

Diversidad de diatomeas en un sistema fluvial andino: los nutrientes y la conductividad como factores de explicación

Diversity of diatoms in an Andean fluvial system: nutrients and conductivity as explanation factors

 Jhon Ch. Donato-Rondón

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente a la
Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 26 de noviembre del 2019

Resumen

Se utilizaron comunidades de algas bénticas que crecieron durante cuatro semanas en sustratos artificiales para estudiar la estructura de las comunidades de diatomeas y se midieron los cambios de la diversidad durante nueve (9) muestreos mensuales entre octubre de 2007 y enero de 2009 en un tramo de 50 m en el sector medio del río Tota (Boyacá, Colombia), a 2.540 m de altitud. Se determinaron taxonómicamente las especies de diatomeas de la comunidad béntica, se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener [H'] y de Simpson [S] y se evaluaron los cambios durante el muestreo. Así mismo, se midieron las variables hidrológicas y ambientales. La diversidad de especies se incrementó significativamente ($p \leq 0,05$) con las variaciones de fosfatos ($P-PO_4^{3-}$), de nitratos ($N-NO_3^-$) y de flujo ($L S^{-1}$), lo que sugiere que estos factores locales moldearon la diversidad y la estructura de las diatomeas en el tramo. En el análisis de redundancia (*redundancy analysis*, RDA) se evidenció que la conductividad (28 %), los fosfatos (27,5 %), el caudal (11,4 %) y los nitratos (8,0 %) contribuyeron a la varianza. *Melosira varians*, *Navicula rynchocephala* y *Navicula capitatoradiata* se asociaron con altas concentraciones de fosfatos, en tanto que *Achnanthydium minutissimum* y *Nitzschia* sp2, con concentraciones bajas. Las concentraciones altas de nitratos y el caudal se asociaron con *Eunotia minor*, *Nitzschia* sp1 y *Reimeria sinuata*, en tanto que *Epithemia sorex* y *Gomphonema parvulum*, con aguas de alta conductividad y caudales bajos. Los ríos andinos están inmersos en una red que tiene diversos patrones ambientales y físicos y, en ese contexto, el conocimiento de la biodiversidad es la base para la ordenación ambiental de las cuencas y la elaboración de planes de manejo regional de conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: Colombia; Andes; algas bénticas; arroyo; fosfatos; nitratos; Tota.

Abstract

This study assessed the diversity and structure of the diatom communities using mature benthic algae communities that grew on artificial substrates for one month. Samples were collected for nine (9) months between October 2007 and January 2009 in a 50 m reach in the middle sector of the Tota River (Boyacá - Colombia) at an altitude of 2,540 m. Changes in the composition were evaluated using taxonomic determinations, as well as Shannon-Wiener [H'] and Simpson diversity indices [S]. These indices showed a significant correlation ($p \leq 0.05$) with phosphates ($P-PO_4^{3-}$), nitrates ($N-NO_3^-$) and flow ($L s^{-1}$) suggesting that these local factors not only shape diversity but also the structure of the diatoms in the reach. The redundancy analysis (RDA) showed that conductivity (28%), phosphates (27.5%), flow rate (11.4%), and nitrates (8.0%) contributed to the variance. *Melosira varians*, *Navicula rynchocephala*, and *Navicula capitatoradiata* were associated with high phosphate concentrations, while *Achnanthydium minutissimum* and *Nitzschia* sp2 with low phosphates. *Eunotia minor*, *Nitzschia* sp1, and *Reimeria sinuata* were associated with high nitrates and caudal, and *Epithemia sorex* and *Gomphonema parvulum*, with high conductivity waters and low caudal. The Andean rivers are immersed in a network of diverse environmental and physical patterns and, in such context, the knowledge of biodiversity is the basis for the environmental management of the basins and the elaboration of regional management plans for the conservation of biodiversity.

Keywords: Colombia; Andes; benthic algae; stream; phosphates; nitrates; Tota.

Correspondencia:

Jhon Ch. Donato-Rondón; jcdonator@unal.edu.co; **Recibido:** 16 de junio de 2019; **Aceptado:** 8 de octubre de 2019; **Editor:** Sandra Baena

Introducción

Para predecir los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas es necesario entender los procesos responsables de la generación y mantenimiento de la diversidad en las comunidades biológicas (Ricklefs, 1987). Sin embargo, no existe una completa certidumbre de qué factores afectan la diversidad y la estructura del ensamble de especies. En una escala local los factores que la explican son de carácter biótico (interacciones) o abiótico (luz, nutrientes o estrés hídrico, entre otros), pero a escala regional las restricciones de la dispersión y la colonización pueden ser determinantes (Heino, *et al.*, 2015). En todo caso, a escala local la composición y diversidad de especies (por ejemplo, diatomeas) son el resultado de la interacción entre los rasgos biológicos asociados con la colonización y la dispersión y factores ambientales tales como la hidrología y la química (Potapova & Charles, 2003).

La comprensión de los procesos que explican la diversidad y la dinámica de las comunidades es uno de los enfoques principales de la ecología (Altermatt, 2013; Besemer, *et al.*, 2013). Los índices para estimar la diversidad se emplean tanto para explicar la variabilidad de la composición de las especies como para explorar los patrones espaciales de la diversidad. Así mismo, se aplican para identificar los factores que impactan la biodiversidad de los ecosistemas de agua dulce (Stendera, *et al.*, 2012) y en proyectos de conservación y restauración de ríos (Higgins, *et al.*, 2005).

Los ecosistemas fluviales pueden verse como sistemas con componentes biológicos y físicos que interactúan en una compleja matriz (Parsons & Thoms, 2007). El hábitat físico proporciona la plantilla sobre la que actúa la evolución, de manera que las propiedades físicas influyen en el tipo, la abundancia y la disposición de los conjuntos biológicos (Parsons & Thoms, 2007).

