

Metabolismo del epilíton de la cuenca alta del río La Antigua (México) en microcosmos experimentales

Ramírez-Babativa Daniel¹, Vázquez Gabriela²

¹ Magister en Ciencias, Instituto de Ecología, Xalapa, Ver., México.
danielferley@gmail.com

² Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, Congregación El Haya, Xalapa, Ver., México.

Resumen. En México son escasos los estudios relacionados con el aporte de nutrientes y los efectos de la deforestación por actividades agropecuarias sobre las comunidades acuáticas. La variación de las condiciones climáticas y el cambio de uso del suelo en las cuencas pueden alterar la entrada de nutrientes al cauce de los ríos e inducir de esta manera modificaciones en los procesos metabólicos acuáticos. A través de un experimento se analizaron los cambios del epilíton de seis ríos de bajo orden (conservados y alterados) en función de productividad primaria neta y bruta (PPN y PPB), respiración comunitaria (RC), estructura y función de diatomeas, en respuesta a los lixiviados de hojarasca del bosque mesófilo de montaña de la cuenca alta del río La Antigua (Veracruz). Se analizaron las concentraciones de amonio (NH_4^+), nitratos (NO_3^-) y ortofosfatos (PO_4^{3-}) en lixiviados de *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua* y *Alnus acuminata* durante las temporadas de sequía (marzo) y lluvias (septiembre) de 2014. Posteriormente, en microcosmos *ex situ* se midieron los cambios de pH, conductividad y nutrientes durante 15 días, mientras el metabolismo epilítico se registró a través de la producción y consumo de oxígeno disuelto en cámaras durante cinco días. Los resultados indicaron que las más altas concentraciones de nitratos, ortofosfatos y amonio se registraron en los lixiviados de *L. styraciflua* y *P. mexicana* en la temporada seca, mientras en lluvias las mayores concentraciones se registraron en *P. mexicana*. Los lixiviados de *A. acuminata* mostraron las concentraciones más bajas en ambas temporadas. Se identificaron un total de 50 especies de diatomeas epilíticas, con la mayor riqueza durante la temporada de lluvias. El ensamblaje epilítico proveniente de ríos alterados exhibió un metabolismo autótrofo durante la temporada seca ($\text{PPB} > \text{RC}$), diferente significativamente de los ríos conservados, en los que se presentó heterotrofia ($\text{PPB} < \text{RC}$). Se obtuvieron aumentos significativos en la biomasa algal (clorofila-a) y la materia orgánica del epilíton en el lixiviado de *P. mexicana* y *L. styraciflua*. Se concluye que el cambio del bosque a pastizales en las microcuencas ha ocasionado una disminución en las concentraciones de nutrientes de los ríos, modificando así la dinámica metabólica del epilíton de esta región.

Palabras clave: Productividad primaria neta, metabolismo, lixiviados, epilíton, biomasa.

1 Introducción

Los ríos atraviesan diferentes tipos de ecosistemas terrestres, estableciéndose condiciones fisicoquímicas diferenciales para las comunidades acuáticas que los habitan a lo largo de su cauce [1,2]. En zonas tropicales, la mayoría de los estudios limnológicos se han enfocado en descripciones sobre la composición y estructura de las comunidades asociadas a diferentes cambios en los factores ambientales [3,4]. Los procesos metabólicos de estas comunidades, como la productividad primaria (PP) y la respiración (R), aunque han sido sugeridos como indicadores funcionales integrales de los ecosistemas acuáticos, son poco usados en las investigaciones ecológicas de estos ambientes [5,6,7]. Sin embargo, este enfoque ha cambiado en los últimos años para el neotrópico, analizándose las consecuencias de múltiples actividades antropogénicas en la zona ribereña sobre el metabolismo de ríos [8].

