

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**



**“EVALUACIÓN DE ALGUNOS MODELOS GENERALES DE  
ECOLOGÍA FLUVIAL BASADA EN LA ORGANIZACIÓN DE  
LOS MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS EN UNA  
CUENCA AMAZÓNICA”**

Presentada por:

**Eduardo Josué Oyague Passuni**

Tesis para optar por el título profesional de:

**BIÓLOGO**

Lima-Perú

2019

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“EVALUACIÓN DE ALGUNOS MODELOS GENERALES DE  
ECOLOGÍA FLUVIAL BASADA EN LA ORGANIZACIÓN  
DE LOS MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS EN  
UNA CUENCA AMAZÓNICA”**

Presentada por:

**Eduardo Josué Oyague Passuni**

Tesis para optar por el título profesional de:

**BIÓLOGO**

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

---

Dr. Edgar Sánchez Infantas  
PRESIDENTE

---

Mg.Sc. Clorinda Vergara Cobián  
MIEMBRO

---

Dra. Patricia Liliana Gil Kodaka  
MIEMBRO

---

Mg.Sc. Germán Arellano Cruz  
ASESOR

Este trabajo está dedicado a  
Carmen, Micaela y Mateo

## AGRADECIMIENTOS

La lista de personas e instituciones a las que debiera agradecer el haber podido concluir de manera apropiada (aunque algo tardía) esta aventura increíble que constituye elaborar una tesis, es grande, seguramente debo estar olvidando a algunos, pero esto no es premeditado, es solo producto de la cantidad de amigos que se atravesaron en mi camino en el momento oportuno y contribuyeron, con su participación directa o con su aliento, a la conclusión de este trabajo.

Inicio con el Museo de Entomología Klaus Raven Büller en la UNALM, donde desarrollé la primera fase del análisis de muestras. Como parte del personal del museo, debo citar de manera especial a mis queridos amigos Raúl Acosta, Julio Rivera y Silvia Castro, y a la jefa del Museo, la profesora Clorinda Vergara, quienes me acogieron en un excelente espacio de investigación desde muy temprano durante mi formación académica, especialmente Raúl, quien se convirtió en mi mentor en el conocimiento de los invertebrados acuáticos y una de las personas con mayor influencia en mi desarrollo profesional. A mi patrocinador, el profesor Germán Arellano, quien no solo se involucró y comprometió con un proyecto de tesis particular, sino que fue tremendamente importante para su conclusión. A Silvia Alvarado, quien me animó a enviar el proyecto de investigación (una versión muy primitiva de lo que se presenta en este documento) a un concurso de becas financiado por la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA). A ACCA como institución, por haber financiado la fase de campo de la tesis en la Concesión que ellos administran en la cuenca del Río Los Amigos, y al personal de ACCA por su colaboración entusiasta, en particular el Dr. Nigel Pitman, entonces Director Científico de la ONG, quien apoyó de manera decidida el desarrollo del trabajo, y a Wilbert Concha, Promotor de la concesión y una de las personas con mayor y mejor conocimiento de la cuenca. A todas las personas que, estando cerca, me ayudaron a avanzar en el desarrollo de este trabajo: Dino, Juan Pablo, Mariajosé, mis queridos amigos de la división de Limnología de CORBIDI, Lucía, Sarita, Lizbeth, Gabriel, Helen, Gabriella, Javier y (obviamente) Adrián, mi querido Padawan. Mis amigos y compañeros de trabajo en Knight Piésold, algunos de los cuales, especialmente Edgardo Enríquez, revisaron tanto el proyecto de tesis como esta versión final y me motivaron constantemente a concluirlo. Por último los más importantes, mi familia: Mateo, Micaela, Carmen, Mónica, Mario y Luciano.

# ÍNDICE GENERAL

<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA</b>	<b>3</b>
2.1. El Concepto de Continuidad del Río (Vannote <i>et al.</i> , 1980)	3
2.2. El Concepto de Pulsos de Inundación (Junk <i>et al.</i> , 1989)	6
2.3. El Modelo de Productividad Ribereña (Thorp y Delong, 1994)	7
2.4. Otros Conceptos Importantes en Ecología Fluvial	8
2.5. Importancia de los macroinvertebrados bentónicos (MIB)	10
2.6. MIB en estudios referidos a modelos generales de ecología fluvial	11
2.7. Uso de MIB en estudios de ecología fluvial en el Perú	13
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>16</b>
3.1. Definiciones operacionales	16
3.2. Área de estudio	17
3.3. Estaciones de muestreo	19
3.4. Estacionalidad	23
3.5. Comunidad objetivo y muestra	23
3.6. Instrumentos de colecta de datos	23
3.7. Procedimiento de análisis de datos	24
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	<b>26</b>
4.1. Variables de calidad de aguas	26
4.1.1. Temperatura	26
4.1.2. Potencial Hidrógeno (pH)	30
4.1.3. Conductividad eléctrica	33
4.1.4. Concentración de Oxígeno disuelto	36
4.1.5. Turbidez	38
4.1.6. Nitratos ( $\text{NO}_3^-$ )	41
4.2. Características físicas del hábitat	44
4.3. Riqueza de Macroinvertebrados bentónicos	46
4.3.1. Riqueza total y riqueza por temporada de evaluación	46
4.3.2. Riqueza específica por tipo de río y temporada	48
4.4. Abundancia de Macroinvertebrados bentónicos	52
4.4.1. Abundancia por tipo de río y temporada	52
4.4.2. Patrones de dominancia por grupo trófico	57
4.5. Segregación basada en abundancia de organismos	70
4.5.1. Segregación en base a abundancia por morfoespecies	72

4.5.2. Segregación en base a grupos tróficos . . . . .	75
4.6. Biomasa de macroinvertebrados bentónicos . . . . .	83
4.6.1. Biomasa por tipo de río y temporada . . . . .	83
4.6.2. Análisis estadístico de la variabilidad en biomasa . . . . .	94
4.7. Relación con las variables ambientales . . . . .	105
4.7.1. Morfoespecies, abundancia y biomasa versus variables ambientales	105
4.7.2. Grupo trófico, abundancia y biomasa vs. variables ambientales .	108
<b>V. CONCLUSIONES . . . . .</b>	<b>113</b>
<b>VI. RECOMENDACIONES . . . . .</b>	<b>115</b>
<b>VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS . . . . .</b>	<b>116</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Grupos tróficos (GT) . . . . .	17
Tabla 2.	Ubicación de las estaciones de muestreo . . . . .	20
Tabla 3.	Valores de temperatura . . . . .	28
Tabla 4.	Valores de pH . . . . .	31
Tabla 5.	Conductividad eléctrica . . . . .	34
Tabla 6.	Concentración de Oxígeno disuelto . . . . .	36
Tabla 7.	Valores de turbidez . . . . .	39
Tabla 8.	Concentración de Nitratos . . . . .	42
Tabla 9.	Calidad de hábitat . . . . .	44
Tabla 10.	Riqueza total . . . . .	47
Tabla 11.	Riqueza acumulada . . . . .	48
Tabla 12.	Análisis de variancia. Valores de riqueza (S) . . . . .	51
Tabla 13.	Prueba por pares de Tukey. Valores de riqueza (S) . . . . .	52
Tabla 14.	Análisis de Variancia. Valores de abundancia (N) . . . . .	55
Tabla 15.	Prueba por pares de Tukey. Río los Amigos (N) . . . . .	56
Tabla 16.	Prueba por pares de Tukey. Río Amiguillos (N) . . . . .	57
Tabla 17.	Prueba por pares de Tukey. Quebrada Mapa (N) . . . . .	57
Tabla 18.	Abundancia por grupo trófico, temporada 1 . . . . .	59
Tabla 19.	Abundancia por grupo trófico, temporada 2 . . . . .	62
Tabla 20.	Abundancia por grupo trófico, temporada 3 . . . . .	65
Tabla 21.	Abundancia por grupo trófico, temporada 4 . . . . .	69
Tabla 22.	Análisis PERMANOVA . . . . .	98
Tabla 23.	Suma de cuadrados, Procrustes . . . . .	98
Tabla 24.	ACC abundancia/morfoespecie vs. variables ambientales (cor) . . . . .	106
Tabla 25.	ACC biomasa/morfoespecie vs. variables ambientales (cor) . . . . .	107
Tabla 26.	ACC abundancia/GT vs. variables ambientales (cor) . . . . .	109
Tabla 27.	ACC biomasa/GT vs. variables ambientales (cor) . . . . .	111

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Representación del concepto del río continuo . . . . .	5
Figura 2.	Representación del modelo generalizado . . . . .	9
Figura 3.	Fisiografía de la cuenca Los Amigos . . . . .	19
Figura 4.	Ubicación de las estaciones de muestreo . . . . .	22
Figura 5.	Valores de temperatura . . . . .	29
Figura 6.	Valores de pH . . . . .	32
Figura 7.	Conductividad eléctrica . . . . .	35
Figura 8.	Concentración de Oxígeno disuelto . . . . .	37
Figura 9.	Valores de turbidez . . . . .	40
Figura 10.	Concentración de Nitratos . . . . .	43
Figura 11.	Calidad de hábitat . . . . .	45
Figura 12.	Riqueza (S) por río y temporada . . . . .	49
Figura 13.	Dispersión en los valores de riqueza por temporada y río . . . . .	50
Figura 14.	Abundancia (N) por río y temporada . . . . .	53
Figura 15.	Dispersión en los valores de abundancia por temporada y río . . . . .	54
Figura 16.	Abundancia por grupo trófico, temporada 1 . . . . .	60
Figura 17.	Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 1 . . . . .	61
Figura 18.	Abundancia por grupo trófico, temporada 2 . . . . .	63
Figura 19.	Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 2 . . . . .	64
Figura 20.	Abundancia por grupo trófico, temporada 3 . . . . .	66
Figura 21.	Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 3 . . . . .	67
Figura 22.	Abundancia por grupo trófico, temporada 4 . . . . .	68
Figura 23.	Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 4 . . . . .	70
Figura 24.	NMDS, abundancia de morfoespecies vs. orden del río . . . . .	71
Figura 25.	ANOSIM (orden del río) . . . . .	72
Figura 26.	NMDS, abundancia vs. río y temporada . . . . .	73
Figura 27.	ANOSIM, abundancia vs. río y temporada . . . . .	74
Figura 28.	NMDS, abundancia por grupo trófico (GT) . . . . .	76
Figura 29.	NMDS, abundancia GT vs. orden del río . . . . .	77
Figura 30.	ANOSIM, abundancia GT vs. orden de río . . . . .	78
Figura 31.	NMDS, tres grupos por tipo de río y temporada . . . . .	79
Figura 32.	ANOSIM (tipo de río y temporada) . . . . .	80
Figura 33.	Biomasa por estación y grupo trófico, temporadas 1-4 . . . . .	82
Figura 34.	Biomasa por grupo trófico, temporada 1 . . . . .	84
Figura 35.	Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 1 . . . . .	85
Figura 36.	Biomasa por grupo trófico, temporada 2 . . . . .	86

Figura 37.	Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 2 . . . . .	87
Figura 38.	Biomasa por grupo trófico, temporada 3 . . . . .	89
Figura 39.	Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 3 . . . . .	90
Figura 40.	Biomasa por grupo trófico, temporada 4 . . . . .	92
Figura 41.	Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 4 . . . . .	93
Figura 42.	NMDS en base a los datos de biomasa por grupo trófico . . . . .	95
Figura 43.	NMDS en base a los datos de biomasa corregida . . . . .	96
Figura 44.	ANOSIM en base a los datos de biomasa corregida . . . . .	97
Figura 45.	Análisis procrustes, temporada 1 vs. temporada 2 . . . . .	99
Figura 46.	Análisis procrustes, temporada 1 vs. temporada 3 . . . . .	100
Figura 47.	Análisis procrustes, temporada 1 vs. temporada 4 . . . . .	101
Figura 48.	Análisis procrustes, temporada 2 vs. temporada 3 . . . . .	102
Figura 49.	Análisis procrustes, temporada 2 vs. temporada 4 . . . . .	103
Figura 50.	Análisis procrustes, temporada 3 vs. temporada 4 . . . . .	104
Figura 51.	ACC, abundancia por morfoespecie vs. variables ambientales . .	106
Figura 52.	ACC, biomasa por morfoespecie vs. variables ambientales . . . .	108
Figura 53.	ACC, abundancia por GT vs. variables ambientales . . . . .	110
Figura 54.	ACC, biomasa por GT vs. variables ambientales . . . . .	112

## RESUMEN

Los ‘paradigmas generales’ de ecología fluvial son importantes para entender, desde una perspectiva determinista, el comportamiento de la comunidad acuática, dichos conceptos se basan en atributos espaciales como la zonación, la conectividad, temperatura, dependencia de materiales alóctonos o autóctonos, etc., y su relación con la comunidad presente en el río. En este trabajo se evalúa la habilidad de algunas de estas teorías generales, en particular el concepto de continuidad del río (CCR, Vannote *et al.*, 1980) y el de pulsos de inundación (Junk *et al.*, 1989), para predecir la organización trófica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, y su variabilidad en el espacio y el tiempo. La investigación fue desarrollada en la cuenca de Los Amigos (Región Madre de Dios, Amazonía Sur del Perú), en base a datos de macroinvertebrados bentónicos colectados en 20 estaciones a lo largo de un continuo fluvial. Los resultados muestran tendencias relativamente claras, que parecen ajustarse, dependiendo de la ubicación o tramo del río y la temporada, con los dos conceptos principales. En las quebradas menores, la comunidad es relativamente estable, los colectores y trituradores tienden a ser dominantes tanto en abundancia como biomasa (respectivamente) durante todas las temporadas. En los ríos mayores, los patrones son más variables, durante la época seca y los períodos transicionales la relación de abundancia entre colectores y trituradores favorece marcadamente a los primeros, y cuando el análisis se hace en base a la biomasa dicha predominancia permanece pero de manera más atenuada, durante la época de inundaciones el ensamblaje experimenta un cambio notable en composición en aquellos ambientes que tienen un llano aluvial activo debido a la presencia de nuevos hábitats disponibles. Los patrones observados, indicarían que el CCR predice bastante bien el comportamiento de la comunidad en los ríos menores, mientras que los ríos medianos y mayores funcionan -más o menos- como predice el CCR durante la temporada seca y las fases transicionales, mientras que durante la época de aguas altas el pulso de inundación (Junk *et al.*, 1989) modifica la comunidad en aquellos ambientes que cuentan con un llano aluvial activo.

**Palabras clave:** ecología fluvial, ríos Neotropicales, macroinvertebrados bentónicos, conceptos generales, río continuo, pulsos de inundación

## ABSTRACT

The 'general paradigms' in fluvial ecology, are a series of fundamental theories to understand, from a deterministic perspective, the aquatic community organization and variability, those concepts are based on spatial attributes as the zonation, connectivity, temperature, allochthonous or autochthonous materials dependency, etc. This work assessed the accuracy of some of those general theories, particularly the River Continuum Concept (RCC, Vannote *et al.*, 1980) and the Flood Pulse Concept (Junk *et al.*, 1989), to predict the trophic organization of the benthic invertebrates assemblage, and its spatial-temporal variability. This research was developed in Los Amigos Basin (Madre de Dios Region, Southern Peruvian Amazon), based on the benthic invertebrates collected at 20 sites along a fluvial continuum. The results shows some relatively clear tendencies adjusted to both theories (depending on the location and season). In the smaller streams, the community is more stable, dominated by collectors and shredders, both in abundance and biomass, all the seasons. On larger rivers, the variability is more noticeable: in the dry season and the transition periods, the abundance ratio between collectors and shredders is markedly superior to unit (that means the collectors are more abundant), but this dominance is lower in terms of biomass. In the rainy season the assemblages varies on those places with an active floodplain, that is possible because the presence of new available habitats. The results indicates that the River Continuum Concept has enough accuracy to predict the composition and variability of the assemblage at small streams all the year, and in large rivers during the dry season and transitional periods, but -if the river has an active floodplain- the change in the community composition is more likely predicted by the Flood Pulse Concept.

**Key words:** fluvial ecology, Neotropical rivers, benthic invertebrates, general concepts, river continuum, flood pulses

# I. INTRODUCCIÓN

Las teorías ecológicas sobre el funcionamiento general de ríos son importantes para comprender la naturaleza del ordenamiento de la comunidad acuática en este tipo de ambientes, incluyendo su dinámica espacial y temporal y el origen de los recursos disponibles, esto último determina la composición predominante de la comunidad y la tasa de recambio en organismos usuarios. Todos estos son factores que se pueden predecir, al menos de manera general, en función a la combinación de características físicas del ambiente fluvial, como: orden del río, fisiografía de la cuenca, tipo de flujo predominante, caudal, ancho medio del canal principal, etc. (Wetzel, 2001; Allan y Castillo, 2007).

Considerando que los ríos y quebradas son fuertemente dependientes del entorno y que (según Lampert y Sommer, 2007), dicha dependencia determina que no constituyan ecosistemas en sentido estricto, sino hábitats particulares en medio de un entorno mucho más autosuficiente como la cuenca (la cual por tanto, constituye una mejor aproximación al concepto funcional de ‘ecosistema’), toda aproximación teórica sobre la posible composición, estructura y variabilidad de la comunidad acuática fluvial, debe considerar la influencia del entorno y su variación espacio-temporal. Desde la perspectiva de los estados estables, ésta dependencia conduce a que los ríos sean considerados ambientes frágiles, que pueden verse alterados rápidamente en función de actividades diversas tanto en el área vecina, como sobre el propio cauce, y que además constituyan potenciales vías de ‘exportación’ del impacto generado, pero dichas modificaciones pueden ser revertidas con relativa sencillez y el sistema puede retornar a su estado basal rápidamente, en tanto el agente de presión deje de ejercer su influencia (Dent *et al.*, 2002).

Otro elemento que determina la estructura y composición de la comunidad acuática en hábitats fluviales, es el comportamiento hidrológico y su variabilidad estacional. A diferencia de ambientes marinos o lacustres, la comunidad en ambientes fluviales está adaptada a la unidireccionalidad del flujo y su turbulencia, limitante biofísica que obliga a desarrollar estrategias para permanecer en un entorno amistoso, pero también factor importante en la provisión de recursos en diferentes niveles de procesamiento, provenientes de sectores más elevados de la cuenca (Vannote *et al.*, 1980; Thorp y Delong, 1994) o del entorno vecino inmediato (Sedell *et al.*, 1989; Junk *et al.*, 1989).

Según Karr y Chu (1997), las características de la comunidad acuática, su estructura y el ajuste a condiciones de referencia, constituyen uno de los mejores indicadores del estado ecológico de un ambiente fluvial, debido a que suele contener información histórica muy valiosa, relacionada con demoras de respuesta y/o patrones de reocupación largos, a diferencia de las variables fisicoquímicas de calidad de aguas, que constituyen a menudo ‘fotografías’ del estado actual y no suelen considerar interacción o sinergia (en los estándares nacionales de calidad de aguas -ECAagua- p.ej.). Sin embargo es importante recordar que las variables fisicoquímicas son numéricamente más precisas que los bioindicadores cuando identifican alguna perturbación, por tanto es importante contemplar un enfoque mixto.

En el escenario descrito, resulta importante conocer cual es la composición esperable de la comunidad de organismos acuáticos, y si dicha comunidad en condiciones de referencia tiene patrones de variación predecibles o sigue tendencias aleatorias. Predecir en función al tiempo y el espacio, las características de la comunidad biológica resulta una tarea compleja, si se tiene en cuenta la abundancia de factores estocásticos que gobiernan los procesos ecológicos, sin embargo, eventualmente se pueden identificar algunas tendencias generales, determinadas por factores del entorno.

El objetivo principal de esta tesis, consiste en evaluar, en base a los macroinvertebrados bentónicos, la aplicabilidad y el ajuste predictivo de diferentes teorías generales de ecología fluvial en un río Amazónico. Específicamente, consiste en determinar mediante el análisis de datos empíricos (composición, estructura, abundancia o biomasa) si el ordenamiento del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos, presenta un patrón aleatorio o es predecible, considerando tanto su variabilidad espacial como temporal.

Algunos objetivos secundarios que contribuyen a conseguir el objetivo principal, son los siguientes:

- Identificar, entre las variables ambientales registradas, aquellas que tengan mayor influencia en el ordenamiento de la comunidad y su variabilidad espacio-temporal
- Determinar si los factores ambientales más influyente, presentan un gradiente asociado a factores geográficos (posición en la cuenca, fisiografía, etc.)
- Identificar y explicar posibles divergencias entre la organización predicha por los modelos conceptuales, y los datos registrados en campo

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

Como se ha explicado en la sección introductoria, en este trabajo de investigación se plantea evaluar si la composición (y otros atributos comunitarios) del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos, es predecible en función a una serie de características del hábitat fluvial en un sistema hidrográfico de la Amazonía del sur del Perú, tal como se plantea en una serie de modelos generales en ecología de ríos. A continuación se citan y describen algunos de dichos modelos, y se discute la importancia de los macroinvertebrados bentónicos como organismos indicadores útiles para esta evaluación.

### 2.1. El Concepto de Continuidad del Río (Vannote *et al.*, 1980)

La más antigua y fundamental de las grandes teorías de Ecología Fluvial es el Concepto de Continuidad del Río (CCR: Vannote *et al.*, 1980), este modelo sugiere que, en condiciones naturales, los ríos presentan una comunidad que va modificándose conforme la dimensión fluvial se incrementa, estando constituida en cada nivel por aquellos organismos que puedan aprovechar de manera óptima los recursos disponibles.

En el planteamiento original del CCR se tienen tres (3) sectores típicos del sistema fluvial:

- Las cabeceras, que comprenden ríos de primer, segundo en incluso tercer orden (establecidos según el método de Horton-Strahler), en los que el canal estrecho y la presencia de vegetación circundante, reduce la incidencia solar sobre el sustrato, lo que a su vez disminuye la tasa de productividad primaria del medio, sin embargo el aporte de materia y energía es relativamente alto, debido al material alóctono constituido por restos vegetales provenientes del bosque (hojas, ramas y restos de troncos). Siendo la mayor parte de los recursos disponibles en este tipo de ambientes materia orgánica gruesa (Coarse Particulate Organic Matter, CPOM), la comunidad debería estar dominada por organismos que tengan la capacidad de coleccionar y triturar estos recursos. En este tipo de ambientes el ratio Productividad entre Respiración ( $P/R$ ) tiende a ser inferior a la unidad (1,00).

- Los ríos de cuenca media, de órdenes tercero a sexto, suelen discurrir por sectores de pendiente media a alta, donde el substrato predominante son rocas (guijarros, cantos rodados, rocas mayores o roca madre) y tienden a presentar aguas claras a ligeramente turbias, con un cauce lo suficientemente amplio como para que no existan interferencias sustanciales al ingreso de luz, por lo que el desarrollo de productores primarios es intensivo, convirtiéndose éstos en el principal recurso disponible para toda la comunidad, superando en importancia a la materia orgánica gruesa (CPOM) proveniente de los terrenos circundantes o la materia orgánica fina (Fine Particulate Organic Matter, FPOM) proveniente de los restos del procesamiento desarrollado en la cuenca alta. Con estas condiciones los ensamblajes de organismos consumidores (heteótrofos) presentan una mayor participación relativa por parte de hervíboros, especialmente raspadores (ramoneadores). En las condiciones descritas, los tramos medios del sistema fluvial tenderían a presentar una dominancia relativa de la Productividad sobre la Respiración, por lo que el ratio  $P/R$  se ubicaría por encima de la unidad (1,00).
- Los tramos de gran río en cuenca baja, comprenden los órdenes seis (parcialmente), siete y mayores. En estos tramos el canal fluvial discurre por sectores de muy poca pendiente, debido a lo cual su naturaleza es fundamentalmente deposicional, el substrato está constituido predominantemente por fracciones pequeñas como grava, arena o limo, que no configuran un espacio de sujeción óptimo para el perifiton, además el agua contiene una gran cantidad de sólidos en suspensión, lo que limita la penetración de luz solar, estos dos factores reducen la productividad primaria, y considerando que un río de estas dimensiones suele presentar un ancho de cauce muy grande, el aporte de material alóctono se torna limitado, por lo que la principal fuente de recursos ricos en carbono lo constituiría la materia orgánica fina, proveniente del procesamiento funcional desarrollado en los sectores alto y medio de la cuenca. Considerando las fuentes de recursos disponibles, en este tipo de ríos los ensamblajes de organismos heterótrofos estarían estructurados a partir de un grupo dominante compuesto por colectores-filtradores y detritívoros. Nuevamente, en la cuenca baja el ratio  $P/R$  se torna inferior a la unidad (1,00) puesto que el nivel de productividad primaria tendería a ser inferior a la tasa respiratoria.

En la figura 1 se presenta un esquema que explica lo planteado por el CCR, identificando las zonas de procesamiento trófico ( $1,00 < P/R < 1,00$ ), relacionándolas con el orden del río, la cobertura vegetal y los macroinvertebrados bentónicos.

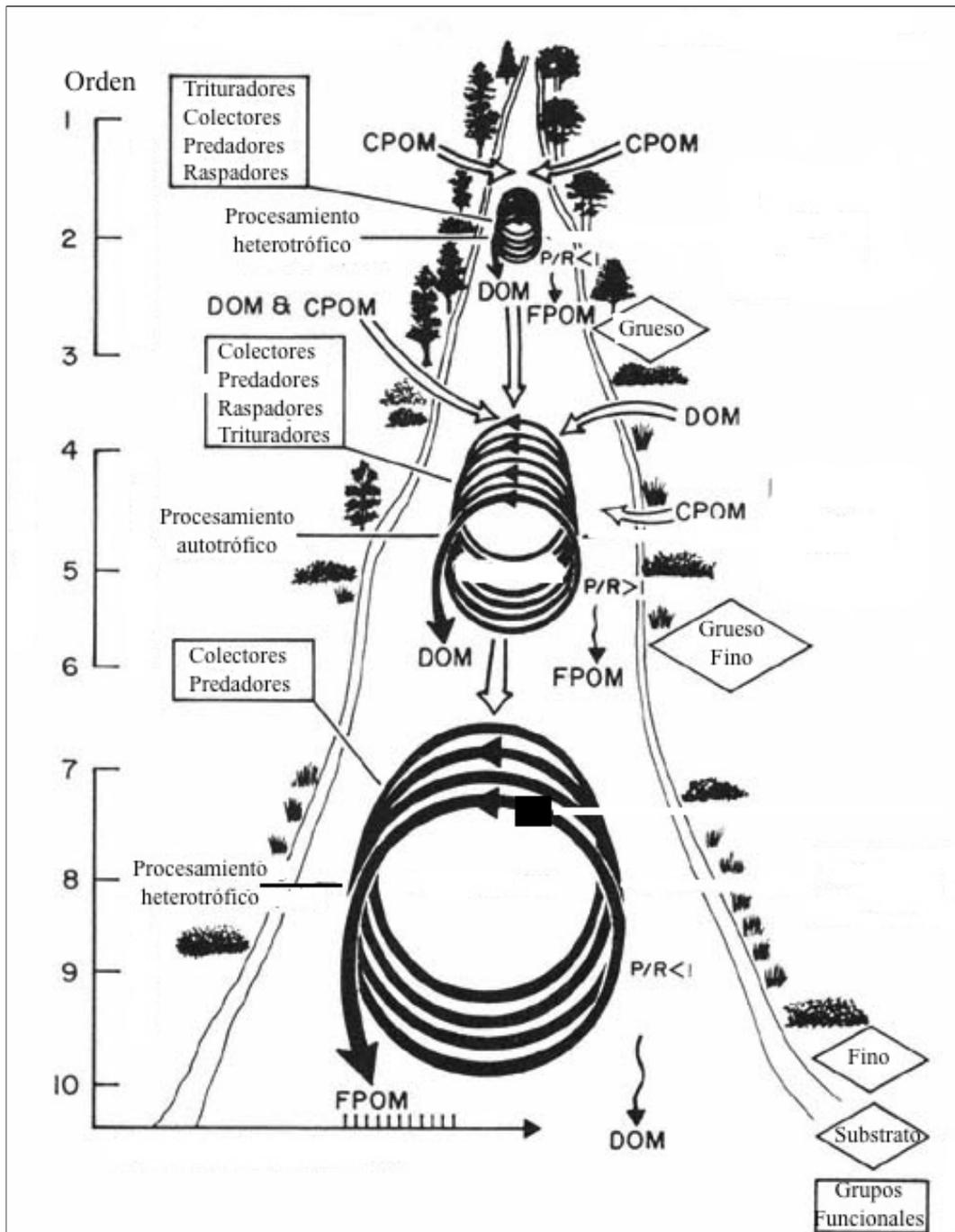


Figura 1: Representación del concepto del río continuo  
 FUENTE: Modificado a partir de Bottorff y Knight (1996)

El Concepto de Continuidad del Río, constituye un primer ensayo importante en la búsqueda de explicaciones deterministas sobre el funcionamiento y organización de los hábitats fluviales y sus dinámica en función al sector de la cuenca o tamaño del cauce, pero existen numerosos procesos y condiciones que no pueden ser explicados por el modelo, como por ejemplo (Statzner y Higler, 1985; Johnson *et al.*, 1995):

- El orden del río, establecido según el método de Horton-Strahler, no es neces-

riamente la mejor aproximación a la dimensión real del río, puesto que no incluye ninguna información referida al caudal, así se tiene que un río de orden tres (3) en un ecosistema árido, puede tener una dimensión efectiva mucho menor que un río del mismo orden en un bosque tropical lluvioso.

- El modelo no se ajusta de manera precisa a sistemas fluviales que se desarrollan en su totalidad en llanos bajos.
- El modelo no predice de manera clara el comportamiento de sistemas fluviales cuyas cabeceras se ubiquen por encima de la línea arbórea (tree-line) (como la mayoría de ríos con origen Andino).

Pero, a pesar de sus falencias, el CCR es hasta la actualidad un modelo de referencia, que permite hacer una primera aproximación al funcionamiento natural del río y, con algunas modificaciones específicas o su aplicación en sectores determinados, a menudo genera respuestas aceptables sobre la naturaleza de los sistemas fluviales y su dinámica espacio-temporal (Sedell *et al.*, 1989; Montgomery, 1999; Maiolini y Bruno, 2007; Lujan *et al.*, 2013).

## **2.2. El Concepto de Pulsos de Inundación (Junk *et al.*, 1989)**

Considerando algunas de las falencias que presenta en CCR, especialmente al predecir la composición de la comunidad biológica y el origen de los recursos en grandes ríos tropicales con llanos inundables, en 1989 Junk *et al.* proponen una nueva teoría: el Concepto de los Pulsos de Inundación (Flood Pulse Concept, FPC).

El fenómeno estacional de inundaciones que ocurre en la cuenca baja de grandes ríos alrededor del mundo, constituye uno de los elementos fundamentales en la dinámica ecosistémica, e impacta en la comunidad fluvial ofreciendo nuevos hábitats en el inicio y durante el período de duración del evento, y proveyendo al cauce de recursos que son arrastrados durante la fase de retorno de las aguas hacia el cauce habitual (vaciante).

Así, Junk *et al.* plantean que, en zonas del río con presencia de un llano estacionalmente inundable, la provisión principal de carbono orgánico puede presentar una variación temporal en su naturaleza: según el CCR en este tipo de ríos el carbono orgánico disponible se presenta como materia orgánica fina (FPOM) producto de los procesos funcionales desarrollados en los sectores alto y medio de la cuenca, sin embargo suele apreciarse una mayor disponibilidad de materia orgánica gruesa (CPOM) durante la fase de inundación y por un período posterior al inicio de la vaciante, esta materia orgánica gruesa proviene del nuevo hábitat ofrecido: el bosque inundado.

El período durante el cual estos recursos se encuentran disponibles, así como la cantidad aportada, dependen de una serie de atributos propios del pulso de inundación (Bayley, 1995; Neiff, 1999):

- La frecuencia de la inundación.
- La intensidad o extensión de la inundación, factor que varía de año a año, en función a los caudales alcanzados en cada período temporal.
- La amplitud o duración del fenómeno.

### **2.3. El Modelo de Productividad Ribereña (Thorp y Delong, 1994)**

El Modelo de Productividad Ribereña (MPR: Thorp y Delong, 1994), apunta a la importancia de la productividad primaria asociada al propio canal fluvial, en ríos medios y mayores con aguas altamente turbias de flujo laminar y sin llano inundable (cauce acotado, con terrazas altas).

En la naturaleza, hay ríos que discurren por cauces con pendiente baja a media-baja, por lo que el flujo tiende a ser laminar o cuasi-laminar (Dingman, 2009), arrastrando gran cantidad de sólidos suspendidos (alta turbidez) y a través de zonas con un relieve altamente disectado, lo que determina la existencia de terrazas altas, no contando con llanos inundables. Con estas condiciones, la cuenca media-baja y baja del río, solo dependería de la materia orgánica fina previamente procesada en los sectores más altos de la cuenca y de un aporte menor de materia orgánica gruesa en forma de material alóctono proveniente de las orillas cercanas, en consecuencia el río solo tendría la capacidad para sostener a una comunidad pequeña, con una biomasa menor, compuesta fundamentalmente por aquello que el CCR considera debe dominar la comunidad en grandes ríos de cuenca baja: detritívoros y colectores-filtradores. Sin embargo, existen numerosos ambientes fluviales alrededor del mundo, que presentan las características físicas citadas, pero en los cuales se desarrolla una comunidad rica, diversa y con una alta biomasa, esto se explicaría fundamentalmente debido a un incremento relativo en la importancia del fitoplancton, lo cual estaría a su vez relacionado con la existencia de un flujo laminar (normalmente asociado a una corriente lenta o relativamente lenta) y la alta disponibilidad de nutrientes en forma inorgánica (principalmente N y P) como parte de los sólidos suspendidos.

La trascendencia del fitoplancton como elemento fundamental en el ciclo de materia y energía en grandes ríos ha sido identificada tanto en aquellos que presentan cauces fluviales acotados y por lo tanto carecen de llano estacionalmente inundable, como

en ríos con presencia de un llano inundable importante, pero que también presentan un flujo laminar relativamente lento y alta disponibilidad de nutrientes en su forma inorgánica (Hamilton *et al.*, 1992; Zalocar de Domitrovic *et al.*, 2007; Mortillaro *et al.*, 2012).

## 2.4. Otros Conceptos Importantes en Ecología Fluvial

Otros conceptos importantes que permiten entender de forma adecuada la ecología fluvial, y proveen herramientas para predecir, al menos de manera general, cual sería la composición de la comunidad acuática en un sistema de referencia son:

- La Hipótesis de la Perturbación Intermedia, propuesta por Connell (1978), pero cuyos orígenes pueden ser rastreados hasta Hutchinson (1953). Se basa en el argumento de que las comunidades ecológicas rara vez alcanzan un estado de equilibrio (o siempre se encuentran en un estado de ‘equilibrio dinámico’), debido a que suceden fenómenos de perturbación que eliminan o modifican la estructura de la comunidad. Según Ward y Stanford (1982) y Townsend *et al.* (1997), los eventos de perturbación media, son el principal agente determinante para la biodiversidad y la dinámica de refugio-sumidero que domina la ecología fluvial.
- En 1983 Ward y Stanford proponen el Concepto de Discontinuidad Serial, opuesto al planteado por Vannote *et al.* con el CCR. Este predice las respuestas del hábitat fluvial a la regulación ejercida por obras hidráulicas diversas (represas, derivaciones, etc.), pero que tienen como resultado común la alteración hidrológica e hidráulica del sistema. El planteamiento central es que las interrupciones del flujo debidas a la instalación de obras humanas, generan una modificación discontinua (en oposición al reemplazo continuo planteado en el CCR) de la comunidad acuática, y esta recupera, al menos parcialmente, su composición natural en función a una variable denominada *distancia de discontinuidad*. En una revisión posterior del modelo (Stanford y Ward, 2001) se comparan las predicciones realizadas en base al Concepto de Discontinuidad Serial con datos empíricos obtenidos en nueve (9) ríos alrededor del mundo, encontrando respuestas bastante precisas en aquellos que no presentaran otras fuentes de perturbación afectando al tramo correspondiente a la distancia de discontinuidad.
- El Modelo del Ecosistema Telescópico (Fisher *et al.*, 1998) incorpora una serie de subsistemas que conforman el río propiamente dicho: el canal fluvial, la zona hiporreica inmediata y directamente conectada, la zona parafluvial (cauce potencial) y el bosque ribereño, todos estos reciben agua y nutrientes desde la cuenca completa, reteniendo e intercambiando entre ellos estos nutrientes de acuerdo a la dinámica del ciclo hidrológico.

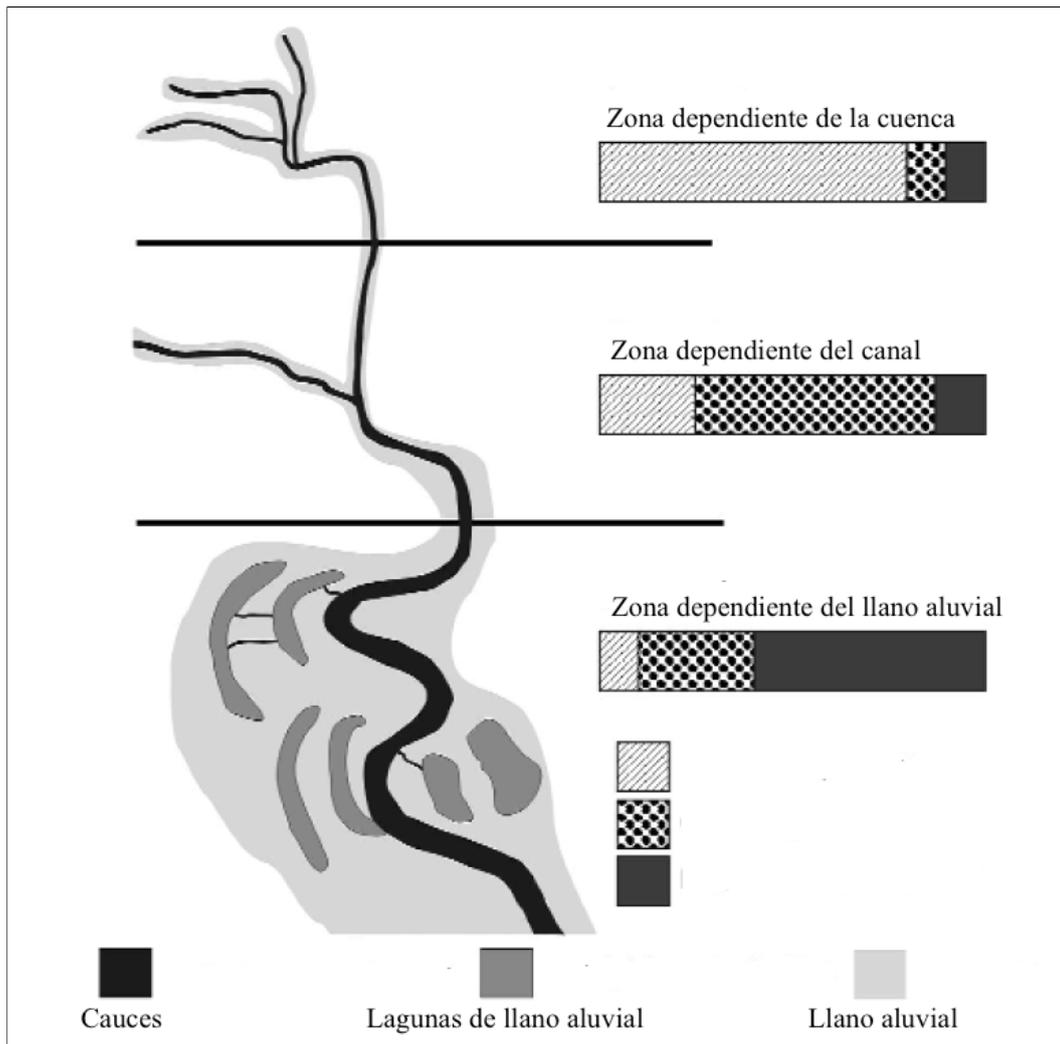


Figura 2: Representación del modelo generalizado  
FUENTE: Modificado a partir de Junk y Wantzen, 2004

Junk y Wantzen (2004) proponen que la mayoría de los sistemas fluviales en el mundo se ajustan a un régimen mixto en cuanto a la importancia de diferentes factores como fuentes de carbono: (i) en las cabeceras de la mayoría de los ríos del mundo, la principal fuente de carbono que sostiene a la comunidad biológica y su biomasa es la propia cuenca (catchment zone), (ii) en los ríos de cuenca media o baja, sin llano inundable o con llano inundable muy pequeño, el carbono se originaría primordialmente en el canal (channel zone), ya fuera por actividad del perifiton en ríos de aguas claras y turbulentas (tal como lo propone el CCR), o producido por el fitoplancton en ríos turbios y de flujo laminar (como plantea el MPR), finalmente (iii) en los grandes ríos de cuenca baja, con pulsos de inundación, es el llano inundable la principal fuente de carbono, aunque durante la época de aguas bajas el aporte relativo de por parte del fitoplancton se incrementa. En la figura 2 se presenta un esquema en el que se explica el modelo general propuesto por Junk y Wantzen (2004), resaltando las zonas del río que serían dependientes de la cuenca, del propio cauce y del llano aluvial.

## 2.5. Importancia de los macroinvertebrados bentónicos (MIB)

Ampliamente utilizados como bioindicadores, los macroinvertebrados bentónicos constituyen un ensamblaje importante dentro de la comunidad hidrobiológica, compuesto por numerosos Taxa con diversas adaptaciones funcionales y fisiológicas, por lo que ocupan diferentes nichos tróficos dentro de la organización funcional del hábitat fluvial, desde consumidores primarios (hervíboros), diferentes categorías de consumidores secundarios (predadores) y descomponedores, representan un resumen ideal de los diferentes roles que un grupo de organismos pueden asumir dentro de la comunidad.

Según Rosenberg y Resh (1993), los macroinvertebrados bentónicos presentan una serie de características que los hacen un excelente grupo objetivo en programas de estudio en ecología fluvial:

- Son organismos con relativa escasa movilidad, por lo que suelen ser residentes del hábitat en el que se los colecta, por tanto la composición del ensamblaje corresponderá a las condiciones ambientales en el lugar de estudio, y no de lugares ubicados en la misma cuenca pero a distancias no determinables (como sucede con el plancton por su naturaleza derivante p.ej.).
- Las técnicas de muestreo, especialmente en ríos y quebradas, son sencillas y de fácil aprendizaje.
- La sistemática e historia natural de la mayoría de los grupos es conocida, en el caso de organismos Neotropicales al menos hasta el nivel de género (Fernez y Domuez, 2001; Heckman, 2001, 2002, 2003, 2006, 2008; Domuez *et al.*, 2004; Domuez y Fernez, 2009), lo que asegura un alto nivel de homogeneidad en cuanto a comportamiento trófico y adaptación a condiciones ambientales.

Compuestos generalmente por tres o cuatro Phyla de organismos: Platyhelminthes, Annelida, Mollusca y Arthropoda, en la mayoría de los ambientes acuáticos continentales alrededor del mundo, los artrópodos constituyen el grupo dominante, tanto en riqueza específica (número de especies representadas) como en abundancia. Larvas e inmaduros de diversos Órdenes de Insecta como Diptera, Coleoptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Hemiptera, Neuroptera y Odonata, y algunos adultos de Coleoptera y Hemiptera, suelen ser los principales componentes del ensamblaje, adicionalmente pueden registrarse Crustacea y Acari (Hauer y Resh, 2007).

Debido a su amplio y antiguo uso como indicadores de calidad ecológica (calidad de aguas, calidad ambiental, calidad de hábitat) en ambientes fluviales (Kolkwitz y Mars-son, 1909; Welch, 1952; Margalef, 1983; Rosenberg y Resh, 1993), los macroinvertebrados bentónicos han recibido abundante atención y han sido objeto de numerosos

estudios, existiendo en la actualidad herramientas apropiadas para la identificación taxonómica (Domuez y Fernez, 2009) y la determinación de categorías tróficas (Tomanova *et al.*, 2006) de estos organismos en la región Neotropical, y abundante información sobre relaciones morfométricas del tipo longitud-peso que permiten hacer estimaciones fiables de biomasa (Benke *et al.*, 1999; Miserendino, 2001).

## 2.6. MIB en estudios referidos a modelos generales de ecología fluvial

Como se ha indicado, los macroinvertebrados bentónicos, por una serie de características inherentes al grupo (múltiples grupos tróficos y categorías funcionales, ubicuidad, facilidad de colecta, sedentarismo, biología y taxonomía conocidas, etc.), constituyen un objeto de estudio ideal para investigación en ecología fluvial. Debido a ello existen un numero importante de estudios desarrollados en el contexto de los modelos generales de ecología fluvial, basados en patrones de distribución de riqueza, abundancia y biomasa de macroinvertebrados bentónicos, algunos ejemplos son citados a continuación:

- En el 2001, Melo y Froehlich estudiaron la riqueza de macroinvertebrados en 10 ríos y quebradas de diferentes tamaños en la cuenca del río Carmo en Brasil, específicamente se evaluaron dos predicciones derivadas del Concepto de Continuidad del Río: (i) dada una cuenca o subcuenca (sistema hidrográfico) los ríos o quebradas de tamaño medio (órdenes 3 a 4) presentan la mayor riqueza específica, y (ii) la estructura del ensamblaje es más estable durante la temporada seca que durante la temporada húmeda. Como resultados generales observaron que, los ríos o quebradas de mayor riqueza son de orden menor a lo predicho por el CCR, y no existirían diferencias sustanciales en la organización de la comunidad entre la época seca y la época húmeda.
- Greathouse y Pringle (2006) examinaron como el ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos en quebradas tropicales de Puerto Rico, se ajusta a las predicciones derivadas del concepto de continuidad del río. Se desarrollan algunos ajustes, como el uso del tamaño relativo de la cuenca como un indicador del tamaño del río y no el orden según el método de Horton-Strahler, puesto que en ríos insulares, el recorrido suele ser mucho más corto que en ríos continentales, y generalmente alcanzan el océano bastante pronto. Las predicciones del CCR con respecto a la ubicación y participación relativa de Raspadores, Trituradores y Predadores, se ajustan de manera bastante clara a los datos del estudio.
- Tomanova *et al.* (2006) evaluaron la estructura funcional del ensamblaje de macroinvertebrados en quebradas Neotropicales de Bolivia, a lo largo de una amplia gradiente altitudinal (4 300 a 1 120 msnm), con la intención de entender como

la altitud puede afectar los cambios longitudinales en grupos tróficos y riqueza predichos por el CCR. Las predicciones del modelo se ajustan pero de manera muy ligera cuando son analizadas en relación a un índice de gradiente longitudinal, pero al remover el efecto de la altitud (usando los residuales obtenidos de una regresión entre grupos tróficos y altitud) los patrones de cambio predichos se ajustan de manera mucho más precisa a los datos empíricos.

- Jiang *et al.*, (2011) analizaron datos provenientes de 43 locaciones en la cuenca del río Chishui (Sur-Oeste de China) con dos objetivos específicos: (i) evaluar el grado en el que los grupos funcionales de macroinvertebrados bentónicos corresponden a las predicciones del CCR, y (ii) determinar las relaciones entre variables ambientales y la estructura funcional del ensamblaje. Las predicciones del concepto con respecto a Raspadores y Trituradores se ajustan de manera bastante clara, pero no hay tendencias claras apreciables con respecto a Colectores-Filtradores o Predadores.
- En el 2000, Quinn *et al.*, publicaron un trabajo en el que se compara la respuesta de la comunidad de invertebrados acuáticos en humedales ribereños de la cuenca baja de dos ríos Australianos: Ovens y Murray, el primero de ellos en condición natural y el segundo regulado, encontrándose que el fenómeno estacional de inundación provee de una mayor variabilidad y riqueza a la comunidad de invertebrados acuáticos en el ambiente en condiciones naturales, mientras que en el sistema regulado las características del pulso de inundación se han modificado, reduciéndose su frecuencia e intensidad, por lo que la conexión entre el llano inundable y los humedales ribereños con el canal principal es menos regular, lo que determina una mayor presión sobre las poblaciones residentes y menor disponibilidad de recursos en el río.
- Drinkard *et al.* (2011) evaluaron los impactos del pulso de inundación sobre la comunidad vegetal y los invertebrados acuáticos en humedales ribereños de Ohio, encontrando diferencias muy ligeras (no significativas estadísticamente) en la composición del ensamblaje de invertebrados en el período de inundación y el período de vaciante, o entre dos años hidrológicos diferentes.

Entre los ejemplos citados, la mayor tiene como objetivo principal comprobar si alguna de las predicciones planteadas en base a los conceptos generales, se cumple en ríos de diferentes dimensiones y en diversos ecosistemas, los ejemplos citados se refieren a sistemas hidrográficos de diversos tipos en diferentes regiones del mundo, los cuales no necesariamente son similares al sistema hídrico en el que se desarrolla el presente trabajo, sin embargo sirven como referencia sobre los tipos de trabajo y las estrategias

que usan diferentes investigadores para afrontar las preguntas referidas a la habilidad predictiva de los conceptos generales más extendidos en ecología fluvial.

## 2.7. Uso de MIB en estudios de ecología fluvial en el Perú

En el Perú, el uso de los macroinvertebrados bentónicos como organismos objetivo en estudios de ecología fluvial, se viene desarrollando de manera gradual, conforme se incrementa el número de especialistas involucrados en este campo particular del conocimiento. Algunos trabajos recientes al respecto son citados a continuación:

- Acosta en el año 2009, desarrolla su tesis doctoral evaluando la distribución altitudinal de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en la cuenca Altoandina del río Cañete. Como parte de la tesis se analizan los patrones en la distribución espacial y temporal de los macroinvertebrados como efecto de las características hidroquímicas naturales del sistema hidrográfico, y perturbaciones generadas por diferentes actividades humanas como la agricultura, ocupación urbana y minería.
- También en el 2009, Acosta *et al.* publicaron una propuesta de protocolo para la evaluación de la Calidad Ecológica de los Ríos Altoandinos, el cual consta de una caracterización física del cauce fluvial (IHF), la descripción y análisis de la cobertura y composición del bosque ribereño (QBR-*And*) y la aplicación de un índice unimétrico de calidad de aguas (ABI), todo esto en base a datos colectado en ríos altoandinos de Ecuador y Perú.
- En el 2010 y 2011, Acosta y Prat publicaron dos trabajos referidos a la composición y ecología trófica del ensamblaje de invertebrados acuáticos en ambientes altoandinos (Chironomidae y Hyalellidae), fundamentalmente en base a datos obtenidos en la cuenca alta del río Cañete.
- En el 2011, Valcárcel desarrolló su tesis de grado sobre patrones de degradación de ambientes fluviales en la cuenca del río Uctubamba (Amazonas) en base al análisis de datos de macroinvertebrados bentónicos.
- Villamarín, en el 2012, publica su tesis doctoral sobre estructura y composición del ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos en ríos altoandinos del Perú y Ecuador.
- En el 2013, Lujan *et al.* publicaron un trabajo en el cual se evalúa la estructura de la comunidad acuática a través de un gradiente Andino-Amazónico en la cuenca del río Madre de Dios. en este trabajo se evalúan los patrones de reemplazo de organismos que conforman la comunidad hidrobiológica (peces, macroinvertebrados y microalgas) y se encuentran algunas relaciones con la organización predicha por el concepto del río continuo.

