

**DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS,  
EN RÍOS DEL CORREDOR ANDINO-AMAZÓNICO EN EL MUNICIPIO DE  
FLORENCIA, CAQUETÁ**

**Shirley Karina Burbano Joaqui**

**Universidad del Cauca  
Facultad de Ciencias Naturales Exactas y de la Educación  
Maestría en Recursos Hidrobiológicos Continentales  
Popayán, 2019**

**DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS,  
EN RÍOS DEL CORREDOR ANDINO-AMAZÓNICO EN EL MUNICIPIO DE  
FLORENCIA, CAQUETÁ**

**Shirley Karina Burbano Joaqui**

**Trabajo de grado como requisito para optar al título de Magister en recursos  
hidrobiológicos continentales**

**Directora**

**María Cristina Gallego Roper, PhD.**

**Asesor**

**Jhonatan Gutiérrez Garaviz**

**Universidad del Cauca**

**Facultad de Ciencias Naturales Exactas y de la Educación**

**Maestría en Recursos Hidrobiológicos Continentales**

**Popayán, 2019**

## TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS .....	4
ÍNDICE DE TABLAS .....	4
RESUMEN.....	6
1. INTRODUCCIÓN .....	8
2. JUSTIFICACIÓN.....	10
3. OBJETIVOS .....	11
3.1. Objetivo General .....	11
3.2. Objetivos Específicos.....	11
4. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES .....	12
4.1. Marco Teórico.....	12
4.1.1. Conceptos fluviales .....	12
4.1.2. Altitud .....	16
4.1.3. Macroinvertebrados acuáticos.....	17
4.2. Antecedentes .....	19
4.2.1. A nivel mundial.....	19
4.2.2. A nivel nacional .....	22
4.2.3. A nivel local .....	23
5. METODOLOGÍA .....	24
5.1. Área de estudio.....	24
5.2. Muestreo e identificación de MA.....	26
5.3. Tratamiento de datos .....	27
6. RESULTADOS .....	29
6.1. Composición y Estructura de la comunidad de MA.....	29
6.2. Relación Altitud - Estructura de la comunidad de MA .....	34
6.3. Recambio de taxones en el gradiente altitudinal .....	38
7. DISCUSIÓN .....	41
8. CONCLUSIONES .....	54
9. RECOMENDACIONES .....	54
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	55
ANEXOS.....	71

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Área de estudio.....	25
<b>Figura 2.</b> Riqueza específica y abundancia relativa de los órdenes Insecta.....	29
<b>Figura 3.</b> Abundancia de los géneros encontrados en el área de estudio .....	30
<b>Figura 4.</b> Presencia de géneros Ephemeroptera en el gradiente altitudinal.....	32
<b>Figura 5.</b> Presencia de géneros Trichoptera en el gradiente altitudinal.....	32
<b>Figura 6.</b> Presencia de géneros Díptera en el gradiente altitudinal.. .....	33
<b>Figura 7.</b> Presencia de géneros Hemiptera en el gradiente altitudinal.. .....	34
<b>Figura 8.</b> Presencia de géneros Odonata en el gradiente altitudinal.....	34
<b>Figura 9.</b> Presencia de géneros Coleóptera en el gradiente altitudinal.....	31
<b>Figura 10.</b> Curva de acumulación con estimador de riqueza Chao 1. ....	36
<b>Figura 11.</b> Regresión lineal entre la riqueza verdadera Jost y la altitud.....	37
<b>Figura 12.</b> Riqueza y abundancia de Grupos de alimentación Funcional de MA. ....	37
<b>Figura 13.</b> Grupos de alimentación Funcional de MA en el gradiente altitudinal. ....	38
<b>Figura 14.</b> Tasa de recambio de géneros de MA a lo largo del gradiente altitudinal.....	39
<b>Figura 15.</b> Clúster de distancia Euclidiana . ....	39

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Datos de estructura de la comunidad de MA agrupados por grupos de ríos en el área de estudio.....	33
---	----

## **AGRADECIMIENTOS**

A todos aquellos que me hacen sentir una mujer afortunada y feliz. A mi madre, Rosalba Joaqui Robles, a mi padre Francisco Javier Burbano Zuñiga por todo su amor y apoyo incondicional, por darme la vida y formarme como persona, a ellos les dedico este logro personal, a mis hermanos, hermana, sobrinas y sobrinos por llenarme de alegrías todo el tiempo, a mis amigas y amigos que día a día me demuestran su afecto cotidiano, a mis colaboradores en la academia, a Jhonatan Gutiérrez por permitirme hacer parte de este proyecto de investigación, a mi directora de tesis, la doctora María Cristina Gallego Roperio por acogerme siempre con la mejor energía y por su apoyo desinteresado. A los que no tienen pan, ni tierra, a los que sufren de injusticias en los campos y ciudades. A todos ellos les debo mi corazón, mi vida y razón de ser.

## RESUMEN

Con el objetivo de conocer la distribución altitudinal de la comunidad de Macroinvertebrados Acuáticos (MA) en el corredor Andino-Amazónico en Florencia Caquetá, se realizó un muestro en un gradiente altitudinal desde los 252 hasta los 2255msnm en 30 ríos, empleando una red surber. Un total de 3228 individuos fueron recolectados, distribuidos en 52 familias. Por medio de una regresión lineal entre la riqueza verdadera de Jost y la altitud, se analizaron los resultados agrupados en cinco conjuntos de seis de ríos. Para conocer el recambio de taxones se aplicó el índice de complementariedad y un Clúster de distancia Euclidiana. Se encontró que los insectos representan más del 90% de la diversidad. No se presentaron diferencias significativas ( $p=0,388$ ) entre la riqueza verdadera de Jost de la comunidad de MA y la altitud a lo largo del gradiente. Se diferenciaron cuatro grupos funcionales (Recolectores, Raspadores, Fragmentadores y Depredadores), sin un patrón lineal en la abundancia relativa de los Recolectores, Raspadores y Depredadores, mientras que los Fragmentadores disminuyen aguas abajo. Se concluye que la variación altitudinal no es el principal determinante en la estructura de la comunidad de MA en la zona de estudio, variables como la reducción de la cobertura vegetal, régimen de lluvias, actividades antrópicas, historia de uso del suelo, entre otras, podrían estar influenciando su estructura. El mayor recambio de taxones a mayor elevación sugiere una composición más heterogénea de MA en sitios con mayor bosque de ribera, por lo que es importante la conservación de hábitats en estos ecosistemas lóticos. El presente estudio apoya la revisión del Concepto de Río Continuo, ya que no se aplica por completo la distribución de los grupos funcionales a lo largo del gradiente y no hay mayor similitud entre las estructuras de las comunidades adyacentes, sugiriendo que el concepto de Río Discontinuo puede explicar de mejor manera la ecología de los ríos tropicales.

## ABSTRACT

In order to know the altitudinal distribution of the Aquatic Macroinvertebrate (MA) community in the Andean-Amazonian corridor in Florencia Caquetá, a room is made in an altitudinal gradient from 252 to 2255msnm in 30 rivers, using a surber network. A total of 3228 individuals were collected, distributed in 52 families. Using a linear regression between Jost's true wealth and altitude, analyze the results grouped into five sets of six rivers. To know the change of taxa, apply the complementarity index and a Cluster of Euclidean distance. Insects were found to represent more than 90% of diversity. There are no different differences ( $p = 0.388$ ) between Jost's true wealth of the MA community and the altitude along the gradient. Four functional groups were differentiated (Collectors, Scrapers, Fragmenters and Predators), without a linear pattern in the relative abundance of the Collectors, Scrapers and Predators, while the Fragmenters decrease downstream. It is concluded that the altitudinal variation is not the main determinant in the structure of the MA community in the study area, variables such as the reduction of vegetation cover, rainfall regime, anthropic activities, history of land use, among others, It could be influencing its structure. The mayor replacing taxa with greater mobility may have a more heterogeneous composition of MA in sites with greater riverbank forest, so it is important to conserve habitats in these lotic ecosystems. The present study supports the revision of the Concept of Continuous River, since the distribution of functional groups throughout the gradient is not fully applied and there is no greater similarity between the structures of adjacent communities, suggesting that the concept of Discontinuous River It can better explain the ecology of tropical rivers.

## 1. INTRODUCCIÓN

En un río las condiciones ecológicas varían en cuatro dimensiones, lateral, vertical, temporal y longitudinal, en este último, desde su cabecera hasta la desembocadura, se pueden evaluar los cambios a lo largo de un gradiente altitudinal. La conectividad fluvial longitudinal es importante, no solo para la biodiversidad regional, sino también para la función del ecosistema (Carrara *et al.*, 2012). Identificar y explicar cómo los gradientes ambientales configuran la distribución y la abundancia de organismos a lo largo de una corriente (Vannote *et al.*, 1980; Schlosser, 1991; Ward *et al.*, 2002), es un conocimiento esencial e indispensable para la realización de planes adecuados de protección y conservación de los ecosistemas (Markovic *et al.*, 2014). Numerosos estudios han mostrado que la altitud es una variable que explica la diversidad de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos (Jacobsen *et al.*, 1997; Lomolino, 2001; Miserendino, 2001; Beauchard *et al.*, 2003; Tomanova *et al.*, 2007; Skoulikidis *et al.*, 2009, Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010; Larsen *et al.*, 2011; Studholme *et al.*, 2014; Benzina *et al.*, 2019).

El concepto de río continuo (CRC) ha demostrado ser útil para comprender la distribución longitudinal de taxones de MA y sus grupos funcionales, particularmente en latitudes templadas donde el concepto fue originalmente desarrollado (Gomi *et al.*, 2002; Beketov & Liess, 2008), en el trópico aún persiste el debate entre quienes han sugerido que puede aplicarse este concepto (Tomanova *et al.*, 2007; Lujan *et al.*, 2013), y quienes plantean que ciertas predicciones del CRC requieren una revisión en su adaptación (Cressa, 2000; Rodríguez-Barrios *et al.*, 2011; Tamariz-Turizo *et al.*, 2018). Por otra parte, en controversia con el CRC, se han descrito otros conceptos como “Río Discontinuo” y “Dinámica de Parches”, que sirven de hipótesis para aquellos resultados en donde no existe un patrón unidireccional que evidencie un gradiente secuencial en la conectividad fluvial longitudinal.

A nivel mundial, la investigación tanto en la región templada como tropical revelan el interés de la ciencia por conocer la diversidad de MA y explicar su ecología en el entorno fluvial, particularmente en la dinámica de la conexión longitudinal, sin embargo, no se ha llegado a un consenso sobre un patrón general de relación entre la altitud y la diversidad de MA (Jacobsen, 2004). Se enumeran distintos tipos de relación de los MA en respuesta al gradiente altitudinal que se pueden clasificar en tres categorías principales: monotónica creciente (relación positiva o directa), monotónica decreciente (relación negativa o inversa) y relación no monotónica. En la región templada encontraron una relación monotónica creciente: Reece & Richardson (2000), Beauchard *et al.* (2003), Park *et al.* (2007), Skoulikidis *et al.* (2009), Li *et al.* (2012) y Jiang *et al.* (2013), mientras que otros como Shakya (2006) y Beketov & Liess (2008) una relación monotónica decreciente, por su parte Wang *et al.* (2011) reporto una relación no monotónica con patrón unimodal. En el trópico, Flowers (1991) y Cressa (2000) no encontraron relación entre la altitud y la riqueza de MA; Henriques-Oliveira & Nessimian (2010) reportaron una relación positiva, mientras Jacobsen (2003) y Lujan *et al.* (2013) una relación inversa, Tomanova *et al.* (2007) plantea



que no hay una relación directa entre la estructura de MA y la altitud, pero si a través de la temperatura y vegetación ribereña.

En Colombia la investigación aún es incipiente, Rodríguez-Barrios *et al.* (2011) determinaron una relación positiva entre la altura y la riqueza de táxones, Tamariz-Turizo *et al.* (2018) concluye que ríos neotropicales de montaña se estructuran tróficamente de manera diferente a la zona templada. Hay otras investigaciones que avanzan en la distribución altitudinal de algunos grupos taxonómicos (Arias-Díaz *et al.*, 2007; Zúñiga, 2010; López-Delgado *et al.*, 2015) sin establecer la influencia de esta variable ambiental en la estructura de la comunidad. En el área de estudio, Tobes *et al.* (2016) no lograron determinar la influencia de la altitud en la estructura de la comunidad de MA.

El piedemonte Andino-Amazónico es un paisaje en rápido cambio, donde el reciente crecimiento de las poblaciones humanas y la explotación de los recursos naturales, han llevado a reducciones importantes en la vegetación natural, repercutiendo en los hábitats de los ríos (Brooks *et al.*, 2002), esta es una de las zonas menos conocidas del país, en parte por las deficiencias en la cobertura cartográfica y el conflicto armado (Robertson & Castiblanco, 2011). A pesar de más de un siglo de investigación, todavía hay una pobre comprensión de los procesos ecológicos a nivel longitudinal, que pueden afectar la distribución de las especies a través del continuo fluvial de los Andes a la Amazonía (Lujan *et al.*, 2013).

Este estudio pretende dar continuidad al conocimiento sobre la comunidad de MA en una zona de importancia estratégica para la conservación como es el corredor Andino-Amazónico del departamento del Caquetá, profundizando en los patrones de distribución longitudinal e intentando resolver la pregunta: **¿Existe relación entre la altitud y la estructura de la comunidad de MA en la zona de estudio?** basados en el concepto de Río Continuo (Vannote *et al.*, 1980) se espera que la estructura de la comunidad de MA esté relacionada con la altitud mediante una distribución gradual en respuesta a los cambios físicos del sistema fluvial, menor diversidad en ríos de cabecera y un aumento de la misma en el rango intermedio. El grupo de los fragmentadores aumentaría en abundancia relativa con la elevación, mientras los recolectores disminuyen, los raspadores aumentan en el intermedio y los depredadores se mantienen constantes en las diferentes altitudes. Se espera mayor similaridad entre las comunidades de los grupos adyacentes en el gradiente altitudinal.

## 2. JUSTIFICACIÓN

La distribución de la diversidad biológica en respuesta a variaciones altitudinales, se ha descrito para muchos grupos de plantas y animales terrestres (McCoy, 1990; Rahbek, 1995, 2005; Brehm *et al.*, 2007). La riqueza de especies para la mayoría de comunidades disminuye desde bajas hacia altas altitudes (Gaston & Spicer, 2004; Grytnes & McCain, 2007), sin embargo, la relación exacta varía entre los grupos sistemáticos de organismos y es objeto de considerable exploración (Sanders & Rahbek, 2012).

Al conocer la influencia de la altitud en la estructura de la comunidad de MA, se puede comprender de manera más clara la conectividad longitudinal de un río, lo que permite contrastar los conceptos fluviales elaborados para zonas templadas, analizando su adaptabilidad a ríos tropicales, en especial en zonas de transición como es el corredor Andino-Amazónico del departamento del Caquetá, donde se pueden presentar procesos de sucesión longitudinal en los ecosistemas lóticos.

El mantenimiento de la biodiversidad acuática y la conectividad fluvial dentro de la cuenca del Amazonas, se ve afectada por la rápida expansión de carreteras, presas y otros impactos humanos en toda la región (Finer & Jenkins, 2012; Castello *et al.*, 2013), por tanto es necesario dar prioridad al conocimiento de la biodiversidad y la estructura ecológica de ecosistemas fluviales que unen los Andes a la cuenca del río Amazonas, ya que es insuficiente la información disponible (Maldonado *et al.*, 2011 y Lujan *et al.*, 2013).

El presente estudio es pertinente al plantear un tema poco trabajado en ecosistemas tropicales, colombianos y en especial Andino-Amazónicos. La información generada adquiere un valor teórico al constituirse en uno de los referentes en torno a la influencia de la dimensión longitudinal en la estructura de esta comunidad. Además, es relevante socialmente al ser una herramienta importante para la toma de decisiones dentro de los planes de ordenamiento y manejo de las cuencas en una zona de importancia estratégica para la conservación, permitiendo a mediano y largo plazo un seguimiento de los procesos ecológicos y evolutivos de la biota acuática, específicamente de la comunidad de MA.

### **3. OBJETIVOS**

**3.1.Objetivo General:** Determinar la distribución altitudinal de Macroinvertebrados Acuáticos en ríos el corredor Andino-Amazónico del municipio de Florencia Caquetá.

#### **3.2.Objetivos Específicos:**

1. Establecer la estructura de la comunidad de MA en los ríos de interés.
2. Relacionar la estructura de la comunidad de MA con la altitud en el área de estudio.
3. Evaluar la tasa de recambio de MA de los ríos en el gradiente altitudinal.

## **4. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES**

### **4.1.Marco Teórico**

#### **4.1.1. Conceptos fluviales**

Las teorías, conceptos e hipótesis fluviales prominentes publicadas en las últimas décadas, se ocupan de los patrones espaciales a gran escala que afectan a la estructura y función de los ecosistemas fluviales y la regulación ecológica de las comunidades (Thorp *et al.*, 2008). El concepto del continuo del río y el concepto de discontinuidad en serie, abordan la estructura de la comunidad como una función de la conectividad longitudinal en las mismas escalas jerárquicas (escalas de red y segmentos), en ambos conceptos, la conectividad longitudinal está influenciada por las transiciones en la estructura de la corriente que se producen entre los segmentos de la corriente, sin embargo, una diferencia importante es que ese concepto de río continuo supone que la metaestructura de un segmento de corriente contenida dentro de la red forma un continuo, mientras que el concepto de discontinuidad en serie, se centra en esas transiciones abruptas entre segmentos de arroyos adyacentes con estructura física disímil. (Poole, 2002).

De acuerdo al objetivo planteado, en este estudio compete centrar el análisis en una de las cuatro dimensiones (longitudinal, vertical, lateral, temporal) reconocidas de los ríos, propuestas por Ward (1989). La dimensión longitudinal alude a los patrones y procesos que tienen lugar a lo largo de gradientes altitudinales y de descarga de cabeceras aguas abajo de la desembocadura del río (Thorp *et al.*, 2008).

##### **4.1.1.1.El Concepto de Río Continuo**

Este concepto plantea que desde las cabeceras hasta la extensión aguas abajo, las variables físicas dentro de un sistema de corriente presentan un gradiente continuo de condiciones incluyendo anchura, profundidad, velocidad, volumen de flujo, temperatura y ganancia de entropía. En el desarrollo de un análogo biológico al sistema físico, la hipótesis de que la organización biológica en los ríos se ajusta estructural y funcionalmente a patrones de disipación de la energía cinética del sistema físico. El modelo supone un gradiente ininterrumpido de las condiciones físicas en los ríos naturales que se alteran progresivamente en la medida que se avanza aguas abajo (Vannote *et al.*, 1980). Sin embargo, elaboraciones y modificaciones posteriores al modelo original (Minshall *et al.*, 1983, 1985; Sedell *et al.*, 1989), señalaron que, “desviaciones regionales y locales se producen como resultado de las variaciones en la influencia de (1) el clima y la geología de cuencas, (2) las condiciones de ribera, (3) afluentes, y (4) ubicación-litología específica y geomorfología”.

Este concepto basado en la teoría del equilibrio energético, sostiene que toda entrada de energía al sistema está regulada por una velocidad de procesamiento en busca de una

distribución eficiente de recursos, por lo que se generan estrategias para minimizar la pérdida de energía como el almacenamiento (crecimiento de la población) o la fuga de energía, cuando hay una ineficiencia aguas arriba se da fuga de energía que se capitaliza por los organismos aguas abajo. La teoría del equilibrio dinámico, considera que los ríos son sistemas abiertos que no logran un equilibrio exacto, sino medias estacionarias probables en un gradiente del sistema físico (Chorley, 1962).

El “continuum” en un río se da por el remplazo temporal sincrónico de especies en adaptación al sistema físico para el uso eficiente de la energía, en donde cambia la composición, pero se puede mantener la estructura y función de la comunidad en el tiempo (Vannote *et al.*, 1980).

Vannote *et al.* (1980) con base a consideraciones del tamaño del arroyo, propone algunas características amplias de las comunidades lólicas que pueden agruparse en cabeceras (órdenes 1-3), arroyos medianos (4-6) y ríos grandes (> 6). Muchas corrientes de cabecera están fuertemente influenciadas por la vegetación de ribera que reduce la producción autótrofa por el sombreado y contribuye grandes cantidades de detritos alóctonos. A medida que aumenta el tamaño del arroyo, la importancia reducida de los insumos orgánicos terrestres coincide con el aumento de la importancia de la producción primaria autóctona y del transporte orgánico desde arriba, que se refleja generalmente en un cambio en la relación de la productividad primaria bruta a la respiración comunitaria (P/R). La zona a través de la cual la corriente cambia de heterotrófica a autotrófica, depende principalmente del grado de sombreado (Minshall, 1978). En los bosques caducifolios y algunos bosques de coníferas, la transición es probablemente de orden 3.

Los cambios longitudinales en las contribuciones relativas de la producción primaria (algas) versus detritos alóctono (hojarasca), determinan la riqueza de las comunidades bentónicas, alcanzando un máximo en arroyos de orden medio donde la heterogeneidad ambiental es mayor que en las cabeceras o grandes ríos. Este planteamiento basado en la estabilidad del ecosistema fluvial (tendencia a reducir las fluctuaciones de energía), reconoce que una estructura física variable conduce a un aumento en la diversidad, como forma de retención de energía por parte de los consumidores ante factores desestabilizadores como inundaciones, fluctuaciones de temperatura o epidemias, así mismo la activación de los ciclos de nutrientes juega como factor de estabilización. Por ejemplo, una temperatura variable cubre valores óptimos de más especies en algún momento, mientras que la temperatura estable solo permite la existencia de especies adaptadas a rangos más estrechos. La temperatura es más variable en corrientes medianas (órdenes 3 -5) por el aporte solar que fluctúa a diario, lo mismo ocurre en grandes ríos, pero se da un amortiguamiento por el volumen del agua, en pequeños ríos la sombra mantiene estable la temperatura.

Las adaptaciones morfológico-conductuales de los invertebrados acuáticos de corriente, reflejan cambios en los tipos y ubicaciones de los recursos alimenticios con el tamaño del arroyo. De acuerdo con la dominancia relativa (como biomasa) de los grupos funcionales generales: trituradoras, recolectoras, raspadores y depredadores, se propone que los

trituradores son codominantes con los colectores en las cabeceras, lo que refleja la importancia de la zona ribereña (Materia orgánica particulada gruesa MOPG y materia orgánica particulada fina MOPF).| Con el aumento de tamaño de la corriente y una reducción general del tamaño de partícula, los colectores deben aumentar en importancia y dominar el ensamblaje de MA en grandes ríos. Cuando la  $P/R > 1$  codominan los colectores y raspadores donde las corrientes son lo suficientemente anchas como para permitir luz para penetrar y soportar el crecimiento de algas. El componente predador de invertebrados cambia poco en dominancia relativa con el orden de las corrientes (Vannote *et al.*, 1980).

El modelo ha sido desarrollado específicamente en referencia a los ecosistemas naturales no perturbados.

#### **4.1.1.2.El Concepto de Río Discontinuo**

El marco se centra en el hecho de que los ríos forman un discontinuo desde la cabecera hasta la boca e intenta integrar la relevancia ecológica del discontinuo al destacar la importancia de la singularidad (Hynes, 1975) en los paisajes fluviales.

En su "Concepto discontinuidad de enlace" Rice *et al.* (2001) señalaron la falta de reconocimiento de los efectos de afluentes en el CRC original, y propusieron que en una escala espacial moderada (1-100 km), se dan cambios en el tamaño de las partículas del sustrato muy susceptibles a las influencias tributarias, afectando fuertemente la distribución longitudinal de los macroinvertebrados. En una línea similar, Benda *et al.* (2004), en su Hipótesis "Dinámica de las Redes", identificaron uniones tributarias con el canal principal como puntos calientes biológicos.

Mientras que la visión continua de los ríos asume que la estructura o función de un segmento de corriente siempre será más similar a la de los segmentos vecinos, una visión discontinua no hace tal suposición. En la escala de la red, una vista discontinua asume que los segmentos de transmisión individuales se conectan ecológicamente en la dimensión longitudinal, pero que la disposición longitudinal de los segmentos dentro de cada red de la corriente es única y dinámica en el tiempo (Rice *et al.*, 2001), sin embargo, no rechaza el punto de vista continuo; en algunos casos, la disposición irregular de segmentos va a pasar a contener transiciones graduales entre los elementos y se aproximará a un continuo de condiciones.

La visión discontinua reconoce las tendencias generales de las características del hábitat a lo largo del perfil longitudinal, pero crea un marco para estudiar y comprender la importancia ecológica del patrón individual de cada secuencia de transiciones de hábitats a lo largo de vectores longitudinales, laterales o verticales a cualquier escala. Así mismo, este concepto plantea que la comunidad responde principalmente a características locales del paisaje fluvial, y no es necesariamente más similar, estructural y funcionalmente a las comunidades adyacentes, de lo que es con ensamblajes situados más arriba o más abajo, por lo que se planteó la hipótesis de que el grado de divergencia de un patrón clinal es

influenciado por la ubicación de la discontinuidad a lo largo de un perfil longitudinal del ecosistema ribereño (Poole, 2002).

En las escalas espaciales gruesas, Poole (2002) propone *la perspectiva jerárquica de la dinámica de los parches (DPJ)* describe cada red de ríos como un discontinuo único desde la cabecera hasta la boca. Las redes de corriente se pueden descomponer en una jerarquía de elementos estructurales en tres dimensiones, en cada escala, los elementos individuales son influenciados por la interacción entre su contexto (proporcionado por el elemento que lo abarca), la metaestructura de los elementos componentes y los procesos de escala trans que unen las estructuras dentro de la jerarquía (Kay, 2000). Cada confluencia en la red puntualiza adicionalmente el discontinuo debido a que el cambio repentino en las características de la corriente puede crear un "hueco" en el patrón esperado de transiciones aguas abajo. El concepto de *discontinuidad en serie* también puede integrarse en una jerarquía de captación porque las discontinuidades se representan como fronteras entre segmentos fluviales adyacentes que difieren notablemente en la estructura geomorfológica y, por lo tanto, en la conectividad.

