



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**CARACTERIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES BIÓTICAS ENTRE
ALGAS MACROSCÓPICAS Y MACROINVERTEBRADOS
BENTÓNICOS: PREFERENCIAS DE HÁBITAT EN RÍOS DE LA
REGIÓN CENTRAL DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

KENIA PAOLA MÁRQUEZ SANTAMARIA

Directora de Tesis:

DRA. ANGELA PIEDAD CARO BORRERO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX.



2019



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.

1. Datos del alumno

Márquez

Santamaria

Kenia Paola

5518331904

Universidad Nacional Autónoma de

México

Facultad de Ciencias

Biología

312265092

2. Datos del tutor

Dra.

Angela Piedad

Caro

Borrero

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Enrique Arturo

Cantoral

Uriza

4. Datos del sinodal 2

M. en C.

Alicia

Rojas

Ascencio

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Marisa

Mazari

Hiriart

6. Datos del sinodal 4

Biól.

Rafael Enrique

Barba

Álvarez

7. Datos del trabajo escrito.

CARACTERIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES BIÓTICAS ENTRE ALGAS MACROSCÓPICAS
MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS: PREFERENCIAS DE HÁBITAT EN RÍOS DE LA REGIÓN CENTRAL
DE MÉXICO

116 p.

2019

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, mi *alma máter*, y a la Facultad de Ciencias, por darme la oportunidad de crecer profesionalmente en una de las mejores instituciones del país.

Al Laboratorio de Ecosistemas de Ribera, por abrirme las puertas desde el principio de mi formación académica, y por darme posteriormente la oportunidad de realizar mi proyecto de investigación. Gracias por el espacio y materiales otorgados.

Al taller Interacciones socio-ecológicas en sistemas acuáticos y a sus profesores, por mostrarme el panorama tan amplio y la importancia que tiene el estudio en materia de ecosistemas lóticos, así como por darme las herramientas necesarias para desarrollarme dentro de una línea de investigación.

A la Dra. Angela Caro, mi guía académico, por tomar la responsabilidad de dirigir este trabajo y por confiar en mi capacidad para desarrollarlo.

Al Dr. Javier Carmona, por su constante participación dentro de este proyecto, por sus comentarios, observaciones y enseñanzas a lo largo de todo el proceso.

Al Dr. Enrique Cantoral, a la M. en C. Alicia Rojas, a la Dra. Marisa Mazari y al Biól. Rafael Barba, jurado que evaluó este trabajo, por todos sus comentarios y contribuciones al mismo.

A los PROYECTOS DE COOPERACIÓN INTERUNIVERSITARIA UAM-SANTANDER con América Latina (CEAL 2017-2018): Asociaciones de tapetes de cianobacterias y macroinvertebrados bentónicos. Implicaciones ecológicas y de gestión.

Al programa de apoyo a proyectos para la innovación y mejoramiento de la enseñanza, UNAM dentro de los proyectos: Guía de diversidad e indicadores ecológicos en ríos de la Cuenca de México (PE200416) y Protocolo de monitoreo y evaluación biológica e hidromorfológica de ríos de montaña para la región central de México (PE201118).

Al Proyecto Los lagos del Nevado de Toluca, México: Centinelas para la detección y análisis de la vulnerabilidad socio-ecosistémica ante los impactos del cambio ambiental global. FONSEC SEMARNAT.

A la M. en C. Verónica Aguilar y a la Biól. Aranza Daw, por su colaboración en la elaboración del mapa para el área de estudio de este trabajo.

A todo el Equipo del Laboratorio de Ecosistemas de Ribera, por su apoyo durante el trabajo de campo y de gabinete.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres, por todo lo que han hecho y seguirán haciendo por mí, gracias a ustedes nunca me ha faltado nada. Por todos los consejos y enseñanzas que me permiten ser la persona que hoy soy, por alimentar mis sueños y velar por ellos. Esto es por ustedes y para ustedes.

A mi madre, por estar desde antes que saliera y el sol y una vez que ya no estaba, gracias por madrugar y desvelarte tantos años conmigo. Eres mi mayor ejemplo de fortaleza, la mujer que más admiro en la vida, la persona que me ha ensañado que a pesar de todo siempre se debe y es posible salir adelante.

A mi padre, por ser mi mayor ejemplo de que con esfuerzo y dedicación, puedes conseguir lo que tanto has deseado. Por sembrar de alguna manera en mí, la semilla del amor por las ciencias naturales y por enseñarme el deber de ejercer una profesión con el debido respeto y ética que se merece.

A mi tía Elena, por cuidarme y estar al pendiente de mí tanto como mi madre, por hacerme saber lo mucho que me amas, por estar siempre para escucharme y aconsejarme, por ser simplemente como has sido conmigo desde que nací.

Al resto de mi familia, por confiar en mí y por hacerme saber siempre lo orgullosos que están de las cosas que he logrado, por todo el apoyo y amor que tengo con ustedes.

A mis compañeros de vida: Jazmín, Jessica, Rubén, Eric y Manuel, por estar siempre y desde hace tanto tiempo, aun cuando yo no podía estarlo, por enseñarme lo que significa contar con alguien, por enseñarme el verdadero valor y significado de la amistad, por ser uno de mis mayores tesoros en la vida.

A la Dra. Angela Caro y al Dr. Javier Carmona, por brindarme su voto de confianza y abrir sus puertas para formar parte de su equipo de trabajo. Por todo lo que me han enseñado con el paso de los años, y por todo el apoyo en múltiples formas que me han brindado.

A mis compañeros y amigos de laboratorio, en particular a Karla, quien desde que me integré al equipo, me enseñó sin pensar todo lo que sabía, a Víctor por estar siempre para resolver mis dudas, a Rebeca, Aranza, Bibiana y Pablo por hacerme saber que puedo contar con todos ustedes, y por todos los buenos momentos que hemos cosechado hasta ahora.

A Fernanda, Elizabeth, Tania, Bibiana y Verónica, por ser más que mis compañeras de carrera, mis amigas durante todo este tiempo.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	ii
RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. Los ríos y las comunidades acuáticas bentónicas.....	3
1.2. Algas macroscópicas.....	5
1.3. Macroinvertebrados bentónicos.....	7
1.4. Interacciones entre algas macroscópicas y macroinvertebrados bentónicos.....	11
2. JUSTIFICACIÓN.....	15
3. HIPÓTESIS	17
4. OBJETIVOS	
4.1. Objetivo general.....	18
4.2. Objetivos particulares.....	18
5. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	
5.1. Cuenca de México.....	19
5.2. Cuenca del Río Balsas.....	20
5.3. Cuenca del Río Pánuco.....	20
6. MÉTODO	
6.1. Trabajo de campo	
I. Colecta de algas macroscópicas y macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato orgánico.....	22
II. Colecta de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato inorgánico.....	23
III. Caracterización ambiental.....	23
6.2. Trabajo de gabinete	
I. Identificación taxonómica de las comunidades biológicas.....	24
II. Caracterización morfo-funcional de los organismos.....	24
III. Química del agua.....	26
6.3. Análisis de datos	
I. Diversidad de las comunidades biológicas.....	26
II. Análisis estadísticos	
a) Relación entre el ambiente y los organismos: preferencias de hábitat.....	27
b) Posibles factores que intervienen en las interacciones.....	29

7. RESULTADOS	
7.1. Composición taxonómica de las comunidades biológicas	
I. Algas macroscópicas.....	30
II. Macroinvertebrados asociados al sustrato orgánico.....	32
III. Macroinvertebrados asociados al sustrato inorgánico.....	42
7.2. Caracterización morfo-funcional de las comunidades biológicas	
I. Macroinvertebrados bentónicos.....	52
II. Algas macroscópicas.....	54
7.3. Caracterización ambiental.....	56
7.4. Preferencias de hábitat: posibles factores que intervienen en las interacciones	
I. Algas macroscópicas.....	62
II. Macroinvertebrados bentónicos.....	65
8. DISCUSIÓN	
8.1. Composición taxonómica de las comunidades biológicas	
I. Algas macroscópicas.....	70
II. Macroinvertebrados asociados al sustrato orgánico.....	73
III. Macroinvertebrados asociados al sustrato inorgánico.....	74
8.2. Caracterización morfo-funcional de las comunidades biológicas	
I. Macroinvertebrados bentónicos.....	76
II. Algas macroscópicas.....	78
8.3. Caracterización ambiental.....	80
8.4. Preferencias de hábitat: posibles factores que intervienen en las interacciones	
I. Algas macroscópicas.....	82
II. Macroinvertebrados bentónicos.....	83
CONCLUSIONES.....	91
REFERENCIAS.....	94

RESUMEN

Los ríos son ambientes altamente cambiantes debido al constante estrés mecánico que genera la velocidad de corriente, esta característica obliga a los organismos a generar estrategias adaptativas que en muchas ocasiones se traducen en interacciones bióticas. La combinación de las estrategias morfológicas y funcionales sugiere una preferencia de hábitat regulada por el ambiente, donde el sustrato que ocupan es un parámetro determinante para la permanencia y sobrevivencia de las comunidades. En este sentido, el objetivo de esta investigación fue Identificar las posibles interacciones bióticas establecidas entre dos de las comunidades biológicas más importantes dentro de los ríos: algas macroscópicas y macroinvertebrados bentónicos (MIB) a través del análisis de la preferencia del sustrato, ya sea de origen inorgánico (rocas) u orgánico (algas) en ríos de la región central de México.

Se estudiaron 13 ríos que pertenecen a la Cuenca de México, Río Balsas y Río Pánuco. Se evaluaron en cada uno parámetros *in situ* como la temperatura, pH, concentración de sólidos disueltos totales, y oxígeno disuelto, en laboratorio se determinaron las concentraciones de nutrientes. La colecta de algas macroscópicas y MIB asociados se realizó mediante la técnica de transecto (10 m), donde fueron colectados todos los crecimientos visibles de algas. La colecta de MIB del sustrato inorgánico se hizo por pateo con una red acuática tipo "D". Los MIB asociados a los crecimientos algales fueron separados manualmente para su cuantificación. Los MIB fueron identificados a nivel de género y junto con las algas se caracterizaron morfo-funcionalmente. Las variables ambientales que se encuentran limitando el establecimiento de las comunidades de MIB en cada sustrato, así como las que están mayormente correlacionadas con la estructura de las diferentes comunidades biológicas fueron evaluadas a partir de Análisis de Similitud y BIO-ENV. La comparación de los ensambles asociados a cada sustrato se evaluó mediante un Análisis de Porcentaje de Similitud, determinando así los taxones que otorgan la identidad biológica a cada uno de ellos. Mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) se determinaron grupos de ríos en función de los parámetros evaluados en los sitios de estudio. Finalmente, mediante un Análisis de Correspondencia Canónica se integró la información obtenida a partir del BIO-ENV y el ACP para reconocer las preferencias ambientales de las comunidades biológicas involucradas.

Los resultados mostraron que existen dos tipos de ríos: de montaña de origen silíceo y tropicales de origen calcáreo. Respecto a la comunidad de algas, el grupo de las Cyanoprokaryota fueron las más

abundantes y mostraron preferencias por los ríos de montaña. La comunidad de MIB fue dominada por la clase Ectognatha (Insecta) en ambos sustratos, siendo los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera característicos del sustrato inorgánico, mientras que Diptera (Chironomidae) lo fue del sustrato orgánico. Se registró que la diversidad de MIB es mayor en el sustrato inorgánico, mientras que en el sustrato orgánico se observó una dominancia reflejada en las altas abundancias de individuos por taxón. En las algas, la mayoría de los talos presentaron tamaños entre 0.06 y 9.3 mm, indicando un rango de tallas favorables para la comunidad. En el caso de los MIB la mayor heterogeneidad de tamaño se asoció al lecho del río, y tallas más homogéneas en los habitantes de las algas. Los organismos con hábitos alimenticios recolectores fueron los más abundantes en ambos sustratos. Las variables ambientales como el caudal y la temperatura son factores que influyen en la configuración de la comunidad de MIB, la concentración de sólidos disueltos totales lo hace para la comunidad del sustrato inorgánico, mientras que la concentración de fósforo reactivo soluble y la profundidad a la que se encontraron los crecimientos algales lo hace para la comunidad del sustrato orgánico. Los MIB asociados a las algas mostraron preferencia por las colonias mucilaginosas, crecimientos filamentosos y pseudoparénquimatosos, por lo que se favorecieron asociaciones con *Nostoc parmelioides*, *Placoma regulare*, *Phormidium* spp., *Prasiola mexicana*, *Ulothrix* sp., *Cladophora glomerata*, *Paralemanea mexicana* y *Vaucheria* spp., relacionado principalmente con la obtención de alimento y refugio ante condiciones mecánicas estresantes en los ríos. Estos resultados contribuyen a la hipótesis de asociaciones especializadas, que se pueden ver favorecidas por la sincronización de ciclos de vida y preferencias ambientales compartidas.

Palabras clave: macroinvertebrados bentónicos, algas macroscópicas, asociación ecológica, interacciones bióticas, grupos funcionales, ríos de México

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Los ríos y las comunidades acuáticas bentónicas

Dentro de los ecosistemas acuáticos epicontinentales, los ríos o sistemas lóticos constituyen un reservorio importante de la biodiversidad que alberga el planeta (Elosegi & Sabater, 2009). Son ecosistemas que presentan una dinámica espacial y temporal dependiente de factores físicos, químicos y ambientales, así como de diversas interacciones bióticas y abióticas presentes en el medio (Margalef, 1983).

La característica principal de estos sistemas es el flujo constante y unidireccional del agua; responsable del transporte y reciclaje de materia y energía desde la cabecera hasta la desembocadura del río, conformando un sistema continuo (Vannote *et al.*, 1980; Elosegi & Sabater, 2009). Por tal motivo, los gradientes ambientales que se hacen presentes en los ríos a través de las escalas espacio-temporales son los que explican por qué albergan esta gran diversidad, convirtiéndolos en sistemas biológicos de gran importancia (Elosegi & Sabater, 2009).

La composición química del agua juega un papel esencial para su funcionamiento como ecosistema, ya que muchos factores influyen en dicha composición, causando variaciones de un lugar a otro (Butturini *et al.*, 2009). La lluvia es una fuente de insumos químicos para los ríos, sin embargo, la mayoría de las corrientes contienen mucho más material suspendido y disuelto que el que se encuentra en la lluvia. En última instancia, la mayoría de los componentes del agua del río se originan de la disolución de las rocas, de la tierra y de los sedimentos lavados, determinado así su composición química, misma que varía con la geología de la cuenca y con la magnitud de la entrada de material a través de otras vías (Allan & Castillo, 2007). Por tanto, los componentes mayoritarios y traza que se encuentren en el agua serán reflejo de su origen y vías de transporte, contribuyendo con los factores que determinan la estructura de las comunidades biológicas que habitan los ríos (Butturini *et al.*, 2009).

Además de la química del agua, otro factor particular de cada sistema es la morfología del cauce, pues entre otras cosas, de ésta dependerá la distribución y abundancia de microhábitats y refugios para diferentes organismos, teniendo implicaciones biológicas a múltiples escalas (Elosegui & Sabater, 2009). La morfología fluvial es importante particularmente para las comunidades bentónicas, puesto que estas se caracterizan por establecerse sobre o dentro de un sustrato perteneciente al lecho del río (Benke & Cushing, 2005). La morfología que presenta un cauce es resultado de la modelación física que sufre el terreno a lo largo del gradiente continuo que lo conforma. La erosión ocasionada por el flujo de agua constante, la velocidad con la que corre, la pendiente del río y el caudal del cauce son factores que establecen condiciones físicas diferenciales dentro del sistema, determinando así una heterogeneidad ambiental (Benke & Cushing, 2005; Elosegui & Sabater, 2009).

La diversidad y disponibilidad de microhábitats en los ríos dependen en gran medida de la heterogeneidad de sustratos inorgánicos como las rocas y, donde se pueden reconocer diferentes sustratos en función del tamaño y composición del grano mineral. Wentworth (1922) reconoce seis tipos de grano: bloques (>250 mm), cantos (60-250 mm), guijarros (20-60 mm), grava (0.2-20 mm), arena (0.006-0.2 mm) y limo (<0.006 mm), mismos que en combinación conforman el sustrato bentónico de los ríos (Allan *et al.*, 2007).

La diversidad de hábitats, resultado de la heterogeneidad ambiental, además de estar influenciada por sustratos de origen mineral, también está determinada por componentes orgánicos dentro del río, y que de la misma forma que el sustrato inorgánico provee hábitat, refugio y alimento para diferentes organismos (Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2018). En los ríos el ejemplo más claro son las algas y las plantas, organismos con los que se ha demostrado un incremento en la heterogeneidad ambiental del río, modificando la morfología del cauce, repercutiendo en la estructura de las comunidades biológicas que lo habitan (Walker *et al.*, 2013). Por lo tanto, la diversidad y abundancia de organismos

bentónicos en sistemas como los ríos estará determinada en gran medida por la complejidad física que tenga el sistema.

En los ríos es posible encontrar patrones morfológicos y funcionales comunes entre la diversidad de organismos que habitan en ellos, reflejando una diversidad de convergencias evolutivas que surgen a partir del desarrollo de estrategias ante presiones ambientales características como el flujo y su velocidad, permitiendo habitar de manera exitosa este ecosistema (Carmona-Jiménez *et al.*, 2012). Así mismo, las comunidades biológicas que los habitan responden de manera diferencial ante el gradiente de materia y energía generado a partir del continuo, de tal manera que los fenómenos que afecten en las comunidades aguas arriba producirán un efecto en las comunidades aguas abajo (Margalef, 1983).

Dos de los principales grupos de organismos que se desarrollan en los hábitats bentónicos de los ríos, y sobre los cuales se encuentra enfocado este trabajo, son las comunidades de algas macroscópicas y ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos, organismos que, al ser productores primarios y en su mayoría consumidores primarios, respectivamente, forman parte de las cadenas tróficas, y por tanto son clave para el funcionamiento de los ríos como sistemas biológicos.

1.2 Algas macroscópicas

Sin ser estrictamente un término taxonómico, la palabra “alga” se emplea como una etiqueta inclusiva para hacer referencia a diferentes *phyla*, que comparten características y se agrupan dentro un clado polifilético, incluyendo tanto organismos procariontes como eucariontes (Bellinger & Sigue, 2010). Son organismos fotoautótrofos y por lo tanto los principales responsables de los procesos de producción primaria, especialmente en ríos poco profundos. Debido a lo anterior, pueden ser consideradas como la base de las cadenas tróficas en los sistemas acuáticos ya que desempeñan un papel importante e indispensable a nivel ecológico, pues además de ser productores de energía, son participes de la regulación de ésta (Elosegi & Sabater, 2009).

El establecimiento de las algas, así como de cualquier organismo es multifactorial, involucrando condiciones bióticas y abióticas. En el caso de las algas, estos factores son ambientales y microambientales; en primer lugar, se puede mencionar la temperatura, el caudal y la concentración de nutrientes. En segundo lugar; la cantidad de luz, la velocidad de corriente y el sustrato disponible para ser colonizado (Allan & Castillo, 2007). Estas condiciones favorecen el establecimiento de comunidades de algas macroscópicas, sin embargo, en algunas ocasiones, la variación de estos factores puede resultar en condiciones estresantes para las mismas comunidades. En los ríos, de manera mecánica, la principal limitante es la velocidad de corriente, pues representa el riesgo de que los organismos sean arrastrados río abajo, afectando la permanencia espacial de los mismos (Carmona-Jiménez *et al.*, 2012).

Dentro de los ríos las algas más comunes son microscópicas (Bellinger & Sigee, 2010), sin embargo, su amplia diversidad de formas, resultado de los diferentes niveles de organización (unicelular, colonial, pseudofilamentos, filamentos, pseudoparénquima y parénquima), así como, de los diferentes hábitos y formas de crecimiento que desarrollan, han permitido la existencia de comunidades macroscópicas, es decir, comunidades que pueden ser observadas a simple vista (Barsanti & Gualtieri, 2006).

Dentro de los sistemas lóticos es frecuente encontrar estas comunidades macroscópicas acompañadas de microorganismos como bacterias, hongos e invertebrados; formando *biofilms*, mismos que pueden establecerse tanto en superficies de origen inorgánico como de restos orgánicos donde se encuentran fuertemente adheridos, otorgando cierta resistencia a la fuerza de la corriente (Bellinger & Sigee, 2010). En condiciones de gran disponibilidad de luz, estos crecimientos pueden resultar en una comunidad periférica dominada por algas filamentosas, esta estrategia morfo-funcional permite el establecimiento de otras comunidades que también son vulnerables ante el riesgo de ser arrastrado por la corriente, resultando en refugio para otros organismos como es el caso de

los macroinvertebrados bentónicos (Bellinger & Sigeo, 2010; Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2016).

1.3 Macroinvertebrados bentónicos

Al igual que con las algas, el término “macroinvertebrados bentónicos” (MIB) no hace referencia a una clasificación taxonómica o evolutiva, sino que engloba un conjunto de organismos pertenecientes a diferentes *phyla*, que se desarrollan en el bentos de sistemas acuáticos como los ríos, presentando tamaños relativamente grandes (mayores a 0.5 mm), permitiendo ser detectados a simple vista (Directiva Marco del Agua, 2005).

Dentro de la gran diversidad de organismos que componen este grupo biológico, los insectos, particularmente los estadios inmaduros son probablemente los macroinvertebrados más numerosos dentro del ensamble, comprendiendo por lo general entre el 70 y el 90% del total de organismos (Colbert & Allan, 2001). La gran dominancia por parte de este grupo es debida a las diferentes estrategias y adaptaciones morfológicas que presentan los insectos acuáticos ante desafíos físicos y químicos en el entorno lótico, estrategias que les han conferido el éxito y, por tanto, permitieron su radiación en estos ambientes (Merritt & Cummins, 2008; Thorp & Covich, 2010).

Los ensambles de MIB, particularmente los insectos, en relación con su alta diversidad en ríos y arroyos, pueden ocupar una gran variedad de microhábitats disponibles. Por lo que a lo largo del río pueden ser encontrados en la parte superior, en las zonas de ribera, en el fondo rocoso, en las profundidades del sustrato, asociados a la vegetación sumergida, flotando en la corriente, e incluso en la película de la superficie del agua (Colbert & Allan, 2001) (Figura 1).

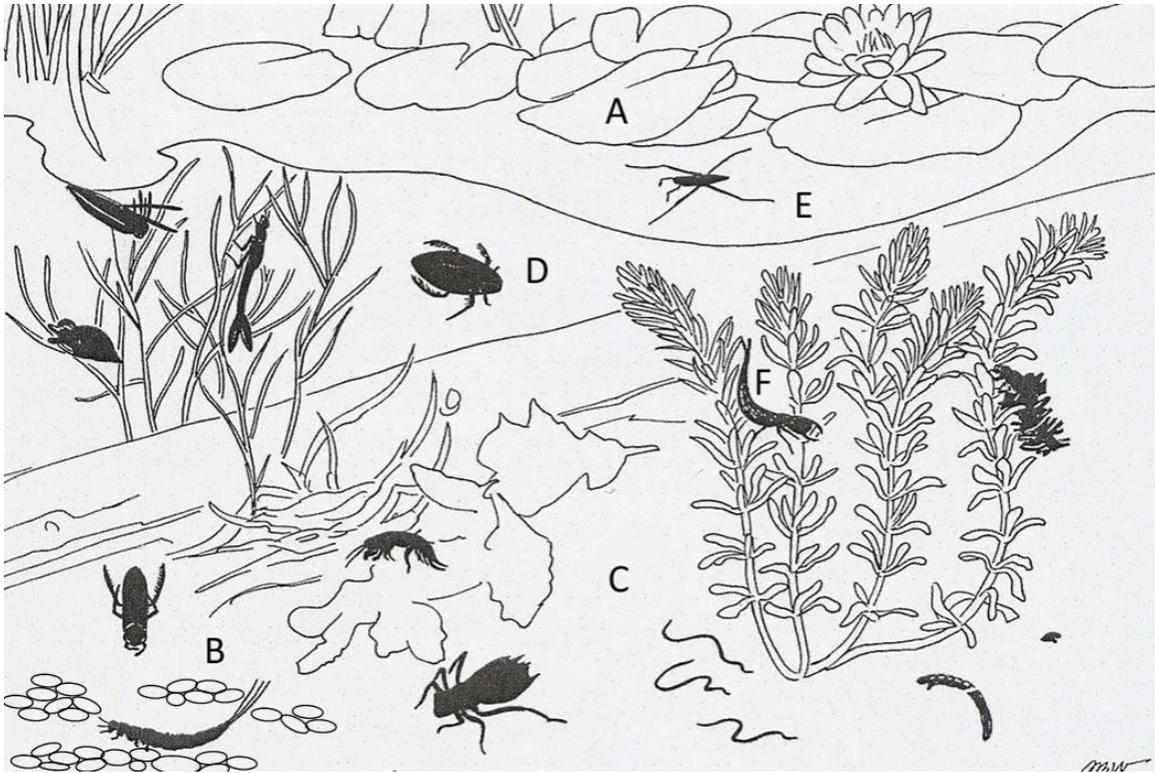


Figura 1. Diversidad de microhábitats en un río para macroinvertebrados bentónicos. A: zonas de ribera, B: fondo rocoso, C: profundidad del sustrato, D: flotando sobre la corriente, E: película superficial, F: vegetación sumergida. Modificado de Voshell (2014)

Su establecimiento y distribución, como la de cualquier otro organismo, está en función de la combinación de factores físicos, químicos, ambientales y biológicos que integran el ecosistema, sin embargo, es la complejidad física, resultado de la heterogeneidad ambiental la que interviene en gran medida en la estructura de estos ensambles, modificando su establecimiento y distribución (Merritt & Cummins, 2008). Aunado a la composición y complejidad del medio físico, existen factores de particular importancia para los insectos acuáticos, por ejemplo, la concentración de oxígeno disuelto, la temperatura del agua y la disponibilidad de nutrientes (Thorp & Covich, 2010).

Dentro de los aspectos que involucran la ecología funcional de estos organismos, está su papel dentro de las cadenas tróficas en los sistemas acuáticos. Siendo parte de los organismos considerados como consumidores primarios y en algunos casos, consumidores secundarios, son partícipes del reciclaje de materia y energía, así como, su transferencia a

diferentes niveles tróficos. Considerando lo anterior, los MIB han sido clasificados de acuerdo con su Grupo Funcional Alimenticio (GFA) basado en los mecanismos morfológicos y conductuales mediante los cuales se alimentan (Merritt & Cummins, 2008), el tamaño de la materia orgánica que consumen y la forma en que la adquieren (Wallace & Webster, 1996).

La clasificación del grupo funcional considera una diversidad de caracteres evolutivos convergentes en organismos que habitan en el mismo ambiente, que se encuentran adaptados a las mismas limitantes ambientales y que sin ser de la misma línea evolutiva presentan estructuras de adaptación para obtener alimento y para consumirlo que son iguales dentro del mismo GFA, por lo tanto, se pueden caracterizar las comunidades de manera tal que permita hacer una evaluación morfo-funcional dentro del ecosistema. De esta manera, de acuerdo con Merritt & Cummins, (2008) se tienen organismos:

- I. **Raspadores:** encargados de remover el perifiton adherido a diferentes sustratos, por lo que se encuentran mayormente distribuidos en zonas donde hay una alta producción de *biofilms*.
- II. **Trituradores o Fragmentadores:** dan paso al reciclaje de nutrientes, alimentándose de Materia Orgánica Particulada Gruesa (CPOM, por sus siglas en inglés), por lo que son abundantes en zonas donde se encuentra la mayor entrada de materia orgánica alóctona.
- III. **Recolectores:** se alimentan de la materia orgánica que se encuentra disponible fuera de la columna de agua, es decir, en el lecho de la corriente, son dependientes de hongos y bacterias para la degradación de la materia que logran atrapar con la ayuda de redes que construyen a partir de sustancias que ellos mismos secretan.

- IV. Filtradores:** se alimentan de Materia Orgánica Particulada Fina y Ultra Fina (FPOM y UFPOM, por sus siglas en inglés respectivamente), presentan estructuras morfológicamente adaptadas para capturar la materia orgánica que se encuentra suspendida sobre la columna de agua, son abundantes en zonas como las desembocaduras de los ríos.
- V. Depredadores:** organismos que se alimentan de tejido animal vivo. Su alimento puede ser parte del mismo ensamble de MIB.

