diverse and ecologically significant group of marine phytoplankton, are the primary causative organisms in approximately 75% of documented harmful algal bloom events (Smayda, 1997) and are responsible for numerous red tide events, characterized by the discoloration of the sea surface (Holmes *et al.*, 1967; Eppley & Harrison, 1975; Franks & Anderson, 1992; Anderson *et al.*, 2002; Imai *et al.*, 2006; Ferrante *et al.*, 2013; Jeong *et al.*, 2013; Park *et al.*, 2013). Many dinoflagellates, including unarmored species, possess the adaptive ability to form resting cysts throughout their life cycles (Head, 1996). This ability not only enables their survival in adverse environmental conditions, but also is associated with various factors such as genetic recombination, continuation and cessation of blooms, recurrence of annual blooms, protection against viral, herbivorous or parasitic attacks, and geographical expansion of populations (Anderson & Wall, 1978; Hallegraeff & Bolch, 1991; Matsuoka & Fukuyo, 2002; Figueroa *et al.*, 2010). This plays a crucial role in HAB dynamics, contributing to both the recurrence and geographic expansion of blooms (Bravo & Figueroa, 2014; Tang & Gobler, 2015; Yang *et al.*, 2018).

The unarmored, gymnodinoid dinoflagellate *Polykrikos hartmannii* W.M. Zimmermann 1930 is a mixotrophic, cyst-producing and ichthyotoxic species that forms single-celled zooids or two-celled pseudocolonies (Hulburt, 1957; Tang *et al.*, 2013; Lee *et al.*, 2015). The species was first described by Zimmermann (1930) as *P. hartmannii* and then was subsequently placed in the genus *Pheopolykrikos* by Matsuoka & Fukuyo (1986) due to shared characteristics with *Pheopolykrikos* spp. Hoppenrath *et al.* (2010) revealed the presence of a nematocyst-taeniocyst complex, a diagnostic feature of the genus *Polykrikos*, leading to the reassignment of the species back to *Polykrikos*. Within current taxonomic nomenclature, the accepted name for this species is *P. hartmannii* (Guiry & Guiry, 2024).

Polykrikos hartmannii exhibits a global distribution pattern, based on its various life stages, including cyst, vegetative and motile stages that have been documented in diverse aquatic habitats, including lagoons, rivers, estuaries and marine environments. This species has been reported from Canada (Pospelova *et al.*, 2010; Price & Pospelova, 2011), the USA (Hulburt, 1957; Steidinger & Tangen, 1997; Pospelova *et al.*, 2004; Badylak & Phillips, 2004; Hoppenrath *et al.*, 2009; Hoppenrath *et al.*, 2010; Tang *et al.*, 2013), Mexico (Morquecho & Lechuga-Devéze, 2003; Peña-Manjarrez *et al.*, 2005; Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009, 2016; Gárate-

Lizárraga, 2014; Escobar-Morales & Hernández-Becerril, 2015; Escarcega-Bata *et al.*, 2023), Japan (Matsuoka & Fukuyo, 1986; Fujii & Matsuoka, 2006), China (Wang *et al.*, 2004; Chai *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2023), Indonesia (Mizushima *et al.*, 2007; Rukminasari & Tahir, 2021; Rachman *et al.*, 2022), India (Godhe *et al.*, 2000; D'costa *et al.*, 2008), Malaysia and Singapore (Hii *et al.*, 2021), Korea (Kim *et al.*, 1990; Kim *et al.*, 2008; Pospelova & Kim, 2010; Shin *et al.*, 2011; Thangaraj *et al.*, 2017; Kwak *et al.*, 2022), Israel (Rubino *et al.*, 2017), Bulgaria and Ukraine (Dzhembekova *et al.*, 2017) and Turkey (Balkis *et al.*, 2016; Aktan & Keskin, 2017). Despite its global distribution, there are few records of *P. hartmannii* causing significant blooms (Kim *et al.*, 1990; Badylak & Phillips, 2004; Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009, 2016; Tang *et al.*, 2013; Gárate-Lizárraga, 2014; Thangaraj *et al.*, 2017).

This study provides the first documented bloom of *P. hartmannii* that occurred in the Mediterranean Sea, expanding our understanding of the distribution of this species and contributing to the known biodiversity of the region.

MATERIAL AND METHODS

Phytoplankton samples were collected from 11 sites in İzmir Bay during a bloom event in November 2023 (Fig. 1). The sampling area is located in the Eastern Mediterranean (38° 20' - 38° 40' N, 26° 30' - 27° 10' E). It is a closed bay opening into the Aegean Sea, with a surface area of 500 km², a water capacity of 11.5 million m³, and a total length of 64 km (Kontas *et al.*, 2004). İzmir bay is divided topographically into three sections: inner bay (St. 29), middle bay (St. 22 and 28), and outer bay (St. 6, 15, 17, 20, M2, F1, F3 and F5). The wider and deeper section extending northwest-southeastward between the Karaburun Peninsula and the Gediz Delta is referred to as the outer bay. The width of the outer bay, which has a length of 45 km, reaches 24 km at its mouth. The depth in the outer bay varies between 45 and 70 m. The deepest point reaching 71 m is located at the mouth of the outer bay (between Foça and Karaburun). In the inner and middle bays, the depth increases from East to West. The deepest point (ca. 21 m) of the inner bay is in the central region.

Surface samples of the bloom were obtained using 1-liter plastic flasks. These samples without preservation were examined about one hour after the collection with an Olympus BX-50 (Olympus Optical Co. Ltd., Japan) microscope connected to a digital camera (ToupTek XCAM-1080). Some samples were fixed with Lugol's solution for enumeration, and cell enumerations were conducted using a 1-ml Sedgewick-Rafter counting chamber. Live samples were used to identify *Polykrikos hartmannii* based on their distinctive morphology, including the cell shape, size, motility, and chloroplast color (Hulburt, 1957; Matsuoka & Fukuyo, 1986; Steidinger & Tangen, 1997; Hoppenrath *et al.*, 2009; Hoppenrath *et al.*, 2010; Tang *et al.*, 2013; Gárate-Lizárraga, 2014; Escobar-Morales & Hernández-Becerril, 2015; Kwak *et al.*, 2022).

Surface water samples were collected using 101 Teflon Niskin type bottles attached to a CTD (SeaBird SBE 25Plus/SBE 27 pH Sensor) Rosette System (SBE 32C 12 universal sampling bottle). Surface water was sampled to determine the temperature (°C), salinity (‰), orthophosphate (μmol L⁻¹), nitrite + nitrate nitrogen (μmol L⁻¹), ammonium nitrogen (μmol L⁻¹) and silicate (μmol L⁻¹) at the time of sampling using a CTD and water sampler that makes real-time measurements at each station (MMG, 2017).

RESULTS

Characterization of the environment. An algal bloom and associated water discoloration in November were studied. This phenomenon followed a period of excessive rainfall. The bloom and subsequent color change dissipated during high wind conditions and re-emerged once the winds subsided. The bloom exhibited passive movement consistent with currents. Water discoloration ranged from reddish-brown to rust colored (Fig. 2) and was likely correlated with the cell abundance. In İzmir Bay, apart from the discoloration caused by excessive proliferation, no fish mortality or harmful effects were observed.

The morphological characteristics and abundance of *P. hartmannii*. Analysis of live samples allows us to identify a monospecific bloom caused by *Polykrikos hartmannii*. The two-celled colonies were the predominant form observed, with single cells occurring less frequently and never dorsoventrally compressed. The cell size was 29.7 - 34.6 µm long and 39.6 - 44.5 µm wide, with the round epicone often smaller than or sometimes equal to the cylindrical hypocone. In the two-celled colonies, the posterior zooid is slightly rounded at the antapex, whereas the anterior zooid was straight at the apex (Fig. 3C). Cells are often heavily pigmented, and numerous small chloroplasts of brown-greenish, yellow color are present (Figs. 3A; 3D). The nucleus of the anterior cell is in the hypocone, while that of the posterior cell is in the center of the epicone (Fig. 3E).

In November 2023, the species exhibited a moderate bloom. The highest cell abundance (4.8×10^4 cells L⁻¹), was observed at station 29 (the inner bay). The lowest cell abundance (11 cells L⁻¹) was observed at station 6 (the outer bay).

Physical and chemical variables. The water temperature varied between 14.84 and 19.21 °C, while salinity levels ranged from 37.83 ‰ to 39.23 ‰. Nutrient concentrations during the bloom were 0.02 - 2.23 µM

PO₄-P, 0.05 - 12.06 µM NO_x, 0.04 - 24.15 µM NH₄-N and 0.45 - 22.25 µM Si (Table 1). The maximum abundance of *P. hartmannii* was recorded in İzmir Bay with a water temperature of 14.84 °C and salinity of 38.02 ‰.

DISCUSSION

The cell abundance is consistent with the previous reports of the *P. hartmannii* bloom in the Gulf of California, Mexico (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009: max. 3.5×10^4 cells L⁻¹; Gárate-Lizárraga, 2014: max. 3.3×10^4 cells L⁻¹), but lower than others reported from Korea (Kim *et al.*, 1990: 1×10^6 cells L⁻¹; Thangaraj *et al.*, 2017: 1.1×10^6 cells L⁻¹) and the USA (Tang *et al.*, 2013: max. 8.3×10^6 cells L⁻¹). An exceptional bloom of *P. hartmannii* was reported in the northern part of the state of Guerrero, Mexico, which reached densities of 5263×10^3 cells L⁻¹ (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2016).

During the study period when the maximum cell abundances of *P. hartmannii* were observed, it is notable that the values of orthophosphate, nitrite + nitrate nitrogen, and silicate also reached their maximum levels. The presence of such high abundances in the inner bay is primarily a result of its "closeness", characterized by limited water exchange with the open water of the İzmir Bay. This restricted exchange contributes to an elevated trophic state in the water. *P. hartmannii* bloom occurs in early fall in İzmir Bay following a heavy rain season. This is consistent with the observations of Gárate-Lizárraga (2014), who noted a similar pattern despite different temperatures, suggesting a potential link between bloom formation and post-rainy season conditions. *P. hartmannii* also blooms in other seasons, including summer (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009; Thangaraj *et al.*, 2017) and fall (Tang *et al.*, 2013; Kim *et al.*, 1990). While *P. hartmannii* blooms are typically associated with warmer waters (22 - 31°C; Badyalak & Philips, 2004; Gárate-Lizárraga, 2014,

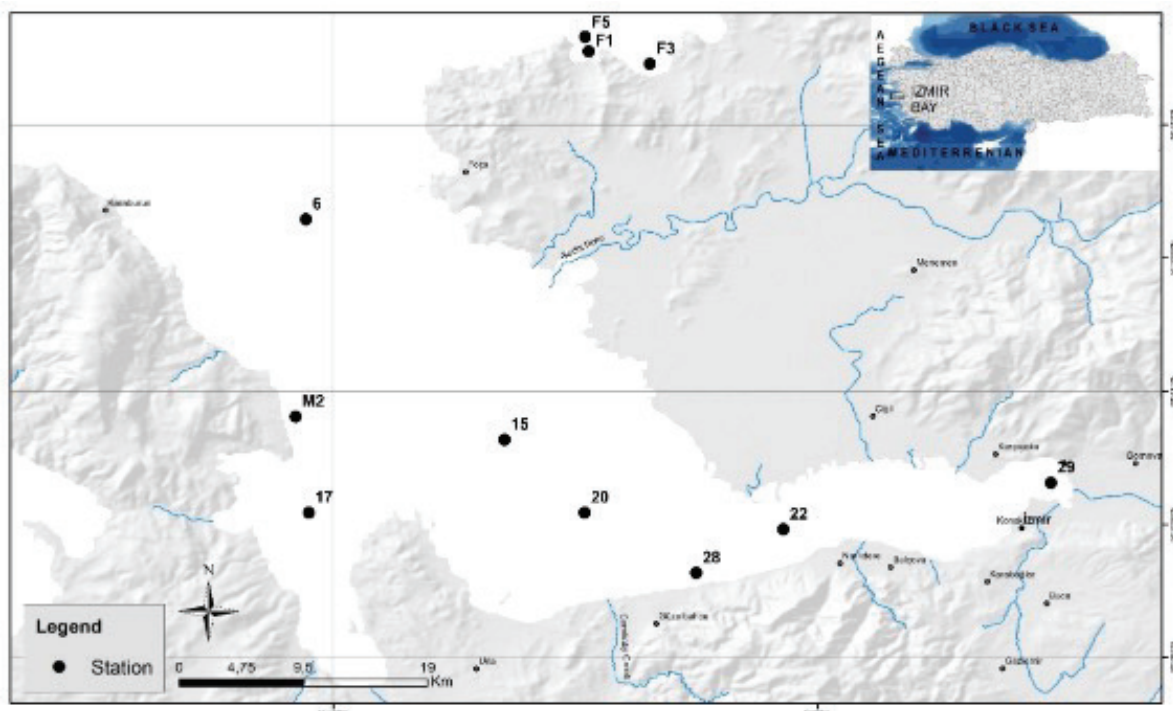


Figure 1. Map of the sampling stations in İzmir Bay, Aegean Sea, in November 2023.

Gárate-Lizárraga *et al.*, 2016; Thangaraj *et al.*, 2017), the maximum abundances in İzmir Bay occurred at a notably lower temperature of 14.84 °C. This was accompanied by a wider temperature range (15 - 28°C) observed throughout the study period by Tang *et al.* (2013). Aktan and Keskin (2017) observed that the vegetative stage can occur at temperatures as low as 10°C, supporting the adaptability of the species to varying thermal conditions. This highlights the potential for *P. hartmannii* to bloom under diverse environmental conditions.

Laboratory studies have shown that *P. hartmannii* possesses several key features that likely contribute to its successful bloom formation. Lee *et al.* (2015) found evidence of a mixotrophic nature, allowing it to utilize both light and organic matter for nutrition. This mixotrophy probably provides a competitive advantage during blooms, potentially explaining the observed monospecific blooms. Chai *et al.* (2020) demonstrated its ability for homothallic reproduction, which simplifies reproduction and potentially aids in population maintenance and growth during blooms. Tang *et al.* (2013) showed acute ichthyotoxicity in a laboratory culture. Kwak *et al.* (2022) demonstrated a wide temperature tolerance for germination (10 - 30°C), with high germination rates exceeding 90 % at 15 - 20 °C in a laboratory setting. This flexibility in germination temperature likely contributes to the bloom-forming potential of this species. Overall, these studies conducted in a laboratory setting highlight several factors that may contribute to the success of *P. hartmannii* blooms.

Globally, most records of *P. hartmannii* document its presence in cyst form (Matsuoka & Fukuyo, 1986; Morquecho & Lechuga-Devéze, 2003; Wang *et al.*, 2004; Pospelova *et al.*, 2004; Fuji & Matsuoka, 2006; Mizushima *et al.*, 2007; D'costa *et al.*, 2008; Pospelova & Kim, 2010; Pospelova *et al.*, 2010; Price & Pospelova, 2011; Fertouna-Bellakhal *et al.*, 2014; Balkis *et al.*, 2016; Rubino *et al.*, 2017; Di Poi *et al.*, 2019; Dzhenbekova *et al.*, 2020; Rachman *et al.*, 2022; Kwak *et al.*, 2022; Liu *et al.*, 2023). Records of its motile or vegetative form are less common (Hulburt, 1957; Matsuoka & Fukuyo, 1986; Peña-Manjarrez *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 2008; Hoppenrath *et al.*, 2009., 2010; Escobar-Morales & Hernández-Becerril, 2015; Aktan & Keskin, 2017; Chai *et al.*, 2020). Blooms of this dinoflagellate

occur in diverse coastal habitats worldwide, including the Mexican Pacific (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009, 2016; Gárate-Lizárraga, 2014), the South Sea and East Sea in Korea (Kim *et al.*, 1990; Thangaraj *et al.*, 2017), and the USA (Badyalak & Philips, 2004; Tang *et al.*, 2013).

Previous studies have identified both the cyst (Gómez, 2003; Fertouna-Bellakhal *et al.*, 2014; Rubino *et al.*, 2017) and vegetative forms (Aktan & Keskin, 2017) of *P. hartmannii* in the Mediterranean Sea. This study represents the first recorded bloom of the species in the Aegean Sea. Although the dinoflagellate cyst composition has been analyzed in İzmir Bay (Uzar *et al.*, 2010; Aydin *et al.*, 2011; Aydin & Uzar, 2013; Aydin *et al.*, 2014; 2015), *P. hartmannii* was previously unrecorded in studies of the region's dinoflagellate cyst composition. The inner bay, where the bloom occurred in November 2023, is the shallowest area with limited water circulation and significant riverine inflows. Sediment dredging activities carried out in this area to enhance limited water circulation may have introduced or reintroduced the *P. hartmannii* resting cysts into İzmir Bay. These disturbances, combined with the favorable temperature regime, potentially explain the sudden appearance of *P. hartmannii* in the bay. However, an alternative explanation for the previously undetected presence of *P. hartmannii* in İzmir Bay lies in the inherent fragility of its cells. Their delicate morphology could cause the cells to deform during the standard fixation procedures used for microscopic identification, potentially leading to cell shape changes. When combined with a lack of distinctive characteristics, identification becomes significantly more complex (Gómez *et al.*, 2024). Because of the fragility of *P. hartmannii* cell wall, it is necessary for future studies to address molecular identification techniques (for example, Single-cell PCR), since these morphotypes could present genetic divergence compared to other morphotypes collected in distant regions. Furthermore, the rapid mobility and light sensitivity of dinoflagellates can hinder identification even when analyzing living samples (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2009). Microscopic examinations revealed a decrease in motility of live cells exposed to light for 20 minutes, followed by complete cessation of movement, cell swelling, and ultimately, cell lysis (Supplementary Material Video 1 and Video 2).



Figure 2. Different views of the *Polykrikos hartmannii* bloom in İzmir Bay, Aegean Sea, Eastern Mediterranean, in November 2023.

Table 1. Physicochemical variables measured in Izmir Bay in November 2023. Temperature (C°), Salinity (‰), PO₄-P: orthophosphate, NOx: nitrite + nitrate nitrogen, NH₄-N: ammonium, Si: silicate.

Stations	Temperature (C°)	Salinity	PO ₄ -P	NOx	NH ₄ -N	Si
6	19.21	38.56	0.02	0.34	0.47	1.15
15	18.26	38.42	0.07	0.26	1.36	1.78
17	16.78	38.56	0.02	0.05	0.04	0.84
20	18.13	38.34	0.04	1.13	0.65	3.52
22	15.25	37.83	0.15	2.03	3.47	4.14
28	15.87	37.92	0.18	1.82	2.50	4.12
29	14.84	38.02	2.23	12.06	24.15	22.25
F1	17.37	39.23	0.02	0.05	0.19	0.58
F3	17.43	39.23	0.02	0.05	0.70	0.45
F5	17.35	39.23	0.02	0.05	0.72	0.56
M2	17.46	38.71	0.02	0.05	0.04	1.18

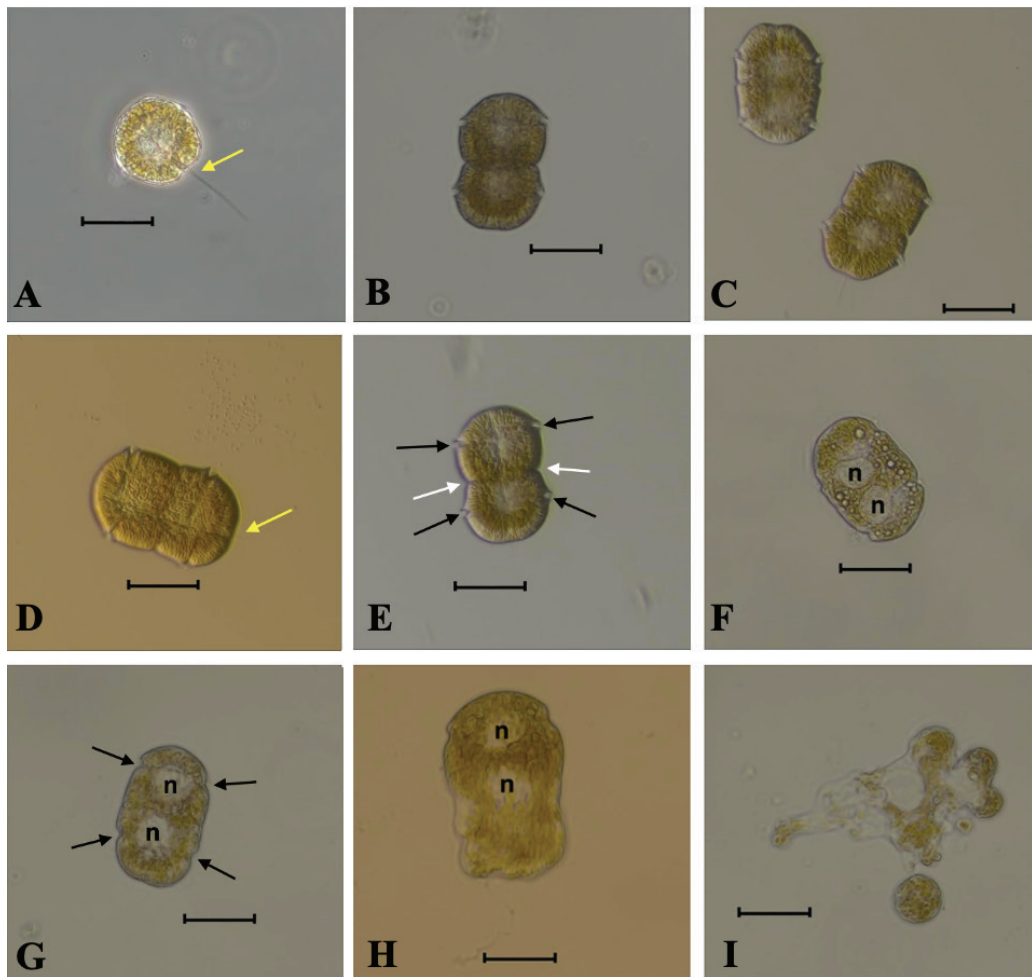


Figure 3. Light microphotographs of *Polykrikos hartmannii* from Izmir Bay (A-I): single cells of *Polykrikos hartmannii* (A); ventral view of a two-celled chain showing general cell shape, cingulum, and the connection between the two zooids (B-E); a colony stressed by longer exposure in deeper focus, showing nucleus (n) (F, G) and lysis of the cell (H, I). Black arrows show two transverse furrows, white arrows show the visible border between the two zooids, and yellow arrows show the longitudinal flagellum. Scale bars: 40 μm

Further monitoring of the unarmored dinoflagellate *P. hartmannii* motile and cyst forms in Izmir Bay, including investigations into the physicochemical and biological factors driving its bloom formation, is crucial for understanding its ecological role and potential impacts. These efforts will yield invaluable insights for future management and mitigation strategies related to this species. This first observed *P. hartmannii* bloom highlights the need to investigate bloom-formation mechanisms and potential environmental impacts specific to the Mediterranean region.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by the “Izmir Bay, Yenifoça and Seferihisar Akarca Bay Oceanographic Monitoring Project” carried out by Izmir Metropolitan Municipality Directorate General of IZSU and coordinated by TUBITAK-Marmara Research Center. IGL thanks the Instituto Politécnico Nacional, Mexico (grant: SIP-20240611, Secretaría de Investigación y Posgrado); he is a COFAA (Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas) fellow. We are grateful to Yuri B. Okolodkov (Universidad Veracruzana, Boca del Río, Veracruz, Mexico) and to Marcia M. Gowing (Seattle, WA, USA) for improving the English style.

REFERENCES

- AKTAN, Y. & Ç. KESKIN. 2017. Second habitat record of *Polykrikos hartmannii* W. Zimm. (Dinophyceae) in the south Aegean Sea, Eastern Mediterranean. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 17(5): 1077-1081. DOI:10.4194/1303-2712-v17_5_25
- ANDERSON, D. M. & D. WALL. 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarens* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *Journal of Phycology* 14: 224-234. DOI:10.1111/j.1529-8817.1978.tb02452.x
- ANDERSON, D. M., P. M. GLIBERT & J. M. BURKHOLDER. 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25: 704-726. DOI:10.1007/BF02804901
- ANDERSON, D. M., J. M. BURKHOLDER, W. P. COCHLAN, P. M. GLIBERT, C. J. GOBLER, C. A. HEIL, R. M. KUDELA, M. L. PARSONS, J. E. J. RENDEL, D. W. TOWNSEND, V. L. TRAINER & G. A. VARGO. 2008. Harmful algal blooms and eutrophication: Examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae* 8(1): 39-53. DOI:10.1016/j.hal.2008.08.017
- ANDERSON, D. M., A. D. CEMBELLA & G. M. HALLEGRAEFF. 2012. Progress in understanding harmful algal blooms: paradigm shifts and new technologies for research, monitoring, and management. *The Annual Review of Marine Science* 4: 143-176. DOI:10.1146/annurev-marine-120308-081121
- AYDIN, H., K. MATSUOKA & E. MINARECI. 2011. Distribution of dinoflagellate cysts in recent sediments from Izmir Bay (Aegean Sea, Eastern Mediterranean). *Fuel and Energy Abstracts* 80: 44-52. DOI:10.1016/j.marmicro.2011.03.004
- AYDIN, H. & S. UZAR. 2013. Some potentially toxic dinoflagellate cysts in recent sediments from Izmir Bay. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 30(3): 109-114. DOI:10.12714/egejfas.2013.30.3.04
- AYDIN, H., E. E. YURUR & S. UZAR. 2014. Dinoflagellate cyst assemblages in surface sediments from Homa Lagoon (Izmir Bay, eastern Aegean Sea, the Mediterranean). *Fresenius Environmental Bulletin* 23(8): 1795-1801.
- AYDIN, H., E. E. YURUR, S. UZAR & F. KUCUKSEZGIN. 2015. Impact of industrial pollution on recent dinoflagellate cysts in Izmir Bay (Eastern Aegean). *Marine Pollution Bulletin* 94(1-2): 144-152. DOI:10.1016/j.marpolbul.2015.02.038
- BADYLAK, S. & E. J. PHILIPS. 2004. Spatial and temporal patterns of phytoplankton composition in subtropical coastal lagoon, the Indian River Lagoon, Florida, USA. *Journal of Plankton Research* 26(10): 1229-1247. DOI:10.1093/plankt/fbh114
- BALKIS, N., M. BALCI, A. GIANNAKOULOU, A. VENETANOPOULOU & P. MUDIE. 2016. Dinoflagellate resting cysts in recent marine sediments from the Gulf of Gemlik (Marmara Sea, Turkey) and seasonal harmful algal blooms. *Phycologia* 55(2): 187-209. DOI:10.2216/15-93.1
- BRAVO, I. & R. I. FIGUEROA. 2014. Towards an Ecological Understanding of Dinoflagellate Cyst Functions. *Microorganisms* 2(1): 11-32. DOI:10.3390/microorganisms2010011
- BROWN, A. R., M. LILLEY, J. SHUTLER, C. LOWE, Y. ARTIOLI, R. TORRES, E. BERDALET & C. R. TYLER. 2020. Assessing risks and mitigating impacts of harmful algal blooms on mariculture and marine fisheries. *Reviews in Aquaculture* 12(3): 1663-1688. DOI:10.1111/raq.12403
- CHAI, Z., Z. HU, Y. LIU & Y. Z. TANG. 2020. Proof of homothally of *Pheopolykrikos hartmannii* and details of cyst germination process. *Journal of Oceanology and Limnology* 38: 114-123. DOI:10.1007/s00343-019-9077-x
- CLOERN, J. E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics* 34(2): 127-168. DOI:10.1029/96RG00986
- D' COSTA, P. M., A. C. ANIL, J. S. PATIL, S. HEGDE, M. S. D'SILVA & M. CHOURASIA. 2008. Dinoflagellates in a mesotrophic, tropical environment influenced by monsoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77(1): 77-90. DOI:10.1016/j.ecss.2007.09.002
- DI POI, E., R. KRAUS, M. CABRINI, S. FINOTTO, V. FLANDER-PUTRLE, M. GREGO, N. KUZAT, Ž. NINČEVIĆ-GLADAN, L. PEZZOLESI, E. RICCARDI, F. B. AUBRY & M. BAS-TIANINI. 2019. Dinoflagellate resting cysts from surface sediments of the Adriatic Ports: Distribution and potential spreading patterns. *Marine Pollution Bulletin* 147: 185-208. DOI:10.1016/j.marpolbul.2019.01.014
- DZHEMBEKOVA, N., S. URUSIZAKI, S. MONCHEVA, P. IVANOVA & S. NAGAI. 2017. Applicability of massively parallel sequencing on monitoring harmful algae at Varna Bay in the Black Sea. *Harmful Algae* 68: 40-51. DOI:10.1016/j.hal.2017.07.004
- DZHEMBEKOVA, N. F. RUBINO, S. NAGAI, I. ZLATEVA, N. SLABAKOVA, P. IVANOVA, V. SLABAKOVA & S. MONCHEVA. 2020. Comparative analysis of morphological and molecular approaches integrated into the study of the dinoflagellate biodiversity within the recently deposited Black Sea sediments - benefits and drawbacks. *Biodiversity Data Journal* 8: e55172. DOI:10.3897/BDJ.8.e55172
- ESCARCEGA-BATA, A. J., M. L. NÚÑEZ RESENDIZ, M. C. RUIZ-DE LA TORRE, K. M. DRECKMANN, M. E. ZAMUDIO-RESENDIZ & A. SENTÍES. 2023. Diversidad de dinoflagelados atecados del orden Gymnodiniales (Dinop-