Dos predicciones acerca de discontinuidades en los sistemas de transmisión se pueden derivar de la perspectiva DPJ, la primera es que las respuestas ecológicas a discontinuidades pueden variar dependiendo de la ubicación de la discontinuidad a lo largo del perfil longitudinal. Además, las discontinuidades entre los segmentos de transmisión se producen cuando hay un cambio brusco en la estructura lateral (y la conectividad) de la corriente a lo largo del perfil longitudinal. La segunda es que las dinámicas ecológicas influenciadas por la conectividad lateral y vertical dentro de los segmentos, deben tener fuertes respuestas a las discontinuidades de serie, mientras que la respuesta ecológica impulsada principalmente por la dinámica longitudinal, deben tener respuestas relativamente débiles a discontinuidades en serie (Poole, 2002).

#### **4.1.1.3. El concepto de Dinámica de parches**

Hace más de una década, Pringle *et al.* (1988) y Townsend (1989) describieron cómo el concepto de dinámica de parches del campo de la ecología del paisaje podría adaptarse para abordar cuestiones básicas en la ecología de sistemas lóticos. Alrededor de 5 años más tarde, Malanson (1993) publicó un texto que vinculaba la ecología del sistema lótico con principios derivados de la ecología del paisaje, y recientemente Johnson & Gage (1997) proporcionó una revisión de las herramientas y técnicas de ecología del paisaje y su aplicabilidad a sistemas lenticos y loticos. Junto con la aplicación de los principios de la ecología del paisaje a los ecosistemas fluviales, ha surgido una visión ampliamente extendida de los paisajes fluviales como jerarquías anidadas multicapa de elementos terrestres y acuáticos interactivos (Frissell *et al.*, 1986; Townsend, 1996), unidades relativamente homogéneas (parches) observables dentro de un paisaje a una escala espacial dada.

Este concepto plantea que cada sección del lecho de una corriente es irregular en alguna escala y tiene sus propios tipos de perturbaciones, colonizadores, fuentes de colonos, y las interacciones entre especies. La riqueza está determinada por la variación espacial y temporal que se ejerce sobre el hábitat. La riqueza más baja se asocia con ambientes homogéneos e inmutables en los que todas las especies excepto una o algunas son excluidas competitivamente o variación temporal extrema donde los disturbios son tan frecuentes que la mayoría de las especies no pueden sobrevivir. Una mayor variación espacial proporciona más microhábitats y oportunidades para que más especies coexistan dividiendo los recursos. Dada la variación espacial y un nivel intermedio de variación temporal, la riqueza alta de especies puede resultar de un mosaico de células en diferentes etapas de sucesión. Dada una variación temporal aún mayor, la competencia puede ser de poca importancia y la movilidad puede ser la característica significativa. Un nivel intermedio de variación temporal en un entorno espacialmente homogéneo se asocia con un nivel intermedio de riqueza de especies.

Según este modelo las comunidades más diversas se presentan en donde hay una alta variación espacial, cuando se combinan con ambientes temporalmente estables porque se ofertan varios microhábitats y se logra coexistir repartiendo los recursos, entre mayor sea la variación temporal menor importancia tiene la competencia, porque no hay un estado de clímax que permita monopolizar el espacio. La existencia de variación temporal es probable que permita una mayor diversidad de especies ecológicamente similares si pueden operar en diferentes estaciones del año. Más importante, sin embargo, la variación temporal puede mejorar la convivencia y la diversidad mediante la reducción de la probabilidad de exclusión competitiva.

Esta teoría propuesta para comunidades vegetales tiene sus variantes al aplicarlo en comunidades de MA porque si bien son sedentarias y compiten por el espacio, la mayoría de los invertebrados de corriente son móviles y tienen diversos requerimientos de recursos y tolerancias de las condiciones, es evidente que los ecosistemas loticos no son los sistemas homogéneos, temporalmente invariantes como supone a partes del modelo, de igual manera la heterogeneidad espacial siempre marca condiciones particulares (Townsend, 1989).

Corrientes con regímenes de descarga más llamativos pueden proporcionar una clase de comunidades con propiedades similares. Tramos aguas arriba puede llegar a contrastar de forma predecible con los de aguas abajo (debido a las diferentes escalas de agregación y la perturbación), y ríos lecho de grava con ríos lecho de arcilla (diferentes tipos de refugio a la perturbación).

#### **4.1.2. Altitud**

Es la distancia vertical entre un punto situado sobre la superficie terrestre o la atmósfera y el nivel medio del mar. Las variaciones altitudinales afectan la precipitación, la temperatura del agua y el contenido de oxígeno disuelto (Skoulikidis *et al.*, 2009). La relación entre la precipitación y la altitud varía entre las regiones tropicales y es



determinada por la latitud, la topografía local, los patrones de viento, y la continentalidad (Sarmiento, 1986; Beniston, 2006). La precipitación a gran altura es menor que en las elevaciones más bajas. La precipitación puede caer como llovizna, granizo o nieve, pero no suele ser como los torrenciales aguaceros típicos de las tierras bajas tropicales. En contraste con la precipitación, la radiación solar puede ser muy intensa a gran altura, aunque esto depende, de la nubosidad local (Lewis *et al.*, 1995).

Las altas temperaturas y las precipitaciones aseguran que los suelos tropicales de tierras bajas sean normalmente muy lixiviados, de manera que las corrientes que drenan ellos son pobres en iones disueltos. En contraste, a gran altura, los suelos son de color marrón oscuro con mayor contenido de materia orgánica, más ricos en bases y más fértil que la mayoría de los suelos de las tierras bajas (Buringh, 1979).

Hay una suposición general de que arroyos de alta montaña son ricos en oxígeno debido a que en temperaturas bajas es mayor la solubilidad del oxígeno, sin embargo, la concentración de oxígeno es casi constante con la altitud debido al efecto que ejerce la presión atmosférica; puesto que a menor altura se incrementa la presión atmosférica y de esta manera el oxígeno permanece disponible en el agua (Jacobsen, 2008).

#### **4.1.3. Macroinvertebrados acuáticos**

Los macroinvertebrados son aquellos invertebrados que exceden el tamaño del cuerpo de 0,5 mm de largo, y comprenden principalmente insectos, así como decápodos, crustáceos, moluscos, sanguijuelas, oligoquetos y planarias. La mayoría de los insectos tiene un ciclo de vida anfibio, su etapa larvaria en el agua y pasan su etapa adulta en tierra (Roldán & Ramírez, 2008). Los lechos cubiertos por gravas, cantos rodados y piedras albergan la mayor variedad de MA; las áreas donde se acumulan partículas de menor tamaño (arenas y limos), son poco estables y la difusión de oxígeno es más limitada. La disponibilidad de alimento depende del tamaño del río, del tipo de sustrato o de la existencia de bosque de ribera (Elosegi & Sabater, 2009).

Debido a que los MA utilizan una gama amplia de recursos tróficos, pueden ser utilizados como un valioso descriptor de la dinámica funcional, estructural y energética de los ríos (Aguirre-Pabón *et al.*, 2012). Los MA son en la actualidad los organismos más ampliamente usados como bioindicadores de la calidad del agua por diversas circunstancias (Resh, 2008), entre las que se encuentran: tener una amplia distribución, gran riqueza de especies con diversidad de respuestas a los gradientes ambientales, ser en su mayoría sedentarios, algunas especies tienen ciclos de vida largo permitiendo integrar los efectos de la contaminación en el tiempo, pueden ser muestreados de forma sencilla y barata, poseen una taxonomía en general bien conocida a nivel de familia y género (Bonada *et al.*, 2006; Domínguez & Fernández, 2009).

#### 4.1.3.1. Grupos de alimentación funcional

El uso de grupos de alimentación funcional (GAF) fue introducido por Cummins (1973), Cummins & Klug (1979) como una herramienta para facilitar la incorporación de MA en los estudios de los procesos del ecosistema acuático. Esta clasificación tiene la ventaja de combinar características morfológicas (especialización de la parte de la boca) y mecanismos conductuales (forma de alimentación) utilizados por los macroinvertebrados cuando consumen recursos. En particular, este sistema de clasificación desempeñó un papel clave en el desarrollo del concepto de río continuo, porque contribuye a esclarecer el papel funcional de los organismos en sus ecosistemas.

**Los trituradores o fragmentadores** son organismos que cortan o mastican piezas de material vegetal vivo o muerto, incluidas todas las partes de la planta, como hojas y madera. La función principal de las trituradoras es la descomposición de partículas grandes de material vegetal en trozos más pequeños que luego se transportan corriente abajo o están disponibles para otros consumidores de corriente (Wallace & Webster, 1996). En general, nos referimos a ellos como consumidores de materia orgánica en partículas gruesas (CPOM) y productores de materia orgánica en partículas finas (FPOM).

**Los colectores o recolectores** Los colectores se filtran del transporte, o recogen de los sedimentos, materia orgánica en partículas fina y ultrafina (FPOM, 50 pm-1 mm, UPOM 0,5-50 pm). Son organismos con partes bucales modificadas para tamizar o recolectar pequeñas partículas acumuladas en el fondo de la corriente. Funcionalmente, los recolectores juegan un papel importante al reenvasar el FPOM en partículas más grandes después de consumirlas (Hershey, 1987).

**Los raspadores** son organismos que consumen recursos que crecen sobre sustratos al eliminarlos con sus partes bucales, se adaptan a las partículas de cultivo estrechamente unidas a las rocas y otros sustratos. Los raspadores consumen una diversidad de recursos, incluidas las algas unidas a las rocas, las biopelículas bentónicas que están compuestas de bacterias, hongos, algas y su matriz de polisacáridos, que cubren sustratos duros en los ecosistemas acuáticos (Lock *et al.*, 1984).

**Los depredadores** son organismos que consumen otros organismos utilizando diferentes estrategias para capturarlos, incluidas las piezas bucales y comportamientos modificados. Aunque muchos depredadores tienen dientes abundantes y fuertes para el consumo de presas, algunos son altamente especializados. La función de los depredadores es muy importante en los ecosistemas ya que mueven energía y también tienen el potencial de controlar las poblaciones de otros organismos (Hershey, 1987).

## 4.2. Antecedentes

### 4.2.1. A nivel mundial

#### 4.2.1.1. En la región templada

Park *et al.* (2007) en corrientes de Corea del Sur en un gradiente de 0-300msnm, Skoulikidis *et al.* (2009) en ríos de Grecia en un rango de 320-989msnm y Li *et al.* (2012) desde 243 hasta 3880msnm en ríos de China, encontraron diferencias claras entre las comunidades de MA en los ríos de montaña y baja altitud. Park *et al.* (2007) encontraron una relación positiva entre la altitud y la riqueza, los arroyos de montaña presentan alta riqueza respecto a las zonas bajas, Skoulikidis *et al.* (2009) y Li *et al.* (2012), reportan una relación negativa de la altitud con la abundancia. Sin embargo, no sugieren un gradiente ambiental, sino una distribución biogeográfica, y concluyen que la variación espacial es el principal predictor de la composición y diversidad de las comunidades de MAE, y que sus resultados son consistentes con los informes de Townsend *et al.* (2003), Urban *et al.* (2006), y Johnson *et al.* (2007), quienes encontraron que las características en una escala geográfica son más importantes que los factores de escala local en los ecosistemas fluviales.

Park *et al.* (2007) y Li *et al.* (2012), incluyeron la perturbación antrópica en sus análisis y concuerdan en que un aumento del estrés por contaminación, fue probablemente el detonante del declive de la biodiversidad, con valores de baja riqueza y baja abundancia. En lugares de intervención intermedia se presenta una abundancia alta y riqueza media.

Beauchard *et al.* (2003) en corrientes del norte de África, sugirieron que la riqueza en relación a la altitud mostró un aumento lineal desde el nivel del mar hasta las zonas de pie de monte (400 m), a partir de ahí hasta los 3500 msnm se mantuvo estable. Los autores, encontraron tres variables ambientales influyentes para la predicción de la riqueza de géneros, el número de días de lluvia fue la más influyente (60%), longitud (20%) y altitud (18%). La riqueza de géneros aumentó linealmente con el número anual de días de lluvia, y concluyen que la riqueza de MA, resulta de una combinación de parámetros climáticos e hidrológicos en procesos geográficos y que a baja altitud además de una homogeneidad estructural del hábitat, la fuerte caída de la riqueza se puede atribuir al abastecimiento de agua.

De igual manera otros autores han encontrado una relación positiva como Reece & Richardson (2000) en ríos de Canadá ubicados a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 69 – 1171msnm; Jiang *et al.* (2013) en un sistema fluvial de la meseta del Tíbet entre 3034 – 4244msnm y Benzina *et al.* (2019) entre 1045-1500msnm en ríos no intervenidos al noreste de Argelia, e identificaron que la entomofauna y los factores físicos locales están fuertemente asociados a los cambios en la composición y diversidad de la comunidad de MA a lo largo del gradiente, con una disminución de la riqueza de los sitios aguas arriba, a sitios aguas abajo. Reece & Richardson (2000) y Benzina *et al.* (2019), difieren en que para

el primero la abundancia aumenta con la elevación, mientras que en Argelia disminuye. Jiang *et al.* (2013) sostienen que el tipo de sustrato influyó significativamente en los patrones de distribución, ya que sustratos gruesos proporcionan mayor heterogeneidad, una amplia gama de refugios y estabilidad en sitios aguas arriba. Reece & Richardson (2000), quienes apoyan parcialmente el CRC por la composición de los GAF encontrada en los ríos de cabecera, aseguran que el tamaño del río es determinante en la estructuración de la fauna porque las pequeñas corrientes tienen hábitats más complejos, aunque consideran que en ríos grandes se podría subestimar la diversidad, porque abundan grupos generalistas que requieren mayor resolución en la identificación taxonómica.

En contraste, se reportan resultados de correlación negativa como Beketov & Liess (2008) en el suroeste de Siberia (Asia Central, Rusia) en un gradiente desde los 101 hasta 1977msnm y Shakya, (2016) entre 185-2770msnm a lo largo del río Kali Gandaki (Nepal), concluyen que la riqueza era mayor a baja altura, atribuido a los cambios fisicoquímicos, el sustrato, sedimentación y vegetación a lo largo del río. Beketov & Liess (2008) señalaron que, tanto en corrientes no intervenidas como en las contaminadas, la diversidad de MA depende de los parámetros ambientales longitudinales (altitud, temperatura, ancho del río y velocidad), y se relacionan de manera directa con la heterogeneidad del hábitat, sus resultados son consistentes con el CRC, en tanto la riqueza taxonómica de las comunidades bentónicas cambia con el tamaño de la corriente, alcanzando un máximo en arroyos de orden medio.

Wang *et al.* (2011), a lo largo de un río pedregoso en la provincia de Yunnan (China) desde 1820 hasta 4050msnm, demostraron que la diversidad de MA varía a lo largo de grandes gradientes de elevación, y no solo en los conjuntos locales. La riqueza de MA siguió un patrón unimodal, con una disminución más pronunciada hacia elevaciones más altas y la uniformidad de los MA aumento monotónicamente con la elevación. El patrón unimodal podría ser causado por la interacción entre las condiciones ambientales y los efectos humanos, un clima hostil disminuye la riqueza a mayor elevación y efectos humanos a su vez disminuyen la riqueza en elevaciones más bajas. Otro posible mecanismo es el efecto de dominio medio, que establece que la biodiversidad alcanza un máximo en una elevación media particular que hacia sus límites (Jacobsen, 2004).

#### **4.2.1.2. En la región tropical**

Flowers (1991) en un rango de 0-1200msnm en 25 corrientes de Panamá, y Cressa (2000) en 28 ríos de Venezuela entre los 0-2700msnm, no encontraron relación entre la riqueza de MA y la altitud, Flowers plantea que puede ser debido a que los métodos de recolección y el tipo e intensidad de la perturbación humana pueden afectar los resultados, sugiriendo que hay patrones diferenciados de la riqueza en el gradiente altitudinal entre grupos taxonómicos, mientras Cressa argumenta que la irregularidad de los recursos y las condiciones locales son variables importantes para explicar la estructura de la comunidad de insectos acuáticos en las corrientes tropicales, concluyendo que el CRC no puede

explicar los patrones de distribución de MA. Ambos coinciden en que la diversidad en los ríos tropicales no es mayor que en los templados y que la variación entre las corrientes dentro de una región tropical es tan importante como cualquier "gradiente latitudinal" entre corrientes tropicales y templadas.

En contraste, Tomanova *et al.* (2007) en un gradiente entre 1120 y 4300msnm en 30 ríos prístinos de la Amazonia Boliviana y Henriques-Oliveira & Nessimian (2010) en 18 ríos de Brasil desde el nivel del mar hasta los 1645msnm, revelaron que independientemente del tamaño del río la altitud afecta la estructura de las comunidades de MA en las corrientes neotropicales de manera similar a las corrientes templadas. Tomanova *et al.* (2007) indican que se dan cambios en algunas abundancias relativas de GAF a lo largo del gradiente altitudinal que se pueden asociar a cambios de temperatura y vegetación, de manera similar a lo planteado en el CRC. Henriques-Oliveira & Nessimian (2010), observaron un ligero aumento en la riqueza de las familias con la altitud y mayor riqueza de géneros entre 1200-1300msnm, argumentando que el aumento puede estar asociado con una mayor influencia humana en las áreas más bajas.

En Ecuador, hay una amplia documentación de la influencia altitudinal sobre la riqueza de MA, todos los estudios revelan una correlación negativa entre estas dos variables, Jacobsen *et al.* (1997) en tres zonas altitudinales, baja (100-600msnm), valle (2600-3100msnm) y Páramo (3500-4000msnm); Monaghan *et al.* (2000) en 45 corrientes entre 780 y 3940msnm; Jacobsen (2003) en 18 corrientes de tres altitudes (400m, 2000m y 3800m), concluyen que la riqueza local y regional disminuyó linealmente con el aumento de la altitud, mientras que la diversidad beta aumentó con la altitud. Jacobsen (2004) a lo largo de un gradiente de 4000m; Jacobsen (2008) en 30 sitios entre 2600 y 4000msnm, y Madsen *et al.* (2015) en un gradiente altitudinal (4100-4500msnm), descubrieron que la tolerancia fisiológica a la temperatura y al oxígeno, eran los principales impulsores de los límites altitudinales para la fauna en los arroyos.

Así mismo, Lujan *et al.* (2013) al investigar 32 sitios en ríos andinos de la cuenca amazónica del Perú, ubicados desde los 200 hasta 4300msnm, concluyo que la riqueza disminuye linealmente con la elevación, mientras la abundancia aumenta, esta última se justifica en la depredación de peces y un mayor impacto antropogénico aguas abajo. Las interacciones tróficas, incluida la depredación y la rotación longitudinal de los recursos alimentarios básicos, parece ejercer una importante influencia en las distribuciones de organismos acuáticos andinos, acogiéndose a las predicciones del CRC.

Studholme *et al.* (2014), en ríos del flanco oriental del corredor de los Andes en Ecuador, analizó 4 familias de MA en tres rangos altitudinales (2480-4080msnm) basados en sus respectivas comunidades de vegetación ribereña, encontraron diferencias significativas a lo largo del gradiente altitudinal para Baetidae y Hyalellidae, contrario a Elmidae y Chironomidae, para cada grupo el patrón de riqueza en el gradiente altitudinal es diferenciado. Sugieren que los patrones de distribución de MA se deben a eventos de perturbación temporal (precipitación), ya que los picos de abundancia de todos los grupos se dieron en la época de lluvias.

#### 4.2.2. A nivel nacional

En Colombia, se han realizado estudios para conocer la diversidad y distribución de algunos grupos taxonómicos de MA, por ejemplo, para Trichoptera, López-Delgado *et al.* (2015) desde los 200 hasta los 3533msnm, Vásquez-Ramos & Reinoso (2012) desde 244 y 2397msnm en el Tolima. En el noroccidente del país Posada-García & Roldán-Pérez (2003) desde el nivel del mar hasta 2800msnm. Arias-Díaz *et al.* (2007) registraron Coleópteros acuáticos en la cuenca del río Coello-Tolima desde los 250 hasta los 3533msnm.

A partir del estudio de organismos de colección, Trujillo *et al.* (2014) presentaron la distribución espacial de Rhagovelia (Hemiptera, Veliidae) en ecosistemas lóticos del Tolima en un gradiente desde 247 hasta 2397msnm. Así mismo, González-Córdoba *et al.* (2015) informan de la distribución de la familia Elmidae (Insecta: Coleoptera) en el departamento del Valle entre 110 y 2440msnm, con mayor riqueza genérica entre 1000 y 2000msnm. A partir de un estudio bibliográfico Zúñiga (2010), informo la distribución del orden Plecóptera en el país, una distribución altitudinal desde los 50-3600msnm para Anacroneuria (Perlidae).

Sin embargo, ninguna de las anteriores investigaciones en el país, contempla el conjunto de la comunidad de MA, ni determina una relación entre la variación altitudinal y la estructura de la comunidad.

Vásquez-Ramos & Reinoso (2012) en corrientes andinas del Tolima desde los 340-1555msnm, evidenciaron diferencias en el ensamblaje de MA de acuerdo con el tipo de sustrato, la diversidad fue significativamente más baja en el sustrato arena con respecto a roca y grava/guijarro, evidenciado que al igual que en regiones templadas los hábitats rocosos contienen mayor diversidad de bentos. En cuanto a la altitud no se registraron diferencias significativas, sin embargo, mostraron la mayor diversidad en la parte alta y media, y la menor en los tramos bajos. Sugieren que las comunidades de MA están estructuradas principalmente por el tipo de sustrato más que por la degradación ambiental, la calidad del agua y/o la época climática.

Finalmente, se encuentran algunos estudios que evalúan la estructura trófica de la comunidad de macroinvertebrados en su conexión longitudinal, Rodríguez-Barríos *et al.* (2011) en tres localidades (50msnm, 900msnm y 1650msnm) del río Gaira (Magdalena), lograron determinar una relación directa entre la altura y la riqueza de táxones, de igual manera que la abundancia se favoreció con el aumento de la altura, sin embargo, la diversidad (Shannon-Wiener) fue mayor en el tramo medio, seguidos de los tramos bajo y alto, esto debido a una estabilidad ambiental a mayor altitud, a diferencia de ecosistemas con alto grado de variación ambiental, que exhiben un aumento en la diversidad de especies o complejidad funcional (Vannote *et al.*, 1980). Además, según McCoy (1990), la distribución de las especies se reduce en mayores alturas por la severidad del clima y la reducción en la oferta de recursos, mientras que a bajas alturas la diversidad se encuentra afectada por la presión de la depredación. Se concluye que no se puede hacer una

generalización a escala de río o de tramo, como lo sugiere el CRC, pues se subestima el patrón de distribución y preferencia de microhábitats por los GAF. En ese mismo ecosistema lótico, Tamariz-Turizo *et al.* (2018), plantea que los cambios en las redes tróficas son más importantes durante los períodos estacionales que a lo largo del gradiente altitudinal y que las comunidades de invertebrados acuáticos en ríos neotropicales de montaña, se estructuran tróficamente de manera diferente a como ocurre en ríos de montaña de otras regiones latitudinales, por lo que el CRC no es aplicable totalmente.

#### **4.2.3. A nivel local**

En el piedemonte amazónico, Tobes *et al.* (2016) informaron sobre los patrones de distribución espacial de los conjuntos de peces en relación con los macroinvertebrados y las condiciones ambientales, en un gradiente altitudinal desde 248 hasta 2132msnm en 28 sitios de la cuenca del río hacha, municipio de Florencia-Caquetá. En lo relacionado con la comunidad de MA, indican que las familias a lo largo de los sitios de estudio se dividieron en 2 grupos principales: los sitios correspondientes a las ubicaciones superior y media de la cuenca, dentro del cual se encontraron grupos más pequeños en respuesta a la ubicación longitudinal y los sitios en las áreas más bajas formaron un segundo grupo identificados como los sitios más afectados por contaminación. Se debe tener en cuenta que la respuesta de la comunidad de MA al gradiente altitudinal, se hace con base en un análisis cualitativo, con una matriz de presencia/ausencia, que no permite conocer la estructura de la comunidad, porque descuida el componente de equidad. Los autores, concluyen que la distribución de peces no se puede atribuir únicamente a los impactos antropogénicos, ya que se superponen con el cambio natural de las variables ambientales, por tanto, es necesario estudiar tanto las condiciones ambientales naturales como aquellas afectadas de manera antropogénica para interpretar correctamente la información de los censos de fauna, sugiriendo que se necesitan estudios adicionales.

Este estudio no logra determinar la influencia de la altitud en la estructura de la comunidad de MA, su inclusión se hace con el objetivo de determinar la calidad del agua, a través del índice BMWP (col), respecto a lo que concluyen que los macroinvertebrados pueden ser indicadores más sensibles de la contaminación del agua que los peces, enfatizando la necesidad de utilizar ambos para realizar evaluaciones exhaustivas de la calidad ambiental.

## 5. METODOLOGÍA

### 5.1. Área de estudio

El estudio se realizó en 30 tramos sobre afluentes del río Caquetá, tres en la cuenca del río Bodoquero, dos en la cuenca del río Orteguaza, 25 pertenecientes a la cuenca del río Hacha, de los cuales 13 sitios se tomaron en la corriente principal y 12 en sus tributarios (Figura 1), en un rango altitudinal entre los 252 y 2255msnm. Esta área hace parte del corredor Andino-Amazónico en el municipio de Florencia, departamento del Caquetá, sobre el piedemonte oriental de los andes colombianos, se incluye en dos áreas protegidas del nivel nacional: la Reserva Forestal de la Amazonia y el Distrito de Conservación de Suelos y Aguas del Caquetá.

