UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Cambios en la red trófica ligados a la pérdida del bosque de ribera en un ecosistema fluvial en la Serranía de La Lindosa (San José del Guaviare, Colombia)

Paula Gabriela Córdoba Ariza

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2020

Cambios en la red trófica ligados a la pérdida del bosque de ribera en un ecosistema fluvial en la Serranía de La Lindosa (San José del Guaviare, Colombia)

Paula Gabriela Córdoba Ariza

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Biología

Director (a):

Ph.D., Jhon Charles Donato Rondón

Profesor asociado

Departamento de Biología

Codirector (a):

Ph.D., Juan David González-Trujillo

Línea de Investigación:

Ecología

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2020

DECLARACIÓN DE OBRA ORIGINAL

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

_____

Paula Gabriela Córdoba Ariza

Fecha 07/02/2020

Fecha

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (FPIT) por financiar gran parte del desarrollo de esta tesis a través del convenio 201809, Proyecto No. 4.163.

A la Universidad Nacional Sede Bogotá, mi casa durante más de ocho años. Al laboratorio de Ecosistemas Acuáticos en cuya planta física desarrollé toda la revisión de muestras y el análisis de laboratorio. A mi director Jhon Donato. A mi codirector Juan David González-Trujillo quien me abrió las puertas para el estudio de la limnología, me brindo un acompañamiento constante a lo largo de este proceso y fue un apoyo fundamental no sólo en la revisión y asesoría de este proyecto sino en mi formación como científica.

A Katterin Rincón por su compañía y ayuda indispensable e incondicional en campo y laboratorio, en especial, durante la identificación de invertebrados acuáticos. A Francisco Luque por su apoyo en la identificación y procesamiento de peces. A Lizeth Alonso, Juan Pablo Álvarez Silva y a Jorge Córdoba por acompañarnos en los muestreos. A Sofia Córdoba por su compañía y colaboración en el laboratorio. A Diego Velásquez y Juanita Ariza por su auxilio en la mejora de la calidad de las gráficas y figuras mostradas. A los revisores anónimos por sus comentarios que mejoraron la calidad del primer artículo.

A Miriam y Javier por acogernos en el Guaviare como si fuera nuestra casa. A Ruilson y a Alexander Vallejo por permitirnos el acceso a uno de los puntos de muestreo y por apostarle a la conservación de los ríos como una alternativa para el desarrollo.

A mi familia, quienes han sido pilar fundamental de mi vida. A mis amigas, a mis amigos y a todas las personas que de alguna forma aportaron a lo aprendido en estos dos años.

RESUMEN

La deforestación es un fenómeno que afecta fuertemente la integridad de los ecosistemas acuáticos. Sin embargo, poco se conoce acerca de cómo este proceso influye en las interacciones tróficas de los organismos, especialmente en los trópicos. Las redes tróficas son consideradas como una herramienta para el entendimiento del efecto de los disturbios en los ecosistemas. En el caso de los ríos, permiten comprender las dinámicas entre los ecosistemas fluviales y los ecosistemas terrestres de sus cuencas, evaluando y proponiendo estrategias de mitigación. Esta investigación buscó caracterizar la red trófica de un ecosistema fluvial en la serranía La Lindosa en la temporada seca y de aguas altas, infiriendo el rol de los aportes alóctonos de materia orgánica del bosque de ribera sobre la dinámica trófica de los ecosistemas fluviales, en particular, se buscó responder a la pregunta: **¿Cuáles podrían ser los cambios en las dinámicas tróficas luego de los cambios en la disponibilidad de recursos alóctonos?** Esto se llevó a cabo mediante el análisis de isótopos estables en los distintos compartimentos del ecosistema, el cual fue complementado con un análisis de contenidos estomacales en invertebrados acuáticos, crustáceos, anfibios y peces. Herramientas matemáticas para el análisis de las comunidades acuáticas, así como grafos y modelos bayesianos, dilucidaron la importancia de los recursos autóctonos en la dieta de los consumidores tanto en época seca como en temporada de lluvias. No obstante, se reconoció que a través de distintos mecanismos los aportes alóctonos son esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas estudiados y podrían incidir de manera indirecta en las dinámicas tróficas. La respuesta a la pregunta de investigación, y culminación exitosa de esta tesis, permitió avanzar hacia el entender y anticipar los complejos cambios que están ocurriendo como consecuencia de la pérdida y degradación del bosque de la ribera en ríos de esta región.

Palabras claves: Deforestación, modelo, neotrópico, subsidios alóctonos, recursos autóctonos, Escudo Guayanés

ABSTRACT

Deforestation is a phenomenon that affects the integrity of aquatic ecosystems. However, little is known about how this process affects trophic interactions of organisms, especially in the tropics. Food webs are considered as a tool for understanding the effect of disturbances on ecosystems. In the case of streams, they help to understand the dynamics between the riverine ecosystems and the terrestrial ecosystems in their basins, and to assess and propose mitigation and conservation strategies. This project seeks to characterize the food web of a stream located in the Serrania de La Lindosa in the dry and the wet season, inferring the role of allochthonous contributions of organic matter from the riparian forest on the trophic dynamics of streams ecosystems. The aim was to answer the question: **Which could be the changes in trophic dynamics and then the changes in the availability of allochthonous resources?** This was achieved through analyzing the stable isotopes signatures in the different compartments of the ecosystem and will be complemented by an analysis of gut contents in aquatic invertebrates, crustaceans, amphibians and fishes. Mathematical tools for the analysis of aquatic communities, as well as graphs and Bayesian models, elucidated the importance of autochthonous resources in the diet of consumers both in the dry season and in the wet season. However, it was recognized that through different mechanisms, allochthonous contributions are essential for the functioning of the ecosystems studied and could indirectly influence trophic dynamics. The answer to the research question, and the results of this thesis, allowed us to move forward to a better understanding and to anticipate the complex changes that are occurring due to the loss and degradation of the riparian forest of this region.

Key words: Deforestation, model, neotropic, allochthonous subsidies, autochthonous resources, Guiana Shield.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS i

RESUMEN ii

ABSTRACT iii

INTRODUCCIÓN 1

MARCO TEÓRICO Y CONCEPTUAL 4

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA 11

OBJETIVOS 11

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO 12

ESQUEMA METODOLÓGICO 16

CAPÍTULO 1: 18

Caracterización espacial y temporal de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la Guayana colombiana (Serranía de La Lindosa) 18

CAPÍTULO 2 33

Caracterización estacional de la estructura de la red trófica de un ecosistema fluvial del escudo guayanés: importancia de los recursos alóctonos para los consumidores 33

CAPITULO 3 51

Posibles cambios en la estructura de la red trófica ante procesos de pérdida de bosque de ribera 51

CONCLUSIONES GENERALES 60

REFERENCIAS 61

ANEXOS 76

ANEXO CAPÍTULO 1 76

ANEXO CAPÍTULO 2 82

INTRODUCCIÓN

Dado que existe una intrincada relación entre los bosques y los ríos mediada por flujos de materia y energía, la deforestación es uno de los fenómenos que más puede afectar el funcionamiento no sólo de los ecosistemas terrestres sino también de los ecosistemas fluviales que los drenan (Allan, 2004). Numerosos estudios han reportado que la perdida de cobertura ribereña trae como consecuencia: el incremento en la temperatura, disponibilidad de luz y, por ende, la productividad primaria (e.g Kiffney, Richardson, & Bull, 2003; Wilkerson, Hagan, Siegel, & Whitman, 2006); cambios en la estructura trófica y la cantidad y el tipo de carbono orgánico disuelto que llega a los ríos (e.g. Ceneviva-Bastos & Casatti, 2014; Findlay, Quinn, Hickey, Burrell, & Downes, 2001); una disminución de la estabilidad de los bancos y las entradas de materia orgánica alóctona, cambiando la disponibilidad de hábitat (e.g. Iwata, Nakano, & Inoue, 2003); y, una reducción en la retención de nutrientes y contaminantes, modificando así la capacidad de *buffer* frente al flujo de contaminantes a la cuenca (e.g. Burrell et al., 2014)

Aunque los efectos de la deforestación han sido previamente documentados, existe una amplia variación en la respuesta de los ecosistemas y sus comunidades (Richardson & Béraud, 2014), lo que sugiere que es importante realizar estudios locales si se quiere comprender en qué medida este proceso afectará el funcionamiento del ecosistema y con esto el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos (i.e. biodiversidad y disponibilidad de agua) en la región.

Uno de los efectos más difíciles de predecir es el que tienen los cambios en la vegetación sobre las interacciones tróficas de los organismos, ya que el procesamiento de los subsidios alóctonos dentro de cada río depende de su integridad ecológica, que a su vez es determinada por las características químicas del recurso y propiedades emergentes de los consumidores (Marcatelli, Baxter, Mineau, & Hall, 2011). En un meta-análisis del año 2007, se determinó que los cambios en los consumidores en respuesta a los subsidios no son consistentes para distintos hábitats y son especialmente variables entre grupos tróficos y funcionales (Marzack, Thompson, & Rhicharson, 2007), lo que sugiere la importancia que tiene conocer la dinámica y estructura de las comunidades a escala local y regional (Romero & Srivastava, 2010). En este sentido, si consideramos que los ríos tropicales por lo general presentan una mayor riqueza de especies y un alto grado de omnivoría comparado a otras regiones del mundo (Thompson, Dunne, & Woodward, 2012), es claro que los efectos descritos en ríos templados no pueden ser extrapolados a nuestra región. Por el contrario, se requieren estudios adicionales que permitan entender los efectos de la deforestación en los trópicos, y en particular, en la región Neotropical.

En el contexto colombiano, los cambios en las redes tróficas de los ríos ante un disturbio antrópico han sido poco explorados. A la fecha sólo se documenta la investigación de Castro-Rebolledo, Muñoz-Gracia, & Donato-Rondón

(2013), quiénes evaluaron el efecto de la adición de nutrientes sobre la estructura y dinámica de la red trófica de un río altoandino haciendo uso de análisis de isótopos estables. Aunque existen otros estudios de redes tróficas realizados en el país, es importante resaltar que estos no han ahondado en el efecto de los posibles estresores antropogénicos sobre las redes tróficas. Los estudios existentes se han centrado principalmente en la caracterización de los subsidios de ríos y lagos de la Amazonía (Andramunio-Acero, 2013; Andramunio-Acero & Caraballo, 2012; Gracia, 2012; Torres-Bejarano, Duque, & Caraballo, 2014) y en la evaluación de los cambios en la estructura de la red trófica a lo largo de un gradiente altitudinal y estacional en un río de la Sierra Nevada de Santa Marta (Tamaris-Turizo, Pinilla-A, & Muñoz, 2018).

Considerando lo anterior, esta tesis busca entender cuáles son los efectos que puede tener la deforestación en sistemas fluviales tropicales, y en particular, busca responder a la pregunta de investigación: **¿cuáles son los principales cambios en las redes tróficas asociados a la pérdida del bosque de ribera en un ecosistema fluvial de la serranía la Lindosa?** Para esto, consta de una sección introductoria en la que se encuentran el marco teórico y estado del arte sobre el tema, la descripción general del sitio de estudio y el esquema de materiales y métodos. Asimismo, cuenta con tres capítulos escritos a manera de artículos científicos y finaliza con una sección de conclusiones generales.

En el Capítulo 1, titulado *"Caracterización espacial y temporal de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la Guayana colombiana (Serranía de La Lindosa)"*se realiza una primera caracterización de la estructura, composición y variaciones temporales y espaciales de las comunidades de macroinvertebrados de esta región, la cual es relevante teniendo en cuenta que esta es una de las comunidades más utilizadas para evaluar los efectos de los disturbios en los ecosistemas loticos y entender sus patrones de biodiversidad es un punto clave a la hora de derivar conclusiones del biomonitoreo. Por tanto, esta primera parte, además de ser una herramienta para ampliar el conocimiento de la biodiversidad acuática de la zona, permite comprender mejor los resultados que deriven del segundo capítulo de este trabajo.

El segundo capítulo "*Caracterización estacional de la estructura de la red trófica de un ecosistema fluvial del escudo guayanés: importancia de los recursos alóctonos para los consumidores*" describe el funcionamiento trófico de un ecosistema lotico típico de la Serranía, el cual se encuentra altamente conservado y podría definirse como un punto de referencia frente al disturbio de la deforestación. Asimismo, teniendo en cuenta que el análisis de isótopos estables ($\delta^{13}C$ y $\delta 1^{5}N$) se ha utilizado en décadas recientes para aportar información al debate de la importancia de los recursos alóctonos en las dinámicas tróficas tanto en ecosistemas templados como tropicales, este capítulo discute en qué medida los consumidores secundarios (peces) derivan su carbono de recursos del bosque de ribera. Complementario a esto, se presentarán también datos de análisis de contenidos estomacales.

Finalmente, en el último capítulo *"Posibles cambios de la red trófica ante procesos de pérdida de bosque de ribera"* se plantean escenarios hipotéticos de cambios a nivel ecosistémico que se darían a causa de la deforestación en la región de la Guayana colombiana. Esto se hace partiendo tanto de los resultados del Capítulo 2 como de una simulación de cascadas tróficas y de la caracterización de las entradas directas de materia orgánica. Las redes tróficas son una herramienta que permite entender la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema ya que incluyen tanto a las especies como a los flujos de energía que ocurren entre ellas (Thompson, Brose, et al., 2012). Con esto en mente, partimos de que cambios en la estructura de la red podrían ser un indicio de diferencias en el funcionamiento, que sin duda deben ser tenidas en cuenta para el planteamiento de estrategias de manejo.

MARCO TEÓRICO Y CONCEPTUAL

Ecología trófica

El término trófico deriva del vocablo griego *trophe* o *trophus* que significa "alimentación", no obstante, la ecología trófica, más allá de centrarse únicamente en las relaciones alimenticias, se define como la rama de la ecología que estudia las transferencias de materia y energía en los ecosistemas. Si bien su definición formal se dio recientemente, el interés por este tipo de interacciones se remonta a mucho antes de los inicios formales de la ecología (Garvey & Whiles, 2016). Durante el siglo XIX, Lorenzo Camerano (1880) y Stephen Forbes (1887) publicaron trabajos que daban cuenta de una temprana observación de las interacciones tróficas y los efectos de la transferencia de energía a lo largo de los ecosistemas (Garvey & Whiles, 2016). Posteriormente, autores clásicos de la ecología de ecosistemas como Elton (1927) y Lindeman (1942) intentaron dilucidar cómo fluyen la energía y la materia y cuál es el rol de las interacciones en el funcionamiento de los ecosistemas, sentando con esto los cimientos de la ecología trófica, y en particular, de las redes tróficas (Garvey & Whiles, 2016; Layman et al., 2015). En décadas recientes, existe un incremento en el interés por su estudio, potenciado por la gran cantidad de nuevas metodologías disponibles tanto en el campo como en el laboratorio (e.g. métodos avanzados para la observación en campo como drones o la utilización del análisis de isótopos estables), así como el desarrollo de aproximaciones numéricas (e.g. uso de la teoría de redes y de modelos Bayesianos) (Majdi, Hette-tronquart, Auclair, Bec, & Chouvelon, 2018).

Interacciones tróficas y no-tróficas

Las interacciones que permiten la transferencia de energía de un recurso a un consumidor se denominan interacciones tróficas (Terry, Morris, & Bonsall, 2017). Existe una gran variedad de estrategias alimentarias que a su vez definen distintos tipos de interacciones tróficas. Dependiendo del número de víctimas que ataca, la duración de la interacción y los efectos en el *fitness*, se distinguen los siguientes grupos de consumidores: microdepredadores (un depredador que no mata a su presa e.g. mosquitos), depredadores (un consumidor que se alimenta de más de una presa), parásitos (un consumidor que se alimenta de un sólo huésped y desarrolla una relación íntima con su víctima) y parasitoides (parásitos que matan a su huésped como parte de su ciclo vital) (Lafferty & Kuris, 2002). De igual forma, teniendo en cuenta el tipo de dieta existen también interacciones como la omnivoría (cuando un organismo se alimenta de más de un nivel trófico), el canibalismo (el alimentarse de un conespecífico) o la depredación mutua (si un organismo a se alimenta de b, b también puede alimentarse de a) (Thompson et al., 2012).

Por otro lado, en las dinámicas de transferencia de energía son también importantes las interacciones no-tróficas, que se encuentran en el marco más amplio de las interacciones indirectas: modificaciones de las interacciones consumidor-recurso debido a una tercera especie (Moon, Moon, & Keagy, 2010; Terry et al., 2017). Dentro de estas, ha sido de particular interés el estudio de las cascadas tróficas, las cuales ocurren cuando los efectos de los depredadores se propagan a través de las redes tróficas a lo largo de múltiples niveles (Layman et al., 2015; Ripple et al., 2016). Las cascadas tróficas pueden ser producto de cambios en las interacciones de consumo debidas a la pérdida de depredadores (Estes et al., 2011) o inclusive de la percepción por parte de la presa del riesgo de depredación (Ripple et al., 2016). Este último ejemplo corresponde a interacciones indirectas mediadas por rasgos, que se caracterizan porque una especie influencia el fenotipo de otra más que su densidad poblacional, afectando de esa manera los patrones de recurso-consumidor para otra especie (Layman et al., 2015).

Por definición, las cascadas tróficas hacen parte del control *top-down*, mientras que a las interacciones en las que son los productores primarios los que controlan la distribución de la biomasa se les denomina controles *bottom-up*. Estos términos fueron introducidos por McQueen, Post, & Mills (1986) con el objetivo de describir el debate entre las dos perspectivas para predecir la estructura de la pirámide de biomasa (i.e. los patrones de biomasa de los organismos en diferentes niveles tróficos): la hipótesis de las limitaciones basadas en los recursos como el nitrógeno inorgánico, el fósforo o los productores primarios y la de las limitaciones basadas en los consumidores como los herbívoros y los depredadores que determinan la biomasa de niveles tróficos inferiores (Leroux & Loreau, 2015). Hoy en día, se reconoce la importancia de ambos tipos de interacciones al momento de moldear las poblaciones, comunidades y ecosistemas (Leroux & Loreau, 2015).

Compartimentos tróficos

Para el estudio de las interacciones tróficas es necesario definir la manera en que se describe la composición de la comunidad según el problema de investigación y el grado de resolución que se busque para caracterizarlas. Normalmente, en estudios de ecología trófica, se suelen establecer compartimentos formados por grupos de organismos que representan los componentes que pueden interactuar dentro del sistema. En términos generales, dos compartimentos usualmente definidos son los recursos y los consumidores. Dentro de los recursos se encuentran tanto aquellos producidos *in situ* por parte de la fotosíntesis de productores primarios (recursos autóctonos), como aquellos que tienen su origen fuera de los límites del ecosistema (subsidios alóctonos). Por su parte, dentro de los consumidores se distinguen las siguientes categorías:

- Consumidores primarios o herbívoros: cualquier organismo que derive su energía del consumo de organismos autótrofos (Garvey & Whiles, 2016).
- Consumidores secundarios o carnívoros: los consumidores secundarios son todos aquellos que no se alimentan de organismos autótrofos. Entre ellos tenemos:

- Mesodepredadores o depredadores intermedios: son los organismos que aunque se alimentan de otros consumidores pueden ser depredados por un nivel trófico superior.
- Depredadores "top": representan el último nivel trófico ya que se trata de organismos que no son depredados por ningún otro.

Desde otro punto de vista, en ocasiones resulta adecuado agregar las especies según la manera en que explotan los recursos o según su función en los ecosistemas. Aquí surgen dos términos comúnmente utilizados pero que generan confusión: los gremios y los grupos funcionales. Un grupo de especies puede ser considerado tanto como un gremio como un grupo funcional dependiendo de la pregunta a responder. Por un lado, el término gremio hace referencia a que las especies comparten recursos similares y los explotan de manera similar, siendo importante en este caso las relaciones de competencia entre los miembros de esta distinción. Por otro lado, un grupo funcional se refiere al conjunto de especies que participan en procesos o funciones similares dentro del ecosistema (Blondel, 2003).

Niveles tróficos

Una forma de representar las interacciones tróficas son las secuencias lineales de organismos o compartimentos en las que se muestran relaciones de consumo, a este tipo de representaciones se les denomina cadenas tróficas. Dentro de éstas, cada organismo se encuentra en un nivel trófico, definido por el número de transferencias de energía que lo separan de la base de la cadena. Teniendo en cuenta lo anterior, por definición el primer nivel trófico está conformado por los productores primarios, encargados de fijar el carbono a través de los procesos de fotosíntesis y de quimiosíntesis (Begon, Townsend, & Harper, 2006). En el segundo nivel se encuentran los consumidores primarios y desde el tercer nivel hasta el penúltimo los mesodepredadores, finalmente, en el último nivel trófico están los depredadores top.

Redes tróficas

Cuando se estudia la interacción de dos o más cadenas tróficas se habla de redes tróficas. Por lo tanto, las redes tróficas también son modelos de cómo fluye la materia y la energía en los ecosistemas. Históricamente, su estudio ha partido de dos aproximaciones: la ecología de ecosistemas y la ecología de comunidades (Loreau, 2005). Charles Elton (1927) estableció ideas fundacionales para su estudio como la pirámide numérica, el rol del tamaño corporal, el nicho y los efectos indirectos en las redes tróficas. Esta perspectiva, propia de la ecología de ecosistemas, influyó notablemente en el trabajo subsecuente producido por Lindeman (1942), quien se inquietó por cuantificar el flujo de la energía a través de los distintos niveles tróficos, buscando crear una medida común que permitiera la comparación de distintos ecosistemas (Layman et al., 2015). Según estos autores, la persistencia y la estabilidad de las redes tróficas son reguladas por la cantidad de biomasa disponible en un nivel trófico particular (Hines et al., 2015). Posteriormente, con un enfoque inherente a la ecología de comunidades, May (1972)

y Pimm (1982) se centraron en el estudio de las interacciones de las especies dentro de las redes tróficas, resultando de especial interés para el estudio de la estabilidad el análisis de la topología de la red y la diversidad.

Luego de esta fase inicial, en las últimas décadas el interés por el estudio de las redes tróficas se ha renovado. Debido a las inconsistencias encontradas entre resultados empíricos y teóricos, se han producido una gran cantidad de estudios que buscan probar las generalidades y la contexto dependencia de la relación entre la estructura de las redes tróficas y su estabilidad (Hines et al., 2015). Dos circunstancias han contribuido a esta explosión de investigaciones: primero, el aumento de la resolución taxonómica de los modelos, así como un mayor realismo al incluir una amplia gama de interacciones tróficas (e.g. omnivoría o parasitismo) (Thompson, Dunne, et al., 2012); segundo, el desarrollo de nuevas herramientas para los estudios empíricos como el análisis de isotopos estables (SIA). Estas herramientas han permitido la cuantificación de la fuerza de las interacciones y de los flujos de energía así como nueva información acerca del largo de la cadena, la variación del nicho y los cambios antropogénicos en las comunidades, entre otros (Layman et al., 2012).

En la actualidad, la investigación en redes tróficas integra elementos de la dinámica poblacional, la estructura de la comunidad, las interacciones entre especies, la biodiversidad, la productividad ecosistémica y la estabilidad de las comunidades (Saint-Béat et al., 2015). Dado este grado de integridad, estas representaciones constituyen un importante instrumento para evaluar y mitigar los efectos de los disturbios antrópicos sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Memmott, 2009), siendo difícil encontrar una subdisciplina de la ecología que no se encuentre relacionada o no sea relevante para el estudio de las redes tróficas (Layman et al., 2012).

- Estructura de una red trófica

  La estructura hace referencia a la forma en la que se organizan las interacciones tróficas de la red, es decir, no al tipo y número de relaciones sino también la manera en que se disponen geométricamente. Con el objetivo de estudiar la estructura de las redes tróficas se ha utilizado el marco de la teoría de redes (Layman et al., 2015). Según este, la red cuenta con nodos, en el caso de las redes tróficas corresponden a poblaciones, grupos funcionales, gremios o inclusive los niveles tróficos mencionados anteriormente. La representación de la interacción entre los nodos está dada por enlaces, que son en su mayoría relaciones de consumo aunque también pueden incluirse interacciones indirectas (Garvey & Whiles, 2016). La forma en la que se organizan estos enlaces es denominada la topología de la red. Algunas de las medidas de la estructura como la conectancia, el largo de la cadena, el grado de omnivoría, la proporción de especies en un nivel trófico dado, entre otros, han sido estudiadas por diversos autores (Bersier, Banašek-Richter, & Cattin, 2002).

- Propiedades de una red trófica

Como se mencionó anteriormente, el estudio de la estabilidad es uno de los temas centrales en la investigación de las redes tróficas. La estabilidad, no se trata de un descriptor de la estructura, sino que es una propiedad emergente de las distintas topologías posibles en una red trófica cuya relación con la estructura ha sido objeto de estudio por más de medio siglo (Begon et al., 2006). Para empezar, es importante aclarar qué es la estabilidad: en general, las definiciones de la estabilidad de un ecosistema se pueden clasificar en dos categorías 1) las que se basan en la estabilidad dinámica del sistema y 2) las que se basan en la habilidad del sistema para resistir los disturbios (McCann, 2000). El primer grupo de definiciones se centra en la idea de que un sistema es estable si vuelve a su estado de equilibrio después de una pequeña perturbación fuera del equilibrio. Es decir, en un sistema estable no existe variabilidad en ausencia de perturbaciones. El segundo grupo implica que ligado a la estabilidad de los ecosistemas está el concepto de la "resiliencia", considerada en términos de las redes tróficas como la tendencia de una red de volver a su topología original luego de un disturbio (McCann, 2000). Dado que la fuerza, la distribución y la geometría de las interacciones son cruciales, comprender la relación entre la estructura de las redes tróficas y su estabilidad es necesario para el entendimiento de los mecanismos involucrados en la estabilidad de un ecosistema (Ings et al., 2009).

Inicialmente, los trabajos pioneros de Elton (1927) y MacArthur (1955)proponían de manera intuitiva una relación positiva entre la diversidad y la estabilidad. Posteriormente, el planteamiento por parte de May (1973) producto de la simulación de comunidades al azar cuestionó este hecho al mostrar una tendencia a la inestabilidad con el aumento de la riqueza. La diferencia entre estos resultados radica en que en el modelo de May no se incluye la fuerza ni la geometría de las interacciones, lo que demuestra nuevamente la importancia de la estructura (Rooney, McCann, Gellner, & Moore, 2006a). Rápidamente, la inclusión de las aproximaciones cuantitativas de las redes tróficas mostró que interacciones débiles son determinantes para el mantenimiento de la estabilidad en comunidades muy diversas (Rooney et al., 2006a).

Isótopo estable

La palabra isótopo viene del griego *isos*, que significa igual, y *topos*, que hace referencia a lugar, lo cual se presume se relaciona con que se encuentran en el mismo lugar dentro de la Tabla Periódica. Los isótopos son átomos con el mismo número de electrones y protones pero que difieren en el número de neutrones. En particular, un isótopo estable, al contrario de un isótopo radiactivo, es aquel energéticamente estable, es decir cuya energía no decae de manera espontánea. Un isótopo tiende a ser estable cuando el número de neutrones (N) y de protones (Z) están en una relación similar ($N/Z \leq 1{,}5$), en particular para átomos con $Z \leq 25$ o cuando tiene un número-Z par, para átomos con N o Z mayor que 25 (Dawson & Brooks, 2001). En el campo de la ecología son especialmente importante los

isótopos de los elementos más ligeros ya que son dominantes en los componentes biológicos y el porcentaje de incremento en la masa causado por la adición de un neutrón es mayor para estos elementos (Sulzman, 2008).

Si bien no todos los isótopos estables útiles en la ecología son similares, comparten las siguientes propiedades:

1. Grandes diferencias de masa entre el isótopo raro y el abundante.
2. Masas atómicas pequeñas.
3. El isótopo raro constituye una fracción pequeña de la existencia total del elemento.
4. El elemento tiene más de un estado de oxidación

El procesamiento metabólico de la materia orgánica ingerida causa el fraccionamiento isotópico de los pares de isótopos estables ^{13}C:^{12}C y ^{15}N:^{14}N. Esto permite que los radios isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ sean aproximaciones de la distancia trófica de un organismo desde el origen de la cadena trófica correspondiente (Jacob, Mintenbeck, Brey, Knust, & Beyer, 2005). Los tejidos animales se enriquecen levemente (entre 0,3 y 0,5% en promedio) en ^{13}C respecto a su comida, pero el enriquecimiento es mayor en ^{15}N (entre 1 y 5%), por lo que el enriquecimiento predecible en el nitrógeno es utilizado como un indicador del nivel trófico de los organismos (Muñoz, Romaní, Rodrigues-Capítulo, Gonzáles Esteban, & Garcia-Berthou, 2009). En general, el $\delta^{15}N$ es consistente con lo encontrado en análisis de contenidos estomacales, no obstante el fraccionamiento es variable y poco comprendido para consumidores basales y con dietas pobres en N (McCutchan, Lewis, Kendall, & McGrath, 2003).

