

Diversidad funcional de macroinvertebrados en sistemas lóticos andinos: respuestas a gradientes ambientales multiescala

Laura Velandia-Pérez^{1*} , Camilo Roa-Fuentes³ , Camila Diaz-Rojas²  y Yimy Herrera-Martínez¹ 

¹ Grupo de Investigación Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad – XIUÂ, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – UPTC, Sede Tunja.

² Grupo de Investigación Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos-UDESA, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – UPTC, Sede Tunja.

³ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación, Universidad del Cauca, Popayán, Colombia.

* Autor responsable de la correspondencia: lauravelandia9801@gmail.com

Recibido: 09/12/24

Aceptado: 04/05/26

Disponible online: 25/06/26

RESUMEN

Diversidad funcional de macroinvertebrados en sistemas lóticos andinos: respuestas a gradientes ambientales multiescala.

Los cambios en el uso del suelo y la pérdida de cobertura vegetal, fenómenos crecientes en el Neotrópico, generan alteraciones fisicoquímicas en los ecosistemas acuáticos que modifican su composición biológica y funcionamiento. Este estudio evaluó la relación entre la diversidad funcional de macroinvertebrados bentónicos y variables ambientales a múltiples escalas espaciales en sistemas lóticos andinos de la cuenca del río Garagoa, Orinoquia colombiana. Se recolectaron macroinvertebrados en 36 sitios y se caracterizó su diversidad funcional mediante 11 rasgos, 49 atributos, y tres componentes primarios: riqueza, uniformidad y divergencia. Para cada sitio se obtuvieron variables ambientales a escala local y de paisaje, organizadas en cuatro conjuntos: 1) condiciones fisicoquímicas en transectos de 100 m, 2) proporción de usos del suelo en la microcuenca, 3) usos del suelo en la red hidrográfica (buffer de 30 m) y 4) usos del suelo en un buffer de 500 m. Los rasgos funcionales de tamaño, respiración, locomoción y duración del ciclo de vida se relacionaron significativamente con variables locales (temperatura, oxígeno disuelto, precipitación, calidad de la vegetación ribereña y composición del sustrato) y de paisaje (áreas agrícolas, pastos para ganadería, industria y extracción minera en escala de microcuenca, red hidrográfica, zonas urbanizadas, vegetación herbácea y bosques). De manera similar, los tres componentes primarios de la diversidad funcional se asociaron significativamente con variables de ambas escalas espaciales. Estos resultados evidencian la importancia de incorporar enfoques multiescala en la evaluación ambiental para la gestión y conservación de los ecosistemas lóticos andinos.

PALABRAS CLAVE: limnología del paisaje, rasgos funcionales, relación rasgo-ambiente, usos del suelo, Colombia, cuenca del río Orinoco

ABSTRACT

Functional diversity of macroinvertebrates in Andean lotic systems: responses to multiscale environmental gradients.

Changes in land use and the loss of vegetation cover, phenomena that are increasing across the Neotropics, generate physicochemical alterations in aquatic ecosystems that modify their biological composition and functioning. This study

evaluated the relationship between the functional diversity of benthic macroinvertebrates and environmental variables across multiple spatial scales in Andean lotic systems of the Garagoa River basin, Colombian Orinoquia. Macroinvertebrates were collected at 36 sites and their functional diversity was characterized using 11 traits, 49 attributes, and three primary components: richness, evenness, and divergence. For each site, environmental variables were obtained at local and landscape scales and organized into four sets: (1) physicochemical conditions measured along 100 m transects; proportions of land uses (2) within the microbasin, (3) within the hydrographic network (30 m buffer), and (4) within a 500 m buffer. Functional traits related to body size, respiration, locomotion, and life cycle duration were significantly associated with local variables (temperature, dissolved oxygen, precipitation, riparian vegetation quality, and substrate composition) as well as landscape variables (agricultural areas, livestock grazing, industry, and mining at the microbasin scale, and urban areas, herbaceous vegetation, and forests within the hydrographic network). Similarly, the three primary components of functional diversity were significantly associated with variables at both spatial scales. These results highlight the importance of incorporating multiscale approaches in environmental assessment to support the management and conservation of Andean lotic ecosystems.

