



UNIVERSIDAD TÉCNICA PARTICULAR DE LOJA

La Universidad Católica de Loja

ÁREA BIOLÓGICA Y BIOMÉDICA

**TÍTULO DE MAGÍSTER EN BIOLOGÍA DE LA
CONSERVACIÓN Y ECOLOGÍA TROPICAL**

**Modificaciones longitudinales en la organización de las comunidades de
macroinvertebrados bentónicos en ríos permanentes del Bosque Seco
Tropical Ecuatoriano**

ARTÍCULO ACADÉMICO

AUTORA: Flores Pérez, Mónica Alexandra, Blga.

DIRECTOR: Iñiguez Armijos, Carlos Alberto, Dr.

LOJA – ECUADOR

2018



Esta versión digital, ha sido acreditada bajo la licencia Creative Commons 4.0, CC BY-NY-SA: Reconocimiento-No comercial-Compartir igual; la cual permite copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra, mientras se reconozca la autoría original, no se utilice con fines comerciales y se permiten obras derivadas, siempre que mantenga la misma licencia al ser divulgada. <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/deed.es>

2018

APROBACIÓN DEL DIRECTOR DEL ARTÍCULO ACADÉMICO

Doctor.

Carlos Alberto Iñiguez Armijos

DOCENTE DE LA TITULACIÓN

De mi consideración:

El presente artículo académico, denominado: “Modificaciones longitudinales en la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en ríos permanentes del Bosque Seco Tropical Ecuatoriano” realizado por Mónica Alexandra Flores Pérez, ha sido orientado y revisado durante su ejecución, por cuanto se aprueba la presentación del mismo.

Loja, diciembre del 2018

f.

DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS

Yo, Mónica Alexandra Flores Pérez, declaro ser autora del presente artículo académico: **Modificaciones longitudinales en la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en ríos permanentes del Bosque Seco Tropical Ecuatoriano**, de la Titulación Maestría en Biología de la Conservación y Ecología Tropical, siendo el Dr. Carlos Alberto Iñiguez Armijos director del presente trabajo; y eximo expresamente a la Universidad Técnica Particular de Loja y a sus representantes legales de posibles reclamos o acciones legales. Además certifico que las ideas, conceptos, procedimientos y resultados vertidos en el presente trabajo investigativo son de mi exclusiva responsabilidad.

Adicionalmente, declaro conocer y aceptar la disposición del Art. 88 del Estatuto Orgánico de la Universidad Técnica Particular de Loja que en su parte pertinente textualmente dice: “Forman parte del patrimonio de la Universidad la propiedad intelectual de investigaciones, trabajos científicos o técnicos y tesis de grado o trabajos de titulación que se realicen con el apoyo financiero, académico o institucional (operativo) de la Universidad”.

f.

Autor: Mónica Alexandra Flores Pérez

Cédula: 1103380141

DEDICATORIA

Dedico el presente trabajo primero a Dios por darme la vida.

A mi esposo Fernando Paúl y a mi hijo Fernando Nicolás, quienes son el motor de mi vida, mis compañeros y mi mayor alegría. Por su apoyo incondicional y sus constantes esfuerzos para ayudarme a alcanzar la presente meta.

A la mamita Enma quien siempre nos alienta a seguir adelante y a mi hermana Karen por ser la música de nuestras vidas.

Mónica

AGRADECIMIENTO

A la Universidad Técnica Particular de Loja, a su personal Docente y Administrativo del Departamento de Ciencias Biológicas, especialmente a los docentes de la Maestría de Biología de la Conservación y Ecología Tropical por su aporte en mi formación profesional. Al Dr. Carlos Alberto Iñiguez Armijos, Director del trabajo de titulación por su apoyo en el desarrollo del presente trabajo.

A la Mancomunidad de Bosque Seco en la persona de su Director Ing. Vicente Solorzano, por el apoyo en el desarrollo de la fase de campo. De igual manera, al Ing. Esva Díaz y todas las personas que participaron desinteresadamente en las diferentes fases del presente trabajo.

Al Dr. Diego Vimos Lojano por constante apoyo en la realización del presente trabajo.

Mónica

ÍNDICE DE CONTENIDOS

CARATULA

APROBACIÓN DEL DIRECTOR DEL TRABAJO DE TITULACIÓN	ii
DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS	iii
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTOS	v
ÍNDICE DE CONTENIDOS	vi
RESUMEN	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
METODOLOGÍA.....	8
RESULTADOS.....	11
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	17
BIBLIOGRAFÍA.....	22

RESUMEN

La ecología de los ríos del bosque seco tropical es poco conocida. Por tal razón, se planteó explorar los patrones longitudinales en estructura, organización funcional y composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de cuatro ríos ubicados en el BST al sur del Ecuador. Tres estaciones se ubicaron a lo largo de cada río, la comunidad de macroinvertebrados bentónicos fue muestreada, junto con parámetros fisicoquímicos, hidromofológicos, calidad de hábitat y calidad de vegetación de ribera, durante la estación seca. Temperatura del agua y concentración de coliformes totales aumentaron, mientras la turbiedad disminuyó con el gradiente longitudinal. Riqueza y densidad de individuos variaron significativamente a lo largo del gradiente en dos ríos. Recolectores, raspadores y fragmentadores presentaron diferencias longitudinales significativas en cuatro ríos. Composición de especies y su abundancia presentaron variaciones progresivas longitudinales. Los resultados sugieren cambios longitudinales en estructura y organización funcional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en ríos estudiados, sin seguir un solo patrón longitudinal. En conclusión el ensamble de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en ríos de BST muestra relaciones complejas que deben ser estudiadas.

Palabras clave: bosque seco tropical; distribución de organismos; ecosistemas de agua dulce; grupos funcionales de alimentación; macroinvertebrados bentónicos.

ABSTRACT

Ecology of the rivers located in the tropical dry forest is little known. In this study, our objective was exploring the longitudinal patterns in structure, functional organization and taxonomic composition of benthic macroinvertebrates. We evaluated the community of benthic macroinvertebrates of four rivers located in the TDF of southern Ecuador. Three sampling stations were located along each river. Also, physicochemical, hydromorphological, habitat quality and riparian vegetation quality parameters were recorded during the dry season. Water temperature and concentration of total coliforms increased with the longitudinal gradient, while turbidity decreased. The richness and density of individuals showed significant variations along the gradient only in two sampled rivers. Collectors, scrapers and shredders reported significant longitudinal differences in all the rivers. The composition of species and their abundance shows a progressive longitudinal change. Results suggest that the structure and functional organization of the community of benthic macroinvertebrates in BST Rivers undergo longitudinal changes but these changes do not follow a single longitudinal pattern. In conclusion, the assembly of the macroinvertebrate community in tropical dry forest rivers shows complex relationships that must be studied.

Key words: Benthic animals; functional feeding groups; freshwater ecosystem; organism distribution; tropical dry forest.

INTRODUCCIÓN

La influencia de diversos factores abióticos en la organización taxonómica y funcional de la comunidad de macroinvertebrados ha sido una importante línea de estudio (Power et al, 1988) en la ecología de los ríos. El Concepto de Río Continuo (CRC) (Vannote, Minshall, Cummins, Sedell, & Cushing, 1980), es un modelo usado para interpretar los cambios graduales en la estructura y función de las comunidades de macroinvertebrados aguas abajo como respuesta al gradiente continuo de las condiciones físicas formadas por la red de drenaje. Variables físicas como ancho, profundidad, velocidad de la corriente, temperatura, tamaño del sustrato y caudal cambian en forma predecible río abajo y en términos de heterogeneidad relativa de cada uno (Brönmark, Herrmann, Malmqvist, Otto, & Sjöström, 1984; Jacobsen, 2004, 2008; Jacobsen, Schultz, & Encalada, 1997; G Wayne Minshall et al., 1983; Tomanova et al., 2007; Tronstad, Hotaling, & Bish, 2016; Vannote et al., 1980). Un ejemplo de los cambios graduales son las variaciones de la temperatura (Jacobsen, 2004; Jacobsen et al., 1997), en la parte alta la presencia de bosque de ribera, la temperatura ambiental y agua subterránea permiten tener temperaturas del agua bajas, con el aumento del ancho del cauce y la separación del bosque de ribera la temperatura tiende a aumentar por una mayor radiación solar pero, en ríos de mayor orden la temperatura disminuye porque el volumen del agua amortigua el calentamiento por irradiación (Lewis, 2008; Ross, 1963). Otro ejemplo, es el aporte de nutrientes (materia orgánica de diferentes tamaños) por la vegetación de ribera, en los ríos de cabecera es abundante (Bilby & Likens, 1980) y constituye fuente de detritos para los bentos (Dudgeon, 1989; Lorion & Kennedy, 2009). Con el aumento del ancho del cauce, la entrada de materia orgánica alóctona gruesa disminuye debido a la menor cobertura del dosel de los árboles sobre los cuerpos de agua y se incrementa la producción primaria, como respuesta a una mayor entrada de luz (G. W. Minshall, 1978). Sin embargo, en las partes bajas de los ríos grandes a pesar de la disponibilidad de luz, la producción primaria puede ser limitada por la profundidad y la turbiedad, y el aporte de materia orgánica proviene de los procesos de degradación de la materia orgánica aguas arriba (Vannote et al., 1980).

Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos se estructuran bajo la influencia de parámetros abióticos y bióticos (Finn & Poff, 2005; Waits, Talbot, Ward, & Shields, 1998). Por ejemplo, los cambios longitudinales en altitud y tamaño del río son importantes en determinar la composición taxonómica de un sitio (Finn & Poff, 2005). La altitud es fuente

indirecta de variación, está correlacionada con factores físicos y biológicos (temperatura, pendiente, conductividad, oxígeno disuelto y perifiton), siendo la temperatura la variable gobernante de estos cambios. Sin embargo, la temperatura puede ocultar su influencia en los cambios altitudinales por la presencia de diferentes hábitats a lo largo del río, lo que implica diferentes conjuntos de fauna (Jacobsen et al., 1997; Vannote et al., 1980). El aumento longitudinal del tamaño del río tiene un efecto sobre la riqueza de las especies, al existir mayor área se incrementa el número de hábitats, se diversifican los alimentos, aumenta la tasa de migración, y aumenta el número de especies (Brönmark et al., 1984; G. Minshall, Petersen, & Nimz, 1985). La riqueza de especies es baja en partes altas y aumenta gradualmente hacia la parte media donde se da la mayor riqueza, disminuyendo hacia la parte baja de los ríos, en razón que las cabeceras de los ríos y las zonas bajas son más estables por la interacción con las riberas y el volumen del agua (G. Minshall et al., 1985).

De igual forma, las variaciones longitudinales producen cambios en la estructura de la fauna (Jacobsen et al., 1997). Las especies se van reemplazo de forma continua hasta llegar a un cambio total de especies, jugando un papel importante los procesos biológicos. Por ejemplo, en las partes altas la fauna de macroinvertebrados está representada fundamentalmente por ephemeropteros, trichopteros, plecópteros, megalópteros, algunos dípteros (Simuliidae), pocos odonatos y pocos hemípteros. A medida que se descende, disminuyen en diversidad los ephemeropteros y trichopteros, pero comienza a aumentar los odonatos, los hemípteros y los turbelarios. En las partes bajas disminuyen aún más los ephemeropteros y trichopteros, continúan el aumento de odonatos, hemípteros y abundan ciertos dípteros (Chironomidae), moluscos, hirudíneos y oligoquetos. En ciertas zonas muy contaminadas puede haber un dominio de uno o dos grupos, por lo regular Chironomidae y Tubificidae (Roldán-Pérez & Ramírez R., 2008).

Los macroinvertebrados cumplen importantes funciones ecológicas en los ecosistemas acuáticos (Cross, Ramírez, Santana, & Santiago, 2008; Cuffney, Wallace, & Lugthart, 1990; Cummins, Merritt, & Andrade, 2005; Gessner, Chauvet, & Dobson, 1999; Ramírez & Guitiérrez, 2014; Vannote et al., 1980; J. B. Wallace & Anderson, 2008; J. Wallace & Webster, 1996) como el control de la producción primaria, descomposición de detritus, la mineralización de nutrientes. Por ejemplo, la función de los invertebrados fragmentadores es romper partes vegetales de gran tamaño en piezas pequeñas (Gessner, Chauvet, & Dobson, 1999; Ramirez & Guitiérrez, 2014; Wallace & Anderson, 2008; Wallace & Webster, 1996) para lo cual están adaptados, favoreciendo la producción de partículas

finas que son transportadas corriente abajo o acumuladas en el fondo para ser usadas por otros consumidores (Cuffney et al., 1990; Cummins et al., 2005; J. Wallace & Webster, 1996).

De ahí que los macroinvertebrados según las características morfológicas y los mecanismos de comportamiento usados para la adquisición de alimentos se clasifican en grupos funcionales de alimentación o GFA y, su dominancia reflejan el tipo y localización de recursos alimenticios a lo largo del río (Cummins & Klug, 1979; Cummins et al., 2005; Vannote et al., 1980; J. Wallace & Webster, 1996). En el marco del CRC (Vannote et al., 1980), los fragmentadores junto a los recolectores son considerados co-dominantes en las cabeceras de los ríos, reflejando la importancia de la vegetación de ribera en el ingreso de materia orgánica particulada gruesa y producción de la materia orgánica fina (G Wayne Minshall et al., 1983; Ross, 1963). Los raspadores aumentan con la producción primaria y su dominancia se maximiza en sitios de tamaño medio del río mientras que en partes bajas de los ríos se reduce el tamaño de la materia orgánica particulada y los recolectores incrementan su importancia y dominancia en la comunidad de macroinvertebrados. Los macroinvertebrados depredadores cambian poco en la dominancia relativa con el orden del río, a diferencia de los grupos anteriores. Estudios realizados en ríos y arroyos de zonas templadas, muestran un ajuste de la distribución longitudinal de los GFA a las predicciones del CRC (Grubaugh, Wallace, & Houston, 1997; Hawkins & Sedell, 1981; G Wayne Minshall et al., 1983; Rosi-Marshall & Wallace, 2002) influenciada especialmente por el perifiton y el tamaño promedio de las partículas (Finn & Poff, 2005), sin embargo en estudios desarrollados en zonas tropicales la distribución de los GFA tiene un ajuste parcial al modelo (Greathouse & Pringle, 2006; Weljange, Leichtfried, Amarasinghe, & Füreder, 2017).

Los ríos de bosque seco tropical (BST) se caracterizan por cursos de agua temporales que transportan grandes volúmenes de agua durante la temporada de lluvias (enero a marzo) y permanecen casi completamente secos durante la estación seca con presencia o ausencia de conexiones del curso del río (Blanchette & Pearson, 2013), diferenciándolos de ríos ubicados en otros ecosistemas. Los ríos de BST en Australia se caracterizan por una ecología de "auge y caída". Las inundaciones inician un crecida de productividad con cambios en el hábitat y una expansión a escala masiva, seguida de una caída producida por las condiciones de bajo caudal y en otros casos de pérdida total de caudales (Puckridge, Walker, & Costelloe, 2000). Aunque, Blanchette & Pearson (2012) reporta la caída con las inundaciones y el auge con las corrientes bajas o sin

caudales, por cuanto las variables biofísicas asociadas con la estación seca tienen efectos significativos sobre el ensamblaje de los macroinvertebrados (Blanchette & Pearson, 2013; Weljange et al., 2017). Los animales acuáticos se mantienen durante la estación seca gracias a las características de resiliencia y resistencia, por ejemplo habilidades de colonización y establecimiento (Blanchette & Pearson, 2013).

A nivel de Sudamérica, poco se conoce sobre la ecología de los ríos de BST. Algunos estudios se han realizados en países como Puerto Rico (Greathouse & Pringle, 2006), Costa Rica (De Szoeki, Crisman, & Thurman, 2016) y Colombia (Vásquez-Ramos, Guevara-Cardona, & Reinoso-Flórez, 2014). En Ecuador, a pesar de existir varios estudios sobre macroinvertebrados acuáticos, poco se ha investigado sobre las relaciones de las comunidades bentónicas y su variabilidad a lo largo del gradiente longitudinal (Jacobsen, 2004, 2008; Jacobsen et al., 1997), menos aun en ríos ubicados en el BST.

En general, el BST del Ecuador es un ecosistema fuertemente amenazado (Sierra, 1999). A pesar de ser rico en especies y el alto en endemismo (Best & Kessler, 1995), la región "Tumbesina" como también se la conoce (Dinerstein et al., 1995), se encuentra pobremente representada en el sistema ecuatoriano de áreas protegidas. Sus principales amenazas son la deforestación, el cambio de uso de suelo y agricultura intensiva (Escribano-Avila et al., 2017). Por ejemplo, en el sur del país estos bosques fueron convertidos entre 1976 y el 2008 en pastos (30%), sembríos (0,9%) y bosques degradados (51,2%); la deforestación anual va en aumento afectando principalmente a las zonas bajas con un desplazamiento hacia las cabeceras de las montañas (Tapia-Armijos, Homeier, Espinosa, Leuschner, & de la Cruz, 2015). Estos cambios en la vegetación y en el uso del suelo suelen tener implicaciones directas en la salud de los ríos en múltiples formas (Allan, 2004; Wohl, 2006) como el aumento de la sedimentación, enriquecimiento de nutrientes, afloramiento de bacterias (Wohl, 2006), afectando negativamente la calidad de hábitat fluvial y a las comunidades acuáticas (Bücker, Sondermann, Frede, & Breuer, 2010). Por ejemplo, en las zonas altas de los Andes existen evidencias de la importancia de la cobertura de la vegetación en la comunidad de los macroinvertebrados y la calidad del agua (Encalada, Calles, Ferreira, Canhoto, & Graça, 2010; Carlos Iñiguez-Armijos, Leiva, Frede, Hampel, & Breuer, 2014; Vimos-Lojano, Martínez-Capel, & Hampel, 2017). Sin embargo este tipo de información no está disponible para los ríos de bosque seco en el Neotrópico.