La distribución de GFA dentro de un río se establece de manera diferente dependiendo de la entrada de energía, el transporte de materia orgánica, el almacenamiento y el uso por parte de los diferentes grupos funcionales alimenticios presentes en los MIB (Fremier, 2004). La proporción de energía cambia de acuerdo con el continuo presente en el río, generalmente, las cabeceras están dominadas por entradas de materia orgánica alóctona, proveniente del medio terrestre, por ejemplo, la hojarasca. La incorporación de este tipo de materia va disminuyendo aguas abajo debido al incremento de la relación perimetral del canal de río. En los tramos medios se mezclan estas partículas gruesas con algunas comunidades de perifiton e hidrófitos vasculares, asimismo se incluyen partículas finas provenientes de comunidades y procesos de incorporación aguas arriba. En las partes bajas de los ríos o desembocaduras las fuentes de energía están dominadas por fitoplancton y zooplancton, así como de partículas finas provenientes de aguas arriba (Vannote *et al.*, 1980; Fremier, 2004).

Como reflejo de este gradiente, se predice que las poblaciones de MIB muestran un patrón respecto a la forma de alimentarse dependiendo del punto en el río donde se establezcan las comunidades, pues será en este punto dónde se encuentre el alimento, que de acuerdo con sus características morfológicas y hábitos alimenticios puedan obtener. En este sentido se puede predecir una distribución en relación con los GFA dentro del continuo del río (Vannote *et al.*, 1980; Fremier, 2004).

Tener en cuenta esta clasificación permite conocer dentro de un sistema lótico el nivel de funcionamiento en el que se encuentra, pues además de indicar su estado trófico, permite conocer la estructura de la comunidad a lo largo del cauce (Vannote *et al.*, 1980; Hauer & Lamberti, 1990; Merritt & Cummins, 2008). Los macroinvertebrados juegan un papel fundamental en la transferencia de energía desde los recursos basales (macrófitos, algas, detritus y microbios asociados) hacia los consumidores superiores de las redes tróficas (vertebrados acuáticos y aves), integrando la energía al sistema a partir de la variedad de hábitos alimenticios que presentan, además constituyen el principal recurso alimentario para muchas especies de peces (Elosegui & Sabater, 2009).

El estudio de los diferentes organismos que habitan en los ríos, como los ensambles de MIB y algas macroscópicas, permite hacer una evaluación integral dentro del sistema, facilitando la determinación del estado de salud y funcionamiento que presenta, considerando los diferentes procesos que ocurren en los ríos, así como los factores bióticos y abióticos que los propician. Por tanto, además de analizar los factores ambientales y procesos ecológicos que determinan el establecimiento de las comunidades biológicas, es importante considerar las relaciones establecidas con otras comunidades, con la finalidad de conocer la forma y los resultados de estas interacciones, la influencia que tienen sobre el establecimiento de los diferentes organismos que conforman los ríos como sistema biológico y su papel dentro del ecosistema acuático.

1.4 Interacciones entre algas macroscópicas y macroinvertebrados bentónicos

Las interacciones bióticas se originan a partir de la necesidad de los organismos de obtener los recursos necesarios para sobrevivir, principalmente el alimento. Como resultado de estas relaciones, los individuos pueden verse beneficiados, perjudicados o no afectados, dependiendo del contexto en que ocurran, derivando en el intercambio de una serie de bienes y servicios que incluyen alimento, transporte, protección y obtención de un refugio (Ek del Val & Boege, 2012).

Las especies biológicas tienen trayectorias evolutivas independientes bajo escenarios ecológicos y paleoambientales específicos que determinan los patrones de biodiversidad en el tiempo y en el espacio. Estas relaciones al establecerse bajo cierto grado de especificidad involucran de manera completa o parcial historias de vida, y por consiguiente historias evolutivas, conduciendo a eventos de co-evolución y co-adaptación debido a presiones selectivas recíprocas entre diferentes especies que interactúan, teniendo como resultado co-especiación y co-diversificación (Oyama, 2012). Las interacciones bióticas, además de jugar un papel fundamental en la evolución de las especies, son también un elemento importante en el funcionamiento de los ecosistemas, pues a través de ellas se asimila y se mantiene el flujo de energía, siendo el elemento base dentro de las cadenas tróficas (Ek del Val & Boege, 2012).

Dentro de los ambientes acuáticos, en particular de los sistemas lóticos, las interacciones están inclinadas hacia dos cuestiones: la obtención de alimento y el desafío de vivir bajo condiciones estresantes, donde, la velocidad de corriente podría ser el factor que ejerce mayores presiones, por lo que las relaciones entre los MIB y las algas macroscópicas podrían volverse más frecuentes (Dudley *et al.*, 1986; Peterson & Grimm, 1992; Liston & Trexler, 2005; Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2016, 2018).

La mayoría de las investigaciones sobre interacciones en MIB están dirigidas hacia la asociación que llegan a establecer con las macrófitas acuáticas, considerando exclusivamente vegetación acuática. Estos estudios contemplan el efecto que tienen las macrófitas sobre las comunidades de MIB, en particular en la contribución que tienen éstas debido a su arquitectura sobre la estructura de la comunidad de MIB en términos de diversidad y abundancia (Watson & Fred, 1985; Declerck *et al.*, 2011; Walker *et al.*, 2013). En este sentido, la mayoría de los estudios no contemplan la flora algal, aun cuando las algas son componentes importantes de biomasa sobre la columna de agua en los sistemas lóticos, por lo que son organismos con los que fácilmente se puede establecer una relación.

Las algas, considerando la diversidad de formas que presentan, son capaces de aumentar la heterogeneidad física de los diferentes hábitats, proporcionando espacios de vida adicionales y alimento para organismos de pequeñas dimensiones como los MIB (Allan & Castillo, 2007; Elosegui & Sabater, 2009). Sin embargo, las algas macroscópicas no sólo proporcionan refugio ante condiciones adversas como la velocidad de corriente, los depredadores o los rayos ultravioleta. El papel que desempeñan las algas macroscópicas en el desarrollo de los ensamblajes de MIB va mucho más allá, puesto que la explotación de este recurso no es la misma para todos los organismos, algunos pueden dedicarse exclusivamente a la obtención de alimento, ya sean los organismos herbívoros que se alimentan directamente de los crecimientos algales, o los organismos que los aprovechan como medios de depósito (Dudley *et al.*, 1986, Liston & Trexler, 2005; Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2016 y 2018). Por otra parte, están los organismos que utilizan los crecimientos algales como refugio o los que emplean parte de los crecimientos para la construcción de sus refugios (Brock, 1960; Liston & Trexler, 2005; Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2016, 2018).

De esta forma pareciera que el beneficio es exclusivo para los MIB, sin embargo, existen estudios en los que se especifica un beneficio para ambas partes. Por ejemplo, Brock (1960), Walter (1989) y Sabater & Muñoz (2000) describen la relación que existe entre la larva del díptero *Cricotopus* sp. y la cianobacteria del género *Nostoc* sp. En este caso, la larva se desarrolla dentro del crecimiento globular, refugiándose ante condiciones adversas como la velocidad de corriente y los depredadores. Por su parte, la larva secreta una especie de seda que favorece la adhesión del alga al sustrato, otorgándole resistencia ante la fuerza de la corriente, minimizando el riesgo de ser arrastrado, aumentando su exposición a la luz y por tanto aumentando la actividad fotosintética del alga.

Por otra parte, en estudios más recientes como el de Caro-Borrero & Carmona Jiménez (2016) se propone que la herbivoría por parte de algunos MIB hacia las algas favorece la propagación vegetativa de las mismas, así como, la dispersión de carposporas, generando beneficios para ambos organismos. Por lo tanto, vale la pena resaltar que no sólo las algas

pueden modificar la estructura de las comunidades de MIB, sino que éstos también tienen efectos en la abundancia, distribución y estructura de las comunidades de algas bentónicas a través de procesos como la herbivoría (Peterson & Grimm, 1992).

Las algas macroscópicas son organismos que juegan un papel relevante en la ecología de los MIB, son capaces de modificar la microestructura de sus ensamblajes, teniendo efectos directos sobre su diversidad. De aquí la importancia de conocer a qué grado su relación con las algas macroscópicas puede influir en el funcionamiento del ecosistema, por lo que es necesario que se sigan estudiando estas interacciones, con el fin de lograr una caracterización más amplia de éstas, que más adelante permita definir su papel específico dentro de los sistemas lóticos para poder ser aprovechada dentro de una evaluación ecológica más integral.

La caracterización de las interacciones a nivel biológico y ecológico es necesaria para poder catalogar y definir una interacción morfo-funcional entre las comunidades acuáticas, reconociendo si se trata de una interacción estricta entre especies, o bien los organismos pueden asociarse sin importar la especificidad de su asociado. Asimismo, que permita reconocer las condiciones ambientales bajo las que se hacen presentes, y su papel funcional en los ríos.

2. JUSTIFICACIÓN

Las características ambientales, eco-morfológicas y fisiológicas de las algas macroscópicas en los ríos, aumentan la heterogeneidad física del hábitat, siendo capaces de brindar refugio y ser componente activo del mismo. Modificando la morfología del cauce, repercutiendo en el establecimiento, abundancia y distribución de MIB. Siendo pocas las investigaciones en materia de interacciones entre algas macroscópicas y MIB son aún menores aquellas que consideran la existencia de alguna preferencia por parte de los ensamblajes de MIB hacia el sustrato disponible para colonizar dentro de los ríos. Contribución que intenta proporcionar este trabajo, buscando reconocer la existencia de una preferencia entre sustratos de origen orgánico e inorgánico cuya composición es diferente; además de reconocer si existen preferencias por algún tipo particular de sustrato, en función de sus características morfo-funcionales, y la influencia que esto tiene sobre el establecimiento de los ensamblajes de MIB; y que, sin haber sido considerado, puede ser un punto clave dentro del establecimiento de las interacciones entre organismos de estas comunidades.

Por tanto, involucrar otros parámetros, como la morfología y funcionalidad de los crecimientos algales dentro del estudio de estas interacciones y las condiciones que las hacen posibles, favorece la caracterización de las estrategias adaptativas que han desarrollado las comunidades de algas macroscópicas y MIB como habitantes frecuentes de los ríos, permitiendo realizar una evaluación ecológica y funcional dentro del ecosistema, y dentro de ello el reconocimiento de posibles interacciones específicas o generalistas.

Considerando que el establecimiento de diferentes comunidades biológicas dentro de los ríos está en función del acoplamiento de éstas al gradiente físico, químico y ambiental presente en el cauce. Las interacciones entre algas macroscópicas y MIB son, por tanto, reflejo de la adaptación sincrónica y el desarrollo de estrategias similares ante las mismas condiciones limitantes dentro del hábitat que comparten. El estudio de dichas interacciones es necesario dentro de las investigaciones en materia de la ecología acuática, particularmente la de los ríos ya que, muy probablemente se encuentren regulando varias

funciones dentro del ecosistema, por ejemplo, la incorporación de materia y energía. Indagar sobre qué factores propios de las algas, de los MIB, aunado a los factores ambientales presentes en los ríos, es clave para poder determinar lo que regula el establecimiento de dichas interacciones repercutiendo directamente en la diversidad de organismos bentónicos y su funcionamiento a nivel ecológico dentro de los sistemas lóticos.

3. HIPÓTESIS

Considerando que el establecimiento de las comunidades algales está mediado por factores ambientales y microambientales como la temperatura, el caudal, la concentración de nutrientes, cantidad de luz y velocidad de corriente, se espera que estos mismos factores participen en el establecimiento de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos asociados, creando una combinación de condiciones que considere los requerimientos particulares de cada organismo y que permita el establecimiento de una relación entre ellos.

Dado que las algas poseen estructuras morfológicas singulares, constituyendo un sustrato dinámico, se espera encontrar que dicha particularidad influya en la riqueza y abundancia de los ensambles de macroinvertebrados asociados y que sus hábitos alimenticios sean específicos.

Tomando en cuenta la especificidad de las algas y la heterogeneidad del sustrato rocoso, se espera que este último ofrezca una mayor diversidad de hábitats, reflejado en una mayor diversidad de macroinvertebrados. Por el contrario, se espera que la especificidad algal repercuta y se vea reflejada en una diversidad baja, pero con abundancias altas.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Identificar la preferencia de hábitat de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos en función de las características del sustrato inorgánico y las algas macroscópicas, de la ecología de ambos grupos biológicos y de los factores ambientales que están permitiendo su establecimiento, para reconocer posibles interacciones en ríos pertenecientes a la región central de México.

4.2 Objetivos particulares

- I. Identificar las especies de algas macroscópicas que presentan asociación con algún ensamble de macroinvertebrados bentónicos.

- II. Evaluar la estructura de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos y la diversidad de grupos funcionales alimenticios en función de los dos tipos de hábitats evaluados: el sustrato orgánico, representado por especies de algas, y el sustrato inorgánico, representado por el lecho rocoso del río.

- III. Identificar potenciales preferencias en la selección de hábitat, así como reconocer si la estructura morfológica de las algas influye en el establecimiento y potencial preferencia de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos.

- IV. Reconocer la influencia de los factores macroambientales, microambientales y de calidad ecológica en el establecimiento de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos en los dos tipos de sustrato evaluados.

5. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo, comprende un total de trece sitios de estudio; diez de ellos corresponden a ambientes templados, con sistemas silíceos en ríos de alta montaña, incluyendo así, sistemas de la Cuenca de México y la Cuenca del Río Balsas. El resto de los sitios corresponden a ambientes cálidos-tropicales, con sistemas de origen calcáreo, pertenecientes a la Cuenca del Río Pánuco. A continuación, se presenta una descripción detallada de los mismos.

5.1 Cuenca de México

La Cuenca de México se encuentra localizada en la parte más alta del centro de la República Mexicana, entre los 19° 20' de latitud norte y los 98° 100' de longitud oeste. Cuenta con una superficie total de 9 600 km², abarcando cinco entidades federativas del país: Ciudad de México y los estados de México, Hidalgo, Tlaxcala y Puebla (Legorreta, 2009; Ávalos, 2010).

Dentro de esta cuenca fueron considerados tres sitios de estudio, mismos que incluyen los ríos Viborillas y Magdalena en la Ciudad de México, y la Presa Iturbide en el Estado de México (Figura 2). Se considera que la Cuenca de México es una depresión profunda que se originó en respuesta a la actividad volcánica y tectónica de la región, por tanto, los materiales que la conforman son principalmente de origen volcánico, la parte alta; correspondiente a los sitios de estudio, se encuentra conformada por materiales epiclásticos y depósitos piroclásticos mientras que la parte baja de la cuenca se encuentra conformada por depósitos lacustres y derrames basálticos (Rzendowski & Calderón, 1979; González *et al.*, 2015). El clima presente en la Cuenca de México es templado-subhúmedo, con una temperatura anual que oscila entre los 12 y 18° C (García, 2004). La vegetación en la cuenca corresponde al bosque templado, matorral xerófilo, vegetación halófila y vegetación gipsófila (Cuevas *et al.*, 2010).

5.3 Cuenca del río Balsas

La Cuenca del río Balsas se encuentra localizada al centro y oeste de la República Mexicana, entre los paralelos 17° 00' y 20° 00' de latitud norte y los meridianos 93° 30' y 103° 15' de longitud oeste, comprendiendo una superficie total de 112 036 km² incluyendo ocho estados del país: Estado de México, Tlaxcala, Puebla, Oaxaca, Morelos, Guerrero, Michoacán y Jalisco (INECC, 2007; Ávalos, 2010). Fisiográficamente forma parte de la Franja Volcánica Transmexicana, y en menor proporción de la Sierra Madre del Sur, la geología de la cuenca está compuesta por rocas calizas, esquistos, areniscas, rocas sedimentarias, pizarras cristalinas, intrusiones de granito y algunas rocas ígneas como andesitas, basaltos y riolitas (INECC, 2007).

Los ríos considerados para esta cuenca fueron cinco, correspondientes a la parte alta de la misma: Amanalco, el nacimiento del río González, y tres ubicados en las faldas del volcán Xinantécatl (Nevado de Toluca), todos en el Estado de México (Figura 2). El clima que predomina es de tipo templado subhúmedo, con pequeñas porciones del tipo semicálido subhúmedo por lo que la temperatura oscila entre los 5 y 12 °C. Con un régimen de lluvia en verano y seco en el invierno (Fernández-Nava *et al.*, 1998; Ramírez-Lynn, 2010; Bojorge-García *et al.*, 2010). La vegetación predominante corresponde a bosque templado, selva subhúmeda y matorral xerófilo (Cuevas *et al.*, 2010).

5.4 Cuenca del río Pánuco

La Cuenca del río Pánuco se ubica en la vertiente oriental de la República Mexicana, localizada entre las coordenadas 18° 53' y 23° 54' de latitud norte y 97° 48' y 101° 25' de longitud oeste, comprendiendo una superficie total de 98 302.28 km² incluyendo diez entidades federativas del país: Guanajuato, Hidalgo, Estado de México, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala, Tamaulipas y Veracruz (Jiménez & Maderey, 2004). Fisiográficamente forma parte de la provincia de la Sierra Madre oriental, y en menor proporción de la provincia de la Llanura Costera del Golfo de México. El clima predominante es cálido subhúmedo, la temperatura es generalmente elevada durante todo el año, la

media anual oscila entre los 27 y 29°C con una media mensual de 28 y 32°C (García, 2004; Montejano-Zurita *et al.*, 2004).

Los sistemas considerados para esta cuenca fueron tres; Puente de Dios, Xilitla y Huichihuayán; el primero en el Estado de Querétaro y los dos restantes en el Estado de San Luis Potosí (Figura 2). De acuerdo con Montejano-Zurita *et al.*, (2004), estos sitios pertenecen a la parte baja de la cuenca, en donde predominan las rocas calizas y por lo que generalmente se puede observar una gran cantidad de carbonatos disueltos en el agua de los ríos. La vegetación correspondiente a la cuenca es bosque templado, selva húmeda, subhúmeda y matorral xerófilo (Cuevas *et al.*, 2010).

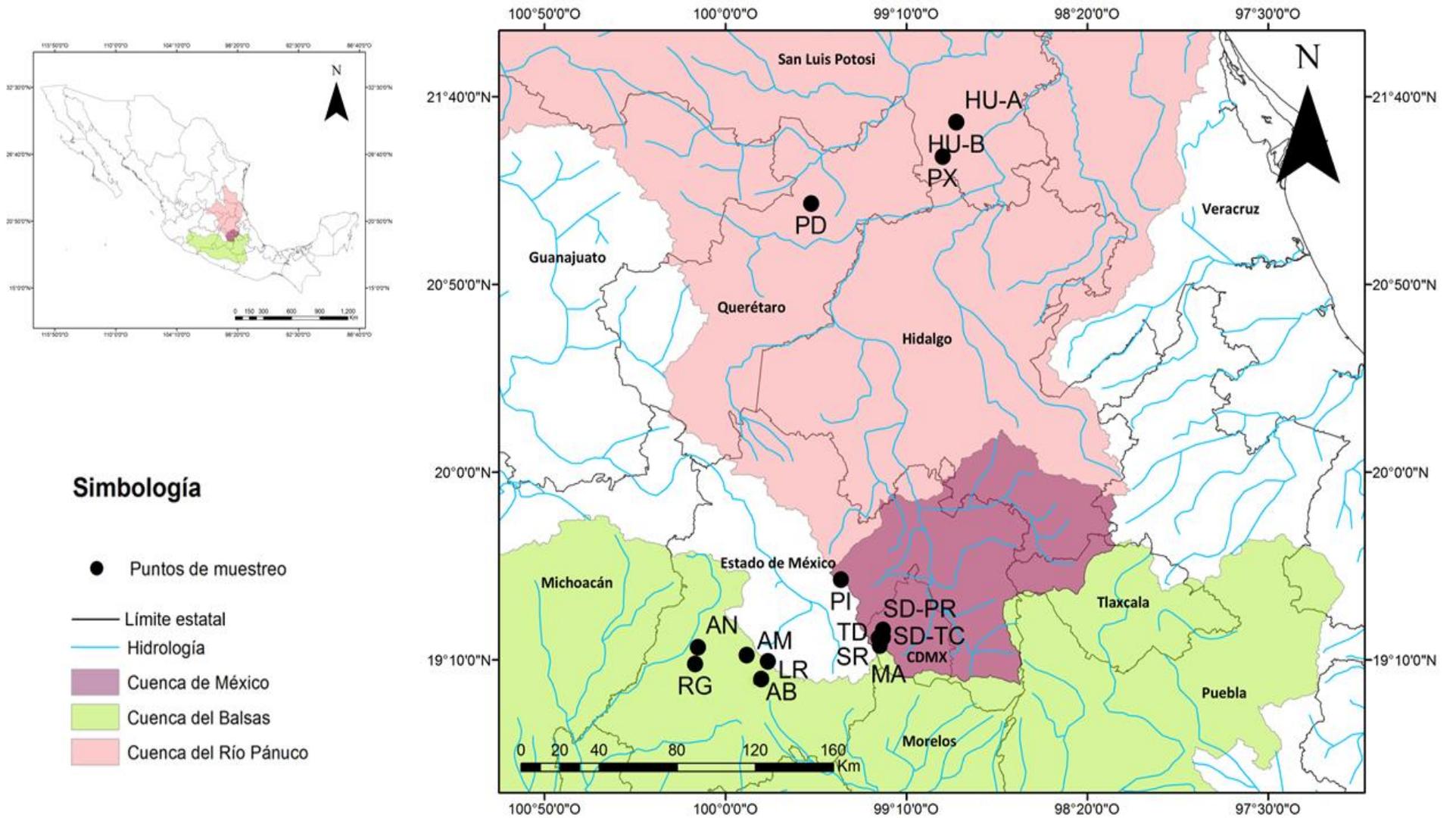


Figura 2. Área de estudio. Se muestra la localización de los diferentes sitios de estudio y la cuenca a la que corresponden. Nombres y características de cada uno de los sitios de estudio se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Sitios de estudio considerados para la caracterización de las interacciones entre las comunidades de algas macroscópicas y los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos.

CUENCA	SITIO		ID	GEORREFERENCIA	AMBIENTE	N° Colectas
CUENCA DE MÉXICO	MONTE ALEGRE		MA	N 19°13'49.3" O 99°17'22.2" 3349 msnm	Río	3
	MAGDALENA	4to Dinamo	SR	N 19° 15' 50.6" O 99° 17' 41.5" 3048 msnm	Río	2
		3er Dinamo	TD	N 19° 16' 52.4" O 99° 16' 42.5" 2831 msnm		2
		2do Dinamo	SD-TC	N 19° 17' 62.5" O 99° 16' 28.7" 2775 msnm		1
			SD-PR	N 19° 16' 0.3" O 99° 16' 27.6" 2693 msnm		1
	Presa Iturbide		PI	N 19° 31' 25" O 99° 28' 05" 4010 msnm	Presa	1
CUENCA DEL RÍO BALSAS	Agua Blanca		AB	N 19° 04' 52.41" O 99° 50' 7.83" 3920 msnm	Manantial/Río	2
	Arroyo Monarca		AM	N 19° 11' 27.8" O 99° 55' 43.3" 2888 msnm	Manantial/Río	2
	Las Raíces		LR	N 19° 09' 39.02" O 99° 48' 15.02" 4210 msnm	Río	2
	Amanalco		AN	N 19° 13' 21.7" O 100° 07' 38.17" 1800 msnm	Río	3
	Nacimiento González		RG	N 19° 08' 55.21" O 100° 08' 25.83 " 1950 msnm	Manantial/Río	2
CUENCA DEL RÍO PÁNUCO	Pozas de Xilitla		PX	N 21° 24' 07" O 98° 59' 59.35' 1270 msnm	Río	1
	Puente de Dios		PD	N 21° 55' 54" O 99° 24' 56" 789 msnm	Manantial/Río	1
	Huichihuayán		HU-A HU-B	N 21° 33' 15" O 98° 56' 10" 100 msnm	Manantial/Río	1

6. MÉTODO

Se realizaron siete colectas en el periodo mayo de 2015 a septiembre de 2017 y representan tres temporadas climáticas contrastantes: lluvias (junio-noviembre), secas frías (diciembre-febrero) y secas cálidas (marzo-mayo).

Trabajo de campo

- I. Colecta de algas macroscópicas y macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato orgánico

Dentro del río, fueron seleccionados cinco puntos de muestreo a lo largo de un transecto de 10 metros, con una distancia aproximada de dos metros entre cada uno. En cada punto se registró el porcentaje de cobertura algal de todos los crecimientos observados, lo anterior se realizó con una unidad de muestreo circular de 26.5 cm de diámetro (551.54 cm² de área total).

Registrada la cobertura, en cada uno de los puntos se midieron los parámetros microambientales de: velocidad de corriente (VC) intensidad de luz (radiación fotosintéticamente activa) (LUZ) y profundidad (PROF), de estos datos se tomaron diez réplicas en cada crecimiento registrado. Asimismo, se tomaron muestras de los diferentes crecimientos algales encontrados, los cuales fueron depositados en frascos de polipropileno con agua del río. De esta manera, las muestras fueron transportadas en refrigeración (4°C) hasta el laboratorio, donde posteriormente fueron revisadas para su identificación taxonómica, la separación de los macroinvertebrados (MIB) asociados a cada crecimiento y finalmente, proceder a la preservación de ambos grupos biológicos.

II. Colecta de macroinvertebrados bentónicos del sustrato inorgánico

Para la colecta de MIB asociados al sustrato rocoso se utilizó una red acuática tipo “D”, de 30 cm de ancho, con una apertura de malla de 125 μm . La captura de organismos se realizó mediante la remoción mecánica por pateo del sustrato a contracorriente durante un tiempo aproximado de 3 minutos (Barbour *et al.*, 1999). El muestreo se hizo tomando en cuenta un criterio multihábitat, por lo que además de los organismos capturados con la red, fueron considerados aquellos organismos que se encontraban establecidos en sustratos como troncos de madera muerta o rocas de mayor tamaño ubicados en diferentes puntos del cauce, abarcando desde el centro hasta las orillas, realizando una colecta manual con pinzas entomológicas. Capturados los organismos, fueron depositados sobre una charola para poder separarlos y finalmente preservarlos en frascos con alcohol al 70% para posteriormente ser identificados y categorizados en Grupos Funcionales Alimenticios en el laboratorio.

III. Caracterización ambiental

Esta caracterización se realizó *in situ*, utilizando una sonda multiparamétrica (YSI 6600), se tomaron medidas de temperatura (T°), pH, conductividad eléctrica (K_{25}), sólidos disueltos totales (SDT), oxígeno disuelto (OD) y porcentaje de saturación de oxígeno (SO). Asimismo, se tomaron medidas de caudal (Q_3) mediante la técnica descrita por Gore (2007), en el cual, la descarga se determina a partir de multiplicar la velocidad media por el área de la sección transversal del flujo, para lo que se mide la velocidad de corriente (VC) y la profundidad (P) del río en varios segmentos a lo ancho del cauce. Por su parte, se tomaron muestras por duplicado de un litro de agua para realizar el análisis químico de la misma, las muestras fueron depositadas en frascos de polipropileno previamente lavados y esterilizados (APHA, 2012). De esta manera se transportaron en refrigeración (4°C) hasta su posterior análisis en el laboratorio.

Trabajo de gabinete

I. Identificación taxonómica de las comunidades biológicas

Utilizando un microscopio estereoscópico Olympus© 52X7 (Tokio, Japón) se realizó la separación mediante pinzas entomológicas de todos los MIB que se encontraban asociados a cada una de las diferentes muestras de algas. Separados los organismos, fueron preservados en alcohol al 70%. Posteriormente se realizó la identificación taxonómica de ambos grupos biológicos.

La identificación taxonómica de MIB, asociados tanto al sustrato orgánico como inorgánico se realizó con ayuda de literatura especializada (Novelo-Gutiérrez, 1997; McCafferty *et al.*, 1997; Merritt & Cummins, 2008; Bueno-Soria, 2010 y Springer *et al.*, 2010). En todos los casos se intentó llegar a la máxima resolución posible, que en este caso fue a nivel de género, y en muy pocos casos a nivel de familia o superfamilia. Algunas identificaciones se establecieron como géneros afines, debido al parecido con algunos géneros en particular y que, por la carencia de registros para el país, no se asume como tal. Al ser estadios larvales no era posible llegar a un nivel específico debido a que para esto es necesario contar con organismos adultos.

La identificación taxonómica de las algas macroscópicas en la mayoría de los casos fue a nivel de especie. Con la intención de corroborar la identificación, fueron considerados algunos registros de colectas y estudios previos que se han realizado en los mismos sitios de estudio (Montejano-Zurita *et al.*, 2004; Bojorge-García *et al.*, 2010; Rodríguez-Flores, 2014; Carmona-Jiménez *et al.*, 2016). En algunos otros casos la resolución taxonómica sólo fue a nivel de género debido a que en las muestras de algunas algas no se encontraron estructuras de reproducción, necesarias para la identificación específica. Posteriormente, todas las muestras fueron preservadas con formol o glutaraldehído al 4%.