Por otro lado, en muchos ecosistemas distintas fuentes de materia orgánica tienen diferentes relaciones isotópicas en ^{13}C:^{12}C por lo que las dietas de los consumidores se pueden inferir a partir de la señal isotópica de sus tejidos (Muñoz et al., 2009). En lo que respecta a los ecosistemas acuáticos, las algas tienen un amplio rango de $\delta^{13}C$ mientras que el detrito de origen terrestre tiene un $\delta^{13}C$ mucho más constreñido. Estas características hacen que usualmente el $\delta^{13}C$ sea considerado como un buen indicador de fuentes de C y del flujo de energía en los ecosistemas acuáticos (Finlay & Kendall, 2008). Otros elementos que también pueden ser de utilidad en estudios de redes tróficas son el azufre (S), el oxígeno (O) y el deuterio (D). De manera similar al ^{13}C, el radio de los isótopos de azufre ($\delta^{34}S$) varía sustancialmente entre recursos, pero no cambia considerablemente a lo largo de la red trófica, por lo que en ocasiones también se utiliza para identificar las fuentes de recursos más importantes en los sistemas (Layman et al., 2012).

Bosque de ribera

El bosque de ribera se define como una área transicional semiterrestre que se encuentra bajo la influencia del ecosistema acuático (Naiman, Decamps, & McClain, 2010). Debido a su carácter de ecotono, integra las interacciones entre los componentes terrestres y acuáticos del paisaje. Los ecosistemas acuáticos y los bosques en

sus riberas se encuentran íntimamente ligados a través del movimiento de energía, nutrientes y materia (Soininen, Bartels, Heino, Luoto, & Hillebrand, 2015), por lo que sus relaciones han sido estudiadas por más de seis décadas (Richardson & Béraud, 2014). La vegetación de ribera provee materia orgánica en forma de hojas muertas, ramas, troncos, brotes, frutos, insectos, excrementos y materia orgánica disuelta (DOM), entre otros, mientras que a través del sombreado también limita la producción primaria (Knight & Bottorff, 1984). No obstante, la magnitud y el grado de acople entre los procesos dentro del río y la vegetación de ribera depende del tamaño del río (Richardson & Danehy, 2007). En general, los ríos de cabecera (orden 1 a 3) se caracterizan por estar fuertemente sombreados y tener una mayor dependencia energética al bosque de ribera, mientras que en los ríos de orden alto (4 en adelante) la productividad primaria es más importante (Vannote, Minshall, Cummins, Sedell, & Cushing, 1980).

En la actualidad se ha demostrado como la integración en el análisis de los procesos de los ecosistemas terrestres y acuáticos es necesaria puesto que no se trata de una relación unidireccional sino que el río también es una fuente de energía para el bosque: aporta nutrientes a las plantas y un flujo de presas, producto de la emergencia de insectos acuáticos, que es aprovechado por organismos del bosque como aves, murciélagos y libélulas (Nakano & Murakami, 2001).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El estudio de las redes tróficas y de los flujos de materia y energía permite comprender las dinámicas entre los ecosistemas fluviales y los ecosistemas terrestres de sus cuencas. Existe evidencia de que la función y estructura de los ecosistemas fluviales se ve afectada negativamente por la pérdida de bosque (Allan, 2004). Sin embargo, el debate acerca de cómo este proceso afecta las interacciones tróficas de los organismos está aún abierto, en especial para los ecosistemas tropicales donde son incipientes los estudios. Este tesis busca caracterizar la red trófica de un ecosistema fluvial en la serranía La Lindosa, infiriendo el rol de los aportes alóctonos de materia orgánica del bosque de ribera sobre la dinámica trófica de los ecosistemas fluviales. En particular, busca acercarse a dar respuesta a la pregunta de investigación: **¿cuáles son los principales cambios en las redes tróficas asociados a la pérdida del bosque de ribera en ecosistemas fluviales de la serranía la Lindosa?**

OBJETIVOS

Objetivo principal

Determinar los principales cambios en la estructura de la **red trófica** asociados con la pérdida de **bosque de ribera** en un ecosistema fluvial de la Serranía la Lindosa (*Capitulo 3*).

Objetivos Específicos

1. Caracterizar la estructura, diversidad y variación estacional de las comunidades de consumidores (macroinvertebrados) presentes en la Serranía de la Lindosa (*Capítulo 1*).
2. Identificar los principales componentes (**subsidios** y **consumidores**) de la red trófica de un ecosistema fluvial altamente conservado y ubicado en esta zona de estudio (*Capítulo 2*).
3. Establecer las **relaciones tróficas** entre los distintos **componentes de esta red trófica** (*Capítulo 2*).

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en ecosistemas fluviales de la Serranía La Lindosa, formación geológica ubicada en el departamento del Guaviare (Fig 1). Este departamento está en el eje de la Amazonía occidental y es considerado como uno de los nueve núcleos de deforestación en Colombia. Según el IDEAM, se estima que, durante 2017, el 6.1% de las alertas tempranas de deforestación en el país se ubicaron en esta zona. Este fenómeno se ha relacionado con cambios en la economía y el posconflicto los cuales generan una alta presión de transformación sobre los bosques y sabanas naturales que han sido reemplazados por potreros para el acaparamiento de tierras, ganadería, cultivos y carreteras (Armenteras, Rodríguez, & Retana, 2013).

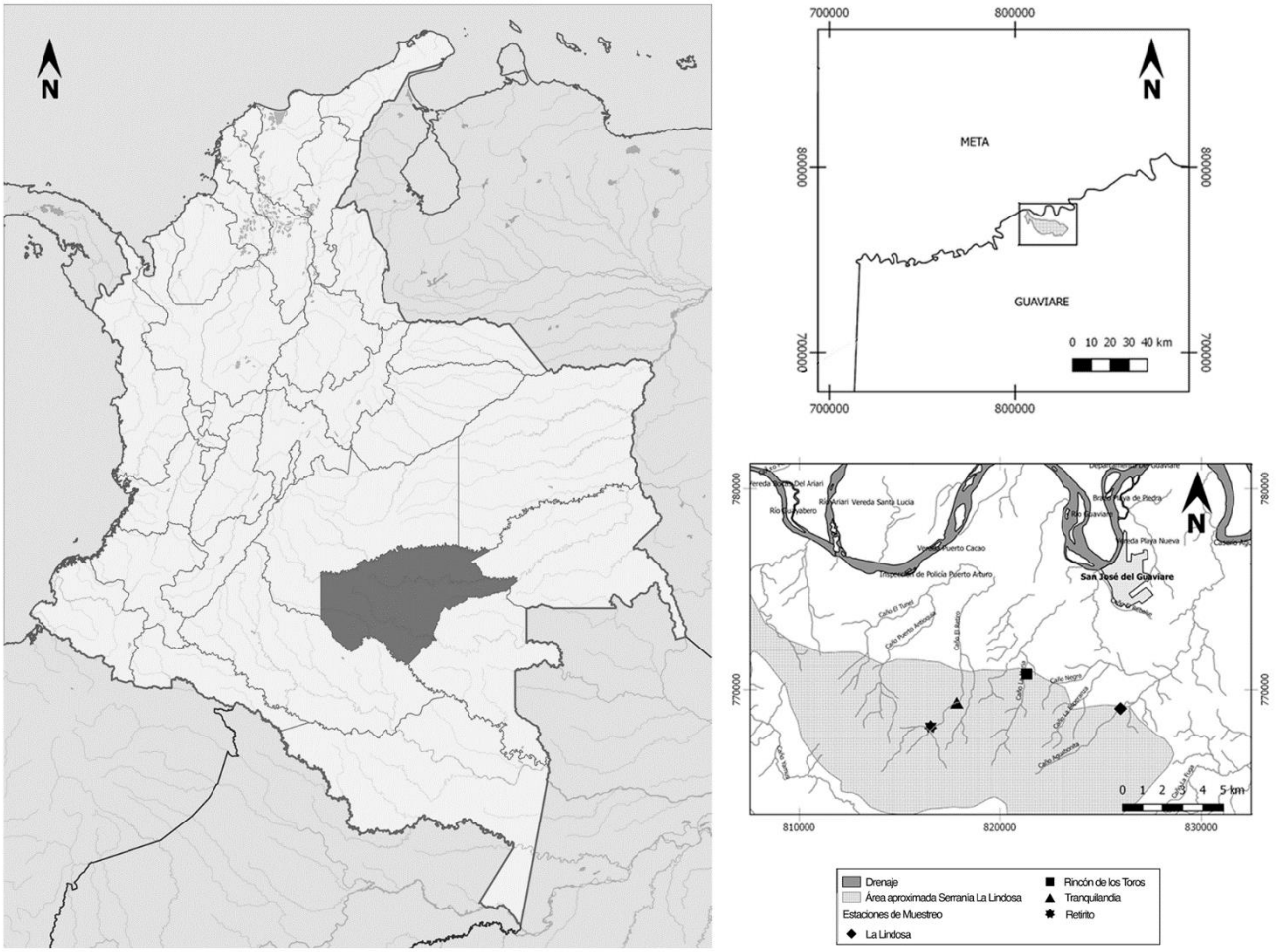


Fig 1 Ubicación del departamento del Guaviare dentro de Colombia, de la Serranía la Lindosa y de los puntos de estudio de los capítulos 1 y 2.

Con el ánimo de entender mejor el contexto bajo el cual surgió la pregunta de investigación que es eje de esta tesis, a continuación se explican algunos de los aspectos físicos, ecológicos y sociales más relevantes de la Serranía la Lindosa y del Departamento del Guaviare.

Clima

Según la clasificación Koppen, el clima del departamento es catalogado como "tropical lluvioso sin estacionalidad muy marcada de la precipitación durante todo el año". El promedio de precipitación es de 2800 mm al año que se distribuyen de forma monomodal siendo el periodo lluvioso de marzo a noviembre y el periodo seco entre diciembre y febrero (Vanegas, Ocampo, & Rodríguez, 2006). Los picos de lluvias se presentan en el mes de Junio con valores promedio de 345.3 mm, a diferencia del mes de Enero, que presentan los valores más bajos de precipitación. Tiene un nivel de evotranspiración de 1170 mm de media anual y un 84.2% de humedad relativa promedio, la cual puede disminuir hasta 75% durante los meses más secos (Vanegas et al., 2006). La temperatura promedio es de 25.5ºC con máximas de 35°C y mínimas de 16°C. Finalmente, en la Serranía la altitud oscila entre 225 y 470 m.s.n.m, mientras que el promedio para todo el departamento es de 180 m.s.n.m (Cárdenas López, Castaño Arboleda, Zubieta Vega, & Jaramillo Echeverry, 2008; SINCHI, 2016).

Geología

La Serranía de la Lindosa se caracteriza por presentar rocas de variada composición y diverso origen que datan desde el Cámbrico tardío hasta Mioceno medio a tardío, con algunos depósitos recientes (Arango et al., 2011). En general, dentro de la Serranía se presentan tres unidades geológicas: rocas sedimentarias de la Formación Araracuara, Sienita Nefelínica de San José del Guaviare y rocas sedimentarias del Cenozoico de la Amazonia (Cárdenas López et al., 2008). Las rocas sedimentarias de la Formación Araracuara ocupan casi la totalidad de la Serranía, y son la formación sedimentaria más antigua del Paleozoico Inferior (Cámbrico – Ordovícico) que se correlaciona con la formación Roraima en Venezuela (Vanegas et al., 2006). Por otro lado, las colinas de Sienita Nefelínica también tienen su origen en el Paleozoico y presentan una composición mineralógica que les brinda mayor fertilidad potencial. Finalmente, las rocas sedimentarias de Cenozoico de la amazonia, originadas en el Cenozoico superior, si bien se encuentran en una baja proporción en esta zona, son una unidad que cubre casi el 90% de la amazonia (Cárdenas López et al., 2008).

Fisiografía y suelos

Según un informe presentado por el SINCHI (2005), el paisaje del departamento del Guaviare se compone de las siguientes unidades fisiográficas: llanuras aluviales de ríos andinos (2.6%) y amazónicos (3.02%), valles menores (2.71%), terrazas antiguas (3.41%), tierra firme (79.73%) y afloramientos rocosos (8.47%) (Zubieta Vega et al., 2005). En la Serranía en particular, el paisaje se caracteriza por una red de cárcavas, escarpes, sabanas naturales

con roca expuesta, los cauces de los caños principales, bosques de galería, relictos de bosque y sabanas de origen antrópico (Cárdenas López et al., 2008).

Por otro lado, en la Lindosa se presentan suelos muy superficiales en donde son frecuentes los afloramientos de roca y las corazas petroférricas, y en profundidad se encuentran gravillas. En general, los suelos son arenosos con bajos contenidos de nutrientes y de materia orgánica y aquellos que pertenecen a la planicie sedimentaria amazónica y valles menores son suelos de texturas finas, muy ácidos, de baja fertilidad y toxicidad por aluminio, limitados por la presencia de arcillas masivas, afectados por inundaciones y mal drenaje y muy susceptibles a la erosión una vez se han deforestado (Vanegas et al., 2006).

Ecosistemas acuáticos de la Serranía

La Serranía posee un gran valor hídrico ya que la atraviesan numerosos arroyos entre los que se encuentran La Lindosa, Agua Bonita, Caño Negro, Caño Yamú, La María, La Pizarra y Caño Dorado (Cárdenas López et al., 2008). Todas estas conforman un complejo de microcuencas, afluentes del río Guaviare, el cual pertenece a la cuenca del Orinoco (Atuesta-Ibargüen, 2019). Estos afluentes son de gran importancia para el municipio de San José del Guaviare ya que proveen una gran cantidad de servicios ecosistémicos dentro de los que se encuentran el aprovisionamiento de agua y de comida, la regulación hídrica, la apreciación paisajística, entre otros.

En términos generales, los cuerpos de agua se caracterizan por ser sistemas de aguas claras y negras (clasificación de Sioli), bajos en nutrientes y con pHs muy ácidos, características que los hacen similares a otros ecosistemas del escudo guayanés (Atuesta-Ibargüen, 2019; Urbano-Bonilla, De Souza, Maldonado-Ocampo, & Zamudio, 2017). Algunos se encuentran en una matriz agropecuaria cuya vegetación ribereña son bosques, sabanas naturales y pastizales introducidos (Urbano-Bonilla et al., 2017).

Biodiversidad de la Serranía la Lindosa

Sumado a la importancia producto de la disponibilidad de recursos hídricos, como se mencionó anteriormente en la Serranía también se considera que existe una alta diversidad biológica debido a la ubicación geográfica en la zona de confluencia entre la Amazonía y el Orinoco así como por la heterogeneidad de ambientes producto de las características geológicas de la zona (Armenteras, Rodríguez, & Retana, 2009; Urbano-Bonilla et al., 2017).

Si bien aún son pocos los estudios publicados que den cuenta de esta biodiversidad, para plantas terrestres se han registrado 311 especies entre las que se destacan una nueva especie del género *Zamia*, amenazada por la explotación ilegal y la pérdida de hábitat; una especie de bromelia, *Aechmea stenosepala*, que en esta zona tiene poblaciones naturales en buen estado de conservación pero se ha reportado como vulnerable en el país (Cárdenas López et al., 2008; Giraldo-Cañas, 2001). En cuanto a la diversidad acuática, se han registrado 78 especies de

peces, algunos de ellos adaptados a ambientes únicos, lo cual muestra una alta riqueza de este grupo en la región (Urbano-Bonilla et al., 2017). Asimismo, se han registrado 110 especies de plantas acuáticas, destacándose también la presencia de elementos con una distribución restringida para Colombia (e.g. *Rhyncholacis clavigera* (=*Macarenia clavigera))* y otras especies típicas de ecosistemas guayaneses (e.g. *Eleocharis alveolatoides, Utricularia chiribiquetensis*, entre otras) (Atuesta-Ibargüen, 2019). Para otras comunidades acuáticas, como invertebrados, algas y anfibios, la información es aún incipiente.

Aspectos sociales del Guaviare

El territorio del Guaviare fue ocupado desde la época prehispánica por una gran diversidad de etnias indígenas. Posteriormente, diversos factores históricos han llevado a varias etapas de colonización por parte de personas del interior del país, en particular se destacan: primero, la colonización durante finales del siglo XIX y principios del siglo XX debidas a la explotación del caucho; posteriormente, en la década de 1960, la colonización producto de la promoción de la ganadería vacuna y plantaciones de cacao; y más recientemente, en la década de los 1980, la colonización producto de la bonanza del cultivo de coca en el país (Echeverry Cadavid, 2016).

Debido a las comunicaciones deficientes, la baja inversión estatal, el bajo nivel productivo de la tierra y el conflicto armado, el Guaviare ha sido considerado tradicionalmente como un departamento expulsor de población (especialmente de zonas rurales) y receptor de desplazados en centros urbanos como San José del Guaviare (Gobernación del Guaviare, 2012). En la actualidad se estima que el departamento tiene alrededor de 100.000 habitantes cuya economía gira alrededor del sector agropecuario, y en particular, la ganadería, la pesca, el cultivo de coca y alimentos como el plátano, la yuca, el maíz, entre otros.

Producto del acuerdo de paz firmado con la guerrilla de las FARC en septiembre de 2016, el departamento ha aumentado notablemente su actividad turística. Se estima que durante el 2015 el departamento acogió 12.000 visitantes, cifra que se duplicó para el 2017 (Semana, 2018). Lo anterior demuestra que si bien el departamento tiene limitaciones estructurales en cuanto a orden público, los costos de transporte, la escasa inversión privada, la falta de experiencia en la administración turística, y la poca preparación del recurso humano, existe un amplio potencial turístico (SINCHI, 2016). Inclusive, en el Plan de Turismo Sostenible del Departamento del Guaviare (2006) se rescata que debido a la significativa población colono-campesina, las posibilidades de agroturismo son muy altas. Como atractivos naturales identificados, el Plan Departamental menciona gran cantidad de ecosistemas fluviales, algunos de ellos ubicados dentro de la Serranía de la Lindosa.

La deforestación en el Guaviare

Según las estimaciones de Monroy, Arias, Barón, Murcia, & Armenteras (2019), entre 2012 y 2016 la tasa de deforestación en la Serranía La Lindosa y su área de influencia alcanza las 2168 ha/año, una tasa del 3,3 % anual.

Luego del 2016 estas cifras se han disparado y se estima que entre el 2016 y el 2017 este fenómeno creció en un 233% (aproximadamente 38.221 hectáreas), por lo que el Guaviare se posiciona ahora como el segundo departamento más deforestado del país. No obstante, el departamento se encuentra cobijado por figuras legales que buscan salvaguardar su integridad ecológica, por ejemplo, la Lindosa ha sido declarada como zona de Preservación dentro del Distrito de Manejo Integrado Ariari-Guayabero. Partiendo de estos datos, es claro que existen fallos en las estrategias de manejo en esta región (IDEAM, 2018; Monroy et al., 2019).

Teniendo en cuenta la complejidad de los aspectos sociales en la zona, se cree que este fenómeno tiene como causas principales: 1) la ausencia de alternativas de producción sostenible; 2) el escaso cumplimiento de la normatividad; 3) los conflictos de uso del suelo; 4) la expansión de la frontera agropecuaria y 5) los cultivos de uso ilícito (Vanegas et al., 2006). En particular, se han evidenciado dinámicas de deforestación asociadas a mecanismos para la obtención y titulación de tierras (Dávalos, Holmes, Rodríguez, & Armenteras, 2014). Además por supuesto, del desconocimiento de los posibles efectos que tiene la deforestación sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas del Guaviare.

ESQUEMA METODOLÓGICO

Objetivo específico 1: Caracterizar la estructura, diversidad y variación estacional de las comunidades de consumidores (macroinvertebrados) presentes en la Serranía de la Lindosa.

Las comunidades de macroinvertebrados fueron muestreadas en cuatro ríos (La Lindosa, el Rincón de los Toros, Tranquilandia y Retirito) durante la época seca del 2017 y 2018. Se caracterizaron los patrones de diversidad dentro (a escala de mesohábitat) y entre los ríos y entre diferentes meses de muestreo en uno de los ríos. Los patrones de diversidad fueron evaluados mediante la comparación de la diversidad alfa (números de Hill para las escalas espaciales y riqueza e índice de Simpson para las escalas temporales) y de la diversidad beta (análisis multidimensional no-métrico (NMDS) y análisis de similaridad (ANOSIM) para las escalas espaciales y el índice de Sørensen y la partición de la diversidad beta para las escalas temporales).

Objetivo específico 2: Identificar los principales componentes (subsidios y consumidores) de la red trófica de un ecosistema fluvial altamente conservado y ubicado en esta zona de estudio.

En el río el Retirito se estableció un tramo de 100 metros que fue muestreado en época seca (enero de 2018) y de lluvias (septiembre de 2018). En cada una de las campañas de muestro se tomaron muestras de los productores primarios dentro del río (perifitón, algas filamentosas, neuston y macrófitas) y de la comunidad de consumidores (invertebrados acuáticos, peces y anfibios). Los consumidores fueron identificados al menor nivel taxonómico posible. A lo largo del tramo, se caracterizó el aporte de los recursos provenientes del bosque a lo largo del tiempo.

Esto último mediante la instalación de trampas de caída lateral y vertical por un periodo de mínimo tres meses en cada época del año.

Objetivo específico 3: Establecer las relaciones tróficas entre los distintos componentes de esta red trófica.

Las relaciones entre recursos (autóctonos y alóctonos) y consumidores fueron establecidas tanto por medio del análisis del contenido estomacal de los consumidores como con el análisis de isótopos estables (^{13}C y el ^{15}N). Ambos métodos son complementarios en el cumplimiento de este objetivo y se realizaron según los lineamientos de Elosegi & Sabater (2009). Las muestras para el análisis de contenidos estomacales fueron procesadas en el laboratorio de Ecosistemas Acuáticos de la Universidad Nacional de Colombia, mientras que las muestras de isótopos estables se enviaron a la Universidad de Cornell para su análisis.

Objetivo principal: Determinar los principales cambios en la estructura de la red trófica asociados con la pérdida de bosque de ribera en un ecosistema fluvial de la Serranía la Lindosa.

Para evaluar el cambio en la estructura de la red trófica durante las dos épocas de muestreo se construyeron las redes tróficas del punto de estudio en cada época y se evaluaron cambios en los parámetros cualitativos de la red tales como conectividad y largo de cadena, entre otros. Partiendo de estas redes, se eliminaron los recursos alóctonos de la red y se simuló el cambio en estos mismos parámetros si el eliminar los nodos se propagara como una cascada trófica. Asimismo, se utilizaron modelos bayesianos mixtos para determinar en qué proporción consumen recursos alóctonos los peces de la comunidad. Estos análisis permitieron plantear hipótesis acerca del impacto de la pérdida del bosque de la ribera en los flujos de materia y energía.

CAPÍTULO 1:

Caracterización espacial y temporal de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la Guayana colombiana (Serranía de La Lindosa)[1]

RESUMEN

Introducción Entender los patrones de la biodiversidad y los mecanismos que los subyacen es indispensable para afrontar las desenfrenadas presiones sobre los ecosistemas de agua dulces en el trópico. Esto es particularmente relevante en regiones escasamente estudiadas como el escudo guayanés colombiano **Objetivo** Describir la estructura taxonómica y funcional de las comunidades de macroinvertebrados, y evaluar su variación a lo largo de escalas espaciales y temporales **Métodos** Las comunidades de macroinvertebrados de cuatro ríos fueron muestreadas durante la época seca del 2017 y 2018. Adicionalmente, se evaluaron los patrones de diversidad dentro y entre los ríos y entre diferentes meses de muestreo en uno de los cursos hídricos. Los patrones de diversidad fueron evaluados mediante la comparación de los patrones entre y dentro de los ríos de la diversidad alfa (diferencias en la riqueza y abundancia de taxones entre comunidades) y de la diversidad beta (diferencias en la composición de taxones entre comunidades). La diversidad alfa fue estimada usando los números de Hill, mientras que la diversidad beta se estimó usando los índices de Sørensen y Morisita-Horn y comparada usando un análisis de similaridad (ANOSIM) **Resultados** La composición de taxones fue distinta dentro (escala de mesohábitat) y entre los ríos (escala regional). Sin embargo, la composición de FFG cambió entre pero no dentro de los ríos. La comparación de los números de Hill y de la composición de taxones sugiere que el tipo de mesohábitat es un factor determinante de la diversidad taxonómica pero no de la diversidad de FFG en distintas escalas. En la escala temporal, la diversidad alfa fue baja para los meses con altas precipitaciones (Febrero-Abril) y alta para la temporada seca (Enero). La diversidad beta temporal fue alta para los periodos muestreados y los procesos de anidamiento fueron el componente más notable a lo largo del año. **Conclusión** Los ríos de la Serranía de la Lindosa albergan una alta diversidad de macroinvertebrados acuáticos. La estacionalidad y las diferencias en la heterogeneidad del hábitat dentro de los ríos parecen determinar los patrones de diversidad observados a diferentes escalas temporales y espaciales. Profundizar en su estudio es necesario para entender el funcionamiento de estos ecosistemas y mejorar la habilidad para generar estrategias de manejo y conservación.

[1] Este capítulo fue sometido y publicado bajo la siguiente cita: Córdoba-Ariza, G., Rincón-Palau, K., Donato-R, J. C., & González-Trujillo, J. D. (2020). Variación espacio-temporal de macroinvertebrados acuáticos en la Lindosa, Guayana colombiana. Revista de Biología Tropical, 68(45), 452–465.

Palabras clave: diversidad regional, características del hábitat, grupos funcionales tróficos, escala, Orinoco, Neotropical.

ABSTRACT

Spatial and temporal characterization of the aquatic macroinvertebrates communities in streams of Colombian Guiana (Serranía La Lindosa) Describing biodiversity patterns and the underlying drivers is relevant for tackling the rampant pressures on tropical freshwaters. This is particularly relevant in scarcely studied regions, such as in the Colombian Guiana shield. **Objective** To describe the taxonomic and functional structure of macroinvertebrate communities and assess their variability across spatial and temporal scales. **Methods** We sampled the invertebrate communities in four streams during the dry seasons of 2017 and 2018. Additionally, we assessed diversity patterns within and among streams and between different sampling months in one stream. To assess diversity patterns, we compared alpha (differences in taxon richness and abundance within communities) and beta (differences in taxon composition among communities) diversity patterns among and within rivers. Alpha diversity was estimated using the numbers of Hill, while beta diversity was estimated using the Sørensen and Morisita-Horn indices and compared using an analysis of similarities (ANOSIM). **Results** The taxon composition of the communities was different within (mesohabitat scale) and among streams (regional scale). However, the composition of FFGs changed among but not within streams. The comparison of the numbers of Hill and the taxon composition suggested that the mesohabitat type is a determining factor of the taxonomic but not FFG diversity across scales. At the temporal scale, alpha diversity was low for months with high precipitation (February-April) and high for the dry season (January). The temporal beta diversity was high among sampling periods, being nestedness processes driving beta diversity among years and turnover processes driving beta diversity within years. **Conclusion** Streams from Serranía de la Lindosa host a high diversity of freshwater macroinvertebrates. Seasonality and differences in the in-stream habitat heterogeneity seem to determine the diversity patterns observed at different temporal and spatial scales. A deeper study is needed to understand the functioning of these ecosystems and improve the ability to generate management and conservation strategies.

Key words: regional diversity, habitat features, functional feeding group, scale, Orinoco, Neotropical.