Con el presente estudio se busca contribuir en el conocimiento de la ecología de los ríos de BST de la región tumbesina. El objetivo fue explorar los patrones en la estructura, organización funcional y composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en relación al gradiente longitudinal. Tomando como base las consideraciones del CRC se planteó la hipótesis que tanto la riqueza y densidad de especies, los GFA y la composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos sufren cambios longitudinales a lo largo de los ríos del BST en el sur del Ecuador como respuesta a la gradiente continua de las condiciones físicas formadas por la red de drenaje.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Los cuatro ríos estudiados (Jorupe, Matadero, Papalango y Puyura) están localizados en el sur occidente del Ecuador, en la provincia de Loja. En las Subcuencas de los ríos Catamayo, Macará y Alamor entre las coordenadas $-4^{\circ}0'22.7046''$ S, $-79^{\circ}53'7.4004''$ O y $-4^{\circ}22'37.4982''$ S y, $-80^{\circ}7'33.78''$ O. El rango de elevación va desde los 526 a 1490 m.s.n.m. La región donde se encuentra el área de estudio se clasifica como Bosque seco semideciduo y Bosque seco montano bajo (Aguirre, Kvist, & Sánchez T, 2006; Sierra, 1999) y presenta variaciones anuales de temperatura entre 10 y 33°C (promedio anual 24°C) con una fuerte estacionalidad climática (Espinosa, Cabrera, Luzuriaga, & Escudero, 2011). La estación lluviosa comprende cuatro meses (diciembre-marzo) cuando reciben alrededor del 80% de las precipitaciones (más de 200 mm al mes), mientras la estación seca se caracteriza porque las precipitaciones raramente sobrepasan los 10 mm en el mes (Maass & Burgos, 2011).

A lo largo de cada río, siguiendo la gradiente longitudinal, se establecieron tres zonas de muestreo (12 estaciones). La zona alta ubicada cerca de la cabecera de los ríos, la zona baja cerca a la desembocadura a un río superior y la zona media a la mitad de las dos anteriores. En cada zona se estableció un tramo de 100 m de longitud, los cuales presentaron hábitats y tamaño de sustrato similares. Los muestreos se realizaron durante la estación seca en donde existe una mayor estabilidad del ecosistema fluvial (Lyons, 1992) y un menor efecto de las lluvias tanto en las comunidades acuáticas (Vimos-Lojano, 2017) como en la calidad del agua.

Caracterización biofísica

Se calculó para las tres zonas de muestreo de cada río un índice de uso de suelo (ICS) (Puccinelli, Marcheggiani, Munafò, Andreani, & Mancini, 2012), el cual consiste en asignar una ponderación a cada categoría de uso de suelo. Estas ponderaciones están relacionadas con el potencial de contaminación hacia los cursos de agua.

En cada tramo de 100 m se midió *in situ* la temperatura, conductividad, concentración de oxígeno disuelto y pH del agua mediante el uso de una sonda multi-parámetros portátil (YSI 556 MPS, Yellow Springs Instruments, Inc., Yellow Springs, OH, USA). Al mismo tiempo se tomaron dos muestras de agua para la determinación de turbiedad y la

concentración de fosfatos, nitratos, coliformes totales, coliformes fecales y *Escherichia coli*. Las muestras fueron transportadas en obscuridad a 4°C y analizadas en el laboratorio dentro de 24 horas después de la colección.

El caudal del río se calculó mediante el método de aforo por dilución de acuerdo a Shaw, Beven, Chappell, & Lamb (2010). Este método consiste en adicionar una concentración conocida de un trazador y medir regularmente la dilución de la solución aguas abajo en un punto de muestreo donde el trazador se encuentra completamente mezclado con las aguas del río. Como trazador se usó cloruro de sodio (NaCl) por ser soluble en el agua y tener una alta conductividad eléctrica (Hongve, 1987), además no representa un peligro para la salud (Day, 1976). Para el cálculo utilizamos la integración de la conductividad vs tiempo para determinar el caudal de la corriente pluvial en litros por segundo (L/s). Adicionalmente, al inicio y final de cada tramo se midió el ancho del cauce y la profundidad de 3 a 6 sitios a lo ancho del cauce.

Debido a la incidencia de la vegetación de ribera sobre la calidad ambiental del ecosistema acuático se cuantificó la calidad de las riberas a través del índice de QBR (Munné, Solá, & Prat, 1998) establecido para ecosistemas mediterráneos por su similitud a los ecosistemas estudiados; este índice evalúa cuatro apartados, el primero valora el grado de cubierta vegetal, el segundo la estructura de la vegetación, el tercero la calidad de especies de la zona de ribera y el cuarto la naturalidad del canal fluvial; el valor final del índice está dado por la sumatoria de los valores parciales de cada uno de los apartados.

De igual manera, se valoró la capacidad del hábitat físico para albergar una determinada fauna acuática mediante el uso del Índice Hábitat Fluvial (Pardo et al., 2002) el cual consta de siete apartados que evalúan características bióticas y abióticas más importantes del cauce del río, y son: inclusión y limitación de sustrato, frecuencia de rápidos, composición del sustrato, regímenes de velocidad/ profundidad, sombra en el cauce, elemento de heterogeneidad y cobertura de la vegetación acuática. Cada apartado es valorado y la sumatoria de los apartados es el valor final del índice.

Macroinvertebrados bentónicos

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos se muestreó en cada zona mediante una red de marco tipo D (apertura de malla: 500 μm) utilizando la técnica de patada en un área de 0.5 x 0.5 m removiendo el fondo por 40 segundos. Se colectaron seis muestras distribuidas uniformemente abarcando el hábitat más representativo de cada zona (rápidos principalmente). Las muestras fueron tratadas independientemente, preservadas en etanol al 95%, y transportadas al laboratorio. Los macroinvertebrados fueron identificados al nivel taxonómico más bajo posible, usualmente género, usando claves de identificación para macroinvertebrados de Sur América (Dominguez & Fernández, 2009). Luego, los macroinvertebrados fueron asignados a un grupo funcional alimenticio (GFA) de acuerdo a Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2014) y Tomanova, Goitia, & Helešic (2006).

Análisis de datos.

Para conocer la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos se determinó la riqueza (taxones/muestra) y la densidad total (ind/m^2). En el caso de la organización funcional se calculó la abundancia relativa (% $\text{ind}/\text{muestra}$) de los macroinvertebrados pertenecientes a cada uno de los GFA.

Todos los análisis estadísticos fueron desarrollados en el ambiente de programación R (R Core Team, 2017), aplicando diferentes funciones y paquetes descritos a continuación. Las variables biológicas (métricas) se analizaron independientemente para cada río. El efecto de la gradiente longitudinal sobre las métricas calculadas (estructura y GFA) para cada río fue evaluado con un ANOVA anidado usando la función 'aov' del paquete 'stats' (R Core Team, 2017) y las diferencias fueron analizadas con un test de Tukey usando la función 'HSD.test' del paquete 'agricolae' (De Mendiburu, 2017). La zona (alta, media, baja) fue considerado como anidada dentro de cada río.

Las variaciones en la composición taxonómica de macroinvertebrados bentónicos en la gradiente longitudinal se evaluó mediante un PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance) usando la función 'adonis' del paquete 'vegan' (Oksanen et al., 2018). El PERMANOVA fue ejecutado para cada río en un diseño anidado usando una matriz de distancias de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957) calculada con las abundancias de los macroinvertebrados. Finalmente, se aplicó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para cada río, usando la función 'metaMDS' del paquete 'vegan' con el objetivo de visualizar las diferencias en la composición taxonómica de macroinvertebrados en la gradiente longitudinal de cada río.

RESULTADOS

Caracterización biofísica.

Los resultados obtenidos muestran altas variación en las variables fisicoquímicas entre los ríos estudiados (Tabla 1), lo que sugiere heterogeneidad entre los ríos del BST de la región Tumbesina.

Tabla 1. Factores abióticos y bióticos en la gradiente longitudinal alta (A), media (M) y baja (B) de cuatro ríos estacionales de BST al sur de Ecuador. Índice de cobertura del suelo (ICS), Conductividad (Cond), total de sólidos disueltos (TDS), Oxígeno disuelto (DO), índice de calidad de ribera (QBR), índice de calidad de hábitat fluvial (IHF).

