BASE ENERGÉTICA DE LA RED ALIMENTARIA DE LOS MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN ARROYOS DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE LA CUENCA ALTA DEL RÍO LA ANTIGUA, VERACRUZ, MÉXICO.

TESIS QUE PRESENTA **PAVEL ERNESTO GARCÍA SOTO**
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRO EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2012

Aprobación final del documento de tesis de grado:

"Base energética de la red alimentaria de los macroinvertebrados acuáticos en arroyos de bosque mesófilo de montaña de la cuenca alta del río La Antigua, Veracruz, México"

	Nombre	Firma
Director	Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez	
Codirectora	Dra. Gabriela Vázquez Hurtado	
Comité Tutorial	Dr. Luis Alonso Ramírez Ulate	
	Dr. Sergio Ibañez Bernal	
Jurado	Dr. Federico Escobar Sarria	
	Dr. Luis Zambrano González	

AGRADECIMIENTOS

- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención (250337) que me otorgo para llevar a cabo mis estudios de maestría durante el periodo del 1 de septiembre de 2010 al 31 de agosto de 2012. Además del apoyo recibido por el Proyecto CONACYT 101542.

- Al Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez y la Dra. Gabriela Vázquez por codirigir mi proyecto de tesis. Proyecto en el cual siempre sentí su respaldo.

- Al Dr. Alonso Ramírez, integrante del comité tutorial, por su buena disposición, consejos y apoyo en todas las etapas de desarrollo de este trabajo.

- Al Dr. Sergio Ibáñez, integrante del comité tutorial, por sus comentarios y buena disposición para participar hasta el final de este proceso.

- A Rosa Alicia Jiménez por todo tu apoyo, aliento, consejos y revisiones que me permitieron iniciar y culminar este trabajo.

- Al Dr. Federico Escobar y Dr. Luis Zambrano por sus valiosos comentarios y sugerencias que permitieron mejorar este trabajo.

- A Rodolfo Novelo, Antonio Gómez y Alonso Ramírez por su ayuda y apoyo durante las colectas de campo. En especial durante los momentos de desorientación en el campo.

- A Arlette Fuentes por su paciencia y enseñanzas en la taxónomía de las diatomeas durante los largos conteos.

- A Ariadna Martinez, Daniela Cela, Javier Tolome por la ayuda y préstamo de equipo en el laboratorio de Ecología Funcional

- A Anibal y Paulina por recibirme en su casa a mi llegada a Xalapa.

- Al personal del posgrado del INECOL, Dr. Trevor Williams, Mónica Enríquez, Emma Goméz y Enrique Salinas, por su atención y ayuda durante mi estancia en programa de maestría.

Gracias a todos por su apoyo.

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por Pavel Ernesto García Soto como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias entre septiembre de 2010 y agosto de 2012, bajo la supervisión del Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez y Dra. Gabriela Vázquez .

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: Pavel Ernesto García Soto _____

Director de tesis: Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez _____

Codirectora de tesis: Dra. Gabriela Vázquez _____

INDICE

RESUMEN 9
INTRODUCCIÓN 10
Estudios previos en zonas tropicales..... 11
Importancia de los macroinvertebrados acuáticos en las redes tróficas de los arroyos..... 12
El bosque mesófilo de montaña, ecosistema tropical 14
Objetivos e hipótesis 14
ÁREA DE ESTUDIO 16
MÉTODOS 19
Muestreo y medidas *in situ* 20
Material autóctono y alóctono 20
Macroinvertebrados acuáticos 20
Contenido estomacal 21
Análisis de datos 22
RESULTADOS..... 24
Características fisicoquímicas de los arroyos 25
Disponibilidad de material alóctono y autóctono en los arroyos 26
Macroinvertebrados acuáticos 29
Composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos 3029
Origen de la base energética de la red alimentaria de los macroinvertebrados acuáticos en La Cortadura..... 36
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES..... 40
Disponibilidad de material autóctono y alóctono 41
La dieta de los macroinvertebrados acuáticos 42
Base trófica de los macroinvertebrados acuáticos 45
Conclusiones..... 477
REFERENCIAS 4949
ANEXOS 555
Anexo 1. Macroinvertebrados acuáticos colectados en dos arroyos en La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. 566

Anexo 2. Composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos en un arroyo en bosque (B) y un arroyo en pastizal (P) en el centro de Veracruz, México.. 59
Anexo 3. Composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos en un arroyo en bosque (B) y un arroyo en pastizal (P) en el centro de Veracruz, México. 60

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización de La Cortadura y los arroyos estudiados en bosque y pastizal en la zona montañosa del centro de Veracruz, México. 18

Figura 2. Valores promedio (+ error estándar) de disponibilidad de material autóctono medidos como concentración de clorofila α en dos arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México 27

Figura 3. Valores promedio y error estándar de disponibilidad de material alóctono medidos como hojarasca acumulada en el lecho de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México 28

Figura 4. Análisis de agrupamiento jerárquico (algoritmo de promedio de grupos pareados e índice de similitud de Sorensen) de la riqueza de macroinvertebrados acuáticos colectados en los arroyos del bosque y pastizal durante la época seca y de lluvias en La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México……30

Figura 5. Composición promedio de la dieta observada a través de análisis de contenido estomacal de los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México..... 34

Figura 6. Proporción de material alóctono en la dieta de macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México 38

Figura 7. Análisis de escalonamiento no métrico multidimensional de la proporción de material alóctono en el contenido estomacal de individuos de los macroinvertebrados acuáticos

Macrelmis (Coleoptera: Elmidae) y *Diplectrona* (Trichoptera: Hydropsychidae) colectados en dos arroyos de La Cortadura, Veracruz, México. 39

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Valores de los parámetros físico-químicos medidos en los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. 25

Cuadro 2. Macroinvertebrados acuáticos de dos arroyos en La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México..... 31

Cuadro 3. Géneros de diatomeas observadas en el contenido estomacal de los macroinvertebrados acuáticos colectados en los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México…… 32

Cuadro 4. Análisis de varianza multivariado/univariado no paramétrico (perMANOVA) de dos vías para evaluar el efecto del arroyo (bosque - pastizal) y época (seca – de lluvias) sobre la composición (número y abundancia relativa de los componentes) del contenido estomacal y el porcentaje de material alóctono del mismo en algunos de los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. 35

Cuadro 5. Análisis de varianza multivariado/univariado no parametrico (perMANOVA) de una vía para evaluar el efecto del arroyo (bosque - pastizal) o época (seca – de lluvias) sobre la composición (número y abundancia relativa de los componentes) del contenido estomacal y el porcentaje de material alóctono del mismo en algunos de los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. 36

Cuadro 6. Base energética de redes tróficas en diferentes arroyos de zonas templadas y tropicales..... 46

RESUMEN

Los macroinvertebrados acuáticos son una importante ruta de energía entre los productores primarios y niveles tróficos superiores. En arroyos con vegetación ribereña conservada se esperaría que la base trófica se sustente más en material alóctono (por la mayor disponibilidad de éste) que en recursos autóctonos (por la menor incidencia de luz), como fuente energética. En esta investigación, por medio de análisis del contenido estomacal, se caracterizó la base energética de la red alimentaria de macroinvertebrados acuáticos y se evaluó el efecto de la pérdida de la vegetación ribereña en arroyos de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz, México, durante la época seca y de lluvias. Se seleccionaron dos arroyos en la localidad de La Cortadura, uno que fluye a través de un bosque conservado y otro en un pastizal. El arroyo en pastizal no tiene cobertura de dosel y la vegetación ribereña es escasa. El análisis de contenido estomacal mostró que la dieta de los macroinvertebrados acuáticos estuvo compuesta por diatomeas, algas verdes, hongos, fragmentos de tejido vegetal y detrito amorfo, siendo este último el más abundante. En el arroyo del bosque, el contenido estomacal de los diferentes taxones analizados estuvo compuesto en promedio entre 9 y 60% de material autóctono. En el arroyo del pastizal el porcentaje mínimo de material autóctono en el contenido estomacal de los taxones examinados fue en promedio de 55%. Las diatomeas representaron una alta proporción del material autóctono del contenido estomacal, sobre todo en el arroyo del pastizal durante la época seca. Una proporción importante del material alóctono ingerido fueron hongos, principalmente en el arroyo del bosque durante la época de lluvias. En general, este estudio mostró que el material autóctono es un recurso importante de la red alimentaria, incluso en el arroyo del bosque. La pérdida de la vegetación ribereña, conlleva un incremento en la disponibilidad del material autóctono y por tanto, un incremento en la proporción que este ocupa en la base alimentaria de los macroinvertebrados acuáticos.

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Los arroyos de las cabeceras de las cuencas hidrográficas con alta cobertura vegetal ribereña, reciben una gran cantidad de material alóctono en forma de hojarasca y detritos terrestres que son transportados a los arroyos por medio de escorrentías o viento (Fisher & Linkens, 1973; Hynes, 1975; Vannote *et al.*, 1980). En varios estudios realizados en arroyos de zonas templadas, con vegetación ribereña conservada, se ha encontrado que el material alóctono es el recurso energético del que depende la producción secundaria (Rounik *et al.*, 1982; Wallace *et al.*, 1997; Hall *et al.*, 2001; Rosi-Marshall y Wallace, 2002; England y Rosemond, 2004). El material autóctono, consistente en algas, se ha encontrado que es importante en arroyos donde la vegetación ribereña no forma un dosel cerrado que limite la entrada de luz y por tanto la productividad primaria autóctona (Hynes, 1975; Minshall, 1978; Vannote*, et al.*, 1980; England y Rosemond, 2004, Allan y Castillo, 2007).

Estudios previos en zonas tropicales

Recientemente se han desarrollado investigaciones que describen la estructura alimentaria en arroyos tropicales, en Brasil, Hong Kong y Puerto Rico (March y Pringle, 2003; Mantel *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2006; Lau *et al.*, 2009b; Dudgeon *et al.*, 2010). En estas investigaciones se ha encontrado que el material autóctono de los arroyos juega un papel muy importante en la producción secundaria de los macroinvertebrados acuáticos. Aun en arroyos con sombra y alto aporte de material alóctono, el material autóctono ha representado entre 60 y 70 % de la base alimentaria de la cadena trófica (March y Pringle, 2003; Brito *et al.*, 2006; Lau *et al.*, 2009b). Esta diferencia en la base energética de la producción secundaria se ha atribuido a la disponibilidad de algas, además de la escasez de organismos fragmentadores, alto contenido de compuestos secundarios en las hojas de las plantas tropicales que reducen su palatabilidad y altas temperaturas que aumentan la actividad bacteriana (Boyero *et al.* 2009; Dudgeon *et al.*, 2010).

Además del efecto de la vegetación ribereña sobre la entrada de luz, la base alimentaria de las cadenas tróficas en los arroyos también puede verse afectada por la variación estacional de las precipitaciones. Un aumento o disminución de las precipitaciones tiene como consecuencia cambios en la disponibilidad de material alóctono y autóctono. Las lluvias generan escorrentías

que transportan hojarasca y detritos desde las áreas de las microcuencas hacia los cauces de los arroyos (Fisher & Linkens, 1973; Allan y Castillo, 2007). Las lluvias al mismo tiempo generan cambios en el flujo de los arroyos, generando renovación de los nutrientes y gases que beneficia la producción y crecimiento de las algas. Sin embargo, fuertes lluvias pueden generar aumentos importantes [importantes/considerables] del caudal que disminuyen la disponibilidad del material alóctono y autóctono acumulado (Allan y Castillo, 2007). Algunas investigaciones han evaluado el efecto de la estacionalidad de las lluvias sobre la base alimentaria (Lau *et al.*, 2009a; Molina *et al*., 2011) y a pesar de las variaciones estacionales, el material autóctono ha sido un recurso importante de la base alimentaria de los macroinvertebrados acuáticos en los arroyos tropicales.

La mayoría de investigaciones que se han llevado a cabo en los trópicos, en las que se han analizado las relaciones tróficas y la estructura alimentaria, se han realizado en arroyos de tercer y cuarto orden, ubicados en tierras bajas y en su mayoría en una sola época del año (March y Pringle, 2003; Mantel *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2006; Lau *et al.*, 2009b; Dudgeon *et al.*, 2010). Dado esto y a que existe una gran variación en cuanto a características climáticas, geomorfológicas, geológicas y asociaciones vegetales entre los paralelos 23 °N y 23 °S, la pregunta ¿es el material alóctono la base energética de la producción secundaria en los arroyos tropicales ubicados en las cabeceras de las cuencas? (March y Pringle, 2003; Mantel *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2006; Lau *et al.*, 2009b; Dudgeon *et al.*, 2010), aún continua teniendo una respuesta incompleta. Por ello, evaluar cuál es la base trófica de las cadenas alimentarias en arroyos de otros ecosistemas tropicales es importante para entender su dinámica y vulnerabilidad a disturbios naturales y antropogénicos.

Importancia de los macroinvertebrados acuáticos en las redes tróficas de los arroyos

En las redes tróficas de los arroyos, un enlace importante entre los recursos energéticos alóctonos y autóctonos y los niveles tróficos superiores son los macroinvertebrados acuáticos debido a las diferentes estrategias de alimentación que estos poseen (Cummins, 1973; Cummins y Klug, 1979; Allan y Castillo, 2007). Entre los macroinvertebrados acuáticos se encuentra una gran diversidad de fauna acuática como Mollusca (caracoles y almejas), Crustacea (isópodos, camarones y cangrejos), Annelida (sanguijuelas y lombrices) e insectos como Ephemeroptera (efímeras), Odonata (libélulas), Hemiptera (chinches), Coleoptera (escarabajos), Trichoptera (tricóperos) y Diptera (mosquitos y moscas) entre otros.