II. Caracterización morfo-funcional de los organismos

La caracterización morfométrica y funcional de ambos grupos biológicos se realizó a partir de las tallas de los diferentes organismos. En el caso de los MIB se tomaron las medidas correspondientes a la longitud corporal, midiendo desde la cabeza hasta el último segmento abdominal de cada organismo, dejando fuera los cercos caudales y las antenas en el caso de los insectos. De acuerdo con la resolución taxonómica fueron considerados en promedio veinte organismos para cada género, familia o superfamilia según el caso, equivalente al 10% aproximado del total de organismos de cada muestra. Cuando la abundancia total fue inferior a 20 organismos se consideró el total de los mismos. Este procedimiento se realizó tanto para los MIB asociados a los crecimientos algales como para aquellos establecidos en el sustrato inorgánico. De esta manera, con el promedio de los diferentes datos obtenidos se construyó una clasificación de tamaños corporales para los MIB. Así mismo, fueron clasificados en grupos funcionales alimenticios siguiendo la propuesta de Merritt & Cummins (2008) para ambos sustratos evaluados.

Para las algas macroscópicas fueron consideradas las medidas correspondientes a la longitud del talo, en el caso de las algas filamentosas, el diámetro de éste en los crecimientos globulares o el diámetro del tapete según fuera el caso. Al igual que para los MIB, fueron considerados veinte organismos por muestra, construyendo una clasificación de tamaños con los datos obtenidos. La asignación y clasificación de grupos funcionales, se realizó a partir del nivel de organización y forma de crecimiento de cada una de las algas. En ambos casos, la construcción de clases de tamaños se realizó siguiendo el procedimiento propuesto por Sturges (1926):

El intervalo de clases fue calculado mediante la fórmula:

$$ni = 1 + 3.322 \log(n)$$

Donde (n) corresponde al número total de datos. Así mismo, la amplitud de los intervalos fue calculado siguiendo la fórmula:

$$A = \frac{R}{ni}$$

Donde R= (valor máximo)-(valor mínimo)

ni= intervalo de clases calculado previamente.

Calculado el intervalo de clases, así como la amplitud de las mismas, con la intención de reducir el rango de tamaños en cada una de las clases se decidió dividir por la mitad las amplitudes obtenidas, con lo que se obtuvo el doble de clases calculadas originalmente.

III. Química del agua

El análisis químico del agua se llevó a cabo en el laboratorio de Ecosistemas de Ribera de la Facultad de Ciencias, UNAM. De esta manera, se pudo determinar la concentración de nutrientes en el agua de los diferentes sitios de estudio. Lo anterior se realizó por duplicado, mediante espectrofotometría (Hach DR/39000) evaluando así concentraciones de fósforo reactivo soluble, y nitrógeno en sus diferentes formas: amoníaco (NH_4), nitritos (NO_2) y nitratos (NO_3).

Análisis de datos

I. Diversidad de las comunidades biológicas

Se evaluó la composición taxonómica para cada una de las comunidades de estudio en términos de riqueza, abundancia y diversidad. Para el caso de las algas macroscópicas, la evaluación se realizó por sitio, mientras que para las comunidades de MIB el análisis se realizó para cada uno de los sustratos evaluados en cada uno de los sitios; en el caso de los ensamblajes asociados al sustrato inorgánico, se realizó un sólo análisis por sitio, mientras que para aquellos asociados al sustrato orgánico el análisis corresponde a las diferentes especies de algas por sitio. El índice empleado para hacer los cálculos de diversidad fue el índice de Shannon-Wiener:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i) (\text{Log}_2 P_i)$$

Considerando que, tanto la presencia como la cobertura de los crecimientos algales se ven afectadas por la temporada climática, el índice de diversidad por sitio también será diferente de acuerdo con la temporada en que se realice la colecta, por esta razón se presenta un intervalo de diversidad en función del número de veces que fue colectado cada uno de los sitios de estudio, presentando un valor mínimo y uno máximo.

Por su parte, para las comunidades de MIB asociados al sustrato inorgánico, la diversidad biológica corresponde a cada uno de los sitios, misma que es presentada en términos de intervalo, debido a que no todos los sitios cuentan con el mismo número de colectas, por lo que se expone el valor mínimo y máximo de diversidad calculado para cada sitio, considerando el número de colectas para cada uno (N). Así mismo, para las comunidades de MIB asociados al sustrato orgánico, el índice de diversidad es presentado en términos de intervalo, debido a que no todos los crecimientos algales cuentan con el mismo número de muestras.

II. Análisis estadísticos.

a) *Relación entre el ambiente y los organismos.*

La exploración estadística de los datos parte de un análisis de ordenación. Utilizando el paquete estadístico PAST 3.x (Hammer *et al.*, 2001), se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para visualizar de mejor manera la tendencia de los parámetros ambientales en cada uno de los sitios de estudio, con la finalidad de seleccionar aquellos de mayor peso, y que por tanto se encuentran definiendo el patrón ambiental en cada sitio.

Este análisis contempla los parámetros físico-químicos evaluados *in situ* durante las diferentes colectas (T, pH, K₂₅, SDT y OD), así como, las concentraciones de los diferentes

nutrientes evaluados. En este caso se contempló la concentración de ortofosfatos como la concentración de fósforo reactivo soluble (FRS), así como de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), para lo que se adicionaron los valores de las diferentes concentraciones de nitrógeno inorgánico particulado (NH_4 , NO_2 , NO_3) para cada uno de los sitios.

Por otra parte, en lo que respecta a las diferentes comunidades de MIB se realizó un análisis BIO-ENV, un algoritmo que utiliza distancias euclidianas de variables ambientales a escala, para determinar un subconjunto de variables ambientales que tienen la máxima correlación con la diferencia en la estructura de la comunidad (Clarke & Gorley, 2006). Por tanto, este análisis se realizó para reconocer aquellas variables de mayor peso, que pudieran estar influyendo en la composición y estructura de las comunidades de MIB sobre su establecimiento en uno u otro sustrato. Este análisis se realizó con el paquete estadístico PRIMER V 1.4. (Clarke & Gorley, 2006).

Considerando las abundancias de los diferentes taxones que conformaron los ensambles de MIB, se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER por sus siglas en inglés), entre los diferentes sitios evaluados para analizar el sustrato inorgánico, y entre los diferentes crecimientos algales, para evaluar el sustrato orgánico. Con esto fue posible reconocer las similitudes entre cada uno de los sustratos evaluados debido a la conformación de los ensambles de MIB asociados a cada uno. De esta manera, cada organismo tiene una contribución porcentual por sitio o por crecimiento así, los organismos compartidos entre los sitios o entre los crecimientos y las contribuciones porcentuales de éstos son las que otorgan las similitudes o las diferencias entre cada sustrato.

Para este procedimiento se consideraron todos aquellos organismos que contribuían en más del 70% acumulado a definir cada uno de los sitios o crecimientos, en otras palabras, aquellos organismos que se encuentran otorgando la identidad biológica a cada sustrato. Es importante mencionar que esta prueba no se pudo realizar para todos los sitios, ni para todos los crecimientos algales, debido a que no todos cuentan con más de una colecta, lo

que es necesario para poder realizar una comparación entre muestras correspondientes al mismo sitio o al mismo crecimiento algal. Debido a esto, se consideró al taxón con mayor abundancia en ese sitio o en ese crecimiento, en esa colecta para señalar que por lo menos en ese momento, ese taxón se encontraba caracterizando el ensamble de MIB.

Con la finalidad de integrar los resultados de los análisis previos, se realizó un par de Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), uno para las comunidades de algas macroscópicas, y otro para la comunidad de MIB del sustrato inorgánico. En el primer caso, este análisis contempla los parámetros físico-químicos mostrados en la Tabla 9. Así como las concentraciones de los diferentes nutrientes evaluados. Este análisis considera variables microambientales como profundidad (PROF) e intensidad de luz (LUZ). De la misma manera que con el ACP, se contempló la concentración de FRS y NID. Todos los datos considerados tanto para el ACP como para el ACC fueron transformados con $\log_{10}(x) + 1$.

Para estos análisis, fueron consideradas las matrices de abundancia correspondientes a cada uno de los taxones registrados en los diferentes sitios de estudio, así como, aquellos parámetros que de acuerdo con el ACP se encuentran caracterizando el ambiente de las diferentes localidades y que, por tanto, se puede suponer que presentan cierta influencia sobre las diferentes comunidades ahí establecidas. Lo anterior, se realizó utilizando el paquete estadístico PAST 3.x (Hammer *et al.*, 2001). Cabe mencionar que para realizar el análisis que corresponde a las comunidades de MIB fue necesario la asignación de un código numérico para cada uno de los taxones que conformaron los ensambles.

b) Posibles factores que intervienen en las interacciones

Con la intención de reconocer aquellos parámetros ambientales que se encuentran limitando el establecimiento de los diferentes organismos que componen las comunidades de MIB, se realizó un Análisis de Similitud (ANOSIM), que determina estos factores y su contribución en el establecimiento de los organismos en uno u otro sustrato, este análisis proporciona valores de R (Rango de disimilitud) y p (proporción de R que son $\geq R$), lo que

permite determinar una diferencia estadísticamente significativa entre las comunidades en función de las variables evaluadas para cada sustrato, en este sentido, para las comunidades de MIB del sustrato inorgánico fueron evaluados parámetros como el número de organismos por muestra, los diferentes sitios de estudio y la temporada climática. Mismos que fueron evaluados para las comunidades del sustrato orgánico.

Por otro lado, se evaluaron los parámetros morfo-funcionales de los crecimientos algales, como la identidad taxonómica del alga, su nivel de organización, su forma de crecimiento y su tamaño promedio. Con este análisis es posible reconocer aquellos factores que hacen que una comunidad sea diferente de la otra, en el mismo sustrato y entre sustratos. Estos parámetros en teoría son aquellos que se encuentran propiciando un cambio en la comunidad, al grado de modificar su estructura taxonómica, permitiendo hacer inferencias sobre la preferencia de ciertos taxones por condiciones ambientales, de sustrato y morfo-funcionales del mismo. El reconocimiento de estas variables puede apoyar las hipótesis sobre cuáles son los factores que, en función de las preferencias de los organismos pueden estar influyendo en el establecimiento de una interacción entre ambos grupos biológicos. El procedimiento ANOSIM fue realizado mediante el paquete estadístico PRIMER V 1.4. (Clarke & Gorley, 2006).

7. RESULTADOS

7.1 Composición taxonómica de las comunidades biológicas

1. Algas macroscópicas

Se analizaron un total de 98 muestras, encontrando 15 taxones diferentes representados por los siguientes grupos: cinco taxones correspondientes al Phylum Cyanoprokaryota, siendo éste el más frecuente en términos de aparición, cuatro taxones a Chlorophyta, tres a Rhodophyta, dos a Ochrophyta y uno a Bacillariophyta. En lo que respecta a la abundancia de organismos, el Phylum Cyanoprokaryota fue el más abundante, representando el 62% de cobertura total de las algas, seguido de Chlorophyta (18%), Ochrophyta (10%),

Rhodophyta (9%) y Bacillariophyta (0.06%), siendo este último el que presentó menor abundancia (Figura 3). Se identificaron siete especies, siete géneros, un orden y un taxón cuya resolución se mantuvo a nivel de Phylum (Tabla 2).

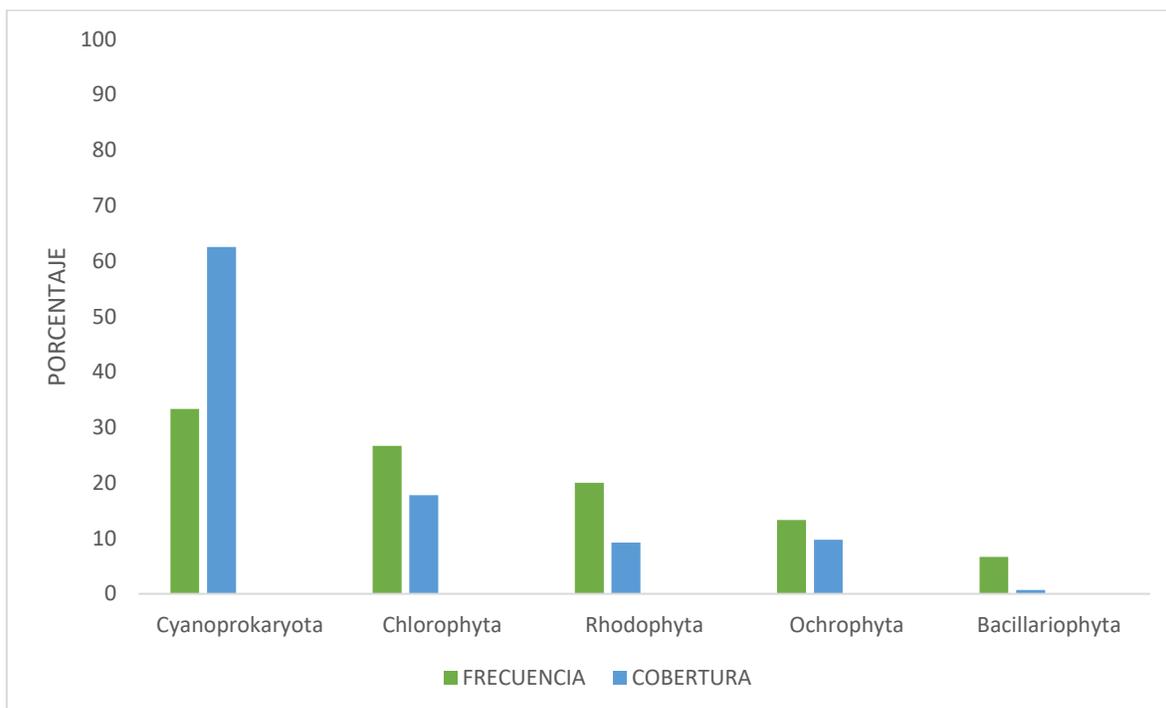


Figura 3. Porcentajes correspondientes a la muestra total de algas macroscópicas, que representan la frecuencia de aparición y cobertura de éstas a nivel de Phylum.

La presencia de organismos fue variable en cada sitio, siendo uno el número mínimo de crecimientos encontrados y seis el número máximo. En promedio se encontraban de dos a tres crecimientos por sitio. De esta manera, los sitios que presentaron un mayor número de crecimientos fueron el 3er y 4to Dinamo del río Magdalena, con cinco y seis crecimientos respectivamente, siendo también los sitios con el valor más alto de diversidad (Tabla 2). El 100% fue la cobertura máxima registrada, es decir, aquella que cubrió el área total de la unidad de muestreo, mientras que 0.2% fue la mínima.

Tabla 2. Algas macroscópicas encontradas en cada uno de los sitios de estudio. El código de los sitios se corresponde con el presentado en la Tabla 1. S: riqueza, N: número de colectas por sitio y H': rango de diversidad a partir del índice de Shannon-Wiener considerando el número de colectas, por lo que cuando éstas fueron mayores a uno, se presentan valores máximos y mínimos. CY: Cyanoprokaryota, CH: Chlorophyta, RH: Rhodophyta, OC: Ochrophyta y BC: Bacillariophyta.

TAXÓN	SITIOS DE ESTUDIO															
	CUENCA DE MÉXICO						CUENCA DEL RÍO BALSAS						CUENCA DEL RÍO PÁNUCO			
	MA	SR	TD	SD-TC	SD-PR	PI	AB	AM	LR	AN	RG	PX	PD	HU-A	HU-B	
CY	<i>Microcoleous sp.</i>						•								•	
	(Desmazières ex Gomont)															
	<i>Nostoc parmelioides</i>	•	•	•		•						•				
	(Kützing ex Bornet & Flahault)															
	<i>Phormidium autumnale</i>		•	•	•		•									
	(Gomont)															
	<i>Phormidium sp.</i>														•	
	(Kützing ex Gomont)															
	<i>Placoma regulare</i>		•	•	•	•	•	•	•							
	(P.A.Broady & M.Ingerfeld)															
	<i>Tolypothrix aff. T. penicillata</i>											•	•			
	(Thuret ex Bornet & Flahault)															
CH	<i>Cladophora glomerata</i>					•										
	((Linnaeus) Kützing)															
	<i>Prasiola mexicana</i>		•	•												
	(J. Agardh)															

Tabla 2. Continuación

TAXÓN	SITIOS DE ESTUDIO															
	CUENCA DE MÉXICO						CUENCA DEL RÍO BALSAS						CUENCA DEL RÍO PÁNUCO			
	MA	SR	TD	SD-TC	SD-PR	PI	AB	AM	LR	AN	RG	PX	PD	HU-A	HU-B	
CH	<i>Ulothrix</i> sp.															
	(Kützing)															
	Zygnematal															
RH	<i>Audouinella</i> sp.															
	(Bory)															
	Fase Chantransia															
	(A.P. de Candolle)															
	<i>Paralemanea mexicana</i>															
	(Kützing)															
OC	<i>Vaucheria bursata</i>															
	((O.F.Müller) C.Agardh)															
	<i>Vaucheria</i> sp.															
	(A.P.de Candolle)															
BA	Biofilm de diatomeas															
	S (N)	1 (3)	6 (2)	5 (2)	3 (1)	2 (1)	1 (1)	3 (2)	2 (2)	1 (2)	1 (3)	2 (2)	1 (1)	2 (1)	3 (1)	4 (1)
	H'	0	0.63	0	0.943	0.635	0	0.36	0	0	0	0	0	0.29	0.89	0.90
			1.52	1.06				0.67	0.36							

II. Macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato orgánico

Respecto a la posible relación establecida con los ensambles de macroinvertebrados bentónicos (MIB), en la mayoría de los crecimientos se encontraron organismos asociados, a excepción de las muestras correspondientes al orden Zygnematal (Chlorophyta) y el género *Audouinella* sp. (Rhodophyta), en donde no se encontró ningún organismo asociado, probablemente por la baja cobertura registrada. En el caso de los crecimientos de *Nostoc parmelioides* y *Placoma regulare* (Cyanoprokaryota) ocurre lo contrario, pues fue en estos crecimientos donde se encontró una mayor cantidad de organismos asociados.

En total, fueron identificados 7 746 organismos dentro de los ensambles de MIB, de los cuales 5 178, representados en 31 géneros, 20 familias, cuatro órdenes y tres clases taxonómicas se encontraron asociados al sustrato orgánico. La composición taxonómica, a nivel de clase dentro de los ensambles asociados a los crecimientos algales, se compone únicamente de tres clases: Oligochaeta, Euhelicerata y Ectognatha, siendo ésta última la más abundante, con un total de 5 062 organismos (Figura 3). Dentro de esta clase, el orden Diptera fue el mayormente representado con 4 717 organismos (Figura 5), particularmente por la familia Chironomidae con 3 375 organismos. Mismos que fueron encontrados en su mayoría en los crecimientos de *Nostoc parmelioides*, *Placoma regulare* (Cyanoprokaryota) y *Prasiola mexicana* (Chlorophyta), así como en algunos crecimientos de algas filamentosas como *Vaucheria* spp. (Ochrophyta) (Tabla 3).

En términos de abundancia, en promedio se encontraron 345 organismos asociados, sin embargo, hay extremos muy claros; por ejemplo, en los crecimientos de *Nostoc parmelioides* y *Placoma regulare* (Cyanoprokaryota) se registró un total de 1 778 y 1 365 organismos respectivamente. Por el contrario, sin contar los crecimientos en los que no se registró ningún organismo, los crecimientos de *Tolypothrix* sp. (Cyanoprokaryota), *Chantransia* sp. (Rhodophyta) y el crecimiento correspondiente al *biofilm* de diatomeas

(Bacillariophyta), fueron los que presentaron las abundancias más bajas de organismos asociados en comparación con el resto de los crecimientos.

Las colonias de *Nostoc permelioides* y *Placoma regulare* (Cyanoprokaryota) fueron los crecimientos que presentaron los valores más altos de riqueza, ambos con 16 taxones, asociados, mientras que los crecimientos de *Microcoleous* sp. (Cyanoprokaryota) y *Chantransia* sp. (Rhodophyta) presentaron los valores más bajos (Tabla 2).

En términos de diversidad, los crecimientos de *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta) y *Cladophora glomerata* (Chlorophyta), fueron los que presentaron los valores más altos (1.4 y 1.3), mientras que Zygnematal (Chlorophyta) y *Audoinella* sp. (Rhodophyta), al ser los crecimientos en los que no se encontraron organismos asociados, registraron el valor más bajo de diversidad, que fue igual a cero (Tabla 2).

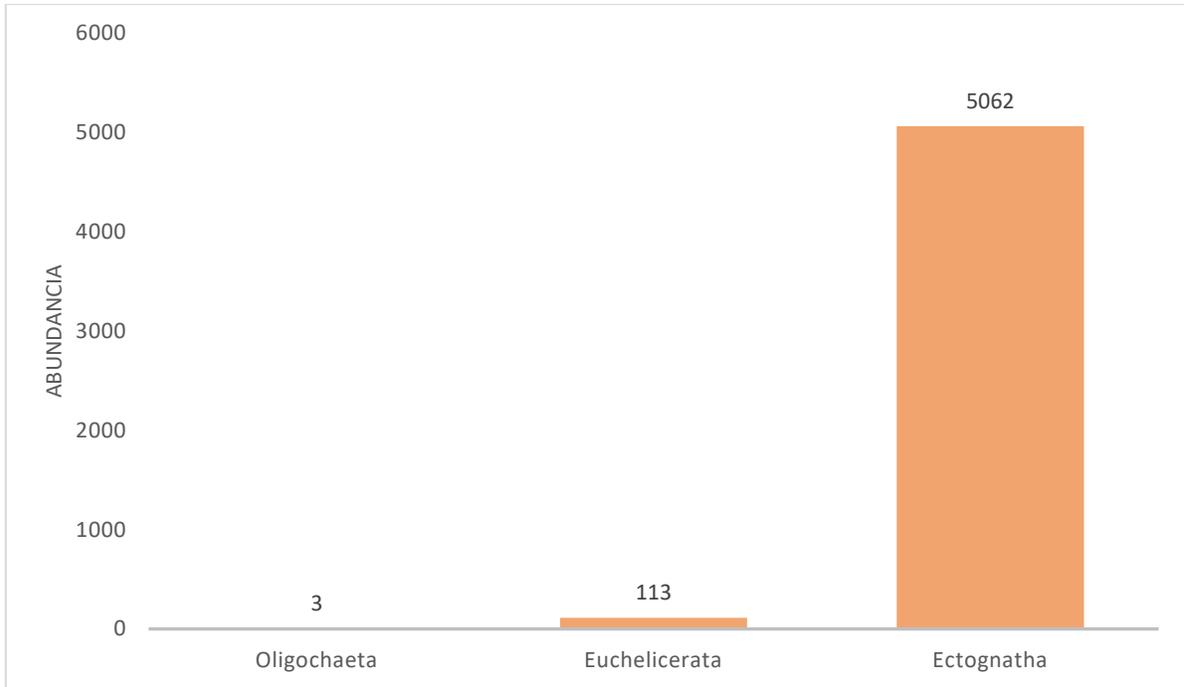


Figura 5. Composición taxonómica de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato orgánico: a nivel de clase.

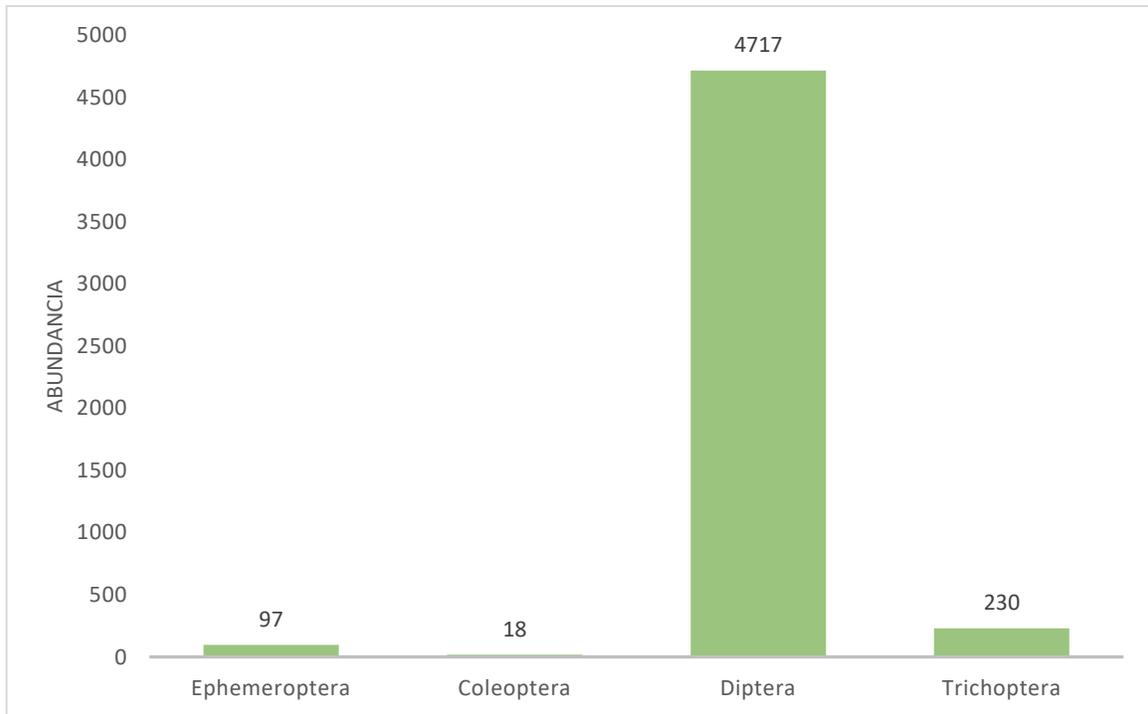


Figura 4. Composición taxonómica de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato orgánico: a nivel de orden de la clase Ectognatha.

