

Taxonomía y sistemática

Algas y cianoprocariontes epilíticos de la Zona Arqueológica de Yaxchilán, Chiapas, México

Epilithic algae and cyanoprokaryotes from the Archaeological Site of Yaxchilán, Chiapas, Mexico

Carlos Eduardo Ibarra-Gallardo ^a y Eberto Novelo ^{b, *}

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Laboratorio de Algas Continentales, Ecología y Taxonomía, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior s/n, 04510, Ciudad de México, México

^b Laboratorio de Algas Continentales, Ecología y Taxonomía, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior s/n, 04510, Ciudad de México, México

* Autor para correspondencia: enm@ciencias.unam.mx (E. Novelo)

Recibido: 16 mayo 2017; Aceptado: 23 febrero 2018

Resumen

Las algas y cianoprocariontes epilíticas que habitan en la Zona Arqueológica de Yaxchilán, Chiapas, cubren la mayoría de los muros de los edificios; es un sitio que se encuentra en la Selva Lacandona, junto al río Usumacinta con una humedad relativa muy alta. El objetivo de este trabajo fue documentar las especies de algas y cianoprocariontes que crecen sobre los monumentos arqueológicos de esta zona, con base en la morfología microscópica. De 135 muestras recolectadas entre 2006 y 2008, se identificaron 49 especies: 25 Chroococcales, 12 Nostocales y 3 Oscillatoriales de Cyanoprokaryota; 3 Chlorellales y 4 Trentepohliales de Chlorophyta y 2 Naviculales de Bacillariophyta. Se describen 9 especies que son nuevos registros para México y todas las especies encontradas son ilustradas como referencia. La valencia ecológica de las especies permite caracterizar la flora con afinidad a un sustrato calcáreo con un pH básico y en condiciones de iluminación, humedad y temperatura fluctuantes durante el día. Finalmente, se señala la necesidad de conservar la flora y los monumentos siguiendo estrategias de control basadas en el conocimiento de los ciclos de vida de los organismos epilíticos. Este es el primer estudio sobre las algas y cianoprocariontes de la zona arqueológica de Yaxchilán.

Palabras clave: Ambientes subaéreos; Biodeterioro; Conservación; Monumentos arqueológicos; Riqueza de especies

Abstract

The epilithic algae and cyanoprokaryotes that inhabit the Archaeological Zone of Yaxchilán, Chiapas, cover most of the walls of buildings; it is a site located in the Lacandon Jungle, next to the Usumacinta river with a very high relative humidity. The aim of this work was to document the species of algae and cyanoprokaryotes that grow on the archaeological monuments of this area, based on the microscopic morphology. From 135 samples collected between 2006 and 2008, 49 species were identified: 25 Chroococcales, 12 Nostocales and 3 Oscillatoriales of Cyanoprokaryota; 3 Chlorellales and 4 Trentepohliales of Chlorophyta and 2 Naviculales of Bacillariophyta. We describe 9 species that are new records for Mexico and all the species found are illustrated as a reference. The ecological valence of the species allows to characterize the flora with affinity to a karst substrate with a basic pH and under fluctuating light, humidity and temperature conditions during the day. Finally, the need to preserve flora and monuments following

control strategies based on knowledge of the life cycles of epilithic organisms is pointed out. This is the first study on algae and cyanoprokaryotes in the archaeological zone of Yaxchilán.

Keywords: Subaerial environments; Biodeterioration; Conservation; Archaeological monuments; Species richness

Introducción

Los ambientes subaéreos son aquellos que cuentan con una cantidad de agua intermitente, ya sea por la lluvia, goteo, niebla o por un flujo de agua corriente (Komárek y Anagnostidis, 1998). Dependiendo del sustrato (rocas, suelos, cortezas de árboles, plantas) en estos hábitats se desarrollan principalmente cianoprocariontes, clorofitas, diatomeas, rodofitas, que forman crecimientos de muchos tipos (biopelículas, tapetes, fieltros, etcétera).

Los objetos del patrimonio cultural también son colonizados por microorganismos, lo que impacta sobre su aspecto estético y su estado de conservación para las futuras generaciones (Allsopp et al., 2004). Como consecuencia, existe un interés por conocer las especies que integran los crecimientos de microorganismos que habitan sobre los bienes culturales, así como sus ciclos de vida y su fisiología, de modo que se puedan planificar estrategias que ayuden a conservar los objetos de valor artístico o histórico.

En México, el interés por la conservación del patrimonio cultural material y por el conocimiento de la ficoflora, originó que se realizaran estudios en las zonas arqueológicas de la cultura maya de Palenque, Yaxchilán y Bonampak, Chiapas (Herbert-Pesquera, 2008; Loyo, 2009, 2015; Mireles, 2012; Pedraza, 2014; Ramírez, 2006, 2012; Ramírez et al., 2009, 2010, 2011; Torres, 1993), registrando 159 especies para estos sitios, de las cuales el 63.2% corresponde a Chroococcales, 29.2% a Nostocales, 5.6% a Oscillatoriales, 0.9% a Trentepohliales y 0.9% a Fragilariales.

El objetivo de este trabajo fue documentar la riqueza de especies de algas y cianoprocariontes que conforman los crecimientos epilíticos que se desarrollan sobre los monumentos de la Zona Arqueológica (ZA) de Yaxchilán, Chiapas, México.

Materiales y métodos

La ZA de Yaxchilán se localiza en el municipio de Ocosingo, Chiapas, flanqueada por un meandro del río Usumacinta (fig. 1). El área tratada en este estudio se restringe a la zona con los principales monumentos arqueológicos, localizados entre las coordenadas 16°54'7.2"- 16°53'43.2" N, 90°59'35.7"-90°58'45.3" O, la altitud varía entre 80 y 260 m snm, el clima es de tipo

tropical monzónico con invierno seco (Amw), el periodo con la mayor precipitación ocurre entre mayo y octubre, mientras que la menor acontece entre febrero y abril, la precipitación pluvial media anual es de 2,000 a 2,300 mm, la temperatura media anual es de 25.5 °C, la vegetación corresponde a bosque tropical lluvioso y bosque mesófilo de montaña (Meave et al., 2008). En el sitio se encuentran alrededor de 40 edificios y estelas construidos con la roca calcárea de la región entre los años 238 a 849 d.C. (García, 2003).

En visitas a la zona realizadas en agosto de 2006, enero y agosto de 2007, enero y agosto de 2008, se recolectaron 135 muestras de los crecimientos epilíticos de los edificios

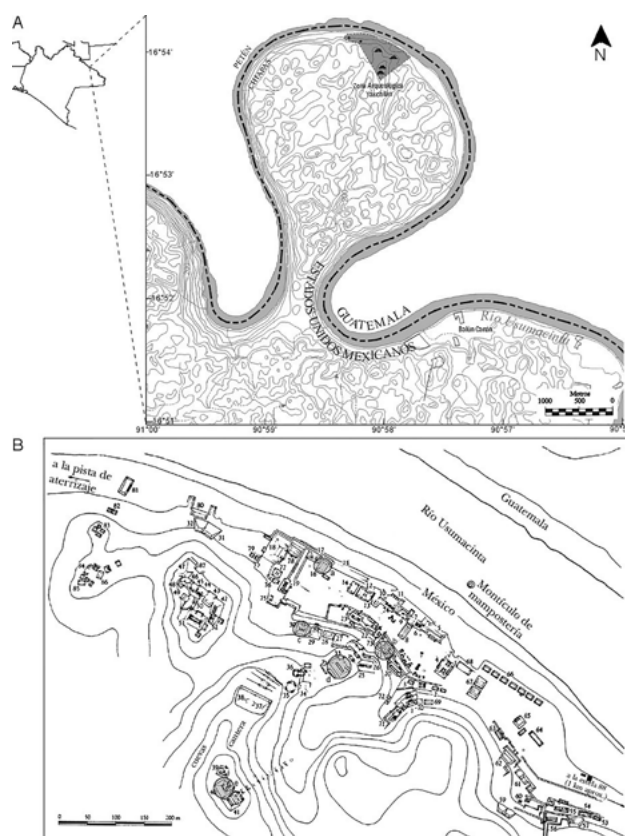


Figura 1. A) Localización del Monumento Natural Yaxchilán en Chiapas, México; la Zona Arqueológica de Yaxchilán se indica con sombreado (modificado de Inegi, 2006); B) los edificios donde se recolectó son señalados mediante círculos sombreados, a) edificio 16, b) edificio 21, c) edificio 30, d) edificio 33, e) edificio 40 (modificado de Herbert-Pesquera, 2008).