1.1 El metabolismo en ríos de bajo orden

Los ríos conservados mantienen un bajo nivel de productividad primaria bruta (PPB) y un alto nivel de respiración comunitaria (RC), establecidos por una menor fotosíntesis bentónica [9,10]. La baja producción de biomasa por parte de las comunidades autótrofas ocasiona que la principal fuente de carbono y nutrientes orgánicos para los organismos heterótrofos sean de origen alóctono. Así, los ríos de bajo orden se consideran sistemas heterotróficos, debido a que la cantidad total consumida de carbono orgánico es mayor a la producida dentro del sistema ($PPB < RC$). Por ende, las comunidades heterótrofas dependen en su mayoría de fuentes externas de carbono orgánico (CO), como las proporcionadas por la vegetación de la zona ribereña. De acuerdo a lo anterior, hay una tendencia de los ríos conservados en cuencas altas a ser poco eficientes en el procesamiento de CO, ya que exportan río abajo una mayor cantidad de materia orgánica (MO) respecto de la que pueden procesar metabólicamente. En algunos de estos ríos la cobertura de la vegetación arbórea es muy alta (>70%), y puede dominar el suministro de nutrientes para las comunidades autótrofas y heterótrofas [11,12]. En consecuencia, los cambios en biomasa de las comunidades autótrofas como el perifiton, el fitoplancton o las macrófitas, son los de mayor trascendencia en el metabolismo de los ríos. Las diferencias entre PPB y RC modifican continuamente la productividad primaria neta (PPN), sirviendo así como un indicador de la entrada de CO a los ríos, y al mismo tiempo, pueden ser medidas indicadoras de cualquier transición metabólica que ocurra a lo largo de la longitud o en las microcuencas de los ríos. Estas diferencias metabólicas han permitido hacer comparaciones entre los ríos de bosques tropicales y de bosques templados, así como de la estructura de comunidades y su rápida respuesta frente a los cambios en el contenido de nutrientes lixiviados de MO particulada, que no solo pueden determinar su composición, sino también la abundancia relativa de autótrofos y heterótrofos, y con esto, su función ecológica.

Por otra parte, los ríos tropicales se encuentran compuestos por comunidades autótrofas y heterotróficas muy diversas y dinámicas a nivel de composición, estructura y metabolismo. Una de estas comunidades es el perifiton, la cual está conformada por

microorganismos bentónicos autótrofos y heterótrofos (bacterias, algas, hongos y protozoos) que se encuentran adheridos a diferentes superficies orgánicas e inorgánicas dentro del río, como hojas, madera, raíces, tallos y rocas. En particular, se denomina epilíton o comunidad epilítica al perifiton que se encuentra y desarrolla sobre el sustrato rocoso. Su presencia, crecimiento, composición, estructura y abundancia han sido continuamente estudiados considerando sus respuestas a las variaciones del ambiente en los ríos, como cambios en caudal, nutrientes, temperatura, intensidad lumínica, pH y conductividad [7]. La biopelícula del epilíton está compuesta por diferentes polímeros, como polisacáridos y péptidos, que son resultado principalmente del metabolismo de bacterias y algas que lo componen. Debido al metabolismo algal y la abundancia del sustrato rocoso, el epilíton se ha establecido como la comunidad principal de productividad primaria en los ríos de bajo orden. Asimismo, las diatomeas (Bacillariophyceae) son el grupo más frecuente y abundante, por su constante crecimiento y desarrollo sobre el sustrato rocoso disponible en estos sistemas lóticos.

1.2 Los ríos del bosque mesófilo de montaña de Veracruz

El bosque mesófilo de montaña (BMM) o bosque de niebla ocupa cerca del 0.48 % del territorio en México, equivalente a 955,600 ha. Se caracteriza por una alta diversidad biológica por unidad de área, debido a su alta humedad y temperatura templada [13-17]. En la zona montañosa del centro del estado de Veracruz se ubica la cuenca del río La Antigua, con ríos fluyendo en dirección oeste-este. La cuenca alta (1,325 km²) es una región hidrológica de gran importancia ecológica, pero debido a la pérdida de la vegetación ribereña por cambio en el uso del suelo (agricultura, ganadería y urbanización), la diversidad y el funcionamiento de las comunidades biológicas en los ecosistemas acuáticos se ha modificado. Adicionalmente, la pérdida del BMM es una de las perturbaciones antrópicas más drásticas sobre los ríos, debido a que modifican algunas de las principales condiciones fisicoquímicas que determinan la formación, estructura y composición de la comunidad epilítica: la entrada de MO (nutrientes) y la intensidad lumínica al cauce; además, la deforestación de la vegetación ribereña puede ser la causa de la disminución o pérdida de servicios ecosistémicos del río como la calidad del agua. Los objetivos de este estudio fueron: 1) determinar el efecto del estado de conservación de la vegetación ribereña sobre la dinámica metabólica del epilíton de ríos de bajo orden pertenecientes a la cuenca alta del río La Antigua; 2) analizar los cambios en biomasa, productividad primaria y respiración de la comunidad en respuesta a los lixiviados, y 3) analizar el cambio en la composición y la estructura de las diatomeas en la comunidad epilítica en ríos alterados y conservados durante las temporadas de secas y lluvias.