Tabla 3. Abundancias y Grupos Funcionales Alimenticios (GFA) de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato orgánico. S: riqueza, N: número de colectas en cada sitio, H' rango de diversidad a partir del índice de Shannon-Weaver considerando el número de réplicas, por lo que cuando éstas fueron mayores a uno, se presentan valores máximos y mínimos de diversidad. *Organismos cuya resolución taxonómica se establece como afín a algún género particular y que, debido a la carencia de registros para el país, no se asume el género como tal.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS					
					<i>Nostoc parmelioides</i>	<i>Placoma regulare</i>	<i>Phormidium spp.</i>	<i>Microcoleus spp.</i>	<i>Tolypothrix sp.</i>	
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA						
Ectognatha	Ephemeroptera	Ameletidae	<i>Ameletus</i>	Ra/Re		31 (3)				
		Baetidae	<i>Baetis</i>	Ra/RaF /Re	32 (1)	23 (4)				
	Coleoptera	Elmidae	<i>Cleptelmis</i>	Re/Ra/ TH						
		Hydraenidae	<i>Ochthebius</i>	D	1 (1)					
Diptera		Ceratopogonidae		D/ReFa /Ra					8 (2)	
			Chironomidae	<i>Brillia*</i>	Tde					
			<i>Chironomini*</i>	Re						
			<i>Cardiocladius</i>	D						
			<i>Cricotopus sp. 1</i>	TH/Re	751 (7)	1024 (8)	81 (1)	20 (2)	10 (1)	
			<i>Cricotopus sp. 2</i>	TH/Re	28 (1)					
			<i>Microtendipes</i>	ReF						
			<i>Microspectra</i>	Re			7 (1)			
			<i>Nanocladius</i>	Re			14 (1)			
			<i>Orthocladius</i>	Re		128 (2)	77 (2)	19 (2)		
			<i>Tanytarsini</i>	Re/ReF						
	<i>Tanytarsus</i>	Re	29 (3)	41 (4)						

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS					
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	<i>Nostoc parmelioides</i>	<i>Placoma regulare</i>	<i>Phormidium</i> spp.	<i>Microcoleus</i> spp.	<i>Tolypothrix</i> sp.	
Ectognatha	Diptera	Empididae	<i>Neoplasta</i> *	D	1 (2)	2 (1)	3 (1)			
			<i>Rhamphomyia</i>	D	4 (1)					
		Limoniinae	<i>Limonia</i>	TH	7 (1)	5 (2)			1 (1)	
		Orthoclaadiinae	<i>Pseudorthocladus</i> *	Re	814 (1)	18 (2)				
			<i>Tvetenia</i> *	Re						
		Pediciidae	<i>Pedicia</i> *	D	1 (1)					
		Phoridae		Re/D						
		Psychodidae		Re			9 (1)			
			<i>Berdeniella</i> *	Re						4 (2)
			<i>Pericoma</i> *	Re	4 (1)					
		Simuliidae	<i>Simulium</i>	ReF	3 (1)	9 (2)	1 (1)			
		Tanypodinae		D		55 (1)				
		Tipulidae		TDe/ Re				9 (1)		
			<i>Prionocera</i> *	T?	95 (1)					
		Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Mortoniella</i>	RaO					
				<i>Protoptila</i>	RaF		8 (1)			
Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>			RaO		6 (2)				
Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>			D	2 (29)	1 (1)				
Hydroptilidae	<i>Metrichia</i>			T		4 (1)				

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS				
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	<i>Nostoc parmelioides</i>	<i>Placoma regulare</i>	<i>Phormidium spp.</i>	<i>Microcoleus spp.</i>	<i>Tolypothrix sp.</i>
					Ectognatha	Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Orchotrichia</i>	PH
		Hydropsychiidae	<i>Diplectrona</i>	Re					
Euchelicerata (Arachnida)	Mesostigma			D/De	2 (2)				
Oligochaeta				D	4 (1)	1 (1)			2 (2)
	N				8	10	4	2	2
	S				16	16	7	1	5
	H'				0.7	0.7	0	0.7	0.8
					1.1	1.0	1.0		1.1

Tabla 3. Continuación

CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS				
					Zygnematal	<i>Prasiola mexicana</i>	<i>Ulothrix sp.</i>	<i>Paralmanea mexicana</i>	<i>Audoinea sp.</i>
Ectognatha	Ephemeroptera	Ameletidae	<i>Ameletus</i>	Ra/Re					
		Baetidae	<i>Baetis</i>	Ra/RaF /Re	6 (1)	1 (1)	2 (1)		
	Coleoptera	Elmidae	<i>Cleptelmis</i>	Re/Ra/ TH					
		Hydraenidae	<i>Ochthebius</i>	D				2 (1)	
	Diptera	Ceratopogonidae	Chironomidae	<i>Brillia*</i>	TDe		83 (2)	1 (1)	
				<i>Chironomini</i>	Re			4 (1)	
				<i>Cardiocladius</i>	D		6 (1)		
				<i>Cricotopus sp. 1</i>	TH/Re	258 (3)		53 (2)	
				<i>Cricotopus sp. 2</i>	TH/Re				
				<i>Microtendipes</i>	Re				
				<i>Microspectra</i>	Re				
				<i>Nanocladius</i>	Re				
				<i>Orthocladius</i>	Re				10 (2)
				<i>Tanytarsini</i>	Re				93 (2)
				<i>Tanytarsus</i>	Re	69 (2)	1 (1)	24 (1)	
<i>Neoplasta*</i>				D	2 (1)	1 (1)			

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS					
					Zygnematal	<i>Prasiola mexicana</i>	<i>Ulothrix</i> sp.	<i>Paralmanea mexicana</i>	<i>Audoinella</i> sp.	
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA						
Ectognatha	Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i>	D						
		Limoniidae	<i>Limonia</i>	TH						
		Orthocladiinae	<i>Pseudorthocladus*</i>	Re						
			<i>Tvetenia*</i>	Re						
		Pediciidae	<i>Pedicia*</i>	D						
		Phoridae		Re/ D				1 (1)		
			Psychodidae		Re					
			<i>Berdeniella*</i>	Re					2 (1)	
			<i>Pericoma*</i>	Re						
		Simuliidae	<i>Simulium</i>	ReF					116 (3)	
		Tanypodinae		D			38 (1)			
		Tipulidae		TDe /Re						
			<i>Prionocera*</i>	T?						
		Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Mortoniella</i>	RaO					10 (1)
<i>Protoptila</i>	RaF									
Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>		RaO							
Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>		D			4 (1)		24 (2)		
Hydroptilidae	<i>Metrichia</i>		T			106 (3)	1 (1)		38 (5)	
	<i>Ochrotrichia</i>		PH						9 (3)	

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS				
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	Zygnematal	<i>Prasiola mexicana</i>	<i>Ulothrix sp.</i>	<i>Paralmanea mexicana</i>	<i>Audoinea sp.</i>
					Oligochaeta				D/De
Euchelicerata (Arachnida)	Mesostigma			D		85 (2)	3 (1)		
N					1	3	3	5	1
S					0	8	8	13	0
H'					0	1.2 1.3	0.7 1.0	1.2 1.4	0

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS					
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	Fase	<i>Cladophora</i>	<i>Vaucheria</i>	<i>Vaucheria</i>	<i>Biofilm de</i>	
					Chantransia	<i>glomerata</i>	<i>bursata</i>	sp.	diatomeas	
Ectognatha	Ephemeroptera	Ameletidae	<i>Ameletus</i>	Ra/Re						
		Baetidae	<i>Baetis</i>	Ra, RaF y Re				2 (1)		
	Coleoptera	Elmidae	<i>Cleptelmis</i>	Re/Ra/ TH			13 (1)	1 (1)	1 (1)	
		Hydraenidae	<i>Ochthebius</i>	D						
	Diptera	Ceratopogonidae			D/ReFa/ Ra					1 (1)
			Chironomidae	<i>Brillia*</i>	TDe					
			<i>Chironomini</i>	Re						
			<i>Cardiocladius</i>	D						
			<i>Cricotopus sp. 1</i>	TH/Re						18 (1)
			<i>Cricotopus sp. 2</i>	TH/Re						
			<i>Microtendipes</i>	Re					294 (1)	
			<i>Microspectra</i>	Re			12 (1)			
			<i>Nanocladius</i>	Re						
			<i>Orthocladius</i>	Re						5 (1)
	<i>Tanytarsini</i>	Re								
	<i>Tanytarsus</i>	Re				209 (1)	6 (1)			
	Empididae	<i>Neoplasta*</i>	D		7 (1)					

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS					
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	Fase Chantransia	<i>Cladophora glomerata</i>	<i>Vaucheria bursata</i>	<i>Vaucheria</i> sp.	Biofilm de diatomeas	
Ectognatha	Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i>	D						
		Limoniidae	<i>Limonia</i>	TH	1 (1)	10 (1)				
		Orthocladiinae	<i>Pseudorthocladius*</i>	Re						
			<i>Tvetenia*</i>	Re		95 (1)	4 (1)			
		Pediciidae	<i>Pedicia*</i>	D			2 (1)		1 (1)	
		Phoridae		Re/D			5 (1)			
		Psychodidae			Re					
				<i>Berdeniella*</i>	Re					
				<i>Pericoma *</i>	Re			1 (1)		
			Simuliidae	<i>Simulium</i>	Re					
		Tanypodinae			D					
		Tipulidae			TDe/Re					
				<i>Prionocera*</i>	T?					
Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Mortoniella</i>	RaO							
		<i>Protoptila</i>	RaF				1 (1)			
	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	RaO							
	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	D							
	Hydroptilidae	<i>Metrichia</i>	T			1 (1)	12 (1)	9 (1)		
		<i>Ochrotrichia</i>	PH							

Tabla 3. Continuación

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					TAXONES DE ALGAS MACROSCÓPICAS				
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	Fase Chantransia	<i>Cladophora glomerata</i>	<i>Vaucheria bursata</i>	<i>Vaucheria</i> sp.	Biofilm de diatomeas
Ectognatha	Trichoptera	Hydropsychiidae	<i>Dipletrona</i>	ReF					
Oligochaeta				D/De		1 (1)			
Euchelicerata (Arachnida)	Mesostigma			D			15 (1)	3 (1)	
N					1	1	2	2	1
S					1	9	6	7	5
H'					0.7	1.3	0.9 1.0	0.8	1.1

Código correspondiente al Grupo Funcional Alimenticio (GFA) de los macroinvertebrados bentónicos (Merritt & Cummins, 2008):

Raspadores

Ra: Raspador
RaF: Raspador Facultativo
RaO: Raspador Obligado

Trituradores

T: Triturador
TF: Triturador Facultativo
TH: Triturador Herbívoro
THF: Triturador Herbívoro Facultativo
TDe: Triturador Detritívoro
TDO: Triturador Detritívoro Obligado

Recolectores

Re: Recolector
ReFa: Recolector Facultativo
ReF: Recolector Filtrador
ReFO: Recolector Filtrador Obligado

Filtradores

F: Filtrador

Depredadores

D: Deprador

Otras variantes

De: Detritívoro
H: Herbívoro
P: Perforador
PH: Perforador Herbívoro

De acuerdo con el análisis SIMPER, en la mayoría de los crecimientos, los ensambles de MIB asociados estuvieron caracterizados por entre uno y tres taxones, correspondientes principalmente a géneros del orden Diptera (Tabla 4).

Tabla 4. Grupos taxonómicos que dominan y caracterizan el ensamble de MIB asociados en cada uno de los crecimientos algales. (*) Algas con una sola muestra.

ALGA	TAXÓN	(%) CONTRIBUCIÓN	(%) ACUMULADO
<i>Nostoc parmelioides</i>	<i>Cricotopus</i> sp. 1 (Diptera)	96.16	96.16
<i>Placoma regulare</i>	<i>Cricotopus</i> sp. 1 (Diptera)	88.14	91.48
	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	3.34	
<i>Phormidium</i> spp.	<i>Orthocladus</i> sp. (Diptera)	100	100
<i>Microcoleus</i> sp.	*	*	*
<i>Tolypothrix</i> sp.	Mesostigma	33.3	100
	<i>Berdeniella</i> sp. (Diptera)	33.3	
	Ceratopogonidae (Diptera)	33.3	
Zygnematal	*	*	*
<i>Prasiola mexicana</i>	<i>Cricotopus</i> sp. 1 (Diptera)	39.69	78
	<i>Metrichia</i> sp. (Trichoptera)	38.31	
<i>Ulothrix</i> sp.	*	*	*
<i>Paralemanea mexicana</i>	<i>Metrichia</i> sp. (Trichoptera)	53.17	75.53
	<i>Simulium</i> sp. (Diptera)	22.36	
<i>Audoinella</i> sp.	*	*	*
Fase Chantransia	*	*	*
<i>Cladophora glomerata</i>	*	*	*
<i>Vaucheria bursata</i>	<i>Microtandipes</i> sp. (Diptera)	51.5	82.03
	<i>Metrichia</i> sp. (Trichoptera)	16.81	
	<i>Tanytarsuys</i> sp. (Diptera)	13.72	
<i>Vaucheria</i> sp	*	*	*
Biofilm de Diatomeas	*	*	*

Los taxones que dominaron y caracterizaron el ensamble de MIB en los crecimientos con una sola muestra, es decir *Zygnematal* (Chlorophyta) y *Audoinella* sp. (Rhodophyta) fueron géneros del orden Diptera (Tabla 5)

Tabla 5. Taxones de MIB asociados al sustrato orgánico que dominan y caracterizan (más abundantes) los crecimientos algales con una sola muestra.

ALGA	TAXÓN CON MAYOR ABUNDANCIA (número de organismos registrados)
<i>Microcoleus</i> spp. (Cyanoprokaryota)	<i>Cricotopus</i> sp. 1 (Diptera) (20)
<i>Ulothrix</i> sp. (Chlorophyta)	<i>Brillia</i> sp. (Diptera) (83)
<i>Cladophora glomerata</i> (Chlorophyta)	<i>Tvetenia</i> sp. (Diptera) (95)
Chantransia (Rhodophyta)	<i>Limonia</i> sp. (Diptera) (1)
<i>Vaucheria</i> sp. (Ochrophyta)	<i>Microtandipes</i> sp. (Diptera) (294)
<i>Biofilm</i> de diatomeas (Bacillariophyta)	<i>Cricotopus</i> sp. 1 (Diptera) (18)

III. Macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato inorgánico

De los 7 746 organismos identificados en total, 2 568 se encontraron asociados al sustrato inorgánico, mismos que estuvieron representados en 36 géneros, 32 familias, 11 órdenes y siete clases, de las cuales Ectognatha con 2 272 organismos fue la más abundante, representando el 88% de la muestra total (Figura 6), teniendo tres órdenes con mayor número de organismos: Ephemeroptera con 994 organismos, Diptera con 679 y Trichoptera con 505 (Figura 7).

De esta manera, se puede determinar que los ensambles de MIB asociados al sustrato rocoso de algunos de los ríos de la región central de México se encuentran compuestos mayormente por efímeras, dípteros y tricópteros. A nivel de familia, Baetidae (Ephemeroptera), Chironomidae, Simuliidae (Diptera) y Glossosomatidae (Trichoptera) fueron las familias con mayores abundancias (Tabla 6).

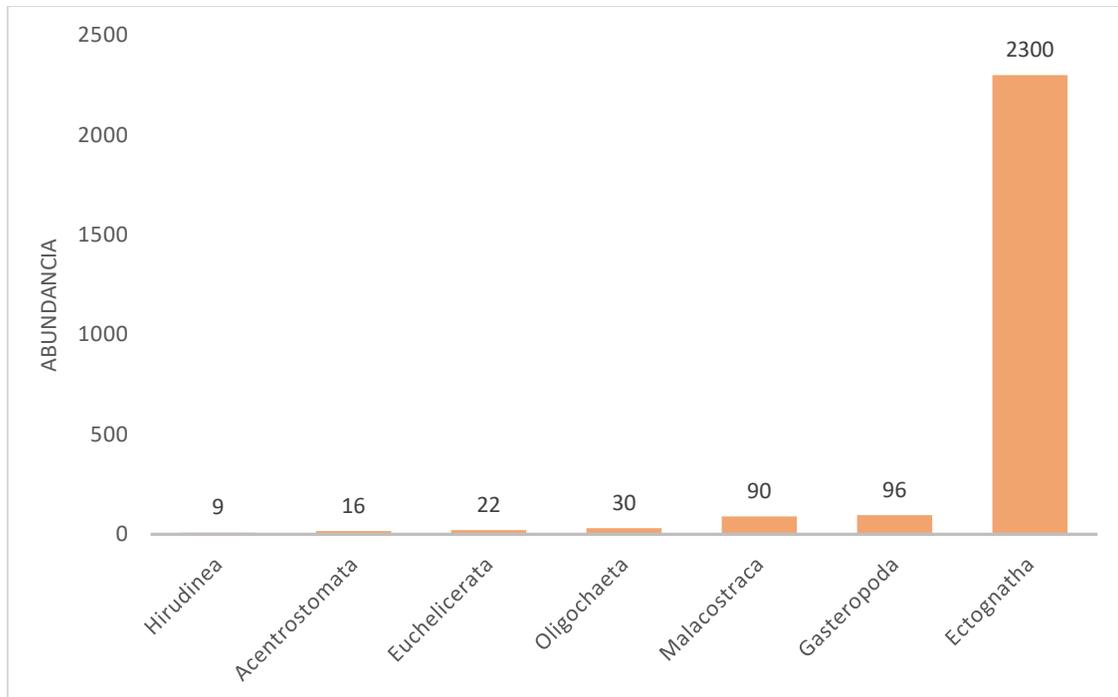


Figura 6. Composición taxonómica de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato inorgánico: a nivel de clase.

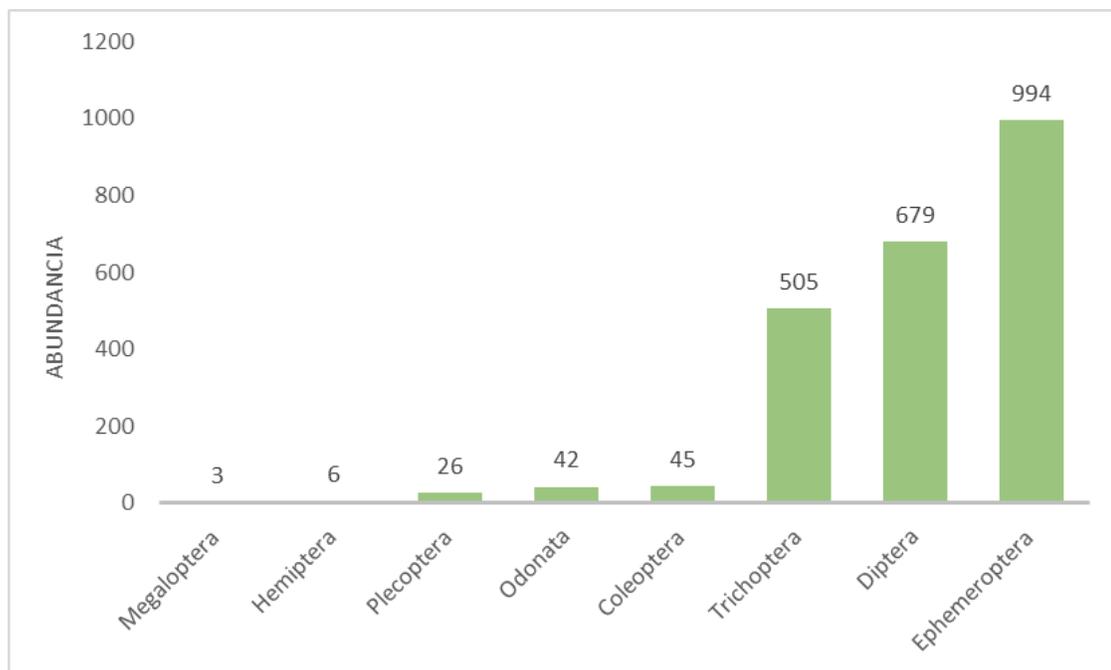


Figura 7. Composición taxonómica de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato inorgánico: a nivel de orden de la clase Ectognatha.

Dentro de los diferentes sitios de estudio, se logró reconocer una tendencia de mayor abundancia y diversidad en los sistemas de alta montaña, a continuación, se presenta la descripción de los resultados en términos de mayor y menor riqueza, abundancia y diversidad correspondiente a los diferentes sitios de estudio:

El Cuarto Dinamo (SR), Amanalco (AN) y el nacimiento del Río González (RG) fueron los tres sitios que presentaron los valores más altos de riqueza, siendo AN el más rico de todos, con 18 taxones registrados, seguido de SR y RG con 15 cada uno. En términos de abundancia en promedio fueron encontrados 171 organismos, sin embargo, MA y SR fueron los sitios que presentaron mayor abundancia, con 380 y 336 organismos respectivamente, mientras que Huichihuayán (A y B) fueron los sitios con la menor abundancia entre todos, con 46 y 35 organismos cada uno. Arroyo monarca (AM) fue la localidad que presentó el valor más alto de diversidad (2.4), mientras que Huichihuayán (HU-A) fue la localidad con el valor de diversidad más bajo (0) (Tabla 6).

Tabla 6. Abundancias y Grupos Funcionales Alimenticios de macroinvertebrados bentónicos asociados al sustrato inorgánico por sitio. S: riqueza, N: número de colectas en cada sitio, H' valor de diversidad a partir del índice de Shannon-Weaver. El código de sitio es igual al presentado en la Tabla 1.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					SITIOS						
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	MA	SR	TD	SD- TC	SD- PR	PI	AB
					Ectognatha	Ephemeroptera	Ameletidae	<i>Ameletus</i>	Ra/Re	28	
		Baetidae	<i>Baetis</i>	Ra/RaFa /Re	163	122	75	28	72	40	58
			<i>Callibaetis</i>	Re							
		Heptageniidae	<i>Cinygmula</i>	Ra/ ReFa	39						
			<i>Epeorus</i>	Ra/ ReFa	43						3
			<i>Macdunnoa</i>	Ra/ ReFa							
			<i>Stenacron</i>	Ra/ ReFa							
		Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	Ra/ ReFa							
			<i>Traulodes</i>	Re/ RaFa/ ReF						2	
	Odonata	Calopterygidae	<i>Haetaerina</i>	D							
		Cordulegastridae	<i>Cordulegaster</i>	D							
		Lestidae	<i>Archilestes</i>	D							
	Plecoptera	Nemouridae		TDe/ ReFa							3

Tabla 6. Continuación.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					SITIOS						
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	MA	SR	TD	SD- TC	SD- PR	PI	AB
					Ectognatha	Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i> <i>Amphinemura</i>	D TDe/ ReFa		
	Hemiptera	Gerridae	<i>Rheumatobates</i>	D							
	Coleoptera	Elmidae	<i>Lara</i>	TDe							
		Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	TDe							
	Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalus</i>	D							
	Diptera	Chironomidae		Re/P		7					
			<i>Chironomini</i>	Re		144	44				
			<i>Tanytarsini</i>	Re/ ReF	14	12	32	34		14	
		Dixidae		Re		11					
		Limoniidae	<i>Antocha</i>	Re		2	1		1	7	
		Orthocladinae		Re/ Ra			2		7		
		Pediciidae	<i>Dicranota</i>	Ra/ Re/D						2	1
		Simuliidae	<i>Simulium</i>	ReFa	3	7	4		1	4	
		Tanypodinae		D	4	1					
		Tipulidae	<i>Tipula</i>	TDO/ THF/ Re				3		1	1
	Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Glossosoma</i>	RaO	34	4	51			31	73
		Helicopsycheidae	<i>Helicopsyche</i>	RaO						4	3

Tabla 6. Continuación.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS					SITIOS							
					MA	SR	TD	SD-TC	SD-PR	PI	AB	
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA								
Ectognatha	Trichoptera	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	D	1	6	4	4		3	3	
		Hydropsychidae	<i>Cheumatopsyche</i>	ReF								
			<i>Diplectrona</i>	ReF								
			<i>Leptonema</i>	ReF								
			<i>Smicridea</i>	ReF								
			Hydroptilidae	<i>Orthotrichia</i>	PH							
		Limnephilidae	Hesperophylax	TDe/ H	26							17
			Limnephilus	TDe/ H							12	12
		Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	D/ ReF	20	4	2	11	1	3		
		Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	Re		11	3				2	
Acentrosomata	Tricladida	Dugesidae		D		2		3			9	
Gasteropoda				D								
Hirudinea	Rhynchobdellida	Glossiphonidae		D							2	
Oligochaeta				D/De	1	2						
Malacostraca	Amphipoda			D								
		Gammaridae		D								
Euchelicerata	Mesostigma			D	4	1	8					
N					3	2	2	1	1	1	2	
S					13	15	11	6	5	13	13	
H'					1.4	1.7	1.2	1.6	1.1	2.4	2.0	
					1.7	2.1	2.1				1.8	

Tabla 6. Continuación.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICO					SITIOS							
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	AM	LR	AN	RG	PX	PD	HU-A	HU-B
					Ectognatha	Ephemeroptera	Ameletidae	<i>Ameletus</i>	Ra/Re			
		Baetidae	<i>Baetis</i>	Ra/ RaFa/ Re	37	94	6	34	10	4		
		Heptageniidae	<i>Callibaetis</i>	Re			11					
			<i>Cinygmula</i>	Ra/ ReFa								
			<i>Epeorus</i>	Ra/ ReFa								
			<i>Macdunnoa</i>	Ra/ ReFa							59	
			<i>Stenacron</i>	Ra/ ReFa							10	
		Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	Ra/ ReFa					1			2
			<i>Traulodes</i>	Re/ RaFa/ ReF	55							
	Odonata	Calopterygidae	<i>Haetaerina</i>	D			23	4				
		Cordulegastridae	<i>Cordulegaster</i>	D				6				
		Lestidae	<i>Archilestes</i>	D					7			2
	Plecoptera	Nemouridae		TDe/ ReFa	5							
			<i>Amphinemura</i>	TDe/ ReFa				3				
		Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	D				9	1	2		

Tabla 6. Continuación.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICO					SITIOS							
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	AM	LR	AN	RG	PX	PD	HU-A	HU-B
					Ectognatha	Hemiptera	Gerridae	<i>Rheumatobates</i>	D			
	Coleoptera	Elmidae	<i>Lara</i>	TDe				32				
		Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	TDe					6	7		
	Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalis</i>	D			1		1	1		
	Diptera	Chironomidae		Re/F/P								
			<i>Chironomini</i>	Re				24				
			<i>Tanytarsini</i>	Re/ReF			12	15				
		Dixidae		Re	1							
		Limoniidae	<i>Antocha</i>	Re								
		Orthocladinae		Re/Ra		5	21					
		Pediciidae	<i>Dicranota</i>	Ra/Re/ D	3							
		Simuliidae	<i>Simulium</i>	ReFa	14	12 4	27	6	61			
		Tanypodinae		D								
		Tipulidae	<i>Tipula</i>	TDO/ THF/Re			2					
	Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Glossosoma</i>	RaO	26		1					
		Helicopsychoidea	<i>Helicopsyche</i>	RaO	4							1
		Hydrobiosidae		D			3	4				
			<i>Atopsyche</i>	D	4			1				
		Hydropsychidae	<i>Cheumatopsyche</i>	ReF			4	4				
			<i>Diplectronea</i>	ReF	5							
			<i>Leptonema</i>	ReF			17	2				

Tabla 6. Continuación.

TAXONES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICO					SITIOS							
CLASE O SUBCLASE	ORDEN	FAMILIA O SUBFAMILIA	GÉNERO	GFA	AM	LR	AN	RG	PX	PD	HU-A	HU-B
					Ectognatha	Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	ReF			
		Hydroptilidae	<i>Orthotrichia</i>	PH								54
		Limnephilidae	Hesperophylax	TDe/H	1	3						
			Limnephilus	TDe/H	6	1						
		Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	D/ReF			1	5				
		Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	Re	2							
Acentrosomata	Tricladida	Dugesiidae		D								
Gasteropoda				D			1		24		46	25
Hirudinea	Rhynchobdellida	Glossiphonidae		D	3	4						
Oligochaeta				D/De	5	20	2					
Malacostraca	Amphipoda			D			90					
		Gammaridae		D	2							5
Euchelicerata	Mesostigma			D	1	8						
N						2	3	2	1	1	1	1
S						7	18	15	8	6	2	5
H'					2.2	1.4	1.6	1.7	1.8	1.5	0	1.4
					2.4	1.6	2.2	2.3				

Código correspondiente al Grupo Funcional Alimenticio (GFA) de los macroinvertebrados bentónicos (Merritt & Cummins, 2008):

Raspadores

Ra: Raspador

RaO: Raspador Obligado

Trituradores

THF: Triturador Herbívoro Facultativo

TDe: Triturador Detritívoro

TDO: Triturador Detritívoro Obligado

Recolectores

Re: Recolector

ReFa: Recolector Facultativo

ReF: Recolector Filtrador

Filtradores

F: Filtrador

Depredadores

D: Depredador

Otras variantes

H: Herbívoro

P: Perforador

PH: Perforador Herbívoro

De acuerdo con el análisis SIMPER, en la mayoría de los sitios, los ensambles de MIB estuvieron caracterizados por entre uno y cuatro taxones dominantes, pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Diptera y Trichoptera de la clase Ectognatha principalmente (Tabla 5).

Tabla 7. Grupos taxonómicos que dominan y caracterizan el ensamble de MIB asociados al sustrato inorgánico en cada uno de los sitios de estudio. (*): Sitios con una sola colecta.

SITIO	TAXONES	(%) CONTRIBUCIÓN	(%) ACUMULADO
MA	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	33.08	88.77
	<i>Polycentropus</i> sp. (Trichoptera)	32.92	
	<i>Epeorus</i> sp. (Ephemeroptera)	22.77	
SR	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	77.23	77.23
TD	<i>Glossosoma</i> sp. (Trichoptera)	48.73	88.51
	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	39.79	
SD-TC	*	*	*
SD-PR	*	*	*
PI	*	*	*
AB	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	45.4	74.86
	<i>Glossosoma</i> sp. (Trichoptera)	29.46	
AM	<i>Thraulodes</i> sp. (Ephemeroptera)	27.61	73.22
	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	21.17	
	<i>Glossosoma</i> sp. (Trichoptera)	14.97	
	Nemouridae (Plecoptera)	9.47	
LR	<i>Simulium</i> sp. (Diptera)	48.27	78.94
	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera)	30.67	
AN	Amphipoda	43.5	77.69
	<i>Hataerina</i> sp. (Odonata)	22.74	
	<i>Callibaetis</i> sp. (Ephemeroptera)	11.45	
RG	<i>Lara</i> sp. (Coleoptera)	51.19	100
	<i>Chironomini</i> sp. (Diptera)	48.81	
PX	*	*	*
PD	*	*	*
HU	Mollusca	100	100

En el caso de los sitios que sólo contaron con una colecta, para la determinación de los taxones que se encuentran dominando y estructurando el ensamble de MIB, fueron considerados aquellos taxones encontrados en mayor abundancia. En este caso, géneros de los órdenes Ephemeroptera y Diptera fueron los que caracterizaron los ensambles de las localidades SD-TC, SD-PR, PI, PX y PD (Tabla 8).

Tabla 8. Taxones más abundantes de MIB del sustrato inorgánico en los sitios con una sola colecta.