INTRODUCCIÓN

El escudo Guayanés se compone de alrededor de 2.5 millones de km^2 que se ubican al norte de Suramérica entre Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Colombia y Brasil (Hammond, 2005). Dada su ubicación geográfica, en la que confluyen tanto elementos amazónicos como orinocenses y andinos, y sus características ambientales únicas, es una región biodiversa en la que se registra un alto número de endemismos (e.g. Giraldo-Cañas, 2001; Salerno et al., 2012). Sin embargo, en la actualidad, es también una zona en la cual gran parte de esta biodiversidad, y de los factores que la determinan, es aún desconocida.

Dentro de los estudios llevados a cabo en la región del escudo guyanés destacan algunas caracterizaciones de vegetación (Cárdenas López et al., 2008; Giraldo-Cañas, 2001), fauna y algunos grupos de algas y macrófitas (Atuesta-Ibargüen, 2019; Lasso & Morales-Betancourt, 2017; Lasso, Morales-Betancourt, & Escobar-Martínez, 2019). En el caso particular de los macroinvertebrados acuáticos, su diversidad sólo ha sido descrita en ríos de la Serranía de la Macarena (Granados-Martínez & Batista, 2017; Granados-Martínez, Lasso, & Núñez-Avellaneda, Marcela Morales-Betancourt, 2018) y en el río Bita (Granados-Martínez & Montoya, 2017).

Si bien caracterizar la diversidad mediante listados de especies es un paso esencial, es importante considerar que los patrones de diversidad no son estáticos, sino que por el contrario, varían dependiendo de la acción de factores actuando en distintas escalas espaciales y temporales (Gabbud, Robinson, & Lane, 2019; Ligeiro, Melo, & Callisto, 2010). Por tanto, caracterizar la diversidad y su variación en el tiempo y espacio es de gran relevancia en aras de la conservación de zonas de gran biodiversidad, como el escudo guyanés. Teniendo en cuenta este panorama, este trabajo tiene como objetivo describir la estructura taxonómica y funcional de las comunidades de macroinvertebrados de la Serranía la Lindosa (Colombia), y evaluar su variación a lo largo de escalas espaciales y temporales.

MÉTODOS

Área de estudio: Los arroyos estudiados fueron La Lindosa (2°30’24,6”N & 72°38’31,36”W), Tranquilandia (2°30’33,78”N & 72°42’55,00”W), el Rincón de los Toros (2°31’20,2”N & 72°41’02,1”W) y Retirito (2°29’54,9°N & 72°43’36,6”W) todos ubicados en la Serranía de La Lindosa (Fig. 1.1). Esta formación rocosa de aproximadamente 12 000 ha se encuentra en el departamento del Guaviare, cerca al municipio de San José del Guaviare, y forma parte de la zona norte de la amazonia colombiana, en la transición con la región de la Orinoquía (Cárdenas López et al., 2008). En general, el clima se cataloga como tropical lluvioso y la precipitación tiene un régimen monomodal con un promedio de 2 800 mm al año; el período lluvioso va de marzo a octubre y el seco de noviembre a febrero (Cárdenas López et al., 2008).

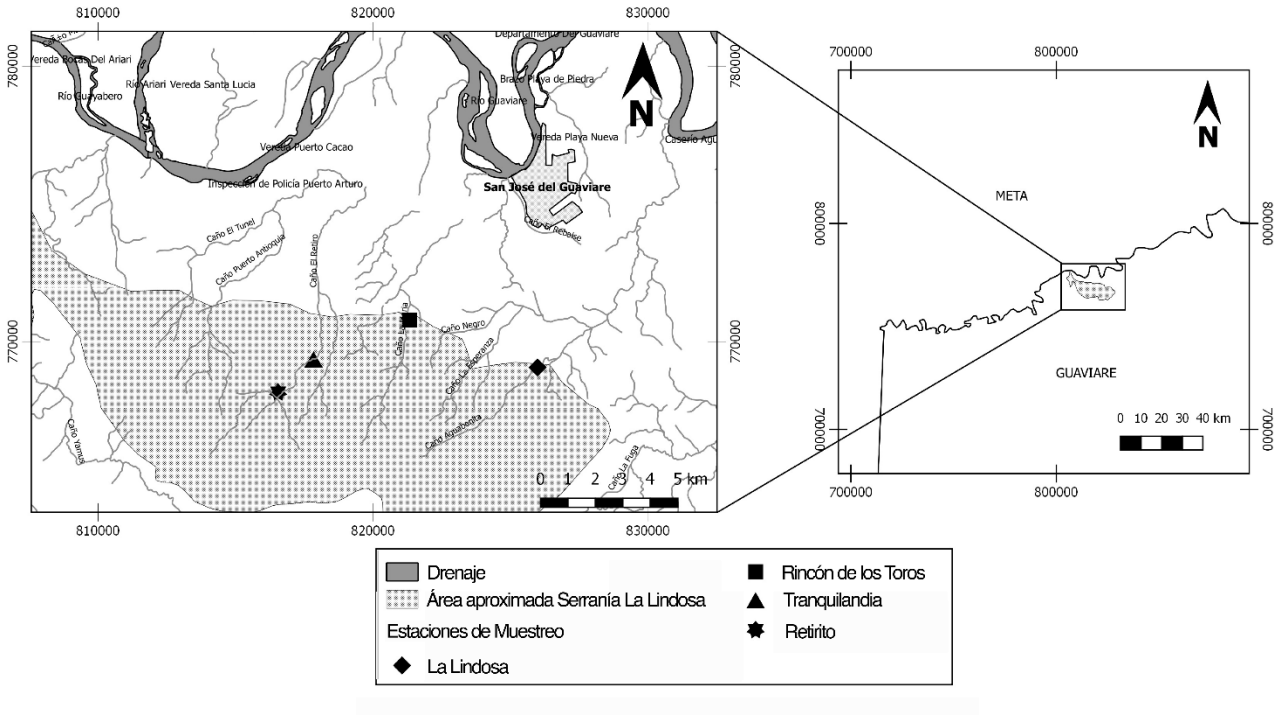


Fig 1.1 Serranía de La Lindosa (San José De Guaviare, Colombia). Ubicación de los cuatro arroyos estudiados.

Los arroyos de formaciones como La Lindosa se caracterizan por tener lechos compuestos por grandes losas que corresponden a relictos del escudo guyanés y secuencias marcadas de rápidos y pozos cuyas transiciones están dadas frecuentemente por cascadas de altura variable. A lo largo del cauce pueden encontrarse un gran número de especies de macrófitas dentro de las cuales *Rhyncholacis clavigera* (P. Royen) es de las más representativas. En cuanto a los aspectos físico-químicos (Tabla 1.1) los arroyos de la Guayana pueden ser considerados como ultra-oligotróficos. Esto se refleja en que el agua que los recorre tiene una baja concentración y disponibilidad de nutrientes y valores de conductividad cercanos a los 2 µS/cm3. Adicionalmente, se caracterizan por registrar algunos de los pHs más ácidos en todo el neotrópico con rangos que oscilan entre 4.5 y 6.0 (Hammond, 2005).

TABLA 1.1

Valores promedio de variables geomorfológicas, hidrológicas, físicas y químicas de los cuatro arroyos de la Serranía de La Lindosa medidas durante la época seca del 2017 y del 2018. Dentro de los paréntesis se indican las desviaciones estándar.

Componente	Variables	La Lindosa	R. de los Toros	Tranquilandia	Retirito
Geomorfológico	Elevación (m.s.n.m)	208.0	228.0	227.0	273.0
	Pendiente del tramo (º)	2.6	2.7	2.7	2.0

Hidrológico	Caudal promedio (m^3/s)	0.28 (0.05)	0.26 (0.05)	0.29 (0.09)	0.36
	Profundidad promedio (m)	0.11 (0.02)	0.12 (0.04)	0.10 (0.04)	0.58(0.06)
	Ancho promedio (m)	9.2 (2.2)	10.4 (1.4)	10.1 (3.2)	13.6
	Solidos disueltos totales (mg/l)	0.0478	0.0016	0.0160	1.000
	Solidos suspendidos (mg/l)	0.0043	0.0001	0.0005	-
Físico	Coeficiente de extinción de la luz (k)	18.0	15.6	9.8	1.7
	Temperatura promedio (ºC)	27.7 (1.2)	26.1 (0.2)	25.4 (0.1)	25.3(0.5)
	Conductividad promedio (uS/cm)	3.8 (0.2)	2.4 (0.4)	3.1 (0.2)	2.5(0.71)
	pH	5.9 (0.1)	5.2 (0.2)	5.8 (0.5)	5.3(0.01)
	Oxígeno disuelto promedio (mg/l)	7.1 (0.3)	7.2 (0.2)	7.2 (0.2)	2.2(0.1)
	Porcentaje de saturación de O2	89.8	89.5	91.4	28.1
Químico	Fósforo reactivo (ug/l PRS)	5.6	5.4	5.5	16.2
	Amonio (ug/l N-NH4)	9.9	24.9	23.7	10.6
	Nitratos ($N\text{-}NO_3$ (mg N/l))	0.007	0.006	0.013	0.040
	Materia orgánica total	3.4	5.8	2.5	-
	Fosfatos ($P\text{-}PO_4$ (mg N/l))	0.001	0.001	0.001	-

Muestreo y procesamiento de las muestras: En enero de 2017, se muestrearon los afluentes de La Lindosa, Tranquilandia y el Rincón de los Toros y en enero del 2018, se llevó a cabo el muestreo del arroyo El Retirito. En cada afluente se estableció un tramo representativo (150-200m de longitud) que contuviera la mayor diversidad de sustratos observados a lo largo de todo el afluente: roca madre (>100 cm), bloques (25 - 100 cm), cantos (6 - 25 cm), guijarros (2 - 6 cm), gravas (0.2 - 2 cm), macrófitas (*R. clavigera*) y hojarasca. Posteriormente, se realizó un muestreo multihábitat según la metodología propuesta por Elosegi & Sabater (2009) utilizando una red Surber de $0{,}09m^2$ de diámetro y 200 micras de abertura de malla.

En la campaña del 2017 se tomaron 15 muestras por arroyo y en el 2018, 10 muestras en el arroyo el Retirito, por lo que el esfuerzo de muestreo total correspondió a 55 muestras (3 ríos x 15 muestras + 1 río x 10 muestras). Las

muestras fueron preservadas de forma individual en etanol al 96% en frascos de plástico y llevadas al laboratorio para su posterior estudio taxonómico.

Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional de los macroinvertebrados de la Lindosa: La identificación de los ejemplares de macroinvertebrados se realizó hasta el nivel de género mediante las claves de Domínguez & Fernández (2009) y Merritt, Cummins, & Berg (2008). Los individuos de la familia Chironomidae fueron aclarados en KOH y montados con Euparal®, para ser determinados con la ayuda de las claves de Wiederholm (1983) y Trivinho-Strixino (2011). Se montaron las pupas y exuvias pupales de algunos taxones para corroborar las determinaciones taxonómicas siguiendo las claves de Prat, González-Trujillo, & Ospina-Torres (2014).

Luego de su determinación taxonómica, los organismos fueron clasificados en grupos funcionales tróficos (FFG) de acuerdo a la bibliografía. De ser posible, se restringió la información utilizada a estudios realizados en el neotrópico para evitar la incorrecta categorización de los organismos. Para este propósito, se utilizaron los grupos definidos por Cummins (1973) y las traducciones sugeridas en la revisión de Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2014). Aquellos taxones de los que no se encontró clasificación alguna, fueron etiquetados como "sin información". Por otro lado, aquellos taxones clasificados en más de un FFG se denominaron como de "hábitos variables".

Para determinar la completitud de la comunidad, se utilizaron curvas de cobertura estimadas a partir de una matriz de presencias y ausencias (Chao & Jost, 2012). La cobertura es una medida que indica la proporción del número total de individuos en una comunidad que fueron capturados en las muestras (Chao & Jost, 2012). Por otro lado, la diversidad taxonómica se caracterizó mediante la estimación de los tres primeros números de Hill según la propuesta de Chao et al. (2014). Analizar estos tres números en conjunto permite evaluar no sólo la riqueza, entendida como el número efectivo de especies, sino también la dominancia de los diferentes taxones. El primer número de Hill (q=0) es un equivalente a la riqueza de especies y no le da peso alguno a la abundancia de las especies; el segundo (q=1) es equivalente al exponencial de la entropía de Shannon y da igual peso a especies dominantes (las de mayor abundancia) y a especies raras; y el tercero (q=2), es equivalente a la diversidad de Simpson y le da un mayor peso a los taxones dominantes.

Variaciones espaciales en la diversidad: Para caracterizar la variación espacial en la comunidad se utilizaron los datos tomados durante enero del 2017 y 2018 (época seca) con el fin de disminuir la posible influencia de la estacionalidad. La variación de la diversidad fue caracterizada en dos escalas espaciales: entre los ríos (i.e. a escala regional) y dentro de los ríos (i.e. a escala de los sustratos, los cuales son considerados como distintos mesohábitats).

Los cambios en la composición taxonómica y de FFG a escala regional y de mesohábitat fueron explorados mediante un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, Kruskal, 1964) y la existencia de diferencias estadísticamente significativas fue evaluada mediante un análisis de similitudes (ANOSIM, Clarke, 1988). En ambos análisis se utilizó una matriz de distancias estimada con el coeficiente de Morisita-Horn (Horn, 1966), ideal para las matrices de datos de conteos biológicos que cuentan con gran número de ceros. Con el objetivo de quitar el peso de los taxones raros y ocasionales, no fueron considerados en el análisis aquellos géneros con un número de individuos menor a 10.

Variaciones temporales en la diversidad: Para el análisis de la variabilidad temporal en la diversidad se identificaron los individuos provenientes de muestras tomadas en octubre del 2014 y abril y octubre del 2015 así como de muestreos mensuales realizados en enero, febrero, marzo, abril y junio de 2017 (en total, ocho ocasiones de muestreo). Todas las muestras fueron tomadas en el arroyo Tranquilandia bajo el mismo protocolo de muestreo. Aunque la red Surber utilizada fue la misma (0,09m^2 de diámetro y 200 micras de abertura de malla) el número de muestras tomadas en cada periodo varió, por lo que las abundancias en las muestras fueron ajustadas a la mayor área común (0.45m2 - equivalente al área de 5 muestras de Surber).

Los cambios en la diversidad alfa fueron evaluados en términos de la riqueza y la diversidad de Simpson. Mientras que cambios en la composición fueron evaluados mediante el análisis de la diversidad beta calculada a partir del índice de Sørensen. La diversidad beta es una medida del grado de variación entre dos muestras en términos de la composición de especies. El índice de Sørensen, en particular, evalúa la variación de la composición de especies sin considerar sus abundancias, lo que disminuye el posible efecto de la diferencia en el número total de individuos recolectados en cada campaña de muestreo. Adicionalmente, permite descomponer esta variabilidad en dos componentes que brindan luces a la hora de generar hipótesis sobre los fenómenos ecológicos que subyacen los patrones observados: el anidamiento y el recambio. El anidamiento ocurre cuando las comunidades con menor número de especies son subconjuntos de las más ricas, lo que refleja una pérdida de especies resultado de un proceso no aleatorio; por otra parte, el recambio implica que algunas especies son reemplazadas por otras como consecuencia de filtros ambientales o de limitaciones históricas o espaciales (Andrés Baselga, 2010).

Todos los análisis descritos fueron realizados en R v3.4.2 utilizando los paquetes “vegan” (Oksanen et al., 2017), “iNEXT” (Chao et al., 2014; Hsieh, Ma, & Chao, 2016) y “betapart” (Andres Baselga, Orme, Villeger, De Bortoli, & Leprieur, 2018).

RESULTADOS

Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional de los macroinvertebrados de la Lindosa: En total se contabilizaron 13 036 individuos distribuidos en 89 géneros pertenecientes a 41 familias y 10 órdenes de

invertebrados acuáticos. En el Tabla 1.2 se presenta la riqueza de géneros y la abundancia de individuos de cada arroyo. El orden más representativo fue Diptera con 9 familias y 9 380 individuos identificados, seguido de Trichoptera (9 familias y 1 385 individuos) y Ephemeroptera (6 familias y 1 012 individuos). La familia Chironomidae presentó la mayor riqueza (26 géneros) y abundancia (6 685 individuos), seguido en riqueza por la familia Elmidae (9 géneros) y en abundancia por la familia Simulidae (2 582 individuos) y Baetidae (727 individuos). Cuatro géneros se registran por primera vez para el país: *Luchoelmis* (Elmidae), *Macropelopia* y *Phaenopsectra* (Chironomidae) y *Mayatrichia* (Hydroptilidae).

En lo que respecta a los FFG (Tabla 1.2; Anexo 1 Tabla 1) los depredadores presentaron la mayor riqueza (26 géneros) mientras que la menor riqueza correspondió a los filtradores (3 géneros). Por otro lado, los recolectores fueron los más abundantes (6 440 individuos) y los filtradores los menos abundantes (14 individuos).

El análisis de completitud indicó una cobertura de más del 90%, lo que indica que el muestreo permitió capturar una gran proporción de los taxones que habitan en los cuatro arroyos (Anexo 1 Fig. 1A). A menor escala, no todos los sustratos alcanzaron coberturas mayores al 80%, siendo la roca madre y las macrófitas los mejor representados (Anexo 1 Fig. 1B).

TABLA 1.2

Promedio por muestra y número total de géneros y abundancia de individuos encontrados en cada punto de estudio y clasificados en cada grupo funcional trófico (FFG).

	Géneros	Número de Individuos	Abundancia relativa
Retirito	43	1470	11.3%
La Lindosa	50	3371	25.9%
Rincón de los Toros	53	5290	40.6%
Tranquilandia	38	2905	22.3%
Grupo Funcional Trófico (FFG)			
Depredador	26	888	7.3%
Filtrador	3	14	34.3%
Fragmentador	6	518	2.0%
Raspador	10	1399	15.8%
Recolector	21	6440	25.7%
Sin información	6	24	0.2%
Hábitos variables	17	3753	14.8%

Variaciones espaciales en la diversidad: Se registraron diferencias en términos de diversidad alfa y composición de especies en las dos escalas espaciales de estudio. A escala regional (Fig. 1.2A), los cuatro arroyos presentaron comunidades con grados de dominancia similares, siendo La Lindosa y el Rincón de los Toros los arroyos con mayor riqueza de taxones. Dentro de cada río (Fig. 1.2B), la roca madre presentó el mayor número de géneros pero, según lo observado en q=1 y q=2, sólo algunos géneros concentran la mayor abundancia. Otros sustratos como la hojarasca y las macrófitas, tienen estimaciones de riqueza altas pero sin marcadas diferencias entre q=0, q=1 y q=2.

De acuerdo al ANOSIM, la composición de las comunidades fue distinta entre sustratos (R=0.210, p=0.007) y entre ríos (R=0.439, p=0.001). Asimismo la ordenación del NMDS (Fig. 1.3A) mostró una separación clara entre arroyos, dentro de los cuales a su vez se evidencia mayor cercanía entre las muestras tomadas en el mismo sustrato, especialmente de aquellas que corresponden a roca madre.

En relación a los FFG, el ANOSIM mostró la existencia de diferencias entre ríos (R=0.285, p=0.001) pero no entre los tipos de sustrato (R=0.100, p=0.072). Esto se refleja en el NMDS (Fig. 1.3B), donde si bien la Lindosa parece separarse del resto de los arroyos, no se observa una diferencias entre los distintos tipos de sustratos en términos de la composición de la comunidad.

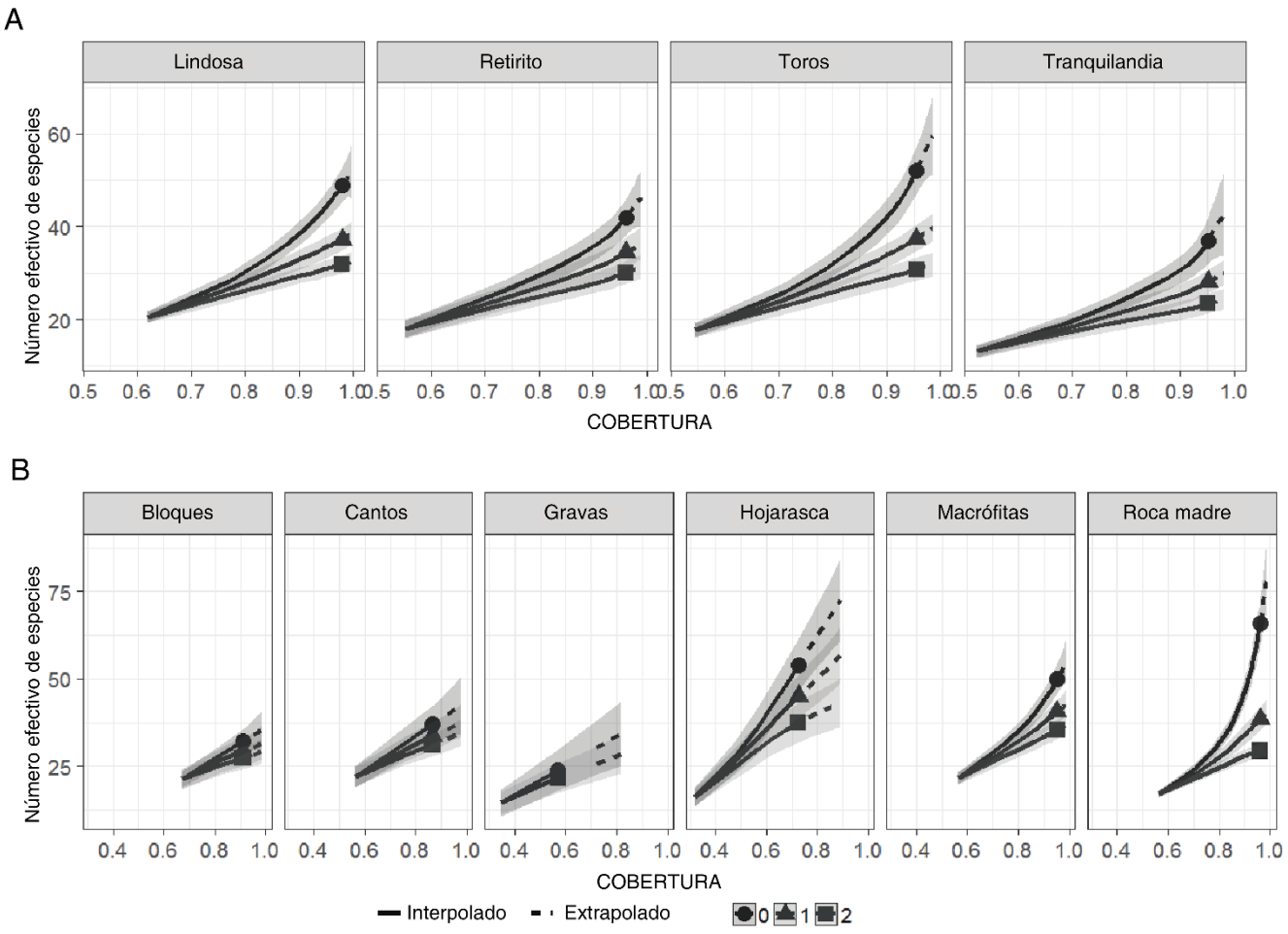
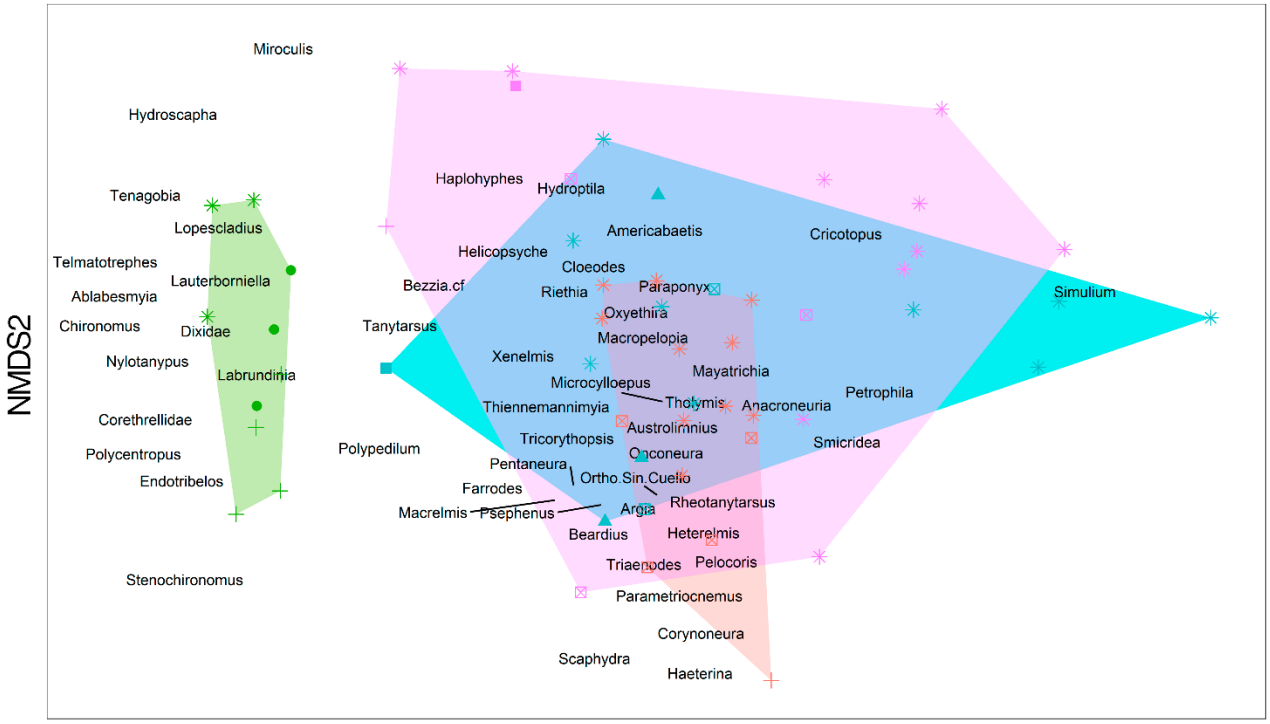
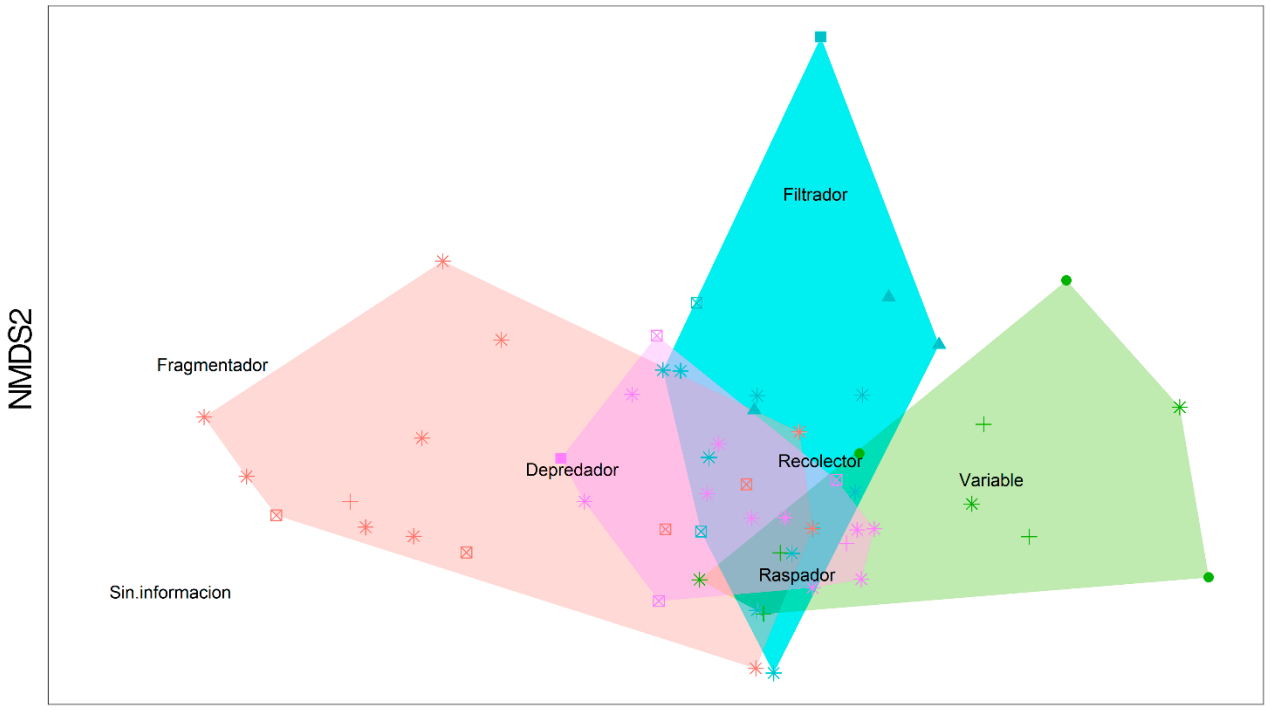


Fig 1.2 Estimación del número efectivo de especies como función de la cobertura de acuerdo a los tres primeros números de Hill (q=0, q=1 y q=2) para arroyos (A) y mesohábitats (B). Las áreas sombreadas corresponden a intervalos de confianza del 95%.