16, 21, 30, 33 y 40 (fig. 1B). También se obtuvieron los siguientes datos ambientales: temperatura ambiental, humedad relativa ambiental, radiación luminosa (como radiación fotosintéticamente activa o PAR) y dirección y velocidad del viento con una estación meteorológica Hobo Micro Station (Onset Computer Co.) y en algunas recolectas se tomaron datos puntuales de humedad relativa del muro con un protrimetro (GE Protrimeter Surveymaster). Los crecimientos epilíticos a muestrear se seleccionaron con base en los distintos aspectos macroscópicos, para posibilitar la recolecta del mayor número posible de especies. Las muestras consistieron en fragmentos de 1 cm² removidos de los muros empleando un bisturí estéril, éstas se dividieron en 2 partes, una que se fijó *in situ* con formol al 3% y otra que se guardó en sobres de papel para deshidratarse posteriormente. En el laboratorio, una parte de cada una de las muestras en formol se utilizó para elaborar preparaciones semipermanentes con gelatina glicerizada, las muestras conservadas en formol y las herborizadas se depositaron en la colección de Biodeterioro Algal (BA) del Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Las preparaciones semipermanentes se observaron con microscopios Nikon Eclipse 80i y Nikon Optiphot, se tomaron fotografías digitales con una cámara ProgRes CT3, (Jenoptik), con el software ProgRes Capture Pro 2.8.8 (Jenoptik), y con una cámara fotográfica Nikon Coolpix S10. La identificación de las especies se basó principalmente en los trabajos de Komárek (2013), Komárek y Anagnostidis (1998, 2005) y Printz (1921) para Cyanoprokaryota; Komárek y Fott (1983), Starmach (1972) y Thompson y Wujek (1992) para Chlorophyta, y Novelo (2012) para Bacillariophyta, también se usó literatura especializada sobre cada género que sirvió para corroborar o modificar la identificación.

Resultados

Los datos de las variables ambientales registradas durante las recolectas aparecen en la tabla 1.

Se determinaron 49 especies (tabla 2), de las cuales 25 pertenecen al orden Chroococcales (51%), 12 al orden Nostocales (24.5%) y 3 al orden Oscillatoriales (6.1%) de Cyanoprokaryota; 3 al orden Chlorellales (6.1%) y 4 al orden Trentepohliales (8.2%) de Chlorophyta y 2 al orden Naviculales (4.1%) de Bacillariophyta. Todas las especies se ilustran en las figuras 2-7.

Entre las temporadas del año hay variaciones en el tamaño de las poblaciones y en el número de especies presentes en el sitio. Se recolectaron 36 especies tanto en la temporada lluviosa como en la seca, 9 solo estuvieron presentes en el periodo de lluvias: *Asterocapsa divina*,

Chroococcus ercegovicii, *Pseudocapsa dubia*, *Chlorogloea novacekii*, *Myxosarcina concinna*, *Nostoc microscopicum*, *Scenedesmus bijugus*, *Tetradasmus obliquus* y *Pinnularia borealis*, y 4 fueron exclusivas de la estación seca: *Fischerella tiserantii*, *Stigonema hormoides*, *Scenedesmus obtusus* y *Trentepohlia aurea*.

Los nuevos registros para México son: *Chroococcus ercegovicii*, *Pleurocapsa fusca*, *Myxosarcina concinna*, *Fischerella tiserantii*, *Nostoc carneum*, *Stigonema hormoides*, *Printzina ampla*, *Printzina bosseae* y *Printzina effusa*. Estas especies se describen a continuación:

Chroococcus ercegovicii Komárek et Anagnostidis, 1994 (fig. 2C)

Colonias dentro de crecimientos de otros cianoprocariontes. Agrupaciones microscópicas, formadas por grupos de 2 o 4 células, dentro de una vaina, hialina a ligeramente amarilla, estratificada. Células hemisféricas o con aspecto de triángulo con vértices redondeados, de 4.5-5.1 µm por 6.2-6.9 µm, con vaina individual, contenido celular homogéneo, de color verde azul a verde olivo, en ocasiones con gránulos pardos en forma de puntos en el centro de la célula.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA196; BA418; BA516. Especie registrada en Croacia en ambientes subaéreos y epilíticos.

Pleurocapsa fusca Godward, 1937 (fig. 2I)

Crecimientos macroscópicos con aspecto de películas pulverulentas, de color verde oscuro a negruzcas, firmemente adheridos a los muros. Colonias pseudofilamentosas, constituyen pseudoparénquimas de formas irregulares. Pseudofilamentos compuestos por 1 o 2 filas de células, rodeadas por vainas sin lamelaciones, hialinas, con un grosor menor a 0.5 µm entre las células. Células esféricas, hemisféricas o poliédricas, con diámetros de 2.6-3.6 µm por 3.6-4.8 µm, contenido celular homogéneo, de color verde azul.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA397; BA517. Registrada en Inglaterra y Polonia epilítica en litorales de lagos.

Myxosarcina concinna Printz, 1921 (fig. 4G)

Colonias dentro de crecimientos de otros cianoprocariontes. Agrupaciones microscópicas, formadas por subcolonias en forma de paquetes cúbicos o redondeados, con 2 a 64 células, rodeadas por vainas hialinas. Células esféricas o poliédricas irregulares, de 1.3-2.9 µm de diámetro, contenido celular homogéneo, de color verde amarillento.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA214; BA402; BA613. Especie conocida en Sudáfrica, Centro y Sudamérica sobre cortezas de árboles.

Fischerella tiserantii Frémy, 1930 (fig. 4H)

Colonias dentro de crecimientos de otros cianoprocariontes. Talo microscópico, filamentos, con haces poco enredados entre sí, diferenciado en un filamento

principal postrado y ramificaciones erectas, generalmente más delgadas. Filamentos multiseriados de 14.6-19.8 μm de diámetro, ramas uniseriadas. Vaina amarillenta, a veces hialina, de 2.0-7.0 μm de grosor. Células cuadradas o con forma de barril, de 7.7-14.3 μm de ancho por 4.8-10.7 μm de longitud, contenido celular con granulaciones finas, de color verde azul a verde olivo. Heterocitos cuadrados o con forma de barril, de 10.7-11.2 μm de diámetro por 12.6-14.6 μm de largo, de color amarillo pálido.