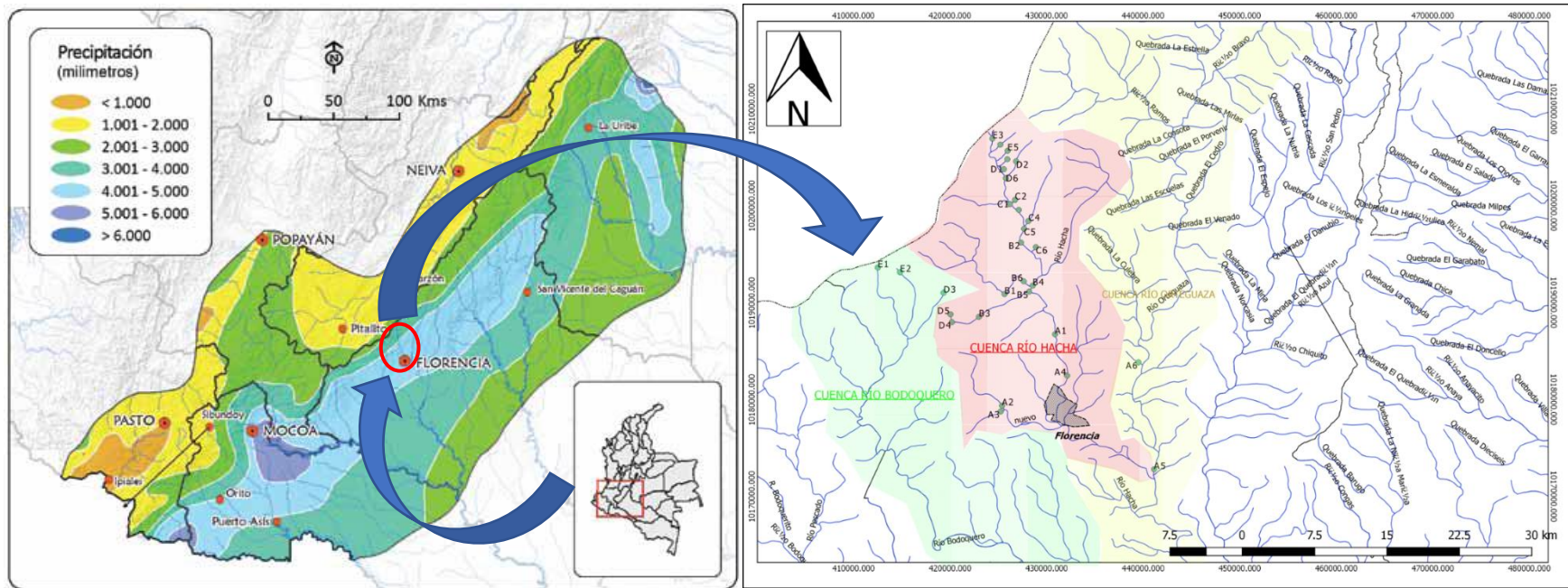
Más del 80% del área de estudio se ubica en la cuenca del río Hacha, con pendiente 7,32% media en la parte baja y media (240 a 600 msnm) con baja influencia de erosión, en la velocidad del agua y favorece el depósito de sedimentos en los paisajes de la llanura aluvial del río Hacha. En el tramo alto (600 a 2.575 msnm), la pendiente del lecho es de 32,08% que corresponde a un terreno ligeramente empinado a fuertemente quebrado, lo cual incide en un incremento del flujo en superficie, menor infiltración y mayor velocidad del agua, aumentando su capacidad erosiva y de arrastre de materiales (Corpoamazonia & Universidad de la amazonia, 2005).

La mayoría de los ríos del Caquetá, incluyendo el Orteguaza, presentan patrones meándricos, en ocasiones con cortos tramos trenzados, estas características se asocian con la migración lateral de los cauces y crecientes menos torrenciales, disminuyendo la probabilidad de crecientes súbitas, menor carga de sedimentos y mayor estabilidad en los cauces, situaciones reportadas en el piedemonte caqueteño (Robertson & Castiblanco, 2011).

El clima en la región se caracteriza por la alta precipitación de 3500-5000 mm año, con un período lluvioso de marzo a noviembre y un período seco de diciembre a febrero. La temperatura es cálida y uniforme, con valores que oscilan entre 24 y 29 °C. Los caudales más altos ocurren a mediados de año en los meses de mayo a agosto. Los caudales más bajos se registran en los meses más secos del año de diciembre a marzo (Rincón & Olarte, 2005).

La vegetación corresponde a tres zonas de vida (Holdridge, 1967), bosque muy húmedo tropical por debajo de 1000 msnm, Bosque pluvial premontano entre 2000 y 1000 msnm y Bosque pluvial montano bajo por encima de 2000 msnm. La mayoría de los bosques por encima de 1000msnm, permanecen en buen estado de conservación porque están protegidos como parte de la Reserva Forestal Amazónica, las áreas debajo de los límites de la reserva han sufrido deforestación masiva, y solo quedan rodales de bosques dispersos en áreas de nacimientos de fuentes hídricas o en sectores de pendientes pronunciadas (Tobes *et al.*, 2016).





**Figura 1.** a. Distribución espacial y comportamiento temporal de la precipitación media anual en el piedemonte amazónico colombiano (Robertson & Castiblanco, 2011). b. Ubicación de puntos de muestreo en el área de estudio, grupo A (A1, A2, A3, A4, A5, A6) entre los 200 a 600msnm, grupo B (B1, B2, B3, B4, B5, B6) entre los 600 a 1000msnm, grupo C (C1, C2, C3, C4, C5, C6) entre los 1000 a 1400msnm, grupo D (D1, D2, D3, D4, D5, D6) entre los 1400 a 1800msm y grupo E (E1, E2, E3, E4, E5, E6) entre los 1800 a los 2200msnm. Se delimita la cuenca del río Hacha (color rosado), la cuenca del Bodoquero (color verde) y la cuenca del Ortega (color amarillo). Ubicación de Florencia, el principal centro urbano de la zona.

La técnica de tala y quema ha sido ampliamente utilizada a lo largo de la cuenca del río Hacha, convirtiendo tierras para la agricultura y principalmente para la ganadería, actividad económica que ocupa el 19,9% del territorio, la agricultura es una actividad menor representada por algunas tierras de subsistencia que ocupan solo el 1,8% del territorio (Rincón & Olarte 2005).

Las microcuencas muestreadas fueron Río Hacha, Río Bodoquero, Río Orteguzaza, Río Caraño, Quebrada Las Doradas, Quebrada La Yuca, Quebrada Tarqui y Quebrada La Ruidosa (Anexo 1). Todos los ríos muestreados presentaban vegetación ribereña compuesta por árboles, arbustos y pastos, los valores de conservación del bosque se reducen a medida que van apareciendo las pasturas. Los sitios ubicados en elevaciones altas y en la sección media de la cuenca, se caracterizan por canales profundos y estrechos con cantos rodados, bien sombreados y aguas rápidas. Afluentes de tierras bajas tienen canales poco profundos y anchos con sustratos blandos (Anexo 1). La heterogeneidad espacial se encuentra influenciada por la condición geomorfológica del río, principalmente por ser ríos de tamaño mediano, de alta pendiente y bajo potencial de almacenamiento de materiales, condiciones que promueven a una dominancia importante de sustratos rocosos, en los tramos altos y medio (Allan & Castillo 2007).

El cambio en la geomorfología se produce abruptamente cerca de la ciudad de Florencia, cambiando de pendientes pronunciadas a una meseta plana, y tiene una influencia directa en la hidromorfología de los arroyos. La parte de la cuenca situada en las laderas de los Andes se caracteriza por valles estrechos en forma de V, con pendientes pronunciadas menos adecuadas para el uso humano que la tierra de las llanuras de inundación con valles aluviales planos. Como resultado, la agricultura, la ganadería y la urbanización se producen en la zona de inundación de la cuenca, en donde se concentra la mayoría de los impactos antropogénicos luego de la ciudad de Florencia (Tobes *et al.*, 2016).

## **5.2.Muestreo e identificación de MA**

El muestreo se realizó desde agosto de 2016 hasta abril de 2017, cubriendo parte de la época de lluvia y la estación seca del año. Se escogieron, de acuerdo con la accesibilidad, 30 tramos lóticos desde los 252 hasta los 2255msnm, el rango altitudinal se dividió en cinco grupos, de seis ríos cada uno. Grupo 1: 200-600 msnm (A1, A2, A3, A4, A5, A6); grupo 2: 600-1000 msnm (B1, B2, B3, B4, B5, B6); grupo 3: 1000-1400 msnm (C1, C2, C3, C4, C5, C6); grupo 4: 1400-1800 msnm (D1, D2, D3, D4, D5, D6), grupo 5: 1800-2200msnm (E1, E2, E3, E4, E5, E6) (Figura 1).

Para la colecta de MA se realizó un muestreo cuantitativo multi-hábitat con una red Surber de 30cm<sup>2</sup>, con poro de malla de 150 micras. Por cada muestra se efectuaron 10 arrastres, distribuidos aleatoriamente en un tramo de 50m de longitud, teniendo en cuenta los sustratos presentes (Anexo 1): bloque (B), cantos (C), grava (G), arena (A), MOPG (M). El 50% del muestreo (5 arrastres), se tomó en el sustrato dominante, el 30% (3 arrastres) en

el segundo sustrato de prevalencia, y el 20% (2 arrastres) sobre el resto de micro-hábitats disponibles. Se homogenizó y tamizó la muestra en un balde, y se fijó en alcohol al 95% para evitar la descomposición de la materia orgánica. El esfuerzo estandarizado permite la comparación entre las muestras y el uso de índices de diversidad.

Los macroinvertebrados se identificaron en su mayoría hasta el nivel de género, a nivel de familia Gastropoda (Planorbiidae, Hydrobiidae), Oligochaeta (Naididae) y Clitellata (Haemopidae), tres Coleoptera (Dryopidae, Hydrophilidae, Staphylinidae) y tres Diptera (Blephariceridae, Dolichopodidae y Muscidae). La familia Chironomidae hasta subfamilia. Esta identificación se realizó con base en las guías y claves taxonómicas de McCafferty (1981), Roldán (1988), Klemm (1995), Epler (1996), Merritt *et al.* (2008), Voshell (2002), Pescador *et al.* (2002), Pescador & Barton (2004), Heckman (2008), Domínguez & Fernández (2009), Springer *et al.* (2010). Algunos autores han demostrado que la identificación a nivel de género es necesario para la descripción de los patrones en la comunidad (Li *et al.*, 2001).

La clasificación de GAF se realizó para 45 géneros de la clase Insecta, teniendo en cuenta 4 grupos propuestos por Chara *et al.* (2010): 1. Fragmentadores; 2) Colectores; 3) Depredadores; 4) Raspadores. La asignación a los GAF se realizó con la información disponible en la literatura para la región neotropical, de acuerdo a las elaboraciones de Mota & Uieda (2004), Tomanova *et al.* (2006), Chará-Serna *et al.* (2010), Granados-Martínez (2013), y Longo & Blanco (2013), debido a que las historias de vida de muchos taxones de estas latitudes, presentan diferencias con sus congéneres de regiones templadas. Se acogieron las propuestas de Dolédec *et al.* (2000) y Gayraud *et al.* (2003), quienes demuestran que la resolución hasta nivel de especie no es indispensable en estudios de diversidad funcional, considerando al género como el máximo nivel necesario.

### **5.3. Tratamiento de datos**

Para conocer si el muestreo fue representativo, se realizó una curva de acumulación de especies empleando el estimador de riqueza Chao 1, recomendado por ser el más riguroso cuando se tienen datos de abundancia (Villareal *et al.*, 2004). Los datos se analizaron como puntos medios discretos situados cada 400m en cinco grupos de ríos a relacionar (6 unidades de muestreo cada uno).

Se aplicó una prueba de Shapiro Wilk para determinar si los datos se ajustaban a la normal y el estadístico de Levene para conocer la homogeneidad de varianzas. Se realizó una ANOVA de un factor y prueba post-hoc de Tukey para establecer si hay diferencias significativas en la riqueza específica, abundancia y riqueza verdadera de Jost (2006) de las comunidades de MA, entre los 5 grupos distribuidos en el gradiente altitudinal (SPSS Statistics versión 22). Para conocer la correlación entre la riqueza verdadera de Jost y la altitud, se utilizó una regresión lineal simple (Excel office). Se realizó un gráfico de dispersión para visualizar la tendencia de los GAF en el gradiente altitudinal.

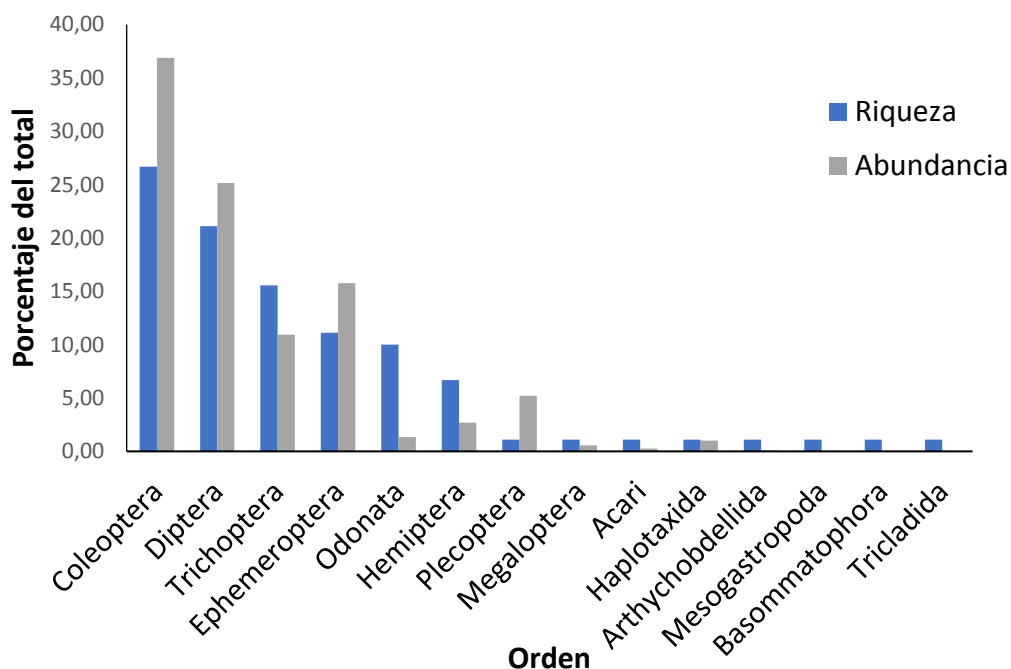
El recambio de taxones se analizó a través del índice de complementariedad (Colwell y Coddington, 1994), y como medida de afinidad cuantitativa a partir de una matriz basada en abundancia, se realizó un Clúster de distancia Euclidiana que enfatiza en la dominancia de los valores de las especies (Herrera-Moreno, 2000), para conocer la similitud entre las estructuras de las comunidades en los 5 grupos (PAST versión 3.17).

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Composición y Estructura de la comunidad de MA

En los 30 puntos de muestreo se colectaron 3228 individuos de los filum Artropoda, Annelida, Mollusca y Platyhelminthes , seis clases, 14 órdenes, 52 familias, para un total de 90 taxones diferenciados (Anexo 2), siendo la clase Insecta dominante, con ocho órdenes: Coleóptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Díptera, Plecóptera, Megalóptera, Hemíptera y Odonata; 46 familias, 75 géneros y una abundancia que representa el 98,5% del total, razón por la cual el análisis se enfocará principalmente en este grupo taxonómico.

El orden Coleóptera presentó la mayor riqueza específica con 24 taxones (26,67%), seguido por Díptera (21,11%), Trichoptera (15,56%), Ephemeroptera (11,11%), Odonata (10%), Hemíptera (6,67%), Plecóptera y Megalóptera (1,11%). De acuerdo con la abundancia total, Coleóptera registró el mayor número de individuos (36,9%) y el menor Megalóptera (0,6%) (Figura 2).

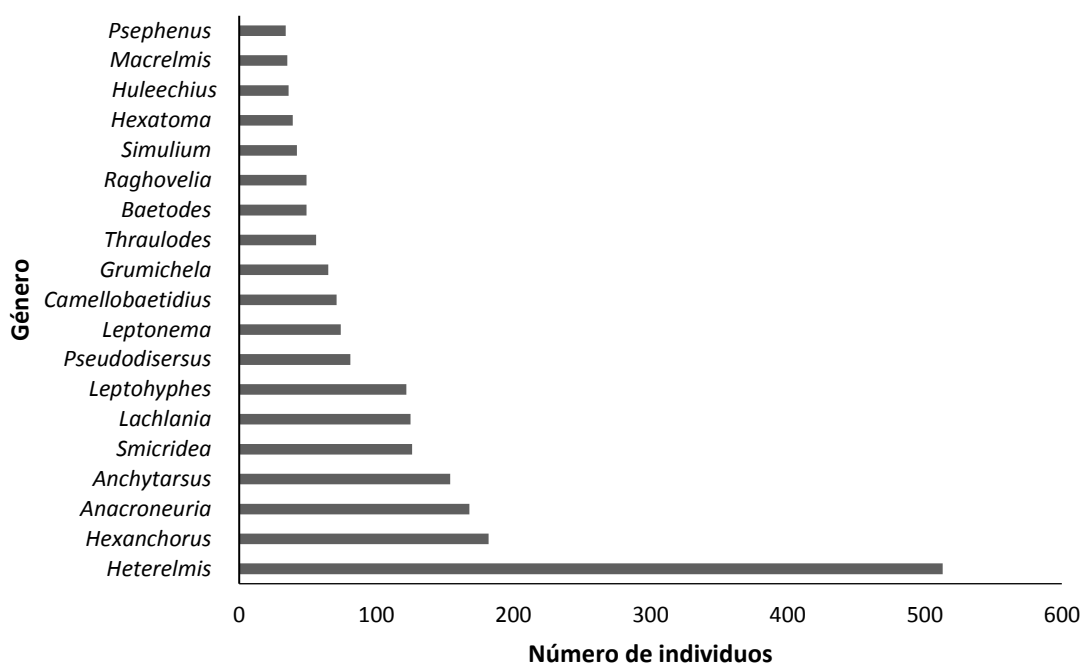


**Figura 2.** Porcentaje de Riqueza específica y abundancia relativa de los órdenes de la clase Insecta encontrados en el área de estudio.

A nivel de familia, al igual que lo reportado por Studholme *et al.* (2014), los Elmidae, presentaron la mayor riqueza (16,7%), taxón muy frecuente en diferentes tipos de corrientes en Sudamérica y Colombia (Zúñiga *et al.*, 2013), seguido por Leptophlebiidae y Leptoceridae (4,4%), Chironomidae, Ceratopogonidae, Psychodidae, Tipulidae, Baetidae, Libellulidae (3,3%), Empididae, Leptohiphidae, Hydropsychidae, Hydroptilidae, Gerridae y Naucoridae (2,2%), las 37 familias restantes presentaron solo un género.

Las familias más abundantes fueron Elmidae (29,4%), seguida por Chironomidae (19,1%), Hydropsychidae (6,2%), Perlidae (5,2%), Ptilodactylidae (4,8%), Baetidae (4,5%), Leptohiphidae (4,4%), Oligoneuridae (3,9%), Leptophlebiidae (2,9%), Leptoceridae (2,2%), Tipulidae (1,5%), Veliidae (1,5%), Simuliidae (1,3%), Psephenidae, Naucoridae, Naididae y Empididae con 1% de la abundancia total, las 35 familias restantes presentaron menos del 1% cada una.

Entre los géneros más representativos por su abundancia (Figura 3), se encuentran *Heterelmis* (15,9%), *Hexanchorus* (5,6%), *Anacroneuria* (5,2%), *Anchytarsus* (4,8%), *Smicridea* (3,9%), *Lachlania* (3,9%), *Leptohiphes* (3,8%), de igual manera las subfamilias Chironominae (10%) y Orthocladinae (7,9%), los géneros restantes están por debajo del 2% de abundancia.



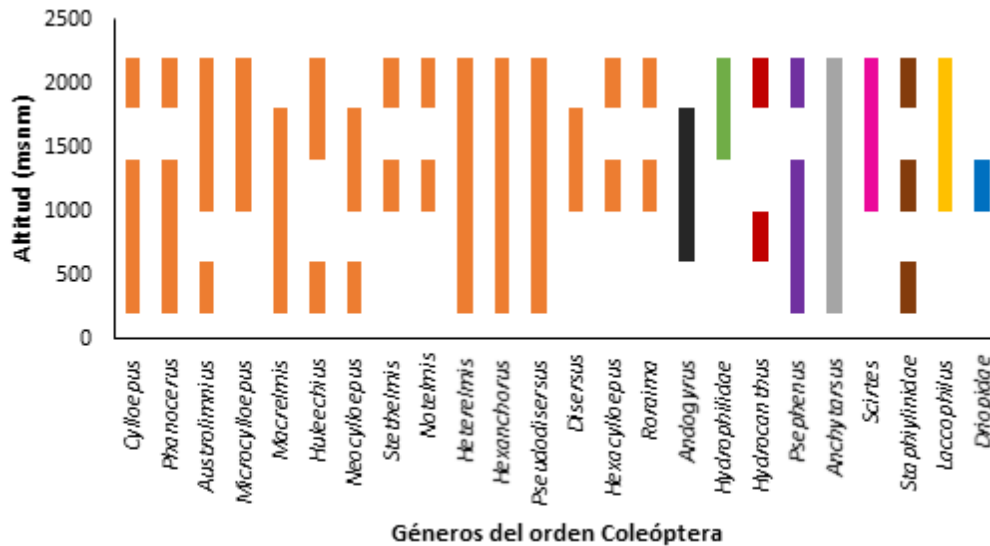
**Figura 3.** Abundancia (eje Y) de los géneros encontrados en el área de estudio.

Las familias de Coleóptera estuvieron representadas por un solo género, a excepción de Elmidae que presentó la mayor riqueza en el área de estudio (Figura 9). *Anchytarsus*, *Heterelmis*, *Hexanchorus* y *Pseudodisersus* se encontraron a lo largo del gradiente altitudinal. Coleóptera mostró la mayor riqueza en la parte intermedia y alta del rango. Hydrophilidae mostró preferencia por aguas de mayor elevación, así como *Scirtes* y *Lacophylus* se restringen por encima de los 1000msnm.

Se encontraron 15 de los 47 géneros reportados para la familia Elmidae en el Neotrópico (Manzo, 2013), un número mayor que en el Valle del Cauca con 11 géneros (González-Córdoba *et al.*, 2015), en el Tolima con 14 géneros (Arias-Díaz *et al.*, 2007) y menor que en el Choco con 17 géneros (González-Córdoba *et al.*, 2016), ubicándose como una zona con alta riqueza genérica de esta familia. Se coincide con los registros de

*Austrolimnius*, *Hexacylloepus*, *Hexanchorus*, *Huleechius*, *Microcyllloepus*, *Neocyllloepus*, *Pseudodisersus*, *Cylloepus*, *Disersus*, *Heterelmis*, *Macrelmis*, *Phanocerus* y *Notelmis*, no se encontró *Neoelmis*, *Onychelmis*, *Stenhelmoides*, *Pharceonus* y *Xenelmis*, en cambio se reporta la presencia de *Roraima* y *Stethelmis*.

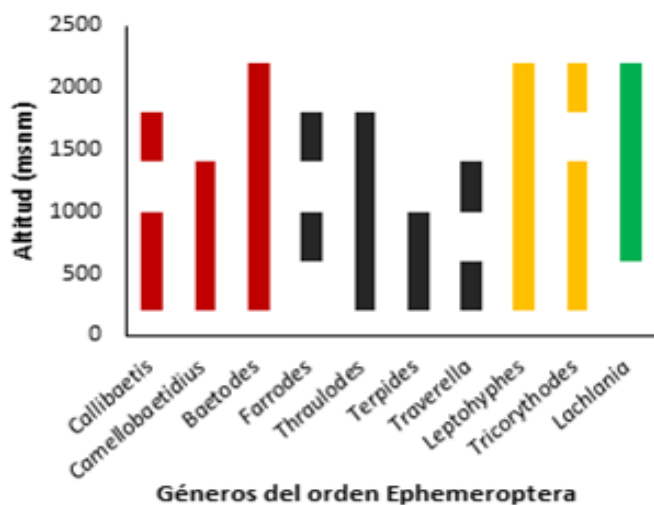
Se confirma la amplia distribución de *Heterelmis*, *Macrelmis*, *Hexanchorus*, *Cylloepus* y *Phanocerus* (Arias-Díaz *et al.*, 2007; González-Córdoba, *et al.*, 2016), en cambio *Microcyllloepus* se restringe por encima de los 1000msnm, *Pseudodisersus* que ha sido reportado con rango restringido (Arias-Díaz *et al.*, 2007), en la zona de estudio se reportó en todo el gradiente altitudinal. De igual manera se comparte la mayor riqueza genérica de Elmidae entre 1000 y 2000msnm y el rango restringido para *Disersus* y *Hexacylloepus* (González-Córdoba *et al.*, 2015), pero no en zonas bajas, sino por encima de los 1000msnm.