- hyceae), con énfasis en aquellos formadores de florecimientos algales nocivos en las costas del Pacífico Mexicano. *Acta Botanica Mexicana* 130: e2126. DOI: 10.21829/abm130.2023.2126
- ESCOBAR-MORALES, S. & D. HERNÁNDEZ-BECERRIL. 2015. Free-living marine planktonic unarmoured dinoflagellates from the Gulf of Mexico and the Mexican Pacific. *Botanica Marina* 58(1): 9-22. DOI:10.1515/bot-2014-0049
- EPPLEY, R. W. & W. G. HARRISON. 1975. Physiological ecology of *Gonyaulax polyedrum*, a red tide water dinoflagellate of southern California. In: Le Cicero VR (Eds.). *1st Int. Conf. on Toxic Dinoflagellate Blooms*, Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, MA. pp. 11-22.
- FERRANTE, M., S. SCIACCA, R. FALICO, M. FIORE, G. O. CONTI & C. LEDDA. 2013. Harmful algal blooms in the Mediterranean Sea: effects on human health. *EuroMediterranean Biomedical Journal* 8(6): 25-34.
- FERTOUNA-BELLAKHAL, M., A. DHIB, B. BÉJAOU, S. TURKI & L. ALEYA. 2014. Driving factors behind the distribution of dinocyst composition and abundance in surface sediments in a western Mediterranean coastal lagoon: report from a high resolution mapping study. *Marine Pollution Bulletin* 84(1-2): 347-362. DOI:10.1016/j.marpolbul.2014.04.041
- FIGUEROA, R. I., K. RENGEFORS, I. BRAVO & S. BENSCH. 2010. From homothally to heterothally: mating preferences and genetic variation within clones of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Deep-Sea Research II* 57: 190-198. DOI:10.1016/j.dsr2.2009.09.016
- FIRE, S. E., A. BOGOMOLNI, R. A. DIGIOVANNI JR, G. EARLY, T. A. LEIGHFIELD, K. MATTASSA, G. A. MILLER, K. M. T. MOORE, M. MOORE, M. NIEMEYER, K. PUGLIARES, Z. WANG & F. W. WENZEL. 2021. An assessment of temporal, spatial and taxonomic trends in harmful algal toxin exposure in stranded marine mammals from the U.S. New England coast. *Plos One* 16(1): e0243570. DOI:10.1371/journal.pone.0243570
- FRANKS, P. J. S. & D. M. ANDERSON. 1992. Alongshore transport of a toxic phytoplankton bloom in a buoyancy current: *Alexandrium tamarense* in the Gulf of Maine. *Marine Biology* 112: 153-164. DOI:10.1007/BF00349739
- FUJII, R. & K. MATSUOKA. 2006. Seasonal change of dinoflagellates cyst flux collected in a sediment trap in Omura Bay, West Japan. *Journal of Plankton Research* 28(2): 131-147. DOI:10.1093/plankt/fbi106
- GÁRATE-LIZÁRRAGA, I., C. J. BAND-SCHMIDT, F. AGUIRRE-BAHENA & T. GRAYEB DEL ALAMO. 2009. A multi-species microalgae bloom in Bahía de La Paz, Gulf of California, Mexico (June 2008). *CICIMAR Oceanides* 24(1): 15-29. DOI:10.37543/oceanides.v24i1.50
- GÁRATE-LIZÁRRAGA, I. 2014. Proliferation of *Levanderina fissa* and *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae: Gymnodiniales) in Bahía de La Paz, Gulf of California, México. *CICIMAR Oceanides* 29(2): 25-35. DOI:10.37543/oceanides.v29i2.137
- GÁRATE-LIZÁRRAGA, I., B. PÉREZ-CRUZ, J. A. DÍAZ-ORTIZ, Y. B. OKOLODKOV & S. LÓPEZ-SILVA. 2016. Florecimientos algales nocivos en las costas del estado de Guerrero. In: García-Mendoza, E., S. I. Quijano-Scheggia, A. Olivos-Ortiz & E. J. Núñez-Vázquez (Eds.). *Florecimientos Algales Nocivos en México*. CICESE, Ensenada, México, Pp. 228-241.
- GODHE, A., I. KARUNASAGAR & B. KARLSON. 2000. Dinoflagellate Cysts in Recent Marine Sediments from SW India. *Botanica Marina* 43: 39-48. DOI:10.1515/BOT.2000.004
- GÓMEZ, F. 2003. Checklist of Mediterranean Free-living Dinoflagellates. *Botanica Marina* 46: 215-242. DOI:10.1515/BOT.2003.021
- GÓMEZ, F., L. ROSELLI, H. ZHANG & S. LIN. 2024. Misidentifications of the bloom-forming dinoflagellates *Gymnodinium litorale* and *Margalefidinium polykrikoides* in the Mediterranean Sea. *Regional Studies in Marine Science* 70: 103376. DOI:10.1016/j.rsma.2024.103376
- GRATTAN, L. M., S. HOLOBAUGH & J. G. MORRIS. 2016. Harmful algal blooms and public health. *Harmful Algae* 57: 2-8. DOI:10.1016/j.hal.2016.05.003
- GUIRY, M. D. & G. M. GUIRY. 2024. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available online at: <https://www.algaebase.org> (accessed 7 May 2024).
- HALLEGRAEFF, G. M. & C. J. BOLCH. 1991. Transport of toxic dinoflagellate cysts via ships' ballast water. *Marine Pollution Bulletin* 22: 27-30. DOI:10.1016/0025-326X(91)90441-T
- HALLEGRAEFF, G., D. M. ANDERSON, C. BELIN, M. Y. DECHRAOUI BOTTEIN, E. BRESNAN, M. CHINAIN, H. ENEVOLDSEN, M. IWATAKI, B. KARLSON, C. H. MCKENZIE, I. SUNESEN, G. C. PITCHER, P. PROVOOST, A. RICHARDSON, L. SCHWEIBOLD, P. A. TESTER, V. L. TRAINER, A. T. YÑIGUEZ & A. ZINGONE. 2021. Perceived global increase in algal blooms is attributable to intensified monitoring and emerging bloom impacts. *Communications Earth & Environment* 2:117. DOI:10.1038/s43247-021-00178-8
- HEAD, M. J. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. Chapter 30 In: Jansonius J & D. C. McGregor, (Eds.). *Palynology, principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Vol 3. pp 1197-1248.
- HII, K. S., M. MOHD-DIN, Z. LUO, S. N. TAN, Z. F. LIM, L. K. LEE, S. C. Y. LEONG, S. T. TENG, H. GU, X. CAO, P. T. LIM & C. P. LEAW. 2021. Diverse harmful microalgal community assemblages in the Johor Strait and the environmental effects on its community dynamics. *Harmful Algae* 107: 102077. DOI:10.1016/j.hal.2021.102077
- HOLMES, R. W., P. M. WILLIAMS & R. W. EPPLEY. 1967. Red water in La Jolla Bay, 1964-1966. *Limnology and Oceanography* 12: 503- 512. DOI:10.4319/lo.1967.12.3.0503
- HOPPENRATH, M., T. R. BACHVAROFF, S. M. HANDY, C. F. DELWICHE & B. S. LEANDER. 2009. Molecular phylogeny of ocelloid-bearing dinoflagellates (Warnowiaceae) as inferred from SSU and LSU rDNA sequences. *BMC Ecology and Evolution* 9(1): 116. DOI:10.1186/1471-2148-9-116
- HOPPENRATH, M., N. YUBUKI, T. R. BACHVAROFF & B. S. LEANDER. 2010. Re-classification of *Pheopolykrikos hartmannii* as *Polykrikos* (Dinophyceae) based partly on the ultrastructure of complex extrusomes. *European Journal of Protistology* 46(1): 29-37. DOI:10.1016/j.ejop.2009.08.003
- HULBURT, E. M. 1957. The Taxonomy of Unarmored Dinophyceae of Shallow Embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biological Bulletin* 112(2): 196-219. DOI:10.2307/1539198

- IMAI, I., M. YAMAGUCHI & Y. HORI. 2006. Eutrophication and occurrences of harmful algal blooms in the Seto Inland Sea, Japan. *Plankton and Benthos Research* 1(2): 71-84. DOI:10.3800/pbr.1.71
- JEONG, H. J., Y. D. YOO, K. H. LEE, T. H. KIM, K. A. SEONG, N. S. KANG, S. Y. LEE, J. S. KIM, S. KIM & W. H. YH. 2013. Red tides in Masan Bay, Korea in 2004-2005: I. Daily variations in the abundance of red-tide organisms and environmental factors. *Harmful Algae* 30 (Suppl.1): 75-88. DOI:10.1016/j.hal.2013.10.008
- KIM, H. G., J. S. PARK & S. G. LEE. 1990. Coastal algal blooms caused by the cyst-forming dinoflagellates. *Bulletin of The Korean Society* 23(6): 468-474.
- KIM, K.Y., M. IWATAKI & C. H. KIM. 2008. Research Note: Molecular phylogenetic affiliations of *Dissodinium pseudolunula*, *Pheopolykrikos hartmannii*, *Polykrikos* cf. *schwartzii* and *Polykrikos kofoidii* to *Gymnodinium* sensu stricto species (Dinophyceae). *Phycological Research* 56(2): 89-92. DOI:10.1111/j.1440-1835.2008.00489.x
- KONTAS, A., F. KUCUKSEZGIN, O. ALTAY & E. ULUTURHAN. 2004. Monitoring of eutrophication and nutrient limitation in the Izmir Bay (Turkey) before and after wastewater treatment plant. *Environment International* 29: 1057-1062. DOI:10.1016/S0160-4120(03)00098-9
- KWAK, K. Y., J. Y. YOUN, H. J. KIM, K. H. HAN, Z. LI & H. H. SHIN. 2022. Resting cysts and vegetative cells of *Pheopolykrikos hartmannii* (W. Zimmermann) Matsuoka & Fukuyo (Dinophyceae): Morphology, phylogeny, and effect of temperature on germination. *Korean Journal of Environmental Biology* 40(4): 387-397. DOI:10.11626/KJEB.2022.40.4.387
- LEE, M. J., H. J. JEONG, K. H. LEE, S. H. JANG, J. H. KIM & K. Y. KIM. 2015. Mixotrophy in the nematocyst-taeniocyst complex-bearing phototrophic dinoflagellate *Polykrikos hartmannii*. *Harmful Algae* 49: 124-134. DOI:10.1016/j.hal.2015.08.006
- LIU, X., Y. LIU, Z. CHAI, Z. HU & Y. Z. TANG. 2023. A combined approach detected novel species diversity and distribution of dinoflagellate cysts in the Yellow Sea, China. *Marine Pollution Bulletin* 187:114567. DOI:10.1016/j.marpolbul.2022.114567
- MATSUOKA, K. & Y. FUKUYO. 1986. Cyst and motile morphology of a colonial dinoflagellate *Pheopolykrikos hartmannii* (Zinunermann) comb. nov. *Journal of Plankton Research* 8(4): 811-818. DOI:10.1093/plankt/8.4.811
- MATSUOKA, K. & Y. FUKUYO. 2002. Technical Guide for Modern Dinoflagellate Cyst Study. WESTPAC-HAB/WEATPAC/IOC, *Japanese Society for the Promotion of Science*, pp. 29.
- MIZUSHIMA, K., K. MATSUOKA & Y. FUKUYO. 2007. Vertical distribution of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Dinophyceae) cysts in Ambon Bay and Hurun Bay, Indonesia. *Plankton and Benthos Research* 2(4):163-174. DOI:10.3800/pbr.2.163
- MONTES, R., X. ROJAS, P. ARTACHO, A. TELLO & R. QUINONES. 2018. Quantifying harmful algal bloom thresholds for farmed salmon in southern Chile. *Harmful Algae* 77: 55-65. DOI:10.1016/j.hal.2018.05.004
- MORQUECHO, L. & C. LECHUGA-DEVÉZE. 2003. Dinoflagellate cysts in recent sediments from Bahía Concepción, Gulf of California. *Botanica Marina* 46: 132-141. DOI:10.1515/BOT.2003.014
- MMG, 2017. Marine Monitoring Guidelines. Ministry of Environment and Urbanization of the Republic of Turkey, Directorate General Environmental Impact Assessment, Permit and Inspection, TÜBİTAKMAM Press. ISBN: 978-605-5294-84-7, pp. 442.
- OTERO, P. & M. SILVA. 2022. Emerging Marine Biotoxins in European Waters: Potential Risks and Analytical Challenges. *Marine Drugs* 20(3): 199. DOI:10.3390/md20030199
- PARK, T. G., W. A. LIM, Y. T. PARK, C. K. LEE & H. J. JEONG. 2013. Economic impact, management and mitigation of red tides in Korea. *Harmful Algae* 30: 131-143. DOI:10.1016/j.hal.2013.10.012
- PARK, B. S., J. H. KIM, J. H. KIM, S. H. BAEK & M. S. HAN. 2018. Intraspecific bloom succession in the harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) extended the blooming period in Korean coastal waters in 2009. *Harmful Algae* 71: 78-88. DOI:10.1016/j.hal.2017.12.004
- PEÑA-MANJARREZ, J., J. HELENES, G. GAXIOLA-CASTRO & E. ORELLANA-CEPEDA. 2005. Dinoflagellate cysts and bloom events at Todos Santos Bay, Baja California, México, 1999-2000. *Continental Shelf Research* 25: 1375-1393. DOI:10.1016/j.csr.2005.02.002
- POSPELOVA, V., G. L. CHMURA & H. A. WALKER. 2004. Environmental factors influencing the spatial distribution of dinoflagellate cyst assemblages in shallow lagoons of southern New England (USA). *Review of Palaeobotany and Palynology* 128(1-2): 7-34. DOI:10.1016/S0034-6667(03)00110-6
- POSPELOVA, V. & S. J. KIM. 2010. Dinoflagellate cysts in recent estuarine sediments from aquaculture sites of southern South Korea. *Marine Micropaleontology* 76(1-2): 37-51. DOI:10.1016/j.marmicro.2010.04.003
- POSPELOVA, V., S. ESENKULOVA, S. C. JOHANNESSEN, M. C. O'BRIEN & R. W. MACDONALD. 2010. Organic-walled dinoflagellate cyst production, composition and flux from 1996 to 1998 in the central Strait of Georgia (BC, Canada): A sediment trap study. *Marine Micropaleontology* 75(1-4): 17-37. DOI:10.1016/j.marmicro.2010.02.003
- PRICE, A. M. & V. POSPELOVA. 2011. High-resolution sediment trap study of organic-walled dinoflagellate cyst production and biogenic silica flux in Saanich Inlet (BC, Canada). *Marine Micropaleontology* 80(1-2): 18-43. DOI:10.1016/j.marmicro.2011.03.003
- RACHMAN, A., H. THOHA, M. D. B. INTAN, O. R. SIANTURI, Y. WITASARI, S. P. A. WIBOWO & M. IWATAKI. 2022. Dinoflagellate Cyst Distribution in Relation to the Sediment Composition and Grain Size in the Coastal Area of Pangkajene, South Sulawesi, Indonesia. *ILMU KELAUTAN: Indonesian Journal of Marine Sciences* 27(2): 111-123. DOI:10.14710/ik.ijms.27.2.111-123
- RUBINO, F., M. BELMONTE & B. S. GALIL. 2017. Plankton resting stages in recent sediments of Haifa port, Israel (Eastern Mediterranean)-Distribution, viability and potential environmental consequences. *Marine Pollution Bulletin* 116(1-2): 258-269. DOI:10.1016/j.marpolbul.2016.12.078
- RUKMINASARI, N. & A. TAHIR. 2021. Species Assemblages and Distribution of Dinoflagellate Cysts from three Estuaries Sediment's of Makassar Strait, Eastern Indonesia. *OnLine Journal of Biological Sciences* 21(2): 232-244. DOI:10.3844/ojbsci.2021.232.244

- SHIN, H. H., Y. H. YOON, Y. O. KIM & K. MATSUOKA. 2011. Dinoflagellate cysts in surface sediments from southern coast of Korea. *Estuaries and Coasts* 34: 712-725. DOI:10.1007/s12237-011-9373-y
- SMAYDA, T. J. 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography* 42: 1137-1153. DOI:10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1137
- STEIDINGER, K. A. & K. TANGEN. 1997. Dinoflagellates. In: Tomas C.R. (Eds.) *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, San Diego, U.S.A. pp 448-449. DOI:10.1016/B978-012693018-4/50005-7
- TANG, Y. Z., M. J. HARKE & C. J. GOBLER. 2013. Morphology, phylogeny, dynamics, and ichthyotoxicity of *Pheopolykrikos hartmannii* (Dinophyceae) isolates and blooms from New York, USA. *Journal of Phycology* 49(6): 1084-1094. DOI:10.1111/jpy.12114
- TANG, Y. Z. & C. J. GOBLER. 2015. Sexual resting cyst production by the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*: a potential mechanism contributing to the ubiquitous distribution of a harmful alga. *Journal of Phycology* 51(2): 298-309. DOI:10.1111/jpy.12274
- THANGARAJ, P., T. G. PARK & J. S. KI. 2017. Molecular cloning reveals co-occurring species behind red tide blooms of the harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*. *Biochemical Systematics and Ecology* 70: 29-34. DOI:10.1016/j.bse.2016.10.021
- UZAR, S., H. AYDIN & E. MINARECI. 2010. Dinoflagellate cyst assemblages in surface sediments from Homa Lagoon (Izmir Bay, eastern Aegean Sea, the Mediterranean). *Scientific Research and Essays* 5(3): 285-295.
- WANG, Z., K. MATSUOKA, Y. QI, J. CHEN & S. LU. 2004. Dinoflagellate cyst records in recent sediments from Daya Bay, South China Sea. *Phycological Research* 52(4): 396-407. DOI:10.1111/j.1440-1835.2004.tb00348.x
- YANG, A., Z. HU & Y. TANG. 2018. Solid sand particle addition can enhance the production of resting cysts in dinoflagellates. *Journal of Oceanology and Limnology* 36(2): 273-280. DOI:10.1007/s00343-018-6291-x
- ZIMMERMANN, W. 1930. Neue und wenig bekannte Kleinalgen von Neapel IV. *Zeitschrift für Botanik* 23: 421-442.

Análisis del manejo de *Pontederia crassipes* (Liliopsida): una perspectiva integral

Management of *Pontederia crassipes* (Liliopsida): a general framework

J. Andrés Valencia-Espinosa¹*, Omar Yair Durán-Rodríguez^{2*} y Juan P. Ramírez-Herrejón^{3*}

Recibido: 26 de abril de 2024.

Aceptado: 30 de agosto de 2024.

Publicado: abril de 2025.

RESUMEN

Antecedentes. El aumento en el intervalo de distribución de las plantas acuáticas invasoras (PAI) amenaza a los ecosistemas de agua dulce. No obstante, el estado del arte de la biología de las invasiones se ha centrado en los métodos de control, rasgos invasivos e impactos al ecosistema, pero poco en las interacciones invasor-ecosistema, que permita ampliar el entendimiento del fenómeno y proponer medidas de gestión integral. **Objetivos.** Este artículo de revisión sistematiza la información disponible de *Pontederia crassipes* en un marco de manejo integral. **Métodos.** Se realizó un análisis de coocurrencia con el software Vosviewer® para identificar y evaluar las diferentes líneas de conocimiento. Con base en criterios para la conservación del paisaje, se realizó un análisis cualitativo y narrativo para discutir el manejo ecosistémico e integral de *P. crassipes*. **Resultados.** A partir de 1970 las investigaciones de la especie aumentaron exponencialmente, India, China y Sudáfrica destacaron en sus aportaciones del control y manejo. Las principales líneas de investigación identificadas en el análisis bibliométrico fueron “Biosorción y tratamiento de aguas”, “Aprovechamiento, composta y biocombustible”, “Control de malezas y ecosistemas”, “Fitorremediación y metales pesados” y “Humedales artificiales y remoción de nutrientes”. Las tendencias muestran un camino favorable para el enfoque integral de *P. crassipes*. No obstante, aún falta acentuar esfuerzos en aspectos sociales y políticos, factores antrópicos, procesos a nivel de cuenca y multi-escala. Se proponen trece cambios de paradigmas, inspirados en criterios basados en la ecología del paisaje. **Conclusiones.** El manejo de *P. crassipes* deberá de considerar el contexto local, el manejo conjunto especie-ecosistema y esquemas adaptativos de largo plazo. Este estudio aporta un marco general para el manejo integral de *P. crassipes* y vislumbra aproximaciones conceptuales y prácticas.

Palabras clave: enfoque ecosistémico, lirio acuático, manejo sostenible, resiliencia, ecología del paisaje.

ABSTRACT

Background. Expansions in the range of invasive alien macrophytes (IEM) threaten freshwater ecosystems. However, the state of the art of invasion biology, not much attention has been given to invader-ecosystem interactions that would allow us to expand the understanding of the phenomenon and propose comprehensive management measures; predominating studies focused on control methods, invasive traits and impacts to the ecosystem. **Goals.** This review article centers on contextualizing the available information about *Pontederia crassipes* or water hyacinth in an integrated management framework. **Methods.** A co-occurrence analysis was performed using Vosviewer® software to identify and evaluate the different lines of knowledge on the topic. Based on landscape conservation criteria, a qualitative and narrative analysis was conducted to discuss the ecosystemic and integrated management of *P. crassipes*. **Results.** Since 1970, research on the species increased exponentially. Countries such as India, China and South Africa have stood out in their contributions to control and management. The main lines of research identified in the bibliometric analysis were five: “Biosorption and water treatment”, “Use, compost and biofuel”, “Weed control and ecosystems”, “Phytoremediation and heavy metals” and “Artificial wetlands and nutrient removal”. These trends indicate a favorable path for the comprehensive approach to *P. crassipes*. However, efforts still need to be emphasized on social and political aspects, anthropic factors, basin-level and multi-scale processes. Thirteen paradigm shifts are proposed, inspired by criteria based on landscape ecology. **Conclusions.** The management of *P. crassipes* will require considering the local context, the joint species-ecosystem management and long-term adaptive schemes. This study provides a general framework for the integrated management of *P. crassipes* and aims to offer conceptual and practical approaches.

Key words: ecosystem approach, landscape ecology, resilience, sustainable management, water hyacinth.

¹ Facultad de Ciencias Naturales, Campus-Juriquilla, Universidad Autónoma de Querétaro. Av. de las Ciencias S/N, Nuevo Juriquilla, Juriquilla, Santiago de Querétaro, Querétaro, 76230. México. jose.valencia@uaq.mx

^{2*} Programa institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Naturales, Campus-Juriquilla, Universidad Autónoma de Querétaro. Av. de las Ciencias S/N, Nuevo Juriquilla, Juriquilla, Santiago de Querétaro, Querétaro, 76230. México. oduran22@alumnos.uaq.mx

³ CONACYT-Universidad Autónoma de Querétaro, Laboratorio de Calidad de Agua y Suelos, Carretera a Chichimequillas S/N, Ejido Bolaños, Santiago de Querétaro, Querétaro, 76140. México. ramirezherrejon@gmail.com

*Corresponding author:

Omar Yair Durán-Rodríguez: e-mail: oduran22@alumnos.uaq.mx

To quote as:

Valencia-Espinosa, J. A., O. Y. Durán-Rodríguez & J. P. Ramírez-Herrejón. 2025. Análisis del manejo de *Pontederia crassipes* (Liliopsida): una perspectiva integral. *Hidrobiológica* 35 (1): 67-96.

DOI:10.24275/MRGJ1723

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de todo el mundo continúan modificándose por la presencia de especies invasoras (EI) (Seebens *et al.*, 2017). Los de agua dulce son afectados tanto por EI, como por alteraciones en las condiciones del hábitat, en particular por sobreexplotación, regulación del caudal, contaminación y cambio de uso del suelo (Dudgeon, 2019). La presencia de EI se correlaciona espacialmente con la de especies amenazadas (Bellard *et al.*, 2016; Tasker *et al.*, 2022), aunque la influencia de otros estresores como los relacionados a la pérdida de hábitat, hace poco probable que estas sean los únicos impulsores de la extinción de especies (Bellard *et al.*, 2016). Plantas acuáticas invasoras (PAI) provenientes de los trópicos son prolíficas y modifican rápidamente el paisaje (Thomaz *et al.*, 2015). Por lo que sus impactos junto con modificaciones impulsadas por el cambio climático y presiones antrópicas locales pueden provocar el colapso de sistemas de agua dulce (Lind *et al.*, 2022). Es importante aclarar que la etiqueta de invasor será usada para aquellas especies de plantas que se han naturalizado y que producen descendencia reproductiva, en el caso concreto para aquellas que se propagan por raíces, rizomas, estolones o tallos rastreros con un crecimiento $>6\text{m}/3$ años (Richardson *et al.*, 2000).

El jacinto de agua o buchón de agua también conocido como lirio acuático, nombre con el que será referido en este documento (*Pontederia crassipes* C. Martius), es una macrófita acuática libre flotadora de la familia Pontederiaceae (Cook, 1998). Es originaria de la cuenca del Amazonas, en el Continente Americano, con su posterior dispersión natural a Sudamérica e introducción al Caribe, Centro y Norteamérica (Barrett & Forno, 1982). En el año 2000 la Unión Internacional para la conservación de la naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) incluyó a *P. crassipes* en la lista “100 de las peores especies exóticas invasoras del mundo”, por ser estas consideradas como la segunda causa de pérdida de hábitat y extinción de especies (Boudjelas *et al.*, 2000). Como especie exótica tiene una distribución pantropical (Coetzee *et al.*, 2009), que podría extenderse a zonas templadas por el incremento de la temperatura global, y ante la falta de legislaciones que prevengan su propagación (Coetzee *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2010). A su vez, *Pontederia crassipes* puede ser clasificada en un subgrupo dentro de las especies invasoras denominado “transformadores” debido a su capacidad de modificar la condición o forma del ecosistema de manera sustancial, no obstante el término común referido será el de “invasor” o PAIs para plantas acuáticas invasoras; otro término válido y que será mencionado es el de “maleza”, para aquellas plantas, no necesariamente exóticas, que crecen en sitios no deseados y provocan daños económicos y ambientales detectables (Richardson *et al.*, 2000).

Las estrategias de manejo para el control de *P. crassipes*, incluyen: remoción, trituración y el uso de agentes químicos o biológicos. De estas, se ha observado que la implementación integrada de dos o más métodos ofrece mejores resultados (cercano al 100%) que las que utilizan solo uno (64.4%) (Karouach *et al.*, 2022). No obstante, el control del lirio no resuelve el estado de degradación del sistema, pues este no es el problema *per se*, ya que su dominancia responde a alteraciones hidrológicas y a la carga de nutrientes, que han afectado la resiliencia del ecosistema (Salgado *et al.*, 2019). Esto provoca que las invasiones persistan aun con un control exitoso, favorecidas por las interacciones químicas y biológicas del ecosistema (Jeppesen *et al.*, 2007), que, de no considerarse en el manejo, puede ser perturbado el equilibrio del sistema y provocar un cambio de estado a uno dominado por cianobacterias (Lugo *et al.*, 1998). Experiencias previas evidencian la ineffecti-

vidad de los esquemas de control tradicionales y con ello la necesidad de proyectos integrales, es así como en México no se ha observado un avance significativo en el control de *P. crassipes*. Así, para 1977 se registró 402.62 km² de aguas infestadas (Contreras & Carlos, 1981) y en la actualidad (2023) la cobertura se estima por arriba de los 400 km², aunque no se dispone de una evaluación precisa (CONABIO, 2022).

Acabar con las invasiones del lirio acuático se percibe complejo, pues esta especie cuenta con una alta tasa de crecimiento y reproducción (Imaoka & Teranishi, 1988), tolerancia a un amplio intervalo de condiciones (Haller *et al.*, 1974; Wan *et al.*, 2006; You *et al.*, 2013) y persistencia a largo plazo en los bancos de semillas (Sullivan & Wood, 2012). Así también, las invasiones se han favorecido con el incremento de los impactos antropogénicos y los altos niveles de nutrientes (Carpenter *et al.*, 2011; Rodríguez-Merino *et al.*, 2018). A su vez, un grupo de expertos de “The International Aquatic Plants Group” enfatizó la necesidad de estudios más complejos, enfocados a interacciones a distintas escalas espacio-temporales, pues estos se ocupan para mejorar la predictibilidad de los patrones comunitarios y para la planificación de acciones de restauración y gestión de mayor impacto (Hofstra *et al.*, 2020).

En este sentido, el presente artículo se centra en revisar de forma cuantitativa y cualitativa la literatura científica relacionada con *P. crassipes* para contextualizarla en un marco para su manejo integral, considerando criterios de la ecología del paisaje. La necesidad de perspectivas ecosistémicas, holísticas y a multi escala ya ha sido enfatizada en el control de las PAIs (Hill *et al.*, 2020; Hofstra *et al.*, 2020; Howard & Chege, 2007; Navarro, 2000). No obstante, aunque el número de publicaciones para el estudio de las PAIs ha aumentado desde la década de 1960, de estas 32.8% se enfocan a las características que hacen invasora a la especie, el 9.3% a la susceptibilidad de las comunidades a ser invadidas y el 8.1% al estudio conjunto de ambos procesos, lo que refleja un sesgo de enfoque y una falta de integración de la interacción invasor-ecosistema (Evangelista *et al.*, 2014).

MÉTODOS

Se realizó un análisis cuantitativo de la literatura sobre *Pontederia crassipes* presente en la base de datos de Scopus®, a través de la minería de texto y creación de redes de coocurrencia de palabras clave (RCPC) con el uso del software Vosviewer® (Liden University, 2023). A su vez se descargaron todos los resultados correspondientes a la búsqueda (Water hyacinth OR *Eichhornia crassipes* OR *Pontederia crassipes*) de sus secciones: título, resumen palabras clave y año. Se incluyó el sinónimo taxonómico “*Eichhornia crassipes* (Martius) Solms” en la búsqueda por su relevancia bibliográfica, 22 veces más resultados que *P. crassipes* en Google Académico; esto debido a una actualización reciente de la filogenia basada en nuevos datos morfológicos y moleculares que delimitó el género *Eichhornia* dentro de *Pontederia* (Pellegrini *et al.*, 2018).

El RCPC es un gráfico bidimensional que representa la relación de los términos analizados y los reúne en unidades conocidas como clusters. Estos son grupos de palabras que se forman por la “proximidad” de sus elementos en función a su coincidencia en los documentos, medida dada por la divergencia de Kullback-Leibler que permite comparar la relevancia de coocurrencia entre sintagmas nominales y así formar grupos cuya relación conforman un “tema” (van Eck & Waltman, 2011). Adicionalmente, de la base de datos del Sistema Global de Informa-

ción sobre la Biodiversidad (GBIF, 2024) se descargaron los registros de presencia de *P. crassipes*. El cambio de tendencia en el número de registros fue analizado mediante la prueba de Chow (Lee, 2008), para validar estadísticamente la existencia de un cambio estructural entre los modelos de regresión lineal de los dos periodos donde se propone un cambio de tendencia.

Para definir el marco general abordado en este artículo, también se realizó una búsqueda bibliométrica de *P. crassipes* enfocada en ubicar

tendencias de investigación hacia el desarrollo de una perspectiva integral, para esto se eligieron como referencia los criterios para la conservación del paisaje del artículo de Lindenmayer *et al.* (2008). Para cada criterio se establecieron palabras clave seleccionadas de forma cualitativa por su relevancia teórica, metodológica y de manejo, dentro de cada contexto (tabla 1). La búsqueda se realizó en Scopus® utilizando operadores booleanos: water hyacinth OR *Eichhornia crassipes* OR *Pontederia crassipes* AND "Palabra clave" (en inglés).

Tabla 1. Palabras clave utilizadas en el análisis bibliométrico para ubicar las tendencias investigativas de *Pontederia crassipes* desde un enfoque integral, con base a los 13 criterios de Lindenmayer *et al.*, 2008.