Los ecosistemas fluviales tropicales de montaña albergan una enorme diversidad biológica y contribuyen con un porcentaje apreciable a la escorrentía en todo el mundo (Primack & Ros, 2002; Sabater, 2008). En estos sistemas la marcada variación estacional propia de los sistemas templados es sustituida por una intensa variación altitudinal (Sabater, 2008). Por otra parte, la pendiente es la que regula el caudal, la velocidad del agua y la energía del río. La hidrología regula el transporte de sedimentos, de materia orgánica y de nutrientes, así como la composición de los ensambles biológicos. Por estar ubicados en regiones lluviosas, aumentan el lavado, la meteorización y el arrastre, lo que genera una dinámica rápida e impredecible del flujo (caudal) y de la velocidad de la corriente (Donato & Galvis, 2008).

Estos sistemas de montaña están relacionados con los territorios más densamente ocupados por la población humana y, por lo tanto, cada vez están más expuestos a transformaciones debidas a las dinámicas propias de estos asentamientos (Donato & Sabater, 2014). Estas transformaciones transcurren en zonas relativamente extensas, transportan sedimentos de la cuenca, recogen vertimientos

de aguas residuales, de la agricultura y de la industria, y representan una interfase sensible entre los sistemas terrestres y acuáticos. Dichos procesos intensifican diversos órdenes en el territorio que favorecen la pérdida de la biodiversidad, al igual que reducen la sostenibilidad ambiental (deforestación de la cuenca, disponibilidad y acceso al agua, contaminación química, pérdida de suelos, y eutrofización, entre otros).

En este contexto, en el presente estudio se abordó la pregunta de cómo influyen los factores ambientales en la diversidad de los ensambles de diatomeas, planteándose la posibilidad de que los cambios y su variación mensual estén especialmente asociados con los factores hidrológicos, o bien la diversidad responde a los requerimientos específicos de fosfatos, amonio, nitratos y conductividad.

Dichas predicciones tienen como base lo reportado por Rivera & Donato (2008), Chaparro (2010), Donato, *et al.*, (2010, y 2014), quienes establecieron que los ecosistemas fluviales tropicales andinos mantienen una enorme diversidad biológica y que, además, son sistemas autotróficos cuya estacionalidad hidrológica modifica la diversidad.

En consecuencia, el objetivo general del estudio fue explicar los factores ambientales que subyacen en la variación y respuesta de la diversidad de diatomeas en un arroyo de montaña de los Andes colombianos. La conservación de la biodiversidad en la Tierra exige, entre otras acciones, conservar hábitats naturales o poco alterados (World Wildlife Fund - WWF, 2006). Entender la relación entre la biodiversidad y la variabilidad ambiental es de gran importancia para mitigar el deterioro de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas fluviales (Dudgeon, *et al.*, 2006).

Métodos

Área de estudio. El río (arroyo) Tota es un sistema fluvial de tercer orden localizado en la cordillera oriental colombiana (Boyacá). El arroyo drena una cuenca de 140 km² con materiales principalmente de esquisto y arcilla. Cerca del 40 % del área de la superficie de la cuenca se utiliza para la agricultura, la ganadería y la siembra de pasto (Castro & Donato, 2008). Los valores medios mensuales multianuales de temperatura oscilan entre 10,5 a 11,8 °C. El promedio anual de lluvias es de 730,5 mm. El régimen de lluvias bimodal influye en la hidrología del arroyo; los períodos de mayor precipitación ocurren de abril a mayo (97,6 a 87,4 mm mensuales) y de octubre a noviembre (76,7 a 86,1 mm mensuales), y el período de menor precipitación va de diciembre a febrero (26,2 a 26,5 mm mensuales) (Estación El Túnel, IDEAM). El promedio del caudal del río es de 670 L s⁻¹ (Chaparro, 2010), con valores máximos de mayo a julio y de octubre a noviembre, en tanto que los valores más bajos se presentan de diciembre a marzo (Castro & Donato, 2008). La vegetación ribereña está constituida principalmente por sauces (*Salix nigra*), alisos (*Alnus acuminata*), eucaliptos (*Eucalyptus globulus*) y pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum*).

Diseño del estudio. Se llevaron a cabo nueve (9) muestras entre octubre de 2007 y enero de 2009 en un tramo de 50 m de longitud en el sector medio del río Tota, a 2.540 m de altitud (05° 34' 53,04" N, 72° 59' 10,9" O). Se hicieron registros físicos, químicos e hidrológicos en la comunidad de diatomeas.

Análisis físicos y químicos del agua. La temperatura (°C), la conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) y el pH [H⁺] del agua se midieron por triplicado con un sensor YSI modelo 5563-10 MPS. Las medidas de la velocidad del agua (ms^{-1}) se obtuvieron mediante un correntómetro digital Global Water y el caudal (L s^{-1}) se calculó a partir del ancho, la profundidad media y la velocidad del agua. Las muestras de agua para el análisis de nutrientes se mantuvieron a 4 °C y se analizaron para establecer las concentraciones de fosfato ($\text{mg l}^{-1}\text{PO}_4^{3-}$), nitrato ($\text{mg l}^{-1}\text{NO}_3^-$), nitrito ($\text{mg l}^{-1}\text{NO}_2^-$) y amonio ($\text{mg l}^{-1}\text{NH}_4^+$) (Butturini, et al., 2009).