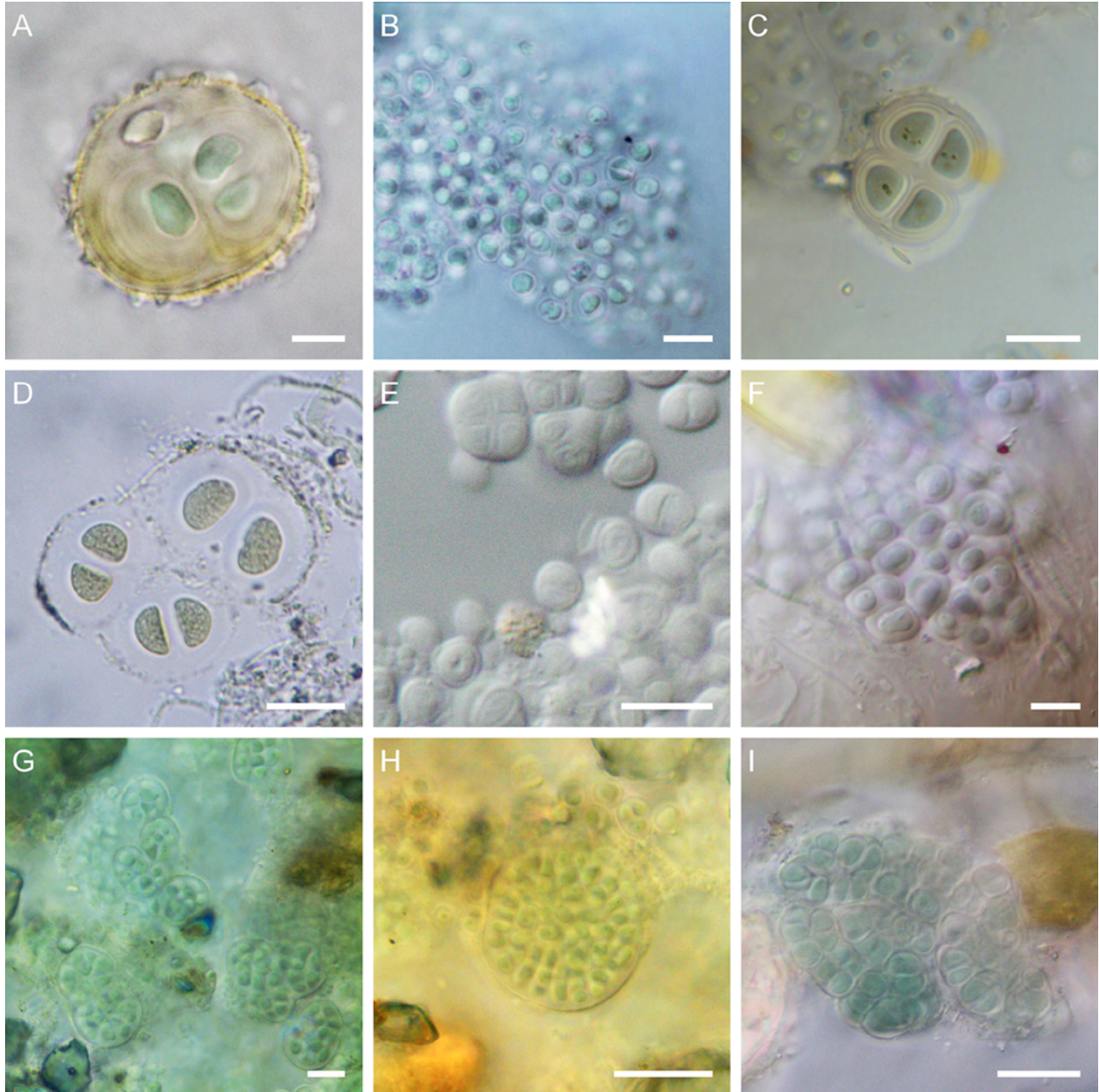


Figura 2. A) *Asterocapsa divina*; B) *Chroococcus cohaerens*; C) *Ch. ercegovicii*; D) *Ch. helveticus*; E) *Ch. varius*; F) *Gloeocapsopsis cyanea*; G) *Pseudocapsa dubia*; H) *Chlorogloea novacekii*; I) *Pleurocapsa fusca*. Barra: 10 μm .

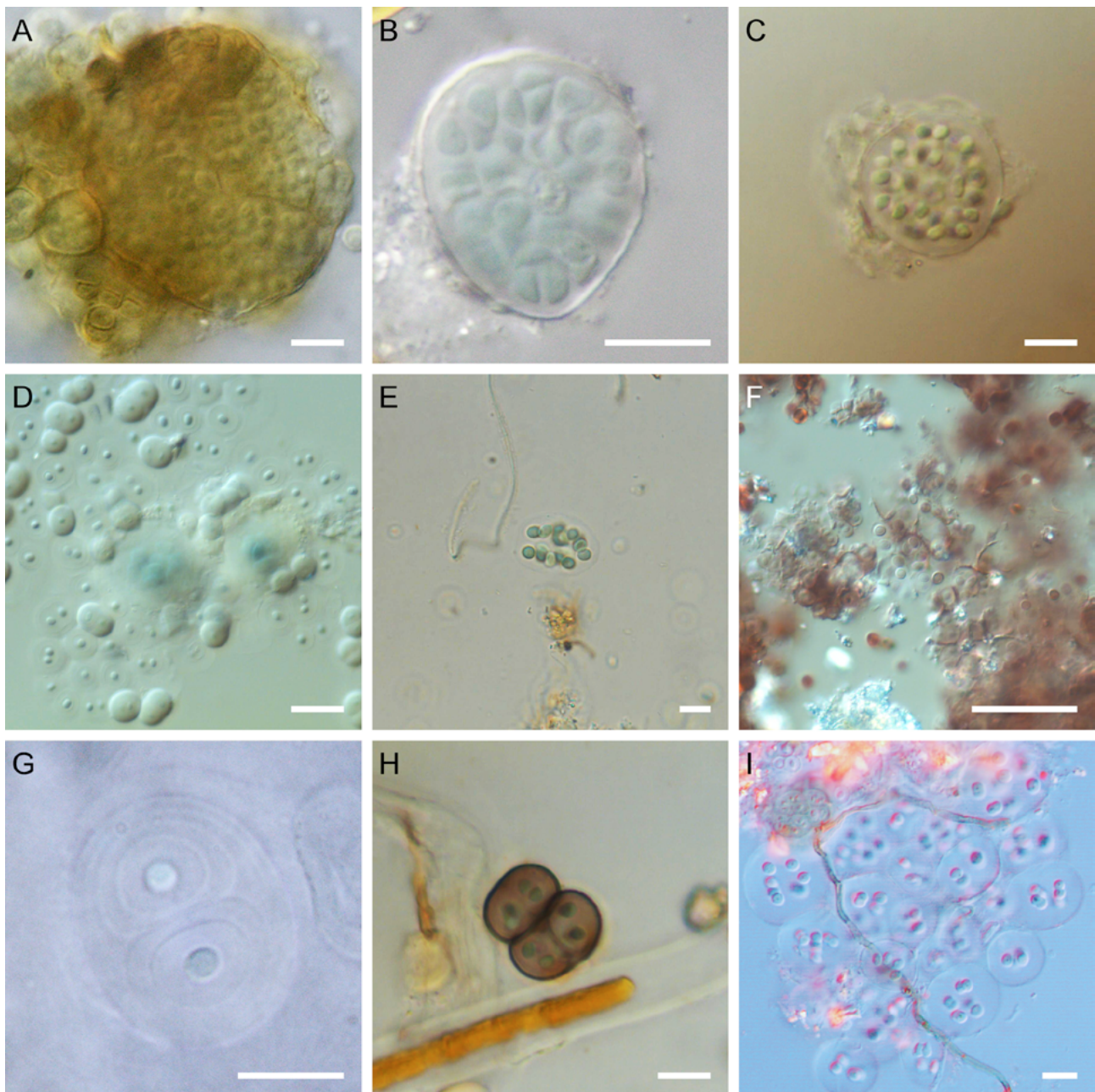


Figura 3. A) *Aphanocapsa fuscolutea*; B) *A. muscicola*; C) *Gloeocapsa acervata*; D) *G. aeruginosa*; E) *G. atrata*; F) *G. biformis*; G) *G. caldarium*; H) *G. compacta*; I) *G. punctata*. Barra: 10 μ m.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA510. Especie conocida en África ecuatorial, Centroamérica y Sudamérica en ambientes subaéreos sobre cortezas de árboles y en manglares. En Yaxchilán aparece como colonias microscópicas, no forma talos macroscópicos como los descritos en la literatura (Frémy, 1930; Komárek, 2013).

Nostoc carneum Agardh ex Bornet et Flahault, 1888 (fig. 4I)

Crecimientos macroscópicos en forma de películas grumosas, mucilaginosas, de color verde oscuro, poco adheridas a los muros. Subcolonias microscópicas de formas esféricas o globosas, con una vaina hialina o ligeramente