Criterios propuestos por Lindenmayer et al. (2008)	Palabras clave utilizadas en la búsqueda de literatura (traducción entre paréntesis)
Establecer metas.	
1. Desarrollar visiones compartidas de largo plazo y con objetivos cuantificables,	Conservation, goal, economic, social, preservation, restoration, political, management, planning (conservación, meta, económico, social, preservación, restauración, política, gestión, planificación).
Criterios espaciales.	
2. Gestionar todo el mosaico, no solo las piezas.	Patch, mosaic, community, landscape, environment, habitat, mats (parche, mosaico, comunidad, paisaje, medio ambiente, hábitat, esteras).
3. Considerar tanto la cantidad como la configuración del hábitat y tipos particulares de cobertura terrestre.	Configuration, alternative stable state, threshold, model, dynamics, heterogeneity, homogeneity (configuración, estado estable alternativo, umbral, modelo, dinámica, heterogeneidad, homogeneidad).
4. Identificar especies, procesos y elementos del paisaje desproporcionadamente importantes.	Key resources, impact, ecosystem modification, interactions, assemblage, community effects, anthropic, competition (recursos clave, impacto, modificación del ecosistema, interacciones, ensamblaje, efectos en la comunidad, antrópico, competencia).
5. Integrar los ambientes acuáticos y terrestres.	Terrestrial, basin, watershed, riverside, nutrient input, floodplain, floods, land-use, transition zone, connectivity (terrestre, cuenca, cuenca hidrográfica, ribera, aporte de nutrientes, llanura aluvial, inundaciones, uso de la tierra, zona de transición, conectividad).
6. Utilizar una clasificación del paisaje y modelos conceptuales adecuados a los objetivos.	Physiographic, mapping, landscape classification, geographic information system, land-cover (fisiográfico, cartografía, clasificación del paisaje, sistema de información geográfica, cobertura del suelo).
Criterios temporales.	
7. Mantener la capacidad de los paisajes para recuperarse de las perturbaciones.	Disturbances, recovery, resilience, response, regime shift, succession, drivers (disturbios, recuperación, resiliencia, respuesta, sucesión, factores determinantes).
8. Gestionar para el cambio.	Global change, climate change, prevention, mitigation, adaptation (ambio global, cambio climático, prevención, mitigación, adaptación).
9. Los desfases temporales entre eventos y consecuencias son inevitables.	Resurgence, decline, long-term, management effects, period, paleolimnological, historical, side-effects (resurgimiento, declive, largo plazo, efectos de manejo, período, paleolimnológico, histórico, efectos secundarios).
Enfoques de gestión.	
10. Gestionar en un marco experimental.	Experimental, mesocosms, perspectives, intervention risk, potential scenarios, lessons learned (experimental, mesocosmos, perspectivas, riesgo de intervención, escenarios potenciales, lecciones aprendidas).
11. Gestionar tanto las especies como los ecosistemas.	Ecosystem service, bioremediation, rehabilitation, restoration, removal, containment, eradication (servicio ecosistémico, biorremediación, rehabilitación, restauración, remoción, contención, erradicación).
12. Gestionar a múltiples escalas.	Multiple scales, multiscale, inter-dependent, holistic, local scale, regional scale, large scale, global scale (múltiples escalas, multiescalar, interdependiente, holística, escala local, escala regional, gran escala, escala global).
13. Permitir la contingencia.	Latitude, altitude, tropical, temperate, local conditions, phenology, evaluation plan, specificity context, adaptive management (latitud, altitud, tropical, templado, condiciones locales, fenología, plan de evaluación, contexto específico, manejo adaptativo).

Para la construcción de las bases de datos se generó, por palabra clave, una búsqueda y un archivo extensión “.ris” y se integró un único archivo por grupo de criterios (4). De las bases de datos resultantes, se eliminaron aquellas palabras que se repetían en al menos tres o cuatro de estos, reduciendo el ruido causado por conceptos menos específicos, “palabras vacías” o “stop words” en inglés.

Posteriormente se discuten las implicaciones del manejo de *Pontederia crassipes* a través de un análisis narrativo (cualitativo) de la literatura académica relacionada a la especie (Ryan & Bernard, 2003). Para orientar la búsqueda se utilizaron los descriptores estandarizados ya definidos (tabla 1), esta se llevó a cabo en el buscador académico gratuito Google Académico, la literatura consultada incluyó artículos de investigación, revisiones y libros en español e inglés, así como publicaciones oficiales de instituciones internacionales y/o gubernamentales. La selección de la información presentada se definió con base en los criterios de Lindenmayer *et al.* (2008), a su vez, a través de la codificación de la información que se clasificó en cuatro categorías orientadas a contestar las siguientes preguntas: ¿El manejo de *P. crassipes* considera factores locales o se puede formular una propuesta universal? ¿Existen características deseables y no deseables de *P. crassipes* que influyan en la propuesta de su manejo? ¿Es necesario contemplar la restauración del medio para el manejo de *P. crassipes*? ¿Qué otras consideraciones deben ser tomadas en cuenta para un manejo integral de *P. crassipes*?, con las cuales se buscó reconocer y proponer cambios de paradigmas para el manejo de *P. crassipes* diferenciando enfoques no integrales de integrales. Por último, las reflexiones derivadas de las preguntas planteadas se organizaron en un marco general que sintetiza los aspectos clave para abordar el tema de manera exhaustiva y holística, estructurado en cuatro dimensiones, para la gestión de un plan de manejo para *P. crassipes*. Los componentes de estas dimensiones se definieron mediante criterios específicos de relevancia y actualidad, establecidos a partir de lo abordado entorno a los criterios de conservación del paisaje.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tendencias de investigación

Estado del conocimiento sobre el lirio acuático. Se encontraron 3,228 artículos de *P. crassipes* en Scopus® para la búsqueda general (water hyacinth OR *Eichhornia crassipes* OR *Pontederia crassipes*), del periodo 1943-2023. Los estudios de esta especie han aumentado exponencialmente (modelo polinómico, $R^2=0.89$) desde la década de 1980. En el análisis bibliométrico, el periodo anterior a 1970 registró un promedio menor a una publicación por año (7 artículos en 23 años), mientras que en esa década la media fue de 4.7 artículos anuales, en 1980 se observó una tendencia en aumento (Fig. 1). Un patrón similar se observó en los reportes de la presencia de *P. crassipes* del GBIF (1923-2024), aunque con un coeficiente cuadrático negativo (Fig. 1), indicando que el ritmo en aumento se está ralentizando (modelo polinómico, $R^2=0.46$). No obstante, en la década de los 70's del siglo XX hubo un cambio en la tendencia lineal de aproximadamente 7.8 veces mayor, comparado con los periodos de 1923-1969 y 1970-2023, que resultaron en una aceleración notable en el número de registros para el periodo reciente (Chow $p < 2.2e-16$). Este escenario coincide con lo observado por Seebens *et al.* (2017), quienes reportaron un aumento en el número de registros de especies exóticas alrededor del mundo entre 1970 a 2014, aunque para plantas vasculares este aumento ya se percibía desde el siglo XIX y se mantuvo durante el siglo XX.

Principales regiones y áreas de investigación. El análisis bibliométrico mostró que el país con mayor número de presencias en la búsqueda de *P. crassipes* fue la India seguida de China, Brasil, Estados Unidos y Sudáfrica (tabla 2). Los conceptos asociados al análisis sugirieron distintos enfoques de manejo entre India, China y Sudáfrica, en la India se centran en la fitorremediación de aguas residuales e industriales desde los humedales, mientras que China integra una perspectiva ecosistémica a través de monitoreos ambientales, seguimiento de comunidades bióticas y combate a la eutrofización por cosecha del lirio acuático. En

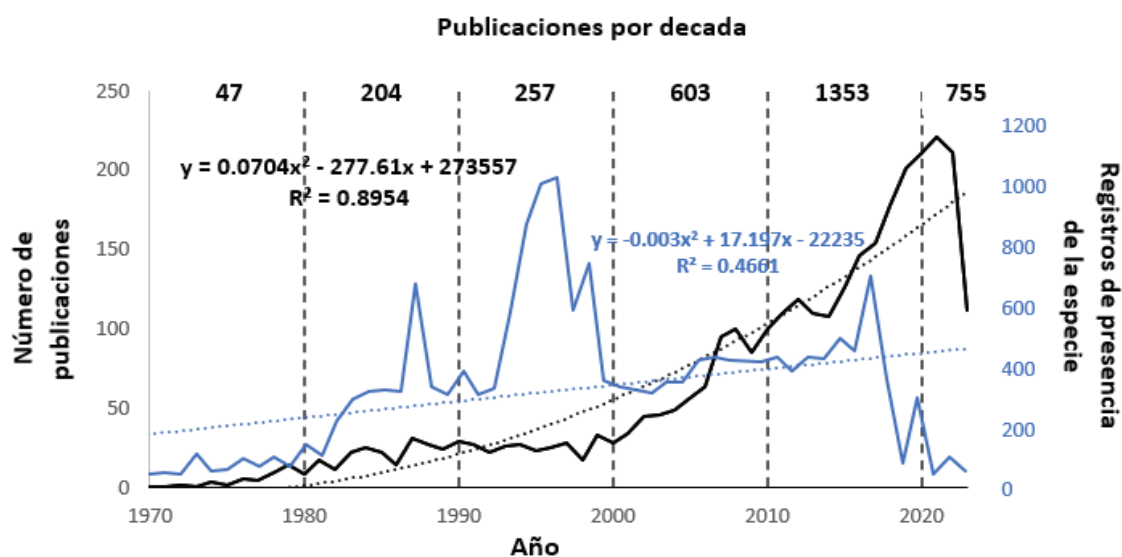


Figura 1 Tendencias en el número de publicaciones (Scopus®) y en el número de registros de presencia (GBIF) para *Pontederia crassipes* de 1970 a 2023. El dato correspondiente al año 2008 (3841 registros) se excluyó por ser considerado un valor atípico.

Sudáfrica los esfuerzos académicos se focalizaron en el control biológico, destaca como tema el uso del insecto *Eccritotarsus catarinensis* (Carvalho, 1948) (mírido). Por otro lado, Brasil se centró en aspectos ecológicos de *P. crassipes* en las llanuras de inundación, humedales naturales y aguas contaminadas. En Estados Unidos, California (delta Sacramento-San Joaquín) fue la localidad de mayor interés en el control de *P. crassipes* enfocada como maleza. África destaca como región, enfatizando los lagos del este, Lago Victoria (Kenia) y Lago Tana (Etiopía). En Egipto las investigaciones en El Delta del Nilo se centraron en la fitorremediación y monitoreo de la contaminación ambiental a través de *P. crassipes*, *Ceratophyllum demersum* Linnaeus y *Phragmites australis* (Cavanilles) Steudel.

En el RCPC se aprecian cinco clusters conceptuales sobre el estudio del lirio acuático (Fig. 2 y tabla 3). “Biosorción y tratamiento de aguas” centrado en los procesos sorción de contaminantes químicos y metales pesados. “Aprovechamiento, composta y biocombustible” enfocado a estudiar las variables y procesos que participan en la elaboración de estos productos. “Control de malezas y ecosistemas” centrado en el monitoreo ambiental y el estudio del impacto de las medidas de control, también se presenta *Pistia stratiotes* Linnaeus, especie que se ha enfocado en la fitorremediación. “Fitorremediación y metales pesados” orientado a sus aspectos metabólicos y químicos y “Humedales artificiales y remoción de nutrientes” centrado en la captura de fósforo y nitrógeno para el tratamiento de aguas residuales, profundizando en los procesos químicos y microbiológicos asociados.

Tendencias en un contexto integral. En la red de presencias, en las tendencias de investigación de la especie también se pudo apreciar la demanda de un enfoque integral; en su potencial para el tratamiento de aguas y fitorremediación, en su uso y aprovechamiento como materia

prima y finalmente en el estudio y evaluación de los métodos de control aplicados e impactos ecológicos asociados (Fig. 2). En el análisis temporal, de la búsqueda orientada a ubicar perspectivas integrales (tabla 4 y véase tabla 1), en el grupo “Establecer metas” se observó un constante interés en las últimas décadas (2000-2023) en el manejo integral. Se hace alusión al desarrollo de metas conjuntas al manejo del lirio acuático, como lo son la conservación y el desarrollo de actividades económicas (pesca y ganadería). En los años recientes 2020-2023 resaltó además la tendencia a considerar aspectos logísticos de sostenibilidad y económicos.

En el grupo “Criterios espaciales” en los años 2010-2023 destacó el estudio de las comunidades bióticas asociadas al lirio acuático; de macroinvertebrados (2010-2019), con *Cornops aquaticum* (Bruner, 1906) como la especie de mayor interés (control biológico) y de la comunidad microbiana asociada a la rizosfera (2020-2023). En el último periodo destacó también la introducción de tecnologías para el monitoreo satelital. Los términos asociados a “Criterios temporales” (2000-2023) sugieren un interés en la comprensión de las respuestas fisiológicas del lirio acuático a factores bióticos y abióticos. De 2000-2009 se incluye a *Paspalum* spp., que junto al lirio acuático se ha estudiado su ecología en sistemas como el Río Amazonas, Paraná y Orinoco (América del Sur), mientras que del 2010-2019 las tendencias se enfocaron al control de las poblaciones del lirio acuático y de sus implicaciones *a posteriori*, destaca *Microcystis aeruginosa* Kützinger, como una de las principales cianobacterias con florecimientos en aguas eutróficas y que es limitada por el efecto alelopático de *P. crassipes*. Finalmente, en el grupo “Enfoques de gestión” predominó como tema la biorremediación (2000-2023) con conceptos que se relacionan con la biosorción de metales pesados, tratamiento de aguas y fitorremediación.

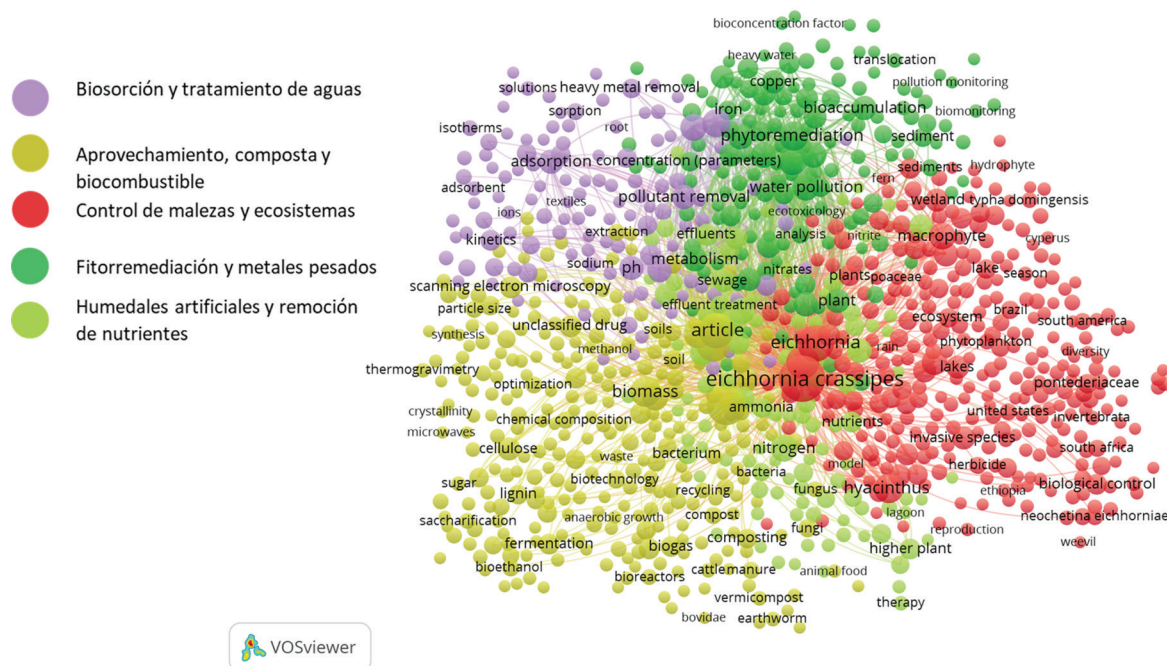


Figura 2 Red de co-presencias de palabras clave de los artículos relacionados a *Pontederia crassipes*, se observan cinco principales grupos conceptuales. Búsqueda bibliométrica en Scopus® (1970-2023).

Tabla 2. Países y regiones con mayor número de presencias en el análisis bibliométrico de *Pontederia crassipes* en Scopus® de 1970 a 2023.

País	Presencias	Regiones geográficas	Presencias
India	107	África	47
China	67	Lago Victoria	41
Brasil	60	América del Sur	38
Estados Unidos	43	Lagos del este de África	31
Sudáfrica	38	África subsahariana	30
Egipto	37	Asia	29
Argentina	27	Eurasia	28
Kenia	26	Norte América	19
Nigeria	23	Río Paraná	16
Etiopía	18	Asia del sur	15
México	18	California	11

En lo anterior se observa que hay una tendencia en enfocar a *P. crassipes* en contextos integrales tanto en su control, estudio y aprovechamiento. No obstante, si se revisa el número de presencias de los conceptos planteados en la búsqueda, se puede percatar que aún hay numerosas áreas de oportunidad de investigación (Fig. 3). Por ejemplo, en el desarrollo de objetivos, falta fortalecer perspectivas sociales y de conservación, además de que no se abordan aspectos políticos. En los criterios espaciales predominan aspectos relacionados al conocimiento ecológico del lirio acuático, mientras que los factores antrópicos y fisiográficos apenas comienzan a ser atendidos. Por otro lado, los enfoques que contemplan al paisaje y a la cuenca son menores, a la vez que se omiten términos relacionados (p. eg. mosaico, configuración, umbral, heterogeneidad, ribera y conectividad). En los criterios temporales se observa un interés inicial sobre el lirio acuático en el contexto del cambio climático, no obstante, respecto a otras ventanas temporales poco se ha desarrollado, ya sean pasadas (paleolimnológico e histórico) o futuras (adaptación, prevención, largo plazo), así como de las relacionadas a procesos ecológicos (recuperación, sucesión, declive, resurgimiento). Finalmente, en los enfoques de gestión, la mención de conceptos que sugieran aspectos adaptativos, de aprendizaje, evaluación y servicios ecosistémicos es baja, además de haber una ausencia en la comprensión de la especie a distintas escalas (multi escala, local, regional y global).

La trayectoria de México en el manejo del lirio acuático. En México, la contención del lirio acuático se ha centrado en su control, en los 50's con el uso de herbicidas, en los años 70's con la trituración y en los años 80's se abre el panorama al control biológico y a su cosecha, esta última considerada inviable. Su introducción se estima en la época del porfiriato (1876-1911) debido a su belleza ornamental, con su primer registro en 1926 (Gutiérrez López *et al.*, 1994) y su posterior extensión en el país, con una cobertura estimada de 40,262 hectáreas en 1977 (Contreras & Carlos, 1981). En los años cincuenta en el Lago Cajititlán, Jalisco, se aplicó por primera vez el herbicida 2,4-D para la contención del lirio acuático, medida que duró 7 años para después presentar una reinfestación. En México, otros herbicidas utilizados han sido glifosato, Diquat, Paraquat y combinaciones de estos (Gutiérrez López *et al.*, 1994). Dos décadas después, en 1973, surge una propuesta de manejo sostenible, dirigida por el Programa Nacional de Aprovechamiento Forrajero, en la presa de Valsequillo en Puebla, para vincular la cosecha del lirio acuático con su uso como alimento para el ganado. No obstante, el programa se consideró inviable por motivos presupuestales,

de investigación y operativo (Monsalvo Trujano, 1989). Este enfoque se vería entonces eclipsado por la trituración mecánica, cuando en 1971 llega la primera máquina trituradora al Lago de Pátzcuaro, la cual en cuatro años logró disminuir a casi la mitad de la cobertura vegetal (2,400ha), resultado que impulsó su aplicación al resto del país (Gutiérrez López *et al.*, 1994).

No obstante, se continuaron explorando otros enfoques, es así que en la década de los 70's y 80's, se ve potencial en el control biológico con el uso de la carpa herbívora *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) y el gorgojo *Neochetina eichhorniae* Warner, 1970, el primero generalista y el segundo específico a la planta (Gutiérrez López *et al.*, 1994). En 1991 se desarrolla el Centro Nacional de Referencia en Control Biológico de la Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (Camarena Medrano & Aguilar Zepeda, 2014; Martínez Jiménez, 2020). Por otro lado en 1988 en el seminario de Control y Aprovechamiento del Lirio Acuático se reconoce a las actividades antropogénicas como uno de los principales factores que favorecen la reproducción del lirio acuático (Díaz Zavaleta *et al.*, 1989). En el mismo evento, además, se discuten las implicaciones de su hundimiento sobre la carga orgánica del sistema tras su trituración, no obstante, se justifica esta medida como una de evento único y, por lo tanto, aunque con impacto negativo a corto plazo, beneficioso a la larga (Soto, 1989).

Con este panorama, el desarrollo de perspectivas integrales se retrasa en el país, pues el gobierno mexicano se centra en priorizar aquellos métodos que ofrezcan soluciones inmediatas, razón por lo que entre 1993 y 1994 el Programa de Control de Malezas Acuáticas promovió el financiamiento (con recursos federales, estatales e internacionales) a un número mayor de proyectos basados en herbicidas (Gutiérrez López *et al.*, 1994). Sin embargo, con el tiempo se observó que estas medidas no eran viables por sus daños al ecosistema, por ejemplo, entre 1997 y 1998, un estudio al programa de trituración en la presa de Valsequillo Puebla demostró que, aunque las afectaciones del triturado a la calidad del agua desaparecían pronto, el pico de anoxia y de amoníaco generado había impactado a las comunidades bióticas, desapareciendo especies icticas tras la intervención (Mangas-Ramírez & Gutiérrez, 2004). Así también en el año 2007 la Comisión de Medio Ambiente y Recursos Naturales de la LIX Legislatura de la Cámara de Diputados condenó el uso de glifosatos como medida de control, por su daño a los ecosistemas y salud humana, enfatizando que el problema real estaba en las descargas (Cámara de diputados, 2007).

No obstante, aun con los avances, el problema persiste prácticamente en las mismas dimensiones que las de hace un siglo. Como se mencionó anteriormente, actualmente la extensión del lirio acuático se estima por arriba de las 40,000 hectáreas (CONABIO, 2022). De tal forma que para el 2018 de 71 cuerpos de agua analizados 49 presentaban alguna especie de planta invasora. Presentándose en lagos como el de Chapala, Pátzcuaro y Cuitzeo, donde la pesca se ha abandonado como actividad viable y la agricultura como alternativa ha agravado el problema, incrementando el aporte de fertilizantes y sedimentos por erosión (Martínez Jiménez & Gómez Balandra, 2019). Adicionalmente el Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (IMTA) señala que hay un desconocimiento generalizado y falta de involucramiento por parte de los tres niveles de gobiernos, de la Comisión Nacional de Agua (CONAGUA) y de las comisiones estatales y municipales relacionadas (Martínez Jiménez & Gómez Balandra, 2019). El poco entendimiento del problema se refleja en el Programa de Control de Malezas de 1993, por el cual se limpiaron 40 mil hectáreas de lirio acuático para después presentarse un rebrote generalizado (Martínez Jiménez *et al.*, 2003). Es así que en la práctica el panorama no ha cambiado, pues los programas nacionales para el control de malezas continúan autorizando la venta y compra de herbicidas (Espinosa García & Vibrans, 2006) y los rebrotes no cesan en los sistemas de agua dulce alimentados con descargas urbanas (Martínez Jiménez & Gómez Balandra, 2019). Por lo que se puede concluir que, aunque en México se ha planteado la necesidad de un enfoque integral para el manejo de *P. crassipes* aún faltan esfuerzos para llevarlos a la práctica.

Rompiendo con viejos paradigmas. Convertir al adversario en aliado

Eje 1. Cada situación tiene su contexto.

Identificar y coordinar objetivos. La invasión de *P. crassipes* provoca problemáticas sociales, económicas y ecosistémicas, no obstante, un enfoque de manejo que englobe objetivos conjuntos en estos ámbitos y evaluados localmente puede motivar escenarios que generen bienestar (tabla 5, criterio 1). Las invasiones de agua dulce por PAIs representaron una pérdida de 32 mil millones de dólares a la economía mundial

(1975-2020), según datos de InvaCost (Macêdo *et al.*, 2024). En China de 1990 al 2000 la extracción manual del lirio acuático significó un gasto anual de 12 millones de dólares (Jianqing *et al.*, 2000) y afectó actividades como la pesca, navegación mercantil y funcionamiento de hidroeléctricas (Lu *et al.*, 2007). En el Lago Tana, Etiopía, un programa de remoción manual (2012-2018) se valoró insostenible en lo económico (un millón de dólares) y en lo social, debido al trabajo forzado (Enyew *et al.*, 2020). En temas de salud, en El Lago Victoria, el lirio acuático favoreció la presencia de especies como *Biomphalaria sudanica* (E. von Martens, 1870) y *Bulinus africanus* (Krauss, 1848), vectores de la esquistosomiasis (Gichuki *et al.*, 2012), y en Ghana, en el Río Tano se percibió un aumento en los casos de malaria, lo que afectó la posibilidad educativa de los niños en la región (Honlah *et al.*, 2019). Por otro lado, una estrategia de control mal implementada puede provocar el florecimiento de cianobacterias causando afectaciones dermatológicas, hepáticas y neurológicas por cianotoxinas (Berry *et al.*, 2011; Rivera Barquero, 2008). Los impactos ecológicos se relacionan con modificaciones fisicoquímicas del ecosistema y se abordan a detalle en apartados posteriores.

Así, la invasión del lirio acuático y su mala gestión, generan malestares tanto económicos como sociales y de salud. No obstante, los programas de manejo bien enfocados pueden generar más beneficios que costos, esto considerando que los gastos por daños se calculan en 18 veces más a los destinados en gestión (Macêdo *et al.*, 2024). En el estado de Luisiana, EEUU, se determinó una relación costo-beneficio de 1:34 para un programa combinado de control biológico-herbicida respecto a los beneficios generados (195 millones de dólares anuales) por los servicios ecosistémicos (Wainger *et al.*, 2018). La viabilidad económica de los programas de manejo también puede soportarse en el uso del lirio acuático para la elaboración de productos y su aprovechamiento como piensos, compostas, biocombustibles y materiales de adsorción (López Jerves, 2012; Reyes de Cabrales, 2009; Suárez, 2017; Zambrano-Saltos *et al.*, 2022). Esto ha permitido vislumbrar la cosecha del lirio acuático en un marco rentable, además de permitir el desarrollo de objetivos sociales y ecológicos (Harun *et al.*, 2021).

Tabla 3. Principales palabras clave por cluster en el análisis bibliométrico de *Pontederia crassipes* en Scopus® de 1970 a 2023. El número de presencias por palabra clave se muestra entre paréntesis.

Cluster	Palabras claves asociadas (Traducción entre paréntesis)
Biosorción y tratamiento de aguas.	Water pollutants (chemical) (276), adsorption (189), pH (185), chemistry (170), pollutant removal (164) (contaminantes del agua (químicos), adsorción, pH, química, eliminación de contaminantes).
Aprovechamiento, composta y biocombustible.	Biomass (385), controlled study (302), cellulose (144), temperature (102), fermentation (98) (biomasa, estudio controlado, celulosa, temperatura, fermentación).
Control de malezas y ecosistemas.	Water quality (219), <i>Pistia stratiotes</i> Linnaeus (164), eutrophication (140), invasive species (137), wetland (134) (calidad del agua, <i>Pistia stratiotes</i> , eutrofización, especies invasivas, humedal).
Fitorremediación y metales pesados.	Phytoremediation (374), water pollution (271), heavy metals (228), biodegradation (environmental) (214), metabolism (184) (fitorremediación, contaminación del agua, metales pesados, biodegradación (ambiental), metabolismo).
Humedales artificiales y remoción de nutrientes.	Nitrogen (240), Wastewater treatment (227), phosphorus (185), wetlands (149), sewage (143) (nitrógeno, tratamiento de aguas residuales, fósforo, humedales, aguas residuales).

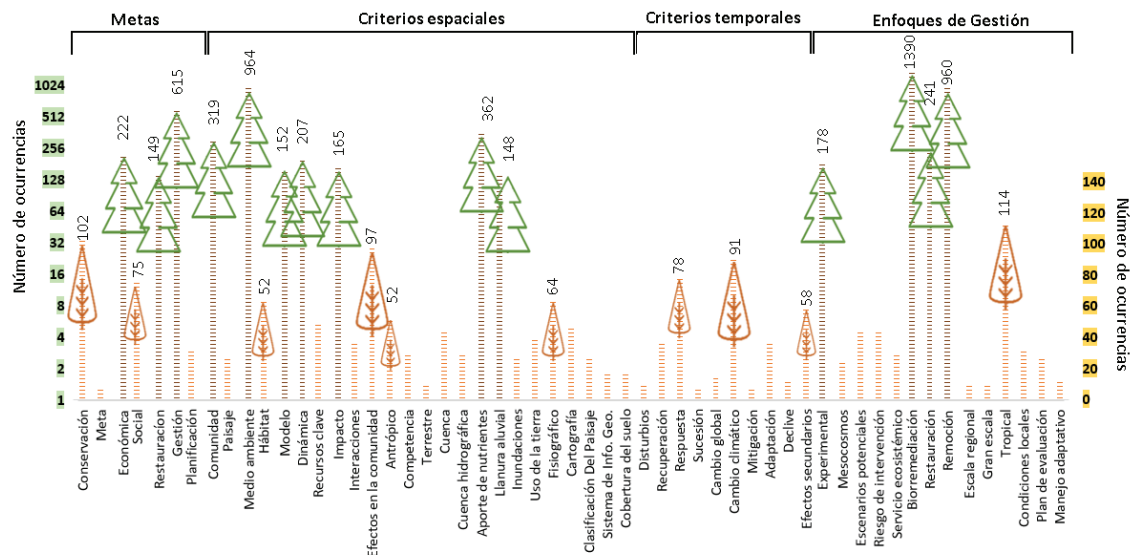


Figura 3 Número de presencias por palabra clave (incluyendo sus variaciones) que se presentaron en los resultados del análisis bibliométrico de Scopus® (1970-2023), en la búsqueda enfocada al desarrollo de una perspectiva integral para *Pontederia crassipes*. Eje izquierdo: escala logarítmica para #presencias >141, arriba de la media (en verde). Eje derecho: escala aritmética para #presencias <141 (en naranja). Con etiqueta valores >50.