2 Materiales y métodos

Se establecieron dos condiciones para los ríos en la cuenca alta: alterados, con cobertura de pastizales mayor a 60%, y conservados, con cobertura de BMM mayor a 60%. Se seleccionaron tres ríos alterados y tres ríos conservados, con jerarquía morfológica

de primer a tercer orden (Cuadro 2), con caudales perennes. La precipitación promedio es de 2,500 mm y la temperatura promedio es de 18°C.

Cuadro 1. Valores promedios de las características de las microcuencas de los ríos seleccionados. Los promedios (\pm desviación estándar) de ancho y profundidad de los ríos corresponden al transecto donde se instalaron los montajes. En negrita se resaltan los porcentajes de uso suelo.

	Ríos conservados			Ríos alterados		
	Chiviscoyo	Monte Grande	Vista Hermosa	Pastizal	Avestruces	El Chorrito
Microcuenca						
Área (ha)	102	262	341	36	409	1415
Altitud (m.s.n.m.)	1659	1692	1797	1553	1479	1991
Uso del suelo (%)						
Bosque	81.06	65.60	62.28	25.41	15.69	28.21
Pastizal	16.00	27.28	32.87	70.76	80.38	66.04
Cultivos	0.12	5.34	4.84	3.83	1.23	3.20
Área urbana	2.82	1.78	2.40	0.00	2.70	2.56
Características						
Orden	1	2	2	1	2	3
Longitud (m)	3379.27	5748.21	6597.01	1071.17	5441.11	9454.44
Ancho (m)	1.49 (± 0.76)	4.29 (± 2.03)	1.96 (± 0.82)	2.04 (± 1.02)	7.10 (± 3.39)	8.75 (± 4.12)
Profundidad (m)	0.05 (± 0.04)	0.11 (± 0.10)	0.09 (± 0.12)	0.14 (± 0.06)	0.36 (± 0.16)	0.55 (± 0.24)

2.1 Composición de diatomeas en el epilíton

Se instalaron durante dos semanas diez montajes con diez placas de cerámica ($34.45 \pm 2.65 \text{ cm}^2$ promedio de superficie) en la zona béntica de los seis ríos seleccionados, en temporadas de secas (marzo) y lluvias (octubre) de 2014. La identificación taxonómica de las diatomeas se efectuó después de la limpieza de frústulas y realizar preparaciones permanentes mediante resina Naphrax®; los montajes se observaron en microscopio Nikon® (1000x, modelo Eclipse 80i) y se utilizaron las claves taxonómicas de Krammer & Lange-Bertalot [18-21], Kelly *et al.* [22] y Spaulding *et al.* [23]. Complementariamente, se realizaron los cálculos del volumen (μm^3) aplicando las ecuaciones geométricas por especie propuestas por Hillebrand *et al.* [24] y Sun & Liu [25].

