

Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional de insectos acuáticos al disturbio antropogénico en ríos de zonas bajas y de Piedemonte de Colombia

Hernando Ovalle Serrano

Trabajo de grado como requisito para optar al título de Magister en Biología

Director

Hans Wolfgang Riss

Senior Research Scientist

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Maestría en Biología

Bucaramanga

2017

Dedicatoria

A mi familia; Mi esposa Catalina y mis hijas Marialuna, Violeta y Alicia.
Las raíces del amor han ido creciendo y se han fortalecido, tú eres el tronco
donde se sostienen y materializan los sueños. Las flores nuestras hijas
adornan y llenan de color cada paso que damos, por ti y para ellas
todo mi amor.

Agradecimientos

A mi esposa Catalina; por su amor, fuerza y comprensión en cada momento.

Agradezco infinitamente a mi director y gran amigo Wolfgang por sus consejos en lo académico, profesional, personal y especialmente por su buen humor a pesar de todo.

Astrid Lorely Pimienta Rueda, Líder del Departamento de Servicio Técnico de Laboratorio Downstream del Instituto Colombiano del Petróleo- ECOPETROL S.A, quien apoyo este sueño no solo académico sino profesional.

A Luddy Patricia Nieto Estevez quien durante casi 8 años de compartir profesionalmente momentos agradables y difíciles me dejo buenas enseñanzas no solo lo profesional sino lo personal y sobre todo agradezco toda la comprensión y su sentido de lo humano durante el primer año de mis hijas.

Mi colega y amiga Yasmin Plata Diaz, con ella iniciamos todo este proceso de la maestría y me animo mucho tanto al inicio como al final. A la familia con quienes cruzamos nuestros lazos.

A mis colegas y excompañeros del Laboratorio de Biotecnología quienes aportaron en este trabajo Patricia Jaime (macroinvertebróloga por excelencia), Ivonne Tatitana Latorre (ecóloga de

los macroinvertebrados), Libia Carolina Gonzales (Macroinvertebrologa), Rosa Bohórquez (Los invertebrados en general), Jhonatan Gutierrez (apasionado por los macroinvertebrados) y Giovanni Espinel (La fotografía).

A los profesores de la escuela de biología Daniel Miranda Esquivel y Martha Patricia Ramírez quienes estuvieron muy pendientes en la etapa final.

A tres profesores quienes fueron un gran aporte académico durante la maestría: Daniel Miranda Esquivel, Mauricio Torres y Lili Roa Fuentes.

Charlas y otras discusiones a mis compañeros de cohorte Raul Rodriguez y Yasmin Plata.

En general a los tres directores de la maestría que pasaron entre 2013 y 2017; profesora Maria Isabel Criales y profesores Jorge Luis Fuentes y Börj Reu.

A los jurados del presente documento por sus valiosos aportes.

Aunque no tiene figura física el destino nos pone a todos en el momento y lugar indicado.

Contenido

	Pág.
Introducción	18
1. Hipótesis	25
2. Objetivos	26
2.1 General	26
2.2 Específicos	26
3. Marco Teórico	27
3.1 Disturbio antropogénico.....	27
3.2 Rasgos biológicos de los insectos acuáticos	30
3.3 Diversidad Funcional en ecosistemas lóticos	33
4. Métodos.....	35
4.1 Consideración inicial	35
4.2 Área de Estudio.....	36
4.3 Factor Geográfico	37
4.4 Categorización de la intensidad del disturbio antropogénico	40
4.5 Muestras fisicoquímicas.....	41
4.6 Variables hidroecomorfológicas.....	42
4.7 Insectos Acuáticos.....	42
4.8 Asignación de rasgos biológicos.....	43

4.9 Análisis.....	45
4.9.1 Análisis descriptivo de matriz fisicoquímica e hidrocomorfológica.....	45
4.9.2 Depuración matriz taxonómica.	46
4.9.3 Métricas de diversidad taxonómica y funcional	46
4.10 Composición taxonómica y funcional y las variables ambientales	47
4.10.1 Composición taxonómica.....	47
4.10.2 Composición funcional	48
4.11 Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional al disturbio antropogénico	49
5. Resultados.....	50
5.1 Aspectos limnológicos de los ríos.....	50
5.1.1 Características fisicoquímicas.....	50
5.1.2 Características hidrocomorfológicas de los ríos.	56
5.2 Composición Taxonómica y Funcional de Insectos Acuáticos.....	57
5.2.1 Composición y Diversidad Taxonómica	57
5.2.2 Relación de la composición taxonómica y variación ambiental	62
5.2.3 Composición de rasgos biológicos.....	64
5.2.4 Relación de la composición funcional y variación ambiental	67
5.2.5 Diversidad funcional.....	69
5.3 Variación de composición taxonómica y funcional a factores ambientales.....	72
5.3.1 Composición taxonómica y factores ambientales	72
5.3.2 Rasgos biológicos y factores ambientales.....	75
5.4 Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional al disturbio antropogénico.	81
6. Discusión.....	84

7. Conclusiones 95

Bibliografía 97

Apéndices..... 105

Lista de Figuras

	Pág.
<i>Figura 1.</i> Distribución geográfica de los puntos de muestreo fisicoquímico, hidroecomorfológico y hidrobiológico.	37
<i>Figura 2:</i> Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas. El componente 1 y 2 explican el 50,8 % y 11,9% respectivamente. Los números indican los grupos formados por las variables.	55
<i>Figura 3.</i> Análisis de correspondencia múltiple con variables asociadas a la modificación del paisaje.	56
<i>Figura 4.</i> Análisis de múltiples factores con variables hidroecomorfológicas.	57
<i>Figura 5</i> Curva de acumulación de especies. El color gris representa la desviación estándar. Producida de la aleatorización del orden de las muestras.	60
<i>Figura 6.</i> Media y variación de la riqueza en las categorías de contaminación. CR=Sitios con baja intervención o de referencia. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta.	63
<i>Figura 7.</i> Ordenación de las estaciones de muestreo de acuerdo a la abundancia relativa de los insectos acuáticos. La elipse representa los grupos formados de acuerdo al criterio de contaminación. Los símbolos representan regiones limnológicas Valor de stress= 0,16. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de	

contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta..... 64

Figura 8. Riqueza de rasgos biológicos por modo alimenticio. Filt=Filtrador, Cole= Colector, Depr=Deprador, Rasp=Raspador, Troz=Trozador. 65

Figura 9. Riqueza de rasgos biológicos de forma del cuerpo. Tron=truncado, Dors= dorso-ventralmente aplanado, Redon =redondeado y Hidro=hidrodinámico, Tubu=Tubular. 65

Figura 10. Riqueza de rasgos biológicos de tipo de locomoción o hábito. Atad=fijo, Exca=excavador, Trep=trepador, Agar=Agarrador, Plan=planctonico, Pati=patinador, Rept= reptador, Nada=nadador. 66

Figura 11. Riqueza de rasgos biológicos de respiración. Atmospheric_br=atmosférica, Cutaneous = cutánea, plant breathers = plantas, spiracular gills= branquias espiraculares. Temporary air store= plastron, tracheal gills= branquias traquedas. 67

Figura 12. Contribución porcentual de los rasgos biológicos. A) Forma del Cuerpo, B) Modo de alimentación, C) hábito o locomoción, D) Respiración. 1) Región ecohidrográfica 1=Rca_Ccata, 2=Rca_Rsjm, 3=Rsv_Amaz, 4=Rta_Alto_And, 5=Rta_Cc_Vor_Sur_Ce, 6=Rta_Coc_Voc_Sur, 7=Rta_Coc_Vor_Pati_Cau, 8=Rta_Cor_Voc, 9=Rta_Cor_Vor, 10=Rtb_Altll, 11=Rtb_Piell, 12=Rvinterand. 2) US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta. 69

Figura 13. Valores promedio y dispersión de los diferentes valores de las métricas de diversidad funcional en las 5 categorías de intervención antrópica. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta. 71

Figura 14. (elemento 1): Análisis directo de gradientes CCA en el cual se establece el valor

de importancia de las variables físico-químicas sobre la ordenación de los insectos acuáticos.

Sitios y variables ambientales 74

Figura 15. (elemento 2): Análisis directo de gradientes CCA en el cual se establece el valor

de importancia de las variables físico-químicas sobre la ordenación de los insectos acuáticos.

Taxones y variables ambientales 74

Figura 16. Diagrama RLQ seleccionado los ejes 1 y 2 proyectado los sitios y su categoría

de contaminación. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia dese la didique a mi novia y ahora me quiere mas que nunca :v contaminación.

PR= Sitios con intervención o contaminación alta 76

Figura 17. (elemento 1): Diagrama RLQ seleccionado los ejes 1 y 2 proyectado las variables

ambientales. 77

Figura 18. (elemento 2): Diagrama RLQ seleccionado los ejes 1 y 2 proyectado los rasgos

biológicos..... 78

Figura 19. Correlación de los rasgos biológicos basado en una permutación de los sitios y

especies utilizando el análisis “fourth-corner”. Celdas rojas indican correlación significativa

($p < 0,01$) y positiva, celda azul correlación significativa ($p < 0,05$) y negativa. Celdas grises

correlaciones no significativas ($p > 0,05$). 79

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. <i>Regiones limnológicas del área de estudio.</i>	38
Tabla 2. <i>Categorías de contaminación establecidas a priori y distribución de casos.</i>	41
Tabla 3. <i>Categorías de calidad de agua de acuerdo al ICA</i>	49
Tabla 4. <i>Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Magdalena. LC=Límite de cuantificación</i>	51
Tabla 5. <i>Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Amazonas. LC=Límite de cuantificación</i>	52
Tabla 6. <i>Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Orinoco. LC=Límite de cuantificación</i>	53
Tabla 7. <i>Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Caribe. LC=Límite de cuantificación</i>	54
Tabla 8. <i>Relación de la composición taxonómica de los insectos acuáticos en 341 puntos de muestreo. *Se muestran las 5 familias más sobresalientes en riqueza de géneros y abundancia de individuos.</i>	58
Tabla 9. <i>Atributos colectivos y emergentes de las comunidades de insectos acuáticos para cada una de las ecoregiones estudiadas. (n)= número de muestras.</i>	61
Tabla 10. <i>Análisis de varianza de la composición taxonómica entre las regiones limnológicas que presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$). Regiones con un número de muestras</i>	

<i>menor a 20 fueron excluidas.</i>	62
Tabla 11. <i>Valores promedio de las métricas de diversidad funcional para cada región limnológica.</i>	70
Tabla 12. <i>Resumen de valores de análisis RLQ</i>	75
Tabla 13. <i>Clasificación de rasgos biológicos frente a la respuesta a dos extremos de la intensidad de disturbio antropogénico.</i>	80
Tabla 14. <i>Test múltiple de Mann-Whitney: Índices taxonómicos vs categorías de calidad. Valores de p corrección de Bonferroni. Riq=Riqueza de taxones, H' =Diversidad de Shannon, H'Riq=Riqueza de Shannon. n.s =no significativo.</i>	81
Tabla 15: <i>Test múltiple de Mann-Whitney: Índices funcionales vs categorías de calidad. Valores de p corrección de Bonferroni; n.s. =no significativo, FRao=índice de entropía funcional, FRic=Riqueza funcional, FEve= Regularidad funcional, FDiv= Dispersión funcional.</i>	82
Tabla 16. <i>Modelo lineal generalizado relacionado la respuesta de los componentes de la diversidad taxonómica (Taxa) y funcional (Fun) a la intensidad del disturbio antropogénico (IDA) y región limnológica (bg); con el tipo de sustratos (Sus) o modificación del paisaje (Pai). VE: Porcentaje de varianza explicada. * = relación estadísticamente significativa (p<0.05). † = variable con coeficientes no significativos (p≥0.05).</i>	83

Lista de Apéndices *

Apéndice A. Listado taxonómico de insectos acuáticos

Apéndice B. Rasgos biológicos insectos acuáticos

* Ver documentos adjuntos en el CD-ROM

Resumen

Título: Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional de insectos acuáticos al disturbio antropogénico en ríos de zonas bajas y de Piedemonte de Colombia *

Autor: Hernando Ovalle Serrano **

Palabras clave: Diversidad, insectos, acuáticos, antropogénico, Zonas bajas

Descripción

Los impactos antropogénicos que están alterando las propiedades ecológicas de nuestro planeta durante el pasado reciente delimitan la época del Antropoceno; sin embargo, siendo una clasificación no libre de controversias. Debido su efecto de degradación de ecosistemas y reducción de diversidad biológica, se los pueden entender como "disturbio antropogénico". La relación entre el disturbio antropogénico y la diversidad numérica de especies ha sido evaluada hace varias décadas y en un muchos estudios científicos. Sin embargo, solo durante los últimos años se ha observado un creciente interés hacia una aproximación a la diversidad funcional a partir de los rasgos biológicos de especies - particularmente por su significancia ecológica. El presente trabajo examina las relaciones entre la composición taxonómica y funcional de comunidades de insectos acuáticos y los componentes ambientales junto con las características del hábitat, poniendo énfasis en los efectos que exhiben la intensidad del disturbio. Para este análisis se utilizó una base de datos fisicoquímicos, hidrogeomorfológicos y biológica de 327 puntos de muestreo en ríos de zonas bajas y de piedemonte de Colombia. Se establecieron a 268 taxones de insectos acuáticos rasgos funcionales relacionados con el hábito trófico, la locomoción, respiración y forma del cuerpo través de métodos multivariados de gradientes directos. Como medida de la intensidad del disturbio antropogénico se calculó un índice de integridad fisicoquímica que se relacionó con las diversidades taxonómica y funcional. Los resultados evidenciaron que los rasgos biológicos como el grupo trófico (colector), forma del cuerpo (tubular) y tipo de respiración (cutánea) mostraron alta correlación con las variables asociadas al disturbio antropogénico. La variación en la diversidad funcional mostró una respuesta débil cuando se tuvo en cuenta solo la intensidad del disturbio, sin embargo, al incluir otros aspectos ecológicos mejor la respuesta de la diversidad funcional.

* Trabajo de grado

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Maestría en Biología Director: Hans Wolfgang Riss Senior Research Scientist

Abstract

Title: Response of taxonomy and functional diversity of aquatic insects to antropic disturbance in streams of lowlands and foothills of Colombia *

Author: Hernando Ovalle Serrano**

Keywords: Diversity, insects, aquatic, antropogenic, low zones

The anthropogenic impacts which are changing ecological properties of our planet during the recent past delimit the era of the Antropoceno; however, being a classification not without controversies. Due to their effect of degradation y reduction of biological diversity, they can be understood as "anthropogenic disturbance". The relationship between anthropogenic disturbance and species diversity has been evaluated for decades and in various scientific studies. However, only during the last years, an increasing interest in the approximation of functional diversity based upon biological traits of species has been observed - specifically due to their ecological significance. In the present study, the relationships between taxonomic and functional structures of benthic communities and environmental components that determine anthropogenic disturbance along with habitat characteristics were analyzed, at with the effects of intensity and extent of disturbance were focused. For this analysis, a data base encompassing physico-chemical, ecomorphological, and biological specifications from 327 sampling points in lowland and foothill rivers of Colombia was used. Functional traits related to trophic habit, locomotion, breathing, and body shape were assigned to 268 taxa of aquatic insects using multivariate analysis of direct gradients. As a measure for the intensity of anthropogenic impact, a physico-chemical integrity index was calculated which was put into relation to taxonomic and functional diversities. The results revealed that the functional structure showed the strongest relation with disturbance and ecomorphology. The reaction of functional diversity to anthropogenic disturbance is characterized by an increase at intermediate values and a decrease at the extremes. Against this background, the functional approach using biological traits allows to obtain an ecological interpretation of natural environmental gradients and anthropogenic disturbance by river pollution. Finally, this information can be useful for the interpretation and evaluation of functioning and tolerance of ecosystem services of freshwaters.

* Trabajo de grado

** Faculty of Sciences, School of Biology, Masters in Biology Director: Hans Wolfgang Riss Senior Research Scientist

Introducción

A nivel mundial durante el último siglo los ecosistemas acuáticos han visto modificadas sus propiedades físico-químicas y de la misma manera el paisaje que los rodea debido a diferentes tipos de actividades humanas que se desarrollan en su franja proximal y directamente sobre estos. El componente negativo que tiene cada una de las diferentes actividades humanas difiere de acuerdo al tipo de impacto generado, e incluso en muchas regiones estos efectos son acumulativos o actúan de manera sinérgica, lo cual acelera la degradación de los ecosistemas acuáticos (Dudgeon et al. 2006).

Las principales causas del disturbio antropogénico sobre los cuerpos de agua son la expansión agrícola, extracción de agua, deforestación, construcción de represas e hidroeléctricas, piscicultura, así como vertimientos industriales y urbanos. Estos fenómenos tienen un impacto directo en la hidrología, biodiversidad, el hábitat ripario, acidez, presencia de elementos tóxicos o aumento de la toxicidad, contaminación orgánica y la presencia de disruptores endocrinos (Malmqvist & Rundle 2002).

En los ríos de la región neotropical se presenta una mezcla de todas las actividades anteriormente mencionadas y un efecto acumulativo de la combinación de impactos, específicamente por el uso inadecuado del suelo, la falta de control ambiental a las actividades humanas y un aprovechamiento no sostenible de recursos naturales. Además de esto, una política económica inapropiada ha conducido a que en la actualidad al menos el 80% de los ecosistemas acuáticos estén en amenaza a consecuencia de actividades como la ganadería, agricultura,

minería, energía, hidrocarburos y expansión urbana (Tognelli et al. 2016). En Colombia, las cuencas hidrográficas del caribe y magdalena muestran la mayor presión de los sectores minero, agrícola y pecuario, además del creciente uso para generación de energía y consumo industrial (IDEAM 2015).

La biodiversidad es el atributo biótico comúnmente utilizado en el monitoreo temporal y espacial para la evaluación de los efectos de origen natural y antropogénico sobre la calidad o salud de los ecosistemas (Buckland et al. 2011). La *diversidad taxonómica* es una de las métricas más ampliamente utilizadas para evaluar o describir patrones a lo largo de un gradiente ambiental; esta es básicamente el número de especies de una comunidad dada la abundancia y la riqueza.

Un concepto alternativo, más allá de la estimación de atributos a nivel de especies, es la *diversidad funcional* que se refiere a los valores o rango de la variación de rasgos biológicos (fisiología, comportamiento, fonología y morfología) de las especies encontradas en una comunidad que están relacionados con el funcionamiento de un ecosistema y los cambios generados por el disturbio antropogénico (Tilman 2001).

En los ecosistemas acuáticos los factores abióticos limitantes para las comunidades biológicas se resumen en cuatro componentes; 1) factores químicos, 2) factores físicos, 3) factores geomorfológicos y 4) factores hidrológicos (Allan & Castillo 2007, Lampert & Sommer 2007). Algunos estudios han demostrado la relación y/o el aporte de cada variable en los patrones de distribución espacial de los organismos acuáticos, específicamente de los insectos acuáticos de ecosistemas lóticos de regiones neotropicales (Statzner & Higler 1986, Vinson & Hawkins 1998). En este trabajo, los componentes químicos y físicos hacen referencia a las variables relacionadas con dichos atributos (ej. pH, nutrientes, conductividad, etc), mientras que los

factores geomorfológicos e hidrológicos son resumidos en un componente denominado hidroecomorfológico que integra atributos como tipo de sustrato (microhábitats), flujo, tipo de corriente, profundidad, ancho, pendiente, estado de la vegetación riparia y actividades humanas próximas al sitio de muestreo.

El disturbio ecológico cuantifica la variación y cambio en una ecosistema producido por un factor natural (incendios, inundación, sequías, etc) que presenta unos atributos predecibles en frecuencia, magnitud e intensidad (Poff 1992). Por otro lado, el rol de las actividades humanas como disruptores de la evolución de los ecosistemas y las especies ha cobrado relevancia ya que el efecto acumulativo ha tenido repercusiones a nivel global y se le ha llamado a esta era no geológica el antropoceno (Steffen et al. 2011) . En este sentido, se define aquí el *disturbio antropogénico* como el papel que tiene la intensidad y extensión de las actividades humanas actuales como potencial mecanismo de cambios en la respuesta evolutiva de las especies (rasgo biológicos) y la biodiversidad (Sullivan et al. 2017).

Los efectos del disturbio antropogénico afectan la biodiversidad acuática a nivel local y regional (Maloney et al. 2011). Sin embargo, discriminar el aporte del disturbio natural del antropogénico en términos cuantitativos es complejo, debido a la multiplicidad de relaciones e interconexiones que se presentan en este tipo de ecosistemas, donde la conectividad es uno de los principales responsables de mantener la alta biodiversidad, así como la interacción entre la geomorfología y la dinámica fluvial (Ward 1998, Carrara et al. 2012). Por otro lado, Resh et al. (2012) señalan una variación espacial y temporal de la biodiversidad en ríos a causa del disturbio antropogénico sobre. En el primer caso, se afecta extremadamente a los microhábitats, mientras que en el segundo se puede asumir un rango temporal que se extiende desde días (ej. sustancias

tóxicas) hasta siglos (ej. represas). Por último como señalan los mismo autores, la frecuencia, intensidad y duración es variable incluso a nivel local.

En los ríos de la región tropical aún son escasos los estudios que muestren la relación entre los factores ambientales y la biota acuática . El conocimiento de estas relaciones es esencial ya que puede ser usada en el estudio de los impactos antropogénicos. Una de las principales áreas que requieren mayor atención es la relación entre factores ambientales y los patrones de diversidad funcional, donde los macroinvertebrados acuáticos juegan un rol definitivo (Ramírez & Gutiérrez-Fonseca 2014). En este sentido y teniendo en cuenta la complejidad de las interacciones entre los componentes físicos del ecosistema y las alteraciones antrópicas, el presente realizado en ecosistemas lóticos de tierras bajas y piedemonte estudio abordó las siguientes preguntas de investigación:

- ¿Las características fisicoquímicas y hidrogeomorfológicas afectan la frecuencia y la abundancia relativa de rasgos biológicos tales como el grupo funcional trófico, el tipo de respiración, la locomoción y la forma del cuerpo?
- ¿Es posible discriminar a través de la respuesta de la diversidad taxonómica y funcional el papel del disturbio antropogénico y las condiciones naturales?
- ¿En la variación de la diversidad funcional se refleja mejor la intensidad de disturbio antropogénico que la diversidad taxonómica?