KEY WORDS: *landscape limnology, functional traits, trait-environment relationship, land-use classes, Colombia, Orinoco River basin.*

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas lóticos están influenciados por factores ambientales que actúan en diferentes escalas espaciales, desde factores geológicos, geomorfológicos y climáticos, hasta la composición del paisaje y las condiciones locales, estos elementos modulan las variaciones fisicoquímicas y biológicas en estos ecosistemas (Allan, 2004, Frissell et al., 1986). Esta influencia multiescalar responde a la organización jerárquica que estructura los ecosistemas lóticos, donde los procesos observados a escalas locales (hábitats o sitios) están determinados por factores que operan en escalas de mayor magnitud, como el nivel de cuenca hidrográfica (Allan, 2004, Frissell et al., 1986).

Los macroinvertebrados constituyen uno de los grupos taxonómicos más utilizados como indicadores de la respuesta a las transformaciones multiescales en sistemas acuáticos (Leps et al., 2015). Diversos estudios han demostrado que variables ambientales, principalmente relacionadas con condiciones fisicoquímicas locales (pH, oxígeno disuelto, conductividad, temperatura), y factores espaciales, como las características del paisaje (uso del suelo), impactan significativamente a estos organismos (Wu et al., 2022, Zhou et al., 2020). Por ejemplo, se ha evidenciado que usos del suelo asociados a la agricultura, pastizales, urbanización y áreas degradadas, que implican pérdida de coberturas vegetales, aumento en la descarga de aguas residuales y escorrentía de contaminantes, alteran la disponibilidad de

hábitat y causan una variación en la riqueza de macroinvertebrados acuáticos (Díaz-Rojas et al., 2023, Paz et al., 2022). De esta manera, la diversidad taxonómica constituye un indicador temprano y sensible de alteraciones en múltiples escalas espaciales.

Aunque la diversidad taxonómica se ha utilizado tradicionalmente como un proxy para evaluar la respuesta de la biodiversidad a la variación ambiental en sistemas lóticos, esta aproximación presenta limitaciones importantes. Por un lado, puede ser menos sensible a cambios en los ecosistemas (Feld et al., 2014) y por otro, asume incorrectamente que las especies son funcionalmente idénticas (Mittelbach et al., 2019). Adicionalmente, los procesos de restauración ecológica requieren integrar la composición de especies, la función del ecosistema y el contexto del paisaje (Palmer et al., 2014). Bajo este panorama, la diversidad funcional, al vincular los rasgos de las especies con los procesos ecosistémicos, ofrece una aproximación más informativa para detectar variaciones que la diversidad taxonómica no logra capturar por sí sola (Mason et al., 2005, Schmera et al., 2017).

La diversidad funcional describe la variedad y distribución de rasgos ecológicos, como modos de respiración, locomoción, tamaño corporal, estrategias reproductivas y tolerancia al flujo, que determinan cómo los organismos responden a las condiciones ambientales y contribuyen al funcionamiento de los ecosistemas (Petchev & Gaston, 2006). De acuerdo con Mason et al.

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

(2005), la diversidad funcional está constituida por tres componentes primarios: riqueza, uniformidad y divergencia. La riqueza funcional se refiere al espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad, sin considerar sus abundancias (de Bello, 2021, Mason et al., 2005). La uniformidad funcional describe qué tan equitativamente están distribuidas las abundancias de las especies en el espacio funcional; si las especies con rasgos diferentes tienen abundancias similares, la uniformidad será alta; en cambio, si pocas especies dominan y muchas están en los extremos del espacio funcional, la uniformidad será baja (de Bello, 2021, Mason et al., 2005). Por último, la divergencia funcional mide la distribución de abundancias respecto al centro del espacio funcional (de Bello, 2021, Mason et al., 2005). Bajo una elevada divergencia, las especies abundantes están lejos del centro (ocupando extremos de la variabilidad funcional), lo que sugiere una alta diferenciación de nichos dentro de la comunidad; con baja divergencia, las especies dominantes se agrupan cerca del centro, lo que indica menor diferencia funcional en las especies abundantes (de Bello, 2021, Mason et al., 2005).