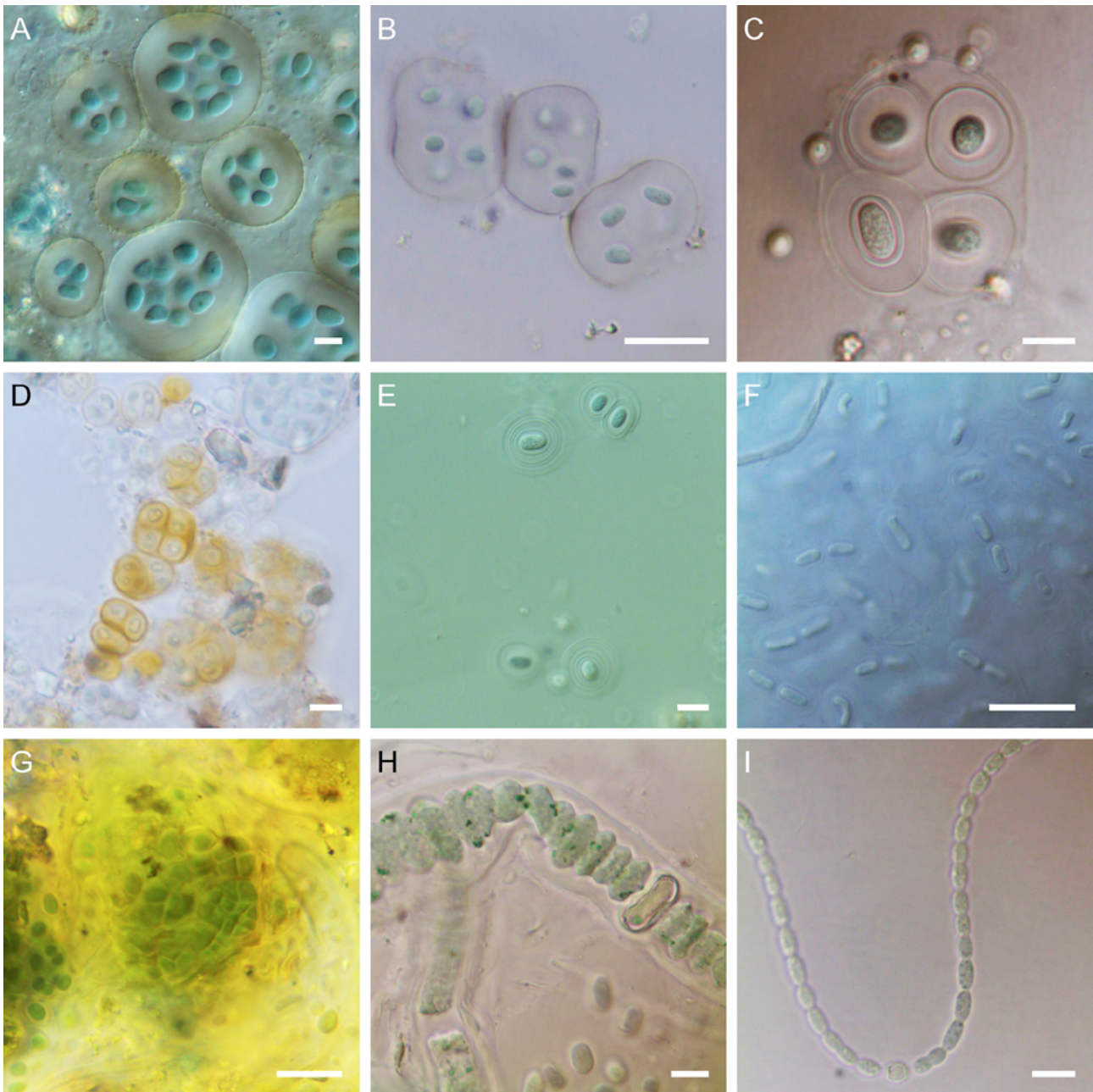


Figura 4. A) *Aphanothece castagnei*; B) *Gloeotheca confluens*; C) *G. palea*; D) *G. rupestris*; E) *G. tepidariorum*; F) *Synechococcus elongatus*; G) *Myxosarcina concinna*; H) *Fischerella tiserantii*; I) *Nostoc carneum*. Barra: 10 μ m.

amarilla, sin peridermo. Filamentos curvados, arreglados laxamente, sin orientación definida en la subcolonia, vainas individuales de los filamentos poco evidentes. Tricomas con 20-30 células dispuestas longitudinalmente. Células ovaladas, en forma de barril o, rara vez, esféricas, de 3.5-4.8 μ m de diámetro por 6.0-7.5 μ m de largo, contenido celular homogéneo, de color verde azul; células apicales

redondeadas. Heterocitos ovales o algunas veces esféricos, de 5.0-6.0 μ m de diámetro por 8.0 μ m de largo, de color verde azul, intercalares. Acinetos no observados.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA510; BA614. Especie registrada en Estados Unidos, Argentina y Brasil en ríos, estanques

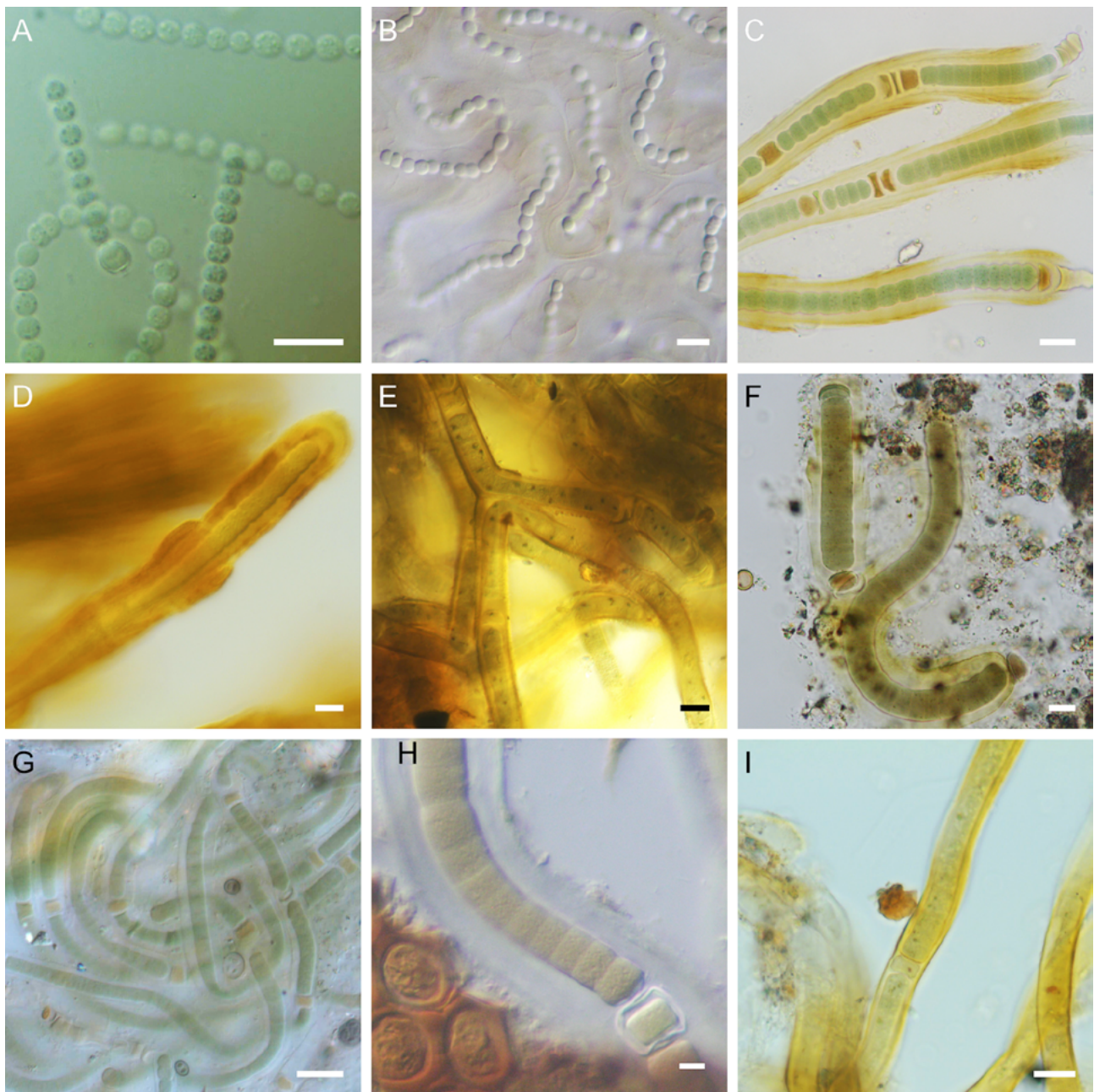


Figura 5. A) *Nostoc commune*; B) *N. microscopicum*; C) *Petalonema crassum*; D) *P. densum*; E) *Scytonema drilosiphon*; F) *Sc. evanescens*; G) *Sc. hofmannii*; H) *Sc. javanicum*; I) *Sc. ocellatum*. Barra: 5 μm para figura 5A; 10 μm para figura 5B-F, H, I; 20 μm para figura 5G.

y epífita de macroalgas. Uno de sus sinónimos (*Nostoc spongiaeforme* Agardh ex Bornet et Flahault 1888) fue descrito como subaéreo. Se distinguió esta especie de otras similares, como *N. commune*, por la forma y tamaño de las células, y la ausencia de un peridermo bien delimitado.