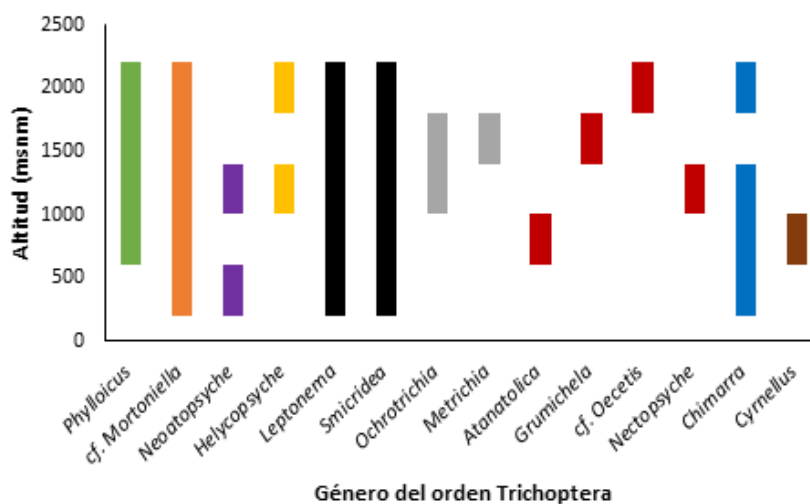
**Figura 4.** Presencia de géneros Coleóptera en el gradiente altitudinal de la zona de estudio. Los colores representan familias, naranja: Elmidae, negro: Gyrinidae, verde: Hydrophilidae, rojo: Noteridae, morado: Psephenidae, gris: Ptilodactylidae, fucsia: Scirtidae, marrón: Staphylinidae, amarillo: Dytiscidae y azul: Dryopidae.

Las familias de Ephemeroptera son diversas y están presentes en todo el rango altitudinal (Figura 4), excepto Oligoneuridae con un solo género *Lachlania* y ausente por debajo de los 600msnm. Los géneros mostraron amplia distribución, aunque a mayor elevación, después de los 1400msnm disminuye a casi la mitad la riqueza. *Baetodes* y *Leptohyphes* son los géneros de mayor distribución en toda la zona, seguidos de *Lachlania* y *Thraulodes*, ausentes en los extremos inicial y final del rango, respectivamente, y *Tricorythodes* a los 1600msnm. *Terpides* estuvo restringido por debajo de 1000msnm. Todos los géneros están presentes entre los 600 y 1000msnm, excepto *Travella*.

Las familias y géneros de los Trichoptera mostraron una distribución más restringida en la zona de estudio (Figura 5), solo dos de nueve familias (Hydropsychidae y Glossosomatidae) y tres de catorce géneros (*Leptonema*, *Smicridea* y *Cf. mortoniella*) están presentes en todo el gradiente altitudinal. La familia Leptoceridae presentó amplia distribución en la zona, pero sus géneros están resitrngidos a pequeñas franjas altitudinales, demostrando que el nivel de género es más específico en la distribución. Más de la mitad de sus familias están representadas por un solo género.



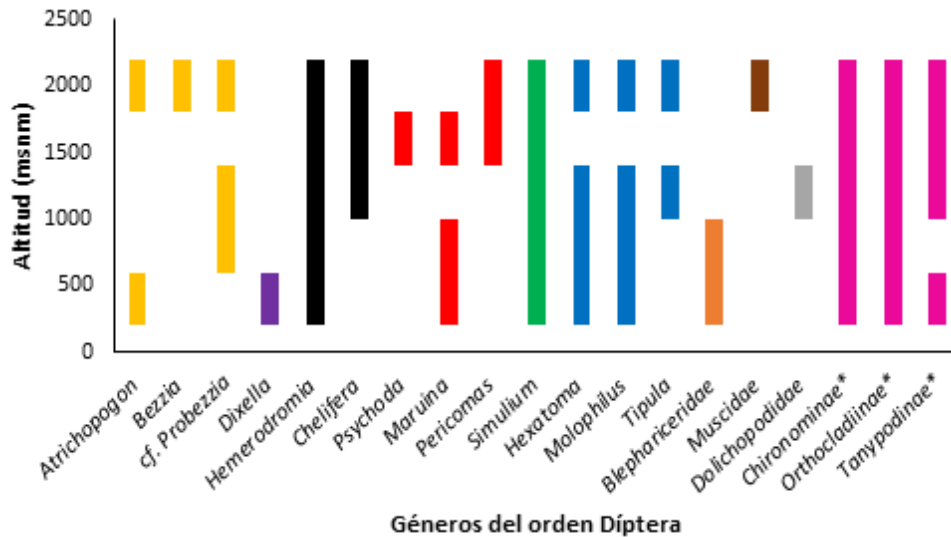
**Figura 5.** Presencia de los géneros del orden Ephemeroptera en el gradiente altitudinal de la zona de estudio. Los colores representan familias, rojo: Baetidae, negro: Leptophlebiidae, amarillo: Leptohyphidae, verde: Oligoneuridae.



**Figura 6.** Presencia de los géneros del orden Trichoptera en el gradiente altitudinal de la zona de estudio. Los colores representan familias, verde: Calamoceratidae, naranja: Glossosomatidae, morado: Hydrobiosidae, amarillo: Helicopsychidae, negro: Hydropsychidae, gris: Hydroptilidae, rojo: Leptoceridae, azul: Philopotamidae y marrón: Polycentropodidae.



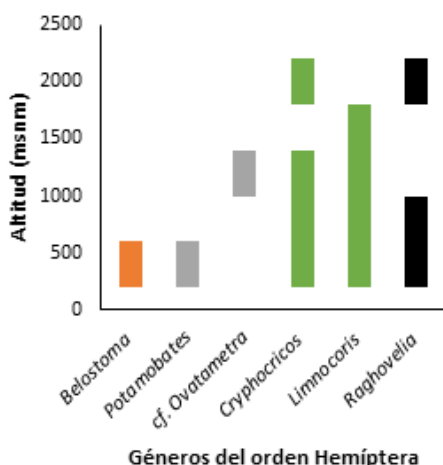
Las familias de Díptera (Figura 6), Empididae, Simuliidae y Chironomidae están presentes en toda el área de estudio al igual que los géneros *Hemerodromia* y *Simulium*. *Dixella*, Muscidae y Dolichopodidae tuvieron rango restringido, el primero con preferencia en la parte baja, la segunda parte alta y la tercera en la parte media del gradiente. La mitad de las familias estan representadas por un solo género.



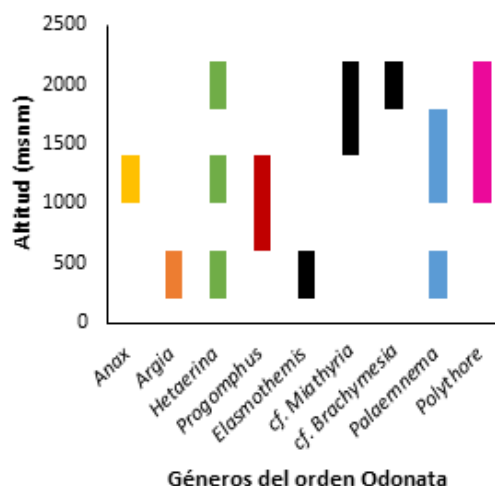
**Figura 7.** Presencia de los géneros del orden Díptera en el gradiente altitudinal de la zona de estudio. Los colores representan familias, amarillo: Ceratopogonidae, morado: Dixidae, negro: Empididae rojo: Psychodidae, verde: Simuliidae, azul: Tipulidae, naranja: Blephariceridae, marrón: Muscidae, gris: Dolichopodidae y fucsia: Chironomidae.

Las familias y géneros de los ordenes Hemíptera y Odonata (Figura 7 y Figura 8), no presentaron amplios rangos de distribución en la zona. *Argia*, *Elasmothermis*, *Belostoma*, *Potomobates* son géneros restringidos a baja altitud, por debajo de los 600msnm. *Anax* y cf. *Ovatametra* al intermedio del gradiente y cf. *Brachymesia* al grupo más elevado del rango altitudinal. *Limnocois* estuvo ausente en grupos de mayor elevación desde los 1800 msnm. Todas las familias de Odonata estan representadas por un solo género, excepto Libellulidae.

Plecóptera y Megalóptera representados por una única familia y género, *Anacroneuria* (Perlidae) y *Corydalis* (Corydalidae), respectivamente, estuvieron presentes en todo el gradiente de muestreo, excepto *Corydalis* en el grupo intermedio.



**Figura 8.** Presencia de los géneros del orden Hemiptera en el gradiente altitudinal de la zona de estudio. Los colores representan familias, naranja: Belostomidae, gris: Aeshnidae, verde: Naucoridae y negro: Veliidae.



**Figura 9.** Presencia de los géneros del orden Odonata en el gradiente altitudinal de la zona de estudio. Los colores representan familias, amarillo: Anaxidae, naranja: Coenagrionidae, verde: Calopterygidae, rojo: Gomphidae, negro: Libellulidae, azul: Plastycidae y fucsia: Polythoridae.

## 6.2. Relación Altitud - Estructura de la comunidad de MA

Los resultados de las variables de estructura de la comunidad de MA agrupadas por conjuntos de ríos de acuerdo al gradiente altitudinal (Tabla 1), mostraron mayor riqueza en el intermedio del gradiente altitudinal, en el grupo de los 1200msnm, esta riqueza estuvo representada, además de la presencia de géneros de amplia distribución, por los géneros *Anax*, *Ovatametra*, *Nectopsyche* y las familias Driopidae y Dolichopodidae, restringidos a este rango altitudinal. El orden Coleóptera, que es el de mayor riqueza en el área de estudio, tuvo la mayor representación a esta altitud.

La presencia restringida de los géneros *Brachymesia*, *Bezzia*, cf *Oceoetis* y la familia Muscidae, así como *Dixella*, *Belostoma*, *Potamobates*, *Argia* y *Elasmothermis* a los 2000msnm y 400msnm, respectivamente, les confiere alta riqueza a estos grupos. Si bien estos tres rangos poseen igual número de géneros exclusivos, la riqueza es mayor en los grupos 3 y 4 por la presencia compartida de *Tipula*, *Helycopsyche* y de los Elmidae: *Stethelmis*, *Notelmis*, *Hexacylloepus* y *Roraima*.

Los grupos 2 y 4 son los de menor riqueza porque presentan el menor número de géneros exclusivos, a los 800msnm: *Cynellus* y *Atanatolica*, a los 1600msnm: *Metricha*, *Psycoda* y *Grumichella*. Además, en estos rangos altitudinales no se registrarón géneros de amplia distribución como en el grupo 4 *Cylloepus*, *Phanocerus*, *Psephenus*, *Cryphocricos*, *Hexatoma*, *Molophilus*, *Chimarra* y *Tricorythodes*, en el grupo 2 *Palaemnema*,

*Astrolimnius*, *Neocylloepus*, *Travella*, *Neoatopsyche* y la subfamilia Tanypodinae. En ambos grupos no se registra a *Hetaerina* y Staphylinidae.

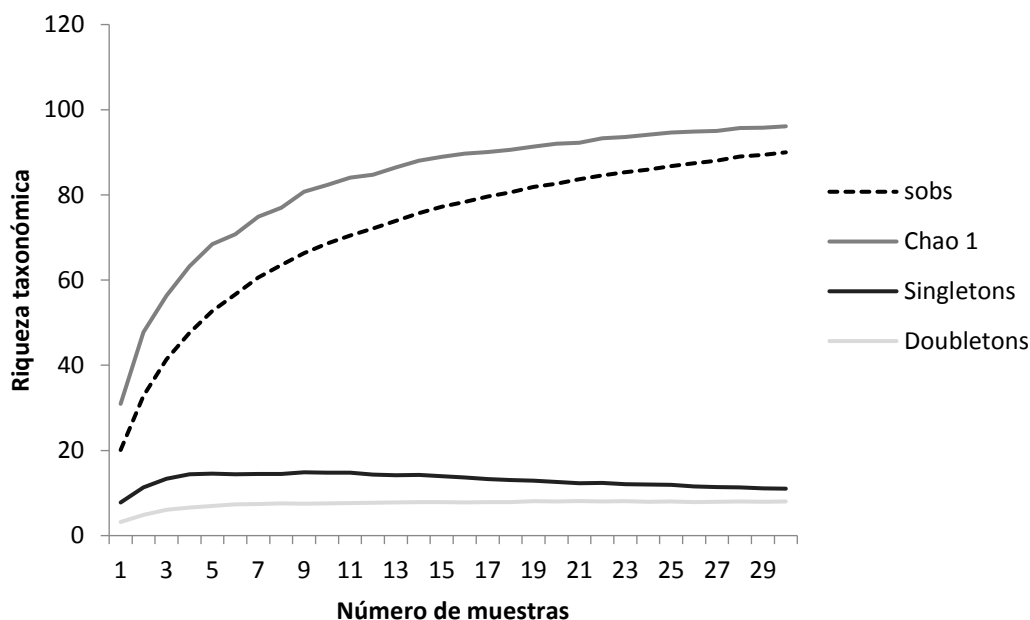
**Tabla 1.** Datos de abundancia de los géneros más representativos de la comunidad de MA por grupos de ríos y taxones exclusivos en uno de los seis ríos de cada grupo. Grupo 1: 200-600msn; Grupo 2: 600-1000msnm; Grupo 3: 1000-1400msnm; Grupo 4: 1400-1800msnm; Grupo 5: 1800-2200msnm).

Grupo	Rango altitudinal	Riqueza	Abundancia	Riqueza Jost	Taxones exclusivos en un tramo	Abundancia relativa de Géneros más representativos
1	200-600	51	558	12,64	14	Chironominae (15%), <i>Heterelmis</i> (8,6%), <i>Leptohyphes</i> (7,9%), <i>Camellobaetidius</i> (7,4%).
2	600-1000	42	607	12,23	7	<i>Hexanchorus</i> (22,1%), <i>Heterelmis</i> (18,8%), <i>Anacroneuria</i> (11%), Chironominae (4,6%).
3	1000-1400	59	616	11,96	20	Chironominae (15%), <i>Anchytarsus</i> (12,2%), <i>Smicridea</i> (8,3%), <i>Leptohyphes</i> (7,3%).
4	1400-1800	44	561	7,02	19	<i>Heterelmis</i> (25,7%), <i>Grumichela</i> (11,6%), <i>Pseudodisersus</i> (10,7%), Orthocladinae (9,8%).
5	1800-2200	57	886	8,00	29	<i>Heterelmis</i> (19,2%), Orthocladinae (15,9%), <i>Lachlania</i> (11,3%) y Chironominae (10,1%).

El valor más alto de la riqueza verdadera Jost se da en los ríos de menor altitud, incluso mayor que los grupos 3 y 5, que presentan riquezas más altas. La diversidad es menor en el grupo 4, ya que cuatro de sus seis ríos combinan bajos valores de riqueza con altos valores de abundancia, correspondientes a la dominancia de algunos taxones, en D2 y D4 *Heterelmis*, en D3 *Pseudodisersus* y en D5 *Grumichela*. Lo mismo sucede en el grupo de mayor elevación, tres de sus seis ríos presentan bajos valores (E1, E4 y E5) con la dominancia de *Heterelmis* (Anexo 1 y 2).

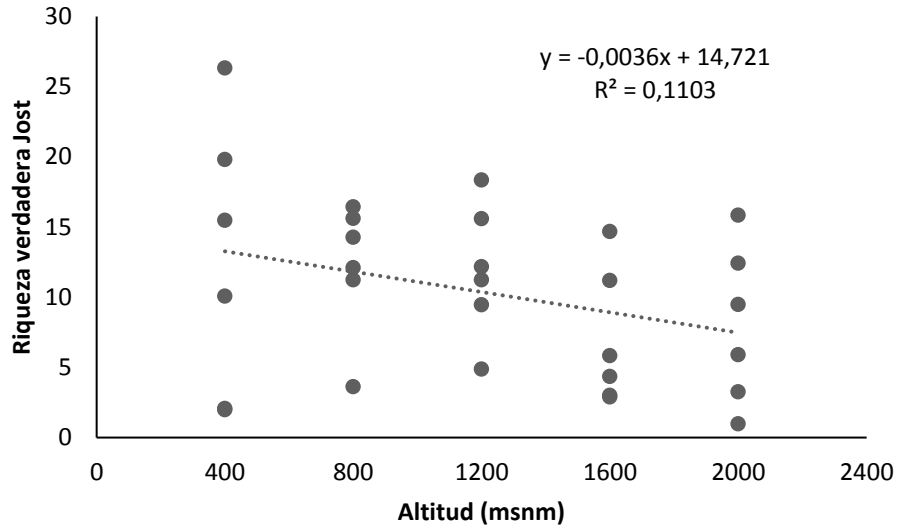
La eficiencia de muestreo con estimador de riqueza Chao1 fue de 93,64% con una curva asintótica (Figura 10), lo que sugiere un buen esfuerzo de muestreo. La prueba de Shapiro-Wilk indicó normalidad en la distribución de los datos (excepto para la abundancia a los 800msnm,  $p=0,06$ ) y el estadístico de Levene reveló homogeneidad de varianzas solo para el índice de riqueza verdadera de Jost ( $p=0,93$ ). Según la prueba ANOVA de un factor, no hubo diferencias significativas en la distribución de la riqueza ( $p=0,592$ ), abundancia ( $p=0,763$ ) y riqueza verdadera de Jost ( $p=0,388$ ) entre los grupos de ríos a lo largo del

gradiente altitudinal. La prueba Post-hoc de comparaciones múltiples Tukey, mostró que la media de la riqueza verdadera de Jost es mayor a baja altitud, es decir la diversidad a los 400msnm es mayor que todos los conjuntos de ríos, mientras la media a los 2000msnm es menor, excepto a los 1600msnm, indicando una relación inversa entre estas dos variables (Anexo 3).



**Figura 10.** Curva de acumulación de especies basada en el estimador de riqueza Chao 1 (Sobs: valores observados, Singletons y Doubletons: especies representadas por uno o dos individuos en la muestra, respectivamente) para los macroinvertebrados de ríos Andino-Amazónicos en Florencia-Caquetá.

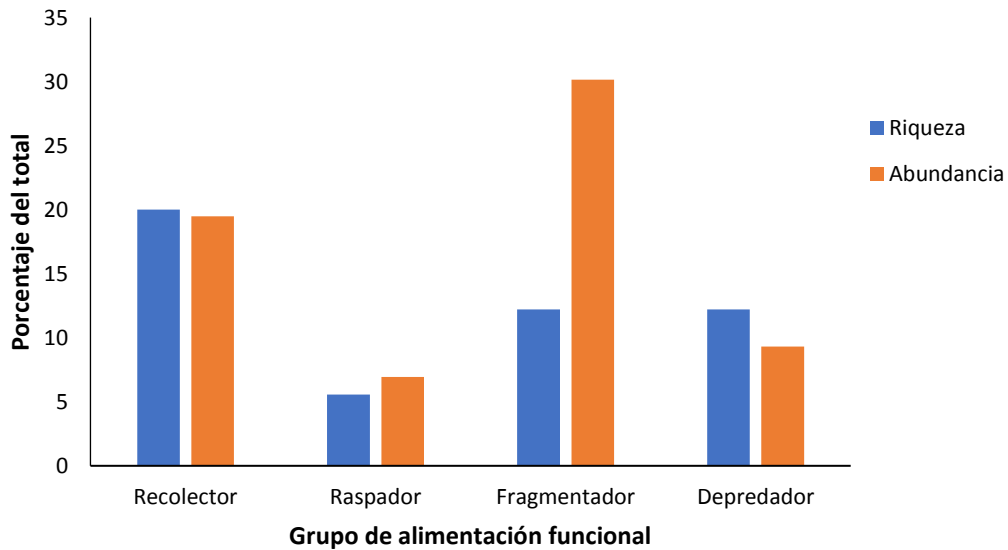
Una regresión lineal entre la riqueza verdadera de Jost y la altitud con un  $R^2=0,11$ (Figura 11) y un valor  $p$  de 0,07403 , confirma que no hay correlación entre estas variables, sin embargo, la pendiente negativa de la ecuación del gráfico ( $Y= -0,0036x + 14,721$ ), presenta una tendencia inversa de la diversidad en relación a la altitud, los supuestos aplicados a los residuales confirman la validez del modelo con normalidad ( $p$ -value= 0.91), homogeneidad de varianzas ( $p$ -value= 0.058) e independencia Durbin-Watson ( $p$ -value= 0.75), es decir, apoya la hipótesis en la que los ensamblajes de macroinvertebrados siguen un patrón de menor diversidad al aumentar la altitud.



**Figura 11.** Regresión lineal entre la riqueza verdadera Jost de MA y la altitud en la zona de estudio.

### 6.2.1. Grupos de Alimentación Funcional

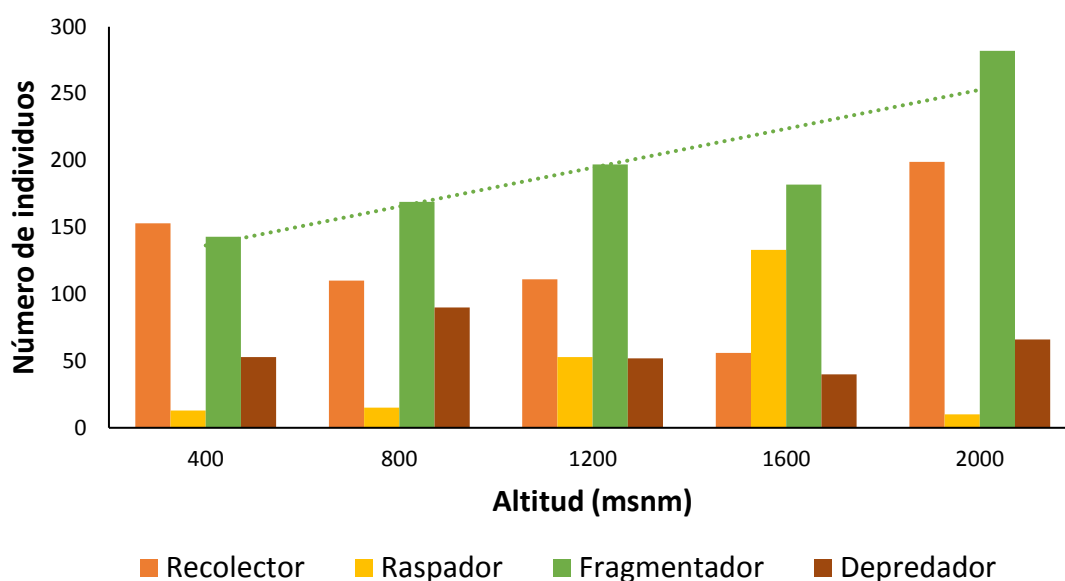
El grupo de los recolectores mostraron una mayor riqueza en el área de estudio, mientras los raspadores el menor porcentaje. En términos de abundancia, el grupo de los fragmentadores supera a los demás, seguidos por los recolectores (Figura 12).



**Figura 12.** Riqueza y abundancia de Grupos de alimentación Funcional de MA en la zona de estudio.

La distribución de los GAF en el gradiente altitudinal (Figura 13), muestra un predominio de los fragmentadores en los sitios de mayor elevación, acompañado de los recolectores, mientras los depredadores y recolectores presentaron una baja representatividad. Solo el grupo de los fragmentadores mostró una tendencia a la disminución aguas abajo, los recolectores disminuyeron entre los 1400 y 1800msnm, mientras los raspadores presentaron un aumento en este rango.

Por debajo de los 1600msnm, los recolectores aumentaron su presencia, mientras los raspadores disminuyeron. El grupo de los depredadores, se mantuvo constante, excepto a los 800msnm en donde aumento su abundancia. En los ríos de menor altitud, coexistieron fragmentadores y recolectores en igual abundancia.



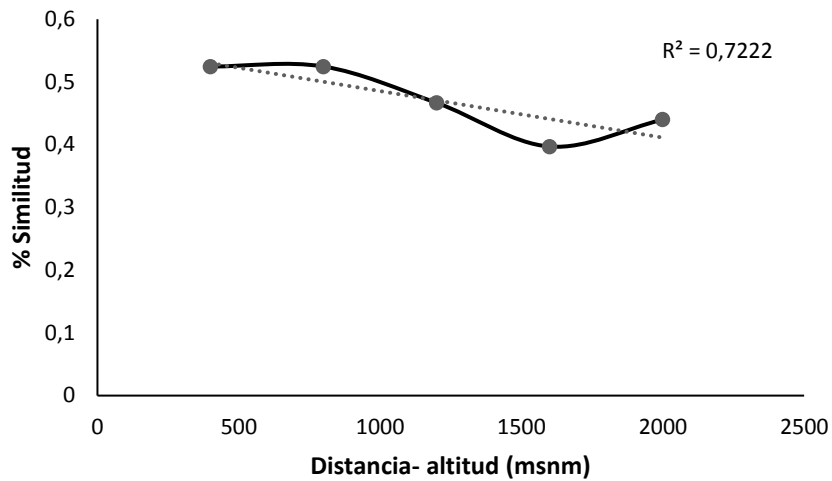
**Figura 13.** Abundancia de Grupos de alimentación Funcional de MA en el gradiente altitudinal de la zona de estudio.

### 6.3. Recambio de taxones en el gradiente altitudinal

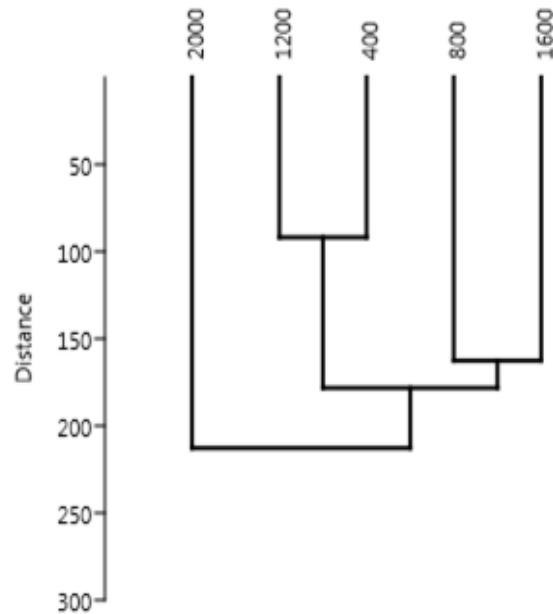
De acuerdo con el índice de complementariedad, la tasa promedio de cambio de taxones entre las comunidades de los grupos altitudinales fue de 0.53, la composición de la comunidad varió en promedio la mitad de sus taxones de una altitud a otra. El Decaimiento de la similitud con la distancia en el gradiente altitudinal (Figura 14) indica mayor tasa de recambio al aumentar la elevación (Anderson et al., 2011).