Se ha documentado que la diversidad funcional de los macroinvertebrados varía según la intensidad de los disturbios a diferentes escalas espaciales (Schmera et al., 2017). Particularmente, los componentes primarios de riqueza y uniformidad funcional pueden ser sensibles a las pérdidas proporcionales de especies, principalmente, de especies raras y con rasgos únicos (Castro et al., 2018, Chen et al., 2019). Adicionalmente, los índices funcionales pueden ser explicados por conjuntos de variables predictoras vinculadas a diferentes escalas, permitiendo evaluar los efectos de variables locales y de transformación del paisaje (Colzani et al., 2013). De esta manera, interacciones de variables espaciales (como variables bioclimáticas), gradiente altitudinal y porcentaje de cobertura de bosque, se relacionan con un patrón de disminución en la dispersión funcional y la dominancia de rasgos como el tamaño de cuerpo pequeño y el gremio trófico recolectores-colectores (Colzani et al., 2013, Wu et al., 2022).

A pesar de las numerosas investigaciones enfocadas en comprender la sensibilidad de la biota

acuática a gradientes ambientales y perturbaciones, aún persisten importantes desafíos, particularmente para la región neotropical, donde las transformaciones en los usos del suelo y la pérdida de vegetación están aumentando (Laureto et al., 2015, Moore & Palmer, 2005, Trolle et al., 2019). Colombia, un país megadiverso y con una economía diversificada reflejada en actividades como agricultura, minería, ganadería, entre otras, enfrenta una creciente presión sobre los recursos naturales debido al incremento de los usos del suelo hacia áreas de uso antrópico (Isaacs et al., 2015). En este sentido, la región andina colombiana, por su marcado desarrollo agropecuario y ser un hotspot de biodiversidad, representa un escenario idóneo para el desarrollo de estudios sobre la diversidad funcional de macroinvertebrados acuáticos en gradientes ambientales. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar la influencia de las variables ambientales locales y del paisaje en la composición de rasgos y la diversidad funcional de comunidades de macroinvertebrados bentónicos en sistemas lóticos andinos.

Como hipótesis se propone que: hipótesis 1) las variables locales como velocidad, sustrato, temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes, ejercen una mayor influencia que las variables de paisaje sobre los rasgos funcionales de los macroinvertebrados. En particular, se espera que mayores velocidades de corriente favorezcan organismos con cuerpos aplanados y capacidad de adherencia al sustrato (Díaz-Rojas et al., 2020) y la presencia de sustratos heterogéneos como sustratos finos favorecen rasgos de locomoción como excavadores (Bendary et al., 2023). Además, altas concentraciones de oxígeno disuelto se relacionarán con taxones de respiración branquial sobre aquellos dependientes de respiración tegumentaria (Chadwick, 2008). Hipótesis 2) En sitios con cobertura boscosa en la franja riparia a escala de cuenca, se espera una dominancia de macroinvertebrados con hábito fragmentador y gremio trófico consumidor de materia orgánica particulada gruesa (Jiménez et al., 2021). Asimismo, la presencia de taxones con hábitos recolectores y depredadores estará relacionada con perturbaciones de los usos del suelo debido a su tolerancia a ambientes degradados por suelos agrícolas y urbanizados, dominados por el aumento de nutrien-

tes y sedimentos de materia orgánica particulada fina (Cabrera-García *et al.*, 2023). Hipótesis 3). La riqueza, uniformidad y divergencia funcional responderán de manera diferencial a gradientes ambientales multiescala. La uniformidad funcional reflejará principalmente el efecto de filtros ambientales locales que modulan la dominancia relativa de los grupos funcionales (Villéger *et al.*, 2008), tomando mayores valores en sitios con coberturas más conservadas que aportan múltiples fuentes de materia orgánica manteniendo comunidades tróficamente diversas (Espinoza-Toledo *et al.*, 2021). Por su parte, la dispersión funcional integra efectos de ambas escalas, disminuyendo en sitios con fuerte degradación tanto local como de paisaje, debido a la tendencia de homogenización funcional de especies tolerantes (Bozóki *et al.*, 2022, Miserendino *et al.*, 2025).

