



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

COMUNIDADES ALGALES DE AFLUENTES DE LA PRESA VALLE DE BRAVO, ESTADO DE MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR(A) EN CIENCIAS

PRESENTA:

MIRIAM GUADALUPE BOJORGE GARCÍA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Javier Carmona Jiménez
Facultad de Ciencias

COMITÉ TUTOR: Dra. Gloria Ella Vázquez Domínguez
Instituto de Ecología
Dra. Patricia Balvanera Levy
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Facultad de estudios Superiores, Iztacala.

MÉXICO, D.F.

Mayo, 2013.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/145/13

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de noviembre de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS del (la) alumno (a) BOJORGE GARCÍA MIRIAM GUADALUPE con número de cuenta 94220452 con la tesis titulada: "Comunidades algales de afluentes de la presa Valle de Bravo, Estado de México", realizada bajo la dirección del (la) DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ:

Presidente:	DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA
Vocal:	DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA
Secretario:	DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
Suplente:	DRA. MAHINDA MARTÍNEZ Y DÍAZ DE SALAS
Suplente:	DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

De acuerdo con lo anterior, el(a) alumno(a) se acogió a la nueva normatividad, con base en el artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (8 octubre de 2006).

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 03 de abril de 2013.


Dra. María del Coro Arizmendi Arraga
Coordinadora del Programa



NCAA/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada. Número de becario: 172932. CVU 42820.

A los proyectos PAPIIT (209107) y CONACyT (52386), por el apoyo para el trabajo de campo.

A mi tutor el Dr. Javier Carmona Jiménez, por su asesoría en el desarrollo del proyecto de doctorado.

Al comité tutor integrado por la Dra. Ella Vázquez Domínguez, la Dra. Patricia Balvanera Levy y el Dr. Alfonso Lugo Vázquez, por los comentarios y recomendaciones para mejorar el trabajo de tesis.

Agradecimientos a título personal

A mis papas y hermanos por apoyarme incondicionalmente.

Al Técnico Académico M en C Sergio Castillo del ICMyL-UNAM, por el análisis de nutrimentos.

A las Técnico Académico M en I Alejandra Aguayo, QFB Nora Ceniceros y QFB Olivia Cruz del IGeof-UNAM, por el análisis de iones mayores y menores.

A las M en C Mariana Cartajena, M en C Roció Ramírez y M en C Yenny Beltrán, por su apoyo en el trabajo de campo.

Dr. Enrique Cantoral, por su apoyo para la conclusión de este trabajo.

A la Dra. Elizabeth Ortega y la Dra. Mahinda Martínez, por sus sugerencias para mejorar el presente trabajo.

A mi familia

Balam, Edgar y Eiza

INDICE

PRÓLOGO	1
RESUMEN	4
ABSTRACT.....	6
CAPITULO 1: INTRODUCCIÓN.....	8
La comunidad algal de ambientes lóticos	9
Los ambientes lóticos	11
Los ríos de montaña	14
Aproximación al estudio de la comunidad de algas bentónicas	15
Justificación del estudio	16
Objetivos	18
CAPÍTULO 2: ÁREA DE ESTUDIO	19
Localización y extensión	19
Geología y geomorfología	19
Hidrología, hidrografía y Clima	19
CAPÍTULO 3: MATERIALES Y MÉTODOS	22
Macroalgas	24
Diatomeas bentónicas	24
Análisis de datos	25
CAPÍTULO 4: TEMPORAL AND SPATIAL DISTRIBUTION OF MACROALGAL COMMUNITIES OF MOUNTAIN STREAMS IN VALLE DE BRAVO BASIN, CENTRAL MEXICO.....	26

CAPITULO 5: SPECIES RICHNESS AND DIVERSITY OF BENTHIC DIATOM COMMUNITIES IN TROPICAL MOUNTAIN STREAMS OF MEXICO.	37
CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	71
La diversidad algal	71
ESTRATEGIAS MORFOFISIOLÓGICAS Y REPRODUCTIVAS	73
Factores ambientales y la comunidad algal	74
Mecanismos ecológicos que operan en los ríos	78
Afinidad comunitaria en ríos de montaña	80
REFERENCIAS	84

PRÓLOGO

El ser humano al igual que todos los seres vivos necesita adaptarse a su entorno para asegurar su permanencia. Es por ello que el hombre desde sus orígenes ha tenido la necesidad de entender su entorno, lo que se refleja en la enorme variedad de aproximaciones que éste ha desarrollado para poder comprender la naturaleza. Una de las disciplinas que se ha desarrollado con el objetivo de entender la distribución de las especies es la ecología. La ecología trata de clasificar a los organismos con base en las interacciones de éstos con factores bióticos y abióticos de manera sistemática, que permita comparar la información generada.

En la actualidad se puede considerar que la ecología estudia las especies en varios niveles: genes, poblaciones, comunidades y ecosistemas. La ecología de comunidades explica los patrones de distribución, abundancia e interacción de las especies que componen la comunidad de cualquier ambiente. Debido a la gran variedad de características que poseen los organismos que componen una comunidad y las características de la comunidad misma, su estudio se ha abordado con diferentes metodologías.

La ecología de comunidades algales en ambientes lóticos es un tema que enfrenta retos particulares, por la dificultad de reconocer a las especies y determinar sus ciclos de vida, la dificultad de registrar el efecto en el corto plazo (días) y escala pequeña (centímetros) de los factores ambientales y las interacciones bióticas que pueden regular la estructura de la comunidad. De acuerdo con lo anterior, consideramos que el análisis de gradientes es un método que nos permite caracterizar las comunidades de algas bentónicas en ríos de montaña e identificar

los mecanismos y procesos ecológicos que inciden sobre la distribución espacial y temporal de éstas.

El presente estudio pretende analizar los posibles mecanismos y procesos ecológicos que moldean la comunidad de las algas bentónicas de ríos, ya que estos ambientes son de gran importancia ecológica y social, debido a que son responsables del transporte de nutrimentos a través de diversas regiones y son los principales reservorios de aguas superficiales. Los ríos de montaña de regiones tropicales tienen condiciones particulares como resultado de la interacción de la latitud, altitud y características geomorfológicas, lo que favorece la presencia de una gama de especies que puede ir de aquellas con afinidad a climas templados a las que tienen afinidad a climas tropicales.

El presente trabajo se compone de seis capítulos. El primer capítulo hace una breve narración de las características e importancia ecológica de las algas bentónicas de los ambientes lóticos y las condiciones ambientales en las que crecen, en especial en los ríos de montaña de regiones tropicales. Asimismo, aborda los métodos que han sido utilizados para el estudio de la comunidad algal de ríos y los mecanismos y procesos que se han propuesto para explicar la dinámica de estas comunidades. En el segundo y tercer capítulos se describe el área de estudio y la metodología empleada para desarrollar la investigación. En el cuarto y quinto capítulo se caracterizó a la comunidad de macroalgas y de diatomeas bentónicas (epilíticas y asociadas) respectivamente. La división de la comunidad algal se realizó con la intención de reconocer los mecanismos que le permiten a los niveles de organización multicelular y unicelular enfrentar el reto que impone el flujo de agua. En ambos casos se analiza la distribución espacial y temporal de la comunidad, así como la afinidad de ésta con otros ríos de montaña de México y otras

regiones del mundo. Por último, el sexto capítulo analiza la dinámica de la comunidad de algas bentónicas de ríos de montaña de regiones tropicales.

RESUMEN

Las comunidades de algas bentónicas de ríos de montaña de regiones tropicales están bajo condiciones ambientales distintas a las de la latitud en la que se localizan debido al efecto de la altitud. El presente trabajo tiene como objetivo identificar, a diferentes escalas espaciales y temporales, los principales factores físicos y químicos y los posibles mecanismos ecológicos que regulan la composición específica y estructura fisonómica de la comunidad mediante el estudio de la comunidad de macroalgas y la comunidad de diatomeas bentónicas (epilíticas y asociadas a los crecimientos de macroalgas) de cuatro afluentes de la cuenca Valle de Bravo, de la región central de México durante dos ciclos anuales. Las muestras de algas se colectaron en las épocas más contrastantes del año (lluvias, secas frías y secas cálidas). Parámetros físicos y químicos fueron colectados *in situ* en cada sitio y los principales iones y nutrimentos fueron evaluados para cada época de colecta. Los análisis estadísticos utilizados para detectar las diferencias espaciales y estacionales de la comunidad fueron análisis de varianza (ANOVAs) de una y dos vías, así como la prueba t-student. La relación entre la variación de la abundancia de las especies y los cambios ambientales se evaluó con Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). La diversidad algal registrada es similar otros ríos de montaña de la Franja Volcánica Trans-mexicana (FVTM) de aguas con bajo contenido de materia orgánica (oligotróficos), pH neutro y agua dulce. El que entre las macroalgas las algas rojas fueran el grupo con mayor número de especies y de mayor cobertura puede deberse a las condiciones de baja iluminación en los ríos estudiados resultado de la abundante vegetación de ribera que los rodea. Las estrategias morfológicas, fisiológicas y reproductivas registradas en el presente trabajo así como la poca variación al interior de cada río,

en cuanto a las especies dominantes de macroalgas y la similitud en la riqueza de especies de la comunidad de diatomeas entre los ríos y la baja preferencia para ocupar algún sustrato (epilítica o asociada) sugiere que la comunidad está adaptada a condiciones intermedias de perturbación ambiental producto principalmente de cambios en la intensidad de la velocidad de corriente, ya que esta incide de manera directa e indirecta sobre la comunidad. De acuerdo al comportamiento registrado de las macroalgas y diatomeas los posibles mecanismos que inciden sobre la comunidad son, la perturbación ambiental, el recambio de especies y la facilitación. Los ríos de montaña de la Faja Volcánica Trans-mexicana (FVTM) tienen una flora que parece compartirse con aquellas de afinidad a aguas templadas. Las diferencias entre ríos y regiones parecen estar relacionados con características geomorfológicas e hidrológicas particulares de cada sitio.

ABSTRACT

The benthic algal communities of mountain streams of tropical regions are under different environmental conditions than those expected by the latitude they are located, due to the effect of altitude. The present work aims to identify, at different spatial and temporal scales, the main physical and chemical factors and possible ecological mechanisms that regulate species composition and physiognomy of the community structure by studying the communities of macroalgae and benthic diatoms (epilithic and associated diatoms within growths of macroalgae) from four tributaries of Valle de Bravo basin, in the central region of Mexico for two annual cycles. Algal samples were collected during the most contrasting seasons of the year (rain, cold dry and dry). Physical and chemical parameters were measured in situ at each site and the major ions and nutrients were evaluated for each sampling period. Statistical analyses used to detect spatial and seasonal differences in the community were two-way analysis of variance (ANOVA) and students-t test. The relationship between changes in the abundance of species and environmental changes was assessed with Canonical Correspondence Analysis (ACC). The algal diversity recorded was similar to other mountain rivers of the Trans-Mexican Volcanic Belt (FVTM) with waters low in organic matter (oligotrophic) and circumneutral pH. That the red algae were the group of macroalgae with more species and more coverage may be due to low light conditions in the rivers studied result of the abundant riparian vegetation around them. The morphological, physiological and reproductive strategies recorded in this study and the small variation within each river of the dominant species of macroalgae and the similarity in species richness of diatom communities between the rivers and the low preference to occupy a substrate (epilithic or associate), suggests that the community is adapted to intermediate environmental disturbance conditions mainly due to changes in the intensity of the current velocity, since this

affects directly and indirectly on the community. According to the patron recorded of macroalgae and diatoms, the possible mechanisms that affect the community are environmental disturbance, the species turnover and facilitation. The mountain stream of FVTM have a flora that seems to be shared with those to temperate water affinity. The differences in species richness and coverage of macroalgae between rivers and regions seem to be related to geomorphological and hydrological characteristics of each site.

CAPITULO 1: INTRODUCCIÓN

Los ambientes lóticos se diferencian de otros sistemas acuáticos por la presencia de corriente de agua unidireccional. Al igual que cualquier tipo de ambiente, los ríos poseen una gran diversidad de organismos, los cuales presentan a su vez una gran diversidad de formas, adaptaciones y funciones. Sin embargo, es posible encontrar patrones morfológicos y funcionales comunes entre los organismos que habitan en este ambiente, y por lo tanto una parte considerable de la diversidad morfológica, fisiológica y de interacciones biológicas son adaptaciones particulares que les permiten habitar de manera exitosa en este ecosistema. Dichas adaptaciones tienen un contexto evolutivo-ecológico, es decir histórico en su origen y ecológico en su papel actual. Así, en el entendimiento global de la estructura de la comunidad algal se debe considerar un análisis en este contexto con la finalidad de responder preguntas tales como: 1) ¿qué mecanismos y procesos operan en los ambientes lóticos?; 2) ¿son los patrones morfológicos y fisiológicos de las algas consistentes con la presión de selección del sistema? y 3) ¿qué relación existe entre la morfología de las especies algales con la estructura comunitaria?

El estudio de las comunidades algales en ambientes lóticos es un tema poco comprendido, en parte por su tamaño y por la dificultad de recocer a las especies y determinar sus ciclos de vida en la mayoría de éstas, el problema de registrar el efecto en el corto plazo (días) y escala pequeña (centímetros) de los factores ambientales y las interacciones bióticas que pueden regular la estructura de la comunidad. En particular, las características físicas del ambiente determinan la forma de vida predominante que se desarrolla en la comunidad. Los ambientes lóticos se caracterizan por presentar una comunidad algal compuesta principalmente por especies bentónicas (organismos asociados a un sustrato, Guiller & Malmquist, 1998). La composición

de especies de la comunidad bentónica epilítica (organismos adheridos a rocas) varía según el tamaño del sustrato, ya que la forma de adherirse y la forma de crecimiento condicionan su distribución y desplazamiento. Aunque también existen algas en la columna de agua, no se consideran verdadero fitoplancton, ya que la mayoría son especies del bentos que han sido arrancadas del sustrato como resultado de las fuerzas de la corriente. Por lo tanto, sólo se encuentran temporalmente suspendidas en la columna del agua hasta que vuelven a adherirse al sustrato o mueren (Cushing & Allan, 2001). En los ambientes lóticos el verdadero fitoplancton está restringido a los ríos de planicies que se caracterizan por tener aguas de corrientes suaves y grandes profundidades (Cushing & Allan, 2001).

LA COMUNIDAD ALGAL DE AMBIENTES LÓTICOS

Las algas bentónicas son los productores primarios de mayor importancia dentro de las redes tróficas de los ríos (Stevenson, 1996). La permanencia de la comunidad algal bentónica es mayor que la de las plantas acuáticas debido a que las algas han desarrollado una gran diversidad de estructuras especializadas que les permiten fijarse al sustrato evitando ser arrancadas por la corriente (Carmona *et al.*, 2005; Ramírez & Carmona, 2005; Carmona *et al.*, 2006). Asimismo, las algas bentónicas tienen una gran capacidad para responder rápidamente a los cambios ambientales gracias a sus ciclos de vida cortos, estrategias reproductivas y estructuras especializadas. Por ejemplo, algunas especies presentan talos dioicos, germinación de cigotos al interior del talo y fragmentación o bipartición del talo vegetativo para incrementar el éxito reproductivo. Mientras que, para asegurar la permanencia de las poblaciones en las épocas de mayor descarga cuando los talos visibles desaparecen, desarrollan estructuras de resistencia (esporas, auxosporas o rizoides) o fases alternantes del ciclo de vida (como la fase “Chantransia” de las algas rojas) que toleran el efecto mecánico del agua (Carmona *et al.*, 2006).

Las algas bentónicas participan activamente en la transformación de elementos químicos inorgánicos en sustancias que pueden ser empleadas por otros niveles tróficos (Round, 1984; Stevenson, 1996; Cushing & Allan, 2001; Guiller & Malmqvist, 2004). Se ha observado que la producción primaria de las algas bentónicas en los arroyos poco sombreados y en los ríos con poca turbidez es la principal fuente de energía que ingresa a la red trófica (Guiller & Malmqvist, 2004). Las algas bentónicas son consideradas las principales captadoras de fósforo y nitrógeno inorgánico en los ciclos biogeoquímicos y se consideran importantes para la formación y estabilidad del sedimento que sirve de sustrato y/o refugio para otros organismos. Por ejemplo, algunas especies de cianofitas capturan el nitrógeno atmosférico y lo transforman en aminoácidos (Stevenson, 1996); o bien las algas verdes (Chlorophyceae) *Cladophora* sp. y *Prasiola* spp. que son refugio de una gran cantidad de epífitas y pequeños invertebrados (Ramírez & Carmona, 2005).

La variación espacio-temporal de factores fisicoquímicos como son la temperatura, disponibilidad de nutrientes, disponibilidad de luz fotosintéticamente activa, tipo y disponibilidad del sustrato, velocidad de corriente, pH, etcétera (Ramírez *et al.*, 2007; Cartajena & Carmona, 2009) determinan la estructura la comunidad. Esto se debe a que el mismo conjunto de especies algales puede agruparse de distintas maneras en función del microambiente en el que se esté desarrollando (Rodrigo *et al.*, 2007). Por ejemplo la distribución espacial de las especies está relacionada con el tipo de pigmentos accesorios que poseen y la luz fotosintética disponible. Por lo que se espera que, en las zonas sombreadas por la vegetación de ribera o la fisiografía del terreno, la comunidad se encuentre compuesta principalmente por cianofitas y rodofitas (Beltrán *et al.*, 2004; Carmona *et al.*, 2004; Necchi, 2004), mientras que en las zonas con una alta iluminación estén mejor representadas las clorofitas y diatomeas (Necchi, 2004; Cartagena &

Carmona, 2007). Asimismo, se espera que la abundancia de las especies cambie en función del tamaño, textura y composición química del sustrato que habiten (Burklolder, 1996; Poulíčková *et al.*, 2004).

LOS AMBIENTES LÓTICOS

Los ambientes lóticos (manantiales, ríos, cascadas, canales de distribución, etcétera) son importantes para el desarrollo de la vida acuática y terrestre, ya que son responsables del transporte de nutrimentos a través de diversas regiones y son los principales reservorios de aguas superficiales en el mundo (Dodds, 2002).

La forma de clasificar los ríos se basa esencialmente en los parámetros físicos asociados a las características regionales y locales como son: el clima, la geología, el tamaño del sustrato, la pendiente, la cubierta vegetal, la retención del agua, la descarga y continuidad del flujo, la morfología del canal y el tamaño del sistema. Los ríos que componen un sistema pertenecerán a diferente orden dependiendo del número de ramificaciones que tengan, ya que la red del sistema se clasifica de manera jerárquica, en la que los arroyos pequeños reciben el nombre de ríos de primer orden, cuando confluyen dos ríos de primer orden, el arroyo que se forma se clasifica como de segundo orden, y así sucesivamente se forman ríos de mayor orden (Henao, 1988; Allan, 1995; USEPA, 2000).

Los ríos son sistemas que poseen una gran heterogeneidad espacial y temporal a escala grande (siglos y kilómetros) y pequeña (horas y centímetros). Dentro de los ambientes lóticos la velocidad de corriente, asociada a las fuerzas físicas que ésta representa, es el factor ambiental de mayor importancia que afecta la forma, tamaño, distribución y abundancia de las poblaciones (Allan, 1995). Además, la corriente erosiona el sustrato, mantiene en movimiento a los

nutrimentos, acarrea materia orgánica río abajo e incorpora altas concentraciones de oxígeno disuelto al sistema (Hauer & Lamberti, 1996).

La velocidad de corriente tiene un efecto importante sobre la ecología de las algas bentónicas de ambientes lóticos, no sólo porque influye en la morfología del cauce, la disponibilidad de nutrientes y la concentración de oxígeno, sino también porque incide sobre el metabolismo y morfología de las algas (Stevenson, 1996). Otros factores que también juegan un papel importante en estos ambientes son la composición geoquímica y tamaño y tipo del sustrato, ya que determinan la composición química del agua y la superficie disponible a colonizar (Angelier, 2002). La radiación solar es determinante para la distribución de los organismos fotosintéticos; debido a que los ríos están ligados con el entorno del paisaje terrestre, los regímenes de luz están influenciados por la morfología vegetal y geológica del continente (Hauer & Lamberti, 1996). Aunado a lo anterior, la disponibilidad de luz se puede ver afectada por los materiales orgánicos e inorgánicos que se encuentran suspendidos y diluidos en el agua, por lo anterior la variación espacial de la luz en estos ambientes es alta y se refleja en la distribución discontinua de los organismos fotosintéticos a lo largo del cauce.

La composición química del agua es el reflejo de la naturaleza geológica del terreno (Angelier, 2002). El agua que transita por terreno ácido, granítico, con cemento silíceo y basalto, generalmente tiene una concentración alta de sílice y dióxido de carbono, mientras que la que circula por terreno calcáreo tiene alta concentración de calcio y bicarbonato (Angelier, 2002). La capacidad metabólica de las especies para utilizar el dióxido de carbono o el bicarbonato como fuentes de carbono en el proceso fotosintético determina las especies presentes en la localidad. La flora algal de los ambientes ácidos y básicos es distinta, por ejemplo en la flora reportada para ríos de la cuenca de México la mayoría de las especies son afines a pH neutros a ligeramente

ácidos (Ramírez *et al.*, 2001; Ramírez & Cantoral-Uriza, 2003). En cambio, en la zona de la planicie costera del Golfo de México, las especies tienen afinidad con un pH que tiende a lo básico (Cantoral-Uriza, 1997).

La concentración de elementos como los nitritos, nitratos y el fósforo es importante para el desarrollo de los productores primarios y, por lo general, son requeridos en bajas concentraciones. La composición química del agua puede presentar cambios estacionales por el régimen fluvial y los aportes de aguas subterráneas, la actividad biológica y humana. Estos cambios son detectados eficazmente por el bentos que está en contacto permanente con la columna del agua induciendo cambios en su abundancia y talla (Stevenson, 1996).

Al igual que la velocidad de corriente, la temperatura del agua es un factor importante en los ambientes lóticos, ya que influyen en la composición química del agua y afecta el metabolismo de los organismos (Hauer y Lamberti, 1996), por lo que ambos influyen en el establecimiento, distribución y abundancia de las poblaciones. El régimen de temperatura en los ríos está influenciado por factores que operan a diferentes escalas espaciales y temporales como: i) la latitud; ii) la altitud; iii) la continentalidad; iv) la morfometría; v) la vegetación de ribera; vi) los aportes de aguas subterráneas y vii) los cambios estacionales (Allan, 1995).

La latitud es responsable de las diferencias entre la estacionalidad de los ríos de las zonas tropicales y templadas (Cushing & Allan, 2001), diferencia que se refleja en los factores que influyen sobre la biota de estos ambientes. En los ríos de las regiones templadas por lo general las algas sufren cambios como respuesta a la variación de la temperatura (Blum, 1956), mientras que la flora de los ríos de regiones tropicales está regulada por el régimen fluvial (Richter, 2008).

LOS RÍOS DE MONTAÑA

Dentro de las regiones tropicales y templadas existen ríos ubicados en las regiones montañosas. Los términos empleados para nombrar estos ambientes son: río de montaña, alpino y de elevada altitud. Estos términos hacen referencia a las características físicas que los caracterizan como son: i) pendiente pronunciada; ii) cauce sinuoso que provoca corrientes rápidas con alta turbulencia; iii) alta concentración de oxígeno; iv) baja temperatura del agua; y v) aguas con poca variación en sus elementos químicos (Allan 1995; Dudgeon, 2008). En las regiones tropicales se considera un río alpino o de elevada altitud a todo aquel que se localice por arriba de los 3000 msnm que presente nieve permanente y circulación de agua corriente todo el año (Dudgeon, 2008). Por debajo de los 3000 msnm existe un gradiente vertical donde se sitúan ríos que comparten características físicas con los ríos de elevada altitud pero poseen propiedades climáticas particulares resultado de la cobertura vegetal y el incremento de temperatura. Para diferenciarlos de los ríos de elevada altitud se propone que estos sean nombrados ríos de montaña.

El tipo de clima de una región está determinado por su ubicación latitudinal y altitudinal por lo que se espera que las características de los ríos de montaña de latitudes tropicales tengan condiciones climáticas distintas a las planicies o depresiones del continente en la que se localizan. Asimismo, se esperaría encontrar una mayor afinidad climática y una comunidad acuática similar, en cuanto a las especies que la conforman, entre los ríos de regiones templadas y los ríos de montaña de regiones tropicales donde la temperatura del agua disminuye por la influencia de la altitud favoreciendo la presencia de especies con afinidad a aguas templadas (Dudgeon, 2008).