De acuerdo con el Clúster (Figura 15), la abundancia de la comunidad no se relaciona de forma unidireccional con el gradiente de altitud, sino que se agrupa de forma discontinua. Un primer grupo lo constituyen las comunidades del rango inferior (400msnm) y medio (1200msnm), presentándose una mayor semejanza (70%) con 34 géneros compartidos, una abundancia similar de la subfamilia Chironominae (15%) y una reducción

del género *Heterelmis*, aproximadamente tres veces menos abundante que en los demás grupos.



**Figura 14.** Tasa de recambio de géneros de MA medida en la relación entre la similitud y la distancia a lo largo del gradiente altitudinal en la zona de estudio.



**Figura 15.** Clúster de distancia Euclidiana que indica la similitud en la composición de las comunidades MA a lo largo del gradiente altitudinal en el área de estudio.

Un segundo grupo lo conforman las comunidades de los 800 y 1600msnm, con una similitud del 47%, comparten 24 géneros, los valores más bajos de riqueza en la zona de estudio, en donde *Heterelmis* mostró una marcada abundancia por encima del 20%, mientras *Leptohyphes*, *Lachlania*, *Leptonema*, *Smicridea* y *Chironominae*, redujeron el

número de sus individuos en comparación con las demás agrupaciones de ríos, está última aproximadamente tres veces menor. Tal como se mencionó antes, estos grupos son los que menos taxones exclusivos presentan y en donde desaparecen varios de amplia distribución en la zona de estudio.

La estructura de la comunidad a los 2000msnm es la más distante con una similaridad del 27%, respecto a las demás agrupaciones, a pesar de tener una alta riqueza, su diversidad es menor que a baja altitud debido a la abundancia de *Heterelmis* (19,2%), Orthocladinae (15,9%), *Lachlania* (11,3%) y Chironominae (10,1%). En este rango altitudinal *Lachlania*, *Simulium*, *Leptonema* y *Polythore* presentaron su mayor número de individuos. Adicional, hay más taxones que ocurren en solo uno de los seis ríos dentro del grupo (Tabla 1).



## 7. DISCUSIÓN

### 7.1. Composición y estructura de la comunidad de MA

La diversidad de macroinvertebrados acuáticos es alta en los Andes (Guevara-Cardona *et al.*, 2007), en consecuencia, las cifras de riqueza taxonómica en los ríos del corredor Andino-Amazónico del Caquetá, igualan o superan las de otros estudios de la región templada (Jiang *et al.*, 2013), tropical (Cressa, 2000; Jacobsen, 2008; Lujan *et al.*, 2013) y Andina del país (Chara *et al.*, 2010; Vásquez-Ramos & Reinoso, 2012).

El alto porcentaje de insectos encontrados, mayor que en otras corrientes (Jacobsen, 2008; Jiang *et al.*, 2013), permite ratificar una diversidad excepcional en los Andes (Larsen *et al.*, 2011). Existe una composición y estructura similar a nivel de orden con otros ríos neotropicales en Brasil (Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010), y Ecuador (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen, 2003), donde la mayoría de las órdenes de insectos presentan alta riqueza de familias, hay valores similares de abundancia en Trichoptera y Hemiptera, así mismo Plecoptera y Megaloptera representan menos del 6%; en cambio Odonata es más abundante en Ecuador. A nivel de género, *Anacroneuria*, *Heterelmis*, y *Smicridea* están entre los de mayor abundancia (Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010) (Figura 3).

Los Coleóptera son el grupo más destacado por presentar la mayor riqueza y abundancia en la zona (Figura 2), a nivel internacional otros ordenes como Trichoptera presentan mayor riqueza (Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010). Ephemeroptera, dominan tanto en corrientes tropicales (Jacobsen *et al.*, 1997) como templadas (Shakya, 2016), al igual que Díptera en el trópico (Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010), en la zona templada (Jiang *et al.*, 2013) y en las corrientes andinas (Rodríguez-Barrios *et al.*, 2012). Razón por la cual se sugiere especial atención al estudio de endemismos y nuevas especies de escarabajos en el corredor Andino-Amazónico.

La familia Elmidae, al igual que en ríos de la cordillera central (Arias-Díaz *et al.*, 2007) y occidental colombianas (González-Córdoba *et al.*, 2016), presentaron la mayor riqueza y abundancia (Figura 9), esto se debe a su tolerancia a los cambios en las condiciones físicas, químicas y ecológicas del río, y a la capacidad para colonizar diferentes tipos de sustratos disponibles (Arias-Díaz *et al.*, 2007), el género *Heterelmis* fue el más representativo, indicando una importancia ecológica en la comunidad de MA de los piedemontes Andinos. La composición y distribución similar del orden Coleóptera con las corrientes de las otras dos cordilleras, sugieren que la entomofauna acuática de los Andes colombianos está influenciada tanto por patrones evolutivos como por factores ambientales.

Skoulikidis *et al.* (2009) y Studholme *et al.* (2014), comparten la dominancia de Elmidae y Chironomidae. La abundancia de estas familias puede atribuirse a sus ciclos de vida cortos lo que les permiten colonizar rápidamente nuevas áreas (Studholme *et al.*, 2014), se consideran familias euritópicas y generalistas, porque se producen en casi todos los tipos de hábitat (Skoulikidis *et al.*, 2009), sin embargo Chironomidae mostró una abundancia por debajo del 20%, a diferencia de otras corrientes tropicales de Brasil

(Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010) y Andinas colombianas (Vásquez-Ramos & Reinoso, 2012), que reportan más del 35% del total de insectos acuáticos.

Al igual que Flowers (1991), los ríos de tierras bajas muestran mayor riqueza de Baetidae, muchas de las cuales se encontraron en uno o dos arroyos, pero a diferencia *Thraulodes* y *Leptohyphes*, no se encontraron en las áreas más protegidas, pues su abundancia aumento aguas abajo, en donde hay mayor presión de actividades de pastoreo y agricultura. Se esperaba una preferencia de Ephemeroptera por corrientes de mayor elevación en donde se suponen aguas más oxigenadas, menor impacto antrópico y mejor calidad del agua, sin embargo, después de los 1400msnm se reduce a la mitad su riqueza, probablemente se deba a su preferencia por aguas cálidas, por ejemplo, *Thraulodes* y *Camelobaetidius* en ríos de Brasil presentaron mayor abundancia en aguas cálidas de tierras bajas (Henriques-Oliveira & Nessiniam, 2010), estos resultados evidencian la necesidad de llegar a niveles específicos en la taxonomía para establecer los requerimientos ecológicos de cada especie en particular (Forero-Céspedes *et al.*, 2016), así como variables fisicoquímicas de calidad del agua. La amplia distribución de la mayoría de sus taxones puede señalar buena capacidad de dispersión en etapas adultas.

Baetidae es considerada una de las familias más diversas y abundantes (Skoulikidis *et al.*, 2009; Studholme *et al.*, 2014, Shakya, 2016), con alta sensibilidad a procesos de degradación e impacto antropogénico (Gutiérrez & Reinoso, 2010) y preferencia por sustratos rocosos (Forero-Céspedes *et al.*, 2016), sin embargo, en la zona tuvo baja representatividad. *Camellobaetidius* mostró una preferencia por las corrientes de menor altitud, ya que tanto su riqueza como abundancia, aumento aguas abajo en lugares con una fuerte influencia de pastoreo, agricultura, vertimientos rurales y en donde aparecen sustratos blandos (Domínguez *et al.*, 2006) (Anexo 1 y 2) y que puede establecerse en ríos con fuerte influencia tanto de la urbanización como de la agricultura (Forero-Céspedes *et al.*, 2016), confirmando que es un componente de la fauna potamal o poliestenotérmica (Henriques-Oliveira & Nessiniam, 2010). Es probable que la reducida abundancia de Baetidae se deba a variables que no fueron consideradas, como los ciclos de vida sincrónicos univoltinos de algunas especies de Ephemeroptera (Epele *et al.*, 2011) y las fuertes precipitaciones que generan inestabilidad y disminución de microhábitats (Baptista *et al.*, 2001).

La riqueza de Trichoptera fue alta a nivel de familia, con nueve de las 14 familias reportadas para Colombia (Rincón, 1999), pero baja a nivel genérico, 14 de 45 géneros distribuidos a nivel nacional y 153 en el Neotrópico (Muñoz-Quesada, 2004). Así mismo, se presentó la mitad de los géneros registrados en ríos de la cordillera Central, compartiendo 12 géneros. A diferencia de los ríos del Tolima, *Helicopsyche* y *Nectopsyche* en el Caquetá, no mostraron una amplia distribución, por lo que se confirma que en los Andes Trichoptera tiene una distribución más amplia en las cordilleras Central y Occidental (Vásquez-Ramos *et al.*, 2010; López-Delgado *et al.*, 2015). Sin embargo, Rincón (1999) reportó para la cordillera Oriental que *Neotrichia*, *Hydroptila*, *Marilia* y *Nectopsyche*, con poblaciones poco abundantes, se encuentran en corrientes frías en las regiones altas,

especialmente por encima de los 2000msnm, que aquí no fueron consideradas, a lo que posiblemente se debe la reducción en su riqueza. Se confirma que Leptoceridae es la familia de mayor riqueza distribuida en todos los pisos altitudinales de los Andes (Posada & Roldán, 2003), pero se evidencia que sus géneros están restringidos a pequeñas y distintas franjas altitudinales (Figura 5), lo que reafirma la necesidad de mayor resolución taxonómica para predecir sus requerimientos ecológicos.

La familia Hydropsychidae y el género *Smicridea*, junto a *Leptonema* son los más abundantes en corrientes andinas con una distribución en todo el gradiente altitudinal, mientras que *Atanotolica* está entre los menos representativos y restringidos a pequeñas franjas (Vásquez-Ramos *et al.*, 2010; López-Delgado *et al.*, 2015). La dominancia en abundancia de la familia Hydropsychidae, se debe a su alta capacidad para tolerar diferentes tipos de ambientes, desde aguas completamente limpias hasta aguas con algún grado de intervención antrópica (López, 2007), colonizar diversos sustratos tanto en zonas de rápidos como en remansos (Guevara *et al.*, 2005) o la preferencia del sustrato rocoso (Vásquez *et al.*, 2006), que disminuye el efecto de deriva causado por las lluvias y el aumento del caudal en los cuerpos de agua, lo que les ha proporcionado una ventaja adaptativa frente a las demás familias del orden. La presencia de familias de escasa abundancia y distribución como Polycentropodidae y Hydrobiosidae (Posada & Roldán, 2003), posiblemente se atribuya a su sensibilidad a variaciones ambientales y/o a sus exigencias por un microhábitat específico, sustratos, hábitos alimentarios particulares, historia de vida, entre otros (Guevara *et al.*, 2005).

La falta de un patrón en la distribución de Trichoptera, puede deberse a que tienen un comportamiento diferenciado entre sus especies, algunas toleran un amplio rango de condiciones ecológicas y colonizan una gran variedad de hábitats, mientras que otras presentan una distribución restringida (Huamantínco & Nessimian, 2000). La reducción en la abundancia de algunos géneros puede deberse a que en la cadena alimentaria de arroyos son parte de la dieta de peces, aves, ranas, murciélagos y otros animales nocturnos (Angrisano & Korob, 2001), así como a factores de precipitación que no permite condiciones estables del caudal, limitando mayor número de microhábitats (Mosquera *et al.*, 2006) y disminuyendo la densidad y riqueza de sus organismos (Vásquez-Ramos *et al.*, 2010).

Como lo menciona Zuñiga (2010), el orden Plecoptera merece especial atención en el piedemonte Andino del Amazonas, ya que es un componente importante de la entomofauna de ecosistemas dulceacuícolas, en *Anacroneuria* se presenta una amplia distribución altitudinal (50-3600 m) y es dominante en la región Andina del país. Estos organismos aceptan aguas de buena calidad con contaminación orgánica incipiente, pero buenos niveles de saturación de oxígeno, están condicionados a una buena calidad de hábitat y vegetación ribereña, asociados principalmente a corrientes rápidas pero no restringidas a un sustrato específico, por lo que su presencia y abundancia indica que en la zona de estudio los ecosistemas lóticos, a pesar de los procesos de fragmentación del paisaje por cambio en el uso del suelo, aún mantienen su funcionalidad natural. La dieta de *Anacroneuria* esta

compuestas principalmente por ninfas de efemerópteros y larvas de dípteros, en particular Chironomidae y Simuliidae, su abundancia puede dar explicación a la disminución de la abundancia de estos taxones en los ríos de estudio.

Los estudios nacionales reportan al Hemiptero *Rhagovelia* desde los 247 hasta 2397msnm (Parra-Trujillo *et al.*, 2014), en la zona de estudio también se distribuyó en ese rango con mayor abundancia tanto en aguas bajas (grupo 1) como en las de mayor elevación (grupo 5), estos organismos son considerados como indicadores biológicos de una buena calidad del agua, sin embargo, se sugiere un nivel de resolución taxonómico a nivel de especie para aumentar la confianza en la asignación de sus valores de tolerancia (Parra-Trujillo *et al.*, 2014).

Los resultados confirman lo establecido para la estructura de la fauna béntica en corrientes de los Andes colombianos, una amplia distribución a nivel altitudinal de los géneros *Baetodes*, *Camelobaetidius*, *Leptohyphes*, *Thraulodes* y *Smicridea* (Vásquez-Ramos & Reinoso, 2012), en el corredor Andino-Amazónico del Caquetá, se adiciona el reporte de *Heterelmis*, *Hexanchorus*, *Pseudodisersus*, *Anchytarsus*, *Simulium*, *Hemerodromia*, *Leptonema* y cf. *Mortoniella* en todo el gradiente de estudio. Así como lo reportado para la zona andina en Ecuador, la mayoría de las familias tenían rangos altitudinales amplios (Jacobsen, 2004).

Se evidencia que los rangos de distribución se hacen más restringidos a nivel de género (38 géneros en uno o dos rangos de elevación), mientras 30 géneros están presentes en la mayor parte del gradiente. Según la literatura depende de múltiples requerimientos ecológicos diferenciados entre las especies, por lo que es necesario llegar a ese nivel de identificación para establecer patrones específicos y dar una explicación más detallada de las variables que determinan la diversidad y estructura de la comunidad de MA en los ecosistemas dulceacuícolas.

## **7.2. Relación Altitud – Estructura de la comunidad de MA**

Al igual que lo encontrado en otras investigaciones de corrientes Andinas, en Ecuador (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen 2003) y en Perú (Luján *et al.*, 2013), la abundancia de los MAE fue menor y la equidad mayor en las corrientes de tierras bajas, lo que sugiere que las comunidades aguas arriba cada vez fueron dominadas por unos pocos taxones, reflejando una mayor diversidad a baja altitud, esto permite evidenciar que la equidad es determinante en la diversidad, ya que la comunidad a los 400msnm es más diversa a pesar de que la riqueza es más alta a los 1200msnm y 2000msnm. Jacobsen y Encalada (1998), atribuyeron la uniformidad de los MA, a los más altos niveles de perturbación porque se limita la dominancia de especies de manera competitiva, ya que, bajo condiciones muy inestables, las interacciones bióticas son relativamente menos importantes que en condiciones ambientalmente estables. De esta manera, la variabilidad ambiental y la perturbación se consideran factores clave para la estructura de la comunidad de MA en arroyos (Townsend *et al.*, 1997). Se puede sugerir que los ríos por encima de los 1400msnm son más estables o

menos susceptibles a los cambios por variabilidad ambiental, de ahí que las interacciones bióticas competitivas sean más importantes y su diversidad disminuya por la dominancia de algunos taxones como sucede con *Heterelmis*.

Lo anterior concuerda con lo propuesto en el CRC (Vannote *et al.*, 1981), ecosistemas fluviales que presentan una estabilidad ambiental, suelen presentar baja diversidad biótica a diferencia de ecosistemas con alto grado de variación ambiental, que exhiben un aumento en la diversidad de especies o la complejidad funcional, argumentando que cuando se presenta una estructura física variable, la energía disipada se compensa con alta diversidad de la biota, siendo las inundaciones y la variabilidad en la temperatura, los principales factores que desestabilizan un ecosistema. En este sentido, se da explicación a la mayor equidad y diversidad a los 400msnm, ya que los arroyos de tierras bajas son muy inestables hidrológicamente, debido a las frecuentes inundaciones producidas por lluvias tropicales (Jacobsen, 2003).

Este comportamiento de la comunidad de MA, también puede sustentarse en el concepto de dinámica de parches (Townsend *et al.*, 1996), según el cual la riqueza más baja se asocia con ambientes más estables en donde todas las especies excepto una o algunas, son excluidas competitivamente, por ejemplo, en la estación E5 solo se registró *Heterelmis*. En el caso contrario, cuando la variación temporal es alta, la competencia es de poca importancia porque la movilidad de los organismos es la característica significativa y más especies coexisten aumentando la diversidad, sin embargo, no fue un objetivo de esta investigación conocer la incidencia de la variación temporal en la estructura de la comunidad de MA en cada río, por lo que no se puede concluir con certeza.

El concepto de río discontinuo (Rice *et al.*, 2001) y la Hipótesis de la Dinámica de las Redes (Benda *et al.*, 2004), sustentan que la llegada de tributarios afecta fuertemente la distribución de los MA, y que sus uniones con el canal principal son puntos calientes biológicos, esto también podría explicar el aumento de la diversidad aguas abajo con la unión de más tributarios, por ejemplo, la estación D6 recibe las aguas de D2 y su diversidad es mayor (Anexo 1), así como las estaciones A1 y A4, que se ubican en el canal principal, presentan alta diversidad, sin embargo esto no está únicamente relacionado con la altitud, porque en el área de estudio hay ríos de orden 1 a baja altitud, por ejemplo, la estación A3 con alta diversidad, lo que sugiere que puede ser una tendencia pero no un patrón absoluto, en donde la variable altitud no es el determinante, sino la ubicación en la red de drenaje de la cuenca como propone el CRD, las respuestas ecológicas a discontinuidades pueden variar dependiendo de su ubicación a lo largo del perfil longitudinal (Poole, 2000).

Los patrones de diversidad de MA en el gradiente altitudinal también están fuertemente relacionados con la dinámica trófica del ecosistema, principalmente la comunidad íctica. en corrientes Andino-Amazónicas de Perú, Lujan *et al.* (2013), reportaron que peces insectívoros dominan en elevaciones más altas típicamente alrededor de 2500msnm en los Andes, a esto se puede deber la disminución de la riqueza de MA en el rango superior del gradiente, mientras que aguas abajo peces alguívoros y detritívoros son capaces de llenar el mismo nicho ecológico que los MA, quienes reducen su abundancia total debido a los

efectos combinados de la depredación y la competencia de recursos, como se observa en el área de estudio.

Según Park *et al.* (2007), el patrón de abundancia de especies es considerado un tema importante para sustentar la respuesta de las comunidades a las perturbaciones, el mismo autor plantea que fuertes grados de alteración del sistema, puede ocasionar una disminución de la riqueza y abundancia a baja altitud, donde es más común el impacto antrópico, hay un aumento del estrés por contaminación, y es probablemente el detonante del declive de la biodiversidad, con valores de baja riqueza y baja abundancia (Park *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2012), esto puede ser lo que sucede en los puntos A2 en donde se ha perdido la mayor parte de bosque producto del pastoreo, y A5 se presenta una alta contaminación orgánica por descargas domésticas de la ciudad de Florencia.

Los resultados indican que no hay una relación entre la altitud y abundancia y la riqueza de la comunidad de MA en el área de estudio, lo cual ha sido planteado por otros autores en el trópico evaluando gradientes altitudinales similares, Flowers (1991) en Panamá, indica que ni la diversidad ni la riqueza de especies de la fauna total de insectos acuáticos, se vieron significativamente afectadas por la altitud, ya que la regresión del índice Alfa Fisher en la altitud, dio una pendiente cercana a cero, y argumenta que puede ser debido a que los métodos de recolección y la perturbación humana afectaron los resultados. Cressa (2000) en Venezuela a través de los índices Alfa Fisher y Shannon-Wiener, concluye que los MA no presentaron una relación con el gradiente de altitud, los sitios con mayor diversidad tenían un tipo de sustrato similar, entonces la irregularidad de los recursos y las condiciones locales son variables importantes para explicar la estructura de la comunidad de MA en las corrientes tropicales. De igual manera a nivel nacional, Vásquez-Ramos & Reinoso (2012), en el Tolima, usando Shannon-Wiener encontraron que no hubo diferencia significativa de la riqueza entre estaciones ( $p > 0,05$  U de Mann-Whitney) pero sí entre sustratos ( $p < 0,05$ ), sin embargo, mostraron la mayor diversidad en la parte alta y media, y la menor en los tramos bajos, sugiriendo que las comunidades de MA están estructuradas principalmente por el tipo de sustrato más que por la degradación ambiental, la calidad del agua y/o la época climática.

---

De acuerdo con lo anterior, se puede plantear que otros factores locales como el tipo de sustrato y la disponibilidad de recursos no relacionados directamente con la altitud, están influenciando la estructura de la comunidad de MA en la zona de estudio, a esta misma conclusión han llegado otros autores como Reece & Richardson (2000), Jiang *et al.* (2013), Benzina *et al.* (2019), sin embargo, cada cuenca hidrográfica tiene su propia historia, por lo que no se puede extrapolar la misma conclusión. El tipo de sustrato no fue una variable de interés en el presente estudio, por lo que se recomienda en futuras investigaciones incluirla y profundizar en el análisis para conocer su nivel de asociación.

Si no existe una relación lineal entre la altitud y la estructura de la comunidad, significa que los cambios de la comunidad a lo largo del gradiente altitudinal no se dan de manera gradual como supone el CRC, esto puede deberse a que los cambios físicos del

sistema tampoco se están dando de esa manera o que otros factores e interacciones a nivel local son más importantes, lo que conlleva a una respuesta discontinua de la comunidad, esto no significa que no aplique la teoría del equilibrio energético del CRC, porque la comunidad sigue adaptándose a la variación física del medio, sin embargo, se desconoce si el origen de esta variación, se deba a una perturbación natural o antrópica, y qué dimensión es más relevante en la organización de la comunidad. Según Poole (2000) cuando se producen discontinuidades entre los segmentos de transmisión, es porque hay un cambio brusco en la estructura lateral de la corriente a lo largo del perfil longitudinal, esto permite considerar que la dinámica ecológica fluvial en el área de estudio, pueda estar influenciada principalmente por la conectividad lateral y vertical, consistente con la morfología meándrica de los ríos del piedemonte caqueteño (Robertson & Castiblanco, 2011).

Por otro lado, a pesar de que el estimador Chao1, indicó un buen esfuerzo de muestreo (Figura 10), es probable que la ausencia de diferencias significativas entre los grupos, se deba al tamaño de la muestra y sea necesario ampliar el número de réplicas para disminuir la varianza, así como la posibilidad de excluir los valores atípicos, de tal manera que se pueda confirmar la relación lineal débil que se observa en la regresión simple entre la riqueza verdadera Jost y la altitud (Figura 11), verificada también en los resultados de la prueba de Tukey. El resultado de una relación monótona decreciente, es consistente con investigaciones en la región Andino-Amazónica de Ecuador (Jacobsen, 2003; 2004) y Perú (Lujan *et al.*, 2013), las cuales atribuyen esta distribución a una combinación de factores que incluye cambios fisicoquímicos, principalmente la temperatura y oxígeno disuelto, ancho, sedimentación y velocidad de la corriente, así como cambios en la vegetación y al procesamiento de la materia a lo largo del río, aunque este resultado no se haya verificado en el presente estudio, resultados similares con cuencas Andino-Amazónicas de otros países, pueden sugerir una historia evolutiva común en la biota acuática de esta región biogeográfica, a diferencia de lo reportado en otros estudios a nivel nacional en otras zonas como la Costa Atlántica, donde Rodríguez-Barrios *et al.* (2011), sugieren una relación monótona creciente de la riqueza específica en relación a la altitud, mientras que la diversidad (Shannon-Wiener) es mayor en el tramo medio y alto del río.

Es necesario advertir al igual que lo hace Wang *et al.* (2011), que la mayoría de los estudios que anteceden, usan la riqueza específica para evaluar gradientes de diversidad en la elevación, descuidando el componente de la equidad, algunos complementan el análisis mediante índices de diversidad principalmente Alfa-Fisher y Shannon-Wiener (Flowers, 1991; Cressa, 2000; Li *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2013), ninguno de ellos usa el número efectivo de especies o riqueza verdadera de Jost. Para lograr una comparación válida, basados en la riqueza taxonómica tampoco se hallaron diferencias significativas, sin embargo, la prueba de Tukey (Anexo 3), indica un patrón distinto al obtenido con la riqueza verdadera de Jost, la riqueza específica aumenta hasta lograr un máximo en altitudes intermedias, luego disminuye, similar a un patrón unimodal como el reportado por Wang *et al.* (2011), Jacobsen (2004), Bekotov & Liess (2008) y Henriques-Oliveira & Nessimian (2010), corroborando lo expuesto por Rabhbk (1995) para otros organismos.

“un patrón unimodal es la relación más común entre la riqueza y la altitud, independiente de la región, escala y taxón”. Este patrón se atribuye a la interacción entre las condiciones ambientales y actividades antrópicas, un clima hostil disminuye la riqueza a mayor elevación y actividades antrópicas, a su vez, disminuyen la riqueza en elevaciones más bajas. Otro posible mecanismo es el efecto de dominio medio, que establece que la biodiversidad alcanza un máximo en una elevación media particular que hacia sus límites (Jacobsen, 2004), en este rango intermedio confluye el límite inferior de los taxones de elevada distribución, por ejemplo, *Chelifera* (Figura 6) y el límite superior de los restringidos a baja altitud como *Camellobaetidius* (Figura 4), más los que ocurren solo en este rango.