Por tal motivo, se ha planteado como objetivo general de este estudio describir la variación en la riqueza, composición, rasgos biológicos, diversidad taxonómica y funcional de los insectos acuáticos bajo el efecto del gradiente de intensidad del disturbio antropogénico en ríos de zonas bajas y piedemonte de las cuencas hidrográficas del Magdalena y Orinoco de Colombia.

Se espera de esta manera relacionar las variables locales que intervienen en la distribución de los organismos y los correspondientes rasgos biológicos de las especies de insectos acuáticos. Así como, describir cuales rasgos biológicos podrían predecir las principales características de los ríos neotropicales y aportar información relevante sobre el papel que tiene el disturbio antropogénico, lo cual constituye en un importante aporte al entendimiento de este tipo de ecosistemas.

Relacionar los rasgos biológicos con los factores ambientales ofrece muchas ventajas comparativas en su interpretación con respecto a la aproximación taxonómica (McGill et al. 2006). El estudio de una especie a partir de sus rasgos biológicos brinda la información más directa sobre cuales atributos pueden encontrarse en un ambiente determinado; así como el descrito en el concepto del “hábitat templet” (Southwood 1977), además la interacción entre las especies (Violle et al. 2007) y la contribución de la especie al funcionamiento del ecosistema (Cadotte et al. 2011). De esta forma, los rasgos funcionales están altamente relacionados con la función y procesos de los ecosistemas. La comprensión de la estructura de las comunidades y el papel que juegan los rasgos biológicos pueden ayudar entender mejor el cambio de la biodiversidad a lo largo de un gradiente de disturbio; en este caso antropogénico.

La información de los rasgos funcionales además de su interpretación individual, puede ser agrupada de forma unidimensional o multidimensional y representarse sintéticamente como la diversidad funcional (Schleuter et al. 2010). La diversidad funcional como un valor intrínsecamente asociado a los procesos en los ecosistemas permite utilizarla como una herramienta para predecir los cambios funcionales causadas las actividades humanas (Petchey & Gaston 2006). Dicha relación podría resultar en un acercamiento más holístico hacia el

funcionamiento de los ecosistemas que el únicamente taxonómico (Hillebrand & Matthiessen 2009, Sattler et al. 2014).

En los ecosistemas lóticos, los insectos acuáticos constituyen una parte importante de la riqueza y biomasa de macroinvertebrados acuáticos. De acuerdo con Tachet et al. (2000), los rasgos biológicos de los insectos acuáticos corresponden a un total de 22 grupos de rasgos, dentro de los cuales los más comunes están relacionados con los modos de alimentación, forma del cuerpo, tamaño, respiración y hábito de locomoción. En la región neotropical, han sido pocos los estudios que relacionan los rasgos biológicos y el disturbio antropogénico, los más sobresalientes son los de Fossati et al. (2003), Tomanova & Usseglio-Polatera (2007a), Tomanova et al. (2008a), Chará-Serna et al. (2010), Reynaga & Santos (2013) y González-Trujillo (2016a). Por otro lado, la relación de la diversidad funcional de insectos acuáticos y la algunas variables fisicoquímicas y del paisaje solo se encuentra el estudio de (Colzani et al. (2013).

Lo anterior refleja la necesidad de realizar nuevos estudios y profundizar sobre los patrones de la diversidad funcional en este tipo ecosistemas lóticos, particularmente si se tiene en cuenta su alta variabilidad asociada a las propiedades fisicoquímicas y del paisaje, en esta región.

En este sentido, los ríos de Colombia de las zonas bajas y piedemonte presentan una variación natural y características propias, asociadas por un lado a la geología y el gradiente altitudinal que configuran hábitats particulares para los insectos acuáticos. Adicionalmente, dichos ríos experimentan una modificación o alteración por las diferentes actividades humanas predominantes en la región del estudio.

En el presente estudio para relacionar la composición taxonómica y los rasgos biológicos con las variables asociadas al disturbio antropogénico y evaluar la diversidad taxonómica y funcional con dichas variables, se utilizó la base de datos de los planes de monitoreo realizados en

cumplimiento a disposiciones legales por Ecopetrol S.A. y los datos del proyecto interno de Instituto Colombiano del Petróleo para el desarrollo de bioindicadores de la calidad ecológica en ríos de zonas bajas y piedemonte de Colombia. Dicha base de datos incluye datos de variables fisicoquímicas del agua y características ecomorfológicas del hábitat. La asignación de rasgos biológicos a cada taxón fue realizado teniendo en cuenta los trabajos previos publicados sobre el tema en ríos de zonas neotropicales.

La exploración y asociación de los rasgos biológicos y composición taxonómica con las variables abióticas fueron realizadas a través de métodos multivariados directos de gradientes (RLQ, Fourth Corner, CCA). Se aplicó un índice integral de calidad fisicoquímica para explorar el patrón de la diversidad taxonómica y funcional en función del gradiente ambiental. Dicho índice fue correlacionado con métricas del descriptores de la diversidad taxonómica y funcional.

En el presente trabajo se espera que los rasgos biológicos de los insectos acuáticos se varíen en su frecuencia y abundancia con la variación en los atributos fisicoquímicos e hidroecomorfológicos de los ecosistemas lóticos, y esta forma corroborar su utilidad como predictores de la variabilidad ambiental natural y por el efecto del disturbio antropogénico. Por otro lado, demostrar el tipo de relación y dependencia que existe en las respuestas de la diversidad taxonómica y funcional sobre el gradiente de disturbio antropogénico en ecosistemas lóticos de la región neotropical. Por último, la contribución en el conocimiento taxonómico y funcional es relevante, dada la extensión espacial cubierta por los datos analizados.

1. Hipótesis

El disturbio antropogénico es un evento no natural responsable de cambios a nivel físico-químicos e hidroecomorfológicos en los ecosistemas lóticos, afectando directamente a la composición y diversidad taxonómica y funcional de los insectos acuáticos, en este sentido las hipótesis de presente trabajo son las siguientes:

- La frecuencia y abundancia taxonómica y de los rasgos biológicos de los insectos acuáticos corresponde a la variación de los atributos físicoquímicos, hidroecomorfológicos y la intensidad del disturbio antropogénico.
- Comparado con los factores ambientales naturales, la intensidad del disturbio antropogénico en los sistemas lóticos explica la mayor parte de las relaciones numéricas de la taxonomía y los rasgos biológicos de los insectos acuáticos.
- La diversidad funcional refleja la intensidad del disturbio antropogénico de mejor manera que la diversidad taxonómica.

2. Objetivos

2.1 General

Describir la variación en la diversidad taxonómica, rasgos biológicos y diversidad funcional, de los insectos acuáticos, y su relación con la variación ambiental y bajo el efecto del gradiente de intensidad del disturbio antropogénico en ríos de zonas bajas y piedemonte de las cuencas hidrográficas del Magdalena, Amazonia, Orinoco y Caribe de Colombia.

2.2 Específicos

- Caracterizar la composición y riqueza de la comunidad de insectos acuáticos y los rasgos biológicos de los ríos de zonas bajas y piedemonte de Colombia.
- Determinar la relación entre las variables fisicoquímicas e hidrogeomorfológicas con la frecuencia y la abundancia relativa de los rasgos biológicos (grupo funcional trófico, tipo de respiración, forma del cuerpo y locomoción) y la diversidad taxonómica de los insectos acuáticos.
- Evaluar las respuestas de la diversidad taxonómica y funcional frente a la intensidad del disturbio antropogénico.

3. Marco Teórico

En los sistemas acuáticos lóticos, los factores abióticos limitantes para las comunidades biológicas se resumen en cuatro componentes; 1) factores químicos, 2) factores físicos, 3) factores geomorfológicos y 4) factores hidrológicos (Lampert & Sommer 2007, Allan et al. 2012) . Por otro lado, las interacciones biológicas (factores bióticos) representan una alta actividad entre productores y consumidores. Los productores primarios dentro del sistema están dominados por algas perifíticas y de manera indirecta por el aporte de material alóctono proveniente de la vegetación riparia (ej. hojarasca, ramas, flores, frutos y semillas)(Verneaux et al. 2004, Hauer & Lamberti 2011). Como eje central de los principales enlaces tróficos en los ríos, se encuentran los insectos acuáticos desempeñando el rol de productores secundarios y consumidores, constituyéndose de esta manera como componentes claves del flujo de materia y energía (Cummins 1974).

3.1 Disturbio antropogénico

En la mayoría de las publicaciones relacionadas con el disturbio natural en los sistemas lóticos, se ha enfatizado en los cambios estacionales de los regímenes de flujo y su relación con la estabilidad del lecho, la desecación o inundación de las zonas de la orilla, eventos de precipitación no predecibles y los pulsos de inundación. La escala espacial y temporal juega un papel importante, pues determinan la frecuencia y la intensidad del disturbio. Por ejemplo, se ha

evaluado el efecto desde la escala del microhábitat hasta el nivel de cuenca que ha sido sujeto a varios experimentos manipulando diferentes variables. Sin embargo, en estos experimentos naturales, el problema se da por las réplicas y la misma manipulación de efecto, el cual no puede ser controlado o medido puntualmente por el efecto propio de corriente (Resh et al. 2012).

El disturbio antropogénico hace referencia a cualquier tipo de actividad realizada por el hombre y potencial mecanismo de cambio en la respuesta evolutiva de las especies, lo cual se expresa en la degradación o daño a la biodiversidad, los ecosistemas y las funciones ecosistémica, además de alterar los ciclos y frecuencia de los disturbios naturales. De acuerdo con Sullivan et al. (2017), los humanos durante los últimos 12000 años hemos venido incrementado las actividades para garantizar la supervivencia lo cual ha tenido repercusiones evolutivas con evidencia de cambios morfológicos en especies no humanas, lo cual se destaca como evento único sobre la escala temporal de la evolución natural en tiempo geológico.

Entendiéndose la palabra disturbio en el contexto de este impacto negativo, si bien no se ajusta al concepto ecológico. En la literatura no se hace una distinción semántica, por lo cual se acepta disturbio humano como un fenómeno que describe cualquier actividad realizada por el hombre que altere, modifique o degrade las condiciones de un ecosistema (Stanley et al. 2010) específicamente si se refieren a las adaptaciones evolutivas que pueden ser expresadas a través los rasgos biológicos presentes en un sitio.

La importancia del disturbio antropogénico es el efecto negativo sobre la biodiversidad, dos importantes factores alteran las propiedades fisicoquímicas y estructurales de los ríos; estos son la alteración del régimen hidrológico y contaminación de las aguas. Además el disturbio antropogénico en ausencia del factor perturbados puede retornar el ecosistema a largo plazo a las condiciones iniciales, una idea muy similar a restauración pasiva de ecosistemas.

La hidrología en los ríos esta conformada por la estructura geológica, procesos geomorfológicos y el tiempo, lo cual moldea el paisaje de los ríos . A menor escala, lo anterior y el clima determina las propiedades hidráulicas y condiciones de flujo, estas directamente regulan la biodiversidad, sea por el estrés hidráulico y/o la variación de caudal a lo largo del año . A lo anterior los organismos acuáticos presentan adaptaciones fisiológicas y anatómicas que permiten sincronizarse con estas variaciones naturales; los patrones fenológicos están fuertemente ligados a la variación de caudal, la forma de cuerpo permite ocupar microhábitats con mayor o menor estrés hidráulico y mecanismos de respiración . La alteración de estas propiedades determina la estructura y atributos funcionales de los comunidades acuáticas

La contaminación de las aguas de los ríos se refiere aquí exclusivamente a cualquier evento con una periodicidad prolongada o intermitente y con cualquier grado de intensidad que tenga la capacidad de alterar las propiedades fisicoquímicas del cuerpo de agua. La alteraciones en los ecosistemas lóticos se da principalmente por aumento en la concentración de metales pesados, sedimentos y nutrientes; todos estos provenientes de diversas actividades humanas. A pesar que los organismos acuáticos presentan diferentes rangos de tolerancia a cambios en las propiedades fisicoquímicas y particulares tipos de contaminación, en general la biodiversidad se ve afectada negativamente, de tal forma que no solo se refleja en la dominancia de los grupos taxonómicos con alta tolerancia sino se puede observar en los rasgos biológicos predominantes que son los mecanismos de adaptación a estas condiciones. Por ejemplo, la reducción de oxígeno determina el tipo o mecanismo de respiración, los sedimentos podrían favorecer aquellos grupos tróficos relacionados la materia orgánica fina o hábitos de locomoción, la acidez está relacionada con respuestas fisiológicas para la osmoregulación y por último, una mezcla de varios tipos de contaminación reduce o alteraría los ciclos de vida o tiempos de generación .

3.2 Rasgos biológicos de los insectos acuáticos

El efecto de la biodiversidad sobre el funcionamiento de un ecosistema es manifestado a través de rasgos, donde un rasgo “es una propiedad medible y bien definida del organismo, usualmente medido a nivel individual y comparado entre especies”. De manera general, un conjunto de rasgos determina dónde puede vivir una especie . Idealmente, estas propiedades podrían incluir tasas de procesos (por ejemplo, tasas de consumo de recursos), y reflejar características específicas de los organismos (existencia de enzimas digestivas específicas). Pero en la mayoría de los casos, tal información es inexistente .

Los cambios en las condiciones ambientales conducen a cambios en las comunidades de animales bentónicos, de allí, muchos indicadores biológicos de contaminación en ríos se enfocan en insectos acuáticos por múltiples ventajas técnicas y económicas que permiten implementarlos en sistemas de bioindicación .

Los macroinvertebrados presentan una longitud mayor a 0.25 mm, juegan un rol importante en los ecosistemas dulceacuícolas al alimentarse de algas, detritos y materia orgánica particulada fina, contribuyendo a los ciclos de carbono y nitrógeno, además de proveer alimento a los niveles tróficos superiores como peces. Sin embargo, el conocimiento sobre la forma en que los rasgos funcionales de ensambles de macroinvertebrados es delineada por los patrones y procesos de los ecosistemas dulceacuícolas necesita ser ampliada (Schmera et al. 2016).

estudiaron la influencia de la geología en comunidades de macroinvertebrados bentónicos, usando sus rasgos de historia de vida como herramientas de evaluación, para definir el estado ecológico de ríos pertenecientes a 4 hidroecoregiones diferentes de una misma zona biogeográfica. Este estudio confirma que la estructura funcional de las comunidades bentónicas

de referencia (descritas en términos de rasgos bioecológicos) no difiere significativamente de acuerdo con la geología, aunque observaron variabilidad (principalmente taxonómica) entre las comunidades. Entonces, diferentes organismos viviendo en zonas biogeográficas distintas con características ambientales similares podrían corresponder a la misma función ecológica.

examinaron si la estacionalidad de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos diferentes (intermitente y otro perenne) de clima mediterráneo en el norte de California se refleja en los rasgos biológicos de los organismos. Los rasgos biológicos de los macroinvertebrados de ríos, que son influenciados por la estacionalidad de factores abióticos y bióticos incluyen la presencia y tiempo de diapausa y emergencia, longevidad de los adultos y voltinismo. Como uno de los principales resultados encontraron que a pesar de la alta variación estacional en abundancia y composición taxonómica, los rasgos biológicos variaron menos y exhibieron estabilidad estacional, lo cual puede ser una consecuencia de condiciones impredecibles de los ambientes de ríos.

presentan la hipótesis que las diferencias climáticas entre regiones templadas y mediterráneas afectan la composición taxonómica y de rasgos biológicos de macroinvertebrados en ríos. Encontraron que la región mediterránea fue caracterizada por organismos con mayores capacidades de dispersión y colonización, sugiriendo que la pérdida de especies en la región templada, causada por extinción o emigración hacia el norte, podría ser compensada por la inmigración de taxones provenientes del sur mediterráneo causando así invasión de especies no nativas. Entonces, el cambio climático probablemente podría tener mayor grado de incidencia en la conservación local de taxones que para la composición de rasgos de las comunidades.

analizaron las comunidades de macroinvertebrados que habitan en ríos bajo condiciones de flujo permanente, intermitente y efímero, en dos épocas climáticas (sequía y lluvia) en el Parque

Natural Munt (Cataluña, España). Registraron que la mayoría de rasgos (por ejemplo, diseminación, reproducción, relación de sustrato), que son más constreñidos por las características de flujos y sustratos locales, no difieren significativamente entre las categorías de flujo. Este patrón, puede ser explicado por los rasgos del clima mediterráneo y particularmente por su alta predictividad estacional, lo cual sirve como un filtro a mayor escala de los rasgos del ciclo de vida, independientemente de las características hidrogeomorfológicas locales. Según los autores, la sequía está relacionada a características de hábitat y a la variabilidad local que favorece organismos con ciertos rasgos, mientras que otros rasgos son independientes de la variabilidad del hábitat y son probablemente afectados por otras variables locales o regionales.

evaluaron la estabilidad de la estructura de la comunidad, basado en la representación de taxones y de rasgos, a través de gradientes geológicos, altitudes, coordenadas geográficas, orden de los ríos y pendientes. Usaron datos disponibles de abundancia de invertebrados en los 62 sitios de los cuerpos de agua más naturales de Francia. Aquellos datos de abundancia de invertebrados sirvieron para pesar la ocurrencia de rasgos biológicos, tales como características reproductivas, movilidad, formas de resistencia, comida, hábitos de alimentación, respiración. La distribución de frecuencia de rasgos biológicos indicó que el bentos de los sitios de referencia tiene una mezcla de categorías, confirmando las predicciones teóricas para los hábitats temporalmente estables y espacialmente variables.

De esta forma las anteriores relaciones entre la heterogeneidad de hábitats y la respuesta de los organismos también se sintetiza en el concepto del “habitat templet” originalmente propuesta por , que se resume como el hábitat y su variabilidad espacio-temporal es el marco básico de referencia contra el cual la evolución selecciona organismos con estrategias de historias de vida características y simultáneamente determina la presencia y abundancia de tales organismos en

diferentes escalas. En ecosistemas lóticos adaptaron este concepto refiriéndose a que los eventos de acuerdo a su magnitud, frecuencia y periodicidad determinan los cambios que ocurren espacialmente sobre los atributos fisicoquímicos e hidrogeomorfológicos, de tal forma que estos serían predictores de los rasgos biológicos presente en un sitio.

Los rasgos biológicos de los organismos presentan propiedades de resistencia y resiliencia, que frecuentemente se relacionan con el disturbio físico como las adaptaciones morfológicas para sujetarse al sustrato, las formas del cuerpo, que se relacionan con las condiciones de flujo o aquellas que favorecen en ambientes fluctuantes, dentro de los cuales se incluye la movilidad, estrategias de prolongación de diferentes estados (lavas o adultos) o fisiológicas como el tipo de respiración para el intercambio de oxígeno con el medio, entre otras

El uso de rasgos biológicos como criterio para inferir las características fisicoquímicas y estructurales de los ríos, permite un cambio desde el biomonitoreo tradicional de especies hacia el biomonitoreo de la función del ecosistema (Ghilarov 2000).

3.3 Diversidad Funcional en ecosistemas lóticos

La diversidad funcional hace referencia al funcionamiento de un ecosistema y sus valores se definen de acuerdo a los rasgos biológicos de los organismos y las características del ecosistema. Es la faceta de la diversidad que provee la unión entre el funcionamiento de los ecosistemas y la biodiversidad.

y revisaron las medidas de diversidad funcional para evidenciar los patrones ecológicos emergentes y proporcionar pistas sobre el manejo de los ecosistemas y la toma de decisiones;

según estos autores, la diversidad funcional es uno de los mejores predictores de la función del ecosistema.

La diversidad funcional cuenta con diferentes métricas que podrían mostrar sensibilidad al disturbio antropogénico en ecosistemas acuáticos, sin embargo, previo a la aplicación de estos índices se debe seleccionar cuales se ajustan al objetivo del estudio y que tipo de variables pertenecen los rasgos (continuos o discretos) . Los índices de diversidad funcional pueden dividirse en 3 categorías; a) la riqueza funcional b) divergencia funcional y c) uniformidad funcional. Teniendo en cuenta que la diversidad funcional es la cuantificación de la distribución de unidades funcionales en un espacio multidimensional.

La riqueza funcional (FRic) es el total de espacio funcional ocupado por un ensamblaje de comunidades independiente de la abundancia . La baja riqueza funcional indica que los recursos disponibles en el espacio no están siendo utilizados o limitados, refiriéndose de esta forma a la baja productividad del ecosistema. Por otro lado, si el rasgo biológico esta relacionado con el estrés ambiental, la baja riqueza funcional se interpreta que bajo ciertas condiciones ambientales se debe a la perdida de especies que muestran rasgos que toleren o amortigüen las fluctuaciones ambientales .

La divergencia funcional (FDiv) representa que tan dispersa o que tanto alejada esta la abundancia de las especies del centro funcional La alta divergencia funcional indica un alto grado de diferenciación del nicho, de tal forma que se presenta baja competencia por el recurso. Así comunidades con alta divergencia funcional podría haber incrementado el uso eficiente de los recursos .

La uniformidad funcional (FEve) mide la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies dentro del espacio funcional . Asumiendo que los recursos están distribuidos

uniformemente, una baja uniformidad funcional indicaría que una parte del recurso esta ocupado pero sub-utilizado por la especies .