Análisis de la comunidad de diatomeas. Se utilizaron sustratos artificiales con el fin de estimar la riqueza y la diversidad de diatomeas. El tiempo de colonización se ajustó al protocolo de Peterson (1987), quien estableció que la capacidad de carga en una comunidad de algas bénticas de un río se alcanza en cuatro semanas. Se adhirieron cerámicas (1,2 x 1,2 cm) a tres placas de concreto y se sumergieron en el río; cada una de ellas se consideró como una réplica. Este montaje se dejó durante un mes en el lecho del río antes de retirar los sustratos (Chaparro, 2010). Las muestras se recolectaron al azar; para el análisis de la comunidad de diatomeas se rasó la biopelícula y se preservó en formalina al 4 %. Las muestras se limpiaron con ácido, se montaron en naphrax, se identificaron y se determinaron taxonómicamente y se contaron las diatomeas (hasta 400 valvas por portaobjeto) con 1000x bajo un microscopio Olympus CX21 (Chaparro, 2010). La identificación de las diatomeas se ajustó a los manuales de Krammer & Lange-Bertalot (1986-2001). Los índices de Shannon-Wiener (H') y de Simpson (S) se calcularon para estimar la diversidad de la comunidad de diatomeas y para explorar su variación durante el estudio.

Análisis de datos. La media aritmética y el coeficiente de variación (CV) se utilizaron como estimadores de la tendencia central y la dispersión de las mediciones. Se estimó la efectividad del esfuerzo de muestreo mediante el programa EstimateS Win 9.1 (Colwell, et al., 2012), utilizando el estimador Jackknife de primer orden, el índice de cobertura de abundancia (*Abundance-based Coverage Estimator*, ACE) y el estimador Chao 1. Mediante el programa estadístico PAST 3.14 se calcularon los índices de Shannon-Wiener (H') y Simpson (S). Para detectar cambios significativos ($p \leq 0,05$) de las variables abióticas con respecto a los índices de diversidad, se aplicaron análisis ANOVA de un factor mediante el programa SPSS v20.

Los datos ambientales y las estadísticas de la comunidad se transformaron utilizando logaritmos de base 10. Se investigó el grado de relación entre los taxones de diatomeas

más abundantes y las variables ambientales mediante el análisis de redundancia (RDA) utilizando el programa Canoco 4,56 para establecer las relaciones entre dos conjuntos de variables (diatomeas frente a variables ambientales), derivar las estimaciones aplicando ponderaciones a las variables medidas y producir variaciones debidas al efecto del tamaño de muestreo (Thompson, 1984). Se seleccionaron las especies que tuvieron un porcentaje de representatividad mayor o igual al 1 %.

Resultados

Variables físicas y químicas del agua. El tramo presentó caudales que oscilaron entre 27,8 y 1910,7 L s^{-1} . Febrero y abril de 2008 y enero de 2009 fueron los meses que registraron valores más bajos de caudal (24,2 a 11,7 L s^{-1}) y los más altos se presentaron en octubre de 2007 y mayo y junio de 2008 (939,9 a 1770,9 L s^{-1}). Las aguas tuvieron una conductividad baja (47,0 a 175,0 $\mu\text{S cm}^{-1}$), con mayores valores en los meses de caudales bajos y menores en los meses de caudales o niveles altos del río. La temperatura fue estable (12,8 hasta 16,0 °C), el pH osciló entre 5,85 y 8,01, el O₂ disuelto fluctuó entre 7,02 y 10,3 mg l^{-1} (Figura 1) y, dado que se trata de un sistema abierto, la luz incidente varió entre 258,2 y 897,1 $\mu\text{moles de fotones s}^{-1}\text{m}^{-2}$.

Nutrientes. Los valores de nutrientes fueron bajos. Los fosfatos (P- PO_4^{3-}) variaron entre 11,4 y 138,6 $\mu\text{g L}^{-1}$, y fueron altos en mayo y octubre de 2008 y bajos en octubre de 2007 y enero de 2009; los amonios (N- NH_4) oscilaron entre 4,1 a 45,2 $\mu\text{g L}^{-1}$, con valores altos en abril de 2008 y enero de 2009 y bajos, en junio y septiembre de 2008; los nitratos (N- NO_3) fluctuaron de 0,15 a 194,6 $\mu\text{g L}^{-1}$, con valores altos en diciembre de 2008 y muy bajos en mayo y junio de 2008, y los nitritos (N- NO_2) fluctuaron entre 1,5 a 48,9 $\mu\text{g L}^{-1}$, siendo bajos en los primeros meses de muestreo y altos en diciembre de 2008 (Figura 2).

Estructura de la comunidad de diatomeas. Se identificaron 118 especies de diatomeas. El análisis de rarefacción (Figura 3) indicó que el tramo estaba relativamente bien muestreado (varió entre 50: ACE, 46: Chao₁ y 70,51: Jack₁). Las especies con las abundancias relativas más altas (especies dominantes y codominantes) fueron *Rhoicosphenia abbreviata* (RABB), *Nitzschia dissipata* (NDIS), *Cocconeis placentula* (CPLA), *Reimeria sinuata* (RSIN), *Achnanthydium minutissimum* (AMIN), *Nitzschia Sp2* (NSP2), *Epithemia sorex* (ESOR), *Melosira varians* (MVAR) y *Nitzschia Sp1* (NSP1) (Figura 4).

Diversidad de diatomeas. La diversidad de Shannon-Wiener (H') evidenció valores relativamente altos en octubre de 2007 y mayo de 2008 y, en términos generales, bajos en febrero y octubre de 2008. Según el índice de Simpson (S), los valores más altos se registraron en octubre de 2007 y diciembre de 2008 (Figura 5), y los bajos en febrero y junio de 2008.

Por otra parte, los índices de diversidad revelaron una relación significativa ($p \leq 0,05$) con los fosfatos (H', $p=0,004$; S= $p=0,007$, $n=26$) y los nitratos (H', $p=0,02$; S, $p=0,001$, $n=26$).