Los macroinvertebrados acuáticos se alimentan tanto del material alóctono como autóctono que se encuentra suspendido en la columna de agua o formando parte de las biopelículas que se forman sobre las piedras, ramas u hojarasca depositadas en el lecho de los arroyos. Se clasifican en grupos funcionales alimenticios (GFA) de acuerdo a la estrategia de alimentación que utilizan (Cummins, 1973). Es importante denotar que los miembros de diferentes GFA pueden consumir los mismos recursos, como diatomeas u hongos, pero difieren de dónde y cómo lo obtienen (Cummins y Klug, 1979).

Aunque muchos macroinvertebrados acuáticos se pueden alimentar tanto de material alóctono como autóctono (Cummins y Klug, 1979), estos pueden tener diferentes grados de especialización y asimilación de los recursos alimenticios. En algunos casos dependen casi totalmente del material alóctono o autóctono, por lo que tienden a ser escasos, tener menor biomasa o estar completamente ausentes en arroyos donde el material alóctono o autóctono en el que se especializan se encuentra en una baja disponibilidad o está ausente (Benstead *et al.,* 2003). Por este motivo los cambios en la disponibilidad de los recursos alimenticios basales son causa de cambios en la estructura y diversidad de las redes tróficas acuaticas (Rosi-Marshall y Wallace, 2002; Benstead *et al.*, 2003, Benstead y Pringle, 2004).

Para caracterizar y evaluar la base de recursos energéticos utilizados por los macroinvertebrados acuáticos se han utilizado principalmente dos aproximaciones: análisis de contenido estomacal y análisis de isótopos estables de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N) (Winterbourn *et al.,* 1984; Hall *et al.*, 2001; England y Rosemond, 2004; Lau *et al.*, 2009a; Lau *et al.*, 2009b; Dudgeon *et al.*, 2010). Los resultados de las investigaciones que han utilizado las dos aproximaciones, coinciden en que las dos formas muestran las mismas tendencias para determinar el uso de las fuentes energéticas utilizada por las redes tróficas (Winterbourn *et al.,* 1984; Hicks, 1997; Mantel *et al.*, 2004; McNelly *et al.*, 2007; Lau *et al.*, 2009a). A través del análisis del contenido estomacal es posible determinar cuáles son las fuentes energéticas potenciales de los macroinvertebrados acuáticos, además de permitir realizar inferencias de sus hábitos alimentarios (Cummins, 1973; Mantel *et al.*, 2004; Lau *et al.*, 2009a; Dudgeon *et al.*, 2010). El uso de isotopos estables permite saber con precisión el porcentaje asimilado de ^{13}C y ^{15}N en el cuerpo de los organismos de los diferentes recursos alimenticios, siempre que la señal isotópica de estos elementos sea diferenciable entre las potenciales fuentes de alimentación (Winterbourn *et al.,* 1984; Hicks, 1997; Dudgeon *et al.,* 2010).

Entre los recursos autóctonos que se han identificado a través del análisis del contenido estomacal se encuentran algas verdes, cianobacterias y diatomeas (Alan y Castillo, 2007; Dudgeon *et al.*, 2010). Como parte de los recursos alóctonos identificados se encuentran fragmentos de hojas, elementos vegetales no leñosos y hongos asociados (Maltel *et al.*, 2004). Además se han encontrado bacterias y detritos asociados a las biopelículas y en el caso de los depredadores se ha identificado de qué presas suelen alimentarse (Palmer *et al.*, 1993; Tomanova *et al.,* 2006).

El bosque mesófilo de montaña, ecosistema tropical

El bosque de niebla o bosque mesófilo de montaña (BMM) alcanza en México su distribución más septentrional en el continente americano y según algunas estimaciones el BMM cubre menos del 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1978, 1996). Estos bosques se caracterizan por una alta diversidad biológica, ya que debido a la combinación de alta humedad y temperaturas templadas se da un ambiente favorable para la coexistencia de organismos de origen neártico y neotropical (Rsedowski, 1978, 1996). En el centro de Veracruz por encima de los 1500 se localiza la cuenca del río La Antigua, msnm se encuentra el BMM que ha estado sujeto a perturbaciones naturales y antrópicaspor largo tiempo (García-Franco *et al.*, 2008; Muñoz-Villers, 2008). En esta área fluyen una gran cantidad de arroyos inmersos en una matriz de BMM, donde hasta el momento no se ha realizado estudios sobre la base energética de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos que allí habitan.

Objetivos e hipótesis

Los objetivos de esta investigación fueron tres. Primero, caracterizar la base trófica de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos en dos arroyos de primer orden del bosque mesófilo de montaña con diferente cobertura de vegetación ribereña. Segundo, evaluar si la eliminación de la vegetación ribereña causa diferencias en la base trófica usada por los macroinvertebrados acuáticos en dichos arroyos. Tercero, determinar si la estacionalidad climática modifica la base trófica de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos referidos.

En concordancia con los objetivos se plantearon dos hipótesis. Primero, debido a que la vegetación ribereña puede reducir la entrada de luz al cauce del río y por tanto, limitar la

productividad primaria, los macroinvertebrados acuáticos de arroyos de primer orden con vegetación ribereña conservada tendrán una base trófica diferente a arroyos de primer orden cuya vegetación ribereña haya sido modificada o eliminada. Segundo, dado que la estacionalidad climática genera disturbios (p. ej. crecidas) que resultan en cambios en la disponibilidad de recursos (algas y hojarasca), los macroinvertebrados acuáticos de arroyos de primer orden tendrán diferencias en la base trófica entre la época de secas y de lluvias.

Para poner a prueba estas hipótesis, se analizó el contenido estomacal de macroinvertebrados acuáticos en dos arroyos en la cuenca alta del Río La Antigua, colectados en dos épocas. Un arroyo corre a través de un BMM con vegetación ribereña intacta. El segundo arroyo recorre a través de un área donde ser removió la vegetación de BMM y fue convertida en pastizal. El arroyo en el pastizal ´presenta una vegetación ribereña escasa que no limita la llegada de luz a la superficie del agua. Con base en las hipótesis las predicciones que se hicieron en este trabajo son: a) la proporción de material autóctono versus alóctono será mayor en el contenido estomacal de los macroinvertebrados acuáticos en arroyos con vegetación ribereña alterada que en arroyos con vegetación ribereña conservada; b) la proporción de material autóctono y alóctono en el contenido estomacal de los macroinvertebrados acuáticos reflejará las variaciones de disponibilidad de éstos en el arroyo.

ÁREA DE ESTUDIO

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Reserva Natural La Cortadura, Municipio de Coatepec, ubicada en la zona montañosa central del estado de Veracruz, México. Se localiza en la ladera oriente del Cofre de Perote entre 1800 y 2000 msnm, donde predomina el suelo de tipo andosol húmico de origen volcánico. El sitio está conformado por una reserva municipal y propiedades privadas y se ubica a 12.5 km al noreste de la ciudad de Coatepec. El clima de esta zona es templado húmedo con una temperatura promedio de 18 °C (mínima 10-14 °C y máxima 20-23 °C) y precipitaciones anuales de 1,500 mm (Muñoz-Villers, 2008). Debido a las variaciones en el clima a lo largo del año, Muñoz-Villers (2008) lo subdivide en tres épocas. Describe una época de nortes de noviembre a febrero, que se caracteriza por bajas temperaturas y escasas precipitaciones. Sigue una época seca de marzo a abril, caracterizada por temperaturas cálidas y escasas precipitaciones. Y la tercera, la época de lluvias de mayo a octubre, caracterizada por temperaturas cálidas y abundantes precipitaciones.

El terreno se caracteriza por una fuerte disección, formando cañadas en forma de V donde fluyen corrientes de primer orden. Estos arroyos conforman la parte alta de la Subcuenca Los Gavilanes, Cuenca del Río La Antigua del estado de Veracruz. Esta cuenca tiene una superficie de 2326 km^2, y va de los 0 - 3,000 msnm. Está considerada por la CONABIO (2000a, 2000b) como área de alta biodiversidad (AAB), Área Prioritaria Terrestre (Pico de Orizaba-Cofre de Perote) y región Hidrológica Prioritaria (Golfo de México: Río La Antigua) (García-Franco *et al.*, 2008; Muñoz-Villers, 2008).

La cobertura de La Cortadura corresponde a BMM. El 80% de la superficie corresponde a BMM y el 20% a otros usos de suelo, como pastizales y cultivos (García-Franco *et al.*, 2008). Entre las especies arbóreas dominantes presentes en el sitio se reconcen *Liquidambar styraciflua, Quercus xalapensis*, *Q. leiophylla, Q. germana, Clethra mexicana, Turpinia occidentalis, Cinnamomum effusum, Carpinus caroliniana* y *Oreopanax xalapensis* (García-Franco *et al.*, 2008). En el estrato arbustivo se encuentran especies como *Palicourea podifolia, Eugenia xalapensis, Miconia glaberrima y Ocotea psychrotroides* (García-Franco *et al.*, 2008).

En la localidad de La Cortadura se trabajó en dos arroyos de primer orden (Figura 1). El arroyo en las coordenadas 19° 29’ 9”N, 97° 2’ 29”O posee en sus orillas una cobertura ribereña de BMM conservada. La microcuenca de este arroyo, desde estas coordenadas, poseen un 78.2% de BMM conservado. Mientras que el segundo arroyo, en las coordenadas 19° 29’ 39”N, 97° 02’ 14”O, posee márgenes donde la vegetación ribereña natural ha sido removida y actualmente es un área de pastizal con escasos arbustos y árboles. La microcuenca de este segundo arrollo, hasta las coordenadas anteriores, corresponden a un 66.6% de cobertura de BMM conservado.

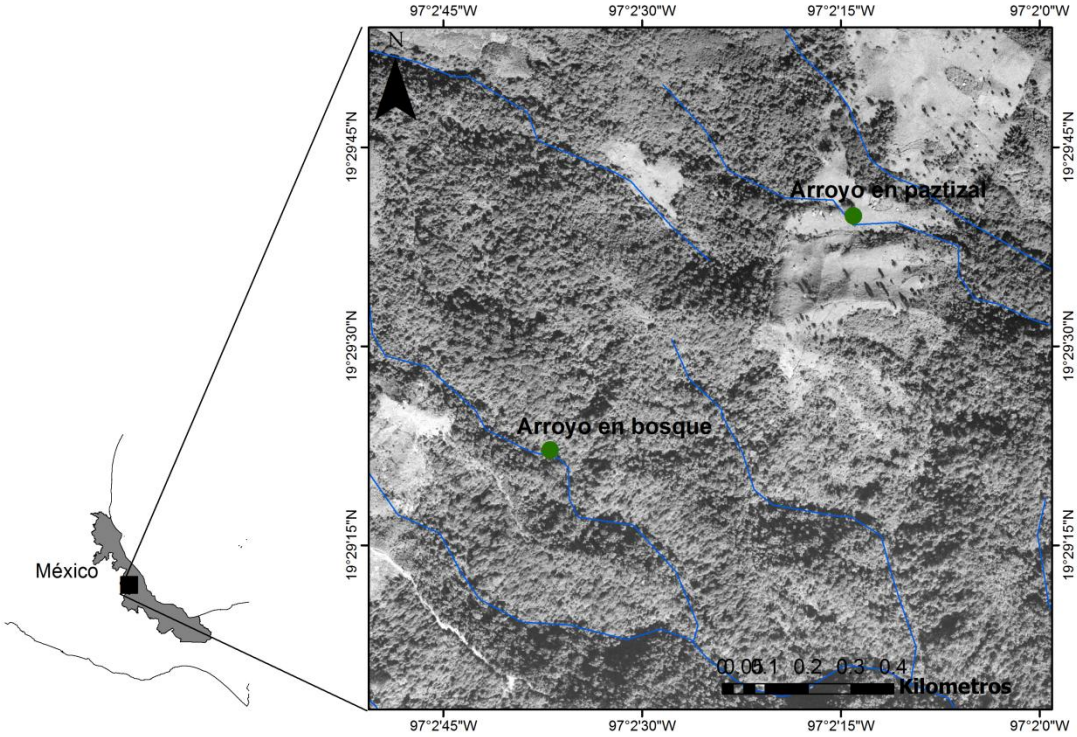

Figura 1. Localización de La Cortadura y los arroyos estudiados en bosque y pastizal en la zona montañosa del centro de Veracruz, México. (Fuente del mapa. México y contorno del estado de Veracruz: Comisión nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (2002). Política estatal. Escala 1:1,000,000. Imagen: Ortofoto digital E14B36C2 de fotografías aéreas escala 1:40,000 de noviembre de 2004, INEGI).

MÉTODOS

MÉTODOS

Muestreo y medidas *in situ*

En cada arroyo se colectó en una sección de 200 metros. Los sitios se visitaron en la época seca (27 de marzo y 1 de abril de 2011) y en la época de lluvias (14 de agosto de 2011). En cada colecta, a lo largo de un transecto transversal al cauce se midió la profundidad y la velocidad de la corriente con un metro y un flujómetro respectivamente (*Flow Probe* 101-FP201). Se calculó el caudal (C) como $C = Av$, donde A es el área (m^2) y v la velocidad de la corriente (m/s) (Gore, 2007). Por medio de un medidor multi-parámetros (*Yellow Spring Instrument,* Mod. 85) se midió la temperatura (°C), la conductividad (µS/cm) y el oxígeno disuelto (mg/L); se empleó un potenciómetro (Barnant Mod. 20) para medir el pH.