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en ríos andinos de la cuenca del río Garagoa (CRG), ubicada en la Cordillera Oriental de Colombia entre los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, parte alta de la cuenca del río Orinoco (CORPOCHIVOR 2018). La CRG tiene un área de drenaje de 2507 km² y abarca altitudes desde los 3550 m hasta los 475 m, con temperaturas anuales que varían entre 19 °C y 13 °C y un rango de precipitación de 500 mm a 4000 mm por año (CORPOCHIVOR, 2018). En la cuenca los usos del suelo dominantes son las zonas agrícolas heterogéneas (incluidos cultivos transitorios y permanentes), los pastizales y los bosques y vegetación seminatural (vegetación boscosa, arbustiva y herbácea); además, en la parte media/baja se localiza el embalse La Esmeralda que proporciona potencial hidráulico a la Central Hidroeléctrica Chivor (CORPOCHIVOR, 2018).

Muestreo de macroinvertebrados

Los macroinvertebrados se muestrearon entre marzo y junio de 2021, que corresponde con la transición entre los periodos de menor y mayor precipitación en la CRG (CORPOCHIVOR, 2018). El muestreo se realizó en 36 sitios seleccionados

con base en la heterogeneidad ambiental de la cuenca, procurando una distribución espacial homogénea y considerando su accesibilidad (Fig. 1). Este diseño de muestreo corresponde a uno en red, el cual es comúnmente utilizado para evaluar los patrones de diversidad de macroinvertebrados en sistemas lóticos (Clarke *et al.*, 2008). Si bien el diseño de muestreo en red puede no cumplir con el supuesto de independencia entre sitios (Hurlbert, 1984), dado que las microcuencas y sus variables ambientales están anidadas dentro de la cuenca (ver descripción abajo), en términos generales los estudios que incluyen la escala de paisaje resultan estadísticamente difíciles de controlar y, por lo tanto, obtener réplicas verdaderamente independientes es prácticamente imposible (Turner & Gardner, 2015). En cada sitio se estableció un transecto de 100 m y se realizó un muestreo aleatorio estratificado de macroinvertebrados. Bajo este criterio, cada transecto se dividió en sectores homogéneos o estratos, dentro de los cuales se efectuaron muestreos aleatorios, procurando que el número de réplicas fuera proporcional a la superficie del sitio y representara los diferentes mesohábitats y microhábitats. Las muestras se recolectaron utilizando una red Surber (tamaño de malla de 0.3 mm), removiendo el sustrato durante un minuto, y realizando tres repeticiones por mesohábitat para cada sitio. Las muestras fueron conservadas y almacenadas en etanol al 70%. Los macroinvertebrados fueron identificados hasta género mediante observación en estereoscopio y literatura especializada (Domínguez & Fernández, 2009). Individuos de referencia fueron depositados en la Colección Limnológica de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC-L) con números de catálogo M-291 a M-554. Para mayor detalle de la identificación taxonómica e información de los datos consulte Barrera-Herrera *et al.*, (2022, 2023).

Variables ambientales multiescala

En este estudio se consideraron dos escalas espaciales (local y de paisaje) a partir de las cuales se definieron cuatro conjuntos de variables. En total se obtuvieron 53 variables de las cuales 17