Por lo tanto, el manejo de los sistemas invadidos por el lirio acuático debe dejar de considerar al control de la especie como único objetivo final. Además del económico, valores ecológicos, éticos y sociales también deben ser contemplados en el soporte del proyecto, aún con la dificultad de su representación numérica (Borrie & Armatas, 2022). Parte del fracaso del proyecto en el Lago Tana se debió a la falta de vinculación de objetivos enfocados al bienestar social y capacitación oportuna (Enyew *et al.*, 2020). No obstante, la disposición de la población campesina de esta región para contribuir en el control del lirio acuático se valoró en más de medio millón de euros y un millón de días-hombre por año, poniendo en evidencia el valor cultural del sitio, donde además los jóvenes fueron el sector más involucrado en las jornadas de recolección, por su preocupación ambiental y en el porvenir del lago (Van Oijstaeijen *et al.*, 2020). Por lo que es estratégico ubicar y unir a todos los actores interesados en resolver la problemática y propiciar vías de colaboración y sinergia entre objetivos (Navarro, 2000).

A su vez, se pueden desarrollar objetivos ecosistémicos. En China, en el Lago Yuehu, se aborda al lirio acuático como un elemento útil en la restauración de la calidad del agua (Zhang *et al.*, 2010). Mientras que en el Lago Dianchi en Baishan, también en China, un programa de recolección para 12,000 toneladas de lirio acuático se tradujeron en la remoción de 19.5 y 1.7 toneladas de nitrógeno y fósforo respectivamente, con mejores resultados contra la eutrofización respecto al dragado e introducción de plantas acuáticas sumergidas y emergentes (Wang *et al.*, 2012), a su vez estas visiones se han conjuntado con el impulso de alternativas a los herbicidas en el cuidado del medio ambiente, como lo son bioherbicidas e inhibidores de la reproducción asexual (Chu *et al.*, 2006).

Considerar las condiciones locales. Para mejorar los resultados a obtener en el manejo del lirio acuático es necesario estudiar las experiencias globales y contextualizarlas en los escenarios locales, pues la variabilidad en las condiciones no asegura resultados similares entre

sitios para una metodología dada (tabla 5, criterio 13). Así, estudios en el Río Saigón (Vietnam) y el Humedal Anzali (Irán), presentaron una mayor abundancia de lirio acuático en estaciones secas que en lluvias, esto probablemente por la inestabilidad causada ante el incremento del flujo hídrico (Janssens *et al.*, 2022; Zarkami *et al.*, 2021). Caso contrario, en el Río Letaba, en Sudáfrica, el lirio acuático infestó al río en un 63,82% en la temporada húmeda y en un 28,34% en la seca, atribuido a un mayor crecimiento por el incremento de la temperatura y disponibilidad de nutrientes debido a las escorrentías provenientes de zonas agrícolas (Thamaga & Dube, 2019), mientras que en el Lago Tana, en Etiopía, las lluvias aumentaron la disponibilidad de aguas someras preferidas por el lirio acuático (Dersseh *et al.*, 2020). A su vez, los valores locales en la temperatura, densidad y disponibilidad de nutrientes, que afectan la tasa de crecimiento del lirio acuático, deben ser una consideración relevante para aquellos programas que contemplan la cosecha de biomasa (Center & Spencer, 1981; Imaoka & Teranishi, 1988; Reddy *et al.*, 1990).

Las condiciones bióticas también pueden variar, por ejemplo, las interacciones del lirio acuático son menos predecibles en zonas tropicales, lo cual se puede deber a diversos factores. Por ejemplo, en zonas tropicales la vegetación flotante es menos preferida como refugio por el zooplancton respecto a las templadas, esto debido a la mayor depredación (Meerhoff *et al.*, 2007). Por otro lado, la restauración con macrófitas suele ser una opción en lagos templados pero en aguas tropicales y subtropicales resulta inviable, pues desajustes en el ecosistema desencadenan en mayor medida un crecimiento descontrolado de PAIs en los sistemas perturbados (Jeppesen *et al.*, 2012). También en aguas tropicales las medidas de control “top-down” suelen ser menos efectivas, pues disminuye la predictibilidad ante la mayor heterogeneidad y complejidad de las redes tróficas, la sobreposición de nichos, la mayor abundancia de especies de peces pequeños y las temporadas reproductivas más largas o numerosas (Jeppesen *et al.*, 2007).

Respecto al control biológico es importante considerar la especificidad del agente y su validación en la región, considerando las condiciones climáticas y biológicas locales (Center & Hill, 2002; Paterson *et al.*, 2019). Pues cepas de la misma especie pueden diferir en sus características, así para el hongo patógeno *Cercospora rodmanii* Conway, una cepa validada en Florida, EEUU, presentaba distinta especificidad con una cepa colectada en el Lago de Yuriria, México; la segunda patógena también para la remolacha común y la remolacha azucarera (Montenegro-Calderón *et al.*, 2011). Otra posibilidad es la de una especie críptica, como sucedió con *Ecritotarsus eichhorniae* Henry, 2017, confundida con *E. catarinensis* (Carvalho, 1948), ambas depredadoras del lirio acuático, pero con requerimientos de temperatura distintos (Paterson *et al.*, 2016, 2019).

Aunado a lo anterior, la concentración de nutrientes en el cuerpo de agua también afecta la calidad nutricional del tejido del lirio acuático y con ello el desempeño de algunos de los agentes biológicos (Center *et al.*, 2005; Center & Dray Jr, 2010). Entre los gorgojos *Neochetina bruchi* Hustache, 1926 y *N. eichhorniae* Warner, 1970, el último se afecta menos por los niveles de nutrientes, mientras que *N. bruchi* requiere de mayores concentraciones de N para mantener sus tasas reproductivas y poblaciones (Center *et al.*, 2005; Center & Dray Jr, 2010). También influye la estacionalidad, pues con el rebrote del lirio acuático tras el invierno *N. bruchi* se recupera primero que *N. eichhorniae*, favorecido por el alto valor nutritivo de los brotes (Center & Dray Jr, 2010). Para *Megamelus scutellaris* (Berg, 1883) los climas fríos limitan su desarrollo (May & Coetzee, 2013) y tras el invierno sus tasas de recuperación no le permiten alcanzar densidades significativas para ejercer un control (Miller *et al.*, 2021). Sucede también para *Cornops aquaticum*, inviable en los periodos de mayor densidad de lirio acuático, pero en invierno, aunque se reducen sus poblaciones, aumentan su densidad por m² de planta causando hasta 8 veces más daño (Adis & Junk, 2003).

A su vez las afectaciones por el crecimiento del lirio acuático al ecosistema pueden ser distintas. Inviernos fríos facilitan el crecimiento de otras plantas, así en Gainesville, Florida, una estacionalidad diferenciada entre *Hydrocotyle umbellata* Linnaeus y *P. crassipes* permite a ambas especies tener altos rendimientos, la primera florece en invierno y la segunda en verano (Agami & Reddy, 1991). En el Lago Fúquene, Colombia, *Egeria densa* Planchon y *P. crassipes* coexisten en una comunidad mixta, favoreciendo los niveles de diversidad, en áreas oxigenadas domina la primera, y en anóxicas la segunda, pero ofreciendo refugio a otras especies flotantes y emergentes (Salgado *et al.*, 2019). No obstante, faltan más estudios que consideren la variación de las densidades durante el año, pues observar diferencias de diversidad y riqueza es sencillo en temporadas de mayor abundancia en esteras (tapetes de vegetación entretejida) grandes; pero cuando el lirio acuático disminuye y su continuidad es fragmentada las dinámicas entre sitios pueden ser más difusas y complejas en el tiempo (Mirona *et al.*, 2014).

Integrar objetivos académicos. Los antecedentes teóricos y objetivos enfocados a la generación de conocimientos significativos tienen que integrarse a los esquemas operativos (tabla 5, criterio 10). Existe un amplio acervo de estudios de laboratorio, mesocosmos y de campo, que en su conjunto pueden aportar a la gestión de las PALs (Hofstra *et al.*, 2020). Investigaciones en las interacciones bióticas han aportado datos sobre el efecto de la sombra de las plantas emergentes sobre el lirio acuático (Agami & Reddy, 1990), o de las poblaciones de *P. crassipes* sobre otras macrófitas acuáticas (Harped *et al.*, 1995; Khanna

et al., 2012; Yu *et al.*, 2019), fitoplancton (Pei *et al.*, 2018; Wu *et al.*, 2012), zooplancton (Getnet *et al.*, 2020; Meerhoff *et al.*, 2007; Mirona *et al.*, 2014) y macroinvertebrados (Coetzee *et al.*, 2014; da Silva & Henry, 2020; Hartman *et al.*, 2019; Poi *et al.*, 2020). Considerando a su vez distintos escenarios, podría realizarse el análisis de competencias inter e intraespecíficas a distintas densidades entre macrófitas y con variaciones en las cantidades iniciales de las plantas (Center & Spencer, 1981; Njambuya & Triest, 2010); o en el efecto de la cobertura del lirio acuático sobre el zoo y fitoplancton a distintos porcentajes (Crossetti & Bicudo, 2008; Miranda & Hodges, 2000).

Los estudios enfocados a aspectos abióticos han permitido evaluar la relación de las concentraciones de nutrientes en la tasa de crecimiento del lirio acuático (Imaoka & Teranishi, 1988; Reddy *et al.*, 1990), en las respuestas fisiológicas ante sus fluctuaciones (Xie *et al.*, 2004) y como factores limitantes (Agami & Reddy, 1990; Shiralipour & Haller, 1981). También se ha evaluado el crecimiento del lirio acuático a distintas temperaturas y disponibilidad de luz (Wilson *et al.*, 2005a), los efectos de la heterogeneidad espacial o temporal sobre su integridad fisiológica (Gao *et al.*, 2013; Li & Wang, 2011; Oborny & Kun, 2002; Yu *et al.*, 2019) y ante la defoliación (Lyu *et al.*, 2016; Soti & Volin, 2010).

Algunos estudios científicos han determinado candidatos para el control biológico. Los más estudiados y con experiencias en campo, son *Neochetina bruchi*, *N. eichhorniae*, *Niphograpta albiguttalis* Warren, 1889 y *Orthogalumna terebrantis* Wallwork, 1965 (Cordo, 1999), las primeras dos especies tienen una amplia aceptación a nivel mundial por su especificidad y eficiencia (Julien *et al.*, 1999) y las otras dos se han sugerido como agentes complementarios a otras estrategias de control (Canavan *et al.*, 2014; Marlin *et al.*, 2013b; Oke *et al.*, 2012). Estudios con especies de miridos del género *Ecritotarsus* también han aumentado, resolviendo aspectos clave sobre la ecología y genética de estos (Burke & Coetzee, 2014; Coetzee *et al.*, 2007a; Taylor *et al.*, 2011). Especies de dípteros del género *Thrypticus* como *T. truncatus* Bickel & Hernández, 2004 y *T. sagittatus* Bickel & Hernández, 2004 así como el hemíptero *Megamelus scutellaris* también han sido evaluados en su potencial de control (Tipping *et al.*, 2014) y en su especificidad (Cordo *et al.*, 1999; Tipping *et al.*, 2011).

Otros agentes biológicos potenciales, son el ortóptero *Cornops aquaticum* que puede alimentarse tanto de *P. crassipes* como de *Oxycaium cubense* (Poepping & Kunth) Lye y la polilla *Xubida infusellus* Walker, 1863, que también se alimenta de *Pontederia cordata* Linnaeus, y aunque ambas especies prefieren al lirio acuático como alimento, se debe valorar su efecto potencial a otras plantas y en distintos escenarios, en dieta y ante escases de recursos (Franceschini *et al.*, 2014; Stanley *et al.*, 2007). A su vez, estudios enfocados a cepas de hongos han sido importantes para su aplicación como bioherbicidas, evaluando su infección primaria, en distintas condiciones de temperatura y humedad (Babu *et al.*, 2003; Dagno *et al.*, 2011; Galbraith, 1987); e infecciones secundarias causadas por propagación (Dagno *et al.*, 2012).

Los estudios de control biológico también requieren determinar sus afectaciones en las tasas de crecimiento del lirio acuático, la tasa de generación de nuevos clones y el remplazamiento de hojas (Canavan *et al.*, 2014; Coetzee *et al.*, 2007a). Deben de considerarse las condiciones ambientales y estacionales (Adis & Junk, 2003; Center & Dray Jr, 2010; Paterson *et al.*, 2019), aspectos nutrimentales (Bownes *et al.*, 2013; Burke & Coetzee, 2014; Center *et al.*, 1999) y relaciones de sinergia o antagonismo entre candidatos (Charudattan, 1986; Fire-

hun *et al.*, 2013; Jimenez & Balandra, 2007; Marlin *et al.*, 2013a). Así como identificar las unidades propicias para su liberación, pues más no significa siempre mejor; por ejemplo, en el Río de San Marcos, EEUU, parcelas con un tratamiento de 3000 gorgojos (*Neochetina*) ofrecieron mejores resultados que las de 4000, pues en el segundo caso el rápido deterioro de las poblaciones de lirio acuático dejó sin alimento a los gorgojos (Center *et al.*, 1999).

Los resultados de las investigaciones pueden aportar a las estrategias de manejo. Por ejemplo, los ambientes estables favorecen a especies nativas (Oborny & Kun, 2002), por lo que restablecer nichos específicos podría desplazar a especies generalistas, como el lirio acuático, a parches menos atractivos (Ouma *et al.*, 2005). Por otro lado, fuentes de estrés mecánico, como la disgregación y recuperación del flujo hídrico, pueden debilitar y romper los estolones (Barrett, 1980; Rodríguez

Tabla 4. Palabras clave con mayor número de presencias relacionadas a *Pontederia crassipes* en un marco de búsqueda con enfoque integral, de 1970 a 2023 dentro de los cuatro grupos de criterios de Lindenmayer *et al.*, 2008. Los superíndices alfabéticos se relacionan a los subperiodos a-d; a=2020-2023, b=2010-2019, c=2000-2009, d=1970-1999. El número de presencias por palabra clave se muestra entre paréntesis. Grupos taxonómicos marcados con “*” se relacionan al aprovechamiento del lirio acuático (fitorremediación, composta, forraje), taxones sin marca se relacionan con su ecología o control biológico.

Grupo	Periodo	Principales palabras claves				
		1	2	3	4	5
Establecer metas	1970-2023	Conservation ^c (28)	Control ^b (28)	Economic analysis ^b (19)	Planning ^b (18)	<i>Lactuca</i> ^{d*} (14)
	2000-2009	Conservation (28)	Natural resource (13)	Integrated pest management (12)	East africa (11)	<i>Capra hircus</i> Linnaeus, 1758*(10)
	2010-2019	Conservation management (13)	Adaptive management (13)	Fishing (12)	Management practice (12)	Government (12)
	2020-2023	Economic benefits (11)	Catalyst (10)	Antioxidant activity (9)	Sustainable development goal (8)	Bovine*(7)
Criterios espaciales	1970-2023	<i>Cornops aquaticum</i> (Bruner, 1906) ^b (35)	Gastropoda ^b (34)	Parana river ^c (34)	Periphyton ^b (32)	Diversity ^c (32)
	2000-2009	Freshwater (23)	Methylation (22)	Methylmercury compounds (22)	<i>Potamogeton pectinatus</i> Linnaeus*(22)	Conservation (21)
	2010-2019	Orthoptera (31)	Chironomidae (30)	Ostracoda (29)	Crustácea (28)	Acrididae (28)
	2020-2023	Proteobacteria (15)	Actinobacteria (14)	Normalized difference vegetation index (14)	Heavy metal contamination (13)	Bacterial community (12)
Criterios temporales	1970-2023	Adaptation ^b (27)	Physiological response ^b (24)	Beetle ^b (16)	Concentration response ^c (13)	Soil quality ^a (13)
	2000-2009	<i>Paspalum</i> (12)	Rice (10)	Water level (10)	<i>Lates niloticus</i> Linnaeus, 1758*(10)	Male (Biological control) (8)
	2010-2019	Recovery (12)	Population decline (12)	Weight (11)	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kützing (11)	Biological invasions (11)
	2020-2023	Invasive alien species (13)	Limit of quantitation (9)	Plant response (9)	Water retention (9)	Microbiota (8)
Enfoques de Gestión	1970-2023	<i>Lactuca</i> ^{a*} (26)	Contaminated water ^b (25)	Metal concentrations ^b (24)	Mercury (metal) ^b (23)	Initial concentration ^b (23)
	2000-2009	Organic compounds (18)	Aeration (18)	Biofiltration (17)	Coal mining (17)	<i>Pistia</i> *(16)
	2010-2019	Bioaccumulation factor (20)	Phytoremediation potentials (20)	Water absorption (20)	Nitrogen and phosphorus (20)	Agricultural wastes (19)
	2020-2023	Catalyst (18)	Forecasting (10)	Adsorption mechanism (10)	Livestock wastewater (9)	Chemical-oxygen demands (9)

et al., 2013) y mejorar el efecto de la herbivoría (Lyu *et al.*, 2016). Mientras que las herramientas satelitales han ampliado las posibilidades en el monitoreo, en las estrategias de prevención (Ghiani *et al.*, 2023), en la observación de las dinámicas comunitarias (Khanna *et al.*, 2012) y en la identificación de patrones estacionales (Thamaga & Dube, 2019).

También para estrategias de cosecha, por ejemplo, para definir periodos de recolección de biomasa, así en temporada de floración la reproducción clonal disminuye con la disponibilidad de meristemos (Watson & Cook, 1987) y en invierno con la disminución de la temperatura (You *et al.*, 2013). A su vez se pueden identificar áreas con una mayor tasa de crecimiento clonal, identificando fenotipos asociados a una estrategia competitiva (mayor desarrollo lateral de raíces y hojas anchas) (Andrade *et al.*, 2013) o frentes de crecimiento, pues se plantea una mayor tasa de reproducción donde la densidad es menor (Benedek & Englert, 2019; Richards, 1982). Por otro lado, en condiciones de crecimiento controlado, que no sobrepasan la capacidad de cosecha, se puede evaluar la posibilidad de retirar plantas más viejas y permitir que las más jóvenes se desarrollen e integren mayor cantidad de nutrientes y contaminantes, para el tratamiento de aguas (Chunkao *et al.*, 2012; Reddy & D'angelo, 1990).

Eje 2. Luces y sombras del lirio acuático.

Pontederia crassipes como ingeniero ecosistémico. El lirio acuático se puede considerar un ingeniero ecosistémico ya que modifica de forma inmediata a los ecosistemas al formar extensas esteras que cubren el estrato horizontal más superficial (tabla 5, criterio 4 y 7). Esto afecta las propiedades fisicoquímicas del cuerpo de agua, disminuyendo el oxígeno disuelto (OD) y la entrada de luz (de Tezanos Pinto & O'Farrell, 2014; Wang *et al.*, 2012), al restringir la difusión de oxígeno desde el medio atmosférico, reducir la actividad fotosintética y aumentar la actividad microbiana anaeróbica (Mironga *et al.*, 2012; Oliveira-Junior *et al.*, 2018). Conforme crece la estera, esta disminuye la corriente superficial por la resistencia que ofrece el entramado vegetativo, con ello menos estolones se rompen lo que conserva su integridad fisiológica y favorece su expansión (Ouma *et al.*, 2005). Otra vía que retroalimenta el estado invadido consiste en la descomposición y muerte de la biomasa generada, que permite la persistencia de un fondo anóxico y con una elevada carga orgánica, esto disminuye el potencial redox y la capacidad de retención del sedimento, provocando un flujo ascendente de nutrientes que retroalimenta la tasa de crecimiento (Pizzolon, 1998; Reddy & Tucker, 1983).

El estudio de los ingenieros ecosistémicos de agua dulce y sus efectos es un campo poco explorado, menor al de ecosistemas terrestres y marinos y aún menor para especies invasoras, de las cuales se tiene predominantemente una percepción negativa (Emery-Butcher *et al.*, 2020). Al respecto se ha documentado que el lirio acuático puede afectar antagonicamente a las comunidades de fitoplancton, vegetación sumergida y emergente al reducir sus poblaciones con la ocupación de espacios, competencia de nutrientes, alelopatía y por la modificación de las condiciones fisicoquímicas (de Tezanos Pinto & O'Farrell, 2014; Pei *et al.*, 2018), condiciones que también reducen la riqueza y abundancia de la comunidad de zooplancton (Getnet *et al.*, 2020). Por otro lado, la modificación estructural del entorno también puede alterar los hábitos de alimentación y refugio de peces y macroinvertebrados (Hill *et al.*, 2021) o interrumpir la continuidad espacial del ecosistema al formar barreras fisicoquímicas, al alterar localmente la calidad del agua (Perna *et al.*, 2012). Además de que la degradación del sistema

puede favorecer la presencia de otros organismos exóticos y con ello aumentar los factores de estrés para las especies nativas (Khanna *et al.*, 2018; Perna *et al.*, 2012).

Pero no todo es negativo, las características del lirio acuático se pueden enfocar también en sus aportaciones al ecosistema. Puede desempeñarse como un sumidero de nutrientes, al acumular P y N en sus tejidos, integrando hasta un 35% de los nutrientes digeribles provenientes de actividades urbanas e industriales (Winton *et al.*, 2020). Además, resulta interesante considerar su potencial para aportar disponibilidad de hábitat (Choi *et al.*, 2014), funcionar como refugio (Meerhoff *et al.*, 2003) y brindar sustrato a biota acuática y terrestre (Adams *et al.*, 2002; Barker *et al.*, 2014). En ello se tiene que considerar que la composición de los ensamblajes puede variar con los parámetros fisicoquímicos del agua (Poi *et al.*, 2020), pues las esteras de lirio acuático pueden permitir comunidades más ricas y diversas en aguas oligotróficas y menos ricas pero abundantes en aguas eutróficas (Hill *et al.*, 2021; Rocha-Ramírez *et al.*, 2014).

Cantidad y configuración. Los procesos en los que participa *P. crassipes* pueden variar según su extensión, en su cantidad con relación al área cubierta y en su configuración referida a su distribución y espacio que ocupa dentro del cuerpo de agua (tabla 5, criterio 3 y 7). Grandes extensiones de vegetación flotante, cercanas al 20-50% del área del cuerpo de agua (Miranda & Hodges, 2000), favorecen la presencia de peces que toleran la disminución del OD, disminuye la presencia de plantas sumergidas y modifica la composición del fitoplancton con especies que toleran la baja disponibilidad de luz y el aumento de las condiciones sedimentarias (Crossetti & Bicudo, 2008; de Tezanos Pinto & O'Farrell, 2014; Perna *et al.*, 2012). Además de obstruir y permitir la acumulación de gases como el dióxido de carbono (CO₂) y metano (CH₄) bajo sus mantos, aumentando el flujo de difusión por gradiente de concentración (Oliveira Junior *et al.*, 2016).

Por otro lado, cantidades menores de lirio acuático pueden ofrecer heterogeneidad al ambiente y favorecer la diversidad, regiones intercaladas permiten mantener espacios con oxigenación y amortiguar los efectos negativos a la calidad del agua (Salgado *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2012). La configuración del lirio acuático repartido en tiras mejora las características del ecosistema al aumentar el borde disponible, en lugar de parches grandes y anchos (Bailey & Litterick, 1993; Masifwa *et al.*, 2001; Villamagna, 2009). Esto mejora las condiciones de luz y nutrientes y con ello la presencia y diversidad de algunos organismos, como se ha mencionado para macroinvertebrados (Bailey & Litterick, 1993). Las especies de macroinvertebrados acuáticos del gremio de los raspadores se ven favorecidos en zonas donde las raíces tienen mayor acceso a la luz, pues esto promueve la formación de perifiton en la superficie (Barker *et al.*, 2014; da Silva & Henry, 2020).

A su vez, crecimientos de lirio acuático en su cantidad y configuración también modifican la estructura vertical del hábitat. Conforme mayor es el área cubierta, la barrera física formada en el estrato horizontal reduce la temperatura del agua por la menor incidencia solar y la mezcla con los vientos, lo que influye en la estratificación, favorece la sedimentación y reduce el OD hacia el fondo (Bicudo *et al.*, 2007; Crossetti & Bicudo, 2008; Getnet *et al.*, 2021; Reynolds *et al.*, 2002). También, conforme aumenta el desarrollo vertical de las raíces hay una mayor retención de sedimentos, lo que favorece la presencia de comunidades bentónicas y gremios de macroinvertebrados como lo son recolectores y trituradores (Poi *et al.*, 2020; Rocha-Ramírez *et al.*, 2007).

Asimismo, el desarrollo vertical de las raíces influye en el transporte de gases como el metano, pues en zonas someras se forma un canal directo a través del aerénquima, que conecta el fondo con la atmósfera (Oliveira-Junior *et al.*, 2018).

Definir los umbrales. Aunado a lo anterior, es importante identificar áreas mínimas y umbrales asociados a los distintos procesos ecológicos del sistema, que consideren el tamaño y configuración de las esteras (tabla 5, criterio 3 y 7). Ya que el lirio acuático participa en la resiliencia real de sistemas acuáticos, ejecutar una mala medida de manejo puede comprometer la estabilidad del ecosistema (Inyang *et al.*, 2015; Lugo *et al.*, 1998). Se pueden provocar disturbios si en la cosecha no se contemplan los umbrales que afectan su función como sumidero de nutrientes (Winton *et al.*, 2020) o sus ventajas estructurales

(Adams *et al.*, 2002; Rocha-Ramírez *et al.*, 2007). Pues la disponibilidad de nutrientes y disminución de competencia, pueden promover el florecimiento de cianobacterias y generar eventos de intoxicación y ciclos anóxicos, (Giraldo & Garzon, 2002; Mangas Ramírez & Gutiérrez, 2004). Un ejemplo de esto es el Embalse Garças en Brasil, el cual cambió de un estado eutrófico a uno hipereutrófico tras un programa de cosecha (Bicudo *et al.*, 2007). Por otro lado, conforme las esteras aumentan de tamaño se vuelven menos móviles, acentuando los efectos negativos del lirio acuático en donde estos parches son persistentes, mientras que desarrollos disgregados en unidades más chicas y móviles pueden beneficiar a las comunidades de macrófitas sumergidas, pues se ha observado una mejor respuesta de cohabitación cuando existen zonas de sombra transitoria en lugar de permanente (Khanna *et al.*, 2012).

Tabla 5. Cambio de paradigmas por criterio en torno al manejo de *Pontederia crassipes* en referencia a los 13 criterios propuestos por Lindenmayer *et al.* (2008) 1. Desarrollar visiones compartidas de largo plazo y con objetivos cuantificables. 2. Gestionar todo el mosaico, no solo las piezas. 3. Considerar tanto la cantidad como la configuración del hábitat y tipos particulares de cobertura terrestre. 4. Identificar especies, procesos y elementos del paisaje desproporcionadamente importantes. 5. Integrar los ambientes acuáticos y terrestres. 6. Utilizar una clasificación del paisaje y modelos conceptuales adecuados a los objetivos. 7. Mantener la capacidad de los paisajes para recuperarse de las perturbaciones. 8. Gestionar para el cambio. 9. Los desfases temporales entre eventos y consecuencias son inevitables. 10. Gestionar en un marco experimental. 11. Gestionar tanto las especies como los ecosistemas. 12. Gestionar a múltiples escalas, 13. Permitir la contingencia.

Criterio	Visión no integral	Visión integral
Eje 1. Cada situación tiene su contexto.		
1	<i>Pontederia crassipes</i> es una plaga que genera malestar.	El manejo de <i>P. crassipes</i> se puede enfocar a objetivos que generen bienestar social, económico y ecosistémico.
10	Estudiar la eficiencia e impacto en el medio de los protocolos aplicados por gestores en el control de <i>P. crassipes</i> .	Involucrar investigadores en el diseño y evaluación de protocolos de manejo, que incluyan objetivos académicos, así como mecanismos de aprendizaje, evaluación y reajuste.
13	Aplicar un método de control comprobado como efectivo en otro sitio, para la eliminación de <i>P. crassipes</i> .	Generar un método de manejo considerando las peculiaridades locales tanto ecológicas, como sociales y económicas.
Eje 2. Luces y sombras del lirio acuático.		
3	<i>Pontederia crassipes</i> perjudica los procesos ecológicos de su entorno.	<i>P. crassipes</i> según sus cantidades y configuración puede generar perjuicios o brindar beneficios ecológicos.
4	<i>Pontederia crassipes</i> es una plaga que incentiva procesos que perturban el sistema.	<i>P. crassipes</i> es una especie que se desempeña como ingeniero ecosistémico, con características que lo hacen invasivo.
7	Eliminar a <i>P. crassipes</i> es la solución para restaurar el ecosistema.	<i>P. crassipes</i> cumple un papel en el estado actual del ecosistema y participa en la resiliencia de este, por lo que considerar los procesos en los que participa es necesario para la restauración del ecosistema.
Eje 3. El entorno determina la respuesta.		
2	<i>Pontederia crassipes</i> es de las especies invasoras más dañinas del mundo.	La capacidad invasiva de <i>P. crassipes</i> responde a su entorno, a la condición del parche en el que se encuentra y circundantes.
5	El manejo de <i>P. crassipes</i> consiste en aplicar medidas de control <i>in situ</i> para reducir sus cantidades.	Para el manejo de <i>P. crassipes</i> hay que intervenir procesos tanto en parches acuáticos como terrestres.
11	Implementar un protocolo de control para <i>P. crassipes</i> .	Implementar un protocolo que considere el manejo conjunto de la especie con su entorno.
Eje 4. Implicaciones subyacentes.		
6	Es prioritario generar esquemas de control que faciliten erradicar la presencia de <i>P. crassipes</i> .	Es necesario explorar nuevos marcos conceptuales que integren el manejo de <i>P. crassipes</i> en el desarrollo de objetivos integrales y locales.
8	<i>Pontederia crassipes</i> es una maleza pantropical.	Procesos a escalas globales, regionales y locales, están modificando la distribución y comportamiento de <i>P. crassipes</i> tanto en zonas tropicales como templadas.
9	La presencia de <i>P. crassipes</i> es el factor principal en la perturbación del ecosistema.	Además de la presencia de <i>P. crassipes</i> hay otros factores que retardan la recuperación del ecosistema.
12	El manejo de <i>P. crassipes</i> consiste en la aplicación de técnicas localizadas.	El manejo de <i>P. crassipes</i> se ocupa de atender procesos que influyen a distintas escalas.

Por otro lado, aludiendo a la teoría de la biogeografía de islas (MacArthur & Wilson, 2001), el tamaño de los parches de lirio acuático puede favorecer la riqueza de especies hasta cierto punto (Adams *et al.*, 2002), esteras libres y más chicas muestran una menor abundancia y riqueza, asociado también al mayor ramoneo de los peces (Bailey & Litterick, 1993), mientras que coberturas de lirio acuático cercanas o mayores al 50% dejan de favorecer la diversidad de macroinvertebrados (Nguyen *et al.*, 2015; Villamagna, 2009). Respecto a la captura de gases de efecto invernadero, zonas con lirio acuático en condiciones eutróficas y sin cobertura vegetal (experimental) pueden representar un mayor secuestro de CO_2 ($3.4 \pm 2.2 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) que zonas sin cobertura ($0.3 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Oliveira-Junior *et al.*, 2018), no obstante, rebasado un límite de cobertura (de al menos 50% en condiciones experimentales), la emisión de gases neto puede superar al fijado, al aumentar la difusión de CH_4 por descomposición y alteración de las condiciones redox (Attermeyer *et al.*, 2016; Oliveira-Junior *et al.*, 2018).