Material autóctono y alóctono

La disponibilidad del material autóctono, algas bentónicas, se midió como la concentración de clorofila alfa (α) por área de las piedras en el lecho del arroyo. A lo largo de cada sección se colectaron nueve piedras de 3 a 7 cm de diámetro. Cada piedra se colocó por separado en una botella con metanol al 90 % y fueron mantenidas en refrigeración y en la oscuridad durante 24 h para extraer la clorofila α. Se midió la clorofila α por espectrofotometría y sus concentraciones (mg/m^2) se determinaron a través de las ecuaciones de Holden (Meeks, 1974). En cada sección se estimo la disponibilidad de material alóctono como cantidad de hojarasca acumulada por área. En cada una se tomaron al azar nueve muestras de hojarasca utilizando una red Surber con un marco de 30x30 cm. Cada una de las muestras se quemo a 550 °C por 1 hora para obtener el peso seco libre de cenizas por área (g/m^2) (Dudgeon *et al.*, 2010).

Macroinvertebrados acuáticos

Los macroinvertebrados acuáticos se colectaron por medio de una colecta directa en las orillas y centro de los arroyos, cubriendo los diferentes microhábitats de pozas y rápidos a lo largo de la sección del arroyo, tratando de colectar la mayor cantidad posible de individuos de cada taxón presente. Las muestras se conservaron en solución Kahle por 72 horas y posteriormente se

pasaron a etanol al 80%. Se determinó cada individuo hasta el menor nivel taxonómico posible utilizando Merritt *et al.* (2008). Cada taxón se clasificó de acuerdo a la estrategia de alimentación en cada uno de los GFA según Cummins, *et al.* (2005) y Merritt, *et al.* (2008): colector-buscador, raspador, colector-filtrador, fragmentador, perforador y depredador. Por cada taxón determinado se guardó al menos un espécimen como referencia que fue depositado en la colección entomológica IEXA del Instituto de Ecología, A. C.

Contenido estomacal

El análisis del contenido estomacal se llevó a cabo en los taxones que cumplieran los siguientes criterios. Primero, taxones que no fueran depredadores, ya que en los depredadores se asume que el cien por ciento del contenido estomacal corresponde a las presas. Segundo, se le dio prioridad a los taxones que llevaran una búsqueda activa del alimento, como los pertenecientes a los GFA colector-buscador y raspador. Tercero, se trabajó con los taxones en los que se colectaron más de cuatro individuos para al menos una época en uno de los arroyos.

Para el análisis del contenido estomacal se prepararon láminas fijas del contenido estomacal de dos a diez individuos por época y por arroyo de cada taxón seleccionado, siguiendo la metodología propuesta por Cummins (1973). Se disolvieron las aglomeraciones del contenido estomacal por medio de vibración empleando un limpiador ultrasónico (NeyTech ULTRAsonik™, Mod. 208H). El contenido estomacal se reconcentró en filtros de 0.45 µm (Gelman Sciences, VWR P/N 64191). Finalmente, los filtros de cada lámina se trataron por 24 horas con aceite de inmersión y luego se sellaron con Euparal. Cada lámina se revisó a 400x de aumento en un microscopio compuesto. Se contabilizaron las partículas de 48 campos por lámina. Los campos se ubicaron en cinco transectos, un transecto de ocho campos y cuatro transectos de diez campos. Se dejaron 2 mm entre campos y 4 mm entre un transecto y otro para evitar contar más de una vez una partícula y así cubrir la mayor parte de la lámina. El contenido estomacal se clasificó en seis categorías: diatomeas, algas verdes, hongos, fragmentos de tejido vegetal (FTV), tejido animal (TA) y detrito amorfo (DA). De acuerdo a Bourelly (1966) y Kramer y Lange-Bertalot (1991a, 1991b, 1995, 1999), se determinarón las algas filamentosas y diatomeas al nivel taxonómico de género, siempre que fue posible.

Análisis de datos

Para comparar si la disponibilidad de recursos de origen alóctono y autóctono fue diferente entre arroyos debido al estado de conservación de la vegetación ribereña y la época del año, se utilizó un análisis de varianzas multivariado no paramétrico por permutaciones (perMANOVA) de dos vías en su forma univariada (Anderson, 2001). Ya que las diferencias detectadas a través del perMANOVA pueden deberse a diferencias en el promedio entre muestras y/o diferencias en la varianza de éstas (Anderson, 2001; Anderson, 2006; Anderson *et al.*, 2008), se empleó un análisis de homogeneidad de la dispersión basada en distancias (BetaDisper) (Anderson, 2006) que permitió determinar si los datos presentaban homogeneidad de varianzas entre los arroyos y las épocas ($p > 0.05$) (Anderson, 2006).

Se utilizó un análisis de agrupamiento jerárquico para evaluar la similitud en la composición de taxones de macroinvertebrados acuáticos entre los arroyos por cada evento de muestreo. Para el análisis de agrupamiento jerárquico se utilizó el algoritmo promedio ponderado de grupos y el índice de similitud de Sorensen como medida de distancia (Legendre y Legendre, 1998).

Para evaluar si la composición (número y abundancia relativa de los componentes) del contenido estomacal de los taxones varió debido al estado de conservación de la vegetación ribereña (bosque-pastizal) y la época del año (secas-lluvias) se aplicaron perMANOVA de forma multivariada (Anderson, 2001). Para los taxones que se encontraron en las cuatro combinaciones posibles de los dos factores de variación se utilizaron perMANOVA de dos vías. En el caso de los taxones que sólo se colectaron para los dos sitios en una época o para un sitio en dos épocas se emplearon perMANOVA de una vía. La homogeneidad de varianzas ($p > 0.05$) se evaluó a través de pruebas BetaDisper, entre arroyos y las épocas del año estudiados.

Para determinar en qué proporción la base trófica es alóctona/autóctona, se agruparon las categorías del contenido estomacal de acuerdo a la afinidad en su origen. Como material autóctono se agruparon las algas verdes y diatomeas contadas. Como material alóctono se agruparon el total de hongos y fragmentos de tejido vegetal (Graça, 2006). Para esto no se incluyeron las partículas del contenido estomacal clasificadas como detritos amorfos o tejido animal. Los detritos amorfos se excluyeron porque pueden estar compuestos por material

autóctono y alóctono en proporciones variables (Rosi-Marshall y Wallace, 2002; Li y Dudgeon, 2008; Lau, *et al.*, 2009), las cuales en esta investigación fueron desconocidas. El tejido animal se excluyó por las mismas razones.

Con el fin de evaluar si la base trófica varió debido al estado de conservación de la vegetación ribereña y/o por la época del año, se comparó el promedio y la varianza de la proporción de material alóctono presente en el contenido estomacal de cada taxón a través de las pruebas perMANOVA y BetaDisper. Se utilizaron pruebas de perMANOVA de dos vías para los taxones que se encontraron en las cuatro combinaciones posibles de los dos factores de variación y de una vía en el caso de los taxones que sólo se colectaron en los dos sitios en una época o en un sitio en dos épocas. En el caso de los taxones que no presentaron homogeneidad de varianzas y se detectaron diferencias significativas en las pruebas de perMANOVA se hizo un análisis de escalonamiento no métrico multidimensional (NMDS) para evaluar si las diferencias se debían sólo a la heterogeneidad de varianzas o también a diferencias en el promedio de la proporción de material alóctono (Anderson *et al.*, 2008).

Se utilizó la distancia Euclideana en los perMANOVA y BetaDisper utilizados para comparar la disponibilidad de hojarasca y algas en los arroyos y épocas. En los perMANOVA y BetaDisper empleados para los análisis de contenido estomacal se usó la distancia de Bray - Curtis. En todos los casos se realizaron 999 permutaciones. Se utilizó la distancia de Bray - Curtis para calcular los NMDS. Todos los análisis se calcularon en el paquete Vegan versión 2.0-3 para R versión 2.14 (R Development Core Team, 2011; Oksanen, *et al.*, 2012).

RESULTADOS

RESULTADOS

Características fisicoquímicas de los arroyos

Se registraron valores de temperatura entre 13.5 y 18 °C en los dos arroyos, siendo mayor la variación entre épocas observada en el arroyod del bosque que en el arroyo del pastizal (Cuadro 1). En los dos arroyos se registraron valores de oxígeno mayores a 6 mg/L, a excepción del arroyo del bosque durante la época seca (Cuadro 1). Los valores de pH registrados tendieron a ser neutrales (Cuadro 1), a excepción del valor de pH ácido registrado en el arroyo del bosque durante la época de lluvias. El arroyo del bosque presentó menores valores de conductividad que el arroyo del pastizal (Cuadro 1). El ancho de los arroyos varío entre 1.6 y 2.5 metros, con profundidades entre 0.05 y 0.18 m. En ambos arroyos se registró un aumento del caudal durante la época de lluvias con respecto a la época seca, registrándose los mayores valores en el arroyo del bosque (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores de los parámetros físico-químicos medidos en los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México.

	Bosque		Pastizal	
	Época seca	Época de lluvias	Época seca	Época de lluvias
Temperatura (°C)	18.00	13.50	17.10	15.20
Oxígeno disuelto (mg/L)	4.78	6.38	6.34	6.13
pH	6.50	5.70	6.56	6.55
Conductividad (µS/cm)	26.20	12.30	42.22	41.76
Caudal (m^3/seg)	0.012	0.18	0.021	0.14
Ancho (m)	2.50	1.65	1.65	1.60
Profundidad (m)	0.070 - 0.10	0.050 - 0.080	0.18 – 0.30	0.10-0.14

Disponibilidad de material autóctono y alóctono en los arroyos

Se encontró una mayor concentración de clorofila α en el arroyo del pastizal (22.57 ± 2.87 $mg*m^{-2}$) que en el arroyo del bosque (11.03 ±2.86 $mg*m^{-2}$)($F_{1,32}$: 8.46, p = 0.01). No se encontró diferencia en la concentración de clorofila α entre la época seca (18.28 ± 3.02 $mg*m^{-2}$) y la época de lluvias (15.31 ± 3.31 $mg*m^{-2}$) ($F_{1,32}$: 0.56, p = 0.47) (Figura 2b). Aunque no se encontró una interacción significativa entre los dos factores ($F_{1,32}$: 2.91, p = 0.08), se observó una menor concentración de clorofila α en el arroyo de bosque durante la época de lluvias (Figura 2).

La cantidad de hojarasca acumulada en el lecho del arroyo del bosque (0.0086 ± 0.0016 $g*cm^{-2}$) no fue diferente a la cantidad encontrada en el arroyo del pastizal (0.0052 ± 0.0017 $g*cm^{-2}$) ($F_{1,32}$: 2.46, p = 0.13). La cantidad de hojarasca acumulada fue mayor en la época de lluvias (0.0096 ± 0.0018 $g*cm^{-2}$) que en la época seca (0.0043 ± 0.0015 $g*cm^{-2}$) ($F_{1,32}$: 5.94, p = 0.021). Al igual que en la concentración de clorofila, no fue significativa la interacción entre los dos factores ($F_{1,32}$: 0.60, p = 0.45), se puede observar una tendencia a una menor cantidad de hojarasca acumulada en el arroyo del pastizal durante la época seca (Figura 3).

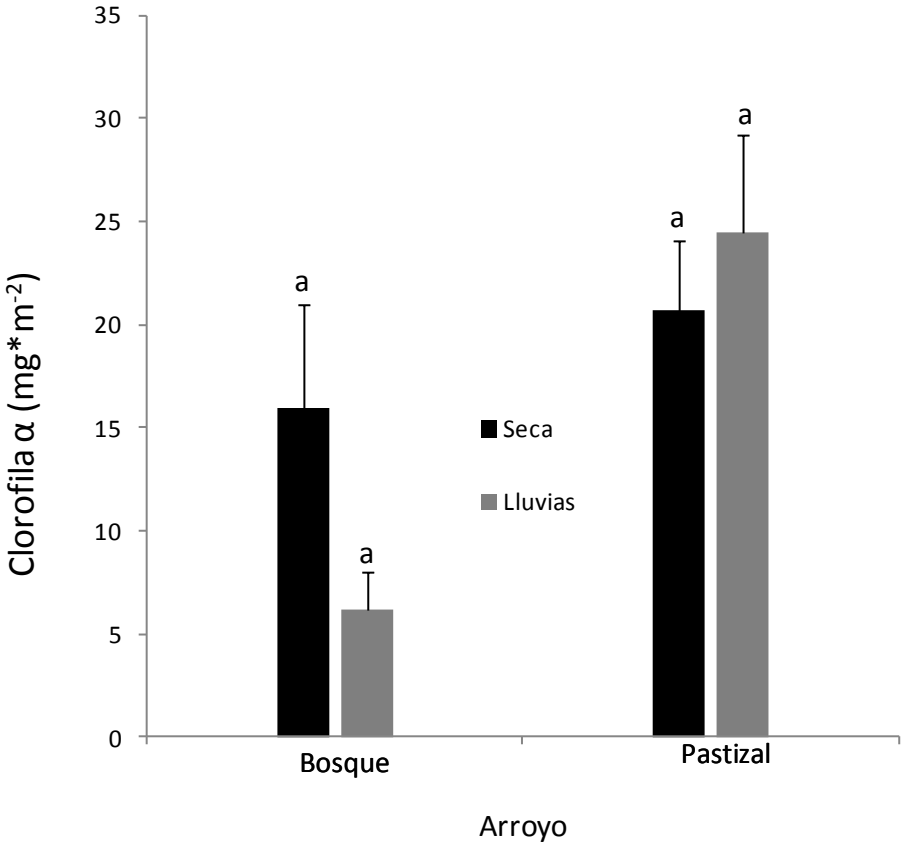

Figura 2. Valores promedio (+ error estándar) de disponibilidad de material autóctono medidos como concentración de clorofila α en dos arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México durante las épocas seca y de lluvias. (a, b) Indica diferencias significativas ($p < 0.05$) entre arroyos y/o épocas.