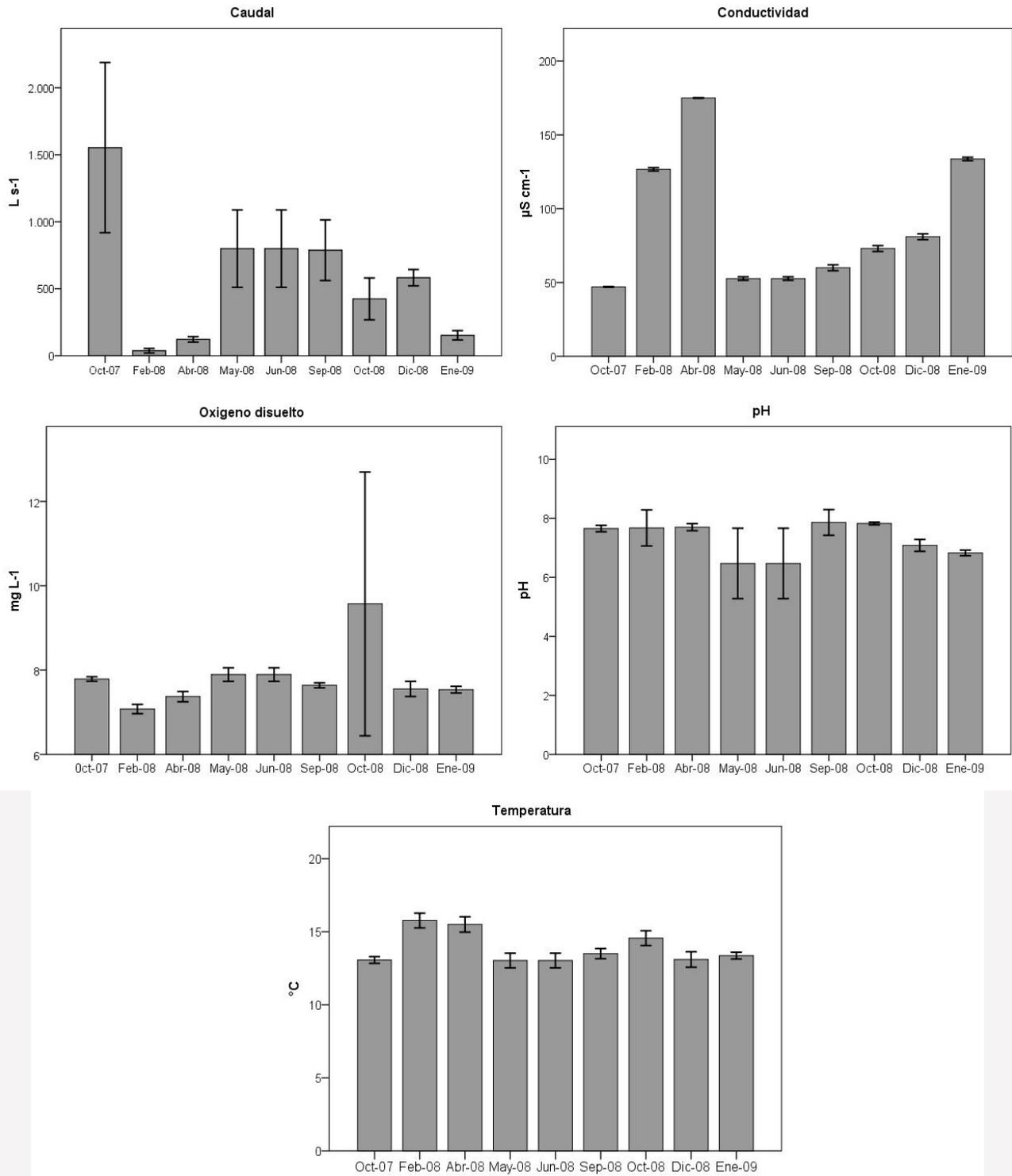


Figura 1. Registros de las variables físicas y químicas del tramo durante el muestreo en el arroyo Tota

Análisis de ordenación. Para el análisis de redundancia (RDA) mediante el test de Monte Carlo (999 permutaciones), se seleccionaron las siguientes variables ambientales significativas ($p \leq 0,05$): fosfatos, nitratos, caudal y conductividad. En dicho análisis los dos primeros ejes explicaron el 71,0 % de la variación de los datos (Figura 6).

La conductividad (28 %), los fosfatos (27,5 %), el caudal (11,4 %) y los nitratos (8,0 %) contribuyeron a la varianza. Las variables asociadas con el primer eje fueron los fosfatos (negativamente), los nitratos y el caudal, en tanto que la conductividad se correlacionó negativamente con el segundo eje (Figura 6). *M. varians* (MVAR), *N. rynchocephala*