Stigonema hormoides (Kützing) Bomet ex Flahault, 1886 (fig. 6A)

Colonias dentro de crecimientos de otros cianoprocariontes. Talo microscópico, formado por filamentos postrados, solo algunas ramificaciones se desarrollan erectas, sin diferencias en la morfología de los filamentos principales y las ramificaciones. Vainas de color amarillo ocre o parduzcas. Tricomas uni- o biseriados, de 11.6-15.2 μm de diámetro. Células poliédricas o de formas

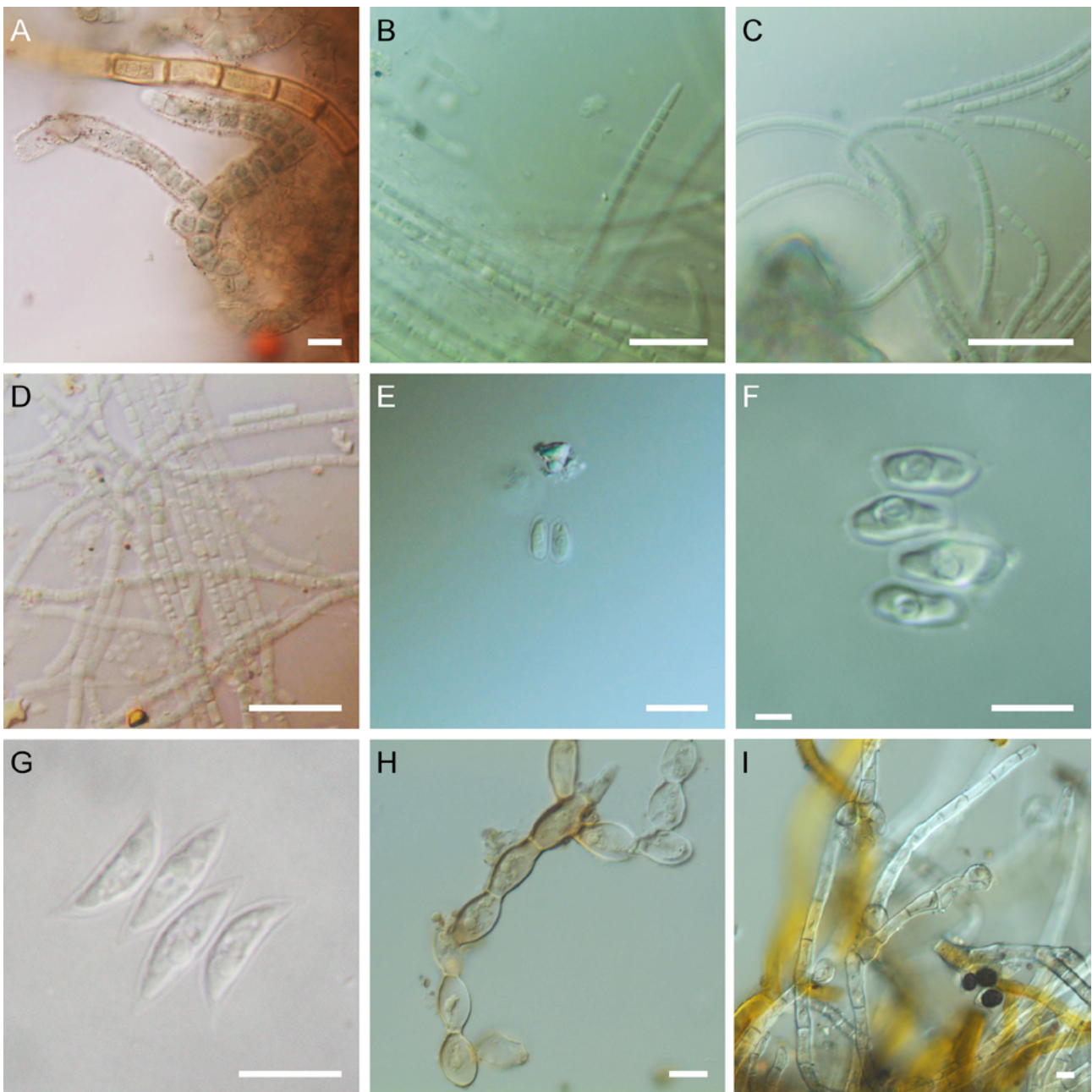


Figura 6. A) *Stigonema hormoides*; B) *Leptolyngbya cebenensis*; C) *L. compacta*; D) *L. laminosa*; E) *Scenedesmus bijugus*; F) *Sc. obtusus*; G) *Tetradesmus obliquus*; H) *Printzina ampla*; I) *P. bosseae*. Barra: 10 μm .

irregulares redondeadas, de 5.7-7.3 μm de diámetro, contenido celular homogéneo, de color verde azul, células separadas entre sí por aproximadamente 1 μm de distancia. Heterocitos de forma poliédrica redondeada, de 4.0-9.0 μm de diámetro, de color amarillo ocre, en posiciones laterales de filamentos principales y ramificaciones.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA519. Registrada en Estados Unidos, Argentina, Brasil e India como edáfica y epilítica en ambientes subaéreos, planctónica en ríos y presas y epífita sobre macroalgas.

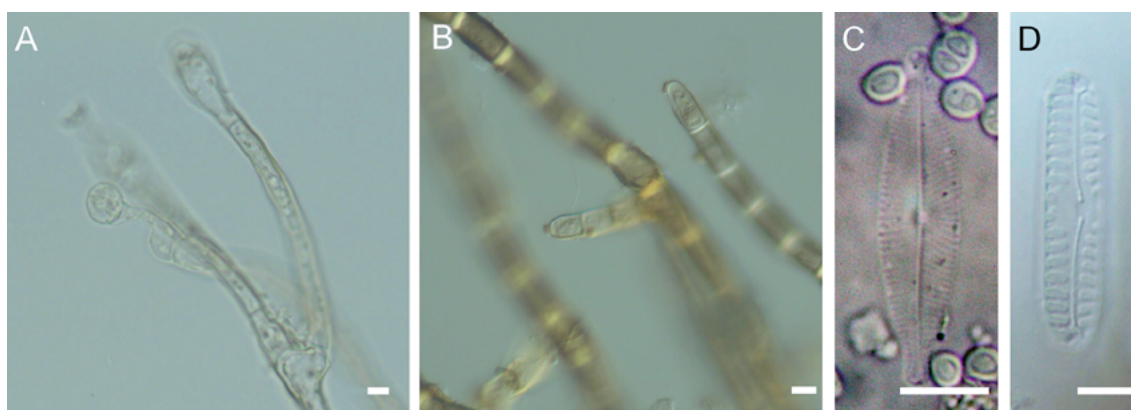


Figura 7. A) *Printzina effusa*; B) *Trentepohlia aurea*; C) *Navicula orangiana*; D) *Pinnularia borealis*. Barra: 10 μm .

Tabla 1

Condiciones ambientales mínimas y máximas durante los periodos de muestreo. T = temperatura ambiental; HR = humedad relativa ambiental (en %); PAR = radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$); VV = velocidad del viento (m s^{-1}); HRm = humedad relativa del muro (en %).

Fecha	T	HR	PAR	VV	HRm
Agosto 2006	26.7-35.2	54.2-87.7	63.7-2153.7	0-0.5	2.5-94.5
Enero 2007	25.5-33.6	9.8-99.0	118.7-1683.7	0-0.74	13.0-99.9
Agosto 2007	27.5-35.7	50.7-87.2	81.2-2161.2	0-1.11	56.2-87.2
Enero 2008	23.0-31.0	14.5-99.0	21.2-1663.7	0-1.3	15.3-99.9
Agosto 2008	29.1-34.0	49.2-78.2	1.2-1586.2	0-1.48	6.9-99.9

Printzina ampla R.H. Thompson et Wujek, 1992 (fig. 6H)

Crecimientos macroscópicos de aspecto de fieltro, de color verde olivo o anaranjado a rojizo, adherido firmemente al sustrato. Filamentos erectos y postrados, moniliformes, muy ramificados. Células ovoides, de 8.6-12.3 μm de diámetro por 8.6-11.0 μm de largo, de color anaranjado a pardo pálido; células apicales de forma ovoide o elipsoide. Estructuras reproductoras de aspecto globoso o con forma de frasco, de 10.1 μm de diámetro por 13.6 μm de largo, en posición terminal.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA205, BA313, BA322, BA329, BA330, BA331, BA410, BA411, BA412, BA413, BA521, BA596. Especie registrada en Colombia y Costa Rica, como epífita sobre hojas de árboles.