- En el 2013, Guevara sustentó una tesis de grado basada en la evaluación de los macroinvertebrados bentónicos presentes en bancos fluviales vegetados en quebradas contaminadas por minería aurífera en Madre de Dios.
- En el 2013, Villamarín *et al.* publicaron un artículo, derivado de la tesis del primer autor, en el cual se plantea un método de evaluación de calidad ambiental mediante la aplicación de un índice multimétrico: el IMEERA (Índice Multimétrico del Estado Ecológico de Ríos Altoandinos), en base a datos de macroinvertebrados bentónicos de Ecuador y Perú.
- En el 2014, Ríos-Touma *et al.* publicaron una revisión de los puntajes de sensibilidad a la polución por parte de las familias de macroinvertebrados bentónicos consideradas en el Índice Biótico Andino, en base a datos de macroinvertebrados bentónicos de Ecuador y Perú.
- También en el 2014, Pimentel presentó una tesis de grado en la que se evalúa la utilidad de tres métodos distintos para caracterizar la calidad ambiental en hábitats fluviales: los Estándares Nacionales de Calidad de Aguas (ECA-Agua), los índices bióticos basados en macroinvertebrados bentónicos y las aproximaciones basadas en manejo adaptativo (analizado esto último en base a datos de macroinvertebrados y calidad de aguas).

En la lista de trabajos presentada, la cual probablemente es inferior al número real de estudios desarrollados y publicados con respecto a la ecología fluvial y macroinvertebrados acuáticos en territorio nacional, hay dos factores predominantes: el trabajo se ha desarrollado preferentemente en ambientes andinos y por lo general los macroinvertebrados bentónicos son utilizados como indicadores de perturbación ecológica. Esto derivaría de una serie de características particulares como:

- El extendido uso de los macroinvertebrados bentónicos como indicadores biológicos en ambientes fluviales, el cual data desde principios del siglo XX (Kolkwitz y Marsson, 1909) con el desarrollo progresivo de gran cantidad de información sobre biología, comportamiento, estructura y organización comunitaria y niveles de tolerancia/sensibilidad a factores de perturbación ambiental (Rosenberg y Resh, 1993; Prat *et al.*, 2009).
- Una mayor disponibilidad de índices de calidad ambiental basados en macroinvertebrados bentónicos para ríos andinos, como el BMPS (Biotic Monitoring Patagonian Stream, Miserendino y Pizzolón, 1999; Miserendino y Masi 2010), el BMWP-Col (Roldán, 2003), el ABI (Acosta *et al.*, 2009; Ríos-Touma *et al.*, 2014) o el IMEERA (Villamarín, 2013).

- La menor complejidad logística (tamaño de los ríos, equipos de muestreo requeridos, transporte fluvial) y mayor accesibilidad de los ambientes Andinos en comparación con la región Amazónica.
- La adquisición de una amplia experiencia por parte de investigadores a causa de una gran cantidad de trabajos de consultoría desarrollados en los últimos 15 años, principalmente para el sector minero, el cual desarrolla sus actividades principales en la región andina.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

En esta sección se describe el área de estudio, las estaciones de muestreo, los métodos y las herramientas de colecta de macroinvertebrados bentónicos, los protocolos de registro de datos *in situ* (calidad de aguas, características físicas), las fuentes bibliográficas utilizadas para la identificación de macroinvertebrados bentónicos y los procedimientos de análisis de datos.

#### 3.1. Definiciones operacionales

Algunas definiciones operacionales importantes utilizadas en este trabajo, son:

- Macroinvertebrados bentónicos (MIB): invertebrados pertenecientes a los Phyla Platyhelminthes, Annelida, Mollusca o Arthropoda, con al menos una dimensión corporal superior a  $250 \mu\text{m}$  ( $1/4$  de milímetro) que viven sobre el substrato en ambientes acuáticos (Rosenberg y Resh, 1993).
- Estructura comunitaria: patrones de ordenamiento de la comunidad biótica, basados en riqueza de especies (S), abundancia de organismos (N) y presencia de especies dominantes (dominancia, D) (Krebs, 1999).
- Gremio trófico (GT): grupo trófico o nicho alimentario al que pertenecen los organismos identificados, en este trabajo de investigación se utilizan las categorías definidas por Merritt *et al.* (2008) utilizadas en Sudamérica por Tomanova *et al.* (2006). Se identifican seis (6) GT Principales: Trituradores, Colectores, Raspadores, Predadores, Minadores y Omnívoros, y dentro de éstos, 10 categorías de sepecialización, las cuales son presentadas en la tabla 1.
- Flujo laminar: se denomina flujo laminar cuando el movimiento de un fluido (en este caso el agua en el cauce fluvial) es ordenado y estratificado, generando un desplazamiento suave y uniforme (Chow *et al.*, 1994), en el caso de ríos esto sucede generalmente aquellos ubicados en la cuenca baja en zonas de escasa pendiente y con un cauce generalmente meándrico (Dingman, 2009).
- Ríos o quebradas de baja pendiente: según Jarrett (1984) son aquellos con un gradiente inferior al 0.2 por ciento.

Tabla 1: Grupos tróficos (GT)

<b>Especializaciones</b>	<b>ID GT</b>	<b>Nicho</b>
Trituradores-Herbívoros	TR-h	Tejido Vegetal vivo
Trituradores-Detritívoros	TR-d	Tejido Vegetal muerto
Trituradores-Minadores	TR-m	Madera
Colectores-Filtradores	CF	Materia Orgánica Fina suspendida
Colectores-Recolectores	CR	Materia Orgánica Fina sedimentada
Raspadores	RP	Algas fijadas al substrato (perifiton)
Predador-Engullidor	PR-e	Tejido Animal vivo
Predador-Cortador	PR-c	Tejido Animal vivo
Minadores-Herbívoros	MI	Tejido Vegetal vivo
Omnívoros	OM	Múltiples recursos

Categorías definidas en base a Merritt *et al.* (2008), Tomanova *et al.* (2006) y Motta y Uieda (2004). ID GT: Código identificador usado para cada especialización trófica

### 3.2. Área de estudio

El presente trabajo de tesis se desarrolló en base a datos obtenidos en campo por el tesista entre los años 2004 y 2005 en el ámbito de la Concesión para la Conservación Río Los Amigos, producto de una beca de tesista de pregrado otorgada por la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA).

La Concesión para la Conservación Río Los Amigos se encuentra ubicada en las provincias de Manu y Tambopata en la región Madre de Dios, cubre un área total de 145 965 Ha., lo que corresponde a un 34,20 por ciento del área total de la cuenca de Los Amigos (423 773 Ha.). Se trata de un ámbito cedido en concesión para conservación de bosques por el gobierno peruano en el año 2001, cuyo objetivo general consiste en crear un modelo de conservación integral y desarrollar la capacidad local para su aplicación.

Ubicada en el sector Sur-Oeste de la cuenca Amazónica, la cuenca del Río Los Amigos forma parte del sistema hidrográfico del río Madre de Dios, el cual está separado hidrológica y biogeográficamente de las cuencas de los ríos Urubamba-Ucayali y Purús por el Arco de Fitzcarrald, un sistema de colinas bajas que se encuentra entre las regiones de Cuzco, Madre de Dios y Ucayali. La cuenca de Los Amigos se desarrolla por completo en terrenos de selva baja (como una parte importante de los ríos originados en el arco de Fitzcarrald), con altitudes inferiores a los 500 msnm, el cauce principal discurre en dirección Nor-Noroeste a Sur-Sureste a lo largo de sus (aproximadamente) 353 Km. El

principal afluente del Río Los Amigos dentro de la cuenca es el río Amiguillos, el cual descarga sus aguas por la margen derecha aproximadamente 38 Km aguas arriba de la desembocadura en el río Madre de Dios (Pitman, 2008).

Los Amigos es un típico río de aguas blancas de la llanura amazónica, con baja pendiente y cauce marcadamente meándrico (Sioli, 1984), presenta fenómenos de inundación estacional claramente determinados, los cuales ejercen una influencia importante en los bosques asociados al llano aluvial y determinan en gran medida la dinámica de la ecología local (Hamilton *et al.*, 2007).

En términos geológicos, Antoine *et al.* (2007) indican que la cuenca de Los Amigos se encuentra asentada en la parte superior de una gruesa capa aluvial (3 a 4 Km de profundidad) depositada durante el Neogeno (durante los últimos 25 millones de años), la formación geológica superficial dominante es la formación Madre de Dios, la cual está constituida por una serie de depósitos aluviales, lacustres y mareales sucesivos, lo que sugiere que algunas de estas capas habrían sido depositadas por un mar interior ubicado en la región durante el Mioceno superior. Los depósitos geológicos más jóvenes están constituidos por los llanos inundables activos ubicados a lo largo de los ríos mayores (Los Amigos, Amiguillos, etc.). Tal como sucede en gran parte de la Amazonía occidental, los suelos en la cuenca de Los Amigos se ubican en dos categorías taxonómicas: Ultisols e Inceptisols (Pitman, 2008), en general los suelos del llano inundable muestran una mayor fertilidad y menor acidez, en tanto que los suelos de terrazas altas (terra firme) suelen ser más ácidos y pobres en nutrientes.

El clima en la región es cálido, húmedo y marcadamente estacional, con una estación seca compuesta por tres a cuatro meses (Julio a Octubre) y lluvias heterogéneamente distribuidas a lo largo del resto del año. Mapas climáticos a larga escala muestran que la cuenca de Los Amigos se ubica en la intersección de dos gradientes climáticos (Kalliola *et al.*, 1993): una zona marcadamente húmeda, con precipitaciones que pueden superar los 7 000 mm anuales y altas temperaturas (promedio anual superior a los 20°C), hacia el Oeste acercándose a los Andes y al Norte, y zonas relativamente más secas y frías hacia el Sur y Este.

La vegetación en la cuenca es muy diversa, e incluye bosques primarios de diferentes tipos en tierra firme y en llanos aluviales, comunidades de herbáceas y arbustivas, zonas con sucesión primaria y bosques dominados por pacal (Pitman *et al.*, 1999, 2001; Hamilton *et al.*, 2007). En la figura 3 se muestra un mapa fisiográficos de la cuenca del río Los Amigos.

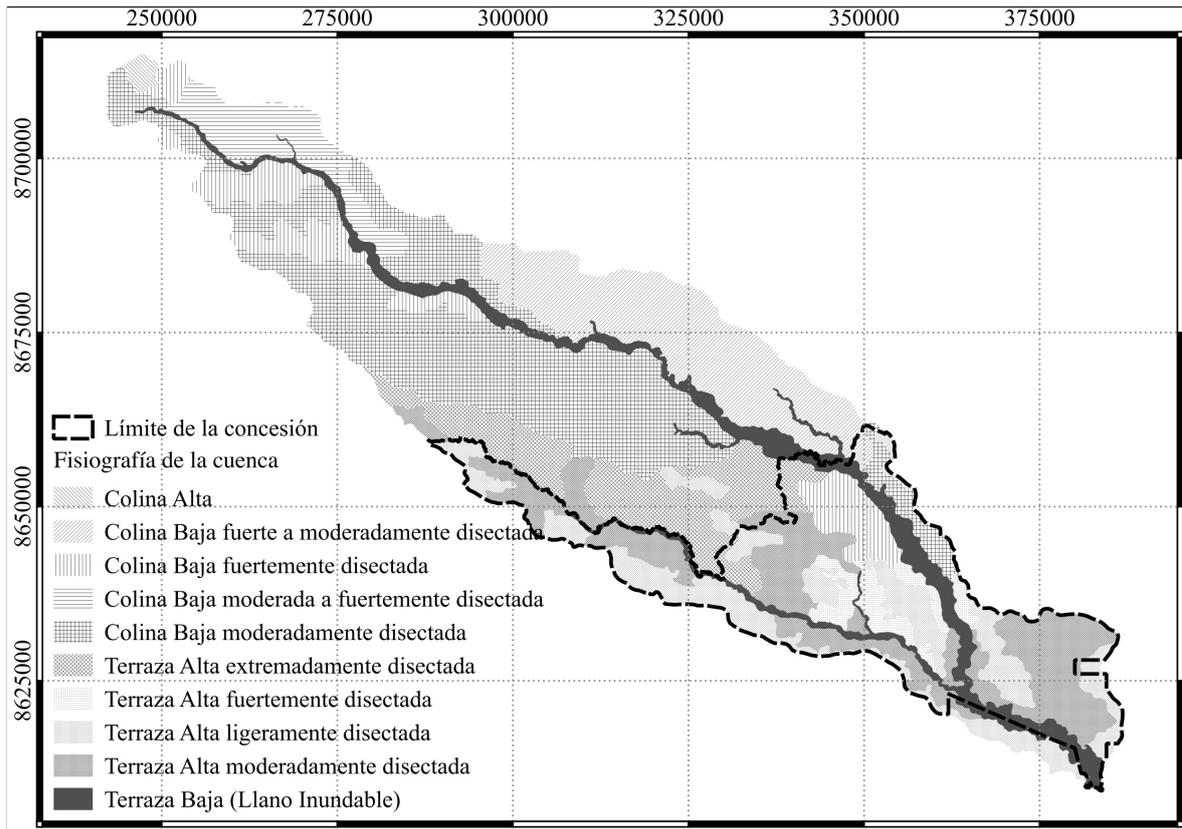


Figura 3: Fisiografía de la cuenca Los Amigos

### 3.3. Estaciones de muestreo

El diseño general aplicado para la fase de campo incluye el establecimiento de 20 estaciones de muestreo, las cuales se distribuyen a lo largo de (aproximadamente) 40 Km de cauce fluvial en ríos o quebradas de orden 1 hasta 5 según el método de Horton-Strahler:

- Tres (3) puntos de muestreo, estuvieron ubicados en dos quebradas de orden 1 y se denominan: Q1a-01, Q1a-02 y Q1b-01.
- Otros tres (3) puntos de muestreo se ubicaron en una quebrada de orden 2, la cual es afluente de la quebrada Mapa (orden 3) por la margen derecha. La codificación asignada a estos tres puntos es: Q2-01, Q2-02 y Q2-03.
- Cuatro (4) estaciones muestrales estuvieron ubicadas en la quebrada Mapa, un río de orden 3 afluente por la margen izquierda del río Amiguillos. La primera estación de la quebrada Mapa (MA-01) se ubicó a 730 metros de la desembocadura en el río Amiguillos, las dos estaciones siguientes (MA-02 y MA-01) estuvieron ubicadas aguas arriba de la primera a 3.8 y 7.4 Km respectivamente, mientras que la última estación (MA-04) fué establecida aguas arriba de la desembocadura de la quebrada de orden 2 que forma parte del presente estudio (1.5 Km).

Tabla 2: Ubicación de las estaciones de muestreo

Estación	Río/Quebrada	Coordenada N	Coordenada E	Altitud (m.)
AM-01	Amigos	8612600	380733	245
AM-02	Amigos	8619558	371647	249
AM-03	Amigos	8621791	368246	254
AM-04	Amigos	8623695	364099	257
AM-05	Amigos	8627721	363623	262
AI-01	Amiguillos	8624162	362618	261
AI-02	Amiguillos	8625833	360187	265
AI-03	Amiguillos	8629596	356184	267
AI-04	Amiguillos	8631781	351861	270
AI-05	Amiguillos	8631764	348580	272
MA-01	Mapa	8632360	350737	276
MA-02	Mapa	8634264	350431	283
MA-03	Mapa	8635647	349228	285
MA-04	Mapa	8636544	348617	288
Q2-01	Q2	8635754	348648	287
Q2-02	Q2	8635772	348317	292
Q2-03	Q2	8635945	347983	301
Q1a-01	Q1a	8636210	347476	305
Q1a-02	Q1a	8636717	346602	312
Q1b-01	Q1b	8635265	346576	309

Coordenadas proyectadas, UTM WGS 84 Zona 19S

- El Río Amiguillos, de orden 4 y el principal afluente del Río Los Amigos, fue muestreado en cinco (5) puntos distintos: AI-01, la primera estación se encontraba a 2.5 kilómetros de su desembocadura en el Río Los Amigos, las tres siguientes estaciones: AI-02, AI-03 y AI-04, se ubicaron aguas arriba de la primera a 5.8, 13.5 y 20.9Km respectivamente, en tanto que AI-05 fue establecida a 3.5Km aguas arriba de la desembocadura de la quebrada Mapa.
- El Río Los Amigos, de orden 5 y principal cauce de la cuenca, fue muestreado también en cinco (5) puntos diferentes: AM-01, en la parte más baja de la cuenca, a 7.5 kilómetros de su desembocadura en el río Madre de Dios, AM-02, AM-03 y AM-04 a 20, 28 y 39Km aguas arriba de la primera estación y AM-05, estación ubicada 6.5 kilómetros aguas arriba de la desembocadura del Amiguillos.

La determinación de la red hidrográfica y la identificación del orden de cada río, fué

desarrollada mediante un Sistema de Información Geográfica (ArcGis) por parte de investigadores de la Concesión para la Conservaciónl Río Los Amigos (Khanal, 2004), en tanto que la elección aleatoriamente estratificada de las estaciones o puntos de muestreo fué desarrollada por parte del tesista mediante la utilización de un segundo Sistema de Información Geográfica, éste de acceso libre (QuantumGis), seccionando las capas de información fluvial (vectores lineales que representan a los ríos) en tramos de 500 metros de longitud, ubicando y enumerando el punto central de cada uno de ellos, estableciendo una distancia mínima entre puntos por cada río evaluado y eligiendo con una tabla de números al azar las estaciones de muestreo.

Cada estación muestral está representada por un tramo fluvial de: 500 metros en el caso del Río Los Amigos, 300 metros en el Río Amiguillos, 200 metros en la Quebrada Mapa y 100 metros en las quebradas de orden 1 y 2.

En la figura 4 se muestra un esquema general con la distribución de estaciones muestrales, y en la tabla 2 se pueden revisar las coordenadas proyectadas (UTM, WGS 84, zona 19 Sur) de las 20 estaciones de muestreo.

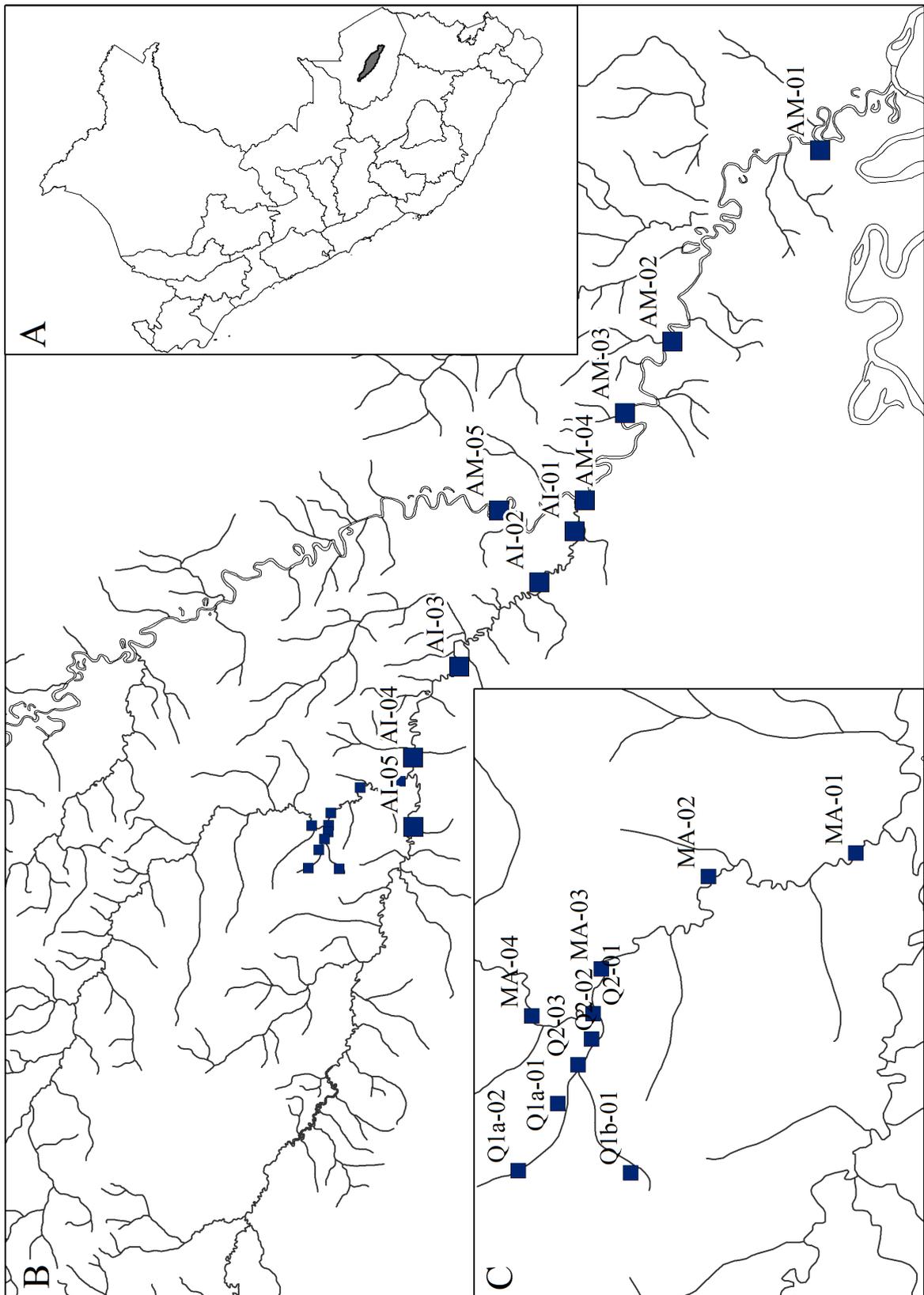


Figura 4: Ubicación de las estaciones de muestreo

A. Ubicación de la Cuenca del Río Los Amigos en el territorio Peruano

B. Ubicación de las 20 estaciones de evaluación en el sistema hidrográfico del Río Los Amigos

C. Acercamiento a la ubicación de las 10 estaciones en cauces fluviales menores

### 3.4. Estacionalidad

Con el objetivo de registrar datos en todos los escenarios estacionales típicos de la Amazonía del sur peruano, los muestreos fueron realizados en cuatro campañas distintas, cubriendo todos los escenarios posibles de un año hidrológico:

- La primera campaña de evaluación, fue desarrollada en el mes de julio del año 2004 y corresponde a la época Seca.
- La segunda campaña de muestreo se llevó a cabo en el mes de noviembre del año 2004, correspondiendo a la época de transición entre las estaciones seca y húmeda.
- La tercera campaña de muestreo se desarrolló en el mes de febrero del año 2005, en plena época de inundación.
- La cuarta y última campaña de muestreo fue desarrollada en el mes de mayo del año 2005 al inicio de vaciante.

### 3.5. Comunidad objetivo y muestra

En el trabajo de investigación no se ha identificado una población objetivo, sino una comunidad (ensamblaje) objeto de estudio: los macroinvertebrados bentónicos presentes en tramos fluviales del sistema hidrográfico, dentro de los límites de la Concesión para la Conservación Río Los Amigos.

La muestra está constituida por aquellos especímenes que hubieran sido colectados en las 20 estaciones de muestreo descritas en la sección anterior, durante las cuatro campañas de campo desarrolladas.

Cada muestra a su vez está constituida por cinco (5) sub-muestras, las cuales fueron colectadas en microhábitats representativos para cada tramo de evaluación: lecho de gravilla-arena, paquetes de hojas y ramas/troncos sumergidos en las quebradas de orden 1 y 2; lecho arenoso, troncos sumergidos y paquetes de hojas en el río Amiguillos y la quebrada Mapa; lecho arenoso, troncos sumergidos, paquetes de hojas y (estacionalmente) llano inundado en el Río Los Amigos.

### 3.6. Instrumentos de colecta de datos

Los datos de variables ambientales fueron registrados *in-situ*. Las variables Físicoquímicas se midieron haciendo uso de dos equipos: (i) los valores de pH, concentración de Oxígeno disuelto, conductividad eléctrica y temperatura fueron registrados con un

equipo multiparámetro YSI 556 (Yellow Springs Instruments) propiedad de ACCA, (ii) la concentración de fosfatos y la turbidez fueron determinados usando un kit colorimétrico LaMotte (GREEN Standard Water Monitoring Kit). Las características generales del hábitat acuático fueron registradas según las recomendaciones de Junk (1983) y Sioli (1984), mientras que la calidad ambiental se evaluó según los lineamientos propuestos por la agencia de protección ambiental de los Estados Unidos US-EPA (Barbour *et al.*, 1999).

Las muestras de macroinvertebrados bentónicos fueron colectadas utilizando dos herramientas distintas:

- En los ríos menores (órdenes 1, 2 y 3) todas las sub-muestras fueron colectadas utilizando una red Surber de un pie cuadrado ( $1.00\text{ft}^2$ ) de área muestral ( $30.48 \times 30.48\text{cm}$ ), esta medida cumple con un estándar inglés ampliamente utilizado en norteamérica, y es muy cercana a  $1/10$  de metro cuadrado ( $\text{m}^2$ ).
- En los ríos mayores (órdenes 4 y 5, Amiguillos y Los Amigos) las sub-muestras tomadas del substrato en puntos cercanos a la orilla fueron colectadas con la red Surber como en el caso anterior, pero en zonas profundas o en grandes troncos sumergidos el muestreo se realizó utilizando una red D (D-Net) con un pie (1 ft) de lado plano, arrastrándola o sacudiéndola sobre una longitud equivalente a 30 a 35cm de longitud.

Como se indicó en la sección anterior, cada muestra estuvo conformada por cinco (5) sub-unidades o sub-muestras, las cuales fueron recolectadas en diferentes substratos (arena, hojarasca, troncos sumergidos, suelo del llano inundado, etc.) y cada una de estas fué preservada en un frasco de plástico de 2 Litros de capacidad con Alcohol (Etanol) al 70 por ciento.

### **3.7. Procedimiento de análisis de datos**

Una vez colectadas y preservadas, las muestras fueron trasladadas a los laboratorios del Museo de Entomología Klaus Raven Büller de la Universidad Nacional Agraria la Molina. En las instalaciones del laboratorio, cada sub-muestra fué tamizada en una serie de filtros ( $1.00\text{mm}$ ,  $500\mu\text{m}$ ,  $250\mu\text{m}$  y  $100\mu\text{m}$ ) y separada en morfotipos mediante el uso de un estereomicroscopio de 8 a 40X de aumento efectivo.

Cuando estuvieron separados en morfotipos, los macroinvertebrados bentónicos fueron identificados (en la mayoría de los casos) hasta el nivel de morfoespecie (*Género sp.X*), categoría parataxonómica que permite ubicar a los organismos en Unidades Taxonómicas Reconocibles (UTRs). Los Géneros, Familias, Órdenes y cualquier otra categoría

taxonómica superior a la que pertenecieran los organismos colectados, fueron determinadas mediante la utilización de claves especializadas para la región Neotropical: Fernández y Domínguez (2001), Heckman (2001, 2006, 2008), Domínguez *et al.* (2006), Coscarón y Coscarón (2007), Borkent y Spinelli (2007), Stark *et al.* (2009), Domínguez y Fernández (2009) y Hamada *et al.* (2014).

Con la ayuda de un estereomicroscopio de 80X de aumento máximo provisto con una lente micrométrica, se procedió a medir una muestra representativa de los macroinvertebrados bentónicos colectados (hasta 10 individuos de cada morfoespecie colectada por orden de río por temporada). Con las medidas obtenidas se estimó una longitud promedio para la morfoespecie (por orden de río/temporada), con este valor y en base a la ecuación potencial:  $P = aL^b$ , donde  $P$  es Peso (normalmente en mg),  $L$  es Longitud (en mm),  $a$  y  $b$  son constantes propias para cada Taxa; utilizando las constantes  $a$  y  $b$  provistas en los trabajos de Benke *et al.* (1999) y Miserendino (2001), se estimó la biomasa representada en la muestra total por cada morfoespecie colectada.

Todo el trabajo relacionado con identificación, conteo y medidas de macroinvertebrados bentónicos se desarrolló en el Museo de Entomología de la Universidad Nacional Agraria la Molina entre los años 2005 al 2007, pero algunas actualizaciones fueron desarrolladas en CORBIDI ([www.corbidi.org](http://www.corbidi.org)) entre los años 2009 y 2012.

Con los datos de abundancia, riqueza, patrones de dominancia de gremios tróficos y biomasa de macroinvertebrados bentónicos se evaluó el ajuste predictivo de los diferentes modelos generales de ecología de ríos con respecto a la composición y estructura del ensamblaje. Todas las pruebas estadísticas y gráficos requeridos fueron realizados utilizando R (R Development Core Group, 2013).

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación se presentan los resultados obtenidos al analizarse los datos de variables ambientales y macroinvertebrados bentónicos, en las cuatro campañas de evaluación que conforman este trabajo. Para satisfacer objetivos específicos como la elaboración del inventario de organismos bentónicos presentes en el ámbito de la Concesión para la Conservación del Río Los Amigos, en primer lugar se presentan los resultados de calidad de aguas, a continuación las características físicas del hábitat y posteriormente la identificación y caracterización del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos, esto último junto con los resultados de los análisis dirigidos a evaluar el ajuste de los parámetros comunitarios a las predicciones relacionadas con los modelos generales de ecología fluvial.

### 4.1. Variables de calidad de aguas

Tal como se ha señalado en la descripción metodológica, en campo y haciendo uso de diferentes equipos, se registraron 8 variables de calidad de aguas:

- Con un equipo multiparámetro de campo YSI 556 se registraron las variables (i) temperatura (en grados Celsius, °C), (ii) potencial Hidrógeno (pH en unidades estándar), (iii) la Conductividad Eléctrica (en micro-Siemens por centímetro,  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) y (iv) concentración de Oxígeno disuelto (en miligramos por litro, mg/L)
- Con un set de pruebas colorimétricas (Lamotte GREEN Standard Water Monitoring Kit), se registraron datos de otras dos variables: (i) Nitratos ( $\text{NO}_3^-$ , rangos de concentración probable en mg/L) y (ii) Turbidez (en unidades de turbidez de Jackson, UTJ)

#### 4.1.1. Temperatura

La temperatura es una variable ambiental importante para la comunidad hidrobiológica. Por las características particulares del agua como compuesto químico, la temperatura es relativamente más estable en los hábitats acuáticos en comparación con el medio terrestre (Wetzel, 2001; Allan y Castillo, 2007; Lampert y Sommer, 2007), por este motivo, cambios ligeros o medios en los rangos térmicos usuales pueden producir efectos importantes sobre la composición y la estructura del componente hidrobiológico con una intensidad mucho mayor que en los hábitats terrestres (Eissa y Zaki, 2011; Domisch *et al.*, 2011).

Sin embargo es importante señalar que, en condiciones naturales, la temperatura del agua presenta variaciones a pequeña escala, en períodos temporales cortos (como a diferentes horas del día) o por la presencia de factores externos como la cobertura boscosa que puede producir sombra, o la velocidad del flujo en zonas con diferente pendiente (Ward y Stanford, 1982; Vinson y Hawkins, 1998; Poole y Berman, 2001).

Los registros de temperatura que son descritos a continuación, pueden revisarse en la tabla 3:

- En la primera campaña de muestreo, desarrollada en plena época seca del año 2004 (julio), el valor promedio de temperatura registrado en las 20 estaciones de muestreo fue de 26.2°C, con un rango de variabilidad que va desde un mínimo de 19.1°C en una de las estaciones ubicadas en quebrada de orden 1 (Q1b-01) hasta un máximo de 31.2°C observado en una estación del Río Los Amigos (AM-05). Si se analizan los valores registrados en función al tipo de río evaluado, es posible apreciar dos tendencias claramente diferenciadas: (i) en las tres quebradas de orden menor (Q1a, Q1b y Q2), los valores de temperatura son sustancialmente más bajos y homogéneos (19.1 a 22.2°C), que los observados en la quebrada Mapa (MA) y los Ríos Amiguillos (AI) y Los Amigos (AM) (registros entre 27.3 y 31.2°C).
- La segunda campaña de muestreo se desarrolló en noviembre del año 2004, en esta temporada, con una mayor influencia de la cercana época de lluvias, la temperatura media registrada desciende a 24.9°C, con máximo y mínimo de 29.3 (AM-01 y AM-02) y 18.9°C (en Q1a-02) respectivamente. De manera similar a lo observado en la temporada anterior, los registros correspondientes a las quebradas de primer (Q1a y Q1b) y segundo orden (Q2) son sustancialmente menores y menos variables que los obtenidos en la quebrada Mapa (MA) y los Ríos Amiguillos (AI) y Los Amigos (AM): para el primer grupo (quebradas menores) varían entre 18.9 y 19.8°C, mientras que en los tramos fluviales más grandes, se ubican entre 26.2 y 29.3°C.
- En el mes de febrero del año 2005, en medio de la época de avenidas y en plena fase de inundación del río mayor del sistema hidrográfico estudiado (Los Amigos), se llevó a cabo la tercera salida de campo, los valores de temperatura registrados en esta campaña son menores a los obtenidos en las dos anteriores, con un promedio de 24.2°C para las 20 estaciones de muestreo y un rango total que se ubica entre 17.9 (en Q1a-02) y 28.7°C (AM-02). También en esta campaña los registros de temperatura obtenidos en Q2, Q1a y Q1b son relativamente bajos (17.9 a 18.7°C) en comparación a aquellos observados para las estaciones de MA, AI y AM (25.1 a 28.7°C).

Tabla 3: Valores de temperatura

Estación	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	29.4	29.3	28.5	29.1
AM-02	29.7	29.3	28.7	29.5
AM-03	28.5	29.1	28.1	29.0
AM-04	28.8	28.7	27.6	28.5
AM-05	31.2	28.5	27.9	29.3
AI-01	28.2	26.9	27.3	29.3
AI-02	28.5	26.5	26.1	28.9
AI-03	28.3	26.2	26.4	28.8
AI-04	28.4	26.3	26.0	27.4
AI-05	28.6	26.5	26.1	28.1
MA-01	27.7	26.2	25.4	27.3
MA-02	27.9	26.4	25.7	27.5
MA-03	28.1	26.2	25.3	27.8
MA-04	27.3	26.3	25.1	28.2
Q2-01	21.5	19.8	18.3	20.2
Q2-02	22.2	19.3	18.7	20.3
Q2-03	22.1	19.4	18.2	20.1
Q1a-01	19.3	19.1	18.1	18.8
Q1a-02	19.5	18.9	17.9	19.5
Q1b-01	19.1	19.2	18.2	19.3

Valores en grados Celsius o Centígrados ( $^{\circ}\text{C}$ )

- Finalmente, la cuarta campaña de muestreo se llevó a cabo en el mes de mayo del 2005, una vez terminados la fase de lluvias y el período de retracción -o retorno al cauce principal- de los ríos que cuentan con llano inundable (Amiguillos y Los Amigos), la temperatura del agua en esta salida de campo se vuelve a elevar, alcanzándose un valor promedio de  $25.8^{\circ}\text{C}$ , con un registro mínimo de  $18.8^{\circ}\text{C}$  en Q1a-01 y un máximo de  $28.7^{\circ}\text{C}$  en AM-02. Se repite la tendencia observada en las tres temporadas de muestreo previas, en las que los valores de temperatura medidos en las quebradas menores (Q1a, Q1b y Q2) son mas bajos que los correspondientes a la quebrada Mapa (MA) y los ríos mayores (AI y AM): en el primer grupo el registro obtenido se ubica entre  $18.8$  y  $20.3^{\circ}\text{C}$ , mientras que en el segundo grupo los valores se encuentran dentro del rango comprendido entre  $27.3$  y  $29.5^{\circ}\text{C}$ .

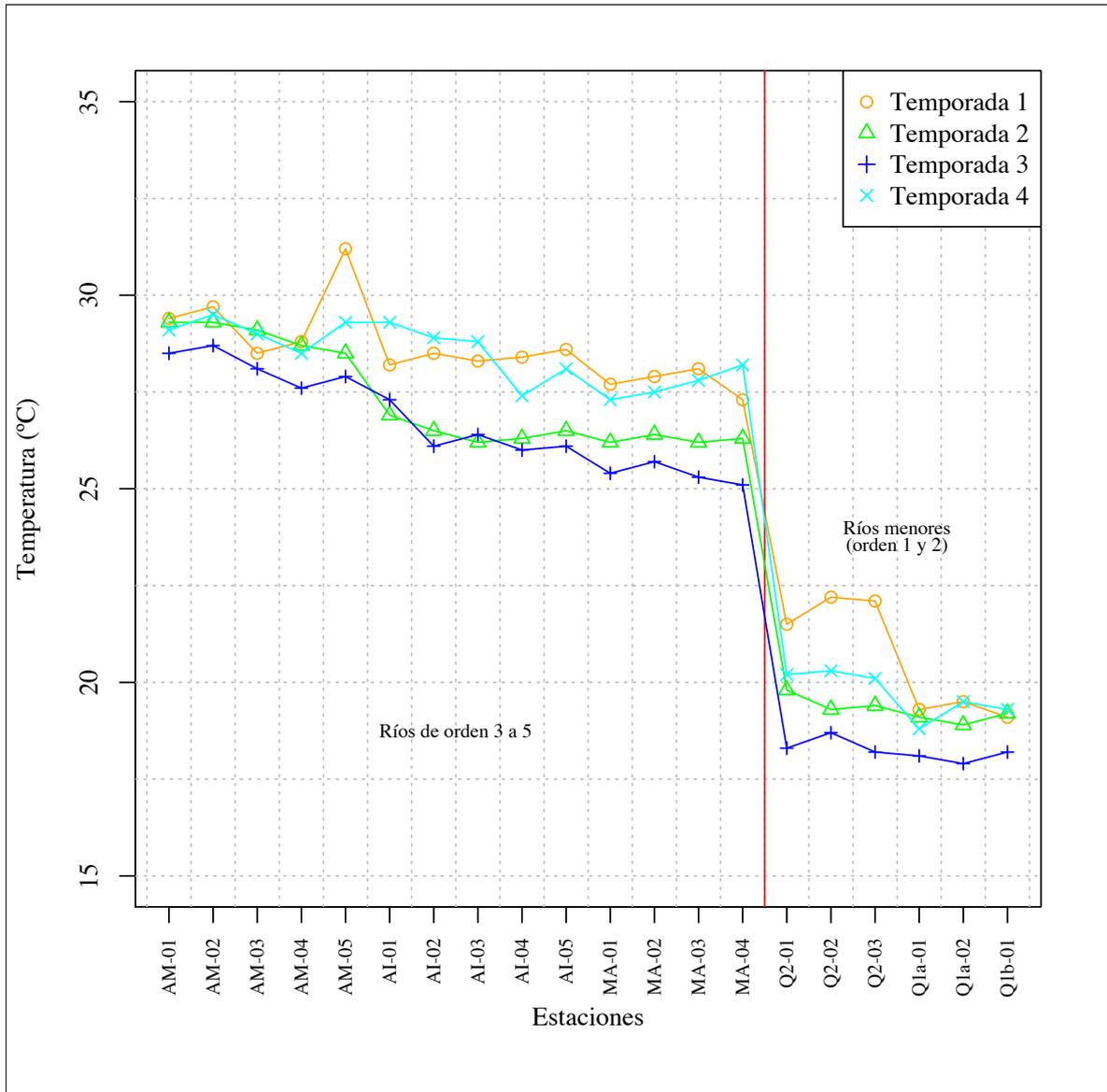


Figura 5: Valores de temperatura

Aparentemente habrían dos factores que determinan la variación de temperaturas observadas: el primero de ellos es un factor espacial muy constante, relacionado con el orden del río, la influencia potencial del bosque circundante y la sombra que este puede generar sobre el cauce, ya que en las quebradas de orden menor (1 y 2 según el método de Strahler-Horton), en las que el ancho del cauce es muy pequeño (entre 1 y 5 metros) y se desarrollan en una zona más colinosa, tanto la sombra generada por el bosque primario (con un dosel muy alto) como la mayor velocidad del flujo (normalmente en una fase crítica entre turbulento y laminar), se combinan para definir un escenario con una temperatura del agua relativamente baja (17.9 a 22.2°C) mientras que en los ríos más grandes como la quebrada Mapa, Amiguillos o Los Amigos, donde el ancho fluvial es mucho mayor (por encima de 10 metros) reduciéndose la proporción del canal bajo sombra, además de discurrir en fondos de valle con una menor pendiente y por

lo tanto con un flujo habitualmente laminar (en consecuencia una menor velocidad de escurrimiento) la temperatura es siempre sustancialmente mayor (25.1 a 31.2°C).

El segundo factor es la temporada, ya que se observa una clara variación en la temperatura media y los rangos de temperatura observados, en relación a la época del año en que se tomaron los datos de campo, así se tiene que la mayor temperatura media registrada (26.2°C) corresponde a la primera campaña de evaluación desarrollada en Julio del 2004, en plena época seca, período durante el que (aun cuando corresponde a la estación invernal en el hemisferio sur) se registra la menor precipitación y por tanto el menor caudal en los ríos de la región, esto combinado a la intensa radiación solar propia de la temporada, genera registros de temperatura mas altos en el agua, mientras que para la tercera temporada de muestreo, que se llevó a cabo en la época de lluvias del año 2005 (Febrero), el registro de temperatura promedio es el menor (24.2°C). Para apreciar las tendencias descritas, revítese la figura 5.

#### **4.1.2. Potencial Hidrógeno (pH)**

El pH del agua juega un rol fundamental en el metabolismo de los organismos acuáticos. Valores extremos de pH pueden afectar negativamente la reproducción y el desarrollo de diversos Taxa, como microalgas y macrófitas, peces y macroinvertebrados bentónicos (Courtney y Clements, 2000; Korsu *et al.*, 2008). Sus efectos en condiciones extremas también resultan tóxicos para la regulación iónica. Valores muy bajos de pH (condiciones ácidas), causan la degeneración de tejidos, en particular mucosas de animales, mientras que en condiciones de elevada alcalinidad (valores muy altos de pH), suelen inhibirse procesos de excreción de Amonio, causando un incremento potencialmente letal al interior de los tejidos de organismos animales (Wilkie y Wood, 1994).

La distinción típica en ríos de aguas blancas, negras y claras en la cuenca amazónica (?), contempla la generalización de ciertas características relacionadas a condiciones fisicoquímicas del agua, con respecto al pH se suele indicar que, los ríos de aguas blancas presentan características neutras con ligeras variaciones hacia el espectro alcalino, los ríos de aguas claras tienden tener aguas ligeramente ácidas, mientras que los ríos de aguas negras suelen ser más ácidos puesto que se encuentran fuertemente influenciados por la presencia de sustancias húmicas (R-Villamizar *et al.*, 2017). Estas tendencias teóricas se ven ligeramente representadas en los resultados:

Tabla 4: Valores de pH

Estación	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	7.5	7.3	6.5	7.1
AM-02	7.5	7.1	6.9	8.0
AM-03	7.8	7.6	6.6	7.0
AM-04	7.6	7.5	6.8	8.0
AM-05	7.6	7.3	6.7	8.0
AI-01	7.9	7.6	7.2	7.5
AI-02	7.7	7.2	7.5	7.4
AI-03	7.8	7.4	6.5	7.8
AI-04	7.2	7.3	7.3	7.9
AI-05	7.6	7.9	7.0	7.5
MA-01	7.5	7.2	6.9	7.2
MA-02	7.8	7.6	6.6	7.6
MA-03	7.1	7.5	6.9	6.4
MA-04	7.0	7.4	6.6	6.9
Q2-01	6.9	7.5	6.3	7.5
Q2-02	7.2	7.1	7.2	7.3
Q2-03	7.3	7.1	6.0	7.1
Q1a-01	6.0	6.7	6.7	5.8
Q1a-02	6.6	6.2	6.0	6.4
Q1b-01	5.7	6.5	5.6	6.1

- Tres cuerpos de agua califican como ríos de aguas blancas: el Río Los Amigos, el río Amiguillos y la Quebrada Mapa. Considerando las cuatro campañas de evaluación, el valor promedio de pH en las 14 estaciones evaluadas para los tres ríos (56 muestras) es de 7.32 unidades, y los registros puntuales varían entre un mínimo de 6.41 y un máximo de 8.03 unidades, en general valores relativamente neutros, con algunos pocos registros anómalos, pero sin ubicarse fuera de los rangos generalmente registrados en este tipo de ambientes (?). Si se analizan los datos obtenidos en estos tres ríos, pero considerando de manera separada cada una de las temporadas de evaluación, es posible apreciar que los registros de pH suelen ser relativamente estables, neutros a ligeramente alcalinos, ubicándose alrededor y encima de 7,0 unidades, excepto en la época de crecidas (fase de inundación), período representado en la tercera campaña de muestreo, cuando se aprecia un descenso en los valores para esta variable: mientras en las campañas de monitoreo 1 , 2 y 4, los valores medios obtenidos para el pH fueron de 7.54 en

(temporada 1, seca), 7.41 (temporada 2, transición seca-húmeda) y 7.45 unidades (temporada 4, transición Húmeda-Seca), en la temporada de muestreo 3 (época de avenidas) el promedio desciende hasta 6.86 unidades.

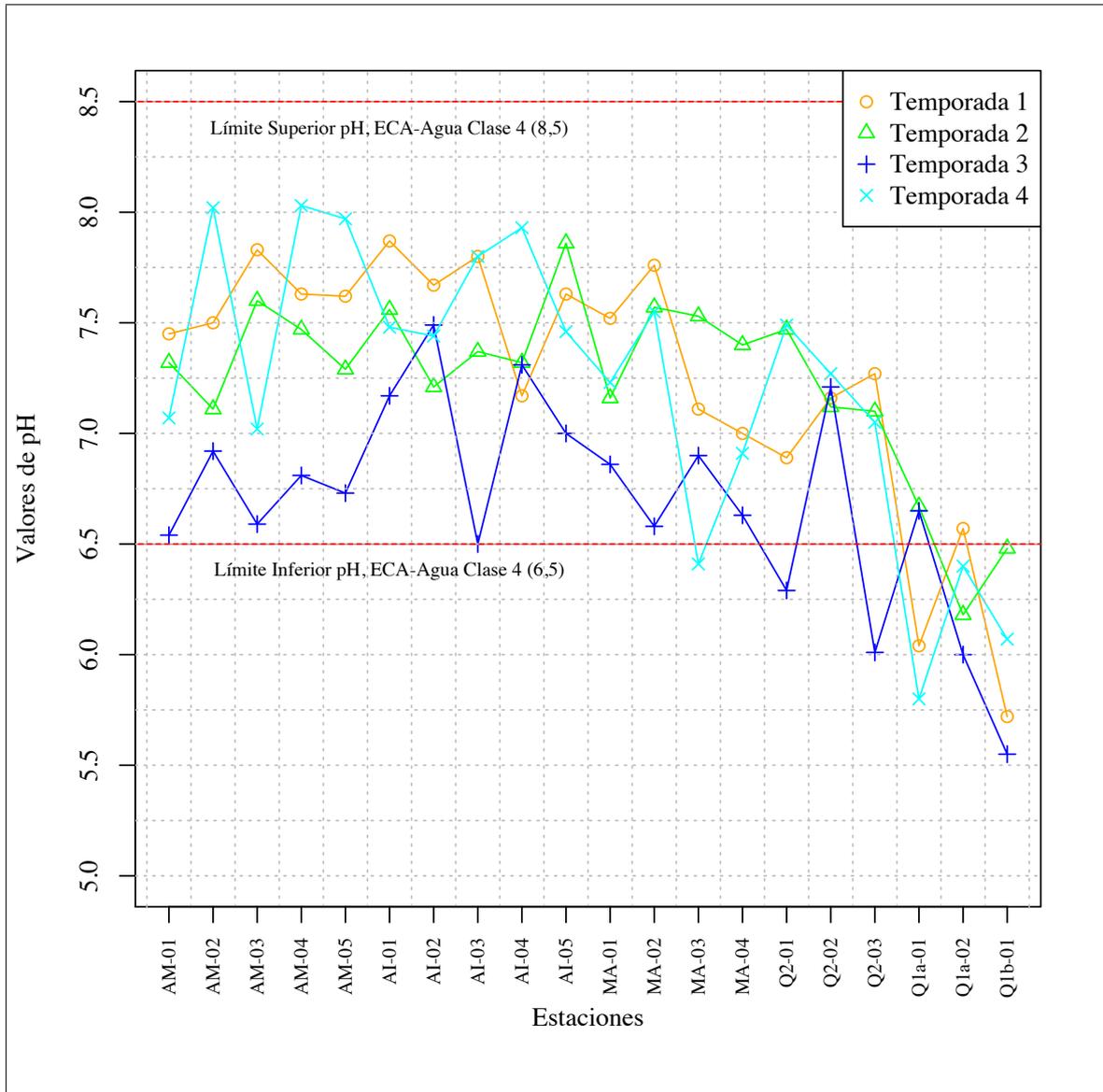


Figura 6: Valores de pH

- Las quebradas menores (orden 1 y 2), ubicadas en terrenos colinosos de la subcuenca de quebrada Mapa, presentan aguas claras durante todo el año (incluso en la época de lluvias), y los valores registrados de pH concuerdan con lo que la teoría señala: el pH suele ácido o ligeramente ácido, con un registro medio de 6.60 unidades, el valor máximo que alcanza las 7.49 unidades mientras que el valor mínimo se ubica, con 5.55 unidades, por debajo del límite inferior establecido para este parámetro en los ECA-Agua, categoría 4 (6.5 unidades). De manera similar a lo observado en el grupo anterior (los ríos de aguas blancas), los valores

medidos de pH en estas quebradas de aguas claras, fueron mas bajos en la época de lluvias (campana 3) que en la época seca (temporada de muestre 1) o en los períodos de transición (campanas 2 y 4): en la tercera campana de muestreo (época de avenidas, Febrero 2005) el valor medio de pH llega a 6,29 unidades, mientras que en las campanas 1, 2 y 4 los valores promedio varían entre 6.61 y 6.84 unidades.

Las tendencias observadas en cuanto al tipo de río, concuerdan con lo que señala la mayor parte de la literatura disponible al respecto, es decir que se observaron valores generalmente neutros en los cuerpos de aguas blancas (AM, AI y MA), mientras que en las quebradas menores de aguas claras (Q2, Q1a y Q1b) los registros tienden a ser ligeramente ácidos. La variación estacional observada requiere un análisis adicional, los valores de pH registrados muestran cierta homogeneidad y hasta alguna estabilidad en la temporada seca y en los períodos de transición (seca-húmeda en noviembre y húmeda-seca en mayo), sin embargo se experimenta un descenso apreciable en los valores registrados durante la época lluviosa, esto podría deberse a la mayor conectividad lateral que el sistema experimenta en esta temporada (Fisher *et al.*, 1998; Townsend *et al.*, 2003), pudiendo el canal fluvial entrar en contacto con compuestos derivados de procesos de descomposición y mineralización que ocurren en las terrazas adyacentes (ácidos húmicos p.ej.), sin embargo se esperaría que el nivel de acidificación de las aguas se mantenga aún en el período posterior a la retracción de las aguas (Junk *et al.*, 1989), sin embargo esto no fue evidenciado.

Para una revisión detallada de los valores de pH registrados en las cuatro campanas de muestreo, el lector puede referirse a la tabla 4 o a la figura 6.

#### 4.1.3. Conductividad eléctrica

La conductividad eléctrica es una característica fisicoquímica del agua, relacionada fundamentalmente con el contenido de iones salinos y otros solutos (Gordon *et al.*, 2004; Worch, 2015). En condiciones de absoluta pureza, el agua no es un conductor eficiente, sin embargo al entrar en contacto con la corteza terrestre o con determinadas formaciones subterráneas, suele disolver constituyentes inorgánicos mayores como Sodio ( $\text{Na}^+$ ), Magnesio ( $\text{Mg}^{2+}$ ), Calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ), Potasio ( $\text{K}^+$ ), Cloro ( $\text{Cl}^-$ ), Sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), Bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) y Carbonato ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) (Worch, 2015), por este motivo es común que en una cuenca hidrográfica alimentada fundamentalmente por las precipitaciones o en aquellas que cuentan con un aporte sustancial de glaciares, la conductividad sea muy baja en las cabeceras, y se incrementa conforme el río discurre cuenca abajo, erosionando cada vez más la superficie terrestre y cargándose de solutos (Wetzel, 2001), y esta tendencia puede verse reforzada por factores humano-inducidos como el cambio

en los patrones del uso de terreno (cambio de bosque a terrenos agrícolas o urbanos) y las descargas residuales, o el cambio climático (Nickus *et al.*, 2010).