Otros indices para medir la diversidad funcional han sido propuestos y utilizados ampliamente como la dispersión funcional y el indice cuadrático de entropía Rao. La dispersión funcional (FDis) es la distancia promedio en el espacio funcional de una especie al centroide de todas la especies

Cada indice mide diferentes facetas de la diversidad funcional, escogiendo los indices adecuados. Se contará con herramientas que van a permitir comprender como la estructura de la comunidad está relacionada con el funcionamiento del ecosistema, y específicamente como la variabilidad ambiental constriñe la diversidad funcional

4. Métodos

4.1 Consideración inicial

Es importante anotar antes de iniciar con la descripción metodológica, que los datos utilizados en el presente trabajo hacen parte de una base de información histórica entre 2007 - 2012 del laboratorio de Biotecnología del Instituto Colombiano del Petróleo –ICP- de Ecopetrol. Los datos en un 80% provienen del plan de monitoreo fisicoquímico e hidrobiológico realizados en cumplimiento a disposiciones legales en ríos donde hay influencia directa de una planta, campo u otro tipo de infraestructura de Ecopetrol S.A. El otro 20% de los datos provienen del proyecto

interno de ICP para el desarrollo de indicadores ambientales en ríos de zonas bajas y piedemonte de Colombia. Para garantizar la transparencia y reproducibilidad de los métodos de los análisis fisicoquímicos y la confiabilidad de los resultados, el ICP cuenta con todos sus parámetros y procedimientos acreditados bajo la norma ISO 17025 de 2005, lo cual exige para cada parámetro de análisis un protocolo estandarizado internacional tanto para la toma de la muestra como sus análisis. A pesar que todo está regido por dichos protocolos, es bien conocido la diferencia en el manejo de la incertidumbre proveniente de campo entre muestras de agua para análisis fisicoquímico e hidrobiológico. En este último ya que se reconoce que gran parte de la incertidumbre proviene de quien toma la muestra, en el presente trabajo se pretendió disminuir dicha incertidumbre realizando varios procedimientos reproducibles que permitan “manejar” esta desventaja inherente a las muestras biológicas en condiciones no controladas.

4.2 Área de Estudio

Las muestras fisicoquímicas, hidrobiológicas y ecomorfológicas son datos históricos entre 2007-2012 de los resultados programas de monitoreo realizados por ECOPETROL S.A. en cumplimiento de las disposiciones legales y también en el marco del proyecto del Instituto Colombiano del Petróleo denominado “*Elaboración de un índice de Calidad Biológica del Agua para Zonas Baja y de Piedemonte de Colombia Fase I - Macroinvertebrados*”. En total la base de análisis corresponde a 327 puntos de muestreo; 17 en arroyos, 171 en caños, 113 en quebradas y 26 en ríos, los puntos se encuentran en un rango altitudinal entre los 10 msnm hasta 2500 msnm (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Las principales áreas hidrográficas comprendidas fueron Amazonas (28 puntos), Caribe (40 puntos), Magdalena (155

puntos) y Orinoco (94). La frecuencia de toma de muestras correspondió al menos 2 veces al año en dos épocas climáticas contrastantes de acuerdo a las lluvias.

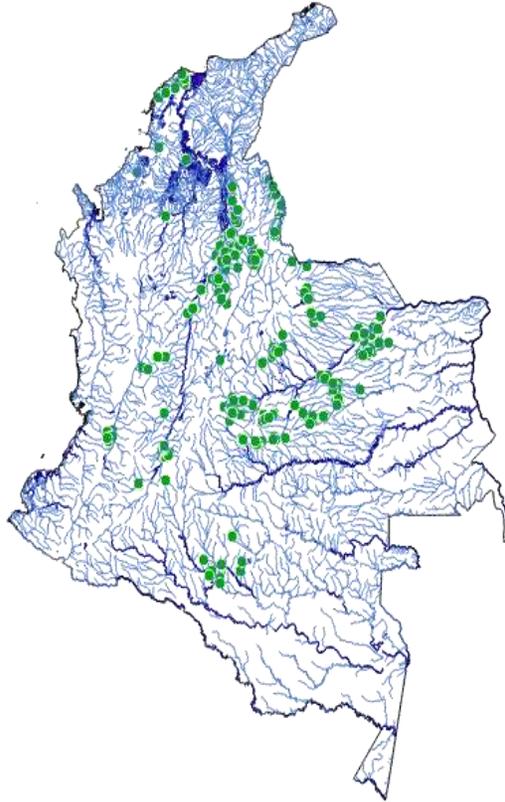


Figura 1. Distribución geográfica de los puntos de muestreo fisicoquímico, hidrogeomorfológico y hidrobiológico.

4.3 Factor Geográfico

Teniendo en cuenta que la geografía y la geología tiene un papel importante en las características físico-químicas y bióticas en las aguas superficiales, se elaboró una zonificación limnológica del área de estudio basado principalmente en la propuesta de Donato & Galvis (2008). A cada estación de muestreo se le asignó la unidad correspondiente y sobre esta se

realizan los posteriores análisis a nivel regional. En total fueron 12 regiones limnológicas identificadas las cuales se describen en la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**

Tabla 1. *Regiones limnológicas del área de estudio.*

Región Limnológica	Descripción	Código
Ríos del Caribe de la Cuenca del Catatumbo	Todos aquellos ríos que desembocan en el Mar Caribe	RCA_CCATA
Ríos del Caribe de la Cuenca del Sinú y San Jorge		RCA_RSJM
Ríos de la Selva Amazónica.	En esta categoría se incluyeron aquellos que atraviesan los bosques de la Amazonia.	RSV_AMAZ
Ríos de Tierras Altas Andinas	Aquellos que recorren las cordilleras de los Andes de tierras frías entre los 2000 msnm y 3000 msnm	RTA_ALTO_AND
Ríos de Tierras Altas Cordillera Central Vertiente Oriental Sur-Centro (Alto Magdalena)	Ríos de tierras altas ubicados en la franja entre los 200 msnm y 2000 msnm. Esta zona limita por el occidente con el flanco oriental de la cordillera occidental al oriente con el flanco occidental de la cordillera oriental al sur con el macizo colombiano y al norte hasta la cuenca de los ríos Manso y La Miel. Ríos influenciados por cenizas volcánicas.	RTA_CC_VOR_SUR_CE

Región Limnológica	Descripción	Código
Ríos de Tierras Altas Cordillera Occidental Vertiente Occidental Sur	En esta categoría se agrupan las quebradas y ríos que hacen parte de la cuenca de los ríos Patía, Mira y San Juan de Mira. Se caracteriza por rocas volcánicas de Basalto (influencia de Volcán Galeras). Zona del pacifico de menor precipitación con 2000 mm anuales.	RTA_COC_VOC_SUR
Ríos de Tierras Altas Cordillera Occidental Vertiente Oriental Cauca	Quebradas y ríos que hacen parte de la cuenca de los ríos Atrato, Baudó y San Juan. Área de rocas sedimentarias. Zona del pacifico con mayor precipitación anual (5600 mm)	RTA_COC_VOR_PATI_CA U
Ríos de Tierras Altas Cordillera Oriental Vertiente Occidental	Quebradas y ríos de las cuencas de origen sedimentario.	RTA_COR_VOC
Ríos de Tierras Altas Cordillera Oriental Vertiente Oriental	Quebradas y ríos de cuencas de origen sedimentario ubicados en una zona climática de mayor humedad y precipitación que su flanco occidental.	RTA_COR_VOR
Ríos de Tierras Bajas ubicados en la Altillanura	Aquellos que entran ya en la llamada sabana como límite espacial hasta donde se encuentra la ondulación que divide aquellos que van en dirección sur occidental de aquellos que van hacia el Orinoco.	RTB_ALTLL

Región Limnológica	Descripción	Código
Ríos de Tierras Bajas de Piedemonte Llanero	Aquellos que escurren del flanco oriental de la cordillera oriental que desembocan en la cuenca de los ríos Guayuriba, Ariari y Guatiquia.	RTB_PIELL
Ríos de Valles Interandinos	Son los ubicados en la región andina estrictamente y desemboquen en el Rio Cauca o Magdalena, que se encuentren por debajo de los 200 msnm.	RVINTERAND

4.4 Categorización de la intensidad del disturbio antropogénico

Se realizó una clasificación *a priori* de los puntos de muestreo basado en su grado de intervención observado en campo, teniendo en cuenta dos particularidades; la primera es la calidad del agua basado en su aspecto y olor, la segunda fue de acuerdo a la modificación del paisaje del punto y/o identificación de un puntos de descarga o contaminación puntual sobre el punto de muestreo. De esta forma se identificaron 5 categorías: Sitios Baja Intervención (CR - clean reference), sitios con intervención moderada - en este se agruparon aguas arriba de una descarga (US - upstream) y aguas debajo de una descarga (DS - downstream), sitios con alta intervención (PR - polluted reference), finalmente, el grupo de aguas no posibles de categorizar o sin referencia al grado de intervención (NR - no reference). En la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** se relaciona el número de casos por categoría.

Tabla 2. *Categorías de contaminación establecidas a priori y distribución de casos.*

Grado de Intervención o contaminación	Categoría	Número de puntos
Sitios con baja intervención o de referencia.	CR	51
Sitios con intervención o contaminación moderada	US y DS	145
Sitios con intervención o contaminación alta	PR	22
Sitios sin referencia de contaminación	NR	109

4.5 Muestras fisicoquímicas

Los datos fisicoquímicos tenidos en cuenta para los análisis fueron los siguientes parámetros (acrónimo utilizado): Conductividad (Cond), alcalinidad (Alk), dureza (hard), calcio (Ca), cloruros (Cl), nitratos (NO₃.N), nitritos (NO₂.N), nitrógeno Kjeldahl (N.Kjel), fósforo disuelto (PO₄), fósforo Total (PT), sílice disuelto (SiO₂), sulfatos-(SO₄), demanda biológica de oxígeno (DBO₅), demanda química de oxígeno (DQO), coliformes totales (Coli), coliformes fecales (Ecoli), sólidos suspendidos (SS), sólidos totales (TS). Las variables tomadas *in situ* fueron oxígeno disuelto (Oxi), turbidez (Turb), pH, temperatura del agua (Temp). Todas las muestras tomadas en campo fueron puntuales y los métodos de preservación, almacenamiento y análisis en laboratorio fueron siguiendo los procedimientos estandarizados a nivel internacional (ej. Eaton et al. 1998).

4.6 Variables hidroecomorfológicas

Los atributos hidroecomorfológicos fueron registrados en cada punto forma visual siguiendo los procedimientos de El porcentaje y composición del bosque ripario fue evaluado de acuerdo al tipo de vegetación (árboles, arbustos, herbáceas, pastos o vegetación introducida). La sombra sobre el canal fue estimado visualmente como el porcentaje de cobertura sobre el canal. Se determinó la presencia de plantas acuáticas, musgos, hepáticas y macroalgas. Los componentes del lecho orgánico e inorgánico fueron evaluados visualmente definiendo el porcentaje de la cobertura cada sustrato de acuerdo la clase de tamaño que corresponde según la escala de Wentworth de la siguiente forma: bloques (> 250 mm), cantos rodados (60 - 250 mm), gravas (2 – 60 mm), arenas (0.25 – 2 mm), limos (4 – 200 μm) y arcilla (< 4 μm). El sustrato inorgánico fue clasificado como materia orgánica gruesa que incluye palos, troncos, ramas y hojarasca, y la materia orgánica fina incluye los detritos.

4.7 Insectos Acuáticos

Los insectos acuáticos fueron colectados manualmente con una red rectangular de tamaño de marco 45 cm x 25 cm con poro de malla de 300 μm . Para la selección de los microhábitat de muestreo se utilizó el criterio multihábitat con el esfuerzo de muestreo dado la dominancia del sustrato; de esta forma se realizaron un total 20 “kicks” (remoción o agitación con manos o pies de los sustratos) en cada punto de muestreo, el 50% se realizó en el sustrato o microhábitat dominante, 20% en el siguiente sustrato representativo y el 30% restante homogéneamente en los restantes sustratos. La red se colocó a una distancia de 50 cm del sustrato en contracorriente y se

procede a la remoción del sustrato. El material retenido por la red se colocó sobre una bandeja plástica donde se realiza un tamizaje preliminar en el que se seleccionó el material de mayor tamaño para ser limpiado *in situ* y eliminar otros materiales de la muestra (palos, raíces, hojas).

Se dispuso el material fino que incluye los insectos en frascos plásticos con capacidad de 500 mL y se preservó con etanol 90 %. En el laboratorio de Biotecnología del ICP se lavaron las muestras, utilizando tamices (U.S.A Standard Test Sieve-ASTM E-11 Specification) con poro de malla de 2mm y 250 μ m, el material retenido fue revisado en su totalidad bajo estereoscopio (Nikon SMZ1000). Los organismos encontrados fueron determinados a la resolución taxonómica más fina, generalmente hasta el nivel de género utilizando claves taxonómicas especializadas y artículos científicos específicos para algunos grupos; (Merritt & Cummins 2008, Domínguez & Fernández 2009, Hanson et al. 2010) Para más información sobre los protocolos utilizados ver en USEPA 841/B/99 *Rapid Bioassessment Procols for Use in Streams and Wadeable Rivers*, Capitulo 7, Numeral 7.2 y 7.3 y *Metodologías para el establecimiento del estado ecológico según directiva Marco del Agua en la confederación hidrográfica del Ebro 2005*, Capitulo 4.

4.8 Asignación de rasgos biológicos

Se han reconocido al menos 22 rasgos en los insectos acuáticos que se dividen en dos categorías; rasgos biológico y rasgos ecológicos (Tachet *et al.* 2000, Hanson *et al.* 2010) de significancia biológica.

Variable	L _{min}	L _{max}	Fuente	Observación
Alcalinidad (mg.L ⁻¹)	20	400	EPA, (1986) (Wurts and Durborow, 1992)	Criterio de consumo/producción pesquera
DBO (mg.L ⁻¹)		15	(Riss et al., 2002)	
Cloruros (mg.L ⁻¹)		120	CCME. Canadian Council of Minister of the Environment (2016)	Valor de efecto tóxico a largo plazo para CaCl y NaCl
DQO (mg.L ⁻¹)		80	(Riss et al., 2002)	
Conductividad (µS.cm ⁻¹)		1200	(Riss et al., 2002)	Se modificó el límite máximo y se dejó en 500 uS.cm ⁻¹ . Los sitios más contaminados en este estudio están por encima de ese valor.
Sólidos disueltos (mg.L ⁻¹)		550	S. capricornutum. LeBlond & Dufft (2001) en (Weber-Scannell and Duffy, 2007)	Se modifica el máximo a >200 mg/L. Según presente estudio, los sitios más contaminados están por encima de este valor.
Dureza (mg.L ⁻¹)		600	Lim max: (Lampert, 2006) Tolerancia de <i>D. magna</i> a dureza)	
Amonio-NH ₄ (mg.L ⁻¹)		5	Riss et al. 2002, EPA Goldbook-1986	
Nitrógeno orgánico N.Kjel (mg.L ⁻¹)		2.5	Wang et al. 2007	El rango mínimo no se modifica. Se deja el de los datos (0.01 mg.L ⁻¹)
Fósforo disuelto-PO ₄ .P (mg.L ⁻¹)		2	Riss et al. 2002	Se modifica en rango máximo a 1.5 mg.L ⁻¹ . Según el presente estudio, los sitios más contaminados están por encima de ese valor
Fósforo total (mg.L ⁻¹)		1	Riss et al. 2002	
Sólidos suspendidos (mg.L ⁻¹)		100	Según Lewis Jr. (2008)	100 mg.L ⁻¹ , por su relación con la

Variable	L _{min}	L _{max}	Fuente	Observación
				fotosíntesis en ríos
Turbidez (NTU)		100		Dada la relación lineal entre SS y turbidez, se deja el límite máximo de los SS
Coliformes (pdl)		1000 0	www.sonoma-county.org/health/services/freshwater_more.asp#bacteriologicaltesting)	
<i>Escherichia coli</i>		5000	www.sonoma-county.org/health/services/freshwater_more.asp#bacteriologicaltesting)	
Oxígeno (mg.L ⁻¹)	3	12	Riss et al. 2002	

Los valores en una escala de 0 hasta 10 (siendo 0 aguas altamente contaminadas y 10 aguas limpias) representa la intensidad del disturbio, el grado de intervención humana. En la se listan las variables utilizadas para el calcular el índice fisicoquímico integral, el cual se basa para su cálculo valores límites con significancia biológica según lo reportado por información publicada por varios autores en el cual se establecen estos valores de acuerdo a ensayos de toxicidad en invertebrados acuáticos.

4.9 Análisis

4.9.1 Análisis descriptivo de matriz fisicoquímica e hidrogeomorfológica. Las matrices de variables fisicoquímicas y hidrogeomorfológicas fueron exploradas a través de métodos multivariados con el fin de describir la variación que se encuentra a nivel espacial. Un análisis de

componentes principales (PCA, siglas en inglés) se utilizó para las variables fisicoquímicas previa transformación exponencial para corregir datos con amplio sesgo de distribución.

La matriz hidroecomorfológica fue analizada a través de un análisis de correspondencia múltiple el cual tienen como ventaja incluir valores continuos, discretos y datos categóricos. Este procedimiento permite observar la correspondencia entre los objetos y los sitios maximizando de esta forma la “asociación” .

4.9.2 Depuración matriz taxonómica De acuerdo a la consideración inicial sobre el origen de la información y la incertidumbre asociada al método de colecta de macroinvertebrados acuáticos, se estableció un procedimiento para la exclusión de sitios y taxones con alto grado de incertidumbre, basado en la frecuencia y/o abundancia. Se utilizó para esto el índice de entropía de Shannon-Wiener, el cual es útil como valor informativo o de incertidumbre fundamentado en que un organismo se presente en una muestra basado en su abundancia relativa. En este caso, si el valor del índice es bajo indicaría que la probabilidad de que al azar este organismo ocurra en un set de datos es alto. En el caso inverso de un punto de muestreo con pocos taxones que es lo que en ecología se interpreta como diversidad. El valor de información utilizado como criterio de corte fue menor a 1,5. De acuerdo a esto, se eliminaron para los posteriores análisis todos los sitios y taxones que presentaran un valor por debajo, de igual manera se corroboró que no se eliminaran sitios o especies que por experiencia se conocía de antemano que son valiosos, ya sean sitios altamente contaminados con pocos taxones o especies indicadoras de estos sitios.

4.9.3 Métricas de diversidad taxonómica y funcional La estructura de la comunidad de insectos acuáticos fue descrita utilizando las métricas abundancia de individuos por taxón,

riqueza neta y estimada, diversidad de Shannon y número equivalente o efectivo de especies. La riqueza estimada fue calculada con el procedimiento descrito en . El índice de Shannon es uno de los más utilizados a nivel mundial y esto permite las comparaciones con otros trabajos, siendo el más recomendable . Sin embargo, su interpretación ecológica no es fácilmente extrapolable en el momento de comparar en términos de proporción la diferencia de diversidad, propone estimar el “*número efectivo de especies o equivalente*” para convertir el valor de entropía de diversidad de Shannon en un valor más equivalente a la riqueza y abundancia que permite comparar dos comunidades; reduciendo el sesgo dado por la efectividad del muestreo en cada par de muestras.

Los descriptores funcionales utilizados fueron índices multidimensionales basados en varios rasgos los cuales se basan en el cálculo de cada métrica basado en todos los rasgos de interés y la abundancia asociada a cada especie. Entre estos se encuentran la riqueza funcional (Fric), uniformidad funcional (FEve), divergencia Funcional (FDiv), dispersión funcional (FDis) y entropía cuadrática de Rao (Rao). El cálculo de cada índice se basa en lo propuesto por Se utilizó el paquete FD del programa R-Cran.

4.10 Composición taxonómica y funcional y las variables ambientales

4.10.1 Composición taxonómica La relación de la composición taxonómica y las variables fisicoquímicas se analizó a través de un análisis de correspondencia canónica (CCA, siglas en inglés). Este método multivariado se basa en la relación de los objetos constreñidos a partir de distancias χ^2 (Chi cuadrado) utilizando las abundancias de las especies como base del cálculo.

A pesar que este método no es recomendado por la influencia que tienen las especies dominantes y raras, en este sentido el método de transformación de las abundancias y la

eliminación de especies raras o con baja constancia (descrito arriba) ayuda a reducir el sesgo en el resultado.

Por otro lado este método es más ajustado a la realidad ecológica de la relación entre las especies y el ambiente. Tal relación generalmente no es lineal y es bien conocido que esta relación se refleja como una curva gaussiana, la cual se interpreta que todas las especies tienen un óptimo de supervivencia bajo una condición ambiental dada. Las variables fisicoquímicas (predictores) utilizadas fueron las mismas escogidas para la elaboración del índice fisicoquímico integral de contaminación. Un test de permutación se aplicó para evaluar la significancia estadística de las variables y su contribución en la explicación sobre la matriz respuesta (comunidad biológica).

4.10.2 Composición funcional Para describir y establecer la significancia estadística de la relación entre los rasgos y las variables ambientales se realizó un análisis RLQ el cual permite incluir tres matrices con diferentes métodos de ordenación: Matriz R (ambiental), matriz L (abundancias de especies) matriz Q (rasgos), de esta forma se puede obtener e interpretar de la misma forma que otro análisis de ordenación la relación entre los factores ambientales y los rasgos. El resultado son los “scores” de cada una de las matrices. La covarianza de los puntos de muestreo constreñidos por los atributos ambientales y los scores de las especies constreñidos por los rasgos son maximizados (Dolédec et al. 1996). Se aplicó un test de permutación a través de un análisis de cuatro esquinas (fourth corner) para evaluar la significancia estadística de la relación entre las matriz L y Q .

4.11 Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional al disturbio antropogénico

El índice integral de calidad fisicoquímica fue calculado para cada punto de muestreo y los puntajes se clasificaron en 4 categorías de calidad de acuerdo a las tablas usadas por el IDEAM para el ICA (índice de contaminación del agua). Se aplicó la prueba U de Mann-Whitney no paramétrica para evaluar si hay diferencias significativas de cada métrica funcional y taxonómica respecto a las categorías de contaminación (Tabla 5.5).

Tabla 3. *Categorías de calidad de agua de acuerdo al ICA*

Puntaje	Categoría de calidad
0 hasta 2,5	Muy Mala
2,6 hasta 5,0	Mala
5,1 hasta 7,0	Media
7,1 hasta 9,0	Buena
9,1 hasta 10	Excelente

El papel de la intensidad del disturbio en la variación de la diversidad taxonómica y funcional fue evaluado a través de un modelo lineal generalizado (GLM), asumiendo una distribución gaussiana de la variable dependiente. Además fueron incluidas como variables explicativas factores ecológicos como la rugosidad del sustrato (duro y blando) y modificación del paisaje (alto, medio y bajo). Las variables respuesta de la diversidad fueron la riqueza, diversidad y uniformidad taxonómica y funcional.