Los cambios espacio-temporales que suceden a pequeña escala en los ríos de montaña son importantes para la comunidad acuática, ya que esto puede explicar que en días, semanas o meses

se pierdan y generen nuevos microambientes. En contraste, la modificación de hábitats a mayor escala, como lo son la secuencia de pozas o rápidos, puede ocurrir en el transcurso de varios años (Allan, 1995). Se considera entonces que la variación espacio-temporal a pequeña escala en los ríos es responsable de la heterogeneidad ambiental que se ve reflejada en la distribución, interacción y abundancia de los organismos (Wiens, 1976). Es por esto que el estudio de las comunidades algales bentónicas se ha ido enfocando cada vez más en la escala microambiental.

APROXIMACIÓN AL ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE ALGAS BENTÓNICAS

El estudio ecológico de la comunidad algal se ha realizado a través de distintas aproximaciones metodológicas. El enfoque fisonómico parte de un método cualitativo que estudia las formas de crecimiento en grandes áreas (Whittaker, 1975; Round, 1981; Lowen & Laliberte, 1996). El enfoque fitosociológico es un método cuantitativo que se basa en la composición florística y la detección de especies diagnósticas (Odum 1969; Round 1981; Krebs 1985). El análisis de gradientes es un método cuantitativo, en el cual la comunidad es ordenada mediante la relación entre las asociaciones de especies con uno o más gradientes ambientales.

El estudio de la estructura de la comunidad algal de los ríos enfrenta varios retos. El primero es la identificación de la estructura fisonómica (formas de crecimiento; filamentos libres y mucilaginosos, matas, colonias mucilaginosas y pseudotejidos, Sheath & Cole, 1992) ya que individuos de una misma población pueden presentar variación de tallas y morfología del talo como respuesta a las condiciones ambientales y/o etapas de su ciclo de vida (alternancia de fases heteromórficas y/o isomórficas). El segundo es la identificación de procesos y mecanismos bióticos y abióticos que regulan la estructura de la comunidad en distintas escalas de tiempo y espacio.

La perturbación intermedia ha sido uno de los procesos más citados en la literatura de ambientes lóticos como responsable de la estructura comunitaria (Connell, 1978; Huston, 1994; Townsend & Scarsbrook, 1997). Dicha teoría en estos sistemas postula que el número de especies de un ecosistema puede ser una función unimodal de la frecuencia e intensidad de la perturbación (Cardinale *et al.*, 2006). Esta hipótesis propone que las comunidades naturales casi nunca alcanzan un estado de equilibrio, ya que la perturbación elimina o daña a los organismos al mismo tiempo que genera nuevos espacios para ser colonizados (heterogeneidad ambiental), por lo que la exclusión competitiva es un mecanismo que tiene poca o nula incidencia sobre la comunidad algal (Townsend & Scarsbrook, 1997), siendo la dispersión, la facilitación y la capacidad de colonizar diversos ambientes los mecanismos quizá de mayor importancia dentro de los ambientes lóticos.

JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

El estudio de la diversidad algal en ríos de montaña se inició recientemente en la zona surponiente del Valle de México y ha mostrado que existe una composición específica que no había sido descrita en otras cuencas de la región central de México (Ramírez & Cantoral, 2001; Ramírez & Cantoral, 2003; Ramírez-Rodríguez, 2004; Ramírez-Rodríguez & Carmona, 2005; Bojorge-García, 2006; Ramírez-Rodríguez, 2006; Ramírez-Rodríguez *et al.*, 2007; Bojorge *et al.*, 2010). Asimismo, los estudios de Bojorge *et al.* (2010) y Carmona *et al.* (2004) ponen de manifiesto que la baja temperatura del agua, asociada a la elevada altitud, proporciona un régimen climático afín a otras regiones del mundo con clima templado o ríos de altura de regiones tropicales (Martínez & Donato, 2003). Por tal motivo, el estudio de los afluentes de montaña en la cuenca de Valle de Bravo-Amanalco permitirá reconocer la influencia que tiene la altitud sobre la comunidad de algas bentónicas en esta latitud subtropical.

La Presa Valle de Bravo forma parte del sistema hidráulico del Cutzamala y juega un papel importante en el sistema, ya que el 38% de su agua potable se manda a la cuenca de México (Perló & González, 2005). Se han evaluado sus características fisicoquímicas y biológicas (Olvera, 1992; IDECA, 1999; Ramírez *et al.*, 2002; Merino *et al.*, 2003; Monroy, 2004; Murueta, 2006), sin embargo los afluentes que desembocan en el embalse han sido poco estudiados y los estudios realizados son sobre su composición abiótica (Olvera-Viascán *et al.*, 1998; Murueta, 2006).

Los principales problemas para aproximarse a la ecología de comunidades en las algas y a las cuales se enfrenta el presente estudio son: 1) la complejidad taxonómica del grupo; 2) la variación morfológica de los talos vegetativos; 3) las tallas microscópicas que tienen la mayoría de las algas; 4) la distribución espacial discontinua que presentan las comunidades algales en los ambientes lóticos; y 5) la rápida variación temporal resultado de la alta perturbación común en estos ambientes. Con base en la problemática descrita se plantean las siguientes preguntas de investigación:

- a) ¿La relación altitud-latitud característica de los sistemas fluviales de montaña de la Cuenca Valle de Bravo-Amanalco, determina la importancia de los factores que influyen sobre la comunidad algal?
- b) ¿Qué factores son los que tienen mayor incidencia sobre la estructura y distribución de las comunidades bentónicas de macroalgas y diatomeas de los afluentes estudiados?
- c) ¿La abundancia y diversidad de las diatomeas bentónicas será mayor en los periodos de mayor cobertura de las macroalgas?
- d) ¿La comunidad bentónica tendrá mayor afinidad con los registros de algas de regiones de latitud tropical, templada o boreal?

OBJETIVOS

Caracterizar las comunidades de algas bentónicas en ríos de montaña de la cuenca Valle de Bravo-Amanalco, para identificar los mecanismos y procesos ecológicos que inciden sobre la distribución espacial y temporal de la comunidad.

Objetivos particulares:

- a) Identificar los factores ambientales que determinan la distribución espacial y temporal de la comunidad a través de la relación de los parámetros físicos (descarga, temperatura, radiación incidente y sustrato) y químicos (conductividad, saturación de oxígeno, oxígeno disuelto, pH, concentración de iones mayores y nutrimentos) con la riqueza y diversidad algal, en cuatro ríos de montaña de la cuenca Valle de Bravo-Amanalco durante dos ciclos estacionales.
- b) Identificar los posibles mecanismos y procesos ecológicos que inciden en la estructura específica (riqueza específica, abundancia, asociación de especies) y fisonómica de la comunidad bentónica de macroalgas, diatomeas epilíticas y diatomeas asociadas a macroalgas (epifíticas y metafíticas).
- c) Determinar si existe una comunidad algal particular en los ríos de montaña de México y si ésta tiene afinidad con ríos de otras regiones del mundo.

CAPÍTULO 2: ÁREA DE ESTUDIO

LOCALIZACIÓN Y EXTENSIÓN

La cuenca Valle de Bravo-Amanalco forma parte de la Faja Volcánica Transmexicana y tiene una extensión de 61,281 ha. Se localiza al poniente del estado de México dentro de las coordenadas geográficas: 99° 50' y 100° 15' Oeste y entre 19° 05' y 19° 25' Norte (Fig. 1). Comprende los municipios de Amanalco y Valle de Bravo, así como porciones territoriales de los municipios de Donato Guerra, Villa de Allende, Villa Victoria, Temascaltepec, Zinacatepec y Almoloya de Juárez (Ramírez, 2010).

GEOLOGÍA Y GEOMORFOLOGÍA

La cuenca pertenece a la provincia del Sistema Neovolcánico, dentro de la subprovincia de Mil Cumbres, la cual es una región que abarca sierras volcánicas complejas por la variedad de antiguos aparatos volcánicos, mesetas lávicas escalonadas y lomeríos basálticos (INEGI; 2000, 2003, 2004, 2005 y 2006; SMAEM, 2002). El sistema de topomorfias más importantes en la región de Valle de Bravo es el de lomeríos de colinas redondas con mesetas de basaltos. Además de la secuencia de materiales volcánicos oligocénicos (conglomerados, tobas, areniscas, limonitas y lavas) que afloran en la sierra de Valle de Bravo, los depósitos volcánicos consisten en lavas andesíticas, dacíticas y piroclásticos de caída (SMAEM, 2002).

HIDROLOGÍA, HIDROGRAFÍA Y CLIMA

La cuenca pertenece a la Región Hidrológica XVIII Río Balsas, corresponde particularmente a las cuencas de los ríos Temascaltepec y Tiloxtoc, afluentes del Cutzamala. La presa Valle de Bravo tiene una extensión de 509.39 km² y recibe directamente los aportes de los ríos: Amanalco,

Los Hoyos, San Diego, El Carrizal, Las Flores y La Hierbabuena (INEGI, 2003, 2004, 2005 y 2006; SMAEM, 2002).

De acuerdo a la clasificación de Köpen, modificada por García (2004) existen tres tipos de clima en la cuenca:

- 1) En la parte baja de la cuenca el clima predominante es semicálido (A)C(w)(x)(w1)(w)(A)Ca(i)g: con temperatura media anual superior a 18°C, la temperatura del mes más frío mayor a 18°C, con temperatura del mes más caliente superior a 22°C se presenta antes del solsticio de verano (21 de junio), con régimen de lluvias de verano.
- 2) La parte central de la cuenca presenta principalmente un clima templado subhúmedo C(w)(x)(w2)(w)b(i)g: con temperatura que oscila entre 5°C y 18°C, con un régimen de lluvias en verano y 4.4 % de precipitación invernal con respecto al total anual, verano largo, la temperatura del mes más caliente se presenta después del solsticio de verano.
- 3) Al oriente de la cuenca en la parte más alta de ésta el clima es predominantemente semifrío subhúmedo C(E)(w2)(w)b(i)g: con una temperatura que varía entre 5°C y 12°C, porcentaje de precipitación invernal menor de 5 mm, verano largo, isotermal (oscilación térmica menor de 5°C), la temperatura más elevada se registra antes del solsticio de verano.

Las temperaturas medias mensuales más elevadas en la zona de estudio se presentan en los meses de abril (16°C), mayo (21.1°C), junio (19.8°C) y julio (18.7°C), mientras que las más bajas en diciembre (10°C), enero (9.8°C) y febrero (11.2°C). Las lluvias más abundantes se han registrado en los mes de junio, julio, agosto y parte del mes de septiembre alcanzando

un promedio de 232 mm por cada mes, por lo que se considera un régimen de lluvia en verano y seco en invierno (Ramírez, 2010).

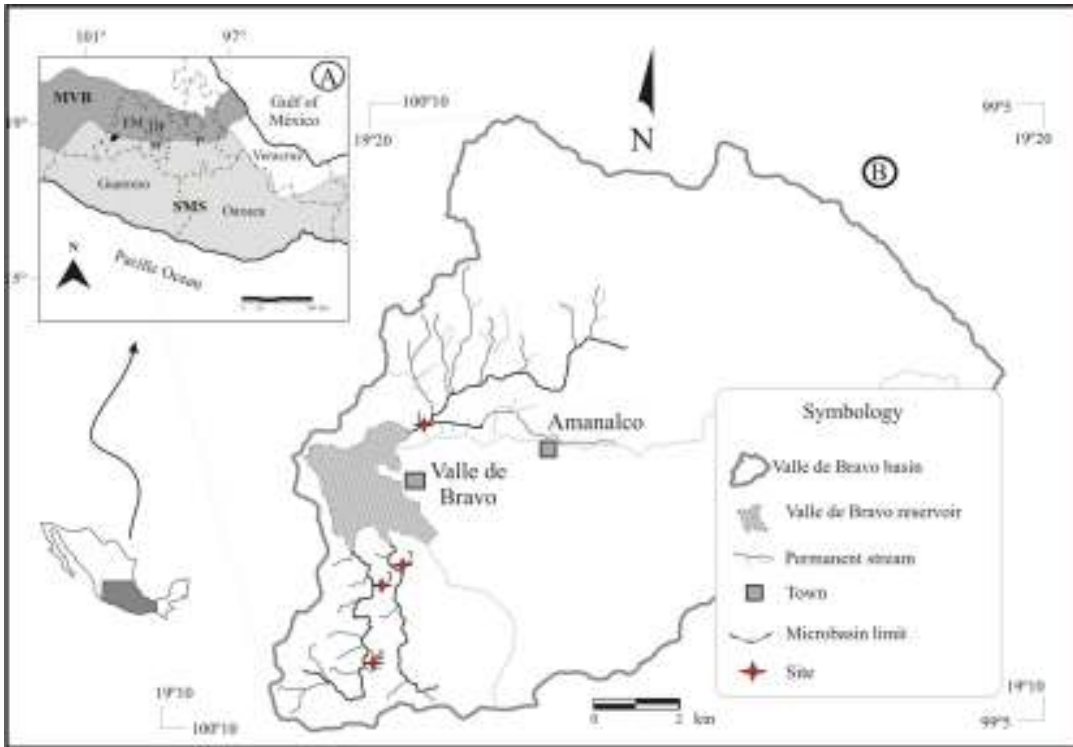


Figura 1. Ubicación geográfica de la cuenca Valle de Bravo-Amanalco y de los 4 afluentes estudiados. Sitio 1 (S1) Amanalco, Sitio 2 (S2) Nacimiento González, Sitio 3 (S3) Carrizal y Sitio 4 (S4) Borbollón. Tomado de Bojorge *et al.*, (2010)

CAPÍTULO 3: MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron cuatro afluentes permanentes [río Amanalco (S1), río Nacimiento González (S2), río Carrizal (S3) y río Borbollón (S4)] que desembocan a la presa de Valle de Bravo (Fig. 1). En cada río se realizaron colectas en las épocas más contrastantes del año: periodo de secas (enero-junio), lluvias (junio-diciembre) y el periodo más frío (diciembre-febrero). Se registraron *in situ* los datos ambientales de pH, conductividad específica y temperatura con un potenciómetro marca Conductronic PC18; oxígeno disuelto y porcentaje de saturación de oxígeno registrado con un medidor de oxígeno marca YSI 85.

Se colectaron muestras de agua para determinar la demanda bioquímica y química de oxígeno (DBO₅, DQO), la concentración de iones mayores y de iones menores (nutrimentos). La toma de muestras y su análisis se realizaron de acuerdo a los estándares oficiales de Greenberg & Clesteri (1985), ASTM (1989) y APHA *et al.* (1995).

Todas las muestras de agua se tomaron en frascos de polipropileno previamente lavados con ácido clorhídrico al 10%. Para la determinación de la DBO₅ se tomaron 1,500 ml de agua y se preservaron a 4°C en oscuridad. Para la DQO se tomaron 600 ml de agua y se fijaron con 1 ml de ácido sulfúrico (H₂SO₄). La determinación de los iones mayores se realizó con dos muestras de agua, la primera de 1,000 ml preservada en oscuridad a 4°C y la segunda de 500 ml acidificada con ácido nítrico a pH 2-3. El análisis de iones mayores se realizó en el laboratorio de Química Analítica del instituto de geofísica, UNAM a cargo de la Dra. María Aurora Armienta. Los iones evaluados fueron: Na⁺, Mg⁺, K⁺, Ca⁺, HCO₃⁻, Cl⁻ y SO₄⁻.

Para el análisis de nutrientes (N-NO_2^- , N-NO_3^- , N-NH_4 , Si-SiO_2 y FRS) se tomaron dos muestras, en cada una se filtraron 30 ml de agua empleando filtros de nitrocelulosa marca Milipore de 0.45 μm y 0.22 μm de diámetro de poro. Cada muestra se preservó con dos gotas de cloroformo. Para la evaluación del nitrógeno orgánico total y disuelto (NOT, NOD) y fósforo orgánico total y disuelto (POT, POD) se tomaron dos muestras. Una muestra se tomó mediante el filtrado de 120 ml de agua a través de un filtro de fibra de vidrio marca Whatman GF/F de los cuales se conservaron 30 ml; de la segunda muestra se tomaron 30 ml directo del cauce. Para calcular el fósforo orgánico y nitrógeno orgánico particulados (POP, NOP) se guardó el filtro de fibra de vidrio en un frasco de polipropileno con dos ml de agua desionizada. Las muestras se transportaron en una hielera a 4°C. La determinación de los nutrientes se realizó con un analizador de Flujo Segmentado marca Skalar modelo San Plus System en el Laboratorio de Biogeoquímica Acuática del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

La comunidad algal se caracterizó a través del registro de diatomeas bentónicas (epilíticas y asociadas a macroalgas) y de las algas con crecimiento visible que en este trabajo serán llamadas macroalgas de acuerdo a la definición de Holmes & Whitton (1977), quienes consideran que una macroalga es cualquier alga visible a simple vista y reconocible en el campo. Las formas morfológicas de estos crecimientos incluyeron: filamento, matas, talos erectos, láminas y colonias gelatinosas; frecuentemente es necesario la identificación con microscopio óptico, ya que muchos de estos crecimientos contienen algas microscópicas (Sheath *et al.*, 1992). Para la toma de muestras se colocó un transecto de 10 m a lo largo de cada cauce (Necchi *et al.* 1995, Carmona *et al.* 2006, Ramírez-Rodríguez *et al.*, 2007), la recolecta de las diatomeas y macroalgas se realizó cada 2 m, con el cual están representados los principales microambientes del río.

Se colectaron los crecimientos visibles y se realizó el raspado de cantos rodados para la toma de diatomeas epilíticas. En cada punto de colecta se evaluaron las variables microambientales (velocidad de corriente, profundidad, sustrato y radiación incidente). La velocidad de corriente y la radiación incidente se registró con un medidor de corriente Swoffer 2100 y un sensor plano subacuático de radiación fotosintéticamente activa (RFA) marca Li-Cor LI-1000 respectivamente.

Macroalgas

El sitio de colecta se ubicó dentro de la zona en la que se colectaron las diatomeas epilíticas. Cada unidad de muestreo fue un círculo de 10 cm de radio (área 314 cm²). En cada unidad se registró la cobertura porcentual (área que ocupa cada crecimiento de macroalga), en el centro de la unidad se midieron los datos microambientales. Se tomaron 6 muestras cada una en una área de 4.84 cm². El material colectado se trasladó vivo, refrigerado (4°C) y en oscuridad al laboratorio para su identificación taxonómica.

Diatomeas bentónicas

Para las diatomeas epilíticas la toma de muestras se realizó en sustrato rocoso sumergido mediante el raspado de un área de 4.84cm² (Squires & Sinnu, 1986; Bojorge, 2002; Soininen, 2004). Se colectaron seis muestras, una para registrar células vivas y cinco para evaluar riqueza y abundancia. Las muestras de las diatomeas asociadas se obtuvieron de las muestras de macroalgas.

De la muestras de diversidad se tomaron 200 µl para hacer la revisión del material vivo al microscopio óptico. Los mililitros restantes se fijaron en formalina al 3%. La limpieza de los frústulos se realizó con la técnica de Rushforth *et al.* (1984) y se montaron tres preparaciones

semipermanentes (submuestras) de 200 μ l cada una con resina Naphrax. Por cada preparación se contaron 400 valvas (Squires & Sinnu, 1986; Bojorge, 2002) usando un microscopio óptico con contraste interdifereencial (Olympus BX51). En el caso de las especies de difícil reconocimiento, la muestra se montó en un cilindro para su observación al microscopio electrónico de barrido.

Análisis de datos

Para detectar las diferencias espaciales y temporales de la fisicoquímica y de la comunidad algal se realizaron análisis de varianza de dos vías (ANOVA), siendo los factores las localidades y las épocas de colecta, y T-student. Se realizaron pruebas post-hoc de Tukey HDS. Cuando fue necesario, las variables fisicoquímicas fueron transformadas con $\log_{10}+1$, mientras que los datos biológicos se transformaron con r^2+1 . La relación de la distribución espacial y temporal de las macroalgas y diatomeas se evaluó con un Análisis de Correspondencia Canónica con el programa PC-ORD v.4. Para conocer la diversidad de macroalgas y diatomeas de cada río se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener \log_e con el programa Primer v.6.

CAPÍTULO 4: TEMPORAL AND SPATIAL DISTRIBUTION OF MACROALGAL COMMUNITIES OF MOUNTAIN STREAMS IN VALLE DE BRAVO BASIN, CENTRAL MEXICO.

Hydrobiologia (2010) 641:159–169
DOI 10.1007/s10750-009-0074-5

PRIMARY RESEARCH PAPER

Temporal and spatial distribution of macroalgal communities of mountain streams in Valle de Bravo Basin, central Mexico

Miriam Bojorge-García · Javier Carmona ·
Yenny Beltrán · Mariana Cartajena

Received: 4 May 2009 / Revised: 17 December 2009 / Accepted: 29 December 2009 / Published online: 12 January 2010
© Springer Science+Business Media B.V. 2010

Abstract The stream macroalgal community is controlled by heterogeneous physical, chemical, and biological factors related with multiple spatial and temporal scales; however, the mechanisms that explain diversity and distribution are scarcely known. The present investigation was conducted to characterize the macroalgal community structure and spatial and temporal distribution and to recognize biogeographic affinities with mountain streams from other regions. Habitat characteristics, abundance, and diversity were investigated in four mountain streams of Valle de Bravo Basin, central Mexico, during two annual cycles. Sampling of visible benthic growths was collected in the most contrasting parts of the year. Physicochemical parameters were recorded in


situ at each site and the main ions and nutrients were evaluated for every collection. Statistical analysis between dates was assessed with one-way analysis of variance (ANOVA) and Canonical Correspondence Analysis (CCA). Observed richness average was four species per site and the high abundance of *Phormidium interruptum*, *Nostoc parmelioides*, *Paralemanea mexicana*, *Batrachospermum gelatinosum*, *Sirodotia zuecica*, *Cladophora glomerata*, and *Prasiola mexicana* correlated with cold dry season, high current velocity, and a major size substrate. Valle de Bravo streams can be viewed as a habitat subjected to moderated disturbance, mainly due to the effects of seasonal changes in rainfall contrary to torrents expected of tropical regions. The seasonal patterns of macroalgal communities in Valle de Bravo basin were typically characterized by two distinct periods essentially determined by the rainfall regime and related to temperature, and can be viewed as habitats subjected to moderate disturbance according to intermediate disturbance hypothesis. The distribution species pattern registered suggests a group of temperate species frequently found in mountain regions of the Mexican Volcanic Belt and temperate eastern region of North America and may indicate a possible biogeographic connection with the Nearctic region with similar environmental requirements.

Handling editor: Luigi Niselli-Flores

M. Bojorge-García (✉)
Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional
Autónoma de México, Coyoacán, 04510 Ciudad
de México, Mexico
e-mail: mtra.bojorge@gmail.com

J. Carmona · Y. Beltrán · M. Cartajena
Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología y
Recursos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de
México, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria,
Coyoacán, 04510 Mexico, D.F., Mexico

Keywords Communities · Ecology ·
Macroalgae · Mountain streams · Central Mexico

 Springer

Introduction

In general, benthic algae are the most important photosynthetic organisms in lotic environments due to their abundance, distribution, and adaptive strategies (Sheath & Hambrook, 1990; Stevenson, 1996; Naicheng et al., 2009). Algal community of mountain streams from tropical latitudes grows in particular conditions; low temperature associated with high altitudes with a characteristic climate regime of the equatorial zone (Martínez & Donato, 2003) where the most contrasting parts of the seasonal cycle are defined by precipitation. These characteristics suggest that environmental factors exert an influence over species richness, abundance, diversity, association, distribution, and successional process of the communities from these regions compared with streams from temperate zones (Whittaker, 1975) where seasons are mainly defined by temperature. There are few studies about the ecological distribution of macroalgal communities in mountain streams, those from temperate zones being the most studied (Ward, 1986; Kawecka & Eloranta, 1987; Pfister, 1993; Sheath et al., 1996; Valvilova & Lewis, 1999).

The majority of these studies refer to the fact that diversity of benthic algae is influenced by environmental factors (discharge, temperature, nutrient concentration, substrate availability, and incident radiation) but few of them refer to the possible

mechanisms that explain the diversity and distribution of macroalgae in lotic environments (disturb, environmental heterogeneity, and productivity) (Ács & Keve, 1993; Biggs, 1996; Branco & Necchi, 1996; Bradley et al., 2005; Borges & Necchi, 2008).