Tabla 5: Conductividad eléctrica

Estación	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	138.3	124.0	98.7	179.7
AM-02	91.5	90.0	128.4	81.1
AM-03	107.3	121.7	102.5	162.4
AM-04	165.0	105.8	142.0	166.4
AM-05	97.5	106.7	128.0	98.3
AI-01	84.2	60.8	69.5	65.7
AI-02	78.8	125.0	140.1	66.9
AI-03	91.3	53.0	84.7	46.3
AI-04	87.6	64.3	97.0	58.8
AI-05	56.8	67.0	48.9	60.3
MA-01	11.8	19.0	18.0	15.8
MA-02	19.0	17.3	23.7	13.4
MA-03	18.5	11.1	10.6	11.6
MA-04	11.7	10.7	11.8	16.6
Q2-01	7.8	15.4	8.0	8.9
Q2-02	8.3	5.7	11.1	13.0
Q2-03	15.2	17.6	9.2	7.6
Q1a-01	5.9	6.6	5.7	4.2
Q1a-02	4.0	4.9	4.1	5.9
Q1b-01	5.6	8.3	9.1	8.5

Valores en microSiemens por centímetro ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )

Los cambios en la conductividad eléctrica propiamente dicha, no deberán generar efectos sobre la comunidad acuática, puesto que la mayor o menor capacidad de conducir electricidad del medio en el que los organismos se desarrollan no debería afectar su metabolismo, reproducción o crecimiento, sin embargo al estar relacionada fundamentalmente con el contenido de solutos, en particular iones salinos, variaciones significativas de la conductividad eléctrica en hábitats acuáticos, tienden a generar efectos sobre los organismos biológicos, afectando de manera particular el equilibrio osmótico (Nielsen *et al.*, 2003).

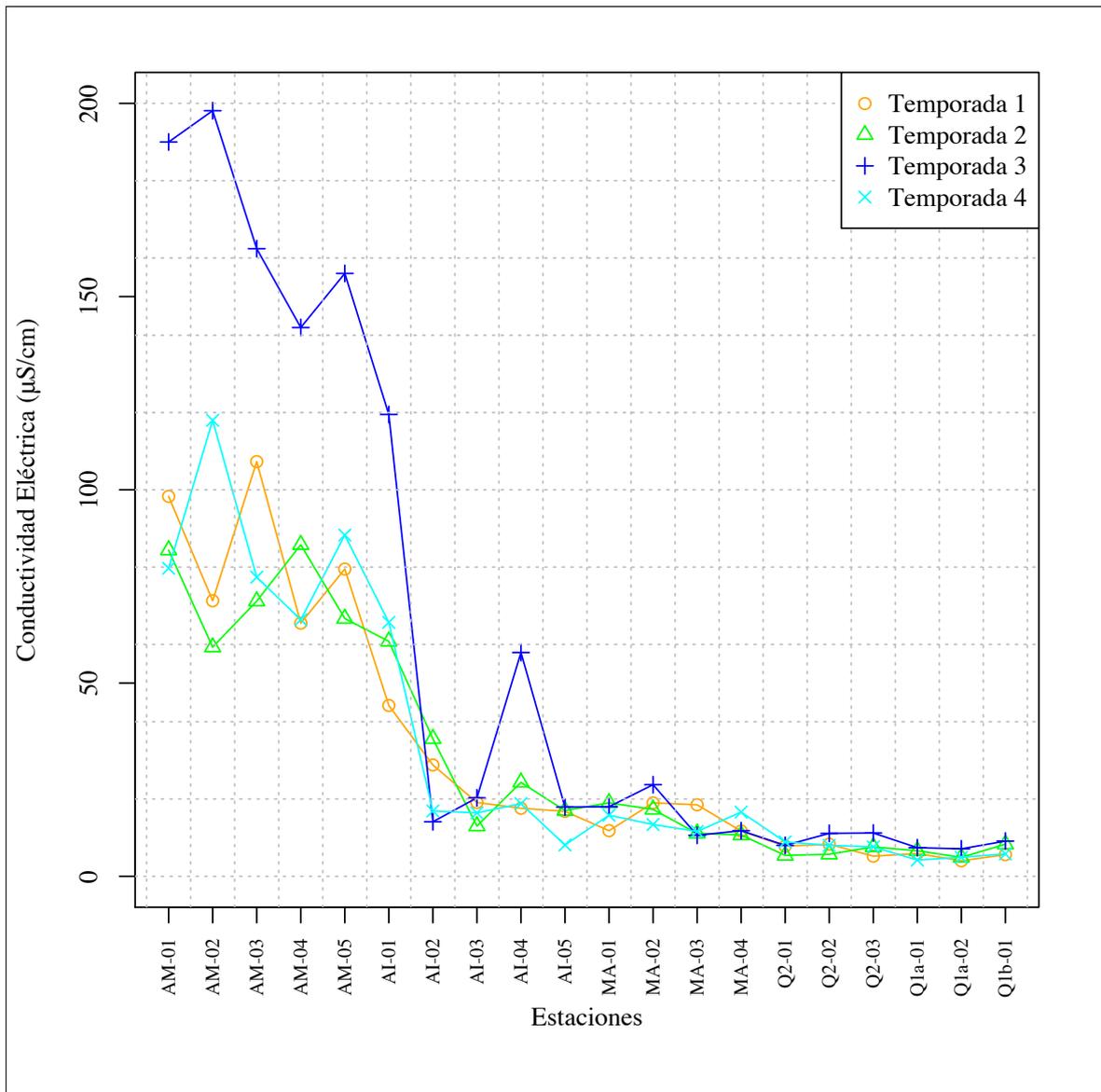


Figura 7: Conductividad eléctrica

La conductividad eléctrica observada en las 20 estaciones de muestreo, presentan una tendencia espacial que concuerda con lo señalado por la teoría, con valores muy bajos (nunca mayores de  $25\mu\text{S}/\text{cm}$ ) en las quebradas de orden menor, incluyendo a la quebrada Mapa, un ligero incremento en el río Amiguillos (hasta  $119\mu\text{S}/\text{cm}$ ), y valores mas elevados en el Río Los Amigos (registro máximo de  $198.1\mu\text{S}/\text{cm}$ ). Los valores detallados pueden revisarse en la tabla 5 y en la figura 7. La tendencia espacial es muy clara, y se observa además una variación estacional que se refleja principalmente en los puntos de muestreo ubicados en el Río Los Amigos (AM-01 hasta AM-05), donde se ubican las mayores extensiones de áreas inundables.

#### 4.1.4. Concentración de Oxígeno disuelto

El oxígeno ingresa al agua a través de la difusión desde la atmósfera, por efecto de la aireación en flujos turbulentos o como residuo de procesos fotosintéticos; su concentración constituye un elemento fundamental para la supervivencia de los organismos acuáticos y, en consecuencia, tiene la capacidad de determinar (parcialmente) la constitución de la comunidad. Algunos factores particulares pueden generar diferencias puntuales en la concentración de O<sub>2</sub>, p.ej.: (i) a menor temperatura mayor capacidad de disolución del oxígeno, (ii) los ambientes turbulentos fuerzan el ingreso de más moléculas de oxígeno por efecto de la aireación, (iii) hay diferencias en la concentración de O<sub>2</sub> entre el día y la noche debido a la diferencia aportada por la relación respiración/producción (Wetzel, 2001; O'Sullivan y Reynolds, 2004).

Tabla 6: Concentración de Oxígeno disuelto

Estación	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	5.9	6.2	6.8	6.3
AM-02	6.3	6.0	6.9	5.9
AM-03	6.1	5.3	7.3	6.1
AM-04	6.5	7.2	7.0	6.4
AM-05	6.4	7.2	7.7	6.8
AI-01	7.2	7.3	7.5	7.0
AI-02	7.2	6.2	7.1	6.3
AI-03	6.4	6.8	7.2	6.0
AI-04	6.8	7.0	7.2	6.2
AI-05	6.0	6.5	7.0	6.3
MA-01	5.2	5.8	6.8	6.1
MA-02	7.2	7.3	7.1	6.2
MA-03	5.5	6.4	6.6	6.7
MA-04	6.9	7.0	7.2	7.2
Q2-01	6.7	7.5	7.4	6.9
Q2-02	7.1	7.6	7.9	6.7
Q2-03	7.1	7.2	8.0	7.3
Q1a-01	7.2	7.1	8.1	7.1
Q1a-02	7.1	6.5	7.3	7.4
Q1b-01	6.8	6.9	7.5	6.3

Valores en miligramos por Litro (mg/L)

A diferencia de otras variables fisicoquímicas evaluadas hasta este punto, el oxígeno

disuelto no parece presentar patrones espaciales o temporales muy notables. Tal como puede verse en la figura 8 y en la tabla 6, solo hay una ligera tendencia al incremento de  $O_2$  en la época lluviosa (temporada 3), esto podría ser atribuido a diferencias en cuanto a la temperatura, puesto que en dicha temporada de muestreo (febrero del 2005) los registros de temperatura son los más bajos, sin embargo también se registraron diferencias en cuanto a la temperatura del agua entre las quebradas de orden menor (quebradas de órdenes 1 y 2) y los ríos mayores (Los Amigos, Amiguillos y Mapa), pero estas diferencias (que son incluso más notorias que las diferencias estacionales) no parecen tener un correlato con la concentración de oxígeno.

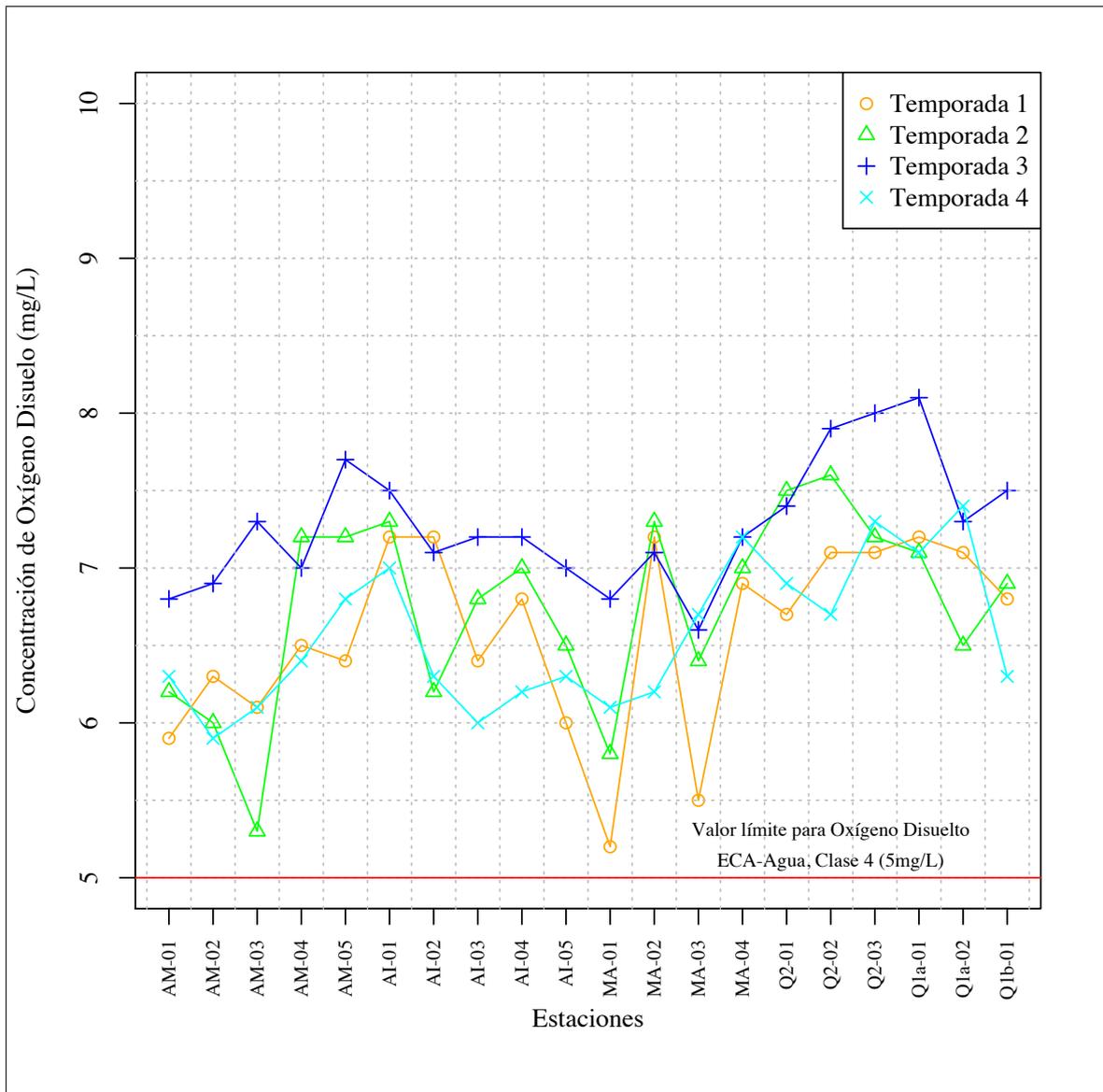


Figura 8: Concentración de Oxígeno disuelto

Los registros obtenidos para el Oxígeno en el agua superan los 5mg/L, en todos los puntos de evaluación y en las cuatro temporadas de muestreo, este valor es considera-

do el mínimo para generar condiciones apropiadas para el desarrollo de la comunidad acuática, tanto según la normativa nacional (ECA-Aguas, D.S. 015-2015-MINAM) como en diversas referencias técnicas (Moore, 1942; Davis, 1975; Wetzel, 2001; Carter *et al.*, 2007; Allan y Castillo, 2007; Lampert y Sommer 2007), esto a pesar de la influencia negativa que ejerce sobre la capacidad de dilución de la molécula de  $O_2$  la alta temperatura del agua. Esta condición natural está relacionada con el flujo relativamente rápido del agua en los canales principales, y la generación de un comportamiento turbulento, que permite la difusión forzada de gases (entre ellos el Oxígeno). Aunque -como ya se indicó- las tendencias no son marcadas, hay una mayor concentración media de  $O_2$  en las estaciones de quebradas menores que en los ríos más grandes, lo que tiene una correlación directa con la temperatura, y el patrón de flujo.

#### 4.1.5. Turbidez

La turbidez se define como la falta de transparencia del agua, esta es una variable física (y parámetro de calidad) fundamental para los ambientes acuáticos (cita), está fuertemente relacionada con la naturaleza del hábitat, ya que depende principalmente de la cantidad de partículas en suspensión (cita), y en tal sentido presenta variaciones típicas dependiendo de factores como: el tipo de ambiente (río, lago, quebrada, etc.), el tamaño y la geología de la cuenca aportante, el uso del terreno (Brown, 1984; Irvine *et al.*, 2011).

La turbidez fue medida mediante la utilización de un tubo de Jackson, esta es una herramienta para el registro visual de niveles estandarizados de visibilidad. Las Unidades de Turbidez de Jackson (UTJ) constituyen una escala basada en la medida inversa a la altura de la columna de agua requerida para dejar ver un objeto a través de ella, el estándar fué construido alrededor de concentraciones de Sílice en el agua: una muestra de agua que contiene 100mg/L de Sílice (en la forma de diatomita o arenas de diatomea), presenta una turbidez de 25,1UTJ (Brown, 1984; Myre y Shaw, 2006).

La turbidez también presenta (tal como sucede con la temperatura, el pH y la conductividad) una clara variabilidad espacial y temporal:

- En términos espaciales, hay marcadas diferencias en cuanto al nivel de turbidez entre las quebradas de orden menor (Q1a, Q1b y Q2) frente a los registros obtenidos en los Ríos Los Amigos (AM) y Amiguillos (AI) y en la Quebrada Mapa (MA): los valores en las cuatro estaciones de menor orden varían entre 30 y 80UTJ en todas las temporadas de evaluación, mientras que los registros en los ríos mayores se ubican entre 50 y 100UTJ. Estas diferencias se deberían principalmente a un factor: el área de la cuenca aportante, ya que en el ámbito

de estudio el nivel de cobertura vegetal es relativamente homogéneo con un buen estado de conservación general.

Tabla 7: Valores de turbidez

Estacion	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	80.0	100.0	100.0	100.0
AM-02	80.0	100.0	100.0	100.0
AM-03	90.0	95.0	100.0	100.0
AM-04	80.0	100.0	100.0	100.0
AM-05	80.0	100.0	100.0	100.0
AI-01	75.0	90.0	100.0	95.0
AI-02	70.0	90.0	100.0	90.0
AI-03	70.0	80.0	100.0	90.0
AI-04	65.0	80.0	100.0	100.0
AI-05	70.0	80.0	100.0	85.0
MA-01	55.0	75.0	95.0	80.0
MA-02	55.0	75.0	95.0	75.0
MA-03	55.0	70.0	100.0	70.0
MA-04	50.0	65.0	90.0	70.0
Q2-01	50.0	60.0	80.0	65.0
Q2-02	40.0	60.0	80.0	65.0
Q2-03	40.0	60.0	80.0	60.0
Q1a-01	35.0	60.0	60.0	55.0
Q1a-02	30.0	60.0	65.0	55.0
Q1b-01	30.0	50.0	60.0	55.0

Valores en unidades estándar de Jackson (UTJ)

- Si se analizan las variaciones en términos temporales, también es posible identificar una tendencia relativamente clara, con los valores más bajos obtenidos en la primera campaña de evaluación (desarrollada en plena época seca, durante el mes de junio del 2004), valores intermedios en las temporadas de muestreo 2 y 4, las que corresponden a las fases de transición seca-húmeda y húmeda-seca respectivamente (noviembre del 2004 y mayo del 2005), y los valores más altos en la tercera campaña de evaluación, la cual fué llevada a cabo en el mes de febrero del 2005, en plena época de lluvias.

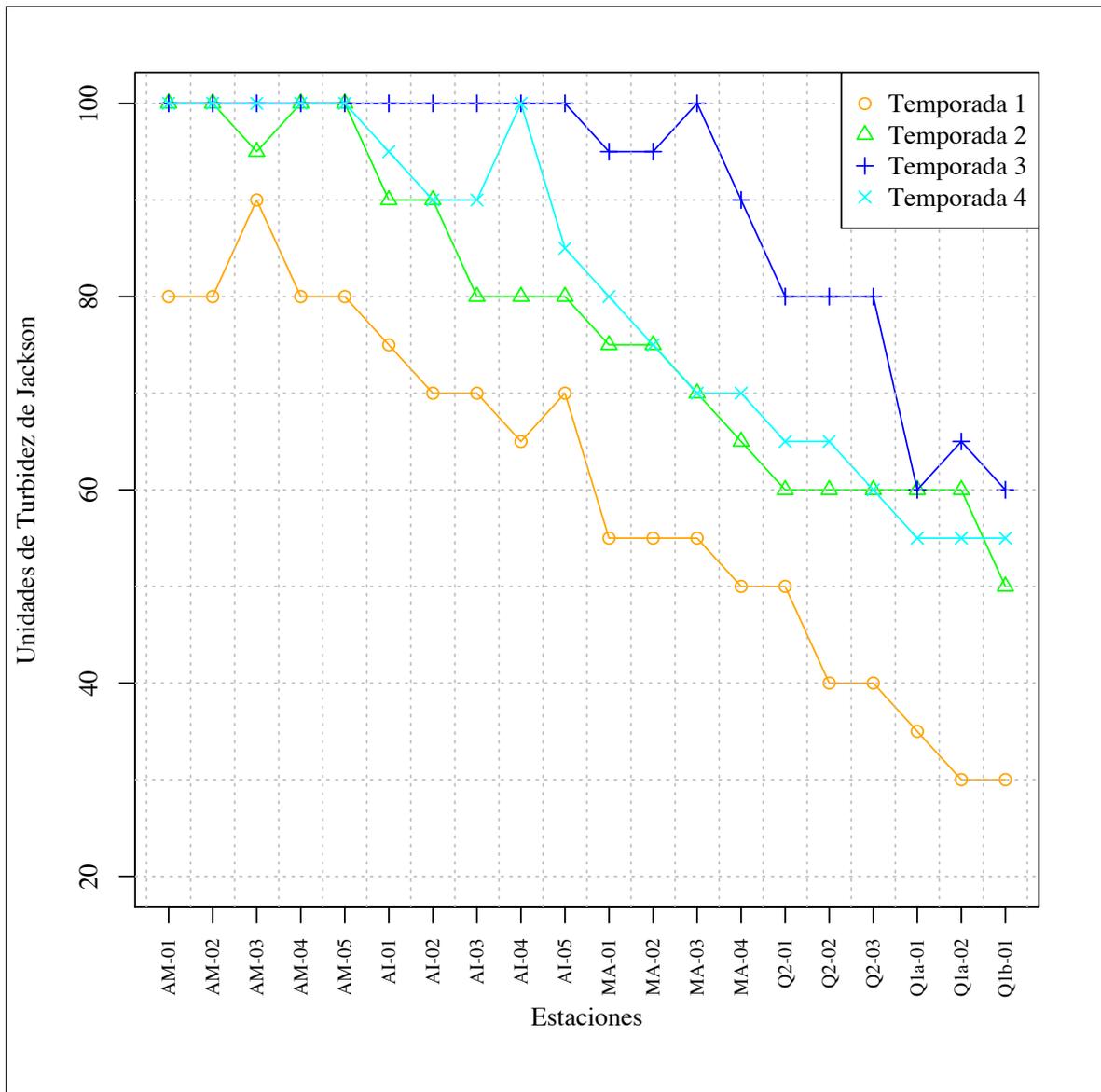


Figura 9: Valores de turbidez

Las tendencias observadas presentan características muy similares al pH, replicando su variabilidad espacial y temporal, dicha variabilidad podría ser explicada con los mismos argumentos: los valores más altos de turbidez obtenidos en los ríos mayores, corresponden a valores esperables en cuerpos de aguas blancas, los cuales por naturaleza transportan una gran cantidad de sólidos en suspensión, principalmente arcillas producto de la erosión de zonas montañosas o colinosas en sus cabeceras (el arco de Fitzcarrald en este caso), en tanto que el incremento observado en la época de lluvias se debería al incremento de los procesos erosivos, ya sea producto de la interacción de la precipitación con el suelo (escorrentía/erosión) como la erosión de riberas y laderas cercanas por el incremento en el caudal.

En la figura 9 y en la tabla 7 se presentan los valores de turbidez (en unidades de

Jackson) registrados en las cuatro campañas de evaluación.

#### 4.1.6. Nitratos ( $\text{NO}_3^-$ )

El Nitrógeno es un nutriente fundamental para el desarrollo de organismos vegetales, y el ión Nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), constituye una de sus formas más reactivas y de mayor disponibilidad en ambientes acuáticos, disponibilidad que se ha visto incrementada en diferentes regiones por diversas actividades antropogénicas incluyendo la aplicación de fertilizantes o la utilización de combustibles fósiles (Galloway *et al.*, 2004; Arango *et al.*, 2007). La denitrificación puede reducir la disponibilidad del Nitrógeno en ambientes acuáticos, mediante la formación de gases como el óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) o nitrógeno molecular (dinitrógeno,  $\text{N}_2$ ) como producto de procesos respiratorios, sin embargo la tasa de denitrificación puede ser mucho menor que el aporte en paisajes muy dominados por actividad agrícola o zonas con grandes poblaciones y procesos ineficientes en el tratamiento de residuos.

En las cuatro temporadas de evaluación, la concentración de Nitratos presenta dos tendencias relativamente claras, coincidentes con patrones ya apreciados para otras variables físicoquímicas en cuanto a los grupos determinados, aunque sigue una tendencia inversa:

- En términos espaciales, los valores de concentración de nitrógeno varían notablemente entre los ríos mayores (Los Amigos, Amiguillos y quebrada Mapa) y las quebradas de orden menor (Q1a, Q1b y Q2): en la época seca (junio del 2004) y en las dos temporadas de transición (Noviembre del 2004 y Abril del 2005), los valores de Nitratos son significativamente mayores en las estaciones ubicadas en las quebradas de orden 1 y 2 (entre 0,100 y 0,200mg/L), se registran valores intermedios en la quebrada Mapa (0,050 a 0,150mg/L), mientras que en los dos ríos principales (los Amigos y Amiguillos) se obtienen los registros más bajos (0,050mg/L en la mayoría de los casos, excepto dos valores de 0,100mg/L).
- La variabilidad temporal se observa claramente al comparar los registros obtenidos en la época de lluvias (Enero del 2015) frente a lo observado en las otras tres campañas de evaluación: mientras en estas últimas se obtienen registros más altos en las quebradas menores, en tanto que los ríos grandes exhiben valores marginales; en las muestras colectadas durante la época húmeda el registro se hace mucho más homogéneo, con valores que se mantienen en los rangos normales para las estaciones de quebradas menores y la quebrada Mapa (0,100 a 0,200mg/L), se elevan ligeramente en el río Amiguillos (0,100 a 0,150mg/L) y experimentan un incremento sustancial en el río los Amigos (0,150 a 0,250mg/L).

Tabla 8: Concentración de Nitratos

Estacion	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	0.100	0.050	0.250	0.200
AM-02	0.050	0.050	0.200	0.200
AM-03	0.050	0.150	0.250	0.150
AM-04	0.050	0.050	0.200	0.100
AM-05	0.050	0.100	0.150	0.100
AI-01	0.050	0.050	0.200	0.150
AI-02	0.100	0.050	0.100	0.150
AI-03	0.050	0.050	0.100	0.100
AI-04	0.050	0.100	0.150	0.050
AI-05	0.050	0.150	0.150	0.200
MA-01	0.100	0.150	0.200	0.200
MA-02	0.150	0.050	0.200	0.200
MA-03	0.100	0.150	0.150	0.150
MA-04	0.100	0.050	0.200	0.100
Q2-01	0.150	0.100	0.150	0.100
Q2-02	0.100	0.200	0.200	0.150
Q2-03	0.200	0.150	0.010	0.150
Q1a-01	0.150	0.100	0.200	0.200
Q1a-02	0.150	0.100	0.150	0.150
Q1b-01	0.100	0.150	0.200	0.100

Valores en miligramos por Litro (mg/L)

La figura 10 y la tabla 8 presentan los registros de concentración de nitratos en la cuenca del río los Amigos, durante las cuatro campañas de muestreo desarrolladas entre los años 2005 y 2006.

Las tendencias descritas en cuanto a la concentración de Nitratos y sus variaciones espacio/temporales, responden al comportamiento típico de los ríos estudiados:

- En las quebradas de orden menor, que son altamente dependientes del medio terrestre circundante (la cuenca) en cuanto a los aportes de materia y energía (Junk y Wantzen, 2004), las concentraciones medidas se mantienen dentro de un rango relativamente estable, con un ligero incremento en la época de lluvias, cuando la escorrentía tiende a transportar hacia el cauce la materia orgánica y los nutrientes disponibles en las capas superficiales del suelo (Furch, 1997; Furch y Junk, 1997).

- El transporte longitudinal de materia domina en ríos de cuenca media y baja, por lo que los procesos de denitrificación tienden a reducir la concentración de este elemento (y de otros nutrientes así como de materia orgánica) conforme se baja en la cuenca (Vannote *et al.*, 1980; Sedell *et al.*, 1989), pero esta situación se ve alterada durante el período de aguas altas en aquellos cuerpos que cuentan con un llano inundable amplio y productivo (Junk *et al.*, 1989; Junk y Wantzen, 2004; Bouchez *et al.*, 2012), esto se aprecia claramente en las estaciones ubicadas más aguas abajo en el río los Amigos, donde se experimenta un incremento sustancial en la concentración de Nitratos en la temporada de avenidas (febrero 2005).

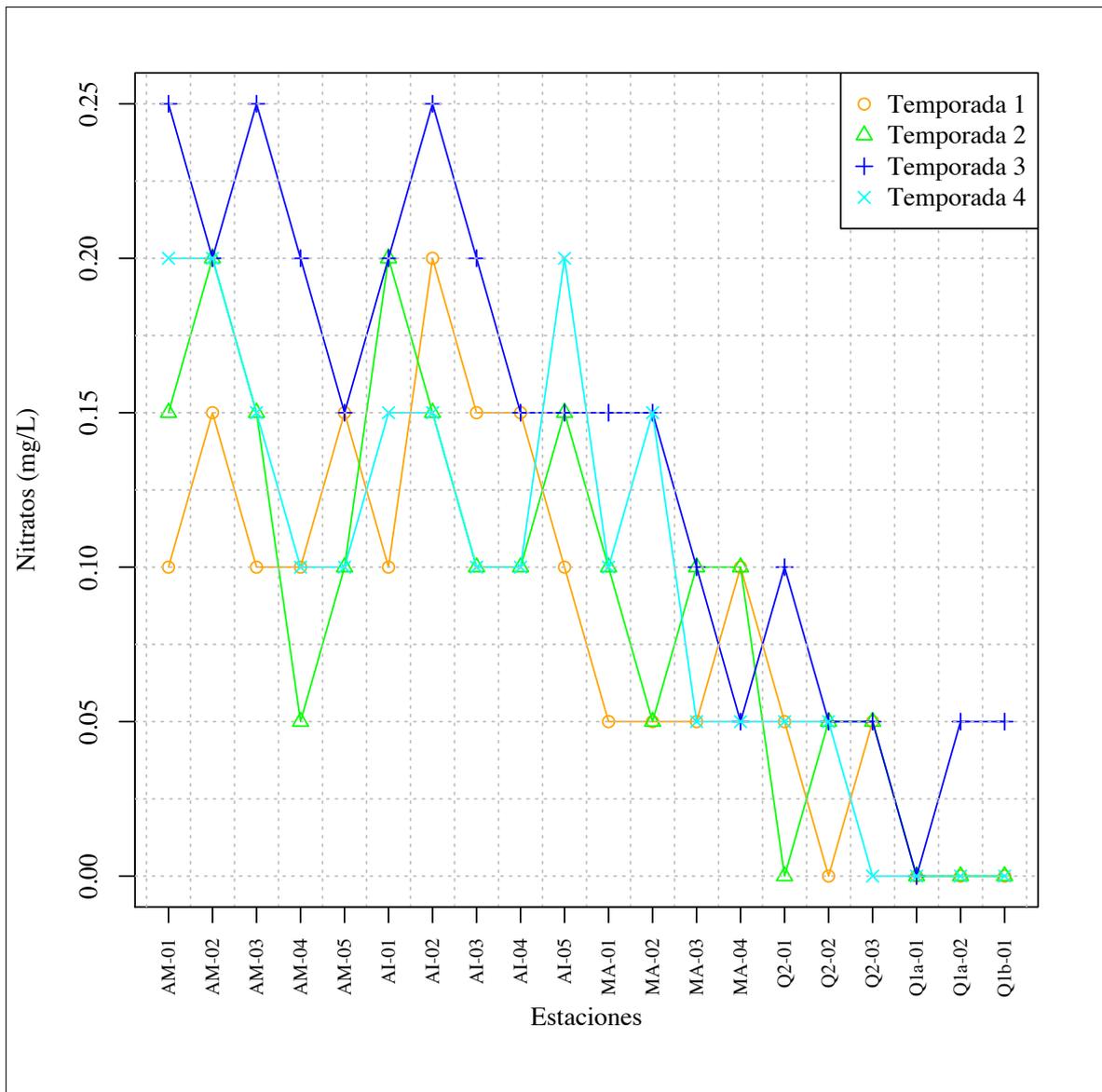


Figura 10: Concentración de Nitratos

## 4.2. Características físicas del hábitat

Las características físicas del hábitat acuático constituyen un elemento determinante (estructural) para la comunidad hidrobiota, en tal sentido su evaluación constituye un elemento importante en el estudio del nivel de conservación (o calidad) en este tipo de ambientes (Maddock, 1999; Ganesan y Khan, 2008).

Para la caracterización del hábitat se utilizó una modificación del protocolo SVAP (Newton *et al.*, 1998; Wilhelm *et al.*, 2005; Boyer, 2009), un procedimiento para la calificación del ambiente fluvial en base a una serie de características físicas que (teóricamente) determinan su potencial como ambiente óptimo para el desarrollo de la comunidad hidrobiológica. El protocolo utilizado en el presente caso, consta de ocho (8) criterios de evaluación agrupados en tres categorías: (i) condición del canal y su área circundante, (ii) condición (aparente) del agua y (iii) diversidad y abundancia de hábitats para organismos acuáticos.

Tabla 9: Calidad de hábitat

Estacion	Temporada 1	Temporada 2	Temporada 3	Temporada 4
AM-01	16.40	17.00	15.30	17.00
AM-02	15.20	15.40	17.90	16.60
AM-03	16.20	15.90	15.30	17.00
AM-04	16.50	16.80	16.60	16.10
AM-05	14.40	14.40	18.20	16.00
AI-01	16.60	16.80	15.40	15.60
AI-02	14.30	16.40	14.00	16.50
AI-03	16.70	14.60	16.50	14.60
AI-04	15.00	15.50	14.30	15.60
AI-05	15.10	15.60	15.60	15.20
MA-01	15.80	15.00	16.60	14.50
MA-02	14.00	15.40	16.00	14.80
MA-03	16.20	15.40	16.60	15.20
MA-04	16.20	14.50	16.00	16.20
Q2-01	17.80	15.50	18.30	18.70
Q2-02	19.50	18.00	18.10	16.50
Q2-03	19.40	15.90	18.10	18.90
Q1a-01	17.60	16.40	17.00	18.20
Q1a-02	19.00	15.90	19.50	19.00
Q1b-01	17.70	19.30	16.40	16.30

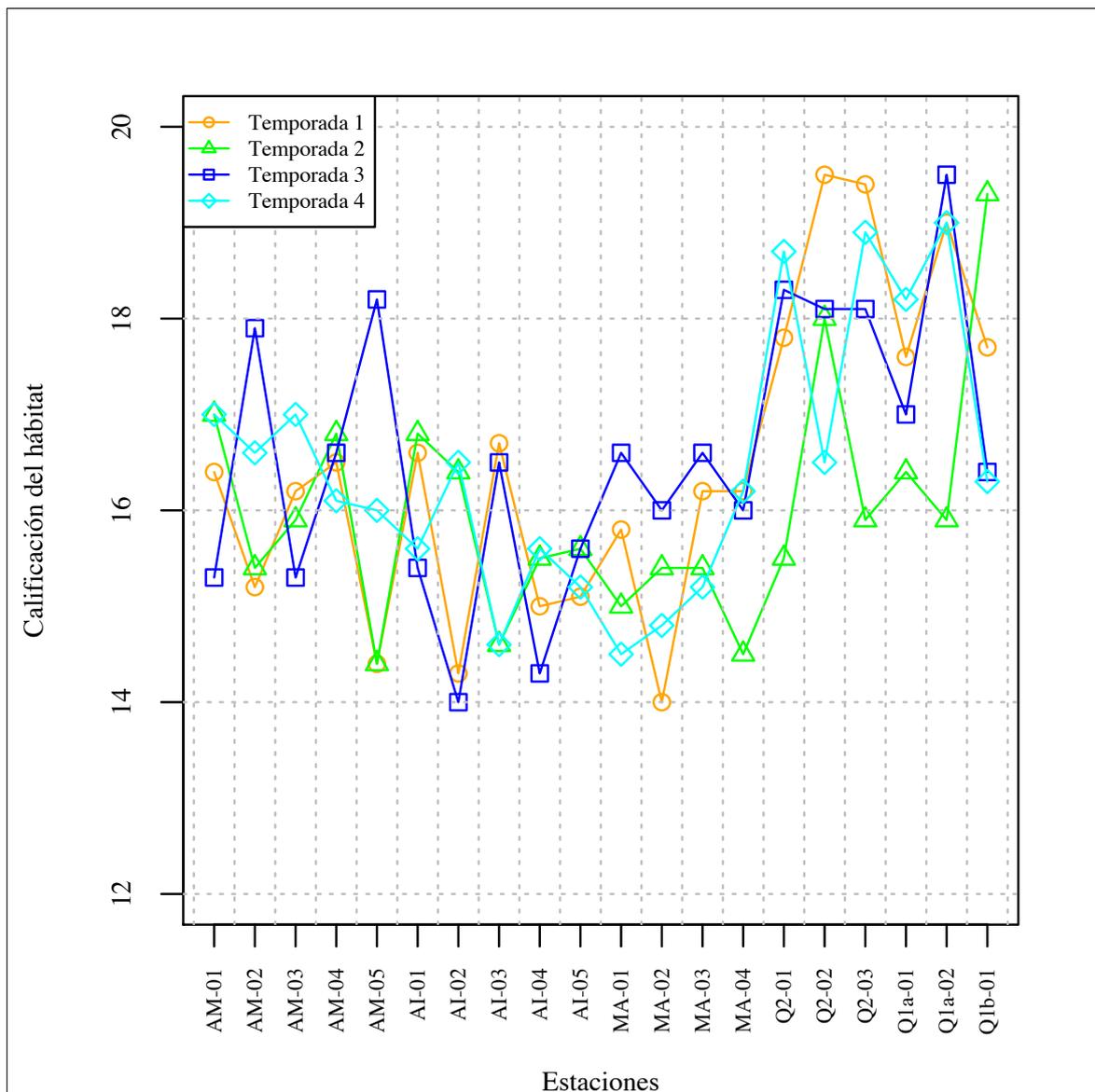


Figura 11: Calidad de hábitat

Los valores asignados a cada estación de muestreo pueden revisarse en la tabla 9 y en la figura 11. En general se puede apreciar que los valores de calificación del hábitat fluvial se encuentran casi siempre por encima de 14 unidades, esto se debe a que se trata de tramos en condiciones altas o medias de conservación, sin embargo hay una ligera tendencia hacia la mejora en las condiciones en los tramos superiores en los que dominan quebradas de orden menor, esto último podría deberse a tres factores:

- Las características de aguas claras presentes en las quebradas de orden menor.
- La presencia de bosques más densos en el sector alto de la cuenca.
- Una variabilidad mayor de los microhábitats en quebradas que en ríos.

### 4.3. Riqueza de Macroinvertebrados bentónicos

Tal como ya ha sido señalado, en el presente trabajo se ha comparado la composición del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos en cinco cuerpos fluviales de diferente orden (1 al 5 según el método de Strahler), buscando confirmar si su organización trófica o funcional, se ajusta a lo predicho por algunos modelos generales de ecología fluvial.

#### 4.3.1. Riqueza total y riqueza por temporada de evaluación

Una vez colectadas las muestras, se transportaron a los laboratorios del Museo de Entomología Klaus Raven Buller de la Universidad Nacional Agraria la Molina (UNALM), en estas instalaciones y con la ayuda de claves taxonómicas especializadas (Fernández y Domínguez, 2001; Domínguez *et al.*, 2006; Heckman, 2001, 2002, 2003, 2006), se procedió a identificar y cuantificar los organismos bentónicos presentes en cada una de ellas. Es importante señalar que, en el año 2012, en las instalaciones de la división de Limnología de CORBIDI, se realizó una actualización detallada de todas las categorías taxonómicas determinadas originalmente, en base a información bibliográfica más reciente (Domínguez y Fernández, 2009; Hamada *et al.*, 2014). El registro total alcanzó 120 morfoespecies, distribuidas en cuatro (4) Filos (Phyla), con riquezas que se distribuyen de la siguiente manera:

- El Phylum Platyhelminthes (platelmintos, planarias), está representado por solo una (1) morfoespecie, perteneciente al género *Dugesia*, esto corresponde al 0.83 por ciento de la riqueza total registrada.
- El Phylum Mollusca cuenta con cinco (5) morfoespecies, lo que equivale al 4.17 por ciento del total de Taxones específicos colectados. Los cinco morfotipos colectados se reparten de la siguiente manera: un (1) bivalvo del género *Pisidium* y cuatro (4) gastropodos pertenecientes a las familias Lymnaeidae (1), Physidae (1) y Planorbidae (2).
- Los anélidos (Phylum Annelida) están presentes con solo dos (2) morfoespecies (1.67 por ciento de S-total), ambas pertenecientes a la familia Tuficidae. Este grupo se encuentra ampliamente representado en el Neotrópico (Brinkhurst y Marchese, 1988), y suele estar asociado a fondos arenosos móviles de grandes ríos de llanura (Blettler *et al.*, 2008).
- 112 de las 120 morfoespecies identificadas pertenecen al Phylum Arthropoda (93,33 por ciento de la riqueza total obtenida), siendo insectos 107 de estas (89.17 por ciento de la riqueza total y 95.54 por ciento del total de artrópodos); esta es una situación común en muestras de invertebrados bentónicos de agua dulce en

todo el mundo, en las que los artrópodos son el grupo que representa la mayor riqueza específica (y usualmente también la mayor abundancia), en particular por el aporte de la Clase Insecta (Rosenberg y Resh, 1993; Bonada *et al.*, 2006; Hauer y Resh, 2007), ya que el ensamblaje está constituido fundamentalmente por formas larvales y adultas de insectos pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera, Odonata, Coleoptera y Diptera (entre otros).

En la tabla 10 son presentados los valores de riqueza observada para cada Phylum de macroinvertebrados bentónicos (y la Clase Insecta) en la muestra total (producto de las colectas realizadas en las cuatro campañas de manera conjunta) para cada campaña de evaluación.

Tabla 10: Riqueza total

Phylum/Clase	Jul 2004 Temp 1	Nov 2004 Temp 2	Feb 2005 Temp 3	May 2005 Temp 4	TOTAL
Platyhelminthes	1	1	1	1	1
Mollusca	4	3	4	3	5
Annelida	2	1	2	2	2
Arthropoda (NI)	3	5	5	4	5
Insecta	69	65	84	74	107

Temp 1 - 4: Temporadas 1 a 4

Arthropoda (NI): artrópodos distintos de insectos

El análisis comparativo de los valores de riqueza específica por temporada, muestra que, el número total de especies registradas en cada campaña es relativamente alto para ambientes fluviales de selva baja (Buss y Salles, 2007; Buss y Borges, 2008; de Oliveira y Nessimian, 2010), con un valor mínimo de 75 taxones en la segunda temporada desarrollada durante transición entre época seca y húmeda del 2004 (noviembre), y un máximo de 96 especies o morfoespecies en la tercera campana de muestreo, desarrollada en febrero del 2005, lo que corresponde a la temporada húmeda. En general es posible apreciar que hay un incremento notable en la riqueza de especies en la temporada de aguas altas (febrero del 2005), frente a lo observado en la época seca (julio del 2004) o en los períodos transicionales, esto podría deberse principalmente al aporte de especies distintas, asociadas a los hábitats del llano inundable, para evaluar si este efecto es importante se analizó el número de especies acumuladas por campaña, este análisis muestra que en la tercera temporada (época húmeda del 2006) se observa el mayor incremento en especies: 19 registros nuevos con respecto al total obtenido hasta la segunda temporada (108 versus 89), en la cuarta salida de campo (abril del 2006, transición de húmeda a seca) el número de especies nuevas registradas fue 12 (120

frente a las 108 registradas hasta la tercera campaña), mientras que en la segunda temporada (noviembre del 2005) el incremento había sido de solo 10 especies nuevas en comparación a lo obtenido en julio del 2005 (primera temporada), todos los valores de riqueza acumulada se pueden revisar en la tabla 11.

Tabla 11: Riqueza acumulada

Phylum/Clase	Jul 2004 Temporada 1	Nov 2004 Temporada 2	Feb 2005 Temporada 3	May 2005 Temporada 4
Platyhelminthes	1	1	1	1
Mollusca	4	4	4	5
Annelida	2	2	2	2
Arthropoda (NI)	3	5	5	5
Insecta	69	77	96	107

#### 4.3.2. Riqueza específica por tipo de río y temporada

Tal como se ha señalado, se consideraron ríos de diferentes órdenes en los cuales, debido a sus diferencias en dimensión, hidrología, hidráulica y características hidroquímicas, se espera encontrar una composición de especies y una organización comunitaria diferenciables. Para analizar si dichas diferencias son significativas y muestran una tendencia temporal más clara que la observada en base al análisis de la riqueza total, se desarrollaron una serie de análisis gráficos y estadísticos.

Un primer análisis consiste en comparar los valores de riqueza total, obtenida para cada uno de los ríos evaluados en las cuatro temporadas de estudio, en la figura 12 se muestra un diagrama de barras con los valores de riqueza total por río estudiado en las cuatro campañas de muestreo.

Como puede apreciarse, los registros tienden a ser relativamente homogéneos durante las cuatro campañas en casi todos los cuerpos de agua evaluados, con la excepción del río los Amigos durante la tercera temporada:

- En general hay una tendencia bastante clara y constante: las estaciones ubicadas en los cuerpos de agua menor (quebradas de orden 1 y 2) tienden a presentar valores de riqueza más altos que los obtenidos en las estaciones de la quebrada Mapa y los ríos Amiguillos y los Amigos.
- Al analizarse los 20 valores de riqueza acumulada por tipo (u orden) de río (5) y por temporada (4), se obtiene un coeficiente de variabilidad del 18.3 por ciento,

lo que equivale al nivel de variabilidad media de la muestra.

- Sin embargo, en el río los Amigos durante la tercera campaña registro de riqueza se incrementa sustancialmente, pasando de 41 especies o morfoespecies colectadas en cada una de las temporadas anteriores, a 63 taxones específicos, esto representa un incremento cercano al 54 por ciento en la riqueza observada.

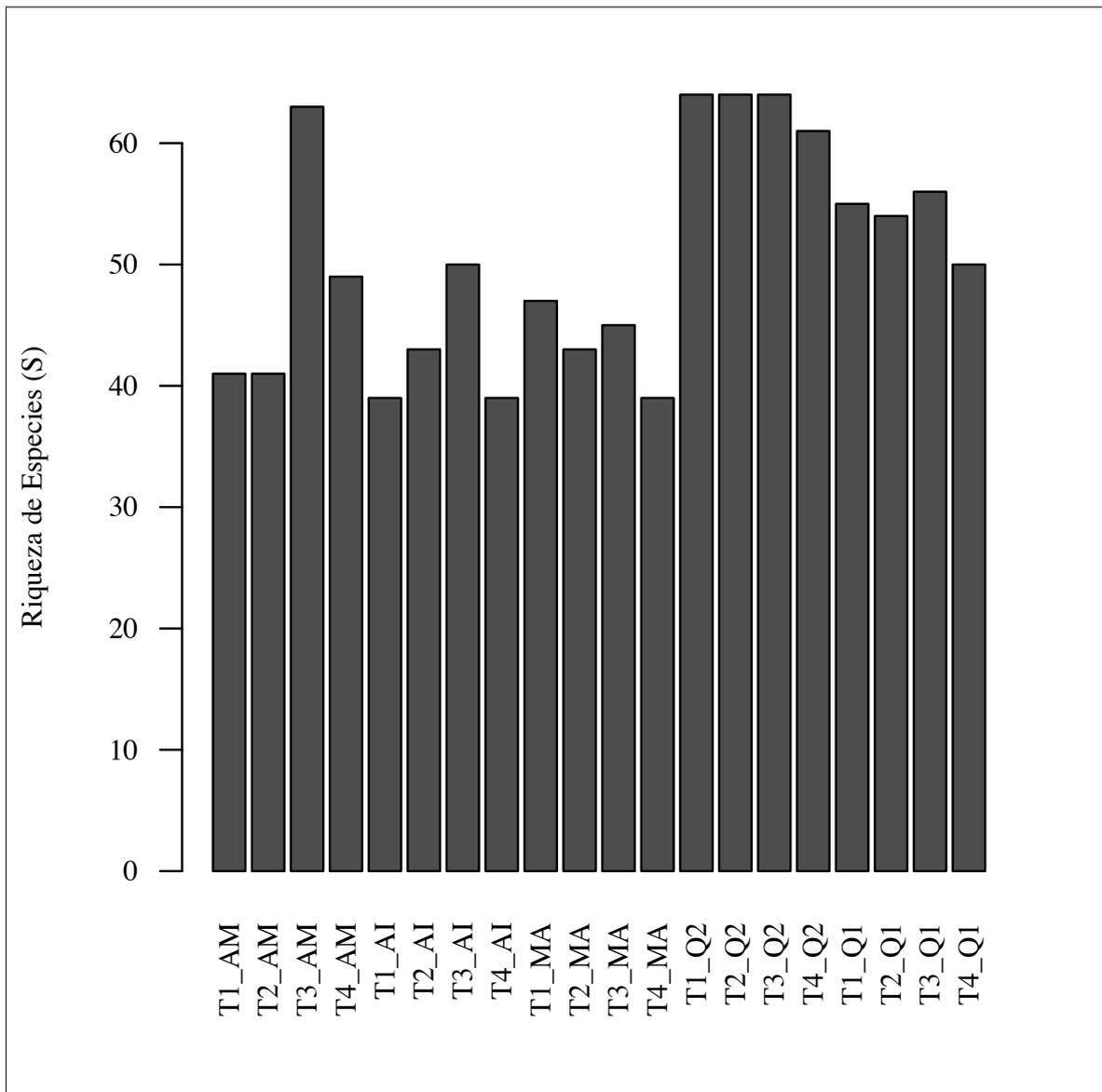


Figura 12: Riqueza (S) por río y temporada

Estas tendencias pueden apreciarse también al analizar los datos de cada una de las sub-unidades muestrales de manera independiente: la figura 13 es un diagrama de cajas construido en base a los datos de riqueza (S) para cada una de las sub-muestras colectadas durante las cuatro temporadas de estudio, ahí puede verse que, en la tercera campaña (período de lluvias, febrero del 2006), los valores de riqueza obtenidos en

los Amigos presentan un promedio mucho más alto que el obtenido para las otras temporadas, y también hay un nivel de variabilidad más amplio, de hecho en esta temporada los registros promedio de riqueza en el río Amiguillos y en la quebrada Mapa también experimentan un incremento notorio con respecto a lo obtenido en campanteriores (y en la posterior), sin embargo en el caso del río los Amigos, este incremento es mucho mayor y la variabilidad es más amplia.

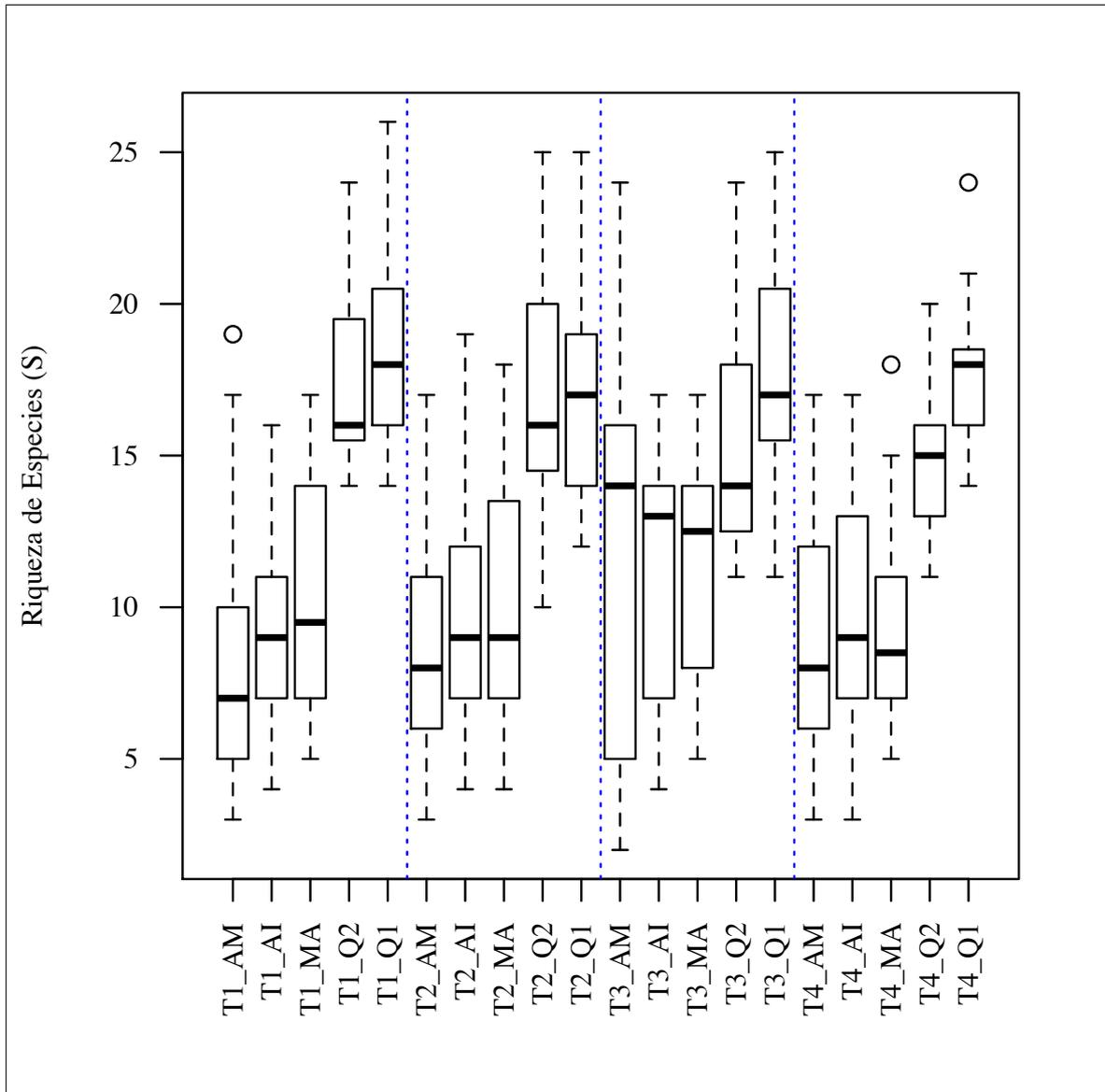


Figura 13: Dispersión en los valores de riqueza por temporada y río

Para evaluar si estas diferencias estacionales son estadísticamente significativas, se realizó un análisis de variancia (ANVA), comparando dentro de cada cuerpo de agua (río o quebrada de determinado orden), los valores de riqueza por muestra obtenidos para cada una de las campas. Los resultados del análisis de variancia se muestran en la tabla 12.