SITIO	TAXONES CON MAYOR ABUNDANCIA (Número de organismos)
SD-TC	<i>Tanytarsini</i> sp. (Diptera) (34)
SD-PR	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera) (72)
PI	<i>Baetis</i> sp. (Ephemeroptera) (40)
PX	<i>Simulium</i> sp. (Diptera) (61)
PD	<i>Macdunnoa</i> sp. (Ephemeroptera) (59)

7.2. Caracterización morfo-funcional de los organismos

I. Macroinvertebrados bentónicos

La construcción de clases de tamaños para las comunidades de MIB se realizó a partir de las medidas obtenidas para los organismos asociados al sustrato inorgánico. De esta manera se obtuvo lo siguiente:

De acuerdo con las medidas obtenidas se estructuraron 10 clases de tamaño para los organismos de los ensambles de MIB de cada sustrato. En el caso de los MIB asociados al sustrato orgánico, se midió un total de 1 274 organismos, obteniendo poca heterogeneidad de tamaños, ya que la mitad de los organismos se concentró en una sola clase, de esta manera se reconoce que la mayoría de los organismos asociados a los crecimientos algales tiende a presentar tallas pequeñas (Figura 8).

En lo que respecta a los MIB asociados al sustrato inorgánico, se midió un total de 1 432 organismos, obteniendo en este caso una gran variedad de tamaños, lo que demostró que, dentro de los ensambles de MIB asociados al sustrato inorgánico, los organismos presentan amplia variedad de tallas y que, en comparación con los organismos asociados al sustrato orgánico, los del sustrato inorgánico tienden a ser más grandes (Figura 9).

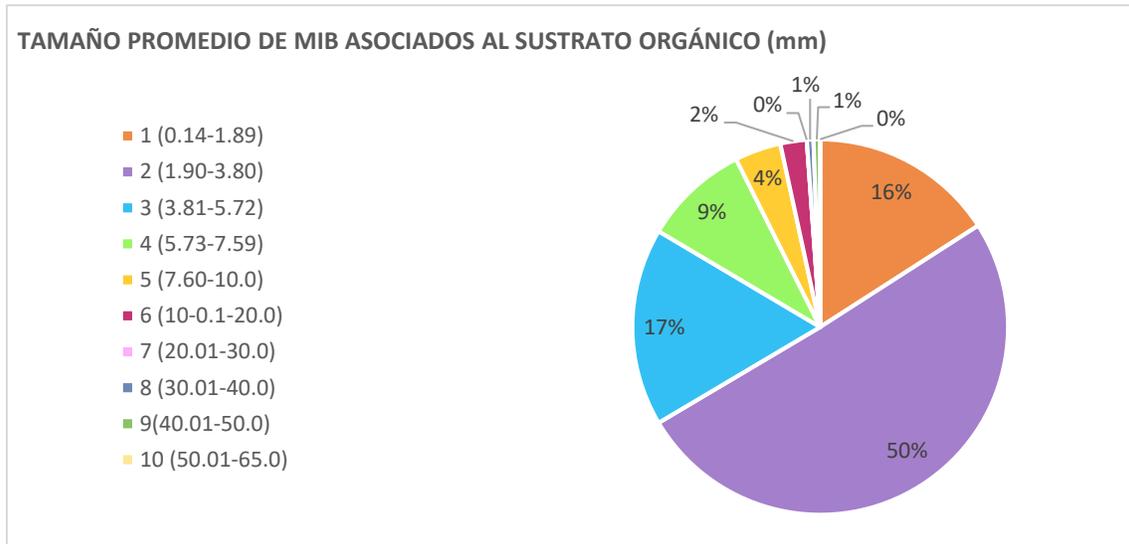


Figura 8. Clases de tamaño de MIB asociados al sustrato orgánico. Porcentajes correspondientes a la proporción de organismos pertenecientes a cada una de las clases.

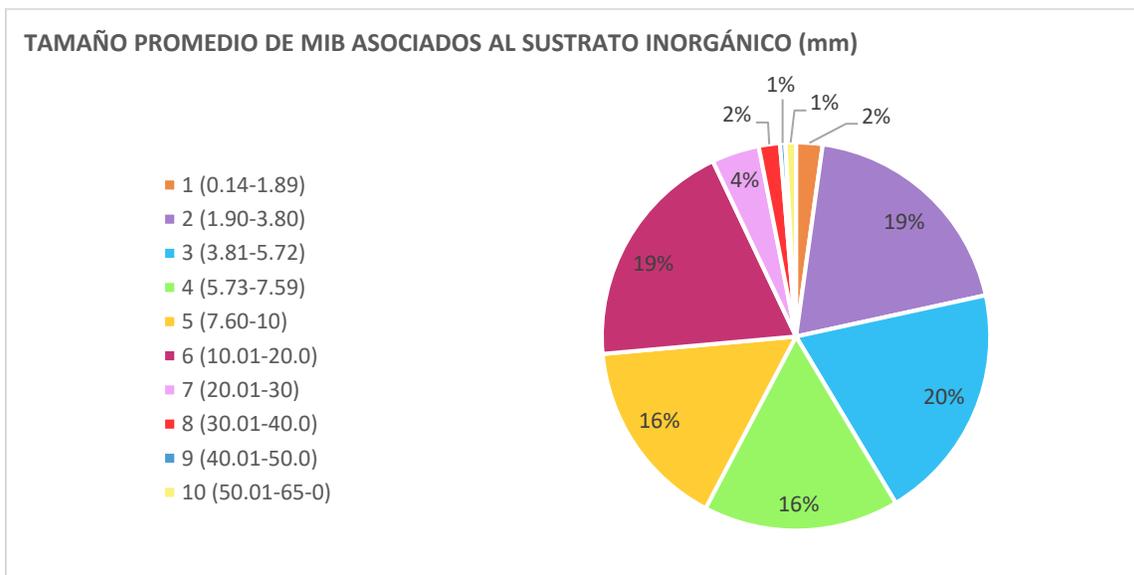


Figura 9. Clases de tamaño de MIB asociados al sustrato inorgánico. Porcentajes correspondientes a la proporción de organismos pertenecientes a cada una de las clases.

Respecto a los grupos funcionales alimenticios (GFA), los organismos recolectores, fueron los más abundantes en ambos tipos de sustratos, con una representación del 69% en el sustrato orgánico y del 56% para el inorgánico. En segundo lugar, se encuentra el grupo de organismos depredadores (30% para el sustrato orgánico y 38% para el inorgánico). Los grupos de organismos raspadores y trituradores estuvieron menormente representados, siendo los primeros más abundantes en el sustrato inorgánico (26%), y los segundos en el orgánico (23%) (Figura 10).

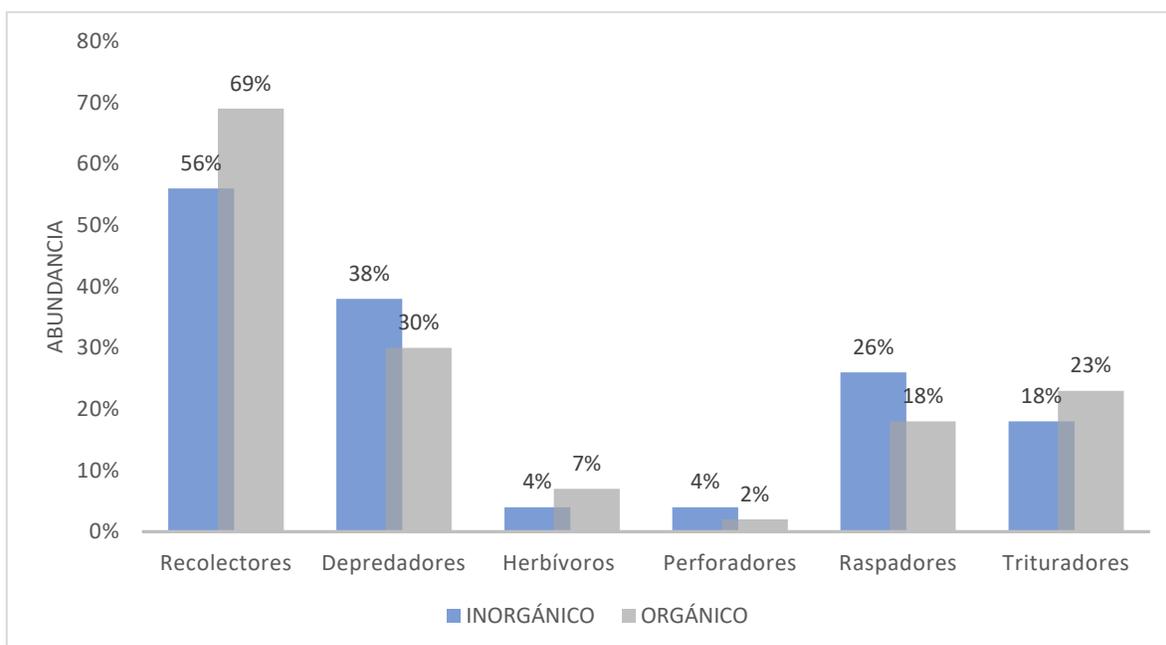


Figura 10. Proporción en porcentaje de Grupos Funcionales Alimenticios de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos en ambos sustratos evaluados.

II. Algas macroscópicas

Se midió un total de 1 892 organismos. De acuerdo con las medidas obtenidas, se estructuraron nueve clases de tamaño. Se reconoció que el 91% de los organismos de algas macroscópicas consideradas dentro de este estudio presentaron tamaños entre los 0.06 y los 36.07 milímetros. Por lo que aquellos organismos cuyo tamaño era mayor a este intervalo no fueron abundantes (Figura 11).

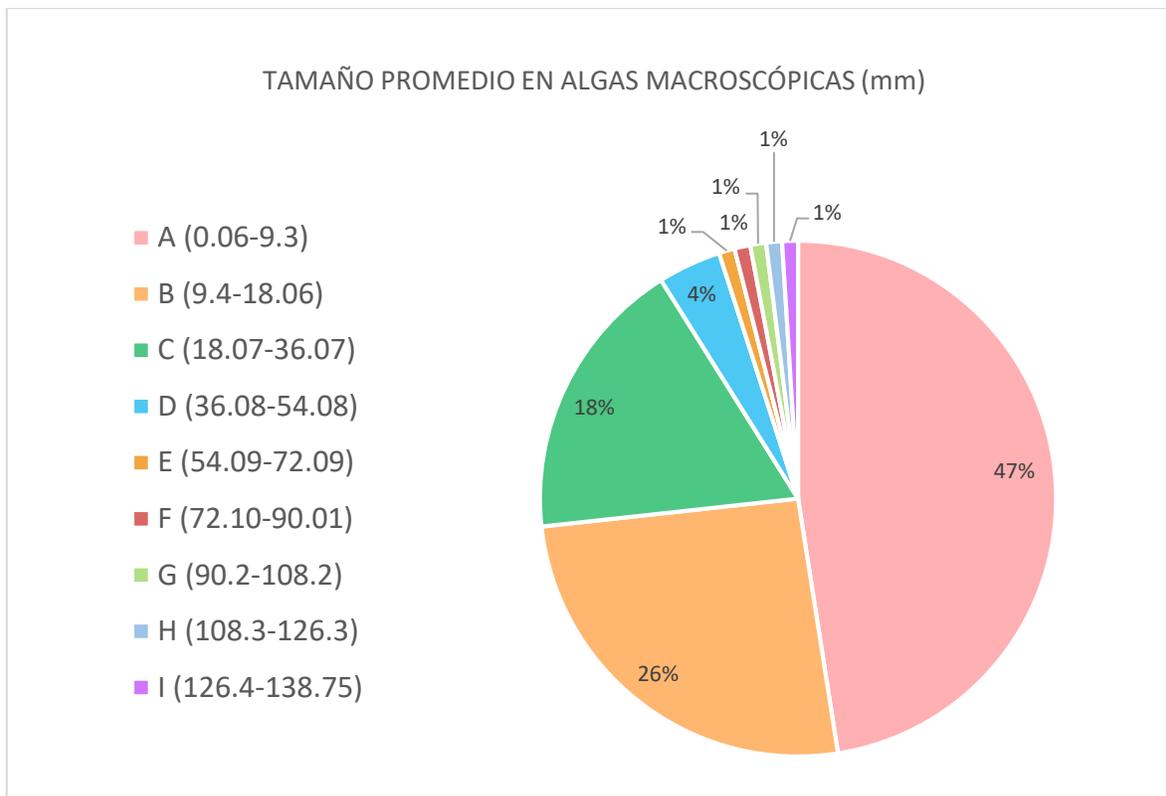


Figura 11. Clases de tamaño de los crecimientos de algas macroscópicas. Porcentajes correspondientes a la proporción de organismos de cada una de las clases.

En lo que respecta a la caracterización funcional de los organismos, se logró reconocer ocho niveles de organización y cuatro formas de crecimiento diferentes (Tabla 8). Respecto al nivel de organización, las formas filamentosas fueron predominantes entre todos los taxones, dentro de éstos, los filamentos uniseriados fueron los más abundantes, seguidos de los filamentos cenocíticos, los ramificados y finalmente los pseudofilamentos que tuvieron una mínima representación.

A pesar de no ser los niveles de organización predominantes en las comunidades analizadas; se debe destacar que, las colonias compactas y huecas como las de *Nostoc palmelioides* y *Placoma regulare* (Cyanoprokaryota) fueron las más representativas en términos de abundancia de MIB asociados.

Tabla 8. Niveles de organización y formas de crecimiento de las algas macroscópicas encontradas.

TAXÓN	NIVEL DE ORGANIZACIÓN	FORMA DE CRECIMIENTO
<i>Nostoc Parmelioides</i>	Colonial compacta	Colonia mucilaginoso
<i>Placoma regulare</i>	Colonial hueca	Colonia mucilaginoso
<i>Phormidium spp.</i>	Filamento uniseriado	Filamentos filiformes
<i>Microcoleus sp.</i>	Filamento uniseriado	Filamentos filiformes
<i>Tolypothrix sp.</i>	Filamento con ramas falsas	Filamentos filiformes
<i>Zygnematal</i>	Filamento uniseriado	Filamentos filiformes
<i>Prasiola mexicana</i>	Pseudoparénquima	Lámina
<i>Ulothrix sp.</i>	Filamento uniseriado	Filamentos filiformes
<i>Paralemanea mexicana</i>	Pseudoparénquima	Bambusiforme
<i>Audoinella sp.</i>	Filamento ramificado	Tapete
Fase Chantransia	Filamento ramificado	Tapete
<i>Cladophora glomerata</i>	Filamento ramificado	Filamentos filiformes
<i>Vaucheria bursata</i>	Filamento cenocítico	Tapete
<i>Vaucheria sp.</i>	Filamento cenocítico	Tapete
<i>Biofilm</i> de diatomeas	Pseudofilamentos	Filamentos filiformes

7.3 Caracterización ambiental

De acuerdo con los parámetros evaluados, se considera que las características ambientales dentro de este estudio denotan una heterogeneidad espacial y temporal en la región estudiada. Los valores de temperatura oscilaron entre los 7.2 y 23.5 °C. Las temperaturas más bajas, así como los valores de pH más bajos y las mayores velocidades de corriente corresponden a los ríos pertenecientes a la Cuenca de México y Cuenca del río Balsas. Por otra parte, los valores más altos de T, SDT, K₂₅, y Q₃ se presentaron en los ríos correspondientes a la Cuenca del río Pánuco (Tabla 9).

Respecto a la caracterización química del agua, las concentraciones de FRS y NO_3 resultaron ser mayores en los ríos de la Cuenca de México y Cuenca del río Balsas, particularmente en la temporada de secas. Por su parte, la concentración de NH_4 fue mayor en los ríos correspondientes a la Cuenca del río Pánuco, sin embargo, parece ser que en todos los sitios la concentración es mayor en temporada de secas. La concentración de NO_2 fue baja en prácticamente todos los sitios, sin embargo, hay valores elevados que se hacen presentes en las tres temporadas, dentro de las tres concentraciones involucradas (Figuras 11-14).

Tabla 9. Parámetros físico-químicos evaluados para la caracterización ambiental en los diferentes sitios de estudio, donde T: temperatura, pH, TDS: sólidos disueltos totales, K₂₅: conductividad, OD: oxígeno disuelto, Q₃: caudal, SO: saturación de oxígeno y VC: velocidad de corriente. LL: lloviznas, SF: secas frías, SC: secas cálidas. El código de los sitios se corresponde al presentado en la Tabla 1. Valores registrados por cada colecta.

CUENCA	SITIO	TEMPORADA	T (C°)	pH	TDS (mg/L)	K ₂₅ (μS/cm)	OD (mg/L)	Q ₃ (m ³ s ⁻¹)	SO (%)	VC (m/s)
Cuenca de México	MA	LL	11	6.2	24	47	10	0.08	93	0.79
		LL	9.7	7.0	23	47	9	0.324	100	1.06
	SR	SF	9.2	6.6	25	50	10	0.600	96	0.46
		LL	10.5	7.0	38	75	8	0.400	84	0.55
	TD	SF	7.2	7.5	40	81	10	0.163	99	0.25
		LL	11.5	6.2	41	83	8	0.070	81	0.17
	SD-TC	SF	7.7	7.7	43	87	8	0.342	96	1.10
		SF	8.9	7.9	44	9	8	0.016	97	0.27
SD-PR	SF	9.7	7.8	45	90	8	0.005	97	0.50	
PI	SC	11.5	7.3	27	54	10	0.450	95	0.43	
Cuenca del río Balsas	AB	SF	10.5	7.1	43	87	7	0.029	93	0.30
		SC	10.2	6.9	43	87	7	0.029	91	0.36
	AM	SF	12.3	7.5	44	90	7	0.032	97	0.41
		SC	13.3	7.6	43	88	7	0.032	94	0.25
	LR	SF	12.4	7.2	46	93	7	0.007	95	0.44
		SC	18.1	7.6	43	91	6	0.007	90	0.10
	AN	LL	17.5	6.3	84	169	6	2.200	70	0.82
		SF	15.6	7.0	90	184	8	1.720	100	0.89
	RG	SC	17.7	5.8	84	168	7	1.100	76	0.68
		LL	17.4	6.8	33	65	7	0.600	70	0.63
	SF	12.2	6.9	43	86	8	0.235	86	0.72	
	Cuenca del río Pánuco	PX	SC	20.9	8.3	142	290	8	0.135	94
PD		SC	17.2	8.0	169	350	7	0.481	95	0.18
HU-A		SC	20.3	7.5	148	302	8	1.871	89	0.64
HU-B		SC	23.5	7.6	150	306	8	1.871	93	0.66

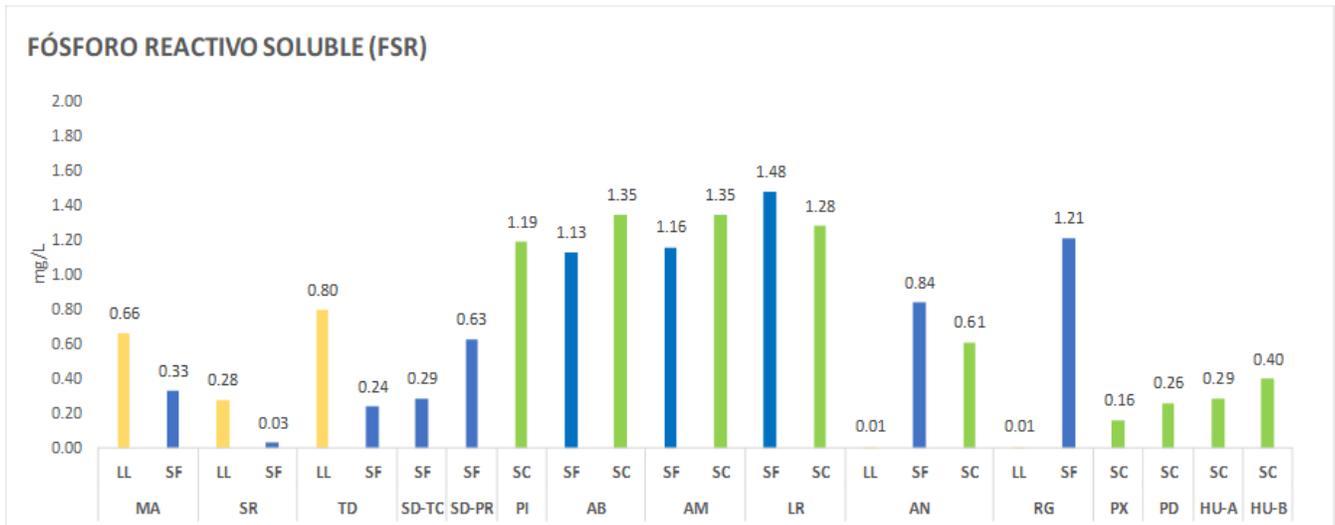


Figura 11. Concentración de FRS en los diferentes sitios de estudio. Los valores corresponden a cada una de las temporadas en que fueron muestreados. LL: Lluvias, SF: Secas frías y SC: Secas cálidas. El ID de los sitios corresponde al presentado en la Tabla 1.

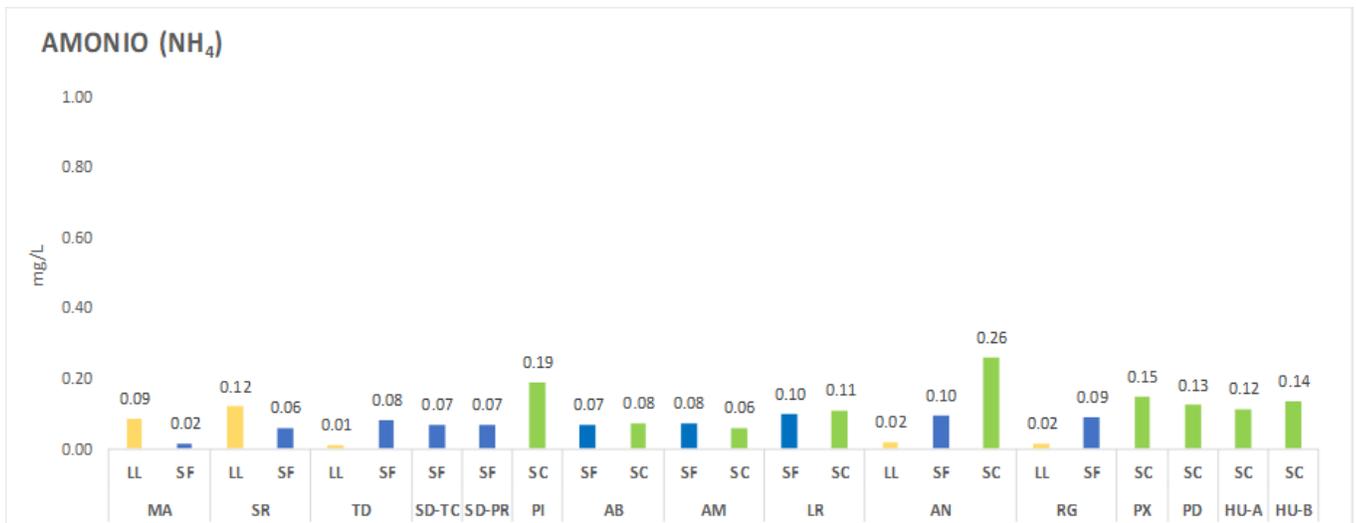


Figura 12. Concentración de NH₄ en los diferentes sitios de estudio. Los valores corresponden a cada una de las temporadas en que fueron muestreados. LL: Lluvias, SF: Secas frías y SC: Secas cálidas. El ID de los sitios corresponde al presentado en la Tabla 1.

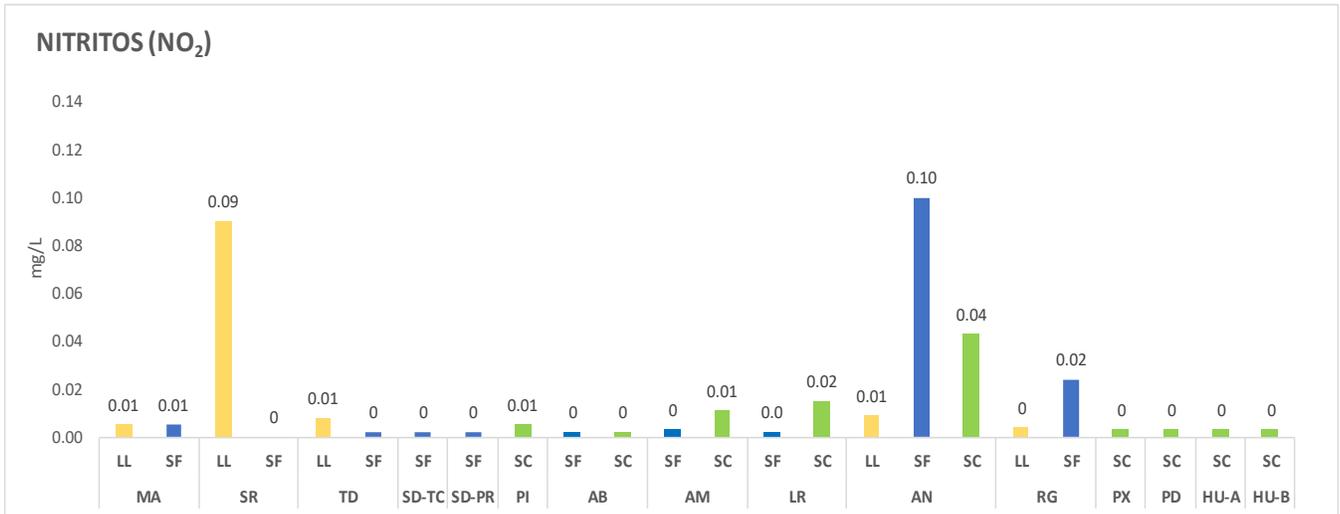


Figura 13. Concentración de NO₂ en los diferentes sitios de estudio. Los valores corresponden a cada una de las temporadas en que fueron muestreados. LL: Lluvias, SF: Secas frías y SC: Secas cálidas. El ID de los sitios corresponde al presentado en la Tabla 1.

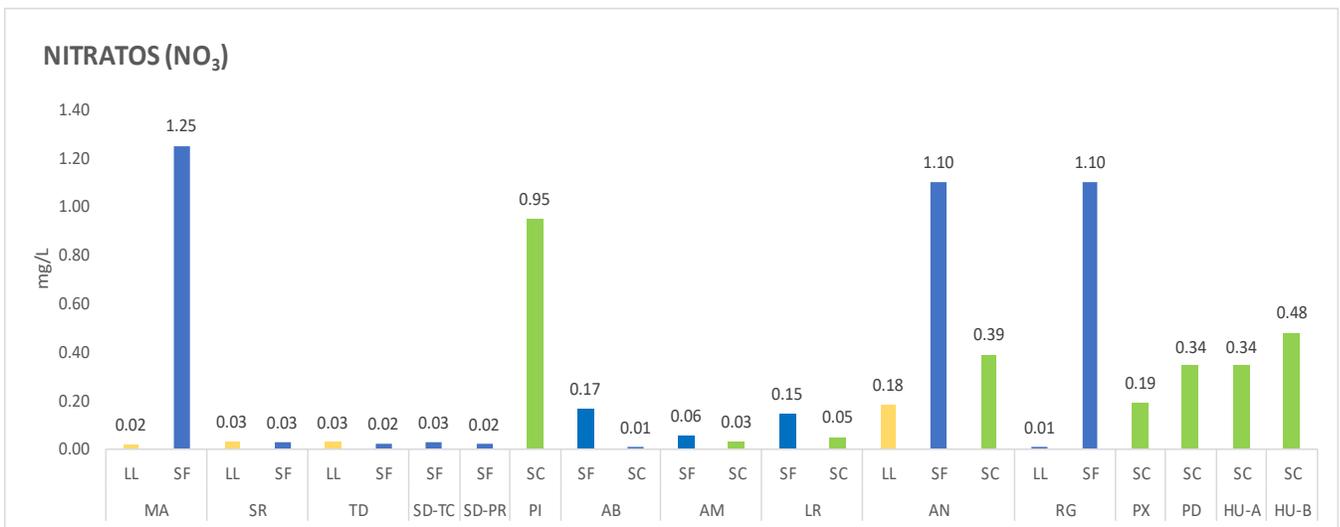


Figura 14. Concentración de NH₃ en los diferentes sitios de estudio. Los valores corresponden a cada una de las temporadas en que fueron muestreados. LL: Lluvias, SF: Secas frías y SC: Secas cálidas. El ID de los sitios corresponde al presentado en la Tabla 1.