A



B



Sitio La.Lindosa Retirito Rincon.Toros Tranquilandia

sustrato Bloques Gravas Macrofitas Cantos Hojarasca Roca.madre

Fig. 1.3 (A) Ordenación (NMDS) de las muestras de acuerdo a la composición de géneros de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos. Distancia: Morisita-Horn. Estrés de la ordenación: 0.19. Ajuste no métrico, R^2 =0.968. (B) Ordenación (NMDS) de las muestras de acuerdo a la clasificación en FFG de la comunidad de artrópodos acuáticos. Estrés de la ordenación: 0.13. Ajuste no métrico, R^2 =0.984.

Variaciones temporales en la diversidad: Se observaron cambios en la diversidad alfa y beta a lo largo de los años y los meses en el punto de estudio. Dentro de los ocho periodos evaluados (Fig. 1.4A), la mayor riqueza de géneros ocurrió durante el período de menor precipitación (enero de 2017), mientras que los menores valores se observaron en la época de mayores precipitaciones (febrero-abril). En general, la diversidad beta entre muestreos fue alta (Fig. 1.4B). Entre 2014 y 2015 los procesos de recambio determinaron mayormente la diversidad beta observada, mientras que entre el 2015 y 2017 y a lo largo del 2017 el anidamiento fue el componente predominante en la diversidad beta.

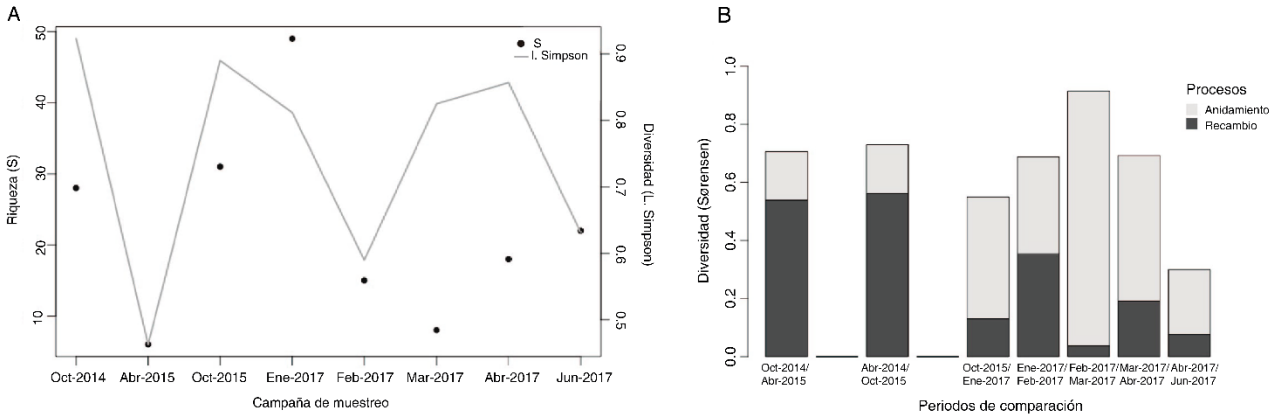


Fig. 1.4. Cambios temporales de la comunidad de macroinvertebrados en el caño Tranquilandia en términos de la diversidad alfa por campaña de muestreo (A), y de la diversidad Beta entre campañas (B). La diversidad Beta fue descompuesta en términos de los procesos de recambio y anidamiento.

DISCUSIÓN

La caracterización taxonómica mostró que la zona de estudio tiene una alta diversidad. La riqueza observada (89 géneros) fue mayor a la reportada para la Serranía de la Macarena (74 géneros), el río Bita (87 géneros) y otros ecosistemas fluviales en la Guayana venezolana (ver Mora-Day & Blanco-Belmonte, 2008; Pereira, Garcia, Marcano, Lasso-Alcalá, & Martínez-Escarbassiere, 2006; Souki, Blanco-Belmonte, Lasso, & Mora-day, 2015). Asimismo, se observó que en la zona confluyen elementos de distintas regiones biogeográficas. Algunos de los géneros reportados en este trabajo han sido anteriormente asociados a la región de la Guayana (e.g. *Scaphydra*

(Laython, 2017)), mientras que otros son de distribución andina (e.g. *Parametriocnemus* (Acosta & Prat, 2010)) o amazónica (e.g. *Leptohyphodes* o *Tricorythopsis* (Domínguez, Zúñiga, & Molineri, 2002)).

En cuanto a los cuatro nuevos registros para el país, se encontraron las siguientes consideraciones en su distribución geográfica. Se registra un nuevo género de la familia Elmidae: *Luchoelmis*. Este registro representa una importante ampliación de su distribución ya que esta estaba restringida al sur del continente, particularmente en Argentina, Chile y Bolivia (Archangelsky & Brand, 2014). Con relación a los nuevos registros de la familia Chironomidae, *Macropelopia* es un género cuya distribución reportada es predominantemente Paleártica (Cranson & Epler, 2013), no obstante también ha sido reportado en Cuba (Bello González, Spies, & Téllez Martínez, 2013) y en Brasil (Rosa, Dias-Silva, & Alves, 2013), lo que sugería que una distribución más amplia. En el caso de *Phaenopsectra*, este sí había sido reportado previamente en Brasil y en la región andina (Acosta & Prat, 2010; Henriques-Oliveira, Nessimian, & Dorvillé, 2003), por lo que su distribución se amplía a la región orinocense. Finalmente, el género *Mayatrichia*, del orden Trichoptera, ha sido reportado principalmente en norte y centro américa y una especie, *M. illobia*, en el sur del Ecuador (Holzenthal & Calor, 2017).

En lo que respecta a la caracterización trófica, esta primera aproximación mostró afinidad con la hipótesis de que los fragmentadores no son un grupo muy representado en la región tropical (e.g. Dobson, Magana, Mathooko, & Ndegwa, 2002). No obstante, es una afirmación que merece ser estudiada en un futuro ya que, si bien la información secundaria consultada proviene principalmente de estudios Neotropicales, muchos de los géneros encontrados pueden tener una alta variabilidad intra- e interespecífica de su dieta (Boyero, Ramírez, Dudgeon, & Pearson, 2009; Tomanova, Goitia, & Helešic, 2006). Estas descripciones de la dieta deben asimismo ir acompañadas de un estudio más profundo de la morfología y el comportamiento de los organismos, con el fin de asignar los FFG de una manera más precisa (Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014).

Variaciones de la diversidad en el espacio: a pesar de la cercanía geográfica de los puntos de estudio y de sus aparentes características regionales similares (p.e. predominancia de roca madre, bajas conductividades, entre otras), se observó una alta variabilidad en la composición de la comunidad al comparar entre ríos. Esto podría estar asociado tanto a la baja capacidad dispersión de los taxones como a la influencia de características ambientales a pequeña escala (p.e. a escala de mesohábitat). Las restricciones a la dispersión son un factor relevante para explicar la alta disimilitud entre ríos que pertenecen a una misma red drenaje (Tonkin et al., 2018). Sin embargo, la falta de información acerca de la dispersión de las especies no nos permite evaluar el rol de este proceso en los patrones observados. Estudios futuros podrían ahondar en las habilidades de dispersión de las especies y cómo afectan los patrones de diversidad a escala regional.

Por otra parte, la variabilidad entre mesohábitats de un mismo río sugiere que la composición de la comunidad podría estar determinada por factores que actúan a pequeña escala. En particular, cambios en la diversidad alfa y en la composición de taxones indican que el tipo de mesohábitat podría ser determinante. Los mesohábitats tienen condiciones únicas en términos de tipo de sustrato, recursos y estrés hidráulico (Pardo & Armitage, 1997), y por tanto promueven la compartimentalización de la comunidad, donde cada taxón tiene alta afinidad por cierto tipo de mesohábitat. Esto ha sido descrito previamente en otros ríos Neotropicales (e.g. González-Trujillo, 2016; Silva, Ligeiro, Hughes, & Callisto, 2014) y apoya la idea de que los muestreos multihábitat son necesarios para caracterizar adecuadamente la diversidad a escala local y regional, como ha sido sugerido en otras regiones del mundo (e.g. Pardo & Armitage, 1997).

Encontrar que la variación en la composición de los FFG sea significativa a escala regional pero no con respecto a los mesohábitats parece ser contradictorio con los resultados obtenidos al analizar la composición taxonómica de la comunidad. De hecho, difiere de lo registrado por otros estudios donde se ha establecido una fuerte relación entre tipos sustratos y grupos funcionales alimenticios (e.g. Demars, Kemp, Friberg, Usseglio-Polatera, & Harper, 2012). Este resultado podría indicar que otras características diferentes al tipo de recurso (característica principal para definir mesohábitats en este estudio) tienen una mayor influencia sobre la presencia o ausencia de los grupos funcionales. Esto se soporta en otros estudios que han encontrado que las condiciones hidraúlicas podrían ser casi o más importantes que el tipo de recurso (Beisel, Usseglio-polatera, Thomas, & Moreteau, 1998; J D González-Trujillo, 2016; Silva et al., 2014; Tomanova et al., 2006).

Variaciones de la diversidad en el tiempo: la predominancia del anidamiento a lo largo del año 2017 parece indicar que existió una fuerte influencia de filtros ambientales relacionados con la estacionalidad (Baselga, 2010). Esto en conjunto con la disminución en la riqueza durante los meses de mayor cambio en el volumen de precipitaciones (febrero y marzo), sugieren que el anidamiento podría estar causado por una pérdida de especies a causa del aumento de eventos de creciente.

Los procesos de recambio en los meses de octubre a abril, por otra parte, podrían estar dados por cambios en la disponibilidad de los sustratos asociados también a la estacionalidad. La proliferación de las macrófitas (*R. clavijera*) durante los meses más lluviosos, que actúan como sustrato de colonización y refugio ante los aumentos en el caudal (Huttunen et al., 2017; Pardo & Armitage, 1997), podrían promover el establecimiento de nuevo taxones. Como lo demuestran los resultados, los parches de *R. clavijera* parecen tener una comunidad con una composición de taxones característica.

Consideraciones finales: En conjunto, los resultados de este estudio demuestran que los ríos de la Serranía de la Lindosa albergan una alta diversidad de macroinvertebrados acuáticos. La estacionalidad y las diferencias en la

heterogeneidad del hábitat dentro de los ríos parecen determinar los patrones de diversidad observados en escalas temporales y espaciales. Profundizar en su estudio es necesario para entender el funcionamiento de estos ecosistemas y mejorar la habilidad para generar estrategias de manejo y conservación.

CAPÍTULO 2

Caracterización estacional de la estructura de la red trófica de un ecosistema fluvial del escudo guayanés: importancia de los recursos alóctonos para los consumidores

RESUMEN

Introducción La pregunta sobre si los consumidores dependen de los recursos basales alóctonos o autóctonos está aún en debate, no obstante, cada vez es mayor la evidencia a favor del carbono autóctono como sustento de las redes tróficas tropicales. **Objetivo** Describir la estructura de la red trófica de un ecosistema fluvial de la Serranía de la Lindosa y sus posibles cambios estacionales, determinando la importancia de los recursos alóctonos en la dieta de los peces. **Métodos** Los recursos y consumidores de un río en buen estado de conservación ubicado dentro de la Serranía de la Lindosa fueron muestreados durante la época seca y la época de lluvias. Los consumidores se identificaron al menor nivel taxonómico posible y las relaciones tróficas entre distintos componentes se caracterizaron mediante análisis de contenido estomacal e información bibliográfica, así como datos de isótopos estables ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$). Se construyó una red basada en las relaciones encontradas con el análisis de contenido estomacal y se calcularon distintas medidas estructurales de tipo cualitativo. Con base en las señales isotópicas se utilizaron modelos bayesianos para determinar la importancia de los recursos alóctonos en la dieta de los peces. **Resultados** Se encontraron muy pocas diferencias en las medidas estructurales calculadas en la época seca y la época de lluvias. Adicionalmente, los productores autóctonos y en particular las algas perifíticas constituyen la mayor proporción en la dieta de los peces en las dos épocas evaluadas. Los resultados del análisis de contenido estomacal no coinciden con los resultados derivados de análisis isotópicos. **Conclusiones** Los resultados aportan evidencia de que el carbono de los consumidores en ríos tropicales deriva de fuentes autóctonas a diferencia de lo planteado para ríos templados, hecho que podría relacionarse con la escasez de fragmentadores y la calidad nutricional del aporte alóctono. Las diferencias entre lo observado en el contenido estomacal y el análisis de isótopos resaltan la importancia de utilizar ambas aproximaciones.

Palabras clave: Estacionalidad, Neotrópico**,** ecología trófica, conexión terrestre-acuático, ecotono.

ABSTRACT

Introduction The question of whether consumers depend on allochthonous or autochthonous basal resources is still on debate, however, there is increasing evidence in favor of autochthonous carbon as a support for tropical food webs. Since the characterization of trophic networks is an important tool to understand the relationship between biodiversity and ecosystem functions and services, the study of this problem could have several

repercussions on management and conservation actions. **Objective** To describe the structure of the food web of a stream located in the Serranía de la Lindosa and its possible seasonal changes, assessing the importance of allochthonous resources in the fish's diet. **Methods** The resources and consumers of a nearly pristine stream located within the Serranía de la Lindosa were sampled during rainy season and dry season. Consumers were identified to the lowest taxonomical level possible and trophic relationships between different components were characterized by gut content analysis and review of bibliography, as well as stable isotope data (d13C and d15N). A food web was built based on the relationships revealed by gut content analysis and different structural measurements were calculated. Based on the isotopic signatures, Bayesian models were used to determine the importance of allochthonous resources in the fish's diet. **Results** Minimal differences were found in the structural measurements calculated during dry season and rainy season, the autochthonous producers and in particular the periphytic algae contributed the greatest proportion of carbon in the fish's diet for the two sampling periods. Results of the gut content analysis do not match with the results derived from isotopic analyzes. **Conclusions** The results provide evidence that the carbon of consumers in tropical rivers derives from autochthonous sources, unlike that proposed for temperate rivers, a fact that could be related to the scarce of shredders and the nutritional quality of the allochthonous subsides. The differences between the observed in the gut content and the isotope analysis highlight the importance of using both approaches.

Key words: Seasonality, Neotropic, trophic ecology, terrestrial-aquatic connection, ecotone.

INTRODUCCIÓN

De manera temprana, los trabajos de Hynes (1975) y la posterior publicación del concepto del río como continuo (Vannote et al., 1980), resaltaron la importancia que tienen los ecosistemas terrestres en el flujo de materia y energía de los ríos. Estas primeras observaciones señalaron que los ecosistemas lóticos, en especial aquellos pequeños y altamente cubiertos, recibían una gran cantidad de subsidios alóctonos provenientes del bosque y se veían limitados en su productividad primaria por el sombreado. No obstante, medio siglo después, la importancia de estos recursos en las dinámicas tróficas aún es tema de debate ya que si bien los flujos de hojarasca provenientes del bosque de ribera representan importantes aportes de materia orgánica, su calidad nutricional se considera como baja, al igual que su incorporación a las cadenas alimenticias (Marcatelli et al., 2011).

Haciendo uso de herramientas como el análisis de isótopos estables, estudios realizados en los trópicos muestran la creciente tendencia a que la base de las redes tróficas acuáticas en esta región son los productores primarios autóctonos, en particular, las algas perifíticas (Boyero et al., 2009; Lau, Leung, & Dudgeon, 2009a). Sin embargo, en el neotrópico estos estudios son aún escasos y presentan evidencia tanto a favor de esta hipótesis (Brito, Moulton, De Souza, & Bunn, 2006; Neres-Lima et al., 2016; Reis da Silva, Albrecht, & Bunn, 2020) como en

contra (Coat, Monti, Bouchon, & Lepoint, 2009; Neres-Lima et al., 2017) lo que sugiere una contexto-dependencia dada por factores que aún permanecen sin explorar (Boyero et al., 2009).

En el caso de la Guayana, los ríos presentan características únicas como uno de los pHs más ácidos y conductividades más bajas que pueden observarse en ríos tropicales, asimismo, son altamente oligotróficos (Hammond, 2005), lo que podría implicar que tienen una marcada dependencia de los recursos del bosque de ribera. Lo anterior, se ha visto reflejado en el análisis de contenido estomacal de algunos peces de la zona, el cual ha indicado la prevalencia de material alóctono en la dieta (Luque, Patarroyo-Baéz, & González-Trujillo, 2019). Por otro lado, estos ríos se caracterizan por una estacionalidad marcada, con notables cambios en la precipitación que determinan la cantidad del agua y podrían asociarse con distintos factores relacionados con su calidad (e.g. la capacidad para atenuar contaminantes (Gomes & Wai, 2015)).Esta variabilidad ha sido considerada como importante para las características físicas, químicas y biológicas de los ecosistemas fluviales y se ha visto que en otras zonas del neotrópico conlleva a diferencias en las características estructurales de las redes tróficas, sobrepasando inclusive el posible efecto de un gradiente altitudinal (Tamaris-Turizo et al., 2018).

En la actualidad, los afloramientos guayaneses colombianos se enfrentan a rápidos cambios en el uso del suelo en los que los procesos de pérdida de la cobertura vegetal son predominantes (Armenteras et al., 2009; Monroy et al., 2019). Entender las variaciones a escala temporal de las características de las redes tróficas y de la importancia de los recursos alóctonos para la dieta de los consumidores, nos ayudará a plantear hipótesis sobre cómo se ven afectadas las distintas propiedades de las redes tróficas de esta región ante fenómenos que varíen los subsidios alóctonos del bosque de ribera. Un mejor entendimiento de cuándo y cómo estos recursos modifican la estructura en las redes tróficas acuáticas mejorará nuestra habilidad para predecir cómo la deforestación afecta la estabilidad de los ecosistemas y con esto la provisión de servicios ecosistémicos (e.g. el ciclo del carbono o la manutención de la biodiversidad).

Este trabajo busca caracterizar la red trófica de un ecosistema fluvial de la Serranía de la Lindosa y determinar qué tipo de recursos (alóctonos o autóctonos) son más importantes en la dieta de los consumidores secundarios, específicamente de los peces. Asimismo, busca establecer si para estos resultados existen diferencias asociadas a la estacionalidad. De acuerdo a lo encontrado en estudios previos en el trópico, esperamos que: i) entre la época seca y de lluvias se presenten cambios en las medidas estructurales y en el uso de los recursos; ii) en general, los recursos alóctonos tengan una mayor proporción en la dieta de los consumidores secundarios.

MÉTODOS

Con el objetivo de incluir la dinámica estacional de la estructura trófica, la campaña de muestreo se llevó a cabo en época seca y de lluvias (enero y septiembre del 2018). Se escogió como punto de estudio el arroyo “Retirito”

(02°29’54,9°N, 72°43’36,6”W) puesto que este afluente se encuentra altamente conservado y puede ser considerado como un punto de referencia de las condiciones naturales. El muestreo de las comunidades biológicas y la caracterización de los recursos en la red se realizaron en un tramo de aproximadamente 100 metros que se consideró representaba las características en cuanto a diversidad de sustratos y disponibilidad de recursos.

Las aguas del Retirito se caracterizan por tener un pH ácido y una baja saturación de oxígeno que alcanza sus valores más bajos en la época seca (Tabla 2.1). La parte alta del tramo se caracteriza por encontrarse en la confluencia de dos caños pequeños y por tener un lecho compuesto principalmente por bloques con presencia de algunos paquetes de hojarasca y arenas. Por otro lado, aguas abajo el tramo está próximo a una caída de agua y su sustrato dominante es la roca madre.

TABLA 2.1

Valores promedio de variables geomorfológicas, hidrológicas, físicas y químicas medidas durante la época seca y de lluvias en el arroyo Retirito. Dentro de los paréntesis se indican las desviaciones estándar.

Componente	Variables	Seca	Lluvias
Geomorfológico	Elevación (m.s.n.m)	273	273
	Pendiente del tramo (º)	2	2
Hidrológico	Caudal promedio (m^3/s)	0.36	0.43
	Profundidad promedio (m)	0.58(0.06)	0.49(0.06)
	Ancho promedio (m)	13.63	11.91(0.44)
	Sólidos disueltos totales (mg/l)	1	0
Físico	Coeficiente de extinción de la luz (k)	1.71	2.17(0.62)
	Temperatura promedio (ºC)	25.37(0.5)	25.34(0.44)
	Conductividad promedio (MS/cm)	2.5(0.71)	3(1.07)
	Ph	5.3(0.01)	4.9(0.1)
	Oxígeno disuelto promedio (mg/l)	2.24(0.1)	4.72(0.6)
	Porcentaje de saturación de O2	28.1	59.4(6.87)
Químico	Fósforo reactivo (ug/l PRS)	16.22	11.15
	Amonio (ug/l N-NH4)	10.69	8(4.24)
	Nitratos (N-NO3 (mg N/l))	0.04	0.01

Caracterización de los recursos: Las algas filamentosas y macrófitas fueron colectadas con pinzas y congeladas para su posterior análisis isotópico. En cuanto al perifiton, se tomaron muestras mediante el raspado con cepillo de un área conocida de distintos sustratos presentes en el tramo (i.e. hojas y rocas de diferentes tamaños). En época seca se tomaron cinco muestras, cada una de las cuales consistió en el raspado de 20 sustratos (10 rocas y 10 hojas) para un total de 100 sustratos raspados. Por otra parte en época de lluvias se tomaron 13 muestras, 10 de las cuales consistieron en el raspado de 10 sustratos (hojas o rocas) y 3 en una muestra compuesta de 20 raspados (10 rocas y 10 hojas) para un total de 160 sustratos raspados. Para ambas épocas, la muestra fue congelada hasta su procesamiento en el laboratorio y posterior análisis isotópico. El aumento en la cantidad de muestras recolectadas en la época de lluvias se debe a la necesidad de confirmar diferencias entre la señal isotópica del biofilm que crece sobre rocas de aquel que crece sobre hojas. Parte de las muestras en época de lluvias fueron filtradas para confirmar que no existiera diferencias en la señal isotópica con respecto a las muestras de no han sido filtradas y posiblemente contienen mayor cantidad de detrito y bacterias. Dado que en la época seca la cantidad de neuston en el tramo fue notable, se tomaron cinco muestras de la interfase agua-aire con una pipeta Pasteur hasta completar aproximadamente 50 ml, esta muestra también fue congelada hasta su procesamiento.

Se tomaron muestras de plantas terrestres presentes en el tramo y parte de los frutos y flores recolectados en las trampas de caída vertical instaladas para la caracterización de materia orgánica alóctona (Ver el capítulo 3 para más detalle). Adicionalmente, insectos terrestres que se encontraron presentes a la hora de limpiar las muestras tomadas para la caracterización isotópica de macroinvertebrados o dentro de las trampas fueron separados para el análisis de sus señales isotópicas, siendo considerados como parte de los recursos alóctonos que entran al río.

Caracterización de los consumidores: En cuanto a los macroinvertebrados, la caracterización se realizó mediante un muestreo multihábitat (ver Elosegi y Sabater, 2009) haciendo uso de una red Surber (0,09m^2 de diámetro y 200 micras de ojo de malla). Durante la época seca se tomaron diez muestras, cinco en el punto alto y cinco en el bajo, compuestas de tres lavados con la red. Durante la época de lluvias, teniendo en cuenta la posible incidencia negativa de las crecientes sobre la abundancia de individuos, se tomaron siete muestras por punto para un total de catorce. En total se tomaron 24 muestras de macroinvertebrados, las cuales fueron preservadas *in situ* con alcohol al 96% y traídas al laboratorio para su limpieza, identificación y conteo (estas muestras no fueron utilizadas en el análisis de isótopos estables sino únicamente en la caracterización taxonómica). Las muestras fueron identificadas a nivel de género con las claves especializadas de Hamada, Thorp, & Rogers (2019), Domínguez & Fernández (2009) y Merritt et al. (2008). Los individuos de la familia Chironomidae fueron separados por morfotipos, aclarados en KOH y montados con Euparal®, para ser determinados al menor nivel taxonómico posible con ayuda de las claves de Wiederholm (1983) y Trivinho-Strixino (2011).

Los peces, anfibios y camarones fueron capturados mediante pesca con una red de mano (malla de 1 mm2) y pesca con careta en horarios diurnos y nocturnos. Los individuos capturados fueron sedados con eugenol y congelados inmediatamente hasta su procesamiento en el laboratorio. Los organismos fueron identificados al menor nivel taxonómico posible con ayuda de las claves especializadas (Campos, 2014; Van der Sleen & Albert, 2018). Adicionalmente se tomaron medidas de longitud total y longitud estándar, así como peso con estómago de los individuos capturados.

Análisis de contenidos estomacales: Para el caso de los invertebrados, en cada época se tomaron dos muestras compuestas de diez lavados de los sustratos presentes en todo el tramo. Las muestras fueron congeladas inmediatamente y se guardaron a -4°C hasta su limpieza y procesamiento en el laboratorio. Entre 1 y 10 individuos de cada género fueron diseccionados para extraer el tubo digestivo cuyo contenido fue posteriormente vertido en una lámina con glicerina y homgeneizado mediante un *squishing*. De cada montaje se tomaron fotografías de 10 a 30 campos al azar en un aumento de 400x. Con el software ImageJ (v. 1.51j8) se determinó la proporción consumida de los siguientes recursos: materia orgánica alóctona (CPOM), macrófitas, cianofíceas, algas, materia orgánica "amorfa" (detritos) y tejido animal. En el caso del tejido animal se procuró la identificación de los restos al nivel de familia (subfamilia en el caso de los chironomidos).

En cuanto a los peces, el estómago fue extraído y conservado en alcohol al 96%. El contenido del estómago fue vertido en una caja de petri y observado bajo estereoscopio. Se determinó cada recurso consumido teniendo en cuenta las siguientes categorías: materia orgánica alóctona (CPOM), macrófitas, algas, insectos autóctonos, insectos alóctonos, peces, camarones y renacuajos. Los insectos autóctonos encontrados fueron identificados como mínimo al nivel de familia, mientras que los peces no pudieron ser identificados al tratarse de restos de escamas, músculos y espinas. Para cada estómago analizado, la proporción de cada categoría consumida fue determinada mediante un análisis volumétrico que consistió en estimar el volumen ocupado por los ítems cada categoría. Para esto, se utilizó una jeringa de insulina de 1 ml con un volumen de agua conocido y una vez seco cada ítem se introdujo en la jeringa y se registró la medida en mililitros del desplazamiento del agua. En el caso de los ítems con volúmenes por debajo de la capacidad de detección del método, se hizo una estimación del volumen aproximado.

Análisis de isótopos estables: Las muestras de recursos alóctonos (hojarasca, insectos terrestres, frutos y semillas), así como todas las muestras de productores primarios autóctonos fueron secadas en una estufa a 60°C durante mínimo 48 horas y trituradas con un mortero para obtener una muestra homogénea (partículas <0,1 mm). En cuanto a los macroinvertebrados, de cada género se seleccionó un grupo de individuos de diversos tamaños y se les extrajo el estómago para evitar problemas en las lecturas isotópicas. En el caso de los peces, los individuos de tamaño pequeño fueron procesados sin el estómago, aletas y cabeza. En el caso de los peces de tamaño grande,

la muestra fue tomada del tejido muscular. Debido a la variabilidad ontogenética en la dieta y las señales isotópicas (Davis et al., 2012), se procuró analizar individuos de diferentes longitudes en cada una de las especies. En el caso de los crustáceos, se quitó el exoesqueleto y se extrajo el estómago y se tomó una muestra del músculo. Finalmente, en el caso de los renacuajos, la muestra fue extraída del músculo dorsal evitando otro tipo de tejidos. Para todos los casos, los individuos o las muestras de tejido fueron secados y tratados de la misma manera que los recursos.

