



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE AGRONOMIA



POSTGRADO EN ENTOMOLOGIA

**Tesis Doctoral:**

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS  
BENTÓNICOS EN DISTINTOS TIPOS DE ARREGLOS  
HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE**

A ser presentada ante la Ilustre  
Universidad Central de Venezuela  
por  
**MSc. Belkys Yubiry Pérez García**

Bajo la tutoría del  
**Dr. Samuel Enrique Segnini Flores**  
Universidad de los Andes

**Diciembre 2015**

## CONTENIDO

<b>RESUMEN .....</b>	<b>10</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL .....</b>	<b>13</b>
<b>CAPÍTULO 1: ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.....</b>	<b>26</b>
1.1. <b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>26</b>
1.2. <b>MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>29</b>
1.2.1. Área de estudio.....	29
1.2.2. Periodos de muestro.....	32
1.2.3. Selección de sitios de muestreo.....	32
1.2.4. Diseño del Muestreo.....	33
1.2.5. Procedimiento estadístico.....	35
1.3. <b>RESULTADOS.....</b>	<b>37</b>
1.3.1. Identificación de los tipos de tramos.....	37
1.3.2. Componente abiótico de los tramos.....	41
1.3.3. Caracterización fisicoquímica de los tramos .....	46
1.3.4. Caracterización de los hábitats dentro de cada tramo.....	55
1.4. <b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>58</b>
1.4.1. De los tramos .....	58
1.4.2. De los hábitats o unidades del cauce.....	61
1.5. <b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>64</b>
1.6. <b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>66</b>
<b>CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.....</b>	<b>70</b>
2.1. <b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>71</b>
2.2. <b>MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>75</b>
2.2.1. Colecta de macroinvertebrados bentónicos .....	76
2.2.2. Análisis Estadísticos.....	77
2.3. <b>RESULTADOS.....</b>	<b>79</b>
2.3.1. Distribución porcentual de taxa .....	79
2.3.2. Estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos en los tramos.....	82
2.3.3. Variación espacial de los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a nivel de los tramos .....	90
2.3.4. Variación temporal de la densidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a nivel de los tramos .....	95
2.3.5. Composición de Grupos Funcionales a nivel de los tramos .....	97
2.3.5.1. Distribución Porcentual.....	97
2.3.5.2. La composición de Grupos Funcionales.....	98
2.3.5.3. Variación temporal y espacial de los Grupos Funcionales .....	100
2.4. <b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>104</b>
2.4.1. De la distribución porcentual.....	104
2.4.2. De la variación espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados.....	111
2.4.3. De la variación espacial de los atributos biológicos que describen a las comunidades de macroinvertebrados bentónicos .....	115

2.4.4. De la organización comunitaria a nivel de hábitats entre tramos....	119
2.4.5. De los grupos funcionales. ....	120
<b>2.5. CONCLUSIONES. ....</b>	<b>124</b>
<b>2.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>127</b>
 <b>CAPÍTULO 3: DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS MACROINVERTEBRADOS BENTONICOS A ESCALA DEL HÁBITAT EN DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.....</b> 135	
<b>3.1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>136</b>
<b>3.2. MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>141</b>
3.2.1. Area de estudio.....	141
3.2.2. Colecta de macroinvertebrados bentónicos. ....	142
3.2.3. Medición de variables abióticas de las unidades de hábitat. ....	143
3.2.4. Análisis Estadísticos.....	144
<b>3.3. RESULTADOS.....</b>	<b>145</b>
3.3.1. Variación espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de las unidades de hábitats dentro de cada tipo de tramo.....	145
3.3.4. Densidad taxa específica a nivel de las unidades de hábitats dentro de cada tramo.....	154
<b>3.4. DISCUSIÓN .....</b>	<b>163</b>
3.4.1. Variación espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de los hábitats o unidades del cauce. 164	
3.4.2. Variación espacial de otros atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de hábitat o unidades del cauce. 166	
3.4.3. Densidad taxa específica a nivel de los hábitats o unidades de canal dentro de cada tramo.....	169
3.4.3.1. Taxa de aguas rápidas (rápidos). ....	170
3.4.3.2. Taxa de aguas lentas (remansos). ....	175
3.4.3.3. Taxa sin preferencias por algún tipo de hábitats. ....	177
3.4.4. Comparación de Grupos Funcionales entre hábitats dentro de cada tramo. 179	
<b>3.5. CONCLUSIONES .....</b>	<b>182</b>
<b>3.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>185</b>
 <b>RECOMENDACIONES .....</b>	<b>191</b>
 <b>APENDICE A: DISEÑO DEL MUESTREO PARA LAS ESCALAS ESPACIALES DEL TRAMO Y EL HÁBITAT EN LAS CUALES SE TOMARON LOS DATOS ABIÓTICOS Y BIÓTICOS.....</b> 194	
 <b>APENDICE B: CARACTERIZACIÓN HIDROGEOMORFOLÓGICA Y FISICOQUÍMICA DE LOS TRAMOS .....</b> 195	
 <b>APENDICE C: CARACTERIZACIÓN COMUNITARIA A NIVEL DE LOS TRAMOS .....</b> 196	
 <b>APENDICE D: CARACTERIZACIÓN COMUNITARIA A NIVEL DE LOS HÁBITATS .....</b> 199	

## INDICE DE FIGURAS

### INTRODUCCIÓN GENERAL

- Figura 1.** Progresión idealizada de los tipos de tramos a lo largo del perfil longitudinal de un curso de agua. Tomado de Montgomery & Buffington (1997): pag. 603.....19
- Figura 2.** Unidades del Cauce (hábitats) propuestas por Hawkin *et al.* (1993) (tomado y traducido de Bisson *et al.* 2007: pag 33).....22

### CAPÍTULO 1: ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.

- Figura 1.1.** Organización jerárquica de un sistema lótico (Tomado y modificado de Frissell *et al.* 1986).....27
- Figura 1.2.** Mapas temáticos de a) Venezuela indicando ubicación del Estado Yaracuy, b) Estado Yaracuy, mostrando ubicación de la Hacienda La Guáquira, c) ordenes del río Guáquira y sus tributarios y sitios de muestreo (círculos), y d) la Hacienda La Guáquira, mostrando la red hidrográfica (azul), cotas de nivel (negras) y áreas transformadas del paisaje (amarillo: áreas naturales, verdes: conucos, violeta: cultivos de cacao, gris: ganadería).....30
- Figura 1.3.** Valores promedios de precipitación registrados en la Estación Meteorológico de la Marroquina, desde 1970 hasta 2007. Datos disponibles en [http://www.inameh.gob.ve/mensual/info\\_climatologica\\_reporte.php](http://www.inameh.gob.ve/mensual/info_climatologica_reporte.php). Las barras corresponden a la desviación standard.....31
- Figura 1.4.** Fotografía de los tipos de Tramos estudiados. En el río Guáquira: a) Rápidos-Remansos b); Lecho-Plano y en el río La Herrera: c) Escalón-Remanso y d) Cascada.....40
- Figura 1.5.** Ordenamiento de los tramos presentes en los ríos Guáquira y la Herrera, mediante el Escalamiento Multidimensional No Métrico (stress: 0,2527) en función de la fecha de muestreo y las variables morfométricas y fisicoquímicas: Rápidos-Remansos (■, cuadrado relleno) y Lecho-Plano (O, círculos) para el Río La Guáquira; Escalón-Remanso (+, cruces) y Cascada (X, estrellas), para la Herrera.....48
- Figura 1.6.** Ordenamiento de los tramos presentes en los ríos Guáquira y la Herrera mediante el Análisis de Componentes Principales, en función de la fecha de muestreo y algunas variables hidráulicas (morfométricas), la conductividad y la materia orgánica. Rápidos-Remansos (■, cuadrado relleno) y Lecho-Plano (O, círculos) para el Río La Guáquira; Escalón-Remanso (+, cruces) y Cascada (X, estrellas), para la Herrera. Cada punto está identificado por las iniciales del mes de muestreo y el número de la muestra.....49
- Figura 1.7.** Dispersión de los valores de concentración de la Materia Orgánica Particulada Fina (F) y la Materia Orgánica Particulada Gruesa (G) en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira. Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,01$ ).....54

## CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL

- Figura 2.1.** Esquema del muestreo en la sección escogida del tramo. : Unidad de muestra de remansos, : unidad de muestra de corrientes, : unidad de muestra de rápidos. Esquema tomado de <http://www.niwa.co.nz/node/88867> ..... 77
- Figura 2.2.** Distribución porcentual de Órdenes de **Insecta** y otros macroinvertebrados (no **Insecta**) en los tramos de la microcuenca del Río Guáquira. RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remanso y C: Cascada..... 80
- Figura 2.3.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados bentónicos** a nivel del tramo mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1395). Rápidos-Remansos (cuadrados), Lecho-Plano (círculos), Escalón-Remanso (cruces) y Cascada (asteriscos)..... 86
- Figura 2.4.** Ordenamiento de la comunidad de **Ephemeroptera** a nivel del tramo mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,298). Rápidos-Remansos (cuadrados), Lecho-Plano (círculos), Escalón-Remanso (cruces) y Cascada (asteriscos)..... 87
- Figura 2.5.** Ordenamiento de la comunidad de **Trichoptera** a nivel del tramo mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1835). Rápidos-Remansos (cuadrados), Lecho-Plano (círculos), Escalón-Remanso (cruces) y Cascada (asteriscos)..... 88
- Figura 2.6.** Densidad de Organismos en los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira durante el período de muestreo. a) macroinvertebrados, b) Ephemeroptera y c) Trichoptera. Tramos RR (rápidos-remansos), LP (lecho-plano), ER (escalón-Remanso) y C (Cascada). Las barras representan la densidad y la línea la precipitación (Pp). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ )..... 96
- Figura 2.7.** Distribución porcentual de **grupos funcionales** de macroinvertebrados bentónicos en tramos del río Guáquira: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) y de la quebrada la Herrera (ER: Escalón-Remanso) y C (Cascada)..... 99
- Figura 2.8.** Comparación de **Grupos Funcionales** entre tramos y a nivel de cada tipo de unidad de canal en **época de Sequía**. Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Unidades de canal: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra). Grupos Funcionales: Recolectores-Filtradores (Co-Fi), Recolectores-ramoneadores (Co-Ra), Raspadores (Rasp) y Depredadores (Depr). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ )..... 102
- Figura 2.9.** Comparación de **Grupos Funcionales** entre tramos y a nivel de cada tipo de unidad de canal en **época de Lluvias**. Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Unidades de canal: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra). Grupos Funcionales: Recolectores-Filtradores (Co-Fi), Recolectores-Ramoneadores (Co-Ra),

Raspadores (Rasp) y Depredadores (Depr). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ).....103

### **CAPÍTULO 3: LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS MACROINVERTEBRADOS BENTONICOS A ESCALA DEL HÁBITAT EN DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL**

**Figura 3.1.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** del río Guáquira en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Rápidos-Remansos (RR)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1544). Círculos vacíos (hábitats de Remansos), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).....147

**Figura 3.2.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** del río Guáquira en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Lecho-Plano (LP)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1199). Círculos vacíos (hábitats de Remansos), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).....148

**Figura 3.3.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** de la quebrada la Herrera en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Escalón-Remanso (ER)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1199). Círculos vacíos (hábitats de Remansos), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).....149

**Figura 3.4.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** de la quebrada la Herrera en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Cascada (C)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1574). Círculos vacíos (hábitats de Remansos), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).....150

## INDICE DE TABLAS

### CAPÍTULO 1: ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.

<b>Tabla 1.1.</b> Distribución de frecuencia de los meses de precipitaciones en la zona de estudio** .....	32
<b>Tabla 1.2.</b> Estadísticos descriptivos de las variables fisicoquímicas en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.....	42
<b>Tabla 1.3.</b> Estadísticos descriptivos de la Materia Orgánica en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.....	43
<b>Tabla 1.4.</b> Estadísticos descriptivos de los nutrientes en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.....	44
<b>Tabla 1.5.</b> Estadísticos descriptivos de las variables morfométricas en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.....	45
<b>Tabla 1.6.</b> Correlaciones significativas entre variables algunas hidromorfométricas y entre la materia organica considerando todos los tramos.....	48
<b>Tabla 1.7.</b> Análisis de Componentes Principales. Valores de correlación de Pearson de las variables hidráulicas junto a la conductividad y la materia orgánica, con los primeros dos componentes.....	50
<b>Tabla 1.8.</b> SIMPER. Contribución de las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas en la comparacion de los tramos del río Guáquira: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) versus los Tramos de la quebrada la Herrera: Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Los promedios corresponden a datos transformados mediante BoxCox y posteriormente normalizados.....	51
<b>Tabla 1.9.</b> Porcentaje de disimilitud obtenidos por SIMPER en la comparación tramo a tramo en función de todas las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas. Tramos del río Guáquira: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP), Tramos de la quebrada la Herrera: Escalón-Remansos (ER) y Cascada (C).....	52
<b>Tabla 1.10.</b> Comparación de las variables morfométricas y la conductividad a escala del tramo en la microcuenca del río Guáquira.....	53
<b>Tabla 1.11.</b> Variables hidráulicas y del sustrato que describen a las unidades del cauce o hábitats en cada tramo de la microcuenca del río Guáquira.....	57

**CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.**

<b>Tabla 2.1. Distribución porcentual de taxa de Ephemeroptera</b> en los tramos de la microcuenca del Río Guáquira. RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remanso y C: Cascada, TODOS: promedio de todos los tramos.....	81
<b>Tabla 2.2. Distribución porcentual de taxa de Trichoptera</b> en los tramos de la microcuenca del Río Guáquira. RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remanso y C: Cascada, TODOS: promedio de todos los tramos.....	82
<b>Tabla 2.3.</b> Comparación a escala del hábitat de la densidad de los taxa predominantes en cada tramo evaluado en la microcuenca del río Guáquira.....	89
<b>Tabla 2.4.</b> Análisis de Componentes Principales. Valores de Correlación de Pearson entre los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados y los dos primeros componentes.....	91
<b>Tabla 2.5.</b> SIMPER. Contribución de los atributos de las comunidades de macroinvertebrados a la disimilitud entre tramos de dos ríos de la microcuenca del río Guáquira.....	91
<b>Tabla 2.6.</b> Comparación entre tramos de los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados.....	92
<b>Tabla 2.7.</b> Comparación de los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados a nivel de un mismo tipo de unidad del cauce o hábitats pero entre diferentes tramos de la microcuenca del río Guáquira.....	93
<b>Tabla 2.8.</b> Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) en la comparación entre tramos de dos cuerpos de agua de la microcuenca del río Guáquira. RR (Rápidos-Remansos), LP (Lecho-Plano), ER (Escalón-Remanso) y C (Cascada), en función de la densidad de grupos funcionales. Se emplearon datos no transformados.....	99

**CAPÍTULO 3: LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS MACROINVERTEBRADOS BENTONICOS A ESCALA DEL HÁBITAT EN DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.**

<b>Tabla 3.1.</b> Número de muestras colectadas durante todo el período de muestreo en las unidades de hábitats de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.....	142
<b>Tabla 3.2.</b> ANOSIM. Comparación de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados, Ephemeroptera y Trichoptera a escala de las unidades de hábitats en los cuatro tramos evaluado en la microcuenca del río Guáquira.....	152
<b>Tabla 3.3.</b> SIMPER. Porcentaje de disimilitudes entre unidades de hábitats dentro de cada tipo de tramo en función de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros de la microcuenca del río Guáquira. Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Hábitats: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra).....	152
<b>Tabla 3.4.</b> Atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados a nivel de las unidades de hábitats dentro de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira. Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $p<0,05$ ).....	155
<b>Tabla 3.5.</b> Densidad taxa-específica de los macroinvertebrados predominantes en las unidades de hábitats de aguas rápidas dentro de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.....	157-158
<b>Tabla 3.6.</b> Densidad taxa-específica de los macroinvertebrados predominantes en las unidades de hábitats de aguas lentas dentro de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.....	159
<b>Tabla 3.7.</b> ANOSIM. Comparación de la composición de grupos funcionales entre unidades de hábitats en los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.....	160
<b>Tabla 3.8.</b> SIMPER. Contribución de los Grupos Funcionales (GF) a la disimilitud entre las unidades de hábitats de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.....	162

## RESUMEN

La regulación de la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en función de las características hidráulicas y geomorfológicas que definen al tramo y a las unidades del cauce o hábitats, ha sido ampliamente estudiada en las regiones templadas y en menor medida en la región neotropical. Sin embargo, en la mayoría de estas investigaciones la descripción física de los tramos se ha simplificado mucho o se ha basado en una caracterización muy superficial de los mismos. Puesto que la organización espacial de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos depende de las propiedades hidráulicas y morfológicas del cauce el cual da soporte a los diferentes tipos de microambientes donde se establece este tipo de fauna, en esta investigación queremos intentar probar que la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos responde al arreglo físico del cauce y a las condiciones hidráulicas. De ser cierta esta premisa los diferentes ensamblajes de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos deberían mostrar patrones espaciales y temporales en su organización estrechamente relacionados con la variación de las propiedades hidrogeomorfológica de los tramos.

Con el propósito de verificar la hipótesis planteada se caracterizó el patrón espacial y temporal de la estructura de algunos ensamblajes de comunidades de macroinvertebrados bentónicos para diferentes tipos de tramos y hábitats identificados en la microcuenca del río Guáquira. Para el logro del objetivo se utilizó la clasificación de los tramos que conforman el cauce de los ríos propuesta por Montgomery & Buffington (1997) y la clasificación de las unidades del cauce o hábitats que conforma el lecho de los ambientes fluviales propuesta por Hawkins *et al.* (1993). Basados en los dos esquemas de clasificación antes señalados, se identificaron cuatro tipos de tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Los dos primeros se ubicaron en el río Guáquira (3er. orden) y los dos últimos en el río la Herrera (1er. orden), tributario del primero. Se llevaron a cabo siete campañas de muestreo que abarcaron los períodos de sequía (enero y marzo 2012), lluvias (mayo, julio, agosto 2012) y fin de lluvias (diciembre 2011 y noviembre 2012). En cada campaña se colectó, dentro de cada tramo la fauna bentónica con una red Surber (tamaño de poro: 300µm, área: 0,0961m<sup>2</sup>) a nivel de los hábitats de remansos (Re), correderas (Co) y rápidos (Ra), y se midieron las variables morfométricas que describieron la hidráulica del tramo y del hábitat (velocidad de la corriente, profundidad, ancho y caudal); las variables de composición del sustrato tanto inorgánico (arena, grava, guijarros, cantos) como orgánico (materia orgánica particulada fina y gruesa) y las variables fisicoquímicas del agua (oxígeno disuelto, temperatura, pH, conductividad, turbidez, nítritos, nitratos y sulfatos). Los macroinvertebrados se identificaron hasta la menor resolución taxonómica, haciendo énfasis en los Órdenes Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera y Coleoptera por ser los grupos mejor estudiados en el Neotrópico. Se estimaron atributos biológicos tales como la riqueza, la densidad, la equitatividad y la diversidad, se cuantificó la densidad total por comunidad de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros y la densidad para ciertos taxones específicos. La composición taxonómica y de grupos funcionales se comparó a escala del tramo y del hábitat, mediante los métodos multivariados de Escalamiento Multidimensional no Métrico (EMNM), Análisis de Similitud (ANOSIM) y Porcentaje de Similitud (SIMPER). La evaluación de las características hidrogeomorfológicas de los tramos arrojó los siguientes resultados: las conformaciones Rápidos-Remansos y Lecho-Plano del río Guáquira fueron más disimiles entre sí, que las de

Escalón-Remanso y Cascada del río Herrera. Las variables que diferenciaron a los tramos estuvieron principalmente relacionadas a la hidráulica y al arreglo y heterogeneidad del sustrato; aunque la conductividad también fue clave en la discriminación. En cuanto a las unidades del cauce, fue posible reconocer cada tipo de hábitat como parches cuasidiscretos que se diferenciaron tanto por la velocidad de la corriente como por la acumulación de materia orgánica fina. La estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, y de los ensamblajes de efemeropteros y tricópteros, a la escala del tramo, difirió como una función de las características hidrogeomorfológicas que definieron al cauce de ambos cuerpos de agua. La composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados tendió a diferir entre tramos, siendo mayor la diferencia entre los más alejados en el gradiente longitudinal, es decir, entre Rápidos-Remansos y Cascada. Las variables abióticas que se relacionaron con la distribución espacial de la composición taxonómica fueron principalmente las hidráulicas: caudal, velocidad, ancho y profundidad, junto con la conductividad. Los atributos riqueza, densidad y diversidad también evidenciaron diferencias entre algunos tramos. En este sentido la densidad difirió entre ríos más que entre tramos y en la escala temporal sus valores disminuyeron en la época de lluvias. La distribución porcentual de los grupos funcionales pareció ajustarse a la teoría del continuo del río propuesta por Vannote *et al.* (1980). En este sentido, los fragmentadores fueron más abundantes en los tramos del río Herrera, y los recolectores y raspadores fueron más abundantes en el río Guáquira, en tanto que los depredadores mostraron pocas variaciones entre ambos ríos. A escala de los hábitats se observaron variaciones en los atributos biológicos, pero estas no fueron consistentes a lo largo de los tramos; en el caso de la composición taxonómica, esta siempre fue diferente entre remansos y rápidos al interior de los cuatro tipos de tramos seleccionados, mientras que las correderas exhibieron una composición intermedia, siendo claves las variables hidráulicas y de composición del sustrato en la distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos. En cuanto a otros atributos, se evidenció que la diversidad fue la única en diferir entre hábitats dentro de la mayoría de los tramos, y tendió a ser significativamente alta en correderas y rápidos. El tramo Cascada fue el único en exhibir diferencias entre hábitats para la mayoría de los atributos, siendo la densidad, la riqueza y la diversidad significativamente altas en los rápidos. Al evaluar las densidades taxa-específica entre hábitats se identificaron por un lado, un mayor número de taxa con preferencias por los rápidos, tales como los géneros *Baetodes*, *Thraulodes*, *Leptonema*, *Smicridea*, *Chimarra*, *Anacroneuria*, *Simulium*, *Macrelmis*, *Austrolimnius* y *Anchitarsus*, la subfamilia Orthocladiinae, entre otros; por otro lado, un menor número de taxa exclusivos de los remansos, tales como los géneros *Trichorythodes*, *Farrodes*, *Polyplectropus*, y la subfamilia Tanypodinae entre otros; y finalmente un grupo de taxa sin preferencia por algún hábitat, tales como los géneros *Xyphocentron*, *Marilia*, *Helicopsyche*, las subfamilias Chironomiinae y Tanytarsiini, la familia Ceratopogonidae y la clase Hydracarina, entre otros.

En cuanto a la composición de grupos funcionales, las diferencias entre hábitats solo fueron observables en los tramos del río la Herrera. Así tenemos que, en el tramo Escalón-Remanso su distribución pareció seguir los supuestos del modelo del continuo del río de forma que en los hábitats de este tramo dominaron los recolectores-ramoneadores seguidos de fragmentadores, raspadores, depredadores y recolectores-filtradores. Aun cuando en el río Guáquira no se observaron diferencias significativas en la densidad de grupos funcionales entre hábitats, no obstante, los raspadores tendieron a dominar en los hábitats de los

tramos Rápidos-Remansos y Lecho-Plano, seguidos de los recolectores-ramoneadores, depredadores, recolectores-filtradores y fragmentadores. Los recolectores-ramoneadores fueron el único grupo funcional que abundó en Remansos, mientras que los restantes tendieron a ser abundantes en correderas y rápidos. Este estudio evidenció la importancia de la hidrogeomorfología, sobre la organización de las comunidades bentónicas tanto a escala del tramo como de las unidades del cauce. Los procesos hidrogeomorfológicos afectan el transporte y deposición de la materia orgánica, la organización espacial de los diferentes tamaños del sustrato inorgánico, además de los gradientes de velocidad y profundidad que se expresan en los diferentes tipos de hábitats que conforman el lecho; de tal manera que, la organización de las comunidades responde tanto a las variables abióticas locales como a los procesos hidrogeomorfológicos que operan a mayor escala.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Los cuerpos de aguas corrientes tienen un papel preponderante en el mantenimiento del equilibrio de la Biosfera. Los ríos forman parte importante del ciclo del agua en la naturaleza, son vía principal del flujo e intercambio de nutrientes entre los ecosistemas ribereños y son una de las fuentes de suministro de agua más importantes para los grandes depósitos naturales, como lagos y lagunas. Igualmente los cuerpos de agua han sido utilizados por el hombre para obtener el agua necesaria para satisfacer sus necesidades biológicas y domésticas, mantener y desarrollar diversas servicios como son: las actividades agropecuarias, la generación de energía a partir de la fuerza hidráulica, la movilización de personas y productos, así como la recolección y transporte de desechos. En otras palabras, la vida en la naturaleza así como el desarrollo y mantenimiento de las sociedades humanas están indisolublemente ligados a la existencia de fuentes de agua, especialmente de las aguas corrientes. Sin embargo resulta paradójico que en la medida que los cuerpos de agua corriente más benefician al hombre, su deterioro es cada vez mayor, debido al uso y manejo inadecuado de sus recursos, lo que se evidencia de muchas formas, como lo son: la extracción excesiva de agua para usos agrícolas, pecuarios y mineros, la alteración del régimen natural del flujo, la fragmentación del paisaje ribereño y de las cuencas, los cambios de los uso de la tierra, las quemas, la contaminación, la construcción de grandes obras de infraestructura, la introducción de especies no nativas y el desarrollo de los centros urbanos, cuya expansión afecta a los cuerpos de agua corriente de diversas maneras en cuanto a su hidrología, geomorfología, calidad química del agua y equilibrio biótico (Allan & Flecker 1993, Dudgeon *et al.* 2006, Palmer *et al.* 2009, Poff *et al.* 2010). Desde el punto de vista biológico, la

consecuencia principal ha sido, entre otras, la disminución de biodiversidad por la alteración de procesos básicos que la sustentan tales como, el ciclado y toma de nutrientes, la producción primaria y secundaria; las alteraciones en la cadena trófica y la desaparición del hábitat natural de muchas especies (Allan & Flecker 1993, Dudgeon *et al.* 2006, Poff *et al.* 2010).

Al considerar la biodiversidad de organismos que habitan las aguas corrientes, se tiene que los macroinvertebrados bentónicos conforman uno de los grupos más importantes debido a su papel preponderante en la estructuración y dinamismo de estos ecosistemas. Entre sus funciones importantes se pueden mencionar las siguientes: a) aumentan la tasa de descomposición de la materia orgánica liberando sus nutrientes; b) actúan como eslabones tróficos intermediarios entre los productores primarios y consumidores siendo alimento de vertebrados y de otros invertebrados; c) controlan mediante la herbivoría y la depredación, los procesos y parámetros poblacionales de sus presas; y d) aumentan la tasa de transferencia de nutrientes y gases desde el cuerpo de agua hacia los ecosistemas terrestres (Covich *et al.* 1999, Segnini 2003). Por estas razones, los macroinvertebrados bentónicos han sido estudiados con diferentes enfoques y propósitos: el conocimiento de las historias de vida de las diferentes especies, las relaciones intra e inter especies, la dinámica de sus poblaciones, la estructura y funcionamiento de sus comunidades y ensamblajes, las relaciones con otros ambientes, el efecto del impacto humano, y otros. Todos estos conocimientos permiten, entre otras cosas, implementar prácticas sustentables de manejo de cuencas y desarrollar estudios sobre el efecto de los cambios climáticos (Palmer *et al.* 2009, Poff *et al.* 2010, Woodward *et al.* 2010), las transformaciones del paisaje ribereño (Palmer *et al.* 2009), el biomonitoring de la calidad del agua (Bonada *et al.* 2006b) y la restauración de los ecosistemas lóticos degradados (Bond & Lake

2003). Esta amplia diversidad de propósitos, requiere de un buen conocimiento del hábitat físico que les sirve de continente, no sólo por ser el soporte de las diferentes poblaciones de macroinvertebrados bentónicos, sino por las múltiples interacciones que se establecen entre la biota y las variables hidráulicas, geomorfológicas y químicas que caracterizan el hábitat fluvial.

Considerando que los cauces de los ríos son sistemas que cambian en el espacio y el tiempo, por diversas causas como: la topografía del paisaje, las características de sustrato de fondo, el transporte de sedimentos y el flujo hídrico, es necesario utilizar algún sistema de clasificación de los ríos que permita entre otras cosas, simplificar la descripción y comparación de los cambios temporales y espaciales de las características físicas de los distintos tipos de cauces; extrapolar los resultados obtenidos a otras áreas ambientalmente similares; evaluar las alteraciones de la estructura del cauce fluvial por el impacto de factores de perturbación; medir su capacidad de recuperación y caracterizar hidromorfológicamente los hábitats de la biota acuática y su influencia sobre su abundancia y distribución (Bisson *et al.* 2007).

Existen varios sistemas de clasificación de los ríos, sin embargo en esta investigación nos enfocaremos en los dos que consideramos más adecuados a los fines de este estudio. El primero es el sistema propuesto por Montgomery y Buffington (1997) que caracteriza los ambientes lóticos en una escala espacial intermedia entre la cuenca de hidrográfica y las pequeñas unidades hidromorfológicas que sirven de hábitat para la biota bentónica. El segundo es el sistema propuesto por Hawkins *et al.* (1993) para clasificar estas unidades de hábitat.

El sistema de clasificación para los cauces fluviales propuesto por Montgomery & Buffington (1997) vincula la morfogénesis del paisaje hidrográfico con los procesos geofluviales (erosión, transporte y deposición) que ocurren en las cuencas de montaña. Este sistema se basa en la clasificación de los *tramos del cauce*, que son trechos continuos de un curso de agua con una longitud que es entre 10 y 20 veces más grande que su ancho. Los autores definen tres tipos primarios de tramos en función del tipo de sustrato del fondo: i) Tramos con lechos rocosos, que son característicos de cursos de agua confinados al fondo de los valles, limitados por laderas muy inclinadas y por la presencia de grandes afloramientos rocosos que determinan su morfología. Carecen de sedimentos aluviales y coluviales debido a su gran inclinación y alta capacidad de arrastre del material sólido por las fuertes corrientes. Estos cauces pueden estar presentes en diversas zonas de la red hidrográfica; ii) Tramos de lechos coluviales, que están presentes en las pequeñas corrientes de cabeceras de las cuencas hidrográficas. Acumulan mucho material de origen coluvial en sus lechos debido a su limitada capacidad para socavar, erosionar y transportar sedimentos. Sin embargo algunos eventos temporales como las precipitaciones intensas pueden acarrear este material depositado hacia las zonas bajas; y por último iii) Tramos de lechos aluviales, que se presentan en vertientes de pendiente moderada, con un sustrato de fondo formado por material que es frecuentemente removido y transportado por las corrientes de agua hacia las zonas más bajas. La forma y dimensiones de estos cauces se modifican continuamente por la acción de la erosión, transporte y deposición de sedimentos.

Un tramo aluvial puede presentar distintas configuraciones morfológicas que dependen de varios factores como son: su ubicación en el gradiente altitudinal, la pendiente, el predominio de los tamaños de sustratos inorgánicos, el arreglo físico

del lecho y la topografía ribereña. Montgomery & Buffington (1997) reconocieron cinco tipos de tramos aluviales: 1) Cascadas, 2) Escalones-Remansos, 3) Lecho-Plano 4) Rápidos-Remansos y 5) Dunas-Rizos. Un tipo adicional de tramo, denominado por los autores de Morfología Forzada, se origina por la formación de pozos, barras y escalones, como consecuencia de la interrupción al libre flujo de agua por la acumulación de escombros naturales como troncos, ramas, hojas y sedimentos. Posteriormente, Buffington *et al.* (2003) incorporan otro tipo de tramo: el Tramo Trenzado. A continuación se describe brevemente la hidrogeomorfología de cada uno de los tramos mencionados siguiendo la propuesta de Montgomery & Buffington (1997):

El término Cascada está estrechamente vinculado a un flujo de agua rápido y turbulento, cuya energía es disipada por la presencia de grandes clastos individuales y de poca movilidad, conocidos como rocas y guijarros, los cuales se disponen, por lo general, de forma desorganizada a lo largo del cauce; este último está comúnmente confinado a valles con laderas escarpadas. El arreglo de los clastos dentro del cauce, genera fuertes pendientes (4 a 25%), las cuales a su vez producen caídas de aguas en la conglomeración de dichos clastos. Posterior a la zona de caída, el agua disminuye su velocidad en zonas de poca pendiente denominadas pozos de zambullidas (plunge), y en estas zonas son retenidos el sedimento fino y el material aloctono. El espaciamiento de los pozos es irregular a lo largo del tramo y por lo general su longitud no supera el ancho del cauce.

El tramo Escalón-Remanso hace referencia a la organización en escalones de clastos grandes (rocas y guijarros) los cuales al aglomerarse forman pequeñas caídas de agua rápidas y turbulentas. Entre los escalones espaciados se forman áreas deposicionales de poca corriente denominadas remansos. En el lecho de estos últimos, predomina el sedimento fino como la arcilla, arena y grava además

del detritus. Los remansos por lo general presentan una longitud equivalente a uno a cuatro veces el ancho del cauce. Este tipo de tramo, de morfología organizada, está generalmente asociado a cauces con pendiente variable (2-8%) y con cierto confinamiento.

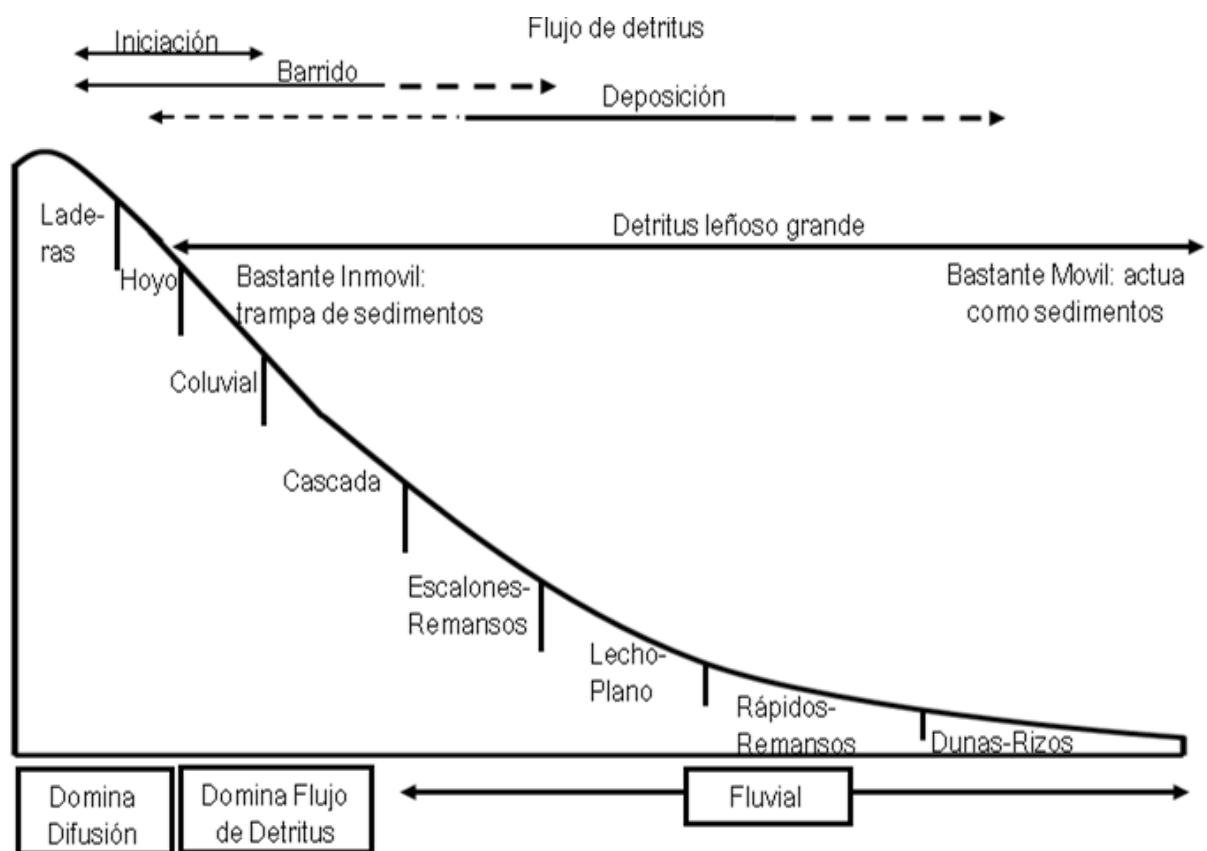
El tramo Lecho-Plano difiere de los restantes tipos en cuanto a que no presenta un arreglo organizado del sustrato inorgánico. Está típicamente compuesto por arena y pequeños guijarros, no obstante también predominan desde grava a guijarros y rocas de mayor tamaño. Este tipo de tramos se observa en cauces relativamente rectos con pendientes de 1 a 4% de inclinación, que pueden estar o no confinados por las laderas. La obstaculización del flujo de agua producto del arreglo azaroso del sustrato inorgánico de mayor tamaño genera la formación de áreas de remansos y barras de grava y arena.

Los tramos Rápidos-Remansos se caracterizan por presentar un cauce ondulado, el cual muestra una secuencia organizada de barras, remansos y rápidos. Los remansos en este tipo de tramo son depresiones topográficas mientras que las barras corresponden a cimas o puntos altos. La disposición espacial de los remansos es repetitiva y su longitud equivale a 5 a 7 veces el ancho del cauce. Es tipo de tramos es común en áreas de poca pendiente (1-2%) y generalmente no confinadas. El sustrato inorgánico varía desde arena a guijarros, pero es común el predominio de la grava.

El tramo Dunas-Rizos está principalmente asociado a cauces de muy baja pendiente (<1%), dominados principalmente por arena y no confinados, por ejemplo cercanías a desembocaduras. La configuración del lecho va a depender de la velocidad de la corriente, la profundidad del cauce, el predominio del tamaño del sustrato inorgánico y de la velocidad de transporte del sedimento, en este tipo de tramo. En tal sentido, el patrón observado es una sucesión de formas que van

desde pequeñas ondulaciones hasta una serie de grandes elevaciones a modo de dunas de arena con las consiguientes depresiones.

Para Montgomery & Buffington (1997), la disposición idealizada de los diferentes tipos de cauces en un gradiente altitudinal debería iniciarse con cauces coluviales y luego los tramos aluviales en la secuencia: cascadas, escalones-remansos, lecho-plano o remansos-rápidos forzado, remansos-rápidos y dunas-rizos (Figura 1). No obstante, los autores aclaran que la secuencia específica aguas abajo de cada cuenca de drenaje dependerá de los factores locales tales como, la pendiente del canal, la descarga, el aporte de sedimentos, la litología y la historia de las perturbaciones.



**Figura 1.** Progresión idealizada de los tipos de tramos a lo largo del perfil longitudinal de un curso de agua. Tomado de Montgomery & Buffington (1997): pag. 603.

Por último se cita un tipo de tramo descrito por Bisson *et al.* (2007) denominado tramo Trenzado, que identifica aquellos cauces de ríos de mayor orden y de poca pendiente (< 3%), que se caracterizan por acumular barras de sedimento inorgánico, dispersas y móviles (a modo de islas de grava), las cuales generan varios cauces pequeños e individuales dentro del cauce principal. El tramo de cada cauce individual por lo general es del tipo Rápidos-Remansos, en el cual los remansos por lo general se forman por la confluencia de dos cauces individuales. El sustrato inorgánico es variable, desde arena hasta guijarros de gran tamaño.

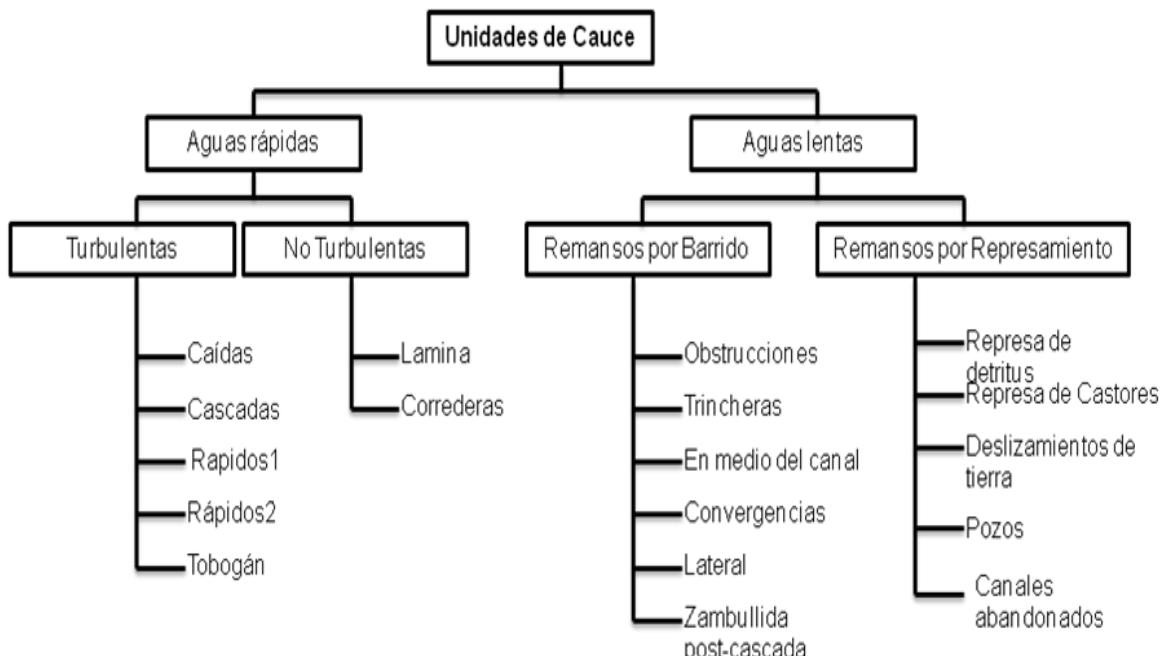
El segundo sistema de clasificación del cauce de los ríos que usaremos a fin de asociarlo con el esquema de Montgomery & Buffington (1997), es el propuesto por Hawkins *et al.* (1993). Esta última clasificación, aunque fue previa a la propuesta de Montgomery & Buffington (1997), categoriza las unidades geomórficas que están presentes dentro de los diferentes tipos de tramos de un cauce, a las cuales denomina unidades del cauce. Estas unidades son áreas bien definidas y relativamente homogéneas que difieren de las áreas adyacentes en profundidad, velocidad y características del sustrato (Bisson *et al.* 2007). Según estos últimos autores, la clasificación es bastante útil para entender la distribución de los organismos bentónicos en tramos fluviales físicamente muy heterogéneos. También es una herramienta útil para entender las relaciones entre las alteraciones antropogénicas del hábitat.

Para Hawkins *et al.* (1993), las unidades del cauce conforman el ambiente físico que forma parte del hábitat de los organismos bentónicos de tal manera que los cambios en su estructura y en su dinámica afectan la producción y la diversidad de la biota fluvial. Por lo tanto, una clasificación jerárquica de estas unidades permite que los hábitats puedan ser definidos para diferentes niveles de resolución

espacial, en función de los objetivos de un determinado estudio. Desde esta perspectiva Hawkins *et al.* (1993) definen tres niveles de resolución jerárquica de las unidades del cauce, los cuales permiten dirigir y abordar diferentes problemas de investigación: el primer nivel de resolución está formado por dos tipos de unidades del cauce: de aguas rápidas (riffles) y de aguas lENTAS (pools), basados en la profundidad y velocidad de la corriente. Un segundo nivel diferencia las unidades de aguas rápidas en turbulentas y no turbulentas (smooth) y a las unidades de aguas lENTAS en aquellas formadas por barrido de las formadas por represamiento. Un tercer y último nivel subdivide cada segundo nivel según las propiedades hidráulicas características de cada unidad, según el proceso o tipo principal de estructura del hábitat que se forma.

En tal sentido las unidades del cauce de aguas rápidas turbulentas comprenden: a) las caídas, b) las cascadas, c) los rápidos<sup>1</sup> (Rapids), d) los rápidos<sup>2</sup> (Riffles) y e) las rampas (Chute); mientras que las unidades de cauce de aguas rápidas no turbulentas comprenden: f) las láminas (Sheet) y g) las correderas (Run). En el caso de las unidades del cauce de aguas lENTAS, los autores antes citados proponen que los dos niveles generales, remansos por barrido y remansos por represamiento se dividen en las categorías que se muestran en el esquema presentado en la (Figura 2).

Todas estas unidades del cauce o hábitats son observables en períodos de mínima descarga, dado que a alta descarga se hacen indistinguibles y sus propiedades hidráulicas difieren significativamente de las que presentan durante descargas mínimas (Hawkins *et al.* 1993).



**Figura 2.** Unidades del Cauce (hábitats) propuestas por Hawkin *et al.* (1993) (tomado y traducido de Bisson *et al.* 2007: pag 33).

De la revisión de antecedentes efectuada en los párrafos anteriores, podemos extraer dos hechos importantes. El primero está relacionado con el amplio gradiente espacio-temporal que caracteriza los cambios físicos del cauce de la mayoría de los ambientes fluviales; y el segundo es que dentro de estos cauces viven diferentes comunidades de organismos cuya estructura y función parece estar regulada por las características hidráulicas y geomorfológicas que definen y modifican el cauce.

Varios autores han considerado que estas dos características son determinantes para que en el ámbito local las comunidades de macroinvertebrados bentónicos desarrollen patrones espaciales y temporales asociados a los cambios físicos del cauce (Pringle *et al.* 1988, Fisher *et al.* 2007, Elosegui *et al.* 2010, Poole 2010).

Esta última premisa ha sido ampliamente puesta a prueba en las regiones templadas y en menor medida en la región neotropical. Sin embargo, en la mayoría de estas investigaciones la caracterización física de los tramos ha sido muy superficial o se ha simplificada sobremanera. Por tal motivo el objetivo principal de este estudio fue la caracterización espacio-temporal de la organización estructural de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en distintos tipos de hábitats y de tramos de cauce con arreglos hidrogeomorfológicos particulares, tanto en el río Guaquira como en uno de sus tributarios, el río La Herrera.

Para lograr este objetivo general se plantearon como objetivos específicos los siguientes:

- 1) Identificar, describir y comparar en los dos ríos seleccionados, los tipos de tramos que conforman el cauce y las unidades del cauce o hábitats predominantes de acuerdo a las clasificaciones de Montgomery & Buffington (1997) y de Hawkins *et al.* (1993), respectivamente.
- 2) Colectar muestras de macroinvertebrados bentónicos en cada tipo de unidad del cauce presente en cada tipo de tramo, e identificarlos hasta el menor nivel taxonómico posible, con especial énfasis en los géneros y especies de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera por ser los grupos mejor estudiados taxonómicamente en el Neotrópico.
- 3) Estimar la densidad de organismos por taxa y por grupos funcionales, en cada tramo y en cada unidad del cauce.
- 4) Determinar para cada tipo de tramo y unidad del cauce la composición taxonómica y de grupos funcionales, así como estimar la riqueza y diversidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos.

5) Comparar la estructura de las comunidades de macroinvertebrados entre los diferentes tipos de tramos y analizar las posibles relaciones entre la estructura y los atributos ambientales, físicos y químicos dentro de cada tramo.

6) Comparar la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados a nivel de las unidades del cauce o hábitats, dentro de cada tipo de tramo.

7) Analizar la relación entre la composición taxonómica y las variables hidráulicas que caracterizan dichos hábitats.

En el documento los temas de estudio relacionados con los objetivos específicos antes mencionados fueron agrupados en los tres capítulos que conforman el informe final de esta investigación: 1) en el primer capítulo se compararon, en función de variables fisicoquímicas, hidráulicas y geomorfológicas que los caracterizan, los diferentes tipos de tramos y unidades del cauce identificados según la clasificación de Montgomery & Buffington (1997) y de Hawkins *et al.* (1993) respectivamente; 2) en el segundo capítulo se analizó la relación entre los cambios en la organización de las comunidades y los cambios hidrogeomorfológicos a escala de los tramos; y 3) en el tercer capítulo se comparó la organización de las comunidades de macroinvertebrados entre los tipos de unidades del cauce identificados dentro de los diferentes tipos de tramos.

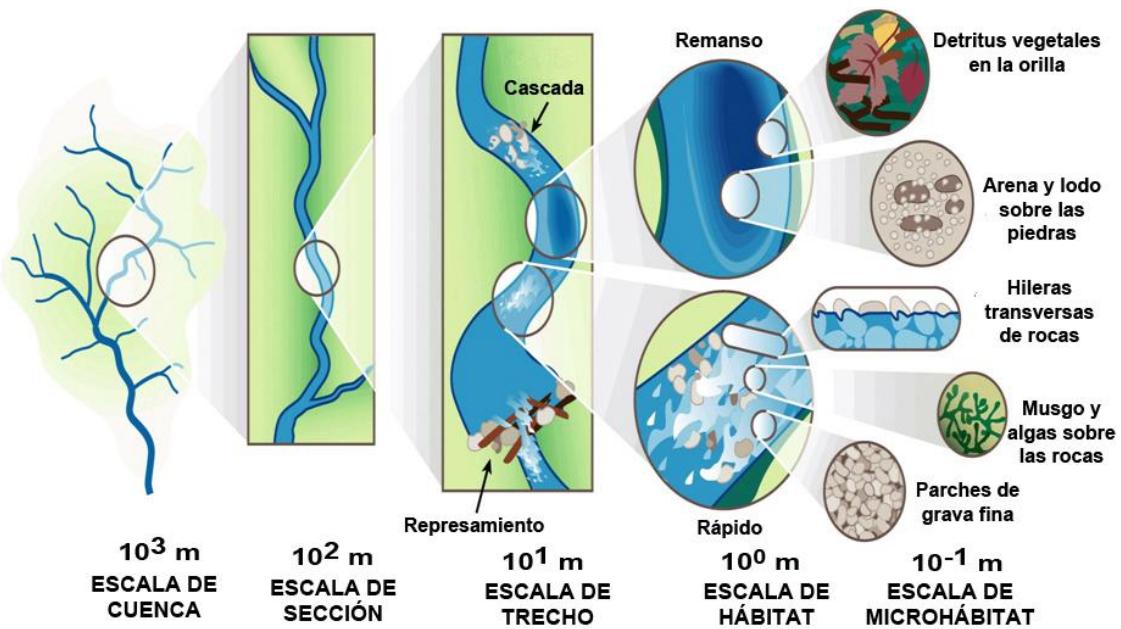
# **CAPÍTULO 1: ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.**

# CAPÍTULO 1: ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.

## 1.1. INTRODUCCIÓN.

Los sistemas lóticos fluyen a través del paisaje terrestre continental dentro de una red jerárquica y ramificada, conformando cuencas de drenaje cuyo funcionamiento depende de la topografía, la geología, el clima, la vegetación terrestre y de la biota que en ellos habitan (Frissell *et al.* 1986, Thorp *et al.* 2006, Allan & Castillo 2007, Pozo & Elosegui 2009, Elosegui *et al.* 2010). Espacialmente se pueden organizar en forma jerárquica, lo cual permite evidenciar las relaciones entre la conformación física de los sistemas hidrográficos y los procesos ecológicos y biológicos a diferentes escalas de organización espacial (Frissell *et al.* 1986, Hawkins *et al.* 1993, Montgomery & Buffington 1997, Bisson *et al.* 2006, Thorp *et al.* 2006).

La organización jerárquica más difundida en los estudios de las aguas corrientes, es la propuesta por Frissell *et al.* (1986). El mayor nivel jerárquico o regional corresponde a la cuenca hidrográfica, donde se incluyen a todas las corrientes fluviales que la conforman (Figura 1.1). Seguidamente, en una escala subregional, están los cursos de agua individuales que drenan a través de los diferentes tipos de valles y que confluyen en un cauce principal, conformando los segmentos. Dentro de cada segmento, a una escala local, se pueden distinguir diferentes tipos de tramos (Montgomery y Buffington 1997), y dentro de estos las unidades del cauce (Hawkins *et al.* 1993). Estas dos últimas categorías respectivamente, fueron descritas en la introducción general del presente documento.



**Figura 1.1.** Organización jerárquica de un sistema lótico (Tomado y modificado de Frissell *et al.* 1986).

Hawkins *et al.* (1993), denominaron "*unidades del cauce*", a las unidades geomorfológicas fluviales más pequeñas que se corresponden con las dos menores escalas de jerarquía espacial establecida por Frissell *et al.* (1986). Estas unidades del cauce son áreas casi discretas, bien definidas y relativamente homogéneas, que difieren en atributos hidráulicos tales como la profundidad, la velocidad y las características del sustrato. De acuerdo a Hawkins *et al.* (1993) estas unidades se puede organizar jerárquicamente en tres niveles. En el primer nivel se pueden distinguir las unidades de aguas rápidas y las unidades de aguas lentas. Estas unidades se corresponden con los hábitats de rápidos y remansos, descritos por otros autores (Logan & Brooker 1983, Jowett 1993, Hawkins *et al.* 1993). Independientemente de su denominación, las propiedades hidráulicas de ambos tipos de unidades son claramente distinguibles en los períodos de mínima descarga cuando se pueden diferenciar en función de la velocidad de la corriente y de la profundidad (Hawkins *et al.* 1993, Allan & Castillo 2007). Otras características

tales como el grado de acumulación de hojarasca, el predominio de un tamaño particular del sustrato y la ubicación espacial en el cauce, entre otros han sido definidas por otros autores (Palmer *et al.* 1991, Yule 1996a, Pérez & Segnini 2005, Kobayashi & Kagaya 2005). En el contexto de este estudio las unidades del cauce que conforman los microhábitats de la biota acuática, se corresponden con los diferentes biótopos que Frissell *et al.* (1986) ubican dentro de la escala de  $10^{-1}$  m (Figura 1.1).

Los arreglos hidrogeomorfológicos particulares dentro del cauce de los ríos, se pueden visualizar como un conjunto de parches diferenciados y conectados entre sí por la dinámica que impone el flujo del agua (Pringle *et al.* 1988, Townsend 1989, Benda *et al.* 2004, Thorp *et al.* 2006, Poole 2010, Winemiller *et al.* 2010), más que como un gradiente altitudinal continuo de cambios físicos y atributos biológicos de las comunidades acuáticas (Vannote *et al.* 1980). Si aceptamos este punto de vista, la clasificación de tramos propuesta por Montgomery & Buffington (1997) y de hábitats propuesta por Hawkins *et al.* (1993) se puede visualizar, cualquiera sea el sistema de drenaje, como unidades discretas o parches, en función de las variables hidrogeomorfológicas que las caracterizan.

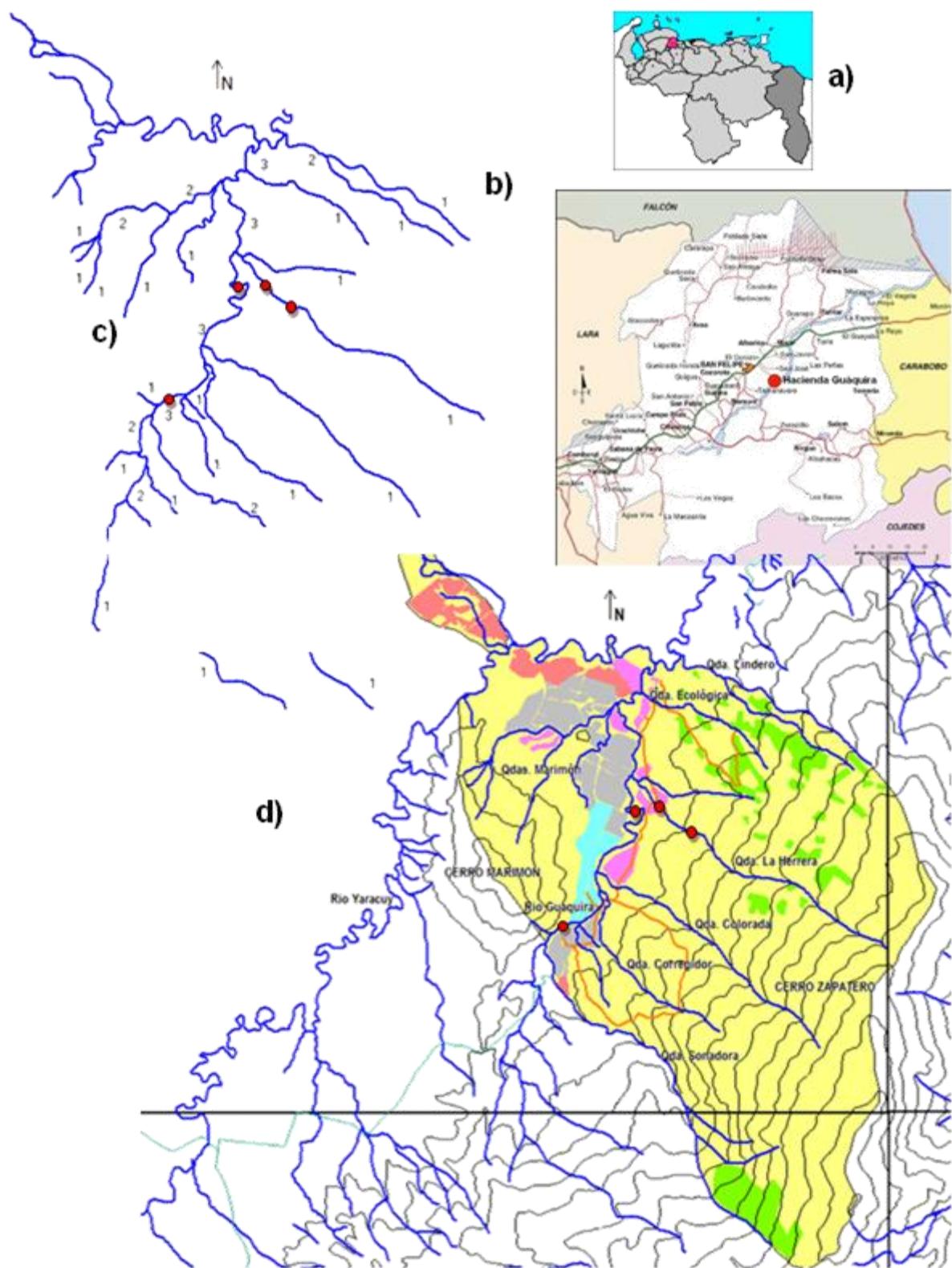
El objetivo de esta investigación fue evaluar si, los tipos de tramos del cauce propuestos Montgomery & Buffington (1997) y las unidades del cauce o hábitats formuladas por Hawkins *et al.* (1993) pueden diferenciarse en función de las variables fisicoquímicas, hidráulicas y geomorfológicas que los caracterizan.

## 1.2. MATERIALES Y METODOS.

### 1.2.1. Área de estudio.

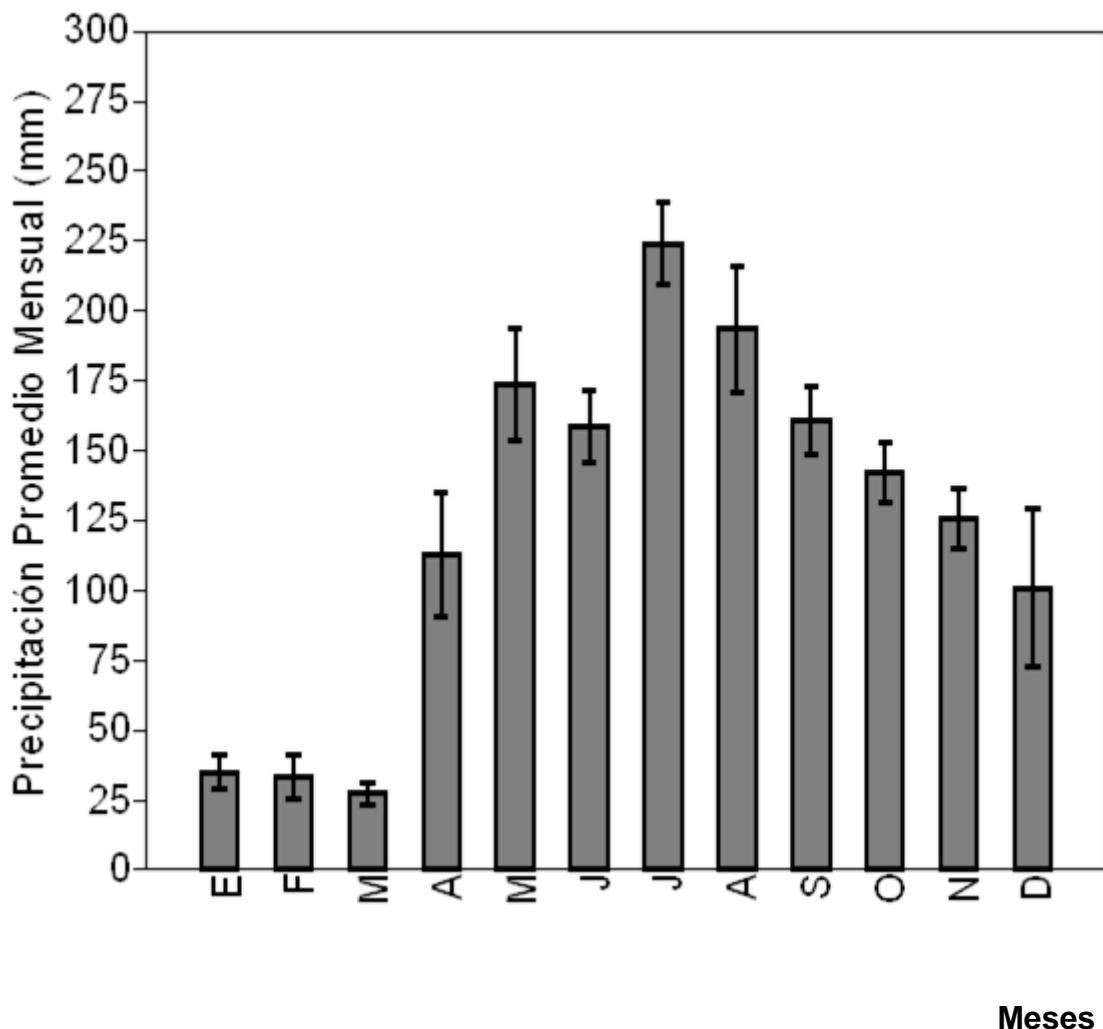
El estudio se llevó a cabo en la microcuenca del río Guáquira, un cuerpo de aguas corrientes de tercer orden. La mayor parte de su curso transcurre dentro de la Hacienda la Guáquira, que ocupa una extensión de 3500 Ha. en la vertiente Noroccidental del Cerro Zapatero dentro del complejo montañoso denominado Macizo de Nirgüa, en el Estado Yaracuy, Venezuela (Figura 1.2). El tipo de vegetación varía con el gradiente altitudinal. En la parte más alta del Cerro Zapatero a una altura máxima de 1400 msnm, predomina la selva nublada, en la medida que se desciende la vegetación pasa a ser de tipo selva húmeda tropical, y en las zonas más bajas (120 msnm) la vegetación es de tipo decidua.