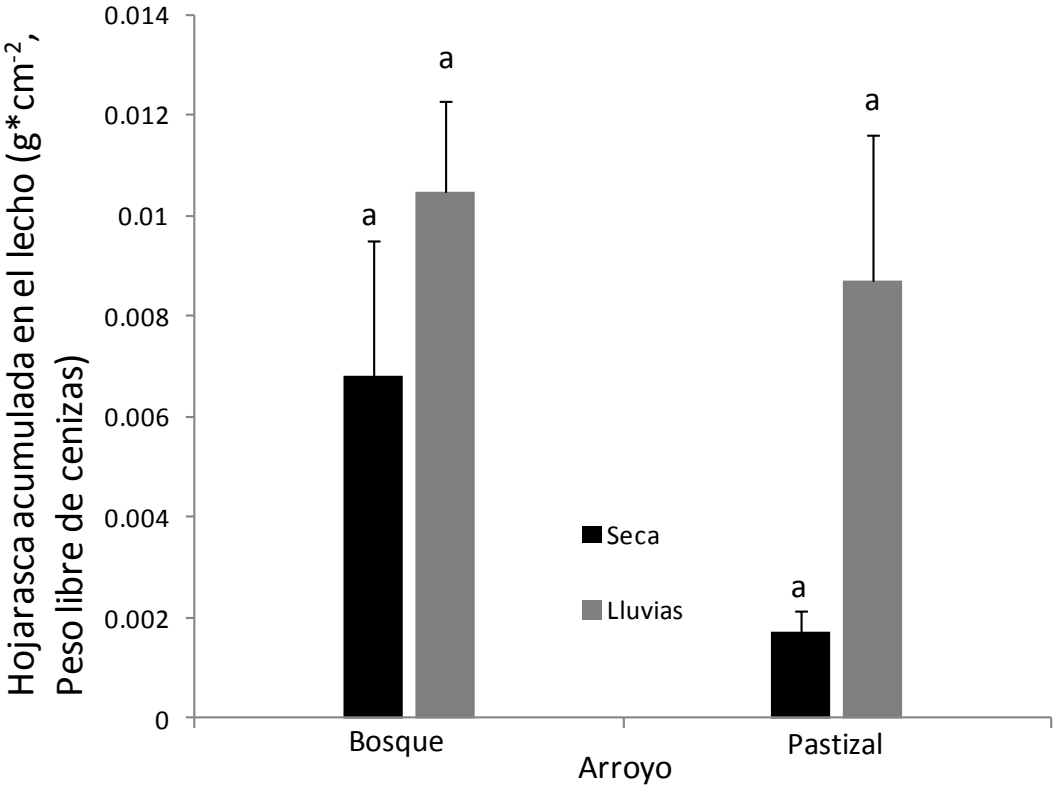

Figura 3. Valores promedio (+ error estándar) de disponibilidad de material alóctono medidos como hojarasca acumulada en el lecho de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México, durante las épocas seca y de lluvias. (a, b) Indica diferencias significativas ($p < 0.05$) entre arroyos y/o épocas.

Macroinvertebrados acuáticos

Se colectaron 47 taxones distribuidos en 9 órdenes, 34 familias y 41 géneros (Anexo 1). En el arroyo del bosque se colectaron 36 taxones entre las dos épocas, mientras que en el arroyo del pastizal se colectaron 38 taxones en total. Durante la época seca se colectaron 33 taxones en ambos arroyos, mientras que en la época de lluvias se colectaron 20 taxones en el arroyo de bosque y 27 en el arroyo de pastizal. Se compartieron 27 taxones entre ambos arroyos, de los cuales 13 fueron colectados durante las dos épocas de muestreo. Nueve taxones fueron colectados exclusivamente en el arroyo del bosque, de los cuales 2 se colectaron en las dos épocas. En el arroyo del pastizal se colectaron 11 taxones ausentes en el arroyo del bosque, de los cuales cuatro fueron colectados en ambas épocas.

Al comparar la similitud de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos entre cada evento de muestreo para ambos arroyos en un análisis de agrupamiento jerárquico (Figura 4), se observa que los eventos de colecta en el arroyo del pastizal fueron los más similares (73.33%). Además, la composición de macroinvertebrados colectados en el arroyo del bosque tuvo una mayor similitud a lo colectado en el arroyo del pastizal en ambas épocas (68.3%) que lo colectado en el mismo arroyo durante la época de lluvias (62.15%).

Los 47 taxones colectados se clasificaron en seis GFA de acuerdo a Cummins *et al.* (2005) y Merritt *et al.* (2008). De los seis GFA el grupo con mayor cantidad de taxones fue el depredador (20), seguido por el grupo colector-buscador (12). El grupo con menos taxones fue el fragmentador (3).

Composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos

En total se analizó el contenido estomacal de 202 individuos de 13 taxones (Cuadro 2). de los cuales seis pertenecen al GFA colector-buscador, cuatro al GFA raspador, uno al GFA colector-filtrador y dos al GFA fragmentador. Dos taxones examinados del GFA raspador, *Epeorus* y *Nixe* (Ephemeroptera: Heptageniidae), se agruparon a nivel de familia para su análisis debido al bajo número de individuos colectados.

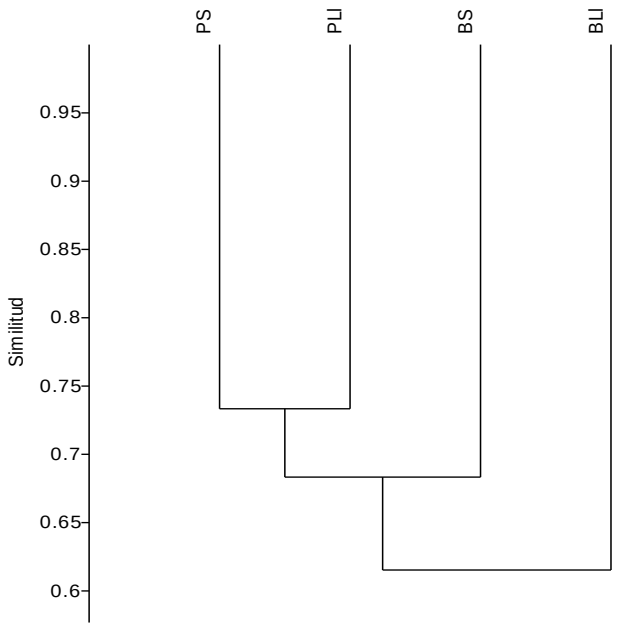

Figura 4. Análisis de agrupamiento jerárquico (algoritmo de promedio de grupos pareados e índice de similitud de Sorensen) de la riqueza de macroinvertebrados acuáticos colectados en los arroyos del bosque y pastizal durante la época seca y de lluvias en La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. Arroyo del pastizal en época seca, PS; arroyo del pastizal en época de lluvias, PLl; arroyo del bosque en época seca, BS; y arroyo del bosque en la época de lluvias, BLl.

De los 13 taxones, cuatro fueron colectados en las dos épocas del año en los dos arroyos: los Ephemeroptera *Fallceon* (Baetidae) y *Epeorus* + *Nixe* (Heptagenidae); *Macrelimis* (Coleoptera: Elmidae) y *Diplectrona* (Trichoptera: Hydropsychidae). *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) y Orthocladinae (Diptera: Chironomidae) se colectaron durante la época de lluvias solamente en el arroyo del pastizal. *Lepidostoma* (Trichoptera: Lepidostomatidae) se colectó en ambos arroyos pero en diferentes épocas. Los restantes taxones examinados unicamente se encontraron en la época seca (Cuadro 2).

El análisis de contenido estomacal reveló que el detrito amorfo fue la categoría de partícula en el tracto digestivo más abundante en todos los individuos colectados en ambos arroyos (Figuras 5a, 5b y 5c, Anexos 2 y 3), excepto en los colectados en el arroyo del pastizal durante la época de lluvias (Figura 5d). En la mayoría de los invertebrados analizados la segunda y tercera categorías de alimento más abundante fueron las diatomeas y los hongos. Entre las diatomeas encontradas en el contenido estomacal se determinaron 13 géneros (Cuadro 3). Las algas verdes, *Closterium, Rivularia* y *Ulothrix*, se observaron en el contenido estomacal de varios taxones, aunque solo en *Phylloicus* y *Lepidostoma* colectados en el arroyo del bosque, representó un porcentaje entre 2 y 3.5% del contenido estomacal. El tejido animal únicamente se encontró en los individuos de los taxones *Diplectrona* y *Lepidostoma*, colectados en ambos arroyos en porcentajes de 1.5 a 40.2 %,

con una mayor proporción en el contenido estomacal de los individuos colectados en el arroyo del pastizal durante la época seca (Figuras 5a a 5d).

Cuadro 2. Macroinvertebrados acuáticos de dos arroyos en La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México a los que se les analizó el contenido estomacal. Grupo funcional alimenticio (GFA) que se ha reportado para cada taxón (Cummins, *et al.*, 2005; Merritt *et al.*, 2008).

Taxón	Bosque		Pastizal		
	Época seca	Época de lluvias	Época seca	Época de lluvias	GFA
Ephemeroptera					
Baetidae					
Fallceon	7	8	10	10	C-R
Heptageniidae					
Epeorus	2	2	1	7	R
Nixe	7	1	5	-	R
Leptophlebiidae					
Farrodes	6	-	-	-	C-R
Thraulodes	5	-	5	10	C-R
Coleoptera					
Elmidae					
Macrelmis	10	4	8	7	C-R
Psephenidae					
Psephenotarsis[T]	6	-	5	-	R
Trichoptera					
Calamoceratidae					
Phylloicus	4	-	2	-	F
Helycopsychidae					
Helycopsyche	-	-	10	-	R
Hydropsychidae					
Diplectrona	5	5	5	5	C-F
Lepidostomatidae					
Lepidostoma	-	1	4	-	F
Diptera					
Chironomidae					
Chironominae	9	-	10	-	C-R
Orthocladinae	5	-	6	5	C-R
Total	66	21	71	44	

[T], para el área se han reportado dos géneros de la familia Psephenidae, *Psephenops* y *Psephenotarsis* (com. per. Roberto Arce Pérez). De acuerdo a Bameul (2001) las larvas encontradas no son *Psephenops* ni *Psephenus*, los especímenes colectados podrían ser *Psephenotarsis*, pero solo podría ser confirmado si se cultiva la larva para obtener el adulto.

C-R = colector-recogedor; C-F = colector-filtrador; R = raspador; F = fragmentador; D = depredador.

Cuadro 3. Géneros de diatomeas encontradas en el contenido estomacal de los macroinvertebrados acuáticos colectados en los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. Se presentan los datos de presencia (1) y ausencia (0) para cada uno de los dos arroyos donde se llevaron a cabo las colectas.

Géneros de Diatomeas	Bosque	Pastizal
Achnanthes	1	1
Achnanthidium	1	1
Aulacoseira	1	1
Cocconeis	1	1
Cymbella	1	1
Fragilaria	1	1
Frustulia	1	1
Gomphonema	1	1
Melosira	1	1
Navicula	1	1
Nitzschia	0	1
Pinnularia	1	1
Rhoicosphenia	1	1

En la mayoría de los taxones la composición del contenido estomacal varió significativamente entre arroyos y/o entre las dos épocas (Cuadros 4 y 5). El cambio de la composición de la dieta en los taxones entre los arroyos del bosque y el pastizal, tanto durante la época seca (Figuras 5a y 5b) como en la época de lluvias (Figuras 5c y 5d), se debió principalmente a un menor porcentaje de detritos amorfos en el contenido estomacal en el arroyo del pastizal. La menor proporción de detritos amorfos correspondió con una mayor proporción de los otros tipos de alimentos contabilizados, dependiendo del taxón y la época. En los taxones *Fallceon,* Heptageniidae, Chironominae y Orthocladinae se registró un menor porcentaje de detritos amorfos en el contenido estomacal en el arroyo del pastizal con respecto al arroyo del bosque y la menor cantidad de detritos amorfos coincidió con un mayor consumo de diatomeas (Figuras 5a y 5b). En *Psephenotarsis* se observó lo contrario, hubo un menor consumo de detritos y mayor consumo de diatomeas en el arroyo del bosque que en el arroyo del pastizal (Figuras 5a y 5b)..

Los taxones *Macrelmis y Diplectrona* tuvieron una composición de la dieta que varió significativamente según el arroyo y la época (Figura 5 y Cuadro 4). En el bosque durante la época seca, luego de los detritos amorfos, las diatomeas (4 - 10%) fueron la segunda clase de partículas más abundantes (Figura 5a). Mientras que en la época de lluvias, en el arroyo del bosque, los hongos (3.5 - 17%) y fragmentos de tejido vegetal (3.5 – 6.2%) fueron las partículas con mayor abundancia en el contenido estomacal, después de los detritos amorfos (Figuras 5c). Sin embargo

en el arroyo del pastizal durante la época seca hubo un mayor consumo de diatomeas y tejido animal con respecto al bosque, en *Macrelmis* y *Diplectrona* respectivamente (Figuras 5b). En el arroyo del pastizal, durante la época de lluvias, las diatomeas fueron el 42 y 70% de la dieta de *Macrelmis* y *Diplectrona* respectivamente (Figura 5d).

En el taxón *Thraulodes* las proporciones de las diferentes partículas del contenido estomacal no variaron significativamente entre los arroyos durante la época seca (Figura 5a y 5c, Cuadro 5). En la época seca las diatomeas (11.5 - 14.5%) fueron la segunda partícula más abundante, después de los detritos amorfos, en el contenido estomacal de ambos arroyos, seguidas por los hongos (1.1 – 3.2%) y los fragmentos de tejido vegetal (0.3 – 2.3%). Sin embargo, la dieta de los individuos colectados en el arroyo del pastizal varió significativamente (p = 0.002) entre épocas (Cuadro 5). Las diatomeas constituyeron el 14.5% en la época seca (Figura 5b), mientras que en la época de lluvias en promedio aumento a 46.9% del contenido estomacal y los hongos el 1%, siendo el resto detritos amorfos (Figura 5d).