La abundancia según los resultados de la prueba Tukey (Anexo 3) es menor a baja altitud y mayor en el grupo de mayor elevación, es decir muestra una tendencia positiva con la altitud, resultados similares han reportado Reece & Richardson (2000) y Lujan *et al.* (2013), en este caso el aumento de la abundancia significó el dominio de algunos taxones a mayor elevación, por ejemplo, *Heterelmis*, de ahí que en los ríos del área de estudio, a diferencia de corrientes Chinas (Wang *et al.*, 2010), la equidad medida a través de la riqueza verdadera de Jost, muestra una débil tendencia a disminuir con la altitud.

Los patrones diferenciados entre la riqueza específica y la riqueza verdadera de Jost a través de la prueba de Tukey, permiten verificar que la uniformidad es un componente importante de la diversidad de la comunidad (Wang *et al.*, 2011) que debe ser considerado a la hora de evaluar los gradientes de elevación, ya que como lo plantea Jost (2006), el número efectivo de especies es la clave para una interpretación unificada e intuitiva de la diversidad, de lo contrario se darán resultados engañosos incluyendo los índices de diversidad como Shannon-Wiener.

En cuanto al antecedente local (Tobes *et al.*, 2016), aunque este estudio no logró verificar que exista una relación entre la comunidad de MA y la altitud, la tendencia negativa de la riqueza verdadera de Jost expuesta en la prueba de Tukey y en la regresión simple, sugieren que, de existir un patrón, sería similar al observado en la comunidad íctica del corredor Andino-Amazónico de Florencia-Caquetá, una correlación negativa entre la diversidad y la altitud, y una disminución de la dominancia en los sitios aguas abajo, aunque ese estudio no logró determinar cuáles son las variables (naturales o antrópicas) que determinan la organización de la biota acuática en estos ecosistemas, se comprobaría que ejercen la misma influencia.

Según Jacobsen (2004), una de posibles causas para no lograr un consenso sobre un patrón de relación entre la riqueza-altitud, está en los niveles inconsistentes de identificación taxonómica, no solo porque el patrón de tendencia puede estar oculto detrás del nivel de clasificación taxonómico, ya que por encima de especie se subestima la diversidad, sino porque se advierte ser cuidadosos cuando se extrapolan o comparan los patrones (Williams & Gastón, 1994), lo que puede suceder con otros autores que usan el nivel de familia como Jacobsen (2003; 2004), Tomanova *et al.* (2007), Skoulikidis *et al.* (2009), Shakya (2016) y Tobes *et al.* (2016), en este caso los resultados son contrarios a lo



reportado por quienes usan el nivel de género en sus análisis, ya que todos ellos indican una relación monotónica creciente (Reece & Richardson, 2000; Beauchard *et al.*, 2003; Henriques-Oliveira & Nessiniam, 2010; Rodríguez-Barrios *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2012 y Jiang *et al.*, 2013), sin embargo incluso a nivel de especie el patrón sigue mostrando divergencia, por ejemplo, Cressa (2000) y Flowers (1991) concluyen que no hay relación, Park *et al.* (2007) proponen una relación monotónica creciente, Beketov & Liess (2008) decreciente y Wang *et al.* (2011) un patrón unimodal.

### 7.2.1. Grupos de Alimentación Funcional

En contraposición de lo encontrado en otros ríos tropicales del país (Rodríguez-Barrios *et al.*, 2011; Chará *et al.*, 2012; Granados-Martínez *et al.*, 2016; Tamaris-Turizo, 2018), en lugar de los recolectores dominaron los fragmentadores en términos de abundancia, al igual que esos autores, la abundancia de los depredadores es baja y los raspadores representaron una mínima proporción en la estructura trófica. La abundancia de los fragmentadores sugiere un importante aporte alóctono de materia orgánica particulada gruesa-MOPG sobre los ríos, proveniente de los bosques de ribera, al mismo tiempo la abundancia de recolectores sugiere una presencia importante de materia orgánica particulada fina-MOPF, como subproducto de la descomposición al interior del sistema (Chara-Serna *et al.*, 2010).

Rodríguez-Barrios *et al.* (2011), reportan de forma similar que los fragmentadores dominaron ampliamente en el tramo alto. En la zona de estudio se debió a que organismos como *Heterelmis*, *Orthocladinae*, *Leptonema* y *Ptilodactylidae* aumentaron su abundancia relativa con la altitud, destacando a *Leptonema* como un fragmentador importante por su gran tamaño. Este grupo funcional tiende a disminuir aguas abajo en la medida que aumenta la deforestación, sugiriendo una relación directa, lo cual contradice lo encontrado por Bojsen & Jacobsen (2003) y Boyero *et al.* (2011), quienes concluyeron que no existe relación entre la abundancia de fragmentadores y la cubierta del dosel ribereño, sugiriendo que desempeñan un papel menor en la descomposición de la hojarasca en estas corrientes. Otro posible factor que incide en la disminución de los fragmentadores entre los 600 y 1400msnm, puede ser el incremento de los depredadores, por ejemplo, la dieta de *Anacroneturia* esta compuesta principalmente por ninfas de efemerópteros y larvas de dípteros. Estos dos grupos funcionales muestran un patrón opuesto de distribución (Rodríguez-Barrios *et al.*, 2011).

Si bien el patrón de los fragmentadores en el corredor Andino-Amazónico en Florencia, Caquetá, es similar a lo descrito en el CRC, su permanencia aguas abajo indica que sigue siendo un elemento fundamental en la estructura trófica de los MA. De igual manera el alto porcentaje de representatividad, rechaza la hipótesis de que los fragmentadores son más abundantes y diversos en la región templada que en las corrientes tropicales (Boyero *et al.*, 2011) y controvierte lo descrito en otras investigaciones para las corrientes tropicales en América del Sur (Villalobos *et al.*, 1997), África (Tumwesigye *et*

*al.*, 2000) y Asia (Yule, 1996), según las cuales los fragmentadores son una pequeña parte de la fauna de MA.

Los resultados demuestran que los ríos del corredor Andino-Amazónico del área de estudio, al igual que otros en el ámbito nacional (Rodríguez-Barríos *et al.*, 2011), mantienen una dependencia funcional alóctona por el suministro orgánico proveniente de la vegetación ribereña, es así como las comunidades de macroinvertebrados, en respuesta a su ambiente, incrementan su rol trófico de fragmentadores para aprovechar el suministro particulado alóctono (Allan & Castillo, 2007), demostrando que, así como en otras corrientes andinas de Colombia, los fragmentadores son una parte importante de la comunidad (Chara *et al.*, 2007).

La distribución de GAF que propone el CRC, solo se aplica en los ríos de mayor elevación en donde fragmentadores y colectores dominan en igual proporción, seguido por los depredadores y en menor cantidad los raspadores. Aguas abajo, si bien el grupo de los colectores tiende a aumentar, no logra sobrepasar significativamente la presencia de los fragmentadores (Figura 14), es probable que en ríos más grandes a menor altitud que no fueron muestreados, continúe la tendencia de estos grupos, en cuyo caso se cumpla el presupuesto del CRC. La presencia de los raspadores en el gradiente también pone en cuestión el CRC, ya que en ningún rango dominan ni coexisten en igual proporción con los recolectores, su pico de mayor abundancia se da entre los 1400 y 1800msnm, en donde los otros grupos muestran una fuerte reducción, y en donde todavía se mantiene una conservación de vegetación ribereña con una sombra del 80% (Anexo 1), la presencia de otros raspadores en los puntos C5 (cf. *Mortoniella*) y C6 (*Psephenus*), si están relacionados con la fuerte reducción de la sombra. Si lo predicho por el CRC solo se cumple a mayor elevación, puede ser un indicativo de un buen nivel de conservación del ecosistema a esa altitud, manteniendo un funcionamiento y estructura natural, la alteración de este patrón aguas abajo puede indicar perturbaciones antrópicas.

En contraposición con lo propuesto por Tomanova *et al.* (2007) y Lujan *et al.* (2013), la distribución de los GAF a lo largo del gradiente en la zona de estudio (Figura 14), permite apoyar la hipótesis que las comunidades de MA en ríos neotropicales, se estructuran tróficamente de manera diferente a como ocurre en ríos de otras regiones latitudinales, las diferencias más notables se observan en la parte baja de los ríos, en las cuales hay predominancia de organismos fragmentadores y menor abundancia de lo esperado para los colectores, sugiriendo al igual que otros autores como Cressa (2000), Rodríguez-Barríos *et al.* (2011) y Tamariz-Turizo (2018), que ciertas predicciones del CRC requieren una revisión en su adaptación en el trópico.

Finalmente, se debe precisar que la información sobre GAF a nivel de género para el trópico sigue siendo incompleta, por lo que no se logra hacer una asignación a todos los taxones, es probable que esa extrapolación genere un sesgo en lo expuesto aquí. De igual manera, trabajos anteriores han demostrado que los grupos de alimentación funcional en ríos neotropicales, son difíciles de asignar porque los taxones comúnmente usan al menos

dos niveles tróficos (Tomanova *et al.*, 2006; Wantzen & Wagner, 2006; Tomanova *et al.*, 2007).

### 7.3. Recambio de Taxones MA en el gradiente altitudinal

El decaimiento de la similitud con la distancia encontrada en el área de estudio (Figura 15) ha sido reportado en la mayoría de las comunidades (Nekola & White, 1999; Soininen *et al.*, 2007). Este patrón sugiere mayor tasa de recambio al aumentar la elevación, debido posiblemente a un cambio en las condiciones ambientales que alberga especies con diferentes características fisiológicas (modelo de diferencia de nicho) o a la existencia de un mayor número de barreras (configuración espacial) aguas arriba, el ambiente se hace topográficamente más abierto y homogéneo en la medida que disminuye la elevación. También puede deberse a la capacidad de dispersión de las especies, pues la relación similitud-distancia ocurre aún si el ambiente es totalmente homogéneo, debido a las diferencias en la agilidad de las especies, estos mecanismos no son excluyentes entre sí (Soininen *et al.*, 2007). Se debe considerar las funciones específicas del medio terrestre que puede influir en los patrones observados y representan parte de la variabilidad inexplicada, ya que los MA en su mayoría insectos, tienen estrecha relación con el medio terrestre en su fase adulta (Jacobsen, 2008).

El Cluster (Figura 16) confirma que la estructura de la comunidad entre los 1800-2200msnm es la más distante respecto a las demás agrupaciones, es probable que se deba a que en esta altitud hay un mayor número de taxones que ocurren en solo uno de los seis ríos dentro de un conjunto (Tabla 1), resultados similares han sido reportados por Jacobsen (2003), indicando un aumento de la diversidad beta con la elevación. Al respecto, Park *et al.* (2007), plantean que la existencia de especies raras (poco frecuentes) a menudo son vulnerables a diversas perturbaciones ambientales, es un tema clave en la ecología de la comunidad en relación con la evaluación de riesgos. Así mismo, los taxones con rangos restringidos a zonas elevadas según Lujan *et al.* (2013), son candidatos para cambios en el rango de distribución en respuesta al calentamiento global, consistente con investigaciones recientes que muestra que las cabeceras de ríos son cruciales para el mantenimiento de la biodiversidad regional (Carrara *et al.*, 2012).

Una mayor diversidad beta a los 2000msnm permite sugerir, de acuerdo a Sonco (2013), que la estructura de la comunidad de MA es más heterogénea entre los sitios con mayor conservación de bosques de ribera, es decir, un mayor recambio de taxones corresponde con el aumento sistemático de la heterogeneidad ambiental en los ríos con la elevación (Jacobsen, 2003), entre otras, porque a lo largo de las orillas de los sitios boscosos la disponibilidad de refugios es mayor que en los bancos deforestados donde no hay raíces de árboles que penetren en el lecho de la corriente (Bojsen & Jacobsen, 2003). Así mismo, Jiang *et al.* (2013) sostienen que sustratos gruesos proporcionan mayor heterogeneidad, una amplia gama de refugios y estabilidad en sitios aguas arriba. Este resultado sirve como herramienta para sugerir la importancia de la conservación de hábitats

en estos ríos, pues según lo evaluado cada río contiene especies diferentes. Por lo tanto, de acuerdo con Lujan *et al.* (2013), a pesar de la baja diversidad alfa en comunidades acuáticas a mayor altitud, es probable que la biodiversidad regional en las corrientes andinas sea alta, destacando los impactos regionales sobre la biodiversidad acuática que pueda generar el cambio climático.

Contrario a lo encontrado por Jacobsen *et al.* (1997), los MA en arroyos de tierras bajas (400msnm) están más relacionados con los de la zona media (1200msnm) que con la macrofauna de la tierra alta (2000msnm), lo cual se evidencia en la mayor similaridad entre las abundancias de sus comunidades (Figura 16). Se ha reportado una menor diversidad beta de MA en las corrientes afectadas por la deforestación para las zonas templadas (Clenaghan *et al.*, 1998, Harding *et al.*, 1998), así como para las corrientes tropicales (Giller & Twomey, 1993), lo cual coincide con lo encontrado en los ríos Andino-Amazónicos del Caquetá, la sombra proveniente de la vegetación de ribera se disminuye en los sitios A2, A3, A5 de manera similar que en C4, C5 y C6, de igual manera aparecen las pasturas con mayor intensidad (Anexo 1), entonces se sugiere que la menor diversidad beta encontrada entre los sitios que presentaron mayor deforestación, se debió a la disminución de la heterogeneidad en los hábitats y mayor homogeneidad de la fauna observada. Se espera que la variabilidad temporal sea mayor en los sitios deforestados que en los sitios boscosos (Bojsen & Jacobsen, 2003), según lo cual, la estructura de las comunidades de MA a los 400 y 1200msnm sería más inestable y probablemente tenga poca resistencia a las perturbaciones, en comparación con la fauna en los sitios forestales, esto es consistente con lo propuesto en el concepto de dinámica de parches (Townsend, 1996), corrientes con regímenes de descarga más llamativos pueden proporcionar una clase de comunidades con propiedades similares, de tal manera que tramos aguas arriba puede llegar a contrastar de forma predecible con los de aguas abajo aunque tengan sustratos diferenciados.

De igual manera, la mayor similaridad en las estructuras de las comunidades a los 800 y 1600msnm, puede estar relacionada con un nivel intermedio de conservación de los bosques, ya que a los 800msnm a pesar de que predomina el pastoreo en el uso del suelo, se mantiene un nivel de conservación de bosque de aproximadamente el 70% (Anexo 1), es probable que esta actividad sea más reciente y tenga menor impacto que la generada en altitudes superiores, entonces, se puede inferir que el efecto de la perturbación antrópica a través del cambio en el uso del suelo, ha influido en los patrones observados, oscureciendo la influencia específica de la altitud en la composición de la fauna y la riqueza (Lomolino, 2001), similar a lo encontrado por Tomanova *et al.* (2007) y Tobes *et al.* (2016).

Contrario a lo encontrado por Tobes *et al.* (2016), el aumento en la heterogeneidad del hábitat no está directamente relacionado con los cambios en la geomorfología, sino a la conservación de bosques, la respuesta de los MA a los cambios en la geomorfología no fueron evidentes en el área de estudio, ya que no se encontró mayor similitud entre las comunidades de los grupos 2, 3, 4 y 5 (600-22500msnm), que hacen parte de la ladera de los Andes del este y corresponden a la parte alta de la cuenca (Corpoamazonia &

Uniamazonia, 2005), con un terreno ligeramente empinado a fuertemente quebrado. Tampoco hubo un patrón de similaridad de acuerdo a la zona de vida (Holdridge, 1967).

De lo anterior, se puede concluir que las comunidades de MA en el área de estudio, muestran mayor asociación con la similitud en la heterogeneidad de sus hábitats que con las condiciones topográficas, y que los cambios en el paisaje, producto de las actividades antrópicas en el uso del suelo, afectan la disponibilidad de los mismos para la entomofauna, por lo que es necesario revisar políticas de conservación del bosque en el corredor Andino-Amazónico en Caquetá, brindando especial atención a la deforestación en zona del distrito de conservación de suelos y aguas del Caquetá, así como conservar el bosque en la zona de la Reserva Forestal de la Amazonía es vital para mantener la biodiversidad de insectos en la zona de estudio.

Mayor diversidad alfa en tierras bajas y mayor diversidad beta a mayor elevación, abre un debate interesante, si esto implica el solapamiento del nicho o nichos estrechos en tierras bajas (Townsend *et al.*, 2000), es probable que a esto se deba la divergencia con lo planteado por Tobes *et al.* (2016), en tanto la mayor diversidad de fauna acuática en la parte baja de la zona de estudio, no se debe a una gama más amplia de nichos posibles en la llanura de inundación, sino a un solapamiento. Sin embargo, incluso sin asumir ningún tipo de importancia de este factor, este resultado sugiere al igual que Jacobsen (2003) que los nichos que no están ocupados en hábitats de montaña están ocupados en las tierras bajas.

Se concluye según el Clúster (Figura 16), que la estructura de las comunidades no se relaciona de forma unidireccional en el gradiente de altitud, sino que se agrupan de forma discontinua, es decir se aplica lo que Rice *et al.* (2001) en su concepto de río discontinuo “la comunidad responde principalmente a características locales del paisaje fluvial, y no es necesariamente más similar, estructural y funcionalmente a las comunidades adyacentes, de lo que es con ensamblajes situadas más arriba o más abajo”. Es probable que el concepto de dinámica de parches (Townsend *et al.*, 1989) logre explicar lo expuesto por la comunidad de MA en la zona de estudio, en tanto la riqueza está determinada por la variación espacial y temporal, sin embargo, al no tener datos precisos sobre estas variables ambientales y de sustratos, no es posible verificarlo.

## 8. CONCLUSIONES

- ✓ Los insectos representan más del 90% de la diversidad de MA, siendo los Coleóptera de la familia Elmidae el grupo más destacado en la zona de estudio.
- ✓ El nivel de identificación taxonómica es importante en la distribución de los MA, ya que se evidencia se hacen más específicos a nivel de género.
- ✓ La abundancia de los MA tiende a aumentar con la altitud, mientras la equidad disminuye, lo que se refleja en mayor diversidad a baja altitud.
- ✓ Los resultados riqueza taxonómica y la riqueza verdadera de Jost a través de la prueba de Tukey, permitió verificar que la equidad es un componente importante de la diversidad de la comunidad.
- ✓ La distribución de los GAF a lo largo del gradiente en la zona de estudio permite sugerir que ciertas predicciones del CRC requieren una revisión en su adaptación en el trópico.
- ✓ El grupo de los fragmentadores es el más relevante en la dinámica trófica, indicando una dependencia funcional alóctona en los ríos de la zona de estudio. Su disminución en la abundancia aguas abajo puede estar relacionada con la deforestación.
- ✓ Las comunidades de MA en el área de estudio pueden estar más asociadas por la conservación de sus bosques de ribera, por lo que es necesario brindar especial atención a la deforestación en zona del distrito de conservación de suelos y aguas del Caquetá y fortalecer las políticas de conservación del bosque en la zona de la Reserva Forestal de la Amazonía.
- ✓ La altitud no es el principal predictor de los patrones de distribución y organización de la comunidad de MA en el área de estudio, la estructura de las comunidades no se relaciona de forma unidireccional en el gradiente de altitud, sino que se agrupan de forma discontinua, acogiéndose a lo propuesto por el CRD.

## 9. RECOMENDACIONES

Para comprender de manera integral el patrón de distribución altitudinal, se requiere incluir la medición de otras variables como la temperatura, disponibilidad de oxígeno, caudal, geomorfología del cauce, régimen de precipitación, índice de calidad para la vegetación de ribera, afinidad con los sustratos, perturbaciones antrópicas, calidad del agua, entre otras.

## 10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre-Pabón, J., Rodríguez-Barríos, J. & Ospina-Torres, R. (2012). Deriva de macroinvertebrados acuáticos en dos sitios con diferente grado de perturbación, río Gaira, Santa Marta-Colombia. *Revista del Instituto de Investigaciones Tropicales*, 9-19.
- Alcaldía de Florencia. (2016). Plan de desarrollo 2016-2019, “Yo creo en Florencia”. Florencia, Caquetá - Colombia. Pp. 41.
- Allan, J.D. (1995). *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Chapman and Hall, London, UK.
- Allan, J.D. & M.M. Castillo. (2007). *Stream ecology, structure and function of running waters*. Chatman & Hall, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Altshuler, D.L. & Dudley, R. (2006). The physiology and biomechanics of avian flight at high altitude. *Integrative and Comparative Biology*, 46, 62–71.
- Anderson, E.P. & Maldonado-Ocampo, J.A. (2011). A regional perspective on the diversity and conservation of tropical Andean fishes. *Conservation Biology*, 25, 30–39.
- Angrisano, E.B. & Korob, P.G. (2001). Trichoptera. En: Fernandez, H. R. & Domínguez, E. (Ed.), *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. (pp. 55-92) Serie: investigaciones de la UNT, subserie: Ciencias Exactas y Naturales-Universidad Nacional de Tucumán (Argentina).
- Arias-Díaz, D., Reinoso-Flórez, G. & Guevara-Cardona, G. (2007). Distribución espacial y temporal de los coleópteros acuáticos en la cuenca del río Coello (Tolima, Colombia). *Caldasia*, 29(1): 177-194.
- Baptista, D. F., Buss, D.F., Dorvillé I., Nessimian, J. (2001). Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé river basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biología*. 61 (2): 249-258.
- Beauchard O., Gagneur J. & Brosse S. (2003). Macroinvertebrate Richness Patterns in North African Streams. *Journal of Biogeography*, Vol. 30, No. 12, pp. 1821-1833.
- Beketov, M. A. & Liess, M. (2008). An indicator for effects of organic toxicants on lotic invertebrate communities: Independence of confounding environmental factors over an extensive river continuum. *Environmental Pollution*, 156, 980–987.
- Benda, L., Poff, D., Miller, T., Dunne, G., Reeves, M. & Pollock, G. (2004). Network dynamics hypothesis: Spatial and temporal organization of physical heterogeneity in rivers. *BioScience*, 54:413–427.
- Beniston, M. (2006). Mountain weather and climate: a general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562, 3–16.
- Benzina, I., Si Bachir, A., Ghazi, C., Santoul, F., Céréghino, R. (2019). How altitudinal gradient affects the diversity and composition of benthic insects in arid areas streams of northern East Algeria? *Biologia*. 1-11.
- Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223-231.

- Bojsen, B. H. & Jacobsen, D. (2003). Effects of deforestation on macroinvertebrate diversity and assemblage structure in Ecuadorian Amazon streams. *Arch. Hydrobiol.* 158 3 317–342.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V. H. & Statzner, B. (2006). Developments In Aquatic Insect Biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches. *Annu. Rev. Entomol* 51, 495-523.
- Boyero, L., Pearson, R.G. & Dudgeon, D. (2011). Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology*, 92, 1839–1848.
- Brehm, G., Colwell, R.K. & Kluge, J. (2007). The role of environmental and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecol Biogeography*, 16: 205-209.
- Brehmer, D. J. & Hawkins, C. (1986). Effects of overhead canopy on macroinvertebrate production in a Utah stream. – *Freshwat. Biol.* 16: 287– 300.
- Brittain, J.E. & Saltveit, S.J., (1989). A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Reg. Riv.: Res. Manage.* 3, 191–204.
- Brooks, TM., Mittermeier, RA., Mittermeier, CG., Da Fonseca, GAB., Rylands, AB., Konstant, WR., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conserv Biol.* 16:909–923.
- Buringh, P. (1979). “Introduction to the Study of Soils in Tropical and Subtropical Regions.” Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I. & Rinaldo, A. (2012). Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109, 5761–5766.
- Carrera-Reyes, C. & K. Fierro-Peralbo. (2001). Manual de monitoreo. Los macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua. *EcoCiencia*. Quito, Ecuador. 64pp.
- Castello, L., McGrath, D.G., Hess, L.L., Coe, M.T., Lefebvre, P.A., Petry, P., Macedo, M.N., Reno, V.F. & Arantes, C.C. (2013). The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conservation Letters*, doi:10.1111/conl.12008.
- Castillo, G., Zúñiga, M. & Bacca, T. (2013). El orden Plecoptera (Insecta) del departamento de Nariño, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 39 (2): 229-236.
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. d. C., Pedraza, G. X., & Giraldo, L. P. (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera Colombiana. *Universitas Scientiarum*, 15, 27-36.
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zuniga, M. d. C., Pearson, R. G., & Boyero, L. (2012). Diets of leaf litter associated invertebrates in three tropical streams. *Annales de Limnologie*, 48, 139-144.



- Clarke, R.T., Wright, J.F. & Furse, M.T., (2003). RIVPACS models for predicting the expected macroinvertebrate fauna and assessing the ecological quality of rivers. *Ecol. Modelling*, 160, 219–233.
- Clenaghan, C., Giller, P. S, O’Halloran, J. & Hernan, R. (1998): Stream macroinvertebrate communities in a conifer-afforested catchment in Ireland: relationships to physico-chemical and biotic factors. – *Freshwat. Biol.* 40: 175–193.
- Corpoamazonia (Corporación para el desarrollo sostenible del sur de la amazonia) & universidad de la Amazonia. (2005). *Plan de ordenamiento y manejo de la cuenca del río Hacha 2006 -2025*. Florencia, Caquetá – Colombia. Pp. 40 -193.
- Cressa, C. (2000). Macroinvertebrate community structure of twenty-eight Venezuelan streams. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 27, 2511–2518.
- Cressa, C. & Holzenthal, R. (2003). Trichoptera. In “*Diversidad Biológica en Venezuela*”. M. Aguilera, A. Azócar and E. González (Ed.), pp. 412–425. Fundación Mendoza, Caracas, Venezuela.
- Cummins, K. W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review in Entomology*, 18, 183-206.
- Cummins, K. W., & Klug, M. J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 10, 147-172.
- Cummins, K. W., Merritt, R. W., & Andrade, P. C. N. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies of Neotropical Fauna and the Environment*, 40, 69-89.
- Díaz Villanueva, V., Albariño, R., & Canhoto, C. (2012). Positive effect of shredders on microbial biomass and decomposition in stream microcosms. *Freshwater Biology*, 57, 2504-2513.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J.M. & Ndegwa, F.K. (2002). Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, 47, 909–919.
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M., Hubbard, M., Nieto, C. (2006). Ephemeroptera of South America. *Pensoft Publishers*. 646 p.
- Domínguez, E. & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo: Tucumán, Argentina.
- Dolédec, S., J.M. Olivier & B. Statzner. (2000). Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Arch. Hydrobiol.* 148: 25-43.
- Dudgeon, D. & Chan, I. K. K. (1992). An experimental study of the influence of periphytic algae on invertebrate abundance in a Hong Kong stream. – *Freshwat. Biol.* 27: 53 – 73.
- Dudgeon, D. (Ed.) (2008). *Tropical stream ecology*. Academic Press.