Tabla 12: Análisis de variancia. Valores de riqueza (S)

	GL	SC	CM	F	p-Valor
<b>Los Amigos</b>					
Temporada	3	242.5	80.84	3.439	0.020
Residuales	96	2256.4	23.50		
<b>Amiguillos</b>					
Temporada	3	43.9	14.63	1.031	0.382
Residuales	96	1361.3	14.18		
<b>Mapa</b>					
Temporada	3	49.1	16.38	1.179	0.323
Residuales	76	1056.1	13.89		
<b>Qda. orden 2</b>					
Temporada	3	59.0	19.66	1.539	0.214
Residuales	56	715.2	12.70		
<b>Qda. orden 1</b>					
Temporada	3	17.9	5.97	0.514	0.675
Residuales	56	651.1	11.63		

GL: grados de libertad;  
 SC: suma de cuadrados;  
 CM: cuadrado medio

Los análisis de variancia muestran que el único ambiente fluvial en el que se obtendrían diferencias significativas en los valores de riqueza por unidad y sub-unidad muestral entre las distintas temporadas, es el río los Amigos, para evaluar si estas diferencias se deben (como es posible presumir a partir de los análisis preliminares) a la influencia de los datos obtenidos durante la tercera campaña de muestreo, se ejecutó una prueba de rangos de Tukey (Tukey, 1949) cuyos resultados se muestran en la tabla 13.

El número de especies obtenidas en cada una de las muestras y sub-muestras del río los Amigos durante la fase de inundación, representa una anomalía con respecto a los valores típicos de captura, y aunque es posible apreciar ligeras tendencias de incremento durante esta misma temporada para la riqueza en otros ambientes fluviales (Amiguillos y Mapa principalmente) estas variaciones no tienen la significancia estadística que si se presenta en el caso de los Amigos, esto se debería fundamentalmente a la existencia (y la mayor importancia relativa) de un hábitat cuya influencia en los otros ríos no es tan notoria: el llano inundable.

Tal como se plantea en el concepto de pulsos de inundación (Junk *et al.*, 1989; Junk y Wantzen, 2004, en ríos de cuenca baja, la fase de inundación representa el acceso a un nuevo hábitat, con una gran disponibilidad de nuevos recursos los cuales pueden tener

influencia en el sistema fluvial, incluso después de la fase de aguas altas.

Tabla 13: Prueba por pares de Tukey. Valores de riqueza (S)

Temporadas	Diferencia	LInf (IC)	LSup (IC)	p-valor
T1-T2	0.24	-3.345	3.825	0.998
T4-T2	0.80	-2.785	4.385	0.937
T3-T2	3.88	0.295	7.465	0.029
T4-T1	0.56	-3.025	4.145	0.977
T3-T1	3.64	0.055	7.225	0.045
T3-T4	3.08	-0.505	6.665	0.118

LInf (IC): límite inferior del intervalo de confianza

LSup (IC): límite superior del intervalo de confianza

#### 4.4. Abundancia de Macroinvertebrados bentónicos

Los valores de abundancia fueron analizados por temporada y por tipo de río, observándose tendencias espacio-temporales muy similares a las discutidas en la sección anterior (riqueza). En las quebradas de orden menor (Q1 y Q2) y en la quebrada Mapa, los valores de abundancia son notablemente homogéneos a lo largo del año, sin embargo en el río los Amigos, hay una clara diferencia entre los valores de abundancia registrada en la tercera temporada de evaluación (época de lluvias del año 2005), frente a los valores observados en las primera y segunda temporadas (ambas en el período seco del año 2004) en tanto que, en términos de abundancia, la cuarta campaña de muestreo (la que fué llevada a cabo en el período transicional entre época húmeda y seca del año 2005) muestra niveles intermedios, los que corresponden a la respuesta del sistema al aporte de materia orgánica adicional proveniente del llano inundable, la cual es ingresada al canal principal durante la fase retracción. En el caso del río Amiguillos, hay un aparente retraso en la respuesta al período de lluvias, puesto que se aprecia un incremento sustancial en la abundancia durante la cuarta campaña de muestreo (mayo del 2005).

##### 4.4.1. Abundancia por tipo de río y temporada

En la figura 14 se muestran los valores de abundancia total de macroinvertebrados bentónicos por ambiente fluvial y por temporada o campaña de muestreo.

De forma similar a lo realizado en base a los datos de riqueza específica, los valores de abundancia por muestra y sub-muestra se presentan en un gráfico de cajas (boxplot, figura 15) en el que se pueden apreciar mas claramente las tendencias antes identificadas. Como se espera en la distribución de abundancia de organismos en los sistemas

naturales (Downing y Rigler, 1984), hay una gran heterogeneidad en los valores observados. Dentro de esta heterogeneidad es posible notar algunas tendencias, como que durante la época seca el registro medio de abundancia en las estaciones de quebradas de orden menor (Q1 y Q2) es notoriamente superior a lo obtenido en el río Amigos o en el río Amiguillos (los más grandes en el continuo evaluado), pero esta situación cambia dramáticamente en la época de lluvias, cuando el valor de abundancia media obtenidos para el río los Amigos aumenta de manera importante (igual que su nivel de variabilidad), volviendo a descender (aunque aun por encima de los valores del período seco) en las muestras colectadas durante la cuarta temporada de estudio.

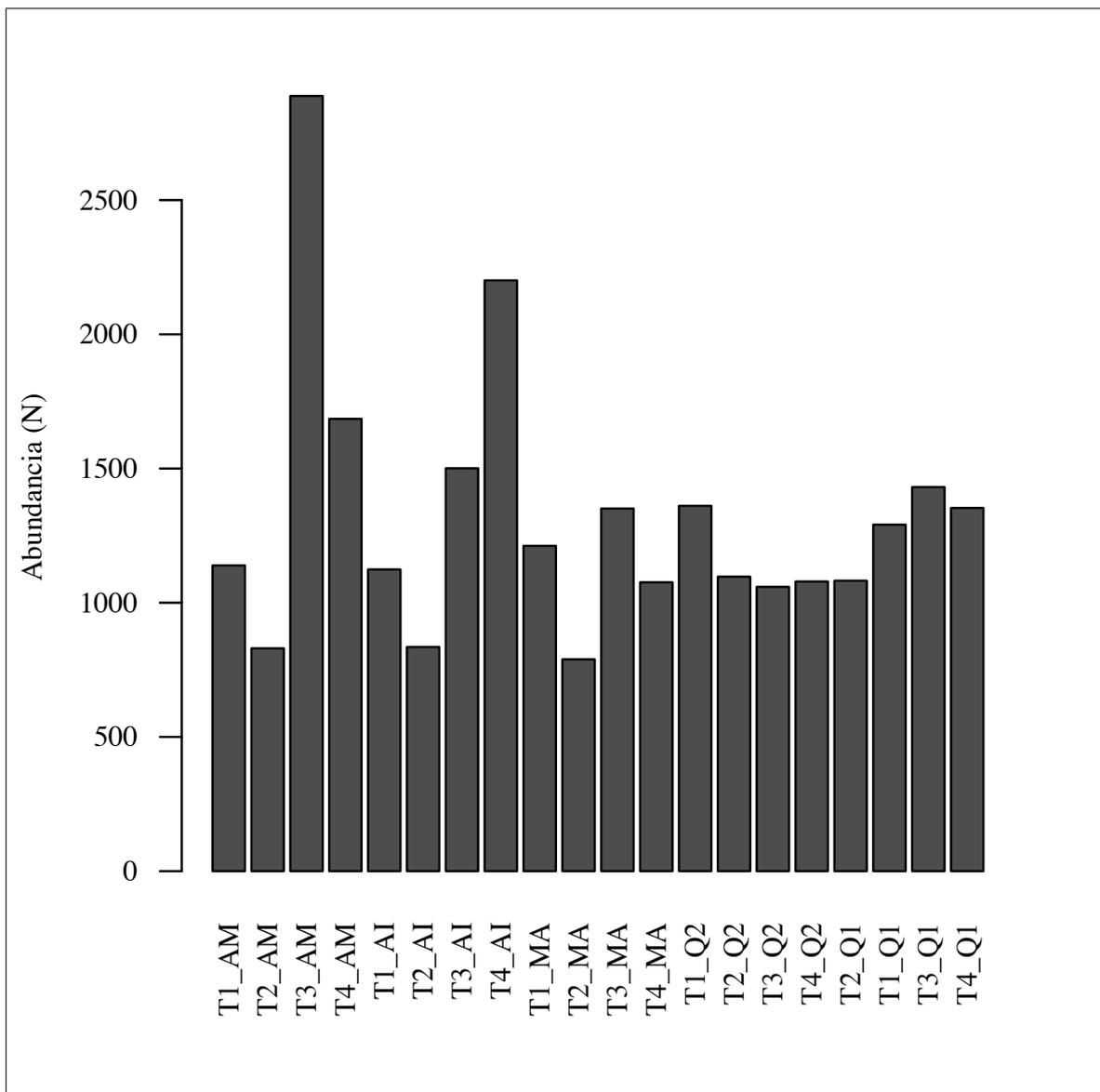


Figura 14: Abundancia (N) por río y temporada

Esta tendencia al incremento en la abundancia de organismos bentónicos durante la época húmeda en las muestras de los ríos mayores, se aprecia también -aunque en menor

magnitud- en el río Amiguillos y en la quebrada Mapa, pero en estos dos ambientes el comportamiento correspondiente a la fase de retracción (cuarta temporada, mayo 2005) muestra grandes diferencias:

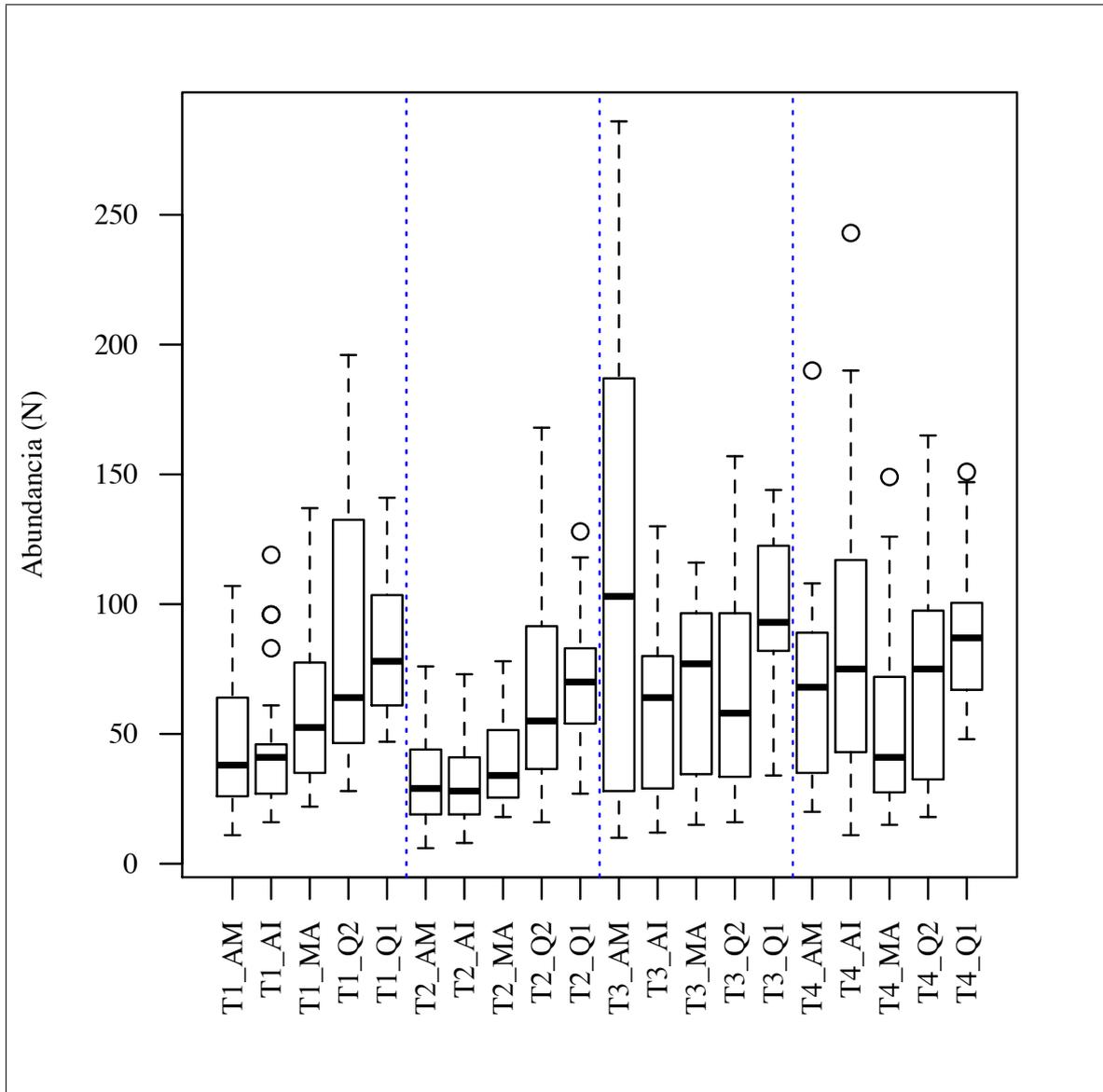


Figura 15: Dispersión en los valores de abundancia por temporada y río

- Mientras que en la quebrada Mapa, la abundancia se reduce rápidamente, hasta alcanzar valores equivalentes a los de la primera temporada de muestreo (época seca, agosto del 2005).
- En el río Amiguillos, la abundancia de organismos experimenta un incremento importante durante esta última campaña muestreo, con una media ubicada por encima de los registros obtenidos en cualquiera de las temporadas anteriores.

También en base a los valores de abundancia se desarrollaron análisis de variancia (AN-VA) para evaluar si hay diferencias significativas entre los valores obtenidos en cada una de las cuatro campañas o entre tipos de río.

Los resultados del análisis de variancia por tipo río (o rquebradas de un orden determinado), se presentan en la tabla 14. en cuanto a la abundancia hay diferencias temporales significativas en los tres ríos mayores (los Amigos, Amiguillos y Mapa), mientras que en las quebradas más pequeñas (primer y segundo orden), los valores de abundancia registrados son relativamente estables, esto concuerda con lo analizado en base las figuras 18 y 19. Es posible que la mayor estabilidad en cuanto a abundancia de macroinvertebrados (y también a la riqueza), se deba al hecho de que en las quebradas menores, ubicadas en la zona de bosque con una gran cobertura del canal, pendiente media a baja y sin la presencia de una terraza inundable significativa, tanto las características hidráulicas del medio como la naturaleza y cantidad de recursos disponibles, sufran ligeras modificaciones con la variación del caudal, favoreciendo el establecimiento de una comunidad muy estable, tanto en tinos de número de individuos, como de taxones representados.

Tabla 14: Análisis de Variancia. Valores de abundancia (N)

	GL	SC	CM	F	p-Valor
<b>Los Amigos</b>					
Temporada	3	98662	32887	13.05	3.22e-07
Residuales	96	241944	2520		
<b>Amiguillos</b>					
Temporada	3	41851	13950	9.984	8.65e-06
Residuales	96	134135	1397		
<b>Mapa</b>					
Temporada	3	8632	2877	2.886	0.0411
Residuales	76	75770	997		
<b>Qda. orden 2</b>					
Temporada	3	4043	1348	0.555	0.647
Residuales	56	136023	2429		
<b>Qda. orden 1</b>					
Temporada	3	4474	1491	1.53	0.217
Residuales	56	54599	975		

Aunque las diferencias estacionales en abundancia en los ríos mayores (los Amigos, Amiguillos y Mapa) son estadísticamente significativas ( $\alpha = 0,05$ ), es claro (en base al p-valor) que estas diferencias son mayores en los dos ríos más grandes (los Amigos y Amiguillos), por este motivo se realizaron comparaciones por pares entre temporadas mediante la prueba de Tukey.

- Al comparar los valores de abundancia entre temporadas en el río los Amigos tabla 15, se puede notar que todos los emparejamientos en los que se incluye a la tercera campaña presentan un nivel muy alto de significancia estadística, esto coincide plenamente con los patrones observados en términos de riqueza de especies, y se debería al incremento de un htat disponible durante esta fase (el llano de inundación) y los nuevos recursos que en este ambiente se encuentran disponibles.

Tabla 15: Prueba por pares de Tukey. Río los Amigos (N)

Temporadas	Diferencia	LInf (IC)	LSup (IC)	p-valor
T1-T2	12.36	-24.765605	49.48561	0.8200774
T4-T2	34.20	-2.925605	71.32561	0.0822497
T3-T2	82.32	45.194395	119.44561	0.0000005
T4-T1	21.84	-15.285605	58.96561	0.4190063
T3-T1	69.96	32.834395	107.08561	0.0000205
T3-T4	48.12	10.994395	85.24561	0.0055386

- En la tabla 16, se pueden revisar los resultados de la prueba HSD de Tukey para el río Amiguillos, aquí es posible apreciar ligeras diferencias con respecto a lo obtenido en el río los Amigos, pero que ya habían sido apreciados en el análisis gráfico: en el río Amiguillos (el segundo en importancia en el ámbito de estudio) también observa una marcada variabilidad estacional, sin embargo no ocurre con la misma periodicidad que en el caso anterior, puesto que la temporada que contribuye de forma más importante a esta variabilidad no es la fase de inundación el período inmediatamente posterior (transición lluvias-seca), esto puede deberse a diferentes motivos, pero un elemento importante estaría relacionado (como se seo previamente) con una serie de características locales (estrechamiento del cauce, diferencia de altitud entre terrazas y cauce, etc.).

Tabla 16: Prueba por pares de Tukey. Río Amiguillos (N)

Temporadas	Diferencia	LInf (IC)	LSup (IC)	p-valor
T1-T2	11.56	-16.0830919	39.20309	0.6944133
T3-T2	26.64	-1.0030919	54.28309	0.0631909
T4-T2	54.64	26.9969081	82.28309	0.0000076
T3-T1	15.08	-12.5630919	42.72309	0.4861823
T4-T1	43.08	15.4369081	70.72309	0.0005429
T4-T3	28.00	0.3569081	55.64309	0.0459118

- Finalmente, las pruebas por pares de temporadas, en base a los datos de abundancia registrados en la quebrada Mapa tabla 17, muestran que las diferencias son estadísticamente significativas nicamente al comparar los valores obtenidos en la segunda y tercera campae evaluación.

Tabla 17: Prueba por pares de Tukey. Quebrada Mapa (N)

Temporadas	Diferencia	LInf (IC)	LSup (IC)	p-valor
T4-T2	14.35	-11.878172	40.57817	0.4804268
T1-T2	21.15	-5.078172	47.37817	0.1566173
T3-T2	28.10	1.871828	54.32817	0.0309739
T1-T4	6.80	-19.428172	33.02817	0.9040008
T3-T4	13.75	-12.478172	39.97817	0.5174864
T3-T1	6.95	-19.278172	33.17817	0.8982932

En general, los análisis basados en valores de abundancia, muestran tendencias similares a las obtenidas al analizar los valores de riqueza y, en consecuencia, refuerzan algunas conclusiones preliminares, particularmente en lo referido a las respuestas de la comunidad en el río los Amigos durante la fase de inundación, período en el que nuevos hábitats son accesibles para la comunidad acuática, ofreciendo una gran cantidad de recursos y favoreciendo una explosión de riqueza y abundancia.

#### 4.4.2. Patrones de dominancia por grupo trófico

Tal como se ha explicado en la descripción metodológica (tabla 1), en este trabajo el término "grupos funcionales", corresponde a categorías tróficas definidas en base a una serie de referencias literarias que correlacionan a las familias y géneros de macroinvertebrados bentónicos con uno de 10 gremios especializados, los cuales a su vez se ubican en seis grandes categorías: Trituradores, Colectores, Raspadores, Predadores,

Minadores y Omnívoros.

La importancia de analizar los patrones de dominancia por grupos funcionales, tal como estos han sido planteados en este trabajo de investigación, radica en el hecho de que, buena parte de los conceptos que subyacen a los paradigmas generales de ecología fluvial, se basan en el supuesto de que, la comunidad presente en este tipo de hábitat (sea este el río entero o un tramo determinado del mismo) se estructura en base a la oferta de recursos, su naturaleza y origen.

Los datos de abundancia por grupo funcional (o grupo trófico) han sido analizados para cada temporada por separado, observándose algunas tendencias interesantes que enriquecen de manera importante la discusión sobre patrones de organización de la comunidad y su variabilidad espacio-temporal.

#### **Temporada 1 (agosto 2004)**

Como se ve en las figuras 16 y 17 y se resume en la tabla 18, en la primera temporada de estudio (época seca del año 2004), el grupo más importante en términos de abundancia es el de los colectores (recolectores o filtradores, indistintamente), estos representan entre el 67.59 y el 90.87 por ciento del total de macroinvertebrados bentónicos colectados en cada una de las 20 estaciones de evaluación.

Tabla 18: Abundancia por grupo trófico, temporada 1

Estación	TR	Col	RP	PR	OM	%TR	%Col	%RP	%PR	%OM
AM-01	2	166	19	28	1	0.9	76.9	8.8	13.0	0.5
AM-02	4	219	7	10	1	1.7	90.9	2.9	4.1	0.4
AM-03	0	125	6	32	0	0.0	76.7	3.7	19.6	0.0
AM-04	0	260	12	22	0	0.0	88.4	4.1	7.5	0.0
AM-05	0	175	25	25	0	0.0	77.8	11.1	11.1	0.0
AI-01	1	162	13	23	0	0.5	81.4	6.5	11.6	0.0
AI-02	0	195	7	31	0	0.0	83.7	3.0	13.3	0.0
AI-03	3	195	16	29	0	1.2	80.2	6.6	11.9	0.0
AI-04	0	192	11	34	0	0.0	81.0	4.6	14.3	0.0
AI-05	1	186	6	19	0	0.5	87.7	2.8	9.0	0.0
MA-01	0	189	17	26	1	0.0	81.1	7.3	11.2	0.4
MA-02	0	297	10	47	0	0.0	83.9	2.8	13.3	0.0
MA-03	0	230	24	36	1	0.0	79.0	8.2	12.4	0.3
MA-04	2	297	3	30	2	0.6	88.9	0.9	9.0	0.6
Q2-01	16	298	31	64	2	3.9	72.5	7.5	15.6	0.5
Q2-02	23	439	51	37	1	4.2	79.7	9.3	6.7	0.2
Q2-03	36	278	46	35	4	9.0	69.7	11.5	8.8	1.0
Q1a-01	26	276	63	27	0	6.6	70.4	16.1	6.9	0.0
Q1a-02	47	294	35	59	0	10.8	67.6	8.0	13.6	0.0
Q1b-01	49	334	32	48	1	10.6	72.0	6.9	10.3	0.2

TR: Trituradores

Col: Colectores

RP: Raspadores

PR: Predadores

OM: Omnivoros

Considerando esta apreciable dominancia por parte de los organismos colectores, los otros grupos funcionales, como trituradores, raspadores o predadores presentan una representación mas bien marginal, los predadores por ejemplo, están representados en todas las estaciones de evaluación, pero constituyen entre el 4.15 y el 19.63 por ciento del total de organismos colectados, los raspadores (ramoneadores, consumidores de microalgas bentónicas) constituyen en promedio el 6.64 por ciento (entre 0.89 y 16.07 por ciento), los omnívoros son el grupo menos representado con una media de solo 0.21 por ciento.

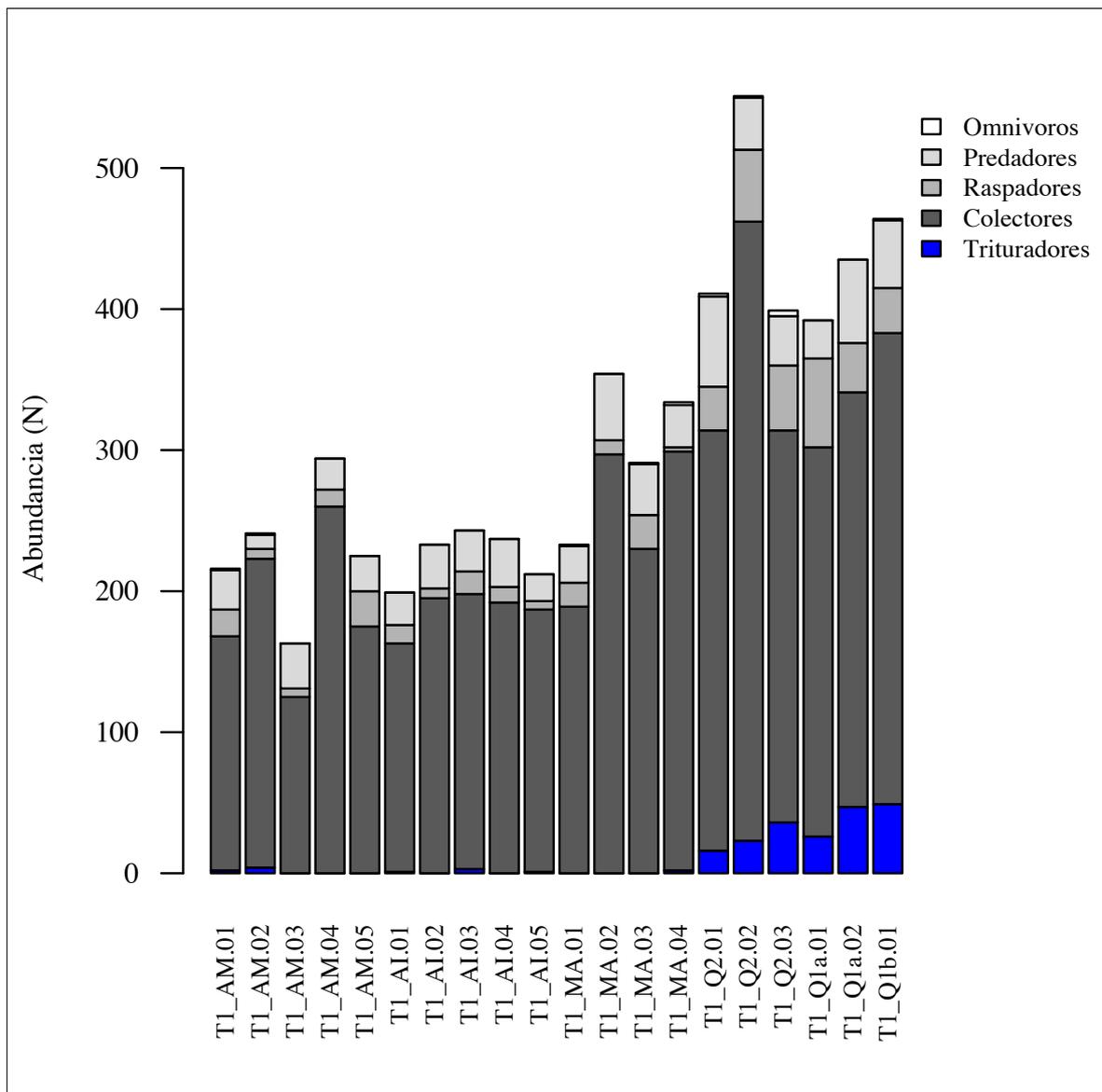


Figura 16: Abundancia por grupo trófico, temporada 1

Los trituradores constituyen un grupo muy importante a analizar, considerando que sus tendencias espaciales se espera estén relacionadas con la disponibilidad de recursos representados por materia orgánica gruesa, es decir: se espera que sean dominantes en sectores o períodos en los cuales la provisión de recursos depende fundamentalmente del material alóctono que proviene del bosque circundante, sin embargo su participación en cuanto a la abundancia relativa es bastante limitada en esta temporada de estudio, representan en promedio solo el 2.52 por ciento del total de organismos colectados, pero si se analizan de manera independiente las seis (6) estaciones de muestreo ubicadas en quebradas menores (Q2 y Q1), su importancia se incrementa en forma muy importante, pasando a representar en promedio el 7.52 por ciento de la abundancia total (3.89 a 10.80 por ciento) para este ámbito de estudio, que es precisamente donde se espera una mayor influencia del bosque circundante, puesto que este cubre totalmente (o casi

totalmente) el canal fluvial, permitiendo que hojas y ramas caigan directamente, lo que combinado con el escaso caudal que transportan, convierte a estos residuos vegetales en el principal recurso disponible.

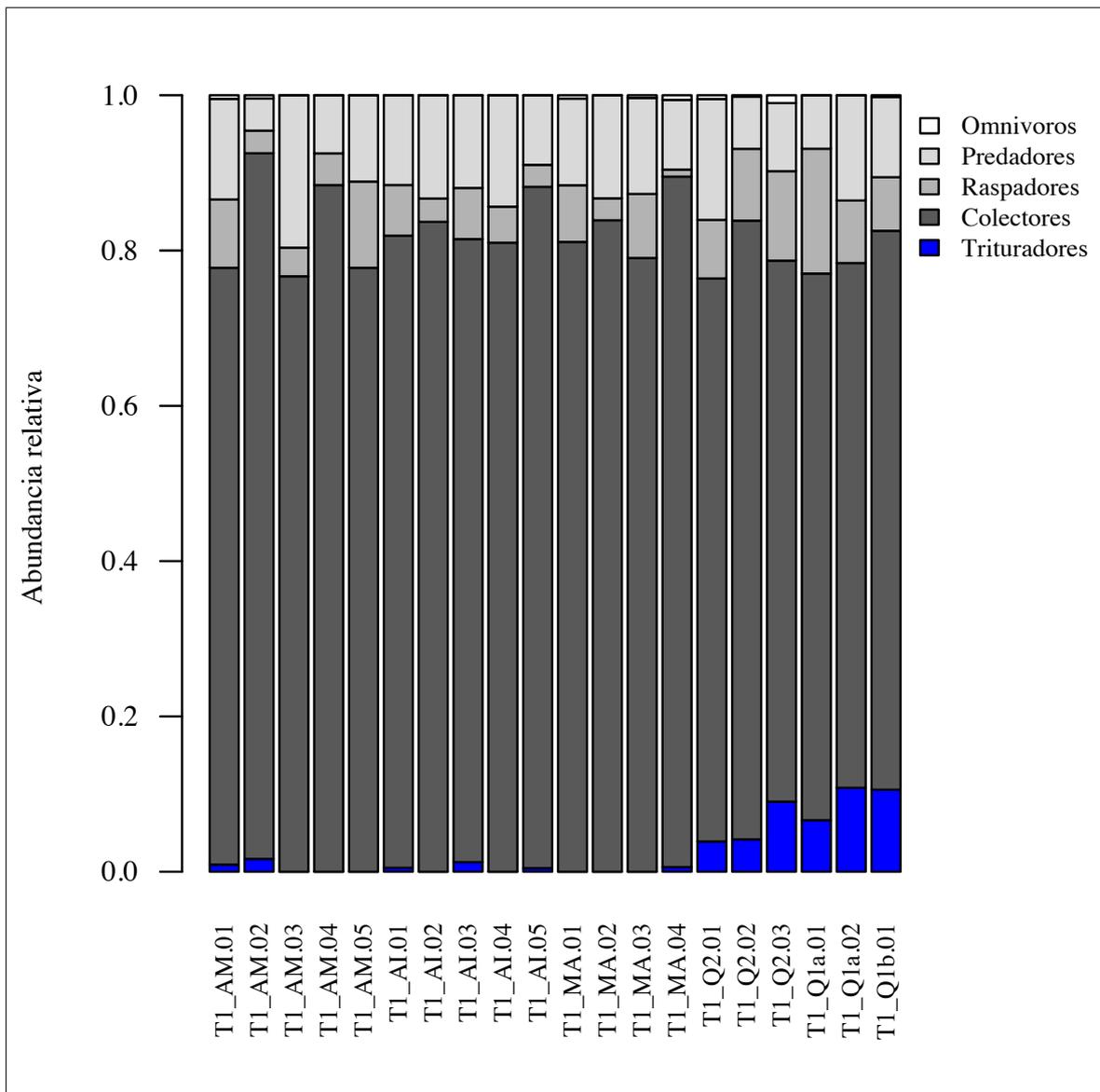


Figura 17: Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 1

### Temporada 2 (noviembre 2004)

Los resultados obtenidos en la segunda temporada (final de la época seca del año 2004), son muy similares a los obtenidos en la primera campaña de estudio, con una clara dominancia por parte de los organismos colectores, los que representan entre el 45.11 y el 77.59 por ciento del total de macroinvertebrados bentónicos colectados en todas las estaciones de muestreo, con un valor medio de 62.85 por ciento. Otros grupos representados de manera importante son los predadores, con un valor medio que equivale al 15.89 por ciento de la abundancia total registrada para esta campaña

(registros por estación ubicados entre 2.40 y 33.08 por ciento) y los raspadores, que constituyen en promedio el 11.64 por ciento, con valores puntuales que varían entre el 3.45 y el 20.90 por ciento de los macroinvertebrados en cada estación muestral.

Tabla 19: Abundancia por grupo trófico, temporada 2

Estación	TR	CF/CR	RP	PR	OM	%TR	%CF/CR	%RP	%PR	%OM
AM-01	8	98	18	13	1	5.8	71.0	13.0	9.4	0.7
AM-02	0	125	20	24	0	0.0	74.0	11.8	14.2	0.0
AM-03	18	132	16	41	1	8.7	63.5	7.7	19.7	0.5
AM-04	3	111	26	42	0	1.6	61.0	14.3	23.1	0.0
AM-05	11	60	18	44	0	8.3	45.1	13.5	33.1	0.0
AI-01	1	110	37	29	0	0.6	62.1	20.9	16.4	0.0
AI-02	6	81	17	17	0	5.0	66.9	14.0	14.0	0.0
AI-03	16	121	25	31	0	8.3	62.7	13.0	16.1	0.0
AI-04	7	116	17	30	0	4.1	68.2	10.0	17.6	0.0
AI-05	10	135	6	23	0	5.7	77.6	3.4	13.2	0.0
MA-01	13	146	14	52	0	5.8	64.9	6.2	23.1	0.0
MA-02	16	134	20	36	1	7.7	64.7	9.7	17.4	0.5
MA-03	2	120	31	43	0	1.0	61.2	15.8	21.9	0.0
MA-04	9	90	14	47	1	5.6	55.9	8.7	29.2	0.6
Q2-01	77	275	54	10	1	18.5	65.9	12.9	2.4	0.2
Q2-02	45	198	41	48	0	13.6	59.6	12.3	14.5	0.0
Q2-03	82	192	42	28	4	23.6	55.2	12.1	8.0	1.1
Q1a-01	74	235	32	46	1	19.1	60.6	8.2	11.9	0.3
Q1a-02	66	220	60	13	0	18.4	61.3	16.7	3.6	0.0
Q1b-01	91	186	28	30	0	27.2	55.5	8.4	9.0	0.0

Los trituradores incrementan su representación notablemente en esta temporada, pasando de constituir en promedio el 2.52 por ciento (temporada 1) a representar el 9.42 por ciento de todos los macroinvertebrados, sin embargo, nuevamente un análisis más detallado de los datos, muestra que la mayor representatividad de este grupo se observa en las seis estaciones implementadas en quebradas de primer y segundo orden (Q1 y Q2), donde el grupo constituye en promedio el 20.03 por ciento del total de organismos registrados, con una mínima de 13.55 (Q2-02) y una máxima de 27.16 por ciento (en Q1b-01).

Los datos correspondientes a la abundancia total y abundancia relativa (porcentual)

de macroinvertebrados bentónicos por grupo funcional, en esta segunda temporada de evaluación, pueden revisarse en la tabla número 19 y en las figuras 18 y 19.

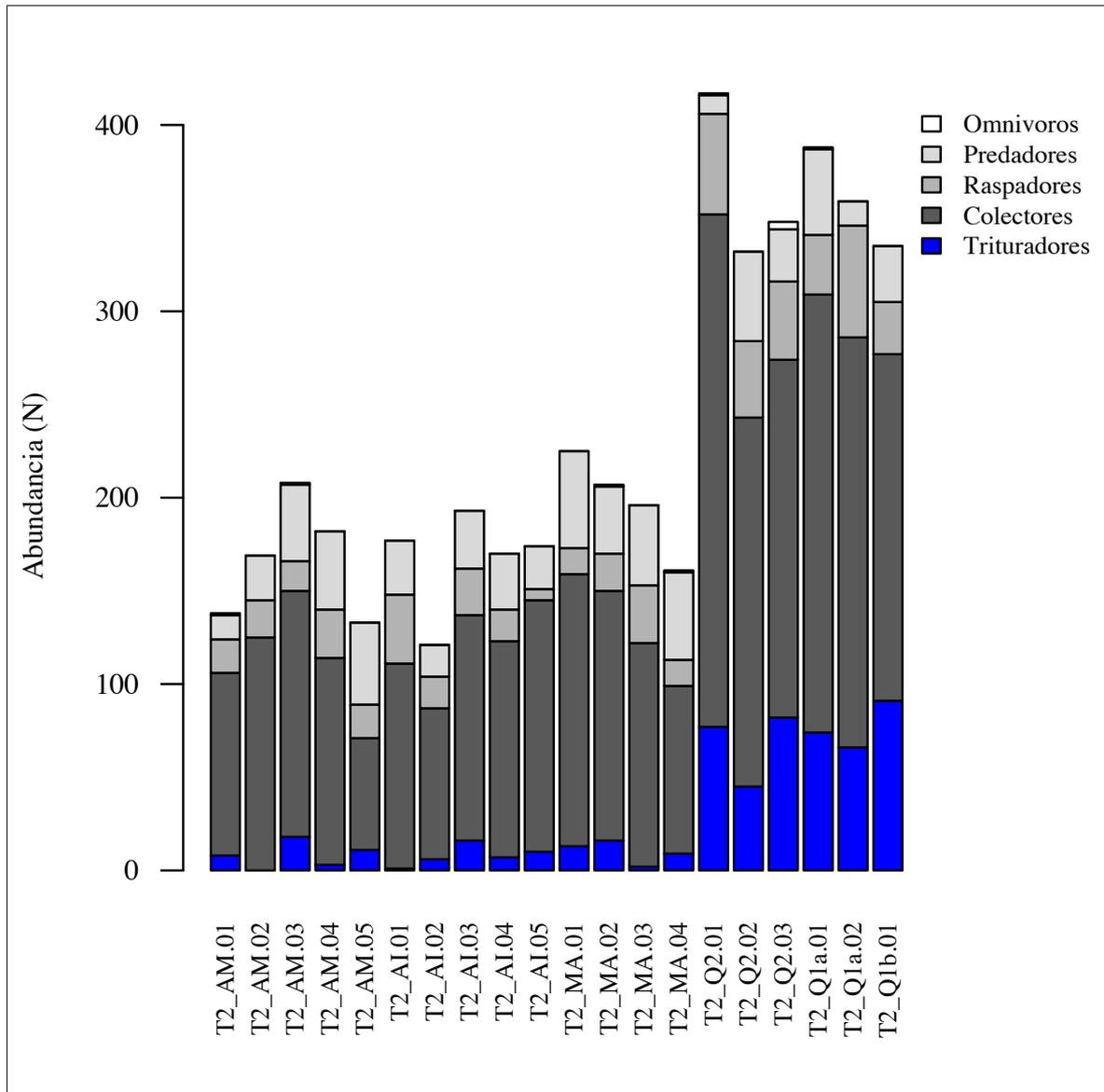


Figura 18: Abundancia por grupo trófico, temporada 2

### Temporada 3 (febrero 2005)

La tercera campaña de muestreo, por haberse desarrollado en plena fase de inundación del año 2005 (febrero) representa una marcada variación en los patrones de composición comunitaria, especialmente en los puntos de muestreo del río los Amigos, el cuerpo de agua que cuenta con una mayor área de llanos inundables, los cuales se encontraban efectivamente ocupados durante el desarrollo de los trabajos de campo.

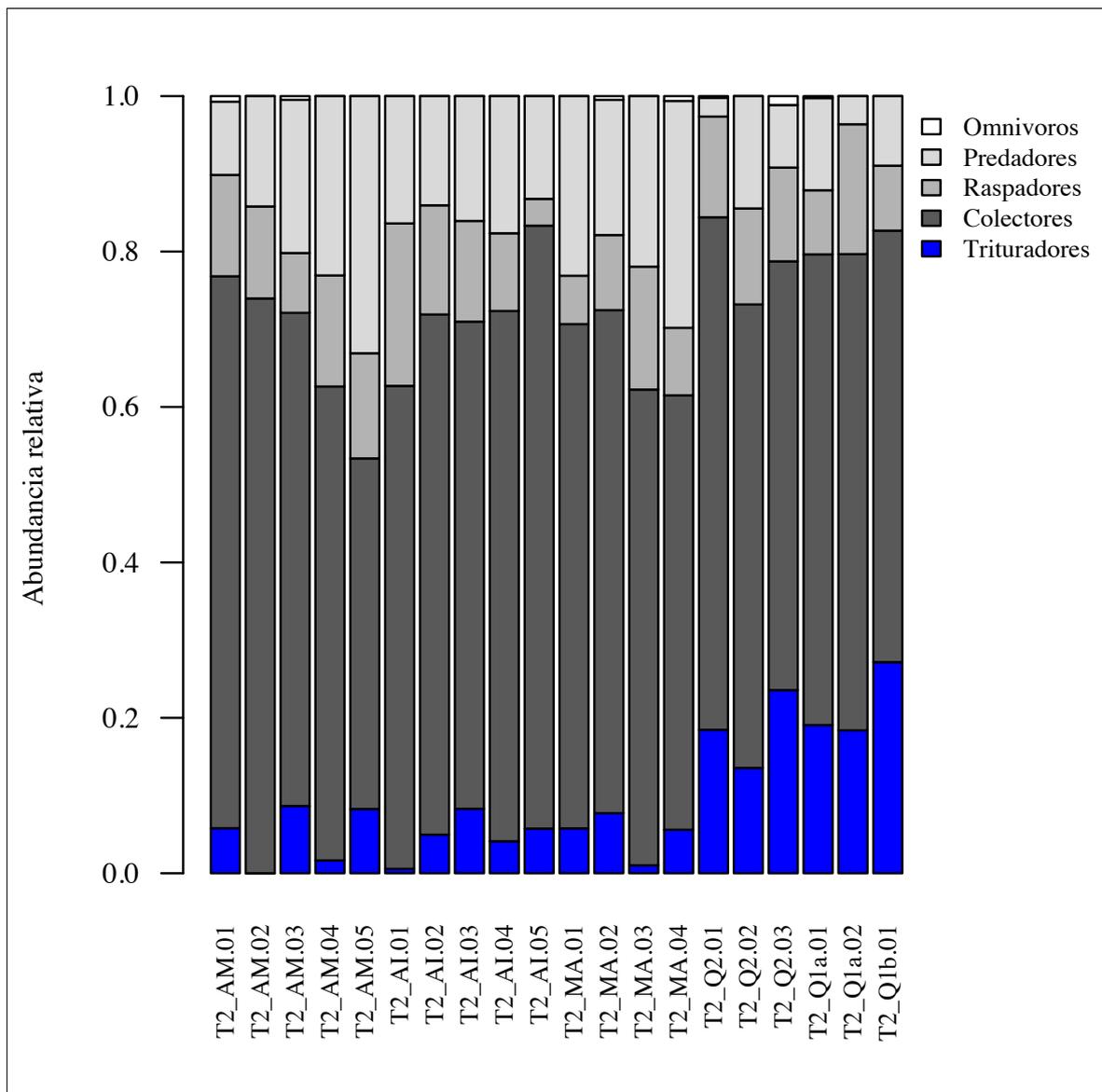


Figura 19: Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 2

Como puede verse en los gráficos 20 y 21 y en la tabla 20, durante esta temporada los colectores son dominantes con una participación media del 68.11 por ciento del total de macroinvertebrados bentónicos colectados en cada una de las estaciones de evaluación, el registro máximo para este grupo alcanza el 86.21 por ciento y se obtuvo en la estación MA-04 (quebrada Mapa, tercer orden), mientras que el registro mínimo fue del 46.23 por ciento (AM-03, río los Amigos), este último dato (el registro mínimo) resulta interesante, puesto que muestra una reducción de la importancia relativa de los colectores en los puntos de muestreo del río los Amigos: mientras en las dos campañas anteriores, los colectores representan en promedio, en el río los Amigos, el 82.12 (temporada 1) y el 62.91 por ciento (temporada 2) del total de organismos colectados, en la poca húmeda, su aporte medio se reduce al 52.22 por ciento, esta variación no necesariamente se debe a una menor abundancia total, puesto que en esta temporada los registros totales se

incrementan de manera importante, sino mas bien a un incremento en la participacin relativa de otros grupos de organismos, cuya presencia se ve estimulada por los recursos disponibles en los nuevos hábitats del llano inundable.

Tabla 20: Abundancia por grupo trófico, temporada 3

Estación	TR	CF/CR	RP	PR	OM	%TR	%CF/CR	%RP	%PR	%OM
AM-01	54	315	64	54	0	11.1	64.7	13.1	11.1	0.0
AM-02	85	293	63	103	0	15.6	53.9	11.6	18.9	0.0
AM-03	194	319	73	104	0	28.1	46.2	10.6	15.1	0.0
AM-04	63	274	58	155	0	11.5	49.8	10.5	28.2	0.0
AM-05	77	287	52	200	1	12.5	46.5	8.4	32.4	0.2
AI-01	0	214	35	22	1	0.0	78.7	12.9	8.1	0.4
AI-02	0	221	24	88	0	0.0	66.4	7.2	26.4	0.0
AI-03	0	213	22	68	3	0.0	69.6	7.2	22.2	1.0
AI-04	0	232	7	61	0	0.0	77.3	2.3	20.3	0.0
AI-05	3	238	11	36	2	1.0	82.1	3.8	12.4	0.7
MA-01	0	209	87	38	0	0.0	62.6	26.0	11.4	0.0
MA-02	0	296	19	82	1	0.0	74.4	4.8	20.6	0.3
MA-03	2	251	10	37	0	0.7	83.7	3.3	12.3	0.0
MA-04	18	275	5	19	2	5.6	86.2	1.6	6.0	0.6
Q2-01	11	233	53	30	1	3.4	71.0	16.2	9.1	0.3
Q2-02	10	290	48	22	0	2.7	78.4	13.0	5.9	0.0
Q2-03	38	260	37	23	3	10.5	72.0	10.2	6.4	0.8
Q1a-01	43	278	67	18	0	10.6	68.5	16.5	4.4	0.0
Q1a-02	50	380	71	45	0	9.2	69.6	13.0	8.2	0.0
Q1b-01	66	343	29	40	1	13.8	71.6	6.1	8.4	0.2

Otro grupo de macroinvertebrados que muestra variaciones particulares durante esta campaña de evaluación, son los trituradores, su representatividad a nivel general (considerando las 20 estaciones de muestreo) es baja, tal como sucede en las campañas anteriores, con un promedio de 6.81 por ciento de los individuos capturados en cada punto de muestreo (este grupo funcional está representado solo en 14 de las 20 estaciones), sin embargo su participación relativa se hace más importante en las quebradas pequeñas (Q1 y Q2) y particularmente (solo en esta temporada) en los puntos de muestreo del río los Amigos:

- En las quebradas más pequeñas, es decir las de primer (Q1) y segundo orden

(Q2) este grupo está representado en todos los puntos de muestreo, con un nivel de abundancia que equivale en promedio al 8.25 por ciento de los individuos.

- La variación mas llamativa de esta temporada ocurre en el río los Amigos, donde los trituradores representan en promedio el 15.75 por ciento del los macroinvertebrados capturados, con una participación mínima del 11.09 por ciento (AM-01) y una máxima de 28.12 por ciento (AM-03).

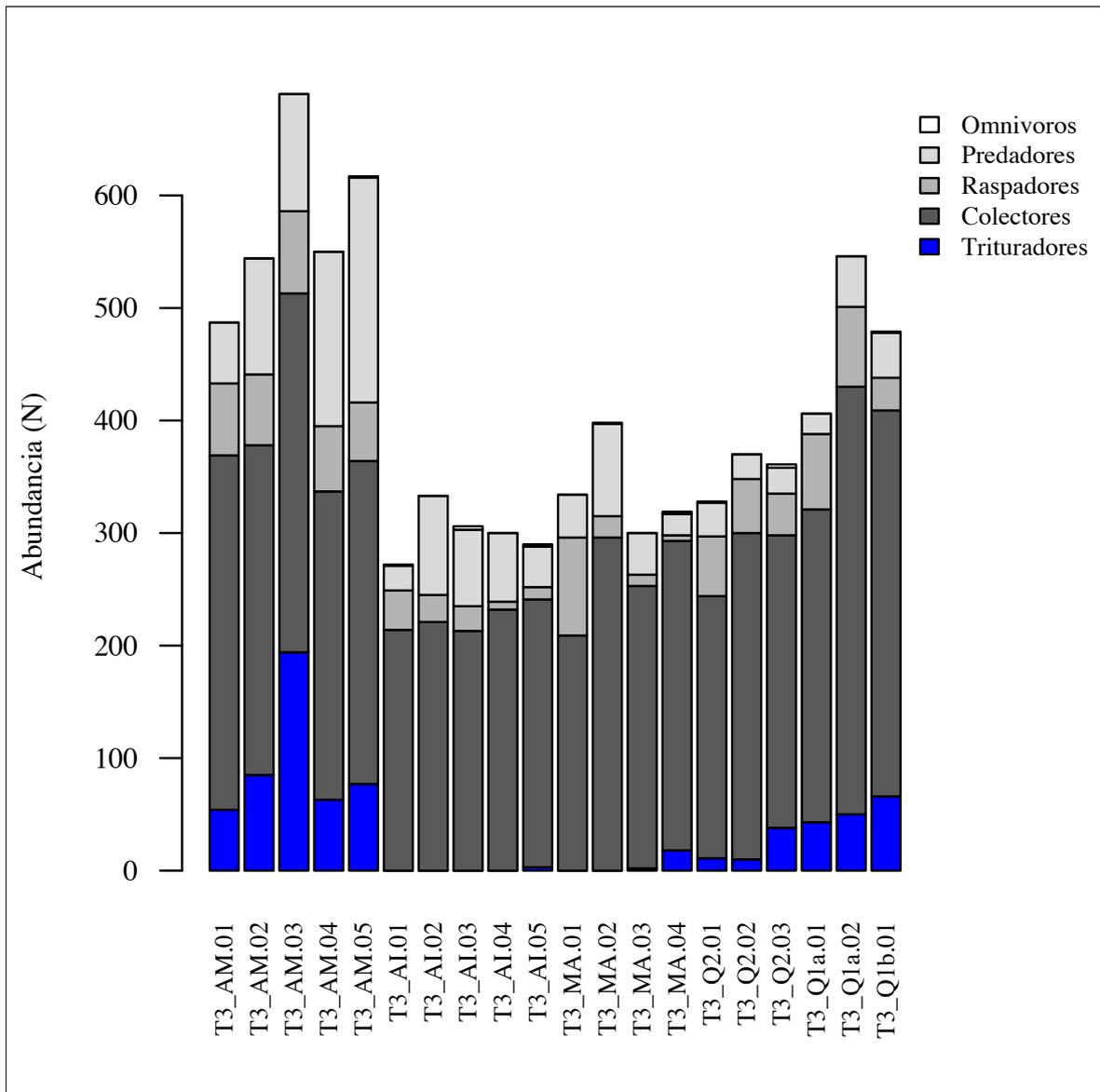


Figura 20: Abundancia por grupo trófico, temporada 3

Los niveles de participación relativa del grupo funcional trituradores, en las muestras provenientes del río los Amigos, difieren sustancialmente con los obtenido en las dos campañas anteriores, en las cuales la abundancia media de estos organismos se ubicaba alrededor del 5 por ciento (5.17 y 4.87 por ciento en las Temporadas 1 y 2 respectivamente). Este cambio significativo en niveles de participación porcentual, puede ser

atribuible a la disponibilidad de recursos (materia orgánica gruesa) en el llano inundable, los cuales no eran accesibles para la comunidad acuática antes de este período.