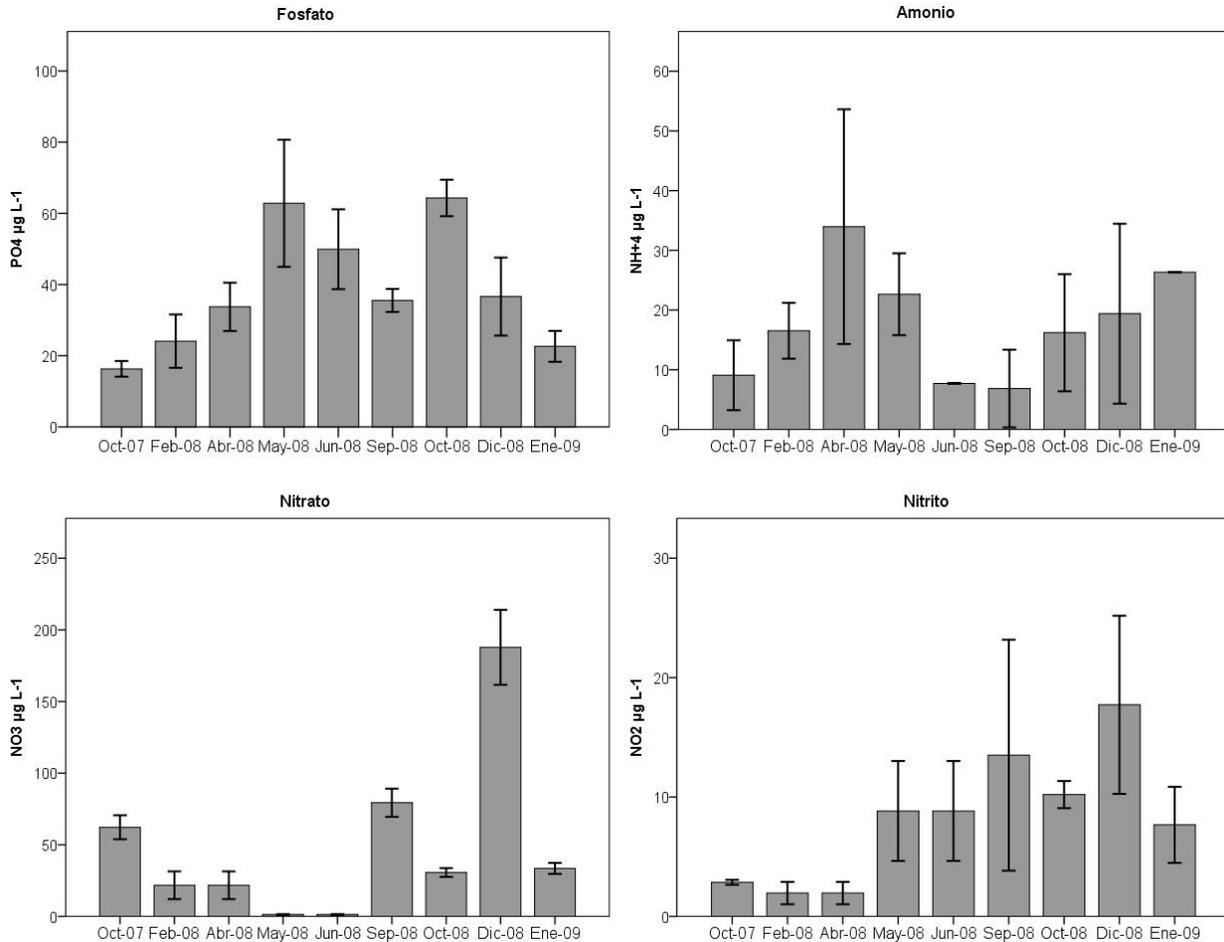


Figura 2. Registros de los nutrientes en el tramo durante el muestreo en el arroyo Tota

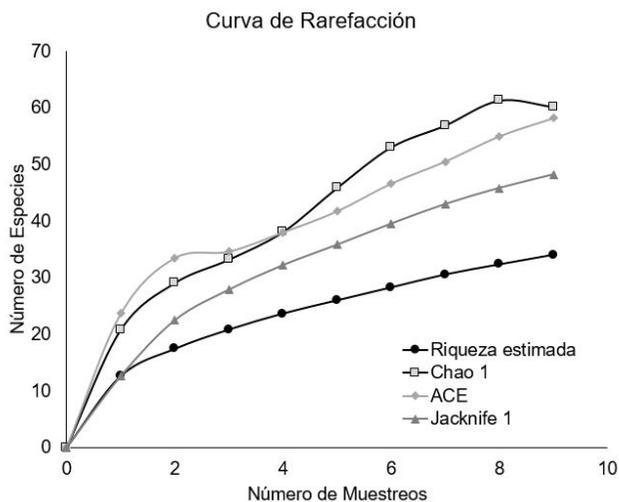


Figura 3. Curvas de acumulación de diatomeas en el río Tota

(NGER) y *N. capitatoradiata* (NCPR) se asociaron con altas concentraciones de fosfatos, mientras que *A. minutissimum* (AMIN) y *Nitzschia* Sp₂ (NSP2), con bajas concentraciones de P-PO₄³⁻. Las altas concentraciones de nitratos y el caudal

se asociaron con *E. minor* (EMIN), *Nitzschia* Sp₁ (NSP1) y *R. sinuata* (RSIN), y con las aguas de alta conductividad y los caudales bajos se asociaron *E. sorex* (ESOR) y *Gomphonema parvulum* (GPAR).

Discusión

Diversos son los factores ambientales determinantes de la estructura de las comunidades, los cuales operan en múltiples escalas espaciales y temporales e incluyen procesos biogeográficos locales y regionales (Stendera, et al., 2012). En el caso del río Tota, se probó que los nutrientes (fosfatos, nitratos) son determinantes para explicar la diversidad de la comunidad de diatomeas, incluso más que la hidrología (caudal). En estudios previos en el río Tota (Rivera & Donato, 2008), no se encontró una relación significativa entre los nutrientes y la diversidad de la comunidad, sin embargo, se reportó que estas se relacionaba con la frecuencia de los cambios en el caudal, lo que sugiere que este no genera una pérdida de especies sino su incremento. No obstante, los resultados alcanzados en este estudio coinciden parcialmente con los obtenidos por Castellanos (2004), quien encontró que la diversidad de diatomeas se relacionaba con el amonio, la sílice y los fosfatos.