- Elosegi, A. & Sabater, S. (2009). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Bilbao: Fundación BBVA.
- Epele, L.B., Miserendino, M.L., Pessacq P. (2011). Life history, seasonal variation and production of *Andesiops torrens* (Lugo-Ortiz and McCafferty) and *Andesiops peruvianus* (Ulmer) (Ephemeroptera: Baetidae) in a headwater Patagonian stream. *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters* 41: 57–62.
- Epler J. H. (1996). Identification manual of the water beetles of Florida (Coleoptera: Dryopidae, Dysticidae, Elmidae, Gyrinidae, Haliplidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Noteridae, Psephenidae, Ptilodactylidae, Scirtidae). Tallahassee: Florida Department of Environmental Protection. USA
- Finer, M. & Jenkins, C.N. (2012) Proliferation of hydroelectric dams in the Andean Amazon and implications for Andes-Amazon connectivity. *PLoS ONE*, 7, 1–9.
- Flecker A.S. (1992). Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology*, 73, 927-940.
- Flint, O.S. (1991). Studies of Neotropical Caddisflies, XLV: the taxonomy, phenology, and faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Flory, E.A. & Milner, A.M. (1999). The role of competition in invertebrate community development in a recently formed stream in Glacier Bay National Park, Alaska. *Aquatic Ecology*, 33, 175–18
- Flowers R.W. (1991) Diversity of stream-living insects in northwestern Panamá. *Journal of the North American Benthological Society*, 10, 322–334.
- Forero-Medina, G., Terborgh, J., Socolar, S.J. & Pimm, S.L. (2011). Elevational ranges of birds on a tropical montane gradient lag behind warming temperatures. *PLoS ONE*, 6, e28535.
- Forero-Céspedes A. M., Gutiérrez, C., Reinoso-Flórez, G. (2016). Composición y estructura de la familia Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) en una cuenca andina colombiana. *Hidrobiológica* 26 (3): 459-474.
- Fox L.R. (1977). Species richness in streams – an alternative mechanism. *The American naturalist*, 111, 1017-1021.
- Friberg, N., Winterbourn, M. J., Shearer, K. A. & Larsen, S. E. (1997). Benthic communities of forest streams in the South Island, New Zealand: effects of forest type and location. – *Arch. Hydrobiol.* 138: 289 –306.
- Gaston, K.J. & Spicer, J.I. (2004). *Biodiversity an Introduction*, 2nd edición. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
- Gayraud, S., B. Statzner, P. Bady, A. Haybachp, F. Scholl, P. Usseglio-Polatera & M. Bacchi, (2003). Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwat. Biol.* 48: 1-20.
- Giller, P. S. & Twomey, H. (1993). Benthic macroinvertebrate community organization in two contrasting rivers – between-site differences and seasonal patterns. – *Biol. Environ.* 93B: 115–126.

- Gómez-Martínez, R. (2017). Actualización POMCA río Hacha fase diagnóstico. Componente biofísico parte 3. Caracterización de áreas y ecosistemas estratégicos. Ministerio del medio ambiente, ministerio de hacienda del Gobierno de Colombia, Eointegral, Corpoamazonia y Fondo de adaptación.
- Gomi, T., Sidle, R.C. & Richardson, J.S. (2002). Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*, 52, 905–916.
- González, S. M. Ramírez, Y.P. Meza, A.M & Dias, L.G. (2012). Diversidad de macroinvertebrados acuáticos y calidad de agua de quebradas abastecedoras del municipio de Manizales. Boletín científico centro de museos. *Museo de historia natural*. 16 (2): 135-148.
- González-Córdoba, M., Zúñiga, M. & Manzo, V. (2015). Riqueza genérica y distribución de Elmidae (Insecta: Coleoptera, Byrrhoidea) en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 16 (2): 21-74.
- González-Córdoba, M., Zúñiga, M., Mosquera-Murillo, Z. & Sánchez-Vásquez, S. (2016). Riqueza y distribución de Elmidae (Insecta: Coleoptera: Byrrhoidea) en el departamento del Chocó, Colombia. *Rev. Intropica*, 11 (2): 85-95.
- Goulding, M., Barthem, R. & Ferreira, E. J. G. (2003). *Smithsonian atlas of the Amazon*. Smithsonian Books, Washington, D.C.
- Graça, M. A. S., Cressa, C., Gessner, M. O., Feio, M. J., Callies, K. A. & Barrios, C. (2001). Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. – *Freshwat. Biol.* 46: 947– 957.
- Granados-Martínez, C. & Acuña-Vargas, J. (2015). Análisis de las preferencias alimenticias y estructuras tróficas de los macroinvertebrados acuáticos en un río de montaña colombiano. Tendencias de investigación en limnología tropical: perspectivas universitarias en Latinoamérica. Asociación mexicana de limnología. México. Sección 5: 339-348
- Greathouse, E.A. & Pringle, C.M. (2006). Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 134–152.
- Grubaugh, J. W., Wallace, J. B. & Houston, E. S. (1997). Production of benthic macroinvertebrate communities along a southern Appalachian river continuum. – *Freshwat. Biol.* 37: 581–596.
- Grytnes, J.A. & McCain, C.M. (2007). Elevational trends in biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, pp. 1–8. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Guevara, G. (2004). Análisis faunístico del orden Trichoptera en su estado larval en la cuenca del Río Coello departamento del Tolima. Trabajo de grado (M.Sc.). Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Ibagué.
- Guevara, G., Reinoso, G. & Villa, F. (2005). Estudio del orden Trichoptera en su estado larval en la cuenca del río Coello, Departamento del Tolima. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 17: 59-70.

- Guevara Cardona, G., Reinoso Florez, G. & Villa Navarro, F. (2007). Caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) of the Coello River basin in central Colombia. *Trichopteron* 24:8-12.
- Gutiérrez, C. & Reinoso, G. (2010). Géneros de ninfas del orden Ephemeroptera (Insecta) del departamento del Tolima, Colombia: listado preliminar. *Biota Colombiana* 11 (1-2): 23-32
- Gutierrez-Garaviz, J., Peláez-Rodríguez, M. & Ovalle-Serrano, H. (2016). Macroinvertebrados acuáticos presentes en dietas de peces de la cuenca del río Hacha (Caquetá, Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 40 (156).
- Halffter, G., Moreno, C. E. & Pineda, E. O. (2001). *Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera*. Zaragoza: M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 2.
- Hammer O., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. (2001). PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología electronica*, 4(1): 9pp.
- Harding, J. S., Benfield, E. F., Bolstad, P. V., Helfman, G. S. & Jones, E. B. D. (1998). Stream biodiversity: The ghost of land use past. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95: 14843 – 14847.
- Hawkins, C. P. & Sedell, J. R. (1981) Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. – *Ecology* 62: 387–397.
- Hawkins, C. P., Murphy, M. L. & Anderson, N. H. (1982). Effects of canopy, substrate composition, and gradient on the structure of macroinvertebrates communities in Cascade Range streams in Oregon. – *Ecology*, 63: 1840 –1856.
- Heckman, W. C. (2008). *Encyclopedia of South America aquatic insects: Odonata-Zigoptera*. Illustrated keys to know families, genera and species in South America. Olympia: Springer editorial. USA.
- Henriques-Oliveira, A. L. & Nessimian, J. L. (2010) Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*. 10 (3). 115-128.
- Herrera-Moreno, A. (2000). *La clasificación numérica y su aplicación en la ecología*. Instituto Tecnológico de Santo Domingo Santo Domingo, República Dominicana.
- Hershey, A. E. (1987). Tubes and foraging behavior in larval Chironomidae: implications for predator avoidance. *Oecologia*, 73, 236-241.
- Huamantincó, A.A. & Nessimian, J.L. (2000). Variation and life strategies of the Trichoptera (Insecta) larvae community in a first order tributary of the Paquequer River, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 73-82.
- IDEAM (Instituto de hidrología, meteorología y estudios ambientales). (2005). *Atlas Climatológico de Colombia*. Bogotá.
- INGEOMINAS (Servicio Geológico Colombiano). (2007). Mapa geológico de Colombia digital. Escala 1:2.800.000. Bogotá.

- Jacobsen, D., Schultz, R. & Encalada, A. (1997). Structure and diversity of stream macroinvertebrates assemblages: the effect of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biol.* 38, 247–261.
- Jacobsen, D. & Encalada, A. (1998). The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams and the influence of wet and dry seasons. – *Arch. Hydrobiol.* 142: 53–70.
- Jacobsen, D. (2003). Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, 158, 145–167.
- Jacobsen, D. (2004). Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49, 1293–1305.
- Jacobsen, D (2008). *Tropical high-altitude streams*. In: Dudgeon D (ed) *Aquatic ecosystems: tropical stream ecology*. Elsevier, Amsterdam, pp 219-256.
- Jankowski, J.E., Londoño, G.A., Robinson, S.K. & Chappell, M.A. (2013). Exploring the role of physiology and biotic interactions in determining elevational ranges of tropical animals. *Ecography*, 36, 1–12.
- Jiang X, Xie, Z. & Yifeng, C. (2013). Longitudinal patterns of macroinvertebrate communities in relation to environmental factors in a Tibetan-Plateau river system. *Quaternary international*, 304, 107-114.
- Johnson, R.K., Furse, M.T., Hering, D., Sandin, L., (2007). Ecological relationships between stream communities and spatial scale: implications for designing catchment-level monitoring programmes. *Freshw. Biol.* 52, 939–958.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Tungurahua, Ecuador. OIKOS*, 113:2.
- Kay J.J. (2000). Ecosystems as self-organizing holarchic open systems: narratives and the second law of thermodynamics. In: *Handbook of Ecosystem Theories and Management*. Eds S.E. Jørgensen & F. Muller, Lewis Publishers, Boca Raton. pp. 135–160.
- Keylock, C. (2005). Simpson diversity and Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy. *Oikos*, 109: 203/207.
- Klemm, D. J., Lewis P. A., Fulk F. & La-Zorchak J. M. (1990). Macroinvertebrate field and laboratory methods for evaluating the biological integrity of surface waters. EPA/600/4-90/030. U S. *Environmental Protection Agency*. Environmental Monitoring Systems Laboratory and Cincinnati, Ohio 45268.
- Klemm, D. J. (1995). Identification guide to the freshwater leeches (Annelida: Hirudinea) of Florida and other southern state. Tallahassee: Department of Environmental Protection, Division of Water Facilities. USA.
- Lang C. & Raymond O. (1993). Empirical relationships between diversity of invertebrate communities and altitude in rivers: application to biomonitoring. *Aquatic Sciences*, 55, 188–196.
- Laguna, Clara. (2000). *Correlación y Regresión lineal. Metodología en Salud Pública*, Diplomado en Salud Pública. Instituto Aragonés de ciencias de la salud, 1-18.

- Laraque, A., Bernal, C., Bourrel, L., Darrozes, J., Christophoul, F., Armijos, E., Fraizy, P., Pombosa, R. & Guyot, J.L. (2009) Sediment budget of the Napo River, Amazon basin, Ecuador and Peru. *Hydrological Processes*, 23, 3509–3524.
- Larson, T., Brehm, G., Navarrete, H., Franco, P., Gomez, H., Mena, J.L., Morales, V., Argollo, J., Blacutt, L. & Canhos, V. (2011). Range shifts and extinctions driven by climate change in the tropical Andes: synthesis and directions. *Climate change and biodiversity in the tropical Andes* (ed. By S.K. Herzog, R. Martinez, P.M. Jørgensen and H. Tiessen), pp. 47–67. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), São Jose dos Campos, São Paulo.
- Lewis, W.M., Hamilton, S.K. & Saunders, J.F. III. (1995). Rivers of Northern South America. In “River and stream ecosystems” (C.E. Cushing, K.W. Cummins, and G.W. Minshall, Eds), pp. 219–256. *Elsevier*, Amsterdam, The Netherlands.
- Li, J., Herlihy, A., Gerth, W., Kaufman, P., Gregory, S., Hurquhart, S. & Larsen, D.P. (2001) Variability in stream macroinvertebrates at multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, 46, 87-97.
- Li, F., Caia, Q., Qua, X., Tanga, T., Wua, N., Fua, X., Duana, S. & Jähnig S.C. (2012). Characterizing macroinvertebrate communities across China: Large-scale implementation of a self-organizing map. *Ecological Indicators*, 23, 394–401.
- Lock, M., Costerton, J., Ventullo, R., Wallace, R., & Charlton, S. (1984). River epilithon: toward a structural-functional model. *Oikos*, 42, 10-22.
- Lomolino, M.V. (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, 10, 3-13.
- López-Delgado, E., Vásquez-Ramos, J. & Reinoso-Flórez, G. (2015). Listado taxonómico y distribución de los tricópteros inmaduros del departamento del Tolima. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 39(150):42-49.
- López-Eraza, I., Gaspar, S. & Peláez-Rodríguez M. (2012). Aplicación de índices bióticos para la evaluación de la calidad del agua de un río Andino Amazónico. *Momentos de Ciencia* 9:(2).
- López, E., G. Reinoso, G. Guevara & F. Villa. (2006). Estructura, distribución y relaciones con el Índice de Calidad de Aguas de la tricopterofauna en la cuenca del río Prado (Tolima, Colombia). Pág. 18 en: F. Villa, C. Rivera, G. Reinoso & M. Núñez (Ed.), Resúmenes del VII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre Ríos y Humedales Neotropicales. *Asociación Colombiana de Limnología*, Ibagué.
- López, E. (2007). Análisis faunístico de las larvas del orden Trichoptera en la cuenca del río Prado y la subcuenca de Amoyá (Tolima-Colombia). Trabajo de grado (Biólogo). Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Ibagué.

- Lujan, N.K., Roach, K.A., Jacobsen, D., Winemiller, K.O., Meza, V. & Rimarachín, V. (2013). Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography*, 40, 1715–1728.
- Lowe-McConnell R.H. (1987). Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University press, Cambridge.
- Madsen P., Morabowen A., Andino P., Espinoza R. Cauvy-Fraunie S., Dangles O. & Jacobsen D. (2015). Altitudinal distribution limits of aquatic macroinvertebrates: an experimental test in a tropical alpine stream. *Ecological Entomology*. DOI: 10.1111/een.12232.
- Maldonado, M., Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega, H., Encalada, A. C., Carvajal-Vallejos, F. M., Rivadeneira, J. F., Acosta, F., Jacobsen, D., Crespo, A., & Rivera-Rondón, C. A. (2011). Biodiversity in Aquatic Systems of the Tropical Andes in Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. *Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE)*, 348 pp.
- Manzo, V. (2013). Los élmidos de la región Neotropical (Coleoptera: Byrrhoidea: Elmidae): diversidad y distribución. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 72 (3-4): 199-212.
- Markovic, D., Carrizo, S., Freyhof, J., Cid, N., Lengyel, S., Scholz, M., Kasperdius, H., Darwall, W., 2014. Europe's freshwater biodiversity under climate change: distribution shifts and conservation needs. *Divers. Distrib.* 20, 1097–1107.
- Martins, R., Stephan, N., & Alves, R. (2008). Tubificidae (Annelida: Oligochaeta) as an indicator of water quality in an urban stream in southeast Brazil. *Acta Limnológica Brasiliensia*, 20, 221-226.
- Maseke, F.O., N. Kitaka, J. Kipkemboi, G.M. Gettel, K. Irvine y M.E. McClain. (2014). Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Freshwater Science* 33(2):435–450. DOI: 10.1086/675681.
- McCafferty, W. P. (1981). Aquatic entomology the fishermens and ecologists illustrated guide to insect and their relatives. Boston: Science Books International.
- McCoy EA. (1990). The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58:313-322
- Merritt, R.W., Cummins, K.W. & Berg, M.B. (2008). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America* (4<sup>th</sup> ed). Kendall: Hunt Publishing Company.
- Minshall, G.W., Petersen, R.C., Cummins, K.W., Bott, T.L., Sedell, J.R., Cushing, C.E. & Vannote, R.L. (1983). Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological Monographs* 53:1–25.
- Minshall, G.W., Cummins, K.W., Petersen, R.C., Cushing, C.E., Bruns, D.A., Sedell, J.R., & Vannote, R.L. (1985). Developments in stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:1045–1055.

- Miserendino, M.L. (2001). Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian Rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia*, 444,147–158.
- Miserendino, M.L. & Pizzolón, L.A., (2000). Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Arch. Hydrobiol.* 150, 55–83.
- Monaghan, K. A., Peck, M. R., Brewin, P. A., Masiero, M., Zarate, E., Turcotte, P. & Ormerod, S. J. (2000). macroinvertebrate distribution in Ecuadorian hill streams: the effect of altitude and land use. – *Arch. Hydrobiol.* 149: 421– 440.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia*, 163:279-282.
- Mosquera, Z. & D. Bejarano. (2006). *Estudio del orden Trichoptera (Insecta) en dos ecosistemas lóticos del municipio de Quibdo, Chocó-Colombia*. En: F. Villa, C. Rivera, G. Reinoso & M. Núñez (Ed.), Resúmenes del VII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre Ríos y Humedales Neotropicales. Asociación Colombiana de Limnología, Ibagué. Pp 14.
- Mosquera, Z., D. Bejarano & S. A. Rilla. (2006). *Estudio del orden Trichoptera (Insecta) en dos ecosistemas lóticos del municipio de Quibdo, Chocó-Colombia*. En: F. Villa, C. Rivera, G. Flórez, M. Núñez & X. Carranza (eds), Memorias VII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre Ríos y Humedales Neotropicales. León Gráficas, Ibagué. Pp 85-91.
- Motta, R. L., & V. S. Uieda. (2004). Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream. *Brazilian Journal of Biology*, 64(4), 809-817.
- Muñoz de Hoyos, P., & Coscarón, S. (1999). Claves para la identificación de Simúlidos (Diptera: Simuliidae) presentes entre las vertientes magdalenense y orinocense, en un sector al centro de Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, 181-214.
- Muñoz-Quesada, F. (2004). El Orden Trichoptera (Insecta) en Colombia, II: inmaduros y adultos, consideraciones generales. 319-34 en: F. Fernandez, M. Andrade-C. & G. Amat (eds), *Insectos de Colombia. Vol. III*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto Humboldt. Bogotá, D.C.
- Navas, C.A. (2003). Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 133, 469–485.
- Nekola, J. C. & White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- Ormerod, S. J., Rundle, S. D., Wilkinson, S. M., Daly, G. P., Dale, K. M. & Juttner, I. (1995). Altitudinal trends in the diatoms, bryophytes, macroinvertebrates and fish of a Nepalese river system. *Freshwat. Biol.* 32: 309 –322.
- Pabón, José D. & Correa, Ruth L. (2005). *Los sistemas meteorológicos de escala sinóptica de la Amazonía, sus efectos e impacto socioeconómico en el sur del territorio*



- colombiano*. En Cuadernos de Geografía 14: 65- 81. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia.
- Parra-Trujillo, Y.T., Padilla Gil, D.N., Reinoso-Flórez, G. (2014). Diversidad y distribución de *Rhagovelia* (Hemiptera, Veliidae) del departamento del Tolima. *Rev. Asoc. Col. Cienc (Col.)*, 26: 79-85.
- Park, Y., Song, M., Park, Y., Oh, K., Cho, E. & Chon, T. (2007). Community patterns of benthic macroinvertebrates collected on the national scale in Korea. *Ecological modelling*. 203, 26–33.
- Pescador, M.L., Rasmussen, A. K. & Harris, S. C. (2002). *Identification manual for the Caddisfly (Trichoptera) Larvae of Florida*. Tallahassee: Florida Department of Environmental Protection Division of Water Resource Management. USA.
- Pescador, M.L. & Barton, A.R. (2004). *Guide to the Mayfly (Ephemeroptera) Nymphs of Florida*. Tallahassee: Florida Department of Environmental Protection Division of Water Resource Management. USA
- Poole, G.C. (2002). Fluvial landscape ecology: Addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, 47:641–660.
- Posada, J. A., Roldán, G. G., & Ramírez, J. J. (2000). Caracterización físicoquímica y biológica de la calidad de aguas de la cuenca de la quebrada Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 48(1), 59-70.
- Posada, J. & G. Roldán. (2003). Clave ilustrada y diversidad de las larvas de Trichoptera en el Nor-Occidente de Colombia. *Caldasia*, 25: 169-192.
- Pringle, C. M. & Ramírez, A. (1998). Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwat. Biol.* 39: 359–373.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.
- Rahbek, C (2005). The role of spatial scale and the perception of large- scale species-richness patterns. *Ecol Lett*, 8: 224-239.
- Ramírez, A. & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62 (Supl. 2), 155-167.
- Ramírez, Y. P. Giraldo, L. P. Zúñiga, M. Ramos B. C. & Chará, J. (2018). Influencia de la ganadería en los macroinvertebrados acuáticos en microcuencas de los Andes centrales de Colombia. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 66(3): 1244-1257.
- Reece P. F. & Richardson J. S. (2000). Benthic macroinvertebrate assemblages of coastal and continental streams and large rivers of southwestern British Columbia, Canada. *Hydrobiologia* 439, 77–89.
- Resh, V. H. (2008). Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environmental Monitoring and Assessment* 138, 131-138.

- Rice, S.P., Greenwood, M.T. & Joyce, C.B. (2001). Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organization of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:824–840.
- Richards, C. & Host, G.E. (1994). Examining land use influenced on stream habitats and macroinvertebrates: a GIS approach. *Water Resour. Bull.* 30, 729–738.
- Ricotta, C. (2003). Parametric scaling from species relative abundances to absolute abundances in the computation of biological diversity: a first proposal using Shannon’s entropy. *Acta Biotheor.* 51: 181/188
- Rincón, M.E. (1999). *Estudio preliminar de la distribución altitudinal y espacial de los tricópteros en la Cordillera Oriental (Colombia)*. En: G. Amat, M. Andrade & F. Fernández (eds), *Insectos de Colombia*. Vol. II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, D.C. Cap 9, pp. 267-284.
- Rincón, H.H & Olarte, J.F. (2005). Plan de ordenación y manejo de la cuenca del río Hacha [Management plan and watershed management Hacha River]. Florencia (Colombia): Corpoamazonía.
- Robertson, A. L., Lancaster, J. & Hildrew, A. G. (1995). Stream hydraulics and the distribution of microcrustacea: a role for refugia? – *Freshwat. Biol.* 33: 469–484.
- Robertson K. & Castiblanco M. A. (2011). Amenazas fluviales en el piedemonte amazónico colombiano. *Revista colombiana de Geografía*. Volumen 20, N°2. Bogotá, Colombia. PP. 125-137
- Rodríguez-Barríos, J., Ospina-Tórres, R. & Turizo-Correa R. (2011). Grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 59 (4): 1537-1552.
- Rohde K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for primary cause. *Oikos*, 65, 514-527.
- Roldán, G. (1988). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. Bogotá: Editorial Presencia Ltda.
- Roldán, G. & Ramírez, J.J. (2008). *Fundamentos de limnología neotropical*. 2 edición. Medellín: Universidad de Antioquia.
- Roldán-Pérez, G. (2016). Los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua: cuatro décadas de desarrollo en Colombia y Latinoamérica. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 40(155):254-274.
- Rosenberg, D.M. & Resh, V.H. (1993). *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, London.
- Rosi-Marshall, E. J. & Wallace, J. B., 2002: Invertebrate food webs along a stream resource gradient. – *Freshwat. Biol.* 47: 129–141.
- Sanders, N.J. & Rahbek, C. (2012). The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Oikos*, 35, 1–3.
- Sarmiento, G. (1986). *Ecological features of climate in high tropical mountains*. In “High Altitude Tropical Biogeography” (F. Vuilleumier and M. Monasterio, Eds), pp. 13–45. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Schlosser IJ. (1991). Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience*. 41:704–712.
- Sedell, J.R., Richey, J.E. & Swanson, F.J. (1989). The river continuum concept: A basis for the expected behavior of very large rivers? In: D.P. Dodge (ed.), Proceedings of the International Large River Symposium. *Canadian Special Publications in Fishers Aquatic Sciences* 106. Pp 49–55.
- Serna D. J., Tamaris-Turizo C. E. & Gutiérrez L. C. (2015). Distribución espacial y temporal de larvas de Trichoptera (Insecta) en el río Manzanares, Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia).
- Shah, D. N., Tonkin, J. D., Haase, P., Jähniga, S.C. (2015). Latitudinal patterns and large-scale environmental determinants of stream insect richness across Europe. *Limnologia* 55, 33–43.
- Shakya, A.R. (2016). Macroinvertebrates diversity along altitudinal gradient in Kali Gandaki river. A Project Report Submitted in partial fulfilment of the requirements for the Bachelor's (Honor's) Degree in Environmental Science. Department of Environmental Science and Engineering, School of Science Kathmandu University.
- Sheldon, K.S., Yang, S. & Tewksbury, J.I. (2011). Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure. *Ecology Letters*, 14, 1191–1200.
- SINCHI (Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas) & IAVH (Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt). (2007). *Sistema de Información Ambiental Territorial de la Amazonía Colombiana SIAT-AC: Modelo conceptual*. PP 146.
- Skoulikidis, N. T., Karaouzas, I. & Gritzalis, K.C. (2009). Identifying key environmental variables structuring benthic fauna for establishing a biotic typology for Greek running waters. *Limnologia* 39, 56–66.
- Soininen, J., R. McDonald y H. Hillebrand. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3-12.
- Soldner, M., Stephen, I., Ramos, L., Angus, R., Wells, N.C., Grosso, A. & Crane, M., (2004). Relationship between macroinvertebrate fauna and environmental variables in small streams of the Dominican Republic. *Water Res.* 38, 863–874.
- Sonco Suri R. (2013). Estudio de la diversidad alfa ( $\alpha$ ) y beta ( $\beta$ ) en tres localidades de un bosque montano en la región de Madidi, La Paz-Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés, facultad de agronomía. La Paz-Bolivia.
- Springer, M. (2006). Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54, 273-286.
- Springer, M., Ramirez, S. & Hanson, P. (2010). Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I. *Revista Biología Tropical*. 58.
- Statzner, B. & Higler, B. (1985). Questions and comments on the river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:1038–1044.