La localización geográfica del cauce medio del río Guáquira se encuentra definida por las coordenadas 10°16'59"N y 68°39'33"O. Nace en el Cerro Zapatero a una altitud de 1000 msnm y después de recorrer aproximadamente 12 km, vierte sus aguas al río Yaracuy. La vegetación que bordea la mayor parte de la margen derecha del río y sus tributarios, está formada por bosques ribereños siempreverdes. Entre las especies de plantas presentes se encuentran: *Brownea longipedicellata*, *Lycoseris latifolia*, *Hamelia patens*, *Heliconia caribaea*, *Heliconia acuminata*, *Heliconia latispatha*, *Brownea macrophylla*, *Theobroma cacao*, *Aristolochia maxima* y otras como bromelias, aráceas y epífitas (<http://www.mucubaji.com/Guáquira/EEGVegetacion.html>). En la margen izquierda la vegetación boscosa ha sido talada para el desarrollo de potreros y cultivos de cacao (Figura 1.2d).



**Figura 1.2.** Mapas temáticos de a) Venezuela indicando ubicación del Estado Yaracuy, b) Estado Yaracuy, mostrando ubicación de la Hacienda La Guáquira, c) ordenes del río Guáquira y sus tributarios y sitios de muestreo (círculos), y d) la Hacienda La Guáquira, mostrando la red hidrográfica (azul), cotas de nivel (negras) y áreas transformadas del paisaje (amarillo: áreas naturales, verdes: conucos, violeta: cultivos de cacao, gris: ganadería).

El patrón de precipitaciones de la zona es unimodal (Figura 1.3), cuyos meses más húmedos, con precipitaciones que superan los 100 mm mensuales, van de abril a noviembre, en los que alcanzan un valor máximo superior a los 200 mm en el mes de julio. La época más seca, abarca los meses de diciembre a marzo con volúmenes de precipitación que no superan los 100 mm mensuales.



**Figura 1.3.** Valores promedios de precipitación registrados en la Estación Meteorológica de la Marroquina, desde 1970 hasta 2007. Datos disponibles en [http://www.inameh.gob.ve/mensual/info\\_climatologica\\_reporte.php](http://www.inameh.gob.ve/mensual/info_climatologica_reporte.php). Las barras corresponden a la desviación standard.

### 1.2.2. Periodos de muestro.

Se efectuaron siete campañas de muestreo, una correspondiente al final del periodo de lluvias o inicio de sequía (diciembre 2011), dos en la época seca (enero-marzo 2012), una correspondiente al inicio de la época de lluvias (mayo 2012), dos en plena época de lluvias (junio-julio, agosto 2012) y una al final de la época de lluvias (noviembre 2012) (Tabla 1.1).

**Tabla 1.1.** Distribución de frecuencia de los meses de precipitaciones en la zona de estudio\*\*.

Precipitación (mm)		No. de meses	Meses	Descripción
Min	Max			
27,4	66,4	3	Ene*, Feb, Mar*	Época seca
66,4	105,4	1	Dic*	Fin de lluvias- inicio de época seca
105,4	144,4	3	Ago, Oct, Nov*	Inicio de época de lluvias y fin de lluvias (N)
144,4	183,4	3	May*, Jun*, Sep	Época de lluvias
183,4	222,4	1	Ago*	Época de Lluvias
222,4	261,4	1	Jul*	Máximo de época de Lluvias

\* meses muestreados

\*\*Fuente: datos de la estación meteorológica la Marroquina (INAMEH) ([http://www.inameh.gob.ve/mensual/info\\_climatologica\\_reporte.php](http://www.inameh.gob.ve/mensual/info_climatologica_reporte.php)).

### 1.2.3. Selección de sitios de muestreo.

La caracterización de los tipos de tramo se realizó mediante la observación visual de las características geomorfológicas del ambiente fluvial y ribereño en el río Guáquira y en uno de sus tributarios, el río La Herrera. Las características observadas fueron: los tipos de sustratos predominantes, la pendiente, el confinamiento, la presencia de leños y troncos y la predominancia de los diferentes

tipos de unidades del cauce, los cuales para efectos de ésta investigación los identificaremos con el nombre de unidades de hábitats por su mayor significación ecológica. La información obtenida permitió clasificar los tipos de tramos a priori, dentro de las categorías propuestas por Montgomery & Buffington (1997), con la finalidad de emplear a posteriori métodos estadísticos multivariados para corroborar si la clasificación a priori se correspondía con las variables morfométricas y fisicoquímicas que describieron a cada tipo de tramo.

#### **1.2.4. Diseño del Muestreo.**

Dentro de cada tramo identificado y seleccionado, se delimitó una sección del curso de agua de aproximadamente 75 m de longitud, la cual se dividió en 3 subsecciones de 25 m cada una. En la mitad de cada una de las subsecciones se midieron las siguientes variables morfométricas: la profundidad (cm), el ancho (cm), la velocidad de la corriente (cm/s) y la descarga ( $m^3/s$ ). El ancho y la profundidad del río se midieron con una cinta métrica y la velocidad de la corriente con un correntímetro; estas tres variables fueron combinadas para obtener la descarga o caudal del río. En el caso de las variables fisicoquímicas se midió la temperatura del aire y del agua con un termómetro ambiental, la turbidez (NTU) con un turbidímetro marca Orbeco-Hellige, la conductividad ( $\mu S$ ) con un conductímetro portátil marca Accument modelo Basic AB30, el pH con un pHmetro portátil marca Oakton, el oxígeno disuelto con un oxímetro portátil Marca YSI y la Materia Orgánica en suspensión (MOS) mediante el método de incineración (APHA 1995).

Para la valoración de los nutrientes, se tomaron tres muestras de agua por tramo, las cuales se transportaron en frío hasta el Laboratorio de Biotecnología de

la Universidad de Carabobo donde se les determinó la concentración de Nitritos, Nitratos, Sulfatos y Fosfatos disueltos en el agua.

La calidad del hábitat ribereño y fluvial de cada tramo se estimó usando el baremo de evaluación del hábitat desarrollado por Barbour *et al.* (1999) y modificado por Segnini *et al.* (2009).

En cada tramo se colectó la materia orgánica particulada a nivel de las unidades del cauce o hábitats, a partir del procedimiento siguiente: con una red Surber (poro: 30 $\mu$ m, área: 0,0961m<sup>2</sup>) se colectó, además de la fauna bentónica, la materia orgánica particulada del fondo la cual fue separada de los organismos y fraccionada mediante tamices en: a) Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG > 1 mm), compuesta de hojarasca y ramas, macrofitas y restos vegetales y animales, y b) Materia Orgánica Particulada Fina (0,5  $\mu$ m < MOF < 1 mm), que corresponde a la MOG fragmentada (Allan & Castillo 2007). Ambas fracciones fueron secadas en una estufa a 60ºC por 48 horas y posteriormente pesadas para determinar su masa seca. Luego se incineraron a 550ºC y seguidamente se pesaron para obtener la masa libre de cenizas (Yule 1996).

En las unidades de hábitats también se registraron el tamaño del sustrato inorgánico, la velocidad de la corriente y la profundidad del agua, consideradas como factores hidráulicos determinantes a nivel local, de la distribución de los organismos lóticos (Hawkins *et al.* 1993, Jewet 1993). Para ello, en las áreas adyacentes a los hábitats se midió el sustrato inorgánico con ayuda de una gradilla de 25 por 25 cm rotulada sobre plexiglás y una cámara fotográfica, con el propósito de estimar su composición en función de las fracciones de arcilla, arena, grava (0,125 - 16 mm) y cantos rodados conformados por guijarros y rocas (16 - 256 mm).

Es importante acotar que a nivel de las unidades de hábitats, no se discriminó hasta el nivel mayor de resolución propuesto por Hawkins *et al.* (1993), dada la imposibilidad de identificar para todos los tipos de tramos las diferentes unidades más allá del segundo nivel de resolución representado por las aguas rápidas turbulentas y laminares y las aguas lentas. En tal sentido, solo fue posible caracterizar las unidades en: 1) remansos (pools) los cuales incluyen a todos los tipos de aguas lentas, 2) rápidos (riffles) los cuales incluyen a todos los tipos de aguas rápidas turbulentas y por último 3) correderas (run), que incluyen a las aguas rápidas de flujo laminar.

### **1.2.5. Procedimiento estadístico.**

Se emplearon análisis multivariados con el propósito de evidenciar si los tramos identificados a priori mediante la visualización de las características descritas en la propuesta de Montgomery & Buffington (1997) diferían en función de las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas que los caracterizaban. En tal sentido, se aplicaron como métodos de ordenamientos basados en distancias euclídeas: 1) el Escalamiento Multidimensional No Métrico (EMNM) y 2) el Análisis de Componentes Principales (ACP). El primero resulta útil para el manejo de datos tanto nominales como ordinales, y no requiere de los supuestos de normalidad, multinormalidad y homocedasticidad (Clarke 1993); el segundo sí amerita de dichos supuestos (Pérez 2004).

Seguidamente como método multivariado de contrastación de hipótesis se empleó un Análisis de Similitud (ANOSIM) el cual permite discriminar entre grupos empleando también distancias euclídeas. En este orden de ideas el análisis se vale del estadístico R quien aporta una medida del grado de separación entre

grupos, sus valores se mueven en el intervalo -1 a 1, tal que cuando R se acerca a 0 no hay diferencias entre grupos y cuando R se acerca a 1 todas las muestras dentro de un grupo son iguales entre si y difieren significativamente de las muestras de los otros grupos a comparar. Acompañando al ANOSIM se empleó el análisis de Porcentaje de Similitud (SIMPER) (Clarke 1993), este último permitió identificar las variables preponderantes en la diferenciación de los tramos.

Previo a los análisis mencionados los datos fueron normalizados mediante la transformación BoxCox (Past ver.3.0) y posteriormente estandarizados dividiendo la diferencia de cada valor de la variables y la media respectiva, entre la desviación estándar.

Las variables abióticas que evidenciaron mayor contribución a la diferenciación de los tramos fueron comparadas entre tramos, mediante pruebas de Análisis de Varianza (Pérez 2004).

Se usó el programa estadístico de PAST versión 2.17c. y versión 3.0 (Hammer *et al.* 2001).

## 1.3. RESULTADOS.

### 1.3.1. Identificación de los tipos de tramos.

Se identificaron visualmente cuatro tipos de tramos en los dos cuerpos de agua de la microcuenca del río Guáquira: en el cauce del propio río Guáquira se reconocieron los tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP), en tanto que en el río La Herrera, uno de sus tributarios, se identificaron los tramos Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Los cuatro tramos están dispuestos a lo largo de un gradiente altitudinal:

1) **El Tramo Rápidos-Remansos (RR):** fue identificado por presentar una secuencia regular de áreas de rápidos acompañadas de extensas áreas de remansos equivalentes en longitud a 5 a 7 veces el ancho del canal del río, adicionalmente estas áreas están acompañadas de barras de arena y grava (Figura 1.4a), el gradiente es de bajo a moderado de 1 a 2 % (Montgomery & Buffington 1997). en el sitio de estudio este tipo de tramo está ubicado a 10°16'57,84"N y 68°39'32,22"O, a una altitud de 118 msnm y presenta una pendiente de 0,5%. La sección presenta un cauce libre de troncos y gran densidad de cantos rodados de pequeño a mediano tamaño, es decir entre los 2 a 25 cm de diámetro, concentrados en algunas áreas donde generan gran turbulencia y corrientes rápidas. La vertiente derecha donde la ribera se encuentra confinada, o delimitada por laderas escarpadas, está dominada por aguas profundas y lentas, estas últimas abarcan casi toda la sección escogida para el estudio.

En la sección escogida del tramo Rapidos-Remansos se determinó adicionalmente el índice de Calidad de Hábitat (Barbour *et al.* 1999, modificado por Segnini 2009), el cual incluye tanto características de las riberas como del lecho, obteniéndose un valor de 82%. Este valor fue afectado principalmente por la

heterogeneidad del sustrato del lecho, en el cual predominaron las áreas de deposición de arena y grava; por las márgenes erosionadas y desforestadas con predominio de arbustos y gramíneas y por la escasa presencia de vegetación nativa.

2) **El Tramo Lecho-Plano (LP):** Se identificó por ser un canal recto y largo y de profundidad uniforme y con grandes rocas sumergidas. Montgomery & Buffington (1997) lo definen como un tramo intermedio entre las cascadas dominadas por rocas grandes y los tramos rápidos-remansos o escalón-remanso y cuyo gradiente varía entre 1 y 4% (Figura 1.4b). La sección escogida para este tramo se ubicó en las coordenadas 10°16'07,58"N y 68°40'40,01"O y a una altitud de 147 msnm. Es un tramo sin confinamiento en la vertiente izquierda y medianamente confinado por el cerro Marimón en la vertiente derecha. A diferencia del tramo RR y de los otros tramos a describir, aquí no se observó ningún patrón de distribución del sustrato inorgánico dentro del cauce, es decir la distribución es prácticamente estocástica y su pendiente fue de 1%, lo cual es característico de este tipo de tramos.

El valor del Índice de Calidad del Hábitat (Barbour *et al.* 1999, modificado por Segnini 2009) para la sección escogida y sus riberas fue de 82%, siendo afectado principalmente por: las áreas de deposición de sedimento dentro del cauce que afloran cuando el caudal es muy bajo, la presencia de una batea para el paso de vehículos ubicada aguas a bajo de la sección seleccionada y la deforestación de la margen derecha aunque, destaca la presencia de un mayor número de árboles nativos en comparación con el tramo anterior.

En el río la Herrera tributario del río Guáquira se ubicaron dos tipos de tramos:

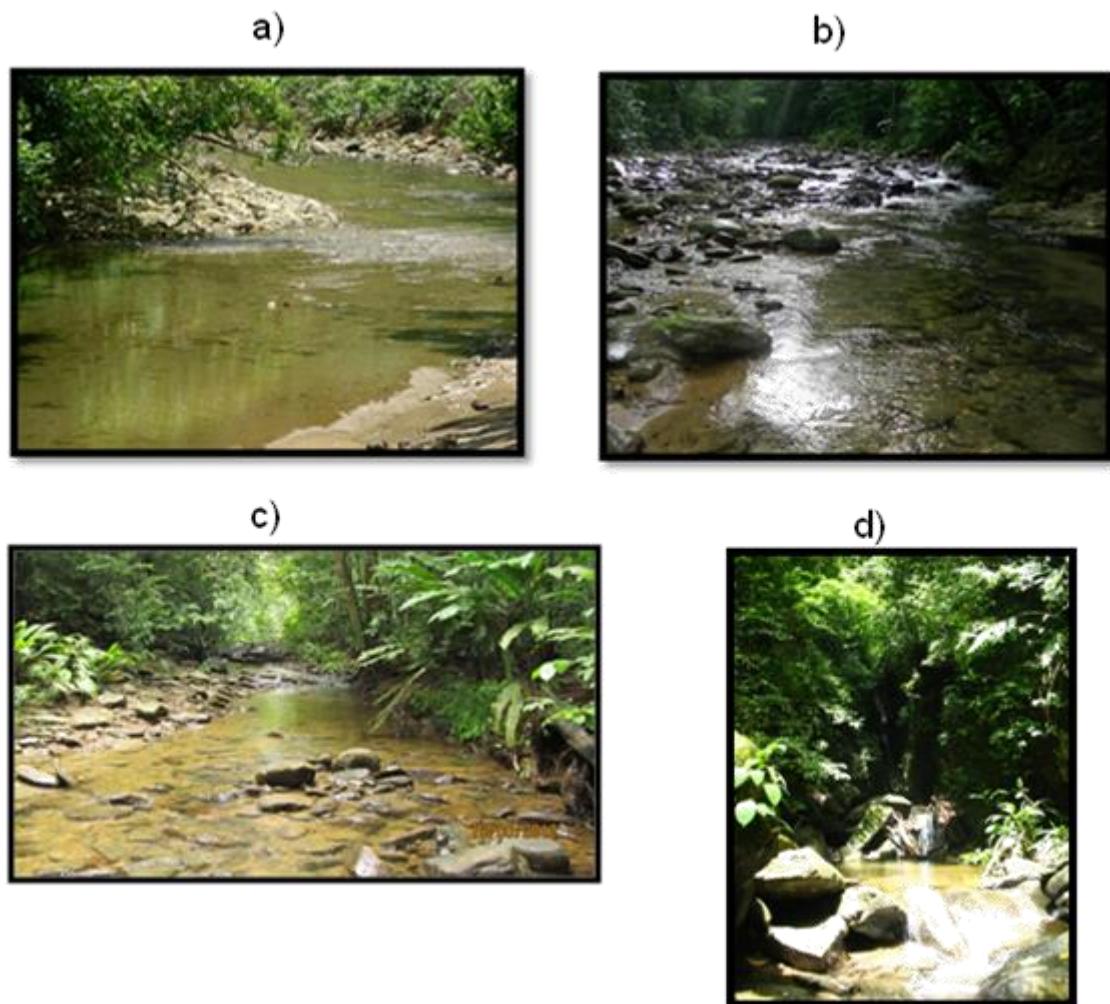
3) **El Tramo Escalón-Remanso (ER):** se caracterizó por el arreglo particular del sustrato, en el cual las rocas y cantos forman escalones que generan turbulencia y pequeñas caídas de agua, que a su vez son seguidas por áreas de correderas y remansos, este patrón se repite con cierta regularidad a lo largo de la sección estudiada (Figura 1.4c). El tramo se ubicó en las coordenadas 10°17'03,56"N y 68°39'21,13"O a 127 msnm y presentó una pendiente de 2,67%. Otras características relevantes observadas fueron, el poco confinamiento por las laderas, la poca cantidad de troncos caídos al cauce y la presencia de un sustrato heterogéneo, con mezcla de gran cantidad de cantos rodados de mediano tamaño junto a una menor cantidad de rocas de gran tamaño.

El valor del Índice de Calidad del Hábitat (Barbour *et al.* 1999, modificado por Segnini 2009) para este tramo fue de 94,5%, siendo afectado principalmente por el empotramiento de sustrato con sedimento fino.

4) **El Tramo Cascada (C):** La pendiente y el arreglo del sustrato inorgánico caracterizan a este tramo, en el cual las rocas de gran tamaño represan el agua en remansos medianamente profundos y espaciados entre caídas de agua o cascadas (Figura 1.4d). La pendiente del tramo es en promedio de 9,33% y está fuertemente confinado por laderas escarpadas en ambos bordes ribereños, estas laderas muestran una combinación de rocamadre aflorada junto a material erosionado que se desprende en época de mayor precipitación. Se ubica geográficamente en las coordenadas 10°16'43,56"N y 68°39'10,42"O y a una altitud de 200 msnm. Se observó una mayor cantidad de troncos caídos dentro del cauce en comparación con el tramo escalón-remanso.

Este tramo presentó el mayor Índice de Calidad del Hábitat (Barbour *et al.* 1999, modificado por Segnini 2009) con 97%, siendo afectado principalmente por el

empotramiento de sustrato con sedimento fino y la inestabilidad de la margen izquierda debido al fuerte confinamiento.



**Figura 1.4.** Fotografía de los tipos de Tramos estudiados. En el río Guáquira: a) Rápidos-Remansos b); Lecho-Plano y en el río La Herrera: c) Escalón-Remanso y d) Cascada.

### **1.3.2. Componente abiótico de los tramos.**

A continuación se listan en tablas los valores promedios, máximos y mínimos, errores standard y distribuciones standard de las variables abióticas medidas en los cuatro tramos evaluados. En tal sentido en la Tabla 1.2 se representan las variables fisicoquímicas, en la Tabla 1.3 la materia orgánica, en la Tabla 1.4 los nutrientes y en la Tabla 1.5 las variables hidráulicas o morfométricas.

Con el propósito de evidenciar posibles diferencias entre los tramos en función del componente abiótico, todas las variables descritas en las tablas se utilizaron para los análisis multivariados cuyos resultados serán expresados a continuación:

**Tabla 1.2.** Estadísticos descriptivos de las variables fisicoquímicas en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.

Variables fisicoquímicas	Cuerpo de Agua	Tramos	Altitud(m)	Prome-dio	Valor mínimo	Valor máximo	Error Estándar	Desviación Estándar	n
Materia Orgánica en Suspensión (mg/L)	La Herrera	Cascada	200	9,720	0,500	41,600	2,581	11,829	21
		Escalón-Remanso	125	9,242	0,000	35,300	2,493	11,423	21
	Guáquira	Lecho-Plano	150	14,809	1,400	55,900	4,448	18,870	18
		Rápidos-Remansos	118	9,313	0,000	64,800	3,773	16,875	20
pH	La Herrera	Cascada	200	7,257	6,430	8,420	0,111	0,508	21
		Escalón-Remanso	125	7,166	6,490	8,190	0,112	0,512	21
	Guáquira	Lecho-Plano	150	7,447	5,830	8,300	0,168	0,714	18
		Rápidos-Remansos	118	7,454	6,080	8,500	0,138	0,631	21
Concentración de Oxígeno Disuelto (mg/L)	La Herrera	Cascada	200	7,303	5,700	8,660	0,248	1,053	18
		Escalón-Remanso	125	7,328	6,320	8,610	0,163	0,747	21
	Guáquira	Lecho-Plano	150	7,277	6,170	8,510	0,214	0,829	15
		Rápidos-Remansos	118	7,328	6,320	8,610	0,163	0,747	21
Saturación de Oxígeno Disuelto (%)	La Herrera	Cascada	200	86,900	69,100	103,800	2,498	10,596	18
		Escalón-Remanso	125	88,238	71,400	100,000	2,078	9,523	21
	Guáquira	Lecho-Plano	150	88,873	75,500	101,900	2,765	10,710	15
		Rápidos-Remansos	118	88,238	71,400	100,000	2,078	9,523	21
Turbidez (NTU)	La Herrera	Cascada	200	2,954	1,170	5,990	0,574	1,519	7
		Escalón-Remanso	125	2,444	1,050	4,770	0,472	1,248	7
	Guáquira	Lecho-Plano	150	2,552	1,000	4,580	0,507	1,241	6
		Rápidos-Remansos	118	2,030	1,370	2,850	0,247	0,655	7

**Tabla 1.2.** Continuación.

Conductividad ( $\mu\text{S}$ )	La Herrera	Cascada	200	163,333	120,000	210,000	5,448	24,967	21
		Escalón-Remanso	125	171,429	120,000	210,000	5,744	26,322	21
	Guáquira	Lecho-Plano	150	260,833	230,000	290,000	4,506	19,117	18
			118	213,810	150,000	260,000	5,584	25,588	21
		Rápidos-Remansos							

**Tabla 1.3.** Estadísticos descriptivos de la Materia Orgánica en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.

Cuerpo de Agua	Tramos	Materia Orgánica	Promedio	Valor mínimo	Valor máximo	Error Estándar	Desviación Estándar	n
La Herrera	Cascada	MOF	27,504	1,280	338,710	8,214	61,470	56
		MOG	110,127	2,530	671,830	16,898	126,450	56
	Escalón-Remanso	MOF	19,141	0,718	90,494	3,053	23,845	61
		MOG	154,538	2,380	1157,100	29,599	231,175	61
Guáquira	Lecho-Plano	MOF	16,815	2,881	139,854	3,138	23,056	54
		MOG	139,878	3,900	793,330	20,863	153,314	54
	Rápidos-Remansos	MOF	9,895	0,094	31,779	1,306	8,260	40
		MOG	81,165	1,340	333,270	12,719	80,441	40

**Tabla 1.4.** Estadísticos descriptivos de los nutrientes en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.

VARIABLES FISICO-QUÍMICAS (nutrientes)	Cuerpo de Agua	Tramos	Promedio	Valor mínimo	Valor máximo	Error Estándar	Desviación Estándar	n
Nitritos (ppm)	Herrera	Cascada	0,0181	0,0011	0,0459	0,0036	0,0146	16
		Escalón-Remanso	0,0191	0,0014	0,0980	0,0063	0,0242	15
	Guáquira	Lecho-Plano	0,0136	0,0014	0,0309	0,0024	0,0094	16
		Rápidos-Remansos	0,0149	0,0030	0,0300	0,0021	0,0083	16
Nitratos (ppm)	Herrera	Cascada	89,5902	1,3197	13,7732	1,1684	4,6737	15
		Escalón-Remanso	75,6694	1,3569	13,9963	1,0905	4,2236	16
	Guáquira	Lecho-Plano	69,3679	0,8364	10,7249	0,8986	3,5946	16
		Rápidos-Remansos	80,2228	2,3234	11,2825	0,8729	3,4915	16
Fosfatos (ppm)	Herrera	Cascada	1,1087	0,4928	1,8937	0,1171	4,6737	15
		Escalón-Remanso	1,0435	0,1546	1,9420	0,1468	4,2236	16
	Guáquira	Lecho-Plano	1,1751	0,5411	1,9420	0,1251	3,5946	16
		Rápidos-Remansos	1,0785	0,5411	1,8454	0,1088	3,4916	16
Sulfatos (ppm)	Herrera	Cascada	9,1107	5,5128	12,9487	0,6596	2,6384	15
		Escalón-Remanso	9,2393	5,5128	15,2564	0,8381	3,2461	16
	Guáquira	Lecho-Plano	11,0257	5,0000	15,2564	1,1184	4,4736	16
		Rápidos-Remansos	9,5035	4,7436	13,9744	0,8501	3,4005	16

**Tabla 1.5.** Estadísticos descriptivos de las variables morfométricas en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira.

VARIABLES	Tramos	Prome-dio	Valor mínimo	Valor máximo	Error Estándar	Desviación Estándar	n
Profundidad del cauce (cm)	Cascada	22,287	1,670	40,670	2,471	11,322	21
	Escalón-Remanso	15,572	0,000	143,670	6,523	29,894	21
	Lecho-Plano	11,867	3,250	21,670	1,172	4,972	18
	Rápidos-Remansos	24,889	10,500	42,000	2,366	10,841	21
Profundidad en el medio de cauce (cm)	Cascada	24,667	0,000	45,000	2,746	12,583	21
	Escalón-Remanso	10,095	0,000	22,000	1,579	7,238	21
	Lecho-Plano	9,944	0,000	34,000	2,162	9,175	18
	Rápidos-Remansos	25,167	6,500	51,000	2,936	13,457	21
Velocidad de la Corriente (cm/s)	Cascada	20,884	0,170	112,060	7,475	34,253	21
	Escalón-Remanso	40,698	0,000	101,990	7,042	32,268	21
	Lecho-Plano	49,987	1,500	102,940	7,718	32,745	18
	Rápidos-Remansos	90,098	7,910	246,390	17,797	81,555	21
Velocidad de la Corriente en el medio del cauce (cm/s)	Cascada	34,093	0,000	245,830	14,494	66,418	21
	Escalón-Remanso	64,331	0,000	282,670	16,730	76,668	21
	Lecho-Plano	50,909	0,000	144,670	11,445	48,558	18
	Rápidos-Remansos	103,515	13,010	327,330	17,864	81,861	21
Ancho del cauce (cm)	Cascada	381,810	200,000	578,000	23,101	105,862	21
	Escalón-Remanso	364,905	140,000	678,000	25,623	117,419	21
	Lecho-Plano	1164,444	800,000	1470,000	53,089	225,238	18
	Rápidos-Remansos	813,191	570,000	1180,000	40,412	185,191	21
Caudal (m <sup>3</sup> /s)	Cascada	0,085	0,003	0,322	0,021	0,098	21
	Escalón-Remanso	0,404	0,000	5,145	0,240	1,100	21
	Lecho-Plano	1,018	0,031	2,238	0,177	0,753	18
	Rápidos-Remansos	1,627	0,260	4,435	0,251	1,152	21

### 1.3.3. Caracterización fisicoquímica de los tramos

Bajo el supuesto que cada tramo presentaba una conformación física ambiental diferente, considerada a priori a través de la visualización de las características propuestas para los tipos de tramos por Montgomery y Buffington (1997), se compararon dichos tramos en función de sus posibles similitudes o disimilitudes al emplear variables fisicoquímicas e hidráulicas, las cuales podrían estar contribuyendo a su estructuración. Para ello, se aplicaron dos tipos de pruebas estadísticas multivariadas de ordenamiento: primeramente el escalamiento multidimensional no métrico (EMNM), dado que no se restringe a los supuestos de normalidad, multinormalidad y homogeneidad de varianza y en tal sentido se emplearon todas las variables evaluadas; y seguidamente el Análisis de Componentes Principales (ACP) para aquellas variables que si cumplieron con los supuestos mencionados (Pérez 2004).

Considerando que los análisis de ordenamiento son pruebas exploratorias, se empleó el Análisis de Similitud (ANOSIM) como prueba de contraste de hipótesis, acompañado del análisis de porcentajes de similitud (SIMPER). Para la aplicación del ANOSIM se tomaron en cuenta todas las variables abióticas medidas, y se consideró la distancia euclídea para su ejecución, al igual que en el EMNM y el ACP (Clarke 1993).

En la Figura 1.5, se presentan los resultados del ordenamiento que generó el EMNM. La posición de cada punto expresó la caracterización hidromorfológica de los tramos, la cual resultó de la integración de la información aportada en cada fecha de muestreo por cada una de las variables medidas para este propósito. Se esperaba que si los tramos eran estructuras estables, los puntos relacionados con

un mismo tramo deberían estar más próximos entre si y más alejados de los dopuntos que representanban a otro tramo. En efecto, se pue observar que las nubes de puntos correspondientes a los tramos del río Guáquira, es decir Rápidos-Remansos (RR) y Lecho Plano (LP), se distribuyeron en su mayoría, en los cuadrantes inferior izquierdo y derecho. Por otro lado, las nubes de puntos correspondientes a los tramos del río la Herrera, Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C), tendieron a separarse de RR y LP y se distribuyeron en su mayoría, en los cuadrantes superior izquierdo y derecho. En tal sentido, se hizo evidente la distinción entre ríos más que entre tramos con este análisis. Sin embargo, el valor del stress (bondad de ajuste) obtenido fue superior a 0,2 lo cual sugiere que el EMNM no resulta una prueba robusta para la evaluación conjunta de las variables hidromorfológicas y fisicoquímicas que pudieran definir a los cuatro tramos.

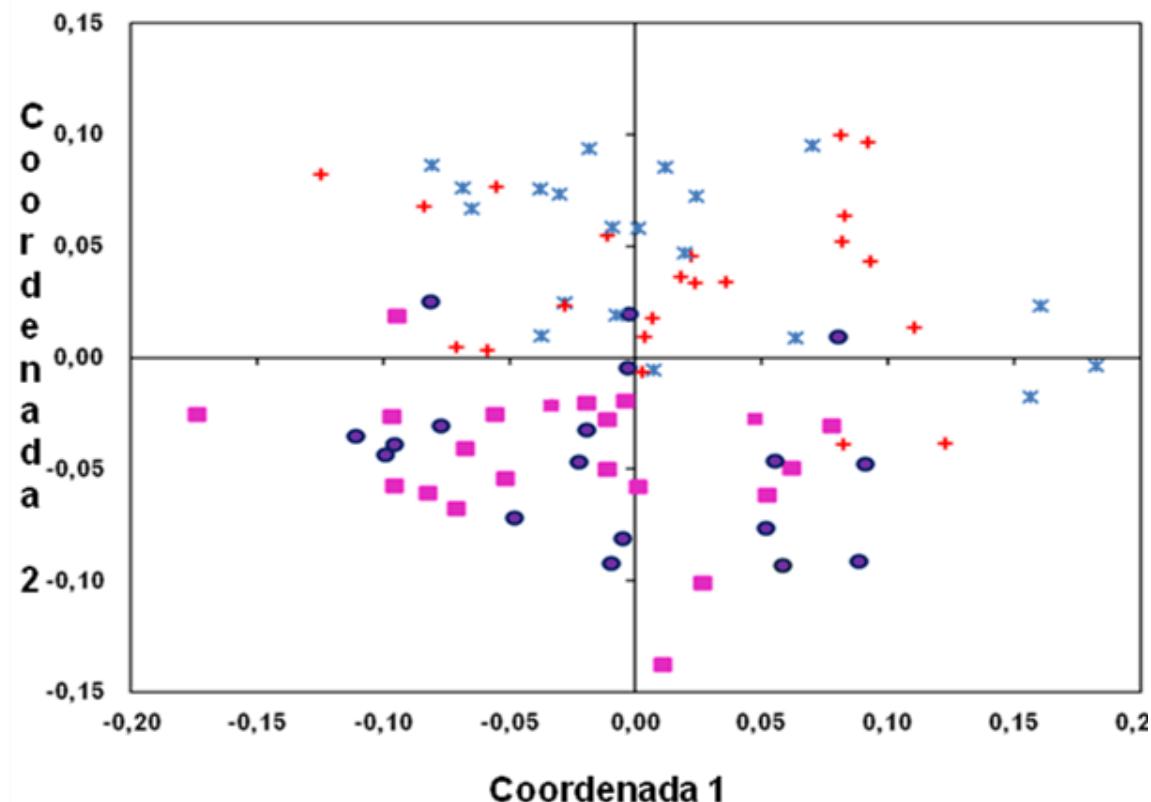
Por lo anterior, se empleó el análisis de componentes principales (ACP) con las variables morfométricas: caudal, velocidad, ancho y profundidad, junto a la materia orgánica particulada total, fina y gruesa, y a la conductividad (excluyendo a las restantes variables fisicoquímicas del agua). Las variables empleadas en el ACP si cumplían con los supuestos de normalidad, homogeneidad de varianza y multinormalidad. En una primera aproximación se evidenció que los vectores de algunas variables mostraban una extrema cercanía en el gráfico biplot, es decir, la información que aportaban era redundante, en tal sentido se calcularon sus valores de correlaciones de Pearson (Tabla 1.6) evidenciándose que mostraban una asociación positiva y significativa ( $p<0,0001$ ), por lo cual se decidió eliminar el ancho, la profundidad en la mitad del cauce, la velocidad de la corriente y la

velocidad en el medio del cauce y se utilizó nuevamente el ACP para el caudal, la profundidad, la materia orgánica y la conductividad (Figura 1.6).

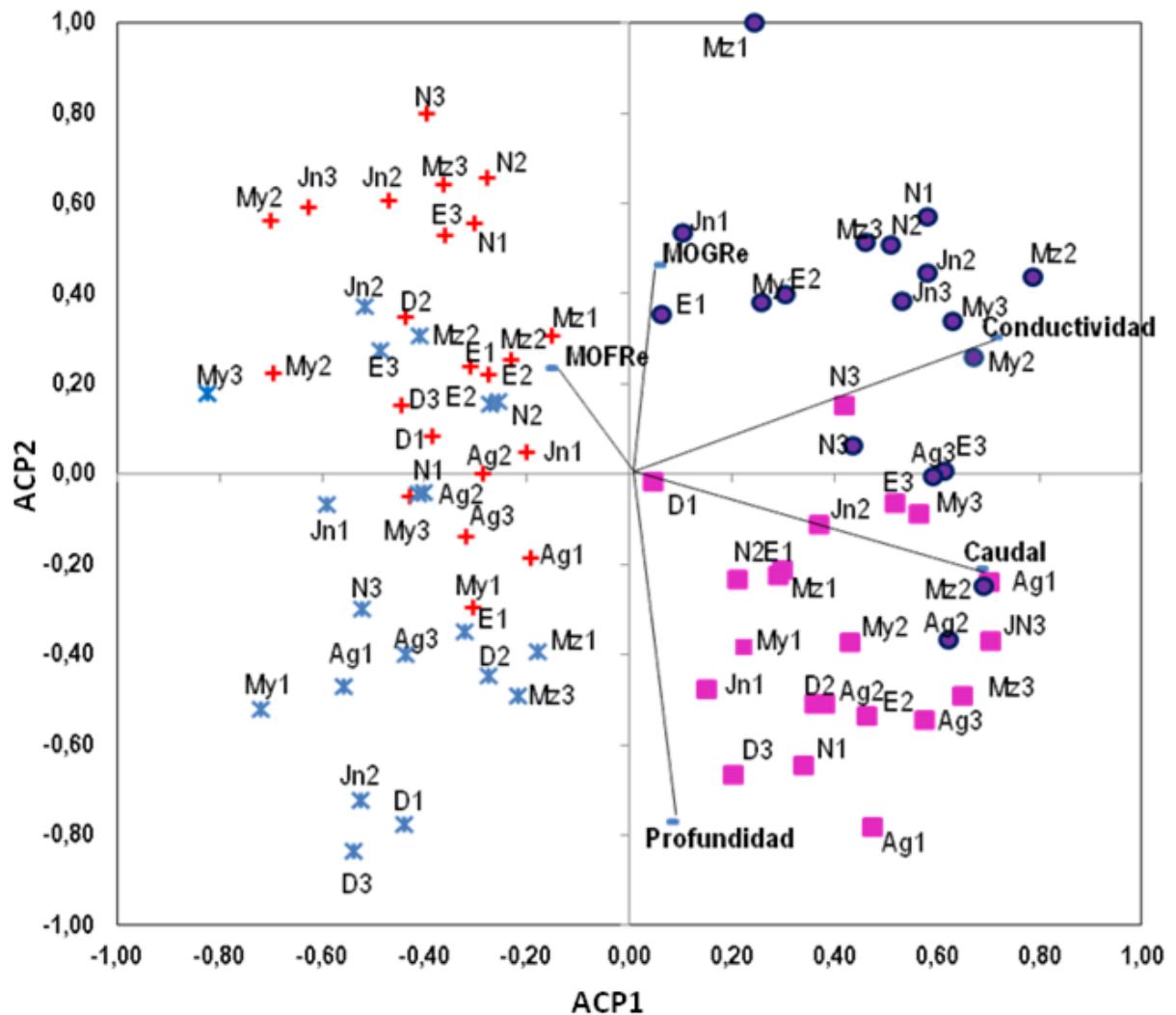
**Tabla 1.6.** Correlaciones significativas entre variables algunas hidromorfométricas y entre la materia orgánica considerando todos los tramos.

Variables	R de Pearson	Valor de Probabilidad
MOTot vs. MOGRe	0,992	6,463E <sup>-73</sup>
Velocidad vs. Vel.0,5	0,813	3,250E <sup>-20</sup>
Profundidad vs. Prof. 0,5	0,879	3,630E <sup>-27</sup>
Caudal vs. Velocidad	0,796	6,530E <sup>-19</sup>
Caudal vs. Vel.0,5	0,650	4,940E <sup>-11</sup>
Caudal vs. Ancho	0,595	4,820E <sup>-9</sup>

(MOTot: Materia Orgánica Particulada Total en Remansos, MOG: Materia Orgánica Particulada Gruesa en Remansos, Vel. 0,5: Velocidad de la corriente de agua en el medio del cauce, Prof. 0,5 (Profundidad en el medio del cauce).



**Figura 1.5.** Ordenamiento de los tramos presentes en los ríos Guáquira y la Herrera, mediante el Escalamiento Multidimensional No Métrico (stress: 0,2527) en función de la fecha de muestreo y las variables morfométricas y fisicoquímicas: Rápidos-Remansos (■, cuadrado relleno) y Lecho-Plano (○, círculos) para el Río La Guáquira; Escalón-Remanso (+, cruces) y Cascada (X, estrellas), para la Herrera.



**Figura 1.6.** Ordenamiento de los tramos presentes en los ríos Guáquira y la Herrera mediante el Análisis de Componentes Principales, en función de la fecha de muestreo y algunas variables hidráulicas (morfométricas), la conductividad y la materia orgánica. Rápidos-Remansos (■, cuadrado relleno) y Lecho-Plano (○, círculos) para el Río La Guáquira; Escalón-Remanso (+, cruces) y Cascada (X, estrellas), para la Herrera. Cada punto está identificado por las iniciales del mes de muestreo y el número de la muestra.

En la Figura 1.6 se observa una total diferenciación entre los ríos y/o entre los tramos de diferentes ríos y en menor grado entre los tramos de un mismo río. En tal sentido, la nube de puntos que representan a los tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) ubicados en el río Guáquira se distribuyeron en los cuadrantes superior e inferior derechos, mientras que, la nube de puntos

que corresponde a Escalón-Remanso (ER) y Cascada © del río la Herrera, se distribuyeron en los cuadrantes superior e inferior izquierdo. El caudal y la conductividad se asociaron significativamente con el componente 1 y en tal sentido parecen ser determinantes en la caracterización de los tramos de río Guáquira, el primero parece describir a tramo RR y la segunda al tramo LP. Por otro lado, la profundidad y la MOGRe se asociaron significativamente con el componente 2, la primera parece describir a RR y a ER y la segunda a LP (Tabla 1.7).

**Tabla 1.7.** Análisis de Componentes Principales. Valores de correlación de Pearson de las variables hidráulicas junto a la conductividad y la materia orgánica, con los primeros dos componentes.

Variables	ACP 1	ACP 2
Profundidad (cm)	0,07618	-0,7705*
Caudal cm <sup>3</sup> /s)	0,6811*	-0,2102
Materia Orgánica Particulada Fina en Remansos (g/m <sup>2</sup> )	-0,1607	0,235
Materia Orgánica Particulada Gruesa en Remansos (g/m <sup>2</sup> )	0,05299	0,4635*
Conductividad (μS)	0,7083*	0,3036*
Varianza acumulada	64,683	29,985

Correlación significativa \*p<0,005 ( $r_c= 0,283$ ; n=80)

Se utilizó ANOSIM como prueba de contrastación de hipótesis tomando en cuenta todas las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas. El resultado evidenció disimilitudes significativas entre los cuatro tramos ( $R=0,3294$ ;  $p<0,0001$ ).

Según el método de permutaciones SIMPER, las variables abióticas que más contribuyeron a la diferenciación de los tramos fueron: la conductividad, la materia orgánica particulada tanto gruesa como fina que se acumuló en los remansos,

además de las variables hidromorfométricas. La contribución acumulada de estas 10 variables alcanzó el 55,25% (Tabla 1.8). Estos resultados evidenciaron la relevancia de las variables hidromorfométricas en la discriminación de los tramos.

**Tabla 1.8.** SIMPER. Contribución de las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas en la comparación de los tramos del río Guáquira: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) versus los Tramos de la quebrada la Herrera: Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Los promedios corresponden a datos transformados mediante BoxCox y posteriormente normalizados.

Variable	Disimilitud Promedio	% de contribución	% acumulado	Promedio* en RR	Promedio* en LP	Promedio* en ER	Promedio* en C
Ancho (cm)	2,4950	6,2130	6,2130	0,5710	1,2500	-0,8650	-0,7740
Conductividad (mS)	2,4300	6,0510	12,2600	0,3360	1,3000	-0,6290	-0,8230
Caudal (cm <sup>3</sup> /s)	2,4170	6,0170	18,2800	1,0200	0,5680	-0,6330	-0,8770
Profundidad	2,2260	5,5410	23,8200	0,6820	-0,4070	-0,8060	0,4740
Profundidad 0,5	2,1950	5,4640	29,2900	0,5680	-0,6240	-0,5620	0,5290
Velocidad (cm/s)	2,1540	5,3640	34,6500	0,6350	0,1990	-0,0237	-0,7820
Vel0,5 (cm/s)	2,1190	5,2770	39,9300	0,6870	-0,1100	-0,0219	-0,5700
MOGRe (g/m <sup>2</sup> )	2,0590	5,1270	45,0500	-0,3450	0,4160	0,3360	-0,3470
MOTOT (g/m <sup>2</sup> )	2,0530	5,1120	50,1700	-0,3910	0,3870	0,3280	-0,2690
MOFRe (g/m <sup>2</sup> )	2,0410	5,0830	55,2500	-0,5310	0,1540	0,1150	0,2840
Turbidez (NTU)	2,0220	5,0340	60,2800	-0,3280	0,0388	-0,0667	0,3610
pH	2,0120	5,0100	65,2900	0,2110	0,1900	-0,2640	-0,1100
MOS	2,0100	5,0040	70,3000	-0,3210	0,3480	-0,0660	0,0889
Nitratos (ppm)	2,0080	5,0000	75,3000	0,0697	-0,3570	0,1220	0,1140
Sulfatos (ppm)	2,0020	4,9830	80,2800	-0,1000	0,2580	-0,0228	-0,0979
Fosfatos (ppm)	1,9850	4,9430	85,2200	-0,0087	0,1640	-0,1620	0,0302
%OD	1,9850	4,9420	90,1700	0,0821	0,1500	-0,1540	-0,0570
Nitritos (ppm)	1,9770	4,9230	95,0900	0,0661	-0,1570	0,0932	-0,0244
OD (mg/L)	1,9730	4,9120	100,0000	0,0481	-0,0131	-0,0751	0,0382

\* Promedio de los valores transformados y normalizados

SIMPER también arrojó un valor de disimilitud en la comparación entre tramos. En tal sentido al comparar en conjunto los cuatro tramos el valor fue de 40,17% y al comparar tramo por tramo se obtuvo que los menores valores de disimilitud

corresponden a los tramos ubicados en el mismo cuerpo de agua (Tabla 1.9). En el caso particular del tramo Lecho-Plano (LP), este exhibió los mayores porcentajes de disimilitud con respecto a Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C).

**Tabla 1.9.** Porcentaje de disimilitud obtenidos por SIMPER en la comparación tramo a tramo en función de todas las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas. Tramos del río Guáquira: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP), Tramos de la quebrada la Herrera: Escalón-Remansos (ER) y Cascada (C).

Tramos	RR	LP	ER	C
RR	0,0	35,98	40,85	39,78
LP		0,0	42,42	46,38
EP			0,0	36,19
C				0,0

A través de los métodos multivariados empleados quedó en evidencia la importancia de las variables hidromorfométricas en conjunto con la materia orgánica y la conductividad en la descripción y diferenciación de los tramos evaluados. En tal sentido, los tramos se compararon mediante el Análisis de Varianza de Kruskal-Wallis, en función de cada una de estas variables obteniéndose los siguientes resultados tanto para la hidromorfometría y la conductividad (Tabla 1.10) como para la materia orgánica (Figura 1.8).

Según los resultados observados en la tabla 1.10, el ancho del cauce y la conductividad fueron las variables que exhibieron diferencias significativas entre un mayor número de tramos, siendo diferentes entre Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del río Guaquira, los cuales a su vez difirieron de Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) del río la Herrera ( $p<0,05$ ), estos dos últimos fueron similares entre si. Por otra parte la profundidad promedio y la profundidad en el medio del cauce exhibieron diferencias entre los tramos de un mismo río ( $RR \neq LP$

y  $ER \neq C$ ), pero tendieron a ser similares entre aquellos ubicados en ríos diferentes ( $RR = ER$  o  $C$  y  $LP = RR$  o  $C$ ). En tanto que el caudal evidenció diferencias entre ríos más que entre tramos, ya que no se diferenciaron los caudales de los tramos ubicados en el río Guáquira ( $RR = LP$ ) ni de la Herrera ( $ER = C$ ). Por último, la velocidad de la corriente y la velocidad en el medio del cauce, solo exhibieron diferencias significativas entre los tramos más alejados en el gradiente altitudinal, esto es, entre Rápidos-Remansos y Cascada. En resumen, aun cuando las variables evaluadas exhibieron algunas diferencias entre tramos, no se pudo extraer un patrón general de diferenciación.

**Tabla 1.10.** Comparación de las variables morfométricas y la conductividad a escala del tramo en la microcuenca del río Guáquira.

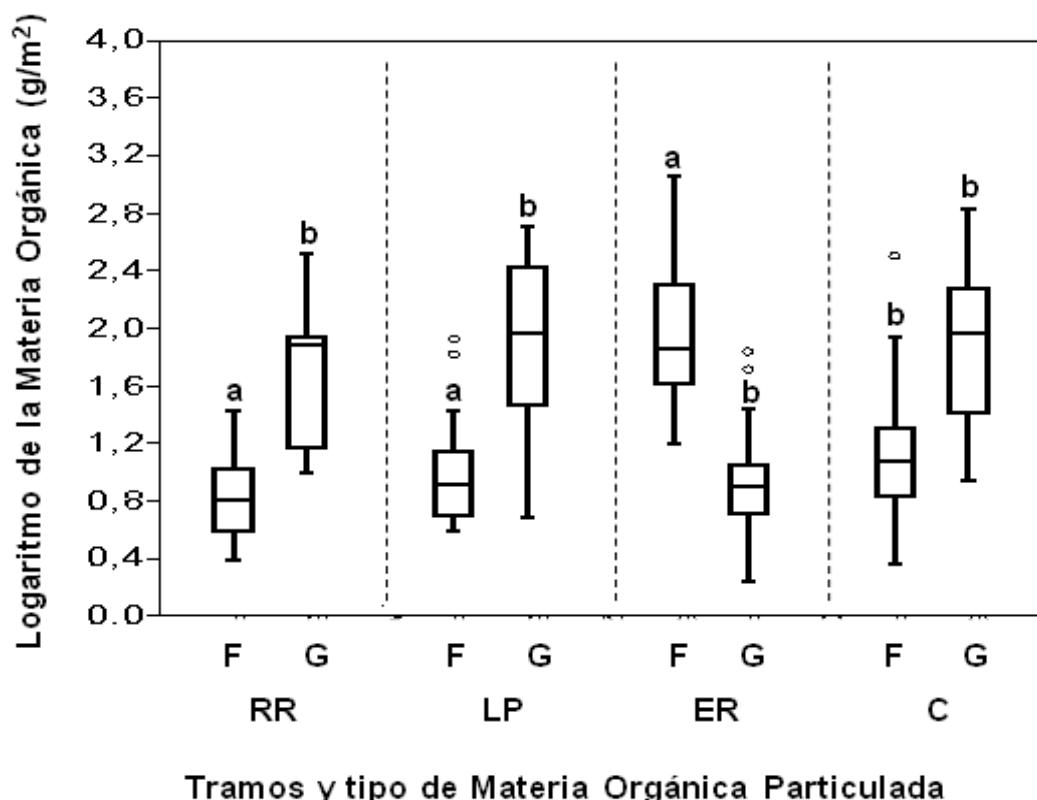
RÍOS		Guáquira		La Herrera	
Variables ambientales / Tramos		RR $\bar{X}$ (DS)	LP $\bar{X}$ (DS)	ER $\bar{X}$ (DS)	C $\bar{X}$ (DS)
Hidromorfometría	Caudal ( $m^3/s$ )	1,63 <sup>a</sup> ( $\pm 4,15$ )	1,02 <sup>a</sup> ( $\pm 0,75$ )	0,40 <sup>b</sup> ( $\pm 1,10$ )	0,09 <sup>b</sup> ( $\pm 0,10$ )
	Profundidad promedio (cm)	24,89 <sup>a</sup> ( $\pm 10,84$ )	11,87 <sup>b</sup> ( $\pm 4,98$ )	15,57 <sup>b</sup> ( $\pm 28,85$ )	22,29 <sup>a</sup> ( $\pm 11,32$ )
	Profundidad en medio del cauce (cm)	25,17 <sup>a</sup> ( $\pm 13,46$ )	9,94 <sup>b</sup> ( $\pm 49,18$ )	10,10 <sup>a</sup> ( $\pm 7,24$ )	24,67 <sup>b</sup> ( $\pm 12,58$ )
	Velocidad Promedio (cm/s)	90,10 <sup>a</sup> ( $\pm 81,55$ )	49,99 <sup>a</sup> ( $\pm 32,74$ )	40,70 <sup>ab</sup> ( $\pm 32,67$ )	20,88 <sup>b</sup> ( $\pm 34,25$ )
	Velocidad en medio del cauce (cm/s)	103,52 <sup>a</sup> ( $\pm 81,86$ )	50,91 <sup>ab</sup> ( $\pm 48,56$ )	64,33 <sup>ab</sup> ( $\pm 76,67$ )	34,09 <sup>b</sup> ( $\pm 66,42$ )
	Ancho del cauce	813,19 <sup>a</sup> ( $\pm 185,19$ )	1164,44 <sup>b</sup> ( $\pm 115,24$ )	364,90 <sup>c</sup> ( $\pm 117,42$ )	381,81 <sup>c</sup> ( $\pm 105,86$ )
Química del Agua	Conductividad ( $\mu S$ )	213,81 <sup>a</sup> ( $\pm 4,15$ )	260,83 <sup>b</sup> ( $\pm 4,15$ )	171,43 <sup>c</sup> ( $\pm 4,15$ )	163,33 <sup>c</sup> ( $\pm 4,15$ )

Para cada variable (fila): 1) se asienta el promedio ( $\bar{X}$ ) y la desviación estándar (DS); 2) la comparación se llevó a cabo entre los 4 tramos sin discriminar por ríos; 3) letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p<0,01$ ).

Tramos: RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remansos, C: Cascada. Número de muestras:  $n=21$  para todos los tramos excepto, LP con  $n=17$ .

En cuanto a la comparación de los tamaños de las partículas de la Materia Orgánica Particulada Fina (MOF) y la Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG), la MOG ( $0,5\text{mm} < \Phi < 0,1\text{ mm}$ ) tendió a mostrar valores significativamente más altos que la MOF ( $\Phi > 1\text{ mm}$ ) en la mayoría de los tramos ( $p<0,01$ ), (Figura 1.8), con excepción del tramo Escalon-Remanso (ER), en el cual la MOF fue significativamente mayor que la MOG ( $p<0,001$ ), y en el tramo Cascada (C) donde no se evidenciaron diferencias significativas ( $p>0,5$ ).

Al comparar la materia orgánica MOF entre los cuatro tramos no se encontraron diferencias significativas ( $p>0,05$ ) y el mismo resultado se observó para MOG ( $p>0,1$ ).



**Figura 1.7.** Dispersión de los valores de concentración de la Materia Orgánica Particulada Fina (F) y la Materia Orgánica Particulada Gruesa (G) en los tramos estudiados en la microcuenca del Río Guáquira. Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,01$ ).

#### 1.3.4. Caracterización de los hábitats dentro de cada tramo.

A una escala espacial de mayor resolución, se pueden reconocer y caracterizar unidades hidrogeomorfológicas más pequeñas que los tramos, a las cuales Hawkins *et al.* (1993), les han dado el nombre de unidades del cauce o unidad de hábitats para este estudio. Como ya se explicó por razones prácticas y operativas se caracterizaron las unidades de hábitats en aguas lentas y aguas rápidas turbulentas y laminares. En tal sentido, denominamos remansos (pools) a todas las unidades de cauce de aguas lentas independientemente de las categorías establecidas en los sucesivos niveles de resolución de Hawkins *et al.* (1993). Mientras que, las aguas rápidas las discriminamos en rápidos (riffles) y correderas (run), sin hacer distinción de las subcategorías establecidas en los siguientes niveles de resolución. Como se evidenciará a continuación, esta categorización en remansos, correderas y rápidos resultó apropiada para los objetivos de la investigación.

Como se indicó anteriormente, en cada unidad de hábitat se midieron las variables hidráulicas: profundidad y velocidad de la corriente, en conjunto con la composición del sustrato orgánico e inorgánico. Estas variables se compararon entre hábitats dentro de cada tramo, mediante un análisis de varianza de Kruskal-Wallis, y los resultados se encuentran en la Tabla 1.11. En este sentido las variables que mostraron diferencias significativas entre hábitats, consistentemente a lo largo de los cuatro tramos fueron la velocidad y la materia orgánica particulada fina “MOF” ( $p<0,01$ ).

En los tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del río Guáquira, la velocidad fue significativamente mayor en los rápidos, mientras que

en los tramos Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) del río la Herrera fue significativamente mayor en las correderas y los rápidos exhibieron los menores valores. Por otro lado, en LP y ER la velocidad fue significativamente diferente entre los tres hábitats.

En cuanto a la MOF, esta fue significativa y consistentemente más abundante en los remansos, mientras que correderas y rápidos exhibieron similares valores de MOF.

Por su parte, la materia organica particulada gruesa (MOG) solo exhibió diferencias entre hábitats en los tramos Lecho-Plano (LP) y Escalón-Remansos (ER) y estas diferencias solo fueron observadas entre remansos y correderas, siendo los remansos los que presentaban los mayores valores de abundancia de MOG.

Por último el sustrato inorgánico, solo exhibió diferencias significativas entre hábitats en el tramo Rápidos-Remansos (RR), tanto para el porcentaje de arena-grava como para cantos rodados. Ambos tipos de sustratos difirieron significativamente entre rápidos y remansos ( $p<0,05$ ), siendo el porcentaje de arena-grava mayor en remansos y el porcentaje de cantos rodados mayor en rápidos, mientras que las correderas mantuvieron una composición intermedia.

**Tabla 1.11.** Variables hidráulicas y del sustrato que describen a las unidades de hábitats en cada tramo de la microcuenca del río Guáquira.

VARIABLES y descriptores estadísticos			RÍOS /TRAMOS / UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS											
			Guáquira						Herrera					
			RR			LP			ER			C		
			Re (n=21)	Co (n=21)	Ra (n=7)	Re (n=18)	Co (n=18)	Ra (n=18)	Re (n=21)	Co (n=20)	Ra (n=20)	Re (n=21)	Co (n=16)	Ra (n=19)
Hidráulicas	Profundidad (cm)	̄ DS	26,22 <sup>a</sup> ±8,48	22,09 <sup>a</sup> ±7,31	21,60 <sup>a</sup> ±9,91	14,64 <sup>a</sup> ±3,83	15,44 <sup>b</sup> ±3,38	16,03 <sup>b</sup> ±7,04	17,56 <sup>a</sup> ±6,75	16,99 <sup>ab</sup> ±6,75	14,24 <sup>b</sup> ±14,23	21,17 <sup>a</sup> ±21,16	17,57 <sup>a</sup> ±4,91	16,89 <sup>a</sup> ±5,37
	Velocidad (cm/s)	̄ DS	77,54 <sup>a</sup> ±70,38	179,56 <sup>b</sup> ±103,05	166,02 <sup>b</sup> ±112,96	56,97 <sup>a</sup> ±65,23	214,59 <sup>b</sup> ±291,62	270,36 <sup>c</sup> 277,87	6,83 <sup>a</sup> ±17,81	9,34 <sup>b</sup> ±22,44	2,37 <sup>c</sup> ±1,08	12,57 <sup>a</sup> ±12,56	20,19 <sup>b</sup> ±35,25	2,82 <sup>b</sup> ±0,90
Sustrato Orgánico e Inorgánico	MOF (g/m <sup>2</sup> )	̄ DS	0,45 <sup>a</sup> ±0,25	0,24 <sup>b</sup> ±0,19	0,21 <sup>b</sup> ±0,22	0,85 <sup>a</sup> ±0,68	0,31 <sup>b</sup> ±0,26	0,52 <sup>b</sup> ±1,04	0,92 <sup>a</sup> ±0,83	0,38 <sup>b</sup> ±0,42	0,60 <sup>b</sup> ±0,93	1,12 <sup>a</sup> ±0,10	1,48 <sup>b</sup> ±3,30	0,32 <sup>b</sup> ±0,16
	MOG (g/m <sup>2</sup> )	̄ DS	3,30 <sup>a</sup> ±3,30	2,44 <sup>a</sup> ±2,98	2,21 <sup>a</sup> ±1,78	7,30 <sup>a</sup> ±6,49	2,10 <sup>b</sup> ±1,96	4,75 <sup>ab</sup> ±4,73	8,40 <sup>a</sup> ±11,51	2,34 <sup>b</sup> ±1,80	5,00 <sup>ab</sup> ±6,37	3,65 <sup>a</sup> ±4,80	3,13 <sup>a</sup> ±2,58	5,01 <sup>a</sup> ±4,14
	Arena-Grava (%)	̄ DS	55,52 <sup>a</sup> ±37,65	39,58 <sup>ab</sup> ±52,98	24,85 <sup>b</sup> ±31,70	27,29 <sup>a</sup> ±31,95	32,25 <sup>a</sup> ±30,20	35,20 <sup>a</sup> ±33,33	18,98 <sup>a</sup> ±32,49	26,87 <sup>a</sup> ±33,60	22,63 <sup>a</sup> ±24,38	23,65 <sup>a</sup> ±35,44	33,78 <sup>a</sup> ±34,76	16,41 <sup>a</sup> ±28,16
	Cantos Rodados (%)	̄ DS	44,48 <sup>a</sup> ±37,65	66,00 <sup>ab</sup> ±36,93	74,9 <sup>b</sup> ±32,19	72,71 <sup>a</sup> ±31,95	67,75 <sup>a</sup> ±30,20	60,82 <sup>a</sup> ±34,92	81,04 <sup>a</sup> ±32,49	71,53 <sup>a</sup> ±32,94	76,95 <sup>a</sup> ±24,16	76,35 <sup>a</sup> ±35,44	64,62 <sup>a</sup> ±35,51	83,61 <sup>a</sup> ±28,16

Para cada variable (fila) se asienta el promedio (̄) y la desviación estándar (DS).

n: número de muestras por hábitats-

Habitats: Re: Remansos. Co: Correderas, Ra: Rápidos

Tramos: RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remansos, C: Cascada.

Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis, p<0,05). El análisis de varianza se llevó a cabo dentro de cada tramo.

## 1.4. DISCUSIÓN.

### 1.4.1. De los tramos.

Se encontraron diferencias hidrogeomorfológicas entre los tipos de tramos dentro de un mismo segmento (de acuerdo a Frissell *et al.* 1986), en un río neotropical. Los resultados avalan el enfoque teórico denominado Jerarquía de los Parches Dinámicos (Hierarchical Patch Dynamics), según el cual los ecosistemas lóticos están conformados por parches hidrogeomorfológicos discontinuos a diferentes escalas temporales y espaciales, definidos por la geomorfología de la cuenca y las características del flujo (Pringle *et al.* 1988, Poole 2002, Benda 2004, Thorp *et al.* 2006, Winemiller *et al.* 2010). Este modelo se contrapone a la hipótesis del Concepto del Contínuo del Río enfoque teórico que ha fundamentado, una gran cantidad de investigaciones sobre las comunidades de los ecosistemas lóticos. De acuerdo a este enfoque los cuerpos de aguas corrientes son vistos a lo largo de su recorrido como un gradiente continuo de condiciones físicas que determina que las comunidades acuáticas respondan y se ajusten de forma continua y constante a los cambios ambientales (Vannote *et al.* 1980),

Este enfoque de los parches se sustenta en la posibilidad de discriminar conformaciones hidrogeomorfológicas particulares. La diferenciación en estas conformaciones particulares parece ser mayor donde la heterogeneidad ambiental también lo es, definiendo la heterogeneidad como la variabilidad en un patrón o proceso en el tiempo y/o espacio (Palmer & Poff 1997). En este estudio las variables hidráulicas evidenciaron una gran dispersión y por ende una mayor heterogeneidad ambiental, por lo que se puede inferir que la hidrogeomorfología es determinante en la discriminación de estas unidades físicas tal como apuntó Rosgen (1994) al describir una clasificación natural de los ríos.

Algunas propiedades fisicoquímicas como la conductividad y la materia orgánica también fueron determinantes en la estructuración organizativa de los tramos evaluados de los ríos Guáquira y La Herrera. Nuestros resultados concuerdan con Silveira *et al.* (2006), quienes evidenciaron diferencias sólo en las características hidráulicas en varios ríos del sureste brasileño.

Los valores más altos de conductividad se observaron en los tramos del río Guáquira debido posiblemente, a la composición geológica de los cerros Marimón y Zapatero, los cuales conforman respectivamente las vertientes izquierda y derecha del cauce de dicho cuerpo de agua. Ambas elevaciones presentan historias geológicas diferentes (Bellizzia *et al.* 1969). Un hecho que muestra el efecto que puede tener la composición geológica de estos ambientes terrestres, viene dado por los altos valores de conductividad que hemos medido de manera puntual y en actividades ajenas a esta investigación en pequeños tributarios que nacen en el cerro Marimón, cuyos valores de conductividad superan las 300  $\mu\text{S}$ . También es notable que dentro del río Guáquira la conductividad del agua disminuyó con la altitud. De una conductividad promedio igual a 260,8  $\mu\text{S}$  en el tramo Lecho-Plano (147 msnm) se pasó a una conductividad promedio de 213,8  $\mu\text{S}$  en el tramo Rápidos-Remansos (118 msnm). Es probable que este hecho sea consecuencia del efecto de dilución que sufre la concentración de iones en el agua por la llegada de cuatro afluentes que confluyen en el cauce principal del río Guáquira, a lo largo de su recorrido entre los tramos considerados, y cuyos valores de conductividad no superan los 200  $\mu\text{S}$ . Esta relación entre la composición geológica y la mineralización del agua ha sido observada por Segnini & Chacón (2005) y Segnini *et al.* (2009), quienes evidenciaron la relevancia de la variación de la conductividad junto a la dureza y la alcalinidad, en la cuenca del río Chama, como variables químicas que reflejan un gradiente de mineralización del agua y cuyas diferencias entre sitios

pueden ser el producto de los diversos orígenes litológicos que se manifiestan en la cuenca.

Es un hecho bien conocido que el uso de la tierra es un factor que afecta la composición química de las aguas continentales. Posiblemente, este factor es el responsable de las diferencias en la conductividad que presentan los dos tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del río Guáquira. Si bien el río Guáquira y el cerro Zapatero son áreas poco intervenidas, no obstante persisten diversos usos agropecuarios, especialmente en la ribera izquierda donde predomina el pastoreo. Tales actividades afectan la calidad del agua del río en la medida que los nutrientes y demás residuos orgánicos son aportados al cauce, afectando la conductividad. En contraste, en los tramos del río la Herrera, Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C), no se observaron diferencias en la conductividad, pues este tributario no recibe efluentes y discurre a través de una zona poco transitada, dominada por una vegetación boscosa y sin evidencia de pastoreo o de cultivos agrícolas.

En cuanto a la materia orgánica, los resultados de este estudio concuerdan con los de Kobayashi & Kagaya (2005), quienes compararon la materia orgánica entre diferentes tramos de ríos de cabecera del centro de Japón, obteniendo valores de Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG) significativamente altos en todos los tramos evaluados. Premisa que se espera ocurra en los ríos caracterizados por drenar a través de áreas boscosas las cuales aportan la principal fuente de material vegetal y que están poco intervenidas. Bajo estas condiciones el material aloctono está poco degradado y fragmentado (Vannote *et al.* 1980). En nuestro caso, la excepción se observó en el tramo Escalón-Remanso, en el cual la cantidad de Materia Orgánica Particulada Fina (MOF) acumulada fue mayor que la cantidad de Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG). Una posible explicación a esta excepción radica en la conformación física del tramo, la cual promueve la retención

de la materia orgánica en áreas de deposición como lo son los remansos. Estos hábitats actúan como pozos con muy poca velocidad de la corriente (Montgomery & Buffington 1997, Hoover *et al.* 2010). Adicionalmente la presencia de guijarros y rocas de mediano a gran tamaño favorece la generación de remansos con sustrato heterogéneo, que promueven una mayor acumulación y retención de materia orgánica tanto fina como gruesa (Frissell *et al.* 1986, Hawkins *et al.* 1993, Montgomery & Buffington 1997, Gomi *et al.* 2002).

De acuerdo con los resultados obtenidos, pensamos que la estructuración hidrogeomorfológica de los tramos debe ser considerada al momento de desarrollar estudios de evaluación de calidad del agua o de caracterización de comunidades que involucren la comparación de dos o más cuerpos de agua, pues sí las comunidades acuáticas responden a las características hidrogeomorfológicas de los tramos en que habitan, es de esperarse que las características del tipo de tramo contribuyan de manera importante en estructuración de las comunidades bentónicas.

#### **1.4.2. De los hábitats o unidades del cauce.**

En este estudio el nivel de resolución espacial más bajo fue el de hábitat, dentro del cual se identificaron tres tipos: remansos, correderas y rápidos. Esta categorización ha sido utilizada con éxito por otros investigadores (Logan & Brooker 1983, Jowett *et al.* 1993, Yule 1996, Kobayashi & Kagaya 2005, Pérez 2008).

Nuestros resultados demuestran que los hábitats tienden a diferenciarse dentro cada tramo de acuerdo con variables hidráulicas particulares, siendo la variable determinante común a todos, la velocidad de la corriente, tal como ha sido evidenciado en ríos no tropicales (Brown & Brussock 1991, Yule 1996, Rempel *et al.*

2000, Carter & Fend 2001, Brook *et al.* 2005, Gallo *et al.* 2010); y en ríos tropicales (Buss *et al.* 2004, Fenoglio *et al.* 2004y Pérez & Segnini 2005).

En el caso del tramo Rápidos-Remansos los tres tipos de hábitats estudiados se distinguen entre sí en términos de la velocidad de la corriente y la composición del sustrato, lo cual puede ser el reflejo del arreglo hidrogeomorfológico característico del tramo, cuyas áreas de rápidos se generan por arrastre, deposición y acumulación de cíntos rodados a lo largo de una sección transversal o en zonas específicas. (Montgomery & Buffington, 1997). Esta acumulación de cíntos rodados los hace hábitats poco profundos, con mayor pendiente, con aguas turbulentas y mayor velocidad; en tanto que en los remansos, dispuestos después de los rápidos, se deposita una mayor cantidad de partículas inorgánicas de tamaño menor a los cíntos rodados, lo cual genera un flujo laminar de poca velocidad (Allan & Castillo 2007). La heterogeneidad del sustrato observada en los remansos del tramo Rápidos-Remansos, le confiere gran inestabilidad ante los aumentos repentinos del caudal como consecuencia del aumento de las precipitaciones durante la estación de lluvias, época en la que el sustrato en estos hábitats tiende a ser removido con mayor intensidad (Brown & Brussock 1991).

Por su parte, los hábitats del tramo Lecho-Plano parecen diferenciarse en función de la velocidad de la corriente y la profundidad, dado que presentan un sustrato inorgánico homogéneo, lo cual también puede ser un reflejo de la forma en que se distribuye el sustrato en el tramo. En este tipo de tramo nunca se observó un patrón particular en la distribución del sustrato, el arreglo era estocástico con una gran cantidad de rocas mayores a 25 cm. Tal arreglo azaroso debe promover también la distribución aleatoria de los hábitats, siendo posible encontrar rápidos profundos en lugar de superficiales. En este caso particular, en la vertiente izquierda que exhibía cierto confinamiento producido por el cerro Marimón, era común

observar rápidos profundos, mientras que en la vertiente derecha era común observar una mayor deposición de grava y arena acompañadas de rocas de mediano a gran tamaño, las cuales generaban por retención del flujo, remansos más bien superficiales; mientras que en el medio del cauce era común observar áreas de flujo laminar con profundidad intermedia y sustrato heterogéneo, que correspondían a las correderas.

Por último los hábitats de los tramos Escalón-Remanso y Cascada se diferenciaron solo por las variaciones de la velocidad de la corriente, puesto que la profundidad y composición del sustrato eran similares. Ambos tramos se encuentran en la Herrera, un río de cabecera, y están caracterizados por presentar cauces estrechos y un arreglo del sustrato tipo escalón-remanso, que en el caso de la cascada es maximizado por la fuerte pendiente y el marcado confinamiento del cauce. Ambos tramos presentaron profundidades similares en las áreas de remansos, producto de pendientes mínimas en dichas áreas, además del predominio de rocas de gran tamaño y la roca madre expuesta. Dichos tramos, según la literatura, se caracterizan porque la hojarasca y el detritus leñoso tienden a ser retenidos y mantenidos en el tiempo en las áreas de remansos, con poca pendiente (Gomi *et al.* 2002) y por poseer un sustrato inorgánico más bien heterogéneo con guijarros y rocas además de arena y grava, que acumulan la materia orgánica en sus intersticios (Hoover *et al.* 2010). No obstante es importante resaltar que en el tramo Cascada, la mayoría de los remansos, donde se tomaron muestras de la fauna bentónica en conjunto con la materia orgánica, y se les evaluó la composición del sustrato inorgánico, se caracterizaron por el predominio de arena y arcilla, y no de un sustrato más heterogéneo como era esperado.

## 1.5. CONCLUSIONES.

En los ríos Guáquira y La Herrera, se evidenció espacialmente la conformación de parches físicos o arreglos hidrogeomorfológicos que pueden ser identificados y definidos a diferentes escalas espaciales.

A escala del tramo, las mayores distinciones se observaron entre las conformaciones Rápidos-Remansos y Lecho-Plano, del río Guáquira, siendo más homogéneos o menos disímiles los tramos Escalón-Remanso y Cascada del río la Herrera. Los dos primeros presentan arreglos hidrogeomorfológicos marcadamente diferentes, en Rápidos-Remansos se evidenció un claro patrón en la distribución del sustrato inorgánico, en áreas de rápidos claramente separadas de amplias áreas de remansos. Mientras que, el arreglo del sustrato inorgánico en Lecho-Plano era prácticamente estocástico, con gran acumulación de rocas de gran tamaño; conformación física impuesta por la dinámica hidráulica del sistema pero que a su vez afecta a dicha dinámica. En Escalón-Remanso y Cascada, el arreglo hidrogeomorfológico fue más similar lo que permitió distinguir en ambos tramos, áreas de escalones conformadas por cantos y rocas, seguidos de áreas de remansos de menor tamaño que las observadas en Rápidos-Remansos. La diferencia palpable entre Escalón-Remanso y Cascada, la imponía la pendiente, siendo muy pronunciada en Cascada y con un alto confinamiento y abundantes rocas de gran tamaño producto de la fragmentación de la roca madre ampliamente expuesta en dicho tramo.

Los análisis de las variables medidas corroboraron las observaciones de campo y evidenciaron la relevancia de las propiedades hidráulicas tales como, el caudal y las variables que lo integran: la velocidad, el ancho del cauce y la profundidad, en la discriminación y descripción de los tipos de tramos, así como la importancia de la conductividad como variable fisicoquímicas.

A escala de las unidades de hábitats o unidades del cauce, en cada tramo se reconocieron parches discretos, siendo las variables determinantes de estos hábitats la velocidad de la corriente y la materia orgánica, especialmente la Materia Orgánica Particulada Fina. Otra variable hidráulica como la profundidad aun cuando es considerada clave en la descripción de hábitats, solo mostro diferencias en dos tramos, Lecho-Plano y Escalón-Remanso. Mientras que la composición del sustrato fue clave para los hábitats del tramo Rápidos-Remansos.

La variabilidad física evidenciada y descrita a través de la hidrogeomorfología de los cuerpos de agua evaluados en esta investigación debe afectar la distribución espacial de las comunidades de organismos acuáticos y en especial de los macroinvertebrados bentónicos. Si esta premisa es válida, la caracterización hidrogeomorfológica de los hábitats debe ser un elemento importante a considerar en las investigaciones de la interacción de la biota bentónica con su medio ambiente.

## 1.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan D.J. & M.M. Castillo 2007. Stream Ecology: Structure and function of running waters. 2th. Edition. Springer.
- APHA. 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater, 21th ed. APHA, Washington, D.C., U.S.A.
- Barbour M.T., Gerritsen J., Snyder B.D. & Y. Stribling. 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish, Second Edition. EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water; Washington, D.C.
- Bellizzia A., Rodríguez D.Y. & E. Zambrano. 1969. Mapa geológico del estado Yaracuy. IV Congreso Geológico Venezolano. Ministerio de Minas e Hidrocarburos, Dirección de Geología.
- Benda L., Poff N.L., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pess G. & M. Pollock. 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine hábitats. BioScience. 54(5):413-427.
- Bisson P.A., Montgomery D.R. & J.M. Buffington. 2006. Valley segments, stream reaches, and channel units. Chap. 2. Pp 24-49. In: Hauer F. R. and Lamberti G. A. (Eds.). Methods in Stream Ecology. 2th. Edition. Elsevier.
- Brooks A.J., Haeusler T., Reinfelds I. & S. Williams. 2005. Hydraulic microhábitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. Freshwater Biology. 50:331–344.
- Brown. A.V & P.P. Brussock. 1991. Riffle-pool geomorphology disrupts longitudinal patterns of stream benthos. Hydrobiologia. 220:109-117.
- Buss D.F., Baptista D.F., Nessimian J.L. & M. Egler. 2004. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. Hydrobiologia. 518:179-188.
- Carter J.L. & S.V. Fend. 2001. Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. Hydrobiologia 459: 187–200.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology. 18:117-143.
- Elosegui A., Díez J. & M. Mutz. 2010. Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. Hydrobiologia. 657: 199-215.
- Fenoglio S., Bo T. & M. Cucco. 2004. Small-scale macroinvertebrate distribution in a riffle of a neotropical rainforest stream (Río Bartola, Nicaragua). Caribbean Journal of Science. 40(2):253-257.
- Fisher S.G., Heffernan J.B., Sponsoller R.A. & J.R. Welter. 2007. Functional ecomorphology: feedback between form and function in fluvial landscape ecosystem. Geomorphology. 89:84-96.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E. & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework from hábitat classification: viewing stream in a watershed context. Environmental Management. 10(2):199-214.
- Gallo L., De Filippis A., Memotero A., Voelz N. & L. Lucadano. 2010. Assessment of the effects of hydrological variations on macrobenthic communities in pools and

- riffles of Mediterranean stream. *Environmental Monitoring Assessment*. 166:125-137.
- Gomi T., Sidle R. C. & J.S. Richardson. 2002. Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*. 52(10):905-916.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. & D.P Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontogia Electronica*. 4(1):9pp.
- Hawkins C.P., Kershner J. L., Bisson P.A., Bryant M.D., Decker L.M., Gregory S.V., McCullough D.A., Overton C.K., Reeves G.H., Steedman R.J. & M.K. Young. 1993. A hierarchical approach to classifying stream hábitat features. *Fisheries*. 18:3-12.
- Hoover T.M., Marczak I.B., Richardson J.S. & N. Yonemitsu. 2010. Transport and settlement of organic matter in small stream. *Freshwater Biology*. 55:436-449.
- Jowett I.G. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle hábitats from physical measurements. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 27:241-248.
- Kobayashi S. & T. Kagaya. 2005. Across-reach consistency in macroinvertebrate distributions among litter patch types in Japanese headwater streams. *Hydrobiologia*. 543: 135-145.
- Lancaster J. 2000. Geometric scaling of microhábitat patches and their efficacy as refugia during disturbance. *Journal of Animal Ecology*. 69:442-457.
- Lancaster J. & A.G. Hildrew. 1993. Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of North America Benthological Society*. 12:385-393.
- Lancaster J., Buffin-Belanger T., Reid I. & S. Rice. 2006. Flow and substratum-mediated movement by a stream Insect. *Freshwater Biology*. 51:1053-1069.
- Logan P. & M.P. Brooker. 1983. The macroinvertebrate faunas of and pools. *Water Research*. 17(3):263-270.
- Lowe W.H., Likens G.E. & M.E. Power. 2006. Linking Scales in Stream Ecology. *BioScience*. 56(7):591-597.
- Lytle D.A. 2001. Disturbance Regimes and Life-History Evolution. *The American Naturalist*. 157(5):525-536.
- Lytle D.A. & N.L. Poff. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution*. 19:94-100.
- McCabe D.J. & N.J. Gotelli. 2002. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*. 124:270-279.
- Meitzen K.M., Doyle M.W., Thoms M.C. & C.E. Burns. 2013. Geomorphology within the interdisciplinary science of environmental flows. *Geomorphology*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.03.013>. Fecha de descarga: 07-11-2013.
- Montgomery D.R & J.M. Buffington. 1997. Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *GSA Bulletin*. 109(5):596-611.
- Palmer C.G., O'Keeffe. J.H. & A.R. Palmer. 1991. Are macroinvertebrate assemblages in the Buffalo River, southern Africa, associated with particular biotopes?. *Journal of North America Benthological Society*. 10:349-357.

- Palmer M.A. & L.N. Poff. 1997. Heterogeneity in streams: the influence of environmental on patterns and process in streams. *Journal of the North American Benthological Society*. 16(1):169-173.
- Pérez B. & S. Segnini. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino. *Entomotrópica*. 20(1):49-57.
- Pérez B. 2008. Determinación de un Sitio de Referencia para bioevaluación de la Calidad del Agua del Río Cabriales. *Memorias del VI Congreso de Investigación: la Investigación del Siglo XXI Oportunidades y Retos*, Universidad de Carabobo. Tomo I. pp 52-57
- Pérez C. 2004. Técnicas de análisis multivariantes de datos. Pearson, Prentice Hall. España. 672p.
- Poole G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*. 47:641–660.
- Poole G.C. 2010. Stream hydrogeomorphology as a physical science basis for advances in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society*. 29(1):12-25.
- Pozo J. & A. Elosegui. 2009. El marco físico: la cuenca. Cap. 3. Pp 39-49. En: Elosegui A. & S. Sabater (Eds.). *Conceptos y Técnicas en Ecología Fluvial*. Fundación BBVA.
- Pringle C.M., Naiman R.J., Bretschko G., Karr Jr, Oswood M.W., Webster Jr, Welcomme R.I. & M.J. Winterbourn. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of North America Benthological Society*. 7:503-524.
- Rempel L.L., Richardson J.S. & M.C. Healey. 2000. Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary condition in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology*. 45:57-73.
- Segnini S. & M. Chacón. 2005. Caracterización fisicoquímica del hábitat interno y ribereño de ríos andinos en la Cordillera de Mérida, Venezuela. *Ecotropicos*. 18(1):38-61.
- Segnini S., Correa I. & M. Chacón. 2009. Evaluación de la calidad del agua de ríos en los Andes venezolanos usando el índice biótico BMWP. Pp. 217-254. En: Arrivillaga J, El Souki M. & B. Herrera (Eds.): *Enfoques y temáticas en Entomología*. Ediciones Astro-Data, S.A., Maracaibo, Venezuela.
- Silveira M.P., Buss D.F., Nessimian J.L. & D.F. Baptista. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*. 66(2B):623-632.
- Statzner B., Gore J.A. & V.H. Resh. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of North American Benthological Society*. 7:307-360.
- Thorp J.H., Thoms M.C. & M.C. DeLong. 2006. The riverine ecosystems synthesis biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 22:123-147.
- Townsend C.R. 1989. The patchs dynamics concept of stream community ecology. *Journal of North America Benthological Society*. 8:36-50.

- Vannote, R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 37:130-137.
- Winemiller K.O., Flecker A.S. & D.J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. Journal of North American Benthological Society. 29(1):84–99.
- Yule C.M. 1996. Spatial distribution of the invertebrate fauna of an aseasonal tropical stream on Bougainville Island, Papua New Guinea. Archivos Fur Hydrobiolgie. 137:227-249.

**CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE  
MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE DIFERENTES  
ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE  
UN RÍO NEOTROPICAL.**

## **CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.**

### **2.1. INTRODUCCIÓN.**

Los ríos son habitados por una gran diversidad de organismos acuáticos, tales como microorganismos, invertebrados, macrofitas y vertebrados; los cuales se han adaptado a estos ambientes espacialmente heterogéneos y temporalmente cambiantes en sus características físicas y químicas (Lytle & Poff 2004, Qazi & Ashok 2012).

Dentro de las comunidades de invertebrados resaltan los macroinvertebrados, cuyos tamaños corporales son de 500  $\mu\text{m}$  o más (Hauer & Resh 2006, Jacobsen *et al.* 2008, Qazi & Ashok 2012). Destacan platelmintos, anélidos, moluscos, crustáceos, arácnidos e insectos; estos últimos comprenden el grupo taxonómico más diverso en las aguas corrientes, representando más del 90% de los macroinvertebrados; muchos habitan en el fondo sobre el lecho de los ríos, por lo que forman parte de la comunidad del bentos (Jacobsen *et al.* 2008).

La permanencia y/o persistencia de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los ecosistemas lóticos es regulada por factores tanto biológicos como abióticos (Power *et al.* 1988). La influencia de unos u otros cobra relevancia según la escala espacial y temporal de observación (Frissell *et al.* 2001, Lowe *et al.* 2006). A escala local, los factores biológicos que regulan a las comunidades comprenden principalmente interacciones bióticas como la competencia, la depredación y el parasitismo, entre otros (Allan & Castillo 2007, Nilsson *et al.* 2008), en tanto que los factores abióticos comprenden tanto los atributos físicos tales como, la velocidad de la corriente, la profundidad, ancho del cauce (Statzner & Higler 1986), la

composición del sustrato inorgánico, la pendiente, la temperatura, la turbidez, los sedimentos; como los atributos químicos del agua tales como, el oxígeno disuelto, el pH, la alcalinidad, la dureza, el carbono, el nitrógeno y el azufre (Power *et al.* 1988, Allan & Castillo 2007).

Localmente, ambos grupos de factores son afectados por la variación anual de las precipitaciones (Resh *et al.* 1988, Flecker & Feifarek 1994, Poff *et al.* 2002) y de la temperatura (Sweeney *et al.* 1992). En el caso de los factores biológicos su efecto sobre la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos parece depender de las condiciones climáticas características de las épocas de bajas precipitaciones, cuando los ambientes son más estables (Flecker & Feifarek 1994, Allan & Castillo 2007, Rincón & Cressa 2000), mientras que los factores abióticos parecen cobrar importancia en las épocas de altas precipitaciones. La consecuencia directa del aumento de las precipitaciones son los cambios desproporcionados y repentinos del caudal, los cuales producen grandes perturbaciones sobre el sustrato del fondo y de la biota que lo habita (Resh *et al.* 1988, Statzner *et al.* 1988, McCabe & Gotelli 2000, Lytle 2001, Naiman *et al.* 2008). Uno de los principales efectos que sobre el sustrato tienen los cambios de caudal son las modificaciones en el tamaño del sustrato inorgánico, y de su capacidad de acumular material orgánico como detritus, perifiton, restos de hojarasca y ramas, así como la biota acuática asociada a estos tipos de sustratos orgánicos (Allan & Castillo 2007).

Otro factor abiótico importante, que actúa localmente sobre las comunidades acuáticas es la geomorfología del paisaje a través del cual drenan los ríos. Según Montgomery & Buffington (1997) los cambios geomorfológicos, producen arreglos físicos particulares en los diferentes tramos de los cauces de los cuerpos de agua que según Hawkins *et al.* (1993) generan diversas unidades o hábitats, las cuales

sirven de refugio a la biota acuática. Esta heterogeneidad de hábitats debe afectar de manera importante a la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos que se conforman dentro del lecho de los ríos (Allan & Castillo 2007). La heterogeneidad de hábitats a esta escala puede ser visualizada como la conformación de parches que se conectan longitudinal, vertical y lateralmente (Townsend 1989, Poole 2002, Lowe *et al.* 2006) en el curso del río. En tal sentido, los parches varían en sus condiciones físicas, químicas y biológicas y pueden llegar a ser relativamente persistentes y discretos (Poole 2002, Lowe *et al.* 2006), o por el contrario pueden ser altamente dinámicos y efímeros, dado que su estructura y función están sujetas a las fluctuaciones temporales en las condiciones hidráulicas a causa de las perturbaciones (Pringle *et al.* 1988, Allan & Castillo 2007).

Diversas investigaciones han demostrado que las variables relacionadas con la hidráulica y geomorfología, tales como la heterogeneidad del sustrato, la retención de materia orgánica, la velocidad de la corriente y las variaciones en la descarga, entre otros (Rosgen 1994), son determinantes en la estructuración de las comunidades, al establecer diferencias en algunas de sus propiedades como son: la composición de taxa (Wohl *et al.* 1995, Carter & Fend 2001, Brooks *et al.* 2005, Bonada *et al.* 2006), los grupos funcionales (Wohl *et al.* 1995, Carter *et al.* 1996, Rempel *et al.* 2000, Carter & Fend 2001, Roque & Trivinho-Strixino 2001, Heino *et al.* 2005, Henriques & Nessimian 2010), la riqueza (Baptista *et al.* 1998, Rempel *et al.* 2000, Sponseller *et al.* 2001, Kobayashi & Kagaya 2005, Ciesielka & Bailey 2007, Herrera-Vasquez 2009), la densidad (Baptista *et al.* 1998, Rempel *et al.* 2000, Sponseller *et al.* 2001, Kobayashi & Kagaya 2005, Herrera-Vasquez 2009), la diversidad de taxa (Baptista *et al.* 2001a, Sponseller *et al.* 2001) y la producción de materia orgánica (Gurtz & Wallace 1986, Wohl *et al.* 1995, Cardinale *et al.* 2002, Chadwick & Huryn 2007).

La regulación de la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en función de las características hidráulicas y geomorfológicas del cauce, a nivel del tramo y de los hábitats ha sido ampliamente estudiada en las regiones templadas y en menor medida en la región neotropical. Sin embargo, la mayoría de estas investigaciones simplifican la descripción física de los tramos o realizan una caracterización muy superficial de los mismos, pero es de suponer que si la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos responde al arreglo físico del cauce y a las condiciones hidráulicas, deberían observarse patrones espaciales y temporales en la organización de las comunidades, que deben estar relacionados principalmente con la variación hidráulica y geomorfológica de los tramos.

Resumiendo, si la hidrología y la geomorfología del paisaje circundante y del propio cauce determinan que en el fondo de los cauces fluviales estén presentes diferentes tipos de arreglo físicos y si la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos está asociada a las características hidromorfológicas de estos arreglos, se espera que, en los diferentes tipos de tramos y hábitats presentes en un lecho fluvial, las comunidades de macroinvertebrados bentónicos que las habitan, tengan diferentes estructuras organizativas.

Con el propósito de verificar la hipótesis antes planteada, nuestro objetivo general fué la caracterización del patrón espacial y temporal de la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los distintos arreglos hidrogeomorfológicos que según Montgomery & Buffington (1997) pueden asumir los tramos de un cauce fluvial. Específicamente se evaluaron posibles relaciones entre las variables ambientales físicas y químicas que caracterizan los tramos del cauce con las propiedades de estructura que presentaron las comunidades de macroinvertebrados bentónicos que habitan en estos tramos, especialmente las

propiedades de los ensambles conformados por los géneros y Especies de los Órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Plecoptera.

## **2.2. MATERIALES Y METODOS.**

El estudio se llevó a cabo en la microcuenca del río Guáquira un pequeño río de piedemonte, tributario del río Yaracuy cuyo cauce medio se encuentra definido por las coordenadas 10°16'59"N y 68°39'33"O.

La zona presenta un patrón de precipitaciones unimodal. Los meses más húmedos o superiores a los 100mm van de abril a noviembre, siendo el mes de julio el de máximas precipitaciones, con más de 200mm. En tanto que, los meses de diciembre a marzo corresponden a los menores valores de precipitación (sequía), con volúmenes inferiores a los 100 mm.

Se efectuaron siete campañas de muestreo, una al final del periodo de lluvias o inicio de sequía (diciembre 2011), dos en la época seca (enero-marzo 2012), una al inicio de la época de lluvias (mayo 2012), dos en plena época de lluvias (junio-julio, agosto 2012) y una al final de la época de lluvias (noviembre 2012).

Se seleccionaron cuatro tramos, dos correspondientes al río Guáquira (3er. Orden) y dos al río la Herrera (1er. Orden) tributario del río Guaquira. Dentro de cada uno de los cuatro tramos identificados y evaluados en el Capítulo 1, se delimitó una sección del cauce de aproximadamente 75 m de longitud. Esta sección, se dividió en 3 subsecciones de 25 m cada una. Dentro de cada subsección se colectaron en dirección aguas arriba, tres muestras de macroinvertebrados bentónicos de cada tipo de hábitat: rápidos, correderas y remansos (Figura 2.1).

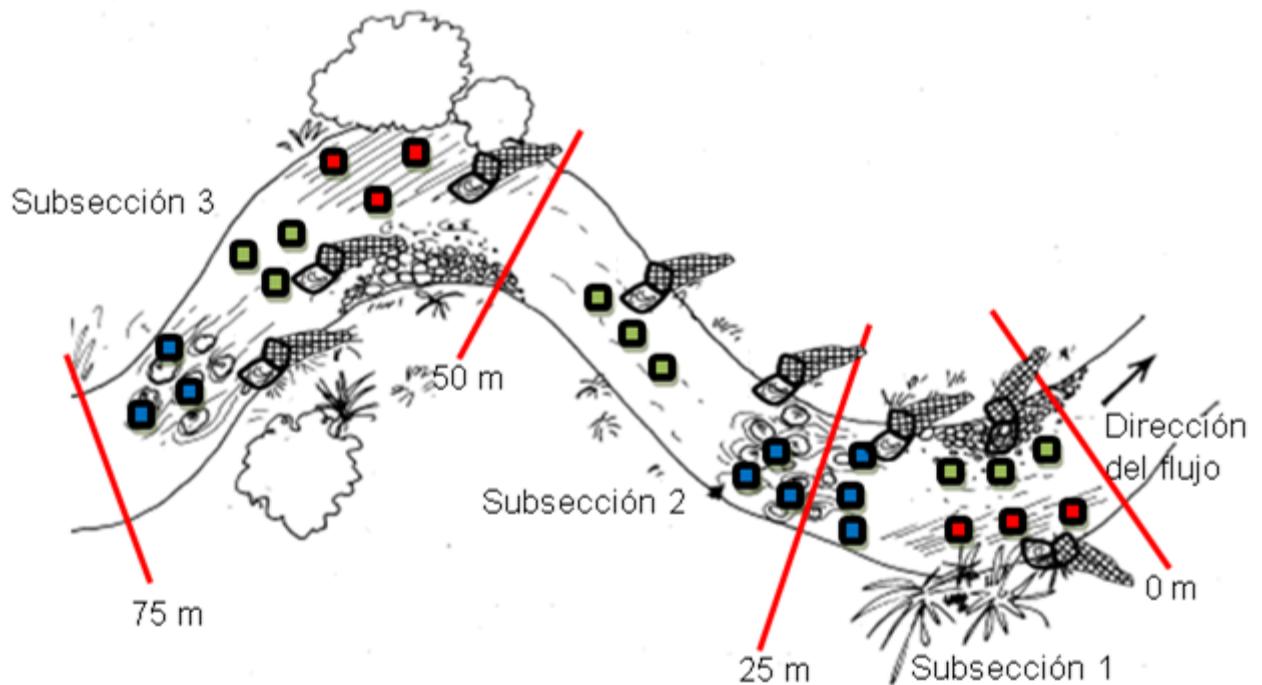
Cada muestra estuvo integrada por tres unidades de muestras que fueron colectadas en tres puntos seleccionados al azar dentro de un tipo hábitat. En total se

colectaron 211 muestras de macroinvertebrados entre los cuatro tramos, distribuidas de la siguiente manera: 40 en el tramo Rápidos-Remansos (RR), 54 en el tramo Iecho-Plano (LP), 61 en el tramo Escalón-Pozo (EP) y 56 en el tramo Cascada (C) (ver APÉNDICE A).

Para efectos de la aplicación de los análisis multivariados a nivel del tramo, las muestras de los tres tipos de hábitats colectadas en cada subsección fueron promediadas (por fecha de muestreo), obteniéndose tres muestras integradas por cada tipo de hábitat (hábitats variados) para cada tramo y en cada fecha de muestreo.

### **2.2.1. Colecta de macroinvertebrados bentónicos.**

Los macroinvertebrados se colectaron con redes Surber (Merritt *et al.* 1996), cuyo tamaño del poro era de 300  $\mu\text{m}$  y el área para el cuadrado de muestreo de  $0,0961\text{cm}^2$  y de  $0,1156\text{ cm}^2$ . En cuanto al manejo del dispositivo, la red se colocó a contracorriente, se alteró el sustrato removiéndolo y limpiando las piedras dentro de la malla, el material removido fue introducido y retenido en la misma. Posteriormente todo este material fue vertido a una bandeja con agua, se separaron los organismos del resto del sustrato con ayuda de tamices de diferente porosidad. Los organismos se preservaron en etanol absoluto en el campo y se trasladaron al laboratorio. Para su almacenaje final se fijaron con Fluido de Kahle. Se cuantificaron e identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible, con la ayuda de microscopios estereoscópicos y de las claves de Fernández & Domínguez (2001) para macroinvertebrados suramericanos en general, Domínguez *et al.* (2006) para efemerópteros suramericanos, Manzo & Archangelsky (2008) para coleópteros suramericanos y Heckman (2006, 2008) para odonatos suramericanos.



**Figura 2.1.** Esquema del muestreo en la sección escogida del tramo. Unidad de muestra de remansos: , unidad de muestra de corrientes: , unidad de muestra de rápidos: . Esquema tomado de <http://www.niwa.co.nz/node/88867>

A cada taxa identificado se le asignó el grupo funcional (Wallace & Webster 1996) siguiendo las propuestas de Motta & Uieda (2004), Cummins *et al.* (2005), Baptista *et al.* (2006) para grupos funcionales en ríos de Brasil y de Chará-Serna *et al.* (2010, 2012) y Tomanova *et al.* (2006) relativos al estudio de grupos funcionales en ríos andinos de Colombia y Bolivia, y recientemente Ramírez & Gutierrez-Fonseca (2014) para toda América Latina.

### 2.2.2. Análisis Estadísticos.

Con el propósito de evidenciar si cada tramo exhibía una composición taxonómica y de grupos funcionales particulares, y si la misma se relacionaba con las variables hidromorfométricas y fisicoquímicas que se describieron en cada tramo (ver capítulo 1), se empleó primeramente como método exploratorio, una vez

comprobada la no normalidad y homocedasticidad de la densidad de individuos por taxa y por grupos funcionales (Pérez 2004), el análisis de ordenamiento no paramétrico denominado Escalamiento Multidimensional No Métrico (EMNM). Para este análisis se utilizaron los datos de densidad de individuos por taxa y grupos funcionales, riqueza de taxa para todos los macroinvertebrados. También se examinó la composición taxonómica de los Ephemeroptera y Trichoptera, los cuales fueron evaluados de forma separada del resto de la comunidad. Seguidamente, como prueba multivariada de contrastación de hipótesis se empleó un Análisis de Similitud (ANOSIM), con el propósito de confirmar la existencia de posibles patrones de distribución tanto de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados como de la composición trófica de grupos funcionales, a nivel de los tramos. El ANOSIM se acompañó del Análisis de Porcentaje de Similitud (SIMPER) a fin de identificar los taxa y grupos funcionales que contribuyeron a la conformación de posibles patrones comunitarios en cada tipo de tramo (Clarke 2003). Para todos los análisis multivariados se utilizó como medida de distancia el índice de similitud Bray-Curtis. Para la ejecución de los análisis se empleó el programa PAST en sus versiones 2.17c y 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

También se evaluaron entre tramos, mediante un análisis de varianza, otras propiedades de las comunidades de macroinvertebrados tales como: la densidad de individuos ( $N^o$  individuos/ $m^2$ ) por grupos taxonómicos y por grupos funcionales, la riqueza de taxa, la diversidad y la equitatividad.

Para la estimación de la diversidad se empleó el  $N_1$  de los números de Hill, los cuales integran a los índices de Shannon-Weaver y Simpson y expresan los valores en unidades de especies (Alatalo 1981, Segnini 1995). Por otro lado, la equitatividad fue estimada mediante el índice de Pielou ( $J$ ), el cual se basa en los valores de diversidad del índice Shannon-Wiener y expresa la equitatividad como la proporción

de la diversidad observada en relación con la máxima diversidad esperada o cuan equitativa es la distribución de la abundancia de individuos de las especies presentes en la comunidad; en tal sentido valores de equitatividad cercanos a 1 expresan una mayor equidad en la comunidad (Alatalo 1981).

## 2.3. RESULTADOS.

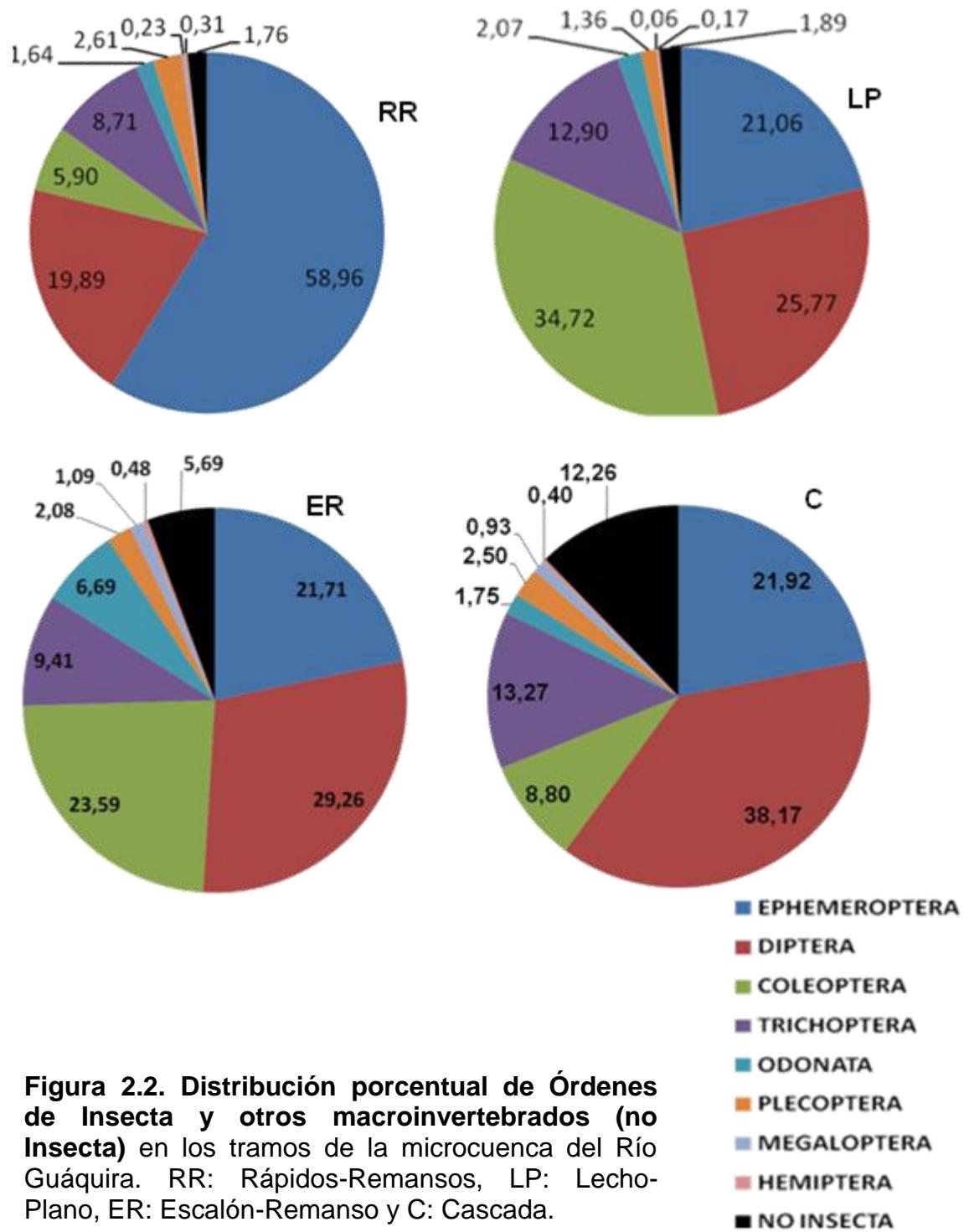
### 2.3.1. Distribución porcentual de taxa.

En los ríos Guáquira y la Herrera se identificaron, según la propuesta clasificatoria de Montgomery & Buffington (1997), un total de cuatro tipos de tramos los cuales ya fueron descritos en el capítulo 1: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) ubicados en el primer cuerpo de agua y Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) ubicados en el segundo.

Entre todos los tramos de ambos ríos se colectaron un total de 50.318 macroinvertebrados bentónicos distribuidos en 104 taxa. En la mayoría de los tramos más del 90% de los organismos pertenecían a la clase Insecta, siendo Diptera, Ephemeroptera, Coleoptera y Trichoptera los órdenes de insectos dominantes de la comunidad. Dentro de los No Insecta se identificaron ácaros acuáticos, moluscos gasterópodos y bivalvos, oligoquetos, hirudíneos, nematodos y cangrejos; su mayor contribución porcentual se produjo en los tramos Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) de la Herrera, debida principalmente a los moluscos (Figura 2.2).

También se evaluó por separado la distribución porcentual de la abundancia de los taxa de Ephemeroptera y Trichoptera. En el caso de Ephemeroptera se identificaron 13 taxa y/o géneros cuyas distribución porcentual pareció diferir entre

los tramos, resaltan en tal sentido, *Traverhyphes*, *Farrodes*, *Thraulodes*, Baetidae, *Baetodes* y *Haplohyphes*, los cuales fueron abundante en los tramos de la Herrera (Escalón-Remanso y Cascada), mientras que *Trichorythodes* dominó en el río Guáquira y especialmente en el tramo Rápidos-Remansos, en el cual aportó un 63,9% a la abundancia relativa del orden (Tabla 2.1).



**Tabla 2.1. Distribución porcentual de taxa de Ephemeroptera** en los tramos de la microcuenca del Río Guáquira. RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remanso y C: Cascada, TODOS: promedio de todos los tramos.

TAXA / TRAMOS	DISTRIBUCION PORCENTUAL (%)				
	RR	LP	ER	C	TODOS
<i>Trichorythodes</i>	63,86	13,13	11,14	7,94	40,61
<i>Traverhypthes</i>	8,63	9,81	23,85	29,07	15,48
<i>Thraulodes</i>	4,07	7,91	15,97	13,79	9,67
<i>Farrodes</i>	2,16	12,12	16,83	11,30	6,50
Baetidae	2,86	3,41	12,10	7,31	5,42
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	4,19	9,29	1,16	0,05	5,25
<i>Baetodes</i>	0,72	7,65	7,24	15,89	5,07
<i>Leptohypes</i>	4,58	16,52	3,16	0,57	4,78
<i>Haplohypthes</i>	4,22	10,10	5,58	12,83	4,30
<i>Paracloeodes pakawara</i>	2,34	5,53	1,84	0,00	1,41
<i>Varipes sancarlos</i>	2,21	0,13	0,00	0,00	1,09
<i>Brasilocaenis</i>	0,14	4,35	0,73	0,32	0,24
<i>Euthyplocia</i>	0,02	0,04	0,39	0,93	0,18

En el caso de Trichoptera se identificaron 23 taxa o géneros y también se observaron variaciones en la distribución porcentual de las densidades a nivel de los tramos, siendo Glossosomatidae, *Smicridea*, *Leptonema*, *Helicopsyche* y *Marilia* los taxa más abundantes en casi todos. No obstante *Marilia* dominó en Rápidos-Remansos, Glossosomatidae en Lecho-Plano (LP) y Cascada (C) y *Leptonema* en Escalón-Remanso (ER) (Tabla 2.2).

**Tabla 2.2. Distribución porcentual de taxa de Trichoptera en los tramos de la microcuenca del Río Guáquira. RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remanso y C: Cascada, TODOS: promedio de todos los tramos.**

TAXA / TRAMOS	DISTRIBUCION PORCENTUAL (%)				
	RR	LP	ER	C	TODOS
<i>Glossosomatidae</i>	16,83	17,93	5,85	24,72	21,04
<i>Marilia</i>	24,36	7,20	10,03	0,52	14,91
<i>Smicridea</i>	23,57	6,38	12,21	13,69	16,26
<i>Leptonema</i>	1,54	8,74	17,75	17,21	10,72
<i>Helicopsyche</i>	0,41	10,20	10,01	17,49	8,38
<i>Polyplectropus</i>	10,88	1,65	3,15	0,29	4,23
<i>Alisotrichia</i>	1,70	0,57	4,08	10,40	4,18
<i>Xyphocentron</i>	8,80	0,88	3,06	0,09	3,77
<i>Macronema</i>	1,03	2,03	5,65	4,53	3,08
<i>Neotrichia</i>	1,03	1,30	5,65	4,53	3,08
<i>ChimarraRP</i>	6,30	1,51	1,47	0,53	2,65
<i>ChimarraSR</i>	0,15	2,07	9,48	1,41	2,56
<i>Nectopsyche</i>	0,08	7,53	3,46	0,40	1,23
<i>Wormaldia</i>	1,51	1,79	3,32	0,25	1,14
<i>Oecetis</i>	1,14	7,22	1,53	0,88	1,07
<i>Polycentropus</i>	0,34	0,88	0,26	0,00	0,13
<i>Zumatrixchia</i>	0,16	0,96	1,15	2,08	0,91
<i>Austrotinodes</i>	0,08	0,00	0,57	0,73	0,28
<i>Phylloicus</i>	0,00	13,62	1,33	0,00	0,25
<i>Metrichia</i>	0,08	0,49	0,00	0,18	0,06
<i>Oxyethira</i>	0,00	6,68	0,00	0,09	0,06
<i>Leucotrichia</i>	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00
<i>Hidroptila</i>	0,00	0,21	0,00	0,00	0,00

### 2.3.2. Estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos en los tramos.

Las comunidades de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros parecieron exhibir estructuras organizativas particulares para cada tipo de tramo en la microcuenca del río Guáquira. En este sentido, la composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados evaluada mediante el EMNM, exhibió una

separación clara entre algunos tramos (Figura 2.3), siendo más disímil entre Rápidos-Remansos RR (Guáquira) versus Cascada C (la Herrera), mientras que Lecho-Plano LP (Guáquira) y Escalón-Remanso ER (la Herrera) mostraron una composición intermedia entre los dos primeros. Los tramos más disímiles vienen a ser los que se ubican en los extremos altitudinales, es decir, Rápidos-Remansos presentó la menor altitud y Cascada la mayor altitud. De derecha a izquierda del gráfico, la composición taxonómica se ordena desde Cascada (asteriscos), seguido por Escalón-Remanso (cruces), luego Lecho-Plano (círculo) y en el extremo izquierdo Rápidos-Remansos (cuadrados). Esta tendencia se evidenció también para los tricópteros (Figura 2.5), pero no para los efemerópteros (Figura 2.4) debido a la mayor sobreposición de puntos de Rápidos-Remansos con los restantes tramos, como se describe más adelante.

Se evidenció también para la comunidad de macroinvertebrados, que las variables hidromorfométricas (ancho, velocidad, caudal y profundidad) en conjunto con la conductividad fueron las que parecieron afectar el ordenamiento de los tramos, siendo mayor su efecto en aquellos ubicados en el río Guáquira (Rápidos-Remansos y Lecho-Pano) y tendiendo a diferenciar este río de la Herrera.

En cuanto a la comunidad de Ephemeroptera (Figura 2.4), esta exhibió una mayor sobreposición de las nubes de puntos de cada tramo. Este efecto se debió a la dispersión mostrada por los puntos que representan a Rápidos-Remansos. Nuevamente las variables hidromorfométricas fueron las que se asociaron al ordenamiento de los efemerópteros en los tramos, tal como se observó con los macroinvertebrados.

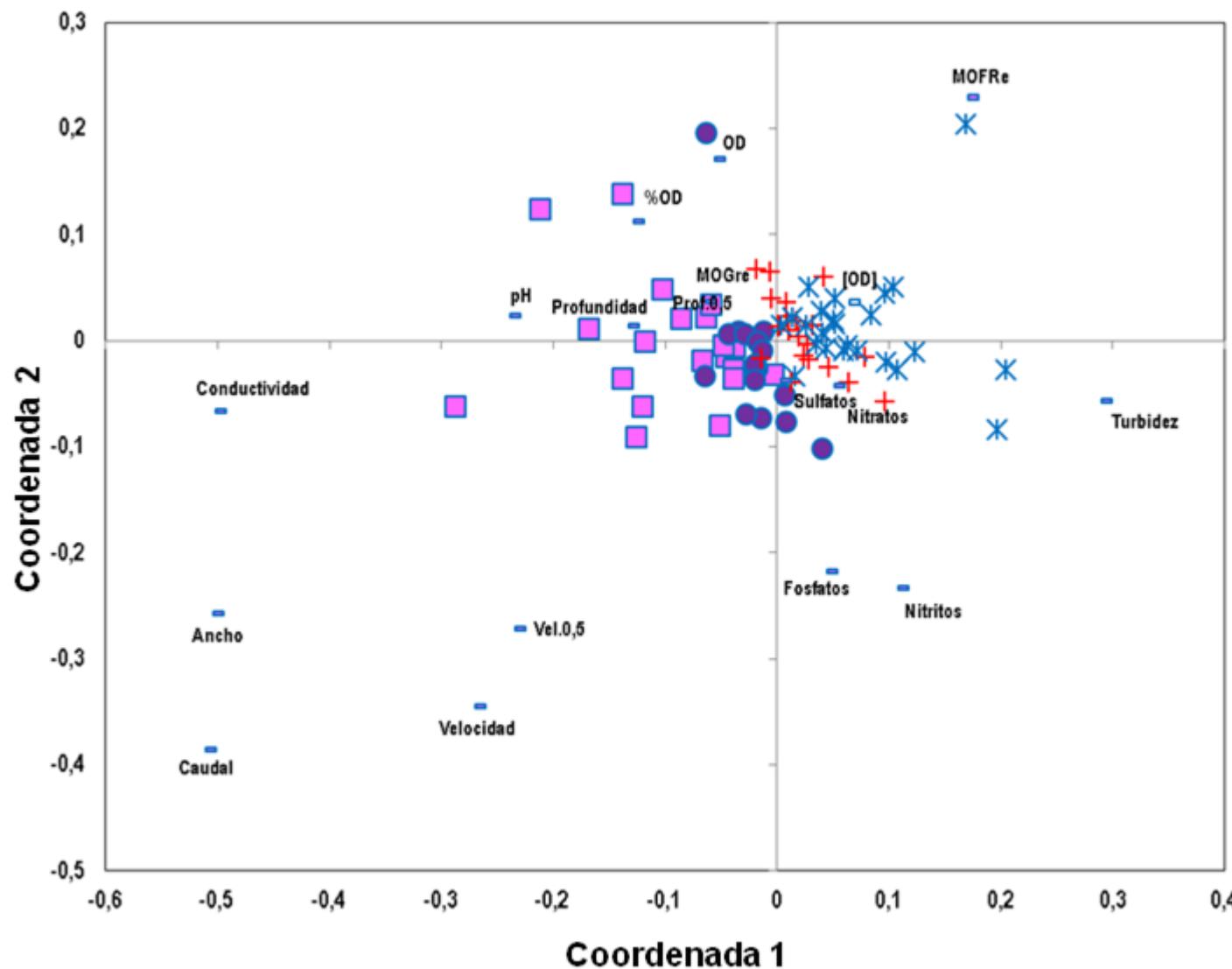
Por último, el ordenamiento de la composición taxonómica de los tricópteros fue similar al de los macroinvertebrados (Figura 2.5), siendo Rápidos-Remansos

versus Cascada los tramos mas disímiles entre si, con Lecho-Plano y Escalón-Remanso mostrando una distribución intermedia entre ambos. También es notable una mayor sobreposición de puntos entre los tramos Lecho-Plano, Escalón-Remanso y Cascada, en este sentido, las comunidades de tricópteros parecen ser más similares entre estos tres tramos.

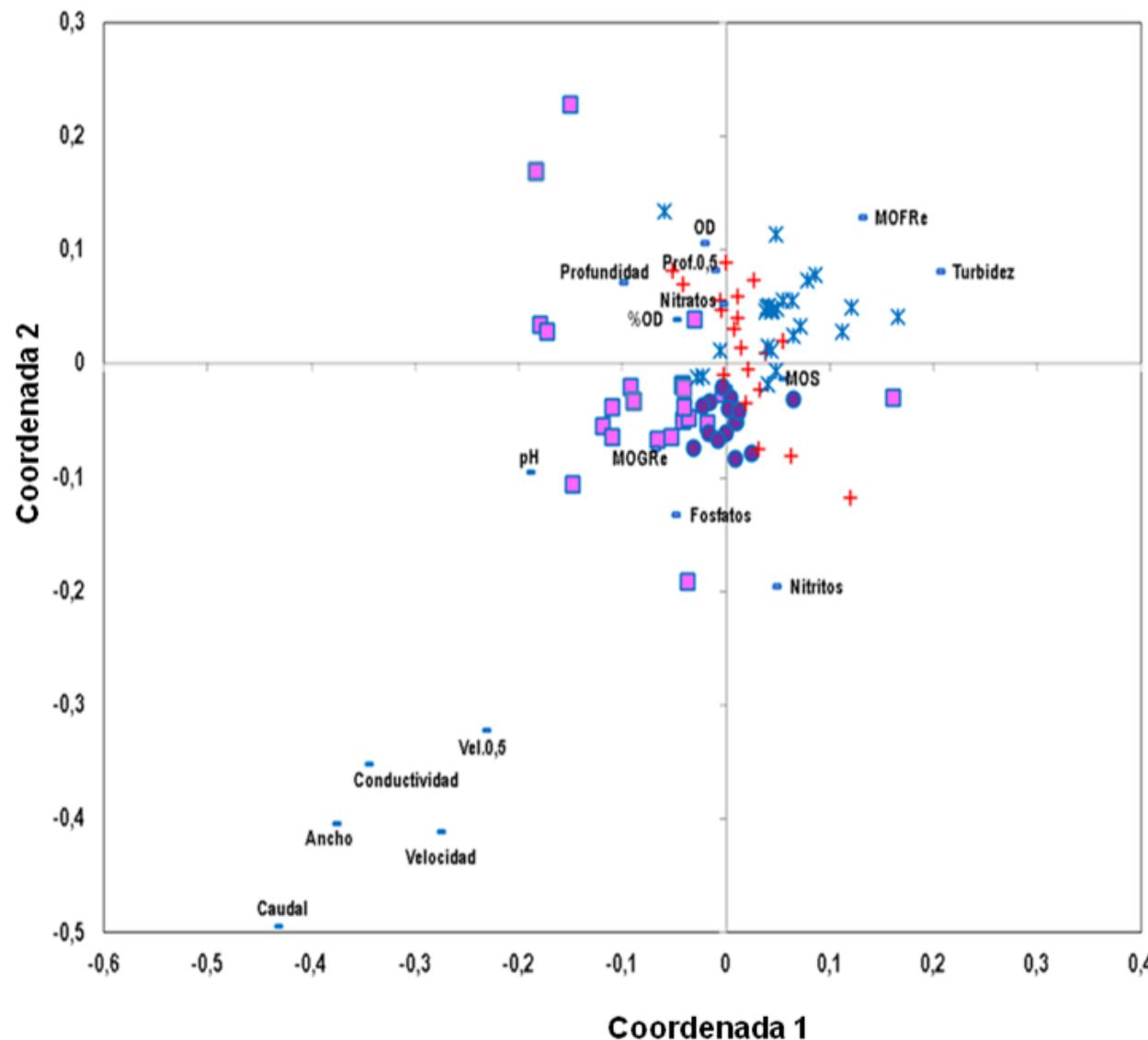
El Análisis de Similitud (ANOSIM) confirmó la tendencia de estas comunidades a organizarse en relación a las características físicas que definen a los tipos de tramos. En tal sentido, la composición taxonómica de los macroinvertebrados y los efemerópteros difirió significativamente entre los cuatro tramos (Macroinvertebrados:  $R= 0,3228$ ;  $p=0,0001$  y efemerópteros:  $R=0,3310$ ;  $p=0,0001$ ). Mientras que para los tricópteros, se observaron diferencias significativas entre la mayoría de los tramos ( $R=0,2975$ ;  $p=0,0001$ ), a excepción de Lecho-Plano versus Escalón-Remanso.

SIMPER, evidenció el predominio de algunos taxa, en términos de sus densidades, tanto dentro de un tramo particular como al comparar entre tramos. En tal sentido *Trichorythodes* dominó en Rápidos-Remansos (RR), *Psephenops* en Lecho-Plano, *Anchitarsus* en Escalón-Remanso (ER) y Gasteropoda RSO y *Simulium* en Cascada (C) (ver Tablas en el APÉNDICE C). Las densidades de estos taxa se compararon entre tramos dentro de cada unidad de hábitat (Tabla 2.3). Se observó que las densidades de *Trichorythodes* no difirieron entre los tramos del mismo río (RR = LP y ER = C, donde, Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP)) son tramos del Río Guaquira y Escalon-Remanso (ER) y Cascada (C) son tramos del río la Herrera) para los tres tipos de hábitats; mientras que las densidades de *Psephenops* en el tramo Lecho-Plano (LP) fueron significativamente diferentes de los restantes tramos y en todas las unidades de hábitats ((LP  $\neq$  (RR, ER, C)); *Anchitarsus* exhibió diferentes comportamientos en la variación de su densidad para

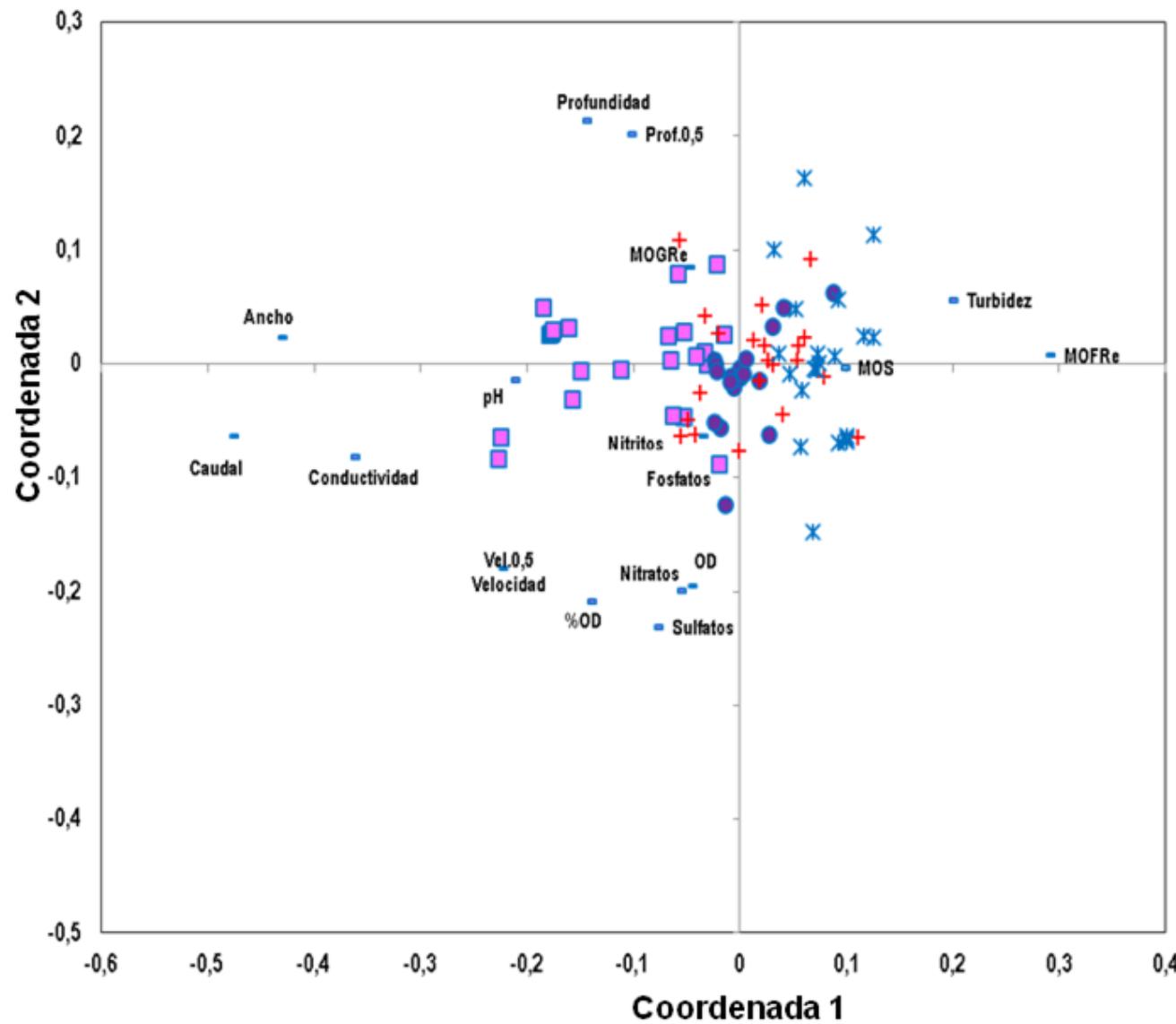
cada unidad de hábitat, en tal sentido en las correderas la tendencia fue a diferir en casi todos los tramos, excepto Cascada (C) que no difirió de Rápidos-Remansos (RR) y de Lecho-Plano (LP). La densidad del gasterópodo RSO varió entre tramos a nivel de remansos y correderas pero solo Rápidos-Remansos (RR) difirió significativamente de los restantes tramos (el taxa no fue colectado en Rápidos-Remansos). Por último la densidad de *Simulium* solo difirió entre tramos a nivel de las correderas, en este caso Cascada (C) difirió de Rápidos-Remansos (RR) y Escalón-Remansos (ER).