Variables	Jorupe			Matadero			Papalango			Puyura		
	A	M	B	A	M	B	A	M	B	A	M	B
ICS	2.24	2.57	2.35	3.89	4.25	3.94	2.90	3.01	3.95	5.26	4.88	5.32
Temp. (°C)	17.47	20.54	22.26	16.45	22.31	23.56	16.36	20.97	21.14	15.91	17.61	19.8
Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	231	282	375	169	512	772	138	225	308	87	72	93
DO (mg l^{-1})	7.73	8.68	7.66	8.29	8.00	9.63	7.25	6.58	7.71	9.17	8.85	8.59
pH	5.59	7.91	7.74	7.74	7.42	7.9	7.97	8.15	8.76	7.74	7.35	7.44
Turbiedad (NTU)	1.44	3.42	1.55	4.23	3.38	1.97	7.29	3.1	2.12	3.945	3.38	1.97
PO ₄ (mg/L)	0.23	0.22	0.32	0.22	0.26	0.48	0.27	0.19	0.62	0.22	0.26	0.48
NO ₃ (mg/L)	1.4	0.9	1.1	1	1.4	1.2	0.7	0.7	1.3	1	1.4	1.2
Col. Totales (UFC/100ml)	480	532	608	280	600	800	1440	2880	3840	356	380	528
Col. fecales (UFC/100ml)	152	140	328	27	64	92	42	81	168	64	17	213
E. coli (UFC/100ml)	136	120	184	36	96	124	30	180	232	6	32	84
Caudal (L/s)	32.53	28.57	42.42	49.83	7.03	10.28	41.07	73.42	172.34	3.54	2.35	12.36
Ancho (m)	2.6	0.9	3	2	2.8	1.75	1.5	2	2.5	1.5	0.9	0.73
Profun. \bar{X} (cm)	0.1	0.08	0.11	0.33	0.09	0.13	0.21	0.17	0.13	0.11	0.07	0.06
QBR	95	100	69.5	43	26	15	49	37	67	50	17	26
IHF	66	86	80	55	60	54	71	77	64	69	54	60

Fuente: Autor

Elaborado por: Autor

VARIABLES como la temperatura del agua y la concentración de coliformes totales mostraron un aumento de valores con la gradiente longitudinal (Tabla 1). El río Puyura presentó las temperaturas más bajas 15.9°C a 19.8°C mientras el río Papalango contó con el mayor número de coliformes totales (1 440 a 3 840 UFC/100ml). Otras variables como la conductividad, coliformes fecales, *E. coli* y fosfatos mostraron un aumento con la gradiente longitudinal, pero no en todos los ríos, debido a una disminución de valores en la zona media (Tabla 1).

Los ríos estudiados presentaron comportamientos individuales de aumento o disminución hacia la zona media o baja, en variables como pH, nitratos y oxígeno disuelto, el índice QBR, IHF, índice de cobertura del suelo ancho y profundidad del cauce (Tabla 1). Por otro lado, el caudal mostró un patrón diferente a lo esperado con una disminución en la zona media, excepto en el río Papalango donde si aumento con la gradiente longitudinal (Tabla 1).

Estructura de la comunidad de macroinvertebrados

Se encontraron un total 27110 individuos distribuidos en 22 órdenes, 84 familias y 172 géneros. El río Jorupe fue el único que presentó un aumento significativo (ANOVA, $p < 0.05$) de la riqueza a lo largo de la gradiente longitudinal (Fig.1A). En el río Matadero la riqueza fue significativamente mayor en la zona media, y menor en la zona alta y baja respectivamente (Fig. 1A). Los ríos Papalango y Puyura no presentaron diferencias significativas (ANOVA, $p > 0.05$) a lo largo de la gradiente longitudinal (Fig.1A).

La densidad de individuos en el río Jorupe fue significativamente mayor (ANOVA, $p < 0.05$) en la zona baja que en la zona alta y media (Fig. 1B). La densidad en el río Matadero fue significativamente mayor (ANOVA, $p < 0.05$) en la zona media que en la zona alta y baja (Fig. 1B). En los ríos Matadero y Papalango la densidad no mostró diferencias significativas (ANOVA, $p > 0.05$) a lo largo de la gradiente longitudinal (Fig.1B).

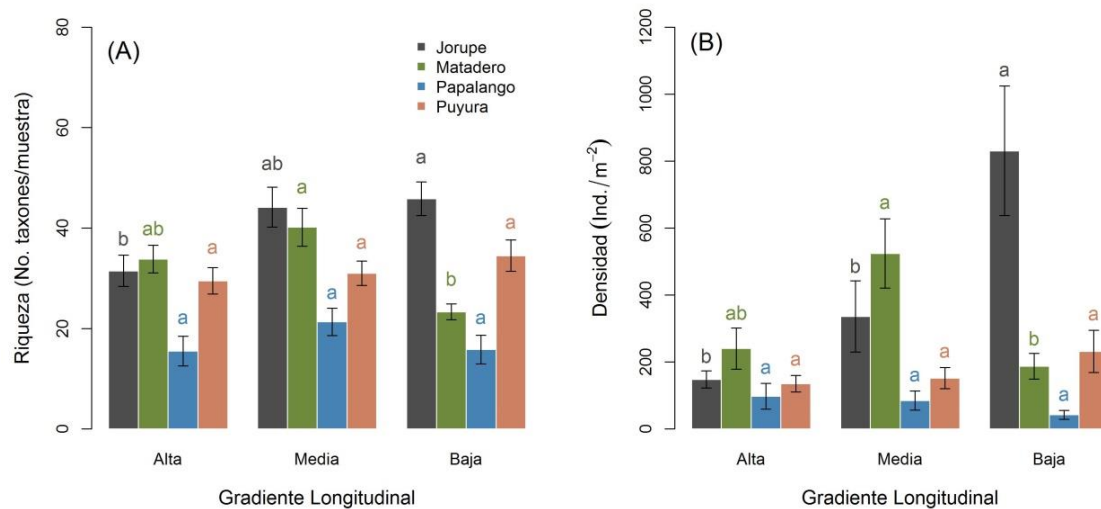


Figura 1. Estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de cuatro ríos estacionales de BST al sur de Ecuador. (A) Riqueza total de taxones y (B) densidad de individuos. Las letras sobre las barras representan las diferencias significativas para el test de Tukey ($p < 0.05$).

Fuente: Autor

Elaborado por: Autor

Organización funcional

Se encontraron seis GFA en los ríos del BST de la región Tumbesina. Los GFA mayormente representados fueron los recolectores y raspadores (Fig. 2A y 2B) y el menos representado fue el grupo de perforadores (Fig. 2F).

Los grupos de recolectores, raspadores y fragmentadores presentaron diferencias longitudinales significativas (ANOVA, $p < 0.05$) en los ríos estudiados (Fig. 2A, 2B y 2F). El porcentaje de individuos recolectores mostró disminución significativa (ANOVA, $p < 0.05$) con la gradiente longitudinal en los ríos Jorupe, Matadero y Puyura, lo contrario sucedió con el río Papalango (Fig. 2A). Por su parte, el grupo de raspadores aumentó significativamente (ANOVA, $p < 0.05$) con la gradiente longitudinal excepto en el río Papalango (Fig. 2B). El grupo de fragmentadores presentó una disminución significativa (ANOVA, $p < 0.05$) en el porcentaje de individuos con la gradiente longitudinal en los ríos Jorupe y Matadero, mientras que aumento en el río Papalango y fue mayor en la zona media del río Puyura (Fig. 2E).

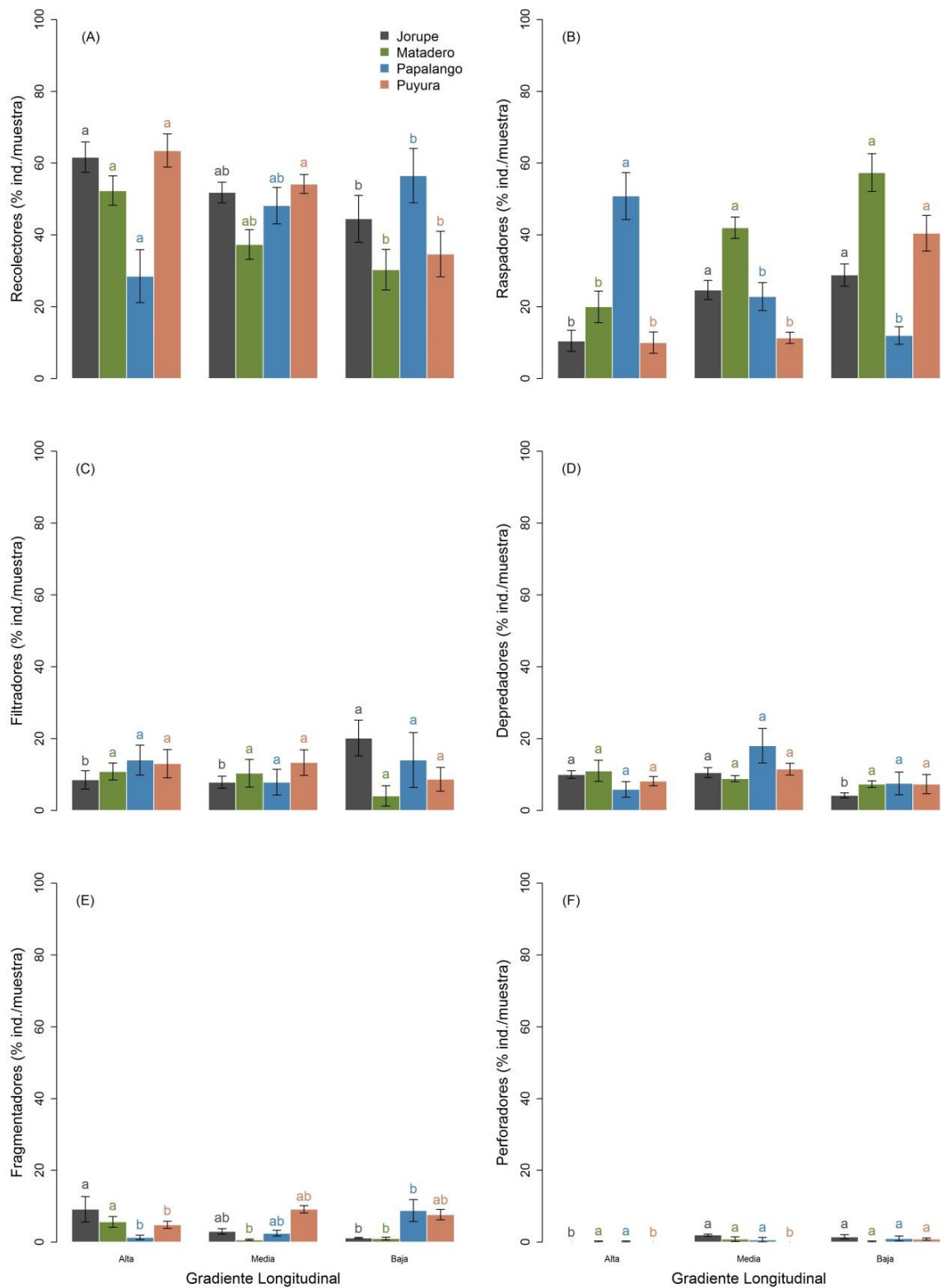


Figura 2. Organización funcional de macroinvertebrados bentónicos de cuatro ríos estacionales de BST al sur de Ecuador. Categorías con diferentes letras representan las diferencias significativas para el test de Tukey ($p < 0.05$).