En el taxón *Phylloicus,* al igual que en *Thraulodes*, las proporciones de las partículas del contenido estomacal no fueron diferentes significativamente entre arroyos (Figuras 5a y 5b, Cuadro 5). Los fragmentos de tejido vegetal (6.8 – 8.1%) fueron las partículas más abundantes en el contenido estomacal después de los detritos amorfos. Las diatomeas representaron entre 2.7 y 4% del contenido estomacal.

Los individuos del género *Lepidostoma* se colectaron en el arroyo del bosque en la época de lluvias, mientras que en el arroyo del pastizal se colectaron en la época seca (Cuadro 2), por lo que no se pueden comparar estadísticamente (Figuras 5b y 5c). A pesar de esto, cabe mencionar que en el bosque luego de los detritos amorfos los tipos de alimentos más abundantes en el contenido estomacal fueron los hongos y los fragmentos de tejido vegetal, mientras que en el arroyo del pastizal fue el tejido animal.

El taxón *Helicopsyche* sólo se encontró en el arroyo del pastizal en época seca (Cuadro 2), donde muchos de los individuos encontrados estaban en estado de pupa. En las larvas encontradas, el contenido estomacal estaba principalmente constituido por detrito amorfo y diatomeas (Figura 5b).

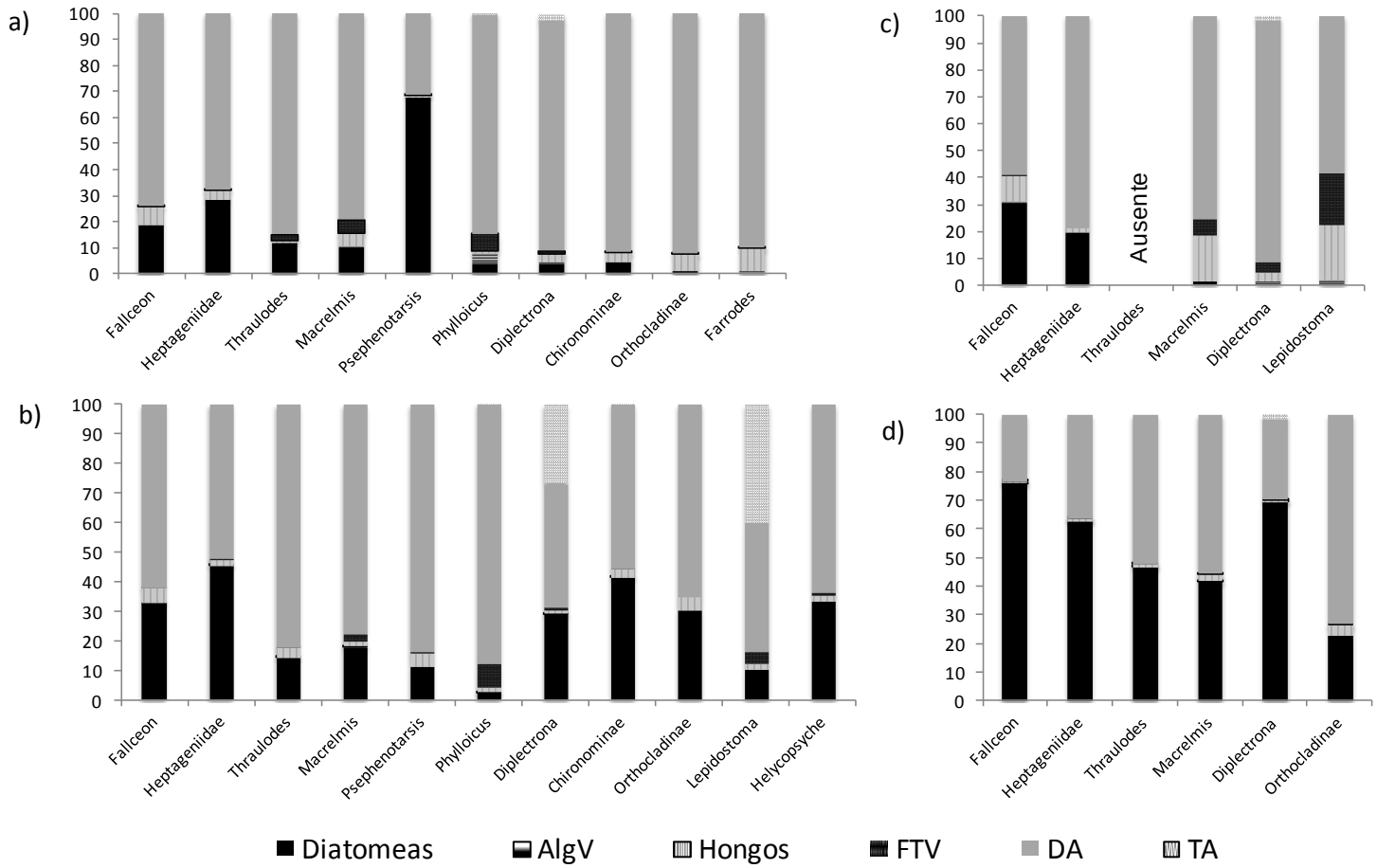

Figura 5. Composición promedio de la dieta observada a través de análisis de contenido estomacal de los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. a) Dieta de los diez taxones examinados en el arroyo del bosque en la época seca; b) dieta de los 11 taxones examinados en el arroyo del pastizal en la época seca; c) dieta de los cinco taxones examinados en el arroyo del bosque en la época de lluvias; d) dieta de los seis taxones examinados en el arroyo del pastizal en la época de lluvias. El contenido estomacal está clasificado en seis categorías: Diatomeas; algas verdes, AlgV; hongos; fragmentos de tejido vegetal, FTV; detrito amorfo, DA; tejido animal, TA.

Cuadro 4. Análisis de varianza multivariado/univariado no paramétrico (perMANOVA) de dos vías para evaluar el efecto del arroyo (bosque - pastizal) y época (seca – de lluvias) sobre la composición (número y abundancia relativa de los componentes) del contenido estomacal y el porcentaje de material alóctono del mismo en algunos de los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México.

Taxón	Fuente de variación	GL 1	GL 2	Contenido estomacal		Material alóctono	
				F	*p**	F	*P***
Fallceon	Arroyo	1	31	13.49	**0.002**	4.91	**0.006**
	Época	1	31	14.48	**0.002**	9.16	**0.002**
	Interacción	1	31	3.78	0.072	1.37	0.292
Heptageniidae	Arroyo	1	21	7.88	**0.016**	5.74	**0.004**
	Época	1	21	1.81	0.214	1.66	0.172
	Interacción	1	21	1.54	0.232	3.06	**0.040**
Macrelmis	Arroyo	1	25	12.58	**0.004**	16.54	**0.002**
	Época	1	25	5.21	**0.020**	3.53	0.068
	Interacción	1	25	5.85	**0.008**	3.45	**0.046**
Diplectrona	Arroyo	1	16	32.72	**0.002**	78.8	**0.002**
	Época	1	16	3.79	0.042	14.99	**0.002**
	Interacción	1	16	4.10	**0.038**	9.40	**0.008**

*Evaluación del análisis a dos colas, diferencias significativas $p < 0.025$

** Evaluación del análisis a una cola, diferencias significativas $p < 0.05$

Cuadro 5. Análisis de varianza multivariado/univariado no paramétrico (perMANOVA) de una vía para evaluar el efecto del arroyo (bosque - pastizal) o época (seca – de lluvias) sobre la composición (número y abundancia relativa de los componentes) del contenido estomacal y el porcentaje de material alóctono del mismo en algunos de los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. Las comparaciones entre arroyos son para la época seca y las comparaciones entre épocas son entre individuos del taxón colectados en el arroyo del pastizal.

Taxón	Fuentes de variación	GL 1	GL 2	Contenido estomacal		Material alóctono	
				F	*P**	F	*P***
Thraulodes	Arroyo	1	8	0.61479	0.5	0.63	0.558
	Época	1	13	22.05	**0.002**	7.84	**0.004**
Psephenidae	Arroyo	1	9	89.37	**0.004**	5.74	**0.008**
Phylloicus	Arroyo	1	4	0.19	0.045	5.61	0.142
Chironomidae	Arroyo	1	17	69.72	**0.002**	33.99	**0.002**
Orthocladinae	Arroyo	1	9	34.2	**0.004**	17.35	**0.004**
	Época	1	9	1.35	0.29	0.32	0.62

*Evaluación del análisis a dos colas, diferencias significativas $p < 0.025$
** Evaluación del análisis a una cola, diferencias significativas $p < 0.05$

Origen de la base energética de la red alimentaria de los macroinvertebrados acuáticos en La Cortadura

En el arroyo del bosque se encontró que el material alóctono constituyó entre 44 y 91% de la base energética de los macroinvertebrados examinados, con excepción de *Thraulodes* y *Psephenotarsis* en la época seca (Figuras 6a) y Heptageniidae en la época de lluvias (Figura 6c) y En el arroyo del pastizal la tendencia fue hacia una decremento de la proporción de material alóctono, que vario entre 4.57 – 40.06% del total (Figuras 6b y 6d), tendencia que con excepción de *Thraulodes y Phylloicus*, fue significativa entre los arroyos (Cuadros 4 y 5).

Macrelmis y *Diplectrona* no mostraron homogeneidad de varianzas en las proporciones de material alóctono entre los arroyos ($p < 0.05$). Esto debido a una mayor variación en la proporción de material alóctono entre los individuos del arroyo del pastizal que en los individuos del arroyo del bosque, como se demuestra en el NMDS (Figura 7), además se observa que los individuos de

cada uno de los arroyos forman agrupaciones separadas. Por lo que las diferencias detectadas entre arroyos (Cuadro 4) en estos taxones se deben tanto a diferencias en el promedio como en la varianza de la proporción de material alóctono entre los individuos de cada arroyo.

La proporción de materia alóctona en la base energética tendió a ser mayor durante la época seca que durante la época de lluvias en la mayoría de taxones en los dos arroyos (Figura 6 a-d). Con excepción de *Macrelmis* y *Diplectrona*, que durante la época de lluvias tuvieron una mayor proporción de materia alóctona, principalmente en los individuos colectados en el arroyo del bosque (Figura 6c). Estas tendencias entre épocas fueron significativas en *Fallceon*, *Thraulodes* y *Diplectrona* (Cuadros 4 y 5).

De los cuatro taxones (*Fallceon*, Heptageniidae, *Macrelmis* y *Diplectrona*) que se analizó el contenido estomacal para las dos épocas en los dos arroyos, únicamente en el caso de *Fallceon* no varió la proporción de material alóctono en la base energética como consecuencia de la interacción de los dos factores (p = 0.292). Heptageniidae presentó un patrón donde la base alóctona fue mayor durante la época seca que durante la época de lluvias para ambos ríos, pero fue en el arroyo del bosque donde esta tendencia se marcó más. *Macrelmis* y *Diplectrona* presentaron tendencias diferentes en cada uno de los arroyos. En el arroyo del bosque, durante la época seca el material alóctono representó 52.38 y 53.16 % respectivamente, mientras que en la época de lluvias la base alimentaria fue predominantemente alóctona (> 80 %) en ambos arroyos (Figura 6a y 6c). Por el contrario, en el arroyo del pastizal la proporción de material alóctono fue menor durante la época de lluvias que durante la época seca (Figura 6b y 6d).