Con el Análisis de Componentes principales (ACP) (Figura 15) se reconoció que el 61% de la varianza en los sitios de estudio es debida a los parámetros evaluados. Este porcentaje de variación acumulado se dio a partir de los dos primeros componentes, el primero explicó un 40% de esta varianza, agrupando temperatura (T: 0.45), concentración de sólidos disueltos totales (SDT: 0.41), caudal (Q₃: 0.49) y velocidad de corriente (VC: -0.44). El componente número dos explica un 21% de la varianza entre sitios, agrupando el pH (0.70), y la saturación de oxígeno (SO: 0.55). De acuerdo con esta ordenación, se pueden distinguir dos grupos de sitios caracterizados por las siguientes variables:

- ✓ **GRUPO A:** Sitios con mayor VC. Dentro de este grupo se encuentran mayormente correlacionados los ríos que pertenecen a las cuencas de México y del Río Balsas.
- ✓ **Grupo B:** Sitios con mayor T, Q₃ y concentración de SDT. Dentro de este grupo se encuentran mayormente correlacionados los ríos que pertenecen a las cuencas del Río Balsas y Pánuco.

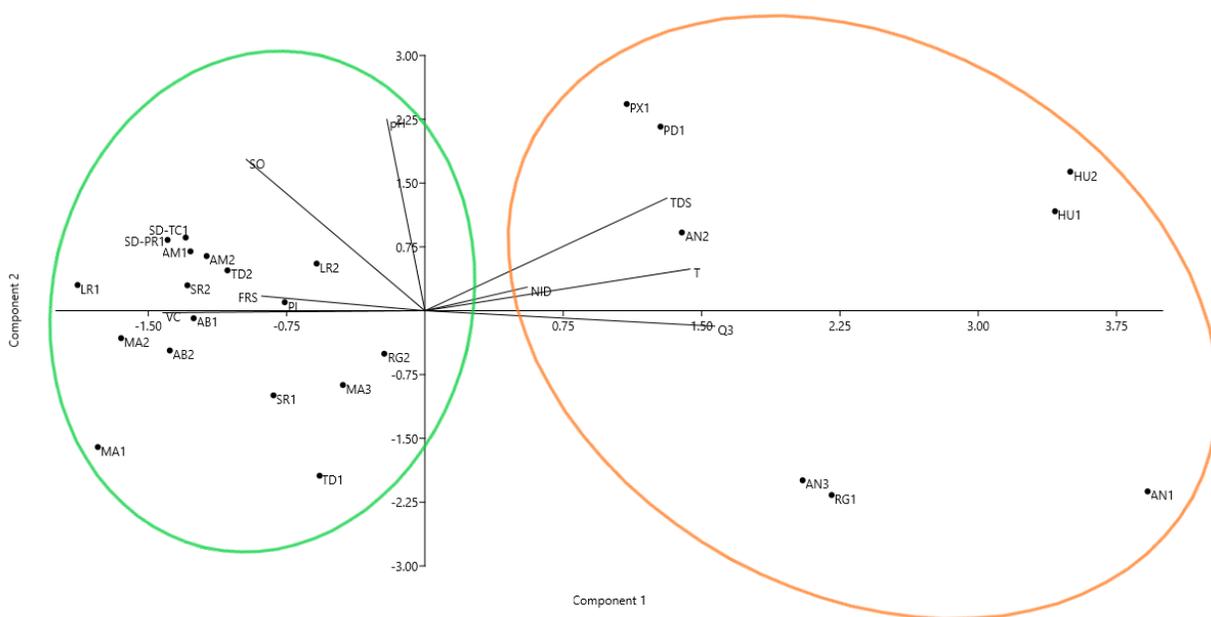


Figura 15. Análisis de Componentes Principales correspondiente a la caracterización ambiental de los sitios de estudio. En color verde el grupo A y en color naranja B. Las abreviaturas de los parámetros ambientales y el ID de los sitios corresponden a los presentados en las tablas 1 y 9. FSR: concentración de fósforo reactivo soluble, NID: concentración de nitrógeno inorgánico disuelto.

7.4. Preferencias de hábitat: posibles factores que intervienen en las interacciones.

I. Algas macroscópicas

El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) indica que un 52% de la varianza total en el establecimiento y distribución de los diferentes crecimientos de algas macroscópicas está en función de las características ambientales de cada uno de los sitios de estudio. Este porcentaje de varianza acumulado se da a partir de los dos primeros ejes, el primero explica un 28.15% de la varianza, mientras que el segundo explica el 24% de la misma (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de correlación obtenidos a partir del Análisis de Correspondencia Canónica para los crecimientos de algas macroscópicas. CY: Cyanoprokaryota, CH: Chlorophyta, RH: Rhodophyta, OC: Ochrophyta y BC: Bacillariophyta.

Variable/Factor	EJE 1	EJE 2
AMBIENTALES	T (0.73) SDT (0.87) VC (-0.43)	pH (0.59) SO (0.48) Q₃ (-0.67)
SITIOS	MA1 (-0.93) MA2 (-0.78) MA3 (-0.99) SR1 (-0.53) TD2 (-0.84) PI (-0.83) AB1 (-0.73) AB2 (-0.69) PX (2.54) PD (1.78) HU-A (1.90) HU-B (1.10)	SR1 (0.51) TD1 (0.73), SD-PR (1.07) AM1 (0.54) AM2 (0.70) LR1 (0.55) AN1 (-2.06) AN2 (-2.20) AN3 (-2-16) RG (-2.36) PX (3.27) HU-A (-0.88)
ALGAS	<i>Nostoc parmelioides</i> (CY) (-1.02) <i>Phormidium sp</i> (CY) (-0.54) <i>Microcoleus sp</i> (CY) (0.84) <i>Tolypothrix sp</i> (CY) (2.68) <i>Zygnematal</i> (CH) (1.99) <i>Prasiola mexicana</i> (CH) (-0.70) <i>Ulothrix sp</i> (CH) (-0.60) <i>Vaucheria sp</i> (OC) (1.92) <i>Audoinella sp</i> (RH) (1.95) Fase Chantransia (RH) (1.95) <i>Biofilm de Diatomeas</i> (BA) (1.99)	<i>Placoma regulare</i> (CY) (0.75) <i>Tolypothrix sp</i> (CY) (3.44) <i>Zygnematal</i> (CH) (-1.02) <i>Paralemanea mexicana</i> (RH)(-2.48) <i>Vaucheria bursata</i> (OC) (0.58) <i>Vaucheria sp</i> (OC) (-0.74) <i>Cladophora glomerata</i> (CH) (1.32) <i>Audoinella sp</i> (RH)(-1.15) Fase Chantransia (RH) (-1.15) <i>Biofilm de diatomeas</i> (BA) (-1.09)

De acuerdo con esto, los diferentes crecimientos de algas se pueden dividir en dos grupos:

- a) Algas que se establecen en condiciones de altas temperaturas, altas concentraciones de SDT, mayor Q_3 , menor VC y mayor profundidad como:

Microcoleus sp., *Tolypothrix* sp. (Cyanoprokaryota), Zygnematal (Chlorophyta), *Vaucheria* sp. (Ochrophyta), *Audouinella* sp., Fase Chantransia (Rhodophyta) y el *biofilm* de diatomeas (Bacillariophyta). Estos taxones corresponden, por tanto, a los ríos correspondientes a los ríos del grupo B, es decir, aquellos con afinidad cálida, como lo fueron las localidades de Puente de Dios, Las Pozas de Xilitla, y Huichihuayán.

- b) Algas que se establecen en condiciones de menor temperatura, menor Q_3 , mayor VC, mayor SO y menor profundidad como:

Nostoc parmelioides, *Placoma regulare*, *Phormidium* spp., *Microcoleus* sp. (Cyanoprokaryota), *Prasiola mexicana*, *Cladophora glomerata*, *Ulothrix* sp. (Chlorophyta), *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta) y *Vaucheria bursata* (Ochrophyta). Taxones que fueron encontrados en los ríos pertenecientes al grupo A, es decir, aquellos con afinidad templada.

Esta agrupación concuerda con los resultados obtenidos a partir de ACP (Figura 15). Por tanto, variables como la T, concentración de SDT, VC y Q_3 , son las que se encuentran determinando el establecimiento y distribución de los diferentes crecimientos de algas macroscópicas en ríos de la región central de México (Figura 16).

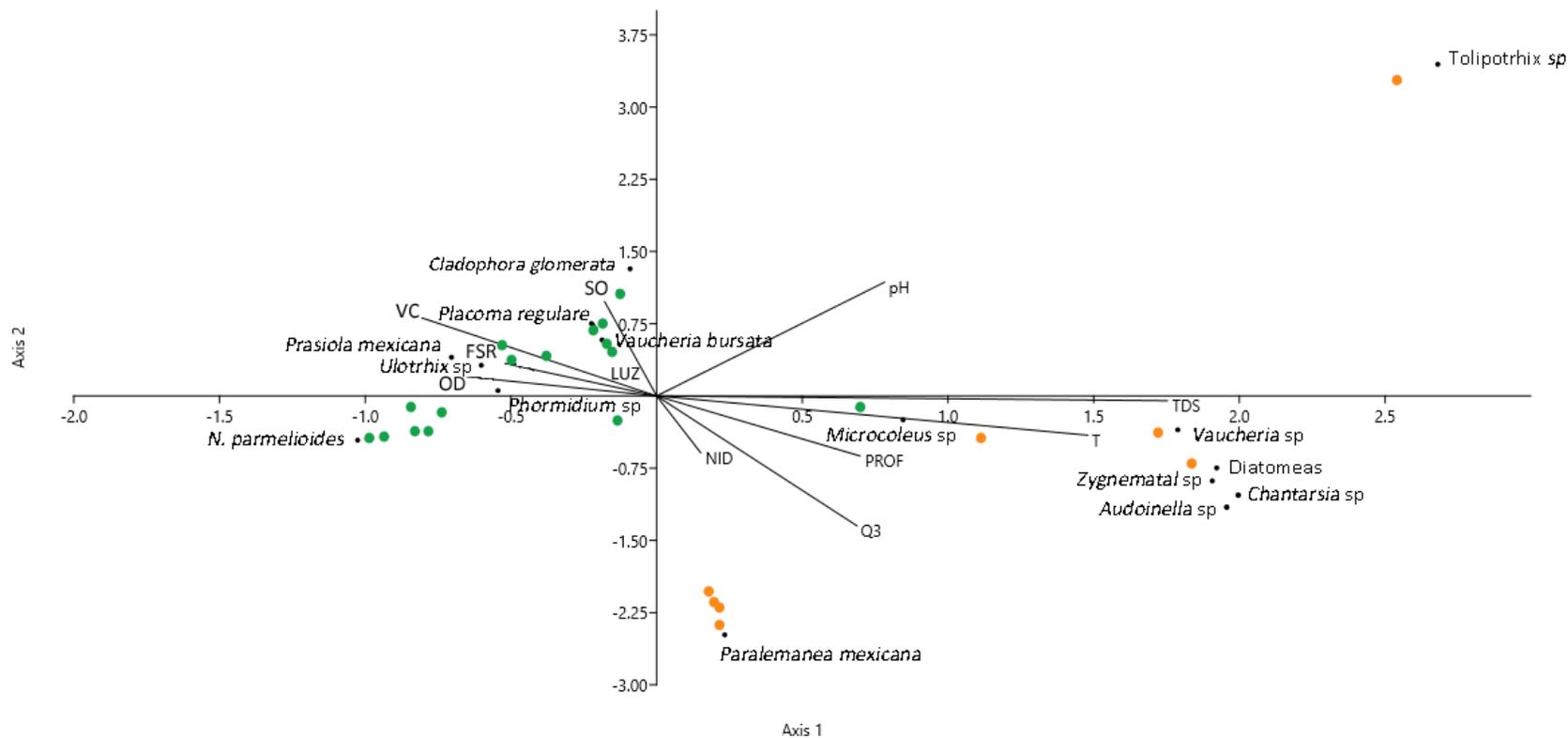


Figura 16. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para los crecimientos de algas macroscópicas, mismo que muestra la distribución de los diferentes crecimientos en función de las características ambientales de cada uno de los sitios de estudio. Los puntos en color verde representan los ríos del grupo A, mientras que los puntos en color naranja representan los ríos del grupo B. Las abreviaturas de los parámetros ambientales y el ID de los sitios corresponden a los presentados en las tablas 1 y 9. FSR: Fósforo Reactivo Soluble, NID: Nitrógeno Inorgánico Disuelto, PROF: Profundidad, y LUZ.

II. Macroinvertebrados bentónicos

Los resultados del análisis BIO-ENV indicaron en términos generales aquellos factores ambientales que están influyendo en la estructura de los ensamblajes de MIB dentro de los diferentes sustratos evaluados.

De acuerdo con lo anterior, la riqueza y diversidad de los ensamblajes asociados al sustrato orgánico, se determinó a partir de variables como la temperatura (T), el caudal (Q₃) y la profundidad a la que se encontraron los crecimientos de algas macroscópicas, con un valor de correlación conjunta de 0.255. Por su parte, para los ensamblajes de MIB asociados al sustrato inorgánico, la riqueza y diversidad de éstos se determinó por las variables T, Q₃ y concentración de sólidos disueltos totales (SDT) con una correlación conjunta de 0.680.

De acuerdo con el ANOSIM, el nivel de organización, la forma de crecimiento y la especie del alga son las variables que determinan una diferencia entre los ensamblajes de MIB asociados a los crecimientos algales. Respecto a los ensamblajes correspondientes al sustrato inorgánico, el sitio, y el número de organismos encontrados, son las variables que marcan una diferencia entre los ensamblajes (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados del análisis ANOSIM. Donde D: División, NO: Nivel de Organización, FC: Forma de Crecimiento, TT: Tamaño del Talo, K: número de organismos encontrados, TA: Taxón (especie) de alga, S: Sitio y ES: Estación climática. R: Rango de disimilaridad y P: Proporción de R que son \geq R.

SUSTRATO	VARIABLE	R	P	DIFERENCIA
ORGÁNICO	D	0.151	0.5	NO
	NO	0.241	0.01	SI
	FC	0.27	0.01	SI
	TT	0.013	0.4	NO
	K	-0.175	0.1	NO
	TA	0.315	0.03	SI
INORGÁNICO	S	0.508	0.02	SI
	ES	0.136	0.8	NO
	K	0.35	0.05	SI

De acuerdo con ACC (Tabla 12), los ensamblajes de MIB establecidos en el sustrato inorgánico se pueden dividir en dos grupos dependiendo el tipo de río que habiten. Considerando la

regionalización obtenida a partir del ACP y la y los resultados del ACC (Figura 15), los grupos son:

- a) Ensamblajes que se establecen en ríos con altos valores de T, altas concentraciones de SDT y mayor Q₃. Condiciones que corresponden a los ríos del grupo B.
- b) Ensamblajes que se establecen en aguas frías y menor Q₃. Condiciones que corresponden a los ríos del grupo A.

Estos resultados indican que variables como la T, concentración de SDT, y Q₃, son las que se encuentran determinando el establecimiento y distribución de los ensamblajes de MIB asociados al sustrato inorgánico en ríos de la región central de México (Figura 17). El ACC permite visualizar de manera particular los resultados generales obtenidos a partir del análisis BIO-ENV, pues agrupa a los ensamblajes correspondientes a los diferentes sitios en función de las variables ambientales características de cada uno. De esta manera, y de acuerdo con los análisis previos, se puede observar una tendencia a regionalizar organismos con afinidades cálidas y templadas.

Tabla 12. Valores de correlación obtenidos a partir del Análisis de Correspondencia Canónica para los ensamblajes de MIB asociados al sustrato inorgánico.

VARIABLE	EJE 1		EJE 2	
AMBIENTALES	T	(0.83)	pH	(-0.55)
	TDS	(0.91)	SO	(-0.30)
	Q₃	(0.78)		
	FRS	(-0.33)		
	NID	(0.35)		
	VC	(-0.55)		
SITIOS	MA1	(-0.61)	MA2	(1.94)
	MA2	(-1.25)	LR1	(-0.66)
	MA3	(-0.70)	LR2	(-0.92)
	SR2	(-0.71)	AN1	(1.98)

Tabla 12. Continuación. E: Ephemeroptera, O: Odonata, P: Plecoptera, H: Hemiptera, C: Coleoptera, M: Megaloptera, D: Diptera, T: Trichoptera, Tr: Tricladida, R: Rhynchobdellida, Ma: Malacostraca y Eu: Euchelicerata

VARIABLE	EJE 1	EJE 2		
SITIOS	SD-TC	(-0.52)	AN2	(1.27)
	PI	(-0.55)	AN3	(0.90)
	AB1	(-0.63)	RG1	(0.45)
	AB2	(-0.64)	PX	(-1.10)
	AM1	(-0.57)	PD	(-2.46)
	AN1	(1.63)		
	AN2	(1.46)		
	AN3	(1.55)		
	PX	(0.94)		
	PD	(1.86)		
	HU-A	(2.38)		
	HU-B	(2.18)		
	MIB	<i>Anchytarsus</i> sp.(C)	(1.85)	<i>Anchytarsus</i> sp. (C)
<i>Dixidae</i> (D)		(-1.01)	<i>Callibaetis</i> sp. (E)	(2.18)
<i>Antocha</i> sp. (D)		(-0.79)	<i>Simulium</i> sp. (D)	(-1.39)
<i>Baetis</i> sp. (E)		(-0.55)	<i>Ameletus</i> sp. (E)	(2.37)
<i>Callibaetis</i> sp. (E)		(2.17)	<i>Tanypodinae</i> (D)	(0.99)
<i>Macdunnoa</i> sp. (E)		(2.04)	<i>Anacroneuria</i> sp. (P)	(-1.41)
<i>Stenacron</i> sp. (E)		(2.04)	<i>Smicridea</i> sp. (T)	(1.08)
<i>Farrodes</i> sp. (E)		(2.34)	<i>Cinygmula</i> sp. (E)	(2.37)
<i>Thraulodes</i> sp. (E)		(-0.57)	<i>Hataerina</i> sp. (O)	(1.66)
<i>Corydalus</i> sp. (M)		(1.91)	<i>Stenacron</i> sp. (E)	(-2.55)
<i>Epeorus</i> sp. (E)		(-0.98)	<i>Macdunnoa</i> sp. (E)	(-2.55)
<i>Archilestes</i> sp. (O)		(1.86)	<i>Reumatobates</i> sp. (H)	(1.21)
<i>Dicranota</i> sp. (D)		(-0.64)	<i>Orthocladinae</i> (D)	(1.69)
<i>Nemouridae</i> (P)		(-0.58)	<i>Corydalus</i> sp. (M)	(-1.85)
<i>Ameletus</i> sp. (E)		(-1.40)	<i>Amphinemura</i> sp. (P)	(0.93)
<i>Diplectronea</i> sp. (T)		(-0.58)	<i>Amphipoda</i> (Ma)	(2.24)
<i>Hesperophylax</i> sp. (T)		(-0.73)	<i>Gammaridae</i> (Ma)	(0.99)
<i>Hataerina</i> sp. (O)		(1.66)	<i>Oligochaeta</i>	(-0.80)
<i>Leptonema</i> sp. (T)		(1.66)	<i>Leptonema</i> sp. (T)	(1.60)
<i>Glossosoma</i> sp. (T)		(-0.67)	<i>Archilestes</i> sp. (O)	(-2.84)
<i>Atopsyche</i> sp. (T)		(-0.52)	<i>Cordulegaster</i> sp. (O)	(-0.86)
<i>Smicridea</i> sp. (T)		(2.06)	<i>Hesperophylax</i> sp. (T)	(0.74)
<i>Limnephilus</i> sp. (T)		(-0.64)	<i>Cheumatopsyche</i> sp. (T)	(2.36)
<i>Amphipoda</i> (Ma)		(1.98)	<i>Polycentropus</i> sp. (T)	(0.52)
<i>Gammaridae</i> (Ma)		(1.77)	<i>Glossiphonidae</i> (R)	(-0.67)
<i>Mesostigma</i> (Eu)		(-0.59)	<i>Orthotrichia</i> sp. (T)	(1.08)
<i>Dugesiidae</i> (Tr)		(-0.74)		
<i>Cinygmula</i> sp. (E)		(-1.40)		
<i>Orthocladinae</i> (D)		(1.10)		
<i>Chironomidae</i> (D)		(-1.05)		
<i>Tanypodinae</i> (D)		(-0.70)		
<i>Cheumatopsyche</i> sp. (T)		(1.21)		
<i>Polycentropus</i> sp. (T)		(-0.84)		
<i>Xiphocentron</i> sp. (T)		(-0.88)		

Tabla 13. Código número empleado en el Análisis de Correspondencia Canónica para los ensambles de MIB asociados al sustrato inorgánico correspondiente a los diferentes taxones que conforman los ensambles.

Número asignado	Taxón	Número asignado	Taxón
1	<i>Cleptelmis</i> sp.	41	<i>Epeorus</i> sp.
2	<i>Ochthebius</i> sp.	42	<i>Macdunnoa</i> sp.
3	<i>Lara</i> sp.	43	<i>Stenacron</i> sp.
4	<i>Anchytarsus</i> sp.	44	<i>Farrodes</i> sp.
5	Ceratopogonidae	45	<i>Thraulodes</i> sp.
6	Chironomidae	46	<i>Reumatobates</i> sp.
7	<i>Brillia</i> sp.	47	<i>Corygdalus</i> sp.
8	<i>Chironomini</i> sp.	48	<i>Hataerina</i> sp.
9	<i>Cardiocladius</i> sp.	49	<i>Cordulegaster</i> sp.
10	<i>Cricotopus</i> sp. 1	50	<i>Archilestes</i> sp.
11	<i>Cricotopus</i> sp. 2	51	Nemouridae
12	<i>Microtandipes</i> sp.	52	<i>Amphinemura</i> sp.
13	Microspectra sp.	53	<i>Anacroneuria</i> sp.
14	<i>Nanocladius</i> sp.	54	<i>Glossosoma</i> sp.
15	<i>Orthocladius</i> sp.	55	<i>Mortoniella</i> sp.
16	<i>Tanytarsini</i> sp.	56	<i>Protoptila</i> sp.
17	<i>Tanitarsus</i> sp.	57	<i>Helicopsyche</i> sp.
18	Dixidae	58	Hydrobiosidae
19	<i>Neoplasta</i> sp.	59	<i>Atopsyche</i> sp.
20	<i>Ramphomyia</i> sp.	60	<i>Metrichia</i> sp.
21	<i>Antocha</i> sp.	61	<i>Cheumatopsyche</i> sp.
22	<i>Limonia</i> sp.	62	<i>Diplectronea</i> sp.
23	<i>Pseudortocladius</i> sp.	63	<i>Leptonema</i> sp.
24	Orthocladinae	64	<i>Smicridea</i> sp.
25	<i>Tvetenia</i> sp.	65	<i>Orthotrichia</i> sp.
26	<i>Dicranota</i> sp.	66	<i>Hesperophylax</i> sp.
27	<i>Pedicia</i> sp.	67	<i>Limnephilus</i> sp.
28	Phonidae	68	<i>Polycentropus</i> sp.
29	<i>Berdeniella</i> sp.	69	<i>Xiphocentron</i> sp.
30	<i>Pericoma</i> sp.	70	Mesostigma
31	Psychodidae	71	Glossiphonidae
32	<i>Simulium</i> sp.	72	Oligochaeta
33	Tanypodinae	73	Gasteropoda
34	Tipulidae	74	Amphipoda
35	<i>Tipula</i> sp.	75	Gammaridae
36	<i>Prionocera</i> sp.	76	Duguesiidae
37	<i>Ameletus</i> sp.		
38	<i>Baetis</i> sp.		
39	<i>Callibaetis</i> sp.		
40	<i>Cinygmula</i> sp.		

8. DISCUSIÓN

8.1 Composición taxonómica de las comunidades biológicas

I. Algas macroscópicas

Los resultados demostraron que, independientemente del tipo de río (grupo A o grupo B), las Cyanoprokaryota son las algas más abundantes y con mayor cobertura dentro de la comunidad de algas macroscópicas. Estos resultados coinciden con lo establecido por Sheath & Cole (1992), Colbert & Allan (2001) y Necchi (2016), quienes mencionan que las algas con mayor abundancia de cobertura comúnmente encontradas en los ríos son en primer lugar las Cyanoprokaryota, seguidas de Chlorophyta, Rhodophyta y Bacillariophyta. Considerando que la composición taxonómica de la comunidad de algas macroscópicas se ve influenciada por la ecología de cada uno de los grupos que la conforman (Branco *et al.*, 2014), los resultados obtenidos a partir del Análisis de Correspondencia canónica (ACC) favorecen la idea de que las comunidades de algas macroscópicas presentan afinidades y/o preferencias ambientales particulares, por lo que la distribución de los organismos no es homogénea en todos los ríos.

El gran número de sitios que registró valores de diversidad cero, se atribuye a que en esos ríos sólo se tuvo registro de una especie o población de alga. Asimismo, los resultados demostraron que los ríos más diversos corresponden a los sistemas de montaña, muy probablemente por la heterogeneidad ambiental con la que cuentan. Considerando la dominancia de Cyanoprokaryota, y en relación con la idea anterior, se sabe que el establecimiento de este grupo puede verse afectado por factores como el pH, el tamaño del sustrato y la concentración de nitrógeno, de esta manera, tanto la heterogeneidad de sustrato presente en ríos de montaña, como las bajas concentraciones de nitrógeno registradas, parecen haber propiciado la mayor diversidad en estos ríos.

A diferencia de los ríos de montaña, en los ríos de mayor orden, al ser más profundos, la entrada de luz hacia el bentos del río disminuye, limitando el establecimiento de las comunidades bentónicas a las orillas del río, influyendo en la diversidad de organismos bentónicos. Por su parte, las alteraciones hidromorfológicas presentes en los ríos tropicales, resultado de las actividades antrópicas de la zona, los ponen en desventaja, limitando el establecimiento y desarrollo de estos organismos, repercutiendo directamente en la diversidad local de los ríos (Rodríguez-Flores & Carmona-Jiménez, 2018).

De esta manera, se puede considerar que los ríos dentro de la presente investigación, particularmente los ríos de montaña son, en términos generales más favorables para organismos como las Cyanoprokaryota y/o que este grupo se encuentra mejor adaptado (en comparación con otros grupos de algas) a estos sistemas, lo que se ve reflejado en su dominio dentro de la comunidad.

Partiendo de una regionalización previa de sitios y considerando los resultados obtenidos a partir del ACC, que denotan las posibles preferencias ambientales de las diferentes algas encontradas, se pueden reconocer dos grupos de organismos; uno conformado por aquellas algas con afinidad templada, cuya distribución se restringe a ríos de montaña, y un segundo grupo conformado por algas con afinidad cálida cuya distribución se restringe a sistemas tropicales. Considerando esta agrupación, los crecimientos de *Nostoc parmelioides*, *Placoma regulare*, *Prasiola mexicana*, *Cladophora glomerata*, *Phormidium* spp., *Ulothrix* sp. y *Vaucheria bursata*, al ser registrados únicamente en ríos de montaña, se les puede atribuir una afinidad por sistemas templados (Ramírez y Cantoral, 2003; Bojorge García, 2010; Rodríguez Flores y Carmona Jiménez, 2018).

Por otra parte, los crecimientos de *Paralemanea mexicana*, *Vaucheria* sp., *Zygnematal* sp., *Audoinella* sp., *Microcoleus* sp. y *Tolyphotrix* sp., se establecen en ríos calcáreos con afinidad cálida, resultados que coinciden con Montejano Zurita *et al.*, (2004), quienes registraron crecimientos de *Vaucheria* sp. y *Microcoleus* sp. para los ríos de la parte baja de la Cuenca

del río Pánuco. Pese a esto, algunos estudios indican que la distribución de *Paralemanea mexicana* se encuentra restringida a ríos de montaña (Ramírez y Cantoral, 2003; Bojorge García *et al.*, 2010; Caro Borrero y Carmona Jiménez, 2016), por lo tanto, ésta no puede ser considerada dentro de los organismos con afinidad cálida. Una posible explicación que justifica su inclusión dentro este grupo a partir del ACC, es que el sitio en el que fue registrada presenta condiciones ambientales ambiguas, por ejemplo los valores de temperatura registrados corresponden más a los ríos del grupo B, sin embargo, un mayor número de variables como la altitud a la que se encuentra el río y los bajos valores de pH y SDT apoyan la idea de que este sistema corresponde a un río de montaña, indicando que a pesar de ser agrupado con los organismos de afinidad cálida, *P. mexicana* es una especie de afinidad templada. Esta especie se ha registrado como exitosa en ríos de montaña, debido a la mayor cobertura de gametofitos durante la estación climática fría, contrario al bajo porcentaje de cobertura durante la temporada de lluvias con alta descarga (Carmona Jiménez *et al.*, 2014).