5. Resultados

5.1 Aspectos limnológicos de los ríos

5.1.1 Características fisicoquímicas Las características fisicoquímicas de los ríos evaluados muestran por cada una de las variables una alta variación dada ya sea por los aspectos geológicos que determinan la disponibilidad y concentración de algunos iones o por otro lado dominaron aquellas variables asociadas a la contaminación por enriquecimiento de nutrientes.

La variación fisicoquímica entre las regiones es notable en las variables asociadas al transporte (sólidos y turbidez), al estado trófico de los ríos (formas particuladas de nitrógeno y fósforo), iones que afectan directamente la conductividad y pH.

El área hidrográfica del Magdalena es aquella que presentó mayor variación en las características fisicoquímicas debido a una extensa gama de condiciones topográficas, geológicas y climáticas que influyen sobre sus corrientes de agua. Por un lado se reconocen los ríos de las zonas bajas del valle interandino del Magdalena los cuales presentan una alta carga de sedimentos y alta turbidez, así mismo la gran mayoría de ríos corren sobre áreas donde se realizan diferentes tipos de actividades económicas, como la ganadería, agricultura, desarrollo urbano e industrial, lo cual tiene consecuencias en el uso indebido del suelo y la modificación del paisaje, reflejándose en las variables relacionadas con los nutrientes y coliformes totales y fecales. A esta cuenca también pertenecen los ríos andinos en los cuales reflejan condiciones

contrarias a los de zonas bajas, siendo la concentración de oxígeno disuelto más alta en los ríos de piedemonte y alto andinos (Tabla 6.1).

Tabla 4. *Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Magdalena. LC=Límite de cuantificación*

Variable	n	Promedio	Desv. Est.	Mínimo	Máximo
Alcalinidad (mg.L ⁻¹)	158	74.6	76.5	0,3	424,0
DBO (mg.L ⁻¹)	90	11.8	26.0	2,0	196,0
Cloruros (mg.L ⁻¹)	160	49.2	103.0	0,4	509,0
DQO (mg.L ⁻¹)	150	45.8	54.3	15.3	530,0
Conductividad (μS.cm ⁻¹)	157	436,0	1147,0	7.7	1310,0
Sólidos disueltos (mg.L ⁻¹)	154	229,0	257,0	107,0	23.0
Dureza (mg.L ⁻¹)	156	78.6	123,0	1.5	1200,0
Amonio-NH ₄ (mg.L ⁻¹)	164	1.4	4,0	0,1	33.0
Nitrógeno orgánico N.Kjel (mg.L ⁻¹)	161	2.3	5,4	0,2	42.4
Nitritos (N-NO ₂) mg.L ⁻¹	163	0.1	0,4	<LC	3.7
Nitrato (N-NO ₃) mg.L ⁻¹	160	0.4	2,1	<LC	24.4
Fósforo disuelto-PO ₄ .P (mgL ⁻¹)	157	0.1	0,5	<LC	4.0
Fósforo total (mg.L ⁻¹)	157	0.2	0,7	0.01	4.5
pH	162	7.1	0,8	4.6	9.0
Sólidos suspendidos (mg.L ⁻¹)	163	52.0	99,1	1.2	990
Temperatura (°C)	163	27.4	2,8	17.1	34.5
Turbidez (NTU)	155	69.0	105,0	0.5	680
Coliformes (pdl)	157	3.9e+05	1.6e+06	310	1.2e+07
Escherichia coli	157	9.6e+04	4.7e+05	7.0	4.0e+06
Oxigeno (mg.L ⁻¹)	164	5.0	1.97	0.5	11.00

Los ríos pertenecientes a la región hidrográfica del amazonas; en este caso del Putumayo y Caquetá, presentaron características a los ríos del piedemonte y no a las aguas típicas denominadas aguas blancas o negras de los ríos que escurren por la vertiente sur-oriental del amazonas. A pesar que la concentración media de los nutrientes es menor que el resto de las

áreas hidrográficas, algunos de los datos por encima de la media reflejan algún grado de disturbio antropogénico(Tabla 6.2)

Tabla 5. *Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Amazonas. LC=Límite de cuantificación*

Variable	n	Promedio	Desv. Est.	Mínimo	Máximo
Alcalinidad (mg.L ⁻¹)	43	47.7	86.0	1.0	335,0
DBO (mg.L ⁻¹)	11	11.7	12.7	2.3	35.6
Cloruros (mg.L ⁻¹)	43	76.0	304,0	0.2	1885,0
DQO (mg.L ⁻¹)	19	36.5	32.6	17.0	124,0
Conductividad (µS.cm ⁻¹)	43	336.0	878,0	8,0	5113,0
Sólidos disueltos (mg.L ⁻¹)	39	99.0	192,0	11.0	1096,0
Dureza (mg.L ⁻¹)	43	52.3	137,0	1.8	859,0
Amonio-NH4 (mg.L ⁻¹)	43	0.6	0.2	0.3	1.5
Nitrógeno orgánico N.Kjel (mg.L-1)	43	1.2	0.7	0.6	3.2
Nitritos (N-NO ₂) mg.L ⁻¹	43	0,0	0,1	0,0	0,3
Nitrato (N-NO ₃) mg.L ⁻¹	43	0,2	0,2	0,0	1,0
Fósforo disuelto-PO ₄ .P (mgL ⁻¹)	43	0.0	0,0	0,0	0,1
Fósforo total (mg.L ⁻¹)	43	0.0	0,0	0,2	0.1
pH	38	6.9	0.6	5.3	8,0
Sólidos suspendidos (mg.L ⁻¹)	43	24.3	44.5	0.7	210,0
Temperatura (°C)	38	24.0	3.2	18.0	0,0
Turbidez (NTU)	38	20.2	25.4	0.3	124,0
Coliformes (pdl)	43	20315,0	34280,0	2200,0	166500,0
Escherichia coli	43	2050,0	3518,0	0,0	15460,0
Oxigeno (mg.L ⁻¹)	38	6.5	1.9	0.6	9.0

Los ríos del orinoco en su mayoría ubicados altitudinamente por debajo de los 1000 msnm provenientes del flanco oriental de la cordillera oriental (piedemonte) y desplazándose hasta la altillanura desembocando en su mayoría en la cuenca del orinoco, estos se ajustan a dos tipos de ríos que se desde la vertiente occidental (piedemonte) hacia la parte oriental (altillanura); aguas de pH neutro hasta ácido, bien oxigenadas hacia baja concentración de oxígeno y ambientes eutróficos a oligotróficos. A lo largo de la cuenca se observa fuerte influencia de actividades humanas como la ganadería extensiva y cultivos extensivos como la palma de aceite (Tabla 6.3).

Tabla 6. *Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Orinoco. LC=Límite de cuantificación*

Variable	n	Promedio	Desv. est.	Mínimo	Máximo
Alcalinidad (mg.L ⁻¹)	99	13.5	50.0	0.3	0,0
DBO (mg.L ⁻¹)	12	22.3	38,0	2.0	0,0
Cloruros (mg.L ⁻¹)	97	0,0	13.8	0.1	88.3
Nitrato (N-NO ₃) mg.L ⁻¹ DQO (mg.L ⁻¹)	46	0,0	42.6	15.2	0,0
Conductividad (µS.cm ⁻¹)	100	47.7	0,0	2.7	0,0
Sólidos disueltos (mg.L ⁻¹)	92	37.0	69.0	1.6	0,0
Dureza (mg.L ⁻¹)	99	8.9	0,0	0.2	89.0
Amonio-NH ₄ (mg.L ⁻¹)	100	0,0	3.0	0.2	28.5
Nitrógeno orgánico N.Kjel (mg.L-1)	89	1.4	4.0	0.5	33.8
Nitritos (N-NO ₂) mg.L ⁻¹	97	0,0	0,1	0,0	1.4
Nitrato (N-NO ₃) mg.L ⁻¹	97	0,1	0,2	0,0	1.1
Fósforo disuelto-PO ₄ .P (mgL ⁻¹)	98	0,1	0,4	0,0	3.5
Fósforo total (mg.L ⁻¹)	98	0.1	0,5	0,0	4.6
pH	100	6.0	0,7	4,0	7.5
Sólidos suspendidos (mg.L ⁻¹)	99	24.6	46.2	0,5	304,0
Temperatura (°C)	100	26.1	2.2	21.1	33.0
Turbidez (NTU)	97	26.3	48.6	0.6	262.0

Variable	n	Promedio	Desv. est.	Mínimo	Máximo
Coliformes (pdl)	99	6.7e+04	3.3e+05	3,8e+01	3.2e+06
Escherichia coli	99	1.1e+04	5.2e+04	0,0	4.5e+05
Oxígeno (mg.L ⁻¹)	100	6.1	1.6	0,7	9,4

Por último los ríos del área caribe presentaron características similares a la región del Magdalena, sin embargo, las variables como calcio y la conductividad presentaron valores promedio más altos, principalmente en arroyos ubicados al norte, debido a que estos corren sobre depósitos de sedimentos con características marinas debido a que estos corren sobre antiguos depósitos marinos (Tabla 6.4).

Tabla 7. *Análisis descriptivo de las variables físico-químicas de la región hidrográfica del Caribe. LC=Límite de cuantificación*

Variable	n	Promedio	Desv. est.	Mínimo	Máximo
Alcalinidad (mg.L ⁻¹)	37	85.2	124,2	0,3	450,5
DBO (mg.L ⁻¹)	16	23.0	38,0	2,3	111,6
Cloruros (mg.L ⁻¹)	37	98.6	403,0	0,7	2452,0
DQO (mg.L ⁻¹)	35	47.3	75.2	15,5	335,3
Conductividad (μS.cm ⁻¹)	29	830,0	1388,0	14,8	6793,0
Sólidos disueltos (mg.L ⁻¹)	39	31.5	36.2	4,0	149,0
Dureza (mg.L ⁻¹)	33	175,0	309.0	3,1	1186,5
Amonio-NH ₄ (mg.L ⁻¹)	39	2,9	5,7	0,3	24,7
Nitrógeno orgánico N.Kjel (mg.L-1)	39	2,1	7,5	0,4	32,6
Nitritos (N-NO ₂) mg.L ⁻¹	39	0,1	0,1	0,0	0,6
Nitrato (N-NO ₃) mg.L ⁻¹	33	0,5	0,6	0,1	2,3
Fósforo disuelto-PO ₄ .P (mgL ⁻¹)	37	0,3	1,0	0,0	3,9
Fósforo total (mg.L ⁻¹)	37	0,3	1,0	0,0	0,0
pH	38	6,7	1,0	4,9	8,7
Sólidos suspendidos (mg.L ⁻¹)	39	31.5	36.2	4,0	149,0
Temperatura (°C)	39	27.0	2,5	19,3	30,4

Variable	n	Promedio	Desv. est.	Mínimo	Máximo
Turbidez (NTU)	37	33.6	28.9	3,0	101,0
Coliformes (pdl)	39	2.2e+05	6.2e+05	123.0	2.3e+06
Escherichia coli	39	8.4e+04	2.9e+05	30.0	1.1e+06
Oxígeno (mg.L ⁻¹)	39	5.3	2.0	0.15	8.20

En el análisis de componente principales a nivel general se puede identificar 2 conjuntos de variables (I y II). El primero estuvo relacionado a los procesos naturales como son las características geomorfológicas de la cuenca y transporte de iones (grupo I). El segundo representó las variables asociadas al disturbio antropogénico (grupo II).

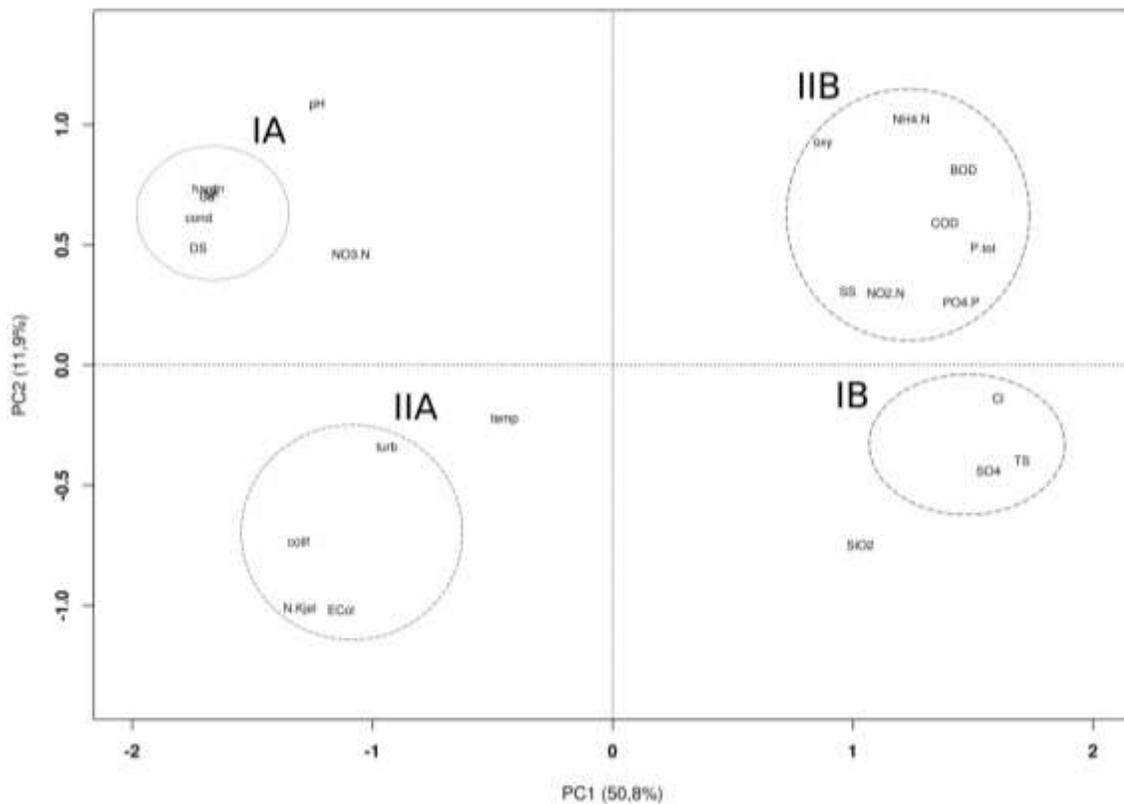


Figura 2: Análisis de Componentes Principales de las variables fisicoquímicas. El componente 1 y 2 explican el 50,8 % y 11,9% respectivamente. Los números indican los grupos formados por las variables.

El grupo I A,B estuvieron las variables relacionadas con el transporte de iones las cuales se reflejan en la conductividad, sólidos suspendidos y totales y dureza. El segundo grupo (II A y B) lo conformaron variables relacionados con la carga de nutrientes o el estado trófico de acuerdo a las formas particuladas de fósforo y nitrógeno, así como, variables indicadoras de alta intervención humana, como es el desarrollo urbano (*E. coli*) y actividad agrícola y ganadería coliformes y nitrógeno orgánico.

5.1.2 Características hidrogeomorfológicas de los ríos Basado en las características hidrogeomorfológicas los ecosistemas lóticos fueron agrupados de acuerdo a su grado de intervención, de forma clara se observó como fueron separados los sitios contaminados (PR) de los de bajo nivel de contaminación (CR). La cobertura vegetal fue la variable responsable de la distinción del nivel de contaminación, los atributos en el paisaje modificado fue la dominancia de cultivos, áreas urbanas y uso industrial. La categoría US y DS presenta cobertura vegetal media y paisajes transformados en cultivos. Por último los sitios categorizados como no contaminados presentaron cobertura vegetal alta y baja modificación del paisaje (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

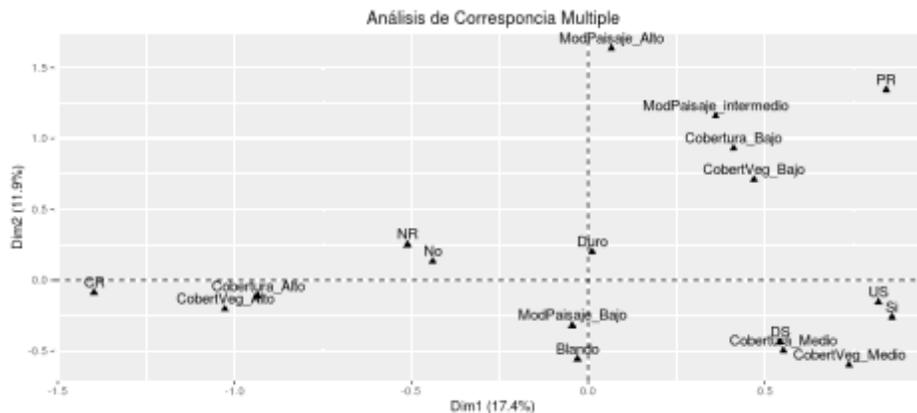


Figura 3. Análisis de correspondencia múltiple con variables asociadas a la modificación del paisaje.

El análisis de las variables hidrogeomorfológicas separaron 4 grupos de ambientes, el primero se describen como ríos anchos dominados por limos y arenas. El segundo grupo son ríos de corriente lenta de sustratos arcillosos y con abundante materia orgánica fina. El tercer grupo son ríos de sustratos duros como bloques y cantos rodados, y angostos. El último grupo son ríos de corrientes rápidas y materia orgánica gruesa (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

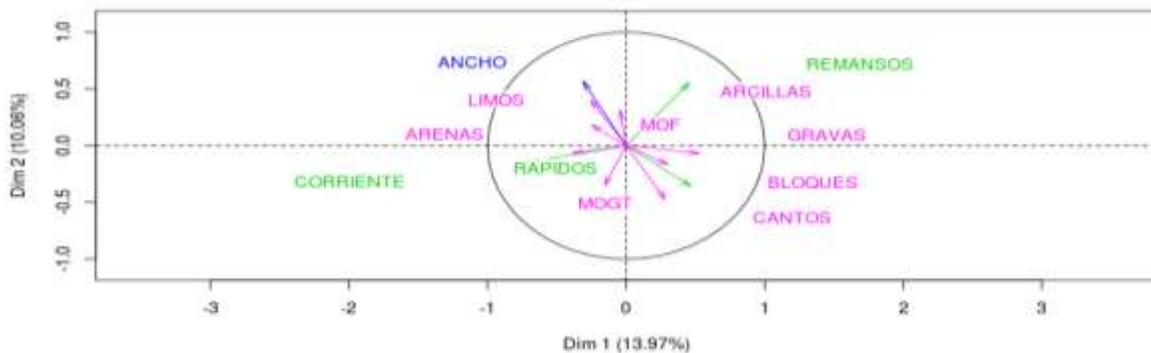


Figura 4. Análisis de múltiples factores con variables hidrogeomorfológicas.

5.2 Composición Taxonómica y Funcional de Insectos Acuáticos

5.2.1 Composición y Diversidad Taxonómica En los 341 puntos de muestreo se determinó un total de 268 de géneros con una abundancia total de 102364 individuos. Los géneros se agruparon en 9 órdenes y 64 familias (Apéndice A).

Los órdenes de mayor riqueza taxonómica fueron Coleoptera (44 géneros), Odonata (40 géneros), Hemiptera (36 géneros), Diptera (35 géneros), Ephemeroptera (26 géneros) y Trichoptera (26 géneros). La abundancia de los órdenes respecto a la riqueza presentó uno orden

diferente a la riqueza, Diptera presentó al menos la mitad de total organismos, seguido por Ephemeroptera, Hemiptera y Coleptera (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

A nivel de familia, Libellulidae (Odonata) fue la de mayor riqueza de géneros (21 géneros) seguidos por Elmidae (Coleoptera) con 15 géneros, Dytiscidae (Coleoptera) 13 géneros, Baetidae (Ephemeroptera) 11 géneros, las restantes 60 familias contienen entre 1 hasta 9 géneros. La abundancia a nivel de familia estuvo dominada por la Chironomidae (Diptera), seguido por Baetidae y Leptohebiidae (Ephemeroptera), los restantes familias presentan abundancias relativas por debajo del 4% (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

El género más representativo en abundancia y frecuencia de ocurrencia fue *Americabaetis* (Baetidae) 5% y 64% respectivamente. Los siguientes géneros más abundantes fueron *Smicridea* (Hydropsychidae) 4,3%, *Farrodes* (Leptohebiidae) 3%, otros 13 géneros presentaron abundancias en un rango entre 1000 – 2000 individuos, 59 géneros con abundancias en rangos entre 100 y 1000 individuos y los restantes 133 géneros por debajo de los 100 individuos.

Por otro lado, cabe mencionar que la subfamilia Chironominae (Chironomidae) presentó la mayor abundancia (30%) y frecuencia de ocurrencia (92%), se aclara que al tratarse de una categoría taxonómica distinta a la del género, se le dará en los análisis el mismo tratamiento de género como se hace en la gran mayoría de trabajos de invertebrados acuáticos.