Los otros grupos funcionales identificados a lo largo del estudio (raspadores, predadores y omnívoros), muestran niveles de abundancia relativa concordantes (o relativamente estables) con respecto a lo obtenido en las dos campañas anteriores: los raspadores (ramoneadores) están presentes en las 20 estaciones de muestreo, con un nivel medio de abundancia relativa del 9.92 por ciento, los predadores representan en promedio el 14.40 por ciento de la abundancia total por unidad de muestreo, y los omnívoros constituyen el grupo menos representado con solo el 0.22 por ciento en promedio. Los valores de abundancia y abundancia relativa por grupo trófico, pueden revisarse en las figuras 20 y 21 y en la tabla 20.

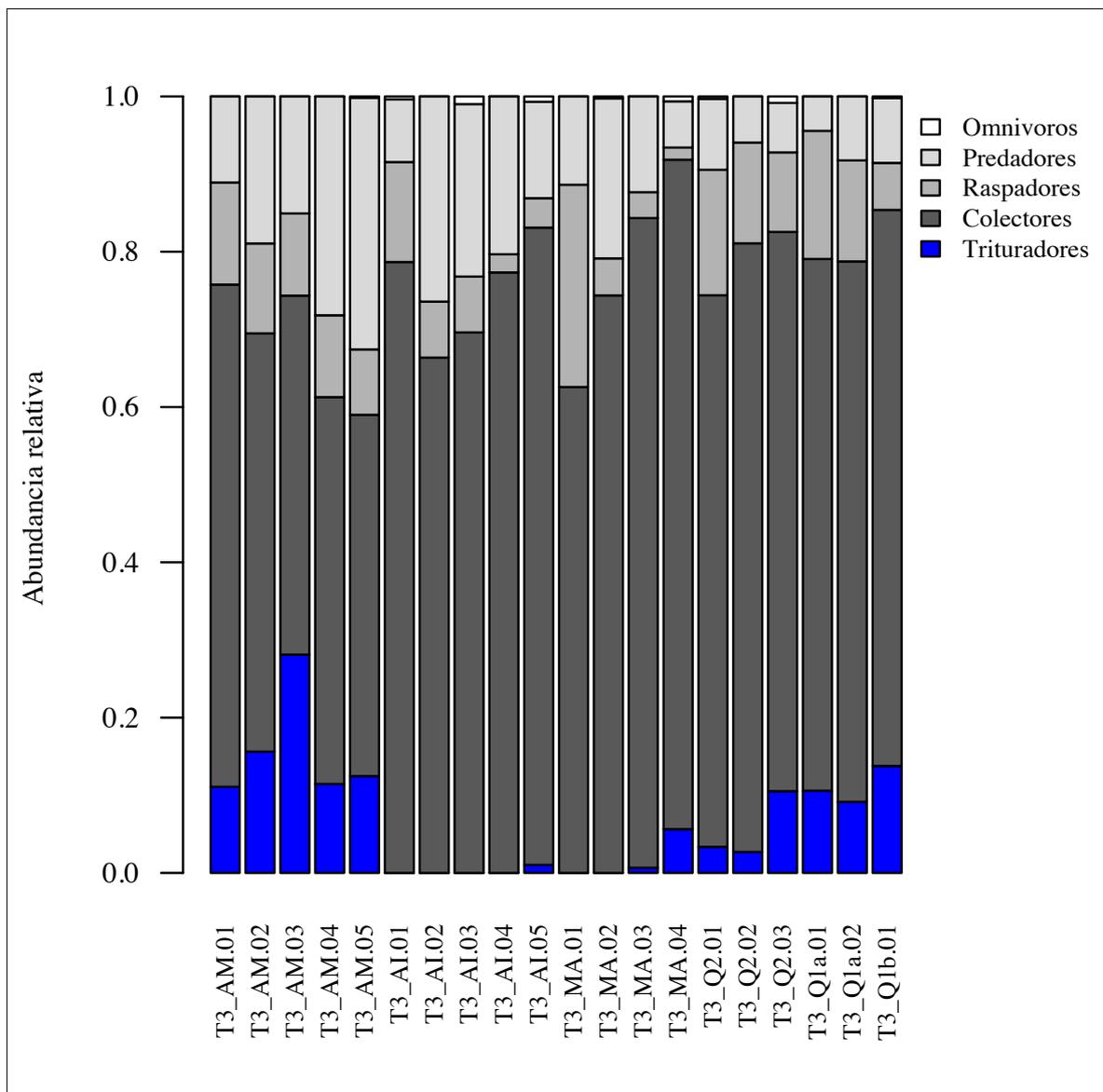


Figura 21: Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 3

### Temporada 4 (mayo 2005)

La última temporada de muestreo se desarrolló en el mes de mayo del 2005, completando de esta manera un año hidrológico completo, con una época seca, una época húmeda y dos períodos transicionales.

Como en las tres temporadas previas, el grupo funcional dominante es el de los colectores, que representan en todos los puntos de muestreo más de la mitad de los organismos registrados, con una media de 75.29 por ciento de la abundancia por punto de evaluación, un valor mínimo observado de 55.10 por ciento (en Q1a-02, quebrada de primer orden) y un máximo del 92.45 por ciento (AI-05, río Amiguillos).

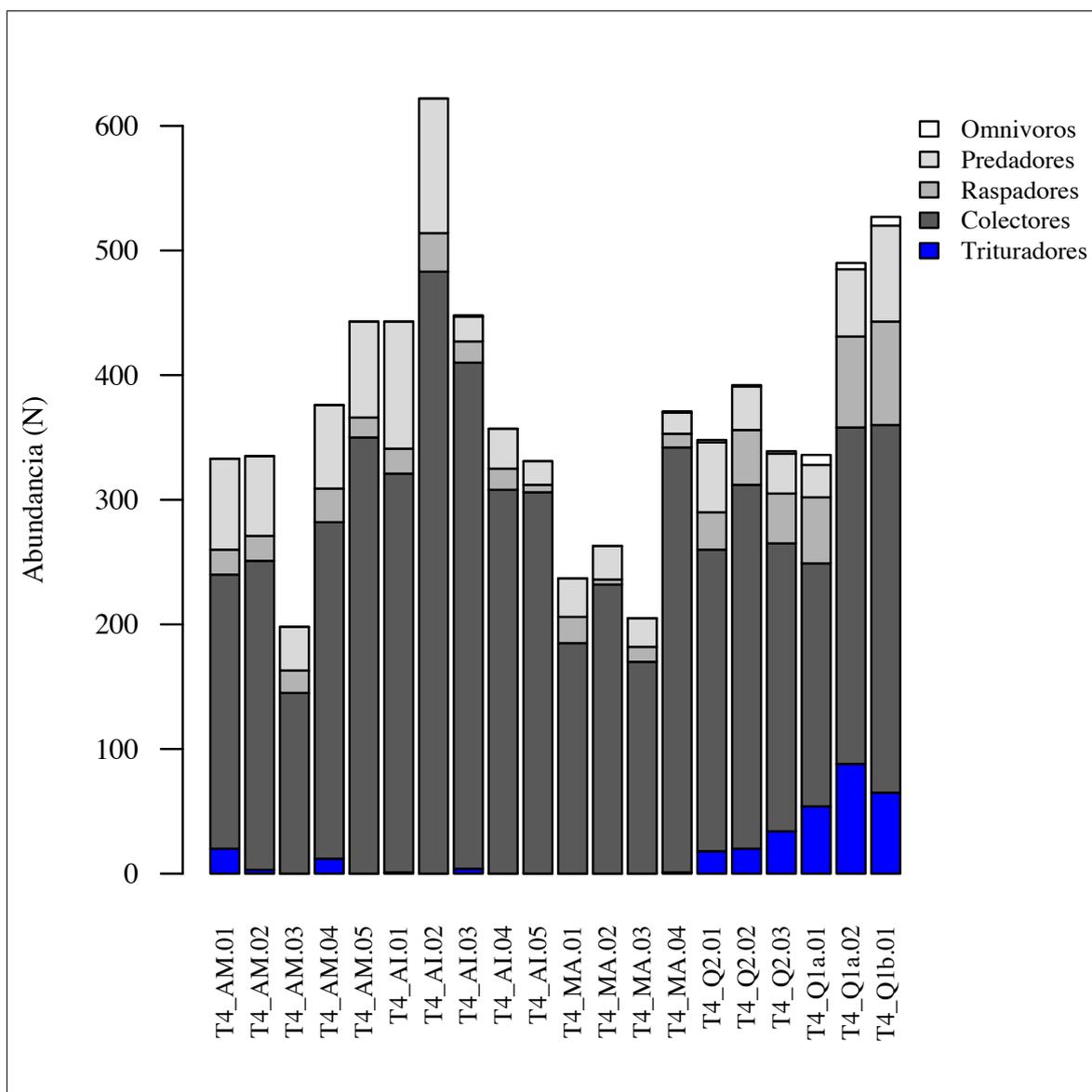


Figura 22: Abundancia por grupo trófico, temporada 4

Los raspadores y los predadores están presentes en todas las estaciones de muestreo,

con registros medios muy similares a los obtenidos en la campaterior: 7.45 por ciento de la abundancia registrada por estación en el caso de los raspadores y 13.02 por ciento en el caso de los predadores. los valores de abundancia media obtenidos para estos dos grupos de macroinvertebrados son notablemente estables, repitiéndose de manera más o menos constante en todas las temporadas.

Tabla 21: Abundancia por grupo trófico, temporada 4

Estación	TR	CF/CR	RP	PR	OM	%TR	%CF/CR	%RP	%PR	%OM
AM-01	20	220	20	73	0	6.0	66.1	6.0	21.9	0.0
AM-02	3	248	20	64	0	0.9	74.0	6.0	19.1	0.0
AM-03	0	145	18	35	0	0.0	73.2	9.1	17.7	0.0
AM-04	12	270	27	67	0	3.2	71.8	7.2	17.8	0.0
AM-05	0	350	16	77	0	0.0	79.0	3.6	17.4	0.0
AI-01	1	320	20	102	0	0.2	72.2	4.5	23.0	0.0
AI-02	0	483	31	108	0	0.0	77.7	5.0	17.4	0.0
AI-03	4	406	17	20	1	0.9	90.6	3.8	4.5	0.2
AI-04	0	308	17	32	0	0.0	86.3	4.8	9.0	0.0
AI-05	0	306	6	19	0	0.0	92.4	1.8	5.7	0.0
MA-01	0	185	21	31	0	0.0	78.1	8.9	13.1	0.0
MA-02	0	232	4	27	0	0.0	88.2	1.5	10.3	0.0
MA-03	0	170	12	23	0	0.0	82.9	5.9	11.2	0.0
MA-04	1	341	11	17	1	0.3	91.9	3.0	4.6	0.3
Q2-01	18	242	30	56	2	5.2	69.5	8.6	16.1	0.6
Q2-02	20	292	44	35	1	5.1	74.5	11.2	8.9	0.3
Q2-03	34	231	40	32	2	10.0	68.1	11.8	9.4	0.6
Q1a-01	54	195	53	26	8	16.1	58.0	15.8	7.7	2.4
Q1a-02	88	270	73	54	5	18.0	55.1	14.9	11.0	1.0
Q1b-01	65	295	83	77	7	12.3	56.0	15.7	14.6	1.3

Los trituradores, por su parte, reducen notablemente su abundancia en las muestras colectadas durante esta campaña de muestreo, volviendo a presentar niveles muy bajos en el análisis global (el que incluye todas las muestras) alcanzando una participación media de solo 3.91 por ciento por estación, y estando presentes en 12 de los 20 puntos muestrales. Sin embargo, su contribución es notoriamente mayor al analizar de manera independiente los datos de las seis estaciones ubicadas en las quebradas de menor orden (Q1 y Q2), donde el grupo representa en promedio el 11.11 por ciento de la abundancia por punto de evaluación un registro mínimo de 5.10 por ciento (Q2-02) y un valor

máximo del 17.96 por ciento (Q1a-02).

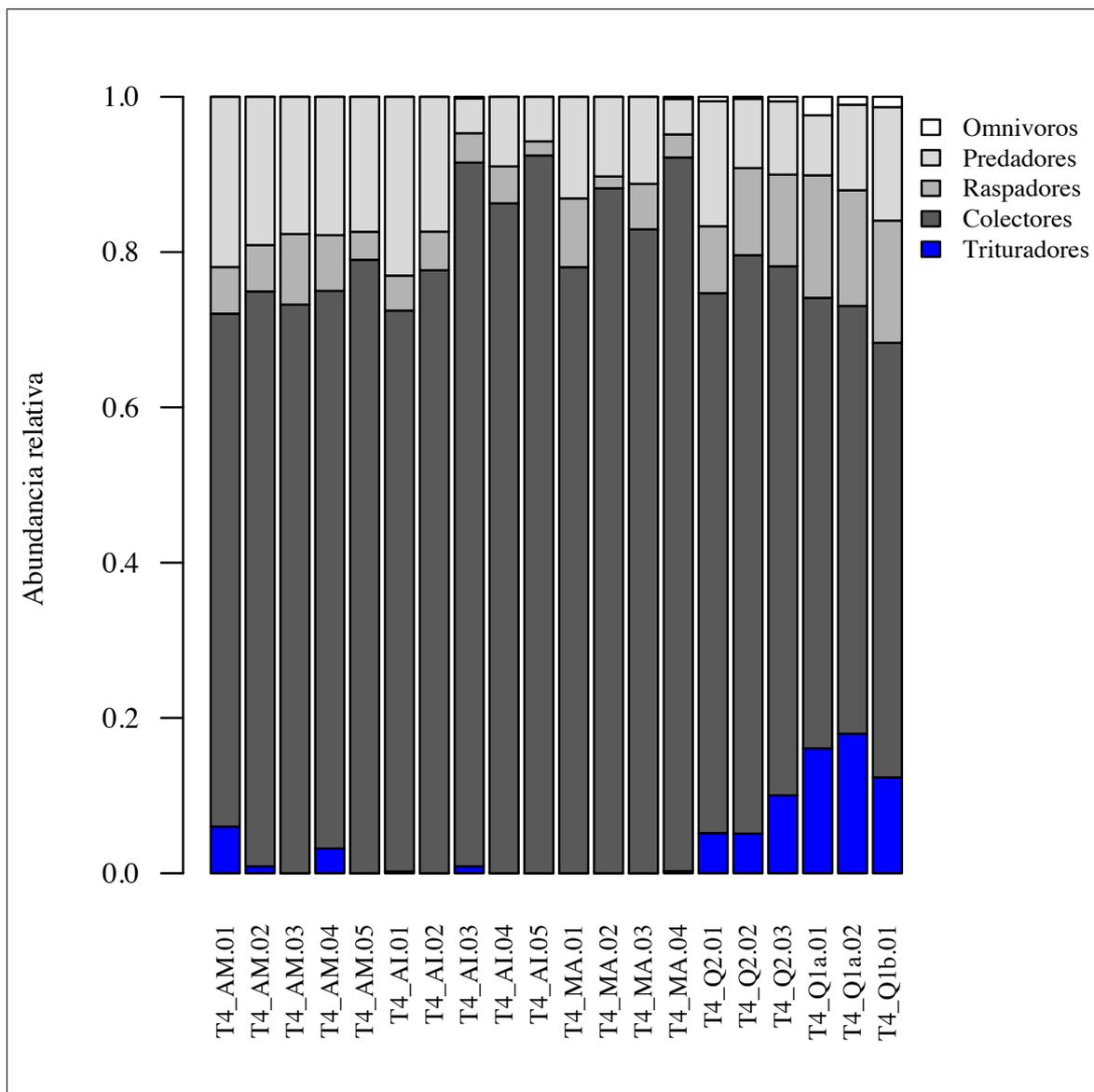


Figura 23: Abundancia relativa por grupo trófico, temporada 4

La figura 22 muestra los valores de abundancia y en la figura 23 se presentan los valores de abundancia relativa, por grupo funcional y para cada una de las 20 estaciones de evaluación en la cuarta temporada de estudio, los mismos valores se detallan en la tabla 21.

#### 4.5. Segregación basada en abundancia de organismos

Aquí se analizan de manera detallada los patrones espaciales y temporales en la organización del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos, utilizando los datos de abundancia de especies o morfoespecies y grupos funcionales, presentes en cada una de

las muestras y en cada una de las campañas de estudio.

Los resultados indicarían que la comunidad presenta diferencias sustanciales en cuanto a la organización entre diferentes sectores de la cuenca, esto se aprecia en las diferencias en la composición específica y -en menor medida- los patrones de dominancia por grupo trófico entre los diferentes órdenes de río evaluado.

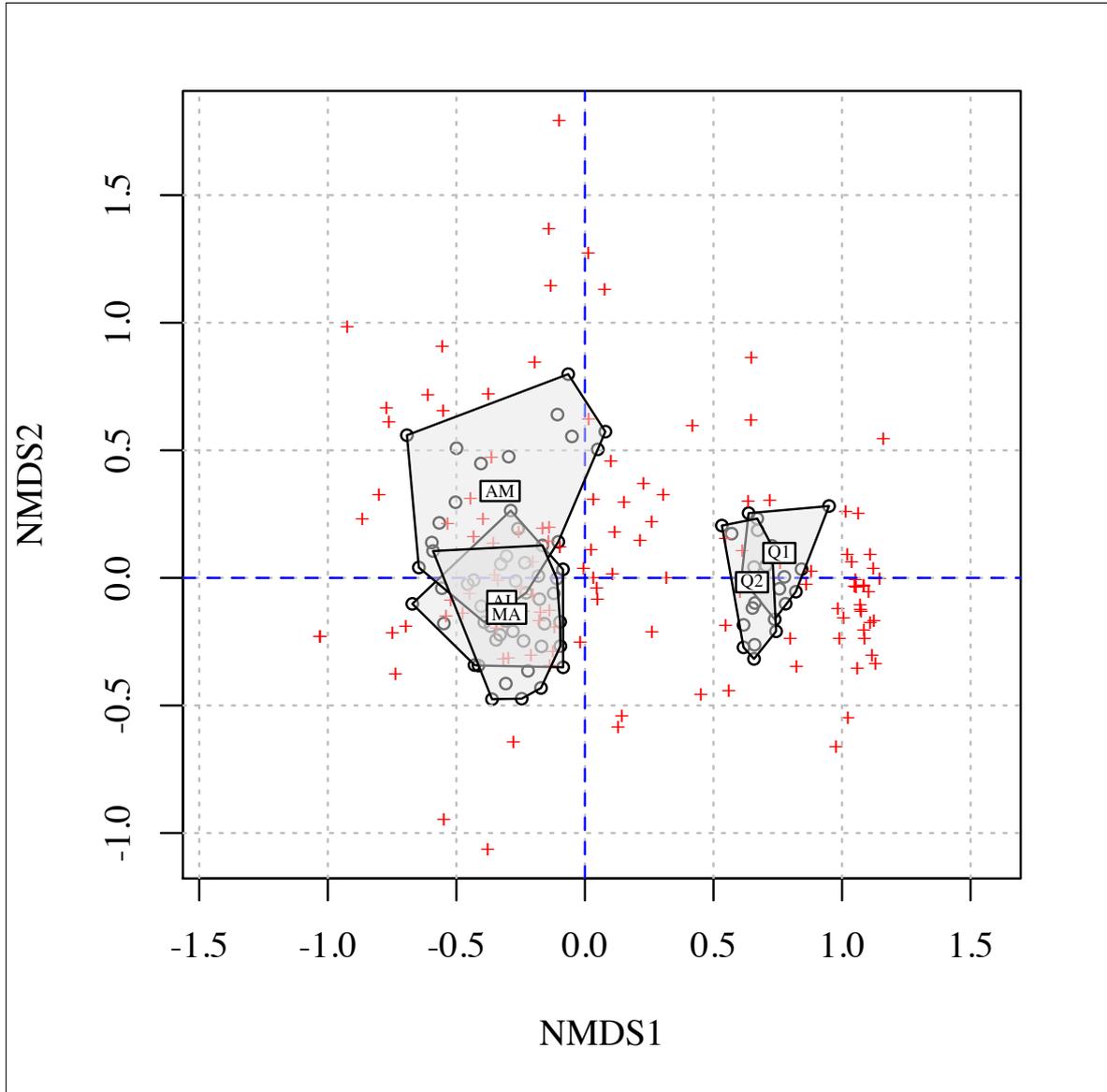


Figura 24: NMDS, abundancia de morfoespecies vs. orden del río

Etiquetas de grupos:

AM = río los Amigos

AI = río Amiguillos

MA = quebrada Mapa

Q2 = quebrada de orden 2

Q1 = quebrada(s) de orden 1

#### 4.5.1. Segregación en base a abundancia por morfoespecies

Para evaluar los patrones de agrupamiento en base a morfoespecies se desarrolló, un Escalamiento Multidimensional no-Métrico

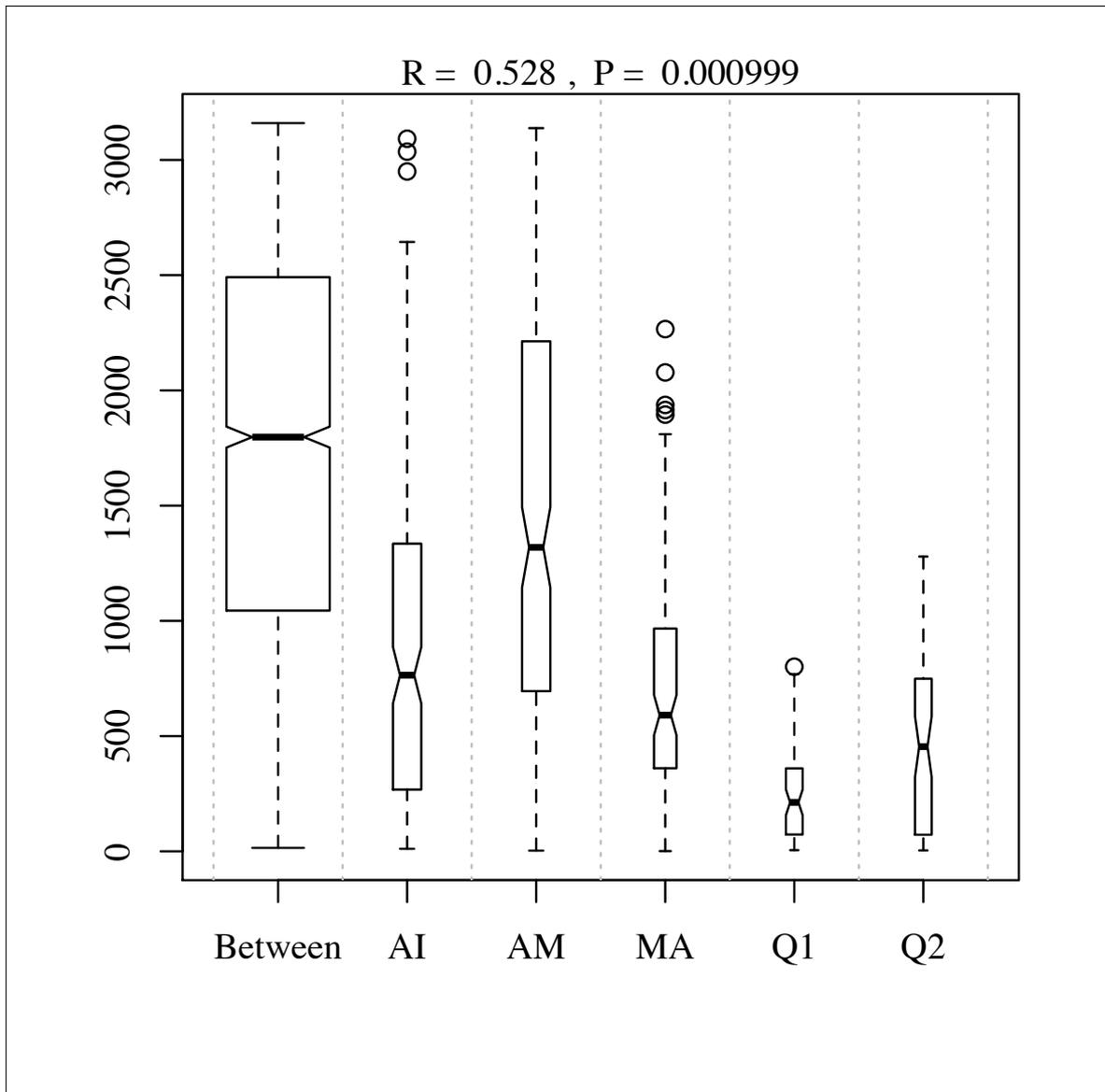


Figura 25: ANOSIM (orden del río)

En base a los conceptos generales evaluados como parte de esta investigación y con el respaldo de la información analizada en la base a la riqueza, el primer criterio de agrupamiento evaluado corresponde al tipo u orden de río. En la figura 24, se presenta el plano ordenado con la ubicación de las estaciones de evaluación, sobre los puntos que representan a cada una de las estaciones se delinearon polígonos convexos (convex hulls) que representan a cada uno de los ríos y quebradas evaluados.

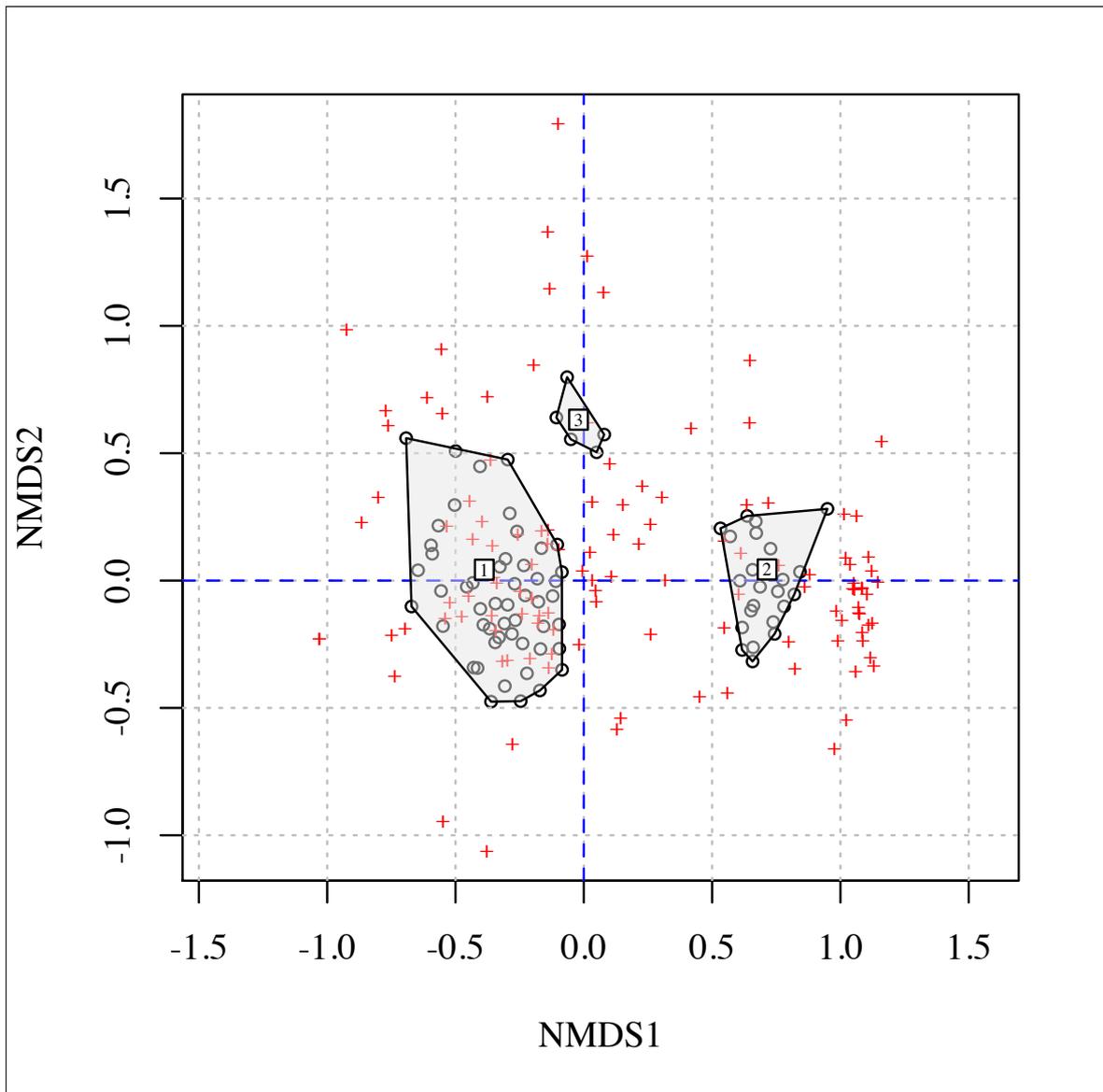


Figura 26: NMDS, abundancia vs. río y temporada

Etiquetas de los polígonos convexos:

1 = ríos los Amigos (parcial) y Amiguillos, quebrada Mapa

2 = quebrada de orden y quebradas de orden 1

3 = río los Amigos en la época húmeda

Una revisión detallada de la figura 24, muestra que hay dos grandes grupos claramente definidos en cuanto a la organización de la comunidad (riqueza y abundancia de organismos), estos se relacionan con las características del río: el primer grupo, ubicado al lado izquierdo del gráfico, corresponde a las estaciones que se establecieron en los ríos más grandes (los Amigos, Amiguillos y la quebrada Mapa), mientras que el segundo grupo es aquel compuesto por las seis estaciones ubicadas en quebradas de orden menor (Q2, Q1a y Q1b). Para evaluar la significancia de esta segregación, se ejecutó un análisis de similitud (ANOSIM, figura 25) considerando independientes a cada

uno de los grupos definidos *a-priori*, el resultado del análisis de similitud muestra que hay diferencias significativas al menos de uno de los cinco grupos identificados con respecto a los demás, incluso considerando una probabilidad de error tipo I ( $\alpha$ ) de 0,01.

Todos los grupos se muestran relativamente compactos, excepto el que corresponde al río los Amigos donde se aprecia una mayor amplitud, siendo que los cinco puntos más alejados (zona superior del polígono), corresponden a las muestras colectadas en la época húmeda del año 2005 (febrero), por ello en la figura 26 se presenta el mismo NMDS, pero en este caso se han determinado solo tres grupos: el primero (1) corresponde casi todas las muestras de los ríos mayores, el segundo (2) está conformado por las muestras provenientes de las quebradas más pequeñas, y el grupo tres (3) está conformado por las cinco muestras del río los Amigos colectadas en la época de lluvias.

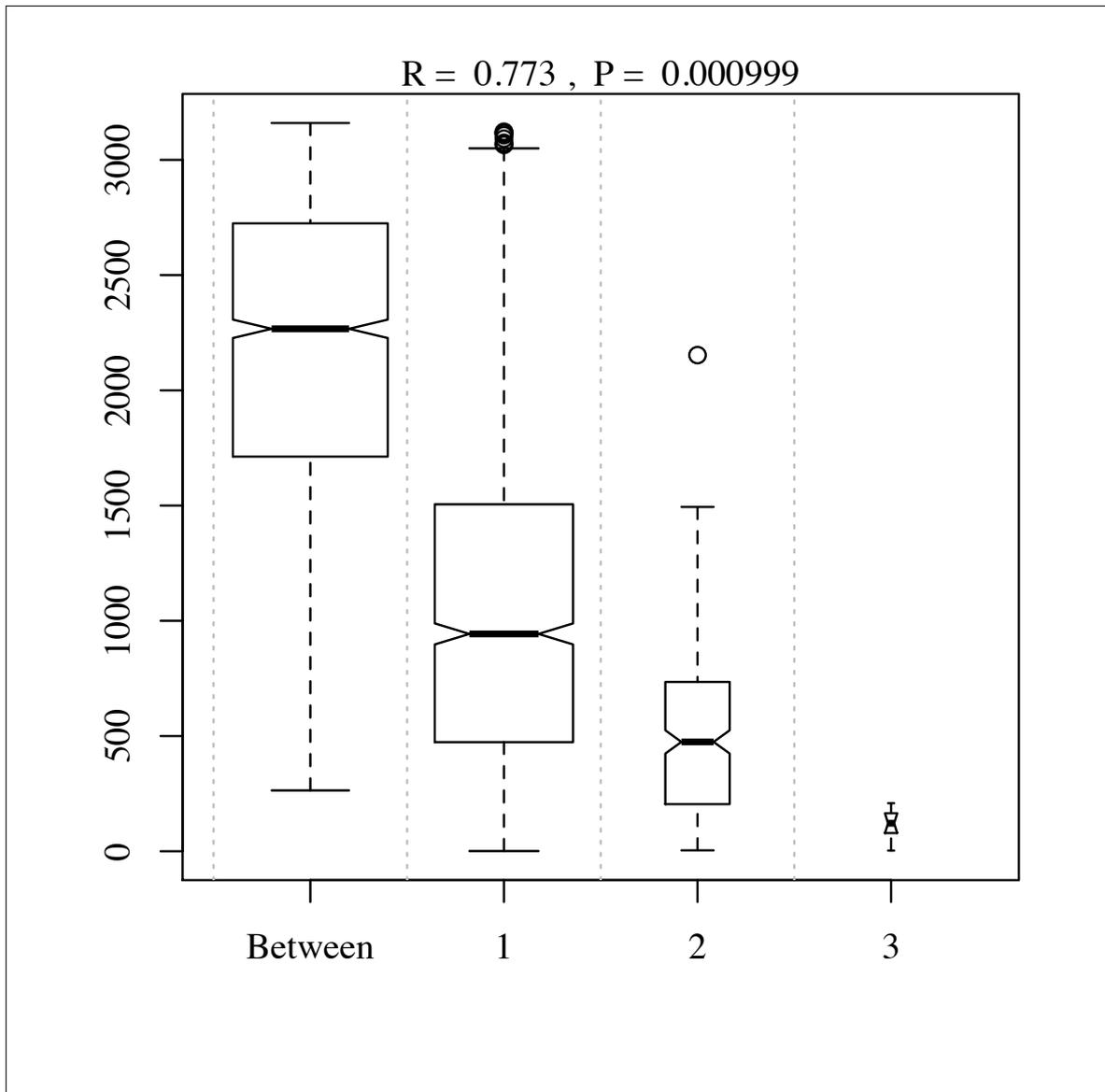


Figura 27: ANOSIM, abundancia vs. río y temporada

Esta segregación resulta bastante clara, estaría determinada principalmente por tendencias espaciales y resulta evidente la influencia de los nuevos hábitats disponibles en el llano inundable del río los Amigos durante la temporada lluviosa. En términos estadísticos, estos grupos muestran diferencias significativas -igual que en el caso anterior- con un nivel de probabilidad de error tipo I muy inferior a 0,01, pero con un valor notablemente mayor para el estadístico R (figura 27).

#### 4.5.2. Segregación en base a grupos tróficos

Los resultados obtenidos en estas cuatro temporadas de estudio, en lo referido a la composición de las muestras por grupos tróficos, muestran una serie de tendencias que ya se vislumbraban en el análisis de composición específica, y parecen estar asociadas a patrones predichos por dos (2) de los conceptos generales de ecología fluvial:

- La mayor importancia relativa de los trituradores en las seis (6) estaciones de muestreo ubicadas en quebradas pequeñas (primer y segundo orden, Q1 y Q2), respondería al hecho de que la materia orgánica gruesa es el recurso más importante, lo que determina una gran presencia de organismos que pueden reducirla y aprovecharla como alimento, esto concuerda con lo propuesto por el concepto del río continuo (Vannote *et al.*, 1980), para los ríos y o quebradas de cabeceras con alta cobertura boscosa. Sin embargo esta concordancia con el CRC es parcial, puesto que la mayor presencia de estos trituradores, no significa necesariamente que sean dominantes, por el contrario son los colectores, aquellos organismos que se espera sean dominantes en la cuenca baja, el grupo dominante en todos los sectores de la cuenca. La organización de la comunidad en el resto de ríos evaluados (quebrada Mapa y ríos Amiguillos y los Amigos), responde más a las características de grandes ríos de cuenca baja, sin pasar por el estado intermedio de dominancia de la productividad sobre la respiración ( $P/R > 1$ ), que correspondería esperarse en ríos de cuenca media.
- El cambio experimentado en la composición del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos en el río los Amigos, durante el período de ocupación del llano inundable (época húmeda del año 2006), constituiría una respuesta de la comunidad a los recursos disponibles en el nuevo hábitat (el llano inundable), el cual ofrece una gran cantidad de materia orgánica gruesa útil para organismos trituradores, tal como se puede prever en base al concepto de pulsos de inundación (Junk *et al.*, 1989).

Para evaluar si estos patrones de organización de la comunidad, determinan una segregación espacial significativa, y si en consecuencia el orden del río (el origen de

los recursos) determina la composición y la organización de la comunidad bentónica, se desarrollaron los mismos análisis que en el caso anterior, es decir un Escalamiento Multidimensional no-Métrico, con dos agrupamientos (orden de río y tipo de río/estacionalidad), y un Análisis de Similitud (ANOSIM) para el resultados en base a cada criterio de agrupamiento.

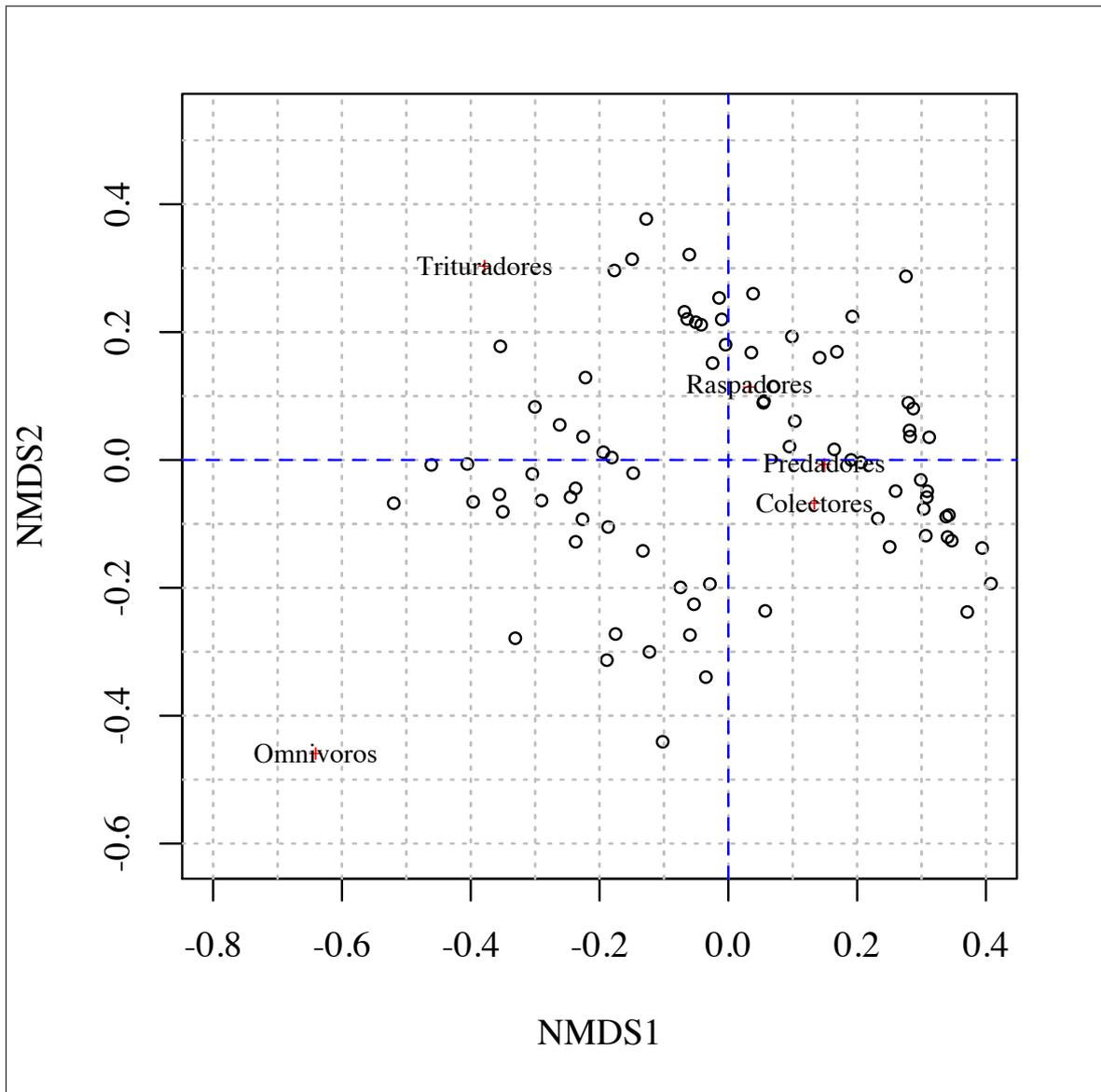


Figura 28: NMDS, abundancia por grupo trófico (GT)

La figura 28 muestra el resultado del NMDS sin polígonos convexos, y con las posiciones relativas para los cinco grupos tróficos principales, aquí se puede apreciar una característica que ya había sido observada en los análisis preliminares de abundancia de macroinvertebrados por grupo funcional: los valores relativos (porcentuales) de abundancia de tres de los cinco grupos funcionales son muy constantes, colectores, predadores y raspadores suelen aparecer en las muestras con una participación rela-

tivamente estable (los primeros son dominantes en términos de abundancia en todas las temporadas y prácticamente todas las estaciones), por lo tanto su influencia en la organización de las muestras es muy homogénea, por ello los tres grupos aparecen muy cerca de las coordenadas centrales. Los trituradores son un grupo muy conspicuo, con la capacidad de aprovechar un tipo de recursos muy importante (materia orgánica gruesa) aunque no siempre disponible en cantidades significativas, por su posición en el plano ordenado, su influencia debe ser mayor en aquellas estaciones ubicadas en la región superior izquierda. Finalmente, los Omnívoros son el grupo más raro, con menores ocurrencias y sin una influencia importante en la organización.

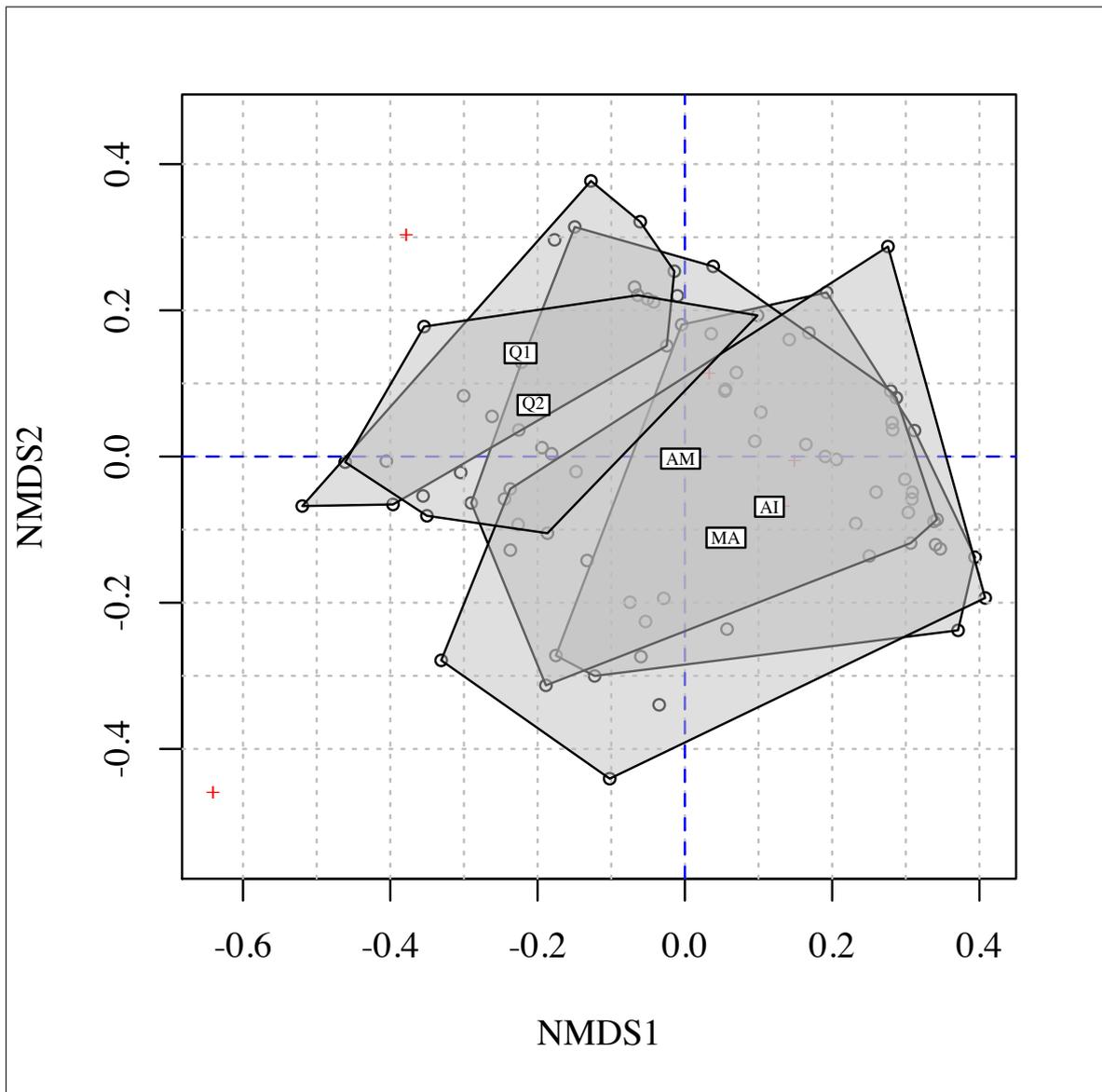


Figura 29: NMDS, abundancia GT vs. orden del río

En la figura 29 se muestra el NMDS con los polígonos convexos que representan a cada uno de los cinco (5) órdenes de río que se muestrearon, se puede ver que las

muestras provenientes de las quebradas de orden 1 y 2 se ubican en el sector superior izquierdo, el mismo en el que la influencia de los trituradores sería mayor. Las estaciones de muestreo ubicadas en el río Amiguillos y la quebrada Mapa (AI y MA) se ubican principalmente en el cuadrante opuesto, es decir en el sector inferior derecho del plano ordenado, aunque presentan una mayor amplitud en su distribución, lo que estaría relacionado con una mayor variabilidad en la composición por grupos funcionales. Las muestras colectadas en el río los Amigos (AM), también se ubican orientadas hacia el sector inferior derecho del plano ordenado, sin embargo hay muestras que se traslapan claramente con el grupo conformado por Q1 y Q2, estas son (como es de esperarse) las cinco que fueron colectadas en la temporada húmeda del año 2005.

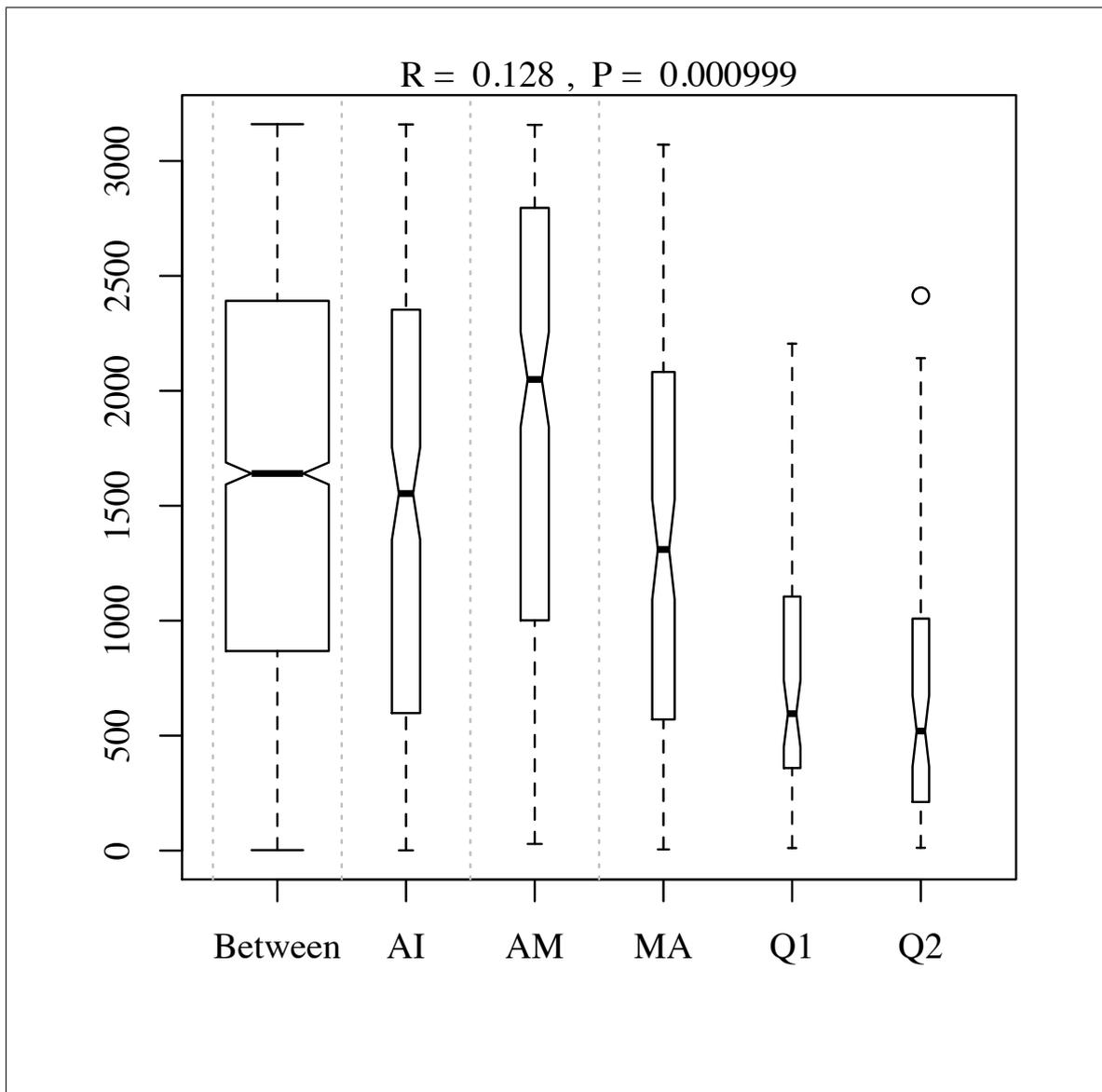


Figura 30: ANOSIM, abundancia GT vs. orden de río

El nivel de traslape entre grupos al analizar niveles tróficos, es mucho mayor que el

observado al analizar morfotipos o morfoespecies, esto puede considerarse un resultado esperable puesto que los grupos funcionales analizados son solo 5, mientras que los morfotipos identificados son 120, además la categoría trófica es una de las dimensiones más importantes (si no la más importante) en la determinación del nicho ecológico (Hutchinson, 1953), existiendo usualmente patrones de segregación espacial relacionados con diferentes especies que cumplen el mismo en ámbitos geográficos cercanos (Pysek *et al.*, 2010). Al aplicar el análisis de similitud al primer agrupamiento (figura 30), segregado en base a las categorías tróficas el resultado es aún significativo (incluso para un  $\alpha$  igual a 0,01), sin embargo el valor del estadístico R (0,128 unidades) es notablemente inferior al observado al analizar este mismo agrupamiento en base a morfoespecies.