De acuerdo con lo descrito anteriormente, se reconoce que, a nivel regional, la distribución de las comunidades algales está en función de su proceso y eficiencia de dispersión, mientras que su establecimiento lo está a nivel local en función de las características de cada ecosistema (Branco *et al.*, 2014; Necchi, 2016). En este sentido, la gran abundancia de Cyanoprokaryota puede ser explicada por un mecanismo de dispersión eficiente, que involucra esporas, fragmentos vegetativos y células de resistencia, a diferencia, por ejemplo, de las Rhodophyta cuyo mecanismo de dispersión, al no contar con células de resistencia, resulta poco eficiente, y por tanto su abundancia es menor (Branco *et al.*, 2014). Por su parte, la gran cobertura de estos organismos puede ser resultado de un proceso adaptativo y desarrollo de convergencias ante condiciones particulares de múltiples ambientes, como las de los ríos estudiados (Whitton, 2012).

Dentro de estas condiciones, probablemente la velocidad de corriente (VC) es la que se encuentra limitando en mayor medida el establecimiento de las comunidades registradas,

pues como se había mencionado anteriormente, la VC representa un desafío físico a vencer por los organismos, y aunque se podría esperar que pocas comunidades sobrevivan ante tales condiciones, los resultados demostraron que la mayor riqueza y abundancia de algas, particularmente Cyanoprokaryota se da bajo esta condición. En este sentido, el crecimiento en consorcios con otras comunidades que usualmente presentan las Cyanoprokaryota, en conjunto con la secreción de mucilago, como en *N. parmelioides* y *P. regulare*, favorece su adhesión al sustrato, teniendo como resultado una variedad de morfologías estratégicas consideradas como una adaptación ante altas velocidades de corriente, lo que les permite el éxito en ambientes como los ríos de montaña (Bojorge-García, 2010; Whitton, 2012).

I. Macroinvertebrados asociados al sustrato orgánico.

De acuerdo con los resultados obtenidos, los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos (MIB) asociados a los crecimientos de algas macroscópicas se encuentran estructurados por insectos. El análisis SIMPER demostró que, la dominancia de comunidades está dada por organismos del orden Diptera. Merritt & Cummins (2008) mencionan que la diversidad taxonómica y ecológica de los dípteros se ve reflejada a partir de la diversidad de hábitos alimenticios de sus larvas, mismos que abarcan casi todos los grupos tróficos identificados para los MIB.

Lo anterior es una característica que en teoría permite colonizar cualquier tipo de ambiente acuático, lo cual resulta en una proliferación dominante (Thorp & Covich, 2010). Al tratarse de un sustrato orgánico, la dominancia de este grupo sugiere que a diferencia de los efemerópteros y tricópteros, los dípteros presentan afinidades, preferencias y/o alguna especialización por este sustrato.

En términos de diversidad, los ensamblajes de macroinvertebrados asociados a los crecimientos de *Prasiola mexicana*, *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) y *Tolypothrix* sp. (Cyanoprokaryota) resultaron ser los más ricos y diversos, sin embargo, los organismos asociados se encontraron en bajas abundancias, por lo que se puede considerar que las

asociaciones con los crecimientos de estas algas son de carácter oportunista y/o generalista, pues de no ser así, la riqueza y diversidad de los ensamblajes sería menor, evidenciando la explotación del recurso por organismos que se han especializado en un sustrato particular (Thorp & Covich, 2010).

En contraste, los crecimientos de *Nostoc parmelioides* y *Placoma regulare* (Cyanoprokaryota) registraron las mayores abundancias de macroinvertebrados asociados. Esto puede ser un indicador de que los organismos asociados, en especial los dípteros, cuentan con requerimientos y adaptaciones particulares que pueden suplir estableciendo una asociación específica con estos crecimientos.

Considerando que, la complejidad morfológica de éstas algas no ofrece tanta heterogeneidad física como la que pueden exhibir los crecimientos de *P. mexicana*, *C. glometara* y *Tolypothrix* sp., aunado a los reportes de la interacción mutualista entre *N. parmelioides* y *Cricotopus* sp. (Diptera), es probable que el parecido morfológico y ecológico que presenta con *P. regulare* (Cyanoprokaryota) contribuya a que ésta establezca asociaciones similares a las que establece con *N. parmelioides*, lo que favorece un incremento en la abundancia de los organismos asociados a sus crecimientos (Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2018).

II. Macroinvertebrados asociados al sustrato inorgánico.

Al igual que los ensamblajes de MIB asociados al sustrato orgánico, los organismos de la clase Ectognatha fueron dominantes en todos los sitios analizados, de la misma manera que lo reportan Merritt & Cummins (2008) y Thorp & Covich (2010). En este caso, el análisis SIMPER demostró que los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos del sustrato inorgánico se encuentran estructurados principalmente por los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera, similar a lo reportado por Caro-borrero & Carmona-Jiménez (2017).

Estos resultados se atribuyen de manera general a las adaptaciones que cada orden presenta al medio acuático. Por ejemplo, las náyades (estadios inmaduros) del orden Ephemeroptera, a pesar de que muchas especies requieren de temperaturas y concentraciones de oxígeno disuelto muy particulares para desarrollarse, se pueden establecer en una amplia variedad de hábitats acuáticos, tanto perenes como intermitentes, por lo que es posible encontrarlas en arroyos y ríos de todos tamaños y con amplios intervalos de temperatura del agua (Thorp & Covich, 2010). Las náyades de este orden, en su mayoría son herbívoras o detritívoras; incluso se sabe que algunas especies son depredadoras de otros invertebrados, sin embargo, la mayoría tiene la capacidad de cambiar sus hábitos alimenticios durante su estadio inmaduro, confiriéndoles una ventaja en la obtención de alimento, por lo que el sustrato bentónico se convierte en un hábitat favorable para desarrollarse y completar su ciclo de vida (Merritt & Cummins, 2008).

Por su parte, el orden Trichoptera cuenta con un sistema altamente eficiente de intercambio gaseoso a través de la epidermis y/o branquias abdominales, en sus patas pueden presentarse conjuntos de sedas que les permite nadar y/o filtrar partículas de alimento, además, la capacidad para construir refugios favorece su desarrollo y protección, proporcionando un conjunto de estrategias que repercute sobre el éxito ecológico de este orden, aun cuando el ecosistema se encuentre perturbado, pues existen algunas especies que pueden incluso ser tolerantes a cierto grado de contaminación (Thorp & Covich, 2010).

Tanto Ephemeroptera como Trichoptera fueron abundantes dentro de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos, sin embargo, el orden Diptera es el que se encuentra dominando los ensambles. Al igual que los organismos del orden Ephemeroptera, los dípteros explotan hábitats acuáticos intermitentes y permanentes, por lo que es fácil encontrarlos en cualquier sistema lótico (Thorp & Covich, 2010). Alrededor del 40% de todas las especies de insectos acuáticos pertenecen a este orden, y al menos un tercio de las especies acuáticas de Diptera pertenecen a la familia Chironomidae, muy probablemente por el amplio rango de tolerancia ambiental (temperatura, pH, salinidad concentración de oxígeno, velocidad de corriente, etc.) que presentan (Coffman & Ferrington, 2008).

Estos datos coinciden en parte con los resultados obtenidos, ya que Diptera no fue el orden más abundante, sino el segundo más abundante. Bajo este esquema, se pueden reconocer dos estrategias ecológicas de desarrollo que pudieran estar influyendo en estos resultados, por un lado, los organismos pertenecientes al orden Ephemeroptera, quienes dominaron los ensambles, presentan etapas inmaduras prolongadas, compensando el corto periodo de vida del adulto. Mientras que, los organismos del orden Diptera, al prolongar el estadio adulto, los estadios larvales son relativamente más cortos (Cummins, 2008), lo que puede explicar por qué se encontró un mayor número de organismos del orden Ephemeroptera. A pesar de esto, la gran abundancia de la familia Chironomidae estuvo presente en todos los ríos, bajo una amplia diversidad de condiciones ambientales, indicando una tendencia de dominancia en los sistemas acuáticos estudiados.

Respecto a la diversidad de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos, a diferencia de las comunidades de algas macroscópicas, sólo en uno de los ríos se registró un valor de cero, atribuido de la misma manera al registro de un solo taxón. Al ser los ríos de montaña los que presentaron los valores más altos de diversidad, se confirma lo propuesto inicialmente; la heterogeneidad del sustrato inorgánico favorece la diversidad de hábitats dentro del río para diferentes organismos, teniendo como consecuencia un incremento en diversidad y una disminución en la abundancia de MIB por familia en este sustrato.

8.2 Caracterización morfo-funcional de las comunidades biológicas.

I. Macroinvertebrados bentónicos.

Los resultados de la caracterización morfológica y funcional de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos demostraron que, los organismos son más grandes y presentan un intervalo más amplio de tallas en el sustrato inorgánico. Con esto, se puede reconocer una relación directamente proporcional entre el incremento de la

heterogeneidad física del río y la diversidad de hábitats, que afectan la diversidad biológica y de tallas en los organismos asociados al sustrato inorgánico.

En este sentido, se puede considerar la idea de que el tamaño de un organismo está en función y repercute en la ocupación espacial que tiene dentro de su medio, así como, del aprovechamiento de recursos por éste y lo que deje disponible para otros organismos (Verschut *et al.*, 2015). Por otra parte, los ensambles de MIB mostraron que existen preferencias por un hábitat en particular considerando los dos sustratos que fueron evaluados, reflejando una posible especialización por parte de los organismos que se dirige hacia el sustrato orgánico, lo que pudo verse reflejado en las altas abundancias y baja diversidad de los ensambles asociados, confirmando la hipótesis planteada al inicio de la presente investigación.

Dentro de un ambiente tan heterogéneo como el sustrato inorgánico, que puede ser colonizado y explotado por una gran diversidad de organismos, presentar tallas grandes en comparación con el resto del ensamble puede significar una ventaja ante la competencia por el espacio y los recursos disponibles, ya que el tamaño corporal es capaz de afectar la ingesta energética del resto de la comunidad (Brown, 1987).

La relación respecto al tamaño de los organismos también puede ser asociada con su capacidad hidrodinámica, por ejemplo, Lamouroux *et al.*, (2004) plantean que la diferencia de tamaño dentro de los ensambles de MIB es resultado de una adaptación a las condiciones de hábitat local, de esta manera, los organismos más pequeños son mucho más abundantes en ambientes que se encuentran bajo condiciones estresantes. Por ejemplo, en ambientes con alta velocidad de corriente, la talla pequeña y comprimida permite reducir la resistencia ante esta condición, facilitando que los organismos puedan utilizar pequeños intersticios dentro del sedimento (Lamouroux *et al.*, 2004; Verschut *et al.*, 2015). De ser así, cobra sentido que los organismos que se encontraron asociados al sustrato orgánico hayan

sido aquellos con las menores tallas, puesto que los crecimientos de algas se encontraron en su mayoría en sitios con altas velocidades de corriente.

Por el contrario, aquellos organismos que son más grandes tienen menor capacidad hidrodinámica, sin embargo, una talla más grande puede permitir que los organismos se muevan con mayor facilidad dentro del lecho de río bajo condiciones de flujo lento, lo que permite que los organismos establecidos en la cama del río maximicen su capacidad para buscar parches dentro del río que favorezcan su éxito ecológico (Verschut *et al.*, 2015). En conjunto, esto significa que mientras la integridad física del río, en particular del flujo de agua, ejerce un papel primario en los ensamblajes de MIB, algunos agentes bióticos como la competencia y la depredación serán determinantes dentro de la estructura de los ensamblajes (Brown, 1987; Reid, 2010).

La detección de organismos recolectores como los más abundantes, sin importar el tipo de sustrato, coincide con lo esperado según la teoría del río continuo (Vannote *et al.* 1980), donde se predice que este grupo, así como los trituradores se distribuyen tanto en las partes altas como medias de los ríos. Lo que puede ser observado en los resultados, pues el muestreo se hizo preferentemente en las partes altas. En particular, los organismos trituradores fueron predominantes en los ensamblajes asociados a los crecimientos algales, resultados que en principio se pueden asociar a un proceso de obtención de alimento, no sólo directa sino indirectamente a través de la captura de materia orgánica gruesa retenida por los crecimientos.

Las bajas abundancias registradas para los organismos herbívoros indican, que además de favorecer la obtención de alimento directo, la asociación puede beneficiar la obtención de refugio o material de construcción para éstos. Por su parte, la dominancia del grupo de los raspadores se asocia directamente a la presencia de *biofilms*, principalmente de diatomeas, en las rocas y cantos rodados que son abundantes en las partes altas de los ríos. Finalmente, los organismos depredadores fueron abundantes en ambos sustratos, lo que puede

significar que la captura de presas no depende del sustrato en el que se encuentren establecidos, sino de la estrategia de captura del depredador (Caro-Borrero y Carmona-Jiménez, 2018).

I. Algas macroscópicas

En lo que respecta al tamaño de los crecimientos, se demostró que independientemente del nivel de organización o forma de crecimiento de las algas, la mayoría de los talos presentan una variedad de tamaños dentro de un intervalo de 0.06-36.07 mm. Sin embargo, el intervalo de tamaño registrado en mayor medida se encuentra entre los 0.06 y 9.3 mm, indicando un posible óptimo ecológico para la comunidad. En términos de frecuencia, los talos más grandes, es decir aquellos que superara los 36.07 mm resultan ser menos abundantes, posiblemente porque no son un tamaño óptimo o favorable en ríos con altas velocidades de corriente, lo que pondría en juego la supervivencia de la población algal al ser continuamente arrastrados por la corriente aguas abajo (Carmona *et al.*, 2012).

La diversidad morfológica de la comunidad se atribuye a los diferentes niveles de organización y formas de crecimiento que presentan cada una de las algas (Sheath & Cole, 1992). La proporción de los diferentes tipos morfológicos para los crecimientos en Norte América es de aproximadamente un 42-52% para tapetes, 18-23% de colonias gelatinosas, 18-23% de filamentos gelatinosos, 12-13% de filamentos libres, 8-9% de pseudoparénquimas, y 3-7% de tufos (Sheath & Cole, 1992). En sistemas como los ríos, estas formas son consideradas como adaptaciones para hacer frente al efecto mecánico del flujo (Sheath & Hamrook 1988; Sheath & Cole 1992; Necchi, 2016). La mayoría de los taxones registrados en la presente investigación corresponden a formas filamentosas lo cual coinciden con lo descrito por Sheath & Cole (1992) que las definen como formas dominantes.

Tomando en cuenta estas estrategias de crecimiento de las algas, lo esperado sería que las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, se asocien a los crecimientos

filamentosos. Sin embargo, los resultados demostraron que las mayores abundancias de organismos asociados se encuentran en los crecimientos coloniales-globulares, por lo que las preferencias de hábitat de los MIB pudieron ser favorecidas por la talla del talo, su consistencia y/o algún tipo de sincronización con el ciclo de vida con el alga que colonizan (Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2018).

8.3 Caracterización ambiental

Los parámetros que se encuentran directamente relacionados con el origen geológico de la cuenca y la altitud determinaron las diferencias entre los sitios del presente estudio. La región central de México presenta gradientes geológicos, climáticos y altitudinales que la hacen altamente heterogénea, reflejándose en las características de los ríos que alberga (Carmona *et al.*, 2004). Los ríos considerados dentro de esta investigación pueden ser catalogados como tropicales debido a su localización geográfica, sin embargo, el reconocimiento de patrones en los parámetros ambientales evaluados favorece la distinción de dos tipos; por un lado, ríos de montaña de origen silíceo con afinidad templada (Grupo A) y por otro, ríos tropicales de origen calcáreo con afinidad cálida (Grupo B).

Los patrones ambientales que se lograron identificar coinciden con algunas características previamente descritas para cada tipo de región. Por ejemplo, ríos con pendientes pronunciadas, bajas temperaturas del agua, altas velocidades de corriente y, en consecuencia, mayor oxigenación en el cauce, así como la presencia de sustratos firmes, son condiciones que caracterizan los ríos de montaña (Dudgeon, 2008; Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2016). Por otro lado, los ríos que fueron caracterizados con altas temperaturas, cauces más anchos, mayor cantidad de agua, y menores valores de saturación de oxígeno se ajustaron más a la definición de sistemas estrictamente tropicales y fueron categorizados dentro del grupo B.

La velocidad de corriente y la saturación de oxígeno se ven favorecidas por la altitud a la que se localizan los ríos de montaña. Por su parte, el patrón inversamente proporcional a la

altitud que sigue la temperatura explica por qué los ríos de montaña tienen aguas más frías (Dudgeon, 2008). Adicionalmente, se debe recordar que los ríos generalmente aumentan de tamaño en dirección a la desembocadura, debido a la existencia de afluentes y aguas subterráneas que contribuyen al cauce, ésta puede ser la razón por la que los ríos del grupo B fueron los que presentaron mayor Q_3 en comparación con los ríos del grupo A, que al estar en la parte alta de las cuencas reciben menor aporte de cuerpos de agua tributarios. De la misma manera, los altos valores de conductividad específica en los ríos del grupo B, reflejo de las altas concentraciones de iones disueltos, se atribuye al arrastre de material proveniente de aguas arriba, así como del origen geológico de la cuenca, que, por encontrarse a menor altitud, la concentración de sólidos disueltos totales y por ende la conductividad específica tienen un incremento (Gómez Márquez *et al.*, 2014).

En aguas calcáreas, es común que el pH presente valores básicos, mientras que las que provienen de un terreno pobre en calizas o de origen ígneo, normalmente presenta valores ácidos (Gómez Márquez *et al.*, 2014). Si bien, el valor de correlación que presentó el pH no fue estadísticamente significativo, se debe considerar que al ser uno de los parámetros más dependientes del origen geológico de la cuenca, tiene un importante efecto sobre la química del agua, y por tanto un efecto notable sobre las comunidades biológicas (Gómez Márquez *et al.*, 2014).

Lo anterior explica por qué el grupo A presenta valores de pH ácidos. Dentro de este grupo se localizan los sitios correspondientes a la Cuenca de México y Cuenca del río Balsas, que debido al origen volcánico que presentan (Rzendowski & Calderón, 1979; Toledo, 2003 González *et al.*, 2015), la erosión de las rocas a lo largo de ambas cuencas propiciará que el agua de los ríos registre un pH ácido. Por el contrario, debido al origen calcáreo que presentan las rocas de la Cuenca del río Pánuco (Montejano-Zurita *et al.* 2004), donde pertenecen la mayoría de los sitios correspondientes al grupo B, el pH del agua de los ríos es más básico.

En lo que respecta al nivel trófico, el Análisis de Componentes Principales (ACP) mostró que no existe una relación importante entre los dos tipos de ríos caracterizados y la concentración de FRS, así como el pH. Sin embargo, dentro del análisis, se encuentran en el grupo de los ríos de origen silíceo, mismos que presentaron las mayores concentraciones de FRS en este estudio, producto del intemperismo de las rocas en las cuencas, lo que les confiere una identidad silíceo ya que tanto la Cuenca de México, como la Cuenca del río Balsas, cuentan con depósitos importantes de rocas sedimentarias, lo que favorece la disponibilidad de FRS, aumentando su concentración en estos ríos (Rzendowski & Calderón, 1979; Toledo, 2003 González *et al.*, 2015). Por su parte, la correlación positiva entre la concentración de NID y los ríos del grupo B, se puede asociar con fuentes antrópicas como la agricultura que se desarrolla en la zona. En ambos casos, tanto la concentración de FSR y NID fueron mayores en las temporadas de secas, atribuido principalmente a la concentración por evaporación que ocasiona la disminución de entrada de agua y el aumento de temperatura (Dodds, 2002; Allan & Castillo, 2007).

8.4 Preferencias de hábitat: posibles factores que intervienen en las interacciones

La tendencia de los resultados señala la existencia de una preferencia de hábitat por parte de las comunidades biológicas estudiadas. A continuación, se describen los factores considerados como aquellos que se encuentran delimitando esta preferencia en cada comunidad, destacando la importancia que tienen los filtros ambientales para las diferentes especies que habitan en un ecosistema, y que sugieren la selección activa de parches adecuados para colonizar y garantizar el éxito ecológico de cada una (Verschut *et al.*, 2015).

I. Algas macroscópicas.

De acuerdo con las posibles preferencias ambientales de la comunidad de algas macroscópicas a nivel regional, que fue descrita anteriormente, un segundo nivel de preferencia para el establecimiento de los crecimientos algales y, en consecuencia, el de los ensamblajes de MIB asociados se define a escala local. Considerando en primer lugar la particularidad de factores ambientales de cada río, que permiten el establecimiento de la

comunidad algal, así como la particularidad de cada uno los crecimientos, que en conjunto favorecen su asociación con los ensamblajes de MIB.

Por ejemplo, dentro de los sistemas de montaña, los ríos correspondientes a los sitios de Monte Alegre, Presa Iturbide y Agua Blanca en las Cuencas de México y del río Balsas, fueron los sitios que registraron los valores más bajos de diversidad, reflejo de que las condiciones particulares de estos sitios, dentro de las condiciones generales que caracterizan los ríos de montaña, representan sistemas adversos para la mayoría de los crecimientos registrados, sin embargo, es en estos sitios donde solamente fueron encontrados crecimientos de Cyanorokaryota, confirmando la idea de que este grupo presenta mayor adaptación a estos ríos.

En este sentido se puede decir que las especies estudiadas dentro de este grupo presentan afinidad por ríos de origen silíceo, con aguas templadas, pero limitan su establecimiento a partir de una preferencia por los ríos con aguas oligotróficas con temperaturas más frías, menos profundos y velocidades de corriente rápidas. Mismos parámetros que están influyendo directamente sobre la comunidad de MIB asociados a las poblaciones de Cyanoprokaryota.

II. Macroinvertebrados Bentónicos.

Los resultados obtenidos a partir del análisis BIO-ENV demuestran que, independientemente del sustrato en el que se encuentren establecidos los ensamblajes de MIB, parámetros como el caudal (Q_3) y la temperatura (T), son factores que influyen significativamente sobre la comunidad. El Q_3 es un parámetro que influye en la estructura de ambas comunidades debido a que al ser organismos que dependen de la heterogeneidad física del sistema, su relación con el Q_3 se encuentra asociada a la diversidad y número de hábitats disponibles para la comunidad, incluyendo el establecimiento de las comunidades algales a las que se pueden asociar, resultado de la modelación física que proporciona el

flujo y cantidad de agua en el sistema, además del papel que tiene sobre la cantidad de oxígeno disuelto en el río (Wallace & Webster, 1996).

Por su parte, la temperatura es considerada como uno de los parámetros que tiene efecto sobre el metabolismo de estos organismos; crecimiento, reproducción y eclosión de adultos (Merritt & Cummins, 2008; Thorp & Covich, 2010). De esta manera se puede reconocer que, a nivel regional, parámetros como el Q_3 y la T influyen de manera conjunta en la distribución y abundancia de los MIB, el primero relacionado con el establecimiento de los ensambles, y el segundo con el desarrollo, la supervivencia y el éxito ecológico de los organismos.

En particular, para la comunidad de MIB asociados al sustrato inorgánico, el análisis BIO-ENV demostró que la concentración de sólidos disueltos totales (SDT) es el factor con mayor influencia sobre la comunidad. Estos resultados coinciden con lo reportado por Caro-Borrero & Carmona-Jiménez (2018). Considerando que, dentro de este trabajo, los organismos recolectores dominaron el ensamble de MIB del sustrato inorgánico, se puede explicar por qué la concentración de SDT es un parámetro significativo para esta comunidad ya que probablemente los organismos se encuentran limitando la obtención de su alimento a lo que está disponible y es transportado en la columna de agua (Voshell, 2002). Asimismo, a partir del ACC fue posible observar una correlación entre los MIB del sustrato inorgánico y las características distintivas de cada río, de la misma manera que ocurrió con la comunidad de algas macroscópicas, proponiendo por tanto la existencia de organismos con afinidad templada cuya distribución se restringe a ríos de montaña y organismos con afinidad cálida, cuya distribución se restringe a ríos calcáreos con aguas templadas.

A nivel local, los resultados obtenidos a partir del análisis ANOSIM indican que variables como el sitio colectado y el número de organismos encontrados en el mismo, son factores que influyen en la estructura de la comunidad de MIB. El primer caso se asocia directamente a la disponibilidad de hábitats de cada río. En este sentido, los ríos de montaña parecen

ofrecer la mayor heterogeneidad ambiental, pues en comparación con los ríos tropicales, presentaron valores más altos de riqueza y diversidad.

En lo que respecta a los organismos asociados al sustrato orgánico, el análisis BIO-ENV demostró que la profundidad es uno de los factores con mayor peso sobre la comunidad de MIB asociados a este sustrato. Lo anterior posiblemente deriva de las distintas preferencias ambientales que presentan las algas, por ejemplo, las Cyanoprokaryota, con el mayor registro de organismos asociados, son predominantes en ambientes con altas concentraciones de FRS, someros y con algo de sombra, indicando un conjunto de condiciones que afectan el establecimiento de MIB.

De acuerdo con el análisis ANOSIM se puede reconocer que las asociaciones responden a características muy puntuales de cada una de las algas como el nivel de organización y la forma de crecimiento. En este sentido se puede considerar que los niveles de organización colonial, filamentoso y pseudoparénquima, así como, las formas de crecimiento correspondientes a colonias mucilaginosas, filamentos filiformes, ramificados, lamina, bambusiforme y tapete son mayormente preferidas, probablemente por el incremento en la heterogeneidad física del sustrato, resultado de la complejidad morfológica que ofrecen los diferentes crecimientos (Dudley *et al.*, 1986, Liston & Trexler, 2005; Allan & Castillo, 2007; Elosegui & Sabater, 2009; Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2016 y 2018). De acuerdo con esto, *N. parmelioides*, *P. regulare*, *Phormidium* spp. (Cyanoprokaryota), *Prasiola mexicana*, *Ulothrix* sp, *C. glomerata* (Chlorophyta), *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta) y *Vaucheria* sp. (Ochrophyta) son las especies y géneros preferentemente seleccionados por algunos dípteros, mostrando que dicha selectividad puede estar íntimamente relacionada con sus requerimientos ecológicos, principalmente en términos de alimento y refugio (Figura 18).

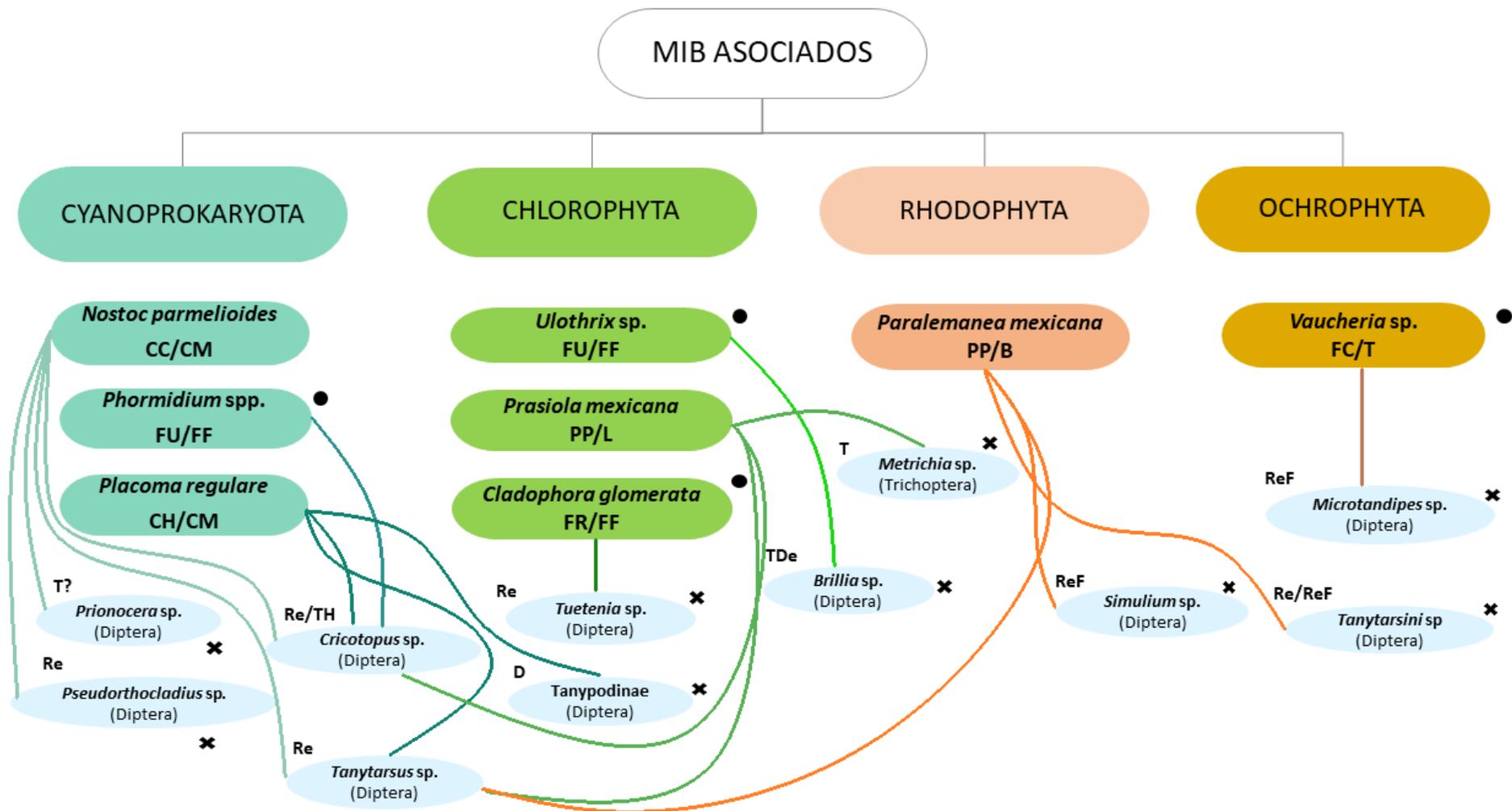


Figura 18. Asociaciones frecuentes entre algas macroscópicas y MIB. En este resumen esquemático se consideran aquellas especies y géneros de algas que hayan registrado más de siete taxones asociados, de los cuales sólo fueron considerados aquellos que hayan registrado un mínimo de 50 organismos. La (x) hace referencia a los géneros/subfamilia que fueron registrados únicamente en alguna especie o género de alga, mientras que los puntos sólidos hacen referencia a las algas en las que sólo fue registrado un género/subfamilia de MIB. Niveles de organización (CC: Colonia Compacta, CH: Colonia Hueca, FU: Filamentos Uniseriados, FR: Filamentos Ramificados, PP: Pseudoparénquima). Formas de crecimiento (FC: Filamentos Cenocíticos, CM: Colonia Mucilagínosa, FF: Filamentos Filiformes, L: Lámina, B: Bambusiforme, T: Tapete). Grupos funcionales alimenticios (T: Triturador, Re: Recolector, TH: Triturador Herbívoro, D: Depredador, TDe: Triturador Detritívoro, ReF: Recolector Filtrador).