Todos los análisis se llevaron a cabo en el laboratorio de isótopos estables de la Universidad de Cornell, para lo cual las muestras se pesaron y encapsularon en cápsulas de estaño en la Universidad Nacional de Colombia.

Determinación de estructura trófica: Los datos obtenidos en el análisis de contenido estomacal fueron utilizados para la construcción de un modelo de la estructura de la red trófica de cada época de muestreo. Para los macroinvertebrados, las observaciones de cada género se promediaron a nivel de familia (subfamilia en el caso de Chironomidae) debido a que muchos de los ítems encontrados en los estómagos de los peces no pudieron ser identificados a nivel de género. Para las familias reportadas en la caracterización de los consumidores pero cuyo contenido estomacal no pudo ser analizado, ya fuera porque los individuos tenían el tubo digestivo vacío o porque su estrategia de alimentación no permite identificar los ítems consumidos (e.g. depredadores hemípteros como Nauricoridae), las relaciones tróficas fueron establecidas según referencias bibliográficas.

Para la representación gráfica de cada red y el cálculo medidas estructurales de tipo cualitativo se utilizó el paquete *Cheddar* (Hudson et al., 2013). Las medidas estructurales a considerar fueron las planteadas por Bersier et al., (2002): riqueza trófica de especies (S), proporción de taxones *top* (%T), proporción de taxones intermedia (%I), proporción de taxonesbasales (%B), radio presa consumidores (N:P); número de enlaces (L), densidad de enlaces (LD=L/S), conectividad ($C=L/S^2$, i.e. la proporción de enlaces observados de los enlaces posibles); promedio del largo de cadena (Mcl), mediana del largo de cadena (MEDcl), desviación estándar del largo de la cadena (SDcl), máximo del largo de la cadena (MAXcl); grado de omnívora (%O); generalidad (G) (i.e. número promedio de presas por consumidores), vulnerabilidad (V) (i.e. número promedio de consumidores por presa) y las desviaciones estándar de la generalidad y la vulnerabilidad normalizadas.

Estimación de la importancia de los recursos alóctonos: Los datos del análisis de isótopos estables se utilizaron para estimar la proporción en la que los recursos son asimilados en los peces mediante modelos mixtos de tipo bayesianos (*Bayesian mixed models*) en el paquete *MixSIAR* (Stock & Semmens, 2016). Este tipo de modelos permiten determinar la proporción en la que se consumen los recursos basándose en las señales isotópicas de los consumidores y las posibles fuentes (Stock et al., 2018).

Debido a la alta variabilidad que se presenta en las señales isotópicas de los productores primarios (Jardine et al., 2014) y las diferencias en la composición de los consumidores, cada época se analizó por separado. Previo a la

estimación de los modelo, con el objetivo de simplificar el análisis y la interpretación de los resultados, los recursos a tener en cuenta en cada época fueron agrupados según la similitud tanto de sus señales isotópicas como de su origen (autóctono o alóctono) (Phillips, Newsome, & Gregg, 2005). Recursos de origen similar pero con diferencias notables en sus señales isotópicas no fueron agrupados.

En los dos modelos los factores de enriquecimiento trófico (TEF) para el nitrógeno (ΔN) fueron tomados de Bunn, Leigh, & Jardine (2013). Según FishBase.com y lo observado en las señales de $\delta^{15}N$, los peces evaluados se encuentran 2.5 niveles tróficos por encima de los productores primarios, por lo que para el ΔC se asumió el valor propuesto por Post (2002b) de 0.4‰ ± 1.3 SD y se ajustó según estas diferencias en el nivel trófico. Dentro de *MixSIAR*, se utilizó una distribución *a priori* no informativa de tipo Dirichlet y el método de cadenas de Markov - Monte Carlo (MCMC) con un muestreador JAGS simulando tres cadenas cada una con 100.000 iteraciones, de las cuales se removieron las primeras 50.000. La convergencia de los modelos se examinó con el criterio de Gelman-Rubin (Gelman & Rubin, 1992).

Adicionalmente, se estimó el porcentaje de recursos alóctonos encontrados en el estómago de los peces con la idea de compararlos con el resultado obtenido del análisis de los isótopos estables.

RESULTADOS

Se contabilizaron un total de 3 547 invertebrados acuáticos, 134 peces, 21 crustáceos y un número indeterminado de renacuajos (Anexo 2 Tabla 1). En términos generales, observamos una mayor riqueza de géneros y abundancia de macroinvertebrados en la época de lluvias, mientras que la riqueza de especies de peces fue mayor en la época seca (5) con respecto a la época de lluvias (4). En la época seca se registraron *Aequidens tetramerus, Anablepsoides cf. tessellatus, Bryconops giacopinii, Callichthys callichthys* y *Hoplias malabaricus,* mientras que en la época de lluvias nuevamente se presentaron *A. tetramerus, A. cf. tessellatus, B. giacopinii* y adicionalmente *Rhamdia c.f. quelen.* En las dos estaciones evaluadas el depredador top fue el pez *B. giacopinii.*

En cuanto a los productores primarios autóctonos, durante la época seca no se evidenció la presencia en el tramo de macrófitas como *R. clavigera* (P. Royen) y la disponibilidad de recursos como algas filamentosas fue muy limitada, no obstante sí se encontraron macrófitas y filamentosas en el contenido estomacal de algunos invertebrados razón por la cual fueron incluidas en los grafos de la red trófica construidos a partir del contenido estomacal. Por otro lado, en el muestreo realizado en la época de lluvias la presencia de estos recursos fue evidente ya que se encontraban de forma abundante, *R. clavigera* (P. Royen) ocupó una porción importante de la parte baja del tramo y las algas filamentosas eran comunes en los bloques de la parte alta y baja del tramo.

Determinación de la estructura trófica: Las redes tróficas en época seca y de lluvias presentan pocas diferencias topológicas (Fig 2.1 y 2.2): los cambios en las medidas estructurales fueron menores al 30%, con excepción de la

media del largo de cadena que fue mayor un 33% en la época seca. Consecuente con la mayor riqueza taxonómica de invertebrados en la época de lluvias, se encontró que la red en esta época tuvo un mayor número de nodos y de enlaces (Tabla 2.2). Durante esta época se encontraron los valores más altos para la densidad de enlaces (LD), número de cadenas únicas, grado de omnivoría, generalidad, vulnerabilidad y desviación estándar de la vulnerabilidad normalizada. Mientras que otras propiedades como la proporción de taxa basal y medidas de las cadenas, el promedio de largo, así como la desviación estándar de la generalidad normalizada fueron menores

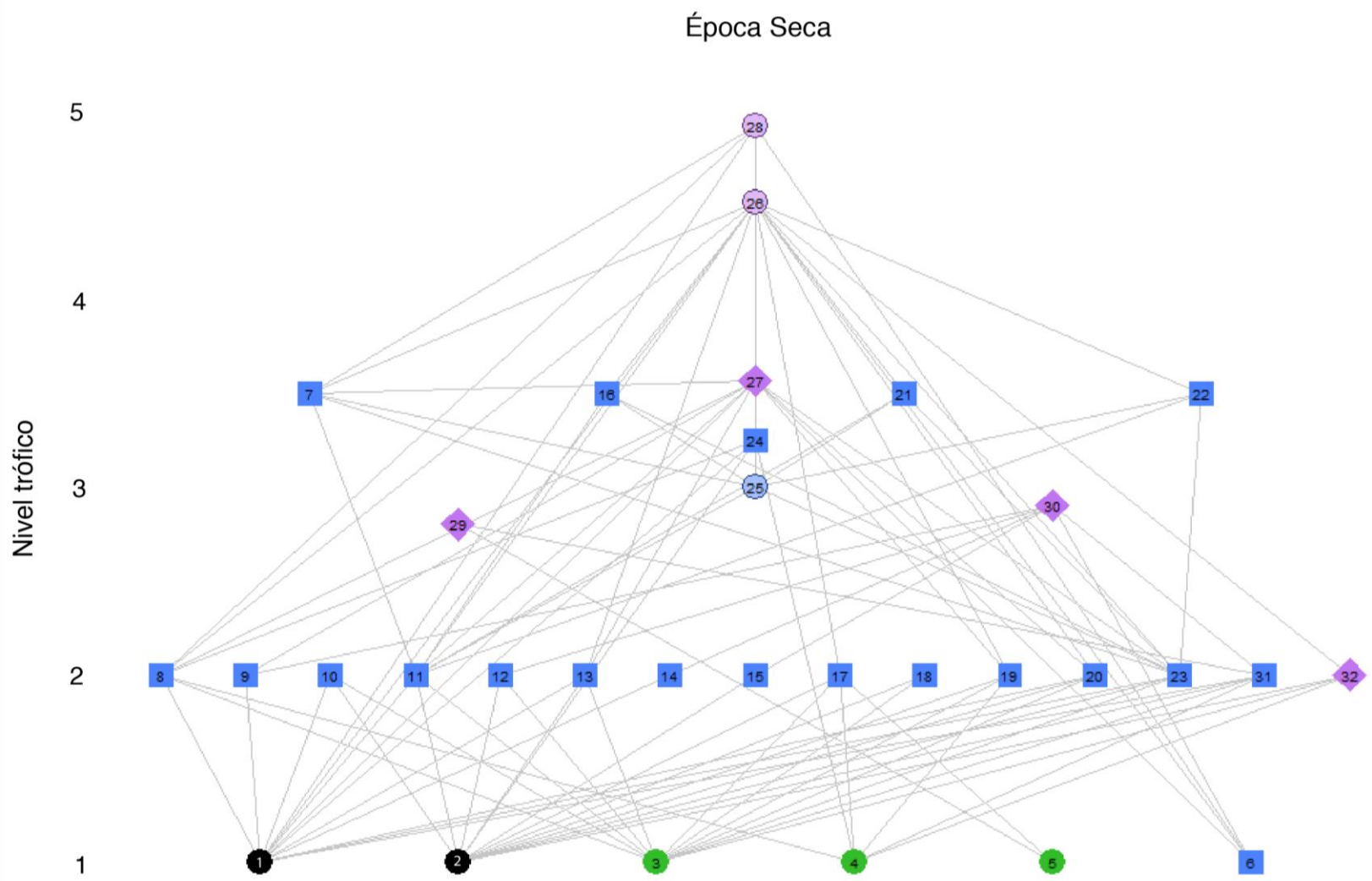


Fig 2.1. Estructura de la red en la época seca ordenada según el nivel trófico de los nodos. En negro se observa la materia orgánica, en verde los productores primarios, en azul los invertebrados y en morado los vertebrados; aquí: 1) Materia orgánica alóctona 2) detrito (FPOM) 3) Cianobacterias 4) Otras algas 5) Macrófitas 6) Insectos alóctonos 7) Pionidae 8) Oribatidae 9) Baetidae 10) Calamoceratidae 11) Chironominae 12) Corixidae 13) Coryphoridae 14) Crambidae 15) Culicidae 16) Gomphidae 17) Helicopsychidae 18) Hydroscaphidae 19) Leptohyphidae 20) Leptophlebiidae 21) Libellulidae 22) Megapodogrionidae 23) Orthocladiinae 24) Polycentropodidae 25) Tanypodinae 26) Aequidens 27) Anablepsoides 28) Bryconops 29) Callichthys 30) Hoplias 31) Pseudopalaemon 32) Renacuajo.

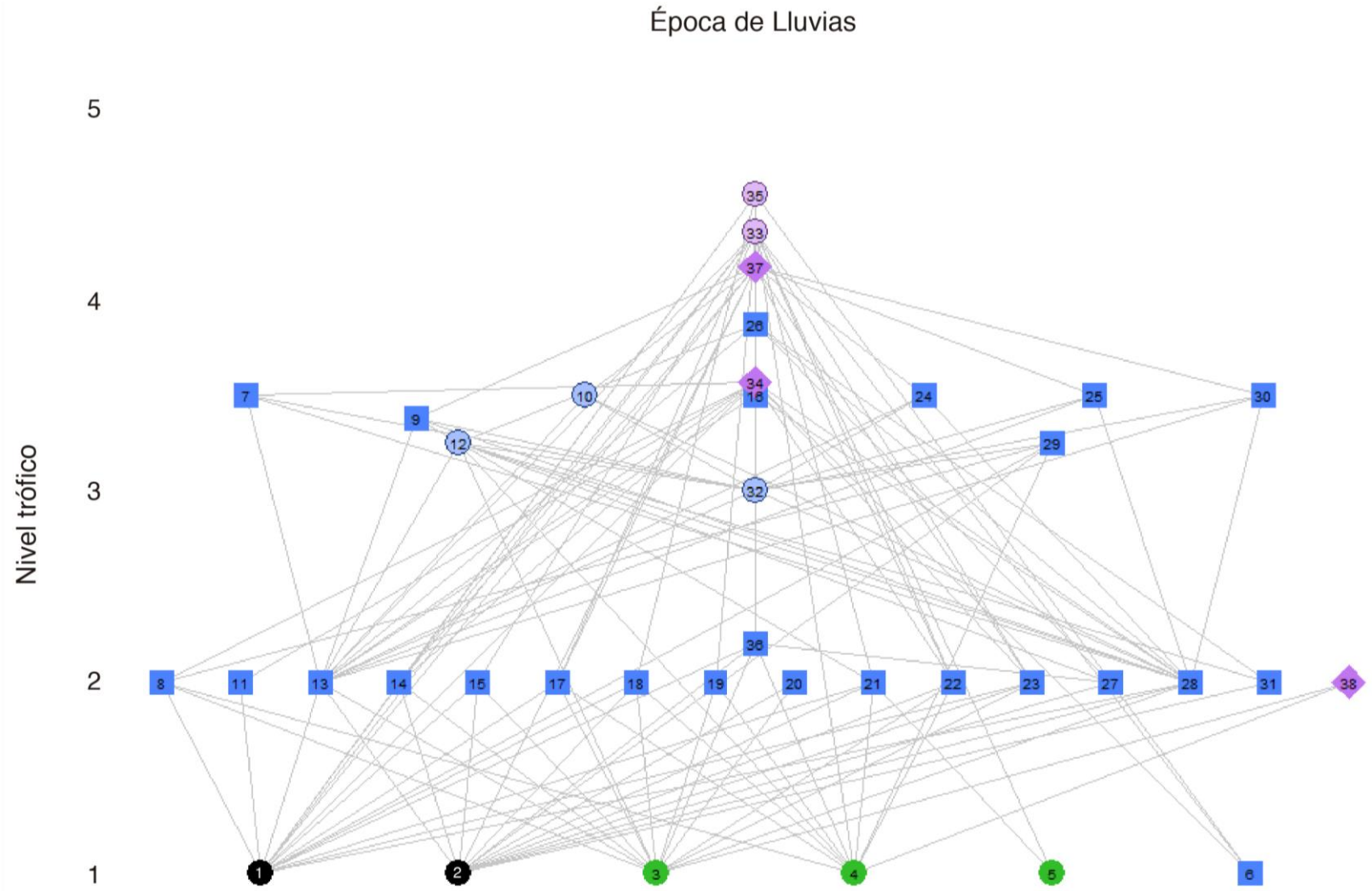


Fig 2.2. Estructura de la red en la época de lluvias ordenada según el nivel trófico de los nodos. Las convenciones utilizadas son las mismas que en la Fig X. Aquí: 1) Materia orgánica alóctona 2) detrito (FPOM) 3) Cianobacterias 4) Otras algas 5) Macrófitas 6) Insectos alóctonos 7) Pionidae 8) Oribatidae 9) Aeshnidae 10) Lestidae 11) Baetidae 12) Ceratopogonidae 13) Chironominae 14) Coryphoridae 15) Crambidae 16) Gomphidae 17) Helicopsychidae 18) Hydropsychidae 19) Hydroptilidae 20) Hydroscaphidae 21) Leptoceridae 22) Leptohyphidae 23) Leptophlebiidae 24) Libellulidae 25) Megapodogrionidae 26) Nauricoridae 27) Oligochaeta 28) Orthocladiinae 29) Polycentropodidae 30) Pseudostigmatidae 31) Simuliidae 32) Tanypodinae 33) Aequidens 34) Anablepsoides 35) Bryconops 36) Pseudopalaemon 37) Rhamdia 38) Renacuajo

(aprox. 25%) con respecto a la época seca. Propiedades como la conectividad y el largo máximo de cadena, fueron iguales o tienen una variación menor al 5% entre ambas épocas.

Importancia de los recursos alóctonos: Según el análisis del contenido estomacal (Fig. 2.3), los insectos alóctonos son parte importante de la dieta de distintos géneros de peces. En la época seca, representan alrededor del 75% de la dieta de *A. c.f. tessellatus*, mientras que son el 25% de la dieta de *B. giacopinii*. En la época de lluvias, los insectos alóctonos son más del 50% de la dieta de *B. giacopinii* y *A. tetramerus*, mientras que *A. c.f. tessellatus*, no presentó insectos alóctonos. En cuanto a la materia orgánica alóctona, parece ser un ítem importante únicamente para *B. giacopinii* durante la época seca.

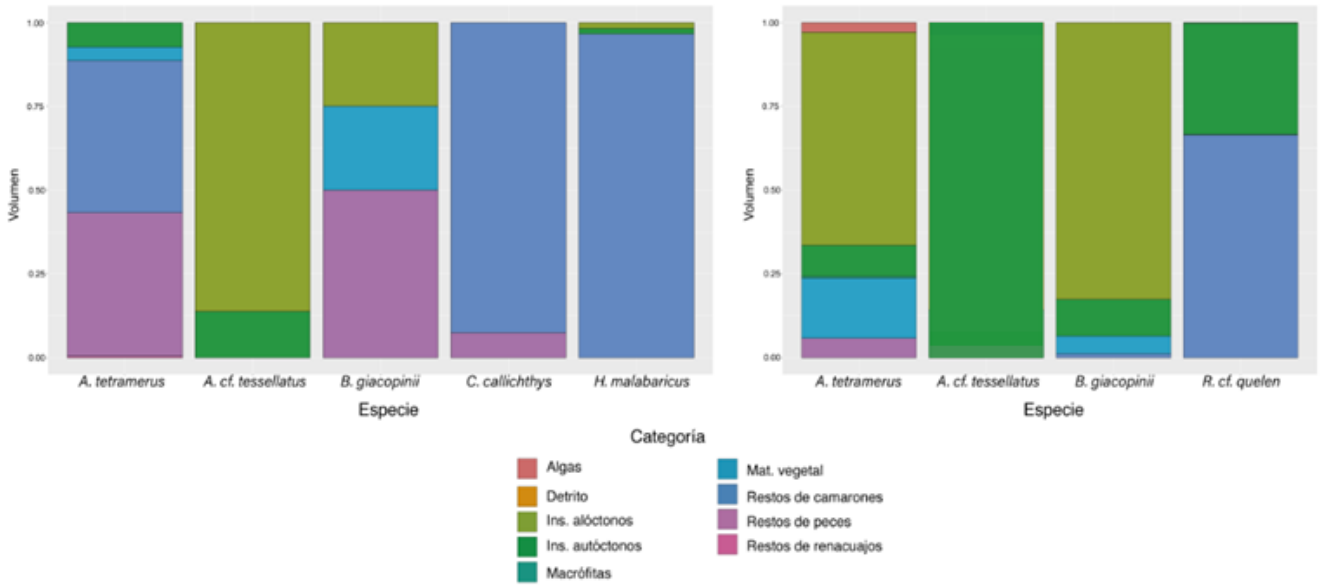


Fig. 2.3 Porcentaje del volumen medio ocupado por cada ítem evaluado en el análisis de contenido estomacal de las especies de la época seca (A) y de la época de lluvias (B)

TABLA 2.2

Propiedades cualitativas de la estructura de las redes tróficas en época seca y época de lluvias.

	Seca	**Lluvias**
Propiedades de las especies		
Número de nodos (S)	32	38
Proporción de taxa top (%T)	0.1250	0.1316
Proporción de taxa intermedia (%I)	0.6875	0.7105
Proporción de taxa basal (%B)	0.1875	0.1579
Radio recursos:consumidores	1.0769	1.0313
Propiedades de los enlaces		
Número de enlaces (L)	104	140
Densidad de los enlaces (LD)	3.25	3.68
Conectividad	0.102	0.097
Propiedades de las cadenas		
Promedio del largo de cadena	3.9710	3.4375
Media del largo de cadena	4	3
Desviación estándar del largo de cadena	1.1502	1.0712
Número de cadenas únicas	208	272
Largo de cadena máximo	6	6
Propiedades de omnivoría		
Grado de ominovoría	0.3438	0.4211
Asimetrías consumidor-presa		
Generalidad	4.0000	4.3750
Vulnerabilidad	3.7143	4.2424
Desviación estándar de la generalidad normalizada	1.1299	0.9799
Desviación estándar de la vulnerabilidad normalizada	1.1433	1.2607

Para ambas épocas, las señales isotópicas de las algas perifíticas fueron más enriquecidas en $\delta^{13}C$ que las señales de las hojas de plantas terrestres, lo que permitió una clara diferenciación entre estos dos tipos de recursos. Sin embargo, otros recursos evaluados como el neustón, las macrófitas y los insectos terrestres presentaron valores intermedios entre las plantas terrestres y las algas perifíticas. Todos los modelos bayesianos llegaron al punto de convergencia según el criterio de Gelman-Rubin (Anexo 2), lo que significa que no existen grandes diferencias al comparar las varianzas entre-cadenas y dentro de las cadenas para cada uno de los parámetros del modelo.

En contraste con lo señalado por el análisis de contenido estomacal, los modelos bayesianos indicaron que en ambas épocas el recurso basal más importante para toda la comunidad fueron las algas perifíticas (Fig. 2.4). Adicionalmente, los modelos a nivel de cada especie demostraron que la proporción de los recursos en la dieta no varío temporalmente entre dos de las especies más comunes. Sin embargo, *A. cf. tessellatus* presentó variación del uso de los recursos, encontrándose una mayor importancia de los recursos alóctonos en la época de lluvias (Fig 2.5).

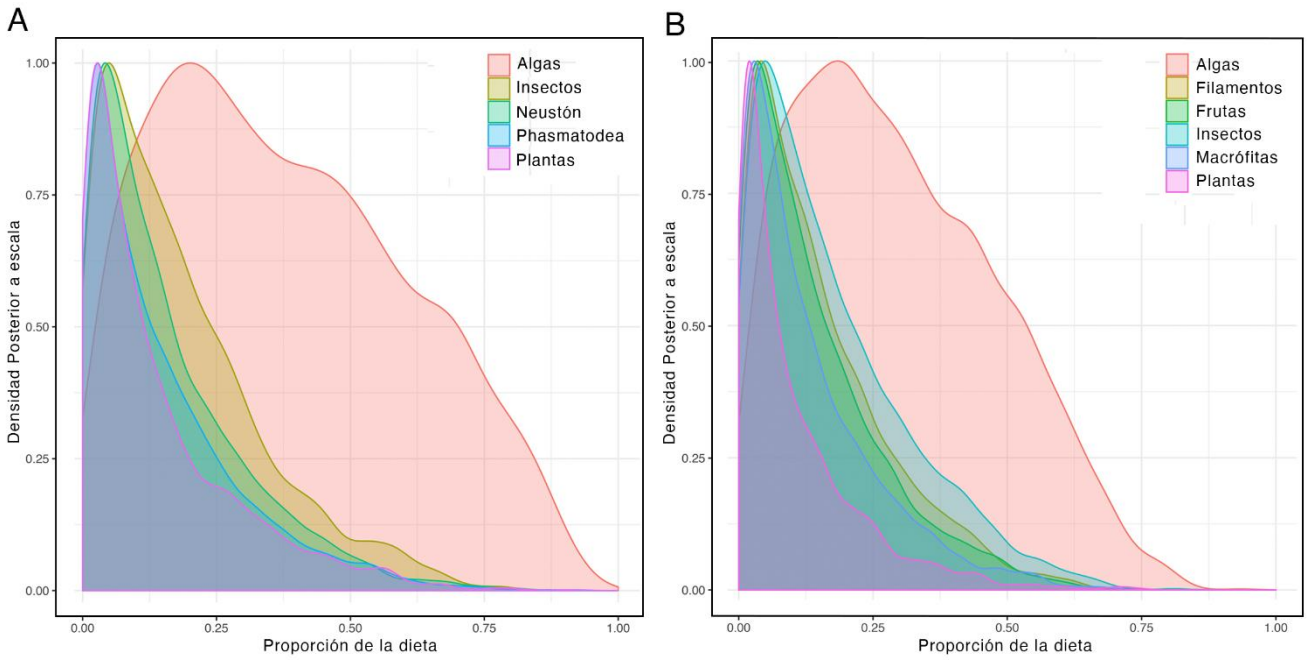


Fig. 2.4 Proporción de los recursos que contribuyen a las firmas isótopicas de los peces en época seca (A) y de lluvias (B)

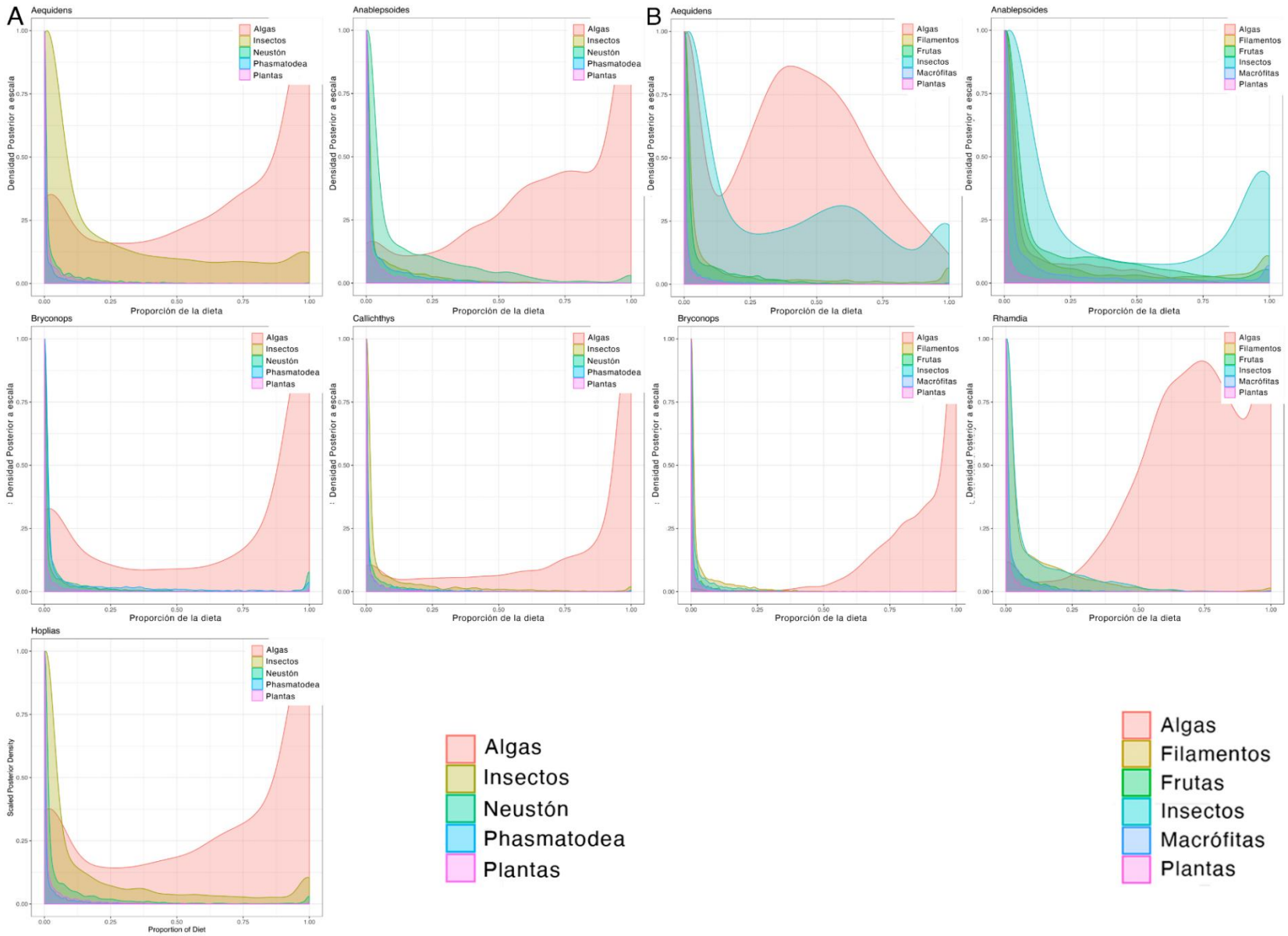


Fig. 2.5 Proporción de los recursos que contribuyen a las firmas isotópicas de cada especie registrada en la época seca (A) y de lluvias (B).