In Mexico, floristic studies of mountain streams have begun recently (Ramírez et al., 2001; Ramírez & Cantoral, 2003; Ramírez-Rodríguez & Carmona, 2005; Ramírez-Rodríguez et al., 2007). The present investigation was conducted to characterize the physicochemical composition of the water in two annual cycles, the structure and spatial and temporal distribution of macroalgal communities and recognize biogeographic affinities with mountain streams from other regions.

Materials and methods

Freshwater macroalgal communities from mountain streams (1,890–2,220 m asl) in the Mexican Volcanic Belt (MVB) were investigated through the sampling of four permanent stream sites (Amanalco (S1), Nacimiento González (S2), Carrizal (S3), and Borbollón (S4)) of Valle de Bravo Basin (drainage basin: 546.9 km², Olvera-Viascán et al., 1998) from 2006 to 2008 (Fig. 1). The geomorphologic and climatic conditions of the area have led to the formation of coniferous forest, streams with relatively cold to warm

Fig. 1 Location of sampling sites in Valle de Bravo Basin. Site 1 Amanalco, Site 2 Nacimiento González, Site 3 Carrizal, and Site 4 Borbollón. Sites number corresponds to the following Tables and Figures

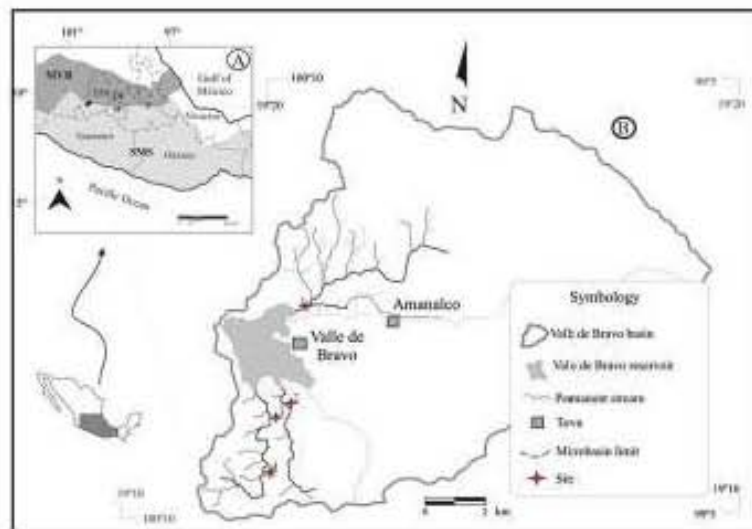


Table 1 Physical and chemical composition of the study sites in Valle de Bravo Basin

	Site 1 5th order 1890 m asl	Site 2 3rd order 1950 m asl	Site 3 4th order 2000 m asl	Site 4 4th order 2220 m asl
Temperature (°C)	14–19	11–16	10–17	13–19
	16 ± 1	14 ± 1	14 ± 3	15 ± 2
pH	6.6–7.6	6.9–7.6	7–7.8	6.9–7.8
	7.2 ± 0.4	7.3 ± 0.3	7.5 ± 0.2	7.4 ± 0.3
K_{25} ($\mu\text{s cm}^{-1}$)	169–248	60–75	52–119	53–148
	200 ± 30	70 ± 5	92 ± 24	103 ± 33
Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	0.01–4	0.02–0.3	0.01–0.6	0.07–0.9
	2 ± 1	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.2	0.3 ± 0.2
Current velocity (cm s^{-1})	18–106	14–83	7–65	11–99
	72 ± 28	43 ± 21	26 ± 18	48 ± 26
Depth (cm)	6–55	5–10	5–14	5–16
	18 ± 15	8 ± 2	8 ± 3	10 ± 3
Dissolved oxygen saturation (%)	72–111	64–111	73–100	64–98
	90 ± 15	85 ± 16	87 ± 8	81 ± 12
Substrate ^a (%)	B = 80, P = 10, S = 10	B = 40, P = 40, G = 10, S = 10	B = 60, P = 20, G = 10, S = 10	P = 50, G = 40, S = 10
Total dissolved solids	143–210	52–107	57–112	47–116
	174 ± 24	82 ± 17	88 ± 15	86 ± 19
Total alkalinity as CaCO_3	63–86	36–61	31–58	29–70
	77 ± 8	41 ± 8	47 ± 10	52 ± 16
HCO_3^-	77–105	37–50	38–71	35–86
	95 ± 9	46 ± 4	57 ± 12	62 ± 18
Cl^-	6–116	1–2	1–2	1–7
	20 ± 36	1 ± 0.4	1 ± 0.3	3 ± 2
SO_4^{2-}	6–14	0–2	0–3	0–6
	9 ± 3	0.6 ± 0.8	2 ± 1	3 ± 2
Si– SiO_2	27–64	25–40	25–33	14–39
	52 ± 10	35 ± 4	29 ± 3	24 ± 8
Total hardness as CaCO_3	65–82	32–58	25–52	28–61
	73 ± 5	48 ± 4	41 ± 10	47 ± 13
Ca hardness as CaCO_3	30–39	13–37	12–29	13–45
	34 ± 3	17 ± 8	23 ± 6	28 ± 12
Mg hardness as CaCO_3	33–43	18–21	12–23	15–23
	39 ± 3	20 ± 1	18 ± 4	19 ± 3
Ca^{++}	12–16	5–7	5–12	5–18
	14 ± 1	6 ± 0.6	9 ± 3	11 ± 5
Mg^{++}	8–10	4–5	3–6	4–6
	10 ± 0.7	5 ± 0.3	4 ± 0.8	5 ± 0.6
Na^+	11–20	3–4	3–8	3–9
	15 ± 3	4 ± 0.3	6 ± 2	6 ± 2
K^+	3–5	1–3	2–3	1–2
	4 ± 0.6	2 ± 0.4	2 ± 0.2	2 ± 0.2

Table 1 continued

	Site 1 5th order 1890 m asl	Site 2 3rd order 1950 m asl	Site 3 4th order 2000 m asl	Site 4 4th order 2220 m asl
SRP	0.2–0.8 0.6 ± 0.2	0.01–0.07 0.03 ± 0.02	0.008–0.06 0.03 ± 0.02	0.01–0.05 0.03 ± 0.01
N-NO ₃ ⁻	0.5–5 2 ± 1	0.02–0.2 0.08 ± 0.06	0.009–0.1 0.08 ± 0.04	0.009–0.3 0.08 ± 0.09
N-NO ₂ ⁻	0.006–0.07 0.02 ± 0.02	0.001–0.003 0.002 ± 0.0008	0.001–0.01 0.004 ± 0.003	0.0006–0.003 0.002 ± 0.0009
N-NH ₄ ⁺	0.006–0.3 0.2 ± 0.1	0.01–0.08 0.05 ± 0.02	0.01–0.2 0.05 ± 0.06	0.01–0.1 0.06 ± 0.04
DIN	0.02–2 0.7 ± 1	0.002–0.08 0.04 ± 0.04	0.004–0.08 0.04 ± 0.04	0.002–0.08 0.05 ± 0.04
Total ionic concentration (meq l ⁻¹)	3–5 4 ± 0.4	2 2 ± 0.07	1–3 2 ± 0.5	1–3 2 ± 0.7
Ionic dominance	HCO ₃ ⁻ > Cl ⁻ > SO ₄ ²⁻ Na ⁺ > Ca ²⁺ > Mg ²⁺ > K ⁺	HCO ₃ ⁻ > Cl ⁻ > SO ₄ ²⁻ Ca ²⁺ > Mg ²⁺ > Na ⁺ > K ⁺	HCO ₃ ⁻ > Cl ⁻ > SO ₄ ²⁻ Ca ²⁺ > Na ⁺ > Mg ²⁺ > K ⁺	HCO ₃ ⁻ > SO ₄ ²⁻ ≥ Cl ⁻ Ca ²⁺ > Na ⁺ > Mg ²⁺ > K ⁺

Values represent minimum and maximum range, average, and standard deviation ($n = 9$)

Discharge Q , soluble reactive phosphorous SRP , dissolved inorganic nitrogen DIN

^a B boulder, P pebbles, G gravel, S sand

waters, and torrential rainy season in summer (Ferrusquía-Villafranca, 1998; García, 2004). Sampling frequency of visible benthic algae growths was every 3 months during two annual cycles, in the most contrasting parts of the year: warm dry season (D) (March–May, $n = 3$), rainy season (R) (June–November, $n = 2$), and cold dry season (CD) (December–February, $n = 4$).

The following physical and chemical parameters were recorded in situ at each site: water temperature, pH, and specific conductivity (corrected to 25°C, K_{25}) with the conductivity meter Conductronic PC-18, dissolved oxygen with the oxygen meter YSI-85 and oxygen saturation percentage calculated from dissolved oxygen data, considering altitude and water temperature.

Collection and analysis of mayor ions (Na⁺, Mg²⁺, K⁺, Ca²⁺, HCO₃⁻, Cl⁻, and SO₄²⁻) and nutrients (Soluble Reactive Phosphorous, SRP; N-NO₂⁻; N-NO₃⁻; N-NH₄⁺; Dissolved Inorganic Nitrogen, DIN, and Si-SiO₂) were performed according to regulations of Greenberg & Clesceri (1985), ASTM (1989), and APHA et al. (1995).

Algal community was characterized by the recording of the recognizable visible algal growths, also

known as macroalgae, according with Holmes & Whitton (1981) definition. The macroalgae morphological types were recognized according to Sheath & Cole (1992): free filaments, mats, gelatinous colonies and filaments, and tissue-like forms. Each sampling site consisted of a stream segment of 10 m in length along the riverbed. The segments were divided into five equal parts and contain the main stream microhabitats. Abundance of macroalgae (percent cover) was evaluated with a circular sampling unit of 10-cm radius (area = 157 cm²) (Necchi, 1995; Ramírez-Rodríguez et al., 2007). Spatial and seasonal differences in physicochemical characteristics were assessed using one-way analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey HSD (unequal for seasons) test. Statistics were performed with Statistica program ver 7.0. Data without normal distribution were transformed using log₁₀.

Rarefaction curves were used to compare expected with observed richness from the study area and in each site. Curves were obtained with the incidence-based coverage estimator (ICE) using the EstimateS software (Colwell, 2000). In order to analyze differences in richness and dominance among sites and in each site between seasons dominance-diversity

Table 2 Distribution, seasonality, morphological types (mats *M*, gelatinous colonies *GC*, gelatinous filaments *GF*, tissue-like forms *TF*, free filaments *FF*), and diversity values (*H'*) of macroalgal communities in study sites of Valle de Bravo Basin

Species and morphological forms	Site 1			Site 2			Site 3			Site 4		
	D	CD	R	D	CD	R	D	CD	R	D	CD	R
Cyanophyceae												
1. <i>Phormidium autumnale</i> (Agardh) Trevisan ex Gomont (M)						*						
2. <i>Ph. inarruptum</i> Kützing ex Gomont (M)										*	*	*
3. <i>Nostoc parmelioides</i> Kützing ex Bornet et Flahault (GC)							*	*	*			
Rhodophyceae												
4. <i>Batrachospermum gelatinosum</i> (Linnaeus) De Cundolle (GF)	*	*										
5. <i>B. helminthosum</i> Bory (GF)	*	*	*	*	*	*				*	*	*
6. <i>Sirodotia suecica</i> Kylin (GF)	*	*	*									
7. <i>Paralomanea mexicana</i> (Kützing) Vis et Sheath (TF)	*	*	*				*	*	*			
Chlorophyceae												
8. <i>Cladophora glomerata</i> (Linnaeus) Kützing (FF)	*	*	*			*	*	*	*			
9. <i>Prasiola mexicana</i> J. Agardh (TF)					*	*						
10. <i>Spiragira</i> sp. (FF)											*	
11. <i>Oedogonium</i> sp. (FF)	*											
12. <i>Mougeotia geniflexa</i> (Roth) C.A. Agardh (FF)												*
Xantophyceae												
13. <i>Vaucheria huxiana</i> (O.F. Müller) C. Agardh (M)	*	*	*									
Bacillariophyceae												
14. <i>Melosira varians</i> C.A. Agardh (FF)					*	*						
Seasonal diversity index ($H' \log_{10}$)	0.5	0.5	0.4	0.3	0.2	0.6	0.3	0.5	0.5	0.4	0.11	0.12
Total diversity index ($H' \log_{10}$)	0.4			0.5			0.5			0.3		

Species number corresponds to the following Tables and Figures

curves were obtained based on coverage. Species diversity was assessed using Shannon–Wiener \log_{10} diversity index ($H' \log_{10}$) with Primer ver. 6. The relation between spatial and temporal distribution of macroalgae with physicochemistry was assessed using CCA, followed by Montecarlo test (999 permutation, $\alpha = 0.05$) to determinate the significance of the relationship between species distribution and the environmental variables; the statistic was realized with PC-ORD ver.4.

Results

Physicochemistry

In terms of environmental variables, all populations were found in temperate water (14–16°C), neutral pH (7.2–7.5), low mineralization (ionic content,

2–4 meq l⁻¹; total dissolved solids, 82–174 mg l⁻¹; and specific conductance, 70–260 $\mu\text{S cm}^{-1}$), shallow depth (8–18 cm), and slow to moderate flowing waters (26–72 cm s⁻¹) (Table 1). Stream segments were shaded or partly shaded, with different types of substrata (boulder, pebbles, gravel, and sand) and a high percentage of oxygen saturation (81–90%).

All communities were collected in soft water (41–77 mg l⁻¹ of CaCO₃) (Sawyer & McCarty, 1967) with a dominance of bicarbonate/calcium. According to the trophic level, all the sites presented mesotrophic–eutrophic conditions (SRP: 0.03–0.6 mg l⁻¹, DIN: 0.04–0.07 mg l⁻¹) (Dodds et al., 1998; Dodds, 2003).

ANOVA showed significant differences between sites ($F = 12.2069$, $P = 0.00$). Tukey test indicated the formation of two groups ($P < 0.05$): the first one formed by S1 with a high ionic and nutrient concentration and the highest wealth, and the second

one composed by sites 2, 3, and 4 (Table 1). ANOVA indicated no significant differences ($P > 0.05$) among seasons in any site.

Taxonomic composition

A total of 14 macroalgae species were recorded (Table 2): 36% belonged to Chlorophyceae, 29% Rhodophyceae, 21% Cyanophyceae, 7% Xanthophyceae and Bacillariophyceae. *Phormidium interruptum*, *Batrachospermum helminthosum*, *Cladophora glomerata*, and *Paralemanea mexicana* were the most widespread macroalgae. Five species were present in more than one site. In terms of seasonality, six species (43%) occurred throughout the year, four species (28.5%) were present in two seasons, whereas four species (28.5%) were found in only one season. The proportion of macroalgal morphological types were as follows: free filaments (36%), mats and gelatinous filaments (21%), tissue-like forms (15%), and gelatinous colonies (7%). Observed richness in the study area was similar than expected richness except in S2 (Fig. 2) with four to eight species per site (average = 4.5) and a total diversity of $H' 0.5$.

Species richness, abundance, diversity, evenness, and morphological types change between sites and seasons (Table 2; Fig. 3). In S1 the highest species richness and cover of macroalgal community was recorded, followed by S3, S2, and S4. Dominance–diversity curves showed different dominant species among sites: *Sirodotia suecica* (21%) in S1, *Prasiola mexicana* (7%) in S2, *Cladophora glomerata* (10%) in S3, and *Phormidium interruptum* (9%) in S4. Shannon diversity index showed similar values between sites except in S4 with the lowest diversity. According to the slope of dominance–diversity curves the highest evenness was recorded in S1 and the lowest in S4 (Fig. 3). All sites presented the highest abundance (18–58%) in cold dry season (CD) and the lowest (2–19%) in rainy season (R), except in S2 with the highest abundance (22%) in R. A difference of 40% of coverage between CD and R was recorded. The highest species richness and diversity in S1 was recorded in D and CD, evenness was similar between seasons. A different specific composition between seasons was recorded; however, there is an association formed by six species (*S. suecica*, *Paralemanea mexicana*, *Vaucheria bursata*, *P. interruptum*, *C. glomerata*, and *Batrachospermum helminthosum*)

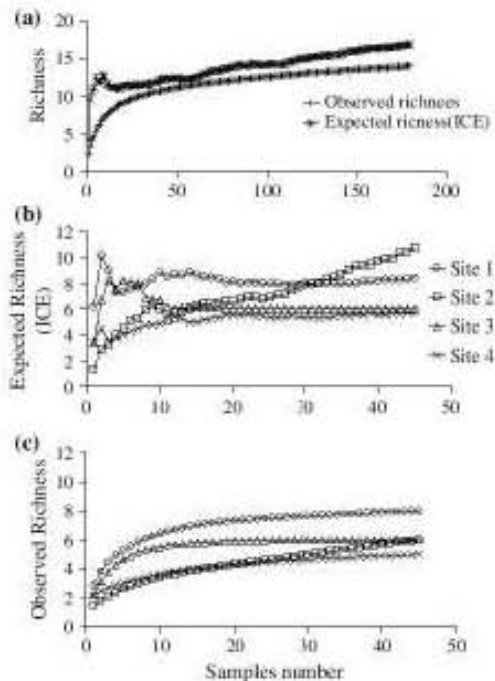
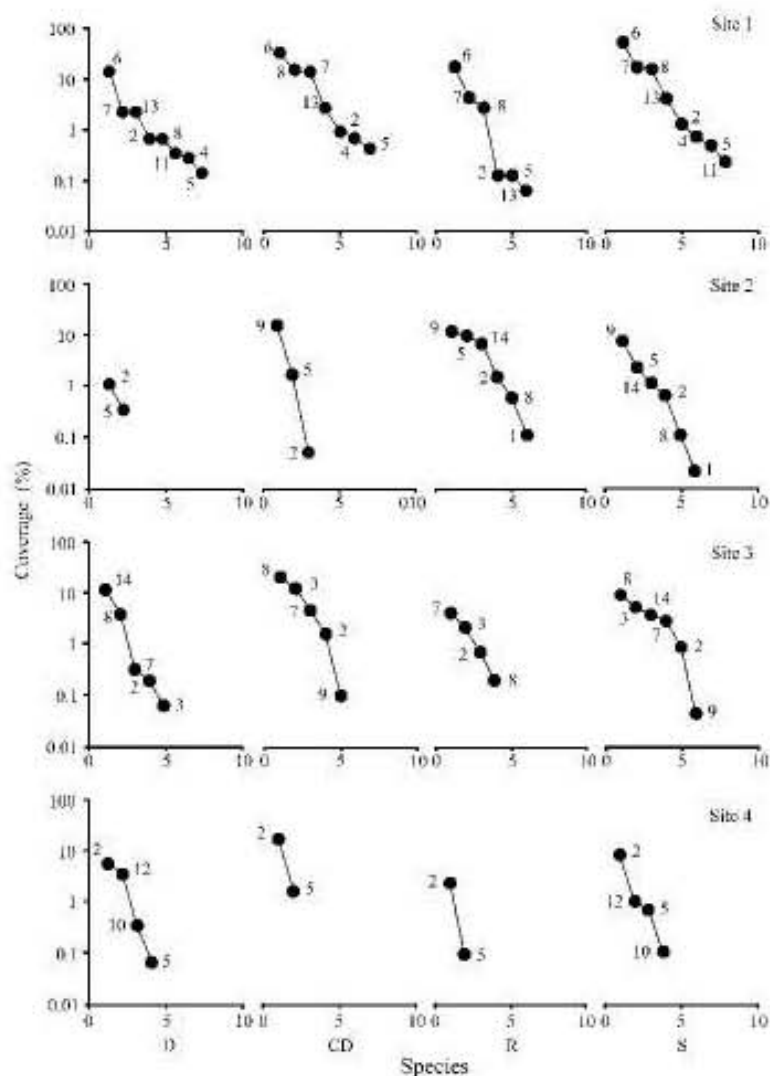


Fig. 2 Macroalgal species richness from the entire collected area in Valle de Bravo Basin, central Mexico (a) and the comparison of expected and observed richness between sample sites (b, c)

which were registered all the time although their abundance varied among seasons (Fig. 3). The species richness of S2 varied considerably among seasons. The highest number of species, diversity and evenness were recorded in R and the lowest in D. *P. interruptum* and *B. helminthosum* were recorded in all seasons, the former was dominant in the D season and rare in CD; *Prasiola mexicana* was dominant in two seasons (CD and R). Species richness in S3 was similar in all seasons; the lowest diversity and evenness were registered in D. An association formed by four species (*C. glomerata*, *Paralemanea mexicana*, *P. interruptum*, and *Nostoc parmelioides*) were recorded all the time. *Melosira varians* was the abundant species in D, *Paralemanea mexicana* in R, and *C. glomerata* in CD; the latter was rare in R. *Nostoc parmelioides* was abundant in CD and R but rare in D. The highest species richness, diversity and evenness of S4 were recorded in D. *B. helminthosum* and *P. interruptum* were present all the time, the latter being the dominant species.

Fig. 3 Dominance–diversity curves based on macroalgal percent cover between seasons (dry season *D*, cold dry season *CD*, rainy season *R*) and among sites (Sites *S*). Season abbreviations correspond to the following Tables and Figures

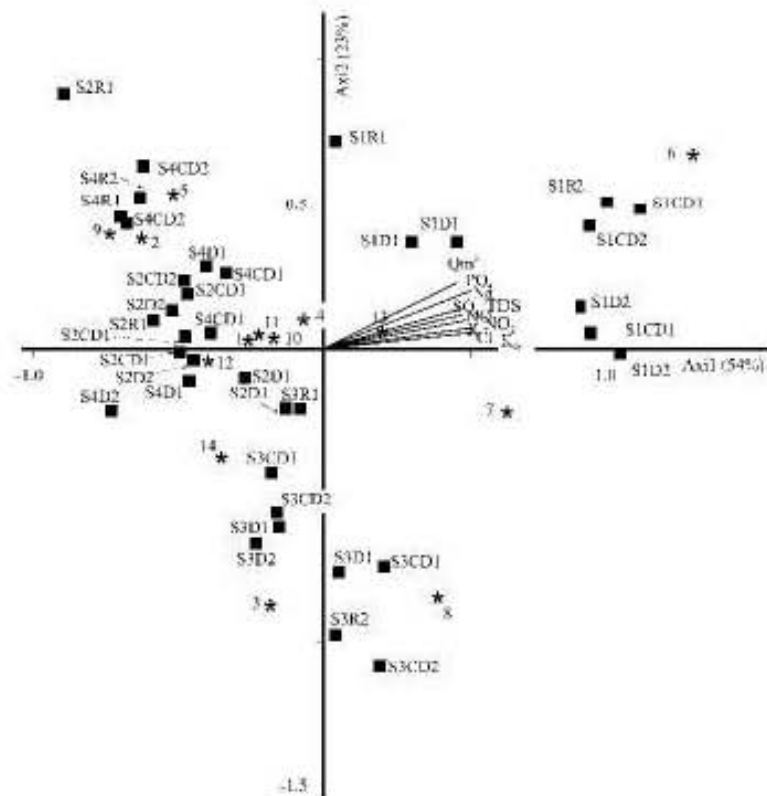


Relationship between spatial and temporal distribution of macroalgae and environmental variables

In CCA (Fig. 4) the first two axes explain 77% of total variation, only the first one being significant ($P = 0.031$). The relation between species and environment was significant to axis one ($P = 0.01$) and showed that discharge, conductivity, total hardness,

nutrient concentration, total dissolved solids, SO_4^- , Cl^- , Mg^{++} , Na^+ , and K^+ explain spatial distribution of macroalgal species and the grouping of the sites. Species distribution was correlated with the physico-chemical characteristics of each site, for that reason two groups were conformed: group one, sites with high nutrients and ionic concentration and group two, sites with lower concentrations. CCA revealed that changes of temperature, discharge and ionic

Fig. 4 CCA biplot of the general distribution of sites and macroalgae with regard to physical and chemical data recorded in all the study. *Asterisks* correspond to species. Figure key = site abbreviation, seasonal abbreviation, and date of collection (1. first year of collection and 2. second year of collection)



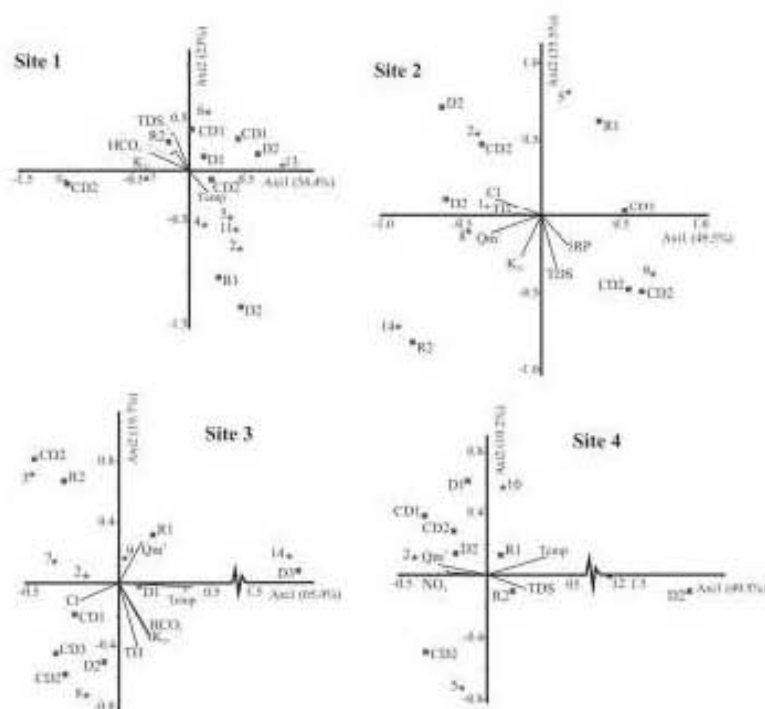
concentration in all sites, except in S2, had a relation with distribution of macroalgae (Fig. 5). In S1 first two axes were significant ($P = 0.001$) and explain 77% of the total variation. The relation between species and environment was significant for the first two axes ($P = 0.01$). Macroalgae distribution was related with ionic concentration, nutrients, and increment of temperature. The species distribution of S2 (Fig. 5) did not have significant relation with the axes ($P > 0.05$). According to CCA of S3 (Fig. 5) the first two axes explain the 85% of total variation ($P = 0.001$) and the species distribution had a significant relation ($P = 0.001$) with temperature mainly, as well as ionic concentration and nutrients. The first two CCA axis of S4 explain 94% of total variation ($P = 0.02$) and species–environment relation was significant for both axes ($P = 0.01$ – 0.02). The species distribution was determined mainly by temperature and discharge (Fig. 5).