Printzina bosseae (De Wildeman) R. H. Thompson et Wujek, 1992 (fig. 6I)

Crecimientos macroscópicos de aspecto de fieltro, de color verde amarillento a anaranjado, poco adheridos al sustrato. Filamentos sin clara diferenciación entre los

caracteres postrado o erecto, de forma cilíndrica, sin constricciones entre las células, ligeramente curvos. Células cilíndricas, de 7.0-12.0 μm de diámetro por 15.0-24.0 μm de largo, de color amarillo a anaranjado pálido; células apicales ligeramente cónicas. Esporangióforo en forma de cilindro curvo, de 16 μm de diámetro. Esporangios globosos de 20 μm de diámetro, con una estructura en forma de anillo en la base que se une al filamento.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA196, BA213, BA316, BA323. Registrada en Indonesia como corticícola.

Printzina effusa (Krempelhuber) R.H. Thompson et Wujek, 1992 (fig. 7A)

Crecimientos macroscópicos con apariencia de fieltro, de color verde amarillento a anaranjado, firmemente adheridos al sustrato. Filamentos postrados, cilíndricos a ligeramente moniliformes. Células cilíndricas alargadas, de 5.0-12.0 μm de diámetro por 15.0-26.0 μm de largo, algunas veces se desarrollan células globosas de 4.0-6.0 μm de diámetro por 5.0-6.0 μm de largo, de color verde

pálido o pardo; células apicales redondeadas. Gametangios y esporangios globosos, de 20.0 µm de diámetro, en posición lateral en el talo.

Comentarios taxonómicos

Herbario: BA214; BA326; BA418; BA518; BA598; BA604. Conocida en Estados Unidos y Bangladesh como corticícola.

Discusión

En conjunto, la flora epilítica subaérea de las zonas arqueológicas de Palenque, Bonampak y Yaxchilán es rica ya que reúne 168 especies de las cuales, cerca del 30 % se encuentra en la ZA de Yaxchilán y con 14 nuevos registros para estas zonas. Un elemento que hace diversa la flora de Yaxchilán son los componentes nuevos para los ambientes estudiados y para México. Aún con las diferencias en la cantidad de muestreos entre la ZA de Palenque (211 muestras) y la ZA de Yaxchilán (135 muestras y en un periodo más corto), en esta última zona aparecieron especies no registradas previamente en México, en las zonas arqueológicas y en las condiciones subaéreas (Ibarra-Gallardo, 2017; Loyo, 2009, 2015; Mireles, 2012; Ramírez, 2006). De las 14 especies no registradas previamente en zonas arqueológicas de Chiapas, 9 son también registros nuevos para México. Para tener una dimensión de la importancia de éstos pueden compararse las 81 especies reportadas en todo el estado de Chiapas hasta 2012 (Novelo, 2013) y las 167 actuales (Novelo y Tavera, 2018 [bdLACET]). El incremento se ha dado principalmente por las algas epilíticas subaéreas que hemos trabajado en las zonas arqueológicas (<http://lacet.meridion.mx/proyectos.html>).

La otra característica de la diversidad de las algas de la ZA de Yaxchilán es la valencia ecológica de sus componentes (tabla 2). Al comparar los ambientes y formas de vida registrados en la bibliografía para esas especies se tiene un panorama de las capacidades de resistencia a la desecación y a la temperatura que explican parcialmente su presencia tan conspicua en los muros de esta zona arqueológica. Existen 27 especies eurioicas pues son capaces de vivir en condiciones acuáticas, subaéreas o ambas, y 22 son estenoicas pues sólo se han registrado en condiciones subaéreas o acuáticas, como es el caso de 4 especies: *Nostoc carneum*, *Scenedesmus bijugus*, *S. obtusus* y *Navicula orangiana* que son típicamente acuáticas. Veintiuna especies están presentes en condiciones acuáticas y en condiciones subaéreas: *Asterocapsa divina*, *Chroococcus varius*, *Gloeocapsopsis cyanea*, *Pleurocapsa fusca*, *Aphanocapsa fuscolutea*, *Gloeocapsa aeruginosa*, *G. atrata*, *G. compacta*, *G.*

punctata, *Aphanothece castagnei*, *Gloeothece confluens*, *G. palea*, *G. rupestris*, *Synechococcus elongatus*, *Nostoc commune*, *N. microscopicum*, *Petalonema densum*, *Scytonema hofmannii*, *S. hormoides*, *Tetradesmus obliquus*, y *Pinnularia borealis*). Las 22 especies restantes son subaéreas, epilíticas o corticícolas (Ibarra, 2017; Novelo y Tavera, 2018 [bdLACET]).

Las condiciones tropicales húmedas generales y en particular las de los días de recolecta, confirman dos aspectos importantes: una variabilidad ambiental diaria muy acentuada, protegida del viento, soleada y con una humedad relativa ambiental y de los muros muy dinámica (muy variable durante el curso del día, tabla1). Con una humedad relativa de 99.9 % en los muros podemos suponer casi una condición acuática, que se mantiene por más tiempo por la constitución mucilagínosa de los talos. Este mucílago funciona también como protección contra la desecación (por temperatura y por viento), la radiación UV (Hill, 1996; Sinha, 2003) y fija los crecimientos al sustrato. Estas condiciones permiten que especies que se dispersan desde cuerpos de agua puedan desarrollarse de forma limitada, pero constante.

De las 43 especies que habitan en condiciones subaéreas en la ZA de Yaxchilán, si 22 son exclusivas de esas condiciones (50%), esa proporción es señal de su afinidad a un sustrato que favorece el pH básico, condiciones de iluminación, humedad y temperatura fluctuantes. Y al mismo tiempo, el 50% restante, es de valencias ecológicas muy amplias. Komárek (2013) y Komárek y Anagnostidis (1998, 2005) cuestionan la validez de los registros multivalentes, principalmente en el caso de los cianoprocariontes, pues en general, las especies son fundamentalmente estenoicas y de distribución restringida. En el caso de la ZA de Yaxchilán, cerca del 80% de las especies son características de los ambientes subaéreos calcáreos, pero de distribuciones tanto amplias como restringidas, lo que obliga a seguir estudiando estas especies para certificar y complementar su identificación.

De las 9 especies descritas en este trabajo, 5 son acuáticas e incluso planctónicas. Su presencia en condiciones subaéreas sugiere que la influencia de las condiciones microambientales tiene un peso mayor que las condiciones climáticas generales. Por ello su desarrollo poblacional es limitado en tiempo y espacio.

No todas las especies presentes en Yaxchilán están en Palenque (que es la zona arqueológica más estudiada en su composición ficoflorística) ni en Bonampak (la zona menos estudiada de las 3): hay 14 especies no registradas previamente en otras zonas arqueológicas de Chiapas (Herbert-Pesquera, 2008; Loyo, 2009, 2015; Mireles, 2012; Pedraza, 2014; Ramírez, 2006, 2012; Ramírez et al., 2009, 2010, 2011; Torres, 1993), es decir, casi un 30%

de la flora de Yaxchilán es diferente. Pero esta evaluación deberá matizarse pues no existen registros de otros hábitats subaéreos como cortezas, muros no calcáreos, orillas de cuerpos de agua, etc., para ninguna de las 3 zonas arqueológicas. En cuanto a las especies registradas (tabla 2) en este trabajo, se trata de especies principalmente estenoicas, en sentido amplio (acuáticas o subaéreas) pues las Scenedesmeaceae están presentes en condiciones diversas (plancton, metafiton y bentos de ambientes lóticos y lénticos). Por su parte, las especies del género *Printzina* son subaéreas, especialmente corticícolas. Es necesario mencionar que todas las identificaciones previas de estos organismos en otras zonas arqueológicas fueron atribuidas a *Trentepohlia aurea* (Ramírez, 2006, 2012; Ramírez et al., 2010; Torres, 1993) y ahora será necesario revisar ese material para conocer mejor la distribución y condiciones ambientales donde se desarrollan las especies de *Printzina*.