Tabla 8. *Relación de la composición taxonómica de los insectos acuáticos en 341 puntos de muestreo. *Se muestran las 5 familias más sobresalientes en riqueza de géneros y abundancia de individuos.*

Orden	Riqueza taxonómica	Abundancia relativa	Familia*	Riqueza taxonómica	Abundancia relativa
Coleoptera	44	6.67%	Dytiscidae	13	0.98%
			Elmidae	15	3.53%

Orden	Riqueza taxonómica	Abundancia relativa	Familia*	Riqueza taxonómica	Abundancia relativa
			Gyrinidae	2	0.29%
			Hydrophilidae	5	1.17%
			Noteridae	2	0.29%
Diptera	35	43.71%	Ceratopogonidae	9	1.50%
			Chironomidae	3	37.71%
			Culicidae	5	1.45%
			Psychodidae	3	1.44%
			Simuliidae	1	2.09%
Ephemeroptera	26	28.08%	Baëtidae	11	11.26%
			Caenidae	1	2.60%
			Leptohiphidae	2	5.23%
			Leptophlebiidae	9	7.14%
			Oligoneuriidae	1	2.73%
Hemiptera	36	8.83%	Corixidae	2	1.65%
			Gerridae	12	1.56%
			Naucoridae	4	0.98%
			Pleidae	2	1.03%
			Veliidae	5	2.75%
Lepidoptera	1	0.01%	Crambidae	1	0.01%
Megaloptera	1	0.25%	Corydalidae	1	0.26%
Odonata	40	2.73%	Aeshnidae	2	0.06%
			Calopterygidae	1	0.37%
			Coenagrionidae	6	1.09%
			Gomphidae	7	0.17%
			Libellulidae	21	1.03%
Plecoptera	1	1.05%	Perlidae	1	1.09%
Trichoptera	26	8.67%	Hydropsychidae	5	5.37%
			Hydroptilidae	8	1.08%
			Leptoceridae	4	0.40%
			Philopotamidae	1	1.41%
			Polycentropodidae	2	0.27%

La curva de acumulación de riqueza de especies basado en el intensidad de la colecta o el número de muestras analizadas muestra que se alcanzó rápidamente la asintota en un 1/4 del total de muestras provenientes de las regiones limnológicas del Magdalena y Orinoco. se interpreta a partir de este que se tiene en el set de datos la representación adecuada del pool de especies a nivel regional. Por otro lado, la rápida estabilización de la curva denota una baja cantidad de especies con baja constancia por lo cual hay una mayor uniformidad en la comunidad total (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

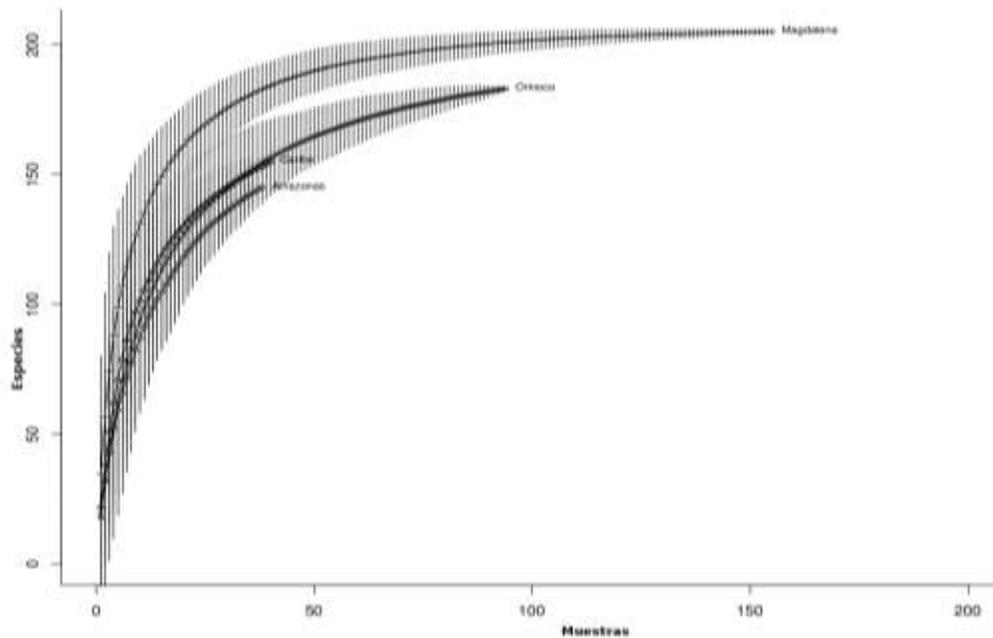


Figura 5 Curva de acumulación de especies. El color gris representa la desviación estándar. Producida de la aleatorización del orden de las muestras.

Respecto a la distribución espacial basado en las regiones limnológicas se observó que hay una amplia variabilidad a nivel de abundancia entre las regiones, este efecto dado por el número de muestras en cada una aunque puede ser una relación lineal, tan solo en el caso de la región

orinoco (RTB_ALTLL) se presentó baja abundancia con mayor número de muestras que otras regiones (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

La riqueza de taxones en las regiones limnológicas presentó una relación independiente con el número de muestras por región, por ejemplo, se destaca que la región caribe (RCA_RSJM) con 17 muestras que equivale al 3% contiene el 71% de la riqueza regional, mientras que la región orinoquia (RTB_ALTLL) con el 11% de las muestras tiene el 36% de la riqueza.

De acuerdo a los valores de diversidad del índice Shannon-Wiener (H) y el número efectivo de especies mostraron que la región de mayor diversidad fue la del Magdalena (RVINTERAND), seguido por los ríos de la Orinoquia (RTB_PIELL) y del Catatumbo (RCA_CCATA).

Tabla 9. *Atributos colectivos y emergentes de las comunidades de insectos acuáticos para cada una de las ecoregiones estudiadas. (n)= número de muestras.*

Región limnológica (n)	Abundancia de taxones (promedio± desviación estándar)	Riqueza de taxones	Shannon - Wiener H	Número efectivo H
RCA_RSJM (17)	8382 (558.8 ± 652,1)	15	2.27	9.75
RCA_CCATA (44)	8178 (233.6 ± 272,7)	35	3.35	28,67
RTA_ALTO_AND (3)	80 (26.6 ± 3,21)	3	1.10	3.00
RTA_CC_VOR_SUR_CE (28)	8075 (47.0 ± 386,51)	1	2.94	18.91
RTA_COC_VOC_SUR (7)	322 (322.0 ± 0)	1	1.78	5.92
RTA_COC_VOR_PATI_C AU (2)	40 (20.0 ± 20,74)	2	0.40	1.49
RTA_COR_VOC (19)	3157 (210.5 ± 97,97)	15	2.86	17.46
RTA_COR_VOR (11)	2467 (352.4 ± 223,00)	7	2.17	8.75
RTB_ALTLL (52)	1746 (45.9 ± 74,36)	38	3.07	21.54
RTB_PIELL (88)	11903 (228.9 ± 340,11)	52	3.83	46.06
RVINTERAND (139)	25502 (231.8 ± 251,38)	110	4.46	86.48

RSV_AMAZ (37)	5249 (164.0 ± 200)	32	3.07	21.54
TOTAL (447)	75104	268		

La comparación de la diversidad entre las regiones mostró diferencias significativas entre las diferentes regiones limnológicas de amazonas (RSV_AMAZ), caribe (RCA-RSJM), catatumbo (RCA_CCATA) y orinoquia (RTB_PIELL). La región del magdalena representada por ríos del RVINTERAND mostró la mayor similitud entre las regiones, excepto con aquellos ubicadas en el área del Caribe (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) (Apéndice A).

Tabla 10. *Análisis de varianza de la composición taxonómica entre las regiones limnológicas que presentaron diferencias significativas (p < 0,05). Regiones con un número de muestras menor a 20 fueron excluidas.*

Región ecogeográfica	p.adj
RCA_RSJM vs RCA_CCATA	0.009
RSV_AMAZ vs RCA-RSJM	0.000
RTA_COR_VOC vs RCA-RSJM	0.000
RTB_ALTLL vs RCA-RSJM	0.000
RTB_PIELL vs RCA-RSJM	0.000
RVINTERAND vs RCA_RSJM	0.000

La riqueza taxonómica presentó un valor promedio de 26 géneros (± 20) por categoría de contaminación. Las categorías de intervención moderada (US y DS) tuvieron un promedio de riqueza de 28 géneros (±22). Los ríos con baja intervención (CR) presentaron una riqueza de 23 géneros (±12) y los ríos contaminados (PR) una riqueza de 10 géneros (± 8) (Figura 6.).

5.2.2 Relación de la composición taxonómica y variación ambiental La frecuencia y abundancia taxonómica y de los rasgos biológicos de los insectos acuáticos corresponde a la

variación de los atributos fisicoquímicos, hidrocomorfológicos y la intensidad del disturbio antropogénico.

La riqueza taxonómica presentó diferencias significativas en las 5 categorías de contaminación ($F_{38,67} p < 0.01$). La menor riqueza taxonómica se observó en los sitios con un tipo de contaminación sin determinar (NR) y los sitios altamente contaminados; no presentaron diferencias significativas (Tukey HSD, $p > 0.05$). Las categorías de contaminación intermedia (US y DS) tuvieron la mayor riqueza taxonómica y no presentaron diferencias significativas en la riqueza (Tukey HSD, $p > 0.05$). Entre las categorías de sitios no contaminados y altamente contaminados se presentaron diferencias significativas (Tukey HSD, $p < 0.05$).

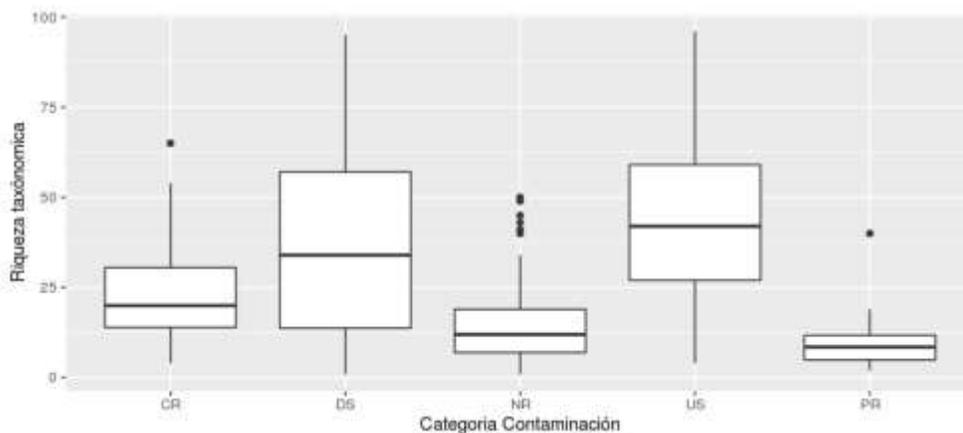


Figura 6. Media y variación de la riqueza en las categorías de contaminación. CR=Sitios con baja intervención o de referencia. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta.

El análisis multidimensional no métrico basado en las abundancias relativas y utilizando como factores las regiones y el grado de intervención de los ecosistemas evaluados mostró que hay una clara diferenciación a nivel de regional entre comunidades de insectos acuáticos. De acuerdo a la categoría de contaminación, se observó que hay diferencias entre las comunidades,

específicamente los ríos muy contaminados (PR) y sitios con bajo grado de contaminación (CR) y en el centro se ubican aquellos de ríos con contaminación intermedia o leve (US,DS y NR) (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

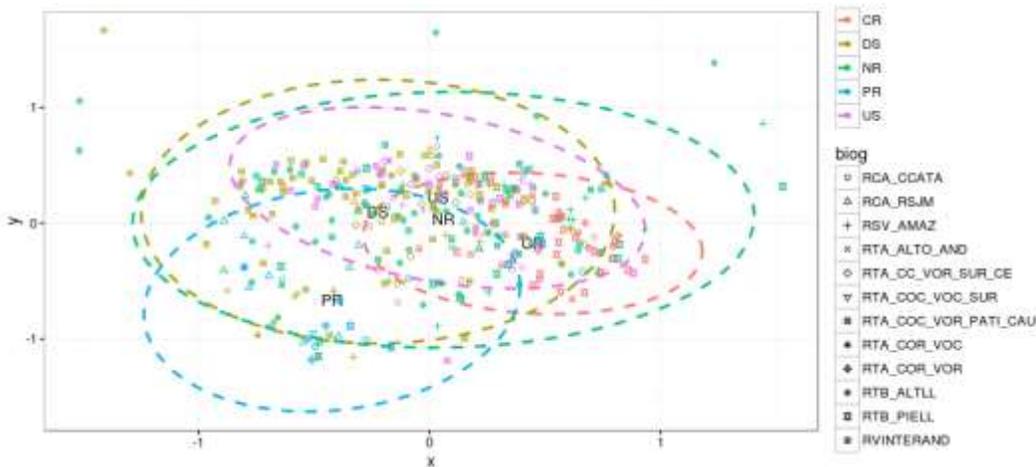


Figura 7. Ordenación de las estaciones de muestreo de acuerdo a la abundancia relativa de los insectos acuáticos. La elipse representa los grupos formados de acuerdo al criterio de contaminación. Los símbolos representan regiones limnológicas Valor de stress= 0,16. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta.

La variación de la composición taxonómica entre las áreas hidrográficas y las categorías de contaminación muestran que el factor del disturbio antropogénico (categorías de contaminación) discrimina más claramente las taxones asociados a cada categoría; específicamente los sitios altamente contaminados (PR) de los de baja contaminación (CR).

5.2.3 Composición de rasgos biológicos El grupo trófico depredador estuvo representado en el 50% de los géneros; perteneciendo a los ordenes Odonata y Coleoptera en su mayoría. El 19 % de los géneros pertenecieron a la categoría colector; representado en los ordenes Ephemeroptera

y Diptera. El restante 31% de los géneros pertenecieron a los grupos raspadores (11%), filtrador (7%) y trozador (5%). Los dos primeros grupos los géneros pertenecen a los ordenes Trichoptera y Ephemeroptera y el orden Trichoptera y Diptera para el caso de los trozadores (Apéndice B).

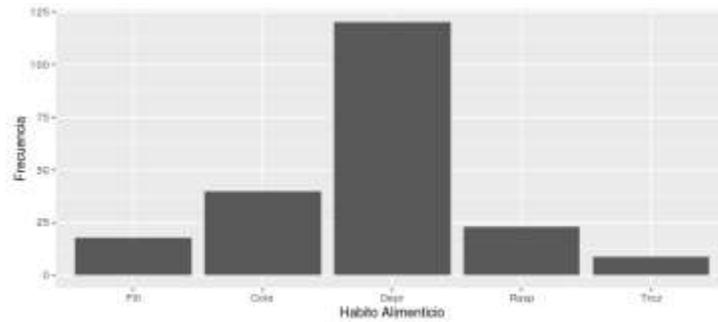


Figura 8. Riqueza de rasgos biológicos por modo alimenticio. Filt=Fitrador, Cole= Colector, Depr=Deprador, Rasp=Raspador, Troz=Trozador.

La forma de cuerpo tubular es el rasgo dominante de las formas inmaduras en un 41% de los géneros, representado por larvas de Diptera, Coleoptera y Trichoptera. La forma truncada un 23% pertenecientes al orden Odonata principalmente. La forma redondeado el 17% representados en el orden Hemiptera. Dorsoventralmente aplanado 11 %; géneros del orden Ephemeroptera. Hidrodinámico representado en un 6% de los género.

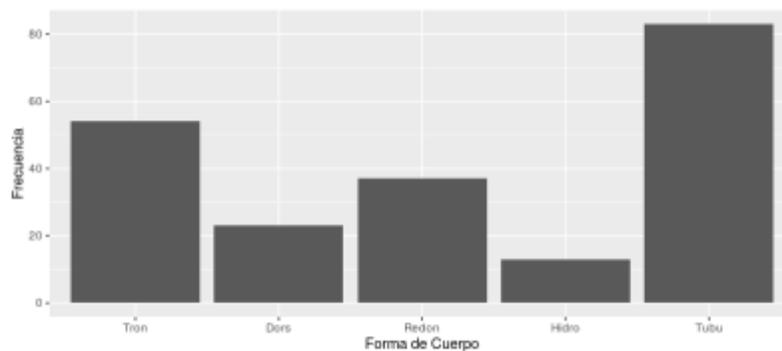


Figura 9. Riqueza de rasgos biológicos de forma del cuerpo. Tron=truncado, Dors= dorso-ventralmente aplanado, Redon =redondeado y Hidro=hidrodinámico, Tubu=Tubular.

El hábito de locomoción estuvo representada por un 27 de géneros agarradores, seguido por el rasgo reptador con 20%, excavador con 16%, nadadores 14% y trepadores con 11%.

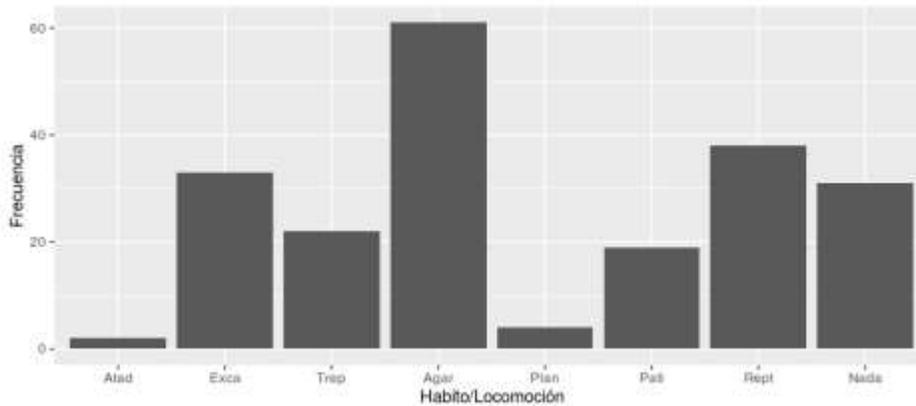


Figura 10. Riqueza de rasgos biológicos de tipo de locomoción o hábito. Atad=fijo, Exca=excavador, Trep=trepador, Agar=Agarrador, Plan=planctónico, Pati=patinador, Rept= reptador, Nada=nadador.

La respiración cutánea es la más frecuente; 52% de los géneros exhibieron este rasgo especialmente en larvas del orden Coleoptera, Diptera y Trichoptera. El rasgo de respiración de branquias traqueadas estuvo representado en el 28% de los géneros pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Odonata y Plecoptera. Los restantes como branquias espiraculares y órganos para la toma de oxígeno atmosférico representaron el 5% y 7% respectivamente, siendo dípteros los más comunes para el primer caso y hemípteros para el segundo.

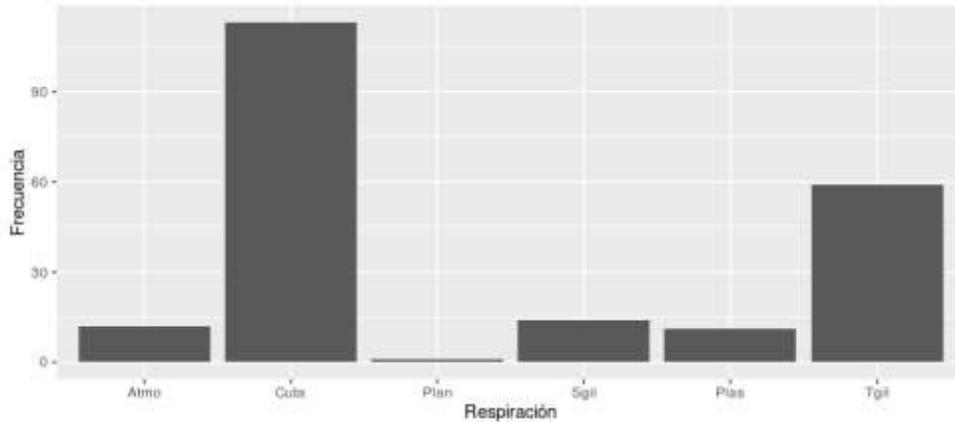


Figura 11. Riqueza de rasgos biológicos de respiración. Atmospheric_br=atmosférica, Cutaneous = cutánea, plant breathers = plantas, spiracular gills= branquias espiraculares. Temporary air store= plastron, tracheal gills= branquias traquedas.

5.2.4 Relación de la composición funcional y variación ambiental La frecuencia de los rasgos biológicos de los insectos acuáticos fueron variables de acuerdo a los atributos fisicoquímicos, hidroecomorfológicos y la intensidad del disturbio antropogénico.

La contribución relativa de la abundancia de los rasgos de acuerdo a las regiones y la categoría de contaminación, mostró que basado en el forma del cuerpo, las formas tubulares son las más comunes y dominantes en algunos casos como lo es en sitios contaminados, la forma dorsoventralmente comprimido presentó una ligera diferencia en mayor proporción en ríos de zonas altas (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.A**).

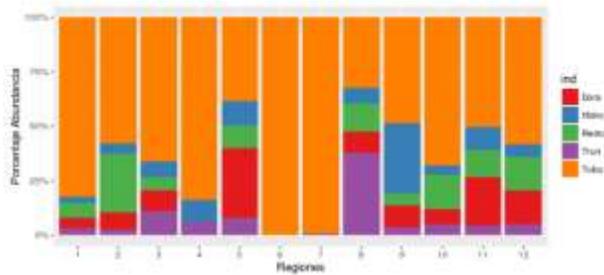
El grupo de rasgos de modo de alimentación denotó la dominancia del grupo trófico colector, en ríos de zonas altas el grupo trófico filtrador presentó un ligero aumento (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.B**).

Los rasgos de hábito o locomoción presentó dos tipos de locomoción comunes, los reptadores (sprawlers) y sujetadores o agarradores (clingers), la mayor contribución fue para los primeros,

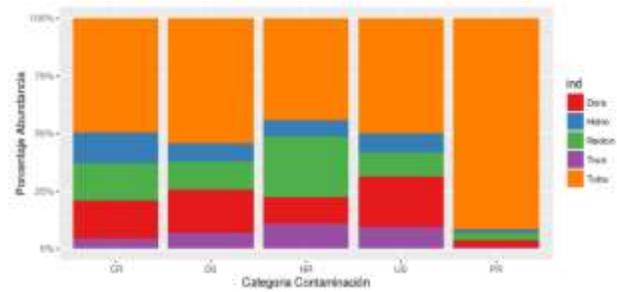
excepto en los ríos de piedemonte donde el segundo tuvo mayor contribución (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.C**).

La proporción respecto a los rasgos asociados a la respiración mostró que la respiración cutánea es la de mayor representación, en la mayoría de casos, sin embargo en los ríos ubicados en regiones de piedemonte la respiración traqueal predominó. De la misma forma se presentó el tipo de respiración respecto a los sitios con poca contaminación y altamente contaminados (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.D**).