Discussion

Water temperatures registered in study sites were similar to temperate regions explained by high altitudes; nevertheless, there is not a marked seasonality defined by temperature as streams from temperate latitudes (Blum, 1956). However, there is a variation in temperature that could explain changes in the community showing higher abundances in cold dry season. On the other hand, several species were present only in dry season. A high percentage of species were shared with temperate regions (64%), confirming the hypothesis of affinities with temperate region flora (Ramírez et al., 2001; Kwadrans et al., 2002; Carmona & Vilaclara, 2007; Krupke et al., 2007).

Macroalgal species number per sampling site ranged from 4 to 8 (average = 4.5). Mean species richness per sampling site was relatively high and

Fig. 5 CCA biplots of the general distribution of macroalgal according to physical and chemical data registered in each site. Asterisks correspond to species and the number after seasonal abbreviation is the date of collection (1, first year of collection and 2, second year of collection)



similar to several studies from mountain regions (3.8, Sheath et al., 1986; 4.9, Sheath et al., 1989; 2.7–3.6, Sheath & Cole, 1992). Likewise, the macroalgal species richness found in this study (14 species/four sampling sites) was similar when compared with mountain streams in central Mexico (Ramírez et al., 2001, 12 spp./three sites; Ramírez & Cantoral, 2003, 13 spp./six sites). The *Phormidium interruptum*, *Batrachospermum gelatinosum*, and *Sirodotia suecica* populations appears to be global in its distribution, probably due to its ability to tolerate a wide range of physicochemical characteristics in their stream locations, urban pollution included (Israelson, 1942; Vis & Sheath, 1996, 1998; Kwandrans et al., 2002).

A general finding is that there are no major changes in the composition of macroalgal communities of the same river segment. In terms of dominant species by site, the high abundance of *Nostoc parmelioides*, *P. interruptum*, *B. gelatinosum*, *Paralemaena mexicana*, *S. suecica*, and *C. glomerata*, was positively correlated with cold dry season, high current velocity and a major size substrate. The presence of several morphological types with holdfast

rhizoids in these populations (free filaments, gelatinous filaments, and tissue-like filaments) could suggest a strong attachment in major substrates and an adaptation to high current velocities. Similar responses were observed in *Paralemaena mexicana*, *B. gelatinosum* (Carmona & Vilaclara, 2007; Carmona et al., 2009) and *C. glomerata* (Dudley & D'Antonio, 1991) in several streams of temperate waters in South California and central Mexico. In contrast, a higher temperature and ionic concentration registered in dry season were determinant in the absence of dominant species and the occurrence of *Melosira varians* and *Mougeotia gemiflexa*, typical species of warm waters in low current streams or lentic habitats (Branco & Necch., 1996; Novelo et al., 2007).

The seasonal patterns of macroalgal communities in Valle de Bravo basin were typically characterized by two distinct periods, essentially determined by the rainfall regime and related to temperature. The species replacement was low and could be considered as annual. However, any succession events were clearly registered; this could be because successions

mechanisms in lotic ecosystems are a deterministic process in short time intervals (McCormick & Stevenson, 1991). The intermediate disturbance hypothesis (IDH) is a useful theoretical concept to explain changes in observed species diversity. The IDH predicts that biotic diversity will be greater in communities subjected to moderate levels of disturbance than those communities exposed to higher or lower disturbances, in terms of intensity and frequency (Connell, 1978; Ward & Stanford, 1983). Valle de Bravo streams can be viewed as habitat subjected to moderated disturbance, mainly due to the effects of seasonal changes of discharge contrary to expected torrential rainfall of tropical regions (Bojorge-García & Cantoral, 2007).

In central Mexico, high altitude streams are restricted to MVB and suggest particular macroalgal communities (in this study and similar works in this region, Ramírez et al., 2001; Ramírez & Cantoral, 2003; Carmona & Vilaclara, 2007) in comparison to other lowland basins in the country (Montejano et al., 2000). The occurrence of *Nostoc parmeloides*, *B. helminthosum*, *B. gelatinosum*, *Paralemanea mexicana*, *Sirodotia suecica*, *Prasiola mexicana* and *Vaucheria bursata* corresponds to a group of temperate species frequently found in temperate regions of the world (Sheath & Cole, 1992; Sheath et al., 1994; Kwandrans et al., 2002; Kumano, 2002). Affinities of macroalgal communities between Valle de Bravo basin and temperate eastern region of North America indicate a possible biogeographic connection with the nearctic region with similar environmental requirements (Sheath & Cole, 1992). *Paralemanea mexicana* is the only endemic species registered in this basin; geographic isolation may be one of the contributing factors to explain the restricted distribution in several hydrological systems in the MVB (Carmona & Necchi, 2002; Carmona & Vilaclara, 2007).

Acknowledgments The authors are indebted to S. Castillo (ICMyL-UNAM) for nutrient analyses; to A. Aguayo Ríos, N.E. Cenicerós B. and O. Cruz R. (IGeof-UNAM) for major ion analyses; to Dra. Patricia Balvanera Levy for her advice; to R. Ramírez and J. Ramírez-Lynn for fieldwork help; and to Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. MBG received a fellowship from CONACyT (172932), and JCJ received financial support by Research Grant PAPIIT (209107) and CONACyT (52386). We also thank Susan D. Jonas Sorgi for linguistic revision of the manuscript.

References

- Ács, É. & K. T. Keve, 1993. Effects of the water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river (River Danube, Hungary). *Hydrobiologia* 249: 125–133.
- American Public Health Association (APHA), 1995. *Standard Methods*, 19th ed. American Public Health Association, Washington, DC: 221 pp.
- ASTM, 1989. *Annual Book of ASTM Standards Worldwide*, USA: 125 pp.
- Biggs, B. J. F., 1996. Patterns in periphyton of streams. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds). *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, CA: 31–56.
- Blum, J. L., 1956. The ecology of river algae. *The Botanical Review* 22: 291–341.
- Bojorge-García, M. & E. Cantoral, 2007. Estructura comunitaria de diatomeas asociadas a taxos de *Prasiola mexicana* (Chlorophyta) en el río Magdalena, D.F. *Hidrobiológica* 17: 11–24.
- Boeges, F. R. & O. Necchi Jr., 2008. Short-term successional dynamics of a macroalgal community in a stream from Northwestern São Paulo State, Brazil. *Acta Botânica Brasileira* 22: 453–463.
- Bradley, J. C., M. A. Palmer, A. R. Ives & S. S. Brooks, 2005. Diversity-productivity relationships in streams vary as a function of the natural disturbance regime. *Ecology* 86: 716–726.
- Branco, C. C. & O. Necchi Jr., 1996. Distribution of stream macroalgae in the Eastern Atlantic Rainforest of São Paulo State, southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 333: 139–150.
- Carmona, J. & O. Necchi Jr., 2002. Taxonomy and distribution of *Paralemanea* (Lemnaceae Rhodophyta) in Central Mexico. *Cryptogamie Algologie* 23: 39–49.
- Carmona, J. & G. Vilaclara, 2007. Survey and distribution of Batrachospermaceae (Rhodophyta) in tropical high-altitude streams from central Mexico. *Cryptogamie Algologie* 28: 271–282.
- Carmona, J., M. Bojorge-García, Y. Beltrán & R. Ramírez-Rodríguez, 2009. Phenology of *Sirodotia suecica* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in a high-altitude stream in central Mexico. *Phycological Research* 57: 118–126.
- Colwell, R. K., 2000. Estimates Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. <http://vicroy.ces.uconn.edu/estimates>.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Dodds, W. K., 2003. Misuse of inorganic N and soluble reactive P concentrations to indicate nutrient status of surface Waters. *Journal of North American Benthological Society* 22: 171–181.
- Dodds, W. K., R. J. Jones & E. B. Welch, 1998. Suggested classification of stream trophic state: distribution of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen and phosphorous. *Water Research* 32: 1455–1462.
- Dudley, T. L. & C. M. D'Antonio, 1991. The effects of substrate texture grazing and disturbance on macroalgal establishment in streams. *Ecology* 72: 297–309.
- Ferrosquía-Villafraña, F., 1998. Geología de México, una sinopsis. In Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa

- (eds), Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, México: 3–108.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, México: 246 pp.
- Greenberg, T. & L. S. Clesceri, 1985. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 16th ed. APHA, Washington, DC.
- Holmes, N. T. H. & B. A. Whitton, 1981. Phyto-benthos to the River Tess and its tributaries. *Freshwater Biology* 11: 139–163.
- Israelson, G., 1942. The freshwater Florideae of Sweden: studies on their taxonomy, ecology and distribution. *Symbolae Botanicæ Upsalensis* 6: 1–135.
- Kawecka, B. & P. Eloranta, 1987. Communities of sessile algae in some small streams of central Finland. Comparison of algae on the high mountains of Europe and those in northern region. *Acta Hydrobiologica* 29: 315–403.
- Krupek, A. R., C. Z. C. Branco & C. K. Perez, 2007. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas da bacia de drenagem do Rio das Pedras, região Centro-Sul do Estado do Paraná Sul do Brasil. *Revista Brasileira Botânica* 30: 173–182.
- Kumano, S., 2002. *Freshwater Red Algae of the World*. Bioscience Press Limited, Bristol, England.
- Kwandang, J., P. Eloranta & R. Bengtsson, 2002. Sjövatensensordalger i Sverige en översikt och ett nyfynd. *Svensk Botanisk Tidskrift* 96: 274–280.
- Martínez, L. F. & J. Donato, 2003. Efecto del caudal sobre la colonización de algas en un río de montaña tropical (Boyacá, Colombia). *Caldasia* 25: 337–354.
- McCormick, P. V. & R. J. Stevenson, 1991. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology* 72: 1835–1848.
- Montejano, G., E. Carmona-Jiménez & E. Cantoral-Uriza, 2000. Algal communities from calcareous Springs and streams in La Huasteca, central Mexico: a synthesis. In Manasar, M., S. J. Lawrence, I. F. Munawar & D. F. Malley (eds), *Aquatic Ecosystems of Mexico. Status & Scope*. Backhuys Publishers, The Netherlands: 135–149.
- Naicheng, W., T. Tao & T. Q. Xuodong, 2009. Spatial distribution of benthic algae in the Ganggu River, Shangri-la, China. *Aquatic Ecology* 43: 37–49.
- Necchi, O. Jr., & J. C. L. Moreira, 1995. Longitudinal distribution of macroalgae in two tropical lotic ecosystems from southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 135: 113–128.
- Novelo, M. E., S. R. Tavera & C. Ibarra, 2007. Bacillariophyceae from Karstic Wetlands in Mexico. *Bibliotheca Diatomologica*, Germany: 56 pp.
- Olvera-Viáscán, V., L. Bravo-Inclán & J. Sánchez-Chávez, 1998. Aquatic Ecology and Management assessment in Valle de Bravo reservoir and its watershed. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1: 277–290.
- Pfister, P., 1993. Seasonality of macroalgal distribution patterns within the reach of a gravel stream (Isar, Tyron, Austria). *Archiv für Hydrobiologie* 129: 89–107.
- Ramírez, M. & E. Cantoral, 2003. Flora algal de ríos templados en la zona occidental de la cuenca del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 143–194.
- Ramírez, V. M., Y. Beltrán, M. Bójorge, J. Carmona, E. Cantoral-Uriza & F. Valadez, 2001. Flora algal del Río La Magdalena, Distrito Federal, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68: 51–73.
- Ramírez-Rodríguez, R. & J. Carmona, 2005. Taxonomy and distribution of freshwater *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) in central México. *Cryptogamie Algology* 26: 1–12.
- Ramírez-Rodríguez, R., J. Carmona & C. Martorell, 2007. Microhabitat and morphometric variation in two species of *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) from stream in central Mexico. *Aquatic Ecology* 41: 161–168.
- Sawyer, C. N. & P. McCarty, 1967. *Chemistry for Sanitary Engineers*. McGraw-Hill, New York: 518 pp.
- Sheath, R. G. & K. M. Cole, 1992. Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* 28: 448–460.
- Sheath, R. G. & J. A. Hambrook, 1990. Freshwater ecology. In Cole, K. M. & R. G. Sheath (eds), *Biology of the Red Algae*. Cambridge University Press, Cambridge: 423–453.
- Sheath, R. G., M. O. Morison, J. E. Korch, D. Kaczmarczyk & K. M. Cole, 1986. Distribution of stream macroalgae in south-central Alaska. *Hydrobiologia* 135: 259–269.
- Sheath, R. G., P. B. Hamilton, J. A. Hambrook & K. M. Cole, 1989. Stream macroalgae of the eastern boreal forest region of North America. *Canadian Journal of Botany* 67: 3553–3562.
- Sheath, R. G., L. M. Vis & K. M. Cole, 1994. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) in North America 4, Section *Virescentia*. *Journal of Phycology* 30: 108–117.
- Sheath, R. G., M. L. Vis, J. A. Hambrook & K. A. Cole, 1996. Tundra stream macroalgae of North America: composition, distribution and physiological adaptations. In Kristiansen, J. (ed.), *Biogeography of Freshwater Algae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 67–82.
- 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, CA: 3–30.
- Valvilova, V. V. & W. M. Lewis, Jr., 1999. Temporal and altitudinal variations in the attached algal of mountain streams in Colorado. *Hydrobiologia* 390: 99–106.
- Vis, M. L. & R. G. Sheath, 1996. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) in North America 9. Section *Batrachospermum*: description of five new species. *Phycologia* 35: 124–134.
- Vis, M. L. & R. G. Sheath, 1998. A molecular and morphological investigation on the relationship between *Batrachospermum spermatovolucrum* and *B. gelatinosum* (Batrachospermales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 33: 231–239.
- Ward, J. V., 1986. Altitudinal zonation in a Rocky Mountain stream. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 74: 133–199.
- Ward, J. V. & J. A. Stanford, 1983. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In Fontaine, T. D. & S. M. Bartell (eds), *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Science, Michigan, USA: 347–356.
- Whittaker, R. H., 1975. *Communities and Ecosystems*. United States of America, Macmillan: 385 pp.

CAPITULO 5: SPECIES RICHNESS AND DIVERSITY OF BENTHIC DIATOM COMMUNITIES IN TROPICAL MOUNTAIN STREAMS OF MEXICO.

Miriam Bojorge-García^{1a, 1b*}, Javier Carmona², Rocío Ramírez²

Species richness and diversity of benthic diatom communities in tropical mountain streams of Mexico

^{1a} Unit of Multidisciplinary Teaching and Research (UMDI), Faculty of Sciences, National Autonomous University of Mexico, Campus Juriquilla. Boulevard 3001, 76230, Juriquilla, Queretaro, Mexico. ^{1b} Graduate Programme in Biological Sciences, National Autonomous University of Mexico University.

² Phycology Laboratory, Faculty of Sciences, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Av. Universidad 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Mexico City, Mexico.

*Corresponding author: Email mbg@ciencias.unam.mx Phone: +524421926204

Abstract

The community structure of benthic diatoms and their substrate preference (epilithic and macroalgae) were evaluated seasonally in four tropical mountain rivers in Central Mexico. A total of 74 species was recorded and *Cymbella silesiaca*, *Rhoicosphenia abbreviata* and *Reimeria sinuata* were the most abundant and frequent. About 14% of the species were exclusively epilithic, 13% associated with macroalgae and 73% had no clear preference. Environmental factors most closely related to spatial and temporal distribution of epilithic diatoms were changes in discharge and water temperature, while the associated diatoms were associated to changes in current velocity and the coverage and richness of macroalgae. The relative stability of species richness and diversity in the four study sites suggest that the diatom community develops under conditions of intermediate disturbance. The few differences found between species richness of epilithic and associated diatoms suggest that these do not have substrate preferences. The abundance of associated diatoms in all sites suggests a positive interaction (Facilitation) between diatoms and macroalgae, being the diatom species benefited.

Keywords

Associated diatoms, epilithic diatoms, mountain streams, spatial variation, temporal variation, tropical region.

Introduction

Diatoms are one of the most frequent and abundant algal groups in lotic ecosystems due to their relative tolerance of the drag effect of water (Hwang et al. 2011, Chathain and Harrington 2008). Diatom species have several morphological adaptations that could be interpreted as a biomechanical adaptation for reducing the drag; pennate forms with aerodynamic cell shape, stalked or adnate growth forms with extracellular secretion of mucilage for fixation to substrate and the ability to move within the substrate mainly with the aid of the sulcus raphe (Zapata and Donato 2005, Stevenson et al. 2010). This last characteristic allows them to colonize diverse substrates when they are required to leave the epilithic condition to avoid the stress of water flow. The substrates which diatoms can use for protection are considered refuges and are the result of spatial heterogeneity in the stream (Hildrew

1996). Roughness and dimensions of substrata have a positive relationship with diatom species richness (Necchi et al. 1995 and Schneck et al. 2011), while species abundance has been related to substrate stability, substrate protection from abrasion and to higher amount of nutrients (inside the macrophyte growth) than the surrounding water column (Burkholder 1996, Hart and Finelli 1999, Pouličková et al. 2004).

In combination with the water flow, the geological origin of substrate (e.g. ionic composition), and altitude are among the factors determining the community structure of benthic algae (Weckström and Korhola 2001, Potapova and Charles 2003, Hwang et al. 2011). In that sense, the mountain streams of tropical regions have low water temperature associated with the high altitude (Jacobsen 2008) and seasonal cycles are correlated with the precipitation cycles (Martínez and Donato 2003). The algal

communities in mountain streams from the Mexican Volcanic Belt are subjected to an intermediate environmental disturbance, where species alternate between the rainy and dry seasons, and temperate to cold water in the winter season (Bojorge-García and Cantoral-Uriza, 2007, Bojorge-García et al. 2010). Therefore, the dynamics of the diatom community will be regulated by the typical summer rain in tropical latitudes and by temperate to cold water in at least one season due to the high altitude, in combination with the ability to colonize several substrates.

The aims of this study were to characterize some aspects of community structure of the benthic diatom in tropical mountain streams from Mexico as well as to identify the possible ecological mechanisms influencing on the diatom community and recognize if this environment has a particular algal community through: i) Identifying the main environmental variables affecting their

spatial and temporal distribution; ii) determining the species richness and diversity between sites and seasons; and iii) evaluating species substrate preferences.

Material and methods

The study was conducted in mountain streams of Valle de Bravo Basin (drainage basin: 546.9 km², Olvera-Viascán et al. 1998) located in the Mexican Volcanic Belt (MVB). The four streams studied, site 1 (S1), Nacimiento González- site 2 (S2), Carrizal- site 3 (S3), and Borbollón- site 4 (S4) Amanalco, are located between 1,890 and 2,220 m a.s.l and have abundant canopy cover (Fig. 1). The geomorphologic and climatic conditions of the area have led to the formation of coniferous forest, streams with relatively cold to warm waters (9 to 21°C Ramírez 2010) and a torrential rainy season during the summer (Ferrusquía-Villafranca 1998, García 2004).

Sampling of epilithic and associated diatom communities was performed every three months during two annual cycles, during the most contrasting parts of the year: warm dry season (D) (March-May, $n=3$), rainy season (R) (June-November, $n=2$), and cold dry season (CD) (December-February, $n=4$).

The following physical and chemical parameters were recorded *in situ* at each site: water temperature, pH, and specific conductivity (standardized to 25°C, K_{25}) with a conductivity meter (Conductronic PC-18), dissolved oxygen with an oxygen meter (YSI-85, Incorporated, Ohio, USA), and oxygen saturation percentage calculated from dissolved oxygen data, considering altitude and water temperature (Wetzel & Likens, 1991). Current velocity ($v \text{ m s}^{-1}$) was measured using a current velocity meter 3000 (Swoffer Instruments, Washington, USA). Discharge ($Q \text{ m}^3$) was calculated from

current velocity data according to Gore (1996).

For nutrient determination water samples were taken in duplicates, each sample replicate was filtered *in situ* with 0.22 μm pore size membranes (Millipore, Massachusetts, USA), preserved with a few drops of chloroform and frozen for its subsequent analysis in the laboratory with a San plus segmented-flow analyzer (Skalar Inc., Georgia, USA), following standard titration. Soluble reactive phosphorous (theoretically, the majority orthophosphates, P-PO_4^{3-}), N-NO_2^- , N-NO_3^- , N-NH_4^+ , Dissolved Inorganic Nitrogen (DIN) and Si-SiO_2 were analyzed following the techniques described by Greenberg and Clesceri (1985), ASTM (1989) and APHA (1995).

Water samples for determination of anions (HCO_3^- , CO_3^{2-} , Cl^- , SO_4^{2-}), total dissolved solids (TDS) and pH were frozen (-20°C) and preserved in dark conditions, whereas samples for cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) were preserved

with 40% nitric acid (down to pH 2-3). Determination of carbonates was carried out with the titration method, chlorides by the selective electrode method, sulphates by the turbidimetric method and Na⁺ and K⁺ by the spectrophotometric atomic absorption method (APHA, 1995).

The epilithic diatoms were collected from pebbles located within laminar flow, by brushing and the epiphytic and metaphytic diatoms (considered in this research, associated diatoms) were obtained from the digestion of the morphological types of benthic algae with macroscopic thalli (Sheath and Cole 1992): free filaments, mats, gelatinous and filamentous colonies. Each sampling site consisted of a stream segment of 10 m in length, along the river bed. The segments were divided into five equal parts to collect the main stream microhabitats. In each segment, five samples were collected for epilithic and associated diatoms. The sampling unit used was an area of 4.82 cm² (Soininen et al. 2004, Bojorge-

García and Cantoral-Uriza 2007). The abundance of macroalgae was evaluated with a circular sampling unit of 10 cm radius (area = 157 cm²) (Necchi 1995, Ramírez-Rodríguez et al. 2007, Bojorge-García et al. 2010). Sampled diatoms were cleaned according to the oxidation technique of Rushforth et al. (1984), subsequently three permanent slides for each sample were mounted in Naphrax® resin. The slides were used for taxonomic identification and for diatom counting. Diatom identification was mainly based on Krammer and Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, 1991b), while the information about diatom growth forms was obtained from: Cantoral-Uriza et al. 1997, Novelo 1998, Cantonati and Spitale 2009. We counted 400 valves per slide (Karthick et al. 2010) using an Olympus BX51 optical microscope. The abundance was calculated using the formula proposed by Batebee (1986). Macroalgae information like: species, morphological type, dominances and species richness was

obtained from previous studies of the study area (Bojorge-García et al. 2010).