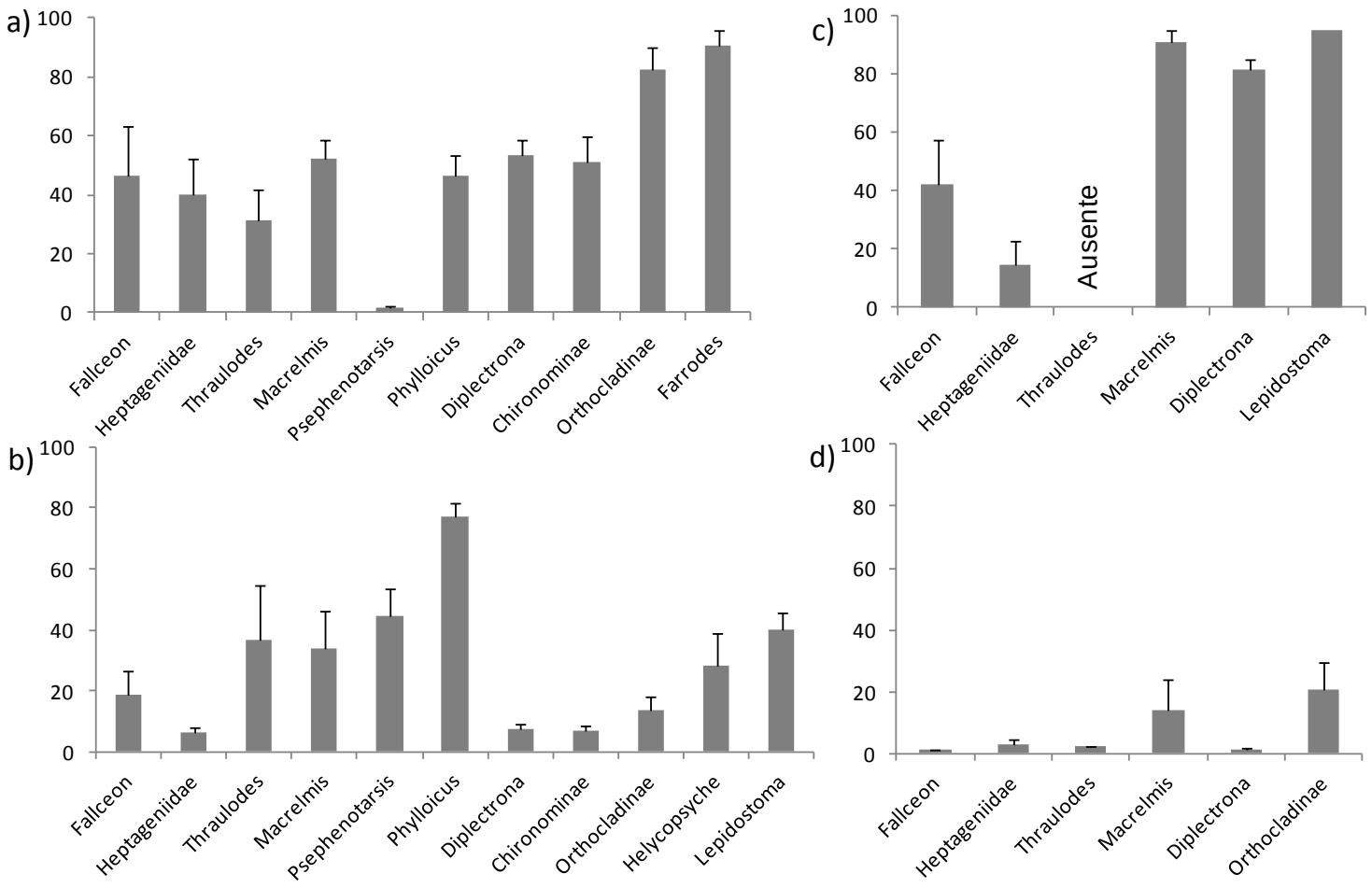

Figura 6. Proporción de material alóctono en la dieta de macroinvertebrados acuáticos de los arroyos de La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. Se presenta el promedio del porcentaje y el error estándar para cada taxón. a) Dieta de los diez taxones examinados en el arroyo del bosque en la época seca; b) dieta de los 11 taxones examinados en el arroyo del pastizal en época seca; c) dieta de los cinco taxones examinados en el arroyo del bosque en la época de lluvias; d) dieta de los seis taxones examinados en el arroyo del pastizal en la época lluvias.

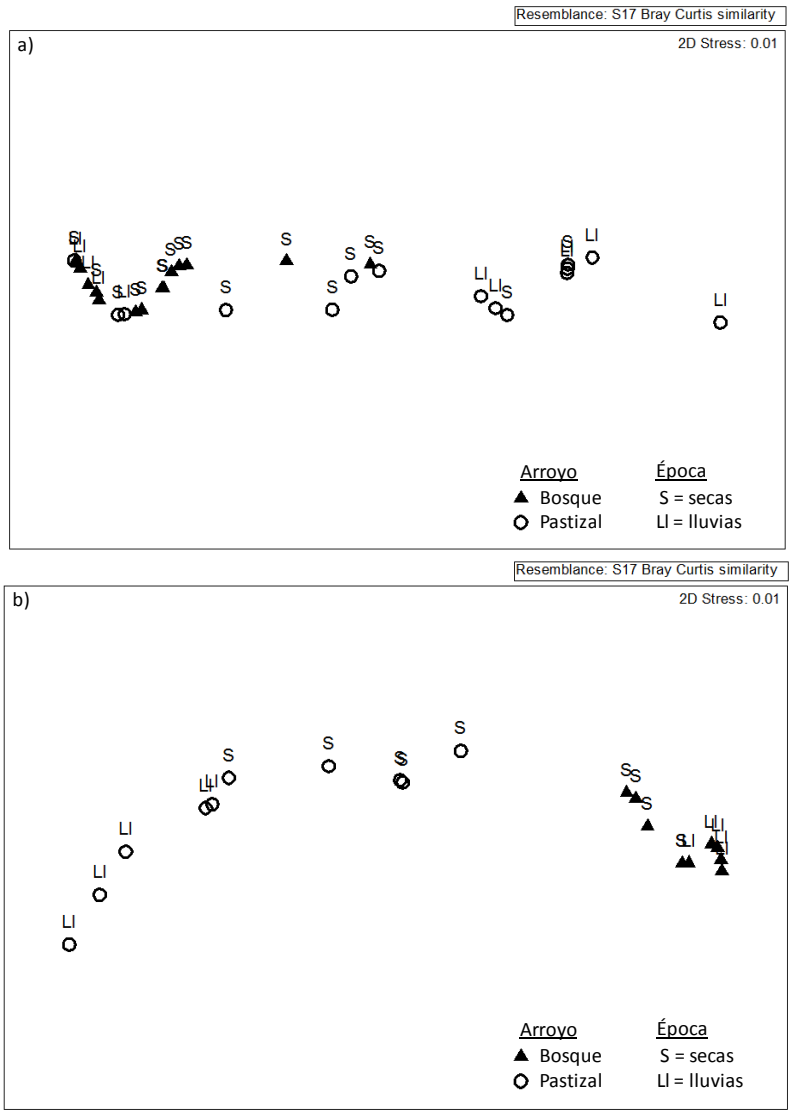

Figura 7. Análisis de escalonamiento no métrico multidimensional de la proporción de material alóctono en el contenido estomacal de individuos de los taxones a) *Macrelmis* (Coleoptera: Elmidae) y b) *Diplectrona* (Trichoptera: Hydropsychidae) colectados en dos arroyos de La Cortadura, Veracruz, México.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

DISCUSIÓN

Disponibilidad de material autóctono y alóctono

Con base en los límites oligotróficos – eutróficos para los valores promedio de clorofila α según Dodds *et al.* (1998), el arroyo del bosque se clasificó como oligo-mesotrófico (0 - 20 mg/m^2), mientras que el arroyo del pastizal se clasificó como meso-eutrófico (20 - 70 mg/m^2). La menor disponibilidad de material autóctono en el arroyo del bosque indica que la vegetación ribereña altamente conservada en este arroyo (García-Franco, *et al.*, 2008) representa una barrera para la entrada de luz y en consecuencia, limita el crecimiento y reproducción de las algas (Hill, 1996) que forman el material autóctono. En contraste, el arroyo del pastizal al tener una vegetación ribereña escasa y que probablemente tiene mayores concentraciones de nutrientes como otros arroyos de pastizales de la zona (Vázquez *et al.*, 2011), la producción de material autóctono no se encuentra limitada allí. Estos resultados coinciden con los resultados de investigaciones donde los arroyos con una vegetación ribereña que generan un dosel cerrado que impide la entrada de luz tuvieron una menor productividad primaria que aquellos arroyos donde la vegetación ribereña no impedía la entrada de luz y había enriquecimiento de nutrientes (Larned y Santos, 2000; Vázquez *et al.*, 2011).

A diferencia de lo reportado por Vázquez, *et al.* (2011), la disponibilidad de material autóctono no fue menor durante la época de lluvias que en la época seca en conjunto entre los dos arroyos estudiados. Una probable explicación a esto es a que en el periodo en que se realizó este estudio, el aumento del caudal fue menor que durante el estudio de Vázquez, *et al.* (2011). Debido a esto, probablemente la disponibilidad de material autóctono no fue afectada negativamente, e incluso pudo haber sido favorecida por un posible aumento de la disponibilidad de nutrientes como sugieren Grimm y Fisher (1989), Biggs (1996) y Allan y Castillo (2008) que sucede con aumentos moderados del caudal en los arroyos. Solamente en el caso del arroyo del bosque, donde la producción de material autóctono fue menor y se registró el mayor valor del caudal durante la época de lluvias, hubo una tendencia a una menor disponibilidad de material autóctono. Alternativamente a lo anterior, otra probable explicación es en el estudio de Vázquez, *et al*. (2011) el periodo de muestreo correspondió a un intervalo temporal mayor para cada época que en este

estudio por lo que los resultados de esta investigación se restringen a un breve periodo dentro de cada época

Aunque en el arroyo del pastizal la vegetación ribereña fue escasa, la disponibilidad de material alóctono, como hojarasca acumulada en el lecho, no fue significativamente menor a lo disponible en el arroyo del bosque, donde la vegetación ribereña está bien conservada. Probablemente porque la fuente de material alóctono para los dos arroyos, no es solo la vegetación ribereña, sino que como sugiere Hynes (1975) hay que considerar la vegetación que se encuentra en toda la microcuenca del arroyo, En el caso del arroyo del pastizal hay vegetación en su área de captación, que probablemente es la fuente del material alóctono que se encontró.

El aumento en la disponibilidad de hojarasca durante la época de lluvias en los dos arroyos concuerda con lo esperado, ya que durante la época de lluvias puede haber un aumento en la entrada de material alóctono a los arroyos, como producto del aumento en las escorrentías. Esto coincide con lo encontrado por Fisher y Linkens (1973) en arroyos de segundo orden de zonas templadas.

La dieta de los macroinvertebrados acuáticos

La composición de la dieta en todos los taxones involucró al menos cinco de las seis categorías en que se clasificó el contenido estomacal, independientemente del GFA al que pertenecen. Esto apoya la idea que los macroinvertebrados acuáticos son generalistas sin importar la estrategia de alimentación que poseen para alimentarse (Cummins, 1973; Palmer *et al.*, 1993; Merritt *et al*., 2006).

La diferencia observada en la composición de la dieta y los cambios de ésta, no son iguales entre todos los taxones que pertenecen a un mismo GFA, por ejemplo entre *Fallceon* y *Thraulodes* o entre Heptageniidae y *Psephenotarsis* puede deberse a dos causas. Primero, que el taxón haya sido asignado al GFA correcto, ya que la asignación de cada taxón a un GFA se basó en la información disponible para macroinvertebrados del mismo taxón, pero de diferentes regiones geográficas (Cummins *et al.*, 2005, Merritt *et al.*, 2008). Segundo, la asignación de un taxón a un GFA no define de qué se alimenta, sino cómo es que obtiene el alimento (Cummins, 1973; Palmer

et al., 1993; Allan y Castillo, 2007). Por estas razones los análisis de la dieta y el origen de la base trófica se hicieron por taxón y no por GFA.

En los resultados de esta investigación lo primero que resalta en la composición de la dieta es la alta proporción de detrito amorfo en el contenido estomacal en todos los taxones colectados en el arroyo del bosque o en el arroyo del pastizal durante la época seca. Esto concuerda con lo encontrado en otros trabajos (Palmer *et al.*, 1993, Rosi-Marshall y Wallace, 2002; Tomanova *et al.*, 2006), probablemente por el origen mismo de los detritos amorfos (Cummins, 1973, Dudgeon *et al*., 2010). Los detritos amorfos están formados en gran parte por materia orgánica en partículas finas (FPMO, por sus siglas en inglés) de origen alóctono y autóctono que algunos macroinvertebrados acuáticos filtran de la columna de agua y otros raspan de las biopelículas que están sobre las piedras u otras superficies, además de los elementos, como tejido animal, fragmentos de hojarasca o algas que ingieren y hayan sido convertidos en partículas previamente a la ingestión o debido al proceso de digestión (Rossi-Marshall y Wallace, 2002).

Las principales variaciones en la composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos, tanto entre arroyos como entre las épocas del año, correspondieron con los cambios en la proporción de detritos amorfos en el contenido estomacal. En todos los casos donde se registró una menor proporción de detritos amorfos, se registró un aumento en la proporción de diatomeas, hongos y/o tejido animal. El hecho de que los detritos amorfos disminuyan sugiere que la mayor parte de partículas del contenido estomacal clasificadas en esta categoría fueron ingeridas ya como materia orgánica en partículas finas del ambiente. Por lo tanto, aunque los macroinvertebrados acuáticos son omnívoros, debe existir alguna selección de los elementos como diatomeas, algas y partes animales sobre los detritos amorfos que ingieren. La selección de diatomeas, algas y tejidos animales en lugar de detritos amorfos puede deberse que estos últimos tienen un menor valor nutritivo (Cummins y Klug, 1979; Rossi-Marshall y Wallace, 2002).

Como se esperaba la proporción de algas en el contenido estomacal fue menor en los macroinvertebrados acuáticos colectados en el arroyo del bosque que en el arroyo del pastizal. Dado que en el arroyo del bosque la disponibilidad de material autóctono fue menor, esto coincide con lo encontrado en otros estudios (Rossi-Marshall y Wallace, 2002).

Durante la época de lluvias, en el arroyo del pastizal la proporción de diatomeas en el contenido estomacal tendió a ser mayor que en la época seca, aunque la disponibilidad de algas, como diatomeas no varió entre las épocas para el arroyo. Basados en el trabajo de McNelly, *et al.* (2007), una posible explicación es que aunque la disponibilidad de diatomeas en el arroyo fue igual, había menos competencia por consumirlas debido a una menor abundancia de macroinvertebrados acuáticos. A pesar de que el muestreo realizado no permite hacer un análisis del número de individuos recolectados, se puede inferir que el número de individuos fue menor durante la época de lluvias, dado que, con el aumento del caudal en esta época muchos individuos son arrastrados corriente abajo, como lo reportan algunos estudios (Leung y Dudgeon, 2010). Además la abundancia de macroinvertebrados acuáticos pudo ser menor durante la época de lluvias debido al ciclo de vida, como en el caso de *Helycopsyche*, donde en la época seca muchos individuos colectados estaban en etapa de pupa y en la época de lluvias no se colectó ninguno.

Los fragmentos de tejido vegetal fueron poco abundantes en el contenido estomacal de todos los taxones y aumentó poco durante la época de lluvias, aun cuando la disponibilidad de hojarasca fue mayor. Esto se puede deber a que la hojarasca es un alimento de difícil digestión por el contenido de celulosa y lignina (Cummins y Klug, 1979; Graça, 2006). Sin embargo, la proporción de hongos en el contenido estomacal fue mayor en el arroyo del bosque en algunos taxones como *Macrelmis, Diplectrona* y *Lepidostoma*, en especial durante la época de lluvias, cuando la disponibilidad de algas bentónicas fue menor. Esto podría deberse a que los hongos son un recurso igualmente nutritivo que las algas (Cummins y Klug, 1979), que no se ve limitado por la falta de luz y puede colonizar el material alóctono que entra en los arroyos (Graça, 2006).