DISCUSIÓN

Si bien la época de lluvias presenta un mayor número de especies, existen pocas diferencias temporales en la estructura trófica de la red, resultado que contrasta con lo encontrado por otros autores en ríos tropicales. Por otro lado, los análisis de isótopos estables mostraron que la proporción de los recursos en la dieta de los consumidores es muy similar en ambas épocas, siendo las algas perifíticas la fuente más importante de carbono y nitrógeno para los consumidores secundarios. En general, aunque el análisis de contenido estomacal indica importantes aportes de insectos terrestres, encontramos que esto no se ve reflejado en lo asimilado en los tejidos de los consumidores.

Diferencias estacionales en la estructura de la red: Al comparar las redes tróficas se encuentran pocas diferencias estacionales en la estructura, lo cual contrasta con los resultados obtenidos en un río de montaña colombiano que demuestran que la estructura puede tener una mayor variación estacional que a lo largo de un gradiente altitudinal (Tamaris-Turizo et al., 2018). En este trabajo se encontró que medidas como la desviación estándar de la generalidad en la época de lluvias doblaba lo encontrado en la época seca (Tamaris-Turizo et al., 2018), mientras que en el caso de los ríos estudiados en la Lindosa estas medidas variaron alrededor de un 15%, disminuyendo en época de lluvias. Por el contrario, nuestro resultado es similar a lo encontrado por Ceneviva-Bastos, Casatti, & Uieda (2012) en ríos brasileros, allí si bien las variables ambientales se modificaban entre temporadas, las relaciones tróficas y la estructura de la red en general era muy similar temporal y espacialmente.

Un hecho que podría contribuir a las diferencias y similitudes percibidas podría encontrarse en el grado de conservación de los ecosistemas estudiados. En el estudio de Tamaris-Turizo et al. (2018), se señala que el gradiente altitudinal evaluado corresponde también con un gradiente de disturbio en el que los puntos bajos tienen mayor deterioro en sus cuencas con relación a las cabeceras. Por otro lado, el estudio de Ceneviva-Bastos et al. (2012) se realizó en arroyos con un alto grado de conservación en su bosque de ribera, en donde los autores advierten un papel importante de este *buffer* a la hora de contribuir a la estabilidad observada tanto espacial como temporalmente. Asimismo, en ecosistemas naturales como el estudiado, otros resultados indican que medidas estructurales como el largo de cadena máximo no se encuentran relacionada con cambios en la disponibilidad de recursos o en la estabilidad hidráulica, caso contrario a lo que ocurriría en sistemas en los que la disponibilidad de recursos es muy baja (Post, 2002a).

Por otro lado, una mayor riqueza trófica de especies en la época lluviosa contrasta con lo encontrado en otros ecosistemas tropicales en los que la estabilidad hidráulica asociada al periodo seco parece ser la causa principal del establecimiento de un mayor número de especies (Monica Ceneviva-Bastos et al., 2012; Juan David González-Trujillo & Donato-Rondon, 2016; Tamaris-Turizo et al., 2018). Nuevamente, factores relacionados con la estacionalidad como el aumento en la cobertura de la macrófita *R. clavigera* y de las algas filamentosas parecen contribuir a la heterogeneidad del hábitat y con esto a la riqueza de especies (Ver *Capítulo 1*).

Importancia de los recursos alóctonos: El hecho de que las algas perifitícas ocupen la mayor proporción de la dieta de los consumidores acuáticos, aporta evidencia a la hipotésis de que, a diferencia de lo planteado para ríos templados, en los ríos tropicales altamente cubiertos por bosque ripario, el carbono de los productores primarios autóctonos es el principal soporte de las redes tróficas. En linea con nuestros resultados, destacan otros estudios realizados en ríos de Australia (e.g. Brett et al., 2017; Bunn et al., 1999), Hong-Kong (e.g. Lau, Leung, & Dudgeon, 2008; Lau et al., 2009) y Brasil (e.g. Brito et al., 2006; Neres-Lima et al., 2016; Reis da Silva et al., 2020).

Varias explicaciones han sido planteadas para este aparente patrón en los trópicos. Por una parte, la mayoría de los aportes del bosque corresponden a hojarasca, material de baja calidad nutricional que en los tropicos se ha caracterizado por la presencia de fitoquímicos y de compuestos secundarios que pueden hacerlos poco comestibles para los consumidores en los ríos y más recalcitrantes en comparación de los hojas de regiones templadas (Boyero et al., 2009). Esto puede llevar a que el material alóctono consumido no sea asimilado mientras que las algas, al ser más nutritivas y digeribles, sí lo son (Neres-Lima et al., 2016). Asimismo, la representatividad de los fragmentadores en el trópico es baja, hecho que también se observó en los ríos de la zona de estudio (ver capítulo 1), lo que disminuye el procesamiento de estos recursos dentro del río (Lau et al., 2009a).

No obstante, lo anterior solo explica de forma parcial que los recursos alóctonos no representaran una fracción más relevante en la dieta de los consumidores secundarios. También se observó una significativa cantidad de insectos alóctonos en el contenido estomacal de los peces recolectados así como una prevalencia alta de estos insectos durante la limpieza de las muestras de macroinvertebrados (Córdoba-Ariza *obs. per*.). Los insectos alóctonos carecen de los compuestos químicos que hacen dificil la asimilación y son nutritivos (Brett et al., 2017). Inclusive, distintos autores han reportado que este tipo de aportes pueden ser determinantes en la presencia de los peces y representar valores tan altos como el 50 o el 90% de la dieta de estos consumidores (Kawaguchi et al., 2003; Small et al., 2013), por lo que no es claro porque la importancia de estos recursos no se ve reflejada en los tejidos de los consumidores. Es importante subrayar que los insectos terrestres que se encuentran en los bosques de ribera pueden ser altamente dependientes de presas acuáticas (Bastow, Sabo, Finlay, & Power, 2002), lo que llevaría a que las señales isotópicas de estos organismos reflejaran las de recursos autóctonos acuáticos (Schindler & Smits, 2017).

Estas diferencias entre las proporciones dadas por el análisis de contenido estomacal y las obtenidas con los modelos de mixtura con isótopos estables ya habían sido señaladas por otros estudios (Brito et al., 2006; Neres-Lima et al., 2016). Lo anterior, recuerda la importancia de complementar la información obtenida en el contenido estomacal con la de isótopos u otros trazadores biológicos, especialmente en ríos pues presentan altos niveles de omnivoría y la dieta de los consumidores secundarios puede ser muy flexible (Jepsen & Winemiller, 2002; Thompson, Brose, et al., 2012). Herramientas como los isótopos estables permiten tener un panorama espacio

temporal más amplio y saber qué de lo observado en el contenido estomacal es realmente asimilado (Layman et al., 2012).

Consideraciones finales: Aunque la evidencia apunta a que los ríos tropicales dependen más de los recursos autóctonos, aún no es claro por qué el material alóctono de alta calidad (insectos terrestres) no es asimilado por la mayoría de los consumidores secundarios a pesar de encontrarse en el contenido estomacal. Por otro lado, una vez se cuente con más evidencia sobre la estructura de las redes tróficas en el trópico, herramientas que permitan resumir las tendencias a nivel global serán claves para descubrir qué tipo de factores determinan la variabilidad estructural y que los subsidios alóctonos o autóctonos sean la base para las redes tróficas de los ríos. En este caso, se encontró una alta afinidad con resultados obtenidos en ríos tropicales brasileros, algunos de los cuáles comparten características geológicas (oligotrofía, pH ácido y sustratos pre-cambricos) y de estado de conservación de su bosque de ribera muy similares al río guayanés estudiado.

CAPITULO 3

Posibles cambios en la estructura de la red trófica ante procesos de pérdida de bosque de ribera

RESUMEN

Introducción Si bien la deforestación afecta el funcionamiento de los ecosistemas, aún se desconocen los cambios que pueda provocar en la estructura de las redes tróficas, especialmente en los trópicos. Algunas medidas estructurales han sido relacionadas con la estabilidad del ecosistema, por lo que este tipo de medidas podrían sugerir hipótesis de cómo cambiarían las funciones del ecosistema ante este disturbio **Objetivo** Evaluar los cambios en la estructura de la red trófica ligados a la pérdida del bosque de ribera a través de la simulación de un escenario hipotético sin subsidios alóctonos **Metodología** Partiendo de las redes construidas en el Capítulo 2, para cada una de las épocas se simularon cascadas tróficas producto de eliminar los nodos que corresponden a subsidios alóctonos y se volvieron a calcular las medidas estructurales. Adicionalmente, se complementó este resultado con una caracterización de las entradas verticales y laterales de materia orgánica alóctona, las cuales fueron llevadas a cabo en el mismo arroyo durante meses posteriores a cada muestreo. **Resultados** La época de lluvias parece ser la más variable cambios en los subsidios y es también la que recibe una mayor cantidad de materia orgánica alóctona. Las medidas estructurales que presentaron más cambios no corresponden con aquellas cuya relación con el funcionamiento del ecosistema es más clara **Conclusiones** Aunque la simulación planteada nos da indicios de que los cambios en los subsidios alóctonos podrían no afectar la estructura de la red trófica, deja por fuera muchas de las variables relacionadas con la deforestación que también podrían afectar las dinámicas tróficas a través de cambios en los recursos basales como las algas perifíticas o de manera indirecta mediante otros procesos como la erosión. Esta conclusión debe ser estudiada a mayor profundidad y nuevas consideraciones deben tenerse en cuenta en el planteamiento de estos escenarios.

Palabras clave: Estabilidad, robustez, redes cualitativas, efectos indirectos, productividad primaria.

ABSTRACT

Introduction Although deforestation affects ecosystem functioning, the changes it may cause in food web structure, especially in the tropics, are still unknown. Some structural measurements have been related to ecosystem stability, so these types of measurements could suggest hypotheses of how ecosystem functions would change due to this disturbance. **Objective** To assess the changes in the food web structure linked to the loss of the riparian forest through the simulation of a hypothetical scenario without allochthonous subsidies **Methods** Starting

from the networks constructed in Chapter 2, for each season trophic cascades were simulated after eliminating the nodes that correspond to allochthonous subsidies. Structural measurements were calculated again. Additionally, this result was complemented with a characterization of the vertical and lateral inputs of allochthonous organic matter, which were carried out in the same stream for months after each sampling. **Results** Wet season seems to be the most sensible to changes in subsidies and it is also the one that receives the highest amount of allochthonous organic matter. The structural measurements that changed the most do not correspond to those whose relationship with the functioning of the ecosystem is clearer. **Conclusions** Although the simulation suggests that changes in allochthonous subsidies may not affect food web structure, it leaves out many of the variables related to deforestation that could also affect trophic dynamics, for example the changes in basal resources as periphytic algae or indirectly, processes like erosion. This conclusion must be reviewed and new considerations must be taken into account in the approach to these scenarios.

Key words: Stability, robustness, qualitative networks, indirect effects, primary productivity.

INTRODUCCIÓN

La relación entre el funcionamiento de los ríos y los ecosistemas terrestres ha sido una pregunta ampliamente estudiada en la ecología desde hace más de 60 años (Richardson & Béraud, 2014). Recursos alóctonos que provienen del bosque de ribera intervienen en las dinámicas de los ecosistemas acuáticos ya sea alterando la productividad y el ciclado de nutrientes (Allan, 2004; Sweeney & Newbold, 2014), la disponibilidad de mesohábitats para los invertebrados acuáticos y peces (Bryant, Gomi, & Piccolo, 2007; Pilotto, Bertoncin, Harvey, Wharton, & Pusch, 2014) o como subsidios de las redes tróficas (Kawaguchi, Taniguchi, & Nakano, 2003; Reid, Quinn, Lake, & Reich, 2008). Desde Lindeman (1942), se ha reconocido que en ríos templados este tipo de aportes son importantes en el sostenimiento de la dinámica trófica, así como la influencia de estos ecosistemas acuáticos en las interacciones terrestres (Baxter, Fausch, & Saunders, 2005; Nakano & Murakami, 2001).

Teniendo en cuenta lo anterior, es de esperarse que disminuciones en los aportes alóctonos que derivan de la pérdida de cobertura de bosque afecten de manera directa el funcionamiento de los ríos y con esto la provisión de diversos servicios ecosistémicos (Gounand, Little, Harvey, & Altermatt, 2018). Los cambios que ocurren en el uso del suelo, entre los cuales se encuentra el establecimiento de nuevos asentamientos humanos y el crecimiento de actividades mineras y ganaderas, han aumentado la degradación y fragmentación de los ecosistemas del Guaviare en décadas recientes (Armenteras et al., 2009; Rodríguez, Armenteras, Molowny-Horas, & Retana, 2012), lo que hace que evaluar su impacto sobre la dinámica ecosistémica sea de gran importancia. En el caso de las redes, se han utilizado medidas estructurales tanto cualitativas como cuantitativas que aunque parten de la teoría de grafos tienen también interpretaciones biológicas importantes y podrían indicar cambios en la estabilidad y funcionamiento del ecosistema (Dunne, 2006; Ings et al., 2009).

Por otro lado, si bien la evidencia sugiere que las redes tróficas tropicales se basan principalmente en subsidios autóctonos (Boyero et al., 2009; Lau, Leung, & Dudgeon, 2009b), los ríos siguen recibiendo grandes cantidades de subsidios alóctonos que a diferencia de las regiones templadas pueden ser variables a lo largo del año (Ramírez, Pringle, & Wantzen, 2008). Según la hipótesis de los subsidios, ecosistemas que tienen notables entradas de materia alóctona experimentan las cascadas tróficas más fuertes, lo que explicaría que los ríos sean más susceptibles a este fenómeno (Leroux & Loreau, 2008).

Considerando este contexto y basándose en algunos de los resultados obtenidos en capítulos anteriores de la presente tesis, este capítulo busca aproximarse a entender los cambios en la red trófica ligados a la pérdida del bosque de ribera. Para esto se plantea un escenario hipotético que resultaría de la variación en la disponibilidad de los recursos alóctonos en las dos redes construidas en el capítulo 2. Este escenario se creó a través de la simulación de las cascadas tróficas que resultan producto de eliminar los nodos que corresponden a subsidios alóctonos. Los resultados obtenidos de estas simulaciones fueron interpretados considerando los datos obtenidos de las entradas de material alóctono al sistema. Se espera que las consecuencias de las cascadas tróficas sean similares para ambas épocas, no obstante, de haber un efecto de cascada más fuerte, este estará relacionado con un aporte mayor en la cantidad de materia orgánica.

MÉTODOS

La caracterización de las entradas de materia orgánica se llevó a cabo en el arroyo “Retirito” (02°29’54,9°N, 72°43’36,6”W) en época seca y de lluvias. De igual forma, las redes tróficas de las que se parte para llevar a cabo el modelo de cascada trófica también corresponden a este arroyo.

Simulación de las cascadas tróficas: A partir de los modelos de redes obtenidos en cada época, se construyeron nuevos grafos en los que se eliminaron la materia orgánica y los insectos terrestres. La remoción de estos nodos se propagó a través de la comunidad simulando un efecto de “cascada”; es decir, aquellos consumidores que dependen de este tipo de aportes, o de otros consumidores que dependen de éstos, y en última instancia no cuentan con más recursos (excepto ellos mismos), fueron eliminados también. Una vez se crearon las nuevas redes, se calcularon las mismas medidas estructurales de tipo cualitativo propuestas anteriormente en el Capítulo 2. Nuevamente, se utilizó el paquete Cheddar (Hudson et al., 2013).

Con el fin de determinar cuáles fueron los cambios más importantes dentro de todas las medidas estructurales calculadas, se resaltaron en especial las que presentaban variaciones mayores al 20%, y se buscó evaluar si en alguna de las dos épocas el cambio estructural de la red en general fue mayor. Para esto, simplemente se compararon las sumatorias de los valores absolutos de la proporción de cambio entre las variables en la red sin efecto de cascada con respecto a la red con cascada.

Caracterización de la materia orgánica alóctona: Se colocaron trampas de caída de materia orgánica en puntos del tramo elegidos al azar con el objetivo de cuantificar y caracterizar las entradas directas de material al cauce (Fig. 3.1). Las trampas consistían en un marco de una dimensión determinada (0.25 o 1 m2 de apertura) y una malla con un poro de 1mm, que fueron ubicados sobre el cauce a 0.6 m (Acuña, Giorgi, Muñoz, Uehlinger, & Sabater, 2004). Las entradas por movimiento lateral o entradas indirectas también fueron cuantificadas, estas se midieron con trampas laterales que consisten en un marco de 0,5 m de anchura y una malla de 1mm. Para la época seca fueron colocadas un total de 9 trampas verticales y 5 trampas laterales, mientras que en la temporada lluviosa se instalaron 12 trampas verticales y 9 trampas laterales. Cada mes se revisó la red y el material colectado fue enviado al laboratorio para su clasificación en hojarasca, madera, flores y frutos o semillas. Parte de la muestra se separó para ser congelada y preparada para un análisis de isótopos estables. El resto se secó en el horno a 70°C durante mínimo 72 horas, se pesó y posteriormente se mufló a 500°C durante 4 horas con el objetivo de analizar el aporte en peso seco y peso seco libre de cenizas de cada uno de los grupos seleccionados caracterizando la cantidad y el tipo de aportes del bosque de ribera. Los meses caracterizados fueron enero, febrero, marzo, octubre, noviembre y diciembre de 2018. Las diferencias entre lo aportado en cada estación se evaluaron mediante una prueba de Kruskal-Wallis.



Fig. 3.1 A) Trampas verticales y B) laterales instaladas en el punto de estudio.

RESULTADOS

Una vez se eliminan los nodos de los recursos alóctonos encontramos que, si bien las variables que cambian son las mismas (con excepción de la proporción de taxa top), los cambios estructurales son más notables en la época

de lluvias (Σproporciones de cambios = 2.59) que en la época seca (Σproporciones de cambios = 1.45) (Tabla 3.1). En particular, porcentajes de variación más marcados en la época de lluvias que en la época seca se observan en las medidas de la proporción de taxones "top", en el radio recursos:consumidores y en propiedades de los enlaces como el promedio del largo de cadena, la desviación estándar del largo de cadena, el largo de cadena máximo y el número de cadenas únicas. Otras medidas como la proporción de taxa basal, la densidad de enlaces y la generalidad, aunque aumentaron o disminuyeron en más del 5%, los cambios se dieron de forma similar para ambas épocas. Finalmente, parámetros como la proporción de taxa intermedia, la conectividad, la media del largo de cadena, la omnivoría y las desviaciones estándar de la vulnerabilidad y la generalidad normalizadas no aumentaron ni disminuyeron en más del 5% en ninguna de las épocas.

TABLA 3.1

Propiedades cualitativas de la estructura de las redes tróficas con y sin subsidios alóctonos en época seca y época de lluvias. Se encuentran señaladas las propiedades que cambiaron en más del 20%.

	Con subsidios alóctonos		Sin subsidios alóctonos	
	Seca	Lluvias	Seca	Lluvias
Propiedades de las especies				
Número de nodos (S)	32	38	28	34
Proporción de taxa top (%T)	0.1250	0.1316	0.1250	**0.2059**
Proporción de taxa intermedia (%I)	0.6875	0.7105	0.7143	0.6765
Proporción de taxa basal (%B)	0.1875	0.1579	**0.1429**	**0.1176**
Radio recursos:consumidores	1.0769	1.0313	1.0213	0.9000
Propiedades de los enlaces				
Número de enlaces (L)	104	140	**84**	**113**
Densidad de los enlaces (LD)	3.25	3.68	3.00	3.32
Conectividad	0.102	0.097	0.107	0.098
Propiedades de las cadenas				
Promedio del largo de cadena	3.9710	3.4375	3.9930	2.8552
Media del largo de cadena	4	3	4	3

Desviación estándar del largo de cadena	1.1502	1.0712	1.1366	0.9521
Número de cadenas únicas	208	272	**138**	**155**
Largo de cadena máximo	6	6	6	5
Propiedades de omnivoría				
Grado de ominovoría	0.3438	0.4211	0.3571	0.4412
Asimetrías consumidor-presa				
Generalidad	4.0000	4.3750	3.5745	3.7667
Vulnerabilidad	3.7143	4.2424	3.5000	4.1852
Desviación estándar de la generalidad normalizada	1.1299	0.9799	1.0657	0.9303
Desviación estándar de la vulnerabilidad normalizada	1.1433	1.2607	1.1547	1.3348

En cuanto a los aportes de materia orgánica alóctona (Tabla 3.2), en términos generales se encontró una mayor entrada total de materia orgánica en la época de lluvias con respecto a la época seca ($H=5.167$, $p=0.02$). En esta época las entradas verticales son similares a las laterales y la hojarasca es el tipo de recurso que aporta la mayor biomasa, seguido de la madera, los frutos y por último las flores. En la época seca las entradas verticales representan una mayor entrada de biomasa que las laterales pero para ambos tipos de entrada se conserva el orden de importancia de los recursos que se observó en la época de lluvias, siendo la hojarasca el recurso con mayores aportes y las flores el de menor.

TABLA 3.2

Aportes de materia orgánica alóctona (mg C m^{-2} $día^{-1}$) en la época seca y la de lluvias. *p<0,05 **p<0,01

	Seca (mg C m^{-2} $día^{-1}$)	Lluvias (mg C m^{-2} $día^{-1}$)
Entrada total de materia orgánica alóctona	250.364*	760.968*
Entrada vertical de materia orgánica alóctona	279.699	765.076
Hojarasca	178.775	415.983
Flores	14.564	35.046

Frutos	36.222	116.104
Madera	49.941	197.627
Entrada lateral de materia orgánica alóctona	114.294	750.013
Hojarasca	71.317	541.512
Flores	0.033	0.954
Frutos	3.865	27.503
Madera	39.074	180.005

DISCUSIÓN

La dinámica de la materia orgánica estuvo relacionada con la estacionalidad, produciéndose mayores aportes en la época de lluvias. En otros ríos estudiados en el neotrópico se encontró que este tipo de entradas de materia orgánica son mayores hacia el final de la época seca y ocurren como consecuencia del aumento del estrés hídrico a manera de estrategia para disminuir la pérdida de agua por transpiración (França et al., 2009). Dado que la dinámica de la caída de hojarasca depende también de las especies que conforman el bosque de ribera y de otros factores ambientales, como el viento o el movimiento por parte de animales, así como de características del río, como el ancho y la forma de los bancos (Naiman et al., 2005), no es posible concluir porqué se presentó esta diferencia con resultados anteriores. Por otro lado, la mayor proporción de la materia orgánica correspondió a hojarasca, lo cual ya ha sido reportado como una tendencia a lo largo de todo el mundo (e.g Zhou et al (2007)) y no sólo en ríos tropicales (e.g. Franca 2009, Gonçalves & Callisto, (2013))

Como mencionamos anteriormente, en la época de lluvias es mayor la cantidad de materia orgánica alóctona que entra al río y cuando sumamos las proporciones de variación con respecto a la red que incluye subsidios alóctonos, los cambios en la estructura parecen ser mayores durante esta época. Lo anterior podría apoyar la idea general de que entre más voluminosos sean los aportes de materia orgánica, más fuertes serían los efectos de las cascadas tróficas (Loreux y Loreau, 2012).

No obstante, en términos generales, las medidas estructurales de las redes tróficas cambian muy poco con excepción de la proporción de taxones basales, el número de enlaces, el número de cadenas único y en el caso de la época de lluvias de la proporción de taxa top. Tradicionalmente, estas medidas no han sido las de mayor interés a la hora de evaluar los efectos de las cascadas tróficas, sino que otras como la omnivoría, la conectividad y el largo de cadena, se han relacionado más con la estabilidad y la funcionalidad del ecosistema (Saint-Beat 2015). Por ejemplo, se ha estudiado cómo el largo de cadena es una propiedad que afecta funciones ecosistémicas como

las tasas de producción primaria y secundaria, la persistencia de depredadores o la bioacumulación de contaminantes en animales (Post, 2002a).

Las pocas diferencias encontradas podrían responder a que la red trófica no depende principalmente de los subsidios alóctonos, tal como fue señalado por el análisis de isótopos estables (ver capítulo 2). En consecuencia, la distribución de los enlaces no está sesgada a este tipo de recursos y aumenta la robustez (i.e. la capacidad que tiene la red de resistir a extinciones secundarias una vez se eliminan nodos (Dunne, Williams, & Martinez, 2002)) ante la cascada trófica simulada. Las redes con topologías sesgadas a un limitado número de nodos son robustas ante la pérdida de nodos al azar pero son muy frágiles a la pérdida de nodos altamente conectados (Dunne et al., 2002).

Si bien los resultados nos sugieren que el efecto de eliminar los subsidios alóctonos como recurso alimenticio en este arroyo no tendría efectos notables en la estructura de la red, se debe resaltar que la simulación planteada es de tipo cualitativo, es decir, no tiene en cuenta la fuerza de los enlaces, ni incluye los presupuestos de materia orgánica de forma directa. Diversos autores han señalado que es importante considerar la configuración y la fuerza de las relaciones (Saint-Béat et al., 2015; Thompson, Brose, et al., 2012). Por ejemplo, la inclusión de las aproximaciones cuantitativas de las redes tróficas mostró que interacciones débiles son determinantes para el mantenimiento de la estabilidad en comunidades muy diversas (Rooney, McCann, Gellner, & Moore, 2006b). Sumado a esto, ya que los géneros de macroinvertebrados fueron agregados a nivel de familia la resolución taxonómica considerada para la construcción de este modelo también podría estar influyendo en las conclusiones (Dunne, 2006). Como consecuencia, estos resultados podrían estar desestimando el efecto de la deforestación en la red trófica.

Asimismo, se debe señalar que existen cambios secundarios relacionados con la pérdida de la cobertura vegetal que tienen importantes repercusiones en el funcionamiento del ecosistema. En particular, este proceso se relaciona directamente con la disminución en el sombreado, la cual lleva a una mayor radiación y a un aumento de la productividad primaria (Kiffney et al., 2003). Esta variación en la productividad primaria no siempre implica una mayor disponibilidad de alimento de alta calidad nutricional ya que aumentos en la intensidad de la luz pueden producir cambios en la composición de los productores primarios (e.g. pasar de recursos de alta calidad nutricional como las diatomeas a recursos de menor calidad como las algas filamentosas y finalmente a las macrófitas (Davies, Bunn, & Hamilton, 2008)). Adicionalmente, la producción de los compuestos responsables de la alta calidad nutricional de las algas varía ante cambios en la disponibilidad de luz y en la temperatura, y podría disminuir su concentración en este escenario (Guo, Kainz, Sheldon, & Bunn, 2016). En ecosistemas como el estudiado en donde las algas perifíticas representan un recurso importante en la dieta de los consumidores secundarios, estos cambios podrían llevar a controles *bottom-up* con incidencias en las propiedades estructurales de la red.

Finalmente, a la hora de derivar conclusiones sobre este fenómeno también es importante entender que los aportes alóctonos no sólo son un recurso alimenticio, sino que también son importantes para el mantenimiento de las condiciones físico-químicas de los ríos, el control de la erosión y son esenciales para el ensamblaje de las especies a través de mecanismos como aumentar la heterogeneidad del hábitat (e.g. Allan, 2004; Dosskey et al., 2010; Sweeney & Newbold, 2014). Estos factores podrían afectar de manera indirecta las dinámicas y las propiedades estructurales de las redes tróficas y deben ser explorados a futuro en diseños de muestreo y simulaciones más complejas.

CONCLUSIONES GENERALES

Los tipos de sustratos y las dinámicas estacionales parecen determinar los patrones observados en las comunidades de macroinvertebrados. En particular, la heterogeneidad del hábitat brindada por sustratos como la macrófita *R. clavigera* y los aportes de materia orgánica alóctona son importantes en el mantenimiento de la biodiversidad. No obstante, los resultados para la aproximación funcional nos sugieren que factores diferentes a la disponibilidad de recursos alimenticios son los que determinan la presencia de los grupos funcionales.