**Figura 2.3.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados bentónicos** a nivel del tramo mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1395). Rápidos-Remansos (cuadrados), Lecho-Plano (círculos), Escalón-Remanso (cruces) y Cascada (asteriscos).



**Figura 2.4.** Ordenamiento de la comunidad de **Ephemeroptera** a nivel del tramo mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,298). Rápidos-Remansos (cuadrados), Lecho-Plano (círculos), Escalón-Remanso (cruces) y Cascada (asteriscos).



**Figura 2.5.** Ordenamiento de la comunidad de **Trichoptera** a nivel del tramo mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1835). Rápidos-Remansos (cuadrados), Lecho-Plano (círculos), Escalón-Remanso (cruces) y Cascada (asteriscos).

**Tabla 2.3.** Comparación a escala de las unidades de hábitats, de la densidad de los taxa predominantes en cada tramo evaluado en la microcuenca del río Guáquira.

ATRIBUTOS /GRUPO TAXONÓMICO	Descriptores	UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS / TRAMOS											
		REMANOS				CORREDERAS				RÁPIDOS			
		RR (n=21)	LP (n=21)	ER (n=7)	C (n=18)	RR (n=18)	LP (n=18)	ER (n=21)	C (n=20)	RR (n=20)	LP (n=21)	ER (n=16)	C (n=19)
<i>Tricorythodes</i>	$\bar{X}$ DS	447,08 <sup>a</sup> ±904,98	142,67 <sup>a</sup> ±156,73	22,62 <sup>b</sup> ±22,91	10,98 <sup>b</sup> ±12,53	670,33 <sup>a</sup> ±1697,51	64,40 <sup>a</sup> ±57,22	7,47 <sup>b</sup> ±8,66	10,61 <sup>b</sup> ±16,19	150,00 <sup>a</sup> ±223,07	28,99 <sup>ab</sup> ±56,48	3,73 <sup>b</sup> ±4,83	5,93 <sup>b</sup> ±11,78
<i>Psephenops</i>	$\bar{X}$ DS	37,05 <sup>a</sup> ±42,47	132,97 <sup>b</sup> ±122,63	28,60 <sup>ac</sup> ±37,49	4,93 <sup>c</sup> ±6,93	54,24 <sup>a</sup> ±54,16	295,10 <sup>b</sup> ±236,11	35,74 <sup>a</sup> ±39,29	36,23 <sup>a</sup> ±35,47	36,25 <sup>a</sup> ±36,65	216,49 <sup>b</sup> ±266,14	24,74 <sup>a</sup> ±24,96	38,28 <sup>a</sup> ±41,66
<i>Anchitarsus</i>	$\bar{X}$ DS	3,52 <sup>ab</sup> ±6,64	9,99 <sup>b</sup> ±17,49	19,38 <sup>ab</sup> ±38,99	1,21 <sup>a</sup> ±2,79	11,02 <sup>a</sup> ±13,19	31,84 <sup>c</sup> ±26,82	84,93 <sup>b</sup> ±78,05	13,10 <sup>ac</sup> ±12,21	55,57 <sup>ab</sup> ±40,40	37,09 <sup>a</sup> ±50,81	120,23 <sup>b</sup> ±115,54	36,51 <sup>b</sup> ±37,72
Gasteropoda RSO	$\bar{X}$ DS	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	13,62 <sup>b</sup> ±26,42	3,25 <sup>ab</sup> ±6,69	30,97 <sup>b</sup> ±76,94	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	18,31 <sup>b</sup> ±37,35	12,27 <sup>b</sup> ±29,57	87,02 <sup>b</sup> ±189,31	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	2,09 <sup>a</sup> ±4,62	2,74 <sup>a</sup> ±7,28	38,15 <sup>a</sup> ±134,02
<i>Simulium</i>	$\bar{X}$ DS	0,60 <sup>a</sup> ±1,58	0,39 <sup>a</sup> ±1,12	0,99 <sup>a</sup> ±2,72	0,80 <sup>a</sup> ±1,47	0,77 <sup>a</sup> ±1,86	4,20 <sup>ab</sup> ±7,11	1,04 <sup>a</sup> ±1,90	14,25 <sup>b</sup> ±40,44	24,58 <sup>a</sup> ±24,34	30,12 <sup>a</sup> ±44,66	40,58 <sup>a</sup> ±55,21	137,43 <sup>a</sup> ±211,32

Los atributos (filas) se compararon dentro de un mismo tipo de hábitat pero ubicado en los cuatro tramos (RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho Plano, ER: Escalón-Remansos y C: Cascada).

Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis;  $p<0,05$ ); n: número de muestras por hábitat-tramo; descriptores:  $\bar{X}$  es el promedio y DS es la desviación estándar.

### **2.3.3. Variación espacial de los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a nivel de los tramos.**

Las comunidades de macroinvertebrados tendieron a presentar un patrón espacial de organización particular para cada tramo según los resultados observados para la composición taxonómica. A continuación, se evalúo si para los tramos y las unidades de hábitats estas diferencias persistían al considerar otros atributos biológicos de los tres grupos taxonómicos evaluados (macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros), tales como: la riqueza de taxa, la densidad, la equitatividad J y la diversidad  $N_1$ . Para ello se recurrió al ACP, ANOSIM y SIMPER a fin de explorar y confirmar si estos atributos generaban particulares patrones espaciales de organización entre tramos e identificar cuales contribuían a la distribución. La Tabla 2.4 muestra los valores de correlación entre las variables determinantes del ordenamiento de los tramos y los dos primeros componentes del ACP, siendo relevantes la densidad, la riqueza de taxa y la diversidad  $N_1$ .

Mediante el ANOSIM se evidenciaron diferencias significativas solo entre ríos ( $R: 0,2461; p=0,0001$ ), es decir los tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del Guáquira fueron similares entre si pero difirieron de los tramos Escalón-Remansio (ER) y Cascada (C) de la Herrera quienes también fueron similares entre si ( $(RR = LP) \neq (ER = C)$ ). El SIMPER indicó que los atributos biológicos que contribuyeron a la discriminación entre ríos fueron principalmente la Densidad, la Riqueza y la Diversidad  $N_1$  (Tabla 2.5), precisamente las que presentaron mayor número de correlaciones significativas con los componentes del ACP.

**Tabla 2.4.** Análisis de Componentes Principales. Valores de Correlación de Pearson entre los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados y los dos primeros componentes.

ATRIBUTOS	ACP1	ACP2
Densidad de Macroinvertebrados	0,8682*	-0,3438*
Densidad de Ephemeroptera	0,7268*	-0,3874*
Densidad de de Trichoptera	0,8749*	-0,0601
Densidad de Plecoptera	0,5697*	0,1426
Riqueza de Macroinvertebrados	0,8942*	0,1064
Riqueza de Ephemeroptera	0,6252*	0,4070*
Riqueza de Trichoptera	0,9037*	0,0483
Diversidad N <sub>1</sub> de Macroinvertebrados	0,3386*	0,8468*
Diversidad N <sub>1</sub> de Ephemeroptera	0,2873*	0,8569*
Diversidad N <sub>1</sub> de Trichoptera	0,8330*	0,1143
Equitatividad J de Macroinvertebrados	-0,4417*	0,8194*
Equitatividad J de Ephemeroptera	-0,1867	0,8729*
Equitatividad J de Trichoptera	0,5954*	0,0923
Varianza Acumulada (%)	45,035	25,983

n=80; Rc=0,283; p=0,005; \*correlación significativa.

**Tabla 2.5.** SIMPER. Contribución de los atributos de las comunidades de macroinvertebrados a la disimilitud entre tramos de dos ríos de la microcuenca del río Guáquira.

Atributos	Contribución individual	Contribución Acumulada (%)
Densidad de Ephemeroptera	32,39	26,93
Densidad de Trichoptera	29,19	51,19
Densidad de Plecoptera	25,42	72,33
Densidad de Macroinvertebrados	18,28	87,53
Riqueza de Trichoptera	5,04	91,71
Diversidad N <sub>1</sub> de Trichoptera	2,23	93,57
Riqueza de Macroinvertebrados	2,12	95,33
Diversidad N <sub>1</sub> de Macroinvertebrados	1,98	96,98
Riqueza de Ephemeroptera	1,69	98,38
Diversidad N <sub>1</sub> de Ephemeroptera	1,21	99,39
Equitatividad J de Trichoptera	0,43	99,75
Equitatividad J de Ephemeroptera	0,24	99,94
Equitatividad J de Macroinvertebrados	0,07	100,00

Una vez identificados los atributos relevantes se les aplicó un análisis de varianza de Kruskal-Wallis, a fin de compararlos entre tramos. Para expresar los resultados primeramente se describió cada atributo a nivel del tramo y posteriormente a nivel de las unidades de hábitats, comparando los mismos tipos de hábitats ubicados en diferentes tramos. Los resultados se asientan en las Tablas 2.6 y 2.7.

**Tabla 2.6.** Comparación entre tramos de los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados de la microcuenca del río Guáquira.

RÍOS		Guáquira		La Herrera	
Tramos /descriptores estadísticos		RR X (DS)	LP X (DS)	ER X (DS)	C X (DS)
Atributos /Grupos Taxonómicos					
Densidad	Macroinvertebrados	1316,45 <sup>a</sup> (±1529,46)	1140,22 <sup>a</sup> (±838,73)	494,47 <sup>b</sup> (±354,44)	554,45 <sup>b</sup> (±563,15)
	Ephemeroptera	723,58 <sup>a</sup> (±1169,42)	319,12 <sup>a</sup> (±227,11)	102,87 <sup>b</sup> (±85,92)	116,37 <sup>b</sup> (±128,96)
	Trichoptera	106,88 <sup>ab</sup> (±144,63)	112,67 <sup>a</sup> (±135,51)	44,63 <sup>b</sup> (±41,74)	70,46 <sup>b</sup> (±118,04)
	Plecoptera	32,04 <sup>ac</sup> (±9,90)	39,82 <sup>a</sup> (±5,85)	9,84 <sup>b</sup> (±2,29)	13,26 <sup>bc</sup> (±2,57)
Riqueza	Macroinvertebrados	29,43 <sup>ac</sup> (±8,38)	33,09 <sup>a</sup> (±9,38)	27,43 <sup>bc</sup> (±9,24)	23,45 <sup>b</sup> (±8,88)
	Ephemeroptera	6,35 <sup>ac</sup> (±2,08)	6,50 <sup>a</sup> (±1,55)	5,38 <sup>bc</sup> (±2,15)	4,95 <sup>b</sup> (±1,80)
	Trichoptera	4,73 <sup>ab</sup> (±2,94)	5,91 <sup>a</sup> (±2,90)	4,61 <sup>b</sup> (±2,14)	3,70 <sup>b</sup> (±2,61)
Diversidad	Macroinvertebrados	13,16 <sup>a</sup> (±5,46)	16,36 <sup>bc</sup> (±5,06)	15,75 <sup>ac</sup> (±5,34)	13,23 <sup>a</sup> (±4,42)
	Ephemeroptera	3,47 <sup>a</sup> (±1,23)	4,35 <sup>b</sup> (±1,29)	3,99 <sup>ab</sup> (±1,35)	3,82 <sup>ab</sup> (±1,38)
	Trichoptera	3,45 <sup>ab</sup> (±1,70)	4,18 <sup>b</sup> (±1,97)	3,86 <sup>b</sup> (±1,70)	2,85 <sup>a</sup> (±1,55)

Número de muestras (n): RR (n= 40), LP (n=54), ER (n=61) y C (n=56).

Para cada atributo (filas) la comparación se realizó entre los cuatro tramos (sin discriminar por ríos).

Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis; p<0,01).

**Tabla 2.7.** Comparación de los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados a nivel de un mismo tipo de unidad de hábitat y entre diferentes tramos de la microcuenca del río Guáquira.

ATRIBUTOS /GRUPO TAXONOMICO	Descriptores	UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS / TRAMOS											
		REMANOS				CORREDERAS				RÁPIDOS			
		RR (n=21)	LP (n=21)	ER (n=7)	C (n=18)	RR (n=18)	LP (n=18)	ER (n=21)	C (n=20)	RR (n=20)	LP (n=21)	ER (n=16)	C (n=19)
Densidad de Macroinvertebrados	̄ DS	1265,90 <sup>a</sup> ±1437,49	890,23 <sup>a</sup> ±606,34	398,76 <sup>b</sup> ±289,71	311,29 <sup>b</sup> ±415,32	1363,67 <sup>ab</sup> ±572,49	1392,79 <sup>a</sup> ±239,68	533,54 <sup>b</sup> ±100,76	616,68 <sup>b</sup> ±144,35	1387,14 <sup>a</sup> ±394,15	1137,64 <sup>a</sup> ±191,17	555,91 <sup>b</sup> ±66,94	770,81 <sup>ab</sup> ±141,00
Densidad de Ephemeroptera	̄ DS	722,86 <sup>a</sup> ±217,30	291,33 <sup>a</sup> ±49,43	85,51 <sup>b</sup> ±14,14	51,19 <sup>b</sup> ±7,13	846,69 <sup>a</sup> ±493,83	384,73 <sup>a</sup> ±63,37	133,69 <sup>b</sup> ±26,23	137,29 <sup>b</sup> ±20,07	514,71 <sup>a</sup> ±140,12	281,31 <sup>a</sup> ±45,74	90,27 <sup>b</sup> ±13,48	170,80 <sup>b</sup> ±43,40
Densidad de Trichoptera	̄ DS	52,30 <sup>a</sup> ±12,89	65,81 <sup>a</sup> ±17,05	31,36 <sup>a</sup> ±6,00	16,25 <sup>b</sup> ±6,05	139,70 <sup>a</sup> ±43,74	177,23 <sup>a</sup> ±47,61	53,03 <sup>a</sup> ±12,56	89,34 <sup>a</sup> ±35,07	214,34 <sup>ab</sup> ±89,60	94,97 <sup>a</sup> ±15,16	50,17 <sup>b</sup> ±7,91	114,48 <sup>ab</sup> ±32,07
Densidad de Plecoptera	̄ DS	6,66 <sup>a</sup> ±2,03	6,13 <sup>a</sup> ±1,62	0,33 <sup>b</sup> ±0,23	0,80 <sup>b</sup> ±0,40	26,93 <sup>a</sup> ±8,29	59,78 <sup>a</sup> ±12,42	8,68 <sup>b</sup> ±2,71	9,87 <sup>b</sup> ±2,87	116,93 <sup>a</sup> ±43,01	53,57 <sup>a</sup> ±7,86	20,99 <sup>b</sup> ±5,60	29,90 <sup>b</sup> ±5,31
Riqueza de Macroinvertebrados	̄ DS	27,10 <sup>a</sup> ±8,94	31,94 <sup>a</sup> ±11,12	23,33 <sup>ab</sup> ±10,52	17,62 <sup>b</sup> ±6,17	30,92 <sup>a</sup> ±6,46	34,17 <sup>a</sup> ±9,94	29,05 <sup>a</sup> ±6,98	26,13 <sup>a</sup> ±10,10	33,86 <sup>a</sup> ±3,09	33,17 <sup>a</sup> ±1,66	30,10 <sup>a</sup> ±1,94	27,63 <sup>a</sup> ±1,61
Riqueza de Ephemeroptera	̄ DS	5,95 <sup>a</sup> ±0,56	6,06 <sup>a</sup> ±0,37	4,33 <sup>ab</sup> ±0,51	3,71 <sup>b</sup> ±0,34	6,75 <sup>a</sup> ±0,35	7,00 <sup>a</sup> ±0,38	6,35 <sup>a</sup> ±0,33	6,25 <sup>a</sup> ±0,42	6,86 <sup>a</sup> ±0,59	6,44 <sup>a</sup> ±0,33	5,50 <sup>ab</sup> ±0,47	5,21 <sup>b</sup> ±0,28
Riqueza de Trichoptera	̄ DS	3,81 <sup>a</sup> ±0,57	5,61 <sup>a</sup> ±0,83	4,19 <sup>a</sup> ±0,50	1,81 <sup>b</sup> ±0,31	5,08 <sup>a</sup> ±0,63	6,28 <sup>a</sup> ±0,66	4,90 <sup>a</sup> ±0,45	4,63 <sup>a</sup> ±0,68	6,86 <sup>a</sup> ±1,53	5,83 <sup>a</sup> ±0,58	4,75 <sup>a</sup> ±0,49	5,00 <sup>a</sup> ±0,55
Diversidad de Macroinvertebrados	̄ DS	11,01 <sup>a</sup> ±4,67	13,93 <sup>a</sup> ±5,62	13,37 <sup>a</sup> ±5,62	10,72 <sup>a</sup> ±3,12	14,47 <sup>a</sup> ±1,79	17,30 <sup>a</sup> ±1,19	17,47 <sup>a</sup> ±0,93	15,20 <sup>a</sup> ±1,32	14,47 <sup>ab</sup> ±1,79	17,30 <sup>a</sup> ±1,19	17,47 <sup>ab</sup> ±0,93	15,20 <sup>b</sup> ±1,32
Diversidad de Ephemeroptera	̄ DS	3,12 <sup>a</sup> ±0,23	3,74 <sup>a</sup> ±0,35	3,46 <sup>a</sup> ±0,30	3,14 <sup>a</sup> ±0,28	3,84 <sup>a</sup> ±0,47	4,92 <sup>a</sup> ±0,26	4,50 <sup>a</sup> ±0,22	4,84 <sup>a</sup> ±0,33	3,86 <sup>a</sup> ±0,28	4,40 <sup>a</sup> ±0,23	4,03 <sup>a</sup> ±0,34	3,70 <sup>a</sup> ±0,23
Diversidad de Trichoptera	̄ DS	3,15 <sup>a</sup> ±0,39	4,42 <sup>a</sup> ±0,66	3,58 <sup>a</sup> ±0,39	1,83 <sup>b</sup> ±0,19	3,70 <sup>a</sup> ±0,48	4,02 <sup>a</sup> ±0,35	4,11 <sup>a</sup> ±0,38	3,49 <sup>a</sup> ±0,41	3,93 <sup>a</sup> ±0,58	4,11 <sup>a</sup> ±0,33	3,91 <sup>a</sup> ±0,37	3,44 <sup>a</sup> ±0,35

Los atributos (filas) se compararon dentro de un mismo tipo de hábitat pero ubicado en los cuatro tramos (RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho Plano, ER: Escalón-Remansos y C: Cascada).

Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis; p<0,05); n: número de muestras por hábitat-tramo; descriptores: ̄ es el promedio y DS es la desviación estándar.

La densidad de los grupos taxonómicos resultó ser el atributo que exhibió mayor número de variaciones entre ríos más que entre tramos. En tal sentido la densidad fue significativamente diferente ( $p<0,05$ ) entre los tramos que pertenecían a diferentes ríos [(RR = LP)  $\neq$  (ER = C), donde Rápidos-Remansos (RR) y Lecho Plano (LP) son tramos del río Guáquira y Escalon-Remanso (ER) y Cascada (C) son tramos del río la Herrera], o no difirió entre los tramos de un mismo río. No obstante, la riqueza también tendió a diferenciarse entre ríos más que entre tramos. Mientras que la diversidad aun cuando exhibió diferencias entre tramos no evidenció un patrón general para los tres grupos taxonómicos (Tabla 2.6.).

Al comparar los tramos a nivel de unidades de hábitats particulares (Tabla 2.7) se observó que los remansos fueron los hábitats que exhibieron el mayor número de variaciones entre tramos al compararlos en función de la densidad, riqueza y diversidad de los grupos taxonómicos. Mientras que en las correderas solo se observaron variaciones significativas en la densidad de macroinvertebrados, efemeropteros y plecópteros, al compararla entre tramos. Por último en los rápidos las diferencias se observaron en la comparación de la densidad entre tramos para todos los grupos taxonómicos, y en la comparación de la riqueza de efemeropteros y de la diversidad de macroinvertebrados. La tendencia general fue a observar diferencias significativas entre ríos más que entre tramos ( $p<0,05$ ).

La densidad fue el principal atributo que permitió evidenciar diferencias en las comunidades de macroinvertebrados a escala de los ríos más que de los tramos.

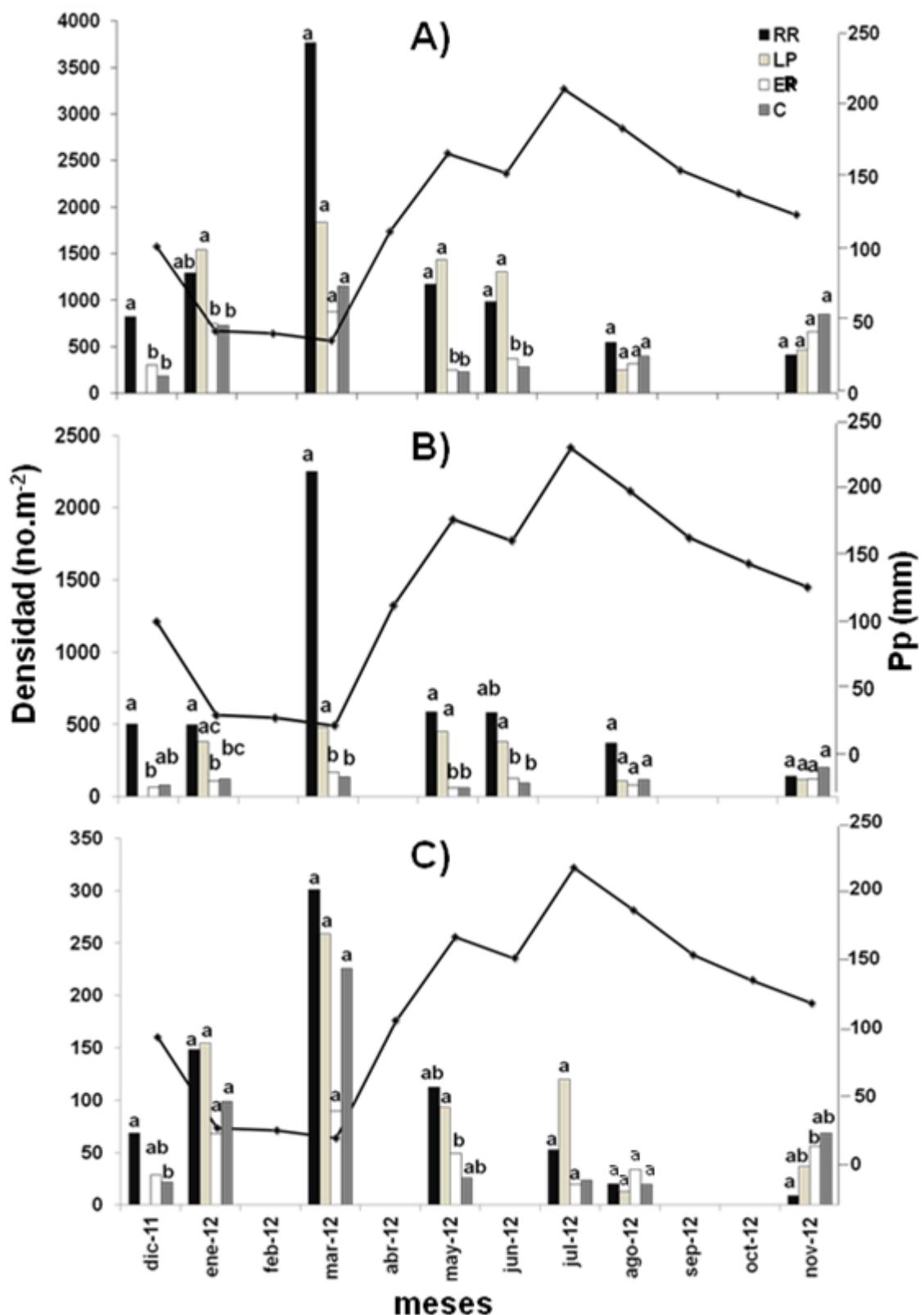
Los remansos de Cascada albergan una comunidad de tricópteros particular y diferente a los remansos de los restantes tramos, dadas las

diferencias evidenciadas en la riqueza, la densidad y la diversidad de estos organismos.

#### **2.3.4. Variación temporal de la densidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a nivel de los tramos.**

En esta sección se propuso evaluar, si la organización espacial evidenciada previamente a nivel de la densidad total de organismos, se mantenía temporalmente para el periodo de muestreo considerado, el cual incluyó tanto la época de sequía como la época de lluvias. Para ello, se evaluaron las densidades de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros, las cuales fueron comparadas entre los tramos Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalon-Remanso (ER) y Cascada (C) mediante el análisis de varianza de Kruskal-Wallis. En tal sentido, la densidad de los tres grupos taxonómicos tendió a aumentar en los meses de menores precipitaciones, alcanzando el máximo valor en el mes de marzo, y posteriormente tendió a disminuir hacia los meses de mayores precipitaciones (Figura 2.6a,b,c).

Como tendencia general en la escala temporal, se observó que las mayores densidades para los tres grupos taxonómicos se mantenían en los tramos del río Guáquira, Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP). Igualmente se observaron diferencias significativas entre tramos para algunas fechas de muestreo ( $p<0,05$ ), estas diferencias se observaron principalmente entre ambos ríos, Guáquira versus la Herrera, más que entre los cuatro tramos. Esto último se evidencia para los macroinvertebrados en los meses de enero, mayo y junio (Figura 2.6a) y para los efemerópteros en marzo y mayo (Figura 2.6b).



**Figura 2.6. Densidad de Organismos** en los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira durante el período de muestreo. A) **macroinvertebrados**, B) **Ephemeroptera** y C) **Trichoptera**. Tramos RR (rápidos-remansos), LP (lecho-plano), ER (escalón-Remanso) y C (Cascada). Las barras representan la densidad y la línea la precipitación (Pp). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ).

### **2.3.5. Composición de Grupos Funcionales a nivel de los tramos.**

Hasta este punto los análisis espaciales y temporales de las comunidades de organismos lóticos a nivel de los tramos, se realizaron considerando la riqueza taxonómica. Sin embargo, dado que en la actualidad algunos estudios realizados en el Neotrópico han identificado a cuales grupos funcionales pertenecen muchos organismos acuáticos y en especial los insectos bentónicos, se llevó a cabo el ejercicio de evaluar si existían composiciones particulares de grupos funcionales a nivel de los tramos y sí la densidad de dichos grupos funcionales variaba con las estaciones de sequía o de lluvía.

#### **2.3.5.1. Distribución Porcentual.**

La dominancia de los Grupos Funcionales (GF) para la microcuenca del río Guáquira fue la siguiente: Raspadores y Recolectores-Ramoneadores fueron los grupos dominantes y mostraron una distribución porcentual similar (28,68% y 28,08%, respectivamente), le siguieron los depredadores (10,05%) y por último los fragmentadores y los recolectores-filtradores con distribuciones porcentuales similares (6,97% y 6,23%, respectivamente).

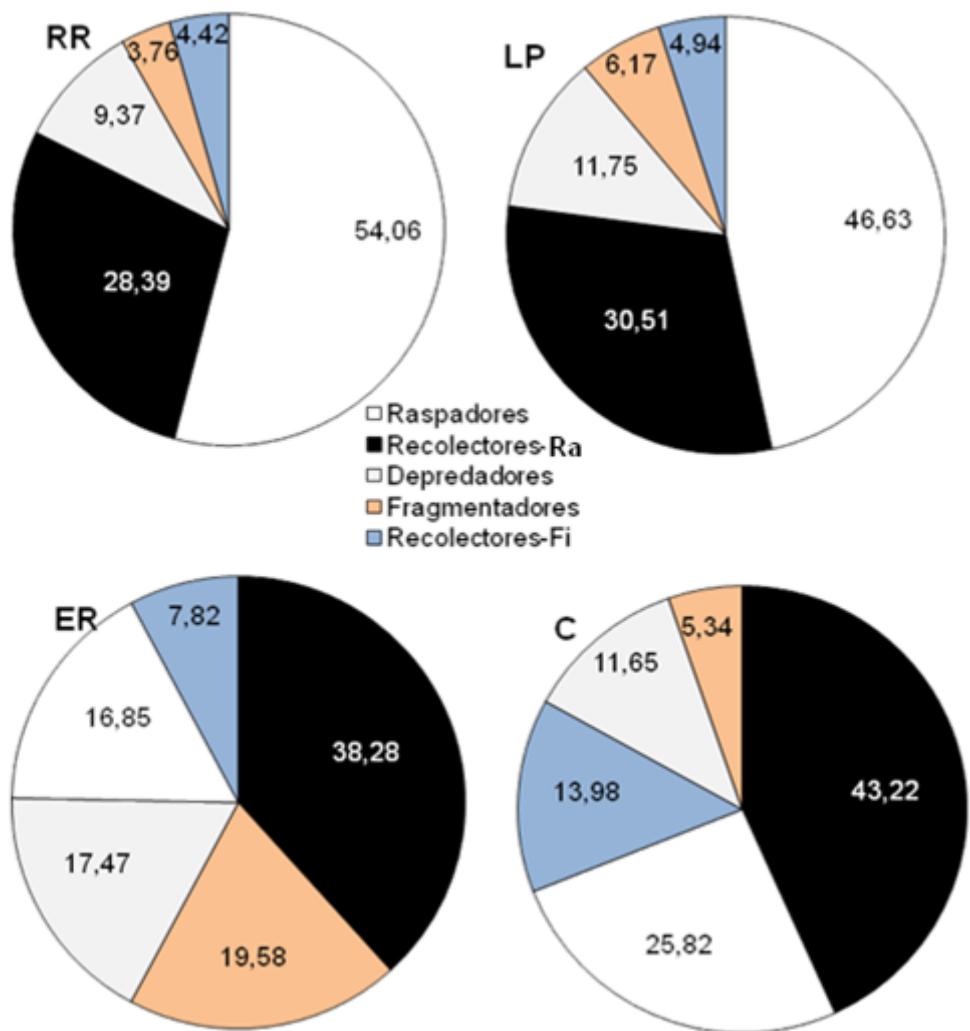
A nivel de los tramos de cada cuerpo de agua evaluado, se observó la siguiente tendencia general: en el río Guáquira (3er. orden) la distribución porcentual de GF no pareció diferir entre Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP); mientras que en la Herrera (1er. orden) hubo una tendencia a la variación en la distribución entre Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) (Figura 2.7). En tal sentido, en los tramos Rápidos-Remansos y Lecho-Plano del río Guáquira dominaron en orden de importancia los Raspadores seguidos de los Recolectores-ramoneadores y Depredadores, luego con un porcentaje por debajo

del 10% se ubicaron los Fragmentadores y por último los Recolectores-filtradores. En los tramos Escalón-Remanso y Cascada de la Herrera dominaron primeramente los Recolectores-Ramoneadores, pero la distribución porcentual del resto de los grupos difirió entre ambos tramos: en el caso particular de Escalón-Remanso, los segundos en dominancia fueron los Fragmentadores seguidos de los Raspadores y Depredadores, y de último se ubicaron los Recolectores-filtradores. Por su parte, para Cascada a pesar de ubicarse en el mismo río, dominó en segundo lugar los Raspadores seguidos de los Recolectores-Filtradores, Depredadores y por último los Fragmentadores.

#### **2.3.5.2. La composición de Grupos Funcionales.**

Se empleó el Análisis de Similitud (ANOSIM) con el propósito de confirmar si cada tramo presentaba una estructura trófica particular, tal como se evidenció con la composición taxonómica. Para ello se tomó en cuenta la densidad de individuos por grupo funcional. En tal sentido, ANOSIM arrojó diferencias significativas entre los cuatro tramos en función de los grupos funcionales ( $R=0,1175$ ,  $p=0,0001$ ).

El análisis de porcentaje de similitud arrojó un 55,37% de disimilitud entre los cuatro tramos en función de la composición de grupos funcionales. Este análisis corroboró lo evidenciado en la distribución porcentual de la abundancia de grupos funcionales por tramos: los raspadores y recolectores-ramoneadores son los grupos dominantes en los dos cuerpos de agua evaluados (Tabla 2.8).



**Figura 2.7.** Distribución porcentual de grupos funcionales de macroinvertebrados bentónicos en tramos del río Guaquira: Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) y de la quebrada la Herrera (ER: Escalón-Remanso) y C (Cascada).

**Tabla 2.8.** Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) en la comparación entre tramos de dos cuerpos de agua de la microcuenca del río Guáquira. RR (Rápidos-Remansos), LP (Lecho-Plano), ER (Escalón-Remanso) y C (Cascada), en función de la densidad de grupos funcionales. Se emplearon datos no transformados.

Grupo Funcional	Disimilitud Promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad promedio en RR	Densidad promedio en LP	Densidad promedio en ER	Densidad promedio en C
Raspadores	22,39	40,44	40,44	672	504	76,8	135
Recolector-Ra	16,78	30,3	70,74	353	346	175	225
Depredadores	5,92	10,69	81,43	117	128	79,6	60,8
Fragmentadores	5,322	9,612	91,04	46,7	67,6	89,2	27,9
Recolector-Fi	4,96	8,957	100	54,9	53,3	35,7	72,9

### **2.3.5.3. Variación temporal y espacial de los Grupos Funcionales.**

Se empleó un análisis de varianza de Kruskal-Wallis para evaluar a escala temporal, si la densidad de cada grupo funcional difería entre tramos en función de las épocas de mínimas precipitaciones o sequía (Figura 2.8) y de máximas precipitaciones o lluvias (Figura 2.9). Se consideró en el análisis, la densidad de cada grupo funcional (GF) en cada unidad de hábitat (Re: Remansos, Co: Correderas y Ra: Rápidos).

Como tendencia general se obtuvo que en la época de lluvias no se evidenciaron diferencias significativas entre tramos para cada grupo funcional evaluado por tipo de hábitat, a excepción de la densidad de los raspadores en los remansos y correderas, la cual difirió significativamente ( $p<0,05$ ) entre algunos tramos (Figura 2.8). En este sentido, en los remansos la densidad de raspadores difirió entre ríos mas que entre tramos y en las correderas el tramo Escalón-Remanso (ER) difirió de los tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del río Guáquira ( $ER \neq (RR = LP)$ ).

En la época de sequía fue común encontrar diferencias significativas en la densidad de la mayoría de grupos funcionales, entre los tramos y dentro de cada unidad de hábitat (Figura 2.9).

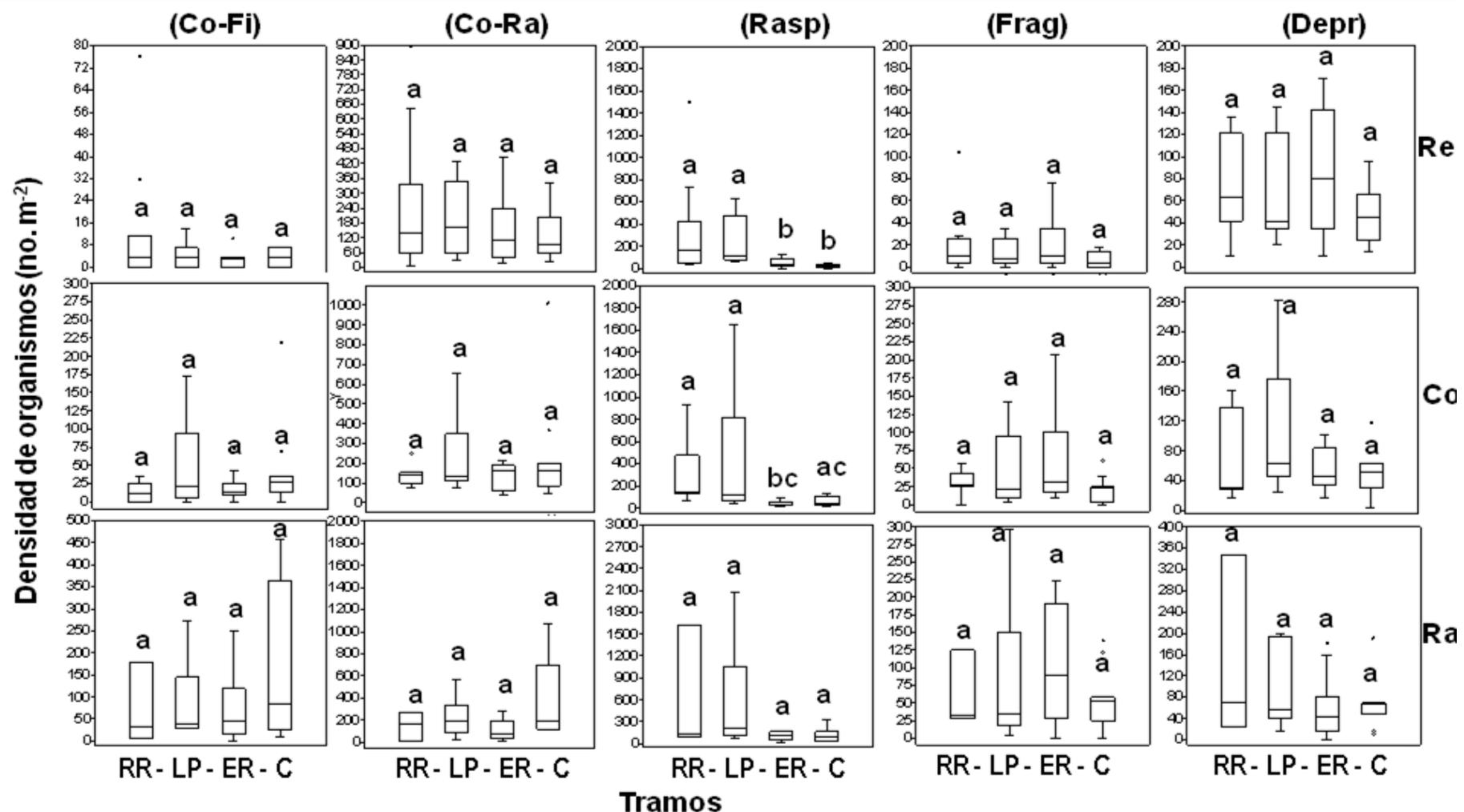
En este orden de ideas en los remansos (primera fila del gráfico en la Figura 2.31), se observaron la mayor variación de la densidad de grupos funcionales entre tramos. La mayoría con excepción de los Depredadores, evidenciaron diferencias significativas entre algunos tramos ( $p<0,05$ ), es decir, la densidad de Recolectores-filtradores (Co-Fi) y Raspadores (Rasp) difirió entre ríos más que entre tramos ( $(RR = LP) \neq (ER = C)$ ), donde Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) son tramos del río Guáquira y Escalón-Remanso (ER) y

Cascada (C) son tramos del río la Herrera); la de Recolectores-ramoneadores (Co-Ra) difirió entre RR vs. C y LP vs. ER ( $p<0,05$ ) y la de Fragmentadores (Frag) difirió entre RR vs LP, LP vs C y ER vs. C.

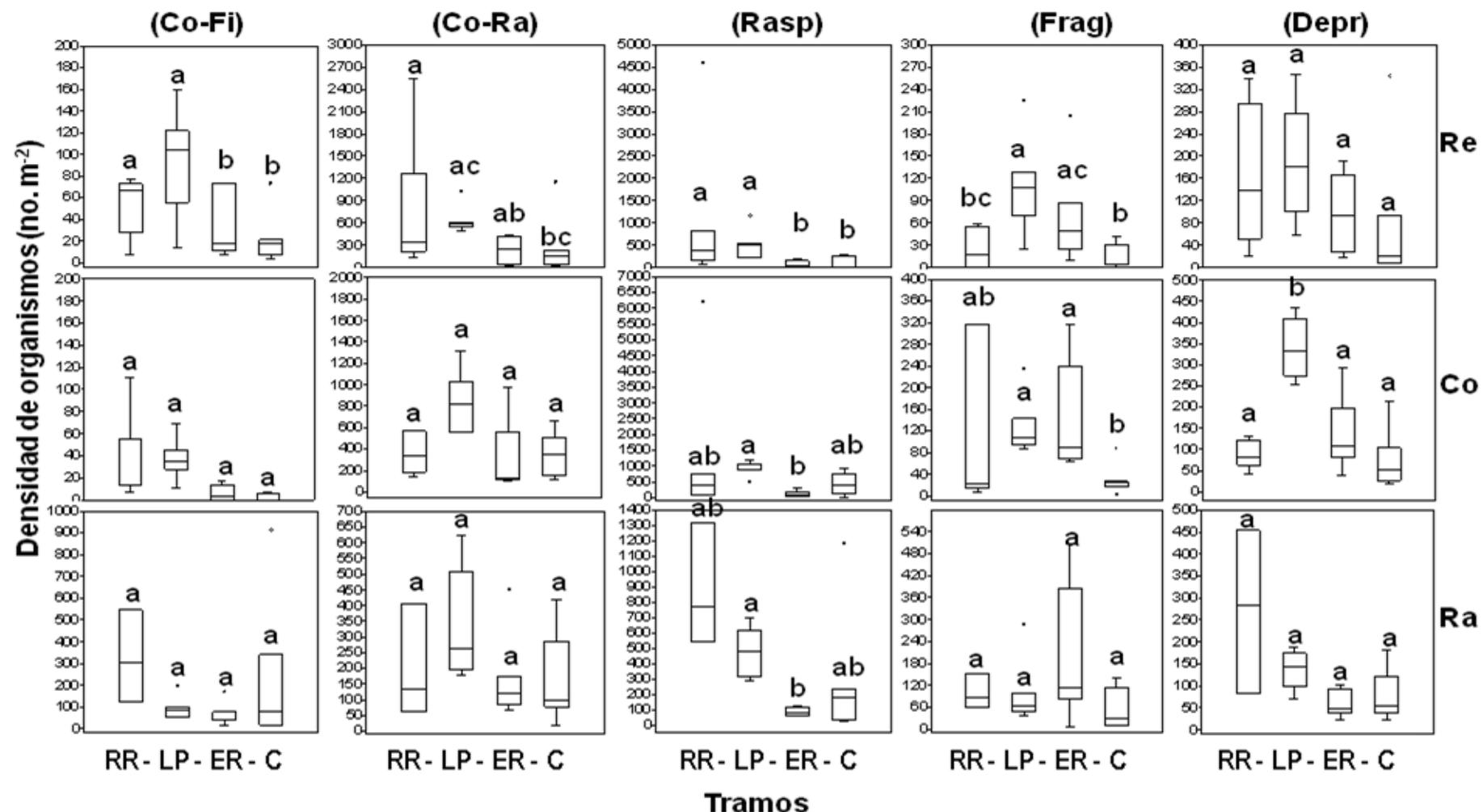
En las correderas (segunda fila del gráfico en la Figura 2.31), solo los Raspadores (Rasp), Fragmentadores (Frag) y Depredadores (Depr) mostraron diferencias significativas entre algunos tramos ( $p<0,05$ ). En tal sentido, la densidad de los Raspadores varió entre Lecho-Plano vs. Escalón-Remanso, la de los Fragmentadores entre Lecho-Plano vs. Cascada y la de los Depredadores entre Lecho-Plano vs. el resto de los tramos.

Por último, en el caso de los rápidos (tercera fila del gráfico en la Figura 2.31) la mayoría de los grupos funcionales exhibieron densidades similares a lo largo de los cuatro tramos y a nivel de cada unidad de hábitat, a excepción de los raspadores, los cuales evidenciaron diferencias significativas al comparar sus densidades entre los tramos Lecho-Plano vs. Escalón-Remanso ( $p<0,05$ ).

En general, Raspadores fue el grupo que mostró mayor cantidad de diferencias entre tramos y en los tres tipos de hábitats; seguidos de los Fragmentadores que mostraron diferencias en los remansos y las correderas de los tramos Lecho-Plano (Guáquira) versus Cascada (Herrera), mientras que los Recolectores-filtradores (Co-Fi) y Recolectores-ramoneadores (Co-Ra) solo mostraron diferencias en los remansos, los primeros entre ríos y los segundos entre Rápidos-Remansos versus Escalón-Remansos y por último los Depredadores que solo mostraron diferencias en las correderas, en Lecho-Plano versus el resto de los tramos.



Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Unidades de canal: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra). Grupos Funcionales: Recolectores-Filtradores (Co-Fi), Recolectores-Ramoneadores (Co-Ra), Raspadores (Rasp) y Depredadores (Depr). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).



**Figura 2.9.** Comparación de Grupos Funcionales entre tramos y a nivel de cada tipo de unidad de canal en época de Sequía. Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Unidades de canal: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra). Grupos Funcionales: Recolectores-Filtradores (Co-Fi), Recolectores-Ramoneadores (Co-Ra), Raspadores (Rasp) y Depredadores (Depr). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ).

## 2.4. DISCUSIÓN.

### 2.4.1. De la distribución porcentual.

El patrón de dominancia dentro de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos desplegado en este estudio, fue similar al observado en la mayoría de las investigaciones en ríos neotropicales (Flecker & Feifarek 1994, Ramírez & Pringle 1998, Bueno *et al.* 2003, Moya *et al.* 2003, Boyero & Bosch 2004, Carvalho & Uieda 2004, Fenoglio *et al.* 2004, Fidelis *et al.* 2008, García-Alzate *et al.* 2010). En términos generales, en este estudio los órdenes Diptera y Ephemeroptera presentaron las mayores abundancias relativas, posiblemente debido a que la mayoría de sus especies, junto a las poblaciones de coleópteros y tricópteros, se ubican dentro de los consumidores primarios (herbívoros), ya sean como recolectores, filtradores o fragmentadores del material vegetal o como succionadores de fluidos vegetales, por lo cual sus densidades tienden a ser tan altas. En las redes tróficas de los ecosistemas lóticos los consumidores primarios son los que adquieren el alimento directamente de los productores (restos vegetales, plantas sumergidas, algas, perifiton, cianobacterias, entre otros), siendo este el componente con mayor biomasa, en consecuencia los herbívoros dentro de los heterótrofos son el componente mas representativo en término de la abundancia de individuos y de la biomasa en los ecosistemas lóticos (Allan & Castillo 2007).

En el caso particular de Ephemeroptera y Trichoptera, la distribución de la abundancia de las familias y géneros, también son similares a las reportadas para otros ríos neotropicales. Nuestros resultados muestran que las familias de Ephemeroptera más abundantes en el río Guáquira fueron en orden de dominancia: Leptohyphidae, Baetidae y Leptophlebiidae en el río Guáquira, y para río la Herrera predominaron Leptohyphidae, Leptophlebiidae y Baetidae. Similares resultados

obtuvieron Ramírez & Pringle (1998) para un río de cuarto orden de Costa Rica; Moya *et al.* (2003) para ríos del piedemonte andino boliviano; Boyero & Bosch (2004) para un río de Panamá; Crisci-Bispo *et al.* (2007) y Bispo & Oliveira (2007) para ríos de Brasil; y García-Alzate *et al.* (2010) en un río de Colombia.

Los géneros de efemerópteros, más abundantes para el río Guáquira fueron: *Trichorythodes*, *Traverhypes*, *Leptohypes*, *Haplohypthes*, *Thraulodes* y la familia Baetidae, mientras que en el río la Herrera el cual drena a través de una zona de montaña, dominaron en orden de importancia: *Traverhypes*, *Baetodes*, *Thraulodes*, *Haplohypthes*, *Farrodes*, *Trichorythodes* y la familia Baetidae.

Algunos estudios hechos en Venezuela han evidenciado la dominancia de la mayoría de los géneros de efemerópteros anteriormente mencionados, pero no en el mismo orden observado en este estudio. Tal es el caso de Flecker & Feifareck (1994) quienes evaluando las comunidades de dos ríos de las cordilleras andinas venezolanas, observaron el predominio de *Thraulodes*, junto con *Camelobaetidius*, *Trichorythodes* y *Leptohypes* en el río las Marías del piedemonte andino; mientras que *Thraulodes* y *Leptohypes* en conjunto con la familia Baetidae y el género *Baetodes* abundaron en el río Albarregas, un río altiandino.

Por su parte, Maldonado *et al.* (2001) encontró que los géneros *Thraulodes* y *Leptohypes* predominaron en ríos que drenan a través bosques decíduos del Parque Nacional Guatopo.

Pérez & Segnini (2010) evaluando la distribución temporal de la comunidad de Ephemeroptera en un río altiandino venezolano de un bosque nublado, encontraron que los géneros mas abundantes fueron: *Baetodes*, *Leptohypes*, *Thraulodes*, *Andesiops* y *Prebaetodes*.

Estas últimas investigaciones han puesto en relevancia la dominancia de *Thraulodes*, en contraposición a nuestros resultados, donde fue dominante el género *Trichorythodes*. Otras investigaciones en ríos neotropicales también han evidenciado la dominancia de *Thraulodes* (Froehlich & Oliveira 1997, Crisci-Bispo *et al.* 2007, Bispo & Oliveira 2007, García-Alzate *et al.* 2010).

Aunque *Thraulodes* no fue un género dominante en las comunidades de los tramos evaluados en la microcuenca del río Guáquira, sin embargo se debe resaltar que ocupó el tercer lugar de la distribución porcentual en los dos tramos Escalón-Remanso (ER) y Cascada C) del río la Herrera (1er orden), y siempre ocupó el tercer lugar de contribución en la diferenciación entre los cuatro tramos, excepto en la comparación de Rápidos-Remansos (RR) versus Cascada (C), en la cual ocupó el cuarto lugar. Una explicación posible a las diferencias encontradas entre este estudio y los precedentes, puede ser que: *Thraulodes* es un género de amplia distribución en el continente, comúnmente colectado en ríos de pequeño a mediano orden, de fondos pedregosos, con aguas cristalinas y corrientes moderadas a rápidas y superficiales, que habita bajo las rocas y entre la hojarasca (Savage 1987, Baptista *et al.* 1998, Roldan-Pérez 2003, Domínguez *et al.* 2006, Pérez-García & Liria 2010), por lo que sus densidades deben tender a disminuir aguas abajo en la medida en que disminuye la velocidad del agua, aumenta la turbidez, predomina la grava, la arena y la arcilla en el sustrato y aumenta la profundidad, tal como se evidenció en la microcuenca del río Guáquira.

El género dominante en este estudio fue definitivamente *Trichorythodes*. Este es comúnmente colectado en una amplia variedad de sustratos desde lechos pedregosos característicos de los tributarios hasta lechos arenosos que dominan en ríos de mayor orden (Domínguez *et al.* 2006). Las ninfas frecuentemente habitan en

los ríos limpios de corriente moderada a fuerte, específicamente en los parches de arena gruesa que se depositan aguas abajo de los guijarros y también en las rocas de mayor diámetro Zuñiga *et al.* (2004). Igualmente Pérez & Segnini (2005) observaron que predominaba en las áreas de remansos de un río altiandino venezolano. Por su parte, Baptista *et al.* (1998) lo encontraron sobre diversos sustratos en ríos de Brasil. En tal sentido, la posibilidad de habitar en un amplio intervalo de arreglos del sustrato le confiere a este género la posibilidad colonizar con bastante éxito diferentes tipos de tramos dentro de la microcuenca del río Guáquira.

Tres géneros de la familia Leptohyphidae, además de *Trichorythodes* mostraron cierta dominancia en los cuatro tramos evaluados o en al menos uno de ellos: El primero, *Traverhyphes*, predominó en Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) del río la Herrera, mientras que en Rápidos-Remansos (RR) del río Guáquira ocupó el segundo lugar en abundancia. Este género adquirió su estatus taxonómico recientemente (Molineri 2001), no obstante, no hay información sobre sus preferencias de hábitats y distribución en el gradiente longitudinal de los sistemas lóticos neotropicales. El segundo, *Haplohyphes* habita ríos limpios de corrientes moderada a fuerte (Zuñiga *et al.* 2004) y es considerado dentro la familia como el menos tolerante a la polución orgánica y a las alteraciones físicas de su hábitat, ocupando los mismos hábitats que *Trichorythodes*; en tal sentido Pérez & Segnini (2005) también evidenciaron su mayor abundancia en los remansos de un río altiandino venezolano. Por último, *Leptohyphes*, habita una amplia variedad de ambientes lóticos, desde troncos y rocas sumergidos, algas filamentosas hasta plantas acuáticas y vegetación semisumergida (Zuñiga *et al.* 2004), siendo considerado uno de los géneros mas tolerantes a la polución orgánica; en este sentido, Roldan-Pérez (2003) lo ubica en las aguas lentas (remansos),

específicamente debajo de troncos sumergidos, hojarasca y guijarros, no obstante, Pérez & Segnini (2005) y Silveira *et al.* (2006) evidenciaron mayores abundancias en las áreas de rápidos.

La familia Baetidae también contó con géneros que resultaron ser abundantes en al menos uno de los tipos de tramos. En tal sentido *Baetodes*, el cual abundó en los tramos del río la Herrera, en términos generales habita, sobre rocas en las zonas de corrientes rápidas bien oxigenadas localizadas en regiones montañosas de ríos neotropicales (Roldan-Pérez 2003, Buss *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Domínguez *et al.* 2006, Silveira *et al.* 2006, García-Alzate *et al.* 2010). Para este género Froehlich & Oliveira (1997) evidenciaron altas densidades en rápidos de un río brasileño que drena a través de un bosque de *Araucaria angustifolia*; igualmente Crisci-Bispo *et al.* (2007) encontraron que era más abundante en ríos con poca cobertura de la vegetación ribereña, con alta acumulación de hojarasca en el lecho, pendientes escarpadas, característico de ríos de pequeño a mediano orden que drenan a través de bosques.

En cuanto a los otros géneros de Baetidae identificados en este estudio, tenemos que: *Camelobaetidius* habita en ríos y arroyos de corriente moderada a fuerte, y se localiza generalmente sobre los guijarros (Zuñiga *et al.* 2004), o sobre arena y fango (Roldan-Pérez 2003). *Camelobaetidius edmundsi* Dominique, Mathuriau & Thomas, 2001 identificado con ayuda de las claves de Dominguez *et al.* (2006), está presente el río Guáquira, y previamente se ha registrado tanto en Colombia (localidad tipo) como en Venezuela específicamente en el estado Aragua (Vilela-Cruz *et al.* 2012), y este sería un nuevo registro a procesar. *Varipes* es comúnmente localizable sobre sustratos arenosos, mientras que *Paracloeodes* habita en una mayor variedad de microhábitats, aunque también son frecuentes

sobre sustratos rocosos (Domínguez *et al.* 2006). En cuanto a *Varipes*, la especie presente en este estudio fue descrita por Castillo & Pérez (2011), como *Varipes sancarlos* n. sp. Castillo & Pérez 2011 para el río San Carlos (localidad tipo), por lo que este sería el registro de una nueva localidad, ampliando así su rango de distribución, por otro lado, de este último género no se tiene información sobre su biología.

Por último, *Farrodes* de la familia Leptophlebiidae, el cual mostró cierta dominancia en los tramos del río la Herrera, generalmente habita paquetes de hojas represadas en áreas de corrientes rápidas o lentas con un sustrato arenoso o de grava, o en la vegetación sumergida, o las ninfas también se hallan bajo los guijarros (Baptista *et al.* 2001b, Roldan-Pérez 2003, Zuñiga *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Domínguez *et al.* 2006, Silveira *et al.* 2006, Fidelis *et al.* 2008).

En cuanto a los tricópteros, este es el orden más diverso de insectos cuya fase inmadura es netamente acuática (Thorp & Rogers 2011), por lo que no sorprende la alta riqueza de taxa evidenciada en este estudio al compararlos con los efemerópteros. A nivel de familias, para la microcuenca del río Guáquira predominaron en orden de importancia: Hydropsychidae, Glossosomatidae, Odontoceridae, Helicopsychidae, Hidroptilidae, Philopotamidae, Xyphocentronidae y Ecnomidae. Esta distribución difirió a nivel de los tramos pero, como tendencia general Hydropsychidae y Glossosomatidae ocuparon siempre los tres primeros lugares de la distribución porcentual de la abundancia.

La dominancia de Hydropsychidae ha sido comúnmente observada en la mayoría de las investigaciones sobre las comunidades de macroinvertebrados de ríos neotropicales (Flecker & Feifarek 1994, Fenoglio *et al.* 2004, Crisci-Bispo *et al.* 2007, Boyero & Bosch 2004, Bispo & Oliveira 2007, García-Alzate *et al.* 2010).

Mientras que, la familia Glossosomatidae, según Roldan-Pérez (2003), comprende ninfas que habitan aguas corrientes moderadas a fuertes, adheridas a guijarros y rocas, hecho comprobado por Pérez & Segnini (2005) quienes encontraron sus mayores abundancias en áreas de rápidos.

A nivel de géneros, la distribución porcentual de la abundancia de tricópteros también pareció diferir entre tramos, no obstante los géneros más dominantes fueron: *Smicridea* quien junto con *Leptonema* tienden a ser los géneros abundantes en ríos neotropicales (Roldan-Pérez 2003), tal como fue evidenciado en este estudio. Se localizan sobre las rocas, en áreas de corrientes moderadas a fuerte, en las cuales construyen casas en forma de red fuertemente adheridas al sustrato para capturar alimentos (Posada-García & Roldan-Pérez 2003, Roldan-Pérez 2003) o en las zonas de los rápidos que retienen hojarasca (Baptista *et al.* 1998, Buss *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006, Fidelis *et al.* 2008). *Leptonema* abunda en tierras altas y *Smicridea* en tierras bajas (Roldan-Pérez 2003). En este estudio particularmente en el río Guáquira, *Smicridea* evidenció una alta abundancia, mayor a la observada para *Leptonema*, mientras que en el río la Herrera (tributario del río Guáquira) ambos géneros exhibieron similares abundancias.

Otro género dominante en los cuatro tramos y en especial en el tramo Rápidos-Remansos del río Guáquira, fue *Marilia*, característico de aguas prístinas, el cual vive en aguas de corriente moderada a lenta sobre lechos pedregosos (Posada-García & Roldan-Pérez 2003, Roldan-Pérez 2003), o entre la hojarasca (Silveira *et al.* 2006). Seguidamente a nivel de los cuatro tramos dominó *Helicopsyche*, cuyas ninfas se adhieren a las rocas en zonas de poca a moderada corriente (Baptista *et al.* 1998, Posada-García & Roldan-Pérez 2003, Roldan-Pérez 2003, Buss *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006).

Finalmente es importante resaltar que la distribución porcentual de la abundancia de los taxa de Ephemeroptera tendió a ser homogénea o similar entre los tramos, mientras que para Trichoptera fue más variable.

#### **2.4.2. De la variación espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados.**

Anteriormente (Capítulo 1) se verificó que los tramos evaluados en los dos cuerpos de agua de la microcuenca del río Guáquira, Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remansos (ER) y Cascada (C), tendían a diferir entre si en función de sus atributos físicos, los cuales son regulados por la hidrogeomorfología del cauce (Poole 2010, Meitzen *et al.* 2013), y en tal sentido se esperaba que estas diferencias se reflejarán en algunos atributos biológicos de las comunidades bentónicas (como ya se evidenció), especialmente en las épocas de mínimas precipitaciones durante las cuales estos sistemas son físicamente más estables (Resh *et al.* 1980, Cobb *et al.* 1992) y las comunidades tienden a estar principalmente reguladas por factores densodependientes como las interacciones bióticas (Peckarsky 1983, Allan & Castillo 2007, Nilsson *et al.* 2008).

Si partimos de la premisa de que las características hidrogeomorfológicas de los tramos **tienen** efectos reguladores sobre la composición y distribución de las comunidades bentónicas, entonces dichas comunidades evidenciarían estructuras diferentes entre los diferentes tipos de tramos, independientemente de la época en la que se lleve a cabo el muestreo. En este estudio tal premisa fue parcialmente corroborada a través del análisis de la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos.

Al evaluar la distribución espacial en función de la composición taxonómica de los tres grupos considerados (macroinvertebrados, Ephemeroptera y Trichoptera), se encontraron disimilitudes entre tramos en dichas comunidades, afianzándose así el enunciado anterior, ya corroborado en investigaciones previas sobre la distribución espacial de la composición de macroinvertebrados a escala del tramo (Whol *et al.* 1995, Carter *et al.* 1996, Parson *et al.* 2003, Heino *et al.* 2005, Lind *et al.* 2006).