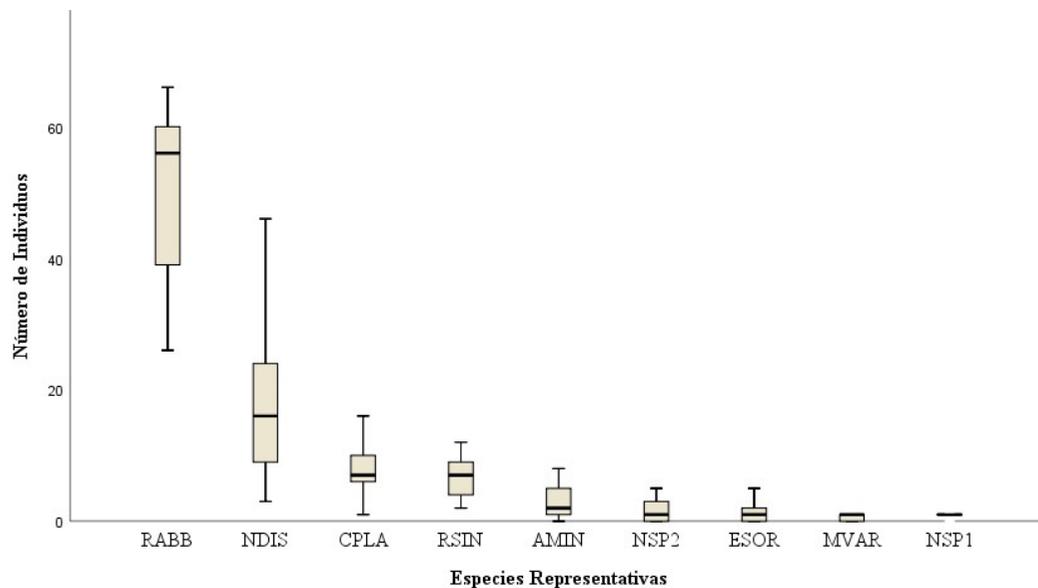


Figura 4. Abundancias relativas de las diatomeas (valvas) con mayor representatividad en el periodo de estudio en el arroyo Tota

Estas diferencias demuestran el papel de la química del agua (nutrientes) y la conductividad para explicar la riqueza y la diversidad de diatomeas en un ambiente como el del río Tota. Los nutrientes constituyen las principales variables que estructuran la composición de las comunidades de diatomeas (Biggs & Smith, 2002), las cuales son reguladas más por las condiciones ambientales locales que por el clima a mayor escala, la vegetación y los factores geológicos (Soininen, *et al.*, 2004). Esto respalda los resultados en Tota, donde se probó la importancia de los fosfatos, los nitratos y la conductividad, así como del caudal, hasta cierto punto, en la estructuración de las comunidades de diatomeas benthicas. Aunque la conductividad está asociada con el régimen del caudal, la hidrología sería un factor de orden jerárquico (cuenca) que determina la respuesta de ciertas especies de diatomeas. Sin embargo, cabe destacar que las pequeñas variaciones de nutrientes fueron responsables de los cambios en la diversidad de las diatomeas. Las concentraciones registradas fueron moderadas, y el sistema se aparta ligeramente de la oligotrofia, por lo que es probable que el hecho de que existan algunos aportes adicionales de nutrientes hiciera posible la aparición de algunas especies que no son tan exigentes en condiciones de oligotrofia y la mezcla de ambas categorías de taxones. De todas formas, dado que los factores locales se validaron, no se puede descartar el efecto de factores espaciales y regionales para explicar la distribución de las diatomeas (Potapova & Charles, 2009).

No sobra advertir que la vegetación riparia del río se ha visto muy transformada por el uso de la tierra para actividades agrícolas y ganaderas, lo que explica los valores relativamente bajos de la diversidad. Sin embargo, la riqueza de especies reportada (118) demuestra el significado ecológico de los arroyos andinos de montaña y su contribución a la

biodiversidad, especialmente la de los tramos de las cabeceras y la parte media (Finn, *et al.*, 2011). Los ríos andinos y sus cuencas representan una amplia red con diversos patrones geomorfológicos y geológicos unidos por un entorno ambiental con regímenes hidrológicos, de nutrientes, uso de la tierra y gradientes altitudinales de temperatura similares. Esto, además de la biodiversidad de los sistemas fluviales andinos, debe ser la base para la elaboración de planes regionales necesarios para la identificación de áreas críticas de conservación (Higgins, *et al.*, 2004) y para diferenciar los servicios esenciales de los ecosistémicos en los ambientes de agua dulce (Stendera, *et al.*, 2012).

Conclusión

En este estudio se demostró que las condiciones del hábitat local (nutrientes y conductividad) y, en menor medida, aquellas del orden de la cuenca (caudal), fueron claves en la determinación de los cambios en la diversidad de las diatomeas. Sin embargo, es necesario incorporar las asociaciones entre los taxones y la importancia del uso de la tierra como factores que regulan estas comunidades (Tonkin, *et al.*, 2016; Parsons & Thoms, 2007).

Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflicto de intereses.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por el proyecto “Global changes in fluvial systems: effects on the trophic web biodiversity and the functional aspects” (GLOBRIO) - Banco Bilbao Viscaya - Argentaria (BBVA)- Colciencias- Universidad Nacional de Colombia. Se obtuvo financiación adicional del proyecto RC 204-2006 financiado por Colciencias – Universidad Nacional de Colombia. Mis agradecimientos a la Dra.