2.2 Obtención de lixiviados por hojarasca arbórea

Se seleccionaron las tres especies arbóreas con los mayores índices de valor de importancia (I.V.I.) de la vegetación ribereña del BMM: *Liquidambar styraciflua* (Hammamelidaceae), *Platanus mexicana* (Platanaceae) y *Alnus acuminata* (Betulaceae). En cada temporada se colectaron aproximadamente 5 kg de hojarasca de cada

especie, procurando que las hojas estuvieran completas y no presentaran hongos o herbivoría. Los lixiviados se obtuvieron en tres recipientes de vidrio usando 18 litros de agua desionizada y 2.5 g L^{-1} de hojarasca de cada especie por separado, más un control de agua deionizada sin hojarasca. Se utilizaron bombas de aire y mangueras de acuario para mantener una oxigenación y mezcla de nutrientes homogénea. Transcurridas 24 horas, se midió la concentración de nitratos (NO_3^-), amonio (NH_4^+) y ortofosfatos (PO_4^{3-}), siguiendo los métodos de Rice *et al.* [26] y se utilizaron los lixiviados para su experimentación.

2.3 Condiciones fisicoquímicas de los microcosmos y metabolismo del epilíton

Se conformaron microcosmos utilizando lámparas de luz blanca fría ($27.13 \pm 5.19 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Se colocaron las placas con epilíton de cada río en frascos de vidrio de dos litros de capacidad y se les agregó por separado un litro de los tres lixiviados de hojarasca obtenidos, sin realizar mezclas o diluciones, adicionando además un control que consistió en colocar placas con epilíton en agua deionizada. Se utilizaron bombas de aire y mangueras de acuario para mantener una agitación y oxigenación constante, para evitar la posible precipitación de nutrientes y se mantuvieron durante dos semanas con un fotoperíodo de 12:12 h (luz:oscuridad) sin renovación del lixiviado]. En cada microcosmos se midió la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), la conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) y el oxígeno disuelto ($\text{mg L}^{-1} \text{ O}_2$) usando un equipo multiparamétrico YSI® (modelo 556 MPS), y el pH usando un equipo portátil Barnant-20® (modelo 559-3800). Se tomaron muestras de agua para medir las concentraciones de nitratos, y ortofosfatos. Estas determinaciones se realizaron durante 14 días, tomando las muestras en los días 0, 1, 5, 9 y 14 del experimento.

Las variables de respuesta metabólicas fueron la producción primaria neta (PPN), la productividad primaria bruta (PPB) y la respiración comunitaria (RC). Para esto se incubaron las placas en agua deionizada en cámaras cerradas plásticas (16 x 9 x 9 cm), transparentes, herméticas y esterilizadas, y volumen aproximado de 480 mL. Se midió el cambio de OD ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1}$) usando el equipo multiparamétrico dentro de las cámaras durante un período de tiempo de 12 h: 6 h en luz y 6 h en oscuridad.

2.4 Análisis estadístico

Para conocer la variación de la diversidad del epilíton entre tratamientos y temporadas se calculó la riqueza de especies (S) y el índice de diversidad. A través de un ANDEVA y una prueba de Tukey se conocieron las diferencias significativas entre temporadas, ríos y lixiviados. Las similitudes y diferencias entre la composición y estructura del ensamblaje epilítico por temporada, condiciones de río y lixiviados fueron obtenidas usando los biovolúmenes totales con base en la comunidad de diatomeas. Las agrupaciones entre los tratamientos fueron exploradas mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) usando el programa PAST.

Para comprobar si hubo diferencias entre metabolismo (PPN, PPB y RC) de los diferentes tratamientos se ajustaron los datos de cada variable a un modelo lineal mixto (MLM), con el fin de evaluar los patrones temporales y las características del epilíton

de cada río en los lixiviados propuestos. Finalmente se realizó un ANDEVA del modelo para cada variable de respuesta, y análisis post hoc por pares (prueba de contrastes con errores estándares estimados a partir del predictor lineal del modelo) entre el metabolismo epilítico y los niveles de las variables establecidas. Para todas las pruebas estadísticas se seleccionó un nivel de significancia de $p < 0.05$. Estos análisis fueron realizados usando RStudio (v.1.0.136) y las gráficas usando Microsoft Excel® (2013).