Fuente: Autor

Elaborado por: Autor

Los grupos de filtradores y depredadores presentaron diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$) solo en el río Jorupe (Fig. 2C y 2D, respectivamente). El grupo de filtradores mostró un aumento del porcentaje de individuos con la gradiente longitudinal mientras que el grupo de depredadores disminuyó. El grupo de perforadores presentó diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$) en los ríos Puyura y Jorupe (Fig. 2F); en el río Puyura mostró un aumento del porcentaje de individuos perforadores con la gradiente longitudinal mientras que en el río Jorupe el mayor el porcentaje de individuos se presentó en la zona media (Fig. 2F).

Composición de la comunidad

La composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos varió significativamente a lo largo de la gradiente longitudinal en los cuatro ríos estudiados (Tabla 2), indicando diferencias en la composición taxonómica de las zonas alta, media y baja (Fig. 3).

Tabla 2. PERMANOVA en base a las disimilitudes de Bray-Curtis (sin transformación) de los datos de la composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, en las tres zonas longitudinales dentro de los cuatro ríos de bosque seco tropical. Cada prueba se realizó con 999 permutaciones.

Fuente de variación	gl	Sumas Cuadrados	Medias de Cuadrados	F	Pr(>F)
<i>Jorupe</i>					
Zona	2	1.6323	0.81617	5.02	0.001
Residuales	15	2.4401	0.16268		
<i>Matadero</i>					
Zona	2	1.8727	0.93633	5.42	0.001
Residuales	15	2.5920	0.1728		
<i>Papalango</i>					
Zona	2	1.1422	0.57109	1.76	0.014
Residuales	15	4.8611	0.32407		
<i>Puyura</i>					
Zona	2	1.5462	0.77308	4.75	0.001
Residuales	15	2.4409	0.16273		

Fuente: Autor

Elaborado por: Autor

Los resultados del NMDS indican que la comunidad de macroinvertebrados bentónicos presentan una variación en la composición taxonómica a lo largo de la gradiente longitudinal en los cuatro ríos estudiados. Los macroinvertebrados bentónicos en las zonas altas presentan una composición taxonómica diferente a las zonas bajas en todos los ríos, mientras que las zonas medias presentan taxones que son compartidos con las zonas altas o con las bajas (Fig. 3)

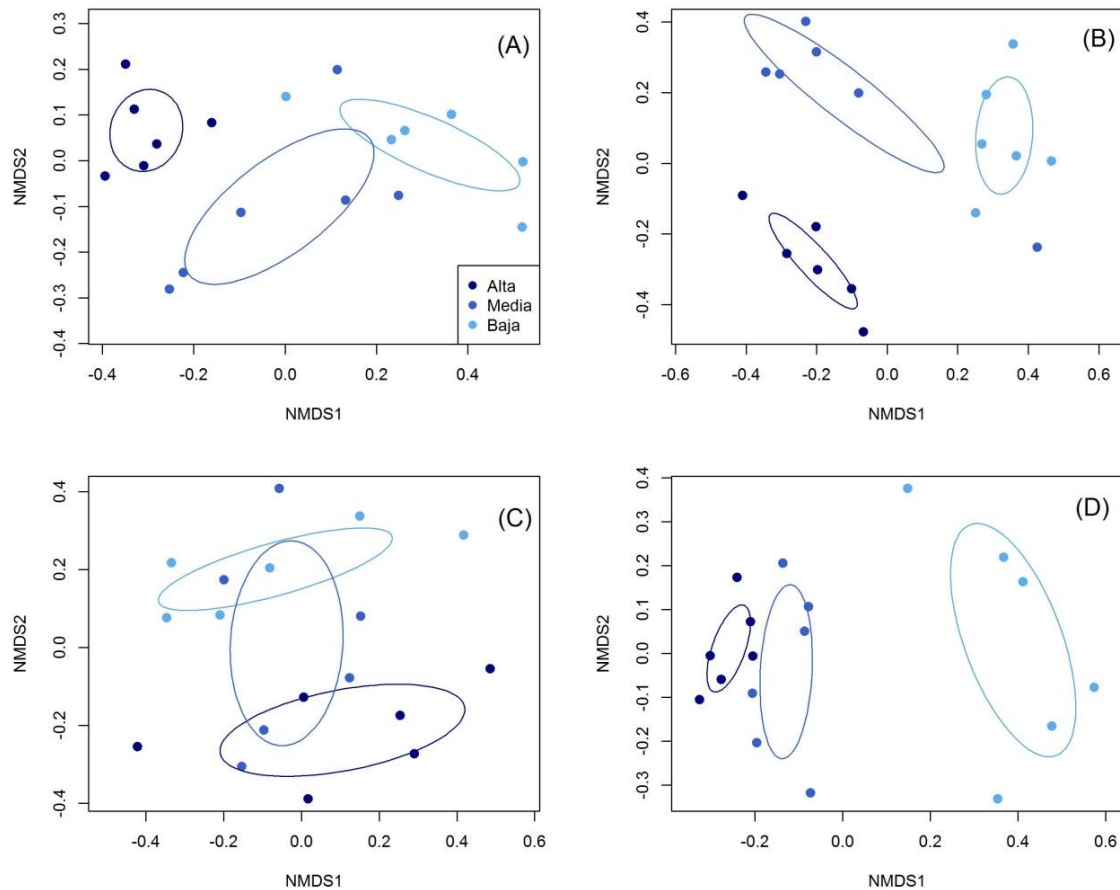


Figura 3. Ordenaciones (NMDS) de la composición de la comunidad de macroinvertebrados en la gradiente longitudinal (zona alta, media y baja) en cuatro ríos estacionales de BST al sur de Ecuador. Ríos Jorupe (A), Matadero (B), Papalango (C), Puyura (D).

Fuente: Autor

Elaborado por: Autor

DISCUSIÓN

En este estudio, se midieron los cambios en la estructura, organización funcional y composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de ríos permanentes en el BST de la región tumbesina del suroeste del Ecuador. Se encontró que 1) las variables fisicoquímicas se comportan de forma diferente en relación al gradiente longitudinal en los ríos estudiados, con excepción de la temperatura y coliformes totales que aumentan de aguas abajo. 2) La estructura de la comunidad presentó diferentes patrones a lo largo de la gradiente longitudinal dependiendo del río, siendo Jorupe el único río que mostró un aumento en la riqueza y densidad de macroinvertebrados con el gradiente. 3) Los GFA más dominantes en los ríos permanentes de bosque seco fueron los recolectores y raspadores, mientras los perforadores fueron poco frecuentes. A pesar que los GFA mostraron diferencias longitudinales significativas, cada río presentó patrones distintos. 4) La composición taxonómica de macroinvertebrados bentónicos mostró diferencias significativas con la gradiente longitudinal, las zonas altas son diferentes a las zonas bajas, mientras que las zonas medias comparten taxones con la parte alta y baja.

Las variables fisicoquímicas de los ríos permanentes del BST estudiados mostraron patrones individuales para cada río, esto puede estar relacionado a los diferentes grados de intervención humana que presenta cada una de las cuencas de los ríos analizados. Estudios recientes muestran que en los últimos años al menos el 33% de la cobertura del BST en Ecuador se ha perdido y un gran porcentaje de estos bosques han sido convertidos a tierras agrícolas y pasturas o se encuentra degradado, (Escribano-Avila et al., 2017; Tapia-Armijos et al., 2015). Las cuencas de los ríos estudiados no son la excepción, muestran un Índice de Cobertura del suelo (ICS) que van entre los 2,24 en el río Jorupe, porque la mayor parte del área de drenaje presenta bosque secundario en recuperación protegida por una reserva privada y 5,32 en el río Puyura, con alta intervención, con presencia de ganadería y agricultura. Cambios en el uso del suelo afectan la calidad fisicoquímica del agua en ríos como los observados por Giraldo, Chará, Zúñiga, Chará-Serna, & Pedraza (2014) en Colombia, donde la presencia de ganadería mostró un aumento en la concentración de sólidos disueltos y fosfatos, aumentando la alcalinidad y conductividad, y disminuyó la concentración del oxígeno disuelto con relación a zonas de bosques y cultivos.