Aunque no se analizó el contenido estomacal de macroinvertebrados acuáticos depredadores, se encontró tejido animal de forma abundante en la dieta de *Diplectrona* y *Lepidostoma,* taxones que no son depredadores. La observación de tejido animal en la dieta de estos taxones también se ha reportado en otros estudios (Hall *et al*., 2001; Merrits *et al.*, 2006; Tomanova *et al.*, 2006), ya que el tejido animal tiene un alto valor nutritivo (Cummins y Klug, 1979) y estos dos taxones tienen tamaños corporales mayores que les permite acceder a este recurso, a diferencia de los macroinvertebrados acuáticos más pequeños como *Fallceon*, tal como encontró Palmer (1993).

Base trófica de los macroinvertebrados acuáticos

En el arroyo del bosque, debido a que la producción primaria es limitada como consecuencia de que la vegetación ribereña conservada impide la entrada de luz, se esperaba que la base energética de los macroinvertebrados acuáticos fuera de material alóctono principalmente como se ha reportado para arroyos de zonas templadas (Hynes, 1975; Vannote *et al.*, 1980). Los resultados obtenidos indican que sólo en cinco de los trece taxones examinados es más del 80 % alóctona, sobre todo en la época de lluvias cuando hay mayor disponibilidad de material alóctono en el ambiente, como lo registrado en arroyos con vegetación ribereña conservada en las zonas templadas (Rounik *et al.*, 1982; Winterbourn *et al.*, 1984; Hall *et al.*, 2001; Rosi-Marshall y Wallace, 2002). La mayoría de macroinvertebrados acuáticos durante la época seca y algunos en la época de lluvias tuvieron una base energética alóctona que varió entre 35 – 60%. El hecho de que la base trófica en el arroyo del bosque sea en parte autóctona, donde el material alóctono está disponible mientras que la productividad primaria está limitada, puede explicarse por el mayor valor nutritivo de la materia autóctona (algas) (Cummins y Klug, 1979). El hecho de que se haya incrementado la base energética alóctona durante la época de lluvias, pudo deberse a la menor disponibilidad de algas bénticas combinado con la mayor disponibilidad de recursos alóctonos.

La proporción alóctona de la base energética encontrada en el arroyo del bosque de este estudio tiene valores intermedios entre los valores que se han reportado en zonas templadas y los de zonas tropicales de tierras bajas (Cuadro 6) (Rounik *et al.*, 1982; Winterbourn *et al.*, 1984; Hall *et al.*, 2001; Rosi-Marshall y Wallace, 2002; March y Pringle, 2003; Lau *et al.*, 2009b; Dudgeon *et al.*, 2010). Esto probablemente se debe a que en este estudio, el cálculo del origen (alóctono - autóctono) de la base trófica a partir del contenido estomacal, se excluyó la proporción correspondiente a detritos amorfos. Si se incluyeran los detritos amorfos posiblemente la base trófica tendría una mayor proporción alóctona, ya que si gran cantidad de estos detritos corresponden a materia orgánica en partículas finas ingerida, ésta debe estar compuesta principalmente de material alóctono en el arroyo del bosque dada la baja disponibilidad del material autóctono, contrario a lo que sucede en el arroyo del pastizal.

En el arroyo del bosque el material alóctono tiene una proporción mayor como base energética de los macroinvertebrados acuáticos que lo encontrado en otros arroyos tropicales (March y Pringle,

2003; Salas *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2006; Dudgeon *et al.*, 2010).). Una posible explicación a esta diferencia es que el ancho de los arroyos estudiados es mayor en estos estudios, por lo que la vegetación ribereña forma un dosel más abierto y por tanto la producción de material autóctono no se ve limitado por la incidencia lumínica. En este estudio el arroyo es de primer orden y tiene un ancho menor a 3 m, mientras que en los otros estudios en el trópico los arroyos van desde el segundo hasta el quinto orden con un ancho incluso mayor a los 8 m (Cuadro 6) (March y Pringle, 2003; Salas *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2006; Dudgeon *et al.*, 2010). Aunque todos los arroyos tienen vegetación ribereña conservada, las diferencias en el ancho probablemente genero diferencias en la cantidad de luz que llega al arroyo, y por tanto diferencias en la disponibilidad de material autóctono, como sugiere Vannote, *et al.* (1980).

Cuadro 6. Base energética de redes tróficas en diferentes arroyos de zonas templadas y tropicales.

Zona	País	Orden de los arroyos	Ancho (m)	Base energética	Autores
Templada	E U A	1- 2	< 2.70	85 % alóctona	Wallace, *et* al. (1997), Hall *et al.* (2001),
	EUA		1.20-4.70	80 % alóctona	England y Rosemond (2004)
	EUA	Arroyos pequeños		90 % alóctona	Minshall (1967
	Nueva Zelanda	1-2	0.60- 2.60	Principalmente alóctona	Hicks (1997)
	Nueva Zelanda		1.00-2.80	Principalmente alóctona	Rounick *et al.* (1982)
Tropical	Puerto Rico	2-4	13.00-19.00	< 50 %	March y Pringle (2003)
	Brasil		10.00-18.00	<40 %	Brito *et al.* (2006)
	Hong Kong	3	8.00-12.00	< 40 %	Salas *et al.* (2003) Li y Dudgeon (2008) Dudgeon *et al.* (2010)
	México	1	1.60-2.50	40-80 %	Este estudio

A diferencia del arroyo del bosque, en el arroyo del pastizal la base trófica para la mayoría de los taxones examinados fue primordialmente autóctona, tanto en época seca como en época de lluvias. El resultado es acorde a lo esperado en un arroyo sin vegetación ribereña que impida la entrada de luz y por tanto limite la producción primaria (Minshall, 1978; Vannote, *et al.*, 1980). Aunque en el arroyo del pastizal había material alóctono disponible, éste solo fue la principal base alimentaria para *Phylloicus*, especialmente conformada por los hongos que probablemente consumió mientras fragmentaba hojas para la construcción de su refugio o para alimentarse. El aumento en la proporción trófica autóctona de los taxones examinados durante la época de lluvias, posiblemente se debió a una mayor disponibilidad de algas bentónicas por individuo, como lo reportado en otros trabajos (McNelly *et al.*, 2007).

Los resultados indican que algunos taxones, como *Fallceon*, Heptageniidae y Chironominae, tienen la suficiente plasticidad para cambiar su base energética como consecuencia del aumento en la disponibilidad de material autóctono en el arroyo del pastizal, el cual ha sufrido pérdida de la vegetación ribereña. En cambio, otros taxones como *Phylloicus*, mantuvieron una alta proporción de la base energética alóctona. Por lo que se puede predecir que de incrementarse la pérdida de vegetación en la microcuenca del arroyo del pastizal, disminuirá la disponibilidad de material alóctono y en consecuencia el ensamble de macroinvertebrados acuáticos de este arroyo perderá los taxones que su base energética depende principalmente de material alóctono, por lo que tenderá a tener una estructura dominada por los taxones más generalistas, tal como lo demuestran los resultados de otras investigaciones (Rosi-Marshall y Wallace, 2002; Benstead y Pringle, 2004).

Conclusiones

- Los macroinvertebrados acuáticos de los arroyos estudiados son generalistas en su alimentación. La dieta está compuesta principalmente por materia orgánica en partículas finas y diatomeas.
- El material autóctono es una parte importante en la base trófica de los macroinvertebrados acuáticos en los dos arroyos, aun cuando su disponibilidad puede estar limitada por la sombra de la vegetación ribereña en el arroyo del bosque.
- Hay plasticidad en la dieta de los macroinvertebrados acuáticos y por tanto, variación en la base trófica en respuesta a las variaciones en la disponibilidad combinada de los recursos autóctonos y alóctonos en el ambiente.
- La remoción de la vegetación ribereña causa un aumento en la disponibilidad de material autóctono y como consecuencia, éste aumenta en la base alimentaria de los macroinvertebrados acuáticos.

REFERENCIAS

REFERENCIAS

Allan J. & M. Castillo. 2007. Stream ecology. Structure and function of running waters. Second edition. Springer. Dondrecht, The Netherlands.

Anderson M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology 26: 32-46.

Anderson M. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. Biometrics 62: 245-253.

Anderson M., R. Gorley & K. Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER. Guide to software and statistical methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.

Bameul F. 2001. Un nouveau Psephenops Grouvelle de la Guadeloupe, avec la descriptionde sa larve (Coleoptera, Psephenidae). Nouveau Revue de Entomologie (Nouvelle Série) 18: 161-172.

Benfield E. 1997. Comparison of Litterfall Input to Streams. Journal of the North American Benthological Society 16: 104-108.

Benstead J., M. Douglas & C. Pringle. 2003. Relationships of stream invertebrate communities to deforestation in eastern Madagascar. Ecological Applications 13: 1473-1490.

Benstead J. & C. Pringle. 2004. Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. Freshwater Biology 49: 490-501.

Biggs B. 1996. Patterns in benthic algae of streams. En Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (Editores), Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems. Academic Press, San Diego (CA): 31-56.

Bourelly P. 1966. Les algues d'eau douce. Initiation á la systématique. Tome I: Les algues vertes. IV. Boubée & Cie, Paris, France.

Boyero L., A. Ramírez, D. Dudgeon y R. Pearson. 2009. Are the tropical streams really different? Journal of the North American Benthological Society 28:397–403.

Brito E., T. Moulton, M. De Souza & S. Bunn. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. Austral Ecology 31: 623-633.

Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO). 2000a. Programa de Regiones Hidrológicas Prioritarias. CONABIO, México, D.F.

Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO). 2000b. Programa de Regiones Prioritarias Terrestres. CONABIO, México, D.F.

Cummins K. 1973. Trophic relations of aquatic insects. Annual Review of Entomology 18: 183-206.

Cummins K. & M. Klug. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. Annuals Review of Ecology and Systematics 10: 147-172.

Cummins K., R. Merritt & P. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 40: 69-89.

Dodds W., J. Jones & E. Welch. 1998. Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen and phosphorus. Water Resources 32: 1455–1462.

Dudgeon D., F. Cheung & S. Mantel. 2010. Foodweb structure in small streams: do we need different models for the tropics? Journal of the North American Benthological Society 29: 395–412.

England L. & A. Rosemond. 2004. Small reductions in forest cover weaken terrestrial aquatic linkages in headwater streams. Freshwater Biology 49: 721-734.

Fisher S. & G. Linkens. 1973. Flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. Ecological Monographs 43: 421-439.

García-Franco J., G. Castillo-Campos, K. Mehltreter, 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.

Graça M. 2006. Allochthonous organic matter as a food resource for aquatic invertebrates in forested streams. En Codero Rivera A. (Editor), Forests and dragonflies. Pensoft, Sofia-Moscow: 37-47.

Gore J. 2007. Discharger measurements and streamflow analysis. En Hauer R. y Lamberti G. (Editores), Methods in stream ecology, Second Edition. Elsevier Inc, San Diego (CA): 51-78.

Hall R., G. Linkens & H. Malcom. 2001. Trophic basis of invertebrate production in 2 streams at the Hubbard brook experimental forest. Journal of the North American Benthological Society 20: 432-447.

Hicks B. 1997. Foodwebs in forest and pasture streams in the Waikato region, New Zeland: a study on analyses of stable isotopes of carbon and nitrogen, and fish gut contents. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 31: 651-66

Hill W. 1996. Effects of light. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (Editores), Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems. Academic Press, San Diego (CA): 121–148.

Hynes H. 1975. The stream and its valley. Verhandlugen der Internationalen Verrinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 19: 1-15.

Kramer K. & H. Lange-Bertalot. 1991a. Bacillariophyceae. 3 Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. 166 tafeln mit 2180 figuren. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, Germany.

Kramer, K. & H. Lange-Bertalot. 1991b. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kriticsche Erga¨nzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema Gesamliter-atuverzeichnis Teil 1-4-88 tafeln mit 2048 figuren. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, Germany.

Kramer, K. & H. Lange-Bertalot. 1997. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. 184 Tafeln mit 1914 Figuren. Spektrum Akademischer Verlag, Germany.

Kramer, K. & H. Lange-Bertalot. 1999. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. 206 tafeln mit 2976 figuren. Spektrum Akademischer Verlag, Germany.

Lau D., K. Leung & D. Dudgeon. 2009a. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? Journal of the North American Benthological Society 28: 426-439.

Lau D., K. Leung & D. Dudgeon. 2009b. What does stable isotope analysis reveal about trophic relationships and the relative importance of allochthonous and autochthonous resources in tropical streams? A synthetic study from Hong Kong. Freshwater Biology 54: 127–141.

Larned S. T. & S. Santos. 2000. Light and nutrient limited periphyton in low order streams of Oahu, Hawaii. Hydrobiologia 432: 101-111.

Legendre P. y Legendre L. 1998. Numerical Ecology. 2ª Editions. Elsevier Science B.V. Netherlands.

Leung A. & D. Dudgeon. 2011. Scales of spatiotemporal variability in macroinvertebrate abundance and diversity in monsoonal streams: detecting environmental change. Freshwater Biology 56: 1193–1208.

Li A. & D. Dudgeon. 2008. Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams. Freshwater Biology 53: 2011-2025.

Mantel S., M. Salas & D. Dudgeon. 2004. Foodweb struture in a tropical Asian forest stream. Journal of the North American Benthological Society 23: 728-755.