Spatial and seasonal differences in water physicochemistry, and in community structure of epilithic and associated diatoms were assessed using one-way analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey HSD test (unequal for seasons). To evaluate the differences in structure and diversity between epilithic and associated diatoms for each site, two-way ANOVA and Student's t-test were used, respectively. When was appropriate, the physical and chemical variable and biological data were transformed (\log_2 and r^2+1 , respectively), to satisfy the normality and homogeneity of variance assumptions of the statistics tests. Tests were performed with Statistica ver. 7.0.

In order to analyze the differences in richness and species dominance among sites and within each site, between substrates, dominance-diversity curves were obtained

based on abundances. Species diversity was assessed using Shannon-Wiener \log_2 diversity index ($H' \log_2$) with Primer ver. 6. The relationship between the spatial and temporal distribution of epilithic and associated diatoms with physical and chemical parameters was assessed using Canonical Correspondence Analysis (CCA), followed by Montecarlo test (999 permutation, $\alpha = 0.05$); the statistic test was performed with PC-ORD ver. 4.

Results

Diatom communities from Valle de Bravo Basin were found in temperate waters with circumneutral pH, low depth, low to moderate specific conductivity, low to moderate current flow, as well as a high oxygen saturation percentage (Table 1). Physical and chemical composition was relatively constant between seasons and the site-season interaction (two-way ANOVA, $p > 0.05$), but it was different from site to site ($F = 37.88$, $p = 0.00$). Two groups, G1 and

G2, were created according to Tukey test ($p > 0.05$). Group 1 was composed by S1 and G2 was composed by S2, S3, and S4. G1 showed a greater ionic concentration (G1, 3-5 meq l^{-1} ; G2, 1-3 meq l^{-1}) and discharge than G2 (G1, 0.1-4 $m^3 s^{-1}$; G2, 0.01-0.9 $m^3 s^{-1}$). Spatio-temporal changes in physical and chemical parameters at the basin level were not reflected in the community dynamics of any of the substrates.

Taxonomic composition

74 diatoms species were identified in the study area. *Cymbella silesiaca*, *Reimeria sinuata*, and *Rhoicosphenia abbreviata* were the most frequent and abundant (Table 1; Fig. 2). The 14 % of the species were epilithic; 13 % associated and 73% showed no preference for any substrate (Table 1). Twenty-four species were present in both substrates, with similar dominance in all sites (Fig. 2). Diversity was statistically different between substrates in S1 ($t = 2.32$ $p = 0.03$), S2 ($t = 20.1$ $p = 0.01$), and S4 (t

$= 8.9$ $p = 0.01$), but not in S3 ($p > 0.05$). Associated diatoms displayed the highest diversity values in all the sites (Table 1).

The macroscopic algal community was composed of 13 species with heterogeneous distribution and diversity through the three seasons of the year, the most abundant and frequent morphological forms being: mucilaginous filaments, mucilaginous colonies, non-mucilaginous filaments and tissue-like form.

Species - physicochemical variables relationship

The difference in abundance between epilithic and associated diatoms was statistically significant in each site (two-way ANOVA, Fig. 3). Associated diatoms were more abundant in S1, S3, and S4; while epilithic diatoms were most abundant in S2. Abundance of diatom communities in S2, S3, and S4 did not change significantly through study time ($p > 0.05$). In S1

abundance showed seasonality (Table 2) Tukey test showed two groups ($p < 0.05$), the lowest abundance was registered in R. An inverse relationship between abundance and water discharge was registered depending on the substrate occupied by diatoms in S2 and S4 (season and substrate interaction was significant, Table 2; Fig. 3). Associated diatoms abundance decreased (65-42%) between D and R in S2 and S4; and epilithic abundance increased (50-58%) between D and R in S4 and S2. In S1, associated and epilithic diatoms diminished between D and R (61-14%, respectively).

The relationship between physicochemical parameters and species distribution showed a different degree of importance for each site and substrate. The CCA revealed that in all sites the distribution of associated diatoms was mainly related to changes of current velocity, and macroscopic algal coverage (MC) or richness (MR) while the distribution of epilithic diatoms was

mainly related to discharge and temperature (Table 3, Figs. 4 and 5). In S1 the first three axes were significant ($p = 0.001$) and explain 78.4% of the total variation for epilithic and 75% for associate diatoms. The variation of epilithic diatoms was related to ionic concentration, nutrients, $v \text{ ms}^{-1}$, $Q \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and T while for associated diatoms were to ionic concentration, nutrients, $v \text{ ms}^{-1}$, $Q \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and MR (Fig 4). The relation between species-environment in S2 for both diatom growth forms was for nutrients and ionic concentration ($p = 0.02$), the first three axes explain the 75.9% for epilithic species and 89.3% of the total variation. Distribution of epilithic diatoms was related also to $Q \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and the associated diatoms to MC, $Q \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and depth (D cm) respectively (Fig. 4). According to CCA of S3, ionic and nutrient concentration were important for both groups of diatoms, the first three axes explain the 93.6% and 92.3% of the total variation for epilithic ($p = 0.01$) and associated diatoms ($p = 0.02$) respectively.

The variation of epilithic diatoms was related also to $Qm^3 s^{-1}$ and T, while the variation of associated diatoms was related to MR, vms^{-1} and D cm (Fig 5). The first three CCA axes of S4 explain 91.9 % for epilithic and 88.2 % of total variation for associated diatoms ($p = 0.01$). As at the other sites the distribution of epilithic and associated species were related to ionic an nutrient concentration, epilithic diatoms were also related to $Q m^3s^{-1}$ and associated were to MR and $v ms^{-1}$.

Discussion

The relative seasonal stability and ionic concentration homogeneity in Valle de Bravo Basin could explain the similarity in species richness among the studied streams; according to Soininen et al. (2004), the most important variables explaining the differences among regions are determined by the chemical composition of water. This has been proven in several diatom communities of fluvial systems (Winter and Duthie 2000,

Soininen and Eloranta 2004, Cantonati and Spitale 2009). Observed chemical composition, temperate water and diatom richness were similar to the data reported in other basins with origin in the MVB (Ramírez-Vázquez et al. 2001, Ramírez and Cantoral-Uriza 2003, Bojorge-García and Cantoral-Uriza 2007), which suggest a particular flora for mountain streams of central Mexico.

Species common in tropical and subtropical streams of central Mexico, such as *Achnanthes inflata*, *Amphipleura lindehimeri*, *Cocconeis pediculus*, *Cymbella mexicana*, *Gomphonema angustum*, *Gyrosigma* sp. and *Navicula schroeterii* (Cantoral-Uriza et al. 1997, Montejano et al. 2000), were found in our study area, which could be related to: 1) the temperatures recorded in the studied streams were warmer than other rivers of MVB and 2) the presence of carbonates as a result of calcareous sediments and metasedimentary

rocks from the Inferior Cretacic formed by limestone, calcareous phyllite, carbonaceous phyllite, sercite phyllite, chlorite phyllite and metagraywacke, (Olvera-Viascán et al. 1998, Fitz et al. 2008). These characteristics suggest that Valle de Bravo Basin could be a transition zone, between flora with affinity to temperate water and siliceous substrate and the flora with affinity to warm water and carbonate substrate.

A seasonal variation was registered for some physical (substrate size, discharge, and temperature) and biological factors (richness and percent cover of macroscopic algal) in this study, which were related to community changes for both life forms (Cantonati and Spitale 2009). The relationship between physical factors and diatom community structure has been observed before being substrate stability, discharge, and temperature significant environmental disturbance factors through the seasons of the year. However, it should

be considered that the physical characteristics of the river might have a limited or null temporal effect on the community (O'Quinn et al. 1983, Rothfritz et al. 1997, Nautiyal et al. 2000). The few differences found between richness of epilithic and associated diatoms species suggest that these do not have substrate preferences, the differences possibly are related to the ability of the species (v.gr. *Rhoicosphenia abbreviata*, *Cocconeis placentula*, *Melosira varians* and *Navicula shroeterii* in this study) to colonize different microhabitats, based on physiological requirements or the necessity of growing associated to macrophytes, and of avoiding being swept by the current (Marker et al. 1986, Winter and Duthie 2000, Passy 2001, Antoniadis and Douglas 2002, Soininen and Eloranta 2004). Species particular to a substrate represented 25% of the richness, showing low frequency and abundance, such as *Epithemia turgida*, which was restricted to the associated condition; and *Nitzschia microcephala*,

limited to the epilithic condition. The fact that some species are restricted to a specific substrate can be the result of micro environmental conditions, in which physicochemical characteristics are different, with relatively more nutrients than the surrounding waters (Burkholder 1996, Poulíčková et al. 2004).

In previous studies, *Achnanthydium minutissimum*, *Gophonema parvulum*, and *Navicula cryptotenella* have been reported as epilithic species favored by the high current velocity of water (40 to 60 cm s⁻¹) (Rolland et al. 1997, Passy 2001). In our study, *Gophonema parvulum*, and *Navicula cryptotenella* grew in higher current velocity (up to 106 cm s⁻¹) and were more abundant in the associated condition. The same pattern was observed for other species such as: *Planothydium lanceolatum*, *Cocconeis placentula*, *Navicula capitatoradiata*, and *Reimeria sinuata*; suggesting that the current velocity influenced the habitat preference of

the species that leave the epilithic condition to reduce the effects of abrasion (Passy 2001, Cantonati and Spitale 2009). Macroalgae provide protection to abrasion and more availability of nutrients, facilitating that the species grow relatively more abundant than in epilithic conditions.

It is likely that facilitation is the mechanism that favors abundance of the associated diatoms, since this is a mechanism that promotes a positive interaction between species, where one gets benefits without harming the other (McCormick and Stevenson 1991b, Bruno et al. 2003).

The observed pattern suggests a positive interaction between diatoms and macroalgae, being the diatom species benefited. This benefit may be due to micro environmental conditions that are generated inside the growth of macroalgae (Burkholder 1996) and by the increase in species diversity, because diatoms are established in

a substrate (macroalgae) with more species. According to Cardinale et al., 2002 an increased diversity, leads to interspecific facilitation which may promote the efficiency of resource use and survival under stress conditions.

Diatoms and macroalgae communities were partially controlled by the same environmental factors in Valle de Bravo Basin (Bojorge et al. 2010). The diversity of associated diatoms was related to macroscopic algal coverage; this diversity was modified by disturbance induced by an increase in water flow. The abundance of associated species in all sites decreased during the rainy season as occurs in benthic diatoms in other regions of the world (Aboal et al. 1996, Rolland et al. 1997, Comte and Cazaubon 2002, Cantonati and Spitale 2009). The increased abundance of epilithic diatoms in the rainy season at sites with minor caudal could be due to the increment of substrates submerged result of the

increment of the water column and current velocity was not higher enough to cause drag of individual or removal substrates, favoring the growth of epilithic community. Nonetheless, seasonal changes in specific richness were not significant, suggesting that diatom communities in Valle de Bravo Basin are under intermediate disturbance (McCormick and Stevenson 1991a). The low specificity to grow in epilithic or associated condition could be explained by the fact that diatoms are able to change from one substrate to the other in reduced spaces (centimeters to meters), due to: 1) current transport (Vannote et al. 1980); 2) an increment in macroscopic algal coverage with diverse morphological types that could provide refuges (Bojorge et al. 2010); and 3) potential dispersal by aquatic macroinvertebrates or vertebrates (Kristiansen 1996).

The diatom community of Valle de Bravo basin is adapted to intermediate

disturbance conditions and may represent a transition community between the warm and cold water regulated primarily by changes in water volume and temperature. There was not a clear substrate preference which could be related to the ability of species to colonize different substrates. However the growth of macroalgae facilitated (more nutrients availability and current velocity protection) the greater abundance of the species. The proposed ecological mechanisms need to be confirmed through experimental work and field records in a shorter time scale.

Acknowledgments

The authors are indebted to Dra. N. Maidana for her advice in diatom taxonomy; to E. Juarez for figure edition; to S. Castillo (ICMyL-UNAM) for nutrient analyses; to Dra. G. Castaño-Meneses (UMDI-F. Ciencias, UNAM, Juriquilla) and Dr. Sarma (FES-IZTACALA, UNAM) for their comments to improve the manuscript; to Y. Beltrán and M. Cartajena for fieldwork help.

JCJ received financial support by Research Grant PAPIIT (209107) and CONACyT (52386). This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of México (UNAM). M.G. Bojorge-García acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACyT) and UNAM.

References

- Aboal M, Puig, M.A and Soler G. (1996). Diatom assemblages in some Mediterranean temporary streams. *Archive für Hydrobiologie* **136**, 509527.
- American Public Health Association (APHA). (1995). 'Standard methods'. 19th Edition. (American Public Health Association, Washington, USA.)
- Antoniades, D and Douglas, M.S.V. (2002). Characterization of high arctic stream diatom assemblages from: Cornwallis Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Botany* **80**, 5058.
- Anzola, A.M and Rondon, J.C. (2005). Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente en un río tropical de montaña (río Totagaita, Colombia) *Limnetica* **24** , 327338.
- American Society for Testing and Material (ASTM). (1989). ' Annual Book at ASTM'. (Standards Worldwide, USA.)
- Battarbee R. W. (1986). Diatom analysis. In ' Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology.' (Eds Berglund, B. E.) pp. 527-570. (John Wiley and Sons, New York.)
- Bojorge-García, M and Cantoral-Uriza, E.A. (2007). Estructura comunitaria de diatomeas asociadas a talos de *Prasiola mexicana* (Chlorophyta) en el río Magdalena, D.F. *Hidrobiologica* **17**, 11-22.

Bojorge-García, M., Carmona, J., Beltrán, Y and Cartagena, M. (2010). Temporal and spatial distribution of macroalgal communities of mountain streams in Valle de Bravo Basin, central Mexico. *Hydrobiologia* **641**,159169.

Blum, J.L. (1956). The Ecology of River Algae. *The Botanical Review* **22**, 291341.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J and Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* **1**,119125.

Burkholder, J.J. (1996). Interactions of benthic algae with their substrata In 'Algal ecology.' (Eds Stevenson, R.J., Bothwell, M.L and Lowe,R.L) pp. 253 – 297. (Academic Press San Diego, California, USA.)

Cantonati, M and Spitale, D. (2009). The role of environmental variables in structuring epiphytic and epilithic diatom

assemblages in springs and streams of the Dolomiti Bellunesi National Park (southeastern Alps). *Fundamental and Applied Limnology Archive für Hydrobiologie* **17**, 117133.

Cantoral-Uriza, E., CarmonaJiménez, J and Montejano, G (1997) Diatoms of calcareous tropical springs in the central region of Mexico. *Cryptogamie algology* **18**, 1946.

Cardinale, B.J., Palmer, M.A and Collins, S.L. (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* **415**, 426-429.

Comte, K and Cazaubon, A. (2002). Structural variations of epiphytic diatom communities: on three macrophytes in a regulated river (Durante), in SouthEast of France. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* **38**, 297-305.

Dodds, W.K., Jones, R.J and Welch, E.B. (1998). Suggested classification of stream trophic state: distribution of temperate stream type by chlorophyll, total nitrogen and phosphorous. *Water Research* 32, 1455-1462.

Dodds, W.K. (2003). Misuse of inorganic N and soluble reactive P concentrations to indicate nutrient status of surface water. *Journal of North American Benthological Society* 22, 171181.

Ferrusquía Villafranca, F. (1998). 'Geología de México: una sinopsis. In *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*'. (Eds Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A and J, Fa.) pp 3108. (Instituto de Biología, UNAM, México.)

FitzDíaz, E., G, Tolson., A, Camprubí., M.A, RubioRamos and R.M, Prol-Ledesma. (2008). Deformación, vetas, inclusiones fluidas y la evolución

tectónica de las rocas cretácicas de Valle de Bravo, Estado de México, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 25: 5981.

García, E. (2004). 'Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen Serie libros No.6. pp 90 (Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México).

Gore, J.A. (1996). Discharge measurements and stream flow analysis In' *Methods in streams ecology*'. (Eds Hauer, F.R. and G.A, Lamberti). pp 51 - 78. (Academic Press.)

Greenberg, T and Clesceri .(1985). 'Standard methods for the examination of water and wastewater'. 16th ed. (APHA, Washington, D.C.)

Hart, D.D and Finelli, C.M. (1999). PhysicalBiological Coupling in Streams: The Pervasive effects of flow on benthic organisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**,363395.

Hildrew, A.G. (1996). Whole river ecology: spatial scale and heterogeneity in the ecology of running waters. *Archives für Hydrobiologie* **10**, 324343.

Hwang, S., Kim, NY., Yoon, S.A., Kim, B., Park, M.H., You., K., Lee, H., Kim, H.S., Kim, Y.J., Lee, J., Lee, O.M., Shin, J.K., Lee, E.J., Jeon, S.L and Joo, H.S. (2011). Distribution of benthic diatoms in Korea rivers and streams in relation to environmental variables. *Annales de Limnologie International Journal of limnology* **47**, s15s3.

Karthick, B., CharlesTaylor, J., Mahesh, M.K and Ramachandra, T.V. (2010). Protocols for collection, preervation and enumeration of diatoms from aquatic

habitats for water quality monitoring in india. *The IUP Journal of Soil and Water Sciences* **3**, 2540.

Krammer, K and LangeBertalot, H. (1986). 2/1. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. In 'Süßwasserflora von Mitteleuropa.' (Eds Ettl H, J Gerloff, Heynig H and Mollenhauer D.) pp. 876. (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.)

Krammer, K and LangeBertalot, H. (1988). 2/2. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae. Epithemiaceae. Surirellaceae. In 'Süßwasserflora von Mitteleuropa.' (Eds Ettl H, J Gerloff, Heynig H and Mollenhauer D.) pp .596. (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.)

Krammer, K and LangeBertalot, H. (1991a). 2/3. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In 'Süßwasserflora von Mitteleuropa.' (Eds Ettl H, J Gerloff, Heynig H and Mollenhauer D.) pp. 576. (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.)

Krammer, K. and LangeBertalot, H. (1991b). 2/4. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. In Süßwasserflora von Mitteleuropa'. pp 437. (Eds Ettl, H., Gärtner, G., Gerloff, J., Heynig, H and Mollenhauer, D.) (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.)

Kristiansen, J. (1996). Dispersal of freshwater algaea review. *Hydrobiologia* **336**, 151157.

Luttenton, M.R and Baisden, C.(2006). The relationships among disturbance, substratum size and periphyton

community structure. *Hydrobiologia* **561**, 111117.

Marker, A.F., Clarke, R.J and Rother, J.A. (1986). Changes in epilithic population of diatoms, grazed by chironomid larvae, in an artificial recirculating stream. In 'Proceedings of the 9th International Diatom Symposium' (Eds Round, F.) pp 143 –151. (Biopress, Bristol, UK.)

McCormick, P.V and Stevenson, R.J. (1991 a). Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology* **72**, 18351848.

McCormick, P. V and Stevenson, R. J. (1991). Grazer control of nutrient availability in the periphyton. *Oecologia* **86**, 287291.

Montejano, G., CarmonaJiménez, J and CantoralUriza, E. (2000). Algal communities from calcareous springs and

streams in La Huasteca, central Mexico: A synthesis. In 'Ecovision World Monographs Series. Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope'. (Eds Munawar. M., Lawrence, S.G., Munawar, I.F and Malley. D.F.) pp 135-149. (Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.)

Nautiyal, R.P and Singh, H.R. (2000). Species richness and diversity of epilithic diatom communities on different natural substrates in the coldwater river Alaknaya. *Tropical Ecology* **41**, 255-258.

Necchi, O. Jr and Moreira, J.C.L. (1995). Longitudinal distribution of macroalgae in two tropical lotic ecosystems from southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* **135**, 113-128.

Ní Chatháin, B and Harrington, T. J. (2008). Benthic diatoms of the river Deel: diversity and community structure. *Biology and environment: Proceedings of*

the Royal Irish Academy **108**, 294-2.

Novelo, E (1998). Floras ficológicas del Valle de Tehuacán, Puebla. PhD Thesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

O'Quinn, R and Sullivan, M .J. (1983). Community structure dynamics of epilithic and epiphytic diatoms in a Mississippi stream. *Journal of Phycology* **19**, 123-128.

OlveraViascan, V., BravoInclán, L and SánchezChávez, J. (1998). Aquatic ecology and management assessment in Valle de Bravo reservoir and its watershed. *Aquatic Ecosystem Health and Management* **1**, 277-290.

Passy, S.I. (2001). Spatial paradigms of lotic diatom distribution: a landscape ecology perspective. *Journal of Phycology* **37**, 370-378.

Pouličková, A., Hájková, P., Křenková, P and Hájek, M. (2004). Distribution of

diatoms and bryophytes on linear transects through spring fens. *Nova Hedwigia* **78**, 411-424.

Ramírez, M and CantoralUriza, E. (2003). Flora algal de ríos templados en la zona occidental de la cuenca del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **74**, 143-194.

RamírezRodríguez, R., Carmona, J and Martorell, C. (2007). Microhabitat and morphometric variation in two species of *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) from streams in central Mexico. *Aquatic Ecology* **41**, 161-168.

RamírezVázquez, M., BeltránMagos, Y., BojorgeGarcía, M., CarmonaJiménez, J., CantoralUriza, E.A and ValadezCruz, F. (2001). Flora algal del río la Magdalena Distrito Federal, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **68**, 45-67.

Rimet, F., Ector, L., Cauchie, H.M and Hoffmann, L. (2004). Regional distribution of diatom assemblages in the headwater streams of Luxemburgo. *Hydrobiologia* **520**, 105-111.

Rolland, T., Fayolle, S., Cazaubon, A and Pagnetti, S. (1997). Methodical approach to distribution of epilithic and drifting algae communities in a French subalpine river: Inferences on water quality assessment. *Aquatics* **59**, 57-73.

Rothfritz, H., Jüttner, I., Suren, A.M and Ormerod S.J. (1997). Epiphytic and epilithic diatom communities along environmental gradients in the Nepalese Himalaya: implications for the assessment of biodiversity and water quality. *Archive für Hydrobiologie* **138**, 465-482.

Rott, E and Pfister, P. (1988). Natural epilithic algal communities in fastflowing mountain streams and rivers and some

man-induced changes. *Verhandlungen des International Verein Limnologie* **23**, 13201324.

Rushforth, S.R, Kaczmarska, I and Johansen, J.R. (1984). The subaerial diatom flora of Thurston lava tube, Hawaii. *Bacillaria* **7**, 135157.

Stevenson, R.J, Pan, Y and Van, Dam H. (2010). Assessing environmental conditions in rivers and streams with diatoms In 'The Diatoms application for the environmental and earth sciences.' (Eds Smol, J.P and Stoermer, E) pp. 57-85. (Cambridge University press United kingdom.)

Schneck, F, Schwarzbald, A and Melo, A.S. (2011). Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society* **30**, 1049156.

Sheat, R.G and Cole, K.M. (1992).

Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* **28**, 448460.

Soininen, J and Eloranta, P. (2004). Seasonal persistence and stability of diatom communities in rivers: are there habitat specific differences? *European Journal of Phycology* **39**, 153160.

Soininen, J., Paavola, R and Muotka, T. (2004). Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography* **27**, 330342.

Vannote, R.L, Minshall G.W., Cummins, K.W., Sedell, K.R and Cushing, C.E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**, 130-137.

Vanormelingen, P., Verleyen, E and Vyverman, W. (2008). The diversity and distribution of diatoms: from

cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and Conservation* **17**,393-405.

Winter, J.G and Duthie, H.C. (2000). Stream epilithic, epipellic and epiphytic diatoms: habitat fidelity and use in biomonitoring. *Aquatic Ecology* **34**, 345–353.

Figure captions

Fig 1. Location of sampling sites in the Valle the Bravo Basin. Site 1(S1) Amanalco, Site 2 (S2) Nacimiento González, Site 3 (S3) Carrizal and Site 4 (S4) Borbollón. Site numbers are the same in the following Tables and Figures.

Fig. 2 Dominance-diversity curves based on diatom abundance (number of individuals) between sites and substrates. The left column shows epilithic diatoms while the right column shows associated diatoms.

Fig. 3. The graph of the Two-way ANOVA shows the changes of the dependent variable (means values of abundance, valves/cm²) according to the factors (substrate and seasonality) in each site.

Fig. 4 CCA biplot shows the general distribution of diatoms regarding physical and chemical characteristics recorded in S1 and S2. The number of asterisks corresponds to the number of species of table 2. The number after season abbreviation is the number of collection. The left column shows epilithic diatoms while the right column shows the associated diatoms.