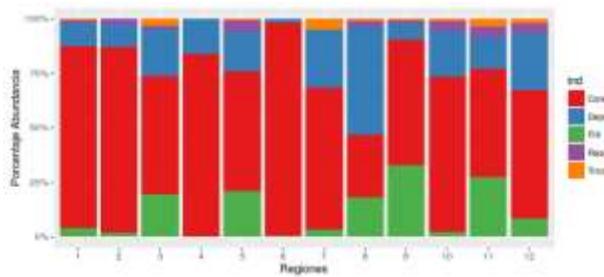
A1) Forma del cuerpo/regiones



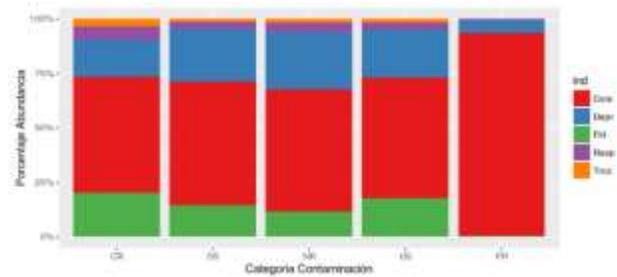
A2) Forma del cuerpo/contaminación



B1) Grupo trófico/regiones

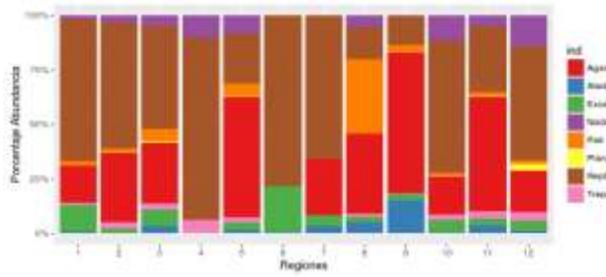


B2) Grupo trófico/contaminación

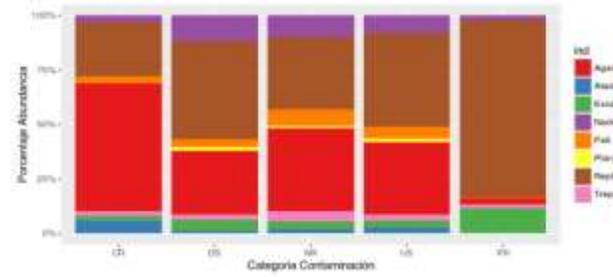
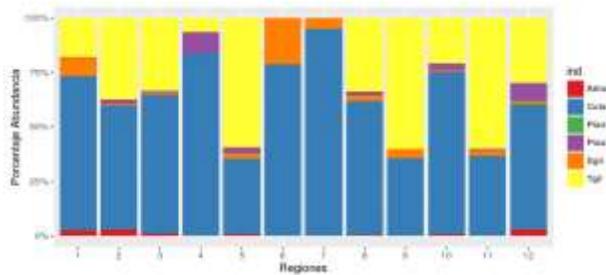


C1) Locomoción/regiones

C2) Locomoción/contaminación



C1) Respiración/regiones



C1) Respiración/contaminación

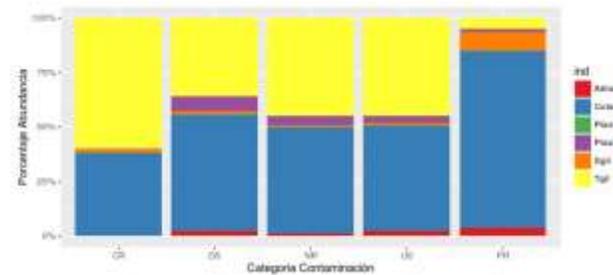


Figura 12. Contribución porcentual de los rasgos biológicos. A) Forma del Cuerpo, B) Modo de alimentación, C) hábito o locomoción, D) Respiración. 1) Región ecohidrográfica 1=Rca_Ccata, 2=Rca_Rsjm, 3=Rsv_Amaz, 4=Rta_Alto_And, 5=Rta_Cc_Vor_Sur_Ce, 6=Rta_Coc_Voc_Sur, 7=Rta_Coc_Vor_Pati_Cau, 8=Rta_Cor_Voc, 9=Rta_Cor_Vor, 10=Rtb_Altll, 11=Rtb_Piell, 12=Rvinterand. 2) US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta.

La variación de la frecuencia y abundancia de rasgos biológicos las regiones limnológicas y las categorías de contaminación muestran que estos dos factores influyen en dicha variación numérica. En las regiones la ocurrencia de los rasgos biológicos es variables, evidenciando la influencia que tiene la características físicas y químicas sobre estos. El disturbio antropogénico influye directamente sobre la proporción de los rasgos.

5.2.5 Diversidad funcional Los valores de las métricas de diversidad funcional fueron estandarizados de 0 a 1 para permitir una comparación más sencilla entre los factores. Entre las

regiones las métricas mostraron que a nivel de la riqueza funcional (FRic) obtenidos en el 60% de las regiones estuvieron por encima de la media del índice, los mayores valores correspondieron a los regiones con mayor riqueza taxonómica. La regularidad funcional (FEve) representó a nivel regional una distribución proporcional entre los rasgos y las abundancias relativas, el valor más bajo se presentó en la región con menor riqueza de taxones. Los valores de divergencia funcional (FDiv) fueron altos para todas las regiones (>0.6).

Tabla 11. Valores promedio de las métricas de diversidad funcional para cada región limnológica.

Región Limnológica	Rao	Fric	FEve	FDiv	FDis
RCA_CCATA	0.11	0.54	0.44	0.62	2.72
RCA_RSJM	0.11	0.45	0.46	0.70	2.73
RSV_AMAZ	0.19	0.53	0.57	0.66	2.82
RTA_ALTO_AND	0.08	0.10	0.40	0.90	1.93
RTA_CC_VOR_SUR_CE	0.21	0.86	0.43	0.77	4.33
RTA_COC_VOC_SUR	0.06	0.15	0.07	0.45	2.04
RTA_COC_VOR_PATL_CAU	0.20	0.06	0.65	0.81	3.77
RTA_COR_VOC	0.21	0.74	0.48	0.82	4.12
RTA_COR_VOR	0.18	0.52	0.41	0.80	3.67
RTB_ALTLL	0.11	0.44	0.63	0.71	2.67
RTB_PIELL	0.19	0.62	0.57	0.77	4.01
RVINTERAND	0.19	0.70	0.48	0.69	3.91

Se observaron diferencias significativas de la métricas de diversidad funcional Rao, FRic, FEve y FDis ($p < 0.05$) entre la categoría de sitios con alta intervención (PR) frente a las demás categorías (CR, US, DS y NR) (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

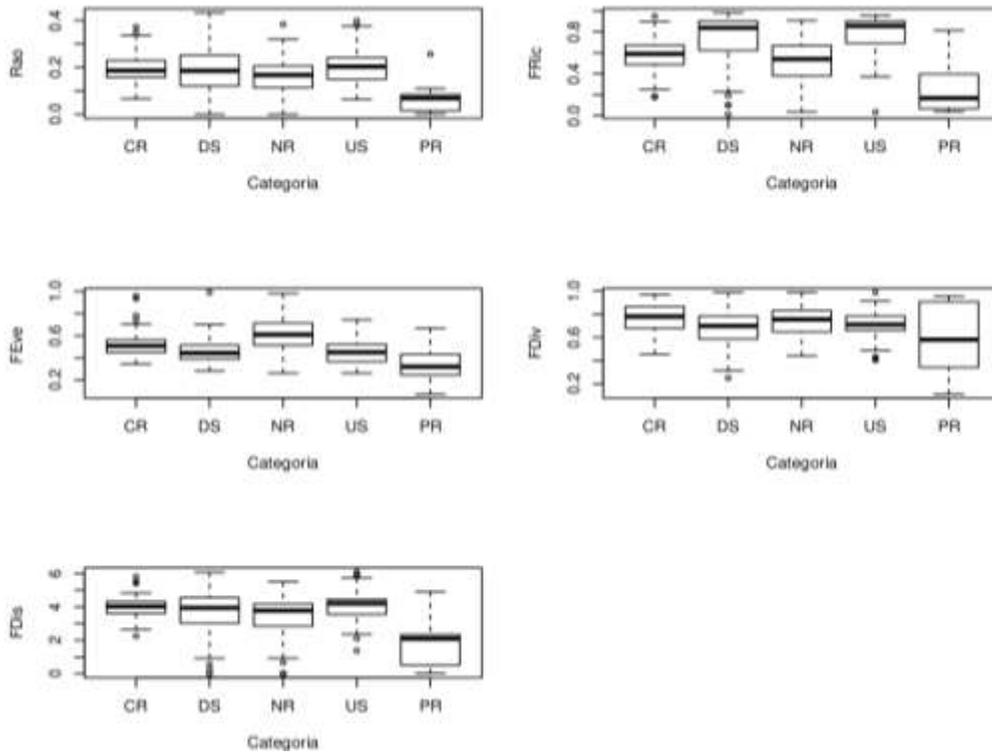


Figura 13. Valores promedio y dispersión de los diferentes valores de las métricas de diversidad funcional en las 5 categorías de intervención antrópica. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia de contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta.

Los índices fueron significativamente más bajos en los sitios PR, mientras que en sitios de intervención intermedia los índices mencionados no reflejan un patrón de significancia claro. La riqueza funcional (FRic) vario significativamente ($p < 0,01$) entre US y NR, presentándose claramente un aumento de la riqueza en las categorías US y DS. La regularidad funcional presentó valores bajos significativamente ($p < 0,01$) respecto a la categoría NR. Por último la divergencia funcional no mostró diferencias significativas entre las categoría.

5.3 Variación de composición taxonómica y funcional a factores ambientales.

5.3.1 Composición taxonómica y factores ambientales Una parte de la composición taxonómica fue explicada por la variación hidroecomorfológica en los ecosistemas lóticos; específicamente la relacionada con la composición del sustrato. El grupo de variables asociadas al disturbio antropogénico explicaron poco la variación en la composición taxonómica. Por último, la gran mayoría de los taxones no tuvieron relación con ninguno de los dos grupos de variables mencionada.

Las variables fisicoquímicas y hidroecomorfológicas explicaron 20% ($F=2,68$, $p<0,01$) del patrón de distribución de los insectos acuáticos. Fueron eliminadas la alcalinidad, sólidos totales y disueltos y la dureza por presentar alta colinealidad. Las restantes variables fueron retenidas en el modelo.

Los dos primeros ejes canónicos explicaron 40% a la varianza constreñida. Con el fin de aumentar la varianza total, se realizó un segundo procedimiento seleccionando las especies que en el anterior modelo aportaban más del 20% de la variación, del cual se redujo de 210 taxones a 79 taxones.

En el segundo modelo la varianza explicada por el componente abiótico aumento al 30%. De tal forma que los dos primeros ejes explicaron 60% en la construcción de las variables respuestas. De las 35 variables abióticas fueron seleccionadas 23 variables basado en el procedimiento automático de selección hacia delante ("forward select"), el modelo final fue:

Matriz Biológica ~ N.Kjel + oxy +Cl + NO2.N + + NH4.N +SiO2 + Ca +PO4.P + ECol + temp
+SS + turb + cond +pH+ NO3.N + Corriente+ Rápidos + Arenas + Limos+Arcillas+ Cantos+
Bloques+ Gravas

El conjunto de variables asociadas al primer eje representaron el estado trófico de los ríos y la contaminación urbana y agrícola. El segundo eje representó el gradiente altitudinal, el cual se evidencia en la composición del sustrato; sustratos duros (cantos rodados y bloques) y sustratos blandos (arenas, limos y arcillas), los primeros dominan en ríos de piedemonte y los segundo en zonas bajas.

Acuerdo a lo anterior, los organismos asociados a cada uno de los gradientes identificados y correlacionados significativamente con el primer eje (contaminación) fueron los dípteros *Eristalis* spp., *Culicoides* spp. *Psychoda* spp, y *Pericoma* spp. El gradiente altitudinal o de cambio de la dominancia de los sustratos duros estuvieron representados por géneros de los órdenes Ephemeroptera (p.j Baetodes spp., *Callibaetis* spp.), Plecoptera (*Anacroneuria* spp.), Trichoptera (p.j. *Grumichella* spp., *Leptonema* spp.), Megaloptera (*Corydalus* spp.) y Coleoptera; específicamente de la familia Elmidae y Ptilodatyliidae. En los sustratos blandos se encontraron en su mayoría géneros de los órdenes Odonata (p.j. *Aphylla* spp. *Myathiria* spp.), Hemiptera (ej. *Buena* spp, *Neoplea* spp.), Diptera de la familia Culicidae (*Culex* spp. y *Mansonia* spp.) y algunas familias de Coleoptera como Dysticidae y Noteridae (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

5.3.2 Rasgos biológicos y factores ambientales El análisis RLQ muestra alta significancia entre los dos modelos, el modelo tipo 2 de la distribución de los taxones y las variables ambientales ($p= 0.0009$) y modelo tipo 4 entre la composición taxonómica y los rasgos biológicos ($p = 0.0009$). El primer eje RLQ representó el 69% del total de la varianza, el segundo eje retuvo el 20% de la varianza.

Tabla 12. *Resumen de valores de análisis RLQ*

	RLQ Eje 1 eigenvalue (% varianza)	RLQ Eje 2 eigenvalue (% varianza)
Q-PCA	11 (25%)	4 (10%)
L-CA	0.50 (6%)	0.45 (5%)
R -PCA	2 (12%)amá)	2 (11%)
Análisis RLQ	1.79 (69,3)	0.53 (20,6%)

El análisis basado en rasgos biológicos diferenció los sitios contaminados, mientras que los sitios de contaminación intermedia y baja se mostraron mezclados (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). El primer eje fue correlacionado de manera positiva con el oxígeno, sólidos suspendidos, altitud, cobertura vegetal alta y sustratos duros (bloques y cantos). Los rasgos correlacionados significativamente ($p<0.05$, perm=1000) basado en análisis “fourth corner” y el primer eje fueron organismos con respiración de branquias traqueadas, hábitos tróficos filtradores y raspadores y habito “clinger” o enganchado. Por otro lado, los rasgos biológicos de habito alimenticio depredador y los tipos de respiración atmosférica y cutanea se correlacionaron con variables que caracterizan ríos con dominancia de sustratos blandos y aumento de la conductividad,.

En el segundo eje se presentaron correlacionadas las variables relacionadas con los nutrientes asociados a la contaminación actividades como ganadería y agricultura (coliformes, *E. coli*, y

nitrógeno Kjeldahl) e inversamente correlacionados se presentó es estado o condición trófica de los ríos (fosforo y nitrógeno) (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Los rasgos biológicos correlacionados significativamente con la contaminación orgánica fueron las formas tubulares, tipo de respiración, espira cular y hábito excavador, en el caso con el estado trófico la forma truncada, redondeadas, tipo de respiración por plastrón y de hábitos patinadores y nadadores.

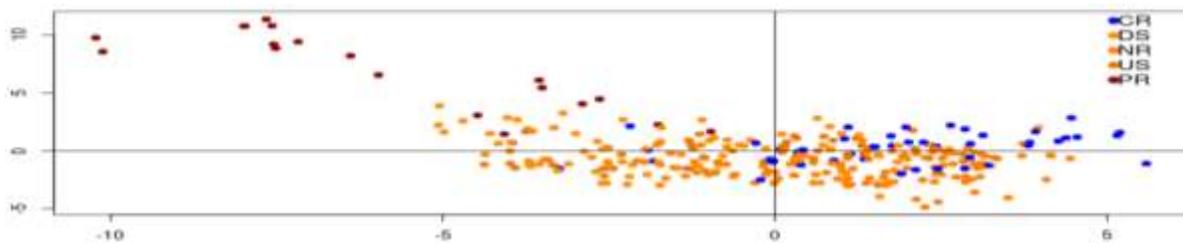


Figura 16. Diagrama RLQ seleccionado los ejes 1 y 2 proyectado los sitios y su categoría de contaminación. US y DS= Sitios con intervención o contaminación moderada. NR= Sitios sin referencia dese la didique a mi novia y ahora me quiere mas que nunca :v contaminación. PR= Sitios con intervención o contaminación alta

De acuerdo a la ordenación de los rasgos y variables ambientales se identificaron 4 grupos. El **grupo 1** lo representa los rasgos del modo de respiración espiracular y las variables relacionadas con la contaminación orgánica y microbiológica. El **grupo 2** lo conformaron los hábitos de respiración atmosférica, plastrón y de locomoción nadador y planctónico asociados a los ambientes dominados por sustratos blandos (limos y arcillas) y cobertura vegetal media. El **grupo 3** los hábitos de locomoción atado o sujetado (clinger), los modos alimenticios trozador y filtrador y el modo de respiración agalla traqueda se relacionaron características del sustrato; duros (rocas y bloques), la cobertura vegetal alta y oxígeno disuelto. Un **grupo 4** fue

conformado por cuerpos de forma tubular y habito alimenticio colector, asociado con variables fisicoquímicas relacionadas con el estado trófico de ecosistema (Figura 6.16 y Figura 6.16).

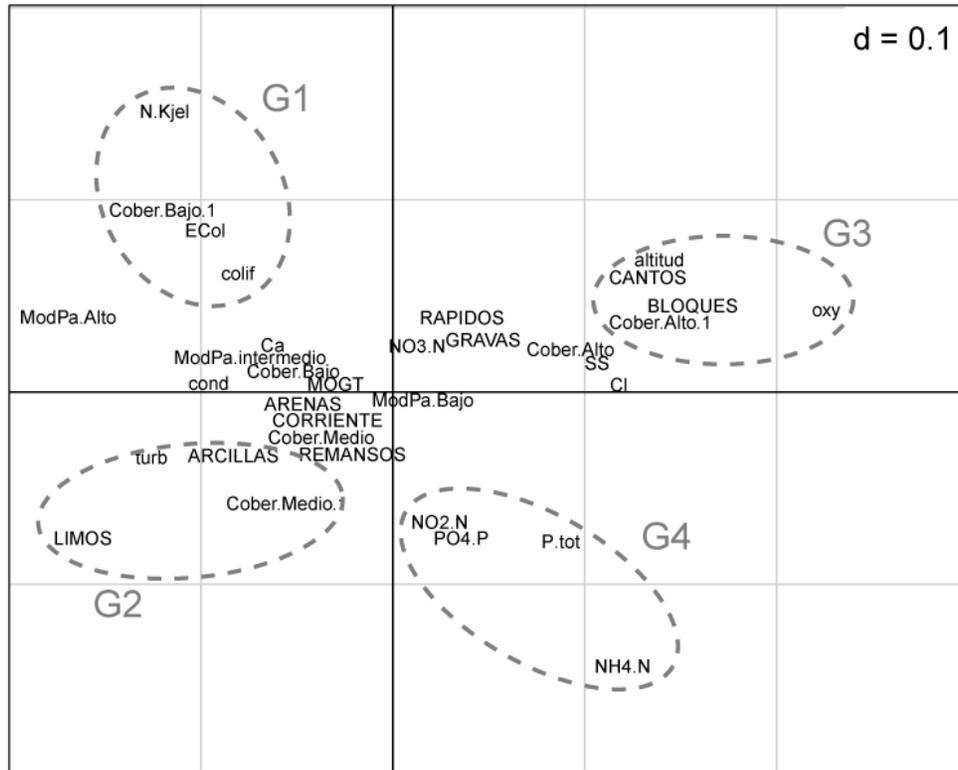


Figura 17. (elemento 1): Diagrama RLQ seleccionado los ejes 1 y 2 proyectado las variables ambientales.

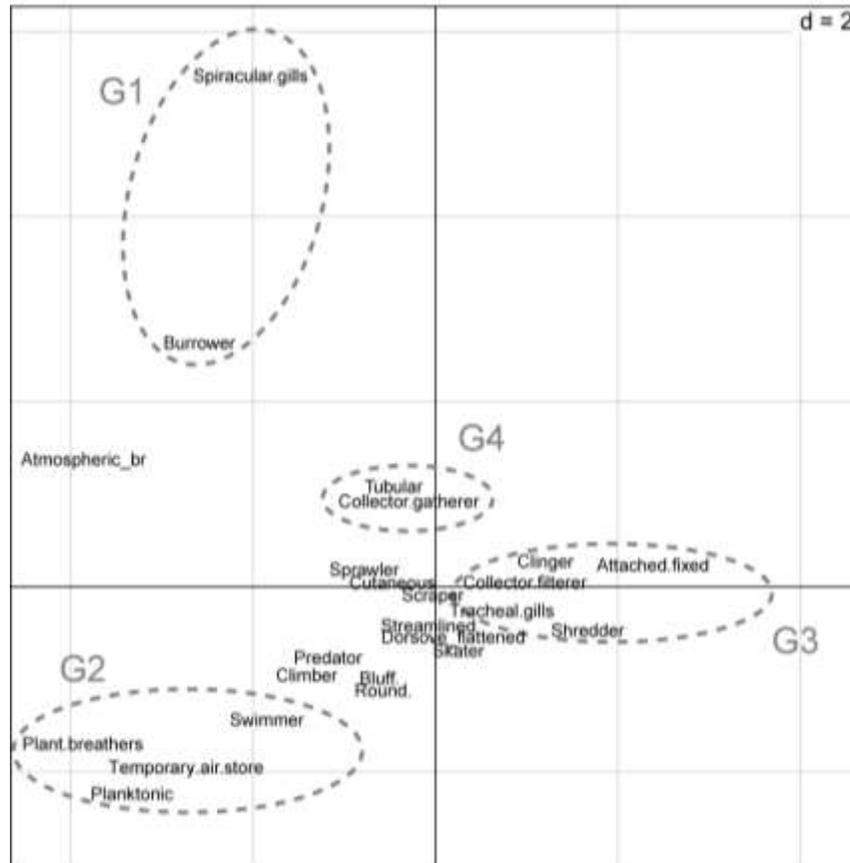


Figura 18. (elemento 2): Diagrama RLQ seleccionado los ejes 1 y 2 proyectado los rasgos biológicos.