Conocer la flora epilítica de los monumentos arqueológicos mayas de la zona tropical será un punto de partida para diseñar las estrategias necesarias para su conservación. El crecimiento de algas y cianoprocariontes produce afectaciones que se consideran antiestéticas y aunque la mayoría de las publicaciones sobre el tema afirman que dichos organismos deterioran la roca, especialmente la calcárea, en ninguno de ellos se demuestra ese hecho de manera efectiva. Se afirma, por ejemplo, que hay producción de ácidos orgánicos, pero hasta ahora esos compuestos no se han identificado y por tanto no hay ninguna evidencia directa de ese deterioro (Crispim et al., 2004; Gaylarde et al., 2001; Videla et al., 2003).

Como el acceso al agua por las algas está influido por la hidratación del mucílago, los ciclos de vida se ven afectados por las condiciones microambientales; de tal manera que, si conociéramos el ciclo de vida de cada especie y en cada situación, podríamos diseñar estrategias de conservación tanto de las especies como del monumento. Un ejemplo de esto sería controlar el desarrollo de las poblaciones durante el periodo de crecimiento vegetativo, lo que reduciría la posibilidad de dispersar los propágulos y estructuras de perennación de las algas. Durante la época de lluvias se incrementa la producción de mucílago (y además se hidrata), así que los crecimientos se desprenden fácilmente; mientras que, en época de secas cuando el mucílago se ha desecado, los talos se desprenden con partículas del sustrato. Una estrategia adecuada sería el control de crecimientos en áreas críticas (relieves o muros) durante el periodo lluvioso. Sin embargo, también habrá que estudiar los tiempos de cada fase del ciclo de vida de las algas para afinar las estrategias relacionadas con la reproducción de cada especie con respecto al clima o las condiciones microambientales.

México cuenta con un importante legado cultural de su pasado prehispánico y colonial, en el que vive una amplia diversidad de microorganismos. Sin embargo, el conocimiento de la composición de la ficoflora de ese patrimonio cultural sigue siendo pobre. Es necesario continuar con los estudios de las especies que habitan estos ambientes subaéreos para comprender las dinámicas en las que están involucradas y su relación con la conservación del patrimonio cultural y la biodiversidad de la región.

Tabla 2

Especies de algas y cianoprocariontes que componen los crecimientos epilíticos de los monumentos arqueológicos de Yaxchilán, Chiapas, México. * = Nuevo registro para México; E1 = eurioica; E2 = estenoica.

Taxón	E1	E2
Cyanoprokaryota Komárek, 1996		
Cyanophyceae Schaffner, 1909		
Chroococcales Schaffner, 1922		
Chroococcaceae Nägeli, 1849		
<i>Asterocapsa divina</i> Komárek, 1993 (Fig. 2A)	x	
<i>Chroococcus cohaerens</i> (Brébisson) Nägeli, 1849 (Fig. 2B)		x
* <i>Chroococcus ercegovicii</i> Komárek et Anagnostidis, 1994 (Fig. 2C)		x
<i>Chroococcus helveticus</i> Nägeli, 1849 (Fig. 2D)		x
<i>Chroococcus varius</i> A. Braun in Rabenhorst, 1861 (Fig. 2E)	x	
<i>Gloeocapsopsis cyanea</i> (Krieger) Komárek et Anagnostidis, 1994 (Fig. 2F)	x	
<i>Pseudocapsa dubia</i> Ercegović, 1925 (Fig. 2G)		x
Entophysalidaceae Geitler, 1925		
<i>Chlorogloea novacekii</i> Komárek et Montejano, 1994 (Fig. 2H)		x
Hyellaceae Borzi, 1914		
* <i>Pleurocapsa fusca</i> Godward, 1937 (Fig. 2I)	x	

Taxón	E1	E2
Merismopediaceae Elenkin, 1933		
<i>Aphanocapsa fuscolutea</i> Hansgirg, 1892 (Fig. 3A)	x	
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Meneghini) Wille, 1919 (Fig. 3B)		x
Microcystaceae Elenkin, 1933		
<i>Gloeocapsa acervata</i> Gardner, 1927 (Fig. 3C)		x
<i>Gloeocapsa aeruginosa</i> Kützing, 1843 (Fig. 3D)	x	
<i>Gloeocapsa atrata</i> Kützing, 1845 (Fig. 3E)	x	
<i>Gloeocapsa biformis</i> Ercegović, 1925 (Fig. 3F)		x
<i>Gloeocapsa caldariorum</i> Rabenhorst, 1865 (Fig. 3G)		x
<i>Gloeocapsa compacta</i> Kützing, 1845 (Fig. 3H)	x	
<i>Gloeocapsa punctata</i> Nägeli, 1849 (Fig. 3I)	x	
Synechococcaceae Komárek et Anagnostidis, 1995		
<i>Aphanothece castagnei</i> (Kützing) Rabenhorst, 1865 (Fig. 4A)	x	
<i>Gloeothece confluens</i> Nägeli, 1849 (Fig. 4B)	x	
<i>Gloeothece palea</i> (Kützing) Nägeli, 1865 (Fig. 4C)	x	
<i>Gloeothece rupestris</i> (Lyngbye) Bornet in Wittrock et Nordstedt, 1880 (Fig. 4D)	x	
<i>Gloeothece tepidariorum</i> (A. Braun) Lagerheim, 1883 (Fig. 4E)		x
<i>Synechococcus elongatus</i> (Nägeli) Nägeli, 1849 (Fig. 4F)	x	
Xenococcaceae Ercegović, 1932		
* <i>Myxosarcina concinna</i> Printz, 1921 (Fig. 4G)		x
Nostocales Borzi, 1914		
Fischerellaceae Anagnostidis et Komárek, 1990		
* <i>Fischerella tiserantii</i> Frémy, 1930 (Fig. 4H)		x
Nostocaceae Agardh ex Kirchner, 1898		
* <i>Nostoc carneum</i> Agardh ex Bornet et Flahault, 1888 (Fig. 4I)	x	
<i>Nostoc commune</i> Vaucher ex Bornet et Flahault, 1888 (Fig. 5A)	x	
<i>Nostoc microscopicum</i> Carmichael ex Bornet et Flahault, 1888 (Fig. 5B)	x	
Scytonemataceae Rabenhorst ex Bornet et Flahault, 1886		
<i>Petalonema crassum</i> (Nägeli ex Kützing) Migula, 1907 (Fig. 5C)		x
<i>Petalonema densum</i> (Bornet ex Bornet et Flahault) Migula, 1907 (Fig. 5D)	x	
<i>Scytonema drilosiphon</i> Elenkin et Polyanskiĭ, 1922 (Fig. 5E)		x
<i>Scytonema evanescens</i> Gardner, 1927 (Fig. 5F)		x
<i>Scytonema hofmannii</i> Agardh ex Bornet et Flahault, 1887 (Fig. 5G)	x	
<i>Scytonema javanicum</i> (Kützing) Bornet et Flahault, 1887 (Fig. 5H)	x	
<i>Scytonema ocellatum</i> Lyngbye ex Bornet et Flahault, 1887 (Fig. 5I)	x	
Stigonemataceae Borzi, 1892		
* <i>Stigonema hormoides</i> (Kützing) Bornet ex Flahault, 1886 (Fig. 6A)	x	
Oscillatoriales Elenkin, 1934		
Pseudanabenaceae Anagnostidis et Komárek, 1988		
<i>Leptolyngbya cebenensis</i> (Gomont) Umezaki et Watanabe, 1994 (Fig. 6B)		x
<i>Leptolyngbya compacta</i> (Hansgirg) Komárek in Anagnostidis, 2001 (Fig. 6C)		x
<i>Leptolyngbya laminosa</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 (Fig. 6D)		x
Chlorophyta Reichenbach, 1834		
Chlorophyceae Wille, 1884		
Chlorellales Bold et Wynne, 1985		
Scenedesmaceae Oltmanns, 1904		
<i>Scenedesmus bijugus</i> (Turpin) Lagerheim, 1893 (Fig. 6E)	x	
<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen, 1829 (Fig. 6F)	x	