3 Resultados

3.1 Prospección de nutrientes por la hojarasca arbórea

Las concentraciones de nitratos (NO_3^-), amonio (NH_4^+) y ortofosfatos (PO_4^{3-}) obtenidas en los lixiviados de hojarasca de cada especie de árbol, presentaron valores más altos en la temporada seca respecto de la de lluvias, con diferencias significativas entre *Platanus mexicana* y *Liquidambar styraciflua* ($F_{1,16} = 132.4 \text{ NO}_3^-$, 38.85 NH_4^+ , 825.4 PO_4^{3-} , $p < 0.05$). El lixiviado de *Alnus acuminata* registró las menores concentraciones de nutrientes, sin diferencias significativas respecto del Control en la temporada de lluvias. Asimismo, durante cada temporada, los lixiviados de las tres especies presentaron mayores concentraciones de amonio, seguido de ortofosfatos, mientras los nitratos presentaron las más bajas concentraciones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Concentraciones de nutrientes (promedio \pm error estándar, $n = 6$) liberados por la hojarasca de las especies arbóreas en agua deionizada después de 24 h. Las letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre especies y temporadas para cada nutrientes. Se resaltan en negrita los valores más altos para cada temporada y nutriente.

Especie	Temporada	NO_3^- (mg L ⁻¹)	NH_4^+ (mg L ⁻¹)	PO_4^{3-} (mg L ⁻¹)
<i>Platanus mexicana</i>	Seca	1.76 (0.478)a	12.81(0.743)b	1.07(0.089)b
	Lluvia	0.11(0.012)b	4.94(0.102)c	0.29(0.012)c
<i>Alnus acuminata</i>	Seca	0.12(0.053)b	0.95(0.036)d	0.77(0.077)bc
	Lluvia	0.01(0.004)c	0.89(0.001)d	0.09(0.004)d
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Seca	1.93(0.596)a	18.71(2.506)a	11.16(1.690)a
	Lluvia	0.02(0.004)c	3.24(0.004)c	0.05(0.004)d
Control	Seca	0.03(0.004)c	0.14(0.004)d	0.01(0.004)d
	Lluvia	0.01(0.004)c	0.15(0.020)d	0.01(0.004)d

3.2 Composición y estructura de la comunidad epilítica

Se identificaron un total de 49 especies de diatomeas epilíticas en los microcosmos, distribuidas en 31 géneros y 22 familias. En ríos conservados se encontraron 37 especies en la temporada seca y 44 especies en la temporada de lluvias, mientras en ríos alterados se encontraron 32 especies en la temporada seca y 39 especies en la temporada de lluvias. Las especies *Aulacoseira granulata*, *Epithemia turgida*, *Frustulia rhomboides*, *Gomphonema acuminatum*, *G. intricatum*, *G. longiceps* y *Navicula cryptotenella* fueron exclusivas de ríos conservados, mientras que *Encyonopsis mi-*

crocephala y *Geissleria decussis* fueron especies exclusivas de ríos alterados. La riqueza total por lixiviado en los microcosmos fue mayor en aquellos con epilíton de ríos conservados que de ríos alterados. Se registró un mayor número de especies de diatomeas en la temporada de lluvias respecto a la temporada seca, tanto en los ríos conservados como alterados.

En el epilíton de ríos alterados durante la temporada de lluvias, se registró un número máximo de 39 especies en los lixiviados de *L. styraciflua* y *A. acuminata*; mientras en la temporada seca el mayor número de especies (32) se registraron en *L. styraciflua*. En cambio, en el epilíton de ríos conservados durante la temporada de lluvias registró un mayor número de especies (44) en el lixiviado de *P. mexicana*, y en la temporada seca presentó un máximo de 37 especies en el lixiviado de *P. mexicana*. El índice de diversidad de Shannon (H') presentó una tendencia en general con valores mayores durante la temporada de lluvias (2.3 – 3.1) respecto de la temporada seca (2.3 – 2.7) para los ríos alterados y conservados. Los ríos alterados en la temporada seca fueron menos diversos respecto de los ríos conservados en la temporada de lluvias, con diferencias significativas entre los lixiviados de *L. styraciflua*, *A. acuminata* y el control ($F_{12,60} = 14.95$, $p < 0.05$).