Así mismo en la teoría de la perturbación, se plantea que las perturbaciones pueden favorecer el mantenimiento o mejoramiento de un sistema siempre que la interacción subsidio-estrés no rebase un umbral (Odum *et al.*, 1979). De acuerdo con ello, los niveles de cosecha del lirio acuático pueden mantener un equilibrio entre el retiro de biomasa y nutrientes, con el mejoramiento de las condiciones eutróficas (Wang *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2012) a la vez que favorece la precipitación de sedimentos y diversidad biológica (Choi *et al.*, 2014). Así, en el Lago Victoria, África, cuando el lirio acuático disminuyó y quedó limitado a delgadas franjas en los litorales, de cerca de 63 plantas m^{-2} , este contribuyó favorablemente a la formación de hábitat para macroinvertebrados y peces, lo que permitió incluso reencontrar especies de ciclidos antes supuestas como extintas y mejorar las capturas de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Masifwa *et al.*, 2001). Asimismo, la descomposición del lirio acuático puede ser un factor estresante para las capas profundas del cuerpo de agua, pero la liberación de nutrientes provocada por el consumo de OD, puede promover un flujo de nutrientes que beneficie la productividad del sistema a la vez que libera la carga interna del sedimento y limita la proliferación de cianobacterias por competencia (Mirona *et al.*, 2011; Odum *et al.*, 1979; Zhang *et al.*, 2021).

Es importante considerar que los umbrales pueden modificarse en respuesta a múltiples perturbaciones y estocásticas (Folke *et al.*, 2002; Sasaki *et al.*, 2015), por ejemplo, en un estudio de cosecha para macrófitas sumergidas, se estableció que una eliminación $>30\%$ en la cobertura de *Elodea spp.* durante tres años podría desatar un cambio de régimen a uno de cianobacterias, por otro lado, si la carga de P ascendía a $1.61 \text{ mg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ el umbral crítico de cosecha disminuiría (Kuiper *et al.*, 2017).

Eje 3. El entorno determina la respuesta.

Condiciones para el establecimiento y crecimiento. El lirio acuático no siempre es invasivo por sí mismo, alteraciones al hábitat como el aumento de temperatura, eutrofización y modificaciones a la hidrología, impactan las comunidades nativas y facilitan el proceso de invasión de las PAIs (Lind *et al.*, 2022) (tabla 5, criterio 2 y 11). Las invasiones de *P. crassipes* se han reportado en 55 países de 138 en los que se encuentra, fuera de su intervalo nativo (Rojas-Sandoval & Acevedo-Rodríguez, 2013). Lugares fríos como el Río Illinois (Estados Unidos), Cracovia (Polonia) y Ontario (Canadá), han registrado introducciones de *P. crassipes*, pero sus poblaciones no prosperan por los inviernos fríos, pudien-

do ser consideradas como plantas exóticas ocasionales, escenario que puede modificarse con el cambio climático e islas de calor formadas por las ciudades (Pliszko & Górecki, 2021; VonBank *et al.*, 2018). Sitios con lirio acuático presentan una elevada concentración de fosfatos (Zarkami *et al.*, 2021), por ejemplo, en los Lagos Burullus, Mariut, Edku y Manzala en Egipto, *P. crassipes* se desarrolló en zonas donde había una mayor entrada de nutrientes por escorrentías de zonas agrícolas e industriales (Keshta *et al.*, 2022). Mientras que, en sistemas modificados como los embalses, las comunidades bióticas han tenido menos tiempo para ensamblarse respecto a lagos formados en el Pleistoceno, lo que aumenta la probabilidad de invasión de 2.5 a 7.8 veces en estos y sirven de trampolín a sistemas más resilientes (Johnson *et al.*, 2008).

Comprender las características invasivas de la especie puede ayudar a conocer como el entorno participa en la invasión, estas, se resumen en: reproducción clonal, plasticidad fenotípica e integridad fisiológica. La primera permite al lirio acuático alcanzar altas tasas de reproducción y acaparar los recursos (Watson & Cook, 1987; Xie *et al.*, 2004), con tasas de duplicación de la planta de 12-23 días (Rodríguez *et al.*, 2013). Por otro lado, la plasticidad fenotípica posibilita al lirio acuático adaptarse a las condiciones circundantes a través de una variedad de fenotipos (Andrade *et al.*, 2013; Daddy *et al.*, 2002). Mientras que la integridad fisiológica permite el intercambio y distribución de nutrientes entre clones, lo que potencia su capacidad de establecimiento en condiciones heterogéneas y adversas (Lyu *et al.*, 2016; Oborny & Kun, 2002). Con ello es necesario, identificar aquellas unidades del paisaje que contribuyen al establecimiento y propagación del lirio acuático, así como considerar los parches circundantes que participan en los flujos de agua y nutrientes, y que en su estado de perturbación facilitan la invasión (Johnson & Padilla, 1996; Magee *et al.*, 2008).

En su establecimiento, el lirio acuático suele ocupar las orillas de hábitats lénticos, en zonas de poca profundidad y en confinamiento, debido a que es empujada por los vientos y corrientes de agua. Estos espacios a su vez sirven de refugio durante los inviernos o sequías y por lo tanto son también los puntos desde los que resurge la invasión (Owens & Madsen, 1995; Venter *et al.*, 2017; You *et al.*, 2013). *Pontederia crassipes* como especie generalista puede mejorar su aptitud en espacios heterogéneos, compitiendo con especies propias del sitio y aprovechando espacios no ocupados (Ouma *et al.*, 2005). Así, el lirio acuático puede crecer en orillas donde la vegetación ha sido perturbada, pues las deficiencias locales de luz y nutrientes pueden ser sobrellevadas con la translocación de recursos en la estera a través de la integración fisiológica, favoreciendo el crecimiento de hojas y raíces de forma diferenciada entre individuos (Yu *et al.*, 2019).

Tras su establecimiento el lirio acuático puede expandirse por el cuerpo de agua, condicionado principalmente por factores abióticos que limitan su crecimiento y definen su presencia (tabla 6). Altas cantidades de nutrientes se traduce en una mayor cantidad de hojas, plantas hijas, flores y una mayor cantidad de clorofila, con un fenotipo de láminas grandes y peciolo alargado (Coetzee *et al.*, 2007a), mientras que a bajas concentraciones se mantiene un fenotipo juvenil de peciolo bulboso y cortos (Daddy *et al.*, 2002) y de fotosíntesis reducida, pues la baja disponibilidad de clorofila limita su metabolismo (Venter *et al.*, 2017). La relación brote/raíz aumenta con los nutrientes y con ello el desarrollo de biomasa, es así que en ambientes oligotróficos se ha observado una relación 1:2 mientras en eutróficos de 4:6 (Hill, 2014). Por otro lado, parámetros del entorno se pueden organizar por

relevancia para estimar la probabilidad de ausencia/presencia del lirio acuático, por ejemplo, para el humedal de Anzali en Irán, en un árbol de clasificación, la velocidad de flujo ($\leq 0.98 \text{ m s}^{-1}$) y la concentración de fosfatos ($\text{PO}_4^{3-} \text{ mg L}^{-1}$), resultaron jerárquicamente como los parámetros más relevantes, sobre otras variables como profundidad (m), bicarbonatos ($\text{HCO}_3^- \text{ mg L}^{-1}$) y turbidez (FTU) (Zarkami *et al.*, 2021).

Crecimiento dinámico y entornos fluctuantes. Una vez establecidas las PAIs, las condiciones del entorno pueden modificarse y demandar su adaptación (tabla 5, criterio 2 y 11), las especies clonales pueden responder de forma dinámica al estar conformadas por unidades modulares, pues el crecimiento o pérdida de sus partes modifica los patrones de los parches vegetales, en su forma y tamaño, según lo requieran las condiciones (Stöcklin, 1992). Esto le confiere al lirio acuático una ventaja competitiva (Center & Spencer, 1981; Ouma *et al.*, 2005) y que es especialmente favorable en paisajes antropizados, donde la distribución y condiciones de los recursos se modifica constantemente (Van Dyck, 2012). La capacidad de respuesta dependerá de cuatro características que dan a las plantas clonales su dinamismo: su forma de crecimiento, su integración clonal, sus tasas máximas de crecimiento y su plasticidad morfológica, que en su combinación derivan en cinco patrones de crecimiento dinámico de las cuales el lirio acuático podría estar ubicada principalmente en dos; en la estrategia de dominancia y exploratoria (Stöcklin, 1992).

Así, el lirio acuático puede responder a las condiciones de luz limitadas por la vegetación circundante; pues en escenarios heterogéneos el crecimiento lateral de los parches aumenta hacia zonas con una mayor disponibilidad de longitudes de onda; desde condiciones de sombra, con una densidad de flujo de fotones (DFF) del 30% y una relación rojo/rojo lejano de 0.6 y 1.1 (R:RL), hacia condiciones simuladas de luz ambiental (DFF=100%) (Méthy *et al.*, 1990); mientras que una sombra uniforme (R:RL=0.6) hace que el desarrollo de clones disminuya y aumente el crecimiento vertical, para superar en altura la sombra (Méthy *et al.*, 1990), aprovechando su plasticidad fenotípica y forma de crecimiento en ello. Por otro lado, el lirio acuático puede establecerse en los litorales y aprovechar los nutrientes del sustrato aun en escenarios de sombra, al solventar las deficiencias a través de la integración fisiológica con la translocación de recursos (Yu *et al.*, 2019). Así también a latitudes mayores y con menor incidencia solar, el lirio acuático puede mejorar su competitividad acaparando el recurso lumínico, al incrementar su tasa de crecimiento y densidades (Wu & Ding, 2020).

A su vez, la plasticidad fenotípica del lirio acuático en su relación brote/raíz es estratégica, a menor cantidad de nutrientes se prioriza la asignación de biomasa al desarrollo de raíces para incrementar la captura de estos y a los brotes en la captación de luz y carbono (Heard

& Winterton, 2000). Esta asignación puede ser gradual si el cambio en las concentraciones también lo es, quedando demostrada la sensibilidad perceptiva y de respuesta del lirio acuático a su entorno (Xie *et al.*, 2004). *Pontederia crassipes* también puede soportar en el tiempo condiciones desfavorables, por cambios de temperatura, pues tiene la capacidad de resistir y responder dadas sus adaptaciones anatómicas y fisiológicas, como en la modificación estructural de su tejido aumentando la producción de ligninas, polifenoles y azúcares libres que le proporcionan una mayor dureza al tallo y tolerancia estructural al estrés abiótico (Wu & Ding, 2020; You *et al.*, 2013) y por fluctuación de nutrientes por almacenamiento, translocando y concentrando nitrógeno y fósforo hacia el tallo, para posteriormente en condiciones estables redirigirlos a desarrollar hojas o raíz según sea la prioridad (Gao *et al.*, 2013; Xie *et al.*, 2004).

Los parches terrestres. Los parches de la cuenca hidrográfica, acuáticos y terrestres, pueden influir en los flujos de materia y energía (tabla 5, criterio 2, 5 y 11). Pues estos según sus características pueden provocar en mayor o menor medida procesos de erosión, transporte y acumulación de nutrientes (Jones *et al.*, 2001). Así, zonas de agricultura o entornos áridos pueden propiciar el crecimiento de PAIs en ecosistemas de agua dulce (Magee *et al.*, 2008). Por ejemplo, en el Lago Fúquene, Colombia, las actividades agrícolas impactaron la calidad del agua y los niveles de nutrientes, modificando las comunidades y favoreciendo la presencia de especies flotantes (Salgado *et al.*, 2019). A su vez, la tasa de crecimiento del lirio acuático aumenta con las concentraciones de P, un incremento exponencial se da desde los 1.06 mg P L^{-1} en agua y a los 4.3 mg P g^{-1} en tejido (Reddy *et al.*, 1990). Por otro lado, se ha demostrado una correlación entre el crecimiento del lirio acuático y la temporada de lluvias, ya sea locales o cuenca arriba, debido al aporte de nutrientes por escorrentía y procesos de erosión (Thamaga & Dube, 2019).

Las zonas de amortiguamiento junto a los cuerpos de agua también son relevantes al servir de sumidero de nutrientes (Farina, 2022). Por ejemplo, en el Río Jhon Day en Oregon, EEUU, la cobertura relativa de especies exóticas herbáceas terrestres en las riberas era mayor conforme disminuía la cobertura arbórea, la elevación y la zona de amortiguamiento (Magee *et al.*, 2008). Además, la cobertura vegetal del estrato arbóreo de ribera y especies hidrófitas; puede estar relacionada con el establecimiento del lirio acuático, pues el sombreado de copa limita su crecimiento y desarrollo inicial, así como por competencia de hábitat y nutrientes (Farina, 2022; Li & Wang, 2011; Méthy *et al.*, 1990). Por otro lado sería interesante investigar si las condiciones de humedad dadas por la vegetación son relevantes para evitar el rebrote por semilla, pues estas germinan cuando se presentan periodos intermitentes de sequía y humedad que rompen su cubierta seminal (Obeid & El Seed, 1976).

Tabla 6. Factores abióticos que influyen en el crecimiento de *Pontederia crassipes*.

Parámetro	Intervalo de supervivencia			Autor
	Min	Intervalo de crecimiento óptimo	Max	
Nitrógeno	-	$\approx 0.5 \text{ mg L}^{-1}$ - 5.5 mg L^{-1}	$1514.26 \text{ mg L}^{-1}$	(Dersseh <i>et al.</i> , 2022; Reddy <i>et al.</i> , 1989, 1990; Wan <i>et al.</i> , 2006)
Fosforo	$<0.1 \text{ mg L}^{-1}$	0.1 mg L^{-1} - 1.06 mg L^{-1}	200.4 mg L^{-1}	(Haller <i>et al.</i> , 1974; Reddy <i>et al.</i> , 1990; Wan <i>et al.</i> , 2006)
Temperatura	5°C	14-29°C	34°C	(Imaoka & Teranishi, 1988; Owens & Madsen, 1995; Wilson <i>et al.</i> , 2005b)
Salinidad	-	$<0.15\%$	$>0.15\%$	(Bick <i>et al.</i> , 2020; Haller <i>et al.</i> , 1974; Muramoto <i>et al.</i> , 1991)

Así como explorar la relación entre el grado de perturbación de la ribera y su calidad como refugio (Venter *et al.*, 2017).

¿Por qué integrar especie y entorno? *Pontederia crassipes* modifica su entorno cambiando las presiones de selección e interacciones tróficas, desempeñando un papel crítico en los flujos de energía, materia y patrones tróficos, en un proceso conocido como “construcción de nicho” (Boogert *et al.*, 2006) (tabla 5, criterio 11). Razón por la que se propone que el desarrollo de objetivos considere al lirio acuático en su calidad de ingeniero ecosistémico. Es así que, en el caso de la nutria marina, *Enhydra lutris* (Linnaeus, 1758), los esfuerzos de conservación se enfatizan en los bosques de kelp, *Macrocystis spp.*, pues es la ingeniería de las algas es la que regula al ecosistema en su conjunto (Boogert *et al.*, 2006; Jessup *et al.*, 2004). En el caso del lirio acuático, en la Bahía de Terrebonne en Estados Unidos, la presencia de *P. crassipes* modificó la distribución del cangrejo azul, *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 y de peces depredadores piscívoros, que se alimentaban de *Fundulus grandis* Baird & Girard, 1853. Los primeros se volvieron más abundantes bajo las esteras, pues el lirio acuático ofrecía hábitat a macroinvertebrados y peces pequeños, mientras que las especies de peces piscívoros disminuyeron, así ante el nuevo escenario, el riesgo de depredación para el último no varió significativamente, pero si sustituyó a su principal depredador modificando las presiones de selección (Hill *et al.*, 2021).

Por otro lado, el lirio acuático en un esquema de manejo integral puede incluso apoyar a procesos de restauración, como en la recuperación de macrófitas sumergidas (Zhang *et al.*, 2010). Si bien, en el Lago de Navaisha, Kenia, se ha asociado la disminución de vegetación sumergida con la presencia de esteras de lirio, no se ha demostrado una correlación directa, pues la ausencia de vegetación sumergida donde no hay presencia de lirio acuático sugiere otras causas (Harped *et al.*, 1995). Incrementos en las concentraciones de nutrientes favorece la dominancia de especies flotantes y la resiliencia del estado dominado por sumergidas disminuye, no obstante, esto no excluye la posibilidad de comunidades mixtas (Strange *et al.*, 2018). A su vez la observación y comprensión del lirio acuático con su entorno puede guiar la elaboración de indicadores y formulación de conocimientos significativos. Por ejemplo, la tasa de crecimiento clonal, puede ser un indicador relevante en la condición del sistema y aunque ésta se puede asociar en mayor medida a la concentración de fosfatos (Zarkami *et al.*, 2021), no es el único factor que la explica (tabla 7).

Eje 4. Implicaciones subyacentes

Explorar las soluciones desde las bases. Es necesario innovar soluciones desde los marcos conceptuales y epistemológicos, buscando abordar el problema de forma integral (tabla 5, criterio 6). Así, un enfoque determinista es distinto a uno holístico, pues este último responde en mayor medida a los procesos naturales que son caóticos y que en el 90% de los casos no son lineales (Sánchez-Santillán & Garduño-López, 2007). La representación del hábitat en uno binario (hábitat o no hábitat) o en un continuo, es un ejemplo de esto, y según el requerimiento de practicidad o precisión convendrá tomar uno u otro, pues la dispersión de una especie invasora en un modelo continuo es más rápida que en uno binario (Malanson, 2003). Una clasificación binaria en un cuerpo de agua léntico, para predecir la expansión del lirio acuático, pudiera ser suficiente mientras que en una cuenca hidrográfica podría ser más compleja a mayor diversidad de escenarios, dados por la velocidad de flujo, profundidad, concentración de fosfato, de bicarbonatos (HCO_3^-), turbidez y OD (Zarkami *et al.*, 2021). Así también, una clasificación bi-

naria en zonas con y sin lirio acuático, no aporta mucho en el desarrollo de objetivos orientados a la diversidad y riqueza biológica, pues zonas con presencia transitoria y persistente de lirio acuático se comportan distinto (Khanna *et al.*, 2012). Además de que la forma y configuración de las esteras pueden modificar y variar las condiciones microclimáticas (Bailey & Litterick, 1993; Barker *et al.*, 2014).

La ecología del paisaje propone un enfoque de estudio interesante, pues integra elementos abióticos, bióticos y antrópicos, además de ser una disciplina inter y transdisciplinaria. A diferencia del ecosistema, el paisaje se percibe menos homogéneo y considera la interacción de elementos ubicados geográficamente en el territorio, identificados como parches (Farina, 2022). Para su aplicación es necesario definir criterios de clasificación adecuados a las necesidades regionales, considerando el carácter del terreno, suelo, vegetación y patrones antrópicos (Balestrieri, 2015). Así, si el objetivo es reducir la entrada de nutrientes, no se puede clasificar de igual forma a los parches “buffer” sin considerar por ejemplo el tipo de sustrato, pues bosques de ribera en limo o arcilla actúan como sumideros en los periodos de inundación mientras que los de arena actúan como fuentes (Farina, 2022). En el mismo sentido, áreas definidas por su uso y cobertura de suelo no tendrán un mismo valor en su grado de perturbación (McIntyre & Hobbs, 1999), tecnologías agrarias, pendiente y tipo de suelo, entre otros factores asociados al estado de salud de la cuenca (Jones *et al.*, 2001).

El ser humano también es parte. Aunado a lo anterior es importante integrar a los marcos conceptuales, aspectos sociales y económicos (tabla 5, criterio 6 y 12). Pues también para el ser humano la invasión del lirio acuático tiene implicaciones a nivel regional, por ejemplo, con el aumento de vectores de enfermedades, como mosquitos y gasterópodos (Gichuki *et al.*, 2012; Honlah *et al.*, 2019), por afectación a actividades económicas, como la pesca (Enyew *et al.*, 2020), por los recurrentes gastos millonarios en programas de control ineficientes (Jetter & Nes, 2018; Van Wyk & Van Wilgen, 2002) y por la desecación de los cuerpos de agua (Benton Jr *et al.*, 1978; Damtie *et al.*, 2021; Van der Weert & Kamerling, 1974).

La planificación de los asentamientos humanos y de sus actividades, deben contemplar su impacto sobre el entorno, en esquemas de ordenamiento y manejo para el desarrollo sostenible (Ortiz, 2021). Pues la integridad de las sociedades humanas también dependen de ello, así en el caso de Zimbabwe tras su independencia, el sector rural creció hacia las inmediaciones del Lago Chivero y con el cambio de uso de suelo (1981-1994) se extendió la invasión del lirio acuático que se incrementó con las descargas de aguas residuales (Dube *et al.*, 2018), lo que ocasionó que florecimientos de cianobacterias incrementaran el riesgo de contraer gastroenteritis y desarrollar cáncer de hígado (Ndebele & Magadza, 2006). En otro caso, actualmente el gobierno de Etiopía ha enfocado al lago Tana como un polo de desarrollo estratégico, con la construcción de presas y proyectos de riego por bombeo, no obstante, con estas acciones se estima que el flujo anual del lago disminuya en un 27%, lo que pudiera agravar los daños causados por la invasión, pues el lirio acuático se beneficia de la disponibilidad de zonas someras (Dersseh *et al.*, 2019; Dessie *et al.*, 2017). En ello, conviene además explorar en lo epistemológico la relación dual naturaleza-humano, pues, aunque los socio-ecosistemas integran ambos procesos en un mismo nivel de importancia, la naturaleza en su papel queda reducida al abastecimiento (Boulangeat *et al.*, 2022), generándose desequilibrios de “poderes” entre organismos que habitan el ecosistema y otros valores sociales (Pelletier *et al.*, 2020).

Tabla 7 . Relaciones directas positivas (+) y negativas (-) en las respuestas anatómicas y fisiológicas de *Pontederia crassipes* con factores abióticos y bióticos.

Respuestas anatómicas/fisiológicas	Factores	Autores
Tasa de reproducción clonal	(+) Concentración de nutrientes	(Gao <i>et al.</i> , 2013)
	(+) Temperatura	(Imaoka & Teranishi, 1988; Wilson <i>et al.</i> , 2005b)
	(-) Fluctuación en la concentración de nutrientes	(Xie <i>et al.</i> , 2004)
	(-) Salinidad	(Haller <i>et al.</i> , 1974; Muramoto <i>et al.</i> , 1991)
	(-) Competencia ((-) Densidad)	(Center & Spencer, 1981; Njambuya & Triest, 2010)
	(-) Uniformidad del sombreado	(Méthy <i>et al.</i> , 1990)
	(+) Disponibilidad de luz y rojos lejanos	(Li & Wang, 2011; Méthy <i>et al.</i> , 1990)
Relación brote/ raíz	(-) Floración	(Watson & Cook, 1987)
	(+) Concentración de nutrientes	(Heard & Winterton, 2000)
	(-) Sequía (Enraizamiento)	(Venter <i>et al.</i> , 2017)
	(-) Fluctuación de nutrientes	(Xie & Yu, 2003)
	(+) Disponibilidad de luz	(Pinto-Coelho & Barcelos Greco, 1999)
Relación tallo/Pecíolo-hojas	(-) Producción de clones (en parentales)	(Li & Wang, 2011)
	(-) Heviboría	(Canavan <i>et al.</i> , 2014; Coetzee <i>et al.</i> , 2007a)
	(-) Temperatura (hibernación)	(Madsen <i>et al.</i> , 1993)
Largo de láminas y pecíolos	(-) Temperatura (hibernación)	(Madsen <i>et al.</i> , 1993)
	(-) Temperatura (hibernación)	(Madsen <i>et al.</i> , 1993)
Desarrollo vertical de la raíz	(+) Densidad de lirio acuático	(Pinto-Coelho & Barcelos Greco, 1999)
	(+) Sombreado uniforme	(Center & Spencer, 1981)
Desarrollo horizontal de la raíz	(-) Competencia	(Andrade <i>et al.</i> , 2013; Shu <i>et al.</i> , 2015)
	(-) Disponibilidad de fósforo	(Xie <i>et al.</i> , 2004)
Relación C/N en hojas y tallos	(+) Temperatura nocturna	(Worqlul <i>et al.</i> , 2020)
	(-) Nutrientes	(Richards, 1982; Watson & Brochier, 1988)
	(+) Herbivoría	(Wu & Ding, 2020)
	(+) Edad de la hoja	(Burke & Coetzee, 2014)
	(+) Largo de lámina y pecíolo	(Center & Spencer, 1981)
Concentraciones de N y P en tallo	(-) Temperatura	(Wu & Ding, 2020)
	(+) Concentración de nutrientes	(Reddy <i>et al.</i> , 1990; Winton <i>et al.</i> , 2020)
	(+) Fluctuación de nutrientes	(Xie <i>et al.</i> , 2004)
Germinación de semillas	(+) Fluctuación periodos secos-húmedos	(Obeid & El Seed, 1976; Zhang <i>et al.</i> , 2010)
	(-) Potencial redox	(Obeid & El Seed, 1976)
	(+) Exposición a periodos de luz natural	(Obeid & El Seed, 1976)
	(+) Concentración de nutrientes (fosfatos)	(Albano Pérez <i>et al.</i> , 2011)

La escala es importante. Los procesos multiescalares deben ser considerados en los programas de manejo para abarcar las distintas dimensiones del problema (Gherardi, 2007) (tabla 5, criterio 8 y 12). Escalas de efecto permiten relacionar distintas unidades espaciales por respuesta ecológica abordada, de tal forma que los procesos se puedan atender a la escala en que se incide con mayor eficacia (Jackson & Fahrig, 2015). Por ejemplo, la dispersión como respuesta ecológica, tendría que considerar ubicar las fuentes, corredores y el alcance promedio de dispersión. Para el lirio acuático, las fuentes se ubicarían principalmente río arriba, permitiendo la repoblación aguas abajo (Martins *et al.*, 2013). Mientras que, en los corredores, según el sistema, el movimiento puede ser limitado, como se observó en el Delta de Sacramento-San Joaquín, EEUU, en el que el lirio acuático solo presentaba movimiento por marea, con un recorrido promedio del 0.55 km en 2h y 32 min (Miskella & Madsen, 2021), o ser mayor, de varios kilómetros, si existen corrientes ($\leq 0.98 \text{ m s}^{-1}$) y/o eventos de inundación, incrementando el desplazamiento (Khanna *et al.*, 2012).

La diversidad como respuesta ecológica, puede variar su efecto de escala según la heterogeneidad del sitio. El lirio acuático puede favorecer también la diversidad beta, como se vio en el Sistema Lagunar de Alvarado en Veracruz, México, donde un gradiente de salinidad dio lugar a una riqueza de 96 taxones, mayor a la de otros sitios con lirio acuático, con 53% de macroinvertebrados de agua dulce, 44% estuarinos y 3% marinos (Rocha-Ramírez *et al.*, 2007). O en Brasil, en la confluencia del Río Solimões con el Río Negro, uno con aguas de baja conductividad y el otro de alta conductividad, ecotono donde se observó mayor abundancia y riqueza de macroinvertebrados que en sitios donde el agua no se había mezclado (Lopes *et al.*, 2011). Mientras que, en la tasa de crecimiento, su escala de efecto pudiera estar influida por el área de la cuenca que participa en los procesos de entrada de nutrientes (Salgado *et al.*, 2019; Thamaga & Dube, 2019).

No obstante, una misma variable de respuesta puede abordarse a distintas escalas e implicar distintos procesos. A nivel local la dispersión puede iniciar cuando grandes esteras estáticas llamadas de falange producen pequeñas unidades móviles de guerrilla, que permiten al lirio acuático llegar de una orilla a otra y generar otro frente de expansión (Ren & Zhang, 2007). A nivel regional, eventos de inundación despejan y redistribuyen al lirio acuático río abajo, como sucede en el Río de Paraná (Brasil, Paraguay, Argentina) (Khanna *et al.*, 2012), o lateralmente reabasteciendo de lirio acuático a cuerpos de agua estacionales (Martins *et al.*, 2013). Mientras que, a escala global, eventos de dispersión pueden darse por el traslado de la especie debido a su uso ornamental (75% de las introducciones de PAIs en China), como forraje, para restauración ecológica (Wang *et al.*, 2016) y/o su transporte por rutas marítimas, esta última de gran relevancia desde los años 70s con el aumento de las embarcaciones en el comercio internacional (Seebens *et al.*, 2017).

Por otro lado, asociar el manejo a escalas mayores como regionales y globales, nos permite dimensionar el impacto de las estrategias implementadas. Por ejemplo, la presencia del lirio acuático puede afectar procesos migratorios de especies acuáticas, como en el caso del Río Mekong (Asia), donde peces juveniles migran a la deriva bajo las esteras de lirio acuático hasta aguas saladas, en el que mueren (Nezdoly & Pavlov, 2019). En el caso de las aves, estas pueden disminuir su visita como sucedió en el Lago de Chapala en Jalisco, México (Villamagna *et al.*, 2012), caso contrario en Anawilundawa, Sri Lanka,

la incidencia de aves aumentó en temporada reproductiva cerca de las espesas esteras (Lekamge *et al.*, 2020). Mientras que, en el Río Illinois en Illinois, EEUU, se observó que las esteras de lirio acuático podían desempeñarse como una barrera biológica para semillas hidrocóricas (VonBank *et al.*, 2018).

En la resistencia al cambio. Restaurar un sistema dulceacuícola de uno con lirio acuático a otro sin este, implica no solo atender su presencia y los factores que lo favorecen, hay que considerar que la condición ecológica del sistema está dada por eventos históricos y que han dejado huella en la memoria ecológica del sitio (tabla 5, criterio 9). Un estudio paleolimnológico en el Lago Fúquene, Colombia, sugiere que las causas podrían remontarse incluso a siglos anteriores, donde la modificación de la agricultura en la época colonial pudo haber preparado el terreno para algunas de las invasiones actuales (Salgado *et al.*, 2019). Por lo que, en la restauración del sistema es importante considerar estos factores de resistencia (Newman *et al.*, 2019). Así en China un programa de restauración con manejo del lirio acuático observó cambios positivos a corto plazo en la recuperación de plantas sumergidas y la transparencia del agua. No obstante, el sistema no se pudo sostener y tras siete meses volvió a un estado turbio, lo que pudo deberse a procesos internos del sistema o a escalas más grandes (Zhang *et al.*, 2010).