Las disimilitudes en la composición taxonómica se hicieron evidentes y consistentes en la escala temporal, entre los tramos más separados en la progresión propuesta por Montgomery & Buffington (1997), es decir, entre el tramo Rápidos-Remansos (río Guáquira de tercer orden) y el tramo Cascada (río la Herrera tributario del río Guáquira), tanto para los macroinvertebrados como para los tricópteros. Mientras que, aquellos tramos que pertenecían al mismo cuerpo de agua y que altitudinalmente estaban mas cercanos entre sí, tiendieron a presentar mayores similitudes en la composición de sus comunidades (Rápidos-Remansos y Lecho-Plano del río Guáquira y Escalón-Remanso y Cascada del río la Herrera).

Estudios previos han sugerido que las altas similitudes en la organizaciones de comunidades evaluadas a escalas de tramos y de hábitats de rápidos cercanos entre si, pueden ser producto de procesos como la deriva de organismos, cuando la distancia entre tramos no sobrepasa el kilómetro (Ramírez & Pringle 2001, Parson *et al.* 2003, Callisto & Goullart 2005, Ligeiro *et al.* 2010).

Los tramos ubicados en tributarios, a mayores elevaciones como es el caso de las Cascadas, pueden albergar comunidades reguladas principalmente por las características hidrogeomorfológicas del cauce, de la cuenca y del paisaje circundante, tales como la fuerte pendiente, el confinamiento del cauce por las laderas, el cerrado dosel, los movimientos episódicos de masas, las grandes rocas y

la mayor acumulación de materia orgánica particulada gruesa principalmente hojarasca (Montgomery & Buffington 1997, Gomi *et al.* 2002, Kobashy & Kagaya 2002, *et al.* 2007, Ciesielka & Bailey 2007). En contraste, en los tramos que se generan aguas abajo, como es el caso de los Rápidos-Remansos, las características hidrogeomorfológicas son marcadamente diferentes siendo relevantes la ausencia de confinamiento, pendientes cercanas a cero, el predominio de arena, grava y guijarros y un mayor contenido de materia orgánica particulada fina y/o detritus, entre otros (Montgomery & Buffington 1997, Kobayashi & Kagaya 2005), lo cual también tiene efecto sobre la agregación de una comunidad marcadamente disímil a la observada en las Cascadas.

Definitivamente, la heterogeneidad ambiental evidenciada entre los tramos, impuesta por la variabilidad de los estresores hidráulicos, parece clave en la distribución de las comunidades acuáticas (Statzner *et al.* 1988, Palmer & Poff 1997, Boyero & Bosch 2004). El tramo Rápidos-Remansos del río Guáquira además de ser el más disímil con respecto al tramo Cascada del río la Herrera, también tendió a diferenciarse del tramo Lecho-Plano del mismo río y a mostrar una mayor variación temporal en la composición de las comunidades de macroinvertebrados y efemeropteros, evidenciada en la alta dispersión de la nube de puntos en el Escalamiento Multidimensional No Métrico; esta alta dispersión es producto de que la mayoría de las muestras que representaron al tramo provinieron de los remansos, ya que esta área, la mayor parte del período de muestreo correspondió a 2/3 de los 75 m evaluados. En tal sentido, un tramo como Rápidos-Remansos físicamente más heterogéneo en cuanto a la conformación y distribución de su sustrato y más cambiante en el tiempo por la inestabilidad física de las amplias zonas de remansos, en las cuales predominaron arena y grava (Death & Winterbourn 1995, McCulloch 1986, Fenoglio *et al.* 2004), debe promover a su vez cambios temporales más

marcados en la composición de las comunidades. Tales cambios fueron muy evidentes para la composición de los efemerópteros quienes evidenciaron la mayor dispersión de la nube de puntos en el tramo Rápidos-Remansos.

Nuestros resultados parecen apoyar la teoría del parche dinámico (Pringle *et al.* 1988, Poole 2002, Benda 2004, Winemiller *et al.* 2010), dado que es posible reconocer comunidades particulares según el tipo de tramo. No obstante, aquellos tramos que pertenecen al mismo cuerpo de agua y que altitudinalmente están más cercanos entre sí, tienden a presentar mayores similitudes en la composición de sus comunidades y por el contrario los tramos más alejados altitudinalmente parecen ser muy disímiles, lo cual nos hace sospechar la existencia de un gradiente probablemente relacionado con la elevación y/o con la progresión propuesta por Montgomery & Buffington (1997).

En todos los tramos se evidenció la relevancia de las variables hidráulicas en la distribución de los macroinvertebrados acuáticos, por lo que este estudio sustenta el enunciado de la influencia reguladora de las variables hidráulicas sobre la organización de las comunidades acuáticas (Statzner *et al.* 1988, Brooks *et al.* 2005).

Igualmente la materia orgánica particulada pareció jugar un papel importante en la agregación de los macroinvertebrados en los tramos evaluados y en tal sentido nuestros resultados avalan a los resultados obtenidos por Kobayashi & Kagaya (2005) quienes evidenciaron el papel regulador de la materia orgánica a escala del tramo sobre la composición de macroinvertebrados de ríos de Japón.

#### **2.4.3. De la variación espacial de los atributos biológicos que describen a las comunidades de macroinvertebrados bentónicos.**

Los tramos como parches discretos, difieren entre sí debido a las características hidrogeomorfológicas particulares que los definen, producto de la variabilidad espacial que impone la hidráulica y la geología de la cuenca (Pringle *et al.* 1988, Benda *et al.* 2004, Elosegui *et al.* 2010, Poole 2010, Winemiller *et al.* 2010, Thorp *et al.* 2013). Estas diferencias físicas generan a su vez efectos reguladores sobre la organización de las comunidades de organismos acuáticos que habitan dichos tramos (Palmer & Poff 1997, Fisher *et al.* 2007, Meitzen *et al.* 2013). En tal sentido se esperaba que las muestras de macroinvertebrados provenientes del mismo tipo de tramo fueran más similares entre sí y más disímiles con respecto a aquellas provenientes de otros tipos de tramos, a lo largo del periodo de muestreo empleado y en especial en la época de menores precipitaciones (Flecker & Feifarek 1994, Lind *et al.* 2006).

La premisa anterior pudo ser verificada a través de la evaluación de los atributos biológicos: Riqueza, Densidad, Equitatividad y Diversidad. En tal sentido, los posibles resultados a obtener serían:

1) la hidrogeomorfología no tiene un efecto regulador sobre las comunidades bentónicas, por lo tanto los atributos biológicos deben mostrar similitudes entre los cuatro tramos ( $AB_{RR} = AB_{LP} = AB_{ER} = AB_C$ , donde AB es el Atributo Biológico y los subíndices son los tramos, RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remanso y C: Cascada); mas detalladamente sería:  $AB_{RR} = AB_{LP}$ ,  $AB_{RR} = AB_{ER}$ ,  $AB_{RR} = AB_C$ ,  $AB_{LP} = AB_{ER}$ ,  $AB_{LP} = AB_C$ ,  $AB_{ER} = AB_C$ ), no obstante esta condición no fue la común, aunque llegó a observarse para algunos atributos.

2) la hidrogeomorfología afecta a las comunidades, por lo que deben observarse diferencias significativas entre todos los tramos (condición absoluta) ( $AB_{RR} \neq AB_{LP} \neq AB_{ER} \neq AB_C$ ). En detalle:  $AB_{RR} \neq AB_{LP}$ ,  $AB_{RR} \neq AB_{ER}$ ,  $AB_{RR} \neq AB_C$ ,  $AB_{LP} \neq AB_C$ ,  $AB_{ER} \neq AB_C$  o,

3) De acuerdo con el punto anterior (2) las diferencias serían observables solo entre algunos tramos (condición variable) ( $AB_{RR} = o \neq AB_{LP} = o \neq AB_{ER} = o \neq AB_C$ ). En detalle:  $AB_{RR} = o \neq AB_{LP}$ ,  $AB_{RR} = o \neq AB_{ER}$ ,  $AB_{RR} = o \neq AB_C$ ,  $AB_{RR} = o \neq AB_{ER}$ ,  $AB_{LP} = o \neq AB_{ER}$ ,  $AB_{LP} = o \neq AB_C$ ,  $AB_{ER} = o \neq AB_C$ ). Esta última fue la condición más comúnmente observada y en muchos casos las diferencias se evidenciaron entre los dos cuerpos de agua [ $(AB_{RR} = AB_{LP}) \neq (AB_{ER} = AB_C)$  o ríos Guáquira versus la Herrera], más que entre los tramos.

A escala espacial, la densidad ( $Dn$ ) de los grupos taxonómicos macroinvertebrados, efemerópteros, tricópteros y plecópteros tendió a evidenciar diferencias entre los tramos ( $Dn_{RR} = o \neq Dn_{LP} = o \neq Dn_{ER} = o \neq Dn_C$ , donde  $Dn$ : Densidad), y/o entre los cuerpos de agua evaluados [ $(Dn_{RR} = Dn_{LP}) \neq (Dn_{ER} = Dn_C)$ ]. En particular, la densidad de macroinvertebrados, *Ephemeroptera* y *Anacroneuria* difirió entre ambos ríos, Guáquira versus la Herrera, siendo mayor en el primero. No obstante a escala temporal no se evidenció un patrón claro, se esperaban diferencias significativas en los meses de menores precipitaciones, durante los cuales las comunidades son estructuralmente más estables dado que están menos sometidas a perturbaciones y por lo tanto deben alcanzar altos valores de densidad (Flecker & Feifarek 1994, Ramírez & Pringle 1998; Jacobsen & Encalada 1998, Bae & Park 2009), no obstante las variaciones entre tramos no fueron consistentes para todos los meses de mínimas precipitaciones ni para todos los grupos taxonómicos; en cuanto a los meses correspondientes a las máximas precipitaciones tampoco se

obtuvo un patrón consistente, pues se esperaba no observar diferencias entre tramos durante dichos periodos de muestreo ya que, las fuertes precipitaciones elevan el caudal el cual a su vez barre el sustrato sobre el cual habita el bentos, en tal sentido las comunidades son barridas junto al sustrato y entran en “reset”, por lo que los valores de los atributos tales como la densidad, diversidad y riqueza tienden a disminuir (Cummins *et al.* 1984, Resh *et al.* 1988, Flecker & Feifarek 1994, Bae & Park 2009) y por ende, a ser mas homogéneos entre los tramos en el periodo de precipitaciones altas. No obstante, se llegaron a observar diferencias en la densidad entre tramos en mayo para los tres grupos taxónomicos y en junio para macroinvertebrados y efemerópteros.

En cuanto a la riqueza ( $Rq$ ), a escala espacial tampoco se visualizó un patrón general para los tres grupos taxonómicos de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros. Se encontraron una combinación de variaciones entre los tramos ( $Rq_{RR} = 0 \neq Rq_{LP} = 0 \neq Rq_{ER} = 0 \neq Rq_C$ ) y/o entre los ríos [ $(Rq_{RR} = Rq_{LP}) \neq (Rq_{ER} = Rq_C)$ ]; no obstante como tendencia general la riqueza exhibió los valores mas altos en el río Guáquira.

Nuestros resultados parecen avalar los resultados obtenidos por Boyero & Bailey (2001), quienes examinaron la variación de la densidad y la riqueza de macroinvertebrados bentónicos, a diferentes escalas jerárquicas en ríos de Panamá, encontrando diferencias significativas para la densidad entre ríos de diferentes ordenes. En nuestro caso es importante recordar que los tramos se ubicaron en ríos de diferentes órdenes y las variaciones observadas, como ya se planteó, fueron generalmente entre ríos más que entre tipos de tramos.

En el mismo contexto, Flecker & Feifarek (1994), evaluando las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de ríos andinos venezolanos

encontraron que la densidad y la riqueza de organismos fueron significativamente afectadas por las precipitaciones, disminuyendo durante la época de lluvia. Mientras que Ramírez y Pringle (1998) evaluando la deriva de macroinvertebrados en un río de Costa Rica evidenciaron que la densidad y la riqueza tendieron a aumentar en el periodo de sequía; un resultado similar encontraron Baptista *et al.* (2001b), Buss *et al.* (2004), Bispo & Oliveira (2007) y Juen *et al.* (2013) en estudios sobre la diversidad, preferencias de hábitats y/o la agregación de macroinvertebrados de ríos de Brasil. Nuestro estudio avala los resultados precedentes al menos para la densidad, ya que la tendencia fue a observar densidades máximas durante los meses correspondientes a la época de menor precipitación y con variaciones entre tramos en la mayoría de los meses que correspondieron a la sequía.

La diversidad (Dv) fue otro atributo que aun cuando evidenció variaciones entre tramos ( $Dv_{RR} = 0 \neq Dv_{LP} = 0 \neq Dv_{ER} = 0 \neq Dv_C$ , donde Dn: Diversidad) y pareció mostrar los valores más altos para macroinvertebrados y efemerópteros en el tramo Lecho-Plano del río Guáquira, siendo este tramo significativamente diferente de Rápidos-Remansos (ambos del mismo río), no obstante fue el atributo que menos difirió entre los tramos cuando la evaluación se llevó a cabo a nivel de las unidades de hábitats, en este sentido solo para los tricópteros la diversidad fue significativamente menor en los remansos del tramo Cascada, en comparación con los tramos Lecho-Plano y Escalón-Remanso. Los resultados parecen ser similares a los de Ligeiro *et al.* (2010) quienes comparando tres tramos tipo rápidos-remansos de un río neotropical, no encontraron diferencias en la diversidad ni en tramos ni en hábitats. Una posible explicación a la no observación de diferencias en la diversidad puede deberse al efecto de la composición del sustrato, es decir, en los ríos de montañas es común encontrar lechos con una alta heterogeneidad de sustratos generalmente rocosos, pero compuesto en similares proporciones por rocas y

guijarros arena y grava, y en este sentido se espera que tiendan a albergar comunidades similarmente diversas (McCulloch 1986, Statzner *et al.* 1988, Allan 1995). Tal característica fue común al menos entre los tramos Lecho-Plano (río Guáquira), Escalón-Remanso y Cascada (río la Herrera), los cuales exhibieron sustratos heterogéneos en la mayoría de los hábitats muestreados, con predominio de guijarros y rocas.

Para finalizar este apartado, apoyamos la exposición de Bispo & Oliveira (2007), quienes apuntaron que la densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados parecen variar a diferentes escalas temporales y espaciales, sin embargo esta variación es particular para cada grupo taxonómico y no siempre muestra patrones consistentes con la estacionalidad o la escala del tramo.

#### **2.4.4. De la organización comunitaria a nivel de hábitats entre tramos.**

En la comparación de los tramos en función de las comunidades que habitan en un mismo tipo de unidad de hábitat, utilizando los atributos biológicos evaluados, este estudio evidenció que los remansos fueron los hábitats que mostraron la mayor variación entre tramos, principalmente en la densidad y en menor medida en la riqueza. Tales resultados parecen poner en evidencia las particulares características hidráulicas de este tipo de hábitats de aguas lentas considerados como los hábitats físicamente más inestables dentro de los ecosistemas lóticos (Hawkins *et al.* 1993, Death & Winterbourn 1995, Pérez & Segnini 2005, Gallo *et al.* 2010), debido a que sus sustratos pueden ser más fácilmente removidos por aumentos no tan dramáticos en el caudal, ya que en ellos predomina mayormente arcilla, arena y grava (McCulloch 1986, Baptista *et al.* 2001, Fidelis *et al.* 2008), tal como se evidenció en el capítulo 1. La inestabilidad física de estos hábitats ante aumentos en el caudal

puede tener como consecuencia que los mismos evidencien una mayor variabilidad, tanto espacial como temporal, en cuanto a los atributos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, tal como lo evidenció Gallo *et al.* (2010) evaluando la comunidad de macroinvertebrados de ríos de Italia y Pérez & Segnini (2005) para la comunidad de efemerópteros de un río altiandino venezolano.

Caso contrario, los atributos biológicos a nivel de los rápidos, por lo general no evidenciaron variaciones significativas entre tramos, reflejando así la estabilidad física de estos hábitats en los cuatro tramos, es decir, independientemente de la estructura geomorfológica del cauce y de las características hidráulicas que afectan a los rápidos en todos los tipos de tramos, estos se caracterizan por ser hábitats fundamentalmente rocosos pero bastante heterogéneos en la composición del sustrato, ofreciendo las mejores condiciones para la colonización (Death & Winterbourn 1995, Henriques *et al.* 2010) y la persistencia de una estructura comunitaria particular, que se mantiene por mas tiempo y posiblemente a lo largo de toda una cuenca.

#### **2.4.5. De los grupos funcionales.**

La asignación de los taxa a determinado grupo funcional utilizando como criterio la literatura referente a los macroinvertebrados de ríos neotropicales puede ser útil para evaluar la composición de grupos funcionales en ríos donde no existen estudios específicos en esta materia. No obstante, al revisar las investigaciones en los ríos neotropicales emergen divergencias sobre la asignación de ciertos taxa a un grupo funcional dado, en especial en investigaciones que han evaluado desde el contenido estomacal hasta la morfología bucal. Un ejemplo claro de esta problemática y que tuvo repercusión sobre los resultados de la investigación está

referido al género *Trichorythodes*, el cual fue descrito mediante examen del contenido estomacal por Chara-Serna *et al.* (2012) como recolector generalista y por Tomanova *et al.* (2006) como recolector-ramoneador (Co-Ra) y en menor medida raspador (Rasp). No obstante, Baptista *et al.* (2006) lo asignaron a raspador mediante el examen de piezas bucales bajo microscopio electrónico de barrido, argumentando que la familia Leptohyphidae debe incluirse en raspadores debido a que probablemente no desarrollan actividades de filtrado y barrido, por no contar con setas que puedan cumplir tal función. En tal sentido en este estudio, se utilizó el criterio de Baptista *et al.* (2006) para asignar a *Trichorythodes*, nuestro género de Ephemeroptera más abundante, dentro de los raspadores (scrapers) y no dentro de los recolectores-ramoneadores. Aclarado el punto procedemos al análisis de los grupos funcionales en la microcuenca del río Guáquira.

La distribución porcentual de los grupos funcionales para cada cuerpo de agua de la microcuenca del río Guáquira, parece ajustarse a la hipótesis planteada en el concepto del continuo de río (Vannote *et al.* 1980), según la cual en los ríos de cabecera hasta orden medio debe haber una mayor proporción de fragmentadores, ya que consumen principalmente Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG) proveniente del material aloctono predominante, por lo cual su proporción debe disminuir aguas abajo en los tramos de mayor orden, donde comienza a abundar la Materia Orgánica Particulada Fina (MOF), a dominar el material autóctono y a aumentar la producción primaria. Mientras que, debido al incremento de la MOF aguas a abajo, grupos como los raspadores y recolectores deben tender a aumentar en proporción. Por su parte los depredadores deben mantener proporciones más o menos invariables a lo largo de un río.

En tal sentido, en el tramo Escalón-Remanso del río la Herrera la cual es un tributario de primer orden con fuerte cobertura de la vegetación ribereña, predominaron los recolectores-ramoneadores seguido del los fragmentadores; no obstante en el tramo Cascada del mismo cuerpo de agua, la distribución de los grupos funcionales fue diferente, ya que dominaron los raspadores sobre los fragmentadores. Mientras que, en ambos tramos del río Guáquira, el cual corresponde a un río de tercer orden con poca cobertura de la vegetación ribereña, predominaron raspadores y recolectores-ramoneadores.

La proporción de la mayoría de los grupos funcionales pareció variar en el gradiente longitudinal. Los fragmentadores y ambos tipos de recolectores tendieron a disminuir aguas abajo, los raspadores tendieron a aumentar y los depredadores no mostraron tendencias a disminuir o aumentar. En este sentido, se esperaba en el gradiente longitudinal, una mayor proporción de recolectores en el río Guáquira, pero es probable que el aumento esperado en estos grupos funcionales se evidencie mas cerca de la desembocadura hacia el río Yaracuy, donde se ha observado un mayor ancho de cauce y poca cobertura de la vegetación ribereña, y no a nivel de los tramos evaluados caracterizados por una mayor cobertura de la vegetación ribereña.

Los tramos mostraron diferencias entre ellos en función de la densidad de grupos funcionales en la época de sequía, estas diferencias se observaron principalmente en los hábitats de remansos y correderas, mientras que los rápidos fueron altamente homogéneos a nivel de los tramos tal como ocurrió al evaluar los atributos de las comunidades de macroinvertebrados, *Ephemeroptera* y *Trichoptera*. En época de lluvias solo los raspadores en los remansos y correderas mostraron diferencias entre tramos, es decir, la estructura trófica parece hacerse homogénea a nivel de los tramos durante el periodo de altas precipitaciones. Estos resultados

avalan la importancia del efecto regulador de las variaciones en la descarga sobre la distribución de las comunidades de macroinvertebrados y por ende sobre su estructura trófica.

ANOSIM confirmó que la composición trófica de los grupos funcionales difería entre tramos. Con ello se pone de relevancia el efecto regulador de la hidrogeomorfología sobre estructura trófica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, ya evidenciado en la evaluación de la composición taxonómica.

Nuestros resultados son similares a otras investigaciones realizadas en el Neotrópico, según las cuales los raspadores y recolectores-ramoneadores tienden a dominar en ríos de segundo a tercer orden (Baptista *et al.* 1998, Fenoglio *et al.* 2004, Crisci-Bispo *et al.* 2007, Henriques *et al.* 2010). En este estudio, Fragmentadores fue uno de los grupos menos abundantes, tal y como se ha observado en algunos estudios de ríos neotropicales de cabecera o de bajo orden que drenan a través de áreas boscosas. En este sentido Boyero *et al.* (2009) resumieron que las bajas abundancias de fragmentadores en ríos neotropicales que drenan a través bosques pueden ser producto de: 1) las altas tasas de descomposición de la materia orgánica por las tasas de actividad microbiana características del trópico cálido y 2) la baja calidad nutricional de las hojas de las especies vegetales tropicales, ya que tienen un alto contenido de compuestos tóxicos derivados del metabolismo secundario.

En resumen, los resultados de este estudio dejan entrever la interacción entre los conceptos de parches y gradientes o, de acuerdo con Gomi *et al.* (2002) y Benda *et al.* (2004), entre discontinuidades y continuidades de procesos físicos, químicos y biológicos desde las cabeceras hasta la desembocadura.

Por un lado, se ha puesto de manifiesto la existencia de parches definidos como tramos, los cuales tienden a albergar comunidades particulares de macroinvertebrados bentónicos y por otro lado dichos parches parecen seguir la secuencia predictiva propuesta por Montgomery & Buffington (1997) relacionada con su ubicación en el gradiente altitudinal: desde los pisos altitudinales mas altos ubicamos las cascadas y siguiendo la secuencia, continuamos con los tramos escalón-remanso, lecho-plano y rápidos-remansos, entre otros tramos no considerados en este estudio.

En esta secuencia, las variables hidráulicas que definen y regulan la estructura física de los tramos parecen cambiar continua o gradualmente a lo largo del recorrido aguas abajo, y este cambio gradual parece ser afectado por la morfología del cauce (Elosegui *et al.* 2010). En tal sentido, nuestra investigación evidenció que probablemente mientras mas alejados estén los tramos en el gradiente altitudinal mas disímiles serán en términos de las comunidades de organismos que alberguen. Tales disimilitudes deberían ser principalmente consecuencia de los cambios hidrogeomorfológicos que experimentan los tramos en dicho gradiente, por efecto de procesos tales como la erosión, el transporte y la deposición.

## 2.5. CONCLUSIONES.

La estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, efemerópteros y tricópteros, a la escala del tramo, pareció diferir como una función de las características hidrogeomorfológicas que definieron al cauce de los dos ríos evaluados en la microcuenca del río Guáquira.

La composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados tendió a exhibir una organización particular para cada tipo de tramo. Las comunidades más disímiles se observaron entre aquellos tramos más alejados en el gradiente longitudinal, es decir, Rápidos-Remansos del río Guaquira y Cascada del río la Herrera. El primero se ubica a menor altitud y presenta la menor pendiente y el segundo a mayor altitud y con la mayor pendiente. Ambos tramos evidenciaron las características hidrogeomorfológicas más disímiles y por ende comunidades bentónicas más dispares. No obstante, al evaluar la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados y tricópteros, en el tramo Lecho-Plano del río Guáquira, se evidenció que esta tendió a ser más similar a la composición observada en los tramos del río la Herrera (Escalón-Remanso y Lecho-Plano), probablemente debido a que los tres tramos son hidrogeomorfológicamente más semejantes entre si. Por otro lado, la comunidad de efemerópteros mostró la menor diferenciación entre Rápidos-Remansos y los restantes tramos, producto seguramente de la alta variación que experimentó la composición de efemerópteros en los hábitats de remansos en Rápidos-Remansos, es decir, este grupo parece ser más susceptible a la inestabilidad del sustrato.

Las variables abióticas que se relacionaron con la distribución espacial de la composición de las comunidades acuáticas fueron principalmente las hidráulicas relacionadas a la hidrogeomorfología: velocidad, ancho y profundidad, en conjunto con la conductividad.

Los atributos biológicos de las comunidades, tales como la densidad y la diversidad llegaron a mostrar diferencias tanto entre algunos tipos de tramos como entre ríos (Guáquira versus la Herrera). No obstante, solo la densidad evidenció un patrón consistente de variación entre ríos, tanto espacial como estacional.

Las unidades de hábitat de remansos fueron los que más difirieron entre los tramos en función de los atributos de las comunidades, reflejando la inestabilidad física de estos hábitats. Por el contrario, los atributos de las comunidades que habitan en los rápidos casi no variaron entre tramos, indicando que estos hábitats deben presentar comunidades más o menos similares tanto en la escala temporal como a escalas superiores al tramo.

La distribución porcentual de los grupos funcionales (GF) pareció seguir la predicción del concepto del continuo del río (CCR). En tal sentido, los fragmentadores fueron más abundantes en los tramos de cabecera (río la Herrera), los recolectores y raspadores fueron más abundantes aguas abajo (río Guáquira), donde era mayor el orden del río; en tanto que los depredadores mostraron pocas variaciones en su abundancia en el gradiente longitudinal. No obstante, como en otras investigaciones en ríos neotropicales, las abundancias de los fragmentadores fueron mucho más bajas que las predichas por el CCR.

La densidad de los GF en cada una de las unidades de hábitats también difirió entre los tramos, especialmente en la época de menores precipitaciones; mientras que, en la época de lluvias la densidad fue prácticamente uniforme a través de los cuatro tramos, con excepción de los raspadores en remansos y correderas. Como en el caso de la densidad de taxa de las comunidades, la densidad de GF en los rápidos prácticamente no difirió entre tramos, en ninguna estación.

## 2.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alatalo R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*. 37: 199-204.
- Allan D.J. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman & Hall, London.
- Allan D.J. & M.M. Castillo 2007. Stream Ecology: Structure and function of running waters. 2th. Edition. Springer.
- Bae M. & Y. Park. 2009. Changes in benthic macroinvertebrate communities in response to natural disturbances in a stream. *Journal of Ecology and Field Biology*. 32(3):197-206.
- Baptista D.F., Dorvillé L.F. M., Buss D.F., Nessimian J.L. & L.H.J. Soares. 1998. Distribuição de comunidades de insetos aquáticos no gradiente longitudinal de uma bacia fluvial do sudeste brasileiro. Pp. 191-207. In: Nessimian, J. L. & A. L. Carvalho. E. (Eds). Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis. Rio de Janeiro, Brasil.
- Baptista D.F., Dorvillé L.F.M., Buss, D.F. & J.L. Nessimian. 2001a. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia*. 61(2):295-304.
- Baptista D.F., Buss D.F., Dorvillé L.F. & J.L. Nessimian. 2001b. Diversity and hábitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé River Basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 61(2):249-258.
- Baptista D.F., Buss D.F., Dias L.G., Nessimian J.L., Da Silva E.R., De Moraes Neto A.H.A., de Carvalho S.N., De Oliveira M.A. & L.R. Andrade. 2006. Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. *Annales of Limnologie - International Journal of Limnology*. 42(2): 87-96.
- Benda L., Poff N.L., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pess G. & M. Pollock. 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine hábitats. *BioScience*. 54(5):413-427.
- Bispo P.C. & L.G. Oliveira. 2007. Diversity and structure of Ephemeroptera, Plecoptera (Insecta) assemblages from riffles in mountain stream of central Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 24(2): 283-293.
- Bisson P.A., Montgomery D.R. & J.M. Buffington. 2007. Valley segments, stream reaches, and channel units. Chap. 2. Pp 24-49. In: Hauer F.R. & G.A. Lamberti (Eds.). *Methods in Stream Ecology*. 2th. Edition. Elsevier.
- Brooks A.J., Haeusler T., Reinfelds I. & S. Williams. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles and pools. *Freshwater Biology*. 50:331–344.
- Brown. A.V & P.P. Brussock. 1991. Riffle-pool geomorphology disrupts longitudinal patterns of stream benthos. *Hydrobiologia*. 220:109-117.
- Boyero L. & R. Bailey. 2004. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. *Hydrobiologia*. 464:219-225.
- Boyero L. & J. Bosch. 2004. The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hydrobiologia*. 524:125–132.

- Boyero L., Ramírez A., Dudgeon D. & R.G. Pearson. 2009. Are tropical streams really different? *Journal of North America Benthological Society*. 28(2):397-403.
- Bueno A.A., Bond-Buckup G. & B.D. Ferreira. 2003. Estrutura da comunidade de invertebrados bentônicos em dois cursos d'água do rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 20(19):115-125.
- Buss D.F., Baptista D.F., Nessimian J.L. & M. Egler. 2004. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia*. 518:179-188.
- Callisto M. & Goullart M., Barbosa F.A. & F.A.R. Rocha. 2005. Biodiversity assessment of benthic macroinvertebrates along a reservoir cascade in the lower São Francisco river (northeastern Brazil). *Brazilian Journal of Biology*. 65(2):1-6.
- Cardinale B.J., Palmer M.A., Swan C.M., Brooks S. & L. Poff. 2002. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. *Ecology*. 83(2):412-422.
- Carter J.L., Fend S.V. & S.S. Kennely. 1996. The relationships among three hábitat scales and stream benthic invertebrates community structure. *Freshwater Biology*. 35:109-124.
- Carter J.L. & S.V. Fend. 2001. Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. *Hydrobiologia*. 459:187-200.
- Castillo M.M. & B. Pérez. 2011. *Varipes* (Ephemeroptera: Baetidae) en Venezuela: descripción de una nueva especie. *Revista Colombiana de Entomología*. 37(1):346-349.
- Chadwick M.A. & A.D. Huryn. 2007. Role of habitat in determining macroinvertebrate production in an intermittent-stream system. *Freshwater Biology*. 52:240-251.
- Chará-Serna A.M., Chará J.D., Zúñiga M.C.; Pedraza G.X. & L.P. Giraldo. 2010. Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*. 15(1):27-36.
- Chará-Serna A.M., Chará J.D., Zúñiga M.C., Pearson R.G. & L Boyero. 2012. Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Annales of Limnologie - International Journal of Limnology*. 48(2):139-144.
- Ciesielka I.K. & R.C. Bailey. 2007. Hierarchical structure of stream ecosystems: consequences for bioassessment. *Hydrobiologia*. 586:57-67.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18:117-143.
- Cobb D.G., Galloway T.D. & J.F. Flanagan. 1992. Effects of Discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49:1788-1795.
- Cummins K.W., Merritt R.W. & P.C.N. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected stream and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40(1):69-89.
- Death R. G. & M. J. Winterbourn. 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influences of hábitat stability. *Ecology*. 76:1446-1460.

- Domínguez E., Molineri C., Pescador M.L., Hubbard M.D. & C. Nieto. 2006. *Ephemeroptera of South America*. En: Adis J., Arias J.R., Rueda-Delgado G. & K.M. Wantzen (Eds.): *Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA Series)* Vol 2. Pensoft, Sofía-Moscow, 644 p.
- Elosegui A., Díez J. & M. Mutz. 2010. Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*. 657: 199-215.
- Fenoglio S., Bo T. & M. Cucco. 2004. Small-scale macroinvertebrate distribution in a riffle of a neotropical rainforest stream (Río Bartola, Nicaragua). *Caribbean Journal of Science*. 40(2):253-257.
- Fernández H. & E. Domínguez. 2001. *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos Sudamericanos*. Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Tucumán. Serie: Investigaciones de la UNT. Subserie Ciencias exactas y naturales. Editorial universitaria de Tucumán. Tucumán, Argentina. 237 pp.
- Fidelis L., Nessimian J.L. & N. Hamada. 2008. Distribuição espacial de insetos aquáticos em igarapés de pequena ordem na Amazônia Central. *Acta Amazonica*. 38(1):127-134.
- Fisher S.G., Heffernan J.B., Sponsoller R.A. & J.R. Welter. 2007. Functional ecomorphology: feedback between form and function in fluvial landscape ecosystem. *Geomorphology*. 89:84-96.
- Flecker A.S. & Feifarek B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*. 31:131-142.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E. & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework from hábitat classification: viewing stream in a watershed context. *Environmental Management*. 10(2):199-214.
- Frissell C.A., Poff. N.L. & M.E. Jensen. 2001. Assessment of biotic patterns in freshwater ecosystems. Pp. 390-403. In: Jensen M.E. & P.S. Bourgeron (eds.): *A Guidebook for Integrated Ecological Assessments*. Springer, New York.
- Froehlich C.G. & L.G. Oliveira. 1997. Ephemeroptera and Plecoptera nymphs from riffles in low-order streams in southeastern Brazil. In: Landolt P. & M. Sartori (Eds.): *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systmatics*. MTL, Fribourg.
- Gallo L., De Filippis A., Memotero A., Voelz N. & L. Lucadano. 2010. Assessment of the effects of hydrological variations on macrobenthic communities in pools and riffles of Mediterranean stream. *Environmental Monitoring Assessment*. 166:125-137.
- Garcia-Alzate C.A., Román-Valencia C., Gonzalez M. & A.M. Barrero. 2010. Composición y variación temporal de la comunidad de insectos acuáticos (Insecta) en la quebrada SAndineros, afluente de Río Verde, Alto Cauca, Colombia. *Revista de Investigación de la Universidad de Quindío*. 21:21-28.
- Gomi T., Sidle R. C. & J.S. Richardson. 2002. Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*. 52(10):905-916.
- Gurtz M.E. & J.B. Wallace. 1986. Substratum – production relationships in net-spinning caddisflies (Trichoptera) in disturbed and undisturbed hardwood catchments. *Journal of North America Benthological Society*. 5(3): 230-236.

- Hammer O., Harper D.A.T. & D.P Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4(1):9pp.
- Hauer F.R. & V.H. Resh. 2006. Macroinvertebrates. Chap 20. Pp 435-463. In: Hauer F. R. and Lamberti G. A. (Eds.). *Methods in Stream Ecology*. 2th. Edition. Elsevier.
- Hawkins C.P., Kershner J. L., Bisson P.A., Bryant M.D., Decker L.M., Gregory S.V., McCullough D.A., Overton C.K., Reeves G.H., Steedman R.J. & M.K. Young. 1993. A hierarchical approach to classifying stream hábitat features. *Fisheries*. 18:3–12.
- Heckman C.W. 2006. *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Anisoptera*. Springer. 725 pgs.
- Heckman C.W. 2008. *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Zygoptera*. Springer + Business Media B. V. 687 pgs.
- Henriques A.L. & J.L. Nessimian. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatics insects communities in Serra da Bocaina stream, southeastern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensa*. 22(4):424-441.
- Herrera-Vásquez J. 2009. Community structure of aquatic insects in the Esparza River, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 57:133-139.
- Heino J., Parviainen J., Paavola R., Jehle M., Pauliina Louhi L. & Timo Muotka. 2005. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia*. 539:121–130
- Jacobsen D., Cressa C., Mathooko J.M & D. Dudgeon. 2008. Macroinvertebrates: composition, life histories and production. Chap. 4. Pp. 65-105. In: Dudgeon D. (Ed.). *Tropical stream ecology*. Elsevier Inc, USA.
- Juen L., Nogueira D. S., Shimceno Y. Galli-Vieira L. & H.S.R. Cabette. 2013. Concordance between Ephemeroptera and Trichoptera assemblage in streams from cerrado. *Amazonian Transition Annales of Limnologie – International Journal of Limnology*. 49:129-138.
- Kobayashi S. & T. Kagaya. 2005. Across-reach consistency in macroinvertebrate distributions among litter patch types in Japanese headwater streams. *Hydrobiologia*. 543: 135–145.
- Legendre P. & L. Legendre. 2008. *Numerical Ecology*. Elsevier. Amsterdam, 85p.
- Ligeiro R., Melo A. & M. Callisto. 2010. Spatial scale and the diversity of macorinvertebrates in a neotropical catchment. *Freshwater Biology*. 55:424-435.
- Lind P.R., Robson B.J. & B.D: Mitchell. 2006. The influence of reduced flow during a drought on patterns of variation in macroinvertebrates assemblages across a spatial hierarchy in two lowland rivers. *Freshwater Biology*. 51:2282-2295.
- Lowe W.H., Likens G.E. & M.E. Power. 2006. Linking Scales in Stream Ecology. *BioScience*. 56(7):591-597.
- Lytle D.A. 2001. Disturbance Regimes and Life-History Evolution. *The American Naturalist*. 157(5):525-536.
- Lytle D.A. & N.L. Poff. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution*. 19:94-100.

- Maldonado V. Pérez B. & C. Cressa. 2001. Seasonal variation of Ephemeroptera in four stream of Guatopo National Park, Venezuela. Pp 125-133. In: Domínguez E. (Ed.): Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera. Kluwer Academic / Plenum Publisher.
- Manzo V. & M. Archangelsky. 2008. A key to the known larvae of South American Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea), with a description of the mature larva of *Macrelmis saltensis* Manzo. *Annales of Limnologie. - International Journal of Limnology.* 44 (1):63-74.
- McCabe D.J. & N.J. Gotelli. 2002. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia.* 124:270–279.
- McCulloh D.L. 1986. Benthic macroinvertebrate distributions in the riffle-pool communities of two east Texas stream. *Hydrobiologia.* 135:61-70.
- Meitzen K.M., Doyle M.W., Thoms M.C. & C.E. Burns. 2013. Geomorphology within the interdisciplinary science of environmental flows. *Geomorphology.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.03.013>. Fecha de descarga: 07-11-2013.
- Merritt R.W., Resh V.H. & K.W. Cummins 1996. Collecting, sampling, and rearing methods for aquatic insect. Pp 12-28. In: Merritt R.W. & K.W. Cummins. (Eds). An introduction to the aquatic insects of North America. 3th. Edition. Kendall/Hunt Publishing Company.
- Merritt, R.W. & K.W. Cummins. 2006. Trophic relationships of macroinvertebrates. Pp. 585-601. In: Hauer F.R. & G.A. Lamberti (eds.). *Methods in stream ecology.* 2th. Edition, Academic Press. San Diego.
- Molineri C. 2001. Travheryphes: a new genus of Leptohyphidae for *Leptohyphes* indicator and related species (Insecta, Ephemeroptera). *Spixiana.* 24(2):129-140.
- 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.
- Montgomery D.R & J.M. Buffington. 1997. Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *GSA Bulletin.* 109(5):596-611.
- Moya N., Goitia E. & M. Siles. 2003. Tipología de ríos de la región del piedemonte andino en Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental.* 13:95-115.
- Naiman R.J., Joshua J.L., Pettit N.E. & J.D. Olden. 2008. Flow variability and the biophysical vitality of river systems. *C. R. Geoscience.* 340:629–643.
- Nilsson E., Olsson K., Persson A., Nyström P., Svensson G. & U. Nilsson. 2008. Effects of stream predator richness on the prey community and ecosystem attributes. *Oecologia.* (En prensa) DOI 10.1007/s00442-008-1097-8.
- Palmer M.A. & L.N. Poff. 1997. Heterogeneity in streams: the influence of environmental on patterns and process in streams. *Journal of the North American Benthological Society.* 16(1):169-173.
- Palmer M.A., Swan C.M., Nelson K., Silver P. & R. Alvestad. 2000. Streambed landscapes: evidence that stream invertebrates respond to the type and spatial arrangement of patches. *Landscape Ecology.* 15: 563–576.

- Parson M., Thoms M.C. & H. Norris. 2003. Scales of Macroinvertebrate Distribution in Relation to the Hierarchical Organization of RiverSystems. *Journal of the North American Benthological Society*. 22(1):105-122.
- Peckarsky B.L. 1983. Biotic interactions or abiotic limitations? A model of lotic community structure. Pp. 303-323. In: Fontaine T.D.III & S.M. Bartell (Eds.): *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science Publishers, USA.
- Pérez. B. & S. Segnini. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino. *Entomotrópica*. 20(1):49-57.
- Pérez B. & S. Segnini. 2010. Seasonal variation of mayflies (Insecta: Ephemeroptera) in tropical andean headwater stream. *Ecotrópicos*. 23(1):37-49.
- Pérez-García B. & J. Liria. 2013. Modelos de nicho ecológico fundamental para especies del género *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 600-611.
- Pérez C. 2004. Técnicas de análisis multivariantes de datos. Pearson, Prentice Hall. España. 672p.
- Poole G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*. 47:641–660.
- Poole G.C. 2010. Stream hydrogeomorphology as a physical science basis for advances in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society*. 29(1):12-25.
- Posada-García J.A. & G. Roldan-Pérez. 2003. Clave ilustrada y diversidad de las larvas de trichoptera en el nor-occidente de Colombia. *Caldasia*. 25(1): 169-192.
- Power M.E., Stout R.J., Cushing C.E., Harper P.P., Hauer F.R., Matthews W.J., Moyle P.B., Statzner B. & I.R. Wais. 1988. Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of North America Benthological Society*. 7:456-479.
- Pringle C.M., Naiman R.J., Bretschko G., Karr Jr, Oswood M.W., Webster Jr, Welcomme R.I. & M.J. Winterbourn. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of North America Benthological Society*. 7:503-524.
- Qazi A.H. & P.K. Ashok. 2012. Macroinvertebrates in streams: A review of some ecological factors. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*. 4(7): 114-123.
- Ramírez A. & C. Pringle 1998. Invertebrate drift and benthic community dynamics in a lowland neotropical stream, Costa Rica. *Hydrobiologia*. 386:19-26.
- Ramírez A. & P.E. Gutierrez-Fonseca. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*. 62(Suppl. 2):155-167.
- Rempel L.L., Richardson J.S. & M.C. Healey. 2000. Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology*. 45:57–73.
- Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz M.E., Li H.W., Minshall G.W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace B.J. & R.C. Wissmar. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society*. 7:433-455.

- Rincón J. & C. Cressa. 2000. Temporal variability of macroinvertebrate assemblages in a neotropical intermittent stream in Northwestern Venezuela. *Archives fur Hidrobiologie*. 148(3):421-432.
- Rodrigues-Capítulo A., Muñoz I., Bonada N., Gaudes A. & S. Tomanova. 2009. La biota de los ríos: los invertebrados. Cap. 14. Pp. 253-270. En: Elosegui A. & S. Sabater (Eds.). *Conceptos y Técnicas en Ecología Fluvial*. Fundación BBVA.
- Roldan-Pérez G. 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 170p.
- Romero R., Ceneviva-Bastos M., Baviera G. & L. Casatti. 2013. Community structure of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in Cerrado streams of Paraguay, Paraná, and São Francisco river basins. *Biota Neotropica*. 13(1):97-107.
- Roque F. & S. Trivinho-Strixino. 2001. Benthic macroinvertebrates in mesohabitats in different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos- SP). *Acta Limnologica Brasiliensis*. 13(2):69-77.
- Rosenberg D.M. & R.H. Resh (Eds.). 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. New York: Chapman & Hall. 488 pp.
- Rosgen D.L. 1994. A classification of natural rivers. *Catena*. 22(3):169-199.
- Savage H.M. 1987. Biogeographic classification of the Neotropical Leptophlebiidae (Ephemeroptera) based upon geological centers of ancestral origin and ecology. *Studies of Neotropica Fauna and Environment*. 22(4):199-222.
- Silveira M.P., Buss D.F., Nessimian J.L. & D.F. Baptista. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*. 66(2B):623-632.
- Segnini S. 1995. Medición de la diversidad de especies. *Cuadernos de Química Ecológica*. 4:95-118.
- Sponseller R.A., Benfield E.F. & H.M. Valett. 2001. Relationships between land use, spatial scale and stream macroinvertebrate communities. *Freshwater Biology*. 46:1409-1424.
- Statzner B., Gore J.A. & V.H. Resh. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of North American Benthological Society*. 7:307-360.
- Statzner B. & B. Higler 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*. 16:127-139.
- Sweeney B.W., Jackson J.K., Newbold J.D., & D.H. Funk. 1992. Climate Change and the life Histories and Biogeography of Aquatic Insects in Eastern North America. Pp. 143-176. In: Firth P. & S. G. Fisher (Eds.) *Global Climate Change and Freshwater Ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- Thorp J.H. & D.C. Rogers. 2011. *Field Guide to freshwater invertebrates of North America*. Elsevier, USA, 274 pgs.
- Thorp J.H., Flotemersch J.E., Williams B.S. & L.A. Gabanski. (2013). Critical Role for hierarchical geospatial analyses in the design of fluvial research, assessment, and management. *Environ Monit Assess* 185:7165–7180.

- Tomanova S., Goitia E. & J. Helesic. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*. 556:251–264.
- Townsend C.R. 1989. The patchs dynamics concept of stream community ecology. *Journal of North America Benthological Society*. 8:36-50.
- Vannote, R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 37:130-137.
- Vilela-Cruz P., Boldrin R., Quinto C.F. & H. Frontado. 2012. New Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) Records from Venezuela and Nymph Description of an Unnamed *Falceon* Species. *International Journal of Zoology*. Article ID 837092, 6 pages. doi:10.1155/2012/837092.
- Wallace J.B. & J.R. Webster. 1996. The role of macroinvertebrate in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*. 41:115-139.
- Wiggins G.B. 1996. Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera), 2nd edn. Toronto: University of Toronto Press.
- Winemiller K.O., Flecker A.S. & D.J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of North American Benthological Society*. 29(1):84–99.
- Wohl D.L., Wallace J.B. & J.L Meyer. 1995. Benthic macroinvertebrate community structure, function and production with respect to habitat type, reach and drainage basin in the southern Appalachians (U.S.A.). *Freshwater Biology*. 34: 447-164.
- Zuñiga M.C., Molineri C. & E. Domínguez. 2004. El orden Ephemeroptera (Insecta) en Colombia. Cap. 2. Pp 17-42. En: Fernandez F., Andrade G. & G. Amat (Eds.): *Insectos de Colombia volumen 3*, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias.

**CAPÍTULO 3: DISTRIBUCION ESPACIAL DE LOS  
MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS A ESCALA DEL  
HÁBITAT EN DIFERENTES ARREGLOS  
HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO  
NEOTROPICAL.**

## **CAPÍTULO 3: LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS A ESCALA DEL HÁBITAT EN DIFERENTES ARREGLOS HIDROGEOMORFOLÓGICOS DEL CAUCE DE UN RÍO NEOTROPICAL.**

### **3.1. INTRODUCCIÓN**

Los estudios ecológicos de los ecosistemas lóticos que buscan entender las relaciones entre los organismos acuáticos y los factores ambientales que regulan su distribución y persistencia (p. e. la geomorfología y la hidráulica), son abordados a diferentes escalas de resolución espacial según los objetivos planteados en las investigaciones (Montgomery & Buffington 1997, Thoms & Parson 2002, Meitzen *et al.* 2013). En tal sentido, existen un conjunto de esquemas de clasificaciones jerárquicas (Frissell *et al.* 1986, Rosgen 1994, Montgomery & Buffington 1997, Thoms & Parson 2002), que intentan describir según la hidrogeomorfología y el paisaje circundante, a los diferentes sistemas físicos que conforman las cuencas hidrológicas. Estos esquemas de clasificación, abordan desde una escala espacial gruesa o escala regional, como lo es la cuenca per se, hasta una resolución espacial mas fina, como lo son los microhábitats que conforman el lecho de los ríos.

Numerosos estudios han evidenciado que la distribución y organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos parecen responder a los regímenes hidrogeomorfológicos que describen los aspectos físicos de los ríos en las diferentes escalas espaciales (Thoms *et al.* 2002, Benda *et al.* 2004, Thorp *et al.* 2006, Fisher *et al.* 2007, Poole 2010, Elosegui *et al.* 2010, Meitzen *et al.* 2013). Los resultados obtenidos en el Capítulo II corroboraron esta premisa, ya que se verificó que las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la microcuenca del río Guáquira presentaron organizaciones y distribuciones particulares a la escala del tramo definida en el esquema de clasificación de Montgomery & Buffington (1997).

Se plantea en este capítulo una nueva interrogante relacionada a la factibilidad de encontrar distribuciones y organizaciones particulares de los macroinvertebrados bentónicos a la escala espacial del hábitat, definido en el esquema de clasificación de Hawkins *et al.* (1993) como unidades del cauce y en esta investigación como unidades del hábitat. Para estos autores las unidades del cauce son áreas bien definidas y relativamente homogéneas que al compararlas con otras adyacentes, difieren en profundidad, velocidad y características del sustrato, es decir, difieren netamente en los aspectos hidráulicos así como en la composición del sustrato inorgánico y orgánico (Minshall 1984, Brown & Brown 1984, Logan & Brooker 1983, Statzner & Higler 1986, Jowett 1993, Rempel *et al.* 2000, Parson *et al.* 2003). Por ende, la clasificación de las unidades del cauce o del hábitat debería ser útil para entender como es la distribución y abundancia de las plantas y animales acuáticos en los ríos, ya que el lecho está conformado por parches físicamente discretos (Hawkins *et al.* 1993). También debería ser una herramienta útil para entender las relaciones entre las alteraciones del hábitat inducidas antropogénicamente y los organismos acuáticos.

En este orden de ideas los hábitats generalmente tienden a ser divididos en dos grandes unidades o biotopos también denominadas mesohábitats (Bisson *et al.* 2006, Allan & Castillo 2007): los rápidos (riffles) y los remansos (pools), los cuales son los términos genéricos más utilizados para las corrientes de tamaño pequeño a mediano. Ambos términos discriminan entre aguas rápidas y lentas, respectivamente; no obstante según Hawkins *et al.* (1993), esta definición aporta información limitada sobre las características geomórficas e hidráulicas de una corriente fluvial, por lo que una descripción más detallada de cada tipo se hace necesaria.

En la búsqueda de un esquema clasificatorio de los hábitats, que diera mayor relevancia a sus características hidráulicas y geomórficas a un nivel de resolución espacial mas detallado que el de rápidos y remansos, Hawkins *et al.* (1993) modificaron el sistema de clasificación de la unidad del cauce, facilitando a los investigadores distintos niveles de resolución del hábitat bien definidos, que les permitiera dirigir y resolver diferentes problemas de investigación. En este sentido, como ya se describió en la introducción general de este documento, una primera división separa a los hábitats en unidades de aguas rápidas (riffle) y de aguas lENTAS (pool). Un segundo nivel diferencia las unidades de aguas rápidas en turbulentas y no turbulentas (smooth) y a las unidades de aguas lENTAS formadas unas por barrido y otras por represamiento. Un tercer nivel de clasificación subdivide cada segundo nivel según las propiedades hidráulicas características de cada unidad y según el proceso o tipo principal de estructura del hábitat que se forma (ver Figura 2, de la Introducción General).

Por otro lado, estas unidades del cauce son mas fácilmente identificables en los periodos de mínima descarga, dado que a alta descarga se hacen indistinguibles y sus propiedades hidráulicas difieren significativamente de las que presentan durante descargas mínimas (Hawkins *et al.* 1993).

Estudios comparativos de la estructura organizativa de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala del hábitat se han llevado a cabo tanto en las regiones templadas (Logan & Brooker 1983, Brown & Brown 1984, McCulloch 1986, Lancaster & Hildrew 1993, Carter & Fend 2001, Bonada *et al.* 2006, Gallo *et al.* 2010), como en las neotropicales (Boyero & Bailey 2001, Callisto *et al.* 2001, Buss *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006, Fenoglio *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Fidelis *et al.* 2008, Henriques *et al.* 2010). La mayoría de ellos han aportado evidencias sobre las diferencias en las distribuciones de los macroinvertebrados

entre los diferentes tipos de hábitats. Una tendencia en el estudio de ciertos atributos biológicos de las comunidades ha sido el encontrar una mayor densidad, riqueza y la diversidad de organismos en los hábitats de rápidos (Logan & Brooker 1983, McCulloch 1986, Brown & Brussock 1991, Carter & Fend 2001, Roque & Trivinho-Strixino 2001, Buss *et al.* 2004, Fenoglio *et al.* 2004, Kobayashi y Kagaya 2005, Silveira *et al.* 2006, Fidelis *et al.* 2008, Gallo *et al.* 2010, Henriques *et al.* 2010). En cuanto a la composición taxonómica se ha tendido a observar que las comunidades de macroinvertebrados que habitan en los remansos tienden a presentar una estructura organizativa marcadamente diferente de las que habitan en los rápidos (Logan & Brooker 1983, McCulloch 1986, Brown & Brussock 1991, Lancaster & Hildrew 1993, Yule 1996, Kobayashi & Kagaya 2002, Buss *et al.* 2004, Brooks *et al.* 2005, Pérez & Segnini 2005, Lind 2006, Bonada *et al.* 2008, Silveira *et al.* 2006, Gallo *et al.* 2010, Henriques *et al.* 2010). No obstante, la mayoría de estas investigaciones se han limitado a la evaluación de un único tramo de un río, o a comparar dos ríos sin una mayor definición de la hidrogeomorfología de los tramos evaluados, o a evaluar tramos en diferentes altitudes y diferentes ríos.

En tal sentido, en esta investigación nos planteamos caracterizar y comparar la estructura organizativa de las comunidades de macroinvertebrados que habitan en diferentes tipos unidades del cauce o del hábitat; y evaluar si tal estructuración se mantiene en los cuatro tipos de tramos antes definidos

Las unidades de hábitats contrastadas fueron: los remansos (Re), las correderas (Co) y los rápidos (Ra). Retomando lo expuesto en el capítulo 1: no se discriminó hasta el nivel de mayor resolución propuesto por Hawkins *et al.* (1993), dada la imposibilidad de identificar para todos los tipos de tramos las diferentes unidades de cauce más allá del segundo nivel representado por las aguas rápidas turbulentas y laminares y las aguas lentas. En tal sentido, solo fue posible

caracterizar: 1) remansos (pools) los cuales incluyen a todos los tipos de aguas lentas, 2) rápidos (riffles) los cuales incluyen a todos los tipos de aguas rápidas turbulentas y por último 3) correderas (run), que incluyen a las aguas rápidas de flujo laminar.

Con el fin de poner a prueba las hipótesis anteriores los objetivos propuestos fueron:

- 1) Determinar si las comunidades de macroinvertebrados bentónicos del río Guáquira exhibían patrones de distribución particulares para cada tipo de unidad de hábitat presentes dentro de cada tipo de tramo.
- 2) Verificar si estos patrones persisten en el gradiente longitudinal, independientemente de las diferencias hidrogeomorfológicas observadas entre los tramos.
- 3) Analizar las posibles relaciones entre la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos y las variables hidráulicas y de composición del sustrato que describieron físicamente a dichos hábitats.

## 3.2. MATERIALES Y METODOS

### 3.2.1. Área de estudio.

El estudio se llevó a cabo en la microcuenca del río Guáquira, tributario del río Yaracuy cuya localización geográfica del cauce medio se encuentra definida por las coordenadas 10°16'59"N y 68°39'33"O.

La zona presenta un patrón de precipitaciones unimodal cuyos meses más húmedos o superiores a los 100 mm van de abril a noviembre, siendo el mes de julio el de máximas precipitaciones, con más de 200 mm. En tanto que, los meses de diciembre a marzo corresponden a los menores valores de precipitación (sequía), con volúmenes inferiores a los 100 mm.

Se efectuaron siete campañas de muestreo, una correspondiente al final del periodo de lluvias o inicio de sequía (diciembre 2011), dos en la época seca (enero-marzo 2012), una correspondiente al inicio de la época de lluvias (mayo 2012), dos en plena época de lluvias (junio-julio, agosto 2012) y una considerada como final de la época de lluvias (noviembre 2012).

Se escogieron dos tramos del río Guáquira (3er. Orden) y dos tramos del río la Herrera (1er. Orden) tributario del río Guáquira. Dentro de cada uno de los cuatro tramos identificados y evaluados en el Capítulo 1, se delimitó una sección del cauce de aproximadamente 75 m de longitud. Esta sección, se dividió en 3 subsecciones de 25 m cada una. Dentro de cada subsección se colectaron en dirección aguas arriba, tres muestras de macroinvertebrados bentónicos de cada tipo de hábitat: rápidos, correderas y remansos (Figura 2.1 del Capítulo 2).

Cada muestra estuvo integrada por tres unidades de muestras que fueron colectadas en tres puntos seleccionados al azar dentro de un tipo hábitat. En total se

colectaron 211 muestras de macroinvertebrados entre los cuatro tramos, distribuidas de la siguiente manera: 40 en el tramo Rápidos-Remansos (RR), 54 en el tramo Lecho-Plano (LP), 61 en el tramo Escalón-Pozo (EP) y 56 en el tramo Cascada (C) (ver APÉNDICE A). Las 211 muestras de macroinvertebrados se distribuyeron entre los tres tipos de unidades de hábitats para cada tramo según la Tabla 3.1.

**Tabla 3.1.** Número de muestras colectadas durante todo el período de muestreo en las unidades de hábitats de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.

Ríos	Tramos	No. de muestras	Número de muestras por unidades de hábitats		
			Remansos (Re)	Correderas (Co)	Rápidos (Ra)
Guáquira	Rápidos-Remansos (RR)	40	21	12	7
	Lecho-Plano (LP)	54	18	18	18
Herrera	Escalón-Remanso (ER)	61	21	20	20
	Cascada (C)	56	21	16	19

### 3.2.2. Colecta de macroinvertebrados bentónicos.

Los macroinvertebrados se colectaron con redes Surber (Merritt *et al.* 1996), cuyo tamaño del poro era de 300  $\mu\text{m}$  y el área para el cuadrado de muestreo de 0,0961  $\text{cm}^2$  y de 0,1156  $\text{cm}^2$ . Los organismos y la materia orgánica se separaron con ayuda de tamices de diferente porosidad. Los primeros se preservaron en etanol absoluto y se trasladaron al laboratorio donde se cuantificaron y se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible, con la ayuda de microscopios estereoscópicos y de las claves de Fernández & Domínguez (2001) para macroinvertebrados suramericanos en general, Domínguez *et al.* (2006) para efemerópteros suramericanos, Manzo (2008) para coleópteros suramericanos y Heckman (2006, 2008) para Odonatos suramericanos.

A cada taxa identificado se le asignó el grupo funcional (Wallace & Webster 1996) siguiendo las propuestas de Motta & Uieda (2004) y Cummins *et al.* (2005), Baptista *et al.* (2006) para grupos funcionales en ríos de Brasil y de Chará-Serna *et al.* (2010, 2012) y Tomanova *et al.* (2006) relativos al estudio de grupos funcionales en ríos andinos de Colombia y Bolivia, respectivamente, y recientemente Ramírez & Gutierrez-Fonseca (2014) para toda America Láctica.

### **3.2.3. Medición de variables abióticas de las unidades de hábitat.**

Se midieron las variables relacionadas a la composición del sustrato tanto orgánico como inorgánico en conjunto con las variables relacionadas a la hidráulica, las cuales se consideran como reguladoras de la distribución de los organismos lóticos (Minshall 1984, Brown & Brussock 1991, Hawkins *et al.* 1993, Jewet 1993, Hoover *et al.* 2006, Buss *et al.* 2004).

En cada tramo se colectó la materia orgánica particulada (MOP) a nivel de las unidades del hábitat a partir de las muestras de macroinvertebrados colectadas con las redes Surber. Una vez separada la MOP de los organismos, esta se trató según el método descrito en el capítulo 1, subsección 1.2.4 (diseño de muestro) de materiales y métodos. Las fracciones de MOP consideradas fueron: a) Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG > 1 mm), compuesta de hojarasca y ramas, macrofitas y restos vegetales y animales, y b) Materia Orgánica Particulada Fina (0,5  $\mu\text{m}$  < MOF < 1 mm), que corresponde a la MOG fragmentada (Allan & Castillo 2007). Conjuntamente, en cada unidad de hábitat se registró el tamaño del sustrato inorgánico según el método descrito en el capítulo 1 de la subsección 1.2.4 (diseño de muestro) de materiales y métodos. Por último, como variables hidráulicas se

midieron la velocidad de la corriente y la profundidad del agua, en cada área del hábitat donde se colectaron los macroinvertebrados.

### **3.2.4. Análisis Estadísticos.**

Con el propósito de explorar 1) si los hábitats dentro de cada tramo exhibían una composición taxonómica y de grupos funcionales particulares, 2) si el patrón existente era consistente para todos los tramos evaluados y 3) si la organización comunitaria observada se relacionaba con la hidráulica y la composición del sustrato (tanto orgánico como inorgánico), como variables descriptoras de los hábitats, se empleó una vez comprobada la no normalidad y homocedasticidad de todas las variables bióticas y abióticas consideradas (Pérez 2004), el análisis de ordenamiento no paramétrico denominado Escalamiento Multidimensional No Métrico (EMNM). Para este análisis se utilizaron los datos relativos a la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados, esto es, densidad de taxa (datos transformados con BoxCox) y riqueza de taxa.

Como método multivariado de contrastación de hipótesis se empleó el Análisis de Similitud (ANOSIM), acompañado de SIMPER. El primero permitió corroborar las potenciales diferencias en la organización comunitaria de los macroinvertebrados a nivel de los hábitats dentro de cada tipo de tramo y el segundo permitió identificar los grupos taxonómicos y los grupos funcionales relevantes para la discriminación entre hábitats dentro de cada tramo (Clarke 2003). Para estos análisis se utilizó el programa PAST versiones 2.17c y 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

Con la finalidad de evidenciar si otros atributos biológicos tales como la densidad de organismos y grupos funcionales ( $\text{no./m}^2$ ), la riqueza de taxa, la equitatividad ( $J$  de Pielou) y la diversidad ( $N_1$  de Hill) diferían entre los diferentes

tipos de unidades del hábitat dentro de cada tramo, se llevó a cabo la comparación respectiva mediante los análisis de varianza (Pérez 2004).