3.3 Similitudes y diferencias de la comunidad epilítica

Mediante el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), se resumieron los patrones temporales del epilíton de los ríos en los microcosmos a partir del biovolumen de diatomeas. Se separaron el epilíton de los microcosmos de ríos alterados durante la temporada seca (Grupo a) del epilíton de ríos alterados en lluvias y de los ríos conservados en las temporadas de secas y lluvias (Grupo b) (ver Fig. 1). Posteriormente, la prueba de ANOSIM indicó que se presentaron diferencias en la estructura de la comunidad epilítica de acuerdo al biovolumen de diatomeas, a partir de las agrupaciones del análisis NMDS. La mayor similitud se presentó entre los ríos alterados y conservados de la temporada de lluvias; la menor similitud se presentó entre los ríos alterados durante la temporada seca respecto a la temporada de lluvias, y los ríos conservados en sus dos temporadas.

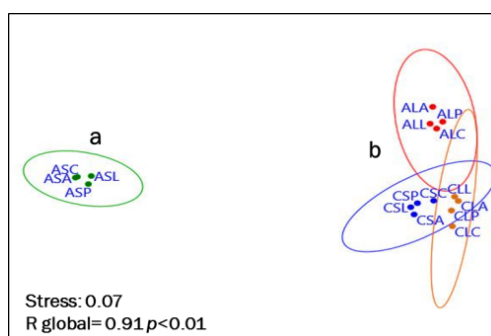


Fig. 1. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) en dos dimensiones del índice Bray-Curtis, con base al biovolumen de diatomeas epilíticas. Las elipses indican las agrupaciones establecidas y las letras minúsculas (a y b) indican los grupos diferentes. 1) condición de río, A: alterado, C: conservado. 2) temporada, S: seca, L: lluvias. 3) lixiviado, P: *P. mexicana*, L: *L. styraciflua*, A: *A. acuminata*, C: control.

3.4 Metabolismo epilítico

El epilíton de ríos alterados y conservados presentó una PPB significativamente mayor durante la temporada seca respecto a la temporada de lluvias ($F_{1,144} = 14.95$, $p < 0.05$). En relación a la temporada seca, los ríos alterados presentaron una PPB significativamente mayor a los ríos conservados ($F_{1,144} = 9.54$, $p < 0.05$); durante la temporada de lluvias no se presentaron diferencias significativas de PPB entre la condición de los ríos (ver Fig. 2). En los ríos alterados, los mayores valores de PPB se presentaron en el lixiviado de *P. mexicana* y en el Control, diferentes significativamente de *A. acuminata* y *L. styraciflua* durante la temporada seca ($F_{3,144} = 25.72$, $p < 0.05$); no hubo diferencias significativas entre lixiviados durante la temporada de lluvias. En los ríos conservados no se presentaron diferencias significativas de PPB entre los lixiviados durante la temporada seca o de lluvias. El epilíton de ríos alterados presentó diferencias significativas de RC en la temporada seca respecto de las dos temporadas de ríos conservados ($F_{1,144} = 20.66$, $p < 0.05$). En la temporada de lluvias se presentaron diferencias significativas entre el lixiviado de *L. styraciflua* de ríos alterados, y los lixiviados de *P. mexicana*, *L. styraciflua* y el Control de ríos conservados ($F_{1,144} = 7.00$, $p < 0.05$). La PPN del epilíton de ríos alterados y conservados en los microcosmos presentó valores positivos durante la temporada seca, diferentes significativamente de los valores negativos de la temporada de lluvias ($F_{1,144} = 41.17$, $p < 0.05$). Estos valores indican que la productividad primaria bruta (PPB) fue mayor a la respiración comunitaria (RC) en la temporada de lluvias (PPN = PPB - RC); de forma contraria, en la temporada seca se presentó mayor RC respecto de PPB.