La resistencia química, puede presentarse por las aportaciones de nutrientes y/o por la demora en el agotamiento de las reservas de estos en el sedimento, generando retrasos de <10-15 años respecto al PT y de <5 años en la carga de N, esto en climas templados (Jepesen *et al.*, 2007). Por lo que, aun logrando la restauración de las comunidades sumergidas, si los niveles de TP no disminuyen a menos 2 mg L^{-1} la transición a un ecosistema turbio puede darse fácilmente ante una perturbación (Zhang *et al.*, 2010). Por otro lado, resistencias por alteraciones físicas, pueden estar dadas por la modificación de los flujos hídricos, que impactan en el cauce y la estructura de las unidades hidromorfológicas, generando condiciones de estrés hídrico, sedimentario, metabólico y de conectividad, que dificultan la restauración a condiciones anteriores. Un ejemplo son las barreras en humedales costeros que han frenado la conexión de estos con las mareas, permitiendo la invasión de especies de agua dulce (Abbott *et al.*, 2020) o la construcción de presas que modifican *in situ* las dinámicas de flujo de agua y sedimentos (Batanouny & El-Fiky, 1975; Kitunda, 2017), así como río abajo (Gobo *et al.*, 2014).

A su vez la modificación histórica de las comunidades bióticas hace que la eliminación del lirio acuático no signifique la recuperación de las comunidades anteriores. Por ejemplo, el lirio acuático puede producir sustancias alelopáticas tales como el N-fenil-2-naftilamina (PNA), que tienen un efecto inhibitorio sobre el crecimiento de las algas (Pei *et al.*, 2018; Wu *et al.*, 2012). Esta respuesta inhibitoria puede ser distinta según la especie y condicionar la composición de la comunidad por tolerancia y por efecto sinérgico con sustancias alelopáticas de otras especies (Pei *et al.*, 2018). En México en la Presa de Guadalupe, Estado de México, cianobacterias y las clorofitas fueron los grupos más abundantes tras la eliminación del lirio acuático, mientras que las criptofitas se mostraron sensibles al herbicida Diquat (Lugo *et al.*, 1998). Así también, tras su remoción en el Embalse Garças en Brasil, surgieron dos estrategias de vida en el fitoplancton; especialistas de vida corta, típicas de ambientes perturbados como las cianobacterias y particularmente entre estas, especies tolerantes al estrés, luz reducida y baja

disponibilidad de nitrógeno (ej. Nostocales) (Crossetti & Bicudo, 2008; Reynolds *et al.*, 2002). Por otro lado, modificaciones al ecosistema pueden favorecer la presencia de más de una PAI, así *Egeria densa*, una planta sumergida invasora, ha podido crecer en el Lago Fúquene en Colombia en sitios invadidos por *P. crassipes*, debido a su alta capacidad competitiva en condiciones limitadas de luz (Salgado *et al.*, 2019), mientras que *Ludwigia spp.* ha desplazado al lirio acuático en el Delta de Sacramento-San Joaquín, en EEUU (Khanna *et al.*, 2018).

A su vez, la persistencia del lirio acuático puede deberse a la ausencia de sus depredadores en los lugares de invasión, razón por la que se han introducido artrópodos para su control biológico (Cordo, 1999; Firehun *et al.*, 2013). En los Humedales del Chaco en Argentina, donde es nativo el lirio acuático, un 81% de hojas estaban dañadas por herbivoría, resaltando la importancia de esta relación (Franceschini *et al.*, 2010), esto mismo se ha reflejado en el intervalo de invasión con disminuciones importantes en la biomasa, algunos sitios con mayor éxito que en otros (Center *et al.*, 1999; Charudattan, 1986; Coetzee *et al.*, 2007b; Jimenez & Balandra, 2007).

Esquemas adaptativos. Hay procesos de escala global y regional que operativamente no se pueden intervenir en un esquema de manejo pero que deben considerarse en la capacidad de respuesta del sistema (Odum *et al.*, 1979) (tabla 5, criterio 8). En ello, los socio-ecosistemas no pueden estar sujetos a reglas fijas y deben considerar mecanismos de evaluación y reajuste (Enyew *et al.*, 2020). La teoría de la jerarquía establece que procesos de gran escala actúan como impulsores de cambio, mientras que a escalas menores los procesos de cambio son más restrictivos (Newman *et al.*, 2019). Por ejemplo, el cambio climático, influye en la tasa de crecimiento del lirio acuático con el incremento de las condiciones de temperatura y precipitaciones (You *et al.*, 2013). Mientras que aumentos de 1.5°C y 3.0°C, intervalos meta internacionales, parecen ser suficientes para mejorar el rendimiento del lirio acuático, en su desarrollo de biomasa, mejor rendimiento del fotosistema II e incremento en la cantidad de raicillas, características anatómicas que además mejoran su respuesta fisiológica (Huang *et al.*, 2022). A su vez, el aumento de la temperatura nocturna favorece el desarrollo longitudinal de la raíz y raíces laterales, incrementando la captación de nutrientes (Worqlul *et al.*, 2020).

Regionalmente, el crecimiento poblacional, la urbanización y el desarrollo de industria genera presiones en el paisaje que deben ser integradas en las estrategias de resiliencia (Ahern, 2013; Winton *et al.*, 2020). Como ya se observó en el caso de Zimbabwe y Etiopía (Dersseh *et al.*, 2019; Dube *et al.*, 2018). A su vez, los proyectos de manejo tienen que contemplar la asignación presupuestal, pues así en México un programa de aprovechamiento forrajero del lirio acuático no tuvo seguimiento por la falta de recurso para la investigación y validación del producto (Monsalvo Trujano, 1989). Por otro lado en China, entre 1950 y 1970, el lirio acuático se utilizaba como alimento para ganado y como fertilizante, pero con la mejora económica del país en 1980 su aprovechamiento disminuyó (Jianqing *et al.*, 2000; Lu *et al.*, 2007), pudiendo ser idóneo haber invertido en investigación orientada a mejorar la calidad del producto y/o eficientizar los procesos.

Los eventos naturales de corto plazo también impactan en los esquemas de gestión. Las inundaciones, pueden despejar de lirio acuático a cuerpos de agua o restringir sus poblaciones, como sucedió en el Delta de Sacramento-San Joaquín (EEUU) (Khanna *et al.*, 2012), por lo que esquemas que contemplan la utilidad económica del lirio acuá-

tico deberían considerar la diversificación de actividades de quienes se benefician de este. Ejemplo contrario es el de la Laguna Dowse en Australia donde eventos de sequía severos, en 2015, favorecieron la germinación de las semillas y un nuevo evento de invasión (Sullivan & Wood, 2012). Por lo que también se debe contar con mecanismos de monitoreo y acción temprana para controlar los rebrotes.

Conectando enfoques dentro de un marco integral

La necesidad de explorar enfoques de manejo integral distintos a los métodos de control convencionales radica en la falta de resultados y beneficios a largo plazo. Por ejemplo, en experiencias de gestión en África para el control de malezas acuáticas, han concluido como inviable la eliminación de estos organismos como objetivo principal, resaltando en su lugar la necesidad de desarrollar visiones ecosistémicas, emprender acciones de restauración y generar vías de cooperación para poder mejorar los resultados de estas intervenciones y disminuir los impactos negativos causados por las PAIs (Howard & Chege, 2007).

En el presente artículo se sugiere que el principal cambio de paradigma para el manejo integral del lirio acuático radica en la integración del manejo de la especie junto con la de su entorno y no solo en el control de su densidad y cobertura. Esta premisa se ve reflejada transversalmente en los cambios de paradigma propuestos a lo largo del documento (tabla 5). Considerando que la disminución o eliminación del lirio acuático no es el fin último, sino una de varias estrategias que operan en un marco de manejo que involucra aspectos ecológicos, sociales, económicos y científicos. Para esquematizar este planteamiento en un marco general operativo se presenta la Fig. 4, donde además se hace la comparativa entre dos modelos, uno “no integral” y uno “integral”. Se destaca en la propuesta integral la definición de cuatro dimensiones, que se presentan a continuación: **Objetivos locales.** Conjuntar el manejo de *P. crassipes* con otros objetivos ecológicos, sociales y económicos, que fomente la sinergia y resiliencia de los proyectos; locales, regionales y globales. **Perspectivas académicas y metodológicas** Implementar programas de manejo que desde su diseño estén orientados a contestar preguntas y generar conocimientos significativos, con la posibilidad de evaluación y reajuste. **Interacción especie-ecosistema.** Abordar el manejo de *P. crassipes* en conjunto con su entorno y en ambas direcciones, conjuntar con medidas de restauración y mitigación. Identificar las oportunidades de *P. crassipes* como elemento de procesos de restauración, biorremediación y aprovechamiento sustentable, considerando su papel como ingeniero ecosistémico sobre el cuerpo de agua (identificar sinergias y umbrales). Identificar los flujos de materia y energía, y las condiciones de los parches locales y circundantes que regulan la dinámica de invasión de *P. crassipes* o que potencian su crecimiento. **Integración de múltiples escalas.** Abordar el manejo del *P. crassipes* a múltiples escalas (i.e. parche, clase y paisaje; y, local, regional y global), ubicando el nivel en que las medidas de manejo implementadas tendrían mayor impacto.

Una base integral de objetivos favorece la transición del control de las PAIs a esquemas sostenibles de gestión ambiental (Fig. 4, dimensión 1 de modelo integral); no así los proyectos que basan su éxito de control en un solo criterio de todo o nada (Larson *et al.*, 2011). Esquemas integrales que contemplan objetivos ecológicos, sociales y económicos, se ocuparán a su vez de promover la sinergia de voluntades humanas, de distintos sectores socio-económicos, siendo necesario el planteamiento de procesos colectivos en la definición y desarrollo del proyecto (Crowley *et al.*, 2017). Esquemas con técnicas de decisión

multicriterio facilitan la integración de estos objetivos donde influyen diversos factores y de distinta naturaleza, atendiendo a la complejidad de las interacciones sociales y ecológicas (Quintero *et al.*, 2013; Ralls & Starfield, 1995).

Por otro lado, la exploración académica y metodológica permite innovar en las distintas etapas de planeación para el manejo de *P. crassipes*, así como implementar mecanismos de evaluación y reajuste (Fig. 4, dimensión 2 de modelo integral). Esto aplica para conocimientos en la praxis como pudiera ser en la logística, organización, herramientas, redes o equipos de trabajo (Enyew *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2012); en el corpus en torno a la definición de las condiciones de invasión (Zarkami *et al.*, 2021), conocimientos estructurales y funcionales del ecosistema (Quinn *et al.*, 2011), entre otros; y en el Cosmos en los marcos conceptuales y filosóficos abordados, como pudiera ser la exploración del manejo desde la ecología del paisaje (Lu *et al.*, 2007) o en el planteamiento de la relación humano-naturaleza (Boulangeat *et al.*, 2022).

Proyectos integrales para el manejo de PAIs se ocupan también de fortalecer la participación e involucramiento de la academia con los otros sectores (social, político y operativo) que participan en la elaboración y gestión de los esquemas de manejo (Lu *et al.*, 2007). La falta de vinculación de la ciencia con la gestión operativa ha retrasado la transmisión de conocimientos científicos en la mejora técnica del manejo de PAIs así como en la predicción y proyección de resultados (Hofstra *et al.*, 2020). Por otro lado, la falta de involucramiento del sector académico con el político ha dificultado la generación de políticas públicas, incluyendo esquemas para la prevención y atención a etapas tempranas de invasión y análisis de riesgos (Genovesi, 2007). A su vez es indispensable impulsar la promoción de esquemas integrales desde

la academia en contextos políticos y educativos para sostener dichos proyectos a largo plazo, pues el cambio de paradigmas en el manejo de especies invasoras ocupa de la implementación y modificación de políticas públicas y de la participación comunitaria (Larson *et al.*, 2011).

El valor de las especies invasoras en los ecosistemas debe abordarse con pragmatismo (Fig. 4, dimensión 3 de modelo integral), pues su erradicación no considera los servicios ecosistémicos que estas estarían proporcionando, en ello es importante contextualizar su presencia, pues entornos sometidos a factores estresantes pudieran no ser idóneos para especies nativas de macrófitas y que son necesarias como hábitat (Hershner & Havens, 2008). La eliminación de especies exóticas puede ser una opción viable en etapas de invasión temprana no obstante conforme el invasor aumenta su presencia en el ecosistema a través relaciones tróficas, roles funcionales y la eliminación o sustitución de especies nativas, incrementan los efectos secundarios relacionados a su manejo lo que lo vuelve más complejo (Zavaleta *et al.*, 2001). Tomadores de decisiones deben comprender la importancia de centrar esfuerzos de manejo en especies “clave” que actúan como ingenieros ecosistémicos, como lo es el lirio acuático (Larson *et al.*, 2011).

Respecto a la integración del manejo de *P. crassipes* y PAIs a diversas escalas (Fig. 4, dimensión 4 de modelo integral), destaca el desconocimiento que hay sobre los factores e impactos multiescales relacionados a los eventos de invasión, así como su falta de integración en los programas de manejo (Gherardi, 2007). En esta área, modelos ecológicos serán relevantes en la comprensión de los procesos de propagación y distribución (Loo *et al.*, 2009; Quinn *et al.*, 2011). Así como la comprensión de las dinámicas ambientales a distintas escalas que

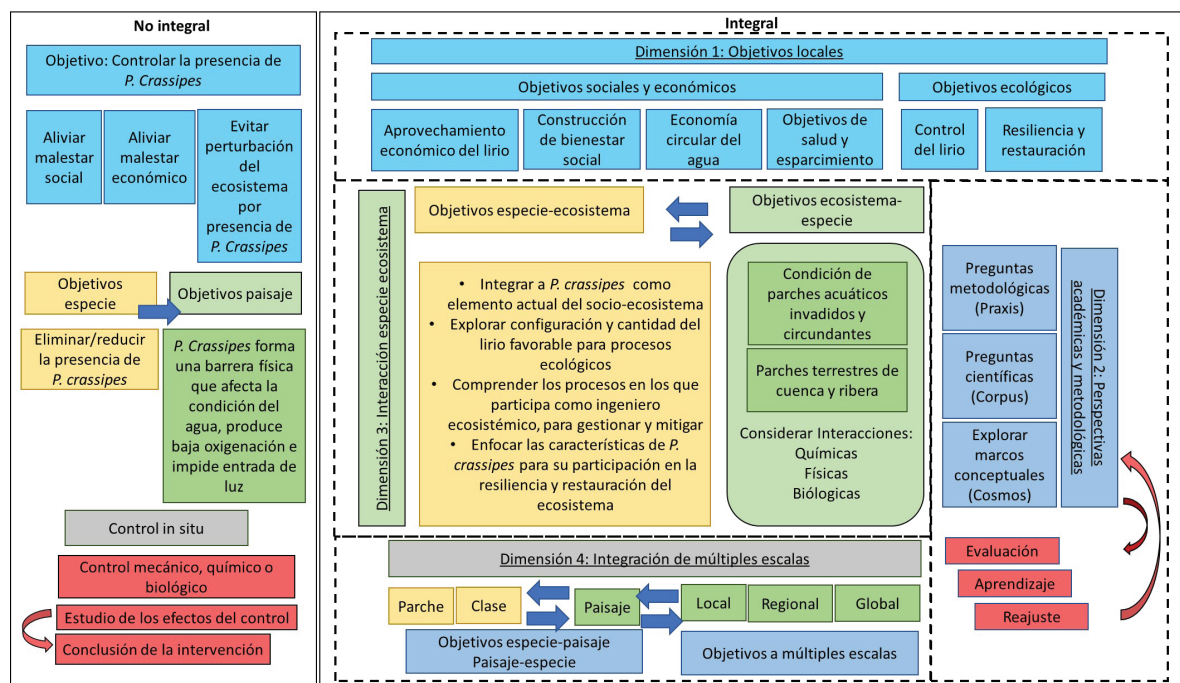


Figura 4 Esquema comparativo entre un protocolo de manejo no integral y uno integral para ecosistemas con presencia de *Pontederia crassipes*.

hacen susceptible al ecosistema a ser invadido, causando por ejemplo un “vacío” de nicho o la fluctuación de recursos, escenarios que ya se ha corroborado contribuyen en el establecimiento de PAIs (Fleming & Dibble, 2015). A su vez es importante reconocer la necesidad de un enfoque integrado de cuencas que reconozca la influencia del cambio ambiental antrópico, PAIs suelen superar en abundancia a especies nativas en condiciones enriquecidas de nutrientes relacionados en el paisaje a actividades antropogénicas y a su ubicación en la cuenca en tierras bajas (Loo *et al.*, 2009; Quinn *et al.*, 2011). La presión de propágulos de PAIs también debe considerar actividades humanas a distintas escalas que facilitan su accesibilidad a sistemas de agua dulce (Colangelo *et al.*, 2017). Por otro lado, en lo social proyectos de gran escala o a múltiples escalas pueden enfrentar desafíos regionales que susciten al conflicto, sobre todo cuando los métodos comprometen libertades personales y comerciales, por lo que también deben considerarse (Crowley *et al.*, 2017).

CONCLUSIÓN

Este trabajo realiza una importante análisis y reflexión sobre la oportunidad que ofrece el incorporar los conocimientos académicos de las interacciones invasor-ecosistema en el manejo de *Pontederia crassipes*, enfocado en la creación de un esquema de gestión integral fundamentado en una perspectiva ecosistémica, incorporando dinámicas antrópicas, tanto económicas como sociales, en la planificación y aplicación de estos proyectos. Consideraciones para el desarrollo de un enfoque integral incluyen el planteamiento conjunto de objetivos ecológicos, económicos y sociales, coordinar esfuerzos académicos y operativos, establecer métodos orientados al manejo conjunto especie-ecosistema y operar procesos de gestión a múltiples escalas.

Trabajos como este apoyan el creciente interés global en la integración del manejo de PAIs, como el lirio acuático, en esquemas socio-ecosistémicos. No obstante, la perspectiva dominante actual, tiene áreas de oportunidad para poder aportar en la consolidación de propuestas integrales, ya que esta centra sus esfuerzos principalmente en la especie, aunque el uso y aprovechamiento del lirio acuático es un paso importante, por sí solo continúa siendo un paliativo al problema de origen, que es la degradación ecosistémica. Áreas de oportunidad se encuentran en; i) la integración de aspectos sociales y políticos, ii) el manejo de PAIs enfocado en la conservación y restauración de ecosistemas, iii) el estudio causa-efecto de las invasiones a distintas escalas espacio-temporales, iv) el estudio de las interacciones de *P. crassipes* a distintos niveles de organización biológica especialmente entre especie-ecosistema y v) en la elaboración de esquemas con mecanismos de evaluación y adaptación.

Es importante resaltar que este artículo no pretende ser una guía definitiva para el manejo integral de *P. crassipes*, pues, aunque este compila numerosos ejemplos y reflexiones en torno a aspectos ecológicos y de manejo del lirio acuático, aún es necesario profundizar en la práctica de cada una de las dimensiones planteadas, así como incorporar nuevos paradigmas. Algunas interacciones no son abordadas, como pudiera ser las del microbioma en la raíz del lirio acuático y en el sedimento o el de las comunidades de zooplancton. Otro reto es el manejo de ecosistemas con dos o más especies invasoras, pues comúnmente sistemas con lirio acuático llegan a presentar también otras PAIs. A su vez las dinámicas sociales y económicas son poco desarrolladas y re-

quieran un análisis más extenso. Por ello se sugiere para perspectivas futuras la elaboración de trabajos especializados centrados en alguno de los aspectos planteados manteniendo el enfoque de manejo integral. Finalmente, entre las consideraciones, se destaca la necesidad de favorecer escenarios cooperativos, con procesos inter y transdisciplinarios; y la conjunción de esfuerzos sociales, institucionales, académicos y privados.

REFERENCIAS

- ABBOTT, B. N., J. WALLACE, D.M. NICHOLAS, F. KARIM & N.J. WALTHAM. 2020. Bund removal to re-establish tidal flow, remove aquatic weeds and restore coastal wetland services—North Queensland, Australia. *Plos One* 15(1): e0217531. DOI: 10.1371/journal.pone.0217531
- ADAMS, C. S., R. R. BOAR, D.S. HUBBLE, M. GIKUNGU, D.M. HARPER, P. HICKLEY & N. TARRAS-WAHLBERG. 2002. The dynamics and ecology of exotic tropical species in floating plant mats: Lake Naivasha, Kenya. In: Harper, D. M., Boar, R., Everard, M., & Hickley, P. (Eds.). *Lake Naivasha, Kenya*. Springer, pp. 115–122. DOI: 10.1007/978-94-017-2031-1_11
- ADIS, J. & W.J. JUNK. 2003. Feeding impact and bionomics of the grasshopper *Cornops aquaticum* on the water hyacinth *Eichhornia crassipes* in Central Amazonian floodplains. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38(3): 245–249.
- AGAMI, M. & K.R. REDDY. 1990. Competition for space between *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms and *Pistia stratiotes* L. cultured in nutrient-enriched water. *Aquatic Botany* 38(2–3): 195–208. DOI: 10.1016/0304-3770(90)90005-6
- AGAMI, M. & K. R. REDDY. 1991. Interrelationships between *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms and *Hydrocotyle umbellata* L. *Aquatic Botany* 39(1–2): 147–157. DOI: 10.1016/0304-3770(91)90029-5
- AHERN, J. 2013. Urban landscape sustainability and resilience: The promise and challenges of integrating ecology with urban planning and design. *Landscape Ecology* 28(6): 1203–1212. DOI: 10.1007/s10980-012-9799-z
- ALBANO PÉREZ, E., T. RUIZ TÉLLEZ & J. M. SÁNCHEZ GUZMÁN. 2011. Influence of physico-chemical parameters of the aquatic medium on germination of *Eichhornia crassipes* seeds. *Plant Biology* 13(4): 643–648. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2010.00425.x
- ANDRADE, E. A., M. E. A. BARBOSA & G.R. DEMETRIO. 2013. Density-dependent morphological plasticity and trade-offs among vegetative traits in *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae). *Acta Amazonica* 43: 455–459. DOI: 10.1590/S0044-59672013000400007
- ATTERMEYER, K., S. FLURY, R. JAYAKUMAR, P. FIENER, K. STEGER, V. ARYA, F. WILKEN, R. VAN GELDERN & K. PREMKE. 2016. Invasive floating macrophytes reduce greenhouse gas emissions from a small tropical lake. *Scientific Reports* 6(1): 1–10. DOI: 10.1038/srep20424 (2016).
- BABU, R. M., A. SAJEENA & K. SEETHARAMAN. 2003. Bioassay of the potentiality of *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler as a bioherbicide to control waterhyacinth and other aquatic weeds. *Crop Protection* 22(8): 1005–1013. DOI: 10.1016/S0261-2194(03)00115-7
- BAILEY, R. G. & M. R. LITTERICK. 1993. The macroinvertebrate fauna of water hyacinth fringes in the Sudd swamps (River Nile, southern Sudan). *Hydrobiologia* 250: 97–103. DOI: 10.1007/BF00008231

- BALESTRIERI, M. 2015. Theories and methods of rural landscape classification in Europe: The Italian Approach. *International Journal of Rural Management* 11(2): 156–174. DOI: 10.1177/0973005215604932
- BARKER, J. E., J. J. HUTCHENS JR & J.O. LUKE. 2014. Macroinvertebrates associated with water hyacinth roots and a root analog. *Freshwater Science* 33(1): 159–167.
- BARRETT, S. C. H. 1980. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth). II. Seed production in natural populations. *Journal of Applied Ecology* 17(1): 113–124. DOI: 10.2307/2402967
- BARRETT, S. C. H., & I.W. FORNO. 1982. Style morph distribution in new world populations of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach (water hyacinth). *Aquatic Botany* 13: 299–306. DOI: 10.1016/0304-3770(82)90065-1
- BATANOUNY, K. H. & A. M. EL-FIKY. 1975. The water hyacinth (*Eichhornia crassipes* Solms) in the Nile system, Egypt. *Aquatic Botany* 1: 243–252. DOI: 10.1016/0304-3770(75)90025-X
- BELLARD, C., P. GENOVESI & J.M. JESCHKE. 2016. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1823): 20152454. DOI: 10.1098/rspb.2015.2454
- BENEDEK, V. & P. ENGLERT. 2019. The effect of ramet mortality on clonal plant growth. *Theory in Biosciences* 138(2): 215–221. DOI: 10.1007/s12064-019-00274-6
- BENTON JR., A. R., W.P. JAMES & J. W. ROUSE JR. 1978. Evapotranspiration from water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) In Texas reservoirs. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 14(4): 919–930. DOI: 10.1111/j.1752-1688.1978.tb05588.x
- BERRY, J. P., E. LEE, K. WALTON, A.E. WILSON, & F. BERNAL-BROOKS. 2011. Bioaccumulation of microcystins by fish associated with a persistent cyanobacterial bloom in Lago de Patzcuaro (Michoacan, Mexico). *Environmental Toxicology and Chemistry* 30(7): 1621–1628. DOI: 10.1002/etc.548
- BICK, E., E. S. DE LANGE, C. R. KRON, L. DA SILVA SOLER, J. LIU & H.D. NGUYEN. 2020. Effects of salinity and nutrients on water hyacinth and its biological control agent, *Neochetina bruchi*. *Hydrobiologia* (847): 3213–3224. DOI: 10.1007/s10750-020-04314-x
- BICUDO, D. D. C., B.M. FONSECA, L.M. BINI, L.O. CROSSETTI, C. E. D. M. BICUDO & T. ARAÚJO-JESÚS. 2007. Undesirable side-effects of water hyacinth control in a shallow tropical reservoir. *Freshwater Biology* 52(6): 1120–1133. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01738.x
- BOOGERT, N. J., D.M. PATERSON & K.N. LALAND. 2006. The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. *BioScience* 56(7): 570–578. DOI: 10.1641/0006-3568(2006)56[570:TIONCA]2.0.CO;2
- BORRIE, W. T. & C.A. ARMATAS. 2022. Environmental values and nature's contributions to people: Towards methodological pluralism in evaluation of sustainable ecosystem services. In: Misiune, I., Depellegrin, D., & Egarter Vigl, L. (Eds.) *Human-Nature Interactions: Exploring Nature's Values Across Landscapes*. Springer Nature, pp. 13-23
- BOUDJELAS, S., M. BROWNE, M. DE POORTER & S. LOWE. 2000. *100 of the World's worst invasive alien species: A selection from the Global Invasive Species Database*. Invasive Species Specialist Group. Foundations D'entreprise. New Zealand.
- BOULANGEAT, I., ALLAIN, S., CROUZAT, E., GIRARD, S., GRANJOU, C., POIRIER, C., RUAUT, J. F., PAILLET, Y., & ARPIN, I. 2022. From human-nature dualism towards more integration in socio-ecosystems studies. In: Misiune, I., Depellegrin, D., & Egarter Vigl, L. (Eds.) *Human-Nature Interactions: Exploring Nature's Values Across Landscapes*. Springer Nature, pp. 37-49
- BOWNES, A., M.P. HILL & M.J. BYRNE. 2013. The role of nutrients in the responses of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to herbivory by a grasshopper *Cornops aquaticum* Brünner (Orthoptera: Acrididae). *Biological Control* 67(3): 555–562. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2013.07.022
- BURKE, A. M. & J.A. COETZEE. 2014. Effect of nutrient quality and leaf age of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, on the development of its co-evolved herbivore, *Eccritotarsus catarinensis* (Hemiptera: Miridae). *African Entomology* 22(4): 896–899.
- CÁMARA DE DIPUTADOS. 2007. De la Comisión de Medio Ambiente y Recursos Naturales, con puntos de acuerdo para exhortar a la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales a analizar y certificar la propuesta del Colegio de Postgraduados sobre el control biológico del lirio acuático en la cuenca del río Lerma y, principalmente, en el Lago de Chapala. Disponible en línea en: https://www.diputados.gob.mx/servicios/datorele/LX_LEG/1%20POS%20II%20ANO/06-sep-07/8b.htm (Consultado el 13 junio 2023)
- CAMARENA MEDRANO, O. & J.A. AGUILAR ZEPEDA. 2014. *Control biológico del lirio acuático en México: Primera experiencia exitosa con neoquetinos en distritos de riego: volumen II distritos de riego 024 Ciénega de Chapala, Michoacán, distrito de riego 061 Zamora, Michoacán, distrito de riego 030 Valsequillo, Puebla*. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- CANAVAN, K., J.A. COETZEE, M.P. HILL & I.D. PATERSON. 2014. Effect of water trophic level on the impact of the water hyacinth moth *Niphograpta albiguttalis* on *Eichhornia crassipes*. *African Journal of Aquatic Science* 39(2): 203–208. DOI: 10.2989/16085914.2014.893225
- CARPENTER, S. R., E.H. STANLEY & M.J. VANDER ZANDEN. 2011. State of the World's Freshwater Ecosystems: Physical, Chemical, and Biological Changes. *Annual Review of Environment and Resources* 36(1): 75–99. DOI: 10.1146/annurev-environ-021810-094524
- CENTER, T. D. & F.A. DRAY JR. 2010. Bottom-up control of water hyacinth weevil populations: Do the plants regulate the insects? *Journal of Applied Ecology* 47(2): 329–337. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2009.01769.x
- CENTER, T. D. & M.P. HILL. 2002. Field efficacy and predicted host range of the pickerelweed borer, *Bellura densa*, a potential biological control agent of water hyacinth. *BioControl* 47(2): 231–243. DOI: 10.1023/A:1014579406894
- CENTER, T. D. & N.R. SPENCER. 1981. The phenology and growth of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) in a eutrophic north-central Florida lake. *Aquatic Botany* 10: 1–32. DOI: 10.1016/0304-3770(81)90002-4