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

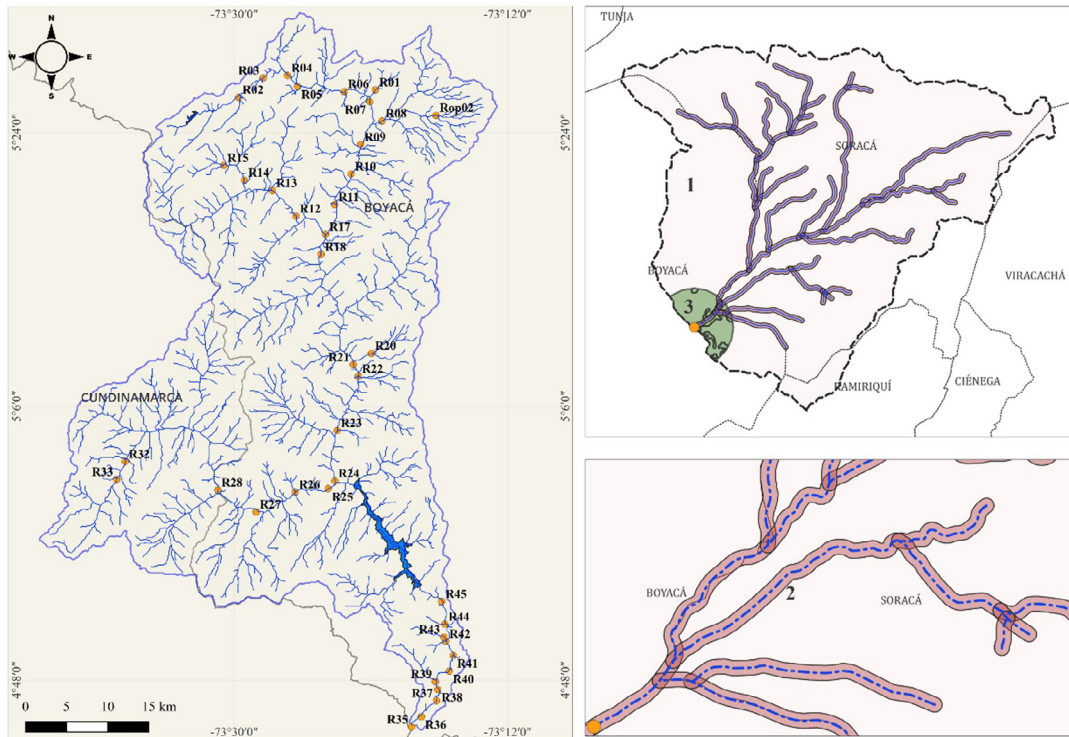


Figura 1. Área de estudio con los sitios de muestreo con la delimitación de la CRG. Escalas espaciales para evaluar las variables de paisaje: 1) Microcuenca, es decir, la cuenca que drena hacia el sitio de muestreo, en (2) Buffer de red, zona de amortiguamiento riparia aguas arriba, un corredor de 30 m a cada lado y (3) Buffer 500m, ubicado localmente en un círculo de 500 m alrededor del sitio de muestreo. *Study area with sampling sites with the delimitation of the Garagoa River basin. Spatial scales to assess landscape variables: 1) Micro-basin, i.e. the basin draining to the sampling site, in (2) Network buffer, upstream riparian buffer zone, a 30 m corridor on each side and (3) 500 m buffer, located locally in a 500 m circle around the sampling site.*

hacen parte de la escala local y 36 de la de paisaje (12 para cada conjunto), tal como se describe a continuación.

Escala local

La escala local corresponde a las variables medidas en cada uno de los 36 transectos de 100 m de extensión (Conjunto 1). Las variables a escala local incluyen valores promedio de temperatura del agua (°C), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), saturación de oxígeno (%) y pH, obtenidas a partir de un multiparamétrico portátil (HANNA - HI 98194); dureza (mg/L CaCO_3), alcalinidad (mg/L HCO_3^-) y nitratos (mg/L NO_3^- -N), medidas mediante kits Aquamerck. Incluye también la estimación visual de la proporción de los siguientes mesohábitats: rápido, flujo laminar, tabla y pozo. El microhábitat se caracterizó mediante la proporción de sustrato orgánico e inorgánico en las

siguientes categorías: cantos rodados (diámetro >300 mm), bloque (diámetro 60-300 mm), guijarros (diámetro 20-60 mm), grava (diámetro 0.2-20 mm), arena (diámetro 0.006-0.2 mm), limo (diámetro <0.006 mm), hojarasca, ramas y troncos. Adicionalmente, se estimó el índice de calidad de la vegetación riparia andina QBR-And (Acosta et al., 2009). Para obtener los valores promedio por sitio cada variable se obtuvo por triplicado. Adicionalmente, se calculó el valor de precipitación media mensual para cada sitio a partir de los datos meteorológicos del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM) y aplicando el método de interpolación por ponderación de distancia inversa (Inverse Distance Weighting, IDW) (Sluiter, 2009) en el programa QGIS, versión 3.28.1. (Tabla S1, material suplementario disponible en <https://www.limnetica.com/es/limnetica>).