Fig 5. CCA biplot shows the general distribution of diatoms regarding physical and chemical characteristics recorded in S3 and S4. The number of asterisks corresponds to the number of species of table 2. The number after season abbreviation is the number of collection. The left column shows epilithic diatoms while the right column shows the associated diatoms.

Table 1. Mean values of diatom abundance valves/cm², diversity values (H') and species richness of benthic diatoms (E= Epiphytic, A= Associate) in study sites of Valle de Bravo Basin. The highlighted numbers are species that were recorded maximum in three sites.

Species	S1		S2		S3		S4	
	E	A	E	A	E	A	E	A
Pennal Diatoms								
1 <i>Achnathidium exiguum</i> (Grunow) Czarnecki	3	2	25	6	3	0.1	4	1
2 <i>Achnanthes inflata</i> (Kützing) Grunow	---	0.6	10	4	30	---	---	---
3 <i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	53	53	110	37	1	1	66	110
4 <i>Amphipleura lindheimerii</i> Grunow	5	12	11	10	2	---	5	2
5 <i>Amphora montana</i> Krasske	8	5	1	2	2	---	2	---
6 <i>Amphora pediculus</i> Ehrenberg	9	17	19	7	3	---	2	0.5
7 <i>Berkella linearis</i> Ross y Sims	9	13	11	17	---	7	8	6
8 <i>Caloneis</i> sp1	8	12	78	11	4	5	3	2
9 <i>Caloneis</i> sp2	---	2	18	8	---	---	---	---
10 <i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg ^a	---	3	---	---	---	---	---	---
11 <i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	32	43	97	41	75	193	40	69
12 <i>Cymbella mexicana</i> (Ehrenberg) Cleve	1	0.5	1	---	---	---	---	---
13 <i>Cymbella naviculiformis</i> (Auerswald) Cleve	1	0.4	1	2	3	12	1	10
14 <i>Cymbella norvergica</i> Grunow ^a	---	---	---	1	---	---	---	0.5
15 <i>Cymbella silesiaca</i> Bleisch	9	14	6	4	2	15	7	13
16 <i>Cymbella. tumida</i> (Brébbisson)nVan Heurck*	---	---	---	---	---	---	---	0.1
17 <i>Denticula elegant</i> Kützing	1	6	1	---	---	---	---	---
18 <i>Diploneis elliptica</i> (Kützing) Cleve ^c	2	---	2	---	---	---	---	---
19 <i>Epithemia turgida</i> (Ehrenberg) Kützing ^a	---	0.4	---	0.3	---	2	---	78
20 <i>Eunotia</i> sp1	2	1	2	1	---	3	1	2

21 <i>Eunotia</i> sp2 ^a	---	---	---	1	---	---	---	2
22 <i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	31	69	39	38	7	31	39	0.1
23 <i>Fragilaria construens</i> (Ehrenberg) Grunow	3	6	4	6	---	---	---	2
24 <i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	2	---	2	2	2	0.5	1	---
25 <i>Gomphonema</i> cf <i>affine</i> Kützing	---	1	---	2	---	---	1	1
26 <i>Gomphonema angustum</i> Agardh	46	65	24	9	24	39	51	2
27 <i>Gomphonema clevei</i> Fricke	2	4	15	2	---	---	---	47
28 <i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg ^e	---	---	---	---	3	---	---	---
29 <i>Gomphonema parvulum</i> Kützing	35	37	23	12	12	22	25	67
30 <i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	1	1	1	---	---	1	2	1
31 <i>Gyrosigma</i> sp.	4	9	9	9	2	3	1	---
32 <i>Luticula mutica</i> (Kützing) Mann	7	13	10	8	3	61	9	3
33 <i>Navicula capitatoradiata</i> Germain	33	36	54	28	20	59	30	75
34 <i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	54	73	63	33	7	20	17	85
35 <i>Navicula minuscula</i> Grunow	6	5	1	2	2	4	5	10
36 <i>Navicula radiosa</i> Kützing ^a	---	2	---	---	---	---	---	---
37 <i>Navicula rynchocephala</i> Kützing	5	4	4	11	2	6	8	11
38 <i>Navicula shroeterii</i> Meister	53	42	47	12	5	16	62	29
39 <i>Navicula tripunctata</i> (O.F. Müller) Bory	47	53	8	5	11	34	3	0.5
40 <i>Navicula</i> sp. 1	3	4	19	7	3	1	2	3
41 <i>Navicula</i> sp. 2 ^a	---	---	---	3	---	---	---	---
42 <i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	46	61	30	12	7	0.4	13	10
43 <i>Nitzschia clausii</i> Hantzsch	7	3	1	---	2	1	---	1
44 <i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Grunow	37	31	13	15	3	10	21	32
45 <i>Nitzschia flexoides</i> Geitler ^e	2	---	1	---	2	---	---	---

46 <i>Nitzschia cf. hamburugiensis</i> Lange-Bertalot ^e	2	---	1	---	---	---	---	---
47 <i>Nitzschia incospicua</i> Grunow	32	38	9	2	2	0.5	3	0.3
48 <i>Nitzschia linearis</i> (Kützing) W. Smith	17	22	15	13	4	17	9	---
49 <i>Nitzschia. microcephala</i> Grunow ^e	7	---	1	---	3	---	---	---
50 <i>Nitzschia ovalis</i> Arnott ex Grunow	2	1	1	---	---	---	1	---
51 <i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith	22	9	14	6	4	5	8	17
52 <i>Nitzschia sinuata</i> var. <i>delognei</i> (Grunow) Lange-Bertalot	20	36	22	12	3	9	1	1
53 <i>Nitzschia cf umbonata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot ^e	2	---	1	---	---	---	---	---
54 <i>Nupela</i> sp.	7	3	53	26	14	2	10	17
55 <i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg ^e	2	---	1	---	12	---	---	---
56 <i>Pinnularia microestauron</i> (Ehrenberg) Cleve ^e	---	---	---	---	---	---	2	---
57 <i>Pinnularia</i> sp. 1	2	7	2	5	---	2	4	---
58 <i>Pinnularia</i> sp. 2 ^e	2	---	1	---	---	---	---	---
59 <i>Pinnularia</i> sp. 3 ^e	---	---	---	---	---	---	2	---
60 <i>Planothidium frequentissimum</i> (Lange-Bertalot) Round et L. Bukhtiyarova	26	18	7	5	15	0.5	6	9
61 <i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson) Round et Bukhtiyarova	47	48	67	52	11	27	15	71
62 <i>Reimeria sinuata</i> (Gregory) Kociolek et Stoermer	18	21	6	5	2	12	7	21
63 <i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Agardh) Lange-Bertalot	96	102	137	47	---	50	109	100
64 <i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O. Müller	6	1	1	---	---	---	---	7
65 <i>Rhopalodia</i> sp1 ^a	---	---	---	---	---	---	---	1
66 <i>Sellaphora pupula</i> ^a	---	1	---	---	---	---	---	---
67 <i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenberg) William et Round	7	6	24	8	57	0.1	---	0.3

68 <i>Surirella angusta</i> Kützing	4	7	2	4	---	---	2	1
69 <i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	12	31	16	13	---	36	9	22
Central Diatoms								
70 <i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	2	4	1	---	---	---	---	---
71 <i>Melosira varians</i> Agardh	17	61	52	60	---	88	5	21
72 <i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	3	10	1	2	---	27	1	0.5
73 <i>C. pseudostelligera</i> Husted	5	13	1	1	---	---	1	---
74 <i>Stephanodiscus</i> sp. ^a	---	0.2	---	---	---	---	---	---
Species richness	57	58	59	51	39	40	47	47
Diversity index ($H' \log_2$)	2.8	2.9	2.2	3.1	2.7	2.7	1.5	2.1

^a species restricted to associated condition

^c species restricted to epilithic condition

--- not recorded

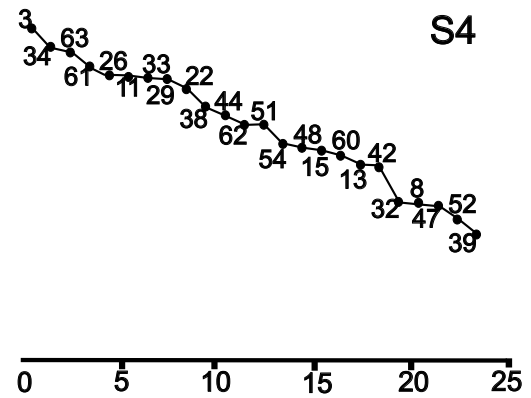
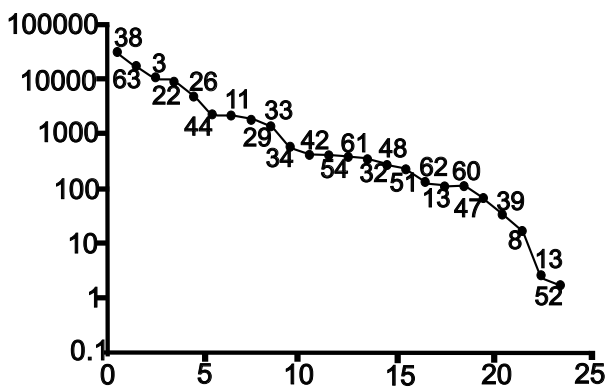
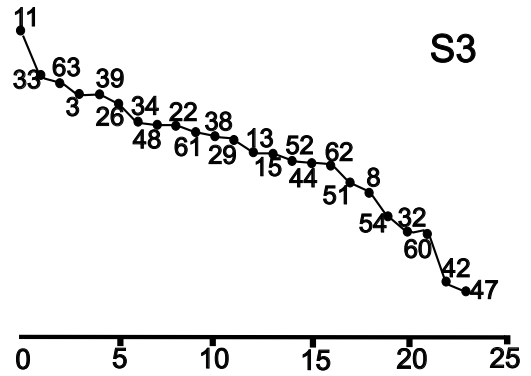
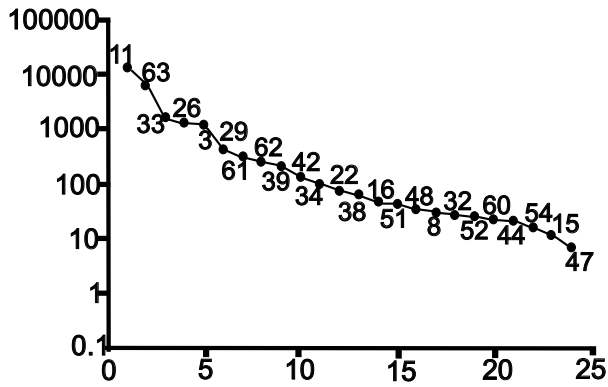
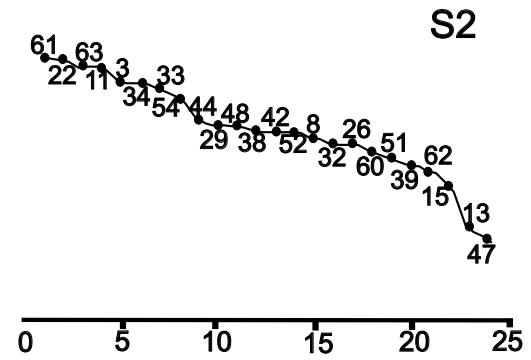
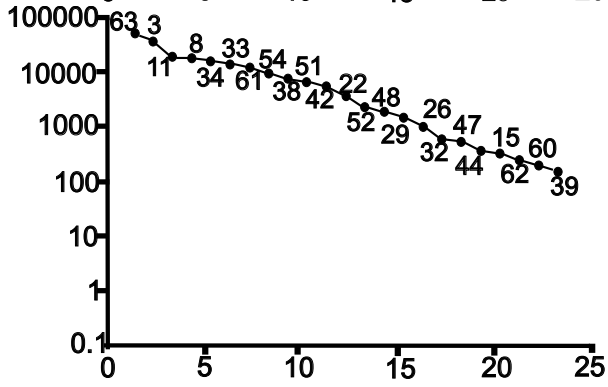
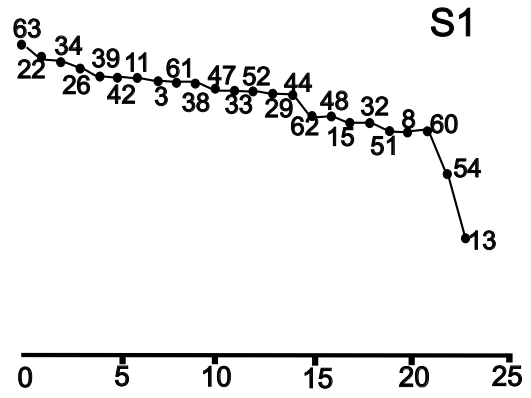
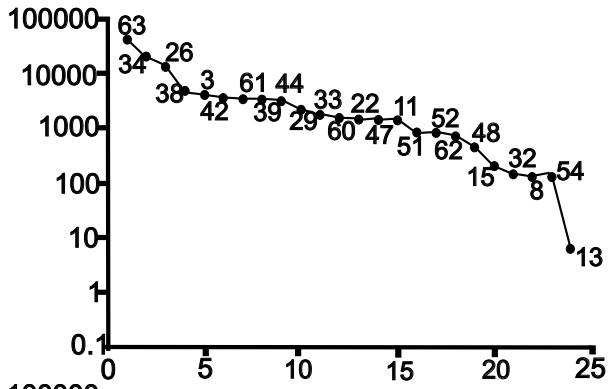


Table 2. Results of the two-way ANOVA for the four sites. The dependent variable was diatom abundance and the factors were the season (S) and substrate (DSB).

Site	DSB		S		S*DSB	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
S1	18.73	0.00	16.8	0.00	9.5	0.00
S2	48.55	0.00	2.2	0.1	18.7	0.00
S3	16.3	0.00	2.2	0.1	0.54	0.6
S4	10.96	0.001	1.9	0.1	11.74	0.00

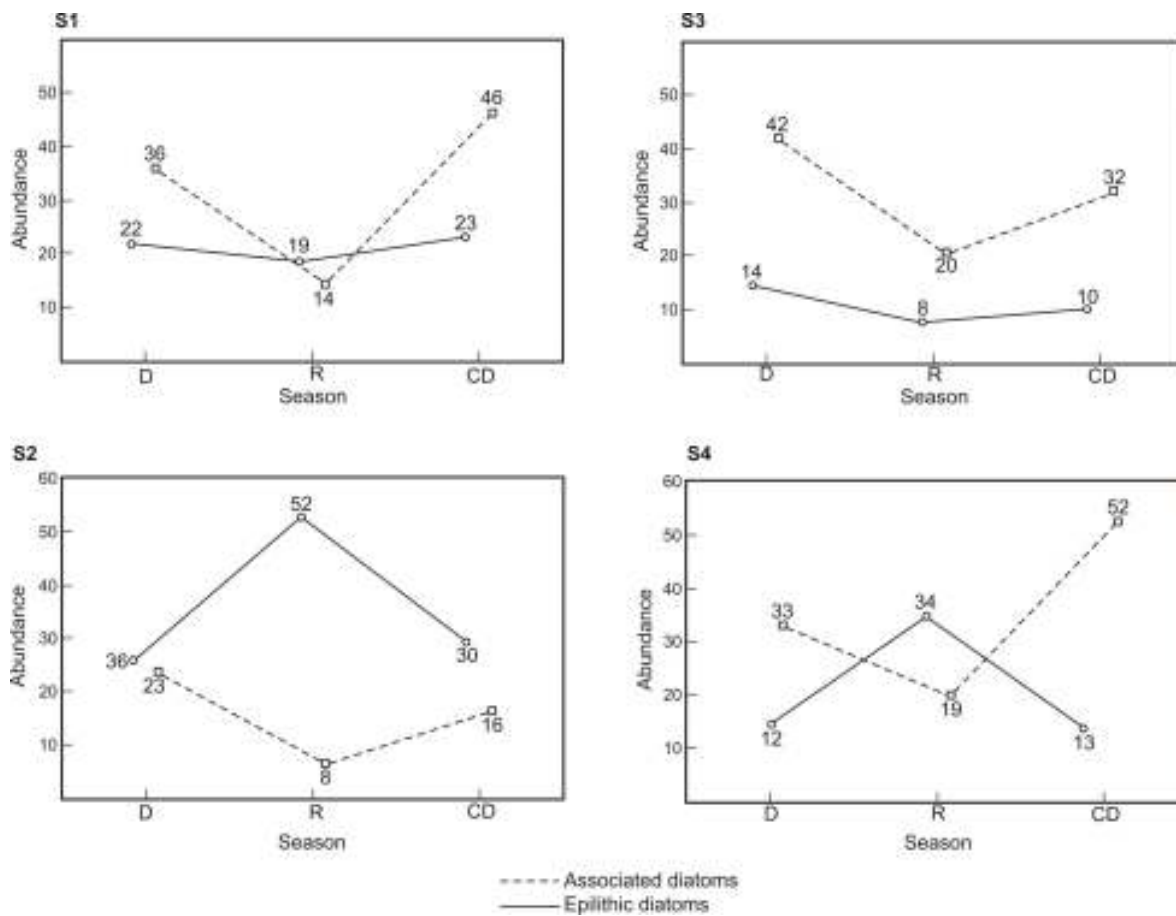


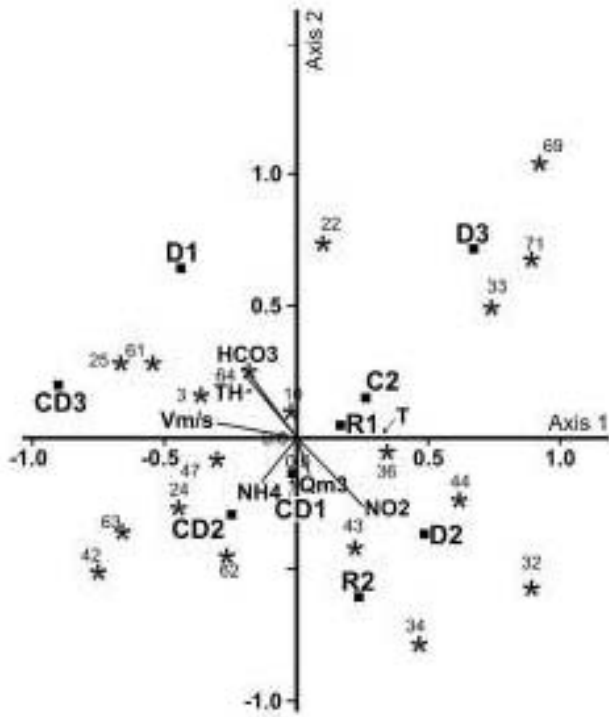
Table 1. Correlation Canonical Correspondence Analysis results for epilithic (E) and associated diatoms (A). The highlighted numbers are the most important variables to each axis.

Physical and chemical variables	S1									S2			S3			S4								
	Axes																							
	E			A			E			A			E			A			E			A		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
N-NH ₄ ⁺	-0.27	-0.40	0.64	0.40	0.75	-0.34	-0.24	-0.44	0.13	-0.64	-0.13	-0.58	-0.42	0.50	-0.06	0.75	0.22	-0.28	-0.71	-0.02	-0.03	-0.02	-0.48	-0.17
N-NO ₂ ⁻	0.50	-0.62	0.37	-0.16	0.72	0.07	0.46	-0.16	0.34	---	---	---	0.27	0.13	-0.60	0.28	0.40	-0.12	0.86	-0.08	0.003	---	---	---
N-NO ₃ ⁻	---	---	---	0.24	0.56	-0.29	-0.36	-0.48	0.45	-0.60	-0.57	-0.45	0.44	-0.25	-0.02	0.33	-0.04	0.06	-0.65	-0.17	0.19	-0.40	-0.07	0.01
SRP	---	---	---	---	---	---	-0.20	0.46	-0.10	0.53	-0.19	0.60	0.66	-0.10	0.14	0.72	0.03	-0.015	0.86	0.05	-0.08	-0.39	0.49	-0.08
TDS	---	---	---	-0.49	-0.66	0.09	-0.52	0.19	0.42	-0.34	0.12	0.86	0.44	0.55	-0.15	0.21	-0.18	-0.22	0.55	-0.13	0.02	-0.39	0.44	0.27
TH	-0.39	0.51	-0.34	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
HCO ₃ ⁻	-0.40	0.63	-0.40	0.14	-0.61	0.002	0.43	-0.01	-0.04	0.72	0.25	0.11	0.16	-0.78	-0.38	---	---	---	0.93	-0.15	-0.05	-0.41	0.51	0.65
	0.63	0.007	0.04	---	---	---	0.01	-0.13	0.84	---	---	---	0.60	0.29	-0.62	---	---	---	0.29	0.16	-0.18	---	---	---

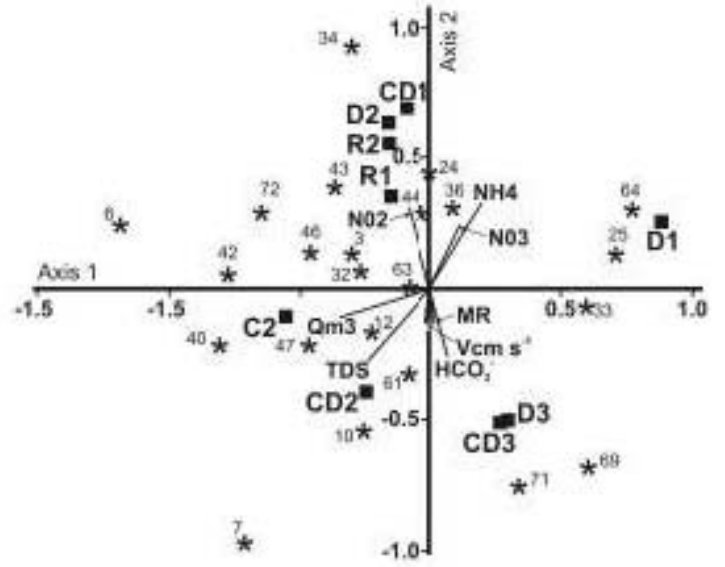
T

Depth (D cm)	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.34	-0.43	-0.29	---	---	---	-0.64	-0.13	-0.15	---	---	---	-0.26	0.13	-0.42
Q (m ³ s ⁻¹)	0.09	-0.32	-0.84	-0.70	-0.27	0.12	-0.54	-0.39	0.66	---	---	---	0.45	0.73	-0.46	---	---	---	-0.83	0.09	-0.18	---	---	---
Current velocity (cm s ⁻¹)	-0.60	0.13	-0.27	-0.02	-0.31	-0.81	---	---	---	-0.92	-0.12	0.21	---	---	---	-0.70	0.29	-0.23	---	---	---	0.41	-0.67	-0.44
MR	---	---	---	0.03	-0.3	0.09	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.87	0.34	-0.12	---	---	---	-0.52	0.49	-0.03
MC	---	---	---	---	---	---	---	---	---	-0.77	0.06	0.56	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
% of variance	40.4	20.0	17.9	37.9	20.8	16.2	33.5	22.9	19.6	65.6	14.1	9.7	54.8	30.4	8.4	70.5	15.5	6.3	73.5	12.5	6.0	62.7	13.7	11.8
% total of variance		78.4			75			75.9			89.3			93.6		92.3			91.9			88.2		