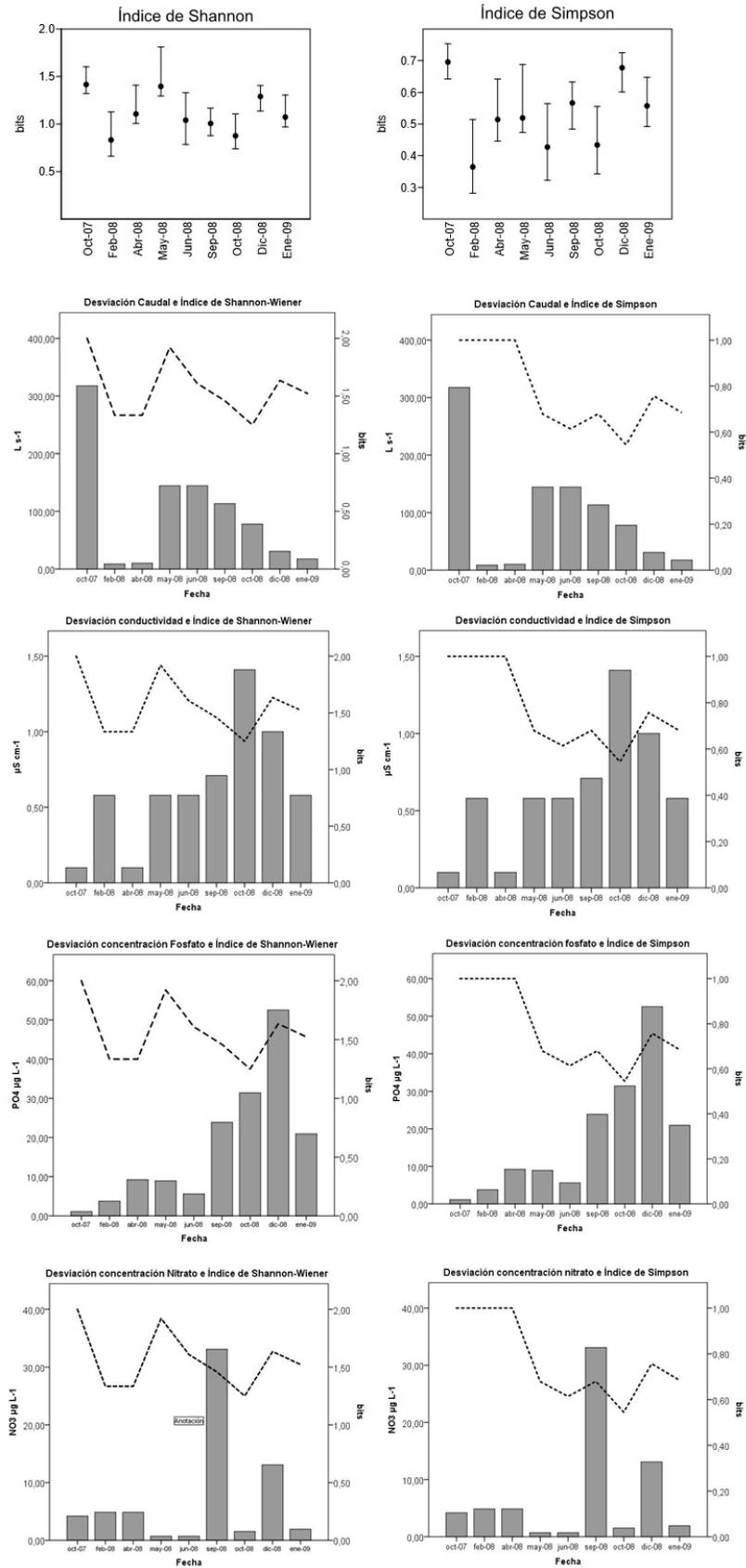


Figura 5. Valores de diversidad de Shannon (H') y Simpson (S) y comparación con la desviación estándar de las variables ambientales significativas registradas en el tramo del arroyo Tota

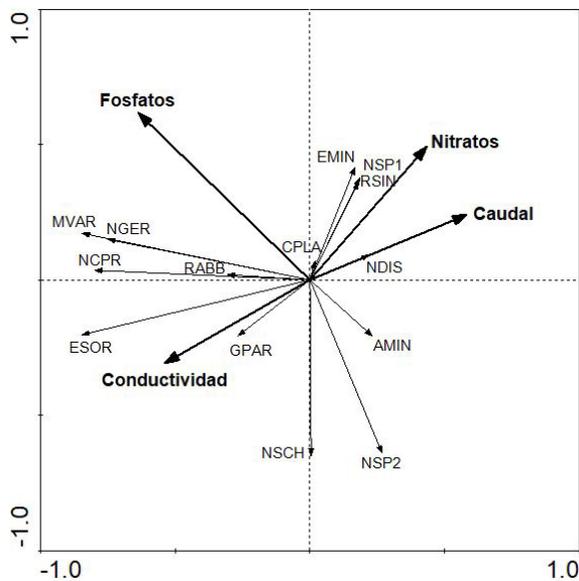


Figura 6. Gráfico generado a partir del análisis de redundancia para las variables ambientales significativas y las especies de diatomeas con mayor representatividad

Hooz A. Chaparro por su trabajo de campo y laboratorio. La bióloga Edna Pedraza contribuyó con la taxonomía de las diatomeas. José Alejandro Cuéllar C. apoyó la ejecución de los análisis estadísticos. La familia Castro-Rebolledo facilitó las condiciones óptimas para el trabajo en Tota. Mis agradecimientos igualmente para el Dr. Sergi Sabater de la Universidad de Girona (España) y para los pares evaluadores, por sus aportes sustanciales al manuscrito.

Referencias

Altermatt, F. (2013). Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquat. Ecol.* **47**: 365-377.

Besemer, K., Singer, G., Quince, C., Bertuzzo, E., Sloan, W., Battin, T. J. (2013). Head are critical reservoirs of microbial diversity for fluvial networks. *Proc R Soc B.* **280**: 20131760.