March J. & C. Pringle. 2003. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. Biotropica 35: 84-93.

McNeely C., J. Finlay & M. Power. 2007. Grazer traits, competition, and carbon sources to a headwater-stream food web. Ecology 88: 191-401.

Meeks C. 1974. Chlorophylls. En Stewart P. (Editor), Algal Physiology and Biochemistry. Blackwell Scientific Publications Ltd., Great Britain: 161–174.

Merritt R., K. Cummins & M. Berg. 2008. An introduction to the aquatic insects of North America. 4ta Edición. Kendall Hunt Publishing.

Minshall G. 1978. Autotrophy in stream ecosystems. BioScience 28: 767-771.

Molina C., F. Gibon, T. Oberdorff, E. Dominguez, J. Pinto, R. Marín & M. Roulet. 2011. Marcoinvertebrate food web structure in a floodplain lake of the Bolivian Amazon. Hydrobiologia 663:135-153.

Muñoz-Villers L. 2008. Efecto del cambio del uso de la tierra sobre la dinámica hidrológica y calidad del agua en el trópico húmedo del centro de Veracruz, México. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana.

Oksanen J., F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R O'Hara, G. Simpson, P. Solymos, M. Stevens & H. Wagner. 2012. Vegan: Community Ecology. Package. R package version 2.0-3. http://CRAN.R-project.org/package=vegan

Palmer C., J. O'Keeffe, A. Palmer, T. Dunne & S. Radloff. 1993. Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability. Freshwater Biology 29: 441-453.

R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/.

Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D. F.

Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. Acta Botánica Mexicana 35: 25-44.

Rosi-Marshall E. & B. Wallace. 2002. Invertebrate food webs along a stream resource gradient. Freshwater Biology 47: 129-141.

Rounik J., M. Winterbourn & G. Lyon. 1982. Differential utilization of allochthonous and autochthonous inputs by aquatic invertebrates in some New Zealand streams: a stable carbon isotope study. Oikos 39: 191-198.

Tomanova S., E. Goitia & J. Helešic. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. Hydrobiologia 556: 251-264.

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

Vázquez G., J. Aké-Castillo & M. Favila. 2011. Algal assemblages and their relationship with water quality in tropical Mexican streams with different land uses. Hydrobiologia 667: 173–189.

Wallace J., S. Eggert, J. Meyer & J. Webster. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. Science 277:102–104.

Winterbourn M., J. Cowie & J. Rounick. 1984. Food resources and ingestion patterns of insects along a West Coast South Island, river system. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 18: 43-51.

ANEXOS

Anexo 1. Macroinvertebrados acuáticos colectados en dos arroyos en La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México. Un arrroyo se encontraba en un bosque mésofilo de montaña, mientras que el otro en un pastizal. Se presentan los datos de presencia (1) y ausencia (0) y el grupo funcional alimenticio (GFA) que se ha reportado para cada taxón.

Taxón	Bosque		Pastizal		GFA
	Época seca	Época de lluvias	Época seca	Época de lluvias	
Ephemeroptera					
Baetidae					
*Fallceon**	1	1	1	1	C-R
Camaellobaetidius	0	0	0	1	C-R
Heptageniidae					
*Epeorus**	1	1	1	1	R
*Nixe**	1	1	1	1	R
Leptohyphidae					
Tricorythodes	1	0	1	0	C-R
Leptophlebiidae					
*Farrodes**	1	1	0	1	C-R
*Thraulodes**	1	1	1	1	C-R
Odonata					
Aeshnidae					
Oplonaeschna	1	1	1	1	D
Caleopterigidae					
Hetaerina	1	0	1	1	D
Coenagrionidae					
Argia	0	0	1	0	D
Cordulogastridae					
Cordulegaster	0	1	0	0	D
Plecoptera					
Nemouridae					
Amphinemura	0	1	0	1	F
Perlidae					
Anacroneuria	1	1	1	1	D
Hemiptera					
Belostomatidae					
Abedus	1	1	0	0	D
Corixidae					
Neocorixa	1	0	0	0	R
Naucoridae					
Ambrysus	1	0	0	1	D
Veliidae					
Rhagovelia	1	0	0	0	D
Coleoptera					
Elmidae					
Heterelmis	1	0	1	1	C-R

*, Taxón al que se le hizo análisis de contenido estomacal.
C-R = colector-recogedor; C-F = colector-filtrador; R = raspador; F = fragmentador; D = depredador.

Anexo 1. Continuación.

Taxa	Bosque		Pastizal		GFA
	Época seca	Época de lluvias	Época seca	Época de lluvias	
Coleoptera					
Elmidae					
*Macrelmis**	1	1	1	1	C-R
Microcylloepus	0	0	1	0	C-R
Neoelmis	1	1	0	0	C-R
Rhizelmis	1	0	0	0	C-R
Psephenidae					
*Psephenotarsis**[T]	1	0	1	1	R
Trichoptera					
Calamoceratidae					
*Phylloicus**	1	0	1	0	F
Helycopsychidae					
*Helycopsyche**	0	0	1	0	R
Hydrobiosidae					
Atopsyche	0	0	1	1	D
Hydropsychidae					
*Diplectrona**	1	1	1	1	C-F
Leptonema	1	0	0	0	C-F
Hydroptilidae					
Metrichia	0	0	1	1	P
Lepidostomatidae					
*Lepidostoma**	0	1	1	0	F
Philopotamidae					
Wormaldia	1	1	1	1	C-F
Polycentropodidae					
Cernotina	1	1	1	0	D
Xiphocentronidae					
Xiphocentron	0	0	1	1	C-F
Lepidoptera					
Crambidae					
Petrophila	0	0	1	1	R
Diptera					
Ceratopogonidae					
Bezzia	0	0	1	0	D
Chironomidae					
Chironominae*	1	0	1	1	C-R
Orthocladinae*	1	1	1	1	C-R
Tanypodinae	1	0	1	1	D
Dixidae					
Dixella	1	0	1	0	C-F

*, Taxón al que se le hizo análisis de contenido estomacal.
C-R = colector-recogedor; C-F = colector-filtrador; R = raspador; F = fragmentador; D = depredador.
[T], para el área se han reportado dos géneros de la familia Psephenidae, *Psephenops* y *Psephenotarsis* (com. per. Roberto Arce Pérez). De acuerdo a Bameul (2001) las larvas encontradas no son *Psephenops* ni *Psephenus* , los especímenes colectados podrían ser *Psephenotarsis*, pero solo podría ser confirmado si se cultiva la larva para obtener el adulto.

Anexo 1. Continuación.

Taxón	Bosque		Pastizal		GFA
	Época seca	Época de lluvias	Época seca	Época de lluvias	
Diptera					
Muscidae					
Muscidae	0	0	1	0	D
Psychodidae					
Maruina	1	0	0	0	R
Simulidae					
Simulium	1	1	1	1	C-F
Tipulidae					
Dicranota	1	0	0	0	D
Hexatoma	1	1	1	1	D
Pedicia	0	0	1	0	D
Tipula	1	1	1	1	D
Acari					
Acari	1	0	0	1	D

*, Taxón al que se le hizo análisis de contenido estomacal.
C-R = colector-recogedor; C-F = colector-filtrador; R = raspador; F = fragmentador; D = depredador.

Anexo 2. Composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos en un arroyo en bosque (B) y un arroyo en pastizal (P) en el centro de Veracruz, México, para la época seca a través de un análisis del contenido estomacal (media % ± SE de cada arroyo). El contenido estomacal está clasificado en seis categorías: diatomeas; algas verdes, AlgV; hongos; fragmentos de tejido vegetal, FTV; detrito amorfo, DA; tejido animal, TA; no analizado para ese río en esa época, -. Cada taxón pertenece a un grupo funcional alimenticio (GFA): Colector-recogedor, C-R; colector-filtrador, C-F; Fragmentador, F; Raspador, R.

Taxón	No. disecados		Porcentaje del tipo de alimento en la dieta (media % ± SE)												GFA
			Diatomeas		AlgV		Hongos		FTV		DA		TA		
	B	P	B	P	B	P	B	P	B	P	B	P	B	P	
Ephemeroptera															
Baetidae															
Fallceon	7	10	18.4±8.4	32.9±7.1	0±0	0.3±0.2	7.2±3.1	4.8±2	0.2±0.1	0.1±0.1	74.2±7.8	62±6.3	0±0	0±0	C-R
Heptageniidae															
Epeorus	2	1	38.4	57.7	0	0	0.8	2.3	0	0		40		0	R
Nixe	7	5	18.5±9.6	33.3±4.5	0.02±0.02	0.1±0.04	6.5±2.9	1.9±0.6	0.6±0.2	0.4±0.2	74.3±8.5	64.4±4.5	0±0	0±0	R
Leptohyphidae															
Tricorythodes	2	-	7.7	-	0.1	-	12.8	-	1.3	-	78.2	-	0	-	C-R
Leptophlebiidae															
Farrodes	6	-	0.5±0.2	-	0.2±0.2	-	9.1±2.6	-	0.1±0.1	-	90±2.5	-	0±0	-	C-R
Thraulodes	5	5	11.5±3.1	14.5±5.1	0±0	0.1±0.1	1.1±0.6	3.2±1	2.3±0.6	0.3±0.1	85.1±3.1	81.9±4.4	0±0	0±0	C-R
Coleoptera															
Elmidae															
Macrelmis	10	8	10.3±2.3	18.1±5	0.4±0.1	0.02±0.02	5.0±0.6	2±0.6	5.0±1.0	2.2±0.8	79.3±2.4	77.7±4.9	0±0	0±0	C-R
Psephenidae															
Psephenotarsis?	6	5	67.4±3.1	11.5±5.2	0±0	0±0	1±0.3	4.4±1.3	0.1±0.1	0.3±0.2	31.5±3	83.8±4	0±0	0±0	R
Trichoptera															
Calamoceratidae															
Phylloicus	4	2	4±1.7	2.7	3.5±1.9	0.04	1.1±0.3	1.5	6.8±3	8.1	84.3±3.5	87.6	0.3±0.2	0.01	F
Helycopsychidae															
Helycopsyche	-	10	-	33.3±7.8	-	0±0	-	2.3±0.7	-	0.6±0.5	-	63.7±7.2	-	0±0	R
Hydropsychidae															
Diplectrona	5	5	4.1±1.4	29.2±5.6	0.5±0.3	0.03±0.03	3.0±0.9	1.3±0.2	1.2±0.4	0.8±0.2	88.5±3.1	41.9±16.7	2.8±0.5	26.8±16.6	C-F
Lepidostomatidae															
Lepidostoma	-	4	-	10.2±5.5	-	0±0	-	2.2±0.8	-	3.8±2	-	43.7±25.3	-	40.2±23.7	F
Diptera															
Chironomidae															
Chironominae	9	10	4.4±1.1	41.6±3.9	0.1±0.1	0.1±0.03	3.7±0.8	2.6±0.4	0.3±0.2	0.1±0.1	91.5±1.5	55.6±3.7	0±0	0.1±0.03	C-R
Orthocladinae	5	6	1.0±0.4	30.6±4	0±0	0±0	6.4±2.6	4.2±1.1	0.3±0.2	0±0	92.3±2.6	65.2±3.2	0±0	0±0	C-R

Anexo 3. Composición de la dieta de los macroinvertebrados acuáticos en un arroyo en bosque (B) y un arroyo en pastizal (P) en el centro de Veracruz, México, para las época de lluvias a través de un análisis del contenido estomacal (media % ± SE de cada arroyo). El contenido estomacal está clasificado en seis categorías: diatomeas; algas verdes, AlgV; hongos; fragmentos de tejido vegetal, FTV; detrito amorfo, DA; tejido animal, TA; no analizado para ese río en esa época, -. Cada taxón pertenece a un grupo funcional alimenticio (GFA): Colector-recogedor, C-R; colector-filtrador, C-F; Fragmentador, F; Raspador, R.

Taxón	No. disecados		Porcentaje del tipo de alimento en la dieta (media % ± SE)												GFA
			Diatomeas		AlgV		Hongos		FTV		DA		TA		
	B	P	B	P	B	P		P	B	P	B	P	B	P	
Ephemeroptera															
Baetidae															
Fallceon	8	10	30.9±10.3	76±4.4	0.01±0.01	0±0	9.5±3.9	0.8±0.2	0.5±0.3	0±0	59.1±8.1	23.2±4.2	0±0	0±0	C-R
Heptageniidae															
Epeorus	2	7	19.9	63+10.1	0	0.01+0.01	0.3	0.8+0.2	0	0.01+0.01	19.6	36.2+10.1	0	0+0	R
Nixe	1	-	15.5	-	0	-	2.1	-	0	-	82.4	-	0	-	R
Leptophlebiidae															
Thraulodes	-	10	-	46.9±4.1	-	0±0	-	1±0.1	-	0±0	-	52.1±4	-	0±0	C-R
Coleoptera															
Elmidae															
Macrelmis	4	7	1.4±0.5	41.9±7.3	0.3±0.2	0.4±0.3	17±11	1.9±0.3	6.2±2.2	0.7±0.2	75.2±9.6	55.1±7.1	0±0	0±0	C-R
Hydropsychidae															
Diplectrona	5	5	0.9±0.3	69.6±3	0.6±0.4	0.1±0.01	3.5±0.8	0.63±0.1	3.5±1.5	0.4±0.1	89.7±2.4	27.8±2.7	1.8±0.4	1.5±0.6	C-F
Lepidostomatidae															
Lepidostoma	1	-	0	-	2.0	-	20.5	-	19.2	-	58.3	-	0	-	F
Diptera															
Chironomidae															
Orthocladinae	-	5	-	22.8±6.1	-	0±0	-	3.9±1.3	-	0.1±0.1	-	73.2±5.0	-	0±0	C-R