S1

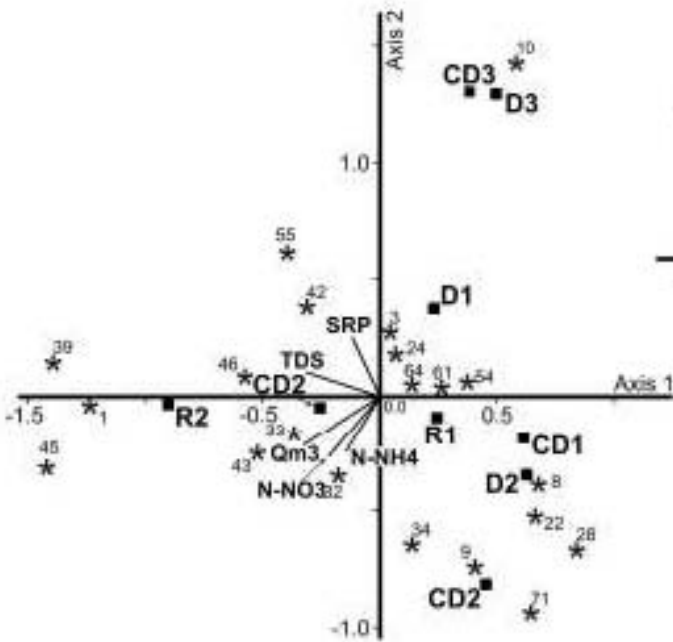


E

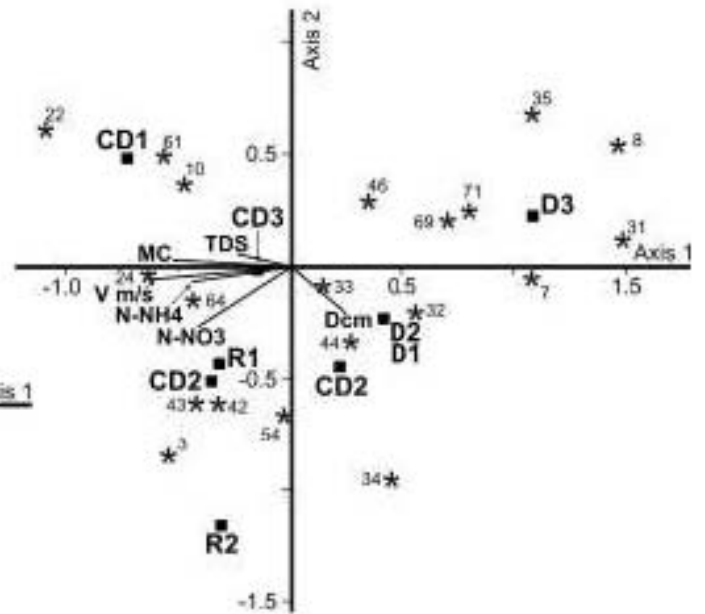


A

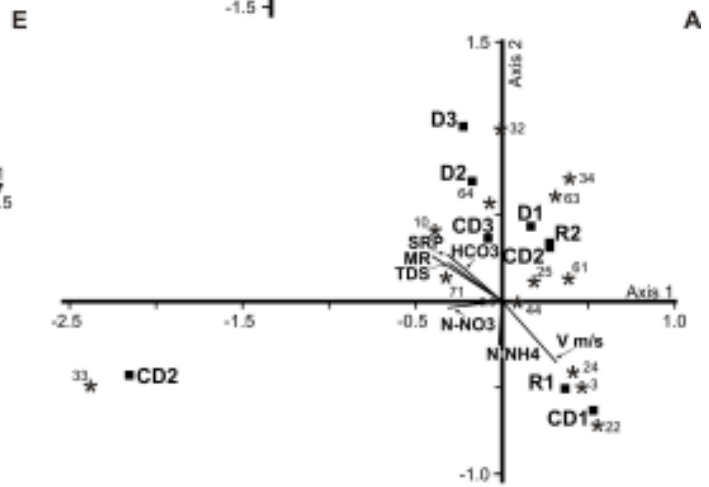
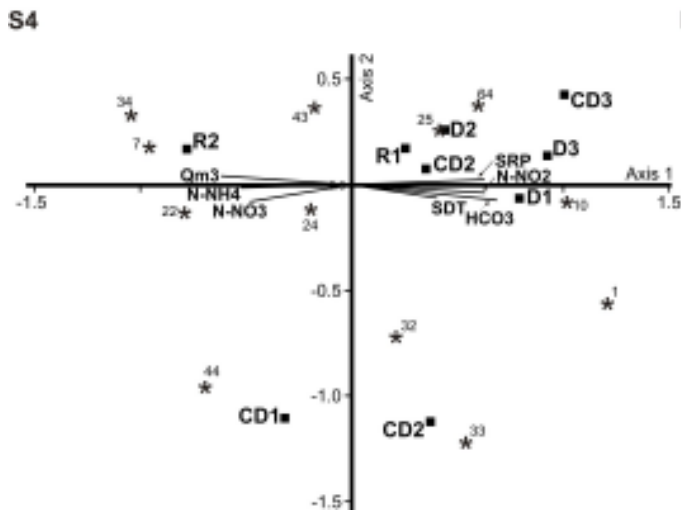
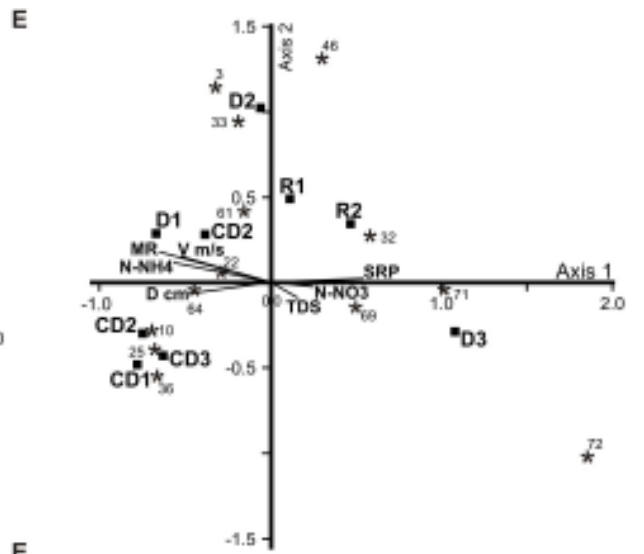
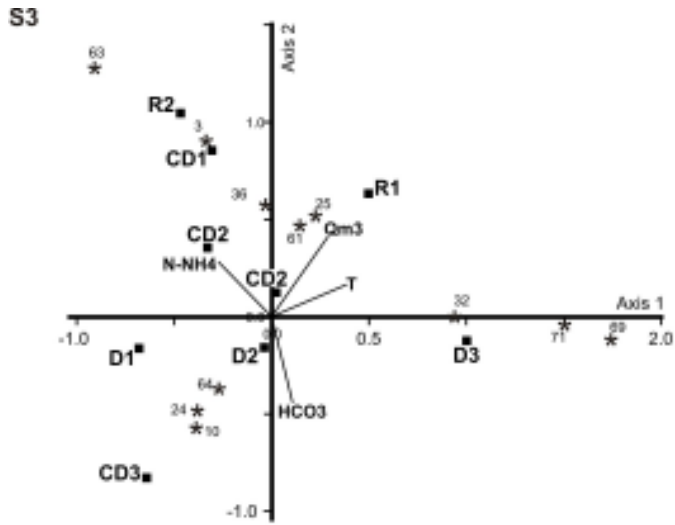
S2



E



A



CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

LA DIVERSIDAD ALGAL

La diversidad algal registrada es similar a otros ríos de montaña de la Franja Volcánica Trans-mexicana (FVTM) de aguas con bajo contenido de materia orgánica (oligotróficos), pH neutros y agua dulce. En promedio la temperatura del agua y las concentraciones de carbonatos de calcio fueron ligeramente más elevadas que otros ríos de la FVTM (Ramírez *et al.*, 2001; Ramírez & Cantoral-Uriza, 2003 y Bojorge-García y Cantoral-Uriza, 2007). La diferencia en temperatura puede deberse a que los ríos colectados se encuentran a menor altitud que los estudiados previamente en la FVTM. Los aportes de origen calcáreo están asociados a la presencia de sedimentos de origen calcáreo en la cuenca (Viascán *et al.*, 1998; Fitz, 2004).

El número de especies por sitio tanto de macroalgas (M) (promedio= 4.5) como de diatomeas (D) (promedio= 59) es similar a la reportada para ríos de montaña de la Franja Volcánica Transmexicana (M= 12, D= 62, Ramírez-Vázquez *et al.*, 2001; M= 13, Ramírez & Cantoral, 2003; D= 31, Bojorge-García & Cantoral-Uriza, 2007), así como para otras regiones del mundo (M= 3.8, Sheath *et al.*, 1986; M= 4.9, Sheath *et al.*, 1989; M= 2.7-3.6, Sheath & Cole, 1992; D= 18-40, Quinn *et al.*, 1983 y D= 52-81, Winter & Duthie, 2000). Las diferencias entre regiones parecen estar relacionadas con características geomorfológicas e hidrológicas particulares de los ríos.

Como se mencionó en el capítulo 4, la comunidad de macroalgas estudiada fue rica y diversa, considerando que la mayoría se trata de ríos oligotróficos. Las algas rojas fueron

el grupo con mayor número de especies y de mayor cobertura. Nuestros resultados difieren de estudios anteriores que reportan que en ambientes lóticos las algas rojas son el grupo minoritario, mientras que las algas verdes las más abundantes (Martínez y Donato, 2003; Necchi *et al.*, 2003; Necchi 1992; Sheath y Cole, 1982). Esto puede estar relacionado con la habilidad fisiológica de las especies de algas rojas como *Paralemanea mexicana*, *Batrachospermum helminthosum* y *Phormidium interruptum* de crecer en condiciones de baja iluminación (Necchi 2004, Carmona *et al.*, 2004, Beltrán *et al.*, 2004), como ocurre en los ríos estudiados producto de la abundante vegetación de ribera que los rodea. Así mismo, la variación de la iluminación a lo largo del cauce influye en gran medida en la distribución discontinua (parches) y la dominancia de pocas especies (patrón más citado para los ríos de montaña) observada en todos los afluentes (Krupek *et al.*, 2007; Necchi 2004, Necchi *et al.*, 2003, Necchi *et al.*, 2000).

La comunidad de macroalgas tuvo diferencias entre los sitios en cuanto a la riqueza de especies, abundancia, diversidad, equitatividad y tipos morfológicos, siendo S1 el de mayor riqueza de especies, abundancia, diversidad, equitatividad y tipos morfológicos, seguido por S3, S2 y S4. En todos los sitios la abundancia de macroalgas fue mayor en la época fría disminuyendo en la época de lluvias, excepto en S2 donde la mayor abundancia se observó en la época de lluvias. En todos los sitios la variación de la temperatura, el caudal del río (descarga) y la concentración iónica, exceptuando en S2, se relaciona con en la distribución de las macroalgas. La importancia de cada uno de estos factores varió en cada uno de los sitios, sin embargo la temperatura y la descarga parecen tener una mayor importancia sobre la distribución de las especies.

De acuerdo a lo descrito en el capítulo 5 la diversidad de las diatomeas bentónicas (epilíticas y asociadas) varió al interior de cada sitio siendo las diatomeas asociadas las de mayor diversidad en todos los sitios, exceptuando en S3 donde las diatomeas no registraron diferencias. La abundancia de las diatomeas asociadas fue mayor que las diatomeas epilíticas en los sitios S1, S3 y S4, mientras que para S2 las diatomeas epilíticas fueron las de mayor abundancia. La abundancia de la comunidad bentónica de diatomeas (considerando que ésta está compuesta tanto por las diatomeas epilíticas como asociadas) sólo varió entre la época de lluvias y la época de secas en S1, siendo en la época de lluvias donde la comunidad fue menos abundante.

Cuando la comunidad bentónica se evaluó separando los sustratos, en todos los sitios se registró un comportamiento estacional relacionado con el volumen de agua. Las diatomeas asociadas disminuyeron su abundancia entre la época seca y la época de lluvias en los sitios S2 y S4 mientras que la abundancia de las diatomeas epilíticas incrementa en estos mismos sitios. En S1 ambas comunidades disminuyeron su abundancia en este mismo periodo.

La relación entre los cambios estacionales de los parámetros fisicoquímicos y la distribución de las especies no mostró relación a nivel cuenca, la relación se registró a nivel temporal en cada? sitio y tuvo diferentes grados de importancia para cada sitio y sustrato. En general la distribución de las diatomeas asociadas estuvo relacionada con la velocidad de corriente y la cobertura o riqueza de macroalgas, mientras que la distribución de las diatomeas epilíticas tuvo relación principalmente con la descarga del río y la temperatura.

ESTRATEGIAS MORFOFISIOLÓGICAS Y REPRODUCTIVAS

La poca variación al interior de cada río, en cuanto a las especies dominantes de macroalgas y la similitud en la riqueza de especies de la comunidad de diatomeas y la baja preferencia para ocupar algún substrato (epilítica o asociada) puede deberse a las estrategias fisiológicas que han desarrollado las algas para colonizar los ambientes lóticos, como: i) la formación de un amplio y denso mucílago extracelular que rodea al talo; ii) la presencia de frústulos con numerosos poros que permiten un intercambio de nutrientes constante con el medio; iii) la presencia de pigmentos accesorios (ficobiliproteínas, clorofila c_1 y c_2) que son mecanismos que permiten una máxima captura de nutrimentos y absorción de luz en sitios con distinta cantidad de luz. Así como de las estrategias reproductivas reconocidas: i) meiosis somática en el desarrollo de gametofitos haploide a partir de las ramas vegetativas de un esporofito diploide microscópico (fase “Chantransia” de las algas rojas); ii) la producción de abundantes espermatangios y carpogonios de talla pequeña; iii) la predominancia de organismos monoicos; iv) la germinación de cigotos en el interior del talo; v) mecanismos específicos de reproducción asexual (clonación, fragmentación y bipartición); vi) así como estructuras de resistencia (esporas, acinetos y auxosporas) que incrementan el éxito reproductivo de la comunidad al soportar cambios en las condiciones ambientales. Respuestas similares han sido observadas en ríos de aguas templadas del sur de California y de la región central de México (Carmona y Vilaclara, 2007; Carmona *et al.*, 2009 y Dudley y D’Antonio, 1991).

FACTORES AMBIENTALES Y LA COMUNIDAD ALGAL

La velocidad de corriente es el factor de mayor importancia en los ríos de montaña de la cuenca Valle de Bravo-Amanalco. Este modela el hábitat físico de los ríos y, por lo tanto, la naturaleza del sustrato, la morfología del cauce, la distribución e intercambio de nutrientes y otros recursos a través del efecto de la fuerza física que actúa en la columna del agua y sobre el sustrato (Hauer & Lamberti, 1996). En el caso de la biota, el flujo de agua impone desafíos para la permanencia espacial y temporal de los organismos. La capacidad adaptativa que tienen los organismos para evitar ser desprendidos del sustrato, disminuir la pérdida de biomasa, capturar los nutrientes y asegurar su permanencia dentro del sistema, se refleja en la estructura comunitaria de las diatomeas y macroalgas de los ríos estudiados (Allan, 1995).

La relación positiva entre riqueza de especies y cobertura de macroalgas registrada a nivel localidad y microambiente (zona de turbulencias y deslizamiento) sugiere que las estrategias morfológicas, fisiológicas y reproductivas registradas en el presente trabajo permiten a las especies instalarse y mantenerse donde hay corrientes de media a alta velocidad (Sheath & Hambrook, 1990; Necchi, 1997; Carmona *et al.*, 2009; Bojorge *et al.*, 2010).

La dominancia de especies penadas y la mayor abundancia registrada en la condición asociada sugiere que las estrategias morfológicas, fisiológicas y reproductivas de las diatomeas les permiten permanecer en condiciones de media a alta velocidad de corriente al reducir el efecto de arrastre (Zapata & Donato, 2005, Hwang *et al.*, 2011, Chathain & Harrington 2008, Stevenson *et al.*, 2010). La poca variación estacional que se registró en la riqueza de especies de diatomeas (epilíticas y asociadas), sugiere que la comunidad está adaptada a condiciones de perturbación intermedia (McCormick &

Stevenson 1991a). Las comunidades algales de los sitios estudiados parecen estar favorecidas por las temperaturas de templadas a frías, ya que se registró la mayor diversidad e incremento de la biomasa en invierno. Everitt & Burkholder (1991) sugieren que esto se debe a una relación fisiológica con el estado reproductivo en organismos afines a regiones templadas de Norteamérica. En el presente trabajo la interacción de la disminución del flujo de agua y el incremento en la temperatura fueron los responsables del recambio de especies registrado en S4 donde los talos de *Phormidium interruptum* disminuyeron su abundancia y talla, con el incremento de la temperatura y disminución del flujo de agua, siendo sustituido por *Mougeotia genuflexa*, especie afín que habita aguas de flujo lento y que presenta su mayor abundancia en la época más cálida (Transeau, 1951; Rout & Gaur, 1994). Asimismo, la disminución o incremento en el flujo de agua en el resto de los sitios estuvo relacionado con el recambio de especies entre la época de lluvias y la de secas. Es posible que el recambio de especies observado sea una parte del proceso de sucesión, que se da en los ríos después de un evento de perturbación por la variación del flujo de agua (Allan, 1995; Hauer & Hill, 1996; Newbury, 1996; Stevenson, 1996; Cushing & Allan, 2001). Sin embargo, debido a la escala y al método que se utilizó en el presente estudio no se pudo registrar este proceso.

El que la riqueza específica y la diversidad fueran mayores en los sitios S1 y S3 puede deberse a que al ser ríos de cuarto orden, las algas que se encuentran en deriva en la columna de agua provenientes de los afluentes río arriba incrementan el número de especies disponibles para colonizar el ambiente, ya que los afluentes tributarios modifican las características químicas e hidráulicas del ambiente, y propician el encuentro de especies en las confluencias (Gari & Corigliano, 2004). De acuerdo al concepto del continuo del río

(Vannote *et al.*, 1980), entre mayor sea el orden del río la cantidad de energía del sistema es mayor, lo cual posibilita la presencia de un mayor número de especies. Otra posibilidad está relacionada con el sitio de mayor heterogeneidad ambiental. Podemos inferir que la velocidad de corriente y descarga elevada, así como el mayor aporte de sólidos disueltos totales (SDT), nutrientes y la mayor heterogeneidad del sustrato, brindan un mayor número de microambientes disponibles lo que incrementa las posibilidades de las especies para establecerse (Rolland *et al.*, 1997; Burliga *et al.*, 2004). En este caso la abundancia de rocas emergentes de gran talla estuvo relacionada con una mayor riqueza específica de macroalgas. De acuerdo con Necchi *et al.* (1995) y Schneck *et al.* (2011) existe una relación positiva entre la riqueza específica y el tamaño y rugosidad del sustrato, mientras que la biomasa parece estar relacionada con la disponibilidad de nutrientes y la disminución del volumen de agua (Hart & Finelli, 1999).

Los sitios (S1 y S3) donde hubo mayor biomasa de macroalgas se caracterizaron por ser los de mayor caudal tener un sustrato dominante de cantos rodados y rocas emergentes, el cual favorece la presencia de zonas de turbulencia y deslizamiento con buena disponibilidad de nutrientes y oxigenación en condiciones de flujo de agua moderado, lo que favorece el establecimiento de la comunidad de macroalgas tal como lo reporta Necchi *et al.*, 1995. Asimismo, las macroalgas y diatomeas dominantes en estos sitios presentan características morfológicas (talla grande, tejidos, filamentos mucilaginosos, crecimientos unicelulares y formas penadas) relacionadas con la resistencia al elevado flujo, lo que da ventajas para un desarrollo de la comunidad algal en condiciones de media a alta perturbación (Sheath & Cole, 1992) resultado de la variación de la precipitación pluvial. Por último, parece ser que la exposición del sustrato tiene mayor importancia para el

desarrollo de la biomasa de las macroalgas que el efecto de abrasión del flujo de agua (Steneck & Dethier, 1994), ya que en los sitios (S1 y S3) donde el sustrato estuvo sumergido durante la mayor parte del año se presentó la mayor biomasa.

MECANISMOS ECOLÓGICOS QUE OPERAN EN LOS RÍOS

Las características morfológicas y reproductivas de los organismos bentónicos registrados en la presente investigación, así como la relativa estabilidad en la riqueza específica en los ríos de estudio, sugieren que las comunidades están adaptadas a condiciones de perturbación intermedia (McCormick and Stevenson 1991) tanto en frecuencia como en intensidad, resultado principalmente de la velocidad de corriente que favorece la circulación de nutrientes y heterogeneidad en el sustrato (McCormick & Stevenson, 1991; Rolland *et al.*, 1997).

El que los ríos de mayor caudal (S1 y S3) tuvieran mayor diversidad que los ríos de menor caudal (S2 y S4) y que en promedio en la época de secas frías (época con caudal intermedio entre secas calidas y lluvias) se registrará la mayor diversidad indica que la comunidad se ve favorecida por una velocidad de corriente moderada (Sheath & Cole, 1992; Necchi *et al.*, 2000; Necchi *et al.*, 2003). De acuerdo al patrón observado se puede considerar que la velocidad de corriente moderada favorece un nivel de perturbación intermedia, ya que en varios trabajos se ha reportado la mayor diversidad en regimenes de perturbación intermedia debido a que en estos niveles de perturbación pueden coexistir los colonizadores rápidos y las especies más competitivas (Townsend y Scarsbrook, 1997; Huston, 1994; Connell, 1978).

La menor diversidad y riqueza específica en algunos de los ríos estudiados pudo estar relacionado con dos mecanismos. El primero y más consensuado en la literatura de los ríos es lo propuesto por Prats (1991), quien sugiere que la riqueza y abundancia de las especies de las comunidades de los ríos tropicales están sujetas a cambios hidrológicos, físicos y químicos más que a relaciones intra e inter específicas. El segundo podría deberse a la exclusión competitiva que se da en los lugares con poca perturbación (Connell, 1978). Nuestros resultados sugieren que las comunidades de macroalgas y de diatomeas epilíticas están relacionadas con cambios ambientales más que con la interacción entre las especies. Por ejemplo, la presencia y variación de la abundancia de *Mougeotia genuflexa* y *Melosira varians* están relacionadas con la disminución del flujo de agua y el incremento de la temperatura, mientras que *Phormidium interruptum*, *Nostoc palmeloides*, *Sirodotia suecica* y *Paralemanea mexicana* registraron sus mayores abundancias en los periodos fríos y con flujo de agua moderados.

El patrón observado en la comunidad de diatomeas bentónicas puede estar relacionado con la posibilidad que tienen las especies a migrar de una condición a otra en espacios reducidos (milímetros y centímetros a metros), ya sea por el transporte de la corriente (Vannote *et al.*, 1980), la dispersión por macroinvertebrados o vertebrados acuáticos (Kristiansen, 1996) o por el incremento de la cobertura de las macroalgas que sirven como refugio (Bojorge *et al.*, 2010). La facilitación puede ser el mecanismo responsable de la diferencia registrada entre las abundancias de la comunidad de diatomeas epilíticas y la comunidad de diatomeas asociadas a macroalgas.

Con base en lo expuesto anteriormente podemos pensar acerca de la operación de algunos mecanismos que determinan la estructura de las comunidades de diatomeas y de macroalgas en

ambientes lóticos de montaña. La hipótesis de perturbación intermedia puede explicar la dinámica comunitaria de diatomeas y macroalgas de los ambientes lóticos, teniendo mayor incidencia sobre la comunidad de macroalgas. Los patrones observados en su mayoría son resultado de la variación de más de un factor como intensidad luminosa, velocidad de corriente, tipo y tamaño de sustrato, concentración de nutrientes principalmente. Es posible sin embargo identificar factores clave, esto es, aquellos que al verse modificados tienen consecuencias sobre otros factores y sobre la comunidad estudiada. En el caso de los ambientes lóticos podría ser la intensidad de la corriente, ya que interviene en la disponibilidad de nutrientes, la cantidad de oxígeno, la variación de la intensidad luminosa producto de las partículas suspendidas, la remoción de los sustratos y la reducción y/o modificación de las características morfológicas de las macroalgas que dependen de la especie, de su respuesta adaptativa al sitio y de su estado de desarrollo. Las formas de crecimiento dominantes (filamentos libres, filamentos gelatinosos y pseudo-tejidos), las estructuras de fijación (rizoides), la abundante ramificación de algunas macroalgas como *Sirodotia suecica* y *Paralemanea mexicana*, así como la presencia de numerosos espermatangios y carpogonios en *S. suecica*, se consideran estrategias que permiten a las especies instalarse y mantenerse en altas velocidades de corriente e incrementar el éxito reproductivo (Sheath & Hambrook, 1990; Necchi, 1997; Carmona *et al.*, 2009).

AFINIDAD COMUNITARIA EN RÍOS DE MONTAÑA

La riqueza y diversidad de la comunidad de macroalgas y diatomeas en la cuenca de Valle de Bravo-Amanalco sugiere cierta estabilidad en la fisicoquímica del agua a nivel cuenca, condición que ha sido reportada a nivel de río para ríos de montaña de regiones templadas (Ward, 1992). Los cambios en la composición específica en un sitio determinado a lo largo del tiempo estuvieron relacionados principalmente con los cambios del volumen de agua, lo cual sugiere una estacionalidad definida por la precipitación pluvial, como se

espera para ríos de regiones tropicales (Richter, 2008). La mayor abundancia de las especies se relacionó con temperaturas bajas y altas concentraciones de dióxido de sílice (SiO_2) (*Rhoicosphenia abbreviata*, *Cymbella mexicana*, *Pinnularia borealis*, *Prasiola mexicana* y *Nostoc palmeloides*), similar a lo registrado para otros ríos de montaña de la Región Central de México y en ríos de regiones frías a templadas del mundo (Castaño-Uribe, 2002). Sin embargo, la temperatura tuvo un intervalo de variación estrecho, comparado con las latitudes templadas (Blum, 1956).