La temperatura del agua presentó un aumento longitudinal en todos los ríos estudiados, lo cual se puede deber a exposición del agua a las condiciones atmosféricas (Ward, 1985). La temperatura ambiental que aumenta a medida que los ríos fluyen hacia las partes bajas influyendo en la temperatura del agua. Otra causa del aumento de temperatura puede ser la disminución de la cobertura vegetal que permite una mayor radiación solar sobre los cuerpos de agua en estudio (Allan & Castillo, 2004; Burton, Brown, & Belitz, 2005; Naiman, 1997; Rutherford, Marsh, Davies, & Bunn, 2004; Ward, 1985).

El aumento longitudinal en la concentración de coliformes totales puede deberse a la ganadería a lo largo de los ríos estudiados, especialmente en Papalango donde existe poca vegetación de ribera y alta presencia de ganado vacuno y porcino las cuales son causales del aumento de las bacterias en los cuerpos de agua (Giraldo et al., 2014; J. B. Wallace & Anderson, 2008). Otra fuente importante de bacterias es la presencia de asentamientos humanos (Caro-Borrero, Carmona-Jiménez, González-Martínez, & Mazari-Hiriart, 2015; Foley et al., 2005). Se evidenciaron varias descargas de aguas servidas en la zona baja de todos los ríos, así como la presencia de muchos pozos sépticos colapsados.

La disminución de los caudales en la zona media de tres de los cuatro ríos estudiados, puede ser explicada por la extracción y desviación de caudales de agua para suplir las actividades humanas. La demanda de agua en zonas de bosques secos tropicales en especial para consumo humano e irrigación afecta directamente la disponibilidad de agua. En otras regiones, el uso consuntivo del agua ha dado como resultado la reducción de los caudales en zonas áridas hasta llegar en muchos casos a secarlos (Foley et al., 2005). La disminución del caudal que puede estar influyendo en la estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos observado en este estudio, debido a la disminución de microhábitat disponibles para el desarrollo de las especies (Brönmark et al., 1984), así también, en los cambios en la disponibilidad de materia orgánica particulada. Weliange et al., (2017) encontró que los bajos niveles de caudal puede disminuir la disponibilidad de la materia orgánica particulada. Estos cambios demuestran la importancia de los caudales ecológicos, la necesidad del manejo del recurso hídrico y el impacto de las actividades humanas en el recurso agua, en zonas con gran estrés hídrico.

El aumento de la riqueza de especies no estuvo presente en todos los ríos y densidad de individuos de igual manera. Weliange et al., (2017) en su estudio en Sri Lanka encontró que la riqueza y abundancia de los macroinvertebrados no sigue un patrón de aumento a lo largo de la gradiente longitudinal. Lo cual puede deberse a varios factores presentes en la zona de estudio, como la presencia de una mayor heterogeneidad de hábitat en el río Jorupe (IHF entre 66 y 86) influyendo en los valores altos de riqueza en este sitio. De igual manera, la alteración humana del régimen de flujo cambia el patrón establecido de variación y perturbación hidrológica natural, alterando así la dinámica del hábitat y creando nuevas condiciones para la colonización de nuevas especies (Poff et al., 1997). Las variaciones en la calidad de la vegetación de ribera pueden aumentar la entrada lateral de sedimentos finos, al igual que la ganadería, (Herbst, Bogan, Roll, & Safford, 2012; Lorion & Kennedy, 2009) y provocar el recubrimiento del lecho del río con partículas finas disminuyendo la diversidad y disponibilidad de hábitats para el establecimiento de los macroinvertebrados acuáticos (Allan & Arbor, 2004; Bilotta & Brazier, 2008). Tronstad et al. (2016) en su estudio realizado en ríos de montaña encontró que la riqueza y densidad de macroinvertebrados bentónicos no varía con la elevación y está relacionadas con el potencial de óxido-reducción en el caso de la densidad, y la riqueza se relaciona negativamente con la conductividad. Jacobsen et al. (1997) en su estudio realizado en Ecuador, encontró que temperatura y conductividad son los mejores indicadores de variación a lo largo de la gradiente. Por lo tanto variaciones en las condiciones físico químicas de los ríos pueden contribuir significativamente durante la estación seca en los ríos de BST (Blanchette & Pearson, 2013) a las variaciones de la estructura de la comunidad como las vistas en este estudio.

Los GFA presentaron diferencias significativas a lo largo del gradiente longitudinal, especialmente en la abundancia relativa de los grupos recolectores, raspadores y fragmentadores. El alto porcentaje de macroinvertebrados recolectores en los ríos de BST tumbesino también es reportado por Weliange et al., (2017) en ríos del BST en Sri Lanka. Este grupo se alimenta de detritos y el tamaño de la población aumenta especialmente cuando hay abundancia de la materia orgánica fina alóctona acumulada en el fondo del lecho de los ríos y que ha sido transportada por la corriente. Los bajos caudales pueden influir en la acumulación de los detritos y materia orgánica (Poff et al., 1997; Weliange et al., 2017) y la descomposición bacteriana permite un aumento en las poblaciones de los recolectores (Dobson, Mathooko, Ndegwa, & M'Erimba, 2003; Mathuriau & Chauvet, 2002)

El porcentaje alto de raspadores difiere con los resultados de Weliange et al. (2017), quien encontró menor abundancia de raspadores en relación a otros grupos funcionales, indicando la presencia de un alto porcentaje de producción de perifiton bentónico (G. W. Minshall, 1978). La pérdida del bosque de ribera (Allan & Arbor, 2004; Bücken et al., 2010; Cummins & Klug, 1979; Gurtz & Wallace, 1984), facilita una mayor penetración de la luz favoreciendo la producción primaria (Brönmark et al., 1984; G Wayne Minshall et al., 1983).

Los altos porcentajes de depredadores observados en el presente estudio (20%) también han sido reportados en otros estudios. Weliange et al. (2017) encontró que este grupo funcional es abundante en ríos en bosque seco tropical durante la estación seca y su abundancia disminuye en la estación lluviosa. De igual manera Jacobsen et al. (1997), en su estudio halló altas proporciones de depredadores en zonas bajas de ríos del Ecuador, estos valores son más altos a los encontrados en páramos y zonas templadas.

Los ríos del bosque seco estudiados presentan un bajo porcentaje de fragmentadores, similares a los encontrados por Weliange et al. (2017). Es conocido que en arroyos tropicales los macroinvertebrados fragmentadores son escasos (Dobson, Magana, Mathooko, & Ndegwa, 2002; Dudgeon & Wu, 1999), que la fragmentación de las hojas es realizado principalmente por microorganismos (Graça, 2001; Mathuriau & Chauvet, 2002) y favorecida por los compuestos de las hojas que permiten su fácil descomposición (Mathuriau & Chauvet, 2002; Tomanova et al., 2007). Por otro lado, la disminución de fragmentadores puede ser influenciado por las condiciones físicas de las quebradas, como la elevación del pH, la temperatura del agua y las concentraciones de fósforo producidos por el cambio de uso del suelo como ha ocurrido en ríos andinos del sur del Ecuador (C. Iñiguez-Armijos et al., 2016). Así mismo, si se considera que el bosque seco en la parte baja es de tipo caducifolio, lo cual implica una mayor disponibilidad de hojarasca en determinada época del año, convirtiéndose en un factor limitante de materia orgánica gruesa para los macroinvertebrados fragmentadores, pero esta relación debe ser estudiada en el futuro.

Los grupos funcionales de alimentación junto a la riqueza y densidad mostraron una organización diferente a lo largo del río respecto a lo esperado por el CRC propuesto por Vannote et al. (1980). Esto puede deberse a que en los cuatro ríos, los tramos seleccionados fueron insuficientes para revelar las características del RCC.

Finalmente, los resultados del presente estudio sugieren que la estructura y la organización funcional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en ríos de BST sufre cambios longitudinales pero estos cambios no siguen un solo patrón longitudinal. La composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos muestra un cambio progresivo longitudinal de especies así como variaciones en su abundancia a lo largo de la gradiente longitudinal. Se debe considerar que, debido a la poca información taxonómica disponible para la zona, en algunos casos se utilizaron grupos taxonómicos más altos en un modelo basado en especies (Williams & Gaston, 1994). Es necesario enfocar un mayor esfuerzo a estudios taxonómicos en esta zona.