### **3.3. RESULTADOS.**

#### **3.3.1. Variación espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de las unidades de hábitats dentro de cada tipo de tramo.**

Con el propósito de: 1) explorar si la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados era particular para cada uno de los tres tipos de unidades de hábitat (Remansos Re, Correderas Co y Rápidos Ra) identificados dentro en los tramos Rápidos-Rmansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del río Guáquira y los tramos Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C) del río la Herrera, y 2) identificar cuales variables hidráulicas y de composición del sustrato (orgánico e inorgánico) podrían estar afectando la distribución de los organismos a esta escala, se empleó el Escalamiento Multidimensional No Métrico (EMNM).

Los gráficos arrojados por el análisis evidenciaron como tendencia general una distribución particular de las comunidades de macroinvertebrados para cada tipo de hábitat y esta distribución pareció ser consistente en cada tipo de tramo: Rápidos-Remansos (Figura 3.6.), Lecho-Plano (Figura 3.7) Escalón-Remanso (Figura 3.8) y Cascada (Figura 3.9). En este orden de ideas, en cada tramo la composición en los Remansos tendió a distribuirse entre los cuadrantes izquierdos superior e inferior, en tanto que la composición en los Rápidos tendió a distribuirse entre los cuadrantes derechos superior e inferior; mientras que la composición en las Correderas exhibió una distribución intermedia entre Remansos y Rápidos pero, tendiendo su

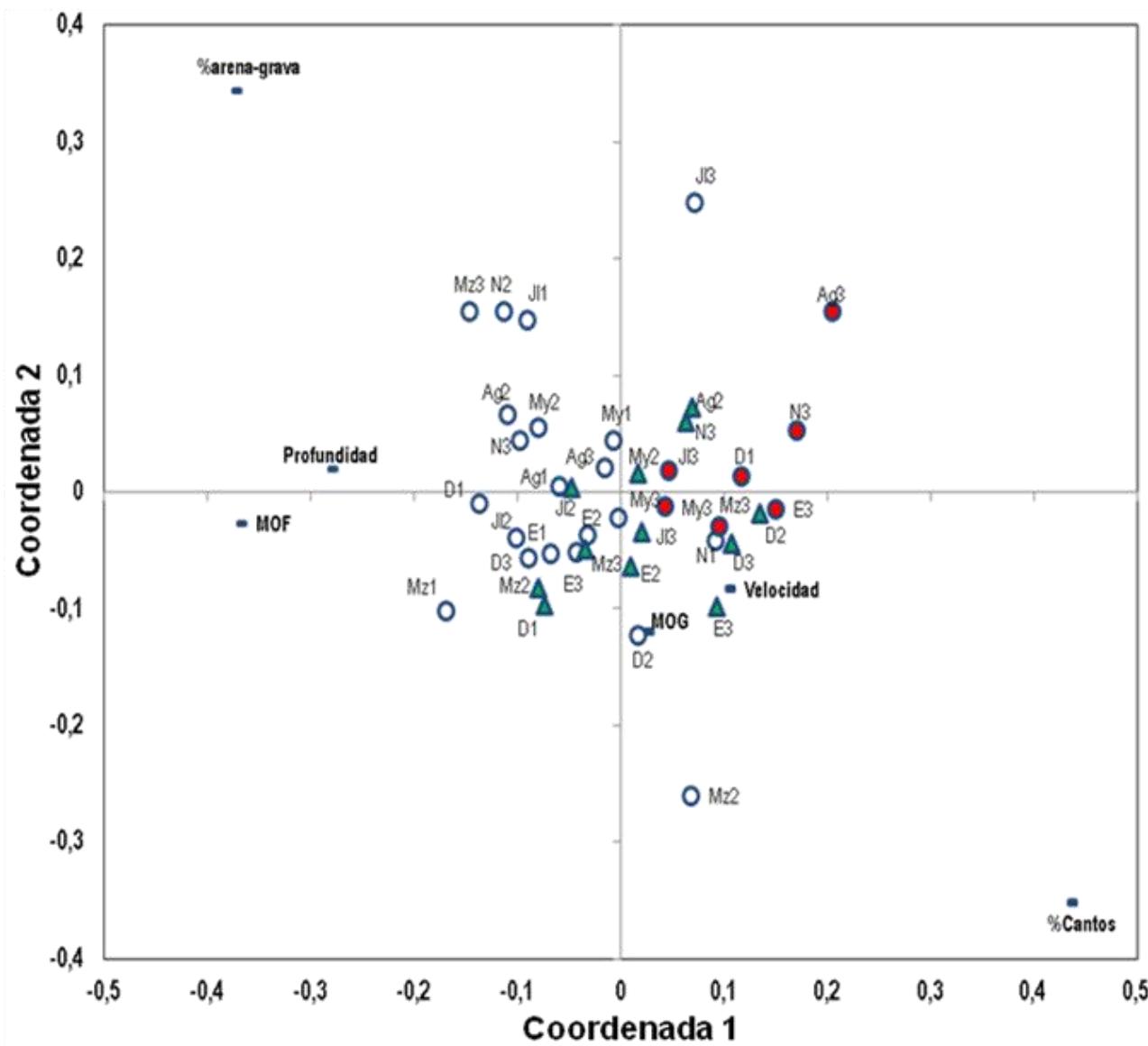
composición taxonómica a ser mas similar a la de rápidos, en especial en los tramos Lecho-Plano del río Guáquira y Cascada del río la Herrera.

Las variables hidráulicas y de composición del sustrato tanto orgánico como inorgánico también mostraron un patrón de asociación con la composición taxonómica de los macroinvertebrados a lo largo de los cuatro tramos evaluados, con ciertas diferencias que a continuación se detallan:

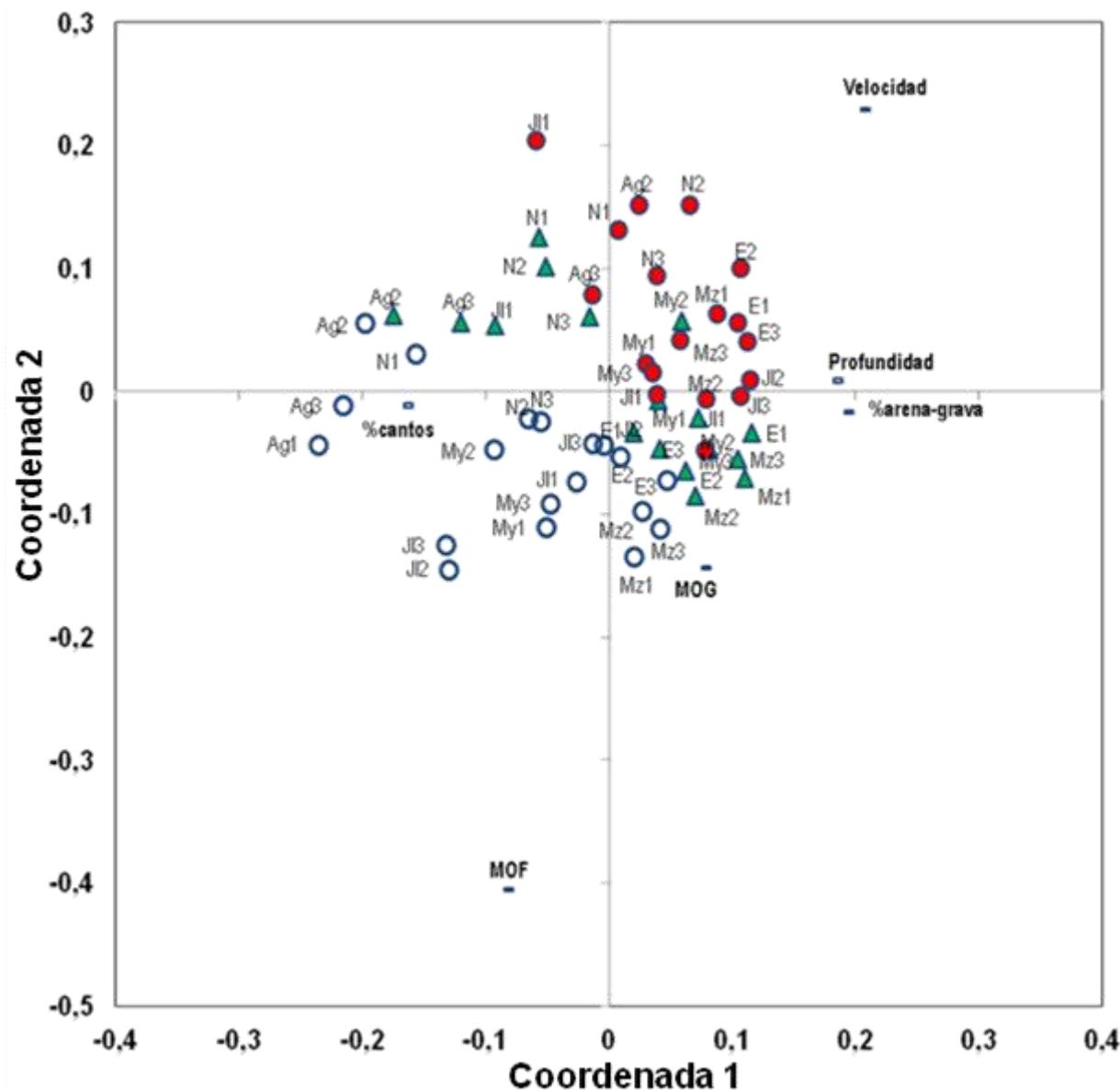
Con respecto a las variables hidráulicas, la velocidad de la corriente del agua evidenció una relación consistente con la distribución del bentos en los hábitats de rápidos en los cuatro tramos; mientras que la profundidad tendió a relacionarse con el bentos en los remansos en todos los tramos, excepto en Lecho-Plano.

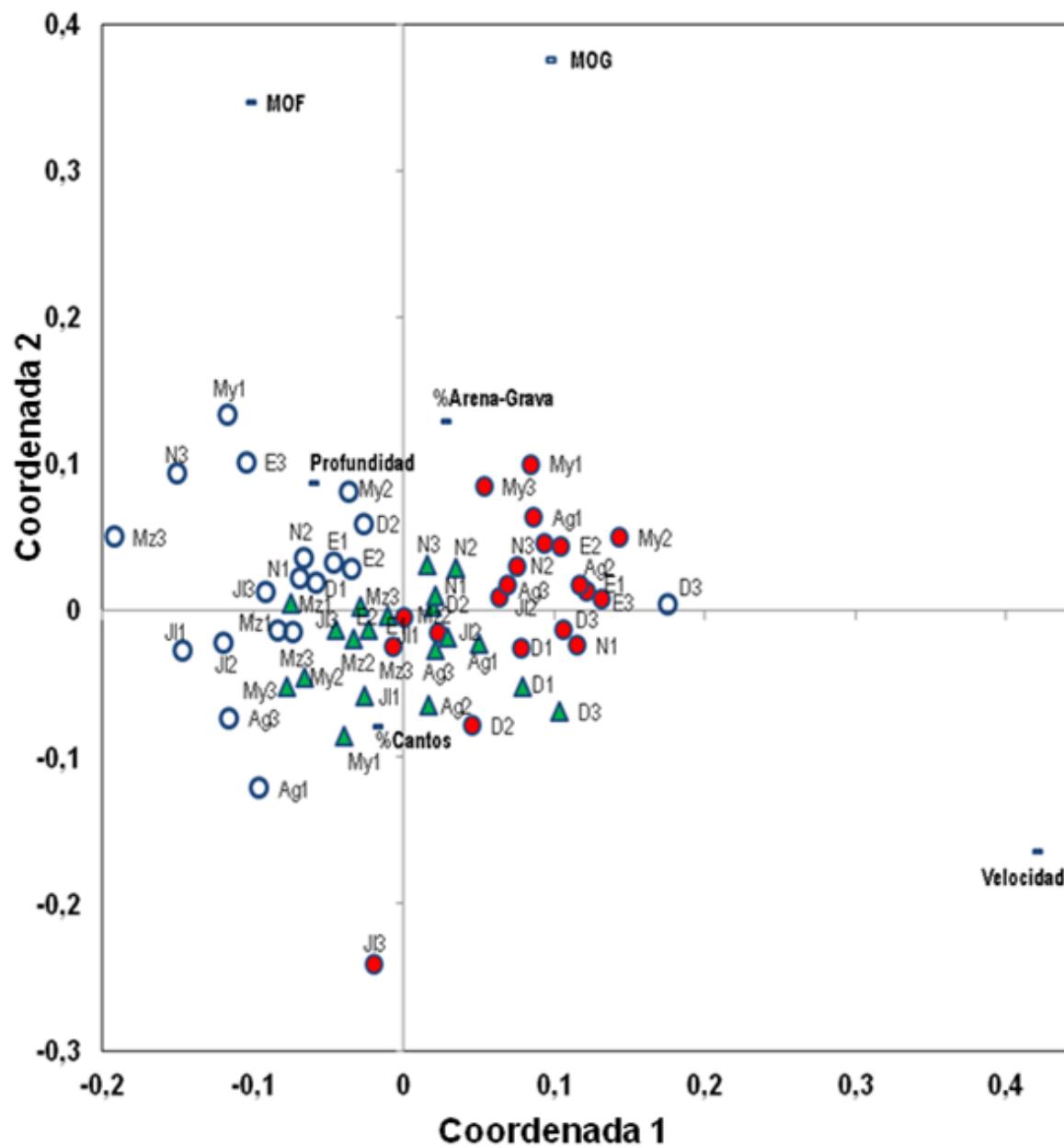
La relación entre la composición del sustrato inorgánico y la comunidad de macroinvertebrados fue más variable ya que parecía depender del tipo de tramo. En los tramos Rápidos-Remansos, Escalón-Remanso y Cascada los cantos rodados se asociaban a la composición del bentos en los rápidos y correderas, mientras que en Lecho-Plano los cantos rodados se asociaron con el bentos de remansos.

En cuanto a la asociación entre la composición del sustrato orgánico y la distribución de las comunidades de macroinvertebrados se observó que: 1) la Materia Orgánica Fina Particulada estuvo consistentemente relacionada con la distribución en los remansos de la mayoría de los tramos y 2) la Materia Orgánica Gruesa Particulada tendió a asociarse con el bentos de remansos y correderas en los tramos Rápidos-Remansos y Lecho-Plano, y con las comunidades de rápidos de los tramos Escalon-Remanso y Cascada.

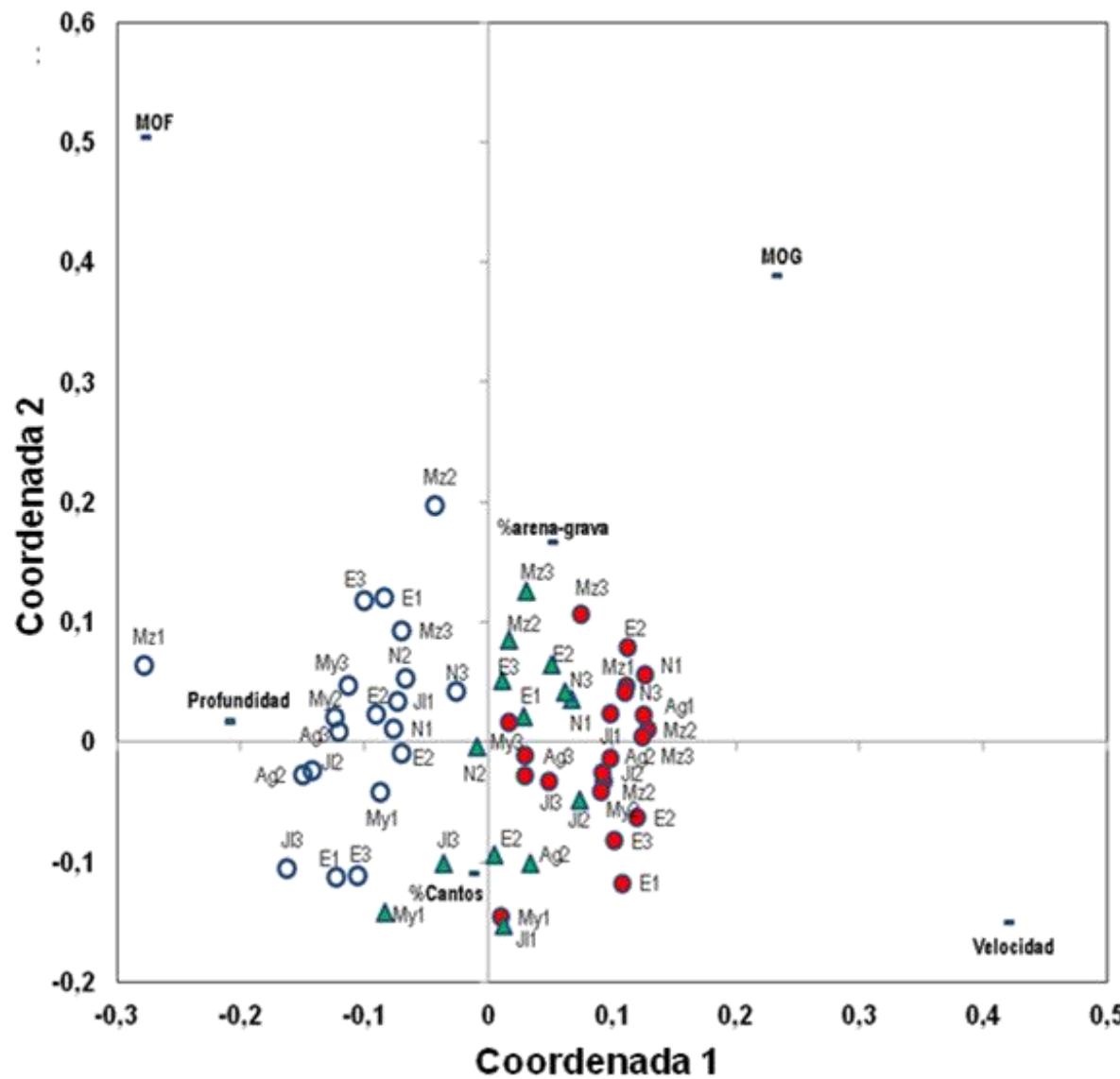


**Figura 3.1.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** del río Guáquira en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Rápidos-Remansos (RR)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1544). Círculos vacíos (hábitats de Remansos), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).





**Figura 3.3.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** de la quebrada la Herrera en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Escalón-Remanso (ER)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1199). Círculos vacíos (hábitats de Remanso), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).



**Figura 3.4.** Ordenamiento de la comunidad de **macroinvertebrados** de la quebrada la Herrera en los tipos de hábitats o unidades de canal que conforman el lecho de un tramo tipo **Cascada (C)**, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (stress: 0,1574). Círculos vacíos (hábitats de Remansos), círculos llenos (hábitats de Rápidos) y triángulos llenos (hábitats de Correderas).

El Análisis de Similitud (ANOSIM) confirmó lo observado con el Escalamiento Multidimensional No Métrico en la evaluación de la composición taxonómica de los macroinvertebrados, y arrojó diferencias significativas ( $p<0,001$ ) principalmente entre los hábitats de Rápidos versus Remansos (Tabla 3.2). En cuanto a las correderas, estas se diferenciaron de los dos primeros hábitats en los tramos Lecho-Plano y Cascada, o tendieron a ser similares a alguno de ellos en Rápidos-Remansos y Escalón-Remanso.

Se utilizó ANOSIM para evaluar a la composición taxonómica de las comunidades de efemerópteros y tricópteros por separado. La composición de ambas comunidades también se diferenciaron significativamente entre los hábitats de Rápidos versus Remansos en todos los tramos ( $p<0,05$ ), mientras que las Correderas tendieron a mostrar un composición intermedia entre Remansos y Rápidos en los tramos Rápidos-Remansos y Escalón-Remanso, o a diferir de estos en los tramos Lecho-Plano y Cascada (Tabla 3.2).

Otra tendencia observada fue que Lecho-Plano fue el único tramo que mantuvo diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre los tres tipos de hábitats, independientemente del grupo taxonómico. Seguido por Cascada que exhibió diferencias entre los tres hábitats para la composición de macroinvertebrados y efemerópteros ( $p<0,001$ ).

El Análisis de Porcentaje de Similitud (SIMPER) aportó los porcentajes de disimilitud entre los hábitats dentro de cada tramo, en función de la composición taxonómica de cada grupo de macroinvertebrados (Tabla 3.3). En este orden de ideas, para las tres comunidades se evidenciaron valores de disimilitud entre un 61 y 93%. Particularmente entre Remansos versus Rápidos los valores fueron superiores a 80% a lo largo de los cuatro tramos. Otra tendencia exhibida en la comparación de Remansos versus Rápidos, fundamentalmente para las comunidades de

efemerópteros y tricópteros y no tan evidente para los macroinvertebrados, es que a medida que se asciende en el gradiente longitudinal tienden a acentuarse las disimilitudes entre las comunidades que albergan estos dos tipos de hábitats.

**Tabla 3.2.** ANOSIM. Comparación de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados, Ephemeroptera y Trichoptera a escala de las unidades de hábitats en los cuatro tramos evaluado en la microcuenca del río Guáquira.

TAXA	MACROINVERTEBRADOS				EPHEMEROPTERA				TRICHOPTERA			
	Tramos	RR	LP	ER	C	RR	LP	ER	C	RR	LP	ER
R	0,258	0,3525	0,3664	0,4362	0,1352	0,5087	0,2505	0,4015	0,1911	0,2742	0,2803	0,1397
$p_R$	0,0004	0,0001	0,0001	0,0001	0,0349	0,0001	0,0001	0,0001	0,008	0,0001	0,0001	0,0001
Re	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Co	a	b	b	b	ab	b	ab	b	ab	b	ab	ab
Ra	b	c	b	c	b	c	b	c	b	c	b	b

Para cada grupo taxonómico la comparación se llevó a cabo dentro de cada tramo (columnas).

Tramos= RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remansos y C: Cascada.

Hábitats= Re: Remansos, Co: Correderas y Ra: Rápidos.

ANOSIM (R: estadístico,  $p_R$ : valor de probabilidad)

**Tabla 3.3.** SIMPER. Porcentaje de disimilitudes entre unidades de hábitats dentro de cada tipo de tramo en función de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros de la microcuenca del río Guáquira. Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Hábitats: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra).

Cuerpos de Agua	Tramos	Grupos taxonómicos	% de disimilitud			
			Re vs Ra	Ra vs Co	Re vs Co	Todos los hábitats
Guáquira	RR	Macroinvertebrados	76,61	82,38	74,54	73,94
		Ephemeroptera	81,74	74,41	73,38	76,45
		Trichoptera	87,94	82,81	76,65	81,16
	LP	Macroinvertebrados	76,21	64,97	70,20	70,46
		Ephemeroptera	82,40	66,13	65,39	71,30
		Trichoptera	88,50	73,53	86,80	82,81
Herrera	ER	Macroinvertebrados	81,67	66,55	73,83	76,34
		Ephemeroptera	82,69	66,32	68,56	75,13
		Trichoptera	89,87	74,21	85,39	84,96
	C	Macroinvertebrados	86,48	72,71	78,36	79,83
		Ephemeroptera	84,47	61,70	72,73	74,01
		Trichoptera	93,19	80,28	89,34	88,16

El SIMPER arrojó la contribución de los taxa a las disimilitudes observadas entre los hábitats al evaluar los tres grupos taxonómicos por separados dentro de cada tramo (las Tablas fueron ubicadas en el apéndice D debido a su extensión). Los macroinvertebrados que aportaron mayor contribución a la diferenciación entre hábitats comprendieron taxa de los Órdenes Ephemeroptera, Diptera, Trichoptera, Plecoptera, Coleoptera y Odonata. En tal sentido, resaltan por Ephemeroptera: *Trichorythodes*, *Traverhyphes* y *Leptohyphes* de la familia Leptohyphidae; *Camelobaetidius*, *Baetodes* y los restantes géneros no identificados de la familia Baetidae; más *Farrodes* y *Thraulodes* de la familia Leptophlebiidae. Por Trichoptera: *Smicridea*, *Leptonema*, Glossosomatidae, *Chimarra* SP, *Chimarra* RP, *Helicopsyche*, *Polyplectropus*, *Marilia* y *Xyphocentron*. Por Diptera: la familia Chironomidae con los morfotipos Chironomiinae, Tanytarsiini, Tanypodinae, Orthocladiinae ADL y Orthocladiinae O, además del género *Simulium* (Simuliidae) y la familia Ceratopogonidae. Por Coleoptera: los géneros *Psephenops* (Psephenidae), *Anchitarsus* (Ptylodactilidae), *Macrelmis*, *Astrolimnius* y *Hexacylloepus* (tres géneros de Elmidae). Por último por Odonata: la familia Coenagrionidae y el género *Palaemnema* (Platystictidae) y por último Hydracarina y Gasteropoda RSO.

### **3.3.3. Variación espacial de otros atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de las unidades de hábitats.**

Con el propósito de comparar los atributos biológicos: riqueza de taxa, densidad, diversidad  $N_1$  y la equitatividad J, de los tres grupos taxonómicos a escala de las unidades de hábitats (Re= Remansos, Co= Corredras y Ra= Rápidos) dentro de cada tramo Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER)

y Cascada (C), se empleó el análisis de varianza de Kruskal-Wallis y los resultados se asentaron en Tabla 3.4.

En términos generales ningún atributo exhibió diferencias significativas entre hábitats en los cuatro tramos. No obstante, donde se lograron evidenciar diferencias, se constató que los rápidos y/o las correderas mostraron los valores significativamente mas altos ( $p<0,05$ ), tanto para la Densidad, como para la Riqueza y la Diversidad de los tres grupos taxonómicos.

Particularmente el tramo Cascada del río la Herrera fue el que exhibió un mayor número de atributos con diferencias significativas entre hábitats. La densidad, riqueza y diversidad de los tres grupos taxonómicos mostraron valores significativamente altos ( $p<0,05$ ), en los rápidos y correderas de este tramo. En tanto que solo el tramo Lecho-Plano del río Guáquira exhibió diferencias en la equitatividad de macroinvertebrados y efemerópteros.

### **3.3.4. Densidad taxa específica a nivel de las unidades de hábitats dentro de cada tramo.**

En función de los resultados obtenidos con SIMPER, se procedió a verificar, mediante el análisis de Kruskal-Wallis, si la densidad de los taxa que contribuyeron a la disimilitud entre hábitats, mostraba diferencias significativas al compararla entre hábitats dentro de cada tipo de tramo. En este sentido, se compararon un total de 26 taxa y de estos 18 tendieron a exhibir preferencias por los hábitats de aguas rápidas, es decir Correderas (Co) y Rápidos (Ra) (Tabla 3.5), mientras que 8 tendieron a preferir los hábitats de aguas lentas es decir, Remansos Re (Tabla 3.6).

**Tabla 3.4.** Atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados a nivel de las unidades de hábitats dentro de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira. Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p<0,05$ ).

ATRIBUTOS /GRUPO TAXONOMICO	Descriptores	TRAMOS / UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS											
		Rápidos-Remansos			Lecho-Plano			Escalón-Remanso			Cascada		
		Re (n=21)	Co (n=12)	Ra (n=7)	Re (n=18)	Co (n=18)	Ra (n=18)	Re (n=21)	Co (n=20)	Ra (n=20)	Re (n=21)	Co (n=16)	Ra (n=19)
Densidad de Macroinvertebrados	DS	1290,69 <sup>a</sup> ±328,75	1380,13 <sup>a</sup> ±626,87	1464,52 <sup>a</sup> ±457,29	885,66 <sup>a</sup> ±151,51	1324,55 <sup>a</sup> ±243,69	1131,92 <sup>a</sup> ±202,67	407,94 <sup>a</sup> ±65,76	538,98 <sup>a</sup> ±106,05	564,90 <sup>a</sup> ±69,92	323,21 <sup>a</sup> ±94,45	645,76 <sup>ab</sup> ±151,15	804,57 <sup>b</sup> ±144,72
Densidad de Ephemeroptera	DS	722,86 <sup>a</sup> ±217,30	846,69 <sup>a</sup> ±493,83	514,71 <sup>a</sup> ±140,12	291,33 <sup>a</sup> ±49,43	384,73 <sup>a</sup> ±63,37	281,31 <sup>a</sup> ±45,74	85,51 <sup>a</sup> ±14,14	133,69 <sup>a</sup> ±26,23	90,27 <sup>a</sup> ±13,48	51,19 <sup>a</sup> ±7,13	137,29 <sup>b</sup> ±20,07	170,80 <sup>b</sup> ±43,40
Densidad de Trichoptera	DS	1,44 <sup>a</sup> ±0,13	1,98 <sup>b</sup> ±0,14	2,14 <sup>b</sup> ±0,25	1,52 <sup>a</sup> ±0,15	1,92 <sup>a</sup> ±0,15	1,88 <sup>a</sup> ±0,08	1,35 <sup>a</sup> ±0,09	1,59 <sup>a</sup> ±0,07	1,57 <sup>a</sup> ±0,10	0,86 <sup>a</sup> ±0,13	1,64 <sup>b</sup> ±0,15	1,79 <sup>b</sup> ±0,12
Riqueza de Macroinvertebrados	DS	27,10 <sup>a</sup> ±1,95	30,92 <sup>a</sup> ±1,86	33,86 <sup>a</sup> ±3,09	31,94 <sup>a</sup> ±2,62	34,17 <sup>a</sup> ±2,34	33,17 <sup>a</sup> ±1,66	23,33 <sup>a</sup> ±2,30	29,05 <sup>a</sup> ±1,56	30,10 <sup>a</sup> ±1,94	17,62 <sup>a</sup> ±1,35	26,13 <sup>b</sup> ±2,52	27,63 <sup>b</sup> ±1,61
Riqueza de Ephemeroptera	DS	5,95 <sup>a</sup> ±2,56	6,75 <sup>a</sup> ±1,22	6,86 <sup>a</sup> ±1,57	6,06 <sup>a</sup> ±1,59	7,00 <sup>a</sup> ±1,61	6,44 <sup>a</sup> ±1,38	4,33 <sup>a</sup> ±2,33	6,35 <sup>b</sup> ±1,50	5,50 <sup>ab</sup> ±2,12	3,71 <sup>a</sup> ±1,55	6,25 <sup>b</sup> ±1,69	5,21 <sup>b</sup> ±1,23
Riqueza de Trichoptera	DS	3,81 <sup>a</sup> ±0,57	5,08 <sup>b</sup> ±0,63	6,86 <sup>b</sup> ±1,53	5,61 <sup>a</sup> ±0,83	6,28 <sup>a</sup> ±0,66	5,83 <sup>a</sup> ±0,58	4,19 <sup>a</sup> ±0,50	4,90 <sup>a</sup> ±0,45	4,75 <sup>a</sup> ±0,49	1,81 <sup>a</sup> ±0,31	4,63 <sup>b</sup> ±0,68	5,00 <sup>b</sup> ±0,55
Diversidad N <sub>1</sub> de Macroinvertebrados	DS	11,01 <sup>a</sup> ±1,02	14,47 <sup>ab</sup> ±1,79	17,38 <sup>b</sup> ±1,21	13,93 <sup>a</sup> ±1,33	17,30 <sup>a</sup> ±1,19	17,85 <sup>a</sup> ±0,86	13,37 <sup>a</sup> ±1,23	17,47 <sup>b</sup> ±0,93	16,52 <sup>ab</sup> ±1,22	10,72 <sup>a</sup> ±0,68	15,20 <sup>b</sup> ±1,32	14,35 <sup>b</sup> ±0,84
Diversidad N <sub>1</sub> de Ephemeroptera	DS	3,12 <sup>a</sup> ±0,23	3,84 <sup>a</sup> ±0,47	3,86 <sup>a</sup> ±0,28	3,74 <sup>a</sup> ±0,35	4,92 <sup>b</sup> ±0,26	4,40 <sup>ab</sup> ±0,23	3,37 <sup>a</sup> ±0,34	4,50 <sup>b</sup> ±0,22	4,03 <sup>ab</sup> ±0,34	3,14 <sup>a</sup> ±0,28	4,84 <sup>b</sup> ±0,33	3,70 <sup>a</sup> ±0,23
Diversidad N <sub>1</sub> de Trichoptera	DS	3,15 <sup>a</sup> ±1,78	3,70 <sup>a</sup> ±1,67	3,93 <sup>a</sup> ±1,53	4,42 <sup>a</sup> ±2,82	4,02 <sup>a</sup> ±1,48	4,11 <sup>a</sup> ±1,39	3,58 <sup>a</sup> ±1,78	4,11 <sup>a</sup> ±1,72	3,91 <sup>a</sup> ±1,64	1,83 <sup>a</sup> ±0,87	3,49 <sup>b</sup> ±1,65	3,44 <sup>b</sup> ±1,50
Equitatividad J de Macroinvertebrados	DS	0,72 <sup>a</sup> ±0,03	0,75 <sup>a</sup> ±0,05	0,82 <sup>a</sup> ±0,03	0,75 <sup>a</sup> ±0,01	0,81 <sup>b</sup> ±0,02	0,82 <sup>b</sup> ±0,02	0,82 <sup>a</sup> ±0,02	0,85 <sup>a</sup> ±0,01	0,82 <sup>a</sup> ±0,01	0,84 <sup>a</sup> ±0,02	0,81 <sup>a</sup> ±0,02	0,84 <sup>a</sup> ±0,02
Equitatividad J de Ephemeroptera	DS	0,64 <sup>a</sup> ±0,05	0,64 <sup>a</sup> ±0,07	0,71 <sup>a</sup> ±0,04	311,29 <sup>a</sup> ±90,63	0,70 <sup>b</sup> ±0,03	0,82 <sup>ab</sup> ±0,02	0,79 <sup>a</sup> ±0,02	0,74 <sup>a</sup> ±0,07	0,81 <sup>a</sup> ±0,03	0,77 <sup>a</sup> ±0,05	0,79 <sup>a</sup> ±0,06	0,86 <sup>a</sup> ±0,02
Equitatividad J de Trichoptera	DS	0,73 <sup>a</sup> ±0,07	0,71 <sup>a</sup> ±0,08	0,65 <sup>a</sup> ±0,12	0,72 <sup>a</sup> ±0,08	0,75 <sup>a</sup> ±0,05	0,82 <sup>a</sup> ±0,02	0,81 <sup>a</sup> ±0,07	0,87 <sup>a</sup> ±0,03	0,82 <sup>a</sup> ±0,03	0,54 <sup>a</sup> ±0,05	0,77 <sup>a</sup> ±0,10	0,74 <sup>a</sup> ±0,05

Habitats: Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra).

De los 18 taxa que prefirieron los hábitats de aguas rápidas, solo ocho fueron consistentemente abundantes en los cuatro tramos, sus densidades fueron significativamente altas ( $p<0,05$ ), principalmente en Rápidos (Ra) y en menos ocasiones en Correderas (Co), estos taxa fueron: los géneros de efemerópteros *Thraulodes* y *Baetodes*, a los géneros de tricópteros *Leptonema* y *Smicridea*; el díptero *Simulium* y los géneros de coleópteros: *Anchitarsus* y *Macrelmis* y por último el género de Plecoptera: *Anacroneuria*. De entre estos, solo *Baetodes*, *Simulium*, *Macrelmis* y *Anacroneuria* fueron los únicos que exhibieron diferencias significativas entre los tres tipos de hábitats ( $Re \neq Co \neq Ra$ ), no obstante estas diferencias se observaron principalmente en el tramo Cascada (Tabla 3.5).

De los ocho taxa que tendieron a preferir los hábitats de aguas lentes (remansos: Re), solo el díptero Tanypodinae mostró diferencias significativas ( $p<0,05$ ) en la densidad entre hábitats en los cuatro tramos. Mientras que Baetidae, *Farrodes*, *Traveryphe*s las exhibieron en tres tramos y el resto de los taxa en uno o dos tramos (Tabla 3.6).

Por último, los restantes taxa identificados por SIMPER como contribuyentes a la disimilitud entre hábitats, los cuales fueron: *Xyphoncentron*, *Helicopsyche*, *Marilia* (Trichoptera), Tanytarsiini (Diptera), Hydracarina y Gasteropoda RSO, no evidenciaron diferencias significativas entre hábitats al comparar sus densidades en los cuatro tramos ( $p>0,05$ ).

**Tabla 3.5.** Densidad taxa-específica de los macroinvertebrados predominantes en las unidades de hábitats de aguas rápidas dentro de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.

N	TAXON	Des-crip-tores	TRAMOS / UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS											
			Rápidos-Remansos			Lecho-Plano			Escalón-Remanso			Cascada		
			Re (n=21)	Co (n=18)	Ra (n=7)	Re (n=18)	Co (n=18)	Ra (n=18)	Re (n=21)	Co (n=21)	Ra (n=16)	Re (n=21)	Co (n=20)	C Ra (n=19)
1	<i>Baetodes</i> (Ephemeroptera)	–X DS	0,33 <sup>a</sup> ±1,05	0,73 <sup>a</sup> ±2,51 <sup>b</sup>	27,59 <sup>b</sup> ±37,73	0,36 <sup>a</sup> ±1,04	15,57 <sup>b</sup> ±16,57	55,92 <sup>b</sup> ±70,55	0,60 <sup>a</sup> ±1,92	3,01 <sup>a</sup> ±4,56	19,06 <sup>b</sup> ±19,04	0,17 <sup>a</sup> ±0,76	12,13 <sup>b</sup> ±9,83	45,87 <sup>c</sup> ±13,81
2	<i>Thraulodes</i> (Ephemeroptera)	–X DS	0,03 <sup>a</sup> ±0,03	16,59 <sup>b</sup> ±4,37	35,87 <sup>b</sup> ±8,19	56,96 <sup>a</sup> ±19,31	8,16 <sup>b</sup> ±3,51	79,36 <sup>b</sup> ±17,88	58,27 <sup>a</sup> ±10,14	3,96 <sup>b</sup> ±2,74	19,46 <sup>b</sup> ±4,29	26,49 <sup>a</sup> ±4,58	1,24 <sup>b</sup> ±0,90	18,71 <sup>b</sup> ±5,01
3	<i>Leptonema</i> (Trichoptera)	–X DS	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	3,13 <sup>b</sup> ±2,88	4,04 <sup>b</sup> ±1,98	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	14,05 <sup>b</sup> ±5,67	19,14 <sup>b</sup> ±5,71	0,47 <sup>a</sup> ±0,26	10,57 <sup>b</sup> ±3,51	13,08 <sup>b</sup> ±2,74	9,66 <sup>a</sup> ±5,28	22,74 <sup>a</sup> ±10,35	5,58 <sup>a</sup> ±2,20
4	<i>Smicridea</i> (Trichoptera)	–X DS	4,32 <sup>a</sup> ±1,86	13,68 <sup>b</sup> ±5,53	107,53 <sup>ab</sup> ±53,06	1,35 <sup>a</sup> ±0,57	25,85 <sup>b</sup> ±6,61	22,14 <sup>b</sup> ±4,41	0,83 <sup>a</sup> ±0,41	6,89 <sup>b</sup> ±2,09	8,85 <sup>b</sup> ±1,82	0,17 <sup>a</sup> ±0,17	6,89 <sup>b</sup> ±3,43	23,29 <sup>c</sup> ±7,98
5	<i>Simulium</i> (Diptera)	–X DS	0,61 <sup>a</sup> ±1,59	0,78 <sup>a</sup> ±1,88	24,59 <sup>b</sup> ±24,35	0,39 <sup>a</sup> ±1,13	4,21 <sup>ab</sup> ±7,11	30,13 <sup>b</sup> ±44,66	0,99 <sup>a</sup> ±2,71	1,05 <sup>b</sup> ±1,91	40,58 <sup>b</sup> ±55,22	0,80 <sup>a</sup> ±1,48	14,25 <sup>b</sup> ±40,45	137,43 <sup>c</sup> ±211,31
6	<i>Anchitarsus</i> (Coleoptera)	–X DS	3,52 <sup>a</sup> ±1,45	11,02 <sup>a</sup> ±3,81	55,56 <sup>b</sup> ±15,27	9,98 <sup>a</sup> ±4,12	31,84 <sup>b</sup> ±6,32	37,09 <sup>b</sup> ±11,97	19,38 <sup>a</sup> ±8,51	84,92 <sup>b</sup> ±17,45	120,24 <sup>b</sup> ±25,84	1,21 <sup>a</sup> ±0,61	13,11 <sup>b</sup> ±2,96	36,51 <sup>b</sup> ±8,89
7	<i>Macrelmis</i> (Coleoptera)	–X DS	2,40 <sup>a</sup> ±0,88	7,79 <sup>ab</sup> ±3,23	49,56 <sup>b</sup> ±18,31	0,87 <sup>a</sup> ±0,34	16,02 <sup>b</sup> ±5,16	55,48 <sup>c</sup> ±11,54	2,06 <sup>a</sup> ±0,63	2,75 <sup>a</sup> ±0,96	25,51 <sup>b</sup> ±6,19	1,04 <sup>a</sup> ±0,63	8,70 <sup>a</sup> ±3,89	22,78 <sup>b</sup> ±6,49
8	<i>Anacroneuria</i> (Plecoptera)	–X DS	6,66 <sup>a</sup> ±2,03	26,93 <sup>b</sup> ±8,29	116,93 <sup>b</sup> ±43,01	6,13 <sup>a</sup> ±1,62	59,78 <sup>b</sup> ±12,42	53,57 <sup>b</sup> ±7,86	0,33 <sup>a</sup> ±0,23	8,68 <sup>b</sup> ±2,71	20,99 <sup>b</sup> ±5,60	0,80 <sup>a</sup> ±0,40	10,92 <sup>b</sup> ±2,90	30,02 <sup>b</sup> ±5,61

Los valores de densidad de taxa (filas) fueron comparados entre hábitats dentro de cada tramo.

Letras diferentes (superíndice) indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p<0,05$ ).

Hábitats: Re: Remansos, Co: Correderas, Ra: Rápidos

**Tabla. 3.5.** Continuación.....

N	TAXON	Descriptores	TRAMOS / UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS											
			Rápidos-Remansos			Lecho-Plano			Escalón-Remanso			Cascada		
			Re (n=21)	Co (n=18)	Ra (n=7)	Re (n=18)	Co (n=18)	Ra (n=18)	Re (n=21)	Co (n=21)	Ra (n=16)	Re (n=21)	Co (n=20)	C Ra (n=19)
9	<i>Camelobaetidius edmundsi</i> (Ephem.)	— DS	2,53 <sup>a</sup> ±1,01	31,63 <sup>b</sup> ±16,51	111,37 <sup>b</sup> ±43,08	0,93 <sup>a</sup> ±0,61	39,22 <sup>b</sup> ±12,67	60,11 <sup>b</sup> ±16,83	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	1,51 <sup>b</sup> ±0,50	2,14 <sup>b</sup> ±0,83	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	0,21 <sup>a</sup> ±0,21	0,00 <sup>a</sup> ±0,00
10	<i>Leptohyphes</i> (Ephemeroptera)	— DS	10,90 <sup>a</sup> ±3,77	4,33 <sup>b</sup> ±1,19	149,21 <sup>b</sup> ±79,23	3,70 <sup>a</sup> ±2,21	20,89 <sup>b</sup> ±9,59	45,24 <sup>b</sup> ±7,59	1,13 <sup>a</sup> ±0,60	1,67 <sup>b</sup> ±0,50	7,08 <sup>b</sup> ±1,93	0,33 <sup>a</sup> ±0,23	0,72 <sup>a</sup> ±0,54	1,00 <sup>a</sup> ±0,67
11	<i>Glossosomatidae</i> (Trichoptera)	— DS	4,26 <sup>a</sup> ±1,66	35,36 <sup>b</sup> ±14,10	29,39 <sup>b</sup> ±12,71	6,10 <sup>a</sup> ±2,99	72,61 <sup>b</sup> ±30,38	17,27 <sup>ab</sup> ±5,12	0,17 <sup>a</sup> ±0,17	5,38 <sup>a</sup> ±2,47	2,40 <sup>a</sup> ±1,30	0,17 <sup>a</sup> ±0,17	21,91 <sup>b</sup> ±16,82	33,28 <sup>b</sup> ±22,67
12	<i>Orthocladiinae</i> ALD (Diptera)	— DS	3,80 <sup>a</sup> ±1,29	25,96 <sup>a</sup> ±8,86	33,53 <sup>b</sup> ±11,31	27,58 <sup>a</sup> ±9,69	78,95 <sup>a</sup> ±17,45	57,68 <sup>a</sup> ±22,22	4,30 <sup>a</sup> ±1,31	15,21 <sup>ab</sup> ±4,08	17,43 <sup>b</sup> ±3,52	2,84 <sup>a</sup> ±1,19	8,56 <sup>ab</sup> ±4,06	16,98 <sup>b</sup> ±4,33
13	<i>Orthocladiinae</i> O (Diptera)	— DS	12,77 <sup>a</sup> ±4,44	10,56 <sup>a</sup> ±4,26	28,01 <sup>a</sup> ±11,25	10,34 <sup>a</sup> ±3,75	25,20 <sup>ab</sup> ±5,72	28,99 <sup>b</sup> ±4,76	7,43 <sup>a</sup> ±2,78	15,60 <sup>ab</sup> ±5,46	17,52 <sup>b</sup> ±3,66	5,71 <sup>a</sup> ±1,33	58,39 <sup>ab</sup> ±34,39	37,26 <sup>b</sup> ±10,52
14	<i>Chimarra</i> SR (Trichoptera)	— DS	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	0,24 <sup>a</sup> ±0,24	0,50 <sup>a</sup> ±0,50	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	2,31 <sup>b</sup> ±0,95	4,14 <sup>b</sup> ±1,68	0,17 <sup>a</sup> ±0,17	3,10 <sup>b</sup> ±1,09	9,63 <sup>c</sup> ±2,80	0,33 <sup>a</sup> ±0,23	1,43 <sup>a</sup> ±0,73	1,36 <sup>a</sup> ±0,60
15	<i>Chimarra</i> RP (Trichoptera)	— DS	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	1,17 <sup>b</sup> ±0,50	36,50 <sup>c</sup> ±14,96	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	2,44 <sup>b</sup> ±1,25	4,24 <sup>b</sup> ±1,96	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	1,48 <sup>a</sup> ±1,06	0,52 <sup>a</sup> ±0,52	0,33 <sup>a</sup> ±0,23	0,00 <sup>a</sup> ±0,00	0,77 <sup>a</sup> ±0,43
16	<i>Austrolimnius</i> (Coleoptera)	— DS	7,57 <sup>a</sup> 2,14	38,35 <sup>b</sup> 13,00	112,11 <sup>b</sup> 55,43	21,07 <sup>a</sup> 7,11	70,97 <sup>b</sup> 18,32	63,41 <sup>b</sup> 27,45	1,27 <sup>a</sup> 0,44	1,36 <sup>a</sup> 0,73	1,04 <sup>a</sup> 0,62	0,58 <sup>a</sup> 0,33	0,21 <sup>a</sup> 0,21	1,33 <sup>a</sup> 0,68
17	<i>Paelemnema</i> (Odonata)	— DS	3,89 <sup>a</sup> ±1,27	5,63 <sup>a</sup> ±1,46	11,90 <sup>a</sup> ±4,41	5,68 <sup>a</sup> ±1,54	49,73 <sup>b</sup> ±13,78	21,93 <sup>b</sup> ±6,57	3,09 <sup>a</sup> ±0,98	11,11 <sup>a</sup> ±4,19	9,82 <sup>a</sup> ±3,18	0,50 <sup>a</sup> ±0,36	2,49 <sup>b</sup> ±0,84	1,22 <sup>ab</sup> ±0,58
18	<i>Psephenops</i> (Coleoptera)	— DS	37,06 <sup>a</sup> ±9,27	54,23 <sup>a</sup> ±15,63	36,24 <sup>a</sup> ±13,85	132,97 <sup>a</sup> ±28,91	295,10 <sup>a</sup> ±55,65	216,49 <sup>a</sup> ±62,73	28,60 <sup>a</sup> ±8,18	35,74 <sup>a</sup> ±8,79	24,74 <sup>a</sup> ±5,58	4,93 <sup>a</sup> ±1,51	36,25 <sup>b</sup> ±8,60	38,28 <sup>b</sup> ±9,82

Los valores de densidad de taxa (filas) fueron comparados entre hábitats dentro de cada tramo.

Letras diferentes (superíndice) indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p<0,05$ ).

Hábitats: Re: Remansos, Co: Correderas, Ra: Rápidos

**Tabla 3.6.** Densidad taxa-específica de los macroinvertebrados predominantes en las unidades de hábitats de aguas lentes dentro de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.

N	TAXON	Descriptores	TRAMOS / UNIDADES DEL CAUCE O HÁBITATS											
			Rápidos-Remansos			Lecho-Plano			Escalón-Remanso			Cascada		
			Re (n=21)	Co (n=18)	Ra (n=7)	Re (n=18)	Co (n=18)	Ra (n=18)	Re (n=21)	Co (n=21)	Ra (n=16)	Re (n=21)	Co (n=20)	C Ra (n=19)
1	Tanypodinae (Diptera)	DS	68,03 <sup>a</sup> ±14,98	18,73 <sup>b</sup> ±7,42	21,63 <sup>b</sup> ±11,96	52,98 <sup>a</sup> ±17,92	23,47 <sup>b</sup> ±7,96	7,80 <sup>b</sup> ±3,01	55,50 <sup>a</sup> ±8,62	14,12 <sup>b</sup> ±3,54	2,89 <sup>c</sup> ±0,77	40,41 <sup>a</sup> ±15,00	16,24 <sup>b</sup> ±7,34	2,47 <sup>c</sup> ±0,97
2	Baetidae (Ephemeroptera)	DS	31,30 <sup>a</sup> 10,55	12,63 <sup>a</sup> 4,30	2,64 <sup>a</sup> 1,60	30,82 <sup>a</sup> 6,36	28,23 <sup>a</sup> 10,54	3,79 <sup>b</sup> 1,66	17,37 <sup>a</sup> 4,50	15,29 <sup>a</sup> 4,49	4,46 <sup>b</sup> 1,78	4,45 <sup>a</sup> 1,16	18,39 <sup>b</sup> 4,95	3,90 <sup>a</sup> 1,46
3	Traverypthes (Ephemeroptera)	DS	94,73 <sup>a</sup> 38,96	37,75 <sup>a</sup> 13,82	7,91 <sup>a</sup> 5,33	59,17 <sup>a</sup> 13,21	97,38 <sup>b</sup> 29,51	23,29 <sup>b</sup> 7,49	12,91 <sup>a</sup> 4,08	47,69 <sup>b</sup> 21,04	13,59 <sup>a</sup> 4,77	3,80 <sup>a</sup> 0,90	28,56 <sup>b</sup> 6,10	73,82 <sup>b</sup> 39,77
4	Farrodes (Ephemeroptera)	DS	15,20 <sup>a</sup> 6,06	23,31 <sup>a</sup> 6,45	3,64 <sup>a</sup> 1,45	37,31 <sup>a</sup> 8,18	36,64 <sup>b</sup> 10,06	4,72 <sup>b</sup> 1,49	19,79 <sup>a</sup> 4,28	26,23 <sup>b</sup> 6,27	5,81 <sup>a</sup> 1,78	10,11 <sup>ab</sup> 2,51	22,79 <sup>a</sup> 4,78	7,62 <sup>b</sup> 3,07
5	Trichorythodes (Ephemeroptera)	DS	447,09 <sup>a</sup> 197,49	670,33 <sup>a</sup> 490,02	150,01 <sup>a</sup> 84,31	142,67 <sup>a</sup> 36,94	64,39 <sup>b</sup> 13,49	28,99 <sup>b</sup> 13,31	22,61 <sup>a</sup> 5,00	7,47 <sup>b</sup> 1,93	3,74 <sup>b</sup> 1,08	10,99 <sup>a</sup> 2,73	10,61 <sup>a</sup> 3,93	5,93 <sup>a</sup> 2,78
6	Chironominae (Diptera)	DS	51,02 <sup>a</sup> 16,03	15,06 <sup>a</sup> 5,36	11,40 <sup>a</sup> 3,60	60,36 <sup>a</sup> 19,49	12,42 <sup>a</sup> 2,21	29,54 <sup>a</sup> 11,01	52,10 <sup>a</sup> 17,03	8,95 <sup>b</sup> 2,14	11,24 <sup>b</sup> 2,07	61,97 <sup>a</sup> 16,72	36,96 <sup>a</sup> 14,36	24,62 <sup>a</sup> 11,24
7	Ceratopogonidae (Diptera)	DS	20,03 <sup>a</sup> 6,88	22,98 <sup>a</sup> 14,22	6,77 <sup>a</sup> 2,73	22,63 <sup>a</sup> 7,28	5,78 <sup>a</sup> 1,76	3,95 <sup>a</sup> 1,13	10,38 <sup>a</sup> 3,39	2,26 <sup>b</sup> 0,81	5,88 <sup>ab</sup> 3,04	21,70 <sup>a</sup> 15,71	2,77 <sup>a</sup> 1,06	3,06 <sup>a</sup> 1,25
8	Coenagrionidae (Odonata)	DS	5,89 <sup>a</sup> 1,46	13,28 <sup>a</sup> 3,66	5,94 <sup>a</sup> 2,90	7,22 <sup>a</sup> 3,19	6,74 <sup>a</sup> 2,00	2,21 <sup>a</sup> 0,72	8,92 <sup>a</sup> 2,55	20,11 <sup>a</sup> 4,80	2,32 <sup>b</sup> 0,99	0,50 <sup>a</sup> 0,36	0,00 <sup>a</sup> 0,00	0,00 <sup>a</sup> 0,00

Los valores de densidad de taxa (filas) fueron comparados entre hábitats dentro de cada tramo.

Letras diferentes (superíndice) indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p<0,05$ ).

Hábitats: Re: Remansos, Co: Correderas, Ra: Rápidos.

### 3.3.5. Comparación de Grupos Funcionales entre hábitats o unidades del cauce dentro de cada tramo.

Con el propósito de confirmar si la composición de grupos funcionales (GF) también variaba entre las unidades de hábitats, tal como se evidenció con la composición taxonómica, se empleó ANOSIM obteniéndose que los tramos Escalón-Remanso y Cascada correspondientes al río la Herrera, fueron los únicos en exhibir diferencias significativas ( $p<0,01$ ) en la composición de GF al compararla entre hábitats (Tabla 3.7).

**Tabla 3.7.** ANOSIM. Comparación de la composición de grupos funcionales entre unidades de hábitats en los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.

Tramos	RR	LP	ER	C
R	-0,008	0,0391	0,1563	0,49
$p_R$	0,5096	0,026	0,0001	0,0005
Re	a	a	a	a
Co	a	a	b	b
Ra	a	a	c	c

Columnas: Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats dentro de cada tramo  
Tramos= RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remansos y C: Cascada.  
Hábitats= Re: Remansos, Co: Correderas y Ra: Rápidos.

El análisis SIMPER determinó que Grupos Funcionales contribuían a la disimilitud entre hábitats (Tabla 3.8), y de acuerdo con los resultados del ANOSIM haremos hincapié en los tramos del río la Herrera donde fue factible la observación de diferencias significativas. En tal sentido, el valor más alto de porcentaje de disimilitud entre hábitats lo presentó el tramo Cascada (55,36%), seguido de Rápidos-Remansos (52,35%), ER (47,72%) y por último Lecho-Plano (47,38%).

En ambos tramos Escalón-Remanso y Cascada de la Herrera, los colectores-ramoneadores fueron los que más contribuyeron a la disimilitud en la composición de

Grupos Funcionales entre hábitats, siendo en promedio más abundantes en los hábitats de Correderas (Co) y de Rápidos (Ra) (Tabla 3.8). La contribución de los restantes Grupos Funcionales fue diferente en cada tramo. En tal sentido, en Escalón-Remanso los segundos fueron los Fragmentadores seguidos de los Raspadores, ambos en promedio mas abundantes en Rápidos, luego los depredadores con densidades mas similares entre hábitats pero igualmente con mayores densidades promedios en Correderas y Rápidos y por último los recolectores-filtradores con altas densidades promedios en Rápidos. En cuanto al tramo Cascada, después de los recolectores-ramoneadores, los segundos en contribuir a la disimilitud fueron los fragmentadores, en promedio mas abundantes en Rápidos, seguidos de los raspadores con mayores abundancias en Correderas y Rápidos, los depredadores igualmente con abundancias más similares, aunque siguen siendo alta en Correderas y Rápidos y de último los fragmentadores también mas abundantes en Rápidos.

Al considerar la contribución de los Grupos Funcionales en los cuatro tramos, sus densidades siempre tendieron a ser más altas en los Rápidos y en las Correderas.

**Tabla 3.8.** SIMPER. Contribución de los Grupos Funcionales (GF) a la disimilitud entre las unidades de hábitats de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.

GF en RR	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad promedio en Re	Densidad promedio en Co	Densidad promedio en Ra
Raspadores	26,37	50,37	50,37	558,00	854,00	705,00
Recolector-Ramoneador	13,86	26,47	76,84	461,00	264,00	181,00
Depredadores	5,13	9,80	86,63	110,00	82,90	192,00
recolector-filtrador	4,24	8,10	94,73	20,90	36,50	188,00
Fragmentadores	2,76	5,27	100,00	22,10	74,00	73,80
GF en LP	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad promedio en Re	Densidad promedio en Co	Densidad promedio en Ra
Raspadores	20,93	44,18	44,18	340,00	619,00	550,00
Recolector-Ramoneador	15,00	31,66	75,84	404,00	427,00	262,00
Depredadores	4,96	10,47	86,31	101,00	176,00	106,00
Fragmentadores	3,28	6,92	93,22	45,70	76,90	82,30
recolector-filtrador	3,21	6,78	100,00	16,40	59,30	85,50
GF en ER	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad promedio en Re	Densidad promedio en Co	Densidad promedio en Ra
Recolector-Ramoneador	15,78	33,06	33,06	164,00	205,00	145,00
Fragmentadores	11,44	23,97	57,04	35,60	97,10	143,00
Raspadores	7,97	16,69	73,73	56,50	73,30	101,00
Depredadores	6,66	13,96	87,69	82,50	86,00	65,80
recolector-filtrador	5,88	12,31	100,00	4,30	27,70	80,20
GF en C	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad promedio en Re	Densidad promedio en Co	Densidad promedio en Ra
Recolector-Ramoneador	19,84	35,83	35,83	171,00	273,00	246,00
Raspadores	16,03	28,95	64,78	50,50	189,00	182,00
recolector-filtrador	10,53	19,03	83,81	2,92	35,80	182,00
Depredadores	5,28	9,54	93,34	54,80	58,00	69,80
Fragmentadores	3,69	6,66	100,00	9,50	24,00	51,40

Tramos: Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C).  
Hábitats: Re: remansos, Co: correderas y Ra: Rápidos

### 3.4. DISCUSIÓN

En este capítulo se puso a prueba si la variación hidromorfológica que experimentan las unidades de hábitats que conforman el lecho de los ríos, afecta consistentemente a los atributos biológicos que describen la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de los hábitats independientemente del tipo de tramo evaluado en la microcuenca del río Guáquira.

El enunciado anterior lo podríamos formalizar mediante la siguiente proposición: Sí los Remansos (Re), las Correderas (Co) y los Rápidos (Ra), se diferencian en sus variables hidráulicas y en la composición del sustrato, entonces dentro de cada tramo RR (Rápidos-Remansos), LP (Lecho-Plano), ER (Escalón-Remanso), C (Cascada), las comunidades presentes en cada unidad de hábitat deben diferir en sus atributos biológicos (AB). Esta proposición quedaría en la notación siguiente:  $(AB_{Re} \neq AB_{Co} \neq AB_{Ra})$ .

La proposición también puede plantearse en forma parcial, si se considera que al menos dos hábitats dentro de cada tramo pueden diferir entre sí en término de los atributos biológicos:  $AB_{Re} = \text{o} \neq AB_{Co} = \text{o} \neq AB_{Ra}$ .

Finalmente, como hipótesis opuesta a las dos anteriores pero poco probable dada las investigaciones previas sobre la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados a escala de los hábitats, sería que los atributos biológicos deben similares al compararlos entre hábitats o unidades del cauce:  $AB_{Re} = AB_{Co} = AB_{Ra}$ , en cualquier tipo de tramo.

De acuerdo a estas premisas a continuación se discuten los resultados obtenidos:

### **3.4.1. Variación espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de los hábitats o unidades del cauce.**

Las investigaciones sobre la distribución espacial de la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados a escala de las unidades de hábitats, generalmente han verificado que dicha composición es particular para cada tipo de hábitat acuático, y en tal sentido pueden encontrarse desde taxa exclusivos para un hábitat particular de aguas rápidas o de aguas lentas hasta taxa cuyas abundancias tienden a ser similares entre los hábitats (Logan & Brooker 1983, McCulloch 1986, Brown & Brussock 1991, Lancaster & Hildrew 1993, Yule 1996, Kobayashi & Kagaya 2002, Buss *et al.* 2004, Brooks *et al.* 2005, Pérez & Segnini 2005, Lind 2006, Bonada *et al.* 2008, Silveira *et al.* 2006, Gallo *et al.* 2010, Henriques *et al.* 2010). Los resultados obtenidos en este estudio parecen corroborar y sustentar las evidencias precedentes, ya que se evidenciaron diferencias en la composición taxonómica de los macroinvertebrados entre los tres tipos de unidades de hábitats de Remansos (Re), Correderas (Co) y Rápidos (Ra), evaluadas dentro de cada tipo de tramo.