- CENTER, T. D., F.A. DRAY JR., G.P. JUBINSKY & A.J. LESLIE. 1999. Waterhyacinth Weevils (*Neochetina eichhorniae* and *N. bruchi*) Inhibit Waterhyacinth (*Eichhornia crassipes*) Colony Development. *Biological Control* 15(1): 39–50. DOI: 10.1006/bcon.1999.0699
- CENTER, T. D., T.K. VAN, F.A. DRAY JR., S.J. FRANKS, M.T. REBELO, P.D. PRATT & M.B. RAYAMAJHI. 2005. Herbivory alters competitive interactions between two invasive aquatic plants. *Biological Control* 33(2): 173–185. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.02.005
- CHARUDATTAN, R. 1986. Integrated control of waterhyacinth (*Eichhornia crassipes*) with a pathogen, insects, and herbicides. *Weed Science* 34(S1): 26–30. DOI: 10.1017/S0043174500068338
- CHOI, J.-Y., K.-S. JEONG, G.-H. LA & G.-J. JOO. 2014. Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 414: 11. DOI: 10.1051/kmae/2014023
- CHU, J., Y. DING & Q. ZHUANG. 2006. Invasion and control of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in China. *Journal of Zhejiang University Science B* 7(8): 623–626. DOI: 10.1631/jzus.2006.B0623
- CHUNKAO, K., C. NIMPEE, & K. DUANGMAL. 2012. The King's initiatives using water hyacinth to remove heavy metals and plant nutrients from wastewater through Bueng Makkasan in Bangkok, Thailand. *Ecological Engineering* 39: 40–52. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2011.09.006
- COETZEE, J. A., M. J. BYRNE & M. P. HILL. 2007a. Impact of nutrients and herbivory by *Eccritotarsus catarinensis* on the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. *Aquatic Botany* 86(2): 179–186. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.09.020
- COETZEE, J. A., M. J. BYRNE, & M. P. HILL. 2007b. Predicting the distribution of *Eccritotarsus catarinensis*, a natural enemy released on water hyacinth in South Africa. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125(3): 237–247. DOI: 10.1111/j.1570-7458.2007.00622.x
- COETZEE, J. A., M. P. HILL, M. H. JULIEN, T. D. CENTER & H. A. CORDO. 2009. *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub. (Pontederiaceae). In: Muniappan, R., Reddy, G. V., & Raman, A. (Eds.) *Biological Control of Tropical Weeds Using Arthropods*. Cambridge University Press, New York, pp. 183–210.
- COETZEE, J. A., R. W. JONES & M. P. HILL. 2014. Water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), reduces benthic macroinvertebrate diversity in a protected subtropical lake in South Africa. *Biodiversity and Conservation* 23(5): 1319–1330. DOI: 10.1007/s10531-014-0667-9
- COETZEE, J. A., M. P. HILL, T. RUIZ-TÉLLEZ, U. STARFINGER & S. BRUNEL. 2017. Monographs on invasive plants in Europe N° 2: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Botany Letters* 164(4): 303–326. DOI: 10.1080/23818107.2017.1381041
- COLANGELO, P., D. FONTANETO, A. MARCHETTO, A. LUDOVISI, A. BASSET, L. BARTOLOZZI, I. BERTANI, A. CAMPANAR, A. CATTANEO, F. CAINFERONI, G. CORRIERO, G.F. FICETOLA, F. NONNIS-MARZANO, C. PIERRI, G. ROSSETTI, I. ROSATI & A. BOGGERO. 2017. Alien species in Italian freshwater ecosystems: a macroecological assessment of invasion drivers. *Aquatic Invasions* 12(3): 299–309.
- CONABIO. (2022). Pontederiaceae, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, Lirio acuático. Disponible en línea en: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/pontederiaceae/eichhornia-crassipes/fichas/ficha.htm> (consultado el 10 agosto de 2023)
- CONTRERAS, R. & H. G. CARLOS. 1981. *Inventario Nacional de malezas acuáticas y su distribución*. Informe Técnico CIECCA-SARH, México.
- COOK, C. D. K. 1998. Pontederiaceae. In: Huber, H., & J.-P. Rudall. (Eds.). *Flowering Plants: Monocotyledons*. Springer, pp. 395–403
- CORDO, H. A. 1999. New agents for biological control of water hyacinth. In: Hill, M. P., Julien, M. H., & Center, T. D. (Eds.). *Proceeding of the first IOBC global working group meeting for the biological and integrated control of water hyacinth*. Pretoria, Sudáfrica. Plant Protection Research Institute, Buenos Aires (Argentina), pp. 68–74
- CORDO, H. A., A. J. SOSA & M. C. HERNÁNDEZ. 1999. The petiole mining fly *Thrypticus* sp. (Diptera: Dolichopodidae), a new agent for the biological control of waterhyacinth (*Eichhornia crassipes*). In: Neal R. Spencer (eds.). *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA, pp. 4–14.
- CROSSETTI, L. O. & C. E. DE M. BICUDO. 2008. Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. *Hydrobiologia* 614: 91–105.
- CROWLEY, S. L., S. HINCHLIFFE & R. A. McDONALD. 2017. Conflict in invasive species management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15(3): 133–141. DOI: 10.1002/fee.1471
- DA SILVA, C. V. & R. HENRY. 2020. Aquatic macroinvertebrate assemblages associated with two floating macrophyte species of contrasting root systems in a tropical wetland. *Limnology* 21(1): 107–118.
- DADDY, F., S. ABUBAKAR & S. OWOTUNSE. 2002. Effects of different sources of water on water hyacinth growth performance. *AquaDocs*.
- DAGNO, K., R. LAHLALI, M. DIOURTE & M. H. JIJAKLI. 2011. Effect of temperature and water activity on spore germination and mycelial growth of three fungal biocontrol agents against water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Journal of Applied Microbiology* 110(2): 521–528. DOI: 10.1111/j.1365-2672.2010.04908.x
- DAGNO, K., R. LAHLALI, M. DIOURTE & H. JIJAKLI. 2012. Present status of the development of mycoherbicides against water hyacinth: Successes and challenges. A review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 16(3): 360–368
- DAMTIE, Y. A., D. A. MENGISTU & D. T. MESHEHA. 2021. Spatial coverage of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) on Lake Tana and associated water loss. *Heliyon* 7(10): e08196. DOI: 10.1016/j.heliyon.2021.e08196
- DE TEZANOS PINTO, P. & I. O'FARRELL. 2014. Regime shifts between free-floating plants and phytoplankton: A review. *Hydrobiologia* 740(1), 13–24. DOI: 10.1007/s10750-014-1943-0
- DERSEH, M. G., A. M. MELESSE, S. A. TILAHUN, M. ABATE & D. C. DAGNEW. 2019. Water hyacinth: Review of its impacts on hydrology and ecosystem services—lessons for management of Lake Tana. *Extreme Hydrology and Climate Variability* 237–251. DOI: 10.1016/B978-0-12-815998-9.00019-1
- DERSEH, M. G., S. A. TILAHUN, A. W. WORQLUL, M. A. MOGES, W. B. ABEBE, D. A. MHIRET, & A. M. MELESSE. 2020. Spatial and temporal dynamics of water hyacinth and its linkage with lake-level fluctuation: Lake

- Tana, a sub-humid region of the Ethiopian highlands. *Water* 12(5): 1435. DOI: 10.3390/w12051435
- DERSEH, M. G., T. S. STEENHUIS, A. A. KIBRET, B. M. ENEYEW, M. G. KEBEDEW, F. A. ZIMALE, A. W. WORQLUL, M. A. MOGES, W. B. ABEBE & D. A. MHIRET. 2022. Water quality characteristics of a water hyacinth infested tropical highland lake: Lake Tana, Ethiopia. *Frontiers in Water* 4: 774710. DOI: 10.3389/frwa.2022.774710
- DÍAZ ZAVALA, G., V. OLVERA VIASCÁN, F. ROMERO LUNA & J. AGUIRRE MARTÍNEZ. 1989. *Control y aprovechamiento del lirio acuático en México*. IMTA. Coordinación de Investigación. Subcoordinación de Calidad del Agua.
- DESSIE, M., N. E. C. VERHOEST, E. ADGO, J. POESEN & J. NYSEN. 2017. Scenario-based decision support for an integrated management of water resources. *International Journal of River Basin Management* 15(4): 485–502. DOI: 10.1080/15715124.2017.1345917
- DUBE, T., M. SIBANDA, V. BANGAMWABO & C. SHOKO. 2018. Establishing the link between urban land cover change and the proliferation of aquatic hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Harare Metropolitan, Zimbabwe. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts a/b/c* 108: 19–27.
- DUDGEON, D. (2019). Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the *Anthropocene*. *Current Biology* 29(19): 960–967.
- Emery-Butcher, H. E., S. J. Beatty & B. J. Robson. 2020. The impacts of invasive ecosystem engineers in freshwaters: A review. *Freshwater Biology* 65(5): 999–1015. DOI: 10.1111/fwb.13479
- ENYEW, B. G., W. W. ASSEFA & A. GEZIE. 2020. Socioeconomic effects of water hyacinth (*Eichhornia Crassipes*) in Lake Tana, North Western Ethiopia. *Plos One* 15(9): e0237668. DOI: 10.1371/journal.pone.0237668
- ESPINOSA-GARCÍA, F. J. & H. VIBRANS. 2006. Mexico: The Need for a National Weed Management Strategy. In: Van Devender, T. R., Espinosa-García, F. J., Harper-Lore, B. L., & Hubbard, T. (Eds.). *Invasive plants on the move: controlling them in north america*. Arizona-Sonora Desert Museum Press, Tuscan, Arizona, USA. pp. 23–32
- EVANGELISTA, H., S. M. THOMAZ & C. A. UMETSU. 2014. An analysis of publications on invasive macrophytes in aquatic ecosystems. *Aquatic Invasions* 9(4): 521–528 DOI: 10.3391/ai.2014.9.4.10
- FARINA, A. 2022. Principles and Methods in Landscape Ecology: An Agenda for the Second Millennium (Vol. 31). *Springer International Publishing*. DOI: 10.1007/978-3-030-96611-9
- FIREHUN, Y., P. C. STRUIK, E. A. LANTINGA, & T. TAYE. 2013. Joint use of insects and fungal pathogens in the management of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): Perspectives for Ethiopia. *Aquat Plant Manage* 51: 109–121
- FOLKE, C., S. CARPENTER, T. ELMQVIST, L. GUNDERSON, C. S. HOLLING & B. WALKER. 2002. Resilience and sustainable development: Building adaptive capacity in a world of transformations. *AMBIO: A journal of the human environment* 31(5): 437–440
- FLEMING, J. P. & E. D. DIBBLE. 2015. Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746(1): 23–37. DOI: 10.1007/s10750-014-2026-y
- FRANCESCHINI, M. C., A. P. DE NEIFF & M. E. GALASSI. 2010. Is the biomass of water hyacinth lost through herbivory in native areas important? *Aquatic Botany* 92(4): 250–256. DOI: 10.1016/j.aquabot.2010.01.005
- FRANCESCHINI, C., F. S. MARTÍNEZ & M. L. DE WYSIECKI. 2014. Performance and feeding preference of *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae) on *Eichhornia crassipes* and crop plants in native area. *Journal of Orthoptera Research* 23(2): 83–90. DOI: 10.1665/034.023.0203
- GALBRAITH, J. C. 1987. The pathogenicity of an Australian isolate of *Acremonium zonatum* to water hyacinth, and its relationship with the biological control agent, *Neochetina eichhorniae*. *Australian Journal of Agricultural Research* 38(1): 219–229. DOI: 10.1071/AR9870219
- GAO, L., B. LI, W. Y. LIU, Y. X. SHEN & W. J. LIU. 2013. Inhibition effects of daughter ramets on parent of clonal plant *Eichhornia crassipes*. *Aquatic Botany* 107: 47–53. DOI: 10.1016/j.aquabot.2013.01.010
- GBIF. 2024. *Pontederia crassipes* Mart. Global Biodiversity Information Facility. Disponible en línea en: https://www.gbif.org/es/occurrence/charts?taxon_key=2765942 (Consultado en 20 abril 2024)
- GENOVESI, P. 2007. Towards a European strategy to halt biological invasions in inland waters. En F. Gherardi (Ed.), *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer Netherlands (2): 627–637. DOI: 10.1007/978-1-4020-6029-8_34
- GETNET, H., D. KIFLE & T. FETAHI. 2020. Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) affects the composition and abundance of zooplankton in the littoral region of Koka Reservoir, Ethiopia. *African Journal of Aquatic Science* 45(4): 486–492. DOI: 10.2989/16085914.2020.1744509
- GETNET, H., D. KIFLE & T. FETAHI. 2021. Impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on water quality and phytoplankton community structure in the littoral region of Koka Reservoir, Ethiopia. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies* 9(5): 266–276.
- GHERARDI, F. 2007. Measuring the impact of freshwater NIS: What are we missing? In: F. Gherardi (Eds.). *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats (Vol. 2)*. Springer Netherlands. pp. 437–462. DOI: 10.1007/978-1-4020-6029-8_24
- GHIANI, L., V. LOZANO, G. BRUNDU, A. MAZZETTE, A. SASSU & F. GAMBELLA. 2023. Monitoring *Pontederia crassipes* Mart. And *Hydrocotyle ranunculoides* Lf invasion on a Mediterranean island using multi-temporal satellite images. *Management of Biological Invasions* 14(2): 221–238
- GICHUKI, J., R. OMONDI, P. BOERA, T. OKORUT, A. S. MATANO, T. JEMBE & A. OFULLA. 2012. Water Hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach dynamics and succession in the Nyanza Gulf of Lake Victoria (East Africa): Implications for water quality and biodiversity conservation. *The Scientific World Journal* 2012. DOI: 10.1100/2012/106429
- GIRALDO, E., & A. GARZON. 2002. The potential for water hyacinth to improve the quality of Bogota River water in the Muña Reservoir: Comparison with the performance of waste stabilization ponds. *Water Science and Technology* 45(1): 103–110. DOI: 10.2166/wst.2002.0014
- GOBO, A. E., G. E. ETIGA & G. T. AMANGABARA. 2014. Flow effect of Kainji Dam on the Distribution of Water Hyacinth in Kolo Creek, Bayelsa State of Nigeria. *International Journal of Environment and Resource* 3(2): 1–6.

- GUTIÉRREZ LÓPEZ, E., F. ARREGUÍN CORTÉS, R. HUERTO DELGADILLO & P. SALDAÑA FABELA. 1994. Control de malezas acuáticas en México. *Tecnología y ciencias del agua* 9(3): 15-34.
- HALLER, W. T., D. L. SUTTON & W. C. BARLOWE. 1974. Effects of salinity on growth of several aquatic macrophytes. *Ecology* 55(4): 891-894. DOI: 10.2307/1934427
- HARPER, D. M., C. ADAMS & K. MAVUTI. 1995. The aquatic plant communities of the Lake Naivasha wetland, Kenya: Pattern, dynamics and conservation. *Wetlands Ecology and Management* 3: 111-123. DOI: 10.1007/BF00177693
- HARTMAN, R., S. SHERMAN, D. CONTRERAS, A. FURLER & R. KOK. 2019. Characterizing macroinvertebrate community composition and abundance in freshwater tidal wetlands of the Sacramento-San Joaquin Delta. *Plos One* 14(11): e0215421. DOI: 10.1371/journal.pone.0215421
- HARUN, I., H. PUSHIRI, A. J. AMIRUL-AIMAN & Z. ZULKEFLEE. 2021. Invasive water hyacinth: Ecology, impacts and prospects for the rural economy. *Plants* 10(8): 1613. DOI: 10.3390/plants10081613
- HEARD, T. A. & S. L. WINTERTON. 2000. Interactions between nutrient status and weevil herbivory in the biological control of water hyacinth. *Journal of Applied Ecology* 37(1): 117-127. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2000.00480.x
- HERSHNER, C. & K. J. HAVENS. 2008. Managing Invasive Aquatic Plants in a Changing System: Strategic Consideration of Ecosystem Services. *Conservation Biology* 22(3): 544-550. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2008.00957.x
- HILL, J. M. 2014. Investigations of growth metrics and $\delta^{15}\text{N}$ values of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*, (Mart.) Solms-Laub) in relation to biological control. *Aquatic Botany* 114: 12-20. DOI: 10.1016/j.aquabot.2013.12.001
- HILL, M. P., J. A. COETZEE, G. D. MARTIN, R. SMITH & E. F. STRANGE. 2020. Invasive alien aquatic plants in South African freshwater ecosystems. In: Van Wilgen, B. W., Measey, J., Richardson, D. M., Wilson, J. R., & Zengeya, T. A. (Eds.). *Biological Invasions in South Africa*. Springer Series Invasion Ecology 14, pp. 97-114
- HILL, J. M., B. HUTTON, K. STEFFINS & G. RIEUCAU. 2021. Floating along marsh edges: The impact of invasive water hyacinth (*Eichornia crassipes*) on estuarine species assemblages and predation risk. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 544, 151618. DOI: 10.1016/j.jembe.2021.151618
- HOFSTRA, D., J. SCHOELYNCK, J. FERRELL, J. COETZEE, M. DE WINTON, T. O. BICKEL, P. CHAMPION, J. MADSEN, E. S. BAKKER & S. HILT. 2020. On the move: New insights on the ecology and management of native and alien macrophytes. *Aquatic Botany* 162: 103190. DOI: 10.1016/j.aquabot.2019.103190
- HONLAH, E., A. YAO SEGBEFIA, D. ODAME APPIAH, M. MENSAH & P. O. ATAKORA. 2019. Effects of water hyacinth invasion on the health of the communities, and the education of children along River Tano and Abby-Tano Lagoon in Ghana. *Cogent Social Sciences* 5(1): 1619652. DOI: 10.1080/23311886.2019.1619652
- Howard, G. W. & F. W. Chege. 2007. Invasions by plants in the inland waters and wetlands of Africa. In F. Gherardi (Ed.), *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer Netherlands (2): 193-208 DOI: 10.1007/978-1-4020-6029-8_10
- HUANG, X., F. KE, Q. LI, Y. ZHAO, B. GUAN & K. LI. 2022. Functional traits underlying performance variations in the overwintering of the cosmopolitan invasive plant water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) under climate warming and water drawdown. *Ecology and Evolution* 12(8): e9181. DOI: 10.1002/ece3.9181
- IMAOKA, T. & S. TERANISHI. 1988. Rates of nutrient uptake and growth of the water hyacinth [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms]. *Water Research* 22(8): 943-951. DOI: 10.1016/0043-1354(88)90140-6
- INYANG, A. I., K. E. SUNDAY & D. I. NWANKWO. 2015. Composition of periphyton community on water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): In analysis of environmental characteristics at Ejirin Part of Epe Lagoon in Southwestern Nigeria. *Journal of Marine Biology* 2015. DOI: 10.1155/2015/376986
- JACKSON, H. B. & L. FAHRIG. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24(1): 52-63. DOI: 10.1111/geb.12233
- JANSSENS, N., L. SCHREYERS, L. BIERMANN, M. VAN DER PLOEG, T.-K. L. BUI & T. VAN EMMERIK. 2022. Rivers running green: Water hyacinth invasion monitored from space. *Environmental Research Letters* 17(4): 044069. DOI: 10.1088/1748-9326/ac52ca
- JEPPESEN, E., M. MEERHOFF, B. A. JACOBSEN, R. S. HANSEN, M. SØNDERGAARD, J. P. JENSEN, T. L. LAURIDSEN, N. MAZZEO, & C. W. C. BRANCO. 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—The successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581(1): 269-285. DOI: 10.1007/s10750-006-0507-3
- JEPPESEN, E., M. SØNDERGAARD, T. L. LAURIDSEN, T. A. DAVIDSON, Z. LIU, N. MAZZEO, C. TROCHINE, K. ÖZKAN, H. S. JENSEN, D. TROLLE, F. STARLING, X. LAZZARO, L. S. JOHANSSON, R. BJERRING, L. LIBORIUSSEN, S.E. LARSEN, F. LANDKILDEHUS, S. EGEMOSE & M. MEERHOFF. 2012. Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: Recent advances and future challenges. *Advances in Ecological Research* 47: 411-488. DOI: 10.1016/B978-0-12-398315-2.00006-5
- JESSUP, D. A., M. MILLER, J. AMES, M. HARRIS, C. KREUDER, P. A. CONRAD & J. A. K. MAZET. 2004. Southern Sea Otter as a Sentinel of Marine Ecosystem Health. *EcoHealth* 1(3): 239-245. DOI: 10.1007/s10393-004-0093-7
- JETTER, K. M. & K. NES. 2018. The cost to manage invasive aquatic weeds in the California Bay-Delta. *ARE Update* 21(3): 9-11.
- JIANGQING, D., W. REN, F. WEIDONG & Z. GUOLIANG. 2000. Water hyacinth in China: Its distribution, problems and control status. In: Julien, M. H., Hill, M. P., Center, T. D., & Ding Jianqing, D. J. (Eds.). *Biological and Integrated Control of Water Hyacinth, Eichhornia crassipes*. Australian Centre International Agricultural Research pp. 29-32.
- JIMENEZ, M. M., & M. A. G. BALANDRA. 2007. Integrated control of *Eichhornia crassipes* by using insects and plant pathogens in Mexico. *Crop Protection* 26(8): 1234-1238. DOI: 10.1016/j.cropro.2006.10.028
- JOHNSON, L. E. & D. K. PADILLA. 1996. Geographic spread of exotic species: Ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Biological Conservation* 78(1-2): 23-33. DOI: 10.1016/0006-3207(96)00015-8

- JOHNSON, P. T., J. D. OLDEN & M. J. VANDER ZANDEN. 2008. Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6(7): 357–363. DOI: 10.1890/070156
- JONES, K. B., A. C. NEALE, M. S. NASH, R. D. VAN REMORTEL, J. D. WICKHAM, K. H. RIJTERS & R. V. O'NEILL. 2001. Predicting nutrient and sediment loadings to streams from landscape metrics: A multiple watershed study from the United States Mid-Atlantic Region. *Landscape Ecology* 16(4): 301–312. DOI:10.1023/A:1011175013278
- JULIEN, M. H., M. W. GRIFFITHS & A. D. WRIGHT. 1999. Biological control of water hyacinth: The weevil *Neochetina bruchi* and *N. eichhorniae*: biologies, host ranges, and rearing, releasing and monitoring techniques for biological control of *Eichhornia crassipes*. *Australian Centre for International Agricultural Research* 1999: 87
- KAROUACH, F., W. BEN BAKRIM, A. EZZARAI, M. SOBEH, M. KIBRET, A. YASRI, M. HAFIDI & L. KOUISNI. 2022. A comprehensive evaluation of the existing approaches for controlling and managing the proliferation of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Frontiers in Environmental Science* 9: 767871. DOI: 10.3389/fenvs.2021.767871
- KESHTA, A. E., K. H. SHALTOUT, A. H. BALDWIN, A. SHARAF EL-DIN & E. M. EID. 2022. Variation in Plant Community Composition and Biomass to Macro and Micronutrients and Salinity across Egypt's five major Coastal Lakes. *Sustainability* 14(10): 6180. DOI: 10.3390/su14106180
- KHANNA, S., M. J. SANTOS, E. L. HESTIR & S. L. USTIN. 2012. Plant community dynamics relative to the changing distribution of a highly invasive species, *Eichhornia crassipes*: A remote sensing perspective. *Biological Invasions* 14(3): 717–733.
- KHANNA, S., M. J. SANTOS, J. D. BOYER, K. D. SHAPIRO, J. BELLVERT & S. L. USTIN. 2018. Water primrose invasion changes successional pathways in an estuarine ecosystem. *Ecosphere* 9(9): e02418. DOI: 10.1002/ecs2.2418
- KITUNDA, J. M. 2017. *A history of the water hyacinth in Africa: The flower of life and death from 1800 to the present*. Lexington Books. United States of America.
- KUIPER, J. J., M. J. VERHOFSTAD, E. L. LOUWERS, E. S. BAKKER, R. J. BREDERVELD, L. P. A. VAN GERVEN, A. B. G. JANSSEN, J. J. M. DE KLEIN & W. M. MOOIJ. 2017. Mowing submerged macrophytes in shallow lakes with alternative stable states: Battling the good guys? *Environmental Management* 59(4): 619–634. DOI: 10.1007/s00267-016-0811-2
- LARSON, D. L., L. PHILLIPS-MAO, G. QUIRAM, L. SHARPE, R. STARK, S. SUGITA & A. WELER. 2011. A framework for sustainable invasive species management: Environmental, social, and economic objectives. *Journal of environmental management* 92(1): 14–22. DOI: 10.1016/j.jenvman.2010.08.025
- LEE, H. B. (2008). Using the Chow test to analyze regression discontinuities. *Tutorials in Quantitative Methods for Psychology* 4(2): 46–50.
- LEKAMGE, M. D., M. J. S. WIJEYARATNE & D. D. G. L. DAHANAYAKA. 2020. Water quality parameters contributing to the invasion of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in the Anawilundawa reservoir in Sri Lanka. *Sri Lanka J. Aquat. Sci* 25(1): 9–17. DOI: 10.4038/slijas.v25i1.7572
- LI, W. & J. WANG. 2011. Influence of light and nitrate assimilation on the growth strategy in clonal weed *Eichhornia crassipes*. *Aquatic Ecology* 45: 1–9.
- LIDEN UNIVERSITY. 2023. VOSviewer (version 1.6.19) [Computer software].
- LIND, L., R. L. ECKSTEIN & R. A. RELYEA. 2022. Direct and indirect effects of climate change on distribution and community composition of macrophytes in lentic systems. *Biological Reviews* 97(4): 1677–1690. DOI: 10.1111/brv.12858
- LINDENMAYER, D., R. J. HOBBS, R. MONTAGUE-DRAKE, J. ALEXANDRA, A. BENNETT, M. BURGMAN, P. CULLEN, D. DRISCOLL, L. FAHRIG, J. FISCHER, J. FRANKLIN, Y. HAILA, M. HUNTER, P. GIBBONS, S. LAKE, G. LUCK, C. MACGREGOR, S. MCILTYRE, R. M. NALLY, A. MANNING, J. MILLER, H. MOONEY, R. NOSS, H. POSSINGHAM, D. SAUNDERS, F. SCHMIEGELOW, M. SCOTT, D. SIMBERLOFF, T. SISK, G. TABOR, B. WALKER, J. WIENS, J. WOJNARSKI & E. ZAVALETA. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology letters* 11(1): 78–91. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01114.x
- LOO, S. E., R. MAC NALLY, D. J. O'DOWD, J. R. THOMSON & P. S. LAKE. 2009. Multiple scale analysis of factors influencing the distribution of an invasive aquatic grass. *Biological Invasions* 11(8): 1903–1912. DOI: 10.1007/s10530-008-9368-1
- LOPES, A., J. D. PAULA, S. F. MARDEGAN, N. HAMADA & M. T. F. PIEDADE. 2011. Influência do hábitat na estrutura da comunidade de macroinvertebrados aquáticos associados às raízes de *Eichhornia crassipes* na região do Lago Catalão, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 41: 493–502. DOI: 10.1590/S0044-59672011000400007
- LÓPEZ JERVES, G. N. 2012. Aprovechamiento del Lechuguín ("*Eichhornia Crassipes*") para la generación de abono orgánico mediante la utilización de tres diseños diferentes de biodigestores [B.S. thesis]. Universidad Politécnica Salesiana, Ecuador. Disponible en línea en: <https://dspace.ups.edu.ec/handle/123456789/1938> (Consultado el 8 junio 2023)
- LU, J., J. WU, Z. FU, & L. ZHU. 2007. Water Hyacinth in China: A Sustainability Science-Based Management Framework. *Environmental Management* 40(6): 823–830. DOI: 10.1007/s00267-007-9003-4
- LUGO, A., L. A. BRAVO-INCLÁN, J. ALCOCER, M. L. GAYTÁN, M. G. OLIVA, M. DEL R. SÁNCHEZ, M. CHÁVEZ & G. VILACLARA. 1998. Effect on the planktonic community of the chemical program used to control water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Guadalupe Dam, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 1(3–4): 333–343.
- LYU, X., Y. ZHANG, & W. YOU. 2016. Growth and physiological responses of *Eichhornia crassipes* to clonal integration under experimental defoliation. *Aquatic Ecology* 50(2): 153–162. DOI: 10.1007/s10452-015-9557-9
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON. 2001. *The theory of island biogeography*. Princeton university press. United States of America.
- MACÊDO, R. L., P. J. HAUBROCK, G. KLIPPEL, R. D. FERNANDEZ, B. LEROY, E. ANGULO, L. CARNEIRO, C. L. MUSSEAU, O. ROCHA & R. N. CUTHBERT. 2024. The economic costs of invasive aquatic plants: A global perspective on ecology and management gaps. *Science of the Total Environment* 908: 168217. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.168217

- MADSEN, J. D., K. T. LUU & K. D. GETSINGER. 1993. *Allocation of Biomass and Carbohydrates in Waterhyacinth (Eichhornia crassipes): Pond-Scale Verification*. US Army corps of engineers Waterways experiment station, Aquatic plant research program.
- MAGEE, T. K., P. L. RINGOLD & M. A. BOLLMAN. 2008. Alien species importance in native vegetation along wadeable streams, John Day River basin, Oregon, USA. *Plant Ecology* 195(2): 287-307.
- MALANSON, G. P. 2003. Dispersal across continuous and binary representations of landscapes. *Ecological Modelling* 169(1): 17-24. DOI: 10.1016/S0304-3800(03)00204-7
- MANGAS RAMÍREZ, E. & M. E. GUTIÉRREZ. 2004. Effect of mechanical removal of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on the water quality and biological communities in a Mexican reservoir. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 7(1): 161-168. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2013.10.006
- MARLIN, D., M. P. HILL & M. J. BYRNE. 2013a. Interactions within pairs of biological control agents on water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. *Biological Control* 67(3): 483-490. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2013.10.006
- MARLIN, D., M. P. HILL, B. S. RIPLEY, A. J. STRAUSS & M. J. BYRNE. 2013b. The effect of herbivory by the mite *Orthogalumna terebrantis* on the growth and photosynthetic performance of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Aquatic Botany* 104: 60-69.
- MARTÍNEZ JIMÉNEZ, M. 2020. El estudio y manejo de plantas acuáticas en México. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. Disponible en línea en: <https://www.gob.mx/imta/articulos/el-estudio-y-manejo-de-plantas-acuaticas-en-mexico?idiom=es> (Consultado el 4 de febrero de 2023)
- MARTÍNEZ JIMÉNEZ, M., & A. GÓMEZ BALANDRA. 2019. Mejora en el manejo de plantas acuáticas exóticas invasoras. Disponible en línea en: <http://187.174.234.55/handle/20.500.12013/2208> (Consultado el 23 de marzo 2023)
- MARTÍNEZ JIMÉNEZ, M., P. SALDAÑA FABELA & E. GUTIÉRREZ LÓPEZ. 2003. Control de malezas acuáticas en México. Universidad de México. Disponible en línea en: <https://agua.org.mx/wp-content/uploads/2020/03/Control-de-malezas-acu%C3%A1ticas-en-M%C3%A9xico.pdf> (Consultado el 12 de abril 2023)
- MARTINS, S. V., J. MILNE, S. M. THOMAS, S. MCWATERS, R. P. MORMUL, M. KENNEDY & K. MURPHY. 2013. Human and natural drivers of changing macrophyte community dynamics over 12 years in a Neotropical riverine floodplain system. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23(5): 678-697. DOI: 10.1002/aqc.2368
- MASIFWA, W. F., T. TWONGO & P. DENNY. 2001. The impact of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms on the abundance and diversity of aquatic macroinvertebrates along the shores of northern Lake Victoria, Uganda. *Hydrobiologia* 452: 79-88. DOI: 10.1023/A:1011923926911
- MAY, B., & J. COETZEE. 2013. Comparisons of the thermal physiology of water hyacinth biological control agents: Predicting establishment and distribution pre-and post-release. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 147(3): 241-250. DOI: 10.1111/eea.12062
- MCINTYRE, S., & R. HOBBS. 1999. A Framework for Conceptualizing Human Effects on Landscapes and Its Relevance to Management and Research Models. *Conservation Biology* 13(6): 1282-1292. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1999.97509.x
- MEERHOFF, M., N. MAZZEO, B. MOSS & L. RODRÍGUEZ-GALLEGO. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37: 377-391. DOI: 10.1023/B:AE-CO.0000007041.57843.0b
- MEERHOFF, M., C. IGLESIAS, F. T. DE MELLO, J. M. CLEMENTE, E. JENSEN, T. L. LAURIDSEN & E. JEPPESEN. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52(6): 1009-1021. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01748.x
- MÉTHY, M., P. ALPERT, & J. ROY. 1990. Effects of light quality and quantity on growth of the clonal plant *Eichhornia crassipes*. *Oecologia* 265-271. DOI: 10.1007/BF00318283
- MILLER, B. E., J. A. COETZEE & M. P. HILL. 2021. Mind the gap: The delayed recovery of a population of the biological control agent *Megamelus scutellaris* Berg. (Hemiptera: Delphacidae) on water hyacinth after winter. *Bulletin of Entomological Research* 111(1): 120-128. DOI: 10.1017/S0007485320000516
- MIRANDA, L. E. & K. B. HODGES. 2000. Role of aquatic vegetation coverage on hypoxia and sunfish abundance in bays of a eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 427(1): 51. DOI: 10.1023/A:1003999929094
- MIRONGA, J. M. 2011. The effect of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) infestation on phytoplankton productivity in Lake Naivasha and the status of control. *Journal of Environmental Science and Engineering* 5(10).
- MIRONGA, J. M., J. M. MATHOOKO & S. M. ONYWERE. 2012. Effect of water hyacinth infestation on the physicochemical characteristics of Lake Naivasha. *International Journal of Humanities and Social Science* 2(7): 103-113.
- MIRONGA, J. M., J. M. MATHOOKO & S. M. ONYWERE. 2014. Effects of spreading patterns of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on zooplankton population in Lake Naivasha, Kenya. *International Journal of Development and Sustainability* 3(10): 1971-1987.
- MISKELLA, J. J. & J. D. MADSEN. 2021. Mapping waterhyacinth drift and dispersal in the Sacramento-San Joaquin Delta using GPS trackers. *Journal Aquatic Plant Management* 59: 41-45.
- MONSALVO TRUJANO, J. 1989. Experiencias en el aprovechamiento del lirio acuático como alimento para ganado en la presa Valsequillo, Puebla. Control y aprovechamiento del lirio acuático en México. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. *Control y aprovechamiento del lirio acuático en México*, IMTA. Disponible en línea en: http://repositorio.imta.mx/bitstream/handle/20.500.12013/814/IMTA_004.pdf?sequence=1 (Consultado el 2 marzo de 2023)
- MONTENEGRO-CALDERÓN, J. G., J. A. MARTÍNEZ ÁLVAREZ, M. T. VIEYRA-HERNÁNDEZ, L. I. RANGEL-MACÍAS, T. RAZZO-SORIA, R. CHÁVEZ-HERRERA, P. PONCE-NOYOLA & C. A. LEAL-MORALES. 2011. Molecular identification of two strains of *Cercospora rodmanii* isolated from water hyacinth present in Yuriria lagoon, Guanajuato, Mexico and identification of new hosts