La conjunción de la estacionalidad pluvial con temperatura templada es consecuencia de la combinación altitud-latitud en la que se encuentra la cuenca. Por ello, los ríos de montaña o de alta montaña de regiones tropicales pueden considerarse ambientes particulares en los que se desarrollan comunidades diferentes que las de los ríos de menor altitud de las regiones tropicales.

La presencia de un grupo de diatomeas como *Navicula schroeteri*, *Amphipleura lindheimeri*, *Achnanthes inflata* y *Navicula mutica* var. *mutica*, que han sido reportadas en cuencas que presentan aguas cálidas con elevada concentración de bicarbonato (Cantoral-Uriza *et al.*, 1997; Montejano *et al.*, 2000), puede estar relacionada con el origen geológico de la cuenca, ya que en algunas zonas de esta encontramos la presencia de sedimentos de origen calcáreo y rocas metasedimentarias los cuales pueden estar determinando la concentración de bicarbonatos en los ríos estudiados.

Los ríos de montaña de la Faja Volcánica Trans-mexicana (FVTM) tienen una flora que parece compartirse con aquellas de afinidad a temperaturas templadas. Esto indica la presencia y abundancia de especies que han sido previamente registradas en ríos de la

FVTM (Ramírez-Vázquez *et al.*, 2001; Ramírez-Vázquez & Cantoral-Uriza, 2003; Carmona & Vilaclara, 2007) y en regiones templadas del mundo (Sheath & Cole, 1992; Sheath *et al.*, 1994; Kumano, 2002; Kwandrans *et al.*, 2002). Ejemplo de estos son las macroalgas *Paralemanea mexicana*, *Prasiola mexicana*, *Nostoc palmeloides*, *Sirodotia suecica* y *Vaucheria bursata*; o bien, las diatomeas *Cocconeis placentula*, *Achnantheidium minutissimum*, *Achnanthes lanceolata*, *Rhoicosphenia abbreviata* y *Gomphonema parvulum*.

Con base en lo expuesto a lo largo de este capítulo podemos concluir que:

- 1) Los afluentes de la cuenca Valle de Bravo-Amanalco estudiados presentaron una composición fisicoquímica y taxonómica relativamente semejante. Sin embargo, en cada sitio la abundancia de las especies presentó cambios relacionados con las características morfológicas del cauce, tales como tipo y tamaño de sustrato así como disponibilidad de nutrientes, luz y volumen de agua. Los cambios estacionales de estas variables ambientales influyen de manera diferencial sobre la comunidad algal, lo cual sugiere que las variables ambientales evaluadas actúan de distinta manera sobre la comunidad algal de los arroyos de montaña de las regiones tropicales dependiendo a la escala espacial a la que se estudie.
- 2) La velocidad de corriente puede considerarse un factor clave que influye sobre la distribución espacial y temporal de la comunidad, ya que al modificarse tienen consecuencias sobre otros factores y directamente sobre la comunidad de algas bentónicas.
- 3) El orden del arroyo puede ser un factor que influye en la riqueza y diversidad de la comunidad algal bentónica, ya que en el presente trabajo se observó una tendencia a

que a mayor orden en los arroyos se registró mayor riqueza de especies y diversidad.

- 4) La perturbación ambiental puede ser un mecanismo que influye en la estructura (específica y fisonómica) de la comunidad de las algas bentónicas, ya que las características morfofisiológicas y reproductivas de las especies registradas parecen estar adaptada a condiciones de perturbación intermedia en cuanto a velocidad de corriente. Así mismo, se propone que la facilitación puede ser el mecanismo responsable de la diferencia registrada entre las abundancias de la comunidad de diatomeas epilíticas y la comunidad de diatomeas asociadas.
- 5) La presencia de especies afines a aguas de templadas a frías, así como la existencia de estrategias morfofisiológicas y reproductivas similares a las reportadas para arroyos de montaña de regiones tropicales y arroyos de regiones templadas sugiere que la comunidad de algas bentónica de todos los ríos de la FVTM puede ser muy similar en cuanto a riqueza.
- 6) Se supone que si las comunidades de algas bentónicas de los ríos de montaña de la FVT son similares, los mecanismos ecológicos que operen sobre estas comunidades sean los mismos que los propuestos en este trabajo.
- 7) La similitud de la comunidad bentónica de los ríos de montaña de regiones tropicales con ríos de regiones templadas va a estar determinada por las características ambientales resultado de la relación altitud-latitud.
- 8) Se recomienda que para estudios posteriores se realice primero la tipificación de los ríos para disminuir el efecto de la relación altitud-latitud.

REFERENCIAS

Aboal, M., M.A. Puig & G. Soler. 1996. Diatom assemblages in some Mediterranean temporary streams. *Archiv für Hydrobiologie* 136: 509-527.

Allan, D.J. 1996. Stream Ecology Structure and Function of Running Water. Chapman & Hall. London. 388 p.

American Public Health Association (APHA). 1995. Standard methods. 19th Edition. American Public Health Association, Washington, USA. 221 p.

Angelier, E. 2002. Ecología de las aguas corrientes. Editorial ACRIBIA, S.A. Zaragoza, España. 217 p.

Antoniades, D. & M.S.V. Douglas, 2002. Characterization of high arctic stream diatom assemblages from Cornwallis Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Botany* 80: 50-58.

ASTM. 1989. Annual Book at ASTM. Standards Worldwide, USA. 125 p.

Battarbee, R.W. 1986. Diatom analysis. In Berglund, B. E (ed). Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology. Jhon Wiley and Sons, New York 869 p.

Bellunesi National Park (south-eastern Alps). *Fundamental and Applied Limnology/ Archiv für Hydrobiologie* 17: 117-133.

Beltrán, M.Y., J. Carmona & G. Vilaclara. 2005. Microhabitat and plant morphology in populations of fresh water *Blennothrix ganeshii* (Oscillatoriaceae, Cyanophyceae) from central Mexico. *Archives für Hydrobiologie Supplements 159/ Algological Studies* 117: 133-146.

Blum, J.L. 1956. The ecology of river algae. *The Botanical Review* 22: 291-341.

Bojorge-García, M. & E.A. Cantoral-Uriza. 2007. Estructura comunitaria de diatomeas asociadas a talos de *Prasiola mexicana* (Chlorophyta) en el río Magdalena, D. F. *Hidrobiológica* 17: 11-22.

Bojorge-García, M., J. Carmona, Y. Beltrán & M. Cartagena. 2010. Temporal and spatial distribution of macroalgal communities of mountain streams in Valle de Bravo Basin, central Mexico. *Hydrobiologia* 641: 159-169.

Bruno, J.F., J.J. Stachowicz & M.D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.

Burkholder, J.J. 1996. Interactions of benthic algae with their substrata. In: Stevenson R.J., M.L. Bothwell and R.L. Lowe (eds), *Algal ecology*. 253-289 pp. Academic Press San Diego, California, USA.

Burliga, A.L.M., A. Schwarzbald, E. Lobo & V.D. Pillar. 2004. Functional type in epilithon algae communities of the Maquiné River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16: 369-380.

Cantonati, M & D. Spitale. 2009. The role of environmental variables in structuring epiphytic and epilithic diatom assemblages in springs and streams of the Dolomiti Bellunes National Park (southeastern Alps). *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie* 174: 117-133.

Cantoral-Uriza, E., J. Carmona-Jiménez & G. Montejano. 1997. Diatoms of calcareous tropical springs in the central region of Mexico. *Cryptogamie Algologie* 18: 19-46.

Cardinale, B.J., H. Hillebrand & D.F. Charles. 2006. Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94: 609-618.

Carmona, J, Y. Beltran-Magos & L. Collado. 2005. Taxonomy and distribution of freshwater *Blennothrix ganeshii* Watanabe et Komárek (Oscillatoriaceae, Cyanophyceae) from central México. *Nova Hedwigia* 80(3-4):323-334.

Carmona, J, M. Bojorge-García, Y. Beltrán & R. Ramírez-Rodríguez. 2009. Phenology of *Sirodotia suecica* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in a high-altitude stream in central Mexico. *Phycological Research* 57: 118-126.

Carmona, J., G. Montejano & E. Cantoral. 2004. The distribution of Rhodophyta in streams of Central Mexico. *Archiv für Hydrobiologie/Algological Studies Suppl.* 114: 39–52.

Carmona, J., G. Montejano & O. Jr. Necchi. 2006. Ecology and morphological characterization of gametophyte and ‘Chantransia’ stages of *Sirodotia huillensis* (Batrachospermales, Rhodophyta) from a stream in central Mexico. *Phycological Research* 54: 108–15.

Cartajena, M.G. & J. Carmona. 2009. Morphological and ecological characterization of Charales (Chlorophyta) from calcareous tropical streams in Mexico. *Cryptogamie Algologie* 30 (3): 193-208.

Castaño-Uribe, C. 2002. Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot y global climatic sensor. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). 367 P.

Chatháin, B.N. & T.J. Harrington. 2008. Benthic diatoms of the River Deel: Diversity and community structure. *Biology and Environment: P Proceedings of the royal Irish academy* 108B (1): 29–42.

Comte, K & A. Cazaubon. 2002. Structural variations of epiphytic diatom communities on three macrophytes in a regulated river (Durante), in South-East of France. *Annales de Limnologie/International Journal of Limnology* 38: 297-305.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Cushing C.E. & J.D. Allan. 2001. *Streams: Their ecology and life*. Academic Press. 366 p.

Dodd, W. 2002. *Freshwater Ecology: Concepts and Environmental Applications*. Academic Press. San Diego California. 553 p.

Dudgeon, D. 2008. Tropical stream ecology. Academic Press. 370 p.

United States Environmental Protection Agency (USEPA). 2000. Nutrient criteria technical guidance manual rivers and streams. Office of Water. United States of America.

Everitt D.T. & J.M. Burkholder. 1991. Seasonal dynamics of macrophyte communities from a stream flowing over granite flatrock in North Carolina, USA. *Hydrobiologia* 222: 159-172.

Ferrusquía-Villafranca, F. 1998. Geología de México: una sinopsis. In: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds), Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, México. 792 p.

Fitz-Díaz, E., G. Tolson., A. Camprubí, M.A. Rubio-Ramos & R.M. Prol-Ledesma. 2008. Deformación, vetas, inclusiones fluidas y la evolución tectónica de las rocas cretácicas de Valle de Bravo, Estado de México, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 25: 59-81.

García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. México. 246 p.

Gari N. & M.C. Corigliano. 2004. La estructura del perifiton y de la deriva algal en arroyos serranos. *Limnética* 23 (1-2): 11-24

Greenberg, T. & Clesceri. 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. 16th ed. APHA, Washington, D.C. 874 p.

Guiller P.S. & B. Malmqvist. 2004. The Biology of Streams and Rivers. Oxford University Press. Great Britain. 296 p.

Hart, D.D. & C.M. Finelli. 1999. Physical-biological coupling in streams: The pervasive effects of flow on benthic organisms. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 30: 363-395.

Hauer, R.F. & W.R. Hill. 1996. Temperature, light and oxygen. In: Hauer, R.F., & G.A. Lamberti. *Methods in Stream Ecology*. Academic Press. United States of America. 674 p.

Henao, J. 1988. Introducción al manejo de Cuencas Hidrográficas. Universidad de Santo Tomas. Centro de Enseñanza Desescolarizada. Colombia. 396 p.

Holmes, N.T.H. & B.A. Whitton. 1977. The macrophytic vegetation of the River Tees in 1975: observed and predicted changes. *Freshwater Biology* 7: 43-60.

Huston, M.A. 1994. Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. Great Britain. 681 p.

Hwang, S., Kim, N.Y. Yoon, S.A. Kim, B. Park, M.H. You, K. Lee, H. Kim, H.S. Kim, Y.J. Lee, J. Lee, O.M. Shin, J.K. Lee, E.J. Jeon, S.L & Joo, H.S. (2011). Distribution of benthic diatoms in Korea rivers and streams in relation to environmental variables. *Annales de Limnologie International Journal of limnology* **47**, s15s3.

IDECA, 1999. Estudio Limnológico de la presa Valle de Bravo, México. Informe para GRAVAMEX (Gerencia Regional de Aguas del Valle de México). CNA.

INEGI, 2000. Síntesis de información geográfica del Estado de México. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México.

INEGI, 2003. Carta topográfica San Miguel Zinacatepec, E14A37., esc. 1:50,000.

INEGI, 2004. Carta topográfica Valle de Bravo, E14A46., esc. 1: 50,000.

INEGI, 2005. Carta topográfica Villa de Allende, E14A36, esc. 1: 50,000.

INEGI, 2006. Carta topográfica Volcán Nevado de Toluca, E14A47, esc. 1: 50,000.

Krammer, K & H. Lange-Bertalot. 1986. 2/1. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. In: Ettl H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa.. G. Fischer Verlag, Stuttgart 876 p.

Krammer, K & LangeBertalot, H. 1988. 2/2. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae. Epithemiaceae. Surirellaceae. In: Ettl H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa. G. Fischer Verlag, Stuttgart. 596 p.

Krammer, K and LangeBertalot, H. (1991a). 2/3. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa. G. Fischer Verlag, Stuttgart. 576 p.

Krammer, K. & H. Lange-Bertalot. 1991b. 2/4. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnantheaceae. Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. In: Ettl, H., G. Gärtner, J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. G. Fischer Verlag, Stuttgart 437 p.

Krebs, C.J. 1985. Ecología: Estudios de la distribución y la abundancia. HARLA. México. 753 p.

Kristiansen, J. 1996. Dispersal of freshwater algae: a review. *Hydrobiologia* 336: 151-157.

Krupek, R.A., C.C.Z. Branco & C.K. Peres. 2007. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas da bacia de drenagem do Rio das Pedras, região centro-sul do Estado do Paraná, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 173-182.

Kumano, S. 2002. Freshwater red algae of the world. Biopress Limited, Bristol, UK, 375 p.

Lowen, R.L. & G.G. Lalibert. 1996. Benthic stream algae: Distribution and structure. In: Hauer, R.F. & G.A. Lamberti. *Methods in stream ecology*. Academic Press. United States of America. 674 p.

Luttenton, M.R. & C. Baisden. 2006. The relationships among disturbance, substratum size and periphyton community structure. *Hydrobiologia* 561: 111-117.

Lowen, R.L. & G.D. Laliberte. 1996. In: Hauer, R. & G. Lamberti. 1996. *Methods in stream ecology*. Academic Press. 381 p.

Marker, A.F., R.J. Clarke & J.A. Rother. 1986. Changes in epilithic population of diatoms, grazed by chironomid larvae, in an artificial recirculating stream. In: Round, F. (ed). *Proceedings of the 9th International Diatom Symposium*. Biopress, Bristol, UK 480 p.

Martínez, L.F. & J. Donato. Efecto del caudal sobre la colonización de algas en un río de montaña tropical (Boyáca, Colombia). *Caldasia* 25 (2): 337-354.

McCormick, P.V. & R.J. Stevenson. 1991. Grazer control of nutrient availability in the periphyton. *Oecologia* (Berlin)? 86: 287-291.

McCormick, P.V. & R.J. Stevenson. 1991. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology* 72: 1835-1848.

Merino, M., E. Monroy, S. Castillo, J. Ramírez, M. Gallegos & J. Alcocer. 2003. Wind-driven upwelling indicated by hydrological variability in a tropical eutrophised reservoir, Valle de Bravo, México. En 4th International Conference on Reservoir Limnology and

Water Quality: 228-231. Institute of Hydrobiology. Academy of Sciences of the Czech Republic, České Budějovice, 389 p.

Monroy, E. 2004. Hidrología del embalse Valle de Bravo, México. Tesis de Maestría. Química acuática. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 98 p.

Montejano, G., J. Carmona-Jiménez & E. Cantoral-Uriza. 2000. Algal communities from calcareous springs and stream in La Huasteca, central Mexico: A synthesis. In: Munawar, M., S.G. Lawrence, I.F. Munawar & D.F. Malley. Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope. 451 p.

Murueta, L.N. 2006. Estudio de la actividad depredadora de protozoarios planctónicos bacterívoros sobre el control y abundancia del picofitoplancton en el embalse Valle de Bravo, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 93 p.

Nautiyal, R.P. & H.R. Singh. 2000. Species richness and diversity of epilithic diatom communities on different natural substrates in the coldwater river Alaknaya. *Tropical Ecology* 41: 255-258.

Necchi, O. Jr. 1992. Macroalgae dynamics in a spring in São Paulo State, southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 124 (4): 489-499.

Necchi, O. Jr. & J.C.L. Moreira. 1995. Longitudinal distribution of macroalgae in two tropical lotic ecosystems from southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 135: 113-128.

Necchi, O. Jr. 1997. Microhabitat and plant structure of *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) populations in four streams of São Paulo State, southeastern Brazil. *Phycological Research* 45: 39-45.

Necchi, O. Jr., C.C.Z. Branco & L.H.Z. Branco. 2000. Distribution of stream macroalgae in São Paulo State, southeastern Brazil. *Algological studies* 97: 43-57.

Necchi O. Jr., L.H.Z. Branco & C.C.Z. Branco. 2003. Ecological distribution stream macroalgae communities from a drainage basin in the Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63 (4): 635-646.

Necchi, O. Jr. 2004. Photosynthetic responses to temperature in tropical lotic macroalgae. *Phycological Research* 52: 140-148.

Newbury, R.W. 1996. Dynamics of flow. In: Hauer, R.F. & Lamberti G.A. Methods in Stream Ecology. Academic Press. United States of America. 674 p.

Ní Chatháin, B & T.J. Harrington. 2008. Benthic diatoms of the river Deel: Diversity and community structure. *Biology and environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 108: 29-42.

Novelo, E., 1998. Floras ficológicas del Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias. UNAM., México. 599 p.

Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164 (3877): 262-270.

O'Quinn, R. & M.J. Sullivan. 1983. Community structure dynamics of epilithic and epiphytic diatoms in a Mississippi stream. *Journal of Phycology* 19: 123-128.

Olvera, V. 1992. Estudio de la eutrofización de la presa Valle de Bravo, México. *Ingeniería Hidráulica* (mayo-diciembre): 148-162.

Olvera-Viascan, V., L. Bravo-Inclán & J. Sánchez-Chávez. 1998. Aquatic ecology and management assessment in Valle de Bravo reservoir and its watershed. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1: 277-290.

Passy, S.I. 2001. Spatial paradigms of lotic diatom distribution: A landscape ecology perspective. *Journal of Phycology* 37: 370-378.

Perló, C.M. & R.A. González. 2005. ¿Guerra por el agua en el Valle de México? Estudio sobre las relaciones hidráulicas entre el Distrito Federal y el Estado de México. UNAM, Fundación Friedrich Ebert Stiftung, México. 143 p.

Potapova, M. 1996. Epilithic algal communities in rivers of the Kolyma Mountains, NE Siberia, Russia. *Nova Hedwigia* 63: 309-334.

Pouličková, A., P. Hájková, P. Křenková & M. Hájek. 2004. Distribution of diatoms and bryophytes on linear transects through spring fens. *Nova Hedwigia* 78: 411-424.

Prats, N. 1991. Present trends in river studies. In: Ros, J.D. & N. Prats (eds). Homage to Ramon Margalef, or why there is such pleasure in studying nature. *Oecologia Aquatica*: 1-12.

Ramírez, G., S. Nandini., S. Samara, E. Robles, I. Cuesta & M. Hurtado. 2002. Seasonal variations of zooplankton abundante in the freshwater reservoir Valle de Bravo (Mexico). *Hydrogeologia* 467: 99-108.

Ramírez, R.R. & J. Carmona. 2005. Taxonomy and distribution of freshwater *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) in central Mexico. *Cryptogamie Algologie* 26 (2): 1-12.

Ramírez, M. & E. Cantoral-Uriza. 2003. Flora algal de ríos templados en la zona occidental de la cuenca del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 143-194.

Ramírez-Rodríguez, R. 2004. Taxonomía y distribución de *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) en ambientes lóticos de la región central de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 90 p.

Ramírez-Rodríguez, R. 2006. Caracterización del microhabitat, variación morfológica y reproductiva en poblaciones de *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) en ríos de la región

central de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 103 p.

Ramírez-Rodríguez, R., J. Carmona & C. Martorell, 2007. Microhabitat and morphometric variation in two species of *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) from stream in central Mexico. *Aquatic Ecology* 41: 161-168.

Ramírez-Vázquez, M., Y. Beltrán-Magos, M. Bojorge-García, J. Carmona-Jiménez, E.A. Cantoral-Uriza & F. Valadez-Cruz. 2001. Flora algal del río la Magdalena Distrito Federal, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68: 45-67.

Richter, M. 2008. Tropical mountain forests – distribution and general features. In: The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot. (Ed) Gradstein, S.R. J. Homeier & D. Gansert Göttingen. Centre for Biodiversity and Ecology. *Biodiversity and Ecology Series* 2: 1-18.

Rimet, F., L. Ector, H.M. Cauchie & L. Hoffmann. 2004. Regional distribution of diatom assemblages in the headwater streams of Luxemburgo. *Hydrobiologia* 520: 105-111.

Rolland, T., S. Fayolle, A. Cazaubon & S. Pagnetti. 1997. Methodical approach to distribution of epilithic and drifting algae communities in a French sub-alpine river: Inferences on water quality assessment. *Aquatics* 59: 57-73.

Rott, E & P. Pfister. 1988. Natural epilithic algal communities in fast-flowing mountain streams and rivers and some man-induced changes. *Verh International Verein Limnology* 23: 1320-1324.

Round, F.E. 1984. The ecology of Algae. Cambridge University Press. 664 p.

Rout, J. & J.P. Gaur. 1994. Composition and dynamics of epilithic algae in a forest stream at Shillong (India). *Hydrobiologia* 291: 61-74.

Rushforth, S.R., I. Kaczmarek & J.R. Johansen. 1984. The subaerial diatom flora of Thurston lava tube, Hawaii. *Bacillaria* 7: 135-157.

Schneck, F., A. Schwarzbald & A.S. Melo. 2011. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 1049-156.

Secretaría del Medio Ambiente del Estado de México (SMAEM). 2002. Ordenamiento Ecológico de la Cuenca de Valle de Bravo-Amanalco. Tomo I. Diagnóstico y Tomo II. Modelo de Ordenamiento. UAEM-Gobierno del Estado de México, Secretaría de Ecología. 80 p.

Steneck, R.S. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.

Stevenson, R.J. 1996. An introduction to algal ecology in fresh water benthic habitat. In: Stevenson, R.J., M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds), Algal ecology. 1-26 p. Academic Press.

San Diego, California, USA.

Stevenson, R.J. Pan, Y & H. Van Dam. 2010. Assessing environmental conditions in rivers and streams with diatoms In 'The Diatoms application for the environmental and earth sciences. Eds Smol, J.P and Stoermer, E. Cambridge University press United kingdom. pp. 5785.

Sheath, R.G. & K.M. Cole, 1992. Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* 28: 448-460.

Sheath, R.G. & J.A. Hambrook. 1990. Freshwater ecology. In: Cole, K.M. & R.G. Sheath (Eds). *Biology of the Red Algae*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 423-453.

Soininen, J. 2004. Determinants of benthic diatom community structure in Boreal streams: The role of environmental and spatial factors at different scales. *International review of Hydrobiology* 89 (2) 139-150.

Townsend, C.R. & M.R. Scarbrook. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnology Oceanography* 42(5): 938-949.

Transeau, E.N. 1951. *The Zygnemataceae*. Ohio State University Press, Columbus. Vol XXVI 311-388 p.

Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, K.R. Sedell & C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.

Vanormelingen, P., E. Verleyen & W. Vyverman. 2008. The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and Conservation* 17: 393-405.

Ward, J.V. 1992. A mountain river en *The rivers Handbook: Hydrological and ecological* Volumen 1. Editado por Calow P. & G.E. Petts. Oxford Blackwell Scientific Publications. London. 511 p.

Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. United States of America. 385 p.

Wiens, J.A. 1976. Population responses to patchy Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 81-120.

Winter, J.G. & H.C. Duthie. 2000. Stream epilithic, epipellic and epiphytic diatoms: habitat fidelity and use in biomonitoring. *Aquatic ecology* 34: 345-353.

Zapata, A.M. & J.C. Donato. 2005. Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente. *Limnetica* 24 (3-4): 327-338.