Taxón	E1	E2
<i>Tetrademus obliquus</i> (Turpin) Wynne, 2015 (Fig. 6G)	x	
Ulvophyceae Mattox et Stewart, 1984		
Trentepohliales Chadeffaud ex R.H. Thompson et Wujek, 1997		
Trentepohliaceae Hansgirg, 1886		
* <i>Printzina ampla</i> R.H. Thompson et Wujek, 1992 (Fig. 6H)		x
* <i>Printzina bosseae</i> (De Wildeman) R.H. Thompson et Wujek, 1992 (Fig. 6I)		x
* <i>Printzina effusa</i> (Krempelhuber) R.H. Thompson et Wujek, 1992 (Fig. 7A)		x
<i>Trentepohlia aurea</i> (Linnaeus) C.F.P. Martius, 1817 (Fig. 7B)		x
Bacillariophyta L.S. Dillon, 1963		
Bacillariophyceae Haeckel emend. Medlin et Kaczmarska, 2004		
Naviculales Bessey, 1907		
Naviculaceae Kützing, 1844		
<i>Navicula orangiana</i> Patrick, 1959 (Fig. 7C)	x	
Pinnulariaceae D.G. Mann, 1990		
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg, 1841 (Fig. 7D)	x	

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo de la Coordinación Nacional de Conservación del Patrimonio Cultural del Instituto Nacional de Antropología e Historia (CNCPC-INAH) para la realización de los muestreos. A la M. en C. Guadalupe Vidal Gaona por su apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio. A la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo financiero a través de los proyectos PAPIIT IN214606-3 e IN221811-3. Carlos Eduardo Ibarra Gallardo agradece al Conacyt la beca (CVU/Becario) 625667/330306 otorgada durante sus estudios de maestría en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Referencias

- Allsopp, D., Seal, K. J. y Gaylarde, C. C. (2004). *Introduction to biodeterioration*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Crispim, C. A., Gaylarde, C. C. y Gaylarde, P. M. (2004). Biofilms on church walls in Porto Alegre, RS, Brazil, with special attention to cyanobacteria. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 54, 121–124.
- Frémy, P. (1930). Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française. *Archives de Botanique, Mémoires*, 3, 1–508.
- García, R. (2003). *La arquitectura de Yaxchilán*. México D.F.: Instituto Nacional de Antropología e Historia/Plaza y Valdés.
- Gaylarde, P. M., Gaylarde, C. C., Guiamet, P. S., Gómez-de Saravia, S. G. y Videla, H. A. (2001). Biodeterioration of Mayan buildings at Uxmal and Tulum, Mexico. *Biofouling*, 17, 41–45.
- Herbert-Pesquera, L. L. (2008). *Preservación de una zona: Yaxchilán, Chiapas*. México D.F.: Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Hill, W. (1996). Effects of light. En R. J. Stevenson, M. L. Bothwell y R. L. Lowe (Eds.), *Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems* (pp. 121–128). San Diego: Academic Press.
- Ibarra-Gallardo, C. E. (2017). *Caracterización morfológica de los cianoprocariontes y las algas epilíticas de la Zona Arqueológica de Yaxchilán, Chiapas (Tesis de maestría)*. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Inegi (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2006). Frontera Corozal, Chiapas, E15D57, Carta topográfica 1:50000. México D.F.: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Komárek, J. (2013). 19/3. Cyanoprokaryota. 3. Teil: *Heterocytous* genera. En B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner y M. Schagerl (Eds.), *Süßwasser Flora von Mitteleuropa* (pp. 1–1130). Berlin: Springer/Spectrum.
- Komárek, J. y Anagnostidis, K. (1998). 19/1. Cyanoprokaryota. 1. Teil: Chroococcales. En B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner y M. Schagerl (Eds.), *Süßwasser Flora von Mitteleuropa* (pp. 1–584). Jena: Gustav Fischer.
- Komárek, J. y Anagnostidis, K. (2005). 19/2. Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales. En B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner y M. Schagerl (Eds.), *Süßwasser Flora von Mitteleuropa* (pp. 1–759). München: Elsevier/Spectrum.
- Komárek, J. y Fott, B. (1983). Das Phytoplankton des Süßwasser. Systematik und Biologie. 7 Teil: Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Chlorococcales. En H. J. Elster y W. Ohle (Eds.), *Die Binnengewässer* (pp. 1–1044). Stuttgart: Begründet von August Thienemann.
- Loyo, E. S. (2009). *Distribución de Chroococcales (Cyanoprokaryota) en el conjunto Murciélagos en la Zona Arqueológica de Palenque, Chiapas (Tesis)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- Loyo, E. S. (2015). *Ecología de algas epilíticas de la Zona Arqueológica de Palenque, Chiapas (Tesis de maestría)*. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Valle-Doménech, A., Rincón-Gutiérrez, A., Martínez, E. y Ramos, C. H. (2008). Plant diversity in the Yaxchilán Natural Monument, Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, 53–76.
- Mireles, A. (2012). *Especies de la familia Pseudanabaenaceae en monumentos mayas de la zona de Palenque, Chiapas. Aspectos ecológicos y de cultivo (Tesis)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Novelo, E. (2012). *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 102. Bacillariophyta Hustedt*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Novelo, E. (2013). Diversidad de algas dulceacuícolas de Chiapas. Una riqueza y un potencial por descubrir. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) y Gobierno del Estado de Chiapas (Eds.), *La biodiversidad en Chiapas. Estudio de estado* (pp. 97–102). México D.F.: Conabio/ Gobierno del Estado de Chiapas.
- Novelo, E. y Tavera, R. (2018). *bdLACET*. Base de datos de algas continentales. Disponible en: <http://lacet.meridion.mx/bd.html>. Consultado el 7 de febrero de 2018.
- Pedraza, C. I. (2014). *Diversidad de los géneros Scytonema y Petalonema (Scytonemataceae, Cyanoprokaryota) en los monumentos arqueológicos de Palenque, Bonampak y Yaxchilán (Tesis)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Printz, H. (1921). Subaërial algae from South Africa. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, 1, 1–41.
- Ramírez, M. (2006). *Caracterización de los crecimientos algales causantes del biodeterioro en la Zona Arqueológica de Palenque (Chiapas, México) (Tesis de maestría)*. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Ramírez, M. (2012). *Biodeterioro algal en monumentos históricos mayas de la zona tropical húmeda: Palenque, Yaxchilán y Bonampak (Chiapas, México) (Tesis doctoral)*. Facultad de Farmacia, Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
- Ramírez, M., Hernández-Mariné, M. y Roldán, M. (2009). Photosynthetic biofilms on cultural heritage: the archeological site of Palenque, Mexico. *Algas*, 42, 22.
- Ramírez, M., Hernández-Mariné, M., Novelo, E. y Roldán, M. (2010). Cyanobacteria-containing biofilms from a Mayan monument in Palenque, Mexico. *Biofouling*, 26, 399–409.
- Ramírez, M., Hernández-Mariné, M., Mateo, P., Barrenderos, E. y Roldán, M. (2011). Polyphasic approach and adaptative strategies of *Nostoc* cf. *commune* (Nostocales, Nostocaceae) growing on Mayan monuments. *Fottea*, 11, 73–86.
- Sinha, R. P. (2003). Stress responses in Cyanobacteria. En R. S. Ambasht y N. K. Ambasht (Eds.), *Modern trends in applied aquatic ecology* (pp. 201–218). New York: Kluwer Academic/ Plenum Publishers.
- Starmach, K. (1972). Chlorophyta III. Zielenice Nitkowate: Ulotrichales, Ulvales, Prasiolales, Sphaeropleales, Cladophorales, Chaetophorales, Trentepohliales, Siphonales, Dichotomosiphonales. En K. Starmach y J. Sieminska (Eds.), *Flora Slodkowodna Polski. Tom 10* (pp. 1–744). Varsovia: Polska Akademia Nauk, Instytut Botaniki, Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- Thompson, R. H. y Wujek, D. E. (1992). *Printzina* gen. nov. (Trentepohliaceae), including a description of a new species. *Journal of Phycology*, 28, 232–237.
- Torres, P. (1993). *La ficoflora de la zona arqueológica de Palenque, Chiapas*. México D.F.: Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Videla, H. A., Guiamet, P. S. y Gómez-de Saravia, S. G. (2003). Biodeterioro de materiales estructurales de sitios arqueológicos de la civilización maya. *Revista del Museo de La Plata*, 44, 1–11.