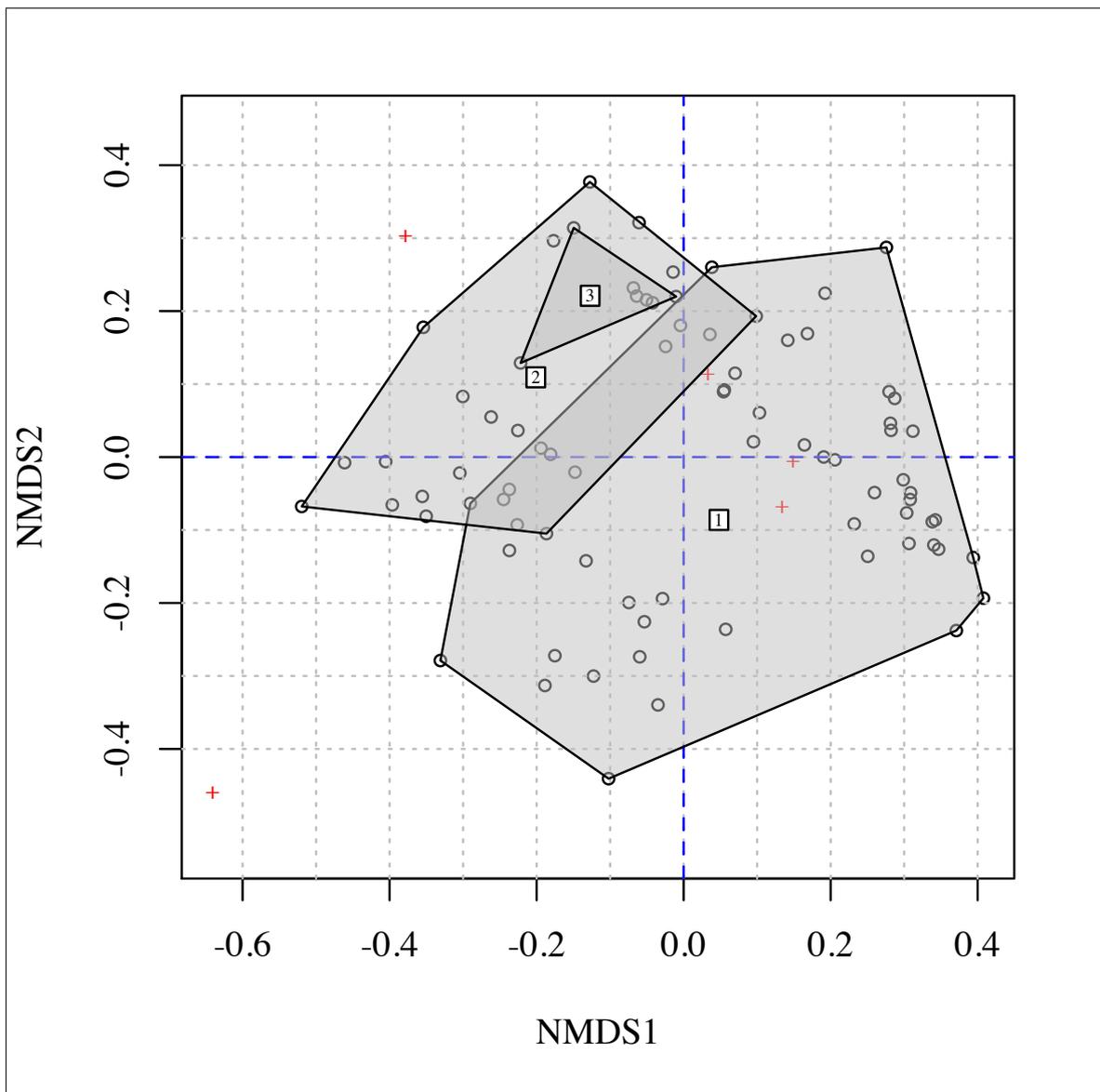


Figura 31: NMDS, tres grupos por tipo de río y temporada

Tal como se ha visto en el análisis de los datos de grupos tróficos por punto muestral y por temporada, en la época de lluvias del año 2005 la composición de los macroinvertebrados bentónicos en las cinco muestras colectadas en el río los Amigos (AM), usualmente pobres en trituradores, experimentan un cambio notable pasando dicho grupo a ser un elemento importante del ensamblaje, esto debido a la accesibilidad del llano inundable como un nuevo hábitat que forma parte del cuerpo fluvial, y que ofrece recursos en forma de hojas, ramas y troncos muertos, acumulados durante todo el período seco.

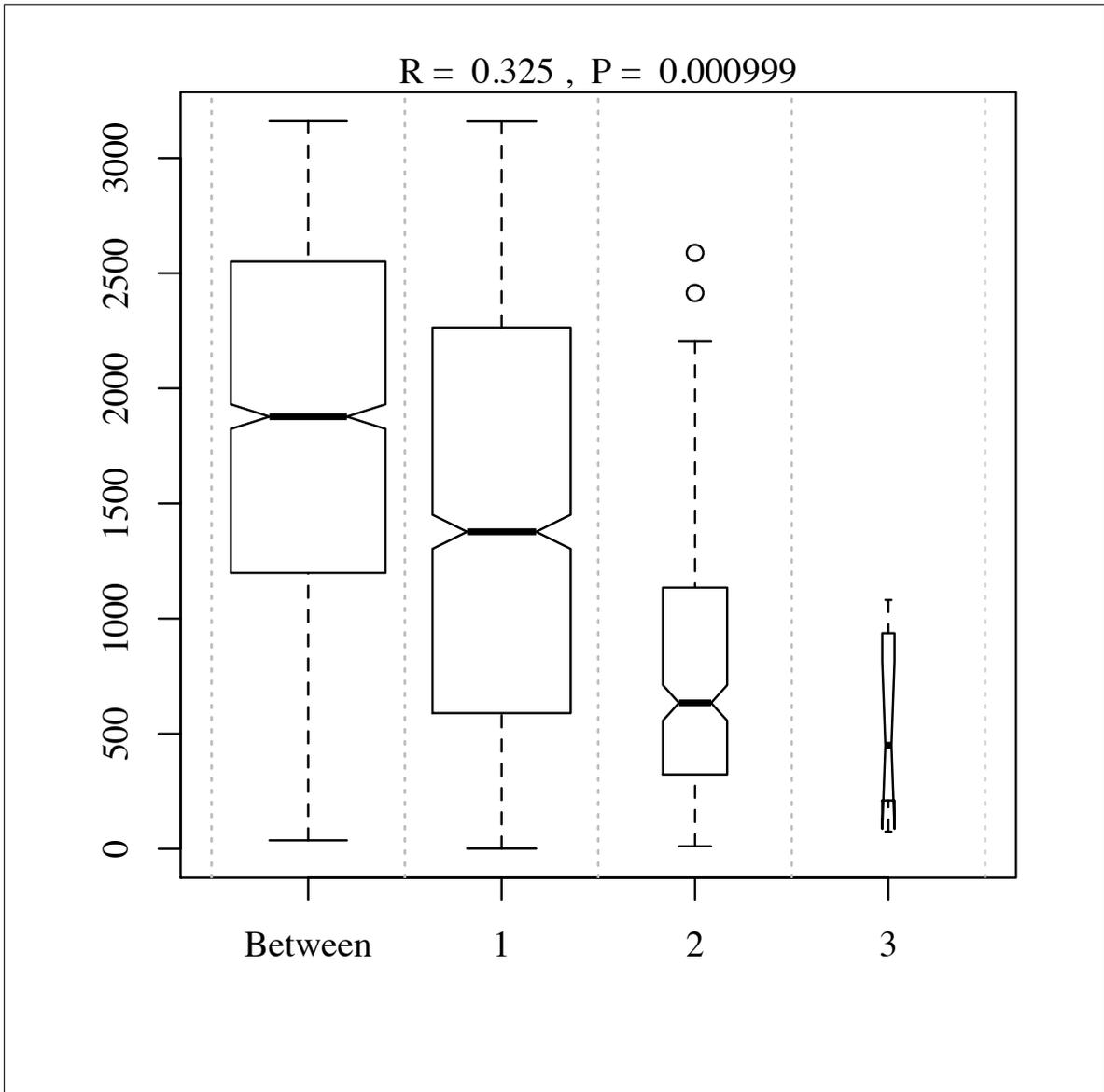


Figura 32: ANOSIM (tipo de río y temporada)

Utilizando los mismos tres grupos que se plantearon para la segunda segregación basada en morfotipos, se generó la figura 35, en esta se puede apreciar claramente que el grupo 1, conformado por las muestras colectadas en la ca seca y los dos períodos de

transición en el río los Amigos, mas la totalidad de las muestras obtenidas en el río Amiguillos y la quebrada Mapa, se diferencia del grupo 2 constituido por las 24 muestras colectadas en las quebradas de órdenes 2 y 1 (Q2, Q1a y Q1b), muy asociadas a este segundo grupo se aprecia a las cinco muestras del río los Amigos (grupo 3), colectadas en la fase de inundación, esto se debe -como ya ha sido sedo- al incremento relativo de la importancia de los triturados en estas cinco muestras, debido al tipo de recursos ofertados por el llano inundable, que constituye en esta fase un nuevo espacio habitable.

El análisis de similaridad (ANOSIM, presentado en la figura 36) elaborado en base a estos tres grupos, muestra (como es de esperarse al observar la figura resultante) un nivel de significancia alto (p-valor debajo de 0,01 unidades), y un valor del estadístico R superior al obtenido en base a la comparación de los cinco grupos antes analizados.

En base a los datos de ocurrencia de especies y grupos tróficos, el ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos presenta variaciones espaciales estarían relacionadas con el tipo u orden de río evaluado, en esencia la composición de especies muestra tres grandes grupos: el primero corresponde a los grandes ríos de cuenca baja, de aguas turbias y fondo muy homogéneo (AM, AI y MA), el segundo grupo está conformado por los macroinvertebrados que se colectaron en las quebradas de menor orden (Q2, Q1a y Q1b), y el tercero aparece únicamente durante el período de inundación, y muestra una composición específica muy diferenciada en las muestras de época húmeda del río los Amigos. Si se revisan los grupos tróficos, se aprecian dos grandes grupos: el primero está conformado por todas las muestras colectadas en el río Amiguillos (AI) y la quebrada Mapa (MA), además de las muestras del río los Amigos (AM) en época seca y los dos períodos de transición, esencialmente ríos grandes y medianos de cuenca media y baja, donde los recursos estarían constituidos básicamente por materia orgánica fina y media, por los que la comunidad está fuertemente dominada por colectores, con presencia relativamente estable de predadores y raspadores, y un aporte marginal de trituradores puesto que no existen recursos de gran tamaño que este grupo pueda aprovechar, el segundo grupo está constituido por 29 muestras en las que el aporte de los trituradores, si bien no dominante en términos de abundancia, se torna mucho importante que en el caso anterior, estas muestras son las que corresponden a las quebradas de orden menor (Q1a, Q1b y Q2) y al río los Amigos en la temporada húmeda.

En términos de variabilidad temporal, la composición de las muestras, tanto en morfotipos (o morfoespecies) como en grupos tróficos, parece ser bastante homogénea, el único fenómeno apreciable es el que ocurre con el río los Amigos, donde la composición de la comunidad y su estructura trófica varían sustancialmente en la temporada húmeda, debido fundamentalmente a la aparición del nuevo hábitat (llano inundable).

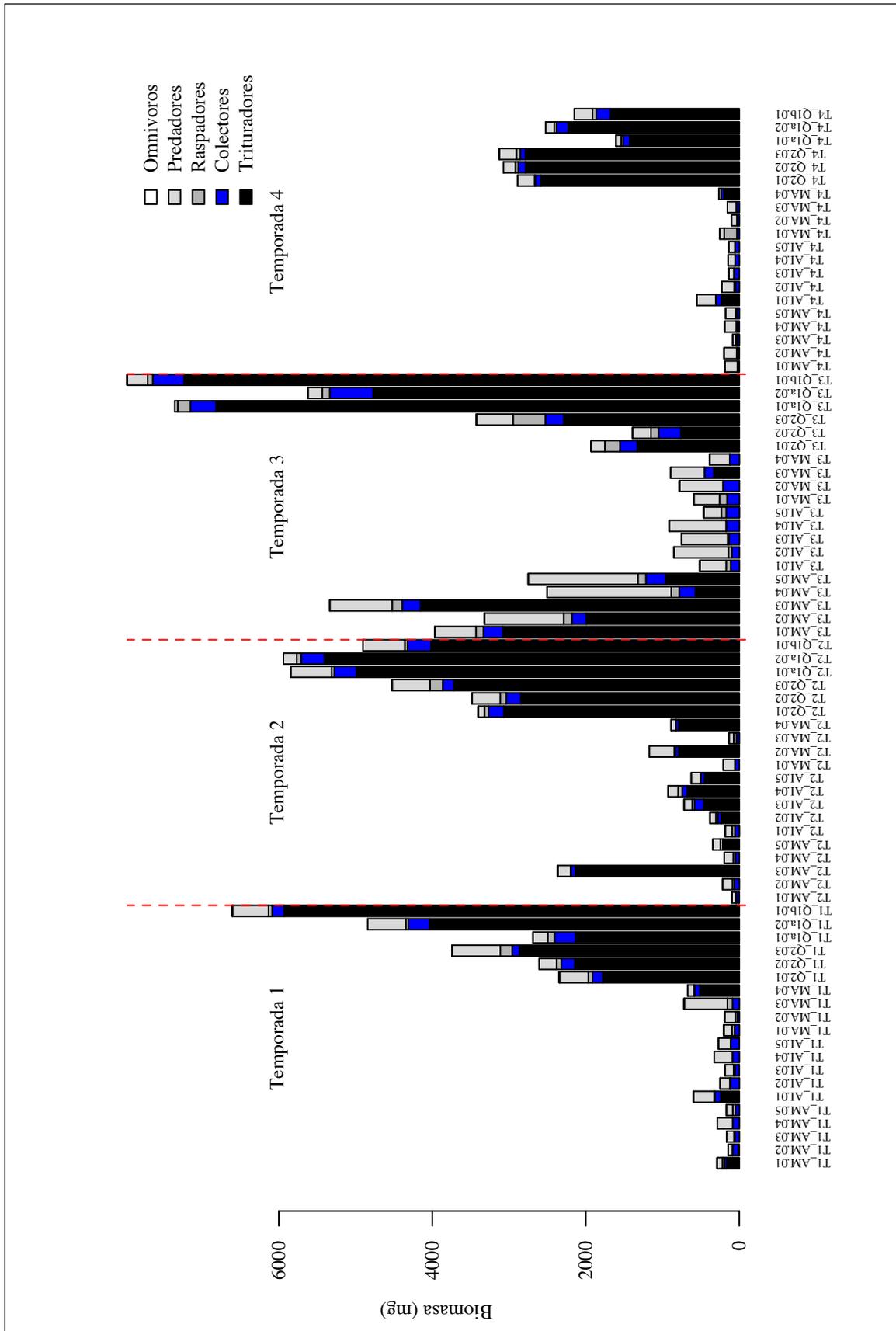


Figura 33: Biomasa por estación y grupo trófico, temporadas 1-4

## 4.6. Biomasa de macroinvertebrados bentónicos

Teniendo en cuenta que entre la biomasa y la abundancia de organismos, la primera puede constituir un indicador más confiable y realista de las tasas de intercambio y conversión de materia y energía en un ecosistema, y que los patrones de dominancia de uno u otro tipo de organismos dependen no solo de su número, sino también de su tamaño y -en consecuencia- de su capacidad para transformar los recursos disponibles (Clarke, 1990; Warwick y Clarke, 1994; Benke, 2010), y considerando además que la mayoría de los planteamientos contenidos en paradigmas generales de ecología fluvial, se basan en la naturaleza y origen de los recursos disponibles para la comunidad acuática y como esta los puede aprovechar, en esta sección se analizan los valores de biomasa estimada mediante algoritmos de longitud-masa (Benke *et al.*, 1999; Miserendino, 2001). Estas comparaciones se realizan a nivel de grupo trófico, con el objetivo de evaluar si los conceptos ecológicos discutidos en este trabajo, predicen de manera confiable la organización de la comunidad.

El análisis de valores de biomasa estimada por grupo trófico, entre los diferentes ríos evaluados y en las cuatro temporadas de estudio, muestra tendencias variables que pueden deberse tanto a la ubicación y características del cuerpo de agua y el origen de los recursos disponibles, tal como lo predicen dos de las teorías generales de ecología fluvial:

- El concepto del río continuo (Vannote *et al.*, 1980), que parece explicar de manera bastante satisfactoria la organización de la comunidad y los patrones de dominancia por grupo trófico tanto en abundancia como en biomasa, en todos los puntos de muestreo y en todas las campañas evaluadas excepto en el río Amigos durante la fase de inundación en 2005.
- La teoría de pulsos de inundación (Junk *et al.*, 1989), que permite explicar algunas modificaciones estacionales en la estructura, abundancia y biomasa del ensamblaje en el río los Amigos, el único que contaba con un llano inundado durante febrero del 2005.

### 4.6.1. Biomasa por tipo de río y temporada

En la figura 33 se muestran los valores de biomasa (en mg) estimada por estación en cada una de las cuatro temporadas de estudio, como puede apreciarse, más allá de algunos valores atípicos (outliers), en tres de las cuatro temporadas, hay una mayor biomasa estimada para las seis estaciones de quebradas de primer (Q1a y Q1b) y segundo orden (Q2), frente a lo obtenido en los puntos de muestreo ubicados en los ríos más grandes (los Amigos, Amiguillos y Mapa), sin embargo en la temporada húmeda

del año 2005 (T3) los valores de biomasa se elevan sustancialmente, en particular en las muestras provenientes del río los Amigos (AM). Esto concuerda (y tiene una explicación similar) con los observado en cuanto a patrones de abundancia: la existencia de un nuevo hábitat disponible (el llano inundado) incrementa de manera significativa la abundancia (y biomasa) de oreganismos en el río los Amigos durante la época húmeda del a06. Para evaluar de manera más detallada estos fenómenos, a continuaciñ se analizan los valores de abundancia (total y relativa por grupo trófico) para cada una de las temporadas de estudio.

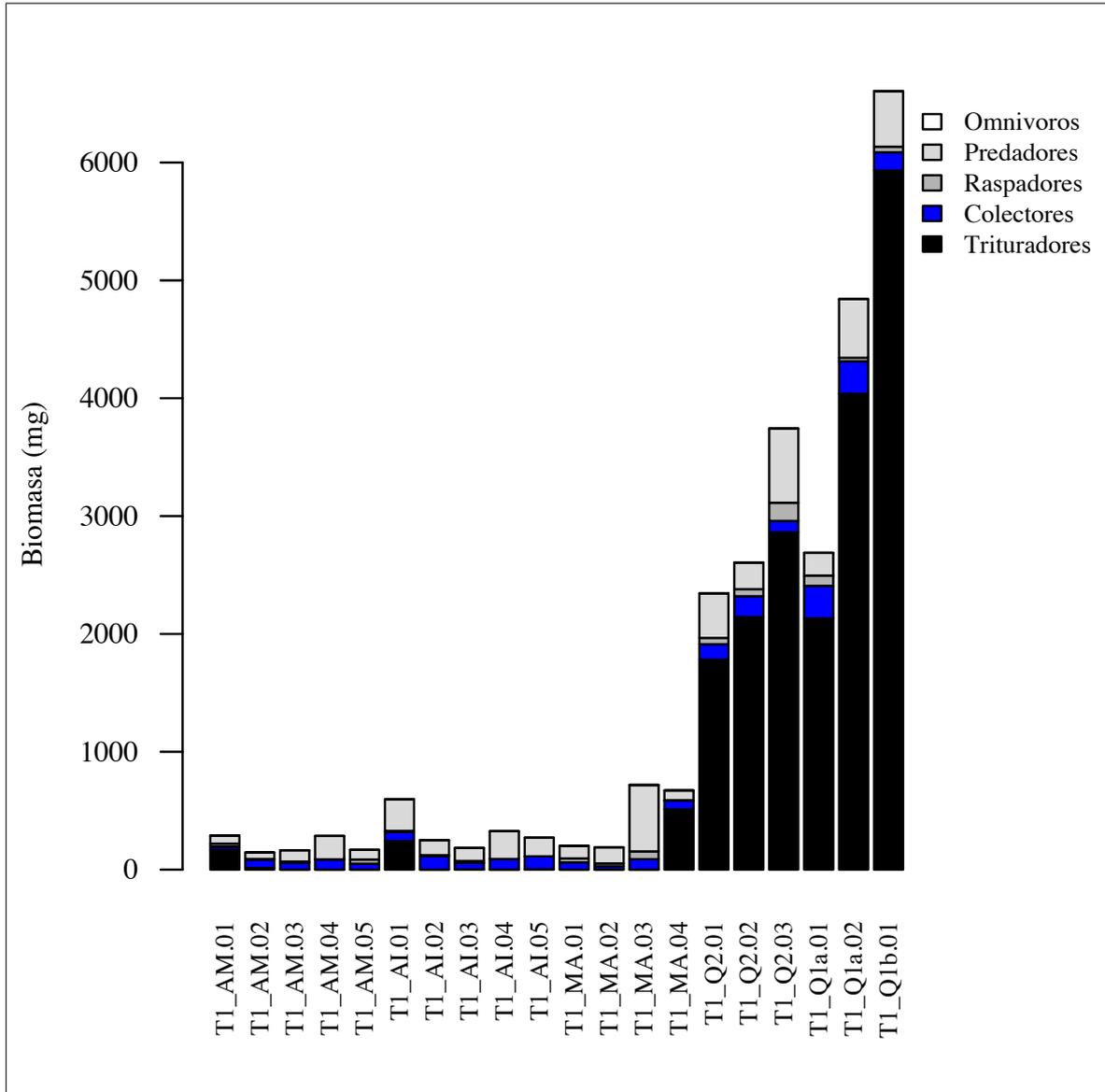


Figura 34: Biomasa por grupo trófico, temporada 1

#### Temporada 1 (Agosto 2004)

Durante la primera campaña evaluación (desarrollada en el mes de agosto del año 2004), los valores de biomasa total (figura 34) muestran una tendencia muy característica: en las estaciones ubicadas en los cuerpos de agua mayor, es decir en los ríos los Amigos

y Amiguillos (órdenes 5 y 4 respectivamente) y en la quebrada Mapa (orden 3), la biomasa estimada se encuentra siempre por debajo de 1 gramo de peso seco.

En las seis (6) estaciones de muestreo que se ubican en quebradas de orden 1 y 2 (Q2, Q1a y Q1b) se aprecia un incremento muy significativo en los valores estimados de peso seco (en todos los casos por encima de 2g) los que está relacionado no solamente con una mayor abundancia de organismos (lo que es real) sino también con una gran dominancia por parte de organismos con una biomasa importante, especialmente especies con hábitos trituradores o predadores.

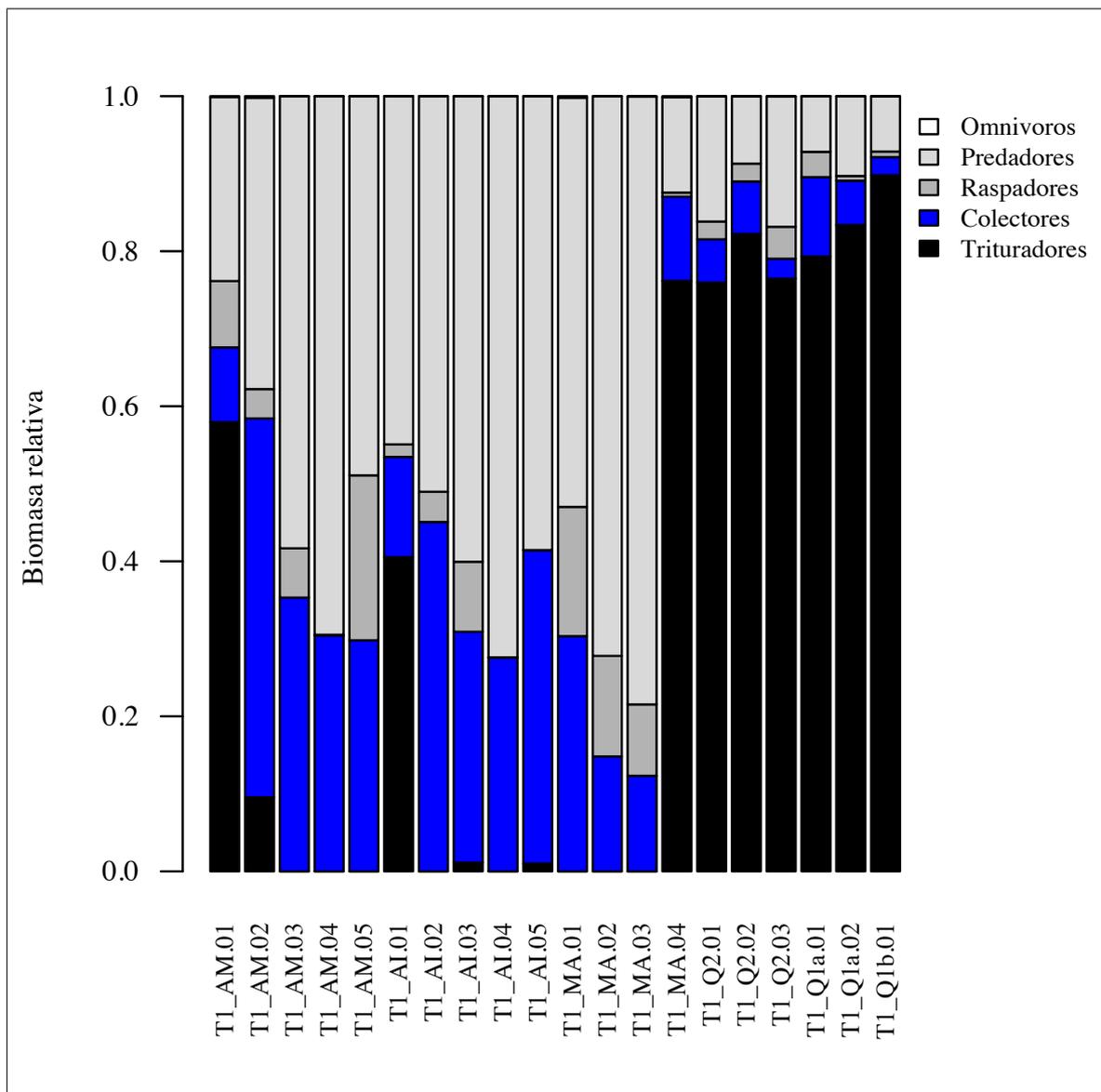


Figura 35: Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 1

Si se analizan los valores relativos de biomasa en base al aporte de cada grupo trófico (figura 35), es posible apreciar que durante esta primera campaña evaluación: (i) los

organismos trituradores son marcadamente dominantes en las estaciones de quebradas menores, constituyendo en todos los casos alrededor del 80 por ciento de toda la biomasa reportada, y (ii) en las estaciones ubicadas en los cuerpos de agua más grandes se observan dos grupos generalmente dominantes (exceptuando AM-01 y AI-01): predadores y colectores, cabría esperar que el segundo grupo fuera el más importante según las predicciones del CCR, sin embargo hay algunos factores relativos al tamaño y al generalismo de los predadores que pueden explicar estas tendencias, y que serán discutidos más adelante.

### Temporada 2 (Noviembre 2004)

En la segunda temporada de evaluación, los valores totales de biomasa muestran un comportamiento similar al caso anterior:

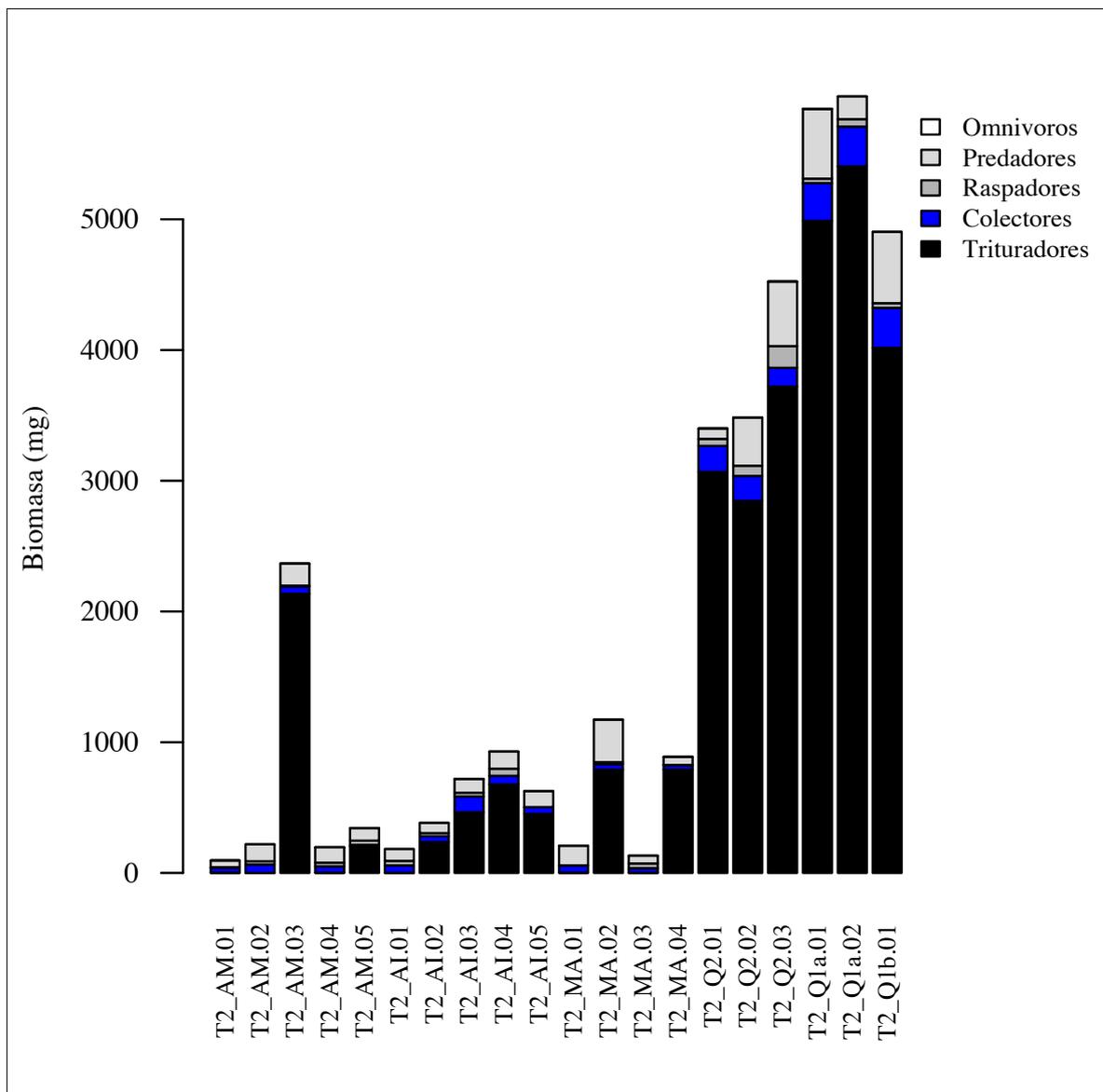


Figura 36: Biomasa por grupo trófico, temporada 2

- En las 14 estaciones de muestreo ubicadas en los ríos los Amigos (5), Amiguillos (5) y en la quebrada Mapa (4), el valor estimado de biomasa se ubica general por debajo de 1g de peso seco, excepto en tres estaciones: AM-03, AI-04 y MA-02, además en otras dos estaciones del río Amiguillos, AI-03 y AI-05, y en una de la quebrada Mapa (MA-04), el valor se encuentra muy cerca de 1g de peso seco (alrededor de 900 mg).
- En cambio, las seis estaciones ubicadas en las quebradas de menor tama2, Q1a y Q1b) los valores de biomasa estimada se ubican entre 3 y 6 g (peso seco), esto significa registros sustancialmente mayores para estos seis puntos de evaluación.

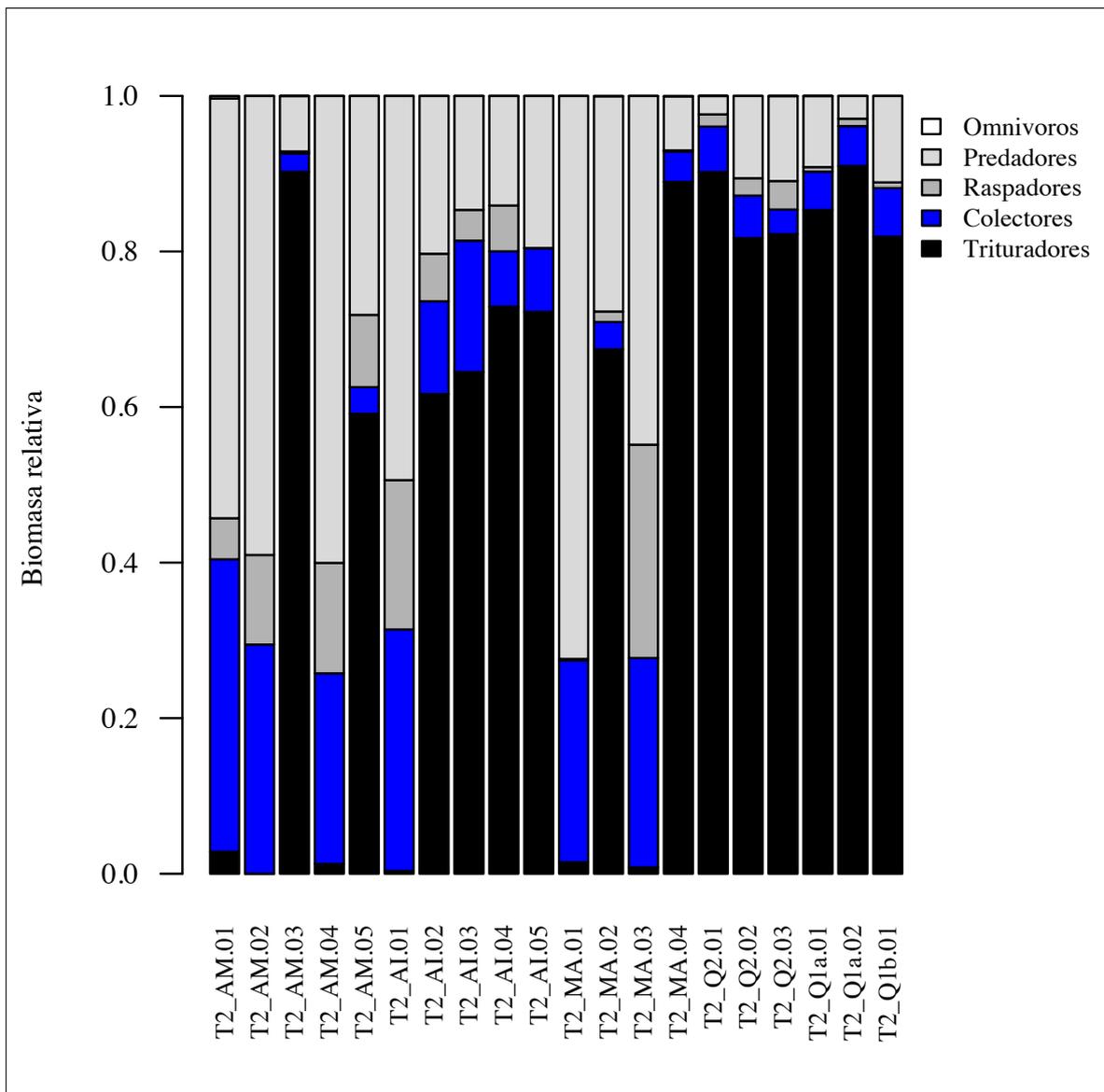


Figura 37: Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 2

Los valores de biomasa total estimada se pueden revisar en la figura 36, mientras que en la figura 37 se pueden ver los valores de biomasa relativa por grupo trófico. A diferencia

de la temporada anterior, en las muestras colectadas durante el mes de noviembre del 2004, se aprecia un número importante de estaciones (8) ubicadas en los ríos mayores (los Amigos, Amiguillos y Mapa) en las que el gremio de trituradores constituye el grupo dominante en cuanto a biomasa: AM-03, AM-05, AI-02, AI-03, AI-04, AI-05, MA-02 y MA-04, en todos estos casos la biomasa está conformada en más del 60 por ciento por dicho grupo trófico, aun cuando los colectores son el grupo dominante en términos de abundancia. Por su parte, en las seis estaciones ubicadas en las quebradas de primer y segundo orden, las características son muy similares a lo obtenido en la campaterior, con los trituradores generalmente más del 80 por ciento de la biomasa estimada como peso seco.

La aparición en esta temporada de un número importante de estaciones ubicadas en los ríos los Amigos y Amiguillos y en la quebrada Mapa, en las que los trituradores y no los colectores (o colectores + predadores) constituyen el grupo dominante en términos de biomasa, representa un resultado inesperado en el marco de los conceptos de ecología fluvial que se evalúan en este trabajo, sin embargo aún cuando los datos de esta temporada constituyan un registro diferente (y probablemente atípico), aun es posible apreciar algunas diferencias entre las quebradas de orden menor y los ríos mas grandes: mientras que en todas las estaciones de quebradas de órdenes 1 y 2 los organismos trituradores constituyen necesariamente el grupo dominante (siempre con más del 80 por ciento de la biomasa estimada), entre las 14 estaciones de los ríos mayores, hay seis (6) en las que colectores y predadores en conjunto representan más del 90 por ciento de la biomasa estimada, y de las ocho (8) restantes, solo en una (AM-03) los trituradores representan más del 80 por ciento del peso seco estimado.

Es importante señalar que la presencia de trituradores en una proporción importante en una muestra, sin ser dominantes en términos de abundancia, puede generar un registro anómalo en los estimados de biomasa, esto debido a que los trituradores tienden a ser organismos de mayor tamaapacitados para aprovechar restos orgánicos gruesos, pudiendo ocurrir que con un aporte menor en abundancia representen una biomasa muy superior, mientras que los colectores, usualmente detritívoros y/o filtradores, suelen ser organismos de tamaño menor, que aun cuando fueran muy dominantes en abundancia, tienen un aporte bajo en biomasa (Covich *et al.*, 1999; Kupilas *et al.*, 2016)).

### **Temporada 3 (Febrero 2005)**

Las muestras colectadas en la temporada húmeda del año 2005, presentan una composición y abundancia de especies y grupos funcionales que se diferencian sustancialmente de lo obtenido hasta la fase anterior, durante este período se observa un cambio fundamental: la disponibilidad de un hábitat nuevo, representado por el llano inundable en

el río los Amigos, espacio con una oferta de recursos nueva y abundante, que determina un cambio en la composición de especies y grupos tróficos, y dicho cambio se refleja también en los estimados de biomasa.

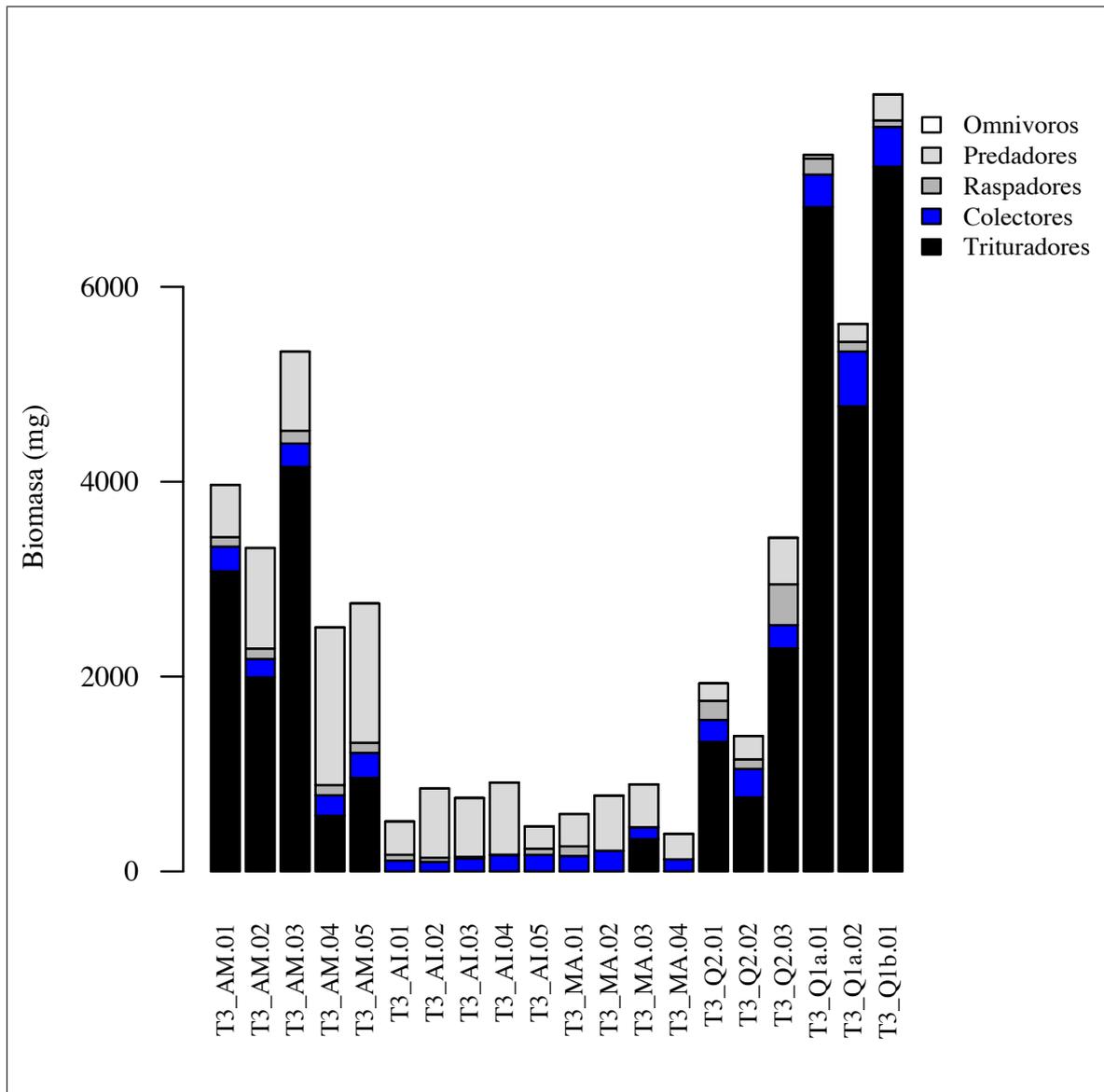


Figura 38: Biomasa por grupo trófico, temporada 3

En las figuras 38 y 39 se muestran (respectivamente) la biomasa total estimada y biomasa relativa por grupo trófico en la tercera temporada de estudio (húmeda del 2005), aquí puede apreciarse una tendencia muy clara: en esta campaña evaluaci3n las muestras provenientes del río los Amigos presentan valores de peso seco estimado menores a lo observado regularmente en las seis estaciones de las quebradas mas pequeñas, pero muy por arriba de 1g por muestra, además, en tres de estas cinco estaciones, la participaci3n de los trituradores excede el 50 por ciento de la biomasa estimada, mientras que en las otras dos muestras los trituradores superan el 20 por ciento de la biomasa registrada. Este fenómeno se observa solo en los Amigos, el único cuerpo de agua importante que

en febrero del 2005 contaba con áreas inundadas, mientras que en las muestras provenientes del río Amiguillos o de la quebrada Mapa, tanto el valor total de biomasa estimada, como los valores de participación relativa de grupos tróficos se asemejan mucho más a lo observado en la primera campaña muestreo, cuando los valores de biomasa de los ríos mayores eran sustancialmente menores a lo obtenido en las quebradas de primer y segundo orden, y los principales grupos por su contribución en biomasa, son los predadores y colectores. Mientras tanto, en las seis estaciones ubicadas en quebradas pequeñas (Q1a, Q1b y Q2) los valores totales de biomasa registrada se incrementaron ligeramente con respecto a lo observado en las dos temporadas anteriores, y los patrones de contribución relativa, siguen mostrando a los trituradores como el grupo con mayor biomasa.

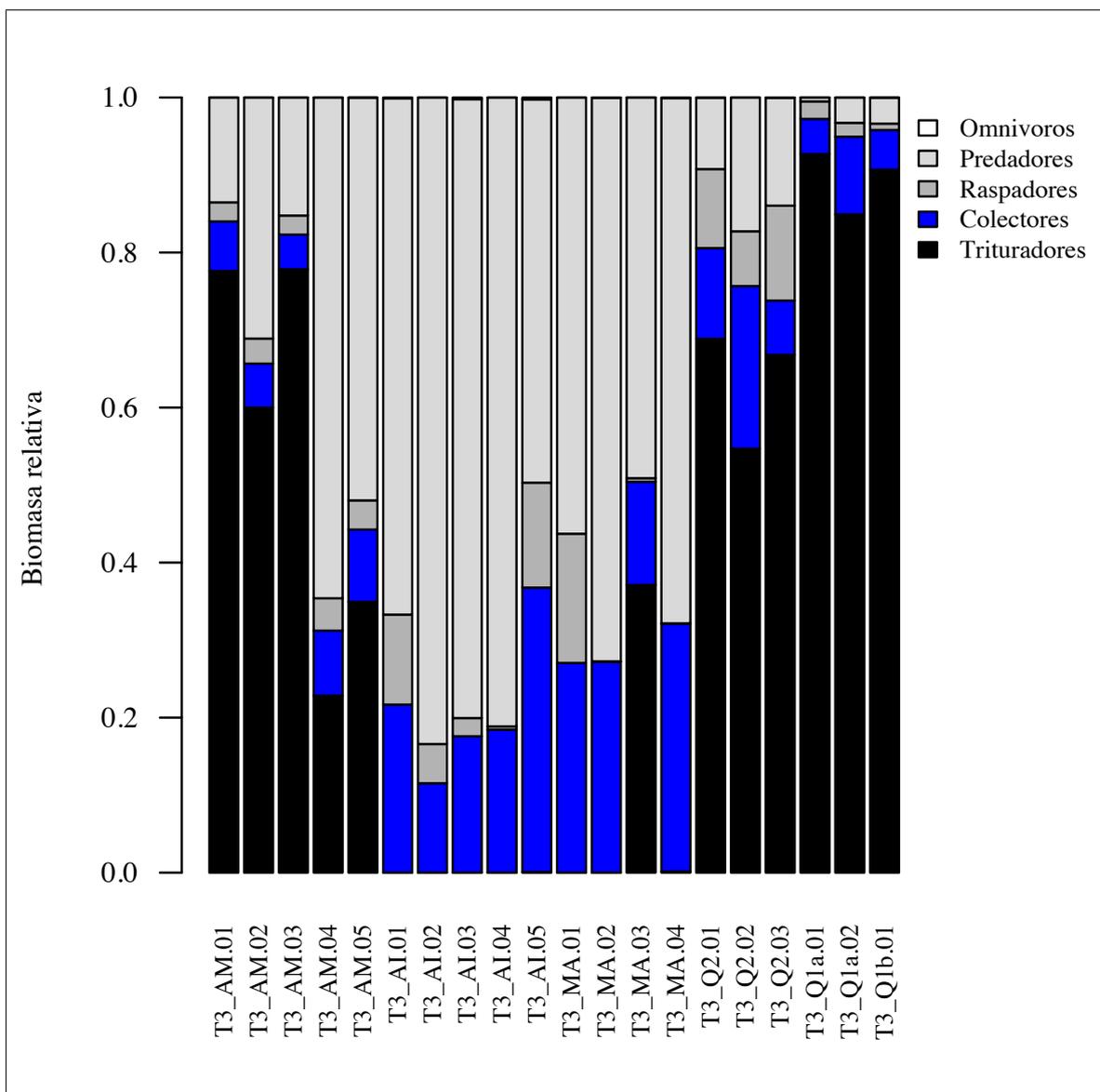


Figura 39: Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 3

El particular comportamiento de la estructura comunitaria de macroinvertebrados bentónicos en el río los Amigos durante la temporada húmeda del año 2005, replica los patrones antes observados en tinos de abundancia, ya sea al analizar los datos de especies o moerfoespecies presentes, como de grupos tróficos. Este patrón de variabilidad estacional, relacionado con el fenómeno de inundación del llano aluvial en grandes ríos, parecería coincidir con lo predicho en el concepto de pulsos de inundación.