Los rápidos y los remansos resultaron ser los hábitats más disímiles en términos de la composición taxonómica (CT) de los macroinvertebrados bentónicos ( $(CT_{Re} \neq CT_{Ra}) = ó \neq CT_{Co}$ ). Particularmente, en los tramos Lecho-Plano del río Guáquira y Cascada del río la Herrera se evidenciaron diferencias significativas en la composición taxonómica de los macroinvertebrados entre los tres hábitats ( $CT_{Re} \neq CT_{Co} \neq CT_{Ra}$ ).

También se evidenció el potencial efecto regulador de las variables hidráulicas y de composición del sustrato, tanto orgánico como inorgánico, sobre la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados, ya que la mayoría

de estas variables diferían significativamente entre los hábitats. Como tendencia general, los hábitats de Rápidos y Correderas, se caracterizaron por presentar las mayores velocidades del agua, las aguas más superficiales, el predominio de cantos rodados de variado tamaño y la mayor acumulación de material orgánica particulada gruesa en la mayoría de los tramos. No obstante el porcentaje de arena y grava también cobró relevancia en estos hábitats, particularmente en los tramos con sustratos más heterogéneos, es decir, Lecho-Plano, Escalón-Remanso y Cascada. También como tendencia general los hábitats de remansos se caracterizaron por presentar bajas velocidades, aguas profundas, mayor porcentaje de arena y grava y mayor acumulación de materia orgánica fina.

Nuestros resultados evidencian el efecto regulador de las variables hidráulicas y de composición del sustrato sobre la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala del hábitat. Varias investigaciones han evidenciado que los rápidos son los que presentan la mayor velocidad del agua y los remansos los menores valores de este variable hidráulica (Yule 1996, Kobayashi & Kagaya 2002, Hoover *et al.* 2006, Fenoglio 2004, Buss *et al.* 2004, Brooks *et al.* 2005, Pérez & Segnini 2005), por lo que algunos investigadores le dan peso a la velocidad como el principal factor regulador (Boyero & Baley 2001, Buss *et al.* 2004) y otros a la composición del sustrato (McCulloch 1986, Hoover *et al.* 2006, Silveira *et al.* 2006). No obstante, para Brooks *et al.* (2005) no es cada variable individual relativa a la hidráulica y/o la composición del sustrato la que ejerce el efecto regulador, sino más bien es la combinación de dichas variables, el principal factor que afecta la distribución espacial de las comunidades acuáticas.

En los casos donde no pudimos detectar diferencias entre hábitats en cuanto a la composición taxonómica, probablemente sea debido a que las

heterogeneidades del sustrato en los hábitats eran similares aun cuando diferían en la velocidad de la corriente. En este sentido, McCulloch (1986) trabajando en ríos de Texas propuso que, en aquellos tramos que son rocosos, los hábitats se asemejan físicamente, por lo que tienden a presentar similares composiciones de macroinvertebrados.

### **3.4.2. Variación espacial de otros atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a escala de hábitat o unidades del cauce.**

La mayoría de las investigaciones que han evaluado la distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos a nivel de las unidades de hábitats, por lo general han encontrado que atributos biológicos tales como la riqueza, la densidad y la diversidad, tienden a diferir entre hábitats de aguas lentas (p.e. remansos) y hábitats de aguas rápidas (p.e. correderas y rápidos). Generalmente en los hábitats de rápidos se observan valores significativamente altos de densidad, riqueza y diversidad (Logan & Brooker 1983, McCulloch 1986, Brown & Brussock 1991, Carter & Fend 2001, Roque & Trivinho-Strixino 2001, Buss *et al.* 2004, Fenoglio *et al.* 2004, Kobayashi y Kagaya 2005, Silveira *et al.* 2006, Fidelis *et al.* 2008, Gallo *et al.* 2010, Henriques *et al.* 2010). En este sentido, en nuestro estudio también detectamos diferencias en los atributos biológicos a nivel de los hábitats de Remansos, Correderas y Rápidos, aunque no consistentemente en todos los tramos, tal y como se analiza a continuación:

La riqueza (Rq) de las comunidades de macroinvertebrados, Ephemeroptera y Trichoptera dentro de los tramos evaluados en la microcuenca de río Guáquira, tendió a ser significativamente mayor en los hábitats de Correderas y Rápidos ( $Rq_{Ra} = Rq_{Co} \neq Rq_{Re}$ ) del tramo Cascada del río la Herrera, especialmente en las

Corredas, la riqueza fue significativamente alta. Por el contrario en los restantes tramos, Rápidos-Remansos, Lecho-Plano y Escalón-Remanso, no se observaron diferencias entre los hábitats en función de este atributo ( $Rq_{Ra} = Rq_{Co} = Rq_{Re}$ ). Una posible explicación a este tipo de resultado propuesta por investigadores, es que la ausencia de diferencias puede ser debida a la presencia de sustratos heterogéneos. En tal sentido, la mayoría de los hábitats de todos los tramos, en especial los remansos, estuvieron caracterizados por la combinación de arena, grava y cantes rodados de pequeño a mediano tamaño, tal y como se detectó en el capítulo 1. No obstante, en los remansos del tramo Cáscada, más bien predominaron los sedimentos finos, ya que correspondían a las orillas de los pozos (plunge) que se forman después de la caída de agua.

Resultados similares fueron encontrados por Brown & Brussock (1991) en un estudio comparativo de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de rápidos y remansos del río Illinois, en el cual observaron que en los remansos, donde predominaba la grava, la riqueza y la abundancia tendían a ser mayores que en los remansos donde predominaban los sedimentos finos, por lo que concluyeron que la grava aportaba más heterogeneidad al sustrato favoreciendo la colonización.

En este orden de ideas, Henriques *et al.* (2010) evaluando la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en 18 ríos de la cuenca Mambucaba (Brasil), encontraron también que aquellos hábitats de corrientes moderadas a rápidas con predominio de grava eran los que presentaban la mayor riqueza y diversidad.

Por su parte Fidelis *et al.* (2008), apuntaron que en los hábitats donde predomina la arena tendían a observarse poca riqueza de taxa, debido a que este sustrato es inestable y por ende está sujeto a modificaciones por efecto de la

velocidad de la corriente, además de que almacena poca cantidad de materia orgánica, ofreciendo poco recurso alimentario.

El comportamiento de la densidad ( $D_n$ ) fue similar al de la riqueza, las diferencias solo fueron observadas en el tramo Cascada, donde los Rápidos y Correderas ( $(D_n_{Ra}=D_n_{Co}) \neq D_n_{Re}$ ) albergaban la mayor cantidad de macroinvertebrados, no obstante también se observó la mayor densidad de tricópteros en los Rápidos y Correderas del tramo Rápidos-Remansos del río Guáquira. La explicación a este resultado podría ser la misma descrita para la riqueza.

Con respecto a la equitatividad ( $Eq$ ) no encontramos estudios que evaluaran si la misma difería entre hábitats, no obstante, en esta investigación en particular el atributo mostró un patrón consistente de no variación a lo largo de los cuatro tramos ( $Eq_{Ra} = Eq_{Co} = Eq_{Re}$ ), y sus valores promedios superiores a 0,6 para las tres comunidades de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros parecieran indicar que las mismas tienden a presentar una distribución equitativa de la abundancia de los taxa que las integran, entre hábitats y dentro de cada tramo.

Con respecto a la diversidad ( $D_v$ ) este atributo fue el que mostró mayor variación entre los hábitats. Por un lado, para las comunidades de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros presentó el mismo patrón observado con los atributos anteriores en el tramo Cascada (C), donde sus valores fueron significativamente altos en Correderas y Rápidos ( $(Dv_{Ra} = Dv_{Co}) \neq Dv_{Re}$ ). Por otro lado, la comunidad de efemerópteros también evidenció, en los tramos Lecho-Plano y Escalón-Remanso, una diversidad significativamente alta en las correderas y similar entre rápidos y remansos ( $(Dv_{Ra} = Dv_{Re}) \neq Dv_{Co}$ ). Mientras que, la diversidad

de los macroinvertebrados no mostró un patrón consistente a lo largo de los cuatro tramos, es decir, en Rápidos-Remansos se comportó como en Cascadas ( $Dv_{Ra} = Dv_{Co} \neq Dv_{Re}$ ), pero en Lecho-Plano fue significativamente mayor en Rápidos ( $Dv_{Re} = Dv_{Co} \neq Dv_{Ra}$ ) y en Escalón-Remanso no hubo diferencias entre los hábitats ( $Dv_{Re} = Dv_{Co} = Dv_{Ra}$ ). No obstante donde se observaron diferencias, estas fueron consistentes con las investigaciones previas que han evidenciado que la diversidad tiende a ser alta en los hábitats de corrientes moderadas a rápidas y con sustrato heterogéneo (Brown & Brussock 1991, Henriques *et al.* 2010).

Resumiendo, los resultados obtenidos en este estudio con respecto a los atributos biológicos de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, donde se lograron observar diferencias significativas entre hábitats, dichas diferencias fueron consistentes con los resultados arrojados por investigaciones previa, en cuanto a que la densidad, la riqueza (Roque & Trivinho-Strixino 2001, Buss *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Silveira *et al.* 2006, Fidelis *et al.* 2008, Pérez 2008, Henriques *et al.* 2010) y la diversidad (Brown & Brussock 1991, Henriques *et al.* 2010) tienden a ser significativamente altas en los hábitats de aguas moderadas (correderas) a rápidas (rápidos).

### **3.4.3. Densidad taxa específica a nivel de los hábitats o unidades de canal dentro de cada tramo.**

Los taxa de macroinvertebrados bentónicos que, en este estudio, contribuyeron a la diferenciación de los hábitats en función de la densidad, generalmente han sido registrados en las investigaciones llevadas a cabo en el neotrópico y en las cuales se ha evidenciado desde la preferencia por un tipo particular de hábitat hasta abundancias similares entre diferentes tipos de hábitats.

En este orden de ideas, a continuación se contrastan nuestros resultados con los existentes en las investigaciones previas en cuanto a la densidad taxa específica a nivel del hábitat, para aquellos géneros o taxa que contribuyeron a la diferenciación entre hábitats al evaluar la composición taxonómica:

### **3.4.3.1. Taxa de aguas rápidas (rápidos).**

Un mayor número de taxa tendió a mostrar densidades significativamente altas en los rápidos (al menos en uno de los tramos evaluados). A continuación se analizan aquellos taxa que parecieron preferir las aguas moderadas a rápidas, y contribuyeron a la diferenciación entre hábitats en función de la composición taxonómica: *Leptohyphes*, *Traverhyphes*, *Camelobaetidius edmundsi*, *Baetodes*, *Thraulodes* (Ephemeroptera), *Leptonema*, *Smicridea*, Glosossomatidae, *Chimarra* (Trichoptera), *Anacroneuria* (Plecoptera), *Simulium*, Orthocladiinae (Diptera), *Anchitarsus*, *Austrolimnius*, *Macrelmis*, *Psephenops* (Coleoptera) y *Palaemnema* (Odonata):

*Leptohyphes* habita una amplia variedad de hábitats según Domínguez *et al.* (2006), en este estudio las ninfas tendieron a ser significativamente más abundantes en los rápidos de los tramos Rápidos-Remansos, Lecho-Plano y Escalón-Remanso; en este sentido nuestros resultados apoyan los obtenidos por Pérez & Segnini (2005) en un río altiandino venezolano, quienes observaron la preferencia del género por los rápidos. No obstante, Francischetti *et al.* (2004), en un río de Brasil, observó que el género tiende preferir principalmente remansos con hojarascas y en menor medida rápidos con hojarascas.

*Traverhyphes*, evidenció resultados muy variables a lo largo de los tramos. En tal sentido, en el río Guáquira, se observaron similares densidades entre hábitats en

el tramo Rápidos-Remansos y tendió a preferir las aguas lentas a moderadas en el tramo Lecho-Plano. Mientras que en el río la Herrera, tendió a preferir las aguas moderadas a rápidas, en ambos tramos Escalón-Remanso y Cascada. No obstante, no se encontró información en los estudios precedentes, sobre la preferencia del género por algún hábitat en particular.

Según Zuñiga *et al.* (2004) *Cameloabaetidius* habita ríos de corrientes moderadas a fuerte y generalmente las ninfas abundan en los hábitats con predominio de guijarros. La especie identificada en este estudio, *Cameloabaetidius edmunsi* fue abundante en los tramos del río Guáquira, Rápidos-Remansos y Lecho-Plano, donde sus densidades fueron significativamente altas en los hábitats de aguas moderadas (correderas) a rápidas (rápidos) y en particular mostró altas densidades en los rápidos; mientras que en los tramos Escalón-Remanso y Cascada del río la Herrera su colecta fue ocacional. Este resultado corrobora las preferencias del género por los hábitats de corrientes moderadas a rápidas, observadas también por Froehlich & Oliveira (1997), Buss *et al.* (2004), Francischetti *et al.* (2004), Silveira *et al.* (2006), Bispo & Oliveira (2007) y Henriques *et al.* (2010) en ríos de Brasil.

*Baetodes* es característico de aguas moderadas a rápidas y prefiere los hábitats de máxima corriente y agua bien oxigenadas (Zuñiga *et al.* 2004, Domínguez *et al.* 2006). En este sentido, en este estudio *Baetodes* mostró preferencias por las aguas moderadas a rápidas siendo siempre significativamente abundantes en los rápidos. Esta tendencia ha sido consistente en los estudios sobre su distribución espacial a nivel del hábitat, realizados en el neotropico (Froehlich & Oliveira 1997, Buss *et al.* 2004, Francischetti *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Silveira *et al.* 2006, Henriques *et al.* 2010).

Las ninfas de *Thraulodes* están generalmente asociadas a fondos rocosos y predominan en ríos de pequeño a mediano tamaño con corrientes superficiales, moderadas a rápidas (Domínguez *et al.* 2006). Su alta abundancia en los hábitats de rápidos ha sido observada en ríos neotropicales por Froehlich & Oliveira (1997), Baptista *et al.* (1998), Pérez & Segnini (2005), Bispo & Oliveira (2007), y esta tendencia fue corroborada en nuestra investigación.

*Leptonema* y *Smicridea* (Trichoptera, Hydropsychidae) fueron significativamente abundantes en las aguas moderadas a rápidas en los cuatro tramos evaluados. Este resultado apoya a las observaciones referentes a la preferencia de ambos géneros por los rápidos, especialmente si estos acumulan hojarasca, según las investigaciones de Baptista *et al.* (1998), Buss *et al.* (2004), Fenoglio *et al.* (2004), Bispo & Oliveira (2007), Silveira *et al.* (2006) y Henriques *et al.* (2010).

La familia Glossosomatidae (Trichoptera), tendió a preferir los hábitats de rápidos en la mayoría de los tramos evaluados, este resultado fue similar al obtenido por Bispo & Oliveira (2007) para ríos de Brasil y Pérez & Segnini (2005) para un río altiandino venezolano. Como tendencia general pareciera que la familia tiene preferencias por este tipo de hábitats, particularmente si el sustrato es heterogéneo y abunda la hojarasca (Froehlich & Oliveira 1997, Valverde & Abelando 2006, Cordeiro *et al.* 2014).

El morfotipo *Chimarra* RP tendió a preferir las aguas moderadas a rápidas en los tramos del río Guáquira (Rápidos-Remansos y Lecho-Plano), pero en los tramos del río la Herrera (Escalón-Remanso y Cascada) no mostró preferencias por algún hábitat en particular. Por su parte el morfotipo *Chimarra* SR también evidenció preferencias por las aguas moderadas en algunos tramos, mientras que en otros su

densidad fue similar entre hábitats. Este resultado, al igual que para los géneros descritos anteriormente, pareciera indicar que el tamaño del río y por ende sus características hidrogeomorfológicas pueden afectar la distribución de los taxa a escala del hábitat. Por otra parte, en otros estudios se ha evidenciado que *Chimarra* tiende a preferir los rápidos con acumulación de hojarasca (Fenoglio *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006, Bispo & Oliveira 2007, Fidelis *et al.* 2008, Henriques *et al.* 2010).

*Anacroneuria* fue uno de los géneros exclusivamente abundante en los rápidos en este estudio, además fue el único en mostrar diferencias significativas en la densidad entre las tres unidades de hábitats en los dos tramos del río la Herrera. En tal sentido, este resultado avala las observaciones sobre la preferencia del género por las aguas rápidas en los ríos neotropicales (Roque & Trivinho-Strixino 2001, Buss *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Silveira *et al.* 2006, Fidelis *et al.* 2008, Henriques *et al.* 2010).

*Simulium* también fue otro género exclusivo de los rápidos, resultado que avala las observaciones que se han registrado en otros en estudios en ríos neotropicales (Roque & Trivinho-Strixino 2001, Buss *et al.* 2004, Fenoglio *et al.* 2004, Pérez & Segnini 2005, Fidelis *et al.* 2008) y no neotropicales (Brown & Brown 1984).

*Orthocladiinae* (Diptera), fue el único taxa dentro de los quironómidos que mostró preferencias por las aguas moderadas a rápidas en los cuatro tramos evaluados. Este resultado es indicativo de la importancia de discriminar a la familia Chironomidae en grupos más específicos. Probablemente en los estudios donde se detectó que la familia tenía preferencia por las aguas lentas o sus densidades eran similares entre hábitats (Buss *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006, Henriques *et al.* 2010), tal resultado se debió al predominio de los grupos Chironomiinae, Tanytarsiini y Tanypodinae; mientras que en los estudios donde no se observaron diferencias en la

densidad de quironómidos entre hábitats (Baptista *et al.* 2001, Roque & Trivinho-Strixino 2001), probablemente se haya debido a una mayor abundancia de Orthocladiinae, subfamilia que al parecer tiende a preferir los hábitats de correderas y rápidos, según nuestras observaciones. No obstante, los resultados parecen contradecir a los obtenidos por Pérez y Segnini (2005) para un río altiandino venezolano, quienes observaron que Orthocladiinae tenía a preferir los hábitats de remansos.

*Anchitarsus* fue un género exclusivo de las aguas moderadas a rápidas, ya que sus densidades fueron significativamente altas en las correderas y rápidos a lo largo de los cuatro tramos. No obstante, no se encontró información en los estudios precedentes, sobre la preferencia del género por algún hábitat en particular.

*Austrolimnius*, parece tender a abundar en ríos de orden medio como lo es el río Guaquira, mientras que sus densidades fueron muy bajas en el río la Herrera (primer orden). En tal sentido, en los tramos Rápidos-Remansos y Lecho-Plano del río Guáquira el género fue significativamente abundante en las aguas moderadas a rápidas. Según Shepard & Aguilar (2010), en ríos chilenos el género prefiere sustratos con predominio de arena y grava fina.

*Macrelmis* fue otro género significativamente abundante en las aguas moderadas a rápidas a lo largo de los cuatro tramos. Según Shepard & Aguilar (2010), en ríos chilenos el género prefiere la grava. Por otra parte, Silveira *et al.* (2006) y Fidelis *et al.* (2008), observaron que tenía a ser abundante en rápidos.

*Psephenops* no pareció tender a preferir un tipo de hábitat en particular en la mayoría de los tramos evaluados, resultado que contrasta con los obtenidos por Buss *et al.* (2004) y Silveira *et al.* (2006), quienes encontraron que *Psephenops* y *Psephenus* respectivamente, eran exclusivos de los rápidos rocosos; observación

que solo fue detectable en este estudio a nivel del tramo Cascada, donde *Psephenops* tendió a ser significativamente más abundante en las aguas moderadas a rápidas.

*Palaemnema* es el único género dentro de la familia Platystictidae (Odonata). En este estudio tendió a presentar similares densidades entre hábitats en la mayoría de los tramos, a excepción del tramo Lecho-Plano del río Guáquira, donde mostró preferencias por las aguas moderadas a rápidas. En tal sentido, Cordeiro *et al.* (2014) indicaron que el género está asociado a hábitats de rápidos rocosos. No obstante, como tendencia general, en los estudios sobre la distribución espacial de los macroinvertebrados a escala del hábitat, es común observar que el orden Odonata tiende a preferir los hábitats de aguas lentas (Baptista *et al.* 2001, Buss *et al.* 2004) y en particular la familia Coenagrionidae (Roque & Trivinho-Strixino 2001), *Palaemnema* prácticamente sería una excepción.

### **3.4.3.2. Taxa de aguas lENTAS (remansos).**

Los taxa que tendieron a mostrar densidades significativamente altas en los remansos incluyeron a: *Trichorythodes*, *Farrodes* (Ephemeroptera), *Polyplectropus* (Trichoptera), Orthocladiinae (Diptera), *Hexacylloepus* (Coleoptera) y Coenagrionidae (Odonata). A continuación se analiza cada taxa por separado:

*Trichorythodes*, según Domínguez *et al.* (2006), habita principalmente entre los bancos de arena, aunque también puede abundar en sustratos mas gruesos. En los tramos Lecho-Plano y Escalón-Remanso de nuestro estudio, el género fue significativamente más abundante en los remansos, en tanto que en los tramos Rápidos-Remansos y Cascada no evidenció preferencias por algún hábitat en particular. Estos resultados corroboran los obtenidos Pérez & Segnini (2005),

quienes observaron altas densidades en los remansos de un río venezolano altiandino.

Para *Farrodes* las observaciones sobre las preferencias de hábitats en los estudios precedentes son variables, tal que las ninfas se han colectado desde aguas lentas hasta aguas rápidas (Domínguez *et al.* 2006). En tal sentido, Francischetti *et al.* (2004), Bispo & Oliveira (2007) y Fidelis *et al.* (2008), observaron altas abundancias en rápidos de ríos de Brasil; mientras que, en este estudio al igual que Buss *et al.* (2004) y Pérez & Segnini (2005), se observaron altas densidades en los remansos. Finalmente Baptista *et al.* (1998, 2001) no observaron preferencias por un hábitat en particular, y en tal sentido nuestro estudio también apoya estas observaciones, dado que en el tramo Rápidos-Remansos del río Guaquira, el género mostró similares densidades entre hábitats.

Según Boyero & Bosch (2004), *Polyplectropus*, parece ser abundante en los hábitats de rápidos, no obstante en este estudio sus mayores abundancias se observaron en las aguas lentas a moderadas de los tramos Lecho-Plano y Escalón-Remanso de los ríos Guáquira y la Herrera, respectivamente.

Chironomidae es una de las familias de Diptera más abundantes en los hábitats de remansos de las aguas corrientes (McCulloch 1986, Fenoglio *et al.* 2004, Boyero & Bosch 2004, Buss *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006); no obstante, cuando se evaluaron grupos taxonómicos más específicos de esta familia, se observaron variaciones en la preferencia por hábitats. En tal sentido, la subclase Chironomiinae y la tribu Tanytarsiini, en este estudio al igual que en la investigación de Roque & Trivinho-Strixino (2001), no mostraron preferencias por un hábitat particular en la mayoría de los tramos evaluados, a excepción de Chironomiinae que fue significativamente abundante en los remansos del tramo Escalón-Remanso. Por su

parte la subclase Tanypodinae (Chironomidae) si tendió a preferir los hábitats de remansos en la mayoría de los tramos, solo en Lecho-Plano no mostró preferencias por algún hábitat en particular. Mientras que, la subclase Orthocladiinae mostró preferencias por los hábitats de rápidos como ya se indicó.

*Hexacylloepus*, un género de la familia Elmidae (Coleoptera), como tendencia general no mostró preferencias por algún hábitat en particular en la mayoría de los tramos, no obstante en el tramo Lecho-Plano fue significativamente abundante en los remansos. Shepard & Aguilar (2010) expusieron que este género es característico de hábitats con predominio de arena y grava, sustrato típico de los remansos o de hábitats heterogéneos.

Por último, Coenagrionidae tampoco mostró preferencia por un hábitat en particular en la mayoría de los tramos a excepción de Escalón-Remanso donde tendió a abundar en los hábitats de aguas lentes a moderadas. Un resultado similar obtuvieron Roque & Trivhino-Strixino 2001). No obstante, la mayoría de las investigaciones en ríos neotropicales señalan que el Orden Odonata es característico de los hábitats de remansos (Baptista *et al.* 2001, Buss *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2006).

### **3.4.3.3. Taxa sin preferencias por algún tipo de hábitats.**

La evaluación de la composición taxonómica también evidenció el aporte, a la diferenciación entre hábitats, de aquellos géneros o taxa que no parecieron tener preferencias por ningún hábitat en particular. La mayoría de estos taxa corresponden a Trichoptera (*Helicopsyche*, *Marilia* y *Xyphocentron*), Diptera (Tanytarsiini y Ceratopogonidae) y Acari (Hydracarina).

*Helicopsyche* evidenció similares densidades entre hábitats en todos los tramos evaluados, y muy pocos individuos se colectaron en el tramo Rápidos-Remansos del río Guáquira. En los estudios precedentes los resultados son contrastantes, por un lado nuestros resultados avalan a los obtenidos por Fidelis *et al.* (2006), quienes observaron, en un río de Brasil, que *Helicopsyche* no mostró preferencias por un tipo de hábitat en particular, no obstante por otro lado, para Silveira *et al.* (2006) y Bispo & Oliveira (2007), este género tendió a abundar en rápidos de un río de Brasil y según Baptista *et al.* (1998) prefiere los cantos rodados. Finalmente, Buss *et al.* (2004) encontraron que el género tendía a ser abundante en hábitats de remansos de un río de Brasil.

*Marilia* tampoco mostró preferencias por un hábitat particular a lo largo de los cuatro tramos, resultado que apoya a Fidelis *et al.* (2006) que también evidenciaron similares densidades entre hábitats para este taxa. No obstante, Bispo & Oliveira (2007) observaron altas densidades en hábitats de rápidos y Henriques *et al.* (2010) expusieron que *Marilia* parecía tener preferencias los hábitats de corrientes moderadas donde abundaba la grava.

*Xyphocentron* fue otro género de tricópteros que evidenció similares densidades entre hábitats en los cuatro tramos evaluados, no obstante no se encontró información sobre el género, en los estudios precedentes que permitiera realizar las comparaciones respectivas.

Las evidencias obtenidas sobre la variación de la densidad taxaspecífica, entre hábitats o unidades del cauce, revelan que un atributo biológico tan global como la densidad total de una comunidad particular, puede no evidenciar diferencias entre tramos o entre hábitats, ya que la misma incluye la abundancia de de taxa con preferencias tanto particulares por algún hábitat o como de taxa sin

preferencia alguna, en conjunto con la alta heterogeneidad del sustrato en el cual son colectados los organismos, es decir, mientras mas alta y parecida es la heterogeneidad entre hábitats más similares son los atributos biológicos, al realizar la comparación a estas escalas espaciales.

### **3.4.4. Comparación de Grupos Funcionales entre hábitats dentro de cada tramo.**

Las diferencias en la composición de Grupos Funcionales (GF) entre unidades de hábitats parecieron depender del tamaño del río, tal y como se observó en la evaluación de Grupos Funcionales a nivel de los tramos (capítulo 2). En el río Guáquira la composición de GF fue similar entre los tres hábitats ( $GF_{Re} = GF_{Co} = GF_{Ra}$  donde, Re son Remansos, Co son Correrderas y Ra son Rápidos) para los dos tramos Rápidos-Remansos y Lecho-Plano pertenecientes a este cuerpo de agua. Mientras que, en el río la Herrera, la composición de GF difirió principalmente entre los remansos y los rápidos ( $GF_{Re} \neq GF_{Ra}$ ) en ambos tramos, Escalón-Remanso y Cascada. No obstante para estos dos últimos tramos, los hábitats de correderas mostraron una composición intermedia entre la observada para remansos y rápidos, es decir, para el tramo Escalón-Remanso se cumplió que:  $GF_{Re} \neq (GF_{Co} = GF_{Ra})$ ; mientras que para el tramo Cascada los hábitats de correderas mostraron una composición similar a la de los remansos y los rápidos:  $GF_{Re} \neq GF_{Ra}$  pero  $GF_{Re} = GF_{Co}$  y  $GF_{Ra} = GF_{Co}$ .

En este orden de ideas, Roque & Trivhino-Strixino (2001), Buss *et al.* (2004) y Henriques *et al.* (2010) también observaron diferencias en la composición de Grupos Funcionales entre hábitats diferenciados por la hidráulica y la composición del sustrato tanto orgánico como inorgánico.

En los tramos del río Guáquira, los raspadores tendieron a ser el grupo dominante en los tres hábitats y sus densidades promedio tendieron a ser mayores en los hábitats de correderas y rápidos. Después de los raspadores, en orden decreciente dominaron los recolectores-ramoneadores y los depredadores; no obstante el porcentaje de contribución mostró cierta variación de acuerdo al tramo. Como tendencia general, la mayoría de los Grupos Funcionales tendieron a mostrar mayores densidades promedios en las correderas y rápidos a excepción de los recolectores-ramoneadores, los cuales evidenciaron densidades promedios altas en los remansos.

En el río Guáquira, los raspadores estuvieron integrados principalmente por *Trichorythodes*, seguido de *Leptohypes*, *Baetodes*, *Psephenops*, *Camelobaetidius*, *Glossosomatidae*, entre otros; mientras que los recolectores-ramoneadores estuvieron integrados por *Thraulodes*, *Baetidae*, *Chironomiinae*, *Tanytarsiini*, *Orthocladiinae*, entre otros; y los depredadores por *Anacroneuria*, *Tanypodinae*, *Palaemnema*, *Coenagrionidae*, odonatos en general, entre otros.

En los tramos del río la Herrera, el grupo funcional dominante fue el de los recolectores-ramoneadores mientras que, la distribución de la densidad promedio de los demás Grupos Funcionales varió entre tramos. En tal sentido, en Escalón-Remanso después de los recolectores-ramoneadores, dominaron los fragmentadores, raspadores, depredadores y por último recolectores-filtradores; mientras que en el tramo Cascada después de los recolectores-ramoneadores, dominaron los raspadores, seguidos de los recolectores-filtradores, depredadores y por último los fragmentadores. Como tendencia general la mayoría de los Grupos Funcionales mostraron las mayores densidades promedios en los hábitats de correderas y rápidos, no obstante, las densidades de los depredadores fueron

menos disimiles entre los hábitats y en el tramo Escalón-Remanso la densidad de los recolectores-ramoneadores fue mayor en los remansos.

En el río la Herrera los recolectores-ramoneadores estuvieron integrados por *Thraulodes*, *Farrodes*, *Helicopsyche*, Chironomiinae, Orthocladiinae O, entre otros; mientras que, los fragmentadores estuvieron integrados principalmente por *Anchitarsus*; los recolectores-filtradores por *Simulium*, *Leptonema* entre otros; los depredadores por *Anacroneuria*, Tanypodinae, *Palaemnema* y *Odonata* en general entre otros; y los raspadores por *Trichorythodes*, *Baetodes*, Glossosomatidae, *Psephenops*, entre otros.

En cada cuerpo de agua la distribución de los Grupos Funcionales a nivel de las unidades de hábitats pareció apoyar la hipótesis propuesta por el concepto de continuo del río “CCR” (Vannote *et al.* 1980), tal como se observó a nivel de los tramos (capítulo 2). Por un lado, en las tres unidades de hábitats presentes en los tramos del río Guáquira se mantuvo la distribución predicha por Vannote *et al.* (1980), según la cual los Grupos Funcionales deberían expresar la siguiente distribución en ríos de tercer orden u orden medio, es decir, los raspadores serían los mas abundantes seguidos de los recolectores, depredadores y por último los fragmentadores. Por otro lado, en el río la Herrera particularmente en el tramo Escalón-Remanso, fue donde se pudo evidenciar la predicción de Vannote *et al.* (1980), en cuanto a que en los ríos de primer orden deben dominar los recolectores y fragmentadores, seguidos de los raspadores y por último los depredadores, por el contrario el tramo Cascada no siguió dicha hipótesis. En tal sentido, nuestros resultados avalan las observaciones de Roque & Trivinho-Strixino (2001) según las cuales, la distribución porcentual de Grupos Funcionales en los hábitats de rápidos de un río de Brasil, se asemejó a la hipótesis del CCR.

La distribución de los Grupos Funcionales en el tramo Cascada del río la Herrera, también fue observada por Crisci-Bispo *et al.* (2007), para un río de tercer orden de Brasil, y la distribución observada en los tramos del río Guáquira fue casi similar a la observada por Crisci-Bispo *et al.* (2007), para un río de segundo orden.

La mayor densidad promedio de Grupos Funcionales tendió a observarse en las aguas de corrientes moderadas a rápidas. En este sentido, los hábitats que retienen mayor cantidad de materia orgánica particulada, ya sea gruesa o fina, y velocidades de corrientes moderadas tienden presentar una mayor densidad de Grupos Funcionales (Callisto *et al.* 2001).

### **3.5. CONCLUSIONES**

La composición taxonómica de los grupos de macroinvertebrados evaluados en este estudio mostró una distribución espacial particular para cada unidad de hábitat, siendo la tendencia general el encontrar estructuras comunitarias diferentes entre los rápidos y los remansos, mientras que las correderas parecieron evidenciar composiciones intermedias entre los dos primeros. Estos resultados apoyaron las investigaciones precedentes a escala del hábitat, las cuales han verificado la importancia de los hábitats como parches cuasidiscretos, bien definidos por las variables hidráulicas y del sustrato orgánico e inorgánico, y que en tal sentido regulan la variación espacial de las comunidades bentónicas.

No obstante, aun cuando se observaron diferencias entre hábitats, las mismas también parecieron ser dependientes de la hidrogeomorfología de los tramos, esto es, del tamaño del río, el confinamiento, la capacidad de transporte del sedimento o probablemente del gradiente de pendiente, entre otros.

Los atributos biológicos de las comunidades tales como la densidad, riqueza y diversidad, evidenciaron la importancia de la hidrogeomorfología del tramo sobre la organización de las comunidades bentónicas a escala del hábitat, ya que los mismos no exhibieron patrones de diferenciación constantes a lo largo de todos los tramos. En este sentido, los procesos hidrogeomorfológicos al afectar el transporte y deposición de la materia orgánica, la organización espacial de los diferentes tamaños del sustrato inorgánico, además de los gradientes de velocidad y profundidad que se expresan en los diferentes tipos de habitats que conforman el lecho de los tramos, deben por lo tanto afectar la distribución espacial de las comunidades a escala del hábitat. En resumen, la estructura organizativa de las comunidades responde tanto a las variables abióticas locales como a los procesos hidrogeomorfológicos que operan a mayor escala.

Lo descrito anteriormente se refleja en el hecho de que las diferencias entre hábitats, tanto de las densidades totales de macroinvertebrados, Ephemeroptera y Trichoptera como de las densidades taxa-específicas, no fueron consistentes a lo largo de los cuatro tramos.

Como excepción por un lado el único atributo biológico que evidenció diferencias consistentes entre hábitats en la mayoría de los tramos, de acuerdo a la comunidad de macroinvertebrados evaluada, fue la diversidad la cual tendió a ser significativamente alta en los hábitats de correderas y rápidos. Por otro lado, el único tramo que evidenció diferencias entre hábitats en la mayoría de los atributos biológicos fue el tramo Cascada del río la Herrera. En tal sentido, la densidad, la riqueza y la diversidad tendieron a ser significativamente alta en los hábitats de rápidos, de dicho tramo. Una explicación a esta variación consistente se sustenta en el hecho de que los hábitats de remansos susceptibles de ser muestreado con la

malla Surber correspondía a las orillas de los pozos que se forman después de las caídas de agua y en tal sentido en dichas orillas predominaba arena y arcilla y en menor medida grava y cantos rodados, condición pudo haber maximizado las diferencias entre hábitats, de los atributos biológicos.

Al evaluar las densidades taxa-específicas fue posible evidenciar más diferencias entre hábitats que al evaluar la densidad total por cada comunidad de macroinvertebrados, efemerópteros y tricópteros. En tal sentido, se identificaron por un lado, un mayor número de taxa exclusivos y/o que tendieron a preferir los hábitats de rápidos, tales como: *Baetodes*, *Thraulodes*, *Leptonema*, *Smicridea*, *Chimarra*, *Anacroneuria*, *Simulium*, *Orthocladiinae*, *Macrelmis*, *Austrolimnius* y *Anchitarsus*, entre otros; por otro lado, un menor número de taxa exclusivos de remansos o que tendieron a preferirlos, tales como: *Trichorythodes*, *Farrodes*, *Tanypodinae* y *Polyplectropus*, entre otros; y finalmente un grupo de taxa que no evidenciaron preferencia por algún hábitat en particular, tales como: *Xyphocentron*, *Marilia*, *Helicopsyche*, *Chironomiinae*, *Tanytarsiini*, *Ceratopogonidae* e *Hydracarina*, entre otros.

Un atributo biológico tan global como la densidad total de una comunidad particular, puede no mostrar diferencias entre tramos o entre hábitats debido a factores tales como: 1) la heterogeneidad del sustrato que mientras mayor es, más parecida son las comunidades entre hábitats o entre tramos, y/o 2) las preferencias particulares por determinados hábitats, de los numerosos taxa incluidos dentro de dicho atributo.

En cuanto a la composición de grupos funcionales, las diferencias entre hábitats solo fueron observables en los tramos del río la Herrera, donde la distribución de los grupos pareció seguir la hipótesis del concepto del continuo del

rio, particularmente en el tramo Escalón-Remanso. En los hábitats del tramo Escalón-Remanso dominaron los recolectores-ramoneadores seguidos de fragmentadores, raspadores, depredadores y recolectores-filtradores; mientras que en los hábitats de los tramos del Guáquira dominaron los raspadores, seguidos de los recolectores-ramoneadores, depredadores, recolectores-filtradores y fragmentadores. El único grupo funcional que abundó en remansos fue el de los recolectores-ramoneadores, los restantes tendieron a ser abundantes en las aguas moderadas a rápidas.

### 3.6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan D.J. & M.M. Castillo 2007. Stream Ecology: Structure and function of running waters. 2th. Edition. Springer.
- Baptista D.F., Dorvillé L.F. M., Buss D.F., Nessimian J.L. & L.H.J. Soares. 1998. Distribuição de comunidades de insetos aquáticos no gradiente longitudinal de uma bacia fluvial do sudeste brasileiro. Pp. 191-207. In: Nessimian, J. L. & A. L. Carvalho. E. (Eds). Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis. Vol. V. PPGE-UFRL. Rio de Janeiro, Brasil.
- Baptista D.F., Dorvillé L.F.M., Buss, D.F. & J.L. Nessiamian. 2001. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. Revista Brasileira de Biologia. 61(2):295-304.
- Baptista D.F., Buss D.F., Dias L.G., Nessimian J.L., Da Silva E.R., De Moraes-Neto A.H.A., de Carvalho S.N., De Oliveira M.A. & L.R. Andrade. 2006. Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. Annales of Limnologie - International Journal of Limnology. 42(2): 87-96.
- Benda L., Poff N.L., Miller D., Dunne T., Reeves G., Pess G. & M. Pollock. 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine hábitats. BioScience. 54(5):413-427.
- Bispo P.C. & L.G. Oliveira. 2007. Diversity and structure of Ephemeroptera, Plecoptera (Insecta) assemblages from riffles in mountain stream of central Brazil. Revista Brasileira de Zoologia. 24(2): 283-293.
- Bisson P.A., Montgomery D.R. & J.M. Buffington. 2006. Valley segments, stream reaches, and channel units. Chap. 2. Pp 24-49. In: Hauer F.R. & G.A. Lamberti (Eds.). Methods in Stream Ecology. 2th. Edition. Elsevier.

- Bonada N., Rieradevall M., Prat N. & V.H. Resh 2006. Benthic macroinvertebrate assemblages and macrohabitat connectivity in Mediterranean-climate streams of northern California. *Journal of North American Benthological Society*. 25(1):32-43.
- Bonada N., Rieradevall M., Dallas H., Davis J., Day J., Figueroa R., Resh V.H. & N. Prat. 2008. Multi-scale assessment of macroinvertebrate richness and composition in Mediterranean-climate rivers. *Freshwater Biology*. 53:772-788.
- Boyero L. & R. Bailey. 2001. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. *Hydrobiologia*. 464:219-225.
- Boyero L. & J. Bosch. 2004. The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hydrobiologia*. 524:125-132.
- Brooks A.J., Haeusler T., Reinfelds I. & S. Williams. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*. 50:331-344.
- Brown A.V. & K.B. Brown. 1984. Distribution of insects within of streams. *Freshwater Invertebrates Biology*. 3(1):2-11.
- Brown. A.V & P.P. Brussock. 1991. Riffle-pool geomorphology disrupts longitudinal patterns of stream benthos. *Hydrobiologia*. 220:109-117.
- Buss D.F., Baptista D.F., Nessimian J.L. & M. Egler. 2004. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia*. 518:179-188.
- Callisto M., Moreno P. & F. Barbosa. 2001. Hábitat diversity and benthic functional trophic groups at Serra do Cipó, Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 61(2):259-266.
- Carter J.L. & S.V. Fend. 2001. Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. *Hydrobiologia*. 459: 187-200.
- Chará-Serna A.M., Chará J.D., Zúñiga M.C.; Pedraza G.X. & L.P. Giraldo. 2010. Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana *Universitas Scientiarum*. 15(1):27-36.
- Chará-Serna A.M., Chará J.D., Zúñiga M.C., Pearson R.G. & L. Boyero. 2012. Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Annales of Limnologie - International Journal of Limnology*. 48(2):139-144.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18:117-143.
- Cordeiro S.P., Hamada N. & R.L. Ferreira-Keppler. 2014. Caracterização morfológica do ovos de insetos aquáticos e seus habitats na Amazônia Central, Brasil. Cap. 4. Pp 51-68. In: Hamada N., Nessimian J.L. & R. Barbosa (Eds.): *Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomía, biología e ecolología*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). 724pgs.
- Crisci-Bispo V.L., Bispo P.C. & C.G. Froehlich. 2007. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in two Atlantic rainforest streams, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 24(2):312-314.
- Cummins K.W., Merritt R.W. & P.C.N Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected stream and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40(1):69-89.

- Domínguez. E. & H. Fernández. 2001. *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos Sudamericanos*. Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Tucumán. Serie: Investigaciones de la UNT. Subserie Ciencias exactas y naturales. Editorial universitaria de Tucumán. Tucumán, Argentina. 237 pp.
- Domínguez E., Molineri C., Pescador M.L., Hubbard M.D. & C. Nieto. 2006. Ephemeroptera of South America. En: Adis J., Arias J.R., Rueda-Delgado G. & K.M. Wantzen (Eds.): Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA Series) Vol 2. Pensoft, Sofía-Moscow, 644 p.
- Elosegui A., Díez J. & M. Mutz. 2010. Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*. 657: 199-215.
- Fenoglio S., Bo T. & M. Cucco. 2004. Small-scale macroinvertebrate distribution in a riffle of a neotropical rainforest stream (Río Bartola, Nicaragua). *Caribbean Journal of Science*. 40(2):253-257.
- Fernández H .& E. Domínguez. 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos Sudamericanos. Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Tucumán. Serie: Investigaciones de la UNT. Subserie Ciencias exactas y naturales. Editorial universitaria de Tucumán. Tucumán, Argentina. 237 pp.
- Fidelis L., Nessimian J.L.& N. Hamada. 2008. Distribuição espacial de insetos aquáticos em igarapés de pequena ordem na Amazônia Central. *Acta Amazonica*. 38(1):127-134.
- Fisher S.G., Heffernan J.B., Sponsoller R.A. & J.R. Welter. 2007. Functional ecomorphology: feedback between form and function in fluvial landscape ecosystem. *Geomorphology*. 89:84-96.
- Francischetti C.N., Da-Silva E.R., Salles F.F. & J.L. Nessimian. 2004. A Efemeropterofauna (Insecta: Ephemeroptera) do trecho ritral inferior do Rio Campo Belo, Itatiaia, RJ: composição e mesodistribuição. *Lundiana*. 5:33-39.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E. & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework from hábitat classification: viewing stream in a watershed context. *Environmental Management*. 10(2):199-214.
- Froehlich C.G. & L.G. Oliveira. 1997. Ephemeroptera and Plecoptera nymphs from riffles in low-order streams in southeastern Brazil. In: Landolt P. & M. Sartori (Eds.): Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systmatics. MTL, Fribourg.
- Gallo L., De Filippis A., Memotero A., Voelz N. & L. Lucadano. 2010. Assessment of the effects of hydrological variations on macrobenthic communities in pools and riffles of Mediterranean stream. *Environmental Monitoring Assessment*. 166:125-137.
- Hammer O., Harper D.A.T. & D.P Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontogia Electronica*. 4(1):9pp.
- Hawkins C.P., Kershner J. L., Bisson P.A., Bryant M.D., Decker L.M., Gregory S.V., McCullough D.A., Overton C.K., Reeves G.H., Steedman R.J. & M.K. Young. 1993. A hierarchical approach to classifying stream hábitat features. *Fisheries*. 18:3-12.

- Heckman C.W. 2006. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Anisoptera. Springer. 725 pgs.
- Heckman C.W. 2008. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Zygoptera. Springer + Business Media B. V. 687 pgs.
- Henriques A.L. & J.L. Nessimian. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatics insects communities in Serra da Bocaina stream, southeastern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensa*. 22(4):424-441.
- Hoover T.M., Richardson J.S. & Y. Noboru. 2006. Flow-substrate interactions create and mediate leaf litter resource patches in streams. *Freshwater Biology*. 51:435-447.
- Jowett I.G. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle hábitats from physical measurements. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 27:241-248.
- Kobayashi S. & T. Kagaya. 2002. Differences in litter characteristics and macroinvertebrate assemblages between litter patches in pools and riffles in a headwater stream. *Limnology*. 3:37-42.
- Kobayashi S. & T. Kagaya. 2005. Across-reach consistency in macroinvertebrate distributions among litter patch types in Japanese headwater streams. *Hydrobiologia*. 543: 135–145.
- Lancaster J. & A.G. Hildrew. 1993 Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of North America Bentholological Society*. 12:385-393.
- Lind P.R., Robson B.J. & B.D. Mitchell. 2006. The influence of reduced flow during a drought on patterns of variation in macroinvertebrates assemblages across a spatial hierarchy in two lowland rivers. *Freshwater Biology*. 51:2282-2295.
- Logan P. & M.P. Brooker. 1983. The macroinvertebrate faunas of riffles and pools. *Water Research*. 17(3):263-270.
- Manzo V. & M. Archangelsky. 2008. A key to the known larvae of South American Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea), with a description of the mature larva of *Macrelmis saltensis* Manzo. *Annales of Limnologie - International Journal of Limnology*. 44 (1):63-74.
- McCulloh D.L. 1986. Benthic macroinvertebrate distributions in the riffle-pool communities of two east Texas stream. *Hydrobiologia*. 135:61-70.
- Meitzen K.M., Doyle M.W., Thoms M.C. & C.E. Burns. 2013. Geomorphology within the interdisciplinary science of environmental flows. *Geomorphology*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.03.013>. Fecha de descarga: 07-11-2013.
- Merritt R.W., Resh V.H. & K.W. Cummins 1996. Collecting, sampling, and rearing methods for aquatic insect. Pp 12-28. In: Merritt R.W. & K.W. Cummins. (Eds). An introduction to the aquatic insects of North America. 3th. Edition. Kendall/Hunt Publishing Company.
- Minshall W.G. 1984. Aquatic insect-substratum relationships. Pp. 358-400. In: Resh V. H. & D.M. Rosenberg (Eds.). *The Ecology of aquatic insects*. New York, USA: Praeger Publisher.

- 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.
- Montgomery D.R & J.M. Buffington. 1997. Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *GSA Bulletin*. 109(5):596-611.
- Parson M., Thoms M.C. & H. Norris. 2003. Scales of Macroinvertebrate Distribution in Relation to the Hierarchical Organization of RiverSystems. *Journal of the North American Benthological Society*. 22(1):105-122.
- Pérez. B. & S. Segnini. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino. *Entomotrópica*. 20(1):49-57.
- Pérez C. 2004. Técnicas de análisis multivariantes de datos. Pearson, Prentice Hall. España. 672p.
- Poole G.C. 2010. Stream hydrogeomorphology as a physical science basis for advances in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society*. 29(1):12-25.
- Ramírez A. & P.E. Gutierrez-Fonseca. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*. 62(Suppl. 2):155-167.
- Rempel L.L., Richardson J.S. & M.C. Healey. 2000. Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology*. 45:57–73.
- Romero R., Ceneviva-Bastos M., Baviera G. & L. Casatti. 2013. Community structure of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in Cerrado streams of Paraguay, Paraná, and São Francisco river basins. *Biota Neotropica*. 13(1):97-107.
- Roque F. & S. Trivinho-Strixino. 2001. Benthic macroinvertebrates in mesohábitats in different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos- SP). *Acta Limnologica Brasiliensis*. 13(2):69-77.
- Rosenberg, D.M. & V. H. Resh (Eds.). 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman and Hall, New York, New York. 488 pp.
- Rosgen D.L. 1994. A classification of natural rivers. *Catena*. 22(3):169-199.
- Shepard W.D. & Aguilar C. 2010. Estudio preliminar de las familias de escarabajos acuáticos Dryopidae, Elmidae, Lutrochidae y Psephenidae conocidos de Paraguay (Coleoptera: Byrrhoidea). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay*. 16(1): 30-42.
- Silveira M.P., Buss D.F., Nessimian J.L. & D.F. Baptista. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*. 66(2B):623-632.
- Statzner B., Gore J.A. & V.H. Resh. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of North American Benthological Society*. 7:307-360.
- Statzner B. & B. Higler 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*. 16:127-139.

- Thorp J.H., Thoms M.C. & M.C. Delong. 2006. The riverine ecosystems synthesis biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 22:123-147.
- Thoms M.C. & M. Parson. 2002. Ecomorphology: an interdisciplinary approach to riverine science. The structure function and management implications of fluvial sedimentary systems (Proceedings of an international symposium held at Alice Springs, Australia, September 2002. IAHS Publ. no. 276.
- Tomanova S., Goitia E. & J. Helesic. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*. 556:251–264.
- Valverde A.C. & M.I. Abelando. 2006. Caracterización de los estados preimaginales de *Protoptila dubitans* y *Protoptila misionensis* (Trichoptera: Glossosomatidae). *Revista de la Sociedad de Entomología de Argentina*. 65(3-4):11-17.
- Vannote, R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 37:130-137.
- Wallace J.B. & J.R. Webster. 1996. The role of macroinvertebrate in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*. 41:115-139.
- Wiggins G.B. 1996. Larvae of the North America caddisfly genera (Trichoptera). Second ed. University of Toronto Press, London. xiii + 457 pp.
- Yule C.M. 1996. Spatial distribution of the invertebrate fauna of an aseasonal tropical stream on Bougainville Island, Papua New Guinea. *Archivos Fur Hydrobiolgie*. 137:227-249.
- Zuñiga M.C., Molineri C. & E. Domínguez. 2004. El orden Ephemeroptera (Insecta) en Colombia. Cap. 2. Pp 17-42. In: Fernandez F., Andrade G. & G. Amat (Eds.): Insectos de Colombia volumen 3, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias.

## RECOMENDACIONES

A partir de los resultados obtenidos se han generados nuevas interrogantes que pueden ser respondidas en futuros proyectos enmarcados dentro de la temática que contextualizó a esta investigación. En tal sentido se proponen las siguientes recomendaciones con miras a direccionar investigaciones futuras que busquen responder interrogantes relacionadas a los patrones de distribución espacial y temporal de la estructura organizativa de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en diferentes arreglos hidrogeomorfológicos de los cauces de ríos neotropicales:

- 1.- A escala espacial, se propone evaluar diferentes tipos de tramos dentro de un mismo cauce o cuerpo de agua, el cual cuente con diferentes arreglos hidrogeomorfológicos a lo largo de su recorrido, y que por supuesto sean de fácil acceso a los investigadores. Esto permitirá verificar si los resultados obtenidos en esta investigación no fueron afectados por la evaluación de dos ríos de diferente orden o tamaño (río Guáquira y río la Herrera).
- 2.- A una escala mas fina como la del hábitat o unidades del cuace se propone discriminar entre los rápidos y remansos, utilizando además de las variables hidráulicas y la heterogeneidad del sustrato inorgánico que los caracterizan, la abundancia de hojarasca, dado que en otras investigaciones, particularmente en ríos de Brasil, se ha detectado que no solo la hidráulica de los hábitats sino también la calidad alimentaria del sustrato orgánico, tienen un efecto regulador sobre las distribución espacial de las comunidades bentónicas.
- 3.- También se propone a escala del hábitat llevar a cabo estudios comparativos que evalúen la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos entre los diferentes tipos de hábitats de aguas rápidas o de aguas lentas,

establecidos en los niveles mas específicos de discriminación propuestos por Hawkins *et al.* (1993), con el propósito de verificar si esta clasificación es útil para evaluar la distribución espacial de los macroinvertebrados a niveles de resolución mas específicos.

4.- A escala temporal por un lado, se propone aumentar el intervalo de muestreo a un frecuencia mensual, para garantizar un estudio anual que incluya la colecta de macroinvertebrados y toma de datos ambientales cada mes; por otro lado, se propone comparar interanualmente los resultados obtenidos con miras a corroborar si los patrones de distribución espacial observados en la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos son consistentes año a año.

5.- También se propone aumentar el esfuerzo de identificación de géneros y de ser posibles especies, dado que las diferencias entre tramos y entre hábitats observadas en este estudio, en función de atributos biológicos tales como la densidad y la composición taxonómica, parecen ser taxa-específicos. No conforme, un mayor esfuerzo de resolución taxonómica aportará información nueva para la biodiversidad, tal como se evidenció en este estudio, en el cual se lograron identificar un número importante de géneros y/o especies de Ephemeroptera y Coleoptera que a la fecha no han sido formalmente registrados para Venezuela.

6.- Publicar formalmente mediante artículos en revistas arbitradas e indexadas, los nuevos registros de especies identificadas en este tipo de investigaciones netamente ecológicas, ya que por lo general no se formalizan dichos registros. El compromiso a este respecto permitirá la consolidación de las bases de datos sobre biodiversidad de insectos acuáticos para el país y la ampliación de los registros geográficos, entre otros.

7.- Ampliar este tipo de investigaciones a otras cuencas con miras a verificar si los patrones de distribución espacial, a nivel de tramos y hábitats, se mantienen a una escala regional.

8.- Desarrollar futuras investigaciones que permitan responder si la hidrogeomorfología repercute sobre el biomonitoring o bioevaluación de la calidad del agua mediante el uso de macroinvertebrados bentónicos, es decir, si las métricas bióticas varían no únicamente por los cambios de la calidad química del agua si no por otros factores como los arreglos físicos y la composición del sustrato orgánico e inorgánico en conjunto con la hidráulica.

## **APENDICE A: DISEÑO DEL MUESTREO PARA LAS ESCALAS ESPACIALES DEL TRAMO Y EL HÁBITAT EN LAS CUALES SE TOMARON LOS DATOS ABIÓTICOS Y BIÓTICOS.**

Nivel 1: sección de los tipos de tramos; Nivel 2: división de la sección en tres subsecciones de 25m cada una; Nivel 3: condiciones de corriente encontradas; Nivel 4: Tres unidades de canal o hábitat por condición de corriente; Nivel 5: tres unidades de muestras integradas en una muestra por unidad de canal (para evaluación a nivel del hábitat). Nivel 6: promedio de las muestras de remansos, correderas y rápidos en una sola muestra por subsección (para evaluación a nivel del tramo).

Nivel 1	Nivel 2 (subsección)	Nivel 3 (condición de corriente)	Nivel 4 (unidad del canal o hábitat)	Nivel 5 (muestra por hábitat/subsec ción)	Nivel 6 (muestra/ tramo)	
sección de 75m en un tramo	1 (0-25)m	remansos	Unidad de muestra 1	1	1	
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
		correderas	Unidad de muestra 1	2		
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
		rápidos	Unidad de muestra 1	3		
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
	2 (25-50)m	remansos	Unidad de muestra 1	1	2	
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
		correderas	Unidad de muestra 1	2		
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
		rápidos	Unidad de muestra 1	3		
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
	3 (50-75)m	remansos	Unidad de muestra 1	1	3	
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
		correderas	Unidad de muestra 1	2		
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			
		rápidos	Unidad de muestra 1	3		
			Unidad de muestra 2			
			Unidad de muestra 3			

Total de muestras colectadas = 40 (RR) + 54 (LP) + 61 (EP) + 56 (C)= 211 muestras

RR= Rápidos-Remansos; LP= Lecho-Plano; EP= Escalón-Pozo; C= Cascada

## APENDICE B: CARACTERIZACIÓN HIDROGEOMORFOLÓGICA Y FISICOQUÍMICA DE LOS TRAMOS

ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE SIMILITUD (SIMPER) EN LA COMPARACIÓN DE **TODOS LOS TRAMOS** DE LOS RÍOS GUÁQUIRA Y LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE **TODAS LAS VARIABLES ABIÓTICAS**.

Variable	Disimilitud promedio	% contribución	% Acumulado	Promedio en RR	Promedio en LP	Promedio en ER	Promedio en C
Ancho (cm)	20,890	53,240	53,240	813,000	1160,000	365,000	382,000
Materia Orgánica Gruesa en Remansos (g/m <sup>2</sup> )	8,058	20,540	73,780	98,100	223,000	248,000	109,000
Velocidad en el medio del cauce (cm/s)	3,576	9,114	82,890	104,000	50,900	64,300	34,100
Velocidad promedio (cm/s)	2,668	6,800	89,690	90,100	50,000	40,700	20,900
Materia Orgánica Fina en Remansos (g/m <sup>2</sup> )	1,014	2,583	92,280	13,600	25,500	28,100	30,800
Profundidad en el medio del cauce (cm)	0,730	1,861	94,140	25,200	9,940	10,100	24,700
Profundidad promedio (cm)	0,627	1,599	95,740	24,900	11,900	9,020	22,600
Materia Orgánica en Suspensión (mg/L)	0,616	1,570	97,310	9,310	14,800	9,240	9,720
Saturación de Oxígeno Disuelto (%)	0,505	1,286	98,590	88,200	88,900	86,000	86,900
Nitratos (ppm)	0,176	0,449	99,040	4,830	4,180	5,440	5,470
Sulfatos (ppm)	0,170	0,433	99,480	9,110	10,700	9,280	8,860
Turbidez (NTU)	0,059	0,150	99,630	2,030	2,550	2,440	2,950
Caudal (m <sup>3</sup> /s)	0,045	0,114	99,740	1,630	1,020	0,172	0,093
Concentración de Oxígeno Disuelto (mg/L)	0,044	0,112	99,850	7,330	7,280	7,220	7,300
pH	0,032	0,080	99,930	7,450	7,450	7,170	7,260
Fosfatos (ppm)	0,023	0,060	99,990	1,040	1,130	1,000	1,070
Conductividad (mS)	0,003	0,007	100,000	0,214	0,261	0,171	0,163
Nitritos (ppm)	0,001	0,002	100,000	0,015	0,013	0,019	0,017

## APENDICE C: CARACTERIZACIÓN COMUNITARIA A NIVEL DE LOS TRAMOS

ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE SIMILITUD (SIMPER) EN LA COMPARACIÓN ENTRE **TODOS LOS TRAMOS**, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS.