Los patrones longitudinales individuales para cada río fueron también observados en estudios realizados en BST (Blanchette & Pearson, 2012, 2013; Weljange et al., 2017). Esto puede ser resultado de la combinación de las condiciones ambientales presentes durante la estación seca (caudales mínimos, altas temperaturas ambientales, menor arrastre de sedimentos y composición de la materia orgánica). A esto se suma, la intervención humana (disminución de caudales, pérdida de cobertura vegetal ribereña, cambio de uso del suelo, escaso tratamiento de aguas residuales, etc.) determinando una alta heterogeneidad entre cada uno de los ríos los cuales influyen en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos

Además, son poco conocidas las interacciones complejas (intra e interespecíficas de las especies, la preferencia de hábitat por estadio, etc.) en las comunidades de los ríos de BST, disminuyendo la capacidad de entendimiento del funcionamiento de los procesos en este ecosistema acuático. Así mismo, es necesario investigar a mediano y largo plazo los cambios de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y su tolerancia a las perturbaciones hidrológicas para proporcionar conocimientos que permitan afrontar por una parte la necesidad de establecer caudales ecológicos previstos en la legislación ecuatoriana, debido a la creciente extracción del recurso para la satisfacción de las crecientes necesidades humanas y por otra los retos ante problemas ambientales a nivel global como el cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, Z., Kvist, L. P., & Sánchez T, O. (2006). Bosques secos en Ecuador y su diversidad. *Botánica Económica de los Andes Centrales*, (8), 162-187.
- Allan, J. D. (2004). Influence of land use and landscape setting on the ecological status of rivers. *Limnetica*, 23(3-4), 187-198.
<http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Allan, J. D., & Arbor, A. (2004). LANDSCAPES AND RIVERSCAPES : The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(2004), 257-284.
<http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2004). *Stream Ecology: Structure and function of running waters* (Second Edi). New York: Springer Science & Business Media.
- Best, B. J., & Kessler, M. (1995). *Biodiversity and conservation in Tumbesian Ecuador and Peru*. Cambridge, U.K.: BirdLife International.
- Bilby, R. E., & Likens, G. E. (1980). Importance of Organic Debris Dams in the Structure and Function of Stream Ecosystems. *Ecology*, 61(5), 1107-1113.
- Bilotta, G. S., & Brazier, R. E. (2008). Understanding the influence of suspended solids on water quality and aquatic biota. *Water Research*, 42(12), 2849-2861.
<http://doi.org/10.1016/j.watres.2008.03.018>
- Blanchette, M. L., & Pearson, R. G. (2012). Macroinvertebrate assemblages in rivers of Australian dry tropics are highly variable. *Freshwater Science*, 31(3), 865-881.
<http://doi.org/10.1111/fwb.12080>
- Blanchette, M. L., & Pearson, R. G. (2013). Dynamics of habitats and macroinvertebrate assemblages in rivers of the Australian dry tropics. *Freshwater Biology*, 58, 742-757.
<http://doi.org/10.1111/fwb.12080>
- Bray, R. J., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325-349.
<http://doi.org/10.2307/1942268>
- Brönmark, C., Herrmann, J., Malmqvist, B., Otto, C., & Sjöström, P. (1984). Animal community structure as a function of stream size. *Hydrobiologia*, 112, 73-79.
- Bücker, A., Sondermann, M., Frede, H.-G., & Breuer, L. (2010). The influence of land-use on macroinvertebrate communities in montane tropical streams – a case study from Ecuador. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 177(4), 267-282. <http://doi.org/10.1127/1863-9135/2010/0177-0267>
- Burton, C. A., Brown, L. R., & Belitz, K. (2005). Assessing Water Source and Channel Type as Factors Affecting Benthic Macroinvertebrate and Periphyton Assemblages in the Highly Urbanized Santa Ana River Basin, California. *American Fisheries Society Symposium*, 47, 239-262. Recuperado a partir de https://ca.water.usgs.gov/user_projects/sana_nawqa/p239-262_Burton.pdf

- Caro-Borrero, A., Carmona-Jiménez, J., González-Martínez, T., & Mazari-Hiriart, M. (2015). Hydrological evaluation of a peri-urban stream and its impact on ecosystem services potential. *Global Ecology and Conservation*, 3, 628-644. <http://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.008>
- Cross, W. F., Ramírez, A., Santana, A., & Santiago, L. S. (2008). Toward quantifying the relative importance of invertebrate consumption and bioturbation in Puerto Rican streams. *Biotropica*, 40(4), 477-484. <http://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00388.x>
- Cuffney, T., Wallace, J. B., & Lugthart, G. J. (1990). Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology*, 23(2), 281-299. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00272.x>
- Cummins, K. W. (1973). Trophic Relations of Aquatic Insects. *Annual Review of Entomology*, 18(1), 183-206. <http://doi.org/10.1146/annurev.en.18.010173.001151>
- Cummins, K. W., & Klug, M. J. (1979). FEEDING ECOLOGY OF STREAM INVERTEBRATES. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 147-172. Recuperado a partir de <http://www.jstor.org/stable/2096788>
- Cummins, K. W., Merritt, R. W., & Andrade, P. C. N. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69-89. <http://doi.org/10.1080/01650520400025720>
- Day, T. J. (1976). On the precision of salt dilution gauging. *Journal of Hydrology*, 31(3-4), 293-306. [http://doi.org/10.1016/0022-1694\(76\)90130-X](http://doi.org/10.1016/0022-1694(76)90130-X)
- De Mendiburu, F. (2017). agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. Recuperado a partir de <https://cran.r-project.org/package=agricolae>
- De Szoeki, S. M., Crisman, T. L., & Thurman, P. E. (2016). Comparison of macroinvertebrate communities of intermittent and perennial streams in the dry forest of Guanacaste, Costa Rica. *Ecohydrology*, 9(4), 659-672. <http://doi.org/10.1002/eco.1665>
- Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P. O., & Ledec, G. (1995). *Una Evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Washington DC: Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento/Banco Mundial.
- Dobson, M., Mathooko, J. M., Ndegwa, F. K., & M'Erumba, C. (2003). Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia*, 519(1-3), 207-210. <http://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000026592.50734.ea>
- Dominguez, E., & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*. (E. Dominguez & H. R. Fernández, Eds.), Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. <http://doi.org/978-950-668-015-2>
- Dudgeon, D. (1989). The Influence of Riparian Vegetation on the Functional Organization of four Hong-Kong Stream Communities. *Hydrobiologia*, 179(3), 183-194. <http://doi.org/10.1007/bf00006631>

- Encalada, A. C., Calles, J., Ferreira, V., Canhoto, C. M., & Graça, M. A. S. (2010). Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biology*, 55(8), 1719-1733. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02406.x>
- Escribano-Avila, G., Cervera, L., Ordóñez-Delgado, L., Jara-Guerrero, A., Amador, L., Paladines, B., ... Iván Espinosa, C. (2017). Biodiversity patterns and ecological processes in Neotropical dry forest: the need to connect research and management for long-term conservation. *Neotropical Biodiversity*, 3(1), 107-116. <http://doi.org/10.1080/23766808.2017.1298495>
- Espinosa, C. I., Cabrera, O., Luzuriaga, A., & Escudero, A. (2011). What factors affect diversity and species composition of endangered tumbesian dry forests in southern Ecuador? *Biotropica*, 43(1), 15-22. <http://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00665.x>
- Finn, D. S., & Poff, N. L. (2005). Variability and convergence in benthic communities along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams. *Freshwater Biology*, 50(2), 243-261. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01320.x>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574. <http://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Gessner, M. O., Chauvet, E., & Dobson, M. (1999). A Perspective on Leaf Litter Breakdown in Streams. *Oikos*, 85(2), 377-384.
- Giraldo, L. P., Chará, J., Zúñiga, M., Chará-Serna, A. M., & Pedraza, G. (2014). Impacto del uso del suelo agropecuario sobre macroinvertebrados acuáticos en pequeñas quebradas de la cuenca del río La Vieja (Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 62(April), 203-219. <http://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15788>
- Graça, M. A. S. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams - a review. *International Review of Hydrobiology*, 86(4-5), 383-393. [http://doi.org/10.1002/1522-2632\(200107\)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D](http://doi.org/10.1002/1522-2632(200107)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D)
- Greathouse, E. A., & Pringle, C. M. (2006). Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. <http://doi.org/10.1139/f05-201>
- Grubaugh, J., Wallace, B., & Houston, E. (1997). Production of benthic macroinvertebrate communities along a southern Appalachian river continuum. *Freshwater Biology*, 37(3), 581-596. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.d01-578.x>
- Gurtz, M. E., & Wallace, J. B. (1984). Substrate-mediated response of stream invertebrates to disturbance. *Ecology*, 65(5), 1556-1569.
- Hawkins, C. P., & Sedell, J. R. (1981). Longitudinal and Seasonal Changes in Functional Organization of Macroinvertebrate Communities in Four Oregon Streams. *Ecology*, 62(2), 387-397. <http://doi.org/10.2307/1936713>
- Herbst, D. B., Bogan, M. T., Roll, S. K., & Safford, H. D. (2012). Effects of livestock exclusion on in-stream habitat and benthic invertebrate assemblages in montane streams. *Freshwater Biology*, 57(1), 204-217. <http://doi.org/10.1111/j.1365->