- Statzner, B. & Higler, B. (1986). Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16: 127–139.
- Stout, J. & Vandermeer, J. (1975). Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *Amer. Nat.* 109: 263–280.
- Studholme AM, Hipo León LF, Ríos Rivera AC, Recalde Moreno CG. (2014). Altitudinal and temporal variability of four macroinvertebrate communities in Andean streams, Sangay National Park, Ecuador. *Entomotropica* 29(3): 149-158.
- Suren, A.M. (1994). Macroinvertebrate communities of streams in western Nepal: effects of altitude and land use. *Freshwater Biology*, 32, 323–336.
- Tamaris-Turizo C. E. (2018). *Relaciones tróficas de macroinvertebrados acuáticos en un río tropical de la sierra nevada de santa marta*. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Bogotá D.C., Colombia.
- Tamaris-Turizo, C.E., Pinilla, G.A., Muñoz, I. (2018). Trophic network of aquatic macroinvertebrates along an altitudinal gradient in a Neotropical mountain river. *Revista Brasileira de Entomologia* 62, 180–187.
- Tate C.M. & Heiny J.S. (1995). The ordination of benthic invertebrate communities in the South Platte River basin in relation to environmental factors. *Freshwater Biology*, 33, 439–454.
- Thorp, J.H., Thoms, M. C. & DeLong, M. D. (2008). Historical and Recent Perspectives on Riverine Concepts. *The Riverine Ecosystem Synthesis*, Pages 9-20.
- Tobes, I., Gaspar, S., Peláez-Rodríguez, M., Miranda, R. (2016). Spatial distribution patterns of fish assemblages relative to macroinvertebrates and environmental conditions in Andean piedmont streams of the Colombian Amazon. *Inland Waters*, 6, 89-104.
- Tomanova, S., Goitia, E., & Helesic, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556, 251–264.
- Tomanova, S., Tedesco, P.A., Campero, M., Van Damme, P.A., Moya, N. & Oberdorff, T. (2007). Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie*. 170 (3) 233–241.
- Tonkin, J.D., Shah, D.N., Kuemmerlen, M., Li, F., Cai, Q., Haase, P., Jähnig, S.C., (2015). Climatic and catchment-scale predictors of Chinese stream insect richness differ with order. *PLOS ONE* 10 (4), e0123250, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0123250>.
- Tothmeresz, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *J. Veg. Sci.* 6: 283/290.
- Townsend, C. R. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *The North American Benthological Society*. 8(1):36-50.
- Townsend, C. R., Scarsbrook, M. R. & Dolédec, S. (1997). Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness. – *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 16: 531–544.

- Townsend, C. R., Harper, J. & Begon, M. (2000). *Essentials of Ecology*. – *Blackwell Science*.
- Townsend, C.R., Doledec, S., Norris, R., Peacock, K., Arbuckle, C. (2003). The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. *Freshw. Biol.* 48, 768–785.
- Trujillo, Y., Padilla, D. & Reinoso, G. (2014). Diversidad y distribución de Rhagovelia (hemiptera, veliidae) del departamento del Tolima.
- Tumwesigye, C., Yusuf, S. K. & Makanga, B. (2000). Structure and composition of benthic macroinvertebrates of a tropical forest stream, River Nyamweru, western Uganda. – *Afr. J. Ecol.* 38: 72–77.
- UNEP. (1992). *Convention on biological diversity*. Nairobi: United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre.
- Urban, M.C., Skelly, D.K., Burchsted, D., Price, W., Lowry, S. (2006). Stream communities across a rural–urban landscape gradient. *Divers. Distrib.* 12, 337–350.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130–137.
- Vásquez, J., Ramírez, F., Reinoso, G., & Guevara, G. (2006). Preferencias de sustrato del orden Trichoptera (clase Insecta) en la cuenca del río Combeima, Ibagué - Colombia. Pág. 138 en: F. Villa, C. Rivera, G. Reinoso & M. Núñez (eds), *Resúmenes del VII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre Ríos y Humedales Neotropicales*. Asociación colombiana de Limnología, Ibagué.
- Vásquez-Ramos J., F. Ramírez Diaz, G. Reinoso-Florez, G. Guevara-Cardona. (2010). Distribución espacial y temporal de los tricópteros inmaduros en la cuenca del río Totare (Tolima-Colombia). *Caldasia* 32 (1): 129-148.
- Vásquez-Ramos, J. & Reinoso, G. (2012). Estructura de la fauna béntica en corrientes de los Andes colombianos. *Revista Colombiana de Entomología* 38 (2): 351-358.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of  $\beta$ -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12:545-552.
- Verberk, W.C.E.P., Bilton, D.T., Calosi, P. & Spicer, J.I. (2011) Oxygen supply in aquatic ectotherms: partial pressure and solubility together explain biodiversity and size patterns. *Ecology*, 92, 1565–1572.
- Verberk, W.C.E.P., Sommer, U., Davidson, R.L. & Viant, M.R. (2013) Anaerobic metabolism at thermal extremes: a metabolomic test of the oxygen limitation hypothesis in an aquatic insect. *Integrative and Comparative Biology*, 53, 609–619.
- Villada-Bedoya, S., Triana-Moreno, L.A. & Gomes-Días, L. (2017). Grupos funcionales alimentarios de insectos acuáticos en quebradas andinas afectadas por agricultura y minería. *Caldasia*, v. 39, n. 2, p. 370-387.

- Villalobes, M., Guzman-Danilo, De J., Urribarri, P., Lopez, C. & Rincon, J. E. (1997). Leaf litter decomposition in a tropical intermittent stream (Zulia State, Brazil). – *Boletín del Centro Investigaciones Biológicas Universidad del Zulia* 31: 121–134.
- Villareal, H., Álvarez, M. Córdoba, S. Escobar, F. Fagua, G. Gast, F. Mendoza, H. Ospina M. & Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt*. Bogotá, Colombia. 236 p.
- Voshell, J.R. (2002). A guide to common freshwater invertebrates of North America. Blacksburg: The McDonald y Woodward Publishing Company.
- Wallace, J. B. & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 41, 115-139.
- Wang, J., Soininen, J., Zhang, Y., Wang, B., Yang, X. & Shen, J. (2011). Contrasting patterns in elevational diversity between microorganisms and macroorganisms. *Journal of Biogeography*, 38, 595–603.
- Ward, J.V., & Stanford, J.A., (1983). *The intermediate disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic systems*. In: Fontaine, T.D., Bartell, S.M. (Ed.), *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Sciences, Ann Arbor, Michigan, pp. 347–356
- Ward, J.V. (1989). The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*. 8: 2–8; 37:130–137.
- Ward JV, Tockner K, Arscott DB, Claret C. (2002). Riverine landscape diversity. *Freshwater Biol.* 47:517–539.
- Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. En M. K. Hecht, W. C. Steere, & B. Wallace, *Evolutionary Biology* (pp. 1-67). New York: Plenum Press.
- Wiggins, G. (2004). *Caddisflies: the underwater architects*. University of Toronto Press, Toronto.
- Williams PH, Gaston KJ (1994). Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biol Conserv* 67:211-217.
- Yule, C. M. (1996). Trophic relationships and food webs of the benthic invertebrate fauna of two aseasonal tropical streams on Bougainville Island, Papua New Guinea. – *J. Tropic. Ecol.* 12: 517– 534.
- Zúñiga, M.C. (2010). Diversidad, distribución y ecología del orden Plecoptera (Insecta) en Colombia, con énfasis en Anacroneuria (Perlidae). *Momentos de Ciencia* 7:(2).
- Zúñiga, M. del C., Chará, J., Giraldo, L. P., Serna, A. M. C., & Pedraza, X. (2013). Composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en pequeñas quebradas de la región andina colombiana, con énfasis en la entomofaunal. *Dugesiana*, 20(2), 263-277.

## ANEXO 1.

Caracterización de los 30 puntos de muestreo, Grupo A (400msnm), Grupo B (800msnm), Grupo C (1200msnm), Grupo D (1600msnm) y Grupo E (2000msnm). ubicación (coordenadas y veredas), altitud, nombre, orden, uso del suelo, porcentaje del principal componente de la vegetación ribereña, porcentaje del principal sustrato B: Bloque, C: Cantos, G: Grava, A: Arena, M: MOPG, área de conservación (DCSAC: Distrito de conservación de suelos y aguas del Caquetá; RFA: Reserva Forestal de la Amazonía) y vertimientos asociados. Se presentan los valores obtenidos de riqueza específica, abundancia y riqueza verdadera de Jost.

Punto	Ubicación (Coordenadas)	Altitud (msnm)	Nombre	Orden	Riqueza específica	Abundancia	Riqueza verdadera Jost	Uso del suelo	Sombra	Sustrato dominante	Áreas de conservación	Vertimiento
A1	-75,62157 / 1,68923 Vereda El Limón (oriente) y San Luis (occidente)	397	Río Hacha	3	29	149	15,50	Bosque 70% arboles	0,7	50% B	DCSAC	Si (rural)
A2	-75,67094 / 1,62259 Vereda La Conga (oriente) y Damas Arriba (occidente)	401	Quebrada La Yuca	1	2	6	2,00	Pastoreo 50% pastos	0,3	40% C	DCSAC	No
A3	-75,67218 / 1,61707 Vereda La Conga (oriente) y Damas Arriba (occidente)	400	Quebrada La Yuca	1	36	140	26,34	Agricultura 70% pastos	0,3	50% B	DCSAC	No
A4	-75,6102 / 1,65043 Vereda Sebastopol (oriente) y La primavera (occidente)	317	Río Hacha	3	38	207	19,83	Bosque 70% arboles	0,6	35% A 35% C	DCSAC	Si (rural)
A5	-75,52957 / 1,56259 Vereda San José de Canelos	252	Río Orteguaza	3	4	19	2,08	Pastoreo 70% arboles	0,3	70% A	DCSAC	Si (urbano)
A6	-75,5439 / 1,663 Vereda Alto Brasil (Occidente)	317	Río Orteguaza	1	15	37	10,10	Agricultura 90% arboles	0,9	50% C	DCSAC	No

B1	-75,66871 / 1,72662 Vereda El Caraño (oriente) y Villaraz (occidente)	819	Río Caraño	2	18	54	11,26	Pastoreo 80% arboles	0,4	60% B	DCSAC	No
B2	-75,65329 / 1,77458 Vereda Santa Elena (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	860	Río Hacha	2	24	77	15,63	Bosque 70% arboles	0,7	40% B 30% C	DCSAC	No
B3	-75,69252 / 1,70533 Vereda Las Doradas Altas	855	Quebrada Las Doradas	1	21	70	16,46	Pastoreo 70% arboles	0,4	50% B	DCSAC	No
B4	-75,64252 / 1,7341 Vereda Horizonte (oriente) y La Paz (occidente)	603	Río Hacha	3	20	100	12,13	Pastoreo 70% arboles	0,7	40% B 30% C	DCSAC	No
B5	-75,64597 / 1,72914 Vereda Avenida El Caraño	602	Río Hacha	3	15	233	3,64	Pastoreo 70% arboles	0,7	40% B 30% C	DCSAC	Si (rural)
B6	-75,65065 / 1,73842 Vereda Horizonte (oriente) y Avenida El Caraño (occidente)	644	Río Caraño	2	26	73	14,28	Pastoreo 70% arboles	0,7	50% B	DCSAC	No
C1	-75,66383 / 1,81067 Vereda Sucre (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1214	Río Hacha	2	22	143	9,48	Pastoreo 80% arboles	0,6	60% B	RFA	No
C2	-75,6588 / 1,81463 Vereda Sucre (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1271	Río Hacha	1	28	109	15,61	Agricultura 40% pastos	0,8	60% B	RFA	No



C3	-75,65534 / 1,80533 Vereda Sucre (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1181	Río Hacha	2	23	95	11,26	Bosque 90% arboles	0,7	60% B	DCSAC	No
C4	-75,64637 / 1,794932 Vereda Sucre (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1023	Río Hacha	1	18	44	12,18	Pastoreo 60% pastos	0,5	60% B	DCSAC	No
C5	-75,65041 / 1,787819 Vereda Sucre (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1000	Río Hacha	2	29	170	18,36	Pastoreo 60% arboles	0,2	60% B	DCSAC	No
C6	-75,63946 / 1,770696 Vereda Santa Elena	1000	Río Hacha	1	7	55	4,90	Pastoreo 60% arboles	0,2	60% B	DCSAC	No
D1	-75,66923 / 1,843477 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1680	Río Hacha	1	19	49	11,22	Bosque 100% arboles	1	60% B	RFA	No
D2	-75,6578 / 1,850671 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1532	Quebrada Tarqui	1	9	85	3,02	Bosque 100% arboles	1	60% B	RFA	No
D3	-75,71900 / 1,72807 Vereda Las Doradas	1775	Río Bodoquero	1	10	158	4,38	Bosque 70% arbustos	0,7	50% G	RFA	No
D4	-75,71761 / 1,70065 Vereda Las Doradas	1412	Quebrada Las Doradas	1	5	21	2,92	Bosque 80% arboles	0,8	60% B	RFA	No

D5	-75,71891 / 1,70797 Vereda Las Doradas	1437	Quebrada Las Doradas	1	12	112	5,86	Bosque 90% arboles	0,8	60% B	RFA	No
D6	-75,66737 / 1,83504 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1428	Quebrada Tarqui	2	23	136	14,70	Pastoreo 50% pastos	0,8	50% B	RFA	No
E1	-75,7659 / 1,74739 Vereda El Caraño (oriente)	1975	Río Bodoquero	1	9	38	5,93	Bosque 90% arboles	0,9	60% B	RFA	No
E2	-75,67938 / 1,87935 Vereda El Caraño (oriente)	2255	Río Bodoquero	1	22	52	15,86	Bosque 90% arboles	0,9	50% B	RFA	No
E3	-75,67992 / 1,87203 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	2109	Río Hacha	1	29	348	9,50	Bosque 90% arboles	0,9	50% B	RFA	No
E4	-75,67262 / 1,86636 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1911	Quebrada La Ruidosa	1	1	33	1,00	Bosque 90% arboles	0,9	60% B	RFA	No
E5	-75,66583 / 1,86067 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1957	Quebrada N.I.	1	11	155	3,27	Bosque 100% arboles	1	60% B	RFA	No
E6	-75,66611 / 1,85272 Vereda Tarqui (oriente) y Zona de Bosque (occidente)	1859	Quebrada N.I.	1	30	260	12,44	Bosque 100% arboles	1	60% B	RFA	No

## ANEXO 2.

Base de datos con la abundancia de los taxones colectados en cada punto de muestreo agrupados. Se incluye la clasificación de 4 Grupos de Alimentación Funcional (De: Depredador; Fg Fragmentador; Ra: Raspador; Re: Recolector) de 45 géneros de la clase Insecta según la literatura del trópico: (1). Chará-Serna et al. 2010, (2). Tomanova et al. 2006, (3) Granados-Martínez 2013, (4) Longo & Blanco, 2013, (5) Mota & Uieda, 2004.

GENERO, SUBFAMILIA*	GAF	200-600 msnm						600-1000 msnm						1000-1400 msnm						1400-1800 msnm						1800-2200 msnm					
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	B1	B2	B3	B4	B5	B6	C1	C2	C3	C4	C5	C6	D1	D2	D3	D4	D5	D6	E1	E2	E3	E4	E5	E6
<i>Laccophilus</i>	De5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	19	0
Driopidae N.D		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cylloepus</i>	Re3	0	0	1	2	0	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	9	
<i>Phanocerus</i>	Fg4	0	0	12	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	
<i>Austrolimnius</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	4	0	0	0	0	4	
<i>Microcylloepus</i>	Re2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	10	4	0	0	1	0	1	
<i>Macrelmis</i>	Fg4	5	0	3	5	0	0	2	2	4	1	0	2	0	0	3	1	3	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	
<i>Huleechius</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	5	0	0	0	0	0	0	0	20	
<i>Neocylloepus</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Stethelmis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Notelmis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Heterelmis</i>	Fg4	22	0	2	22	0	2	0	7	3	22	78	4	0	0	0	6	14	17	1	60	58	13	0	12	14	1	1	33	102	19
<i>Hexanchorus</i>		0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	122	9	0	0	9	1	2	9	0	0	21	0	0	0	0	0	1	0	4	
<i>Pseudodisersus</i>	Ra3	3	0	0	3	0	0	0	1	0	3	1	0	0	2	0	0	0	7	0	0	60	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Disersus</i>	Fg4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Hexacylloepus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Roraima</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	
<i>Andogyrus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hydrophilidae N.D		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
<i>Hydrocanthus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Psephenus</i>	Ra2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8	0	1	2	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Anchytarsus</i>	Fg1	4	0	4	4	0	1	0	8	0	1	1	0	19	4	36	12	4	0	5	0	3	0	0	12	0	3	10	0	3	
<i>Scirtes</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	
Staphylinidae N.D		0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Blephariceridae N.D		3	0	0	3	0	0	0	2	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	
<i>Atrichopogon</i>	Re1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

<i>Bezzia</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0		
<i>cf. Probezzia</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
Chironominae*		33	0	2	33	15	1	0	16	0	12	0	0	54	12	3	1	24	0	1	0	4	0	5	12	0	1	78	0	0	17
Orthoclaadiinae*		8	0	3	8	0	7	0	1	0	7	1	0	3	3	6	1	7	3	14	5	5	0	30	1	0	10	122	0	0	9
Tanypodinae*		2	0	2	6	0	8	0	0	0	0	0	1	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	7	
Dolichopodidae N.D		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Dixella</i>	Re1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hemerodromia</i>	Ra3	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	2	0	4	0	0	4	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Chelifera</i>	D2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	4	0	0	1	
Muscidae N.D		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Psychoda</i>	Re5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Maruina</i>	Re2	0	3	3	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pericomas</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	9	0	0	0	0	0	
<i>Simulium</i>	Re1	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	4	0	0	8	0	1	17
<i>Hexatoma</i>	D1	1	3	3	1	0	2	3	0	2	0	0	1	18	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Molophilus</i>	Re3	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Tipula</i>	Fg1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Callibaetis</i>		0	0	2	0	0	0	4	0	5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	7	0	0	0	0	0	
<i>Camellobaetidius</i>	Re3	14	0	13	14	0	0	1	10	2	7	0	1	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Baetodes</i>	Re1	1	0	2	1	0	0	1	1	4	1	0	1	0	9	1	3	4	0	3	0	0	0	0	2	0	0	9	0	0	6
<i>Farrodes</i>	Re1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	
<i>Thraulodes</i>	Re1	1	0	2	11	0	0	7	3	9	1	2	1	3	0	0	2	5	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Terpides</i>		1	0	8	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Traverella</i>		2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Leptohyphes</i>	Re1	0	0	12	25	0	7	1	4	3	2	0	1	2	24	0	3	16	0	0	0	0	0	0	2	0	0	12	0	0	8
<i>Tricorythodes</i>	Fg1	1	0	2	8	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
<i>Lachlania</i>	Re3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	3	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	10	0	0	90
<i>Corydalus</i>	D2	1	0	1	1	0	0	1	2	3	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	1	0	0	0
<i>Anacroneuria</i>	D1	3	0	12	13	0	0	17	2	12	14	0	22	3	7	0	1	8	0	0	0	0	0	10	22	0	0	19	0	0	3
<i>Phylloicus</i>	Fg1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	2	4	0	0	0
<i>cf. Mortoniella</i>	Ra2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	13	0	0	0	0	0	1	2	0	0	3	0	0	0
<i>Neoatopsyche</i>		1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Helycopsyche</i>	Re1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0			
<i>Leptonema</i>	Fg1	5	0	4	5	0	0	2	0	4	0	0	5	6	3	0	0	6	0	0	0	0	0	3	0	4	22	0	0	5	
<i>Smicridea</i>	Fg1	12	0	6	12	0	1	2	2	2	3	0	1	9	11	4	3	24	0	2	0	0	0	0	7	0	6	7	0	0	12
<i>Ochrotrichia</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Metrichia</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Atanatolica</i>	Re1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Grumichela</i>	Ra2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43	22	0	0	0	0	0	0	
<i>cf. Oecetis</i>	D1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Nectopsyche</i>	Fg1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Chimarra</i>	Re3	2	0	4	2	0	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Cyrnellus</i>		0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Belostoma</i>	D5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Potamobates</i>		0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>cf. Ovatametra</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cryphocricos</i>		1	0	3	1	0	0	3	0	4	0	0	2	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Limnocois</i>	D1	0	0	6	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Raghovelia</i>	Re1	9	0	8	5	1	0	3	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	3
<i>Anax</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Argia</i>		0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hetaerina</i>	D1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Progomphus</i>	D1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Elasmothermis</i>		0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>cf. Miathyria</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>cf. Brachymesia</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Palaemnema</i>		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Polythore</i>	D1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	
<i>cf. Dugesia</i>		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Naididae N.D.		6	0	1	6	2	2	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	0	0	2	0	4	2	1	0	0	0	
Haemopidae N.D.		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Acari N.D.		2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1		
Planorbiidae N.D.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Hydrobiidae N.D.		1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

### ANEXO 3. RESULTADOS DE PRUEBAS ESTADÍSTICAS

#### 1. Prueba de Normalidad Shapiro-Wilk

VARIABLE	ESTACIÓN	Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.
RIQUEZA	400msnm	,881	6	,275
	800msnm	,986	6	,978
	1200msnm	,899	6	,371
	1600msnm	,938	6	,640
	2000msnm	,917	6	,486
ABUNDANCIA	400msnm	,885	6	,294
	800msnm	,699	6	,006
	1200msnm	,955	6	,783
	1600msnm	,969	6	,888
	2000msnm	,861	6	,194
JOST	400msnm	,931	6	,586
	800msnm	,861	6	,192
	1200msnm	,987	6	,979
	1600msnm	,850	6	,159
	2000msnm	,971	6	,902

#### 2. Prueba de Homogeneidad de Varianzas Estadístico de Levene

	Estadístico			Sig.
	de Levene	df1	df2	
RIQUEZA	6,153	4	25	,001
JOST	2,242	4	25	,093
ABUNDANCIA	3,287	4	25	,027

### 3. Prueba ANOVA de un factor

		<b>ANOVA</b>				
		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
RIQUEZA	Entre grupos	294,000	4	73,500	,711	,592
	Dentro de grupos	2585,500	25	103,420		
	Total	2879,500	29			
JOST	Entre grupos	168,229	4	42,057	1,078	,388
	Dentro de grupos	975,098	25	39,004		
	Total	1143,328	29			
ABUNDANCIA	Entre grupos	12498,200	4	3124,550	,462	,763
	Dentro de grupos	169201,000	25	6768,040		
	Total	181699,200	29			

### 4. Prueba de comparaciones multiples Post-hoc de Tukey

Variable dependiente	(I) ESTACIÓN	(J) ESTACIÓN	Diferencia de medias (I-J)
<b>RIQUEZA</b>	400msnm	800msnm	,000
		1200msnm	-,500
		1600msnm	7,667
		2000msnm	3,667
	800msnm	400msnm	,000
		1200msnm	-,500
		1600msnm	7,667
		2000msnm	3,667
	1200msnm	400msnm	,500
		800msnm	,500
		1600msnm	8,167
		2000msnm	4,167
	1600msnm	400msnm	-7,667
		800msnm	-7,667
		1200msnm	-8,167
		2000msnm	-4,000
2000msnm	400msnm	-3,667	
	800msnm	-3,667	
	1200msnm	-4,167	
	1600msnm	4,000	

Variable dependiente	(I) ESTACIÓN	(J) ESTACIÓN	Diferencia de medias (I-J)
<b>JOST</b>	400msnm	800msnm	,40833
		1200msnm	,67667
		1600msnm	5,62500
		2000msnm	4,64167
	800msnm	400msnm	-,40833
		1200msnm	,26833
		1600msnm	5,21667
		2000msnm	4,23333
	1200msnm	400msnm	-,67667
		800msnm	-,26833
		1600msnm	4,94833
		2000msnm	3,96500
	1600msnm	400msnm	-5,62500
		800msnm	-5,21667
		1200msnm	-4,94833
		2000msnm	-,98333
	2000msnm	400msnm	-4,64167
		800msnm	-4,23333
		1200msnm	-3,96500
		1600msnm	,98333



Variable dependiente	(I) ESTACIÓN	(J) ESTACIÓN	Diferencia de medias (I-J)
<b>ABUNDANCIA</b>	400msnm	800msnm	-8,167
		1200msnm	-9,667
		1600msnm	-,500
		2000msnm	-54,667
	800msnm	400msnm	8,167
		1200msnm	-1,500
		1600msnm	7,667
		2000msnm	-46,500
	1200msnm	400msnm	9,667
		800msnm	1,500
		1600msnm	9,167
		2000msnm	-45,000
	1600msnm	400msnm	,500
		800msnm	-7,667
		1200msnm	-9,167
		2000msnm	-54,167
	2000msnm	400msnm	54,667
		800msnm	46,500
		1200msnm	45,000
		1600msnm	54,167