#### **Temporada 4 (Mayo 2005)**

La cuarta y última campaña de evaluación se desarrolló en mayo del 2006, coincidiendo con el final de la fase de inundación y completando de este modo todo un ciclo hidrológico típico de la Amazonía sur-peruana. En esta temporada los registros de biomasa total y biomasa relativa por grupo funcional y por sector de la cuenca (o tipo de río) muestran grandes coincidencias con lo apreciado en la primera temporada:

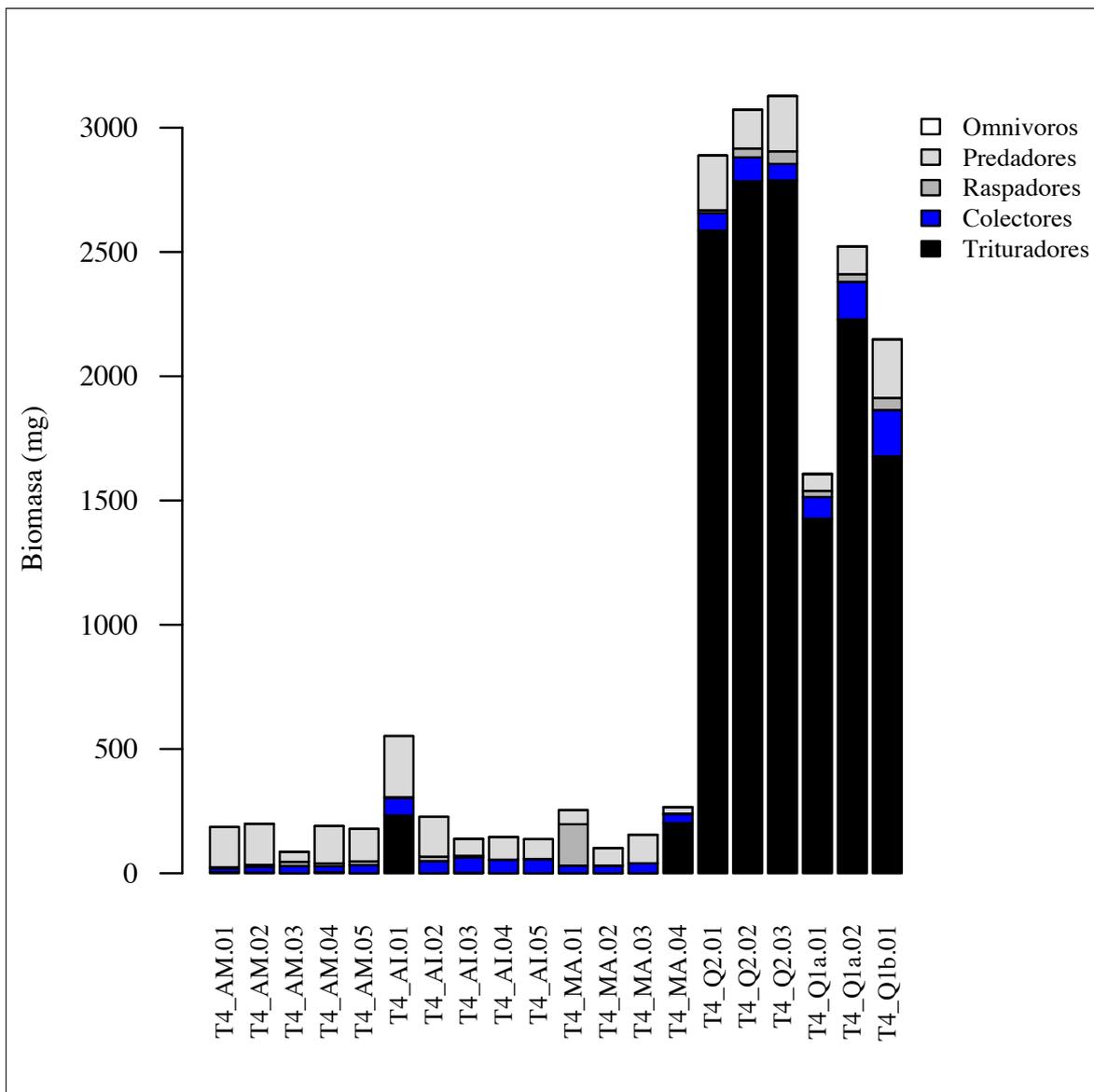


Figura 40: Biomasa por grupo trófico, temporada 4

- Los valores de biomasa total estimada en las seis (6) estaciones ubicadas en quebradas de orden menor (primer y segundo orden), se ubican entre 1,5 y 3,5g de peso seco por muestra, y en todos estos puntos de muestreo los trituradores representan más del 75 por ciento de la biomasa calculada
- De las 14 muestras colectadas en los ríos los Amigos y Amiguillos y en la quebrada Mapa, solo una (AI-01 en el río Amiguillos) presenta una biomasa total estimada superior a 0,5g de peso seco, y esta es tambia única muestra en la que el aporte de los trituradores se ubica alrededor del 40 por ciento, de las restantes 13 estaciones de muestreo en 12 la combinación de colectores y predadores constituye más del 90 por ciento de la biomasa calculada, y solo en un punto muestral (MA-01) se aprecia una participación de raspadores superior al 50 por ciento de la biomasa

estimada.

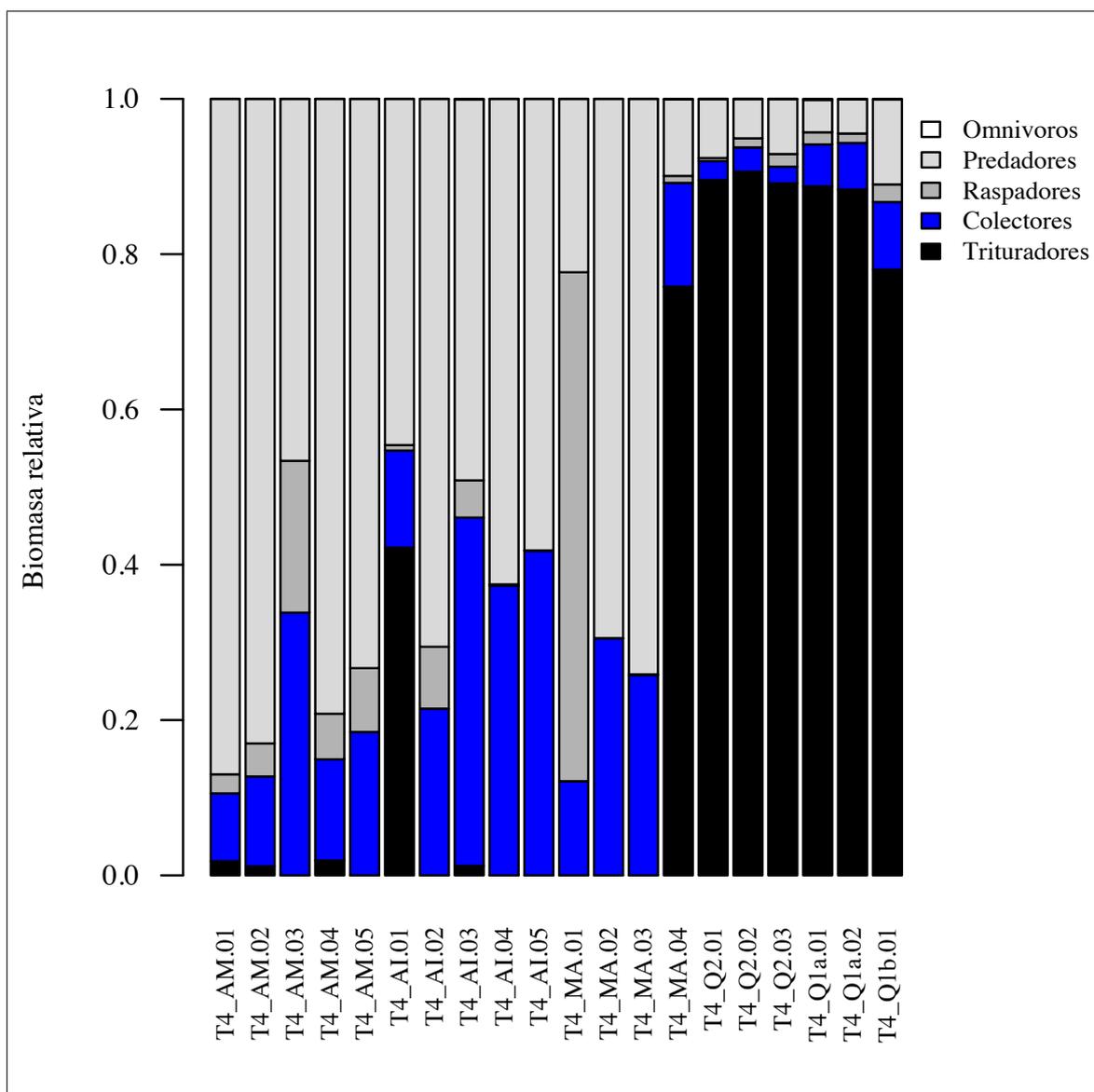


Figura 41: Biomasa relativa por grupo trófico, temporada 4

Los patrones discutidos líneas arriba, pueden revisarse tanto en la figura 40 (abundancia absoluta por grupo trófico) como en la número 41 (abundancia relativa). En ambos casos se aprecian las tendencias señaladas, y su similitud con lo obtenido durante la primera temporada de estudio.

Los valores de biomasa total y los patrones de distribución de biomasa por grupo trófico observados en las cuatro temporadas de evaluación, muestran tendencias que (de manera similar a lo apreciado en el caso de los valores de ocurrencia/abundancia) concuerdan con los propuesto (Junk y Wantzen, 2004), es decir que la composición de la comunidad acuática presenta características que se ajustarían fundamentalmente

a la naturaleza y origen de los recursos disponibles, y estos recursos pueden variar tanto espacial como temporalmente. Existen algunas excepciones que pueden hacerse relativamente comunes (como los resultados de la segunda temporada de evaluación), sin embargo estas no reducirían la validez de los supuestos generales.

#### 4.6.2. Análisis estadístico de la variabilidad en biomasa

Aunque según el análisis individual de los valores de biomasa por grupo trófico, los resultados parecen concordar (como en el caso anterior con los valores de abundancia/ocurrencia de morfotipos y categorías tróficas) con los postulados generales de dos conceptos de ecología fluvial, se desarrollaron análisis estadísticos para evaluar objetivamente si los patrones de organización son consistentes, y si responden en efecto a características como la ubicación del punto de muestreo en el sistema fluvial (orden del río), la importancia de la cuenca en el aporte de recursos, la presencia de un llano inundable, etc.

Para evaluar si existen diferencias estadísticas en la distribución de la biomasa por grupo funcional entre los distintos tipos de ríos evaluados, y entre temporadas, se desarrollaron dos análisis: (i) el escalamiento multidimensional (NMDS) y la evaluación de si los agrupamientos propuestos son significativamente diferentes mediante la aplicación de la prueba ANOSIM, y (ii) análisis Procrustes (Kendall, 1989) para evaluar si el patrón de dominancia por grupos funcionales se altera de forma significativa durante la temporada húmeda.

En un primer NMDS (figura 42) se evaluaron los valores de participativa en la biomasa total estimada, por parte de cada uno de los cinco grupos tróficos en todas las muestras colectadas. El resultado muestra un gran traslape entre los grupos identificados en base a los análisis anteriores. Este traslape entre los grupos identificados *a-priori* se debe a dos hechos puntuales:

- En parte de las muestras de ríos mayores (quebrada Mapa, río Amiguillos y río los Amigos) los trituradores son dominantes en términos de biomasa durante la segunda campaña (noviembre 2004), esta dominancia se debería a la presencia de camarones (Palaemonidae), los que por sus dimensiones representan una porción sustancial de la biomasa, aun una participacimitada en la abundancia.
- En otras temporadas, hay muestras colectadas en los ríos de mayor orden, con dominancia de los trituradores, esto sucede porque la biomasa y abundancia total son bajas, y por tanto la presencia de unos pocos individuos de camarones hace que el aporte relativo del grupo se eleve notablemente.

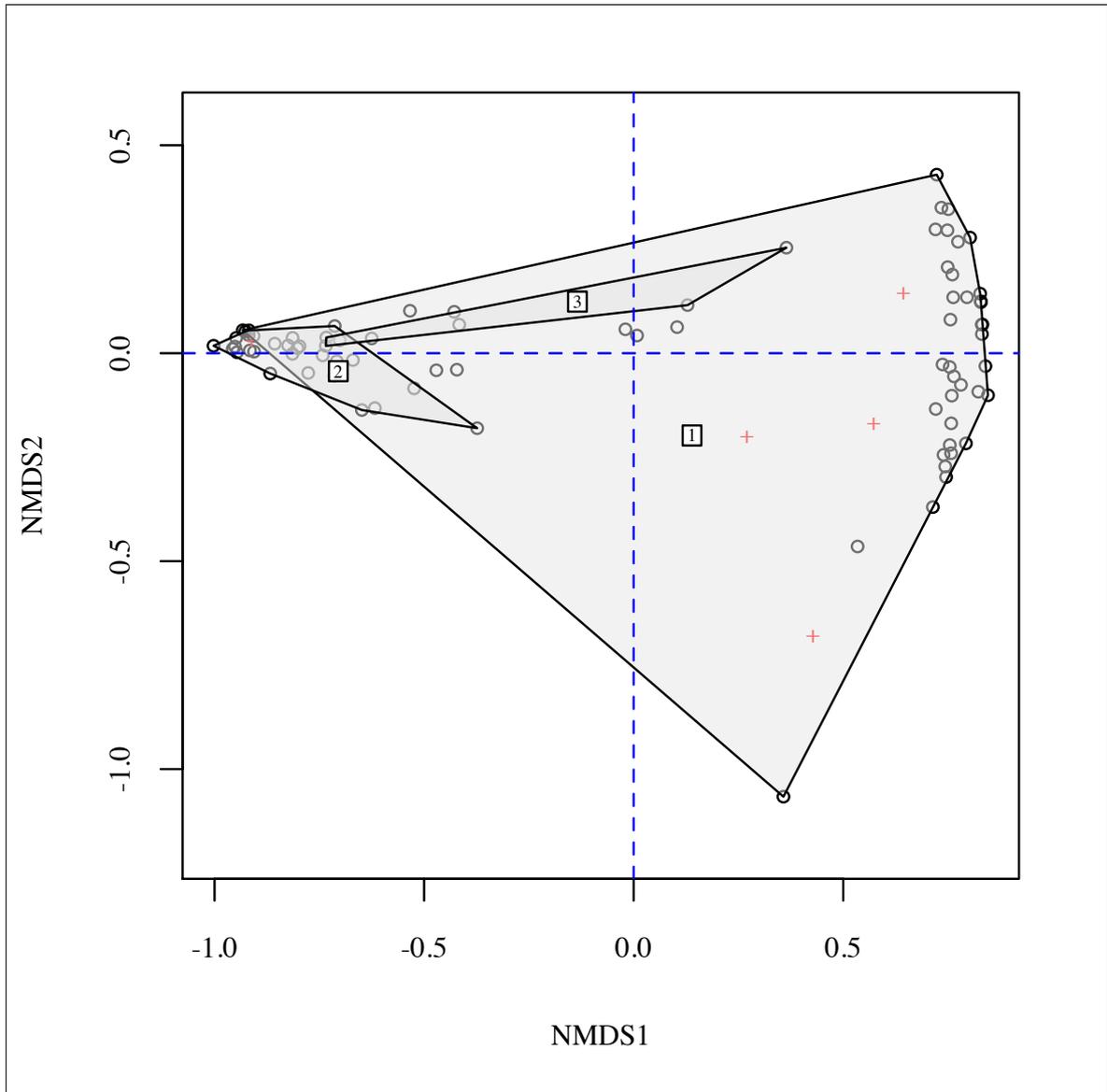


Figura 42: NMDS en base a los datos de biomasa por grupo trófico

Considerando los resultados del análisis anterior, se desarrolló un nuevo NMDS con los datos de biomasa por punto de muestreo y por temporada, pero en esta ocasión se removieron los registros de Palaemonidae en todas las estaciones de los ríos mayores, el resultado se presenta en la figura 43 y se aprecia claramente la segregación de los tres grupos que han sido identificados en los análisis previos:

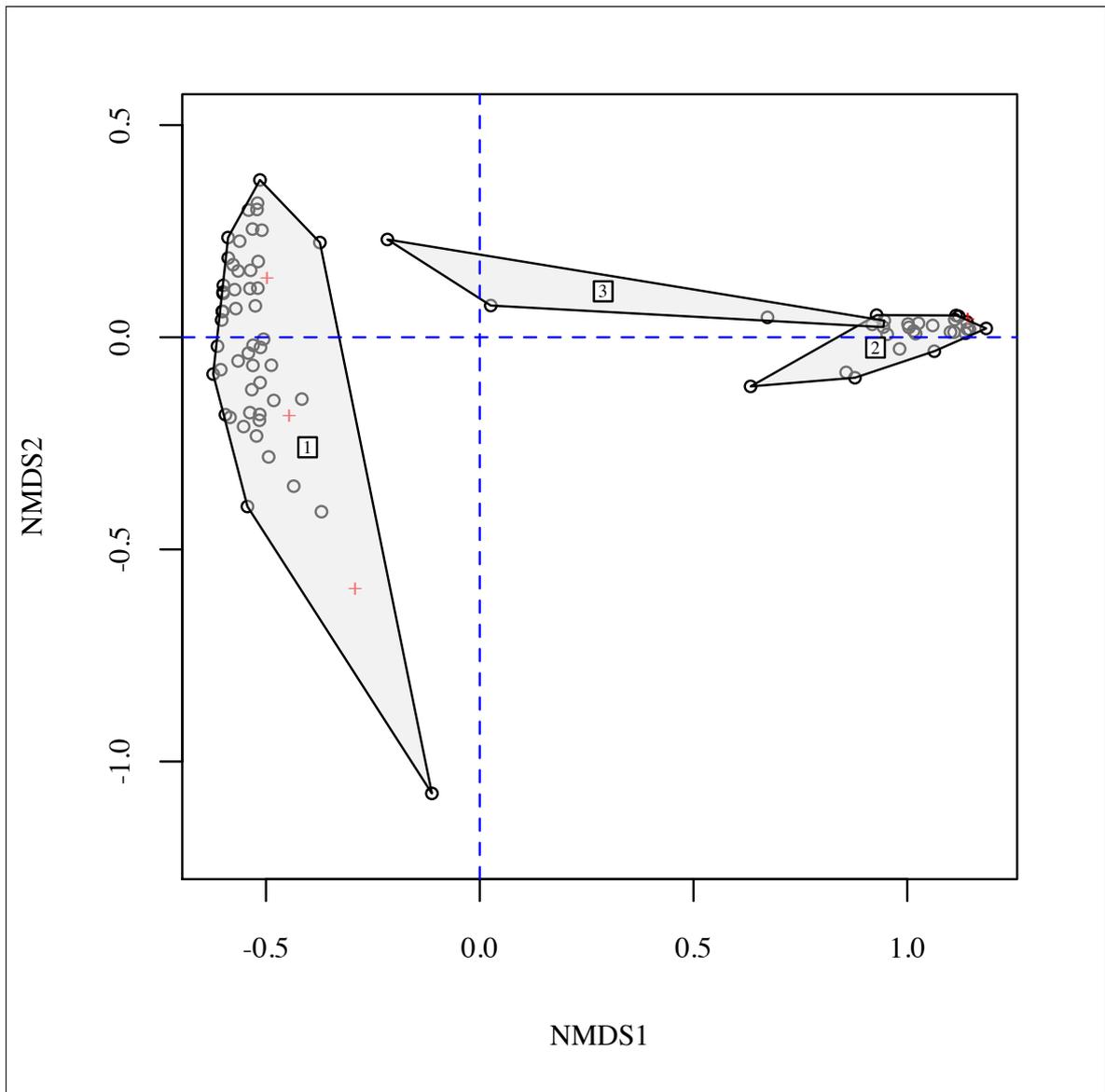


Figura 43: NMDS en base a los datos de biomasa corregida

- Un grupo relativamente heterogéneo, pero bastante bien definido, formado por todas las estaciones de los ríos mayores en las campañas de monitoreo 1, 2 y 4 (época seca y períodos de transición) además de las muestras del río Amiguillos y la quebrada Mapa en la época húmeda (tercera campaña de muestreo, febrero del 2006), este se ubica en el sector izquierdo del gráfico.
- Un segundo grupo, bastante homogéneo y ubicado en el sector derecho del gráfico, conformado por las estaciones ubicadas en las quebradas de orden 1 y 2 en todas las temporadas de estudio.
- El tercer grupo es aquel compuesto por las cinco muestras colectadas en el río los Amigos durante el período de inundación (tercera campaña de evaluación, febrero del 2006).

Para comprobar si este agrupamiento es significativo estadísticamente, se aplicaron dos análisis: un ANOSIM como ya se hizo en base a los datos de otros escalamientos multidimensionales, y un PERMANOVA (análisis de variancias mediante permutaciones) (Anderson, 2001). Ambos análisis (figura 44 y tabla 22) muestran resultados significativos, es decir que los factores de asociación entre las estaciones y temporadas de muestreo, basados en la biomasa relativa de los cinco grupos tróficos principales, general una segregación importante en la comunidad biótica, y esta segregación respondería (aparentemente) al tipo de río estudiado y a la estacionalidad.

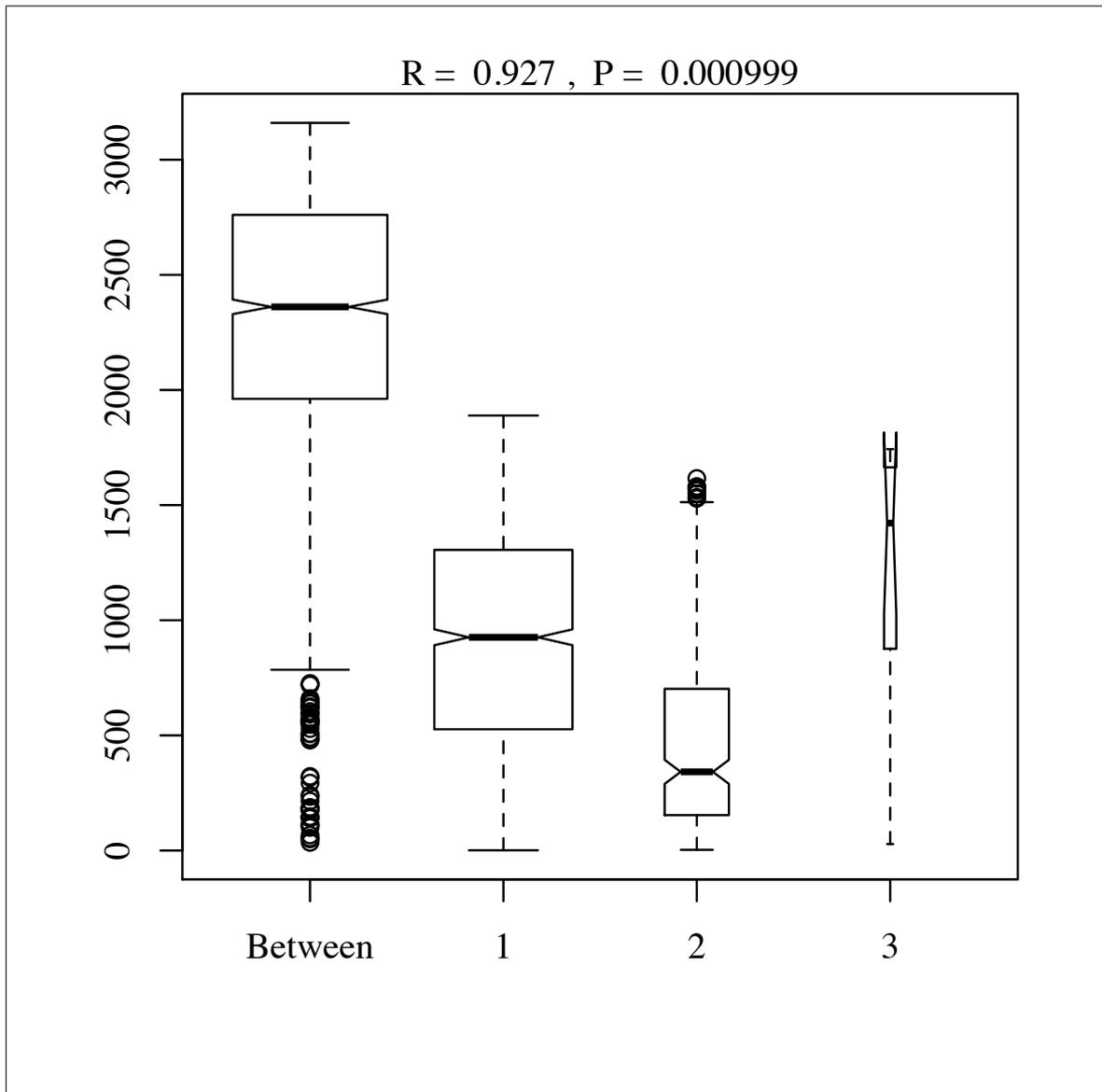


Figura 44: ANOSIM en base a los datos de biomasa corregida

Para evaluar los datos desde una perspectiva diferente, se realizaron una serie de análisis de Procrustes, comparando los datos por temporada. Como puede verse en la tabla 23, los valores de rotación de ejes y los valores del error residual son mayores cuando

Tabla 22: Análisis PERMANOVA

	GL	SC	CM	F	R <sup>2</sup>	p-Valor
Criterio de agrupamiento	1	7.904	7.904	123.82	0,61	0.000999
Residuales	78	4.979	0.064		0.39	
Total	79	12.883			1.00	

las comparaciones se hacen entre las muestras obtenidas en la temporada húmeda (T3) frente a cualquiera de las otras temporadas de muestreo, que al comparar las campañas 1, 2 y 4 entre si. Estos resultados indican que la temporada más diferente entre todas las que fueron evaluadas, sería aquella que corresponde a la época lluviosa del año 2005, esto refuerza los resultados anteriores puesto que todas las pruebas realizadas indican que el incremento del caudal genera cambios importantes en la comunidad de macroinvertebrados, pero especialmente el proceso de inundación determina un cambio fundamental en la composición y estructura de la comunidad en las muestras provenientes del río los Amigos.

Tabla 23: Suma de cuadrados, Procrustes

Emparejamiento	SC	SC (Inv)
T1 vs. T2	4.903 e <sup>-06</sup>	5.061 e <sup>-06</sup>
T1 vs. T3	4.154	5.612
T1 vs. T4	1.213 e <sup>-05</sup>	1.168 e <sup>-05</sup>
T2 vs. T3	4.288	5.612
T2 vs. T4	8.731 e <sup>-06</sup>	8.358 e <sup>-06</sup>
T3 vs. T4	5.611	4.104

SC: Suma de cuadrados

SC (Inv): Suma de cuadrados de la comparación inversa

En las figuras 45 a la 50 también se revisan los resultados del análisis procrustes, en todas ellas se han representado los resultados bidireccionales de comparaciones pareadas (temporada x vs. temporada y), y en todos los casos las diferencias son mayores cuando la temporada 3 (febrero del 2005) está involucrada.

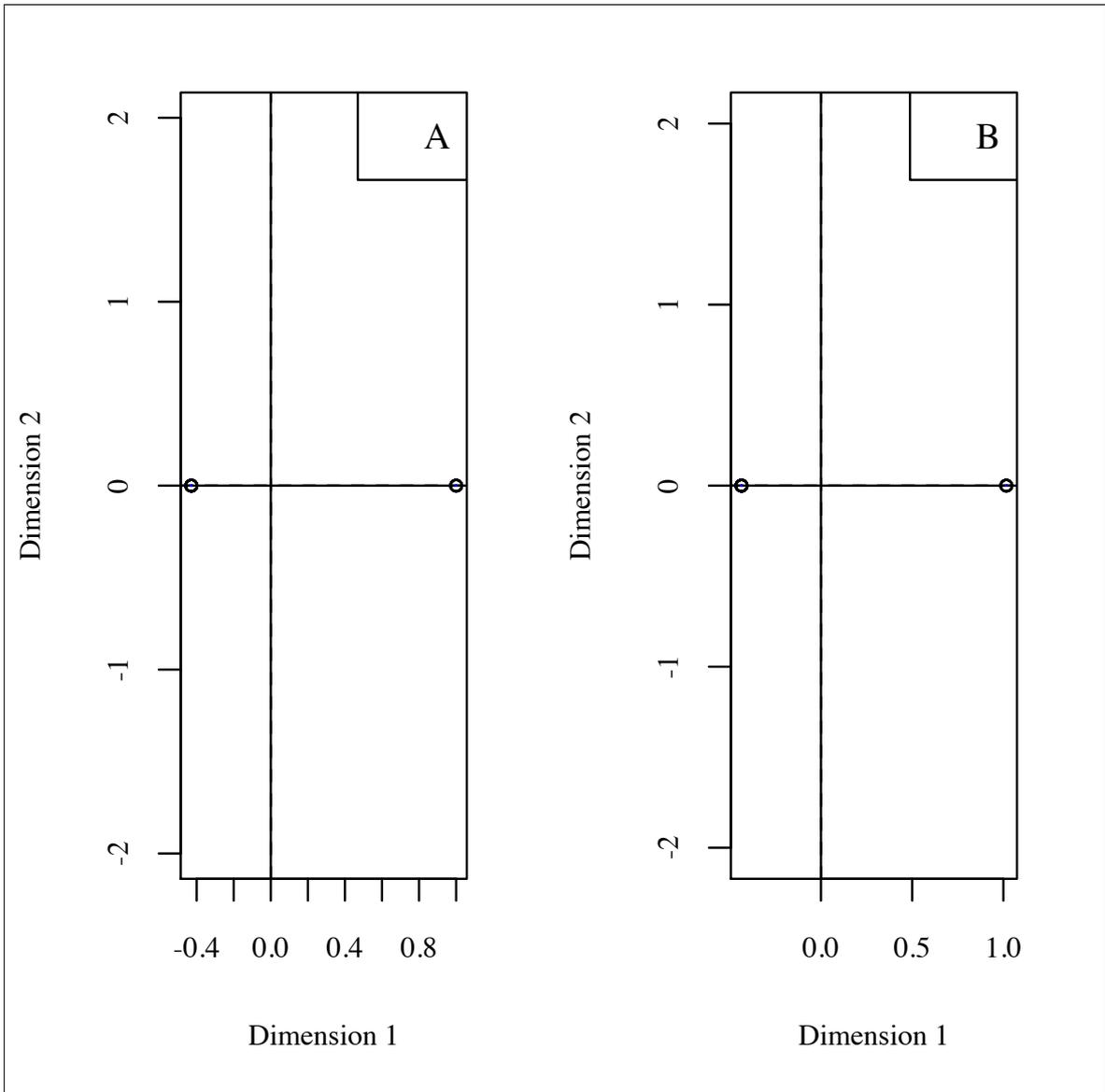


Figura 45: Análisis procrustes, temporada 1 vs. temporada 2

A: Comparación (rotación) temporada 1 vs. temporada 2

B: Comparación (rotación) temporada 2 vs. temporada 1

Dimensión 1: traslape de ejes 1 resultantes de un NMDS para cada temporada

Dimensión 2: traslape de ejes 2 resultantes de un NMDS para cada temporada

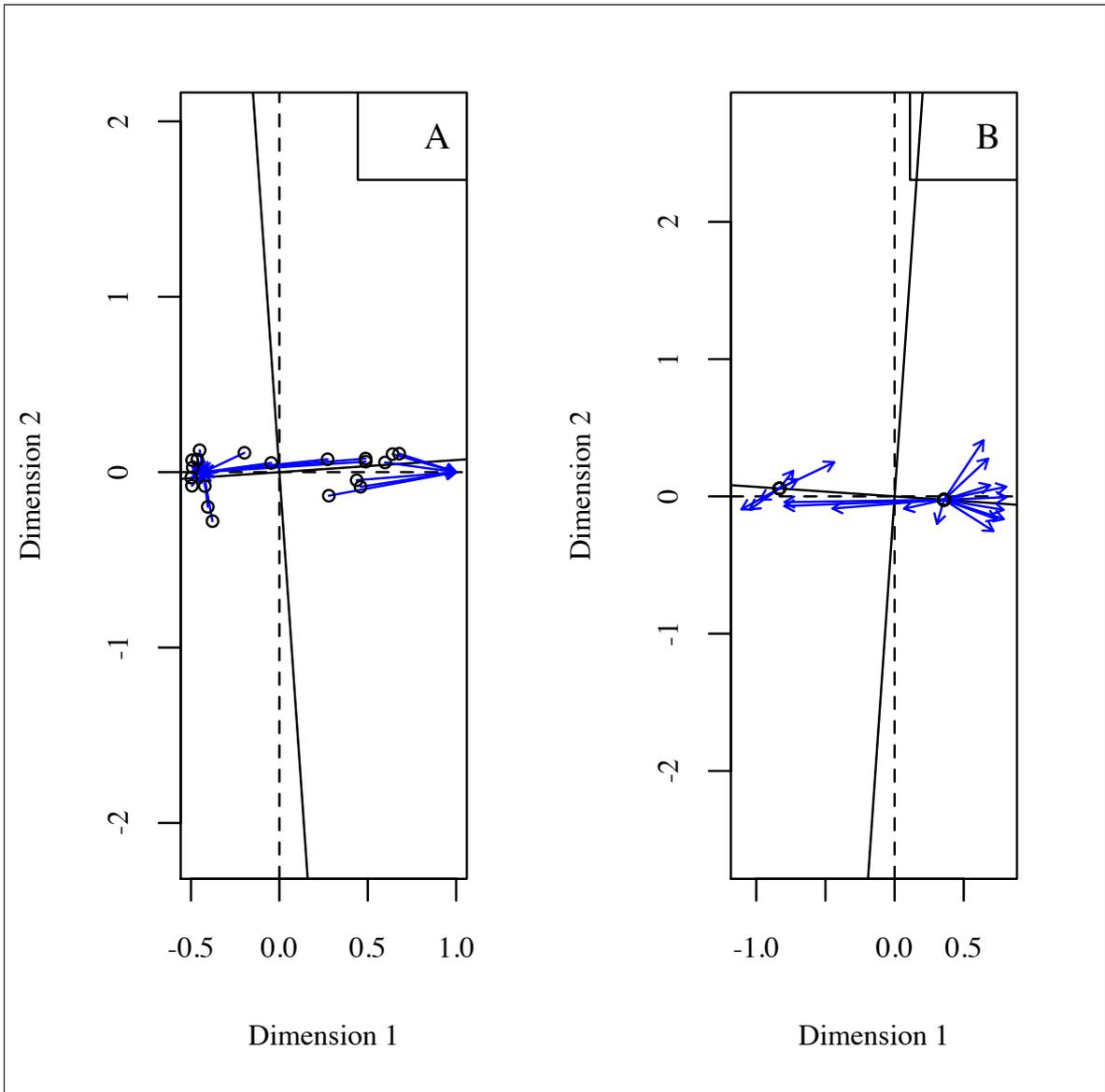


Figura 46: Análisis procrustes, temporada 1 vs. temporada 3

A: Comparación (rotación) temporada 1 vs. temporada 3

B: Comparación (rotación) temporada 3 vs. temporada 1

Dimensión 1: traslape de ejes 1 resultantes de un NMDS para cada temporada

Dimensión 2: traslape de ejes 2 resultantes de un NMDS para cada temporada

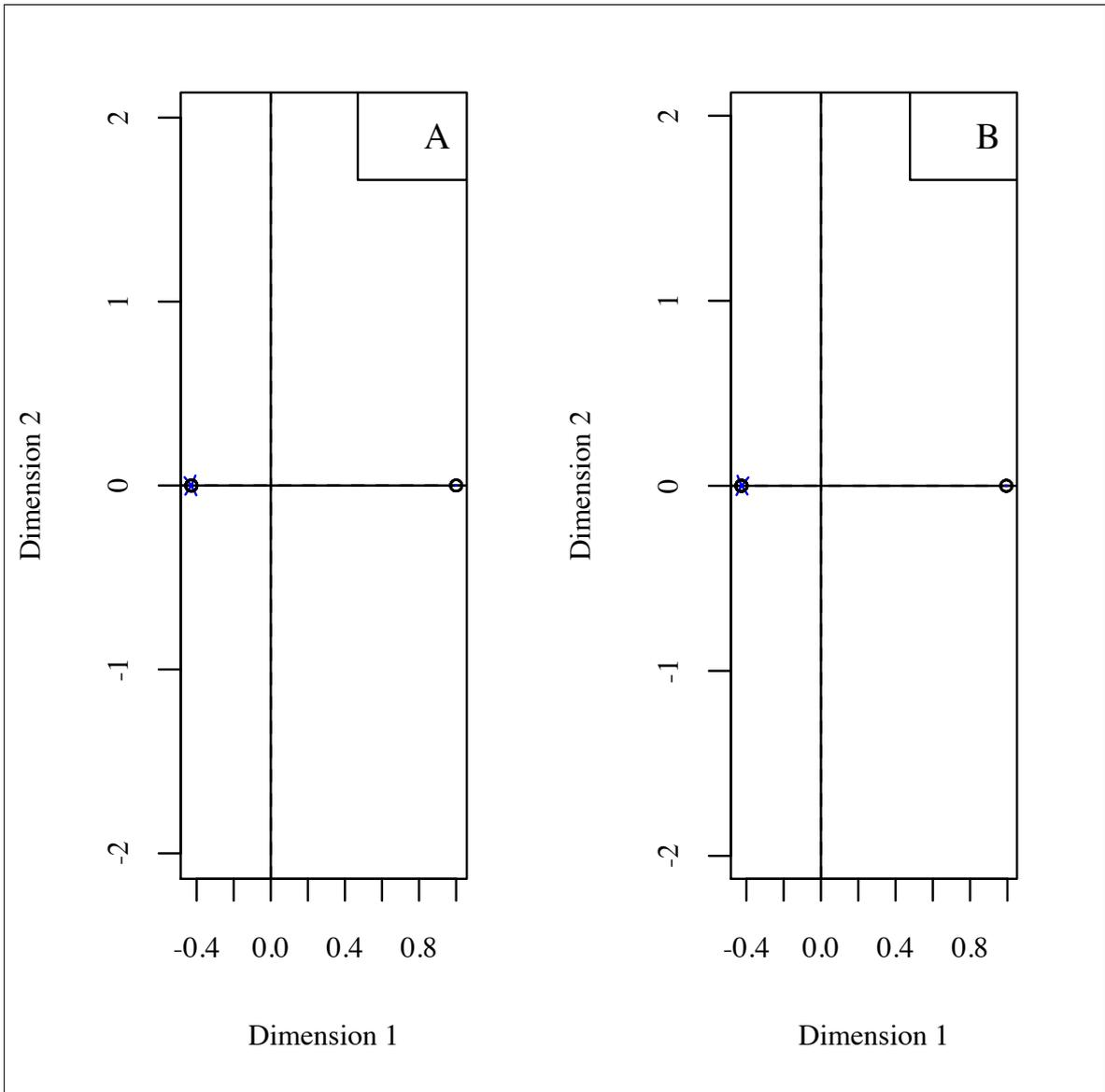


Figura 47: Análisis procrustes, temporada 1 vs. temporada 4

A: Comparación (rotación) temporada 1 vs. temporada 4

B: Comparación (rotación) temporada 4 vs. temporada 1

Dimensión 1: traslape de ejes 1 resultantes de un NMDS para cada temporada

Dimensión 2: traslape de ejes 2 resultantes de un NMDS para cada temporada

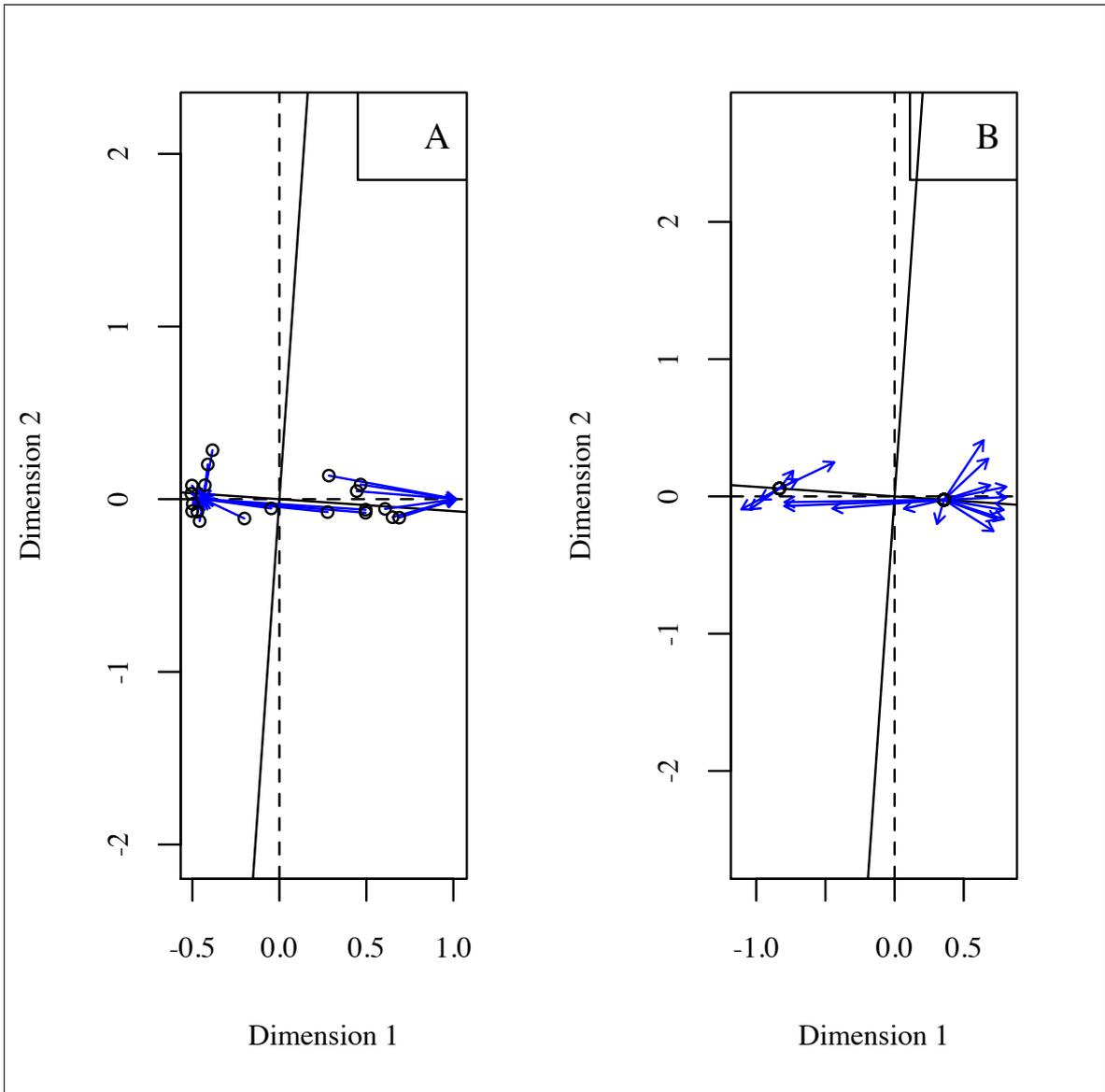


Figura 48: Análisis procrustes, temporada 2 vs. temporada 3

A: Comparación (rotación) temporada 2 vs. temporada 3

B: Comparación (rotación) temporada 3 vs. temporada 2

Dimensión 1: traslape de ejes 1 resultantes de un NMDS para cada temporada

Dimensión 2: traslape de ejes 2 resultantes de un NMDS para cada temporada

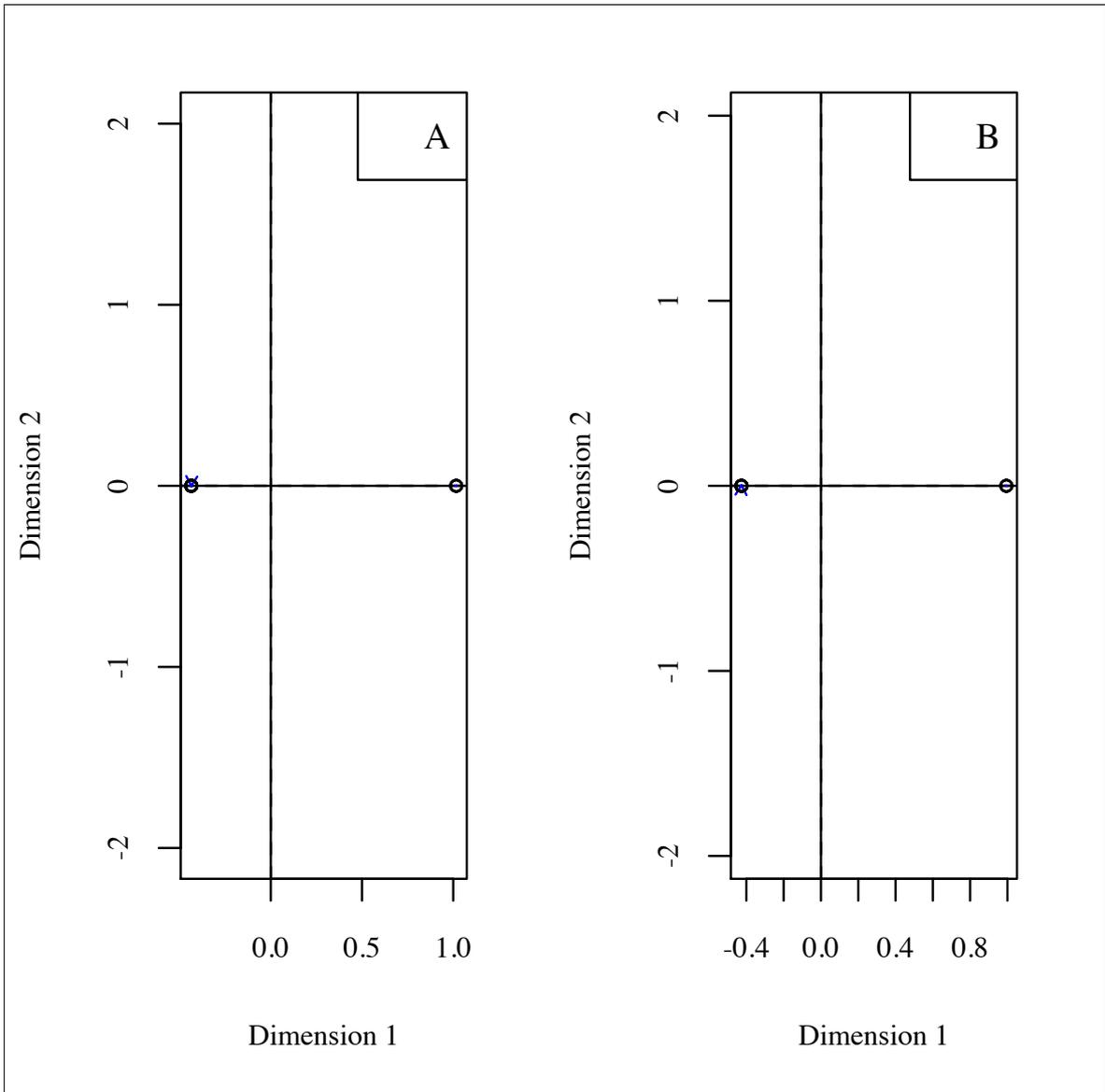


Figura 49: Análisis procrustes, temporada 2 vs. temporada 4

A: Comparación (rotación) temporada 2 vs. temporada 4

B: Comparación (rotación) temporada 4 vs. temporada 2

Dimensión 1: traslape de ejes 1 resultantes de un NMDS para cada temporada

Dimensión 2: traslape de ejes 2 resultantes de un NMDS para cada temporada

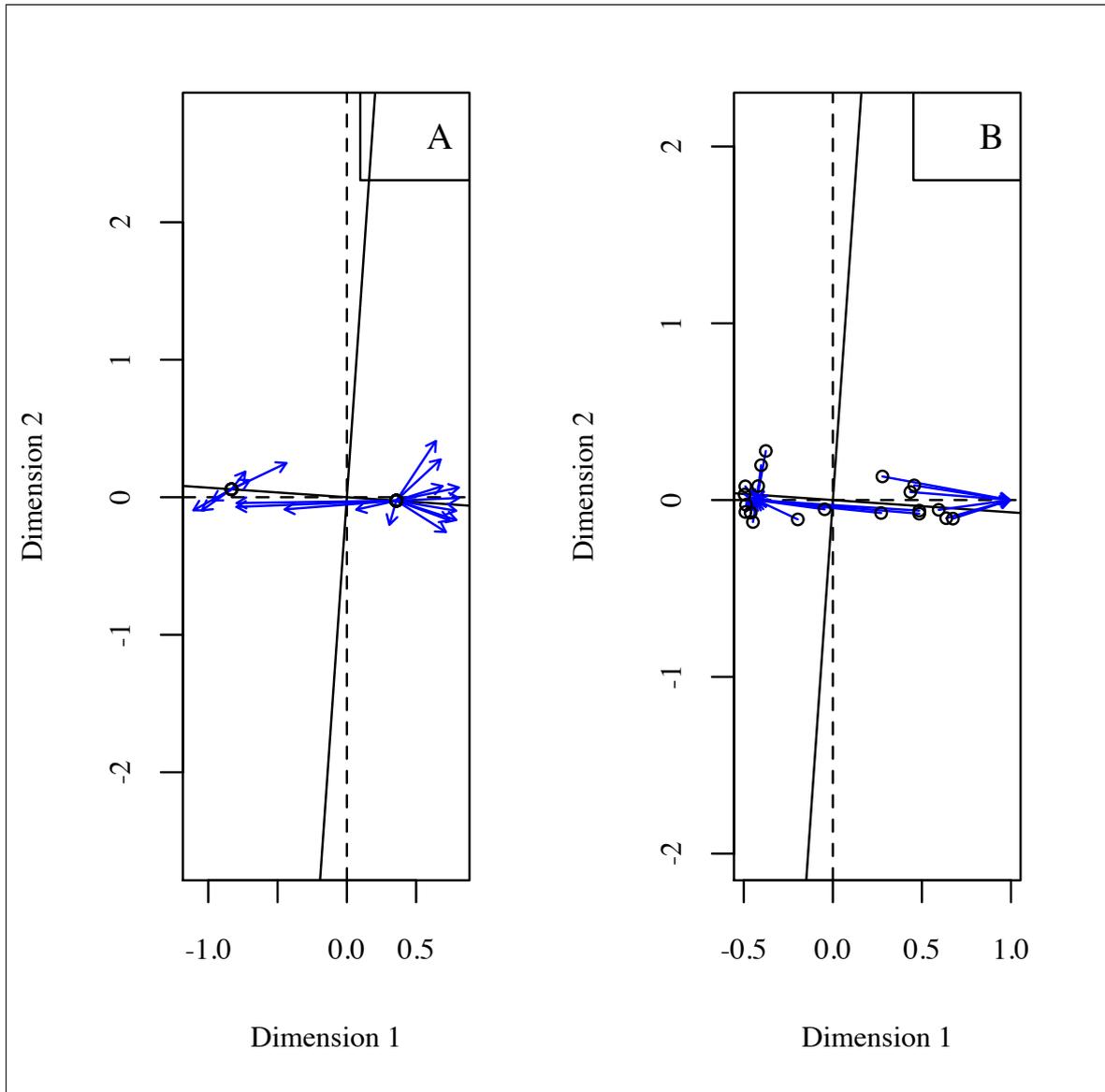


Figura 50: Análisis procrustes, temporada 3 vs. temporada 4

A: Comparación (rotación) temporada 3 vs. temporada 4

B: Comparación (rotación) temporada 4 vs. temporada 3

Dimensión 1: traslape de ejes 1 resultantes de un NMDS para cada temporada

Dimensión 2: traslape de ejes 2 resultantes de un NMDS para cada temporada

El análisis de los datos de biomasa por grupo funcional, revela tendencias equivalentes a las observadas con los datos de abundancia de organismos, y en ambos casos la composición y estructura de la comunidad indicaría que esta responde al tipo de río, los recursos ofertados y a la estacionalidad, de una manera que puede explicarse generalmente según los postulados del concepto de continuidad del río (Vannote *et al.*, 1980), y en los casos particulares en los que hay un proceso de inundación del llano adyacente (como en el río los Amigos en la época de lluvias) mediante el concepto de pulsos de inundación (Junk *et al.*, 1989).

El hecho de que existan tendencias generales, explicables según algunos de los paradigmas más conocidos en ecología fluvial, no significa que todo el sistema responda de manera homogénea, de hecho existen algunos microhábitats de importancia particular, como troncos en el centro del canal, la desembocadura de quebradas menores o remansos con cobertura vegetal (macrófitas acuáticas o plantas terrestres inclinadas) que actúa como elementos de modificación en los ríos mayores, y que generan registros que podrían considerarse “anómalos”, o que podrían poner en duda las predicciones del modelo conceptual, sin embargo debe tomarse en cuenta que estas constituyen excepciones relativamente frecuentes pero no dominantes, que permiten reforzar la teoría subyacente a estos modelos: la comunidad biológica presente en un hábitat en particular (tipo/orden de río en este caso) depende de dos factores, (i) las condiciones ambientales (físicas, químicas, geográficas, biogeográficas, etc.) y (ii) los recursos que este ambiente pueda ofrecer, la organización funcional trófica en particular, depende del segundo factor, y en el caso de los ríos en condiciones óptimas de conservación, los recursos ofertados dependen de su ubicación, tamaño, las características de la cuenca circundante y su comportamiento estacional.

#### **4.7. Relación con las variables ambientales**

Por último, para analizar cual es el nivel de influencia de las variables ambientales en la organización del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos, se desarrollaron cuatro Análisis de Correspondencias Canónicas (Ter-Braak, 1987):

- En el primero se comparó la composición de la comunidad (abundancia por especie o morfoespecie registrada) versus las seis (6) variables ambientales.
- El segundo se basa también en la comparación de las variables ambientales versus las especies o morfoespecies colectadas, pero considerando el valor de biomasa total estimada para cada una de éstas.
- El tercer Análisis de Correspondencias Canónicas se realizó en base a los datos de abundancia de organismos por grupo funcional trófico (GFT), versus las variables ambientales.
- En el último ACC se compararon los valores de biomasa por GFT y las variables ambientales.

##### **4.7.1. Morfoespecies, abundancia y biomasa versus variables ambientales**

En las figuras 51 y 52 se presentan los resultados de los Análisis de Correspondencias Canónicas al comparar (respectivamente) la abundancia y la biomasa por morfoespe-

cie versus las seis variables ambientales registradas.