2427.2011.02706.x

- Hongve, D. (1987). A revised procedure for discharge measurement by means of the salt dilution method. *Hydrological Processes*, 1(3), 267-270. <http://doi.org/10.1002/hyp.3360010305>
- Iñiguez-Armijos, C., Leiva, A., Frede, H. G., Hampel, H., & Breuer, L. (2014). Deforestation and benthic indicators: How much vegetation cover is needed to sustain healthy Andean streams? *PLoS ONE*, 9(8), 1-10. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0105869>
- Iñiguez-Armijos, C., Rausche, S., Cueva, A., Sánchez-Rodríguez, A., Espinosa, C., & Breuer, L. (2016). Shifts in leaf litter breakdown along a forest-pasture-urban gradient in Andean streams. *Ecology and Evolution*, 1-17. <http://doi.org/10.1002/ece3.2257>
- Jacobsen, D. (2004). Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49(10), 1293-1305. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01274.x>
- Jacobsen, D. (2008). Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, 154(4), 795-807. <http://doi.org/10.1007/s00442-007-0877-x>
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. (1997). Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38, 247-261. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00210.x>
- Lewis, W. J. (2008). Physical and chemical features of tropical flowing waters. En D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Stream Ecology* (pp. 1-21). Amsterdam: Elsevier. <http://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50003-0>
- Lorion, C. M., & Kennedy, B. P. (2009). Relationships between deforestation, riparian forest buffers and benthic macroinvertebrates in neotropical headwater streams. *Freshwater Biology*, 54(1), 165-180. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02092.x>
- Lyons, J. (1992). *Using the index of biotic integrity (IBI) to measure environmental quality in warmwater streams of Wisconsin*. General Technical Report 149, U.S.A. Minnesota: Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Maass, M., & Burgos, A. (2011). Water Dynamics at the Ecosystems Level in Seasonally Topical Forest. En R. Dirzo, H. Mooney, G. Ceballos, & H. Young (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and Conservation* (pp. 141-156). Washington DC 20009, USA: Island Press.
- Mathuriau, C., & Chauvet, E. (2002). Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(3), 384-396. <http://doi.org/10.2307/1468477>
- Minshall, G., Petersen, R., & Nimz, C. (1985). Species Richness in Streams of Different Size from the Same Drainage Basin. *The American Naturalist*, 125(1), 16-38. <http://doi.org/10.1086/284326>
- Minshall, G. W. (1978). Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience*, 28(12), 767-771.

<http://doi.org/10.2307/1307250>

- Minshall, G. W., Petersen, R. C., Cummins, K. W., Bott, T. L., Sedell, J. R., Cushing, C. E., & Vannote, R. L. (1983). Interbiome Comparison of Stream Ecosystem Dynamics. *Ecological Monographs*, 53(1), 1-25.
- Munné, A., Solá, C., & Prat, N. (1998). QBR: Un índice rápido para la evaluación de la calidad de los ecosistemas de ribera. *Tecnología del Agua*, 175, 20-37.
- Naiman, R. (1997). The ecology of interfaces-Riparian. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 621-658. Recuperado a partir de http://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=v5VHWWrK_SsC&oi=fnd&pg=PA182&dq=Dissolved+Organic+Matter+in+Headwater+Streams:+Compositional+Variability+across+Climatic+Regions+of+North+America&ots=AykiF34o7Z&sig=tZfVylFtHxHuiFPBP1ssmJGUjtk
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... Oksanen, M. J. (2018). Vegan: community ecology package. *R Package Version 2.4-6*. <http://doi.org/10.1093/molbev/msv334>
- Pardo, I., Álvarez, M., Casas, J., Moreno, J. L., Vivas, S., Bonada, N., ... Vidal-Abarca, M. R. (2002). El hábitat de los ríos mediterráneos. Diseño de un índice de diversidad de hábitat. *Limnetica*, 21(3-4), 115-133. <http://doi.org/0213-8409>
- Poff, N. L., Allan, J. D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegard, K. L., Richter, B. D., ... Stromberg, J. C. (1997). The Natural Flow Regime: A paradigm for river conservation and restoration N. *BioScience*, 47(11), 769-784. <http://doi.org/10.2307/1313099>
- Puccinelli, C., Marcheggiani, S., Munafò, M., Andreani, P., & Mancini, L. (2012). Evaluation of Aquatic Ecosystem Health Using the Potential Non Point Pollution Index (PNPI) Tool. En M. Ali (Ed.), *Diversity of Ecosystems* (pp. 95-108). Recuperado a partir de <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/evaluation-of-aquatic-ecosystem-health-using-the-potential-non-point-pollution-index-pnpi-tool>
- Puckridge, J. T., Walker, K. F., & Costelloe, J. F. (2000). Hydrological persistence and the ecology of dryland rivers. *Regulated Rivers: Research & Management*, 16(5), 385-402. [http://doi.org/10.1002/1099-1646\(200009/10\)16:5<385::AID-RRR592>3.0.CO;2-W](http://doi.org/10.1002/1099-1646(200009/10)16:5<385::AID-RRR592>3.0.CO;2-W)
- R Core Team. (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado a partir de <https://www.r-project.org/>
- Ramírez, A., & Guitiérrez, P. (2014). FFG of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62(April), 155-167.
- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Estudios sobre macroinvertebrados acuáticos en América Latina: avances recientes y direcciones futuras. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 62(April), 9-20. Recuperado a partir de <http://www.revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/15775/15140>

- Roldán-Pérez, G., & Ramírez R., J. J. (2008). *Fundamentos de limnología neotropical* (2 edición). Medellín: Universidad de Antioquia.
- Rosi-Marshall, E. J., & Wallace, J. B. (2002). Invertebrate food webs along a stream resource gradient. *Freshwater Biology*, 47(1), 129-141. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00786.x>
- Ross, H. H. (1963). Stream Communities and Terrestrial Biomes. *Arch. Hydrobiol.*, (59), 235-242.
- Rutherford, J. C., Marsh, N. A., Davies, P. M., & Bunn, S. E. (2004). Effects of patchy shade on stream water temperature: How quickly do small streams heat and cool? *Marine and Freshwater Research*, 55(8), 737-748. <http://doi.org/10.1071/MF04120>
- Shaw, E. M., Beven, K. J., Chappell, N. A., & Lamb, R. (2010). *Hydrology in practice* (4th ed.). London: Spon Press (Taylor and Francis).
- Sierra, R. (1999). *Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental*. Quito, Ecuador: Proyecto INEFAN, GEFBIRG y EcoCiencia.
- Tapia-Armijos, M. F., Homeier, J., Espinosa, C. I., Leuschner, C., & de la Cruz, M. (2015). Deforestation and Forest Fragmentation in South Ecuador since the 1970s-Losing a Hotspot of Biodiversity. *Plos One*, 10(9), 1-19. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0133701>
- Tomanova, S., Goitia, E., & Helešić, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hidrobiologia*, 556, 251-264. <http://doi.org/10.1007/s10750-005-1255-5>
- Tomanova, S., Tedesco, P. A., Campero, M., Van Damme, P. A., Moya, N., & Oberdorff, T. (2007). Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 170(3), 233-241. <http://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0170-0233>
- Tronstad, L. M., Hotaling, S., & Bish, J. C. (2016). Longitudinal changes in stream invertebrate assemblages of Grand Teton National Park, Wyoming. *Insect Conservation and Diversity*, 9(4), 320-331. <http://doi.org/10.1111/icad.12169>
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. ., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 37(1), 130-137.
- Vásquez-Ramos, J. M., Guevara-Cardona, G., & Reinoso-Flórez, G. (2014). Factores ambientales asociados con la preferencia de hábitat de larvas de tricópteros en cuencas con bosque seco tropical (Tolima , Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 21-40.
- Vimos-Lojano, D. J. (2017). *Influencia de las condiciones hidráulicas e hidrológicas en la variación espacial y temporal de las comunidades de macroinvertebrados en cuencas con bosque seco tropical (Tolima , Colombia)*. Universidad Politécnica de Valencia.

- Vimos-Lojano, D. J., Martínez-Capel, F., & Hampel, H. (2017). Riparian and microhabitat factors determine the structure of the EPT community in Andean headwater rivers of Ecuador. *Ecohydrology*, 10(8). <http://doi.org/10.1002/eco.1894>
- Waits, L. P., Talbot, S. L., Ward, R. H., & Shields, G. F. (1998). Mitochondrial DNA Phylogeography of the North American Brown Bear and Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 12(2), 408-417. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.96351.x>
- Wallace, J. B., & Anderson, N. H. (2008). Habitat, life history, and behavioral adaptations of aquatic insects. En R. W. Merritt & K. W. Cummins (Eds.), *An introduction to the aquatic insects of North America* (3rd ed., pp. 41-73). Dubuque, Iowa.: Kendall/Hunt Publishing Company.
- Wallace, J., & Webster, J. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology*, 41(5322), 115-39. <http://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Ward, J. V. (1985). Thermal characteristics of running waters. *Hydrobiologia*, 125(1), 31-46. <http://doi.org/10.1007/BF00045924>
- Weliange, W. S., Leichtfried, M., Amarasinghe, U. S., & Füreder, L. (2017). Longitudinal variation of benthic macroinvertebrate communities in two contrasting tropical streams in Sri Lanka. *International Review of Hydrobiology*, 102(3-4), 70-82. <http://doi.org/10.1002/iroh.201601865>
- Williams, P., & Gaston, K. J. (1994). Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation*, 67, 211-217.
- Wohl, E. (2006). Human impacts to mountain streams. *Geomorphology*, 79(3-4), 217-248. <http://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.06.020>