Los recursos autóctonos, en particular las algas perifíticas, son más importantes en la dieta que los subsidios alóctonos. En consecuencia, los cambios en la estructura de la red trófica que podrían derivarse de estos procesos de eliminación de los aportes alóctonos son mínimos y no corresponden con propiedades estructurales que se hayan relacionado con la estabilidad y funcionamiento del ecosistema. Lo anterior nos sugiere que la pérdida del bosque de ribera, que conllevaría a disminuciones en los aportes alóctonos a los ríos de esta región, directamente no produciría cambios en las dinámicas tróficas si sólo consideramos estos subsidios como fuente de recursos alimenticios de la comunidades de consumidores acuáticos. No obstante, existen muchos mecanismos mediante los cuáles las dinámicas tróficas podrían verse afectadas por este proceso, por ejemplo, los cambios en los productores primarios como resultado del aumento en la disponibilidad de luz.

Aunque este trabajo nos da los primeros indicios de cómo funcionan los ríos de esta región y cómo influye la materia orgánica alóctona, aportando conocimiento importante para entender mejor las comunidades acuáticas de la Guayana Colombiana, nuevas aproximaciones al problema de cómo afectará la deforestación son necesarias para llegar a conclusiones más claras que informen de manera efectiva a la toma de decisiones. En especial, es altamente recomendable aumentar la escala espacial de los estudios, incluyendo puntos en los que hayan ocurrido procesos de deforestación o inclusive evaluar experimentos en campo similares al realizado por Kawaguchi et al., (2003) en el que se redujeron las entradas de material alóctono cubriendo los tramos. Lo anterior, brindaría información muy valiosa y permitiría confirmar o rechazar las hipótesis que se plantean en este proyecto de investigación, no sólo con respecto a los efectos de la deforestación sino también en lo que concierne al debate sobre si la base de las redes tróficas acuáticas tropicales es alóctona o autóctona.

REFERENCIAS

Acosta, R., & Prat, N. (2010). Chironomid assemblages in high altitude streams of the Andean region of Peru. *Fundamental and Applied Limnology*, *177*(1), 57–79. https://doi.org/10.1127/1863-9135/2010/0177-0057

Acuña, V., Giorgi, A., Muñoz, I., Uehlinger, U., & Sabater, S. (2004). Flow extremes and benthic organic matter shape the metabolism of a headwater Mediterranean stream. *Freshwater Biology*, *49*, 960–971.

Allan, J. D. (2004). Influence of land use and landscape setting on the ecological status of rivers. *Limnetica*, *23*(3–4), 187–198. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122

Andramunio-Acero, C. P. (2013). *Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuarcaca (Amazonas, Colombia)*. Universidad Nacional de Colombia.

Andramunio-Acero, C. P., & Caraballo, P. (2012). Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la amazonia colombiana. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, *4*(1), 102. https://doi.org/10.24188/recia.v4.n1.2012.298

Arango, M. I., Nivia, A., Zapata, G., Giraldo, M. I., Bermúdez, J. G., & Albarracín, H. (2011). *Geología y geoquímica de la plancha 350 San José del Guaviare*. Medellín.

Archangelsky, M., & Brand, C. (2014). A new species of luchoelmis spangler and Staines (Coleoptera: Elmidae) from Argentina and its probable larva. *Zootaxa*, *3779*(5), 563–572. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3779.5.6

Armenteras, D., Rodríguez, N., & Retana, J. (2009). Are conservation strategies effective in avoiding the deforestation of the Colombian Guyana Shield? *Biological Conservation*, *142*(7), 1411–1419. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.002

Armenteras, D., Rodríguez, N., & Retana, J. (2013). Landscape Dynamics in Northwestern Amazonia: An Assessment of Pastures, Fire and Illicit Crops as Drivers of Tropical Deforestation. *PLoS ONE*, *8*(1). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054310

Atuesta-Ibargüen, D. J. (2019). Composición florística y formas de vida de las macrófitas acuáticas de la serranía de La Lindosa (Guaviare), Guayana colombiana. *Caldasia*, *41*(2), 301–312. https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.71615

Baptista, D. F., Buss, D. F., Dias, L. G., Nessimian, J. L., Da Silva, E. R., De Moraes Neto, A. H. A., … Andrade, L. R. (2006). Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: Ultrastructure of mouthparts. *Annales de Limnologie*, *42*(2), 87–96. https://doi.org/10.1051/limn/2006013

Barker, J. E., Hutchens, J. J., & Luken, J. O. (2014). Macroinvertebrates associated with water hyacinth roots and a root analog. *Freshwater Science*, *33*(1), 159–167. https://doi.org/10.1086/674173

Baselga, Andrés. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19*(1), 134–143. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Baselga, Andres, Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., & Leprieur, F. (2018). betapart: Partitioning Beta Diversity into

Turnover and Nestedness Components. Retrieved from https://cran.r-project.org/package=betapart

Bastow, J. L., Sabo, J. L., Finlay, J. C., & Power, M. E. (2002). A basal aquatic-terrestrial trophic link in rivers: Algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers. *Oecologia*, *131*(2), 261–268. https://doi.org/10.1007/s00442-002-0879-7

Baxter, C. V., Fausch, K. D., & Saunders, W. C. (2005). Tangled webs: Reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology*, *50*(2), 201–220. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*.

Beisel, J., Usseglio-polatera, P., Thomas, S., & Moreteau, J. (1998). Stream community structure in relation to spatial variation : the influence of mesohabitat characteristics, 73–88.

Bello González, O. C., Spies, M., & Téllez Martínez, B. (2013). Estado del conocimiento de la familia Chironomidae (Insecta : Diptera) en Cuba. *Dugesiana*, *20*(2), 233–242.

Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., & Cattin, M.-F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, *83*(9), 2394–2407.

Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, *100*(2), 223–231.

Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D., & Pearson, R. G. (2009). Are tropical streams really different? *J. N. Am. Benthol. Soc.*, *28*(2), 397–403. https://doi.org/10.1899/08

Brett, M. T., Bunn, S. E., Chandra, S., Galloway, A. W. E., Guo, F., Kainz, M. J., … Wehr, J. D. (2017). How important are terrestrial organic carbon inputs for secondary production in freshwater ecosystems? *Freshwater Biology*, *62*(5), 833–853. https://doi.org/10.1111/fwb.12909

Brito, E. F., Moulton, T. P., De Souza, M. L., & Bunn, S. E. (2006). Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, *31*(5), 623–633. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01610.x

Bryant, M. D., Gomi, T., & Piccolo, J. J. (2007). Structures linking physical and biological processes in headwater streams of the Maybeso Watershed, southeast Alaska. *Forest Science*, *53*(2), 371–383. https://doi.org/10.1093/forestscience/53.2.371

Bunn, S. E., Davies, P. M., & Mosisch, T. D. (1999). Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biology*, *41*(2), 333–345. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00434.x

Bunn, Stuart E., Leigh, C., & Jardine, T. D. (2013). Diet-tissue fractionation of δ15N by consumers from streams and rivers. *Limnology and Oceanography*, *58*(3), 765–773. https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.3.0765

Burrell, T. K., O'Brien, J. M., Graham, S. E., Simon, K. S., Harding, J. S., & McIntosh, A. R. (2014). Riparian shading mitigates stream eutrophication in agricultural catchments. *Freshwater Science*, *33*(1), 73–84.

https://doi.org/10.1086/674180

Campos, M. R. (2014). *Crustáceos decápodos de agua dulce de Colombia*. Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.

Cárdenas López, D., Castaño Arboleda, N., Zubieta Vega, M., & Jaramillo Echeverry, M. (2008). *Flora de las formaciones rocosas de la Serranía de La Lindosa*. Bogotá.

Castro-Rebolledo, M. I., Muñoz-Gracia, I., & Donato-Rondón, J. C. (2013). Food web of a tropical high mountain stream: effects of nutrient addition. *Acta Biológica Colombiana*, *19*(1), 34. https://doi.org/10.15446/abc.v19n1.38265

Ceneviva-Bastos, Monica, & Casatti, L. (2014). Shading effects on community composition and food web structure of a deforested pasture stream: Evidences from a field experiment in Brazil. *Limnologica*, *46*, 9–21. https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.11.005

Ceneviva-Bastos, Monica, Casatti, L., & Uieda, V. S. (2012). Can seasonal differences influence food web structure on preserved habitats? Responses from two Brazilian streams. *Community Ecology*, *13*(2), 243–252. https://doi.org/10.1556/ComEc.13.2012.2.15

Ceneviva-Bastos, Mônica, Prates, D. B., de Mei Romero, R., Bispo, P. C., & Casatti, L. (2017). Trophic guilds of EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in three basins of the Brazilian Savanna. *Limnologica*, *63*, 11–17. https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.12.004

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, *84*(1), 45–67. https://doi.org/10.1890/13-0133.1

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, *93*(12), 2533–2547. https://doi.org/10.1890/11-1952.1

Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. D. C., Pedraza, G. X., & Giraldo, L. P. (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*, *15*(1), 27–36. https://doi.org/10.11144/javeriana.sc15-1.tcoa

Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. del C., Pearson, R. G., & Boyero, L. (2012). Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, *48*(2), 139–144. https://doi.org/10.1051/limn/2012013

Chaves-Ulloa, R., Umaña-Villalobos, G., & Springer, M. (2014). Downstream effects of hydropower production on aquatic macroinvertebrate assemblages in two rivers in Costa Rica. *Revista de Biologia Tropical*, *62*(Suppl. 2l), 179–201.

Cheshire, K., Boyero, L., & Pearson, R. G. (2005). Food webs in tropical Australian streams: Shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, *50*(5), 748–769. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01355.x

Clarke, K. R. (1988). Detecting change in benthic community structure. In R. Oger (Ed.), *Proceedings of invited papers,*

fourteenth international biometric conference, Namur, Belgium. (pp. 131–142). Société Adolphe Quételet.

Coat, S., Monti, D., Bouchon, C., & Lepoint, G. (2009). Trophic relationships in a tropical stream food web assessed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology*, *54*(5), 1028–1041. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02149.x

Collins, P. A., & Paggi, J. C. (1997). Feeding ecology of Macrobrachium borelli (Nobili)(Decapoda: Palaemonidae) in the flood valley of the River Paraná, Argentina. *Hydrobiologia*, *362*(1–3), 21–30.

Cranston, P. S. & Epler, J. (2013). The larvae of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region — Keys and diagnoses. In: T. Andersen, P. S. Cranston & J. H. Epler (Eds.), Chironomidae of the Holarctic Region: Keys and Diagnoses. Insect Systematics and Evolution Supplements, 66, 39-136.

Cummins, K. W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, *18*(220), 183–206. https://doi.org/10.1146/annurev.en.18.010173.001151

Cummins, K. W. (2016). Functional Analysis of Stream Macroinvertebrates. In *Limnology - Some New Aspects of Inland Water Ecology Functional* (pp. 65–78). https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5772/57353

da Silva Laurindo, F., Calcidoni Moreira, D., Lucas Bochini, G., & Silveira Ruiz, S. (2008). Hábitos alimentares de larvas de Chironomidae (Insecta: Diptera) do córrego Vargem Limpa, Bauru, SP, Brasil. *Biotemas*, *21*(2), 155–159.

Dávalos, L. M., Holmes, J. S., Rodríguez, N., & Armenteras, D. (2014). Demand for beef is unrelated to pasture expansion in northwestern Amazonia. *Biological Conservation*, *170*(November 2019), 64–73. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.018

Davies, P. M., Bunn, S. E., & Hamilton, S. K. (2008). *Primary production in tropical streams and rivers*. *Tropical Stream Ecology*. https://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50004-2

Dawson, T. E., & Brooks, P. D. (2001). Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. In *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems* (pp. 1–18). Springer.

Demars, B. O. L., Kemp, J. L., Friberg, N., Usseglio-Polatera, P., & Harper, D. M. (2012). Linking biotopes to invertebrates in rivers: Biological traits, taxonomic composition and diversity. *Ecological Indicators*, *23*, 301–311. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.011

Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J. M., & Ndegwa, F. K. (2002). Detritivores in Kenyan highland streams: More evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, *47*(5), 909–919. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00818.x

Domínguez, E., & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. (E. Domínguez & H. R. Fernández, Eds.) (1st ed.). Tucumán - Argentina: Fundación Miguel Lillo.

Domínguez, E., Zúñiga, M. del C., & Molineri, C. (2002). ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DEL ORDEN EPHEMEROPTERA (INSECTA) EN LA REGIÓN AMAZÓNICA. *Caldasia*, *24*(2), 459–469.

Dosskey, M. G., Vidon, P., Gurwick, N. P., Allan, C. J., Duval, T. P., & Lowrance, R. (2010). The role of riparian vegetation in protecting and improving chemical water quality in streams. *Journal of the American Water Resources Association*, *46*(2). https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2010.00419.x

Dunne, J. A. (2006). The network structure of food webs. In M. Pascual & J. A. Dunne (Eds.), *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (pp. 27–86). Oxford University Press. Retrieved from papers://aa15ed4a-8b41-4036-84a6-41087bba0cd6/Paper/p2193

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, *5*(4), 558–567. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x

Echeverry Cadavid, N. de J. (2016). *Plan de desarrollo departamental 2016-2019*. San José del Guaviare. Retrieved from https://ceo.uniandes.edu.co/images/Documentos/Plan de Desarrollo Guaviare 2016 - 2019.pdf

Elosegi, A., & Sabater, S. (2009). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVa.

Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press.

Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., … David, A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, *301*(July), 301–307. https://doi.org/10.1126/science.1205106

Findlay, S., Quinn, J. M., Hickey, C. W., Burrell, G., & Downes, M. (2001). Effects of land use and riparian flowpath on delivery of dissolved organic carbon to streams. *Limnology and Oceanography*, *46*(2), 345–355. https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.2.0345

Finlay, J. C., & Kendall, C. (2008). Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science, Second Edition*, 283–333.

Fogaça, F. N. O., Gomes, L. C., & Higuti, J. (2013). Percentage of Impervious Surface Soil as Indicator of Urbanization Impacts in Neotropical Aquatic Insects. *Neotropical Entomology*, *42*(5), 483–491. https://doi.org/10.1007/s13744-013-0155-z

França, J. S., Gregório, R. S., D'Arc De Paula, J., Gonçalves Júnior, J. F., Ferreira, F. A., & Callisto, M. (2009). Composition and dynamics of allochthonous organic matter inputs and benthic stock in a Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research*, *60*(10), 990–998. https://doi.org/10.1071/MF08247

Gabbud, C., Robinson, C. T., & Lane, S. N. (2019). Sub-basin and temporal variability of macroinvertebrate assemblages in Alpine streams: when and where to sample? *Hydrobiologia*, *830*(1), 179–200. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3862-y

Gallegos Sánchez, S. A. (2013). *Effect of riparian vegetation cover and season on aquatic macroinvertebrate assemblages in the Ecuadorian Andes*. Norwegian University of Life Sciences.

Garvey, J. E., & Whiles, M. (2016). *Trophic ecology*. Boca Ratón: CRC Press.

Gelman, A., & Rubin, D. B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, *7*(4), 457–511. https://doi.org/10.2307/2246134

Giraldo-Cañas, D. (2001). Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana: un estudio preliminar. *Revista Chilena de Historia Natural*. https://doi.org/10.4067/S0716-078X2001000200012

Gobernación del Guaviare. (2012). *Plan de Desarrollo Departamento del Guaviare 2012 - 2015*. San José del Guaviare. Retrieved from http://cdim.esap.edu.co/BancoMedios/Imagenes/guaviareplandedesarrollo2012-2015.pdf

Gomes, P. I. A., & Wai, O. W. H. (2015). In-stream Physical Heterogeneity, Rainfall Aided Flushing, and Discharge on Stream Water Quality. *Water Environment Research*, *87*(8), 758–768. https://doi.org/10.2175/106143015x14362865225997

González-Trujillo, J D. (2016). Trait-based responses of caddisfly assemblages to the partial channelization of a High-Andean stream. *Hydrobiologia*, *766*(1), 381–392. https://doi.org/10.1007/s10750-015-2474-z

González-Trujillo, Juan David, & Donato-Rondon, J. C. (2016). Changes in invertebrate assemblage structure as affected by the flow regulation of a páramo river. *Annales de Limnologie*, *52*, 307–316. https://doi.org/10.1051/limn/2016018

Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2018). Cross-ecosystem carbon flows connecting ecosystems worldwide. *Nature Communications*, *9*(4825), 1–8. https://doi.org/10.1038/s41467-018-07238-2

Gracia, P. C. (2012). Papel trófico del microbial loop en un lago de inundación en la Amazonia Central. *Acta Biológica Colombiana*, *17*(1), 103.

Granados-Martínez, C., & Batista, A. (2017). Macroinvertebrados acuáticos. In C. A. Lasso & M. A. Morales-Betancourt (Eds.), *III. Fauna De Caño Cristales, sierra de La Macarena, Meta, Colombia. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical* (1st ed., pp. 47–65). Bogotá D.C. Colombia.: Insituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).

Granados-Martínez, C., Lasso, C. A., & Núñez-Avellaneda, Marcela Morales-Betancourt, M. A. (2018). Macroinvertebrados acuáticos de los ríos Guayabero medio, bajo Losada y bajo Duda, sierra de La Macarena, Meta, Colombia. In C. A. Lasso, M. A. Morales-Betancourt, & I. D. Escobar-Martínez (Eds.), *V. Biodiversidad de la sierra de La Macarena, Meta, Colombia. Parte I. Ríos Guayabero medio, bajo Losada y bajo Duda* (pp. 97–120). Bogotá D.C. Colombia.: Insituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Granados-Martínez, C., & Montoya, D. (2017). Macroinvertebrados acuáticos. In F. Trujillo & C. A. Lasso (Eds.), *Biodiversidad del río Bita, Vichada, Colombia.* (Serie Edit, pp. 120–142). Bogotá D.C. Colombia.: Insituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Fundación Omacha.

Guo, F., Kainz, M. J., Sheldon, F., & Bunn, S. E. (2016). The importance of high-quality algal food sources in stream food webs - current status and future perspectives. *Freshwater Biology*, *61*(6), 815–831. https://doi.org/10.1111/fwb.12755

Hamada, N., Thorp, J. H., & Rogers, D. C. (2019). *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, Fourth Edition: Keys to Neotropical Hexapoda, Volume Three*. (N. Hamada, J. H. Thorp, & D. C. Rogers, Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)* (Fourth Edi). Academic Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804223-6.09001-6

Hammond, D. S. (2005). *Tropical forests of the Guiana Shield: Ancient forests of the modern world*. *Tropical Forests of the Guiana Shield: Ancient Forests in a Modern World*. NWFS Consulting, 15595 NW Oak Hill Dr., Beaverton, OR 97006, United States: CABI Publishing. Retrieved from https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-84890306726&partnerID=40&md5=bc6592235345efa3b2faf7aa86a7a27c

Heino, J. (2008). Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography*, *53*(4), 1446–1455. https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.4.1446

Henriques-Oliveira, A. L., Nessimian, J. L., & Dorvillé, L. F. (2003). Feeding habits of chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasleira de Biologia*, *63*(2), 269–281. https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000200012

Hines, J., van der Putten, W. H., De Deyn, G. B., Wagg, C., Voigt, W., Mulder, C., … Eisenhauer, N. (2015). *Towards an integration of biodiversity-ecosystem functioning and food web theory to evaluate relationships between multiple ecosystem services*. *Advances in Ecological Research* (1st ed., Vol. 53). Elsevier Ltd. https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.001

Holzenthal, R. W., & Calor, A. R. (2017). Catalog of the Neotropical Trichoptera (Caddisflies). *ZooKeys*, *654*, 1–566. https://doi.org/10.3897/zookeys.654.9516

Horn, H. S. (1966). Measurement of" overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, *100*(914), 419–424.

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(12), 1451–1456. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613

Hudson, L. N., Emerson, R., Jenkins, G. B., Layer, K., Ledger, M. E., Pichler, D. E., … Reuman, D. C. (2013). Cheddar: Analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*(1), 99–104. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12005

Huttunen, K. L., Mykrä, H., Oksanen, J., Astorga, A., Paavola, R., & Muotka, T. (2017). Habitat connectivity and in-stream vegetation control temporal variability of benthic invertebrate communities. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-00550-9

Hynes, H. B. N. (1975). The stream and its valley. *SIL Proceedings, 1922-2010*, *19*(1), 1–15. https://doi.org/10.1080/03680770.1974.11896033

IDEAM. (2018). *Boletín de alertas tempranas de deforestación (AT-D) : Cuarto trimestre de 2018 No. 17*. Retrieved from

http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/023856/17_BoletinAT-D.pdf

Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., … Woodward, G. (2009). Ecological networks - Beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x

Iwata, T., Nakano, S., & Inoue, M. (2003). Impacts of past Riparian Deforestation on Stream Communities in a Tropical Rain Forest in Borneo. *Ecological Applications*, *13*(2), 461–473. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0461:IOPRDO]2.0.CO;2

Jacob, U., Mintenbeck, K., Brey, T., Knust, R., & Beyer, K. (2005). Stable isotope food web studies: A case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series*, *287*(1), 251–253. https://doi.org/10.3354/meps287251

Jardine, T. D., Hadwen, W. L., Hamilton, S. K., Hladyz, S., Mitrovic, S. M., Kidd, K. A., … Bunn, S. E. (2014). Understanding and overcoming baseline isotopic variability in running waters. *River Research and Applications*, *30*(2), 155–165. https://doi.org/10.1002/rra.2630

Jepsen, D. B., & Winemiller, K. O. (2002). Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, *96*, 46–55. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960105.x

Kawaguchi, Y., Taniguchi, Y., & Nakano, S. (2003). Terrestrial invertebrate inputs determine the local abundance of stream fishes in a forested stream. *Ecology*, *84*(3), 701–708. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0701:TIIDTL]2.0.CO;2

Kiffney, P. M., Richardson, J. S., & Bull, J. P. (2003). Responses of Periphyton and Insects to Experimental Manipulation of Riparian Buffer Width along Forest Streams. *Source Journal of Applied Ecology*, *40*(6), 1060–1076. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/3506043

Knight, A. W., & Bottorff, R. L. (1984). The Importance of Riparian Vegetation. *Ecology*, *2*(June), 160–167. Retrieved from http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=UhjbO_CC_VoC&oi=fnd&pg=PA160&dq=THE+IMPORTANCE+OF+RIPARIAN+VEGETATION+to+stream+ecosystems&ots=O-amv6ZG1F&sig=RmZDCZ9dTGzAXosbILZvdeUGgm0

Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, *29*(1), 1–27. https://doi.org/10.1007/BF02289565

Lafferty, K. D., & Kuris, A. M. (2002). Trophic strategies, animal diversity and body size. *Trends in Ecology and Evolution*. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02615-0

Lasso, C. A., & Morales-Betancourt, M. A. (2017). *III. Fauna De Caño Cristales, sierra de La Macarena, Meta, Colombia. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical*. (C. A. Lasso & M. A. Morales-Betancourt, Eds.) (1st ed.). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).

Lasso, C. A., Morales-Betancourt, M. A., & Escobar-Martínez, I. D. (2019). *Biodiversidad de la sierra de La Macarena,*

Meta, Colombia. Parte I. Ríos Guayabero medio, bajo Losada y bajo Duda. Bogotá: Insituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. https://doi.org/10.21068/a2018n02

Lau, D. C. P., Leung, K. M. Y., & Dudgeon, D. (2008). Experimental dietary manipulations for determining the relative importance of allochthonous and autochthonous food resources in tropical streams. *Freshwater Biology*, *53*(1), 139–147. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01873.x

Lau, D. C. P., Leung, K. M. Y., & Dudgeon, D. (2009a). Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *Journal of the North American Benthological Society*, *28*(2), 426–439. https://doi.org/10.1899/07-079.1

Lau, D. C. P., Leung, K. M. Y., & Dudgeon, D. (2009b). What does stable isotope analysis reveal about trophic relationships and the relative importance of allochthonous and autochthonous resources in tropical streams? A synthetic study from Hong Kong. *Freshwater Biology*, *54*(1), 127–141. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02099.x

Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., … Bearhop, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biological Reviews*, *87*(3), 545–562. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

Layman, C. A., Giery, S. T., Buhler, S., Rossi, R., Penland, T., Henson, M. N., … Archer, S. K. (2015). A Primer on the History of Food Web Ecology: Fundamental Contributions of Fourteen Researchers. *FOOWEB*.

Laython, M. (2017). *Los Coleópteros Acuáticos (Coleoptera: Insecta) en Colombia , Distribución y Taxonomía*. Universidad Nacional de Colombia.

Leroux, S. J., & Loreau, M. (2008). Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(11), 1147–1156. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01235.x

Leroux, S. J., & Loreau, M. (2015). Theoretical perspectives on bottom-up and top-down interactions across ecosystems. In T. C. Hanley & K. J. La Pierre (Eds.), *Trophic Ecology: Bottom-Up and Top-Down Interactions Across Aquatic and Terrestrial Systems* (pp. 3–28). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9781139924856.002

Ligeiro, R., Melo, A. S., & Callisto, M. (2010). Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology*, *55*(2), 424–435. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02291.x

Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, *23*(4), 399–417.

Loreau, M. (2005). Foreword. In A. Belgrano, U. Scharler, J. Dunne, & R. Ulanowicz (Eds.), *Aquatic food webs : an ecosystem approach* (p. 262).

Luque, F. J., Patarroyo-Baéz, J. J., & González-Trujillo, J. D. (2019). Auto-ecological traits of bryconops giacopinii (Iguanodectidae) from la serranía de la Lindosa, san josé de Guaviare, Colombia. *Acta Biologica Colombiana*, *24*(2), 255–263. https://doi.org/10.15446/abc.v24n2.70450

MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, *36*(3), 533–536. https://doi.org/10.2307/1929601

Majdi, N., Hette-tronquart, N., Auclair, E., Bec, A., & Chouvelon, T. (2018). There's no harm in having too much : A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs*, *16*(September). https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100

Marcatelli, A. M., Baxter, C. V., Mineau, M. M., & Hall, R. O. (2011). Quantity and quality: unifying food web and exosystem perspectives on the role of resource subsidies in freswhaters. *Ecology*, *92*(6), 1215–1225. https://doi.org/10.1890/10-2240.1

Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Del Amo, D. G., … Montes, C. (2012). Uncovering ecosystem service bundles through social preferences. *PLoS ONE*. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038970

Marzack, L. B., Thompson, R. M., & Rhicharson, J. S. (2007). Meta-Analysis: Trophic Level , Habitat , and Productivity Shape the Food Web Effects of Resource Subsidies. *Ecology*, *88*(1), 140–148.

May, R. M. (1972). Will a large complex system be stable? *Nature*, *238*(5364), 413–414. https://doi.org/10.1038/238413a0

May, R. M. (1973). Stability and complexity in model ecosystems. *Monographs in Population Biology*. https://doi.org/10.1109/TSMC.1978.4309856

McCann, K. S. (2000). The diversity - stability debate. *Nature*, *405*(May), 228–233.

McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, *102*(2), 378–390. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x

McQueen, D. J., Post, J. R., & Mills, E. L. (1986). Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *43*(8), 1571–1581. https://doi.org/10.1139/f86-195

Memmott, J. (2009). Food webs: a ladder for picking strawberries or a practical tool for practical problems? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1524), 1693–1699. https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0255

Mendes, F., Kiffer, W. P., & Moretti, M. S. (2017). Structural and functional composition of invertebrate communities associated with leaf patches in forest streams: a comparison between mesohabitats and catchments. *Hydrobiologia*, *800*(1), 115–127. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3249-5

Merritt, R.W., Dadd, R. H., & Walker, E. D. (1992). Feeding Behavior, Natural Food, And Nutritional Relationships Of Larval Mosquitos. *Annual Review of Entomology*, *37*(1), 349–376. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.37.1.349

Merritt, Richard W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (Eds.). (2008). *An introduction to the aquatic insects of North America, 4th edn. Kendall/Hunt* (4th ed.). Dubuque: Kendall/Hunt Pub. Co.

Mihuc, T., & Toetz, D. (1994). Determination of Diets of Alpine Aquatic Insects Using Stable Isotopes and Gut Analysis. *The American Midland Naturalist*, *131*(1), 146–155.