El análisis “fourth-corner” extrajo un total de 87 relaciones altamente significativas entre las 27 de las 34 variables ingresadas al modelo y 23 de los 24 rasgos biológicos. Las variables con mayor significancia estadística fueron las variables asociadas a la contaminación (coliformes, *E. coli* y nitrógeno orgánico), temperatura, turbidez, altitud y tipos de sustratos. En contraste las variables relacionadas con la modificación del paisaje, conductividad, pH y tipo de corriente tuvieron menos significancia con los rasgos (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Las asociaciones positivas entre los rasgos y el ambiente señalo que las abundancias de los individuos con un rasgo en particular se ve favorecido por ese o varios factores ambientales, lo

opuesto a esta relación son las asociaciones negativas donde las abundancias de un individuo decrece en el incremento de factor ambiental; sea la concentración de una sustancia o densidad física de componentes adyacentes al cuerpo del agua.

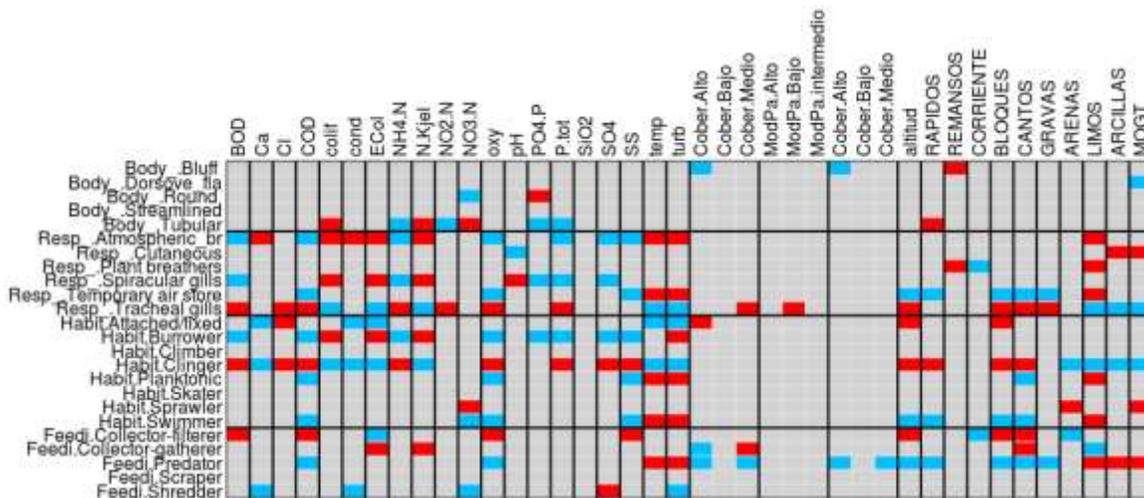


Figura 19. Correlación de los rasgos biológicos basado en una permutación de los sitios y especies utilizando el análisis “fourth-corner”. Celdas rojas indican correlación significativa ($p < 0,01$) y positiva, celda azul correlación significativa ($p < 0,05$) y negativa. Celdas grises correlaciones no significativas ($p > 0,05$).

Las variables fisicoquímicas que mostraron mayor número de asociaciones positivas fueron coliformes, *E. coli*, nitrógeno Kjeldahl, temperatura del agua y turbidez, los rasgos biológicos relacionados a estas fueron la forma de cuerpo tubular, los tipos de respiración atmosférica y espiráculos, el tipo de locomoción excavador y nadador, y grupo trófico depredador y colector.

Las condición del flujo rápido y sustratos sustratos duros mostraron correlación con los rasgos biológicos como el tipo de respiración por branquias traqueadas, tipo de locomoción “clinger” o engachado y grupo trófico filtrador. En el caso de sustratos dominados por limos y arcillas, y de

flujo en zonas de remanso, se correlacionaron con el tipo respiración cutánea y el grupo trófico depredador.

En la Tabla 6.10 se propone una clasificación de los rasgos que expresan mejor la respuesta en los extremos del disturbio antropogénico, así como algunos taxones ejemplo en los cuales estos rasgos esta presentes.

Tabla 13. *Clasificación de rasgos biológicos frente a la respuesta a dos extremos de la intensidad de disturbio antropogénico.*

Disturbio Antropogénico	Rasgo Biológico/Característica		Taxones mas abundantes
Bajo	Grupo trófico	Filtrador	Philopotamidae (Trichoptera), Hydroptilidae (Trichoptera), Simuliidae (Simulium)
		Trozador	Leptoceridae (Trichoptera), Leptophlebiidae (Ephemeroptera).
	Tipo de respiración	Agallas traqueadas	Baetidae (Ephemeroptera), Leptophlebiidae (Ephemeroptera), Hydropsychidae (Trichoptera)
Alto	Grupo trófico	Colector	Chironomidae(Diptera), Psychodidae (Diptera), Ceratopogonidae (Diptera).
	Forma del Cuerpo	Tubular	Chironomidae (Díptera), Oligochaeta, Syrphidae (Diptera), Tipulidae (Diptera)
	Tipo de respiración	Atmosférica	Syrphidae (Diptera), Culicidae (Diptera) , Ceratopogonidae (Diptera)

De acuerdo a los análisis realizados la segunda hipótesis del trabajo que plantea que comparado con los factores ambientales naturales, la intensidad del disturbio antropogénico en

los sistemas lóticos explica la mayor parte de las relaciones numéricas de la taxonomía y los rasgos biológicos de los insectos acuáticos, se demuestra que la composición taxonómica es explicada principalmente por los relación con las variación del sustrato, sin embargo, al menos un 70% parte de los taxones no mostraron ninguna relación con las demás variables ambientales. Por el contrario, los rasgos biológicos agruparon de mejor manera la variables asociadas al disturbio antropogénico y la hidroecomorfología.

5.4 Respuesta de la diversidad taxonómica y funcional al disturbio antropogénico.

El índice de diversidad de Shannon presentó diferencias significativas en las categorías de mala calidad respecto a las demás. En las categorías de media y buena la riqueza de taxones y la riqueza de Shannon presentaron diferencias significativas. No se observó que alguno de los índices presentara una capacidad de discriminación entre todas las categorías (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Tabla 14. *Test múltiple de Mann-Whitney: Índices taxonómicos vs categorías de calidad. Valores de p corrección de Bonferroni. Riq=Riqueza de taxones, H' =Diversidad de Shannon, H'Riq=Riqueza de Shannon. n.s =no significativo.*

Calidad FQ	Mala	Media	Buena
Mala			
Media	<0.01 (Riq) <0.01 (H')		
Buena	<0.01 (Riq) <0.01 (H')	n.s. (Riq) n.s. (H')	
Excelente	n.s. (Riq) <0.05 (H')	<0.01(Riq) n.s. (H')	<0.05 (Riq) n.s. (H')

La métrica de diversidad función FEve mostró diferencias significativas entre todas las categorías de calidad de agua. La discriminación de las calidades a base de los demás índices es clara entre los extremos de calidad, sin embargo, entre las calidades intermedias la sensibilidad es baja (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**)

Tabla 15: Test múltiple de Mann-Whitney: Índices funcionales vs categorías de calidad. Valores de p corrección de Bonferroni; n.s. =no significativo, FRao=índice de entropía funcional, FRic=Riqueza funcional, FEve= Regularidad funcional, FDiv= Dispersión funcional.

Calidad FQ	Mala	Media	Buena
Mala			
Media	<0.01 (FRao) <0.01 (FRic) <0.05 (FEve) <0.01 (FDiv)		
Buena	<0.01 (FRao) <0.01 (FRic) <0.01 (FEve) <0.01 (FDiv)	n.s. (FRao) n.s. (FRic) <0.05 (FEve)) n.s. (FDiv)	
Excelente	<0.01 (FRao) n.s. (FRic) <0.01 (FEve) n.s. (FDiv)	n.s. (FRao) n.s. (FRic) <0.01 (FEve)) n.s. (FDiv)	n.s. (FRao) n.s. (FRic) <0.01 (FEve) n.s. (FDiv)

En un análisis para explorar si había respuesta funcional y taxonómica a la intensidad del disturbio visto en categorías, se observó que en la categoría calidad mala del disturbio, ninguno de los índices evaluados tuvo relación significativa. En las restantes categorías los índices mostraron una respuesta significativa al cambio dado por la categoría de intensidad del disturbio.

Con el fin de alcanzar una descomposición de los índices de riqueza, diversidad y uniformidad de los datos taxonómicos y los datos funcionales como función del disturbio antropogénico, se incluyeron para una primera aproximación el factor de biogeografía en un modelo estadístico.

En esta variante simple y directa, la explicación de los índices por la mayor parte fue baja. Únicamente la diversidad taxonómica y la riqueza funcional presentaron porcentajes de explicación más altas, dado la intensidad del disturbio (Tabla 6.13).

Para probar si factores ecológicos contribuyen a un aumento del valor explicativo del disturbio antropogénico, se consideraron adicionalmente los factores sustrato del lecho y modificación del paisaje como cofactores adicionales en el modelo.

Con el factor del sustrato, la intensidad del disturbio antropogénico ganó valor explicativo para los componentes de la diversidad taxonómica y funcional, siendo en la riqueza funcional el factor de mayor porcentaje de varianza explicada (Tabla 6.13).

Usando la modificación del paisaje como cofactor del disturbio antropogénico, la tasa de explicación correspondió al resultado anterior, y también, no se produjeron porcentajes muy diferentes (Tabla 6.13).

Tabla 16. *Modelo lineal generalizado relacionado la respuesta de los componentes de la diversidad taxonómica (Taxa) y funcional (Fun) a la intensidad del disturbio antropogénico (IDA) y región limnológica (bg); con el tipo de sustratos (Sus) o modificación del paisaje (Pai). VE: Porcentaje de varianza explicada. * = relación estadísticamente significativa ($p < 0.05$). † = variable con coeficientes no significativos ($p \geq 0.05$).*

Variable Respuesta/ Predictoras	Riqueza (Modelo total)		Diversidad (Modelo total)		Uniformidad (Modelo total)	
	Riq (Tax)	Riq (Fun)	Div (Tax)	Div (Fun)	Uni (Tax)	Uni (Fun)

Variable Respuesta/ Predictoras	Riqueza (Modelo total)		Diversidad (Modelo total)		Uniformidad (Modelo total)	
	Riq (Tax)	Riq (Fun)	Div (Tax)	Div (Fun)	Uni (Tax)	Uni (Fun)
IDA+bg	VE=78% *		VE= 84% *		%VE= 67% *	
	VE= 0.7% *	VE= 13% *	VE= 19% *	VE= 0 (†)	%VE= 7% *	%VE= 2 *
IDA+Sus+bg	VE=76% *		VE=85% *		%VE=67% Sus(†)	
	VE=28% *	VE=48% *	VE=20% *	VE=3% * IDA (†)	%VE=18%	%VE=3% Sus (†)
IDA+Pai+bg	VE=80% *		VE= 84% * Pai (†)		%VE= 66% *	
	VE=10% *	VE=24% *	VE= 24% *	VE= 9% *	%VE= 84% * Pai (†)	%VE= 16% *

La hipótesis que se refiere a que la diversidad funcional refleja la intensidad del disturbio antropogénico de mejor manera que la diversidad taxonómica fue solo parcialmente corroborada. La mejor respuesta se presentó en la gran mayoría de los componentes de la diversidad taxonómica excepto en la riqueza funcional cuando el tipo de sustrato y modificación del paisaje fueron incluidas como variables explicativas junto con la intensidad del disturbio.

6. Discusión

El disturbio antropogénico relacionado con la agricultura y la urbanización son considerados drivers de los mecanismos de adaptación fenotípica y variación de la biodiversidad (Sullivan et al. 2017). Los ecosistemas lóticos de las cuencas estudiadas muestran estos dos tipos de amenazas. La primera es la generada en las zonas urbanas donde se vierten la aguas domesticas

directamente a los ríos o ciudades que cuentan con sistemas de tratamiento de aguas residuales deficientes. La segunda se evidencia en áreas rurales donde la agricultura y el pastoreo aumentan la concentración de nutrientes y degrada la vegetación riparia nativa. Ambos tipos de contaminación son la principal amenaza sobre la biodiversidad acuática en los ecosistemas acuáticos neotropicales .

Todas las cuencas presentan condiciones de moderado a alto disturbio antropogénico a causa de las actividades arriba mencionadas. Por un lado, los ríos de zonas bajas de la región de los valles interandinos; Magdalena Medio y la altillanura son los principales afectados por la agricultura y ganadería como lo corrobora también el estudio del agua . En la región del Caribe, la contaminación doméstica es la principal responsable, viéndose reflejado en la carga microbiológica (*E. coli*) y nitrógeno orgánico.

La riqueza taxonómica de los insectos acuáticos registrada en los ecosistemas lóticos de zonas de piedemonte y bajas de Colombia corresponde a lo reportado para los ríos neotropicales, siendo los órdenes Coleoptera, Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera y Heteroptera los de mayor riqueza de especies . Las comunidades de insectos acuáticos de los ríos de piedemonte están representadas por los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Coleoptera. Mientras que en ríos de zonas bajas la mayor riqueza está representada en los órdenes Odonata y Hemiptera principalmente. En condiciones con baja intensidad de disturbio antropogénico, la estructura física del microhábitat estructura las comunidades de insectos acuáticos. Una amplia revisión de los factores fisicoquímicos asociados dicha distribución ha sido descrita; por ejemplo en ríos de piedemonte factores selectivos relacionados con la hidráulica determina la distribución espacial generando parches de comunidades que presentan adaptaciones para zonas de turbulencia, cascadas, exposición al flujo y deriva . En ecosistemas lóticos de zonas bajas las condiciones

son opuestas a las anteriores, las corrientes lentas favorece la acumulación de materia orgánica, déficit de oxígeno y mayor concentración de sólidos. En ambos casos los insectos acuáticos muestran una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas a este paisaje adaptativo que determinan el éxito de la especies.

En los estudios de la ecología de comunidades el principal objetivo es explicar como afectan y como interaccionan los factores ambientales con la composición y abundancia de las especies. La heterogeneidad del sustrato en los ríos de acuerdo con Heino (2009) ha mostrado una relación positiva con la riqueza de insectos acuáticos, mientras que en otros la evidencia ha sido escasa. En el presente estudio, un 20% de la variación espacial de los insectos acuáticos esta siendo explicada por composición del sustrato, dejando en evidencia que a nivel local es un factor dominante en los ecosistemas con bajo intensidad de disturbio antropogénico.

Las razones por las cuales no es evidente la relación entre la estructura del sustrato y la riqueza y abundancia de insectos acuáticos no es bien conocido, pero posiblemente el fuerte impacto causado por actividades humanas sobre las factores fisicoquímicos en los ecosistemas lóticos pueden solapar la relación especies-sustrato (Heino 2009). Las comunidades de insectos acuáticos en el presente trabajo presentan rangos de distribución amplia a lo largo de los factores físico-químicos e hidroecomorfológicos, al menos un 80% de los géneros no muestran un patrón claro de distribución. Esto demostraría que la alteración de algunas condiciones pueden causar un desbalance entre la relación comunidad-ambiente direccionando de esta forma la homogenización de la composición taxonómica a nivel local.

El presente trabajo corrobora para ecosistemas lóticos la preferencia de algunos géneros de acuerdo con el tipo de sustrato y el grado de disturbio antropogénico. Por otro lado, se evidencia que la gran mayoría de géneros presentan una amplia distribución independiente de los factores

antes mencionados. Probablemente, variables ambientales no incluidas en este estudio permitirían aumentar el conocimiento de la distribución espacial de los insectos acuáticos en Colombia, así como factores intrínsecos a la biología de los organismos (capacidad de dispersión y evolución) y las interrelaciones biológicas (predadores-presa) que podrían dar mejores sobre mecanismos de distribución espacial.

La relación entre la riqueza funcional y riqueza taxonómica es lineal o uno a uno , lo cual se explica con la alta frecuencia de depredadores presentada en los ecosistemas lóticos, expresada en los tres órdenes de mayor riqueza taxonómica del presente trabajo: Odonata, Hemiptera y parcialmente Coleoptera. Los insectos acuáticos depredadores están activos en busca de las presas, lo cual los obliga a estar expuestos a microambientes con alta turbulencia o flujo . Lo anterior refleja que la alta frecuencia de este grupo se encuentre en ríos de zonas bajas en los cuales las corrientes son lentas y presentan varias zonas de remansos.

El tipo de locomoción agarrador (clinger) presentan estructuras en las patas principalmente que les facilita habitar microambientes de alto estrés por la turbulencia y flujo . La frecuencia de este rasgo se expresa principalmente en los ríos de piedemonte donde los sustratos duros y las zonas de corrientes rápidas y cascadas dominan las características ecomorfohidrológicas.

Por otro lado, la distribución de la abundancia de los rasgos se relaciona de manera directa con espacio ocupado por cada rasgo y si esta distribuido de manera uniforme y independiente de la riqueza (Mason et al. 2005). Los colectores son los mas abundantes en los ecosistemas lóticos, la familia Chironomidae en su gran mayoría pertenecen a este grupo trófico (Wallace & Webster 1996). En los ecosistemas lóticos de Colombia es el grupo mas abundantes y representativos desde el punto de vista de la abundancia (Chará-Serna et al. 2010, Rodríguez & Ospina 2011). Se corrobora en este trabajo que los colectores son abundantes en todas las cuencas estudiadas e

intensidad del disturbio. El detritus en ecosistemas lóticos neotropicales es una recurso con alta disponibilidad debido al importante papel de los trozadores, la actividad microbiana y en los ríos de piedemonte la fricción mecánica que favorece el procesamiento de la materia orgánica gruesa (Wantzen & Wagner 2006, Boyero *et al.* 2012b). Principalmente en los ríos de tierras bajas su dominancia es notoria, debido al flujo lento que facilita que se depositen detritus y materia orgánica fina lo cual es fuente de alimento de este grupo. Además los resultados confirman la afirmación que en ecosistemas lóticos neotropicales dominan los hábitos generalistas como los colectores sobre otros especialistas como trozadores o depredadores.

Los depredadores en los ecosistemas lóticos juegan un papel regulador de otras poblaciones de macroinvertebrados acuáticos y peces, además de su importancia en términos de aporte de biomasa (Wallace & Webster 1996). Los depredadores están asociados en ecosistemas lóticos en tramos con flujo lento y sustratos dominados por arenas, limos o arcillas (Lamouroux *et al.* 2004) e incrementa en número en sitios impactados (Feio & Dolédec 2012). En Colombia, los estudios realizados hasta el momento sobre grupos tróficos han sido llevados a cabo en sistemas lóticos de piedemonte o montaña, en los cuales los predadores no representan relevancia en términos de riqueza y abundancia. Sin embargo, en el presente estudio se demuestra la importancia en términos de abundancia de los depredadores en los ecosistemas lóticos de zonas bajas.

El grupo trófico filtrador fue representativo en ríos de piedemonte después de los colectores. En Colombia, Rodríguez-Barrios *et al.* (2011), encontraron en el tramo intermedio de un río de piedemonte que los filtradores presentaron alta abundancia. La mayor abundancia en ríos de piedemonte está explicada al presentar inestabilidad en los sustratos, corrientes rápidas y un alto transporte de seston que permite que filtradores con adaptaciones para este tipo de ambientes tengan una importancia en términos de abundancia (Wallace & Webster 1996). Lo anterior se

confirma con los resultados del presente estudio en el cual los filtradores asociados a variables características fisicoquímica y ecomorfológicas de ríos de piedemonte no contaminados.

Los trozadores presentaron bajas abundancias en todas las cuencas de estudio. Su baja densidad pero importante aporte en biomasa ha sido un tema ampliamente discutido para las zonas tropicales en Boyero et al. (2011, 2012b) , el cual explica que la baja diversidad de trozadores en el trópico está restringida a razones evolutivas. De acuerdo con el estudio realizado por Rodríguez-Barrios et al. (2011) el aporte en términos de biomasa de los trozadores también esta correlacionada con la altitud, lo que también soportaría que en el presente estudio no sean representativos debido a que la mayor parte de los ecosistemas lóticos esta ubicados por debajo de los 1500 msnm, además de la modificación de paisaje presentándose una cobertura vegetal baja y pastos que tiene repercusiones sobre el aporte de materia orgánica gruesa, la cual es la principal fuente de alimento.

Los rasgos biológicos de la forma del cuerpo no mostraron en el presente estudio relación clara con las variables fisicoquímicas e hidroecomorfológicas , a pesar que esta demostrado que dicha relación el alta, específicamente con el tipo de sustrato y el flujo (Lamouroux et al. 2004). Posiblemente la relación sea evidente en estudios a un nivel de mesohabitat, como demostró González-Trujillo (2016) el rasgo de la forma en larvas de tricópteros varia en un tramo canalizado de una quebrada de acuerdo al estrés causado por el flujo y el sustrato.

Los rasgos de la locomoción y la respiración son variados en insectos acuático y específicamente en ecosistemas lóticos, en los cuales el estrés hidráulico y el intercambio de gases con el ambiente determinan la estructura de las comunidades y su distribución espacial a nivel de microhábitat, tramos o segmentos del ecosistema (Hynes 1984). La forma de locomoción y tipo de respiración presentaron mayor tipo de relación , con las variables

fisicoquímicas y ecomorfológicas, mostrando consistencia con lo reportado en la literatura. Los insectos acuáticos que presentan adaptaciones morfológicas como uñas fuertes, ganchos, ventosas o tienen la capacidad de crear seda sirven para agarrarse a los sustratos lo cual permite soportar el estrés generado por la velocidad de la corriente en los ecosistemas lóticos de piedemonte. El mecanismo de respiración por branquias traqueadas esta asociado a la forma del cuerpo donde la relación superficie/volumen es bajo y las branquias es un mecanismo mas efectivo para el intercambio de oxígeno (Connolly et al. 2008).