- for several other strains. *Fungal Biology* 115(11): 1151–1162. DOI: 10.1016/j.funbio.2011.08.001
- MURAMOTO, S., I. AOYAMA & Y. OKI. 1991. Effect of salinity on the concentration of some elements in water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) at critical levels. *Journal of Environmental Science & Health* 26(2): 205–215. DOI: 10.1080/10934529109375628
- NAVARRO, L. A. 2000. Water Hyacinth Information Partnership for Africa and the Middle East. In: Julien, M. H., Hill, M. P., Center, T. D., & Ding Jianqing, D. J. (Eds.). Biological and Integrated Control of Water Hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Australian Centre International Agricultural Research pp. 72–76.
- NDEBELE, M. R., & C. H. D. MAGADZA. 2006. The occurrence of microcystin-LR in Lake Chivero, Zimbabwe. *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use* 11(1): 57–62. DOI: 10.1111/j.1440-1770.2006.00287.x
- NEWMAN, E. A., M. C. KENNEDY, D. A. FALK & D. MCKENZIE. 2019. Scaling and complexity in landscape ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 293.
- NEZDOLY, V. K., & D. S. PAVLOV. 2019. Downstream Migration of Juvenile Fish Associated with the Drift of Water Hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Russian Journal of Biological Invasions* 10(4): 365–369. DOI: 10.1134/S2075111719040076
- NGUYEN, T. H. T., P. BOETS, K. LOCK, M. N. D. AMBARITA, M. A. E. FORIO, P. SASHA, L. E. DOMINGUEZ-GRANDA, T. H. T. HOANG, G. EVERAERT & P. L. M. GOETHALS. 2015. Habitat suitability of the invasive water hyacinth and its relation to water quality and macroinvertebrate diversity in a tropical reservoir. *Limnologia* 52: 67–74. DOI: 10.1016/j.limno.2015.03.006
- NJAMBUYA, J., & L. TRIEST. 2010. Comparative performance of invasive alien *Eichhornia crassipes* and native *Ludwigia stolonifera* under non-limiting nutrient conditions in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* 656: 221–231.
- OBEID, M. & M. T. EL SEED. 1976. Factors affecting dormancy and germination of seeds of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms from the Nile. *Weed Research* 16(2): 71–80.
- OBORNY, B., & Á. KUN. 2002. Fragmentation of clones: How does it influence dispersal and competitive ability? In: Stuefer, J. F., Erschbamer, B., Huber, H., & Suzuki, J. I. (Eds.) *Ecology and evolutionary biology of clonal plants*. Springer Science & Business Media pp. 97–124
- ODUM, E. P., J. T. FINN & E. H. FRANZ. 1979. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient. *Bioscience* 29(6): 349–352. DOI: 10.2307/1307690
- OKE, O. A., B. A. ADELAJA, C. N. EMUH & O. J. TAIWO. 2012. Establishment of the moth: *Niphograpta albiguttalis* (Warner) (Lepidoptera: Pyralidae), a biological control agent of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in waterways of Lagos and Ogun states, southwestern Nigeria. *International Journal of Environmental Studies* 69(3): 501–506. DOI: 10.1080/00207233.2012.671597
- OLIVEIRA JUNIOR, S. E., Y. TANG, S. J. VAN DEN BERG, L. P. M. LAMERS & S. KOSTEN. 2016. Rooting and plant density strongly determine greenhouse gas budget of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) mats. *Biogeosciences Discussions* 1–28. DOI: 10.5194/bg-2016-297
- OLIVEIRA-JUNIOR, E. S., Y. TANG, S. J. P. VAN DEN BERG, S. J. CARDOSO, L. P. LAMERS & S. KOSTEN. 2018. The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on greenhouse gas emission and nutrient mobilization depends on rooting and plant coverage. *Aquatic Botany*: 145: 1–9.
- ORTIZ Q., L. F. 2021. *Cuencas hidrográficas y ecología del paisaje: Una guía conceptual y metodológica*. Editorial Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- OUMA, Y. O., A. SHALABY & R. TATEISHI. 2005. Dynamism and abundance of water hyacinth in the Winam Gulf of Lake Victoria: Evidence from remote sensing and seasonal-climate data. *International Journal of Environmental Studies* 62(4): 449–465. DOI: 10.1080/00207230500197011
- OWENS, C. S., & J. D. MADSEN. 1995. Low temperature limits of waterhyacinth. *Journal of Aquatic Plant Management* 33: 63–68.
- PATERSON, I. D., R. MANGAN, D. A. DOWNIE, J. A. COETZEE, M. P. HILL, A. M. BURKE, P. O. DOWNEY, T. J. HENRY & S. G. COMPTON. 2016. Two in one: Cryptic species discovered in biological control agent populations using molecular data and crossbreeding experiments. *Ecology and Evolution* 6(17): 6139–6150. DOI: 10.1002/ece3.2297
- PATERSON, I. D., J. A. COETZEE, P. WEYL, T. C. GRIFFITH, N. VOOGT & M. P. HILL. 2019. Cryptic species of a water hyacinth biological control agent revealed in South Africa: Host specificity, impact, and thermal tolerance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 167(7): 682–691. DOI: 10.1111/eea.12812
- PEI, Y., L. LIU, S. HILT, R. XU, B. WANG, C. LI & X. CHANG. 2018. Root exudated algicide of *Eichhornia crassipes* enhances allelopathic effects of cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* on green algae. *Hydrobiologia* 823(1): 67–77. DOI: 10.1007/s10750-018-3696-7
- PELLEGRINI, M. O., C. N. HORN & R. F. ALMEIDA. 2018. Total evidence phylogeny of Pontederiaceae (Commelinales) sheds light on the necessity of its recircumscription and synopsis of *Pontederia* L. *PhytoKeys* (108): 25–83. DOI: 10.3897/phytokeys.108.27652
- PELLETIER, M. C., J. EBERSOLE, K. MULVANEY, B. RASHLEIGH, M. N. GUTIERREZ, M. CHINTALA, A. KUHN, M. MOLINA, M. BAGLEY & C. LANE. 2020. Resilience of aquatic systems: Review and management implications. *Aquatic Sciences* 82(2): 44. DOI: 10.1007/s00027-020-00717-z
- PERNA, C. N., M. CAPPO, B. J. PUSEY, D. W. BURROWS & R. G. PEARSON. 2012. Removal of aquatic weeds greatly enhances fish community richness and diversity: An example from the Burdekin River floodplain, tropical Australia. *River Research and Applications* 28(8): 1093–1104. DOI: 10.1002/rra.1505
- PINTO-COELHO, R. M. & M. K. BARCELOS GRECO. 1999. The contribution of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) and zooplankton to the internal cycling of phosphorus in the eutrophic Pampulha Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 411: 115–127. DOI: 10.1023/A:1003845516746
- PIZZOLON, L. 1998. Descomposición de las macrófitas en ambientes de agua dulce. *Naturalia* 6: 1–27.
- PLISZKO, A. & GÓRECKI, A. 2021. First record of *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Heine (Hydrocharitaceae) and *Pontederia crassipes* Mart. (Pontederiaceae) in Poland. *BiolInvasion Records* 10(3): 537–543.

- POI, A.-S., J.-J. NEIFF, S.-L. CASCO & L.-I. GALLARDO. 2020. Macroinvertebrates of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) roots in the alluvial floodplain of large tropical rivers (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 68: 104–115.
- QUINN, L. D., S. S. SCHOOLER & R. D. VAN KLINKEN. 2011. Effects of land use and environment on alien and native macrophytes: Lessons from a large-scale survey of Australian rivers: Environmental drivers of aquatic macrophytes. *Diversity and Distributions* 17(1): 132–143. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2010.00726.x
- QUINTERO, A. G., E. D. SERRANOMOYA & C. M. H. VON. 2013. Los métodos y procesos multicriterio para la evaluación. *Luna Azul* 36: 285–306.
- RALLS, K. & A. M. STARFIELD. 1995. Choosing a Management Strategy: Two Structured Decision-Making Methods for Evaluating the Predictions of Stochastic Simulation Models. *Conservation Biology* 9(1): 175–181. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1995.09010175.x
- REDDY, K. R., M. AGAMI & J. C. TUCKER. 1989. Influence of nitrogen supply rates on growth and nutrient storage by water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) plants. *Aquatic Botany* 36(1): 33–43.
- REDDY, K. R., M. AGAMI & J. C. TUCKER. 1990. Influence of phosphorus on growth and nutrient storage by water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) plants. *Aquatic Botany* 37(4): 355–365. DOI: 10.1016/0304-3770(89)90089-2
- REDDY, K. R., & E. M. D'ANGELO. 1990. Biomass yield and nutrient removal by water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) as influenced by harvesting frequency. *Biomass* 21(1): 27–42. DOI: 10.1016/0144-4565(90)90045-L
- REDDY, K. R., & J. C. TUCKER. 1983. Productivity and nutrient uptake of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* L. Effect of nitrogen source. *Economic Botany* 37(2): 237–247.
- REN, M. X. & Q.G. ZHANG. 2007. Clonal diversity and structure of the invasive aquatic plant *Eichhornia crassipes* in China. *Aquatic Botany* 87(3): 242–246.
- REYES DE CABRALES, C. E. 2009. *Elaboración de abono orgánico a partir de plantas acuáticas: Elodea (Hydrilla verticillata) y Jacinto o Lirio de agua (Eichhornia crassipes), procedentes del Lago de Coatepeque y Lago de Güija*. ITCA Editores. Disponible en línea en: <http://repositorio.org.sv/jspui/handle/10972/474> (Consultado en 2 abril 2023)
- REYNOLDS, C. S., V. HUSZAR, C. KRUK, L. NASELLI-FLORES & S. MELO. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24(5): 417–428. DOI: 10.1093/plankt/24.5.417
- RICHARDS, J. H. 1982. Developmental potential of axillary buds of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* Solms.(Pontederiaceae). *American Journal of Botany* 69(4): 615–622. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1982.tb13298.x
- RICHARDSON, D. M., P. PYŠEK, M. REJMANEK, M. G. BARBOUR, F. D. PANETTA & C. J. WEST. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* 6(2): 93–107.
- RIVERA BARQUERO, Á. 2008. Impacto de las cianotoxinas en la ecología acuática y la calidad del agua de consumo humano: Estado actual de investigación en Costa Rica y México. Tesis de Licenciatura en Microbiología y Química Clínica. Facultad de Microbiología, Universidad de Costa Rica.
- ROCHA-RAMÍREZ, A., A. RAMÍREZ-ROJAS, R. CHÁVEZ-LOPEZ & J. ALCOCER. 2007. Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado lagoonal system, Veracruz, Mexico. *Aquatic Ecology* 41: 319–333. DOI: 10.1007/s10452-006-9054-2
- ROCHA-RAMÍREZ, A., E. ROBLES-VALDERRAMA, & E. RAMÍREZ-FLORES. 2014. Invasive alien species water hyacinth *Eichhornia crassipes* as abode for macroinvertebrates in hypertrophic Ramsar Site, Lake Xochimilco, Mexico. *Journal of Environmental Biology* 35(6): 1071.
- RODRÍGUEZ, J. C., M. CHIRE, S. RODRÍGUEZ & A. GUILARTE. 2013. Crecimiento y potencial reproductivo de la bora (*Eichhornia crassipes* (mart.) Solms)(pontederiaceae) en algunas lagunas de la planicie de inundación del tramo medio, río orinoco, Venezuela. *Saber* 25(2): 142–150.
- RODRÍGUEZ-MERINO, A., P. GARCÍA-MURILLO, S. CIRUJANO & R. FERNÁNDEZ-ZAMUDIO. 2018. Predicting the risk of aquatic plant invasions in Europe: How climatic factors and anthropogenic activity influence potential species distributions. *Journal for Nature Conservation* 45: 58–71. DOI: 10.1016/j.jnc.2018.08.007
- ROJAS-SANDOVAL, J., & P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ. 2013. *Eichhornia crassipes* (water hyacinth). *Crop Protection Compendium* 20544.
- RYAN, G. W. & H. R. BERNARD. 2003. Techniques to Identify Themes. *Field Methods* 15(1): 85–109. DOI: 10.1177/1525822X02239569
- SALGADO, J., M. I. VÉLEZ, L. C. CACERES-TORRES, J. A. VILLEGAS-IBAGON, L. C. BERNAL-GONZALEZ, L. LOPERA-CONGOTE, N. M. MARTINEZ-MEDINA & C. GONZÁLEZ-ARANGO. 2019. Long-term habitat degradation drives neotropical macrophyte species loss while assisting the spread of invasive plant species. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 140. DOI: 10.3389/fevo.2019.00140
- SÁNCHEZ-SANTILLÁN, N., & R. GARDUÑO-LÓPEZ. 2007. El clima, la ecología y el caos desde la perspectiva de la teoría general de sistemas. *Ingeniería, Investigación y Tecnología* 8(3): 183–195.
- SASAKI, T., T. FURUKAWA, Y. IWASAKI, M. SETO & A. S. MORI. 2015. Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. *Ecological indicators* 57: 395–408.
- SEEBENS, H., T. M. BLACKBURN, E. E. DYER, P. GENOVESI, P. E. HULME, J. M. JESCHKE, S. PAGAD, P. PYŠEK, M. WINTER, M. ARIANOUTSOU, S. BACHER, B. BLASIUS, G. BRUNDU, C. CAPIHA, L. CELESTI-GRAPOW, W. DAWSON, S. DULLINGER, N. FUENTES, H. JÄGER, J. KARTESZ, M. KENIS, H. KREFT, I. KÜHN, B. LENZNER & F. ESSL. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8(1): 14435. DOI: 10.1038/ncomms14435
- SHIRALIPOUR, A. & W. T. HALLER. 1981. Effect of nitrogen sprays on biomass production and phosphorus Uptake in Waterhyacinth'. *Journal Aquatic Plant Management* 19: 44–47.
- SHU, X., Q. DENG, Q. ZHANG & W. WANG. 2015. Comparative responses of two water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) cultivars to different planting densities. *Aquatic Botany* 121, 1–8. DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.10.007

- SOTI, P. G. & J. C. VOLIN. 2010. Does water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) compensate for simulated defoliation? Implications for effective biocontrol. *Biological Control* 54(1): 35–40. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2010.01.008
- SOTO-RESÉNDIZ, E. 1989. Experiencias de la picadora para el control mecánico del lirio en la presa Requena, Hgo. *Control y aprovechamiento del lirio acuático en México*, IMTA. Disponible en línea en: http://repositorio.imta.mx/bitstream/handle/20.500.12013/814/IMTA_004.pdf?sequence=1 (Consultado el 2 marzo de 2023)
- STANLEY, J. N., JULIEN, M. H., & CENTER, T. D. 2007. Performance and impact of the biological control agent *Xubida infusella* (Lepidoptera: Pyralidae) on the target weed *Eichhornia crassipes* (waterhyacinth) and on a non-target plant, *Pontederia cordata* (pickerelweed) in two nutrient regimes. *Biological Control* 40(3): 298–305.
- STÖCKLIN, J. 1992. Umwelt, morphologie und wachstumsmuster klonaler pflanzen: Eine übersicht. *Botanica Helvetica* 102(1): 3–21.
- STRANGE, E. F., J. M. HILL & J. A. COETZEE. 2018. Evidence for a new regime shift between floating and submerged invasive plant dominance in South Africa. *Hydrobiologia* 817: 349–362. DOI: 10.1007/s10750-018-3506-2
- SUÁREZ, I. J. G. 2017. Análisis productivo del grupo informal "La niña del humedal" productor de artesanías de lirio acuático (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, 1883) en El Nacaste, Alvarado, Veracruz. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional, México.
- SULLIVAN, P. R., & R. WOOD. 2012. Water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) seed longevity and the implications for management. *Eighteenth Australasian Weeds Conference* 1932: 37–40.
- TASKER, S. J. L., A. FOGGO & D. T. BILTON. 2022. Quantifying the ecological impacts of alien aquatic macrophytes: A global meta-analysis of effects on fish, macroinvertebrate and macrophyte assemblages. *Freshwater Biology* 67(11): 1847–1860. DOI: 10.1111/fwb.13985
- TAYLOR, S. J., D. A. DOWNIE & I. D. PATERSON. 2011. Genetic diversity of introduced populations of the water hyacinth biological control agent *Ecritotarsus catarinensis* (Hemiptera: Miridae). *Biological Control* 58(3): 330–336. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2011.05.008
- THAMAGA, K. H., & T. DUBE. 2019. Understanding seasonal dynamics of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in the Greater Letaba river system using Sentinel-2 satellite data. *GIScience & Remote Sensing* 56(8): 1355–1377. DOI: 10.1080/15481603.2019.1646988
- THOMAZ, S. M., R. P. MORMUL & T. S. MICHELAN. 2015. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: A review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746(1): 39–59. DOI: 10.1007/s10750-014-2044-9
- TIPPING, P. W., T. D. CENTER, A. J. SOSA & F. A. DRAY. 2011. Host specificity assessment and potential impact of *Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae) on waterhyacinth *Eichhornia crassipes* (Pontederiales: Pontederiaceae). *Biocontrol Science and Technology* 21(1): 75–87. DOI: 10.1080/09583157.2010.525739
- TIPPING, P. W., A. SOSA, E. N. POKORNY, J. FOLEY, D. C. SCHMITZ, J. S. LANE, L. RODGERS, L. MCCLLOUD, P. LIVINGSTON-WAY, M. S. COLE & G. NICHOLS. 2014. Release and establishment of *Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae) on waterhyacinth in Florida. *Florida Entomologist* 97(2): 804–806. DOI: 10.1653/024.097.0264
- VAN DER WEERT, R. & G. E. KAMERLING. 1974. Evapotranspiration of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Journal of Hydrology* 22(3–4): 201–212. DOI: 10.1016/0022-1694(74)90075-4
- VAN DYCK, H. 2012. Changing organisms in rapidly changing anthropogenic landscapes: The significance of the 'Umwelt'-concept and functional habitat for animal conservation. *Evolutionary Applications* 5(2): 144–153. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2011.00230.x
- VAN ECK, N. J., & WALTMAN, L. 2011. Text mining and visualization using VOSviewer (arXiv:1109.2058). arXiv. Disponible en línea en: <http://arxiv.org/abs/1109.2058> (Consultado en 13 mayo 2023)
- VAN OIJSTAEIJEN, W., S. VAN PASSEL, J. COOLS, L. J. DE BISTHOVEN, J. HUGÉ, D. BERIHUN, N. EJIGU & J. NYSSSEN. 2020. Farmers' preferences towards water hyacinth control: A contingent valuation study. *Journal of Great Lakes Research* 46(5): 1459–1468. DOI: 10.1016/j.jglr.2020.06.009
- VAN WYK, E., & B. W. VAN WILGEN. 2002. The cost of water hyacinth control in South Africa: A case study of three options. *African Journal of Aquatic Science* 27(2): 141–149. DOI: 10.2989/16085914.2002.9626585
- VENTER, N., B. W. COWIE, E. T. F. WITKOWSKI, G. C. SNOW & M. J. BYRNE. 2017. The amphibious invader: Rooted water hyacinth's morphological and physiological strategy to survive stranding and drought events. *Aquatic Botany* 143: 41–48. DOI: 10.1016/j.aquabot.2017.09.004
- VILLAMAGNA, A. M. 2009. Ecological effects of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on Lake Chapala, Mexico. Tesis de doctorado. Virginia Tech. Disponible en línea en: <https://vtechworks.lib.vt.edu/items/8d9da11a-85f7-4def-b8ab-41faed1707d8> (Consultado en 30 de marzo 2023)
- VILLAMAGNA, A. M., B. R. MURPHY & S. M. KARPANTY. 2012. Community-level waterbird responses to water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Invasive Plant Science and Management* 5(3): 353–362. DOI: 10.1614/IPSM-D-11-00085.1
- VONBANK, J. A., A. F. CASPER, J. E. PENDLETON & H. M. HAGY. 2018. Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) invasion and establishment in a temperate river system. *River Research and Applications* 34(10): 1237–1243. DOI: 10.1002/rra.3362
- WAINGER, L. A., N. E. HARMS, C. MAGEN, D. LIANG, G. M. NESSLAGE, A. M. McMURRAY & A. F. COFRANDESCO. 2018. Evidence-based economic analysis demonstrates that ecosystem service benefits of water hyacinth management greatly exceed research and control costs. *PeerJ* 6: e4824.
- WAN, Z. G., F. G. GU, B. Y. SUN, G. L. XU & Y. YANG. 2006. Analysis of the resistance of six aquatic vascular plants to nitrogen and phosphorus. *Freshw. Fish* 36(4): 37–40.
- WANG, Z., Z. ZHANG, J. ZHANG, Y. ZHANG, H. LIU & S. YAN. 2012. Large-scale utilization of water hyacinth for nutrient removal in Lake Dianchi in China: The effects on the water quality, macrozoobenthos and zooplankton. *Chemosphere* 89(10): 1255–1261. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2012.08.001

- WANG, H., Q. WANG, P. A. BOWLER & W. XIONG. 2016. Invasive aquatic plants in China. *Aquatic Invasions* 11(1). DOI: 10.3391/ai.2016.11.1.01
- WANG, J., W. WANG, J. XIONG, L. LI, B. ZHAO, I. SOHAIL & Z. HE. 2021. A constructed wetland system with aquatic macrophytes for cleaning contaminated runoff/storm water from urban area in Florida. *Journal of Environmental Management* 280: 111794. DOI: 10.1016/j.jenvman.2020.111794
- WATSON, M. A., & J. BROCHIER. 1988. The role of nutrient levels on flowering in water hyacinth. *Aquatic Botany* 31(3–4): 367–372. DOI: 10.1016/0304-3770(88)90026-5
- WATSON, M. A. & G. S. COOK. 1987. Demographic and developmental differences among clones of water hyacinth. *The Journal of Ecology* 439–457. DOI: 10.2307/2260427
- WILSON, J. R., N. HOLST & M. REES. 2005a. Determinants and patterns of population growth in water hyacinth. *Aquatic Botany* 81(1): 51–67. DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.11.002
- WILSON, J. R., N. HOLST & M. REES. 2005b. Determinants and patterns of population growth in water hyacinth. *Aquatic Botany* 81(1): 51–67. DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.11.002
- WINTON, R. S., F. KLEINSCHROTH, E. CALAMITA, M. BOTTER, C. R. TEODORU, I. NYAMBE, & B. WEHRLI. 2020. Potential of aquatic weeds to improve water quality in natural waterways of the Zambezi catchment. *Scientific Reports* 10(1): 1–11. DOI: 10.1038/s41598-020-72499-1
- WORQLUL, A. W., E. K. AYANA, Y. T. DILE, M. A. MOGES, M. G. DERSSEH, G. TEGEGNE & S. KIBRET. 2020. Spatiotemporal dynamics and environmental controlling factors of the Lake Tana water hyacinth in Ethiopia. *Remote Sensing* 12(17): 2706.
- WU, X., ZHANG, Z., CHEN, D., ZHANG, J., YANG, W., & JIN, Y. 2012. Allelopathic effects of *Eichhornia crassipes* on the growth of *Microcystis aeruginosa*. *Journal of Agricultural Science and Technology*. A, 2(12A), 1400. DOI: 10.3389/fpls.2020.01306
- WU, H., & J. DING. 2020. Abiotic and biotic determinants of plant diversity in aquatic communities invaded by water hyacinth [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms]. *Frontiers in Plant Science* 11: 1306.
- XIE, Y., & D. YU. 2003. The significance of lateral roots in phosphorus (P) acquisition of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Aquatic Botany* 75(4): 311–321. DOI: 10.1016/S0304-3770(03)00003-2
- XIE, Y., M. WEN, D. YU & Y. LI. 2004. Growth and resource allocation of water hyacinth as affected by gradually increasing nutrient concentrations. *Aquatic Botany* 79(3): 257–266. DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.04.002
- YOU, W., D. YU, D. XIE & L. YU. 2013. Overwintering survival and regrowth of the invasive plant *Eichhornia crassipes* are enhanced by experimental warming in winter. *Aquatic Biology* 19(1): 45–53. DOI: 10.3354/ab00519
- YU, H., N. SHEN, D. YU & C. LIU. 2019. Clonal integration increases growth performance and expansion of *Eichhornia crassipes* in littoral zones: A simulation study. *Environmental and Experimental Botany* 159: 13–22. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2018.12.008
- ZAVALETA, E. S., R. J. HOBBS & H. A. MOONEY. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in ecology & evolution* 16(8): 454–459.
- ZAMBRANO-SALTOS, A., E.J. ZAMBRANO-BRAVO, S.A. GARCÍA-MUENTES, & G.A. BURGOS-BRIONES. 2022. Aprovechamiento de biomasa lignocelulósica: *Eichhornia crassipes* (Lechuguines) para la obtención de bioplástico. *Ciencia & Desarrollo* 22(1): 40–49. DOI: 10.33326/26176033.2022.1.1405
- ZARKAMI, R., J. ESFANDI & R. SADEGHI. 2021. Modelling occurrence of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Wetlands. *Wetlands* 41: 1–13. DOI: 10.1007/s13157-021-01405-w
- ZHANG, S., A. LIU, J. MA, Q. ZHOU, D. XU, S. CHENG, Q. ZHAO & Z. WU. 2010. Changes in physicochemical and biological factors during regime shifts in a restoration demonstration of macrophytes in a small hypereutrophic Chinese lake. *Ecological Engineering* 36(12): 1611–1619. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2010.05.006
- ZHANG, Y.-Y., D.-Y. ZHANG & S. C. BARRETT. 2010. Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. *Molecular Ecology* 19(9): 1774–1786. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04609.x
- ZHANG, C., Q. LI L. ZHANG & J. ZHANG. 2021. Responses of submerged macrophytes *Vallisneria spiralis* and epiphytic biofilm to floating plants *Eichhornia crassipes* in eutrophic water. *Water Environment Research* 93(10): 2237–2249. DOI: 10.1002/wer.1596

HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología

VOLUMEN 35

Número 1

2025

Estrada-Vargas, L., H. Hernández-García and Y. B. Okolodkov

Estimation of the specific surface area in marine macroalgae using Langmuir isotherms as an alternative technique for studies of epibenthic assemblages

1-12

M Centeno, C., A. Blanco-Jarvio, A. Bautista-García, Y. Beltrán and O. Mejía

“Diversity and community structure of microbial assemblages from evaporitic ponds of Northwestern México”

13-23

Guerrero-Lizarazo, M. C. and G. Pinilla-Agudelo

Aproximación al conocimiento de los rasgos funcionales de las algas perifíticas y su relación con la calidad del agua en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia

25-40

González-Castro, A. L., M. Rojas-Contreras, M. Romero-Bastidas, R. N. Águila-Ramírez, C. Rangel-Dávalos and P. M. Arce-Amezquita

Evaluation of some seaweed extracts from Baja Peninsula, Mexico, against plant pathogens

41-48

García-Zamora, G. M., M. Muñoz-Ochoa, D. L. Arvizu-Higuera, Y. E. Rodríguez-Montesinos and J. M. López-Vivas

Anticoagulant activity of sulfated polysaccharides obtained from the brown seaweed *Stephanocystis dioica*

49-56

Çolak Sabancı, F. F. Şahin, I. Gárate-Lizárraga, Edanur Erbaş and İbrahim Tan

First bloom report of *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae) in the coastal waters of İzmir Bay, Aegean Sea (Eastern Mediterranean)

57-65

Valencia-Espinosa, J. A., O. Y. Durán-Rodríguez y J P. Ramírez-Herrejón

Análisis del manejo de *Pontederia crassipes* (Liliopsida): una perspectiva integral

67-96