Monroy, D., Arias, J. E., Barón, O., Murcia, U., & Armenteras, D. (2019). Presiones ejercidas sobre la Serranía de la Lindosa, Guaviare: Cambios de cobertura e incidencia de fuegos entre 2012 Y 2018. *Acta Biológica Colombiana*, *24*(2), 372–378. https://doi.org/10.15446/abc.v24n2.72435

Moon, D. C., Moon, J., & Keagy, A. (2010). Direct and Indirect Interactions. *Nature Education Knowledge*, *3*(10), 50.

Mora-Day, J., & Blanco-Belmonte, L. (2008). Macroinvertebrados acuáticos del alto río Paragua, cuenca del río Caroní, Estado Bolívar, Venezuela. In J. C. Señaris, C. A. Lasso, & A. L. Flores (Eds.), *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca Alta del Río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment 49.* (pp. 97–109). Arlington, VA, USA: Conservation International.

Muñoz, I., Romaní, A. M., Rodrigues-Capítulo, A., Gonzáles Esteban, J., & Garcia-Berthou, E. (2009). Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. In A. Elosegi & S. Sabater (Eds.), *Conceptos y Técnicas en Ecología fluvial.* (pp. 347–366). Bilbao, España: Fundacion BBVA.

Naiman, R. J., Decamps, H., & McClain, M. E. (2010). *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. Academic Press.

Nakano, S., & Murakami, M. (2001). Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(1), 166–170. https://doi.org/10.1073/pnas.98.1.166

Neres-Lima, V., Brito, E. F., Krsulović, F. A. M., Detweiler, A. M., Hershey, A. E., & Moulton, T. P. (2016). High importance of autochthonous basal food source for the food web of a Brazilian tropical stream regardless of shading. *International Review of Hydrobiology*, *101*(3–4), 132–142. https://doi.org/10.1002/iroh.201601851

Neres-Lima, V., Machado-Silva, F., Baptista, D. F., Oliveira, R. B. S., Andrade, P. M., Oliveira, A. F., … Moulton, T. P. (2017). Allochthonous and autochthonous carbon flows in food webs of tropical forest streams. *Freshwater Biology*, *62*(6), 1012–1023. https://doi.org/10.1111/fwb.12921

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., … Wagner, H. (2017). vegan: Community Ecology Package. Retrieved from https://cran.r-project.org/package=vegan

Pardo, I., & Armitage, P. D. (1997). Species assemblages as descriptors of mesohabitats. *Hydrobiologia*, *344*(1–3), 111–128.

Pereira, G., Garcia, J. V., Marcano, A., Lasso-Alcalá, O. M., & Martínez-Escarbassiere, R. (2006). Los macroinvertebrados bentónicos de la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari. In C. A. Lasso, J. C. Señaris, L. E. Alonso, & A. L. Flores (Eds.), *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos en la Confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas (Venezuela). Boletín RAP de Evaluación Biológica 30.* (1st ed., pp. 96–106). Washington, DC. USA.: Conservation International.

Phillips, D. L., Newsome, S. D., & Gregg, J. W. (2005). Combining sources in stable isotope mixing models: Alternative methods. *Oecologia*, *144*(4), 520–527. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1816-8

Pilotto, F., Bertoncin, A., Harvey, G. L., Wharton, G., & Pusch, M. T. (2014). Diversification of stream invertebrate communities by large wood. *Freshwater Biology*, *59*(12), 2571–2583. https://doi.org/10.1111/fwb.12454

Pimm, S. L. (1982). Food webs. In *Food webs* (pp. 1–11). Springer.

Post, D. M. (2002a). The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(6), 266–277. https://doi.org/10.1016/S1097-2765(02)00657-3

Post, D. M. (2002b). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, *83*(3), 703–718. https://doi.org/10.2307/3071875

Prat, N., González-Trujillo, J. D., & Ospina-Torres, R. (2014). Clave para la determinación de exuvias pupales de los quironómidos (Diptera: Chironomidae) de ríos altoandinos tropicales. *Revista de Biologia Tropical*, *62*(4), 1385–1406.

Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: A critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biologia Tropical*, *62*(Suppl. 2), 155–167. https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15785

Ramírez, A., Pringle, C. M., & Wantzen, K. M. (2008). Tropical stream conservation. In *Tropical Stream Ecology* (pp. 285–304). https://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50012-1

Reid, D. J., Quinn, G. P., Lake, P. S., & Reich, P. (2008). Terrestrial detritus supports the food webs in lowland intermittent streams of south-eastern Australia: A stable isotope study. *Freshwater Biology*, *53*(10), 2036–2050. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02025.x

Reis da Silva, A., Albrecht, M. P., & Bunn, S. E. (2020). Food web pathways for fish communities in small tropical streams. *Freshwater Biology*, *0*(December 2019), 1–15. https://doi.org/10.1111/fwb.13471

Richardson, J. S., & Béraud, S. (2014). Effects of riparian forest harvest on streams: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *51*(6), 1712–1721. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12332

Richardson, J. S., & Danehy, R. J. (2007). A Synthesis of the Ecology of Headwater Streams and Their Riparian Zones in Temperate Forests. *Forest Science*, *53*(2), 131–147.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Schmitz, O. J., Constant, V., Kaylor, M. J., Lenz, A., … Wolf, C. (2016). What is a Trophic Cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, *31*(11), 842–849. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.010

Rodríguez, N., Armenteras, D., Molowny-Horas, R., & Retana, J. (2012). Patterns and trends of forest loss in the Colombian Guyana. *Biotropica*, *44*(1), 123–132. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00770.x

Romero, G. Q., & Srivastava, D. S. (2010). Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal*

of Animal Ecology, *79*(5), 1122–1131. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01716.x

Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., & Moore, J. C. (2006a). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, *442*(7100), 265–269. https://doi.org/10.1038/nature04887

Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., & Moore, J. C. (2006b). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, *442*(7100), 265–269. https://doi.org/10.1038/nature04887

Rosa, B. F. J. V., Dias-Silva, M. V.D., & Alves, R. G. (2013). Composition and Structure of the Chironomidae (Insecta: Diptera) Community Associated with Bryophytes in a First-Order Stream in the Atlantic Forest, Brazil. *Neotropical Entomology*, *42*(1), 15–21. https://doi.org/10.1007/s13744-012-0086-0

Saint-Béat, B., Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., Bacher, C., Pacella, S. R., … Niquil, N. (2015). Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review. *Ecological Indicators*, *52*, 458–471. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.017

Salerno, P. E., Ron, S. R., Señaris, J. C., Rojas-Runjaic, F. J. M., Noonan, B. P., & Cannatella, D. C. (2012). Ancient tepui summits harbor young rather than old lineages of endemic frogs. *Evolution*, *66*(10), 3000–3013. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01666.x

Santos, I. G. A. Dos. (2014). *Colonização de macroinvertebrados bentônicos em detritos foliares em riacho de primeira ordem da reserva biológica de Saltinho- Pernambuco*. Universidade Federal de Pernambuco.

Saulino, H., Corbi, J., & Trivinho-Strixino, S. (2014). Aquatic insect community structure under the influence of small dams in a stream of the Mogi-Guaçu river basin , state of São Paulo. *Brazilian Journal of Biology*, *74*(1), 79–88.

Schindler, D. E., & Smits, A. P. (2017). Subsidies of Aquatic Resources in Terrestrial Ecosystems. *Ecosystems*, *20*(1), 78–93. https://doi.org/10.1007/s10021-016-0050-7

Semana. (2018, November 30). Campesinos de San José del Guaviare cambian la tala por el turismo. *Semana*. Retrieved from https://sostenibilidad.semana.com/medio-ambiente/articulo/campesinos-de-san-jose-del-guaviare-cambian-la-tala-por-el-turismo/42243

Sganga, V. J. (2011). *Variabilidad espacial y estructura de las comunidades de Trichoptera (Insecta) en arroyos del Parque Provincial Salto Encantado del Valle*. "Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar."

Silva, D. R. O., Ligeiro, R., Hughes, R. M., & Callisto, M. (2014). Visually determined stream mesohabitats influence benthic macroinvertebrate assessments in headwater streams. *Environmental Monitoring and Assessment*, *186*(9), 5479–5488. https://doi.org/10.1007/s10661-014-3797-3

SINCHI. (2016). *Zonificación ambiental y ordenamiento de la reserva forestal de la Amazonía, creada mediante la Ley 2ª de 1959, en el departamento de Guaviare. Informe final. Versión 2.0, del convenio 047 de 2009*. Bogotá D.C.

Soininen, J., Bartels, P., Heino, J., Luoto, M., & Hillebrand, H. (2015). Toward more integrated ecosystem research in aquatic and terrestrial environments. *BioScience*, *65*(2), 174–182. https://doi.org/10.1093/biosci/biu216

Souki, M. El, Blanco-belmonte, L., Lasso, C. A., & Mora-day, J. (2015). gradiente espacial del alto río Cuyuní , Guayana venezolana Artículo Composición y distribución de la comunidad de insectos acuáticos en un gradiente espacial del alto río Cuyuní , Guayana venezolana, (November). https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3141.2565

Spinelli, G. R., Wirth, W. W., Spinelli, G. R., & Wirth, W. W. (1991). The Neotropical Predaceous Midges of the genus Bezzia (Diptera : Ceratopogonidae) Part IV . The dentifemur and venustula Groups.

Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., & Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, *6*, e5096. https://doi.org/10.7717/peerj.5096

Stock, B. C., & Semmens, B. X. (2016). MixSIAR GUI User Manual. https://doi.org/10.5281/zenodo.1209993

Sulzman, E. W. (2008). Stable isotope chemistry and measurement: a primer. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, *Second Edition*, 1–21.

Sweeney, B. W., & Newbold, J. D. (2014). Streamside forest buffer width needed to protect stream water quality, habitat, and organisms: A literature review. *Journal of the American Water Resources Association*, *50*(3), 560–584. https://doi.org/10.1111/jawr.12203

Tamaris-Turizo, C. E., Pinilla-A, G. A., & Muñoz, I. (2018). Trophic network of aquatic macroinvertebrates along an altitudinal gradient in a Neotropical mountain river. *Revista Brasileira de Entomologia*, *62*(3), 180–187. https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.07.003

Terry, J. C. D., Morris, R. J., & Bonsall, M. B. (2017). Trophic interaction modifications: an empirical and theoretical framework. *Ecology Letters*, *20*(10), 1219–1230. https://doi.org/10.1111/ele.12824

Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladyz, S., Kitching, R. L., … Tylianakis, J. M. (2012). Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, *27*(12), 689–697. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005

Thompson, R. M., Dunne, J. A., & Woodward, G. (2012). Freshwater food webs: Towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology*, *57*(7), 1329–1341. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02808.x

Tomanova, S., Goitia, E., & Helešic, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, *556*(1), 251–264. https://doi.org/10.1007/s10750-005-1255-5

Tonkin, J. D., Altermatt, F., Finn, D. S., Heino, J., Olden, J. D., Pauls, S. U., & Lytle, D. A. (2018). The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, *63*(1), 141–163. https://doi.org/10.1111/fwb.13037

Torres-Bejarano, A. M., Duque, S. R., & Caraballo, P. (2014). Papel trófico del zooplancton a través del análisis de isótopos estables en un lago de inundación en la Amazonia Colombiana. *Caldasia*, *36*(2), 331–344.

Trivinho-Strixino, S. (2011). *Larvas de Chironomidae: Guia de identificação*. São Carlos: Depto Hidrobiologia/Lab. Entomologia Aquática/UFSCar.

Urbano-Bonilla, A., De Souza, L., Maldonado-Ocampo, J. A., & Zamudio, J. E. (2017). Sistemas hidrográficos de la SERRANÍA DE LA LINDOSA, GUAVIARE, COLOMBIA PECES de quebradas de cabecera de la cuenca alta del RÍO INÍRIDA y quebradas de cabecera tributarios del RÍO GUAVIARE, (February).

Van der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.). (2018). *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. New Jersey: Princeton University Press.

Vanegas, R. D. D., Ocampo, G. R. R., & Rodríguez, P. (2006). *Plan de Manejo Zona de Preservación Serranía de La Lindosa y su área de influencia / 2006 – 2018 –Documento Técnico.* San José del Guaviare.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. https://doi.org/10.1139/f80-017

Wiederholm, T. (Ed.). (1983). *Chironomidae of the Holarctic region Keys and diagnoses. Part I - Larvae*. Entomologica scandinavica, supplement.

Wilkerson, E., Hagan, J. M., Siegel, D., & Whitman, A. A. (2006). The effectiveness of different buffer widths for protecting headwater stream temperature in Maine. *Forest Science*, *52*(3), 221–231.

Zubieta Vega, M., Vargas Ávila, G., Giraldo Benavides, B., Gallego Cano, A., Jiménez Montoya, A., Jaramillo Luis, F., & Barón, M. (2005). *Los servicios ambientales :una alternativa en proceso de discusión y concertación para el norte amazónico colombiano*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Retrieved from http://hdl.handle.net/20.500.12324/18978

ANEXOS

ANEXO CAPÍTULO 1

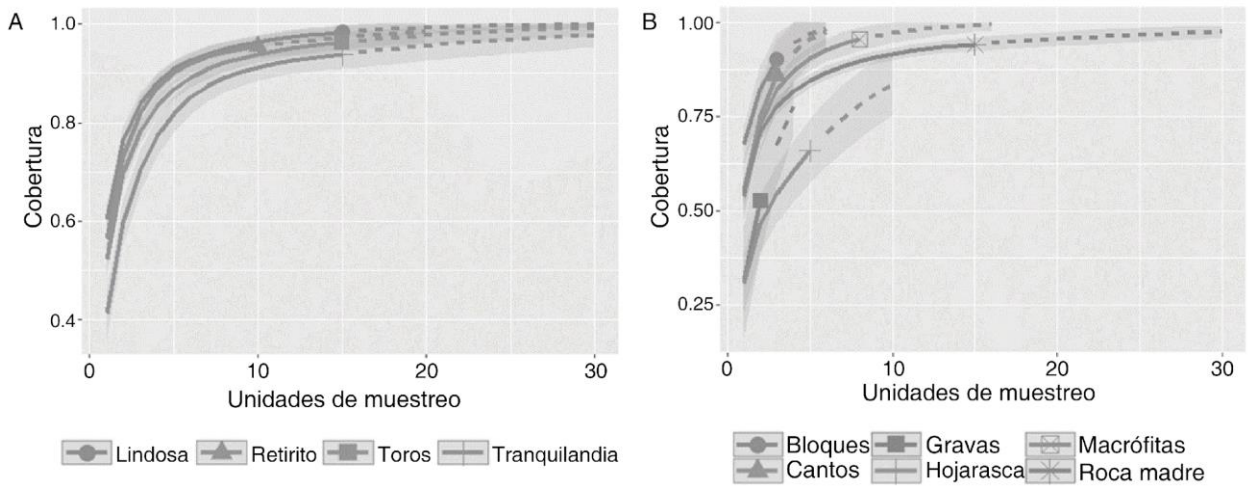


Fig 1. Curvas de cobertura del muestreo con respecto al número de muestras tomadas por río (A) y por mesohábitat (B).

TABLA 1

Géneros reportados en los arroyos estudiados en enero de 2017 y 2018. Para cada uno se indica su hábito alimenticio (L: larva; A: adulto).

Orden	Familia	Género o especie	Hábito alimenticio	Bibliografía
Coleoptera	Elmidae	Austrolimnius	Recolector	Gallegos Sánchez, 2013
		Heterelmis	Variable (L: recolector, triturador; A: recolector)	Chará-Serna, Chará, Zúñiga, Pearson, & Boyero, 2012; Chaves-Ulloa, Umaña-Villalobos, & Springer, 2014; Mendes, Kiffer, & Moretti, 2017; Tomanova et al., 2006
		Luchoelmis	Sin información	

		Macrelmis	A: Recolector	Chará-Serna, Chará, Zúñiga, Pedraza, & Giraldo, 2010; Gallegos Sánchez, 2013
		Microcylloepus	Variable (L: Recolector, raspador)	Chaves-Ulloa et al., 2014; Gallegos Sánchez, 2013; Saulino, Corbi, & Trivinho-Strixino, 2014; Tomanova et al., 2006
		Neocylloepus	Sin información	
		Neoelmis	Variable (L: Recolector; A: Raspador)	Chaves-Ulloa et al., 2014; Gallegos Sánchez, 2013; Mendes et al., 2017; Tomanova et al., 2006
		Xenelmis	Variable (L: Recolector; A: Raspador)	Mendes et al., 2017
	Hydroscaphidae	Scaphydra cf.	Raspador	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
		Hydroscapha	Raspador	Merritt et al., 2008
	Lampyridae	Sin determinar	Depredador	Domínguez & Fernández, 2009
	Psephenidae	Psephenus	Raspador	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
Decapoda	Paleomonidae	Macrobrachium	Depredador	Collins & Paggi, 1997
Diptera	Ceratopogonidae	Bezzia	Depredador	Merritt et al., 2008; Santos, 2014; Spinelli, Wirth, Spinelli, & Wirth, 1991
	Chironomidae	Ablabesmyia	Depredador	Cummins, 1973; Henriques-Oliveira et al., 2003; Merritt et al., 2008
		Chironomus	Recolector	Santos, 2014
		Beardius	Recolector	da Silva Laurindo, Calcidoni Moreira, Lucas Bochini, & Silveira Ruiz, 2008
		Corynoneura	Recolector	Henriques-Oliveira et al., 2003; Saulino et al., 2014
		Cricotopus	Variable (Fragmentador, Recolector)	Chará-Serna et al., 2012; Saulino et al., 2014

	Endotribelos	Fragmentador	Chará-Serna et al., 2012
	Fissimentum	Recolector	Silveira Ruiz, 2008
	Labrundinia	Depredador	Santos, 2014; Saulino et al., 2014
	Lauterborniella	Recolector	Heino, 2008
	Lopescladius	Recolector	Henriques-Oliveira et al., 2003; Saulino et al., 2014
	Macropelopia	Depredador	Cummins, 1973; Merritt et al., 2008
	Nilotanypus	Depredador	Cummins, 1973; Merritt et al., 2008; Santos, 2014
	Onconeura	Recolector	Saulino et al., 2014
	Parametriocnemus	Recolector	Chará-Serna et al., 2012; Saulino et al., 2014
	Pentaneura	Depredador	Saulino et al., 2014
	Phaenopsectra	Raspador	Mihuc & Toetz, 1994
	Polypedilum	Variable (Recolector, Fragmentador, Depredador)	Chará-Serna et al., 2012; Heino, 2008; Merritt et al., 2008; Saulino et al., 2014
	Rheotanytarsus	Recolector	Chará-Serna et al., 2012; Saulino et al., 2014
	Riethia	Recolector	Saulino et al., 2014
	Stenochironomus	Fragmentador	Chará-Serna et al., 2012; Santos, 2014
	Tanytarsus	Variable (Filtrador, Recolector)	Heino, 2008; Santos, 2014; Saulino et al., 2014
	Thienemannimyia	Depredador	Saulino et al., 2014
	Xestochironomus	Recolector	Santos 2014
Culicidae	Anopheles	Filtrador	R.W. Merritt, Dadd, & Walker, 1992
Corethrellidae	Sin determinar	Depredador	R W Merritt, Cummins, & Berg, 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
Dixidae	Sin determinar	Recolector	Merritt et al., 2008

	Empididae	Hemerodromia	Variable (Depredador, Fragmentador)	Chará-Serna et al., 2010; Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Muscidae	Limnophora	Depredador	Gallegos Sánchez, 2013
	Simuliidae	Simulium	Recolector	(Chará-Serna et al., 2012; Cummins, 1973)
	Tipulidae	Hexatoma	Depredador	Chará-Serna et al., 2012; Merritt et al., 2008; Tomanova et al., 2006
Ephemeroptera	Baetidae	Americabaetis	Variable (Raspador, Recolector)	Chará-Serna et al., 2012; Fogaça, Gomes, & Higuti, 2013
		Cloeodes	Recolector	Fogaça et al., 2013
	Caenidae	Caenis	Variable (Recolector, Raspador)	Chaves-Ulloa et al., 2014; Fogaça et al., 2013; Martín-López et al., 2012; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014; Saulino et al., 2014
	Coryphoridae	Coryphorus	Sin información	Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Euthyplociidae	Campylocia	Recolector	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Leptohyphidae	Haplohyphes	Recolector	Chará-Serna et al., 2010
		Leptohyphodes	Recolector	Chará-Serna et al., 2012
		Tricorythopsis	Raspador	Baptista et al., 2006
	Leptophlebiidae	Farrodes	Variable (Recolector, Filtrador)	Chará-Serna et al., 2012; Fogaça et al., 2013; Santos, 2014
		Miroculis	Variable (Raspador, Recolector)	Ceneviva-Bastos, Prates, de Mei Romero, Bispo, & Casatti, 2017; Mendes et al., 2017; Santos, 2014; Saulino et al., 2014
		Ulmeritoides cf.	Variable (Raspador, Fragmentador)	Mendes et al., 2017; Santos, 2014

Hemiptera	Corixidae	Tenagobia	Raspador	Saulino et al., 2014
	Gelastocoridae	Gelastocoris	Depredador	Domínguez & Fernández, 2009
	Naucoridae	Pelocoris	Depredador	Domínguez & Fernández, 2009
	Nepidae	Telmatotrephes	Depredador	Domínguez & Fernández, 2009
	Veliidae	Mesoveloidea	Depredador	Domínguez & Fernández, 2009
		Microvelia	Depredador	Domínguez & Fernández, 2009; Santos, 2014
		Rhagovelia	Variable (Depredador, Recolector)	Chará-Serna et al., 2010; Domínguez & Fernández, 2009
Lepidoptera	Crambidae	Parapoynx	Fragmentador	Santos, 2014; Saulino et al., 2014
		Petrophila	Raspador	Chaves-Ulloa et al., 2014; Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014; Tomanova et al., 2006
Megaloptera	Corydalidae	Corydalus	Depredador	Chará-Serna et al., 2010
Odonata	Calopterygidae	Heterina	Depredador	Chará-Serna et al., 2010; Santos, 2014
	Coenagrionidae	Argia	Depredador	Chará-Serna et al., 2010; Saulino et al., 2014
	Gomphidae	Erpetogomphus	Depredador	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Libellulidae	Tholymis	Depredador	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Megapodagrionidae	Megapodragrion	Depredador	Chará-Serna et al., 2010; Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
		Heteragrion	Depredador	Chará-Serna et al., 2010; Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
Plecoptera	Perlidae	Anacroneuria	Depredador	Chará-Serna et al., 2012; Gallegos Sánchez, 2013; Mendes et al., 2017
Trichoptera	Calamoceratidae	Phylloicus	Fragmentador	Chará-Serna et al., 2012; Fogaça et al., 2013; Mendes et al., 2017
	Glossosomatidae	Mortoniella	Variable (Fragmentador, Raspador)	Mendes et al., 2017; Saulino et al., 2014

Helicopsychidae	Helicopsyche	Raspador	Cummins, 2016; Merritt et al., 2008
Hydropsychidae	Blepharopus	Filtrador	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Smicridea	Variable (Filtrador, Fragmentador)	Chará-Serna et al., 2010; Mendes et al., 2017; Santos, 2014
Hydroptilidae	Hydroptila	Raspador	Fogaça et al., 2013; Saulino et al., 2014
	Mayatrichia	Raspador	Sganga, 2011
	Oxyethira	Variable (Raspador, Filtrador)	Cheshire et al., 2005; Fogaça et al., 2013
Leptoceridae	Triaenodes	Fragmentador	Barker, Hutchens, & Luken, 2014
	Triplectides	Fragmentador	Chará-Serna et al., 2010; Cheshire et al., 2005; Mendes et al., 2017
Philopotamidae	Chimarra	Filtrador	Fogaça et al., 2013
Polycentropodidae	Polycentropus	Depredador	Chará-Serna et al., 2010; Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014
	Polyplectropus	Depredador	Merritt et al., 2008; Santos, 2014
Xiphocentronidae	Xiphocentron	Recolector	Merritt et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014

ANEXO CAPÍTULO 2

TABLA 1

Familias y géneros de macroinvertebrados y órdenes y especies de peces registrados en la época seca y la época de lluvias. Con una X se marcan aquellos que estuvieron presentes.

Grupo taxonómico	Época Seca	Época de Lluvias
Macroinvertebrados		
Baetidae	X	X
Cloeodes	X	X
Coryphorus	0	X
Haplohyphes	0	X
Calamoceratidae	X	0
Phylloicus	X	0
Ceratopogonidae	X	X
Atrichopogon	0	X
Bezzia.cf	X	X
Ceratopogonidae	0	X
Chironomidae	X	X
Ablabesmyia	X	X
Ablabesmyia.cf	0	X
Chiro.ojos.atras	0	X
Chironomus	X	0
Corynoneura	X	X
Cricotopus	X	X
Endotribelos	X	X
Genero.1	X	X
Labrundinia	X	0
Lauterborniella	X	0
Lopescladius	X	X
Nylotanypus	X	X
Onconeura	0	X
Ortocladino	0	X
Parametriocnemus	0	X
Polypedilum	X	X
Rheotanytarsus	0	X
Stenochironomus	X	X
Tanytarsus	X	X
Corethrellidae	0	0
Corethrellidae	X	0
Corixidae	0	0
Tenagobia	X	0

Coryphoridae	0	X
Coryphorus	X	X
Crambidae	X	X
Petrophila	X	X
Culicidae	X	0
Anopheles	X	0
Curculionidae	0	X
Curculionidae	0	X
Dixidae	0	0
Dixidae	X	0
Elmidae	0	0
Austrelmis	0	X
Austrolimnius	X	X
Luchoelmis	X	0
Microcylloepus	X	X
Neocylloepus	X	X
Xenelmis	X	X
Empididae	0	0
Hemerodromia	0	X
Euthyplociidae	0	0
Campylocia	X	X
Gomphidae	0	0
Erpetogomphus	X	X
Gomphidae	0	X
Tholymis	X	X
Helicopsychidae	0	0
Helicopsyche	X	X
Hydropsychidae	0	0
Smicridea	0	X
Hydroptilidae	0	0
Hydroptila	0	X
Mayatrichia	0	X
Metrichia	0	X
Neotrichia	0	X
Oxyethira	0	X
Hydroscaphidae	0	0
Hydroscapha	X	X
Lampyridae	0	0
Lampyridae	X	0
Leptoceridae	0	0
Nectopsyche	0	X
Triplectides	X	X

Triaenodes	0	X
Leptohyphidae	0	0
Haplohyphes	X	X
Leptohyphodes	X	X
Tricorythopsis	0	X
Leptophlebiidae	0	0
Farrodes	X	X
Hegenulopsis.cf	0	X
Leptophlebiidae	0	X
Miroculis	X	X
Ulmeritoides	0	X
Libellulidae	0	0
Brechmorhoga	0	X
Tholymis	X	0
Megapodogrionidae	0	0
Heteragrion	X	X
Muscidae	0	0
Limnophora	X	0
Muscidae	0	X
Nauricoridae	0	0
Limnocoris	0	X
Nepidae	0	0
Telmatotrephes	X	0
Odontoceridae	0	0
Marilia	0	X
Oligochaeta	0	0
Oligochaeta	0	X
Perlidae	0	0
Anacroneuria	0	X
Polycentropodidae	0	0
Polycentropus	X	X
Psephenidae	0	0
Psephenus	0	X
Pseudostigmatidae	0	0
Pseudostigmatidae	0	X
Simuliidae	0	0
Simulium	0	X
Xiphocentronidae	0	0
Xiphocentron.cf	0	X
Peces		
Characiformes	X	X

Bryconops giacopinii	X	X
Hoplias malabaricus	X	0
Cyprinodontiformes	X	X
Anablepsoides cf. tessellatus	X	X
Perciformes	X	X
Aequidens tetramerus	X	X
Siluriforme	X	X
Callichthys callicthys	X	0
Rhamdia cf. quelen	0	X

ANEXO 2 – CRITERIOS DE CONVERGENCIA DE GELMAN-RUBIN

En general, el criterio de Gelman-Rubin debe ser menor < 1.05 para indicar convergencia de las cadenas.

Para el modelo de época seca, tenemos que de 83 variables:

2 > 1.01

0 > 1.05

0 > 1.1

Para el modelo de la época de lluvias, de 75 variables:

3 > 1.01

0 > 1.05

0 > 1.1