Taxon	Disimilitud promedio	% contribución	% acumulado	Densidad Promedio en RR	Densidad Promedio en LP	Densidad Promedio en ER	Densidad Promedio en C
<i>Trichorythodes</i>	9,5360	13,6300	13,6300	<b>539,0000</b>	71,9000	11,9000	9,6100
<i>Psephenops</i>	5,8920	8,4220	22,0500	36,6000	<b>223,0000</b>	31,3000	25,2000
<i>Traverhypthes</i>	4,1040	5,8660	27,9200	84,6000	58,6000	23,8000	38,8000
<i>Anchitarsus</i>	3,2170	4,5980	32,5200	10,4000	26,7000	<b>76,9000</b>	16,3000
<i>Chironomiinae</i>	2,5510	3,6460	36,1600	38,6000	32,7000	25,0000	38,3000
<i>Tanytarsiini</i>	2,3900	3,4160	39,5800	92,0000	29,7000	21,6000	15,6000
<i>Simulium</i>	2,2340	3,1930	42,7700	3,3200	11,6000	14,2000	<b>47,0000</b>
<i>Tanypodinae</i>	1,9990	2,8570	45,6300	50,2000	27,8000	24,9000	18,9000
<i>Austrolimnius</i>	1,8060	2,5820	48,2100	24,4000	55,4000	1,2000	0,6290
<i>Gasteropoda RSO</i>	1,7650	2,5230	50,7300	0,0000	11,4000	6,4800	<b>50,7000</b>
<i>Thraulodes</i>	1,6980	2,4270	53,1600	24,9000	48,7000	16,5000	16,0000
<i>Orthocladiinae O</i>	1,6610	2,3740	55,5300	13,0000	22,1000	14,1000	35,0000
<i>Orthocladiinae ALD</i>	1,6020	2,2900	57,8200	12,0000	55,9000	12,2000	9,1100
<i>Anacroneuria</i>	1,5070	2,1540	59,9800	23,0000	41,3000	9,8500	13,8000
<i>Ca. edmundsi</i>	1,4030	2,0050	61,9800	20,0000	34,8000	1,2400	0,0571
<i>Glossosomatidae</i>	1,3750	1,9660	63,9500	12,9000	32,2000	2,8400	18,7000
<i>Farrodes</i>	1,2960	1,8520	65,8000	16,8000	27,3000	18,0000	13,6000
<i>Baetodes</i>	1,2270	1,7530	67,5500	3,4200	24,3000	7,4900	17,6000
<i>Leptohypes</i>	1,1650	1,6650	69,2200	22,7000	25,4000	3,3500	0,7050
<i>Baetidae</i>	1,1570	1,6530	70,8700	18,6000	20,2000	12,9000	8,1000
<i>Hydracarina</i>	1,0950	1,5650	72,4400	18,0000	9,8600	18,5000	13,3000
<i>Macrelmis</i>	1,0740	1,5350	73,9700	8,6600	25,1000	10,0000	10,0000
<i>Chironomiidae pupa</i>	0,9765	1,3960	75,3700	18,9000	26,0000	7,1300	7,1600
<i>Smicridea</i>	0,9698	1,3860	76,7500	17,2000	17,1000	5,5800	8,8800
<i>Haplohypthes</i>	0,9675	1,3830	78,1400	36,0000	2,4400	6,1900	15,6000
<i>Marilia</i>	0,9608	1,3730	79,5100	23,3000	23,0000	5,1000	0,2710
<i>Palaemnema</i>	0,8341	1,1920	80,7000	4,4700	26,1000	8,2600	1,3300
<i>Leptonema</i>	0,8132	1,1620	81,8600	1,0500	11,4000	8,4200	11,6000
<i>Ceratopogonidae</i>	0,7863	1,1240	82,9900	18,7000	10,3000	6,7300	8,9700
<i>Hexacylloepus</i>	0,6789	0,9704	83,9600	35,9000	4,3800	0,2050	0,1290
<i>Coenagrionidae</i>	0,6341	0,9063	84,8600	7,1800	5,4000	10,7000	0,1670
<i>Helicopsyche</i>	0,6188	0,8844	85,7500	0,4140	8,5600	4,9000	12,4000
<i>Heterelmis</i>	0,6140	0,8776	86,6300	0,8950	6,3800	7,4600	10,1000
<i>Tipulidae</i>	0,5885	0,8412	87,4700	9,0400	14,9000	4,7600	3,7500
<i>Paracloeodes packawara</i>	0,5659	0,8089	88,2800	18,0000	0,7060	1,8300	0,0000

Megapodagrionidae	0,5308	0,7587	89,0300	2,4000	3,6200	9,1300	5,4800
<i>Varipes sancarlos</i>	0,4482	0,6406	89,6800	14,5000	0,1220	0,0000	0,0000
Orthocladiinae PC	0,4426	0,6327	90,3100	3,7300	4,5600	3,6800	7,3600
Elmidae Adulto	0,4407	0,6300	90,9400	5,0000	6,3300	4,5700	3,0000
<i>Polyplectropus</i>	0,4329	0,6187	91,5600	12,1000	2,9300	1,4100	0,1860
<i>Xyphocentron</i>	0,3704	0,5294	92,0900	8,8100	3,3100	1,6300	0,0810
<i>Phanocerus</i>	0,3526	0,5040	92,5900	1,9000	10,0000	1,7500	0,6900
<i>Corydalus</i>	0,3440	0,4917	93,0800	1,8000	1,8400	5,2000	4,8100
<i>Alisotrichia</i>	0,3288	0,4699	93,5500	1,3600	2,1100	1,8600	7,7300
<i>Neoelmis</i>	0,3151	0,4503	94,0000	6,7700	1,4600	2,0400	1,5200
<i>Chimarra SR</i>	0,2534	0,3621	94,3600	0,1000	2,2600	4,3800	1,2000
<i>Macronema</i>	0,2165	0,3095	94,6700	1,0700	2,4900	2,4800	3,3900
<i>Neotrichia</i>	0,2165	0,3095	94,9800	1,0700	2,4900	2,4800	3,3900
<i>Chimarra RP</i>	0,2149	0,3072	95,2900	4,3000	2,2400	0,6330	0,4860
<i>Hydroscapha</i>	0,2078	0,2971	95,5900	3,4800	0,0667	0,8140	1,4900
Chironomiinae CP	0,1948	0,2784	95,8700	1,3500	1,5800	2,8900	2,0400
Veliidae	0,1781	0,2546	96,1200	0,7570	2,6600	1,9700	1,8200
Muscoidea	0,1482	0,2119	96,3300	2,2400	0,8830	0,3760	0,0571
<i>Microcylloepus</i>	0,1320	0,1887	96,5200	3,1100	1,6100	0,1710	0,3860
Libellulidae	0,1301	0,1859	96,7100	0,8000	0,9890	2,3100	0,5900
Gomphidae G	0,1178	0,1683	96,8800	1,4100	1,4100	1,2600	0,5760
<i>Xenelmis</i>	0,1170	0,1672	97,0400	3,9100	3,0900	0,0810	0,0000
<i>Nectopsyche</i>	0,1112	0,1589	97,2000	0,0571	1,6000	1,8800	0,2190
<i>Wormaldia</i>	0,1075	0,1536	97,3600	1,1200	0,5610	1,7600	0,1860
Prosobranchia T	0,1023	0,1462	97,5000	0,1380	1,3200	1,6900	0,2330
plano	0,1015	0,1451	97,6500	0,0810	0,8940	1,7100	0,5380
Naucoridae	0,0987	0,1411	97,7900	2,8200	0,4220	0,0000	0,0000
Empididae	0,0887	0,1267	97,9100	0,6100	1,0500	0,8760	0,8710
<i>Brasilocaenis</i>	0,0862	0,1232	98,0400	1,0700	0,6440	0,7240	0,3330
<i>Hexanchorus</i>	0,0857	0,1225	98,1600	0,8710	2,5300	0,0571	0,0000
Hirudinea	0,0852	0,1217	98,2800	0,6290	0,6440	1,0700	0,1140
Forcipomyinae	0,0822	0,1175	98,4000	0,0000	0,8390	1,3000	0,5520
Prosobranchia CR	0,0812	0,1161	98,5200	0,0810	3,4900	0,0000	0,0000
<i>Oecetis</i>	0,0738	0,1055	98,6200	1,0700	1,0800	0,8290	0,6330
<i>Zumatrixchia</i>	0,0719	0,1028	98,7200	0,1140	0,6670	0,4430	1,4700
Pyralidae	0,0718	0,1026	98,8300	1,6900	0,7440	0,1710	0,5140
Dixidae	0,0696	0,0995	98,9300	0,0810	1,4400	0,7760	0,2760
<i>Euthyplocia</i>	0,0685	0,0978	99,0200	0,1380	0,2560	0,4480	1,0700
Staphilinidae	0,0670	0,0957	99,1200	0,0810	1,1800	0,3190	0,0000
Tabanidae	0,0578	0,0827	99,2000	0,3050	0,4830	0,2330	0,5620
Polythoridae	0,0515	0,0736	99,2800	0,0000	0,0000	0,5520	0,6430
<i>Polycentropus</i>	0,0428	0,0612	99,3400	0,6860	0,0000	0,1140	0,0000
Gerridae	0,0409	0,0584	99,3900	0,2670	0,3220	0,3330	0,3140
Dryopidae	0,0340	0,0486	99,4400	0,3330	0,1060	0,3950	0,1670
Calopterygidae	0,0320	0,0457	99,4900	0,4430	0,1330	0,0571	0,2570

Gomphidae P	0,0319	0,0455	99,5300	0,2140	0,1280	0,3570	0,1710
Nemata	0,0306	0,0438	99,5800	0,4900	0,4170	0,2760	0,1950
Austrotinodes	0,0285	0,0407	99,6200	0,0571	0,0000	0,2950	0,4860
Corduliidae	0,0246	0,0351	99,6500	0,2760	0,2610	0,4050	0,0000
<i>Phylloicus</i>	0,0239	0,0342	99,6900	0,0000	0,1330	0,6000	0,0000
Ceratopogonidae D	0,0229	0,0327	99,7200	0,0810	0,0667	0,0571	0,2900
Hydrophilidae	0,0216	0,0308	99,7500	0,0810	0,4280	0,1050	0,0571
Decapoda	0,0211	0,0301	99,7800	0,0571	0,0000	0,3430	0,0810
Oligochaeta	0,0192	0,0275	99,8100	0,4380	0,0000	0,0571	0,0571
Bivalvia	0,0184	0,0263	99,8400	0,0571	0,1220	0,1950	0,1240
Ephidridae	0,0180	0,0257	99,8600	0,0000	0,0000	0,1140	0,2760
Cladocera	0,0154	0,0220	99,8800	0,4900	0,0667	0,0476	0,2620
Perilestidae	0,0115	0,0165	99,9000	0,0810	0,0000	0,0571	0,1100
<i>Metricchia</i>	0,0102	0,0146	99,9100	0,0571	0,0000	0,0000	0,1670
Scirtidae	0,0097	0,0138	99,9300	0,0571	0,0000	0,1710	0,0000
Gasteropoda CNE	0,0076	0,0108	99,9400	0,0000	0,0556	0,1140	0,0000
Lampiridae	0,0075	0,0107	99,9500	0,0000	0,0556	0,1140	0,0000
Noctuidae	0,0072	0,0102	99,9600	0,0000	0,0667	0,0810	0,0667
<i>Oxyethira</i>	0,0065	0,0092	99,9700	0,0000	0,1330	0,0000	0,0810
Stratiomidae	0,0047	0,0067	99,9800	0,0571	0,0667	0,0810	0,0000
Athericidae	0,0044	0,0063	99,9800	0,0810	0,0000	0,0000	0,0000
Planorbidae	0,0040	0,0057	99,9900	0,0571	0,0667	0,0000	0,0000
Chaoboridae	0,0029	0,0041	99,9900	0,0000	0,0667	0,0000	0,0000
Dolichopodidae	0,0020	0,0028	99,9900	0,0000	0,0000	0,0571	0,0000
Lestidae	0,0020	0,0028	100,0000	0,0000	0,0000	0,0571	0,0000
Blephariceridae	0,0015	0,0022	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0476
<i>Hidroptila</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Macroveliidae	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Leucotrichia</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000

## APENDICE D: CARACTERIZACIÓN COMUNITARIA A NIVEL DE LOS HÁBITATS

### D.1. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE SIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO RÁPIDOS-REMANSOS (RR) DEL RÍO GUÁQUIRA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS.

Taxon	Disimilitud promedio	% contribución	% Acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Trichorythodes</i>	17,4400	22,7600	22,7600	150,0000	670,0000	447,0000
<i>Traverhypes</i>	4,1400	5,4040	28,1600	7,9200	37,8000	94,7000
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	3,6230	4,7290	32,8900	111,0000	31,6000	2,5300
<i>Tanytarsiini</i>	3,2150	4,1970	37,0900	4,8700	24,5000	127,0000
<i>Austrolimnius</i>	2,8510	3,7220	40,8100	112,0000	38,3000	7,5700
<i>Leptohypes</i>	2,6120	3,4090	44,2200	149,0000	4,3300	10,9000
<i>Anacroneuria</i>	2,5910	3,3820	47,6000	117,0000	26,9000	6,6600
<i>Tanypodinae</i>	2,4560	3,2050	50,8100	21,6000	18,7000	68,0000
<i>Psephenops</i>	2,2120	2,8880	53,7000	36,3000	54,2000	37,0000
<i>Thraulodes</i>	2,0250	2,6440	56,3400	57,0000	35,9000	16,6000
<i>Smicridea</i>	1,9510	2,5470	58,8900	108,0000	13,7000	4,3200
<i>Chironomiinae</i>	1,7220	2,2480	61,1300	11,4000	15,1000	51,0000
<i>Glossosomatidae</i>	1,5890	2,0750	63,2100	29,4000	35,3000	4,2700
<i>Baetidae</i>	1,5280	1,9940	65,2000	2,6400	12,6000	31,3000
<i>Varipes sancarlos</i>	1,4220	1,8560	67,0600	0,4960	25,3000	15,8000
<i>Marilia</i>	1,4180	1,8510	68,9100	11,4000	57,5000	12,9000
<i>Anchitarsus</i>	1,3480	1,7590	70,6700	55,6000	11,0000	3,5200
<i>OrthocladiinaeALD</i>	1,3210	1,7240	72,3900	33,5000	26,0000	3,8000
<i>Paracloeodes pakawara</i>	1,2520	1,6340	74,0300	0,4120	2,0200	31,0000
<i>Farrodes</i>	1,2490	1,6310	75,6600	3,6300	23,3000	15,2000
<i>Haplohyphes</i>	1,2460	1,6270	77,2800	1,4900	2,2100	56,5000
<i>Macrelmis</i>	1,1680	1,5240	78,8100	49,5000	7,7900	2,3900
<i>Hidracarina</i>	1,1200	1,4630	80,2700	8,5000	25,3000	19,7000
<i>Hexacylloepus</i>	1,0800	1,4100	81,6800	4,9600	6,3600	42,0000
<i>Chironomidae (pupa)</i>	0,9898	1,2920	82,9700	9,8900	13,8000	21,4000
<i>Ceratopogonidae</i>	0,8879	1,1590	84,1300	6,7700	23,0000	20,0000
<i>OrthocladiinaeO</i>	0,8807	1,1500	85,2800	28,0000	10,5000	12,8000
<i>Simulium</i>	0,7436	0,9706	86,2500	24,6000	0,7700	0,6050
<i>Xyphocentron</i>	0,7412	0,9675	87,2200	1,9800	13,7000	9,4400
<i>Coenagrionidae</i>	0,6974	0,9103	88,1300	5,9500	13,3000	5,8900
<i>Polyplectropus</i>	0,6847	0,8937	89,0200	7,3500	10,4000	13,7000
<i>Neoelmis</i>	0,6664	0,8699	89,8900	33,7000	5,2000	2,9700

<i>ChimarraRP</i>	0,6636	0,8662	90,7600	36,5000	1,1600	0,0000
<i>Baetodes</i>	0,6481	0,8460	91,6100	27,6000	0,7210	0,3300
<i>Elmidae Adulto</i>	0,5595	0,7303	92,3400	21,8000	5,3000	1,9800
<i>Tipulidae</i>	0,5348	0,6981	93,0300	7,9300	9,0500	9,8500
<i>Corydalus</i>	0,4688	0,6119	93,6500	13,2000	1,3500	0,1650
<i>OrthocladiinaePC</i>	0,4547	0,5935	94,2400	2,0600	10,0000	2,6400
<i>Palaemnema</i>	0,4171	0,5444	94,7800	11,9000	5,6300	3,8800
<i>Muscoidea</i>	0,2824	0,3686	95,1500	0,0000	0,2890	5,9300
<i>Phanocerus</i>	0,2815	0,3675	95,5200	3,8800	1,3500	2,0900
<i>Microcylloepus</i>	0,2568	0,3352	95,8600	11,4000	2,2600	1,9300
<i>Megapodagrionidae</i>	0,2325	0,3035	96,1600	6,4400	2,3100	2,4800
<i>Leptonema</i>	0,2128	0,2777	96,4400	4,0400	3,1300	0,0000
<i>Hydroscapha</i>	0,2048	0,2673	96,7000	0,0000	0,2400	3,8500
<i>Xenelmis</i>	0,1945	0,2539	96,9600	0,9910	2,0200	6,1100
<i>Naucoridae</i>	0,1752	0,2287	97,1900	0,0000	2,7000	3,3600
<i>Alisotrichia</i>	0,1414	0,1846	97,3700	2,9700	0,2890	2,3100
<i>Wormaldia</i>	0,1409	0,1840	97,5600	8,8400	0,0000	0,1370
<i>ChironomidaeCP</i>	0,1333	0,1739	97,7300	0,4960	3,4700	0,4960
<i>Pyralidae</i>	0,1319	0,1722	97,9000	0,0000	3,0800	2,1500
<i>Brasilocaenis</i>	0,1283	0,1674	98,0700	2,9700	0,2890	0,7700
<i>Hexanchorus</i>	0,1166	0,1522	98,2200	2,9700	1,5400	0,3300
<i>Neotrichia</i>	0,1091	0,1425	98,3600	0,9070	1,6900	0,8260
<i>Macronema</i>	0,1091	0,1425	98,5100	0,9070	1,6900	0,8260
<i>GomphidaeG</i>	0,1089	0,1421	98,6500	0,0000	0,8670	2,0600
<i>Heterelmis</i>	0,1038	0,1355	98,7800	1,4900	0,5290	1,2700
<i>Veliidae</i>	0,0990	0,1292	98,9100	1,4900	0,8670	0,9630
<i>Calopterygidae</i>	0,0734	0,0957	99,0100	2,4700	0,0000	0,1650
<i>Libellulidae</i>	0,0647	0,0845	99,0900	0,0000	0,5780	1,1300
<i>Empididae</i>	0,0596	0,0778	99,1700	1,9800	0,2890	0,4960
<i>Oecetis</i>	0,0545	0,0712	99,2400	0,4960	0,5780	1,8200
<i>Oligochaeta</i>	0,0505	0,0660	99,3100	0,0000	0,2890	0,8260
<i>Polycentropus</i>	0,0462	0,0603	99,3700	0,0000	0,0000	0,6870
<i>Dryopidae</i>	0,0444	0,0580	99,4300	1,4900	0,5780	0,0000
<i>ChimarraSR</i>	0,0415	0,0541	99,4800	0,4960	0,2400	0,0000
<i>Hirudinea</i>	0,0409	0,0534	99,5300	0,0000	0,0000	0,7140
<i>Tabanidae</i>	0,0241	0,0315	99,5700	0,0000	0,0000	0,4960
<i>ProsobranchiaVT</i>	0,0236	0,0308	99,6000	0,0000	0,0000	0,3300
<i>Euthyploca</i>	0,0231	0,0302	99,6300	0,0000	0,2890	0,1650
<i>Gerridae</i>	0,0229	0,0299	99,6600	0,4120	0,0000	0,3020
<i>planorbidae</i>	0,0209	0,0273	99,6800	0,4960	0,0000	0,0000
<i>cangrejo</i>	0,0209	0,0273	99,7100	0,4960	0,0000	0,0000
<i>Bivalvia</i>	0,0209	0,0273	99,7400	0,4960	0,0000	0,0000
<i>GomphidaeP</i>	0,0208	0,0271	99,7600	0,0000	0,0000	0,3020
<i>Athericidae</i>	0,0193	0,0253	99,7900	0,0000	0,2890	0,0000
<i>Nemata</i>	0,0158	0,0207	99,8100	0,0000	0,2890	0,4960

<i>Zumatrichia</i>	0,0153	0,0200	99,8300	0,9910	0,0000	0,0000
<i>Helicopsyche</i>	0,0143	0,0187	99,8500	0,0000	0,0000	0,8260
<i>Stratyiomidae</i>	0,0139	0,0181	99,8700	0,0000	0,2890	0,0000
<i>Psychodiidae</i> plano	0,0135	0,0176	99,8900	0,0000	0,2890	0,0000
<i>Psychodiidae</i> D	0,0135	0,0176	99,9000	0,0000	0,2890	0,0000
<i>Perilestidae</i>	0,0105	0,0137	99,9200	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Cladocera</i>	0,0105	0,0137	99,9300	0,0000	0,0000	0,6610
<i>Corduliidae</i>	0,0094	0,0122	99,9400	0,0000	0,0000	0,2750
<i>Metricchia</i>	0,0092	0,0121	99,9500	0,4960	0,0000	0,0000
<i>Staphilinidae</i>	0,0082	0,0107	99,9700	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Austrotinodes</i>	0,0069	0,0090	99,9700	0,0000	0,2890	0,0000
<i>Scirtidae</i>	0,0060	0,0079	99,9800	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Nectopsyche</i>	0,0046	0,0059	99,9900	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Prosobranchia</i> CR	0,0039	0,0051	99,9900	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Dixidae</i>	0,0029	0,0037	100,0000	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Hydrophilidae</i>	0,0023	0,0031	100,0000	0,0000	0,2890	0,0000
<i>Phylloicus</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Oxyethira</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Gasteropoda</i> CNE	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Gasteropoda</i> RSO	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Noctuidae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Polythoridae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Hidroptila</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Macroveliidae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Leucotrichia</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Dolichopodidae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Blephariceridae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Chaoboridae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Ephidridae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Lestidae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Forcipomyinae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Lampiridae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000

**D.2. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **LECHO-PLANO (LP)** DEL RÍO GUÁQUIRA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS.**

Taxon	Disimilitud promedio	% contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Psephenops</i>	10,0500	14,2700	14,2700	216,0000	295,0000	133,0000
<i>Trichorythodes</i>	5,1290	7,2790	21,5500	29,0000	64,4000	143,0000
<i>Traverhypes</i>	3,4930	4,9580	26,5000	23,3000	97,4000	59,2000
<i>Thraulodes</i>	2,9400	4,1730	30,6800	58,3000	79,4000	8,1600

<i>Chironomiinae</i>	2,8570	4,0550	34,7300	29,5000	12,4000	60,4000
<i>OrthocladiinaeALD</i>	2,8270	4,0120	38,7400	57,7000	79,0000	27,6000
<i>Austrolimnius</i>	2,6300	3,7320	42,4800	63,4000	71,0000	21,1000
<i>Anacroneuria</i>	2,2980	3,2620	45,7400	53,6000	59,8000	6,1300
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	2,2640	3,2130	48,9500	60,1000	39,2000	0,9310
<i>Baetodes</i>	2,0430	2,8990	51,8500	55,9000	15,6000	0,3530
<i>Tanypodinae</i>	1,9700	2,7960	54,6500	7,8000	23,5000	53,0000
<i>Tanytarsiini</i>	1,9140	2,7160	57,3600	16,2000	20,7000	51,2000
<i>Macrelmis</i>	1,8980	2,6930	60,0600	55,5000	16,0000	0,8660
<i>Glossosomatidae</i>	1,8520	2,6280	62,6800	17,3000	72,6000	6,1000
<i>Leptohypes</i>	1,8000	2,5550	65,2400	45,2000	20,9000	3,6900
<i>Farrodes</i>	1,6940	2,4040	67,6400	4,7200	36,6000	37,3000
<i>Palaemnema</i>	1,5500	2,2000	69,8400	21,9000	49,7000	5,6800
<i>Anchitarsus</i>	1,4780	2,0970	71,9400	37,1000	31,8000	9,9900
<i>Baetidae</i>	1,3950	1,9800	73,9200	3,7900	28,2000	30,8000
<i>Marilia</i>	1,2540	1,7800	75,7000	13,2000	34,6000	19,1000
<i>OrthocladiinaeO</i>	1,2260	1,7400	77,4400	29,0000	25,2000	10,3000
<i>Chironomidae pupa</i>	1,1640	1,6530	79,0900	28,9000	27,4000	20,8000
<i>Smicridea</i>	1,1020	1,5650	80,6600	22,1000	25,8000	1,3500
<i>Simulium</i>	1,0300	1,4620	82,1200	30,1000	4,2000	0,3850
<i>Leptonema</i>	0,8348	1,1850	83,3100	19,1000	14,1000	0,0000
<i>Tipulidae</i>	0,7899	1,1210	84,4300	11,6000	19,2000	14,3000
<i>CeratopogonidaeD</i>	0,7425	1,0540	85,4800	3,9500	5,7800	22,6000
<i>GasteropodaRSO</i>	0,7196	1,0210	86,5000	2,0900	18,3000	13,6000
<i>Phanocerus</i>	0,6656	0,9446	87,4500	17,1000	6,8100	5,6500
<i>Hydracarina</i>	0,6536	0,9277	88,3700	13,4000	11,4000	4,8200
<i>Elmidae Adulto</i>	0,5841	0,8290	89,2000	14,0000	2,5700	2,3100
<i>Helicopsyche</i>	0,5759	0,8174	90,0200	7,4500	7,3500	10,0000
<i>Heterelmis</i>	0,4922	0,6985	90,7200	13,4000	2,3400	3,3100
<i>Coenagrionidae</i>	0,3921	0,5565	91,2800	2,2100	6,7400	7,2200
<i>Hexacylloepus</i>	0,3806	0,5402	91,8200	0,3530	1,4800	12,3000
<i>ProsobranchiaCR</i>	0,3338	0,4738	92,2900	0,5460	2,3800	7,3500
<i>OrthocladiinaePC</i>	0,2895	0,4109	92,7000	2,7000	7,8700	3,0800
<i>ChimarraRP</i>	0,2586	0,3670	93,0700	4,2400	2,4400	0,0000
<i>Megapodagrionidae</i>	0,2435	0,3455	93,4100	3,4700	6,0000	1,3500
<i>Neotrichia</i>	0,2273	0,3225	93,7400	1,0300	1,9300	5,3000
<i>Macronema</i>	0,2273	0,3225	94,0600	1,0300	1,9300	5,3000
<i>Xenelmis</i>	0,2250	0,3193	94,3800	0,5780	1,1600	7,9000
<i>ChimarraSR</i>	0,2227	0,3161	94,6900	4,1400	2,3100	0,0000
<i>Polyplectropus</i>	0,2119	0,3008	94,9900	0,7060	4,1400	3,9200
<i>Veliidae</i>	0,2092	0,2969	95,2900	2,5000	1,6700	3,9800
<i>Xyphocentron</i>	0,2030	0,2880	95,5800	1,3500	5,5900	2,9900
<i>Corydalus</i>	0,1995	0,2831	95,8600	1,9900	3,1400	0,1930
<i>Haplohyphes</i>	0,1973	0,2800	96,1400	0,7710	2,1500	4,2100

<i>Alisotrichia</i>	0,1793	0,2545	96,4000	0,9640	1,9300	3,6300
<i>Hexanchorus</i>	0,1741	0,2472	96,6400	2,9200	2,9900	1,7000
<i>Nectopsyche</i>	0,1681	0,2386	96,8800	0,3850	0,1600	4,8200
<i>Staphilinidae</i>	0,1618	0,2297	97,1100	3,0400	0,1600	0,3200
<i>GomphidaeG</i>	0,1381	0,1960	97,3100	0,0000	1,1200	3,0500
<i>Microcylloepus</i>	0,1333	0,1892	97,5000	2,6300	0,9310	1,2500
<i>ChironomiinaeCP</i>	0,1320	0,1873	97,6800	3,0200	0,3530	1,3500
<i>Dixidae</i>	0,1133	0,1608	97,8500	1,4400	2,0500	0,7710
<i>Neoelmis</i>	0,1052	0,1494	97,9900	2,1200	1,3500	0,5780
<i>ProsobranchiaVT</i>	0,0964	0,1368	98,1300	2,2100	0,6730	0,9640
<i>Tabanidae</i>	0,0945	0,1342	98,2700	0,0000	0,0000	1,4400
<i>Psychodiidae plano</i>	0,0915	0,1298	98,4000	1,5100	0,1930	0,9640
<i>Muscoidea</i>	0,0909	0,1289	98,5200	0,7060	1,4100	0,5130
<i>Oecetis</i>	0,0863	0,1224	98,6500	0,1930	0,7380	2,2500
<i>Libellulidae</i>	0,0817	0,1160	98,7600	0,0000	1,1600	1,7000
<i>Paracloeodes pakawara</i>	0,0796	0,1129	98,8800	0,0000	0,0000	2,1200
<i>Empididae</i>	0,0704	0,1000	98,9800	1,4400	1,3200	0,3530
<i>Brasilocaenis</i>	0,0682	0,0968	99,0700	0,1930	0,0000	1,7000
<i>Forcipomyinae</i>	0,0634	0,0899	99,1600	0,3850	0,9310	1,1600
<i>Wormaldia</i>	0,0569	0,0808	99,2400	0,8980	0,7380	0,0000
<i>Zumatrixchia</i>	0,0564	0,0800	99,3200	0,8660	0,8980	0,1930
<i>Hydrophilidae</i>	0,0561	0,0796	99,4000	0,0000	0,8330	0,3530
<i>Pyralidae</i>	0,0560	0,0794	99,4800	0,7710	1,1600	0,1930
<i>Naucoridae</i>	0,0502	0,0713	99,5500	0,1930	0,6730	0,3850
<i>Gerridae</i>	0,0450	0,0639	99,6200	0,5780	0,0000	0,3850
<i>Hirudinea</i>	0,0446	0,0633	99,6800	0,0000	0,0000	1,9300
<i>Nemata</i>	0,0325	0,0462	99,7300	0,6730	0,1600	0,3850
<i>Corduliidae</i>	0,0232	0,0330	99,7600	0,0000	0,1930	0,5780
<i>GomphidaeP</i>	0,0211	0,0299	99,7900	0,0000	0,0000	0,3850
<i>Euthyplocia</i>	0,0149	0,0211	99,8100	0,0000	0,5460	0,1930
<i>Calopterygidae</i>	0,0148	0,0210	99,8300	0,0000	0,0000	0,3850
<i>Bivalvia</i>	0,0141	0,0201	99,8500	0,0000	0,0000	0,3530
<i>Phylloicus</i>	0,0140	0,0198	99,8700	0,0000	0,0000	0,3850
<i>Psychodiidae D</i>	0,0128	0,0182	99,8900	0,0000	0,1930	0,0000
<i>Varipes sancarlos</i>	0,0127	0,0181	99,9100	0,0000	0,3530	0,0000
<i>Dryopidae</i>	0,0126	0,0178	99,9300	0,3200	0,0000	0,1930
<i>Oxyethira</i>	0,0094	0,0134	99,9400	0,0000	0,0000	0,3850
<i>Lampiridae</i>	0,0088	0,0125	99,9500	0,0000	0,1600	0,0000
<i>Chaoboridae</i>	0,0085	0,0120	99,9600	0,0000	0,0000	0,1930
<i>Cladocera</i>	0,0067	0,0095	99,9700	0,0000	0,0000	0,1930
<i>GasteropodaCNE</i>	0,0057	0,0081	99,9800	0,0000	0,0000	0,1600
<i>Planorbidae</i>	0,0055	0,0078	99,9900	0,0000	0,0000	0,1930
<i>Hydroscapha</i>	0,0039	0,0055	99,9900	0,0000	0,0000	0,1930
<i>Stratiomidae</i>	0,0039	0,0055	100,0000	0,0000	0,0000	0,1930

**D.3. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO ESCALÓN-REMANSO (ER) DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS.**

Taxon	Disimilitud promedio	% contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Anchitarsus</i>	10,3900	13,6600	13,6600	120,0000	62,5000	19,4000
<i>Tanypodinae</i>	4,8190	6,3370	20,0000	2,8900	7,2800	55,5000
<i>Chironomiinae</i>	4,0940	5,3840	25,3800	11,2000	8,2000	52,1000
<i>Psephenops</i>	3,6410	4,7880	30,1700	24,7000	26,2000	28,6000
<i>Traverhypthes</i>	3,1320	4,1190	34,2900	13,6000	30,9000	12,9000
<i>Simulium</i>	2,8930	3,8040	38,0900	40,6000	1,0400	0,9910
<i>Thraulodes</i>	2,8880	3,7970	41,8900	26,5000	23,3000	3,9600
<i>Tanytarsiini</i>	2,5770	3,3880	45,2800	13,4000	6,8500	27,1000
<i>Farrodes</i>	2,2170	2,9160	48,2000	5,8100	21,6000	19,8000
<i>Macrelmis</i>	2,1660	2,8490	51,0400	25,5000	3,4100	2,0600
<i>Baetidae</i>	1,8350	2,4130	53,4600	4,4500	9,9400	17,4000
<i>Trichorythodes</i>	1,8230	2,3980	55,8500	3,7300	5,5700	22,6000
<i>Hydracarina</i>	1,7990	2,3650	58,2200	17,0000	7,7900	10,3000
<i>Anacroneuria</i>	1,7780	2,3380	60,5600	21,0000	5,2000	0,3300
<i>OrthocladiinaeO</i>	1,6440	2,1610	62,7200	17,5000	7,7700	7,4300
<i>OrthocladiinaeALD</i>	1,6360	2,1520	64,8700	17,4000	10,1000	4,2900
<i>Baetodes</i>	1,5810	2,0790	66,9500	19,1000	2,7200	0,6050
<i>Coenagrionidae</i>	1,5720	2,0670	69,0200	2,3100	17,7000	8,9200
<i>Leptonema</i>	1,5590	2,0500	71,0700	13,1000	10,9000	0,4680
<i>Megapodagrionidae</i>	1,1240	1,4780	72,5500	6,4700	3,1200	7,5700
<i>Heterelmis</i>	1,0440	1,3730	73,9200	11,4000	3,5000	3,9100
<i>Corydalus</i>	1,0360	1,3620	75,2800	9,8800	8,3500	0,4960
<i>Ceratopogonidae</i>	1,0290	1,3540	76,6300	5,8700	1,0400	10,4000
<i>Palaemnema</i>	0,9479	1,2470	77,8800	9,8200	4,5400	3,0800
<i>Smicridea</i>	0,9299	1,2230	79,1000	8,8400	4,9400	0,8260
<i>ChimarraSR</i>	0,8786	1,1550	80,2600	9,6200	3,7600	0,1650
<i>Chironomiinae pupa</i>	0,8357	1,0990	81,3600	7,6300	5,7500	4,7100
<i>Elmidae Adulto</i>	0,8229	1,0820	82,4400	11,6000	1,7300	0,3300
<i>Leptohyphes</i>	0,7802	1,0260	83,4700	7,0800	2,8000	1,1300
<i>Tipulidae</i>	0,7476	0,9831	84,4500	4,2500	7,6200	2,9700
<i>Haplohyphes</i>	0,7258	0,9544	85,4000	2,4900	4,7300	5,5300
<i>Helicopsyche</i>	0,5668	0,7454	86,1500	1,8200	1,9600	5,7500
<i>OrthocladiinaePC</i>	0,5498	0,7229	86,8700	4,7400	2,0800	2,2800
<i>Marilia</i>	0,5433	0,7144	87,5900	1,8800	2,5400	5,2000
<i>Neoelmis</i>	0,4975	0,6543	88,2400	5,0300	0,0000	0,3300
<i>Chironominae CP</i>	0,4723	0,6211	88,8600	2,8300	1,5600	3,3300
<i>GasteropodaRSO</i>	0,4259	0,5600	89,4200	2,7400	0,4330	3,2500
<i>Neotrichia</i>	0,3941	0,5183	89,9400	1,9100	0,6940	3,7700

<i>Macronema</i>	0,3941	0,5183	90,4600	1,9100	0,6940	3,7700
<i>Phanocerus</i>	0,3754	0,4936	90,9500	1,8200	1,0400	2,5900
<i>Libellulidae</i>	0,3666	0,4821	91,4300	0,6070	1,9100	3,6100
<i>Forcipomyinae</i>	0,3542	0,4658	91,9000	1,2400	3,9000	0,3020
<i>Veliidae</i>	0,3362	0,4421	92,3400	2,3100	2,7200	0,0000
<i>Nectopsyche</i>	0,3287	0,4322	92,7700	0,3180	0,3470	4,0200
<i>Paracloeodes pakawara</i>	0,3220	0,4234	93,2000	5,0800	0,0000	0,6610
<i>Prosobranchia</i> VT	0,3185	0,4188	93,6200	3,0900	1,4700	0,3300
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	0,2997	0,3941	94,0100	2,1400	1,6200	0,0000
<i>Psychodidae</i> <i>plano</i>	0,2915	0,3833	94,3900	1,6500	1,0400	0,9630
<i>Polyplectropus</i>	0,2842	0,3737	94,7700	0,2600	1,6200	2,0600
<i>Wormaldia</i>	0,2840	0,3735	95,1400	2,3700	0,3470	0,6330
<i>Alisotrichia</i>	0,2588	0,3403	95,4800	3,5800	0,3470	0,3020
<i>Austrolimnius</i>	0,2535	0,3333	95,8100	1,0400	1,3300	1,2700
<i>Gomphidae</i> G	0,2407	0,3166	96,1300	0,1440	0,7210	2,3100
<i>Glossosomatidae</i>	0,2032	0,2672	96,4000	2,4000	0,3470	0,1650
<i>Hirudinea</i>	0,1694	0,2228	96,6200	0,0000	0,0000	2,1500
<i>Muscoidea</i>	0,1604	0,2109	96,8300	0,1440	1,0400	0,4960
<i>Phylloicus</i>	0,1524	0,2004	97,0300	0,0000	1,0100	1,2400
<i>Xyphocentron</i>	0,1511	0,1987	97,2300	0,5200	0,0000	0,9910
<i>Polythoridae</i>	0,1416	0,1861	97,4200	1,0400	1,0400	0,0000
<i>Dixidae</i>	0,1395	0,1835	97,6000	0,6060	1,3900	0,1650
<i>Zumatrixchia</i>	0,1373	0,1806	97,7800	1,1000	0,0000	0,4400
<i>Oecetis</i>	0,1336	0,1756	97,9600	0,0000	0,3470	1,3200
<i>Empididae</i>	0,1290	0,1697	98,1300	0,8380	0,7790	0,1650
<i>Hydroscapha</i>	0,1265	0,1664	98,2900	0,1730	0,0000	1,4800
<i>Euthyploca</i>	0,0946	0,1243	98,4200	0,3470	0,6940	0,3300
<i>Gerridae</i>	0,0828	0,1088	98,5300	0,1730	0,0000	0,8260
<i>Staphilinidae</i>	0,0800	0,1052	98,6300	0,3180	0,9820	0,0000
<i>Hexacylloepus</i>	0,0771	0,1013	98,7300	0,3470	0,0000	0,4400
<i>Dryopidae</i>	0,0746	0,0981	98,8300	0,0000	0,3470	0,7700
<i>Corduliidae</i>	0,0741	0,0974	98,9300	0,2600	0,0000	0,9630
cangrejo	0,0739	0,0972	99,0300	0,3470	0,6940	0,1650
<i>Gomphidae</i> P	0,0703	0,0924	99,1200	0,0000	0,0000	0,9910
<i>Brasilocaenis</i>	0,0647	0,0851	99,2000	0,0000	0,0000	0,6050
<i>Microcylloepus</i>	0,0624	0,0821	99,2800	0,3470	0,3470	0,0000
<i>Austrotinodes</i>	0,0496	0,0653	99,3500	0,0000	0,3470	0,1650
<i>Bivalvia</i>	0,0460	0,0604	99,4100	0,4340	0,0000	0,1650
<i>Chimarra</i> RP	0,0455	0,0598	99,4700	0,5200	0,0000	0,0000
<i>Gasteropoda</i> CNE	0,0454	0,0597	99,5300	0,0000	0,0000	0,3300
<i>Pyralidae</i>	0,0381	0,0501	99,5800	0,5200	0,0000	0,0000
<i>Polycentropus</i>	0,0374	0,0492	99,6300	0,0000	0,3470	0,0000
<i>Scirtidae</i>	0,0348	0,0458	99,6800	0,3470	0,0000	0,0000
<i>Nemata</i>	0,0325	0,0427	99,7200	0,0000	0,0000	0,3300

Lampiridae	0,0316	0,0416	99,7600	0,0000	0,0000	0,3300
Ephidridae	0,0298	0,0391	99,8000	0,3470	0,0000	0,0000
Psychodiidae D	0,0240	0,0315	99,8300	0,1730	0,0000	0,0000
Oligochaeta	0,0192	0,0253	99,8600	0,0000	0,0000	0,1650
Hexanchorus	0,0176	0,0232	99,8800	0,0000	0,0000	0,1650
Xenelmis	0,0172	0,0227	99,9000	0,2600	0,0000	0,0000
Stratiomidae	0,0172	0,0227	99,9200	0,2600	0,0000	0,0000
Tabanidae	0,0169	0,0222	99,9500	0,0000	0,0000	0,3300
Cladocera	0,0119	0,0157	99,9600	0,0000	0,0000	0,1370
Noctuidae	0,0118	0,0155	99,9800	0,1730	0,0000	0,0000
Hydrophilidae	10,3900	13,6600	13,6600	120,0000	62,5000	19,4000
Lestidae	4,8190	6,3370	20,0000	2,8900	7,2800	55,5000
Oxyethira	4,0940	5,3840	25,3800	11,2000	8,2000	52,1000
Calopterygidae	3,6410	4,7880	30,1700	24,7000	26,2000	28,6000

**D.4. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **CASCADA (C)** DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS.**

Taxon	Disimilitud promedio	% contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Corrientes	Densidad Promedio en Remansos
<i>Simulium</i>	6,3930	8,0090	8,0090	130,0000	14,9000	0,7980
GasteropodaRSO	5,6530	7,0810	15,0900	36,1000	92,5000	31,0000
Chironomiinae	5,5110	6,9030	21,9900	23,7000	38,8000	62,0000
<i>Traverhyphes</i>	4,5360	5,6820	27,6800	71,2000	28,8000	3,8000
OrthocladiinaeO	4,2930	5,3780	33,0500	35,7000	61,6000	5,7200
<i>Psephenops</i>	3,9680	4,9710	38,0200	36,3000	38,5000	4,9300
<i>Baetodes</i>	3,4030	4,2630	42,2900	44,2000	12,0000	0,1650
Tanypodinae	3,0540	3,8250	46,1100	2,5300	17,0000	40,4000
<i>Thraulodes</i>	2,9290	3,6690	49,7800	30,5000	18,4000	1,2400
<i>Anchitarsus</i>	2,5640	3,2120	52,9900	35,3000	13,0000	1,2100
<i>Anacroneuria</i>	2,3100	2,8930	55,8900	29,9000	9,8600	0,7980
<i>Farrodes</i>	2,1730	2,7220	58,6100	7,2100	24,2000	10,1000
<i>Leptonema</i>	2,1690	2,7180	61,3300	25,8000	11,2000	0,4130
<i>Haplohyphes</i>	2,1610	2,7070	64,0300	7,0400	19,9000	18,3000
Glossosomatidae	2,0160	2,5260	66,5600	31,5000	23,3000	0,1650
<i>Helicopsyche</i>	1,7300	2,1670	68,7300	5,2900	24,2000	9,6600
<i>Macrelmis</i>	1,7090	2,1410	70,8700	21,8000	9,0300	1,0400
<i>Smicridea</i>	1,6910	2,1180	72,9900	22,4000	6,9000	0,1650
Tanytarsiini	1,6860	2,1130	75,1000	14,7000	10,5000	21,9000
Hydracarina	1,5080	1,8890	76,9900	20,0000	11,8000	8,2500
<i>Trichorythodes</i>	1,4290	1,7900	78,7800	5,6100	11,3000	11,0000
Baetidae	1,3950	1,7480	80,5300	3,6900	19,5000	4,4600
<i>Heterelmis</i>	1,2980	1,6250	82,1500	13,0000	9,2800	7,3800

OrthocladiinaeALD	1,2490	1,5650	83,7200	16,1000	9,1100	2,8300
CeratopogonidaeD	1,2360	1,5480	85,2600	2,9000	2,9400	21,7000
Chironomidae pupa	0,9864	1,2360	86,5000	8,9700	8,1600	6,1400
<i>Corydalus</i>	0,9446	1,1830	87,6800	8,9900	6,0500	0,4680
<i>Alisotrichia</i>	0,8977	1,1250	88,8100	16,1000	5,9600	0,4120
OrthocladiinaePC	0,8161	1,0220	89,8300	15,5000	4,7700	1,1000
Megapodagrionidae	0,8110	1,0160	90,8500	2,9000	9,6800	4,8400
Tipulidae	0,6193	0,7757	91,6200	3,3400	2,0800	3,6100
Elmidae Adulto	0,5171	0,6478	92,2700	5,8800	3,3600	0,3020
<i>Macronema</i>	0,4512	0,5652	92,8400	3,8900	4,4100	1,6200
<i>Neotrichia</i>	0,4512	0,5652	93,4000	3,8900	4,4100	1,6200
Veliidae	0,3860	0,4836	93,8800	1,2800	2,0600	2,1200
<i>Neoelmis</i>	0,3824	0,4790	94,3600	3,1400	1,6200	0,0000
<i>Palaemnema</i>	0,3208	0,4019	94,7700	1,1600	2,6400	0,4960
ChironomCP	0,2867	0,3591	95,1200	2,9800	0,9390	1,6500
<i>Hydroscapha</i>	0,2797	0,3504	95,4700	0,0000	0,4340	3,7400
<i>ChimarraSR</i>	0,2575	0,3226	95,8000	1,4700	1,3000	0,3300
<i>Euthyploca</i>	0,2407	0,3016	96,1000	0,4100	1,9900	0,9910
<i>Zumatrchia</i>	0,1694	0,2122	96,3100	1,1300	3,7900	0,0000
Forcipomyiinae	0,1634	0,2047	96,5200	1,0000	0,9760	0,1650
GomphidaeG	0,1529	0,1916	96,7100	0,8560	0,2170	0,6610
Empididae	0,1513	0,1895	96,9000	2,0600	0,6500	0,0000
<i>Leptohyphes</i>	0,1495	0,1873	97,0800	0,9470	0,7570	0,3300
Libellulidae	0,1374	0,1722	97,2600	0,0000	0,4870	1,1600
<i>Austrolimnius</i>	0,1321	0,1655	97,4200	1,2600	0,2170	0,5780
<i>Phanocerus</i>	0,1236	0,1548	97,5800	1,3500	0,3970	0,1650
Polythoridae	0,1187	0,1486	97,7300	0,8220	0,4340	0,3020
PsychodiidaeD	0,1012	0,1268	97,8500	0,0000	0,2700	0,6610
Microcylloepus	0,1008	0,1262	97,9800	0,9270	0,1800	0,0000
PsychodiidaeP	0,0969	0,1214	98,1000	0,2170	0,8670	0,5780
ProsobranchiaVT	0,0903	0,1131	98,2100	0,3990	0,0000	0,7970
Pyralidae	0,0838	0,1049	98,3200	0,6390	0,6500	0,1650
Ephidridae	0,0819	0,1026	98,4200	0,3650	0,3250	0,1650
Oecetis	0,0761	0,0953	98,5200	0,5480	1,3000	0,1650
Tabanidae	0,0757	0,0948	98,6100	1,1900	0,3250	0,2480
<i>Polyplectropus</i>	0,0750	0,0940	98,7000	0,1860	0,2700	0,1650
Coenagrionidae	0,0731	0,0916	98,8000	0,0000	0,0000	0,4960
<i>ChimarraRP</i>	0,0713	0,0893	98,8900	0,7300	0,0000	0,3300
<i>Brasilocaenis</i>	0,0683	0,0855	98,9700	0,0000	0,2170	0,8260
<i>Austrotinodes</i>	0,0632	0,0792	99,0500	0,1520	1,0800	0,4130
<i>Marilia</i>	0,0530	0,0664	99,1200	0,5310	0,4340	0,1650
Cladocera	0,0527	0,0660	99,1800	0,2740	0,2170	0,5500
Gerridae	0,0526	0,0660	99,2500	0,1830	0,2170	0,5220
<i>Nectopsyche</i>	0,0522	0,0654	99,3100	0,1830	0,2170	0,4130
Calopterygidae	0,0489	0,0613	99,3700	0,0000	0,3970	0,3020

<i>Wormaldia</i>	0,0482	0,0604	99,4400	0,3650	0,1800	0,0000
<i>Dryopidae</i>	0,0410	0,0514	99,4900	0,3650	0,0000	0,0000
<i>Metricchia</i>	0,0402	0,0504	99,5400	0,0000	0,4340	0,0000
<i>Dixidae</i>	0,0395	0,0494	99,5900	0,5480	0,2170	0,1650
<i>Bivalvia</i>	0,0388	0,0486	99,6400	0,0000	0,2170	0,3020
<i>Planorbidae</i>	0,0375	0,0470	99,6800	0,0000	0,0000	0,3300
<i>Muscoidea</i>	0,0332	0,0416	99,7200	0,0000	0,0000	0,3300
<i>Nemata</i>	0,0307	0,0385	99,7600	0,1830	0,4340	0,0000
<i>GomphidaeP</i>	0,0260	0,0326	99,7900	0,0000	0,6500	0,0000
<i>Hydrophilidae</i>	0,0219	0,0275	99,8200	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Perilestidae</i>	0,0206	0,0258	99,8500	0,0000	0,4340	0,0000
<i>Hirudinea</i>	0,0194	0,0243	99,8700	0,0000	0,2170	0,1650
cangrejo	0,0170	0,0214	99,8900	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Oxyethira</i>	0,0170	0,0214	99,9100	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Xyphocentron</i>	0,0159	0,0199	99,9300	0,1830	0,0000	0,0000
<i>Camelobaetidius</i>	0,0137	0,0172	99,9500	0,0000	0,2170	0,0000
<i>Hexacylloepus</i>	0,0120	0,0150	99,9700	0,1520	0,0000	0,2480
<i>Noctuidae</i>	0,0107	0,0134	99,9800	0,2280	0,0000	0,0000
<i>Oligochaeta</i>	0,0103	0,0129	99,9900	0,0000	0,2170	0,0000
<i>Blephariceridae</i>	0,0053	0,0067	100,0000	0,1520	0,0000	0,0000
<i>Hexanchorus</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Chaoboridae</i>	0,0000	0,0000	100,0000	0,0000	0,0000	0,0000

**D.5. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO RÁPIDOS-REMANSOS (RR) DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE EPHEMEROPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Trichorythodes</i>	31,4900	41,1900	41,1900	150,0000	670,0000	447,0000
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	8,0950	10,5900	51,7800	111,0000	31,6000	2,5300
<i>Traverhyphes</i>	7,9670	10,4200	62,2000	7,9200	37,8000	94,7000
<i>Leptohyphes</i>	6,7660	8,8500	71,0500	149,0000	4,3300	10,9000
<i>Thraulodes</i>	4,9690	6,4990	77,5500	57,0000	35,9000	16,6000
<i>Haplohyphes</i>	3,7880	4,9550	82,5000	1,4900	2,2100	56,5000
<i>Farrodes</i>	3,0930	4,0460	86,5500	3,6300	23,3000	15,2000
<i>Baetidae</i>	3,0660	4,0110	90,5600	2,6400	12,6000	31,3000
<i>Varipes sancarlos</i>	2,9260	3,8270	94,3900	0,4960	25,3000	15,8000
<i>Paracloeodes pakawara</i>	2,1230	2,7770	97,1700	0,4120	2,0200	31,0000
<i>Baetodes</i>	1,8190	2,3790	99,5400	27,6000	0,7210	0,3300
<i>Brasilocaenis</i>	0,2692	0,3522	99,9000	2,9700	0,2890	0,7700
<i>Euthyploclia</i>	0,0791	0,1035	100,0000	0,0000	0,2890	0,1650

**D.6. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **LECHO-PLANO (LP)** DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE EPHEMEROPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Trichorythodes</i>	15,8800	22,2700	22,2700	29,0000	64,4000	143,0000
<i>Traverhyphes</i>	11,2700	15,8000	38,0700	23,3000	97,4000	59,2000
<i>Thraulodes</i>	10,6500	14,9400	53,0100	58,3000	79,4000	8,1600
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	7,8940	11,0700	64,0800	60,1000	39,2000	0,9310
<i>Baetodes</i>	6,6710	9,3560	73,4400	55,9000	15,6000	0,3530
<i>Leptohyphes</i>	6,5080	9,1260	82,5700	45,2000	20,9000	3,6900
<i>Farrodes</i>	6,1530	8,6290	91,1900	4,7200	36,6000	37,3000
<i>Baetidae</i>	4,9780	6,9810	98,1800	3,7900	28,2000	30,8000
<i>Haplohyphes</i>	0,6712	0,9413	99,1200	0,7710	2,1500	4,2100
<i>Paracloeodes pakawara</i>	0,3007	0,4216	99,5400	0,0000	0,0000	2,1200
<i>Brasilocaenis</i>	0,2358	0,3307	99,8700	0,1930	0,0000	1,7000
<i>Euthyplocia</i>	0,0533	0,0747	99,9400	0,0000	0,5460	0,1930
<i>Varipes sancarlos</i>	0,0397	0,0557	100,0000	0,0000	0,3530	0,0000

**D.7. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **ESCALÓN-REMANSO (ER)** DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE EPHEMEROPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Thraulodes</i>	14,0400	18,6900	18,6900	26,5000	23,3000	3,9600
<i>Traverhyphes</i>	13,0500	17,3600	36,0500	13,6000	30,9000	12,9000
<i>Farrodes</i>	10,4800	13,9500	50,0000	5,8100	21,6000	19,8000
<i>Trichorythodes</i>	9,2350	12,2900	62,3000	3,7300	5,5700	22,6000
<i>Baetidae</i>	8,2970	11,0400	73,3400	4,4500	9,9400	17,4000
<i>Baetodes</i>	8,2590	10,9900	84,3300	19,1000	2,7200	0,6050
<i>Leptohyphes</i>	4,5420	6,0460	90,3800	7,0800	2,8000	1,1300
<i>Haplohyphes</i>	3,5930	4,7820	95,1600	2,4900	4,7300	5,5300
<i>Paracloeodes pakawara</i>	1,5810	2,1050	97,2600	5,0800	0,0000	0,6610
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	1,3120	1,7470	99,0100	2,1400	1,6200	0,0000
<i>Euthyplocia</i>	0,4517	0,6012	99,6100	0,3470	0,6940	0,3300
<i>Brasilocaenis</i>	0,2924	0,3892	100,0000	0,0000	0,0000	0,6050

**D.8. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO CASCADA (C) DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE EPHEMEROPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Traverhypthes</i>	16,1000	21,7600	21,7600	71,2000	28,8000	3,8000
<i>Baetodes</i>	13,8500	18,7200	40,4800	44,2000	12,0000	0,1650
<i>Thraulodes</i>	11,9100	16,1000	56,5800	30,5000	18,4000	1,2400
<i>Haplohypthes</i>	9,2950	12,5600	69,1300	7,0400	19,9000	18,3000
<i>Farrodes</i>	8,6630	11,7100	80,8400	7,2100	24,2000	10,1000
<i>Trichorythodes</i>	6,3260	8,5470	89,3900	5,6100	11,3000	11,0000
<i>Baetidae</i>	5,7080	7,7130	97,1000	3,6900	19,5000	4,4600
<i>Euthyploclia</i>	0,9852	1,3310	98,4300	0,4100	1,9900	0,9910
<i>Leptohypthes</i>	0,6864	0,9275	99,3600	0,9470	0,7570	0,3300
<i>Brasilocaenis</i>	0,4258	0,5754	99,9300	0,0000	0,2170	0,8260
<i>Camelobaetidius edmundsi</i>	0,0488	0,0660	100,0000	0,0000	0,2170	0,0000

**D.9. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO RÁPIDOS-REMANSOS (RR) DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE TRICHOPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Marilia</i>	17,5600	21,6300	21,6300	11,4000	57,5000	12,9000
<i>Smicridea</i>	16,4300	20,2400	41,8700	108,0000	13,7000	4,3200
<i>Glossosomatidae</i>	13,0100	16,0300	57,9100	29,4000	35,3000	4,2700
<i>Polyplectropus</i>	9,2550	11,4000	69,3100	7,3500	10,4000	13,7000
<i>Xyphocentron</i>	8,5040	10,4800	79,7900	1,9800	13,7000	9,4400
<i>ChimarraRP</i>	5,4560	6,7230	86,5100	36,5000	1,1600	0,0000
<i>Leptonema</i>	2,6830	3,3060	89,8200	4,0400	3,1300	0,0000
<i>Alisotrichia</i>	1,9280	2,3760	92,1900	2,9700	0,2890	2,3100
<i>Neotrichia</i>	1,3860	1,7080	93,9000	0,9070	1,6900	0,8260
<i>Macronema</i>	1,3860	1,7080	95,6100	0,9070	1,6900	0,8260
<i>Wormaldia</i>	1,1970	1,4740	97,0900	8,8400	0,0000	0,1370
<i>ChimarraSR</i>	0,9098	1,1210	98,2100	0,4960	0,2400	0,0000
<i>Oecetis</i>	0,6230	0,7677	98,9700	0,4960	0,5780	1,8200
<i>Polycentropus</i>	0,4501	0,5546	99,5300	0,0000	0,0000	0,6870
<i>Helicopsyche</i>	0,1950	0,2403	99,7700	0,0000	0,0000	0,8260
<i>Zumatrichia</i>	0,0884	0,1089	99,8800	0,9910	0,0000	0,0000
<i>Nectopsyche</i>	0,0593	0,0730	99,9500	0,0000	0,0000	0,1650
<i>Austrotinodes</i>	0,0397	0,0489	100,0000	0,0000	0,2890	0,0000

**D.10. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **LECHO-PLANO (LP)** DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE TRICHOPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Glossosomatidae</i>	15,7400	19,0000	19,0000	17,3000	72,6000	6,1000
<i>Marilia</i>	14,4600	17,4700	36,4700	13,2000	34,6000	19,1000
<i>Smicridea</i>	12,1000	14,6100	51,0800	22,1000	25,8000	1,3500
<i>Leptonema</i>	9,9280	11,9900	63,0700	19,1000	14,1000	0,0000
<i>Helicopsyche</i>	6,7010	8,0920	71,1600	7,4500	7,3500	10,0000
<i>ChimarraRP</i>	3,2450	3,9190	75,0800	4,2400	2,4400	0,0000
<i>Neotrichia</i>	2,8660	3,4610	78,5400	1,0300	1,9300	5,3000
<i>Macronema</i>	2,8660	3,4610	82,0000	1,0300	1,9300	5,3000
<i>Polyplectropus</i>	2,7880	3,3670	85,3700	0,7060	4,1400	3,9200
<i>ChimarraSR</i>	2,7270	3,2930	88,6600	4,1400	2,3100	0,0000
<i>Xyphocentron</i>	2,2850	2,7590	91,4200	1,3500	5,5900	2,9900
<i>Alisotrichia</i>	2,2220	2,6840	94,1100	0,9640	1,9300	3,6300
<i>Nectopsyche</i>	2,0550	2,4810	96,5900	0,3850	0,1600	4,8200
<i>Oecetis</i>	1,0590	1,2780	97,8600	0,1930	0,7380	2,2500
<i>Zumatrichia</i>	0,8378	1,0120	98,8800	0,8660	0,8980	0,1930
<i>Wormaldia</i>	0,7785	0,9402	99,8200	0,8980	0,7380	0,0000
<i>Oxyethira</i>	0,1519	0,1835	100,0000	0,0000	0,0000	0,3850

**D.11. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **ESCALÓN-REMANSO (ER)** DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE TRICHOPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Leptonema</i>	17,3500	20,4200	20,4200	13,1000	10,9000	0,4680
<i>Smicridea</i>	10,3000	12,1200	32,5400	8,8400	4,9400	0,8260
<i>ChimarraSR</i>	10,0100	11,7900	44,3300	9,6200	3,7600	0,1650
<i>Marilia</i>	7,5310	8,8640	53,1900	1,8800	2,5400	5,2000
<i>Helicopsyche</i>	6,5750	7,7380	60,9300	1,8200	1,9600	5,7500
<i>Macronema</i>	4,3650	5,1380	66,0700	1,9100	0,6940	3,7700
<i>Neotrichia</i>	4,3650	5,1380	71,2000	1,9100	0,6940	3,7700
<i>Polyplectropus</i>	3,9170	4,6110	75,8200	0,2600	1,6200	2,0600
<i>Nectopsyche</i>	3,8950	4,5840	80,4000	0,3180	0,3470	4,0200
<i>Wormaldia</i>	3,1440	3,7000	84,1000	2,3700	0,3470	0,6330
<i>Alisotrichia</i>	2,7700	3,2600	87,3600	3,5800	0,3470	0,3020
<i>Glossosomatidae</i>	2,4840	2,9230	90,2800	2,4000	0,3470	0,1650
<i>Phylloicus</i>	1,9510	2,2960	92,5800	0,0000	1,0100	1,2400
<i>Xyphocentron</i>	1,7050	2,0070	94,5900	0,5200	0,0000	0,9910
<i>Zumatrichia</i>	1,6240	1,9120	96,5000	1,1000	0,0000	0,4400

<i>Oecetis</i>	1,5100	1,7770	98,2800	0,0000	0,3470	1,3200
<i>Austrotinodes</i>	0,5692	0,6700	98,9500	0,0000	0,3470	0,1650
<i>ChimarraRP</i>	0,5015	0,5902	99,5400	0,5200	0,0000	0,0000
<i>Polycentropus</i>	0,3946	0,4645	100,0000	0,0000	0,3470	0,0000

**D.12. ANÁLISIS DE PORCENTAJE DE DISIMILITUD (SIMPER) ENTRE LOS HÁBITATS O UNIDADES DEL CAUCE DEL TRAMO **CASCADA (C)** DEL RÍO LA HERRERA, EN FUNCIÓN DE LA COMUNIDAD DE TRICHOPTERA.**

Taxon	Disimilitud promedio	% de contribución	% acumulado	Densidad Promedio en Rápidos	Densidad Promedio en Correderas	Densidad Promedio en Remansos
<i>Leptonema</i>	17,3500	20,4200	20,4200	13,1000	10,9000	0,4680
<i>Smicridea</i>	10,3000	12,1200	32,5400	8,8400	4,9400	0,8260
<i>ChimarraSR</i>	10,0100	11,7900	44,3300	9,6200	3,7600	0,1650
<i>Marilia</i>	7,5310	8,8640	53,1900	1,8800	2,5400	5,2000
<i>Helicopsyche</i>	6,5750	7,7380	60,9300	1,8200	1,9600	5,7500
<i>Macronema</i>	4,3650	5,1380	66,0700	1,9100	0,6940	3,7700
<i>Neotrichia</i>	4,3650	5,1380	71,2000	1,9100	0,6940	3,7700
<i>Polyplectropus</i>	3,9170	4,6110	75,8200	0,2600	1,6200	2,0600
<i>Nectopsyche</i>	3,8950	4,5840	80,4000	0,3180	0,3470	4,0200
<i>Wormaldia</i>	3,1440	3,7000	84,1000	2,3700	0,3470	0,6330
<i>Alisotrichia</i>	2,7700	3,2600	87,3600	3,5800	0,3470	0,3020
<i>Glossosomatidae</i>	2,4840	2,9230	90,2800	2,4000	0,3470	0,1650
<i>Phylloicus</i>	1,9510	2,2960	92,5800	0,0000	1,0100	1,2400
<i>Xyphocentron</i>	1,7050	2,0070	94,5900	0,5200	0,0000	0,9910
<i>Zumatrichia</i>	1,6240	1,9120	96,5000	1,1000	0,0000	0,4400
<i>Oecetis</i>	1,5100	1,7770	98,2800	0,0000	0,3470	1,3200
<i>Austrotinodes</i>	0,5692	0,6700	98,9500	0,0000	0,3470	0,1650
<i>ChimarraRP</i>	0,5015	0,5902	99,5400	0,5200	0,0000	0,0000
<i>Polycentropus</i>	0,3946	0,4645	100,0000	0,0000	0,3470	0,0000