Las relaciones encontradas entre los rasgos biológicos del presente trabajo y las variables fisicoquímicas y ecomorfológicas han coincidido por lo reportado por (Usseglio-polatera et al. 2000). Los rasgos biológicos a diferencia del acercamiento taxonómico permite hacer comparaciones o generalizaciones en entre los ecosistemas o tipologías a nivel global, esta afirmación se soporta en estudios comparativos entre las regiones biogeográficas contrastantes como la holártica y paleártica donde se observa solapamiento de los rasgos basado en la composición taxonómica y las respuestas a los estresores ambientales son similares (Statzner & Bêche 2010). Los rasgos seleccionados en el presente estudio reflejan y sintetizan características de estructura del hábitat, físico-químicas y con aspectos de la contaminación de los ríos de zonas bajas y piedemonte de Colombia. Además constituye un aporte significativo al conocimiento de la relación entre los rasgos biológicos y las variables abióticas para ríos de piedemonte y zonas bajas de Colombia, sumando este a otros trabajos en ecosistemas lenticos y lóticos de alta montaña (Contreras & Téllez 2015) y sistemas insulares y pericontinentales (Longo et al. 2016). La diversidad taxonómica medida a través de la riqueza y diversidad tienen una mejor respuesta en los extremos del disturbio, pero en condiciones intermedias de calidad (buena o media) la sensibilidad es baja, esto contradice los resultados Thorne & Williams (1997), en el que la

riqueza de especies de macroinvertebrados acuáticos refleja claramente el gradiente de contaminación y el índice de diversidad de Shannon no presentó ningún tipo de relación, según el autor la baja abundancia de las especies indicadoras de los sitios contaminado explican este resultado. Los resultados muestran una tendencia similar frente a la intensidad de un gradiente de contaminación, pero no se puede hacer inferencias sobre los factores que controlan la diversidad taxonómica debido a que hay hay múltiples efectos mas allá de las variables asociadas a la contaminación que podrías explicar mejor este resultado. Un aporte en este sentido es que no existe una relación líneal por lo cual no siempre se puede asociar la baja diversidad en ecosistemas lóticos con alto disturbio antropogénico.

Por otro lado, la diversidad funcional muestra diferentes tipos de relación con la intensidad del disturbio antropogénico, esto demuestra una asociación mas directa cos aspectos funcionales de ecosistema. Los índices Frao, FEve y FDiv muestran una respuesta significativa frente a la intensidad del disturbio antropogénico.

El índice FRao muestra que la diversidad funcional es baja en los ecosistemas lóticos con una alta intensidad del disturbio, lo cual esta indicando que los rasgos funcionales en un pool de organismos son muy similares en los sitios altamente impactados. Lo contrario se observa en sitios sometidos a baja intensidad de disturbio, en los cuales se expresa una alta diversidad de rasgos. Además, se observa ligeramente como esta diversidad de rasgos presenta un ligero comportamiento asintótico, que podría indicar una saturación de rasgos relacionado con la función en el ecosistema en ambientes poco perturbados.

La uniformidad funcional, FEve, presenta una relación lineal con la intensidad del disturbio, mostrando que FEve disminuye al aumentar el disturbio antropogénico. La baja uniformidad en los sitios con alto grado de disturbio mostraría como en los ecosistemas lóticos los filtros

ambientales relacionados con las características fisicoquímicas excluye algunos rasgos y dominan aquellos relacionado con la tolerancia a estos ambientes, como son el tipo de respiración cutánea, la forma de cuerpo tubular y el grupo funcional trófico colector. Estos mismos rasgos biológicos fueron utilizados por Tomanova et al. (2008) donde demostró la relación con el disturbio humano por contaminación de diferentes fuentes como la agricultura y vertimientos domésticos.

La divergencia funcional, FDiv, al igual que los anteriores descriptores funcionales responde de acuerdo a la intensidad del disturbio antropogénico, la forma incompleta de una función gaussiana o campana demuestra que en hacia los extremos de las condiciones de intensidad de disturbio excluye organismo con baja tolerancia y la exclusión por los recursos es posiblemente baja. Al contrario los valores mas altos de FDiv mostrarían que sitios con condiciones favorables para muchos organismos indicarían alta competencia por recursos específicos.

Los trabajos en ecosistemas lóticos evaluando la respuesta de la diversidad funcional son escasos por lo cual es difícil contrastar los resultados del presente trabajo con otros. A nivel general se demuestra que la diversidad funcional responde de manera mas clara a un gradiente de intensidad de disturbio. Estos resultados confirman las afirmación de Gutiérrez-Cánovas et al. (2015) en el cual la baja diversidad y alta redundancia funcional esta asociado al estrés ambiental, y por último la intensidad del estrés reduce el rango de espacio funcional ocupado por la comunidad debido a un cambio abrupto de las reglas de ensamblaje que evolutivamente han permitido la diversificación funcional, llenando el espacio funcional.

Por último, la diversidad taxonómica y funcional proviene de la misma fuente de información pero su interpretación se realiza en vías diferentes, mientras que el acercamiento taxonómico nos arroja valores de riqueza y abundancia de las especies, el acercamiento funcional considera el

rol biológico de las especies y su relación con el hábitat de manera directa (Villéger et al. 2010, Moore 2013). En el presente estudio el abordaje taxonómico permitió un acercamiento a la dimensión del espacio abiótico que tenía mayor influencia en la distribución de una parte de la biodiversidad; la composición de los sustratos. Sin embargo, una parte gruesa de toda la biodiversidad no queda explicada por las variables tenidas en cuenta. Esto lleva a dos vías de explicativas, por un lado están los factores biológicos intrínsecos a las comunidades (competencia, depredación, entre otras), pero esta se puede descartar ya que no son fuerzas independientes de los factores ambientales, por otro lado está la homogenización de los factores ambientales por cuenta del disturbio antropogénico, lo cual resulta en la actualidad en comunidades conformadas por especies de rangos de amplios de distribución. Lo más complejo responder temporalmente es el efecto numérico del disturbio antropogénico sobre la biodiversidad observada en la actualidad y si una vez terminado el disturbio las especies endémicas de cada sitio retornarían. Por otro lado, la diversidad funcional además de permitir explicar por medio de un grupo de rasgos como se relacionan estos con la composición de los sustratos, mostró directamente a través de otros rasgos el papel que tienen las variables asociadas al disturbio antropogénico y el funcionamiento de los ecosistemas y como realmente está influenciado la diversidad funcional. Además desde el acercamiento funcional encontrar varias similitudes en la tipificación de condiciones hidrogeomorfológicas y físico-químicas de ecosistemas lóticos de regiones holárticas y otras neotropicales (Usseglio-Polatera et al. 2000, Tomanova & Usseglio-Polatera 2007b).

El presente trabajo hace aportes significativos en el conocimiento de la diversidad taxonómica y especialmente funcional de los insectos acuáticos a un nivel espacial que sintetiza en parte la gran variabilidad de los ecosistemas lóticos de Colombia. También aporta más evidencia sobre la

degradación de los estos ecosistemas y la influencia directa que ha tenido el efecto de diferentes tipos de actividades humanas sobre la biodiversidad acuática. Aunque no es posible cuantificar la biodiversidad que se ha perdido por cuenta de disturbio antropogénico, si es evidente que a nivel de la funcionalidad de los ríos estos pueden ir perdiendo cada vez mas la capacidad de resiliencia a eventos de origen natural y antrópicos. Finalmente la calidad de los servicios ecosistémicos van perdiendo su potencial y otros se han perdido y difícilmente recuperables . A partir de los resultados de este estudio se sugiere i) determinar la sensibilidad de otros rasgos a impactos humanos (por ejemplo; rasgos ecológicos), ii) realizar investigaciones sobre rasgos fonológicos debido a la relación sincrónica con las variables ambientales, iii) en lo relacionado con el manejo y conservación de los recursos acuáticos la inclusión de los parámetros funcionales como indicadores de impactos y perdida de funcionalidad y servicios ecosistémicos y iv) encontrar la manera de complementar o unir la información proveniente del acercamiento taxonómico y funcional como forma de comprender los procesos que contribuyen en el ensamblaje de las comunidades.

7. Conclusiones

- Los factores hidroecomorfológicos juegan un papel importante en la estructura taxonómica de insectos acuáticos en los ecosistemas lóticos evaluados. El gradiente relacionado con la rugosidad del sustrato (blando y duro) restringe la diversidad presente a nivel espacial. No se encontró de igual forma una relación tan estrecha entre los organismos con los factores físicos y químicos; excepto en los casos donde hay condiciones extremas de contaminación. Por último al menos un 60% de los taxones mostraron una distribución independiente de las variables evaluadas en el presente estudio.
- Los factores físicos y químicos e hidroecomorfológicos tienen una relación fuerte con los rasgos biológicos que exhiben los insectos acuáticos en los ecosistemas lóticos evaluados. Como ha sido demostrado por otros autores, a partir de los rasgos biológicos relacionados con el grupo trófico y el tipo de respiración es posible relacionar condiciones de baja y alta intensidad del disturbio antropogénico. En relación con aspectos hidroecomorfológicos el tipo de locomoción y respiración permite diferenciar ecosistemas lóticos de acuerdo a la rugosidad del sustrato y la modificación del paisaje.
- Si bien en la variación en la diversidad funcional no se responde únicamente a la intensidad del disturbio antropogénico, es claro que otros aspectos ecológicos como el papel de la rugosidad del sustrato y el paisaje juegan un papel fundamental en la variación de cada uno de los atributos de la diversidad; riqueza, diversidad y uniformidad. Es

evidente que tanto la diversidad taxonómica y funcional responden de manera diferente al disturbio antropogénico y aspectos ecológicos, pero la relación directa para interpretar dichas relaciones con un alto significado ecológico es a partir de los rasgos biológicos ya que guardan información sobre la funcionalidad del ecosistema.

Bibliografía

- Allan, J.D. & M.M. Castillo. 2007. Stream ecology : structure and function of running waters. Springer.
- Allan, J.D., L.L. Yuan, P. Black, T. Stockton, P.E. Davies, R.H. Magierowski & S.M. Read. 2012. Investigating the relationships between environmental stressors and stream condition using Bayesian belief networks. *Freshw. Biol.* 57: 58–73.
- Boyero, L., R.G. Pearson, D. Dudgeon, V. Ferreira, M.A.S. Graça, M.O. Gessner, A.J. Boulton, E. Chauvet, C.M. Yule, R.J. Albariño, A. Ramírez, J.E. Helson, M. Callisto, M. Arunachalam, J. Chará, R. Figueroa, J.M. Mathooko, J.F. Gonçalves, M.S. Moretti, A.M. Chará-Serna, J.N. Davies, A. Encalada, S. Lamothe, L.M. Buria, J. Castela, A. Cornejo, A.O.Y. Li, C. M'Erimba, V.D. Villanueva, M. Del Carmen Zúñiga, C.M. Swan & L.A. Barmuta. 2012a. Global patterns of stream detritivore distribution: Implications for biodiversity loss in changing climates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 134–141.
- Boyero, L., R.G. Pearson, D. Dudgeon, V. Ferreira, M. a S. Graça, M.O. Gessner, A.J. Boulton, E. Chauvet, C.M. Yule, R.J. Albariño, A. Ramírez, J.E. Helson, M. Callisto, M. Arunachalam, J. Chará, R. Figueroa, J.M. Mathooko, J.F. Gonçalves, M.S. Moretti, A.M. Chará-Serna, J.N. Davies, A. Encalada, S. Lamothe, L.M. Buria, J. Castela, A. Cornejo, A.O.Y. Li, C. M'Erimba, V.D. Villanueva, M. Del Carmen Zúñiga, C.M. Swan & L. a. Barmuta. 2012b. Global patterns of stream detritivore distribution: Implications for biodiversity loss in changing climates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 134–141.
- Boyero, L., R.G. Pearson, D. Dudgeon, M. a S. Graça, M.O. Gessner, R.J. Albariño, V. Ferreira, C.M. Yule, A.J. Boulton, M. Arunachalam, M. Callisto, E. Chauvet, A. Ramírez, J. Chará, M.S. Moretti, J.F. Gonçalves, J.E. Helson, A.M. Chará-Serna, A.C. Encalada, J.N. Davies, S. Lamothe, A. Cornejo, A.O.Y. Li, L.M. Buria, V.D. Villanueva, M.C. Zúñiga & C.M. Pringle. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* 92: 1839–1848.
- Buckland, S.T., A.C. Studeny, A.E. Magurran & S.E. Newson. 2011. Biodiversity monitoring: the relevance of detectability, p. 25–36. *In* A.E. Magurran & B.J. McGill (eds.). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, Oxford.

- Cadotte, M.W., K. Carscadden & N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48: 1079–1087.
- Carrara, F., F. Altermatt, I. Rodriguez-Iturbe & A. Rinaldo. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109: 5761–6.
- Chará-Serna, A.M., J.D. Chará, M. del C. Zúñiga, G.X. Pedraza & L.P. Giraldo. 2010. Trophic classification of aquatic insects in eight sheltered streams of the Colombian coffee ecoregion. *Univ. Sci.* 15: 27–36.
- Colzani, E., T. Siqueira, M.T. Suriano & F.O. Roque. 2013. Responses of aquatic insect functional diversity to landscape changes in Atlantic forest. *Biotropica* 45: 343–350.
- Connolly, A.N.M., M.R. Crossland, R.G. Pearson & N.M. Connolly. 2008. Macroinvertebrates Effect of low dissolved oxygen on survival , emergence , and drift of tropical stream macroinvertebrates 23: 251–270.
- Contreras, T.A. & D.C. Téllez. 2015. Rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos asociados a dos subsistemas de la laguna La Virginia, Páramo de Sumapaz. Fundación Universidad de Bogota Jorge Tadeo Lozano.
- Cummins, W. 1974. Function Stream Ecosystems. *Bioscience* 24: 631–641.
- Dolédec, S., D. Chessel & C. Ter Braak. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Ecol. Stat.*
- Domínguez, E. & H.R. (Hugo R. Fernández. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos : sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- Donato, J.C. & G. Galvis. 2008. Tipología de ríos colombianos-Aspectos generales, p. 27–51. *In* J.C. Donato (ed.). *Ecología De Un Río De Montaña De Los Andes Colombianos (Río Tota - Boyacá)*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

- Dudgeon, D., A.H. Arthington, M.O. Gessner, Z.-I. Kawabata, D.J. Knowler, C. Lévêque, R.J. Naiman, A.-H. Prieur-Richard, D. Soto, M.L.J. Stiassny & C.A. Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81: 163–182.
- Feio, M.J. & S. Dolédec. 2012. Integration of invertebrate traits into predictive models for indirect assessment of stream functional integrity: A case study in Portugal. *Ecol. Indic.* 15: 236–247.
- Fossati, O., P. Dumas, V. Archaimbault, H. Fernandez, G. Carreño-Rocabado, J.-G. Wasson & P. Usseglio-polatera. 2003. Deriving life traits from habitat characteristics: an initial application for neotropical invertebrates. *J. Rech. Océanographique* 28: 158–162.
- Ghilarov, A.M. 2000. Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity. *Oikos* 90: 408–412.
- González-Trujillo, J.D. 2016a. Trait-based responses of caddisfly assemblages to the partial channelization of a High-Andean stream. *Hydrobiologia* 766: 381–392.
- González-Trujillo, J.D. 2016b. Trait-based responses of caddisfly assemblages to the partial channelization of a High-Andean stream. *Hydrobiologia* 766: 381–392.
- Gutiérrez-Cánovas, C., D. Sánchez-Fernández, J. Velasco, A. Millán & N. Bonada. 2015. Similarity in the difference: changes in community functional features along natural and anthropogenic stress gradients. *Ecology* 96: 2458–2466.
- Hanson, P., M. Springer & A. Ramirez. 2010. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Rev. Biol. Trop.* 58: 3–37.
- Hauer, F. & G. Lamberti. 2011. *Methods in stream ecology*.
- Heino, J. 2009. Biodiversity of Aquatic Insects: Spatial Gradients and Environmental Correlates of Assemblage-Level Measures at Large Scales. *Freshw. Rev.* 2: 1–29.
- Hillebrand, H. & B. Matthiessen. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12: 1405–1419.

- Hynes, H.B.. 1984. The relationships between the taxonomy and ecology of aquatic insects, p. 625. *In* V.H. Resh & D.M. Rosenberg (eds.). *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger Publishers, New York, NY, USA.
- IDEAM. 2015. Estudio Nacional del Agua 2014. Bogotá.
- Lamouroux, N., S. Dolédec & S. Gayraud. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *J. North Am. Benthol. Soc.* 23: 449–466.
- Lampert, W. & U. Sommer. 2007. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press Inc.
- Longo, M., M. Medina, C. Pérez & J.J. Ramirez. 2016. Descripción de algunos cuerpos de agua ubicados en la región andina y su riqueza de algas y macroinvertebrados, p. 423. *In* J. Barriga, A. Diaz, M. Santamaria & H. Garcia (eds.). *Catálogo de Biodiversidad de Las Regiones Andina, Pacífica Y Piedemonte Amazónico. Nivel Local. Volumen 2 Tomo 2. Serie Planeación Ambiental Para La Conservación de La Biodiversidad En Áreas Operativas de Ecopetrol. Proyecto Planeación Ambiental Para La c. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt – Ecopetrol S.A, Bogotá.*
- Malmqvist, B. & S. Rundle. 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environ. Conserv.* 29: 134–153.
- Maloney, K.O., P. Munguia & R.M. Mitchell. 2011. Anthropogenic disturbance and landscape patterns affect diversity patterns of aquatic benthic macroinvertebrates. *J. North Am. Benthol. Soc.* 30: 284–295.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G. Lee & J.B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21: 178–185.
- Merritt, R.W. & K.W. Cummins. 2008. *An introduction to the Aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Pub. Co, Dubuque Iowa.

- Moore, J.C. 2013. Diversity, Taxonomic versus Functional, p. 648–656. *In* Encyclopedia of Biodiversity. Elsevier.
- Petchey, O.L. & K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9: 741–758.
- Poff, N.L. 1992. Why Disturbances Can Be Predictable: A Perspective on the Definition of Disturbance in Streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 11: 86.
- Ramírez, A. & P.E. Gutiérrez-Fonseca. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Rev. Biol. Trop.* 62: 155–167.
- Resh, V.H., A. V Brown, A.P. Covich, M.E. Gurtz, H.W. Li, G.W. Minshall, S.R. Reice, A.L. Sheldon, J.B. Wallace & C. Robert. 2012. The Role of Disturbance in Stream Ecology Reviewed work (s): The role of disturbance in stream ecology *.
- Reynaga, M. & D. Santos. 2013. Contrasting taxonomical and functional responses of stream invertebrates across space and time in a Neotropical basin. *Fundam. Appl. ...* 183: 121–133.
- Rodríguez-Barrios, J., R. Ospina-Tórres & R. Turizo-Correa. 2011. Grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 59: 1537–1552.
- Rodríguez, J. & R. Ospina. 2011. Descriptores funcionales en un sistema fluvial de montaña, Santa Marta, Colombia 161.
- Sattler, T., G.B. Pezzatti, M.P. Nobis, M.K. Obrist, T. Roth & M. Moretti. 2014. Selection of Multiple Umbrella Species for Functional and Taxonomic Diversity to Represent Urban Biodiversity. *Conserv. Biol.* 28: 414–426.
- Schleuter, D., M. Daufresne, F. Massol & C. Argillier. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80: 469–484.

- Schmera, D., J. Heino, J. Podani, T. Eros & S. Dolédec. 2016. Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia* 1–18.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* 46: 337–365.
- Stanley, E.H., S.M. Powers & N.R. Lottig. 2010. The evolving legacy of disturbance in stream ecology: concepts, contributions, and coming challenges. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29: 67–83.
- Statzner, B. & L. a. Bêche. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshw. Biol.* 55: 80–119.
- Statzner, B. & B. Higler. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshw. Biol.* 16: 127–139.
- Steffen, W., A. Persson, L. Deutsch, J. Zalasiewicz, M. Williams, K. Richardson, C. Crumley, P. Crutzen, C. Folke, L. Gordon, M. Molina, V. Ramanathan, J. Rockström, M. Scheffer, H.J. Schellnhuber & U. Svedin. 2011. The anthropocene: from global change to planetary stewardship. *Ambio* 40: 739–61.
- Sullivan, A.P., D.W. Bird, G.H. Perry, J.L. Ahaus & J.M. Engle. 2017. Human behaviour as a long-term ecological driver of non-human evolution. *Nat. Ecol. Evol.* 1: 65.
- Tachet, H., P. Richoux, M. Bournaud & P. Usseglio-Polatera. 2000. *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie.*
- Thorne, R. & P. Williams. 1997. The response of benthic macroinvertebrates to pollution in developing countries: a multimetric system of bioassessment. *Freshw. Biol.* 37: 671–686.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Enycl. Biodivers.*
- Tognelli, M., C. Lasso & C. Bota-Sierra. 2016. Estado de conservación y distribución de la biodiversidad de agua dulce en los andes tropicales, researchgate.net. IUCN, Cambridge.

- Tomanova, S., N. Moya & T. Oberdorff. 2008a. USING MACROINVERTEBRATE BIOLOGICAL TRAITS FOR ASSESSING BIOTIC INTEGRITY OF NEOTROPICAL STREAMS 1239: 1230–1239.
- Tomanova, S., N. Moya & T. Oberdorff. 2008b. Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River Res. Appl.* 24: 1230–1239.
- Tomanova, S. & P. Usseglio-Polatera. 2007a. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* 170: 243–255.
- Tomanova, S. & P. Usseglio-Polatera. 2007b. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* 170: 243–255.
- Usseglio-Polatera, P., M. Bournaud, P. Richoux & H. Tachet. 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshw. Biol.* 43: 175–205.
- Usseglio-polatera, P., M. Bournaud & P. Richouxy. 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates : relationships and definition of groups with similar traits.
- Verneaux, V., J. Verneaux, a. Schmitt, C. Lovy & J.C. Lambert. 2004. The Lake Biotic Index (LBI): an applied method for assessing the biological quality of lakes using macrobenthos; the Lake Châlain (French Jura) as an example. *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.* 40: 1–9.
- Villéger, S., J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández & D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20: 1512–22.
- Vinson, M.R. & C.P. Hawkins. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 271–293.
- Violle, C., M.L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.

Wallace, J.B. & J.R. Webster. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 115–139.

Wantzen, K.M. & R. Wagner. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical–temperate comparison. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 216–232.

Ward, J. V. 1998. Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biol. Conserv.* 83: 269–278.

Apéndices

(Ver documentos adjuntos en el CD-ROM)