En el esquema anterior se puede ver claramente que las Cyanoprokaryota, en especial, *N. parmelioides* y *P. regulare* podrían ser en términos ecológicos un sustrato con alto potencial de ser seleccionado por dípteros, en particular por los géneros *Cricotopus* sp., *Tanytarsus* sp., *Pseudorthocladus* sp. y *Prionocera* sp., así como, la subfamilia Tanyponidae. La mayoría de estos organismos son recolectores por lo que se puede deducir en una asociación para facilitar la obtención de alimento, aprovechando los crecimientos como medios de depósito. Por otro lado, se plantea la función de refugio debido a las altas velocidades de corriente donde fueron registrados los crecimientos. De manera particular se resalta que en los crecimientos de *N. parmelioides* fue registrado el díptero *Cricotopus* sp., asociación que previamente ha sido reconocida como mutualista (Brock, 1960; Walter, 1989 y Sabater & Muñoz, 2000), por su parte, se propone a partir del registro de los géneros *Pseudorthocladus* sp. y *Prionocera* sp. posibles asociaciones únicas o especialistas.

El género *Tanytarsus*, además de asociarse con *N. parmelioides* también lo hizo con *P. regulare*, misma que al parecer también funciona como sustrato para *Cricotopus* sp., quien se encontró asociado a *Phormidium* spp. pero en menor frecuencia de lo registrado en *N. parmelioides* o *P. regulare*. Estos hallazgos conforman el primer paso para seguir investigando la posibilidad de que, en ríos de la región central de México, *Cricotopus* sp. no establece asociaciones exclusivas como se ha descrito anteriormente, sino que es capaz de asociarse a crecimientos morfológica y ecológicamente similares (Brock, 1960; Walter, 1989 y Sabater & Muñoz, 2000; Whitton, 2012).

En este sentido, se puede argumentar la existencia de algún tipo de estrategia reproductiva que permite a este organismo buscar crecimientos algales alternativos cuando desaparecen las poblaciones de *N. parmelioides*, reduciendo la exclusividad de la asociación. Sin embargo, existen algunas características particulares de las algas que están actuando como sustrato alternativo, que podrían limitar o evitar que esta asociación se convirtiera en algo más frecuente, por ejemplo, *Phormidium* sp. ha sido identificado como potencial productor de cianotoxinas (Quiblier *et al.*, 2013), por lo que probablemente *Cricotopus* sp. sea de los

pocos géneros capaces de explotar sus crecimientos como sustrato, sin comprometer, aparentemente, su supervivencia, por lo que dentro de esta investigación dicha asociación parece ser exclusiva (Aboal *et al.*, 2002; Haya Trueba, 2016).

Las asociaciones registradas en los crecimientos de Chlorophyta fueron menos frecuentes que las establecidas con los de Cyanoprokaryota, en este caso, el mayor registro de diversidad de MIB hace suponer que son un sustrato con mayor posibilidad de colonización, probablemente debido a la mayor complejidad morfológica de sus crecimientos con respecto a las otras algas evaluadas. Los géneros *Cricotopus* sp. y *Tanytarsus* sp. estuvieron presentes en *Prasiola mexicana* (Chlorophyta), así como en *N. parmelioides* y *P. regulare* (Cyanoprokaryota), lo que apoya la hipótesis de establecer una asociación alternativa por parte de estos géneros como una estrategia para la búsqueda de refugio ante condiciones limitantes como altas velocidades de corriente cuando las poblaciones de Cyanoprokaryota no son tan abundantes.

La asociación de *Prasiola mexicana* y *Metrichia* sp. (Trichoptera) ha sido descrita en mayor medida con *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta), donde los filamentos del alga son aprovechados para la construcción de sus refugios y quizás para la obtención de alimento directo, ya que *Metrichia* sp. es un género de hábitos trituradores (Caro-Borrero & Carmona-Jiménez, 2017). Por tanto, estos resultados indican que *Prasiola mexicana* puede ser considerado como un sustrato alternativo para éste tricóptero.

Las poblaciones de *Ulothrix* sp y *C. glomerata* (Chlorophyta) registraron asociaciones aparentemente exclusivas con los géneros *Brillia* sp. y *Tvetenia* sp. (Diptera) respectivamente, la primera asociación puede estar dada en función de la obtención de alimento directo, pues *Brillia* sp. tiene hábitos alimenticios de triturador-detritívoro, mientras que la segunda puede ser considerada tanto en términos de refugio como de obtención de alimento, pues *Tvetenia* sp. es de hábitos recolectores, por lo que *C. glomerata* al ser un alga con filamentos ramificados puede ofrecer mayor heterogeneidad

física para habitar y mayor superficie de contacto que favorece el depósito de materia orgánica.

En lo que respecta a los crecimientos de Rhodophyta y Ochrophyta y Bacillariophyta, al ser grupos poco frecuentes dentro de la comunidad evaluada, se obtuvieron menos registros de asociaciones. Sin embargo, en los crecimientos de *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta) se encontraron dípteros de los géneros *Cricotopus* sp., *Tanytarsus* sp., *Tanytarsini* sp. y *Simulium* sp., organismos que, al ser recolectores y filtradores, demuestran una tendencia en el establecimiento de estas asociaciones como una estrategia para la obtención indirecta de alimento. Adicionalmente, existen estudios como el de Caro-Borrero & Carmona-Jiménez (2016), en el que se menciona que la presencia de *P. mexicana* como una población perene, con rasgos morfológicos muy particulares y complejos (nivel de organización pseudoparénquima y forma de crecimiento de tipo bambusiforme) representan una fuerte estructura que se encuentra bien adaptada a condiciones adversas como la velocidad de corriente, apoyando la idea de que algunos crecimientos, como los de *P. mexicana* son refugios potenciales en sistemas como los ríos, particularmente ríos de montaña.

Respecto a los crecimientos de Ochrophyta, *Vaucheria* spp. es un género que ha sido registrado para ambos tipos de río estudiado (Ramírez & Cantoral, 2003; Bojorge-García, 2010; Rodríguez Flores y Carmona Jiménez, 2018 y Montejano Zurita *et al.*, 2004), en este caso, se encontró asociada con la presencia de organismos del género *Microtandipes* sp. (Diptera), que al ser organismos con hábitos recolectores-filtradores, es probable que la asociación también se establezca con la finalidad de obtener alimento.

A partir de este análisis se podría decir, que los beneficios más evidentes de las asociaciones son para los MIB, pero no se debe dejar de lado que estas interacciones pueden ser más una estrategia ecológica que beneficie a ambos, pues en casos como el de *N. parmelioides* (Cyanoprokaryota) y *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta) con *Cricotopus* sp., se han demostrado beneficios que pueden ir desde el incremento de la tasa fotosintética hasta

mejora en las estrategias de dispersión (Brock, 1960; Caro-Borrero & Carmona- Jiménez, 2016). Asimismo, estas observaciones sugieren que la variabilidad entre tipos de hábitat y mecanismos de obtención de alimento de los MIB, dan lugar a diferentes pero predecibles estructuras en sus comunidades que, además, están en función de preferencias ambientales regionales y locales de las comunidades (Chung *et al.*, 2012).

Debido a sus requerimientos y respuestas ambientales particulares, tanto las comunidades de algas macroscópicas como los ensambles de MIB son actualmente empleados como organismos bioindicadores en materia de ecología acuática, particularmente en aquellos estudios que evalúan la calidad ecológica en ambientes como los ríos ante posibles cambios hidromorfológicos y de contaminación ambiental de origen orgánico (Wallace & Webster, 1996; Wan-Maznah, 2010; Carmona-Jiménez *et al.*, 2016; Stancheva & Sheath, 2016; Carmona-Jiménez & Caro-Borrero, 2017). Actualmente, es más común encontrar que los estudios de calidad ecológica sugieren la incorporación de estos indicadores de manera conjunta ya que dan información complementaria al responder de manera diferencial a las presiones ambientales, por lo tanto, ofrecen una evaluación mucho más completa e integral.

La caracterización de las asociaciones y las condiciones bajo las cuales estas comunidades están interactuando ha permitido reconocer los requerimientos específicos del alga, y en consecuencia de los MIB asociados, como potenciales interacciones bióticas. Es probable que aún sea difícil establecer o condicionar alguna idea sobre cuál de los dos interactuantes necesita establecerse primero para que el otro se asocie, ni si esto corresponde a asociaciones específicas u oportunistas, sin embargo, es posible reconocer un patrón de selección y preferencia por parte de los MIB hacia las algas, denotando el contexto ambiental particular necesario para interactuar, por lo que no es complicado pensar que eventualmente y con una mayor descripción ecológica de dicha interacción podrían ser elementos que robustecen el estudio de bioindicadores ambientales.

CONCLUSIONES

- I. Cinco especies y tres géneros de algas macroscópicas distribuidas en la región central de México presentaron asociaciones recurrentes con organismos pertenecientes al ensamble de macroinvertebrados bentónicos: *Nostoc parmelioides*, *Placoma regulare*, *Phormidium* spp. (Cyanoprokaryota), *Prasiola mexicana*, *Ulothrix* sp., *Cladophora glomerata* (Chlorophyta), *Paralemanea mexicana* (Rhodophyta) y *Vaucheria* sp. (Ochrophyta). Dentro de estas asociaciones Cyanoprokaryota y Diptera son los dos grupos que se encuentran mayormente asociados. La mayoría de estas poblaciones presentaron afinidad templada, indicando que las condiciones ambientales características de los ríos de montaña, en especial la velocidad de corriente propicia una asociación en términos de la obtención de refugio.

- II. Las asociaciones aparentemente exclusivas, así como el hallazgo de organismos de *Cricotopus* sp. (Diptera) en otros crecimientos aparte de *Nosotc parmelioides*, con quien se ha descrito una interacción mutualista, constituyen muy probablemente el primer paso para continuar investigando estas asociaciones, mismas que no quedan exentas a la posibilidad de recibir el nombre estricto de alguna interacción biótica en términos de los costos y beneficios que recibe cada parte de la asociación, así como su papel ecológico particular dentro de los ríos como sistemas biológicos.

- III. La composición taxonómica de los MIB estuvo determinada principalmente por insectos y se vio afectada por parámetros como el caudal y la temperatura. La heterogeneidad del sustrato inorgánico favoreció la diversidad de hábitats en el río, teniendo como consecuencia un incremento en la diversidad de los ensambles, mismos que exhibieron gran variedad de tallas, formas de locomoción y estrategias alimenticias. Respecto a la alimentación, la preponderancia de recolectores indica la abundancia de alimento suspendido en la columna de agua como materia

orgánica particulada fina y disuelta, por lo que la concentración de sólidos disueltos totales resultó ser un factor que influye de manera directa sobre esta comunidad.

- IV. La dominancia exclusiva de Diptera, en particular la familia Chironomidae en el sustrato orgánico, así como la poca variación de tallas corporales, apoyan la hipótesis de una especialización por este sustrato, donde la diversidad biológica es baja y la abundancia por género y familia es muy alta, atribuido principalmente al rango de tolerancia ambiental que presenta Chironomidae. La dominancia de recolectores en este caso indicó que las algas son uno de los componentes más importantes en la obtención de su alimento, aprovechándolas como medios de depósito.

- V. Las preferencias de hábitat de las comunidades de algas bentónicas estuvieron en función de variables ambientales como la temperatura, velocidad de corriente, aforo y pH, mismos que se encuentran determinando el establecimiento y distribución de los diferentes crecimientos y que influyen directamente sobre las comunidades de macroinvertebrados asociados. Las Cyanoprokaryota fueron el grupo dominante en la región central de México, presentando mayor afinidad por los ríos de montaña oligotróficos, con aguas frías, poco profundas y velocidades de corriente más rápidas. Esta preferencia puede verse reflejada en el desarrollo de estrategias morfo-funcionales de carácter adaptativo como la forma de crecimiento y mecanismos de reproducción y dispersión, siendo predominantes las formas filamentosas en particular los filamentos uniseriados, las cuales representan una ventaja sobre otras formas de crecimiento ante condiciones como la velocidad de corriente.

- VI. Las preferencias de hábitat por parte de los macroinvertebrados bentónicos asociados a los crecimientos algales pueden verse afectadas por la talla del talo, su consistencia y/o algún tipo de sincronización con el ciclo de vida del alga que colonicen. Por lo que el nivel de organización, la forma de crecimiento y la

profundidad a la que se establece la población del alga repercute directamente sobre las preferencias de la comunidad de macroinvertebrados que se asociará a ella. La mayoría de los organismos estableció una preferencia por los crecimientos mucilaginosos, filamentosos y pseudoparénquimatosos de tallas intermedias, debido a la capacidad que tiene una talla promedio para minimizar el riesgo de los individuos de ser arrastrados por la corriente.

REFERENCIAS

- Aboal, M., Puig, M. A., Mateo, P. & Perona, E. (2002). Implications of cyanophyte toxicity on biological monitoring of calcareous streams in north-east Spain. *Journal of Applied Phycology* 14: 49–56.
- Allan, D. J., Castillo, M. M. (2007). *Stream Ecology Structure and Function of Running Waters*. Springer, 2nd edition. London 444 p.
- Barsanti, L. & Gualtieri, P. (2006). *Algae: anatomy, biochemistry, and biotechnology*. Taylor & Francis. Boca Raton, FL. 303 p.
- Barbour, M. T., Guerttisen, B. D., Snyder, & Stribling. (1999). *Rapid Bioassessment Protocols for Use in Wadeable Streams and Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish*. Second Edition. EPA 841-B-99-002. US. Environmental Protection Agency; Office of Water; Washington, D. C. 337 p.
- Bellinger, G. & Sigeo, C. (2010). *Freshwater algae Identification and Use as Bioindicators*. Wiley-Blackwell. Great Britain. 285 p.
- Benke, C & Cushing, E. (Eds.). (2005). *Rivers of North America*. Elsevier Academic Press. Canada. 1168 p.
- Bojorge García, M., Carmona, J., Beltrán, Y. & Cartajena, M. (2010). Temporal and spatial distribution of macroalgal communities of mountain streams in Valle de Bravo Basin, central Mexico. *Hydrobiologia* 641: 159–169.

- Branco, C. C. Z., Bispo, P. C., Peres, C. K., Tonetto, F. A. & Branco, L. H. Z. (2014). The roles of environmental conditions and spatial factors in controlling stream macroalgal communities. *Hydrobiologia* 732: 123-132.
- Brock, E. M. (1960). Mutualism between the Midge *Cricotopus* and the Alga *Nostoc*. *Ecology* 41: 474-483.
- Brown, J.S. (1987) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 37-47.
- Bueno Soria, J. (2010). *Guía de identificación ilustrada de los géneros de larvas de insectos del orden Trichoptera de México*. Instituto de Biología, UNAM. México D.F, México. 218 p.
- Butturini, A., Sabater, S. y Romani, A. M. (2009). La química de las aguas. Los nutrientes. En: Elosegi, A. & Sabater, S. (Eds.). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA. México D.F, México. 97-116 p.
- Carmona J. J., Montejano, G. & Cantoral-Uriza, E. A. (2004). The distribution of Rhodophyta in streams of Central Mexico. *Archiv für Hydrobiologie Supplement 154 / Algological Studies* 114: 39-52.
- Carmona, J., Alcaraz, G., Bojorge, M. y Collado, L. (2012). El gran desafío de los seres vivos en ecosistemas fluviales, *Ciencias* 107-108, 66-75.
- Carmona Jiménez, J., Bojorge García, M. G. & Ramírez Rodríguez, R. (2014). Phenology of *Paralemanea mexicana* (Batrachospermales, Rhodophyta) in a high-altitude stream in central Mexico. *Phycological Research* 62: 86–93.

- Carmona Jiménez, J., Ramírez Rodríguez, R., Bojorge-García, M. G., González Hidalgo, B. y Cantoral-Uriza, E. A. (2016). Estudio del valor indicador de las comunidades de algas bentónicas: una propuesta de evaluación y aplicación en el Río Magdalena, Ciudad de México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 32 (2): 139-152.
- Carmona-Jiménez, J., & Caro-Borrero, A. (2017). The last peri-urban rivers of the Mexico Basin: establishment of potential reference conditions through the evaluation of ecological quality and biological indicators. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 425–436.
- Caro-Borrero, A. & Carmona-Jiménez, J. (2016). Associations Between Macroinvertebrates and *Paralemanea mexicana*, an Endemic Freshwater Red Alga from a Mountain River in Central Mexico. *Neotropical Entomology* 45 (6): 665–674.
- Caro-Borrero, A. & Carmona-Jiménez, J. (2018). Habitat preferences in freshwater benthic macroinvertebrates: Algae as substratum and food resource in high mountain rivers from Mexico. *Limnologica* 69: 10-17.
- Chung, N., Bae, M. J., Li, F., Kwon, Y. S., Kwon, T. S., Kim, J. S. & Park, Y-S. (2012). Habitat characteristics and trophic structure of benthic macroinvertebrates in a forested headwater stream. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 15: 495–505.
- Clarke, K., Gorley, R. (2006). *User Manual/tutorial*. PRIMER-E Ltd. Plymouth.
- Coffman & Ferrington (2008). Chironomidae. En: Merritt, R. W., Cummins, K. W. & Berg, M. B. (2008). An introduction to the aquatic insects of North America. 4^a ed. Kendall Hant, Dubuque, United States of America. 1158 p.
- Colbert, C. E. & Allan, D., J. (2001). *Streams Their Ecology and Life*. Academic Press. China. 306 p.

- Cotler Ávalos, H. (Coord). (2010). Las cuencas hidrográficas de México Diagnóstico y Priorización. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Fundación Gonzalo Río Arronte. I.A.P. México D.F., México. 231 p.
- Cuevas, M.L., Garrido, A., Pérez Damían, J. e González, D. (2010). Estado actual de la vegetación en México. En: Cotler Ávalos, H., Mazari Hiriart, M. y de Anda Sánchez, J. (Eds.), (2006). *Atlas de la cuenca Lerma-Chapala construyendo una visión conjunta*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. México D.F., México 198 p.
- Declerck, A. J., Bakker, S., van Lith, B., Kesbergen, A. & van Donk, E. (2011). Effects of nutrient additions and macrophyte composition on invertebrate community assembly and diversity in experimental ponds. *Basic and Applied Ecology* 12: 466–475.
- Directiva Marco del Agua. (2005). *Metodología para el establecimiento del Estado Ecológico según la Directiva Marco del Agua: Protocolos de muestreo y análisis para macroinvertebrados bentónicos*. Confederación Hidrográfica del EBRO. España. 59 p.
- Dodds, W. K. (2002). *Freshwater Ecology: Concepts and Environmental Applications*. Academic Press. United States of America. 591 p.
- Dudgeon D. (2008). *Tropical Stream Ecology*. Academic Press. California 370 p.
- Dudley, L. T. Scott, D. C. & Hemphill, N. (1986). Effects of macroalgae on a stream invertebrate community. *Journal of the North American Benthological Society* 5 (2): 93-106.
- Ek del Val y Boege, K. (coords), (2012). *Ecología y evolución de las Interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. México D.F, México. 275 p.

- Elosegi, A. & Sabater, S. (Eds.), (2009). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA. España. 472 p.
- Fernández Nava, R., Rodríguez Jiménez, C., Arreguín Sánchez, M. y Rodríguez Jiménez, A. (1998). Listado florístico de la cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica* 9: 1-151.
- Fremier, K. A. (2004). Stream ecology: concepts and case study of macroinvertebrates in the Skeena River Watershed. British Columbia. University of California Davis.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 98 p.
- Gómez Márquez, J. L., Blancas Arroyo, G., Constanzo Casillas, E. y Cervantes Sandoval, A. (2014). *Análisis de la calidad de aguas naturales y residuales con aplicación a la microescala*. FES Zaragoza, UNAM, México. 204 p.
- González Torres, E. A., Morán Zenteno, D. J., Mori, L. y Martiny, B. M. (2015). Revisión de los últimos eventos magmáticos del Cenozoico del sector norte-central de la Sierra Madre del Sur y su posible conexión con el subsuelo profundo de la Cuenca de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 67 (2): 285-297.
- Gore J. A. (1996). Discharge Measurements and Streamflow Analysis. En: Hauer, R. F. & Lamberti, A. G. (Eds.), *Methods in Stream Ecology*. Academic Press. United States of America. 674 p.
- Hammer, Ø. (2013). *Past 3.x-The Past of the Future*. Natural History Museum, University of Oslo.
- Hauer, R. F. & Lamberti, A. G. (Eds.), (1990). *Methods in Stream Ecology*. Academic Press. United States of America. 674 p.

- Haya Trueba R. (2016). *Assessment of anatoxin-a of benthic communities from Rivers. Effects on macroinvertebrates*. Universidad Autónoma de Madrid. Tesis de Maestría.
- Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (2007). La cuenca del Río Balsas el escenario. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Recurso electrónico disponible en: [<http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones2/libros/402/cuencabalsas.html>] Fecha de consulta: abril de 2018.
- Jiménez, R. A. y Maderey, R. L. (2004). Modificaciones del ciclo del agua de la cuenca del Río Pánuco ante el cambio climático global. *Revista Geográfica* 135: 33-61.
- Lamouroux N., Dolédec S. & Gayraud S. (2004). Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *The North American Benthological Society* 23(3): 449–466.
- Legorreta, J. (2009). *Ríos, lagos y manantiales del Valle de México*. Universidad Autónoma Metropolitana. Gobierno del Distrito Federal, México. 365 p.
- Liston, E. S. & Tlexler, C. J. (2005). Spatiotemporal patterns in community structure of macroinvertebrates inhabiting calcareous periphyton mats. *Journal of the North American Benthological Society* 4(4): 832–844.
- McCafferty, W.P., C.R. Lugo-Ortíz, A.V. Provosha & T.Q. Wang. (1997). Los Efemerópteros de México: I. Clasificación superior, diagnosis de familias y composición. *Degusiana* 4: 1-29.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Omega. Barcelona. 1100 p.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W. & Berg, M. B. (2008). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 4ª ed. Kendall Hant, Dubuque, United States of America. 1158 p.

Miller, G. T. Jr. & Scott, E. S. (2009). *Essentials of Ecology*. Brooks Cole Cengage Learning. Canada. 383 pp.

Montejano-Zurita G., Cantoral-Uriza E. A. y Carmona-Jiménez J. (2004). Algas de ambientes lóticos en la cuenca baja del río Pánuco. En: Luna I., Morrone J. y Espinosa D. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.

Nava-Gutiérrez, R. (1997). Clave para la separación de familias y géneros de las náyades de Odonata de México, parte I Zygoptera. *Dugesiana* 4(1): 1-10.

Necchi, O. Jr. (2016). *River Algae*. Springer International Publishing. Switzerland. 287 p.

Oliva Martínez M. G y Garduño Solórzano G. (2017). *Cianobacterias*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

Oyama (2012). Coevolución en Ek del Val y Boege, K. (coords). *Ecología y evolución de las Interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. México D.F, México. 275 p.

Quiblier C., Wood S., Echenique-Subiabre I., Heath M., Villeneuve A. & Humbert J. F. (2013). A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria e Ecology, toxin production and risk management. *Water research* (47): 5464-5479.

Ramírez Lynn, J. E. (2010). *Caracterización del ecosistema de ribera y su valor indicador del estado ecológico en la subcuenca Valle de Bravo-Amanalco, Estado de México*. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de maestría. 121 p.

- Ramírez Vázquez, M. y Cantoral Uriza, E. A. (2003). Flora algal de los 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* 72 (2): 143-194.
- Reid, H. E., Brierley, G. J. & Boothroyd, I. K. G. (2010). Influence of bed heterogeneity and habitat type on macroinvertebrate uptake in peri-urban streams. *International Journal of Sediment Research* 25: 203-220.
- Rodríguez Flores, R. y Carmona Jiménez, J. (2018). Ecology and distribution of macroscopic algae communities in streams from the Basin of Mexico. *Botanical Sciences* 96 (1): 63-75.
- Rzendowsky, J. & Calderón, G. (1979). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología. México D.F, México. 983 p.
- Sheath, R. G. & Hambrook, J. A. (1988). Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae. *Journal of Phycology* (24): 107-111.
- Sheath, R. G. & Cole, K. M. (1992). Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* (28): 448-460.
- Springer, M., Ramírez, A. & Hanson, P. (2010). Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I. *Revista de Biología Tropical* 58 (4).
- Stancheva, R. & Sheath, R. G. (2016). Benthic soft-bodied algae as bioindicators of stream water quality. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*: 417, 15.

- Toledo, A. (2003). Ríos, costas, mares. Hacia un análisis integrado de las regions hidrológicas de México. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto de Ecología. El Colegio de Michoacán. México. 114 p.
- Thorp, J. H. & Covich, A. P. (2010). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press. Italy. 1021 p.
- Peterson, G. C. & Grimm, B. N, (1992). Temporal variation in enrichment effects during periphyton succession in a nitrogen-limited desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society* 11(1): 20-36.
- Sabater, S. & Muñoz, I. (2000). *Nostoc verrucosum* (cyanobacteria) colonized by a chironomid larva in a mediterranean stream. *Journal of Phycology* 36: 59–61.
- Vannote, L., Minshall, G., Cummins, W., Sedell, R. & Cushing, C. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Verschut, T. A., Meineri, E. & Basset A. (2015). Biotic interactions affect the colonization behavior of aquatic detritivorous macroinvertebrates in a heterogeneous environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 157: 120-128.
- Voshell, R. J. (2014). *A Guide to Common Freshwater Invertebrates of North America*. McDonald & Woodward Publishing Company. Michigan, United states of America. 442 p.
- Wallace, B. J. & Webster, R. J. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function, *Annual Review of Entomology* 41: 115-139.
- Walker, D. P., Wijnhoven, S. & van der Veldea, G. (2013). Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. *Aquatic Botany* 104: 80–87.

- Wan-Maznah, W. O. (2010). Perspectives on the Use of Algae as Biological Indicators for Monitoring and Protecting Aquatic Environments, with Special Reference to Malaysian Freshwater Ecosystems. *Tropical Life Sciences Research* 21(2): 51–67.
- Walter, K. D. (1989). Photosynthesis of two morphologies of *Nostoc parmelioides* (Cyanobacteria) as related to current velocities and diffusion patterns, *Journal of Phycology* 25: 258-262.
- Ward, A. K., Dahm, C. N. & Cummins, K. W. (1985). *Nostoc* (Cyanophyta) productivity in Oregon Stream ecosystems: invertebrate influences and differences between morphological types. *Journal of Phycology* 21: 223-227.
- Watson, W. G. & Fred, L. R. (1985). Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hydrobiologia* 128: 45-56.