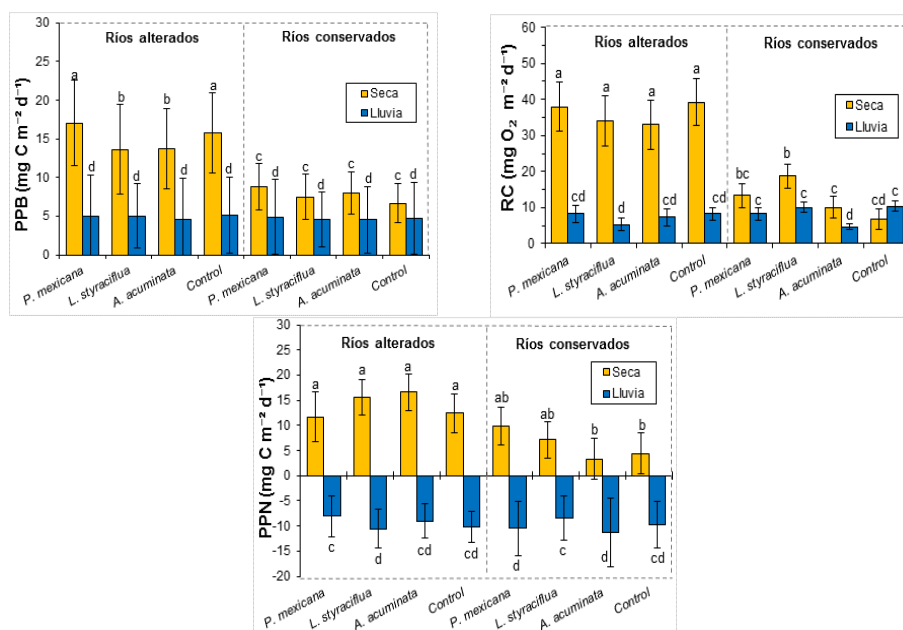


Fig. 2. Productividad primaria bruta (PPB), Respiración comunitaria (RC) y Productividad primaria neta (PPN) del epilíton. Las líneas indican el error estándar, y las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los tratamientos ($n = 4$ para ríos conservados, $n = 5$ para ríos alterados).

4 Conclusiones

En general, se presentaron cambios en biomasa y metabolismo epilítico, siendo determinantes el uso de suelo de los ríos y la temporalidad, ya que los ríos alterados presentaron altas tasas metabólicas en temporada seca, y bajas tasas metabólicas en temporada de lluvias, similares a los ríos conservados. La funcionalidad y estructura del ensamblaje epilítico en la cuenca alta del río La Antigua fue sensible al uso de suelo y los cambios estacionales en el contenido de los nutrientes provenientes de la zona ribereña, principalmente de nitrógeno (nitratos y amonio) y fósforo (ortofosfato). Estos nutrientes pueden provenir de lixiviados de hojarasca de las especies arbóreas más abundantes, como *Platanus mexicana*, *Liquidambar styraciflua* y *Alnus acuminata* en la temporada seca o época de senescencia de hojarasca arbórea, afectando diferencialmente las tasas metabólicas del epilíton y su composición de diatomeas. El epilíton expuesto a estos lixiviados se caracterizó por presentar una tendencia al metabolismo heterotrófico y baja biomasa algal durante la temporada de lluvias, y presentó una tendencia hacia el metabolismo autotrófico y alta biomasa algal en la temporada seca. Especies como *Cocconeis placentula* y *Nitzschia amphibia* fueron beneficiadas en crecimiento y desarrollo por la mayor concentración de nutrientes durante la temporada seca, registrando una alta densidad y tamaño celular en el epilíton, y por ende, mayor dominancia en biovolumen y densidad dentro de las biopelículas.

Finalmente, la deforestación en la zona ribereña de esta región ha cambiado las condiciones fisicoquímicas de los ríos, al reducir la cobertura sobre el cauce y la llegada de materia orgánica, aumentando la intensidad lumínica, y disminuyendo las concentraciones de nutrientes brindados por la lixiviación de la fuente más importante para los ríos de bajo orden, la hojarasca.