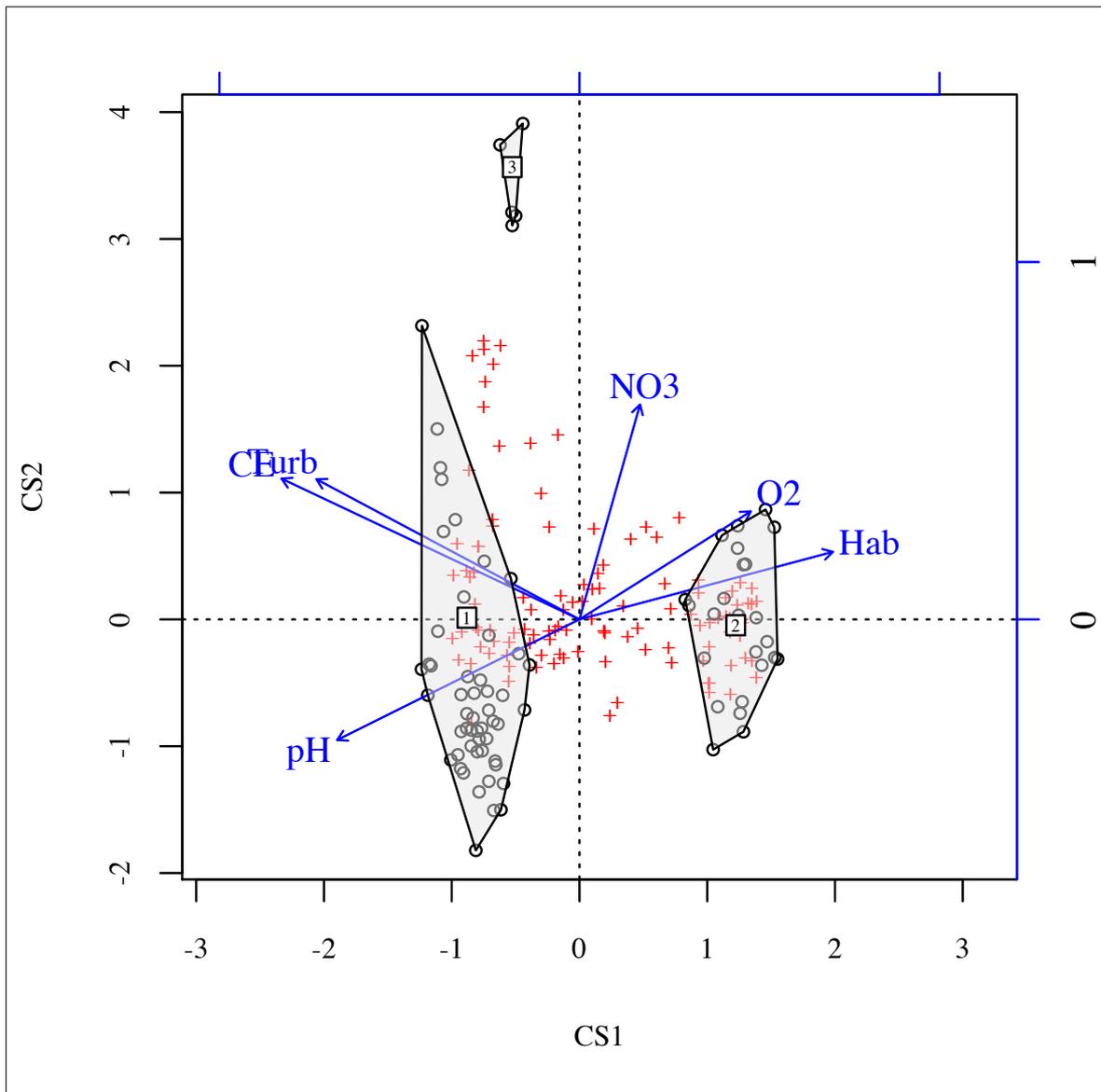


Figura 51: ACC, abundancia por morfoespecie vs. variables ambientales

Tabla 24: ACC abundancia/morfoespecie vs. variables ambientales (cor)

Variable	Eje Canónico 1	Eje Canónico 2
pH	-0.673	-0.337
Oxígeno disuelto	0.476	0.302
Conductividad eléctrica	-0.826	0.394
Turbidez	-0.731	0.392
Nitratos	0.168	0.601
Calidad de hábitat	0.703	0.189

En la figura 51 se analizan los valores de abundancia de organismos registrados y la influencia de las variables ambientales en los patrones de agrupamiento antes identificados (grupos 1, 2 y 3 según la codificación asignada), se puede observar que cinco (5) de las seis (6) variables físicas y químicas evaluadas presentan una influencia importante en la segregación principal, que es aquella que segrega las estaciones ubicadas en ríos de orden menor (quebradas de orden 1 y 2) de aquellas que fueron establecidas en los ríos más grandes (los Amigos, Amiguillos y Mapa): la conductividad eléctrica (CE) la Turbidez (Turb) y el potencial hidrógeno (pH) se incrementan hacia el sector izquierdo del gráfico, es decir presentan registros mayores en las estaciones ubicadas en los ríos mayores, mientras que la concentración de Oxígeno disuelto ( $O_2$ ) y la calidad del hábitat (medida según los protocolos propuestos en el presente estudio) son mayores en los ríos más pequeños (quebradas menores) y se reducen conforme se desciende en la cuenca.

Estos patrones son más claros si se analizan los valores de correlación con respecto a los ejes canónicos 1 y 2 que se presenta en la tabla 24, como puede verse, los valores de correlación del pH, la conductividad (CE) y la turbidez con el eje 1, son todos negativos (-0,673; -0,826 y -0,731) y tienen significancia estadística (para un  $\alpha = 0,05$ ), mientras que el Oxígeno disuelto ( $O_2$ ) y la calidad del hábitat presentan valores de correlación positiva (0,476 y 0,703), siendo ambos estadísticamente significativos.

En la figura 52 se presenta un bi-plot con el plano ordenado resultante de comparar la biomasa por morfoespecie en cada una de las estaciones de muestreo (que se representan como puntos rodeados por polígonos convexos), versus los valores de seis de las siete variables ambientales estudiadas (como vectores que representan el valor de correlación obtenido).

Tabla 25: ACC biomasa/morfoespecie vs. variables ambientales (cor)

Variable	Eje Canónico 1	Eje Canónico 2
pH	-0.637	-0.428
Oxígeno disuelto	0.462	0.439
Conductividad eléctrica	-0.850	0.264
Turbidez	-0.692	0.571
Nitratos	0.126	0.407
Calidad de hábitat	0.718	0.143

Los patrones de agrupamiento obtenidos, la organización final y la influencia de cada una de las variables ambientales es muy similar a lo obtenidos en el análisis anterior, con una influencia importante con respecto al eje canónico 1 de cinco variables: pH,

CE y turbidez, todas con correlaciones negativas como puede verse en la tabla 25, lo que significa que se incrementan en su valor absoluto conforme la estación de muestreo se ubica más aguas abajo en la cuenca, mientras que el O<sub>2</sub> y la calidad del hábitat se incrementan cuanto menor es el cauce evaluado.

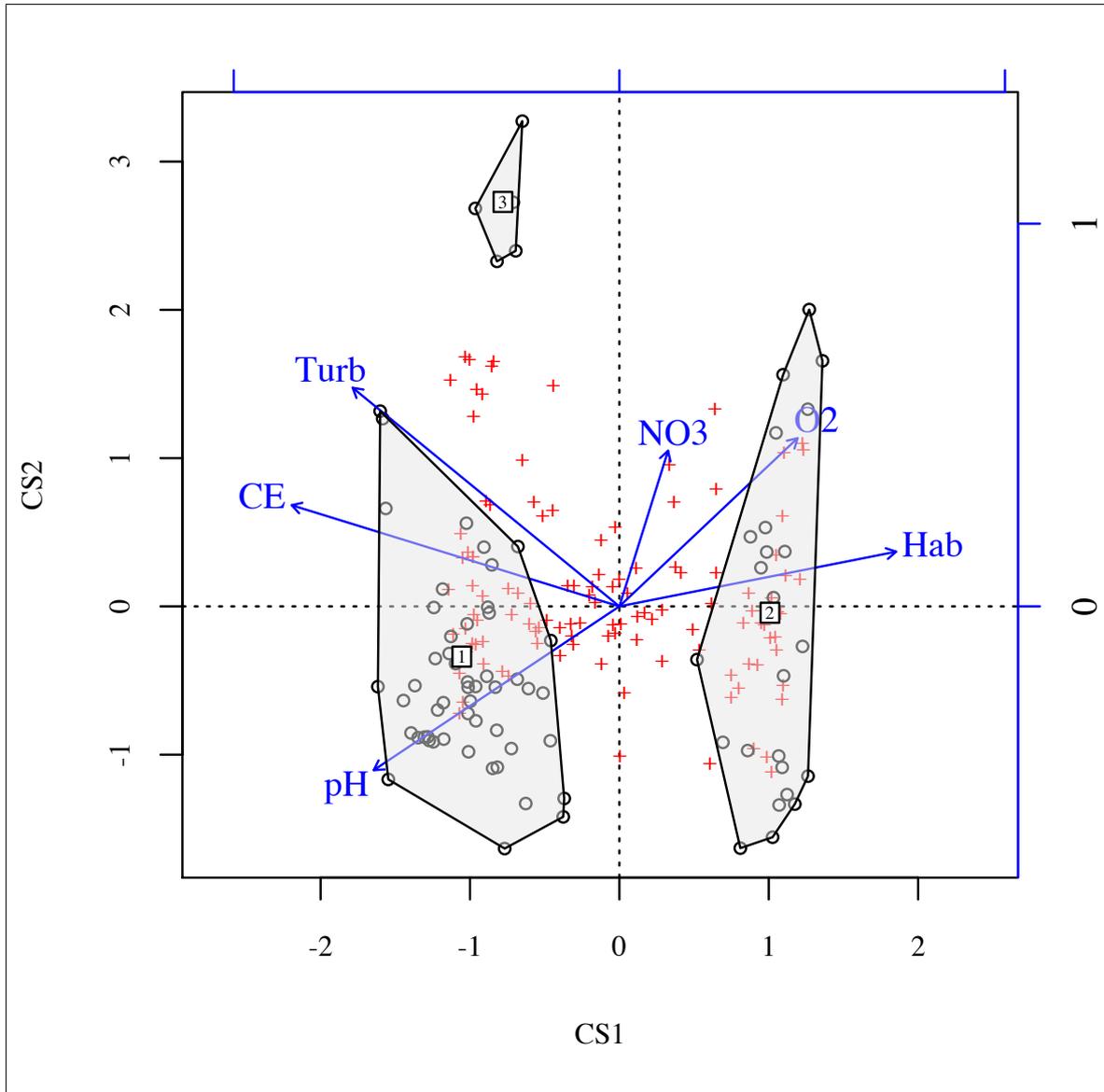


Figura 52: ACC, biomasa por morfoespecie vs. variables ambientales

#### 4.7.2. Grupo trófico, abundancia y biomasa vs. variables ambientales

Cuando el Análisis de Correspondencias Canónicas se desarrolla en base a los datos de abundancia y biomasa por grupo trófico (GT) versus las variables ambientales, los resultados muestran tendencias que, en términos generales, se asemejan a lo obtenido en base a los datos por morfoespecie, aunque en el caso particular del análisis de valores de abundancia se observa un traslape importante entre las muestras de los diferentes tipos de hábitat.

En la figura 53 se presenta el biplot resultante del ACC en el que se compara la abundancia por GT versus las variables ambientales. Con respecto al eje canónico 1 (el que resume la mayor variabilidad de datos) las muestras se organizan en dos grandes asociaciones: preferentemente al lado derecho del gráfico (en el sector positivo del CS1) se agrupan las estaciones de ríos menores (2) y las cinco estaciones del río los Amigos en época húmeda (3), mientras que las muestras colectadas en los ríos los Amigos (T1, T2 y T4), Amiguillos y en la quebrada Mapa, se ubican predominantemente en el sector negativo de este mismo eje. Al revisar los valores de correlación de las variables ambientales con los ejes canónicos 1 y 2 (en la tabla 26), se puede apreciar con respecto al primero de ellos valores negativos y estadísticamente significativos ( $\alpha = 0.05$ ) para pH, CE y turbidez (Turb), mientras que la concentración de  $O_2$  y la calidad del hábitat presentan correlaciones positivas (también significativas).

Tabla 26: ACC abundancia/GT vs. variables ambientales (cor)

Variable	Eje Canónico 1	Eje Canónico 2
pH	-0.772	0.0130
Oxígeno disuelto	0.528	0.240
Conductividad eléctrica	-0.554	0.731
Turbidez	-0.467	0.711
Nitratos	0.368	0.230
Calidad de hábitat	0.586	-0.095

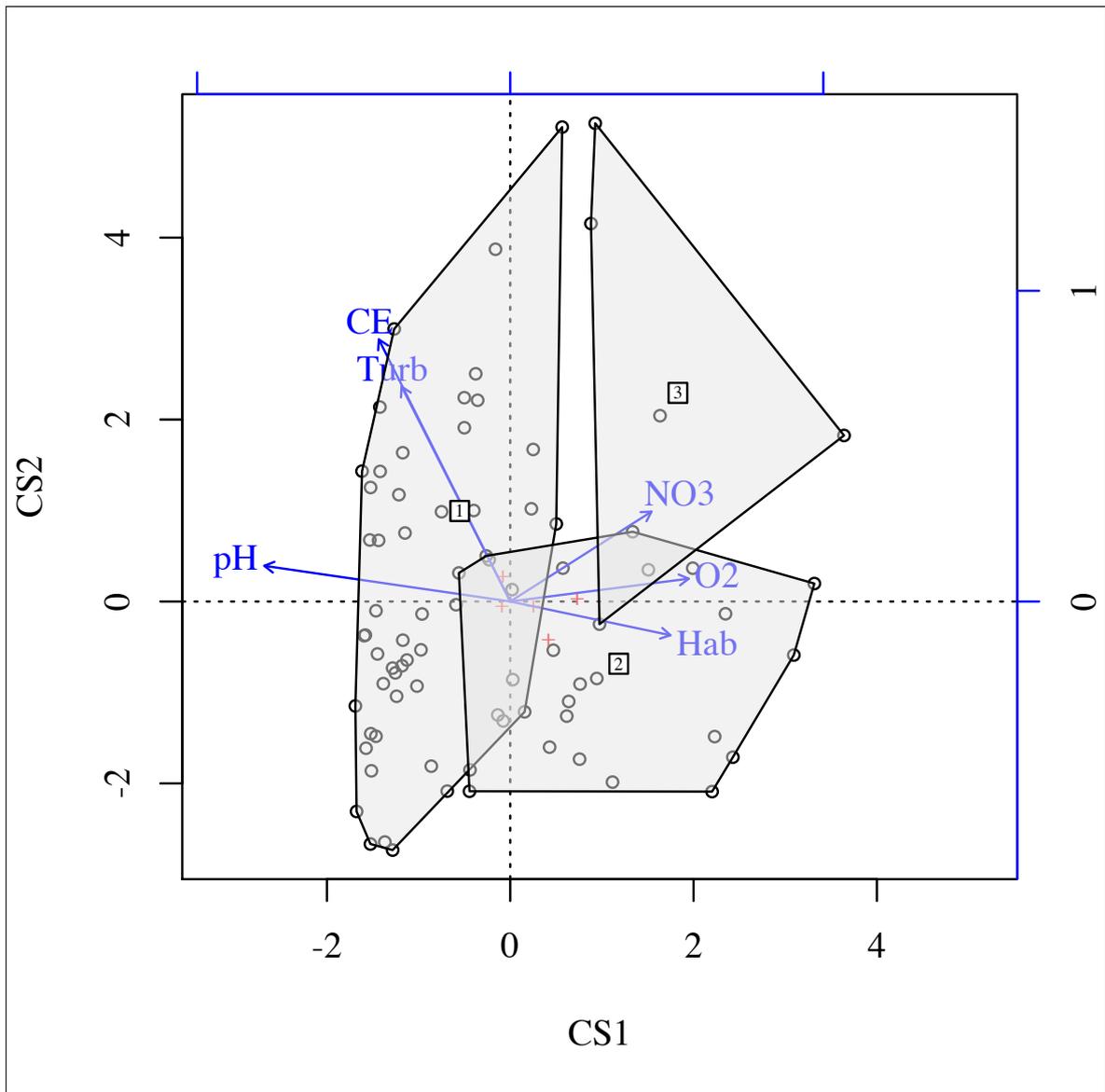


Figura 53: ACC, abundancia por GT vs. variables ambientales

Finalmente, en la figura 54 puede revisarse el resultado del Análisis de Correspondencias Canónicas que se realizó en base a los datos de biomasa (peso) proporcional por grupo funcional trófico (GFT), retirando las ocurrencias de Palaemonidae en las estaciones ubicadas en ríos mayores, versus variables ambientales, los resultados son similares a los obtenidos en el análisis anterior, aunque las tendencias más importantes se muestran exacerbadas:

- Del lado izquierdo del gráfico se ubica el grupo 1 de muestras, estas son aquellas recolectadas en los ríos mayores (los Amigos, Amiguillos, y Mapa) excepto por las cinco (5) obtenidas en la temporada húmeda en el río los Amigos, hacia este sector (donde se presentan los valores negativos del eje canónico 1), se incrementan los valores de tres bvariables importantes: pH, CE y turbidez, esta tendencia es la

esperada si se revisa lo obtenido en cuanto a valores de correlación entre variables ambientales y los ejes canónicos (tabla 27), donde se puede ver que las tres citadas presentan valores de correlación negativa (y estadísticamente significativa) con este eje canónico.

Tabla 27: ACC biomasa/GT vs. variables ambientales (cor)

Variable	Eje Canónico 1	Eje Canónico 2
pH	-0.688	-0.109
Oxígeno disuelto	0.503	-0.168
Conductividad eléctrica	-0.699	-0.513
Turbidez	-0.654	-0.445
Nitratos	0.327	-0.629
Calidad de hábitat	0.686	-0.123

- Hacia el centro del gráfico y parcialmente hacia el lado derecho (valores positivos del eje canónico 1) se ubican las estaciones de ríos menores (grupo 2) y las cinco (5) muestras colectadas en el río los Amigos durante la temporada húmeda del año 2006 (grupo 3), en este sector del gráfico también puede apreciarse la correlación positiva (y estadísticamente significativa) que existe por parte de dos variables ambientales (calidad de hábitat y concentración de O<sub>2</sub>) con el eje canónico 1.

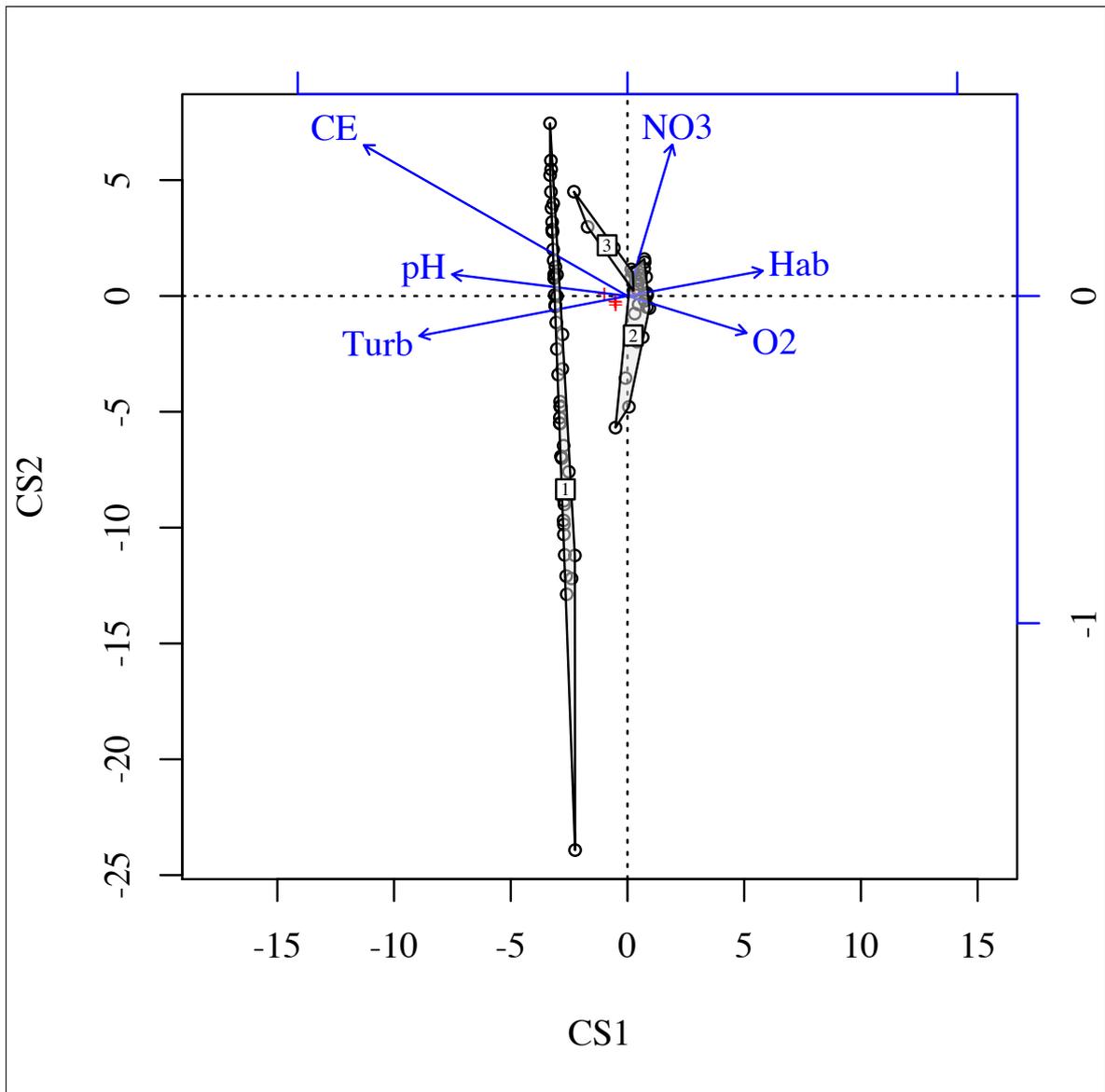


Figura 54: ACC, biomasa por GT vs. variables ambientales

El análisis de las relaciones entre variables ambientales y biológicas, muestra que las primeras tendrían una influencia importante en la organización de la comunidad acuática, sin embargo es necesario notar que los patrones de segregación y agrupamiento, tanto en términos de abundancia como biomasa, y ya sea considerando las especies registradas como los grupos funcionales tróficos, son los mismos que se obtienen en los análisis previos, en los cuales se asume como principal agente de caracterización al tipo de río y la temporada, en virtud de que esto se relaciona con el origen y tipo de recursos disponibles.

## V. CONCLUSIONES

Los patrones de segregación obtenidos para las estaciones de muestreo y temporadas de estudio, estarían indicando que el tipo de río y una serie de variables ambientales fuertemente dependientes del tamaño y ubicación del cuerpo de agua, ejercen influencia en la organización de la comunidad acuática, de la forma en que se predice en los dos principales modelos o paradigmas de ecología fluvial:

- Durante todas las temporadas de estudio, los ríos menores (Q1 y Q2), presentan una organización del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos, que se asemeja a lo previsto por el concepto de continuidad del río (CCR, Vannote *et al.*, 1980: los trituradores son notoriamente dominantes en cuanto a biomasa, estos organismos pueden aprovechar la gran cantidad de materia orgánica gruesa disponible que proviene de aportes del bosque circundante (material alóctono). Considerando la alta biomasa y la escasez de microalgas bentónicas, el ratio P/R a nivel local debe ser inferior a la unidad ( $<1,00$ ).
- En la Quebrada Mapa y en el Río Amiguillos, cuerpos medianos (órdenes 3 y 4) pero con alta carga de sólidos suspendidos y substrato de arena o fracciones menores, las características de la comunidad se ajustan a lo previsto por el CCR para grandes ríos de cuenca baja: una biomasa pequeña debido a que la comunidad está dominada por organismos de porte menor, fundamentalmente colectores y filtradores de detritos, materia orgánica en fracciones menores proveniente de la parte superior de la cuenca.
- El Río Los Amigos cuenta con un llano inundable que es ocupado por las aguas altas en los meses de enero a marzo, esta condición le provee de las características necesarias para constituir un tipo de hábitat particular, con características diferenciables con respecto a los anteriores: durante los meses de aguas bajas, en el río los Amigos el ensamblaje de macroinvertebrados es muy similar al obtenido en las Quebrada Mapa y el Río Amiguillos, con baja biomasa de organismos colectores y filtradores que se desarrollan en ambientes donde el recurso dominante es materia orgánica fina proveniente de la cuenca alta, sin embargo, en la temporada de aguas altas la abundancia y tipo de recursos disponibles cambia sustancialmente, cambiando también (de manera sincrónica) una parte importante del ensamblaje, en concordancia con lo previsto por el concepto de pulsos de inundación (Junk *et al.*, 1989).

Estos patrones se repiten al analizar los datos, tanto en términos de abundancia como de biomasa, también son comunes los resultados si el análisis se basa en especies/morfoespecies registradas o en grupos funcionales tróficos (GFT), incluso si se incluyen como elementos determinantes a las variables ambientales (características químicas del agua y características físicas del hábitat), las cuales además muestran claras tendencias relacionadas con el tipo u orden de río evaluado. Esta consistencia en los patrones observados, abona a favor de considerar que dos modelos generales de ecología fluvial, en concepto de continuidad del río y el concepto de pulsos de inundación, serían los mejores predictores de la organización comunitaria en este tipo de ambiente, pero es necesario hacer algunas anotaciones con respecto a estas predicciones:

- El Río Los Amigos y toda su cuenca, se encuentran en áreas de protección estricta, en las que actualmente no se realizan actividades extractivas ni existen asentamientos humanos permanentes, por lo que sus características ambientales corresponden a una condición natural.
- Aunque el concepto de continuidad del río, habla de un tipo de sector distinto, dominado por la productividad primaria del fondo sobre la respiración, que ocurriría en ríos de tamaño medio (órdenes del 3 al 5, como Mapa, Amiguillos y Los Amigos), en este caso las características de turbidez y tipo de substrato dominante, hace que en estos ríos la comunidad presente una composición y organización similar a lo esperado en ríos mayores de cuenca baja (5 o 6 en adelante).
- Este trabajo se desarrolló solo en el contexto de un año hidrológico (2004 - 2005), por lo que algunas respuestas tanto físicas (duración y alcance de la inundación, valores registrados para las variables químicas, etc.) como biológicas, podrían estar siendo sub-representadas.

Existen numerosos elementos de modificación a cada uno los modelos citados, y al modelo general propuesto por (Junk y Wantzen, 2004), como (p. ej.): los ríos que se originan en altas montañas por encima del nivel de bosques (como los Altos Andes), en los que la influencia del dosel no existe y por tanto la productividad primaria es tan importante o más que el aporte de material alóctono, sin embargo en la mayoría de los casos se trata de características peculiares que permiten hacer reinterpretaciones específicas del modelo general, optimizando su aplicación, demostrando su flexibilidad y mejorando su capacidad de predicción en ambientes distintos de aquellos para los que fue originalmente planteado.

## VI. RECOMENDACIONES

Aun cuando los resultados del trabajo desarrollado, presentan evidencias importantes sobre la aplicabilidad de dos paradigmas generales de ecología fluvial en ríos de la Amazonía del sur peruano, existe aún abundante trabajo requerido para evaluar la utilidad de estos conceptos en la determinación de condiciones de nula o mínima intervención (cuando se cumple lo previsto en relación a origen del río, tamaño, tipo de cobertura presente en la cuenca, etc.) o impactos importantes (cuando las predicciones no se cumplen):

- Se requiere cubrir un período temporal mayor en cuencas piloto, que permitan caracterizar la comunidad, sus patrones de organización y su variabilidad temporal, ante diferentes escenarios hidrológicos.
- Es necesario replicar el trabajo en cuencas distintas, cuyas fuentes y su desarrollo se ubiquen en una geografía diferente: cuencas andinas, que nacen por encima de la línea de bosque, que reciben influencia importante de bofedales, que en la cuenca media presentan cauces amplios pero con escasa turbidez en la época seca, ríos de aguas negras, etc.
- Aún hace falta identificar de manera más precisa, cuales son los gremios tróficos de algunos organismos bentónicos.
- Diferenciar la contribución de cada tipo de microhábitat en la composición de la comunidad acuática, en este trabajo, como parte de la recopilación de datos, se tiene diferenciada la matriz de datos por microhábitat muestreado (fondo de arena, hojarasca, tronco sumergido, llano inundable, etc), sin embargo esta fase del trabajo aún no se ha concluido, pero puede brindar información trascendente para futuros análisis.

Estas son solo algunas recomendaciones derivadas de las observaciones del autor durante el desarrollo de la investigación, sin embargo en el Perú aún hace falta abundante investigación sobre procesos ecológicos y evolutivos en ambientes acuáticos continentales, los cuales contribuyan con la conservación y su uso como indicadores tempranos del cambio de uso y niveles de impacto del hábitat terrestre que los circunda.

## VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta, C. 2009. Estudio de la Cuenca Altoandina del río Ca (Perú): Distribución altitudinal de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y caracterización hidroquímica de sus cabeceras cársticas, Tesis doctoral, Universidad de Barcelona.
- Acosta, C y Prat, N. 2010. Chironomid assemblages in high altitude streams of the Andean region of Peru, *Fundamental and Applied Limnology / Archiv fur Hydrobiologie* 177(1), 57-79.
- \_\_\_\_\_. 2011. Trophic Ecology of *Hyaella* sp. (Crustacea: Amphipoda) in a High Andes Headwater River with Travertine Deposits, *International Review of Hydrobiology* 96(3), 274-285.
- Acosta, C; Ríos-Touma, B; Rieradevall, M y Prat, N. 2009. Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos andinos (C.E.R.A) y su aplicación en cuencas en Ecuador y Perú, *Limnetica* 28(1), 35-64.
- Allan, J y Castillo, M. 2007. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Anderson, M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance, *Austral Ecology* 26(1), 32-46.
- Antoine, P; Salas-Gismondi, R; Baby, P; Benammi, M; Brusset, S; DeFranceschi, D; Espurt, N; Goillot, C; Pujos, F; Tejada, J y Urbina, M. 2007. The middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald fauna, Amazonian Peru, 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America, Sociedad Española de Paleontología Madrid, España. 19-24.
- Arango, C; Tank, J; Schaller, J; Royer, T; Bernot, M y David, M. 2007. Benthic organic carbon influences denitrification in streams with high nitrate concentration, *Freshwater Biology* 52(7), 1210-1222.

- Barbour, M; Gerritsen, J; Snyder, B y Stribling, J. 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish, second edn, US Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Bayley, P. 1995. Understanding Large River: Floodplain Ecosystems, *BioScience* 45(3), 153-158.
- Benke, A. 2010. Secondary production as part of bioenergetic theory - contributions from freshwater benthic science, *River Research and Applications* 26(1), 36-44.
- Benke, A; Huryn, A; Smock, L y Wallace, J. 1999. Length-Mass Relationships for Freshwater Macroinvertebrates in North America with Particular Reference to the Southeastern United States, *Journal of the North American Benthological Society* 18(3), 308-343.
- Bonada, N; Prat, N; Resh, V y Statzner, B. 2006. Developments in Aquatic Insect Biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches, *Annual Review in Entomology* 51, 495-523.
- Borkent, A y Spinelli, G. 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Diptera, Insecta), número 4 en: Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA), Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Bottorff, R y Knight, A. 1996. The Effects of Clearcut Logging on the Stream Biology of the North Fork of Caspar Creek, Jackson Demonstration State Forest, Fort Bragg, CA, Reporte tico, University of California, Davis, Davis, California.
- Bouchez, J; Gaillardet, J; Lupker, M; Louvat, P; France-Lanord, C; Maurice, L; Armijos, E y Moquet, J. 2012. Floodplains of large rivers: Weathering reactors or simple silos?, *Chemical Geology* 332-333(1), 166-184.
- Boyer, K. 2009. Stream Visual Assessment Protocol Version 2, USDA.
- Brown, R. 1984. Relationships Between Suspended Solids, Turbidity, Light Attenuation and Algal Productivity, *Lake and Reservoir Management* 1(1), 198-205.
- Bukaveckas, P; MacDonald, A; Aufdenkampe, A; Chick, J; Havel, J; Schultz, R; Angradi, T; Bolgrien, D; Jicha, T y Taylor, D. 2011. Phytoplankton abundance and contributions to suspended particulate matter in the Ohio, Upper Mississippi and Missouri Rivers, *Aquatic Sciences* 73(3), 419-436.

- Buss, D y Borges, E. 2008. Application of Rapid Bioassessment Protocols (RBP) for Benthic Macroinvertebrates in Brazil: Comparison between Sampling Techniques and Mesh Sizes, *Neotropical Entomology* 37(3), 288-295.
- Buss, D y Salles, F. 2007. Using Baetidae Species as Biological Indicators of Environmental Degradation in a Brazilian River Basin, *Environmental Monitoring and Assessment* 130, 365-372.
- Carter, J; Resh, V; Hannaford, M y Myers, M. 2007. Macroinvertebrates as Biotic Indicators of Environmental Quality, en F. R. Hauer y G. A. Lamberti (eds), *Methods in Stream Ecology*, Elsevier Academic Press, caplo 35, pp. 805-833.
- Chow, V; Maidment, D y Mays, L. 1994. *Hidrologplicateda*, McGraw-Hill Interamericana S.A., Bogotolombia.
- Clarke, K. 1990. Comparisons of dominance curves, *Experimental Marine Biology and Ecology* 138, 143-157.
- Clarke, K y Warwick, R. 1994. Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication, *Marine Biology* 118, 167-176.
- Connell, J. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs, *Science* 199(4335), 1302-1310.
- Coscarón, S y Coscarón, C. 2007. Neotropical Simuliidae (Diptera, Insecta), número 3 en: *Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA)*, Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Courtney, L y Clements, W. 2000. Sensitivity to Acidic pH in Benthic Invertebrate Assemblages with Different Histories of Exposure to Metals, *Journal of the North American Benthological Society* 19(1), 112-127.
- Covich, A; Palmer, M y Cowl, T. 1999. The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling, *BioScience* 49(2), 119.
- Davis, J. 1975. Minimal Dissolved Oxygen Requirements of Aquatic Life with Emphasis on Canadian Species: a Review, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32(12), 2295-2332.

- de Oliveira, A y Nessimian, J. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina streams, southeastern Brazil, *Acta Limnologica Brasiliensia* 22, 424-441.
- Dent, C; Cumming, G y Carpenter, S. 2002. Multiple states in river and lake ecosystems, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 357(1421), 635-645.
- Dingman, S. 2009. *Fluvial Hydraulics*, Oxford University Press, New York.
- Domínguez, E y Fernández, H. 2009. *Macroinvertebrados Bentónicos Sudamericanos. Sistemática y Biología*, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán.
- Domínguez, E; Molineri, C; Pescador, M; Hubbard, M y Nieto, C. 2006. Ephemeroptera of South America, número 2 en: *Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA)*, Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Domisch, S; Jig, S y Haase, P. 2011. Climate change winners and losers: stream macroinvertebrates of a submontane region in Central Europe, *Freshwater Biology* 56(10), 2009-2020.
- Downing, J y Rigler, F. 1984. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*.
- Drinkard, M; Kershner, M; Romito, A; Nieset, J y de Szalay, F. 2011, Responses of plants and invertebrate assemblages to water-level fluctuation in headwater wetlands, *Journal of the North American Benthological Society* 30(4), 981-996.
- Eissa, A y Zaki, M. 2011. The impact of global climatic changes on the aquatic environment, *Procedia Environmental Sciences* 4, 251-259.
- Fernández, H y Domínguez, E. 2001. *Guara la determinaci artrópodos bentónicos sudamericanos*.
- Fisher, S; Grimm, N; Mart?, E; Holmes, R y Jones, J. 1998. Material Spiraling in Stream Corridors: A Telescoping Ecosystem Model, *Ecosystems* 1, 19-34.
- Furch, K. 1997. *Chemistry of Veas and Igapls and Nutrient Inventory of Their Floodplain Forests BT - The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*, Berlin,

Heidelberg.

Furch, K y Junk, W. 1997. *Physicochemical Conditions in the Floodplains*, Berlin, Heidelberg.

Galloway, J; Dentener, F; Capone, D; Boyer, E; Howarth, R; Seitzinger, S; Asner, G; Cleveland, C; Green, P; Holland, E; Karl, D; Michaels, A; Porter, J; Townsend, A y Vosmarty, C. 2004. Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future, *Biogeochemistry* 70(2), 153-226.

Ganesan, L y Khan, R. 2008. Studies on the ecology of zooplankton in a floodplain wetland of Wetland of West Bengal, India.

Gordon, N; McMahon, T; Finlayson, B; Gippel, C y Nathan, R. 2004. *Stream Hydrology: An Introduction for Ecologists*, second edn, John Wiley Sons Ltd., West Sussex (UK).

Greathouse, E y Pringle, C. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(1), 134-152.

Guevara, C. 2013. Evaluaci la comunidad de macroinvertebrados de bancos vegetados en quebradas contaminadas por minerurra. Madre de Dios-Per, Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Hamada, N; Nessimian, J y Barbosa Querino, R (eds.). 2014 *Insetos Aquicos na Amaz brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*, INPA, Manaus.

Hamilton, S; Kellndorfer, J; Lehner, B y Tobler, M. 2007. Remote sensing of floodplain geomorphology as a surrogate for biodiversity in a tropical river system (Madre de Dios, Peru), *Geomorphology* 89(1-2), 23-38.

Hamilton, S; Lewis Jr., W y Sippel, S. 1992. Energy Sources for Aquatic Animals in the Orinoco River Floodplain: Evidence from Stable Isotopes, *Oecologia* 89(3), 324-330.

Hauer, F y Resh, V. 2007. Macroinvertebrates, en F. R. Hauer y G. A. Lamberti (eds), *Methods in Stream Ecology*, Elsevier Academic Press, Burlington, caplo 20, pp. 435-463.

Heckman, C. 2001. *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Collembola. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America*, Springer, Dordrecht, The Netherlands.

- \_\_\_\_\_. 2002. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Ephemeroptera. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- \_\_\_\_\_. 2003. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Plecoptera. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- \_\_\_\_\_. 2006. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata - Anisoptera. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- \_\_\_\_\_. 2008. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata - Zygoptera. Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Hutchinson, G. 1953. The Concept of Pattern in Ecology, Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 105, 1-12.
- Irvine, K; Richey, J; Holtgrieve, G; Sarkkula, J y Sampson, M. 2011. Spatial and temporal variability of turbidity, dissolved oxygen, conductivity, temperature, and fluorescence in the lower Mekong River?Tonle Sap system identified using continuous monitoring, International Journal of River Basin Management 9(2), 151-168.
- Jarrett, R. 1984. Hydraulics of High-Gradient Streams, Journal of Hydraulic Engineering 110(11), 1519-1539.
- Jiang, X; Xiong, J; Xie, Z y Chen, Y. 2011. Longitudinal patterns of macroinvertebrate functional feeding groups in a Chinese river system: A test for river continuum concept (RCC), Quaternary International 244(2), 289-295.
- Johnson, B; Richardson, W y Naimo, T. 1995. Past, Present, and Future Concepts in Large River Ecology, BioScience 45(3), 134-141.
- Junk, J; Bayley, P y Sparks, R. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems, Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences 106, 110-127.
- Junk, W (ed.). 1997. The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System, Springer, Berlin, Germany.

- Junk, W; Piedade, M; Wittmann, F; Schngart, J y Parolin, P. (eds). 2011. Amazonian Floodplain Forests. Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management, Springer, Berlin, Germany.
- Junk, W y Wantzen, K. 2004. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Applications. An update, en T. Petr (ed.), Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Vol. 2, Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission, Bangkok, pp. 117-149.
- Kalliola, R; Puhakka, M y Danjoy, W. 1993. Amazonía peruana, vegetación húmeda tropical en el llano subandino, Universidad de Trku, ONERN, Lima, Per.
- Karr, J y Chu, E. 1997. Biological Monitoring and Assessment: Using Multimetric Indexes Effectively.
- Kendall, D. 1989. A Survey of the Statistical Theory of Shape, *Statistical Science* 4(2), 87-99.
- Khanal, J. 2004. Mapa hidrográfico de la cuenca de los Amigos, archivo de Información Vectorial disponible en: <http://atrium.andesamazon.org/>.
- Kolkwitz, R y Marsson, M. 1909. Okologie der tierischen Saprobien. Beitrage zur Lehre von der biologischen Gewasserbeurteilung, *Internationale der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 2, 126-152.
- Korsu, K; Muotka, T y Huusko, A. 2008. Ecology and impacts of nonnative salmonids with special reference to brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) in North Europe.
- Krebs, C. 1999. *Ecological Methodology*, segunda edn, Addison Wesley.
- Kruskal, J. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis, *Psychometrika* 29(1), 1-27.
- \_\_\_\_\_. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method, *Psychometrika* 29(2), 115-129.
- Kupilas, B; Friberg, N; McKie, B; Jochmann, M; Lorenz, A y Hering, D. 2016. River restoration and the trophic structure of benthic invertebrate communities across 16 European restoration projects, *Hydrobiologia* 769(1), 105-120.

- Lamberts, D y Koponen, J. 2008. Flood Pulse Alterations and Productivity of the Tonle Sap Ecosystem: A Model for Impact Assessment, *Ambio* 37(3), 178-184.
- Lampert, W y Sommer, U. 2007. *Limnoecology. The Ecology of Lakes and Streams*, second edn, Oxford University Press, Oxford.
- Lujan, N; Roach, K; Jacobsen, D; Winemiller, K, Meza, V; Rimarach V y Arana, J. 2013. Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient, *Journal of Biogeography* 40, 1715-1728.
- Maddock, I. 1999. The importance of physical habitat assessment for evaluating river health, *Freshwater Biology* 41, 373-391.
- Maiolini, B y Bruno, M. 2007. The River Continuum Concept revisited: Lessons from the Alps, *Alpine Space - Man and Environment* 3, 67-76.
- Margalef, R. 1983. *Limnolog* Ediciones Omega, Barcelona.
- Melo, A y Froehlich, C. 2001. Evaluation of methods for estimating macroinvertebrate species richness using individual stones in tropical streams, *Freshwater Biology* 46, 711-721.
- Merritt, R; Cummins, K y Berg, M. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, CRC press.
- Miserendino, M. 2001. Length-Mass relationships for Macroinvertebrates in Freshwater Environments of Patagonia (Argentina), *Ecogustral* 11, 3-8.
- Miserendino, M y Masi, C. 2010. The effects of land use on environmental features and functional organization of macroinvertebrate communities in Patagonian low order streams, *Ecological Indicators* 10(2), 311-319.
- Miserendino, M y Pizzolón, L. 1999. Rapid Assessment of River Water Quality Using Macroinvertebrates: A Family Level Biotic Index for the Patagonic Andean Zone, *Acta Limnologica Brasiliensia* 11(2), 137-148.
- Montgomery, D. 1999. Process Domains and the River Continuum, *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 35(2), 397-410.

- Moore, W. 1942. Field Studies on the Oxygen Requirements of Certain Fresh-Water Fishes, *Ecology* 23(3), 319-329.
- Mortillaro, J; Rigal, F; Rybarczyk, H; Bernardes, M; Abril, G y Meziane, T. 2012. Particulate Organic Matter Distribution along the Lower Amazon River: Addressing Aquatic Ecology Concepts Using Fatty Acids, *PLOS ONE* 7(9), 1-10.
- Motta, R y Uieda, V. 2004. Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream, *Brazilian Journal of Biology* 64, 809-817.
- Myre, E y Shaw, R. 2006. The Turbidity Tube: Simple and Accurate Measurement of Turbidity in the Field, Reporte tico, Michigan Technological University.
- Neiff, J. 1999. El Rmen de Pulsos en r y grandes humedales de Sudamca, en A. I. Malvz (ed.), *Tos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamca*, FAO, Montevideo-Uruguay, pp. 99-149.
- Newton, B; Pringle, C y Bjorkland, R. 1998. Stream Visual Assessment Protocol, USDA.
- Nickus, U; Bishop, K; Erlandsson, M; Evans, C; Forsius, M; Laudon, H; Livingstone, D; Monteith, D y Thies, H. 2010. Direct Impacts of Climate Change on Freshwater Ecosystems, *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems*, Wiley-Blackwell, pp. 38-64.
- Nielsen, D; Brock, M; Rees, G y Baldwin, D. 2003. Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia, *Australian Journal of Botany* 51(6), 655-665.
- O'Sullivan, P y Reynolds, C. 2004. *The Lakes Handbook. Volume 1: Limnology and Limnetic Ecology*, Blackwell Science.
- Pimentel, H. 2014. Análisis desde la perspectiva de los dices Bióticos, ECA-Agua y Manejo Adaptativo; usando Macroinvertebrados Bentónicos en ríos Altoandinos-Camisea 2009-2012?, Tesis de grado, Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Pitman, N. 2008. An overview of the Los Amigos watershed, Madre de Dios, southeastern Peru.
- Pitman, N; Terborgh, J; Silman, M y Nú P. 1999. Tree Species Distributions in an Upper Amazonian Forest, *Ecology* 80(8), 2651-2661.

- Pitman, N; Terborgh, J; Silman, M; Nú P; Neill, D; Cerón, C; Palacios, W y Milton, A. 2001. Dominance and Distribution of Tree Species in Upper Amazonian Terra Firme Forests, *Ecology* 82(8), 2101-2117.
- Poole, C y Berman, H. 2001. An Ecological Perspective on In-Stream Temperature: Natural Heat Dynamics and Mechanisms of Human-Caused Thermal Degradation, *Environmental Management* 27(6), 787-802.
- Prat, N; R-Touma, B; Acosta, C y Rieradevall, M. 2009. Los Macroinvertebrados como indicadores de la calidad de las aguas, en E. Domuez y H. R. Fernez (eds), *Macroinvertebrados Bentos Sudamericanos. Sistemca y Biolog* Fundaciguel Lillo, San Miguel, Tucum pp. 205-220.
- Pyek, P; Bacher, S; Chytr, M; Jaro V; Wild, J; Celesti-Grapow, L; Gass Kenis, M; Lambdon, P; Nentwig, W; Pergl, J; Roques, A; So, J; Solarz, W; Vil y Hulme, P. 2010. Contrasting patterns in the invasions of European terrestrial and freshwater habitats by alien plants, insects and vertebrates, *Global Ecology and Biogeography* 19(3), 317-331.
- Quinn, G; Hillman, T y Cook, R. 2000. The response of macroinvertebrates to inundation in floodplain wetlands: a possible effect of river regulation?, *Regulated Rivers: Research & Management* 16(5), 469-477.
- Ríos-Touma, B; Acosta, C y Prat, N. 2014. The Andean Biotic Index (ABI): revised tolerance to pollution values for macroinvertebrate families and index performance evaluation, *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 62(supl 2), 249-273.
- Ríos-Villamizar, E; Piedade, M; Junk, W y Waichman, A. 2017. Surface water quality and deforestation of the Purus river basin, Brazilian Amazon, *International Aquatic Research* 9(1), 81-88.
- Rold G. 2003. *Bioindicación de la Calidad del Agua en Colombia. Uso del Método BMWP/Col*, Editorial de la Universidad de Antioquia, Medellín.
- Rosenberg, D y Resh, V. 1993. *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*, Chapman & Hall, New York, USA.
- Sedell, J; Richey, J y Swanson, F. 1989. The River Continuum Concept: A Basis for the Expected Ecosystem Behavior of Very Large Rivers?, en D. Dodge (ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*, Canadian Special Publication in Fisheries

and Aquatic Sciences, 106, pp. 49-55.

Sioli, H. 1984. *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*, Springer, Berlin, Germany.

Stanford, J y Ward, J. 2001. Revisiting the Serial Discontinuity Concept, *Regulated Rivers: Research & Management* 17, 303-310.

Stark, B; Froehlich, C y Zú, M. 2009, *South American Stoneflies (Plecoptera)*, número 5 en: *Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA)*, Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.

Statzner, B y Higler, B. 1985. Questions and Comments on the River Continuum Concept, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42, 1038-1044.

Stevenson, R. J y Rollins, S. L. 2007. Ecological Assessments with Benthic Algae, en F. Hauer y G. Lamberti (eds), *Methods in Stream Ecology*, Elsevier Academic Press, caplo 34, pp. 785-803.

Ter-Braak, C. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis, *Vegetatio* 69(1-3), 69-77.

\_\_\_\_\_. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology, *Aquatic Sciences* 57(3), 255-289.

Thorp, J y Delong, M. 1994. The Riverine Productivity Model: An Heuristic View of Carbon Sources and Organic Processing in Large River Ecosystems, *Oikos* 70(2), 305-308.

Thorp, J; Thoms, M y Delong, M. 2008. *The Riverine Ecosystem Synthesis: Toward Conceptual Cohesiveness in River Science*, Academic Press (Elsevier), Amsterdam, The Netherlands.

Tomanova, S; Goitia, E y Hélesic, J. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams, *Hydrobiologia* 556, 251-264.

Townsend, C; Scarsbrook, M y Dolc, S. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams, *Limnology and Oceanography* 42(5), 938-949.

Tukey, J. 1949. Comparing Individual Means in the Analysis of Variance, *Biometrics* 5(2), 99-114.

- Valcárcel, D. 2011. Evaluación de la degradación de Ecosistemas Dulcecuícolas en la cuenca baja del río Uctubamba (Amazonas - Perú) mediante el uso de macroinvertebrados bentónicos, Tesis de grado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Vannote, R; Minshall, G; Cummins, K; Sedell, J y Cushing, C. 1980. The River Continuum Concept, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 130-137.
- Villamarín, C. 2012. Estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos altoandinos del Ecuador y Perú. Dise un sistema de medida de la calidad del agua con ices multimétricos., Tesis doctoral, Universidad de Barcelona.
- Villamarín, C; Rieradevall, M; Paul, M; Barbour, M y Prat, N. 2013. A tool to assess the ecological condition of tropical high Andean streams in Ecuador and Peru: The IMEE-RA index, *Ecological Indicators* 29(1), 79-92.
- Vinson, M y Hawkins, C. 1998. Biodiversity of Stream Insects: Variation at Local, Basin, and Regional Scales, *Annual Review of Entomology* 43(1), 271-293.
- Ward, J y Stanford, J. 1982. Thermal Responses in the Evolutionary Ecology of Aquatic Insects, *Annual Review of Entomology* 27(1), 97-117.
- \_\_\_\_\_. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems, en T. D. Fontaine y S. M. Bartell (eds), *Dynamics of Lotic Ecosystems*, Ann Arbor Science, Ann Arbor, pp. 29-42.
- Warwick, R y Clarke, K. 1994. Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities, *Marine Biology* 118, 739-744.
- Welch, P. 1952. *Limnology*, segunda edn, McGraw-Hill, New York.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*, Academic Press, San Diego, CA.
- Wilhelm, J; Allan, J; Wessell, K; Merrit, R y Cummins, K. 2005. Habitat Assessment of Non-Wadeable Rivers in Michigan, *Environmental Management* 36(4), 592-609.
- Wilkie, M y Wood, C. 1994. The effects of extremely alkaline water (pH 9.5) on rainbow trout gill function and morphology, *Journal of Fish Biology* 45(1), 87-98.

Worch, E. 2015. Hydrochemistry, Basic Concepts and Exercises, De Gruyter, Berlin-Boston.

Zalocar de Domitrovic, Y; Poi de Neiff, A y Casco, S. 2007. Abundance and diversity of phytoplankton in the Parana River (Argentina) 220 km downstream of the Yacyreta reservoir, Brazilian Journal of Biology, 67(1):53-63.

Este documento fue redactado usando L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X