Biggs, B & Smith, R. (2002). Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnol. Oceanogr.* **47**: 1175-1186.

Butturini, A., Sabater, S., Romani, A.M. (2009). La química de las aguas. Los nutrientes. En: A. Elozeigi & S. Sabater (editores). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA. Bilbao. p. 97-116.

Castro, M.I. & Donato, J.C. (2008). El entorno natural del río Tota. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. Procciditor. Bogotá. p. 73-79.

Castellanos, L. (2004). *Disturbios naturales y sucesión de diatomeas en un río andino (Tota, Boyacá)*. Tesis de Maestría – Biología – Línea Ecología. Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia. 102 p. y anexos.

Chaparro- M, H.A. (2010). *Respuestas estructurales y funcionales de las comunidades de algas bénticas a la entrada de nutrientes en un río andino*. Tesina. Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Girona. 37 p.

Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L., Longino, J.T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology.* **5** (1): 3-21.

Donato, J.C. & Galvis, G. (2008). Tipología de ríos colombianos. Aspectos generales. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. Procciditor. Bogotá. p. 27-51.

Donato-R, J.C, Morales-D, S. J., Castro-R, M.I. (2010). Effects of eutrophication the interaction between algae and grazers in an Andean stream. *Hydrobiologia.* **657**: 159-166 Doi: 10.1007/s10750-010-0194-y

Donato- R, J., Abuhatab, Y., Sabater, S. (2014). Epilithic biofilm metabolism during the high water flow period in an Andean Neotropical stream. *Hydrobiologia.* **728**: 41-50 Doi: 10.1007/s10750-014-1804-x

Donato-R, J. & Sabater, S. (2014). Presentación. *Acta Biológica Colombiana. Water special issue.* **19** (1): 1.

Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., et al. (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews.* **81**: 163-182.

Finn D.S., Bonada, N., Múrria, C., Hughes, J. M. (2011). Small but mighty: Headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *J.N. Am. Benthol. Soc.* **30** (4): 963-980

Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S., Bini L.M. (2015). Metacommunity organization, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology.* **60**: 845-869.

Higgins, J., Bryer, M. T., Khouri, M. L., Fitzhugh, T. (2005). A freshwater classification approach for biodiversity conservation planning. *Conservation Biology.* **19** (2): 43-445.

Krammer, K. (2002). *Diatoms of Europe, Volume 3: Diatoms of The European Inland Waters and Comparable Habitats*. H. Lange-Bertalot (Editor). A.R.G Gantner Verlag K. G. Stuttgart. 584 p.

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. (1986). *Bacillariophyceae 1, Teil: Naviculaceae. Süßwasserflora Von Mitteleuropa*. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Jena. 876 p.

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. (1991a). *Bacillariophyceae 3, Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora Von Mitteleuropa. 1/4. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Jena. 598 p.*

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. (1991b). *Bacillariophyceae 4, Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) Und Gomphomena. Süßwasserflora Von Mitteleuropa. Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Jena, Germany. 437 p.*

Lange-Bertalot, H. (1993). 85 New Taxa Und Über 100 Weitere Neu Definierte Taxa Ergänzend Zur Süßwasserflora Von Mitteleuropa. Vol 2/1-4. *Bibliotheca Diatomologica, Band 27, J. Cramer. Stuttgart. 454 p.*

Lange-Bertalot, H. (2001). *Diatoms of The European Inland Waters and Comparable Habitats. Diatoms of Europe, Volume 2*. H. Lange-Bertalot (Editor). A.R.G Gantner Verlag K. G. Stuttgart. 526 p.

Parsons M. & Thoms M.C. (2007). Hierarchical patterns of physical-biological associations in river ecosystems. *Geomorphology.* **89**: 127-146.

- Peterson, C.G.** (1987). Influences of flow regime on development and desiccation response of lotic diatom communities. *Ecology*. **68** (4): 946-954.
- Potapova M. & Charles D.F.** (2003). Distribution of benthic diatoms in U.S. rivers in relation to conductivity and ionic composition. *Freshwater Biology*. **48**: 1311-1328.
- Potapova M. & Charles D.F.** (2009). Benthic diatoms in USA rivers: Distributions along spatial and environmental gradients. *Journal of Biogeography*. **29**: 167-187.
- Primack, R.B & Ros, J.** (2002). Introducción a la Biología de la conservación. Ariel. Barcelona. p. 174.
- Ricklefs, R.** (1997). Community diversity: Relative roles of local and regional process. *Science. New Series*. **235** (4785): 167-171.
- Rivera, C.A. & Donato, J.C.** (2008). Influencia de las variaciones hidrológicas y químicas sobre la diversidad de diatomeas bénticas. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. Proceditor. Bogotá. p. 83-101.
- Sabater, S.** (2008). Prólogo. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. pp. 1-3. Proceditor. Bogotá. p. 1-3.
- Soininen, J., Paavola, R., Muotka, T.** (2004). Benthic diatom communities in Boreal streams: Community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography*. **27**: 330-324.
- Stendera S., Adrian R., Bonada N., Cañedo-Argüelles M., Hugueny B., Januschke K., et al.** (2012). Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: A review. *Hydrobiologia*. **696**: 1-28.
- Thompson, B.** (1984). Canonical correlation analysis: uses and interpretations (Newbury Park, CA, Sage Publications) (ERIC Document Reproduction Service No. ED 199 269).
- Tonkin J.D., Heino J., Sundermann A., Haase P., Jähnig S.C.** (2016). Context dependency in biodiversity patterns of central German stream metacommunities. *Freshwater Biology*. **61**: 607-620.
- World W - WWFF.** (2006). Informe planeta vivo. World Wildlife Fund.