Referencias bibliográficas

1. Wetzel, R.: *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego (2001).
2. Allan J., Castillo M.: *Stream ecology: structure and function of running waters*. 2nd ed. Springer, Netherlands (2007).
3. Roldán, G., Ramírez J.: *Fundamentos de limnología neotropical*. Universidad de Antioquia, Colombia (2008).
4. Gonçalves Jr., J., de Souza, R., Gregório R., Valentin, G.: Relationship between dynamics of litterfall and riparian plant species in a tropical stream. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters* 44, 40-48 (2014).
5. Fellows, C., Clapcott, J., Udy, J., Bunn, S., Harch, B., Smith M., Davies P.: Benthic metabolism as an indicator of stream ecosystem health. *Hydrobiologia* 572, 71-87 (2006).
6. Young R., Matthaei C., Townsend, C.: Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American Benthological Society* 27, 605-625 (2008).
7. Larned, S.: A prospectus for periphyton: recent and future ecological research. *Journal of the North American Benthological Society* 29(1), 182-206 (2010).
8. Silva-Junior, E., Moulton, T., Boëchat I., Gücker, B.: Leaf decomposition and ecosystem metabolism as functional indicators of land use impacts on tropical streams. *Ecological Indicators* 36, 195-204 (2014).
9. Tuchman, N., Schollett, M., Rier S., Geddes, P.: Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions. *Hydrobiologia* 561, 167-177 (2006).
10. Mann, D. & S. Droop. 1996. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. *Hydrobiologia* 336(1-3):19-32.
11. Margalef, R.: *Limnología*. Ediciones Omega S.A., Barcelona, España (1983).
12. Stevenson, R. 1996. An introduction to algae ecology in freshwater benthic habitats. In: Stevenson, R., M. Bothwell & R. Lowe (eds). *Algal ecology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 3-30.
13. Maass, J. 2003. Principios generales sobre manejo de ecosistemas. En: Sánchez, O., E. Vega-Peña, E. Peters & O. Monroy-Vilchis (eds). *Conservación de ecosistemas templados de montaña de México*. INE-U.S. Fish & Wildfire Service Ford Foundation, México, pp. 117-136.
14. Martínez, M., O. Pérez-Maqueo, G. Vázquez, G. Castillo-Campos, J. García-Franco, K. Mehltreter, M. Equihua & R. Landgrave. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of México. *Forest Ecology and Management* 258:1856-1863.
15. Muñoz-Villers, L. 2008. Efectos del cambio del uso de suelo sobre la dinámica hidrológica y calidad de agua en el trópico húmedo del centro de Veracruz, México. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana, México D.F. 278 p.

16. García-Franco, J., G. Castillo-Campos, K. Mehlreter, M. Martínez & G. Vázquez. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83:37–52.
17. Muñoz-Villers, L., M. Equihua, C. Tobón & F. Gutiérrez-Mendieta. 2011. Efectos del uso de suelo en la hidrología de cuencas de montaña del centro oriente de México. En: Swald, U., I. Sánchez, R. Pérez, A. Martín, J. Garatuzza, E. Gómez & C. Watts (eds). *Retos de la investigación del agua en México*. OUNAM-CRIM, RETAC, CONACyT. Cuernavaca-Morelos, México, pp. 95-104.
18. Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae: 1. Teil: Naviculaceae. In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, band 2/1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 876 pp.
19. Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae: 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, band 2/2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 596 pp.
20. Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae: 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, band 2/3. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena. 576 pp.
21. Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae: 4. Teil: Achnantheaceae, kritische ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. In: Ettl, H., G. Gärtner, J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, band 2/4. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena. 437 pp.
22. Kelly, M., H. Bennion, E. Cox, B. Goldsmith, J. Jamieson, S. Juggins, D. Mann & R. Telford. 2005. Common freshwater diatoms of Britain and Ireland: an interactive key. Environment Agency, Bristol. Available online at: <http://craticula.ncl.ac.uk/EADiatomKey/html/>.
23. Spaulding, S., D. Lubinski & M. Potapova. 2010. Diatoms of the United States. Available online at: <http://westerndiatoms.colorado.edu> (Accessed June 2, 2015).
24. Hillebrand, H., C. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollingher & T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.
25. Sun, J. & D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25(11): 1331-1346.
26. Rice, E., R. Baird, A. Eaton & L. Clescerl (eds). 2012. Standard methods for the examination of water and wastewater. 22nd ed. American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA), Water Environment Federation (WEF), Denver, USA. 1496 p.