Escala de paisaje.

La escala de paisaje se abordó de la siguiente manera: uso del suelo en cada microcuencia delimitada a partir de cada sitio de muestreo (Conjunto 2); uso del suelo en un buffer de 30 m de ancho a cada lado de la red hidrográfica de cada microcuencia (Conjunto 3); y uso del suelo en un buffer de 500 m de radio definido a partir de cada sitio de muestreo (Conjunto 4) (Fig. 1). Para el Conjunto 3 se estableció un buffer de 30 m por ser la distancia mínima de franja riparia para la protección de los ríos en Colombia (Artículo 83 del Decreto 2811 de 1974 - Código Nacional de Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente) y porque hay evidencia de que un buffer de 30 m es eficaz en la retención y eliminación de contaminantes y protección de calidad de aguas superficiales (Gilliam, 1994). Para el Conjunto 4 se estableció un buffer local de 500 m, ya que hay evidencia de que el bosque ribereño a esta escala se relaciona significativamente con la diversidad de macroinvertebrados bentónicos (Yirigui *et al.*, 2019).

Para obtener las variables de paisaje, primero se realizó la delimitación de la CRG y de las microcuencias a partir de las coordenadas de cada sitio. Posteriormente, se trazó la red hidrográfica de la CRG utilizando modelos digitales de elevación (DEM) obtenidos del sensor de radar ALOS PALSAR con resolución de 12.5 m. Luego se identificaron los usos del suelo, se calculó su área y posteriormente su proporción para cada conjunto de variables predictoras. La información de usos del suelo se obtuvo del Plan de Ordenamiento y Manejo de la CRG (CORPOCHIVOR, 2018), considerando los usos en el nivel 2 de la metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia (IDEAM, 2010). El detalle de las coberturas y su descripción se pueden consultar en el material suplementario (Tabla S2, material suplementario disponible en <https://www.limnetica.com/es/limnetica>). El procesamiento de las variables de paisaje se realizó en el programa QGIS, versión 3.28.1.

Diversidad funcional

Se tomaron en cuenta 11 rasgos funcionales divi-

didados en 49 atributos (Tabla S3 y Tabla S5, material suplementario disponible en <https://www.limnetica.com/es/limnetica>). Para obtener los rasgos de tamaño y forma del cuerpo se fotografiaron 30 individuos de cada género en estado larval, los cuales fueron seleccionados procurando la representación de todas las localidades. En los casos con abundancias menores a 30, se consideraron todos los individuos del género. Las fotografías se obtuvieron mediante un estereomicroscopio ZEISS con cámara acoplada y realizando calibraciones en el software Zen blue 3.0. Para los rasgos gremio trófico y hábitos alimentarios se realizó la disección de mínimo 20 individuos de cada género y se extrajo el tubo digestivo para su observación en microscopio, a partir de la cual se identificaron, de forma visual y con ayuda de una reglilla ocular micrométrica, los siguientes atributos: material inorgánico, materia orgánica particulada fina (MOPF) (tamaño <50 μm), materia orgánica particulada gruesa (MOPG) (50 μm - 1 mm), micrófitas, macrófitas y restos de animales. Los rasgos de flexibilidad, respiración, locomoción, forma de resistencia al flujo, duración del ciclo de vida, ciclos de vida por año y reproducción se obtuvieron a partir de la consulta de trabajos desarrollados en la región Neotropical (Chará-Serna *et al.*, 2012, González-Trujillo *et al.*, 2021, Longo & Blanco, 2014, Tomanova *et al.*, 2008, Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). A cada uno de los atributos se le asignó una codificación difusa de 0 a 3, donde 0 indica que no hay afinidad de un taxón al atributo específico, 1 indica una afinidad débil, 2 una afinidad contundente y 3 afinidad alta. Esta codificación evita asignar un único valor de rasgo para un taxón (Chevenet *et al.*, 1994). Posteriormente, cada uno de los rasgos se estandarizó con el fin de que todos los atributos de un rasgo sumaran uno (1), atribuyendo el mismo peso a cada taxón en el tratamiento de los datos (de Bello *et al.*, 2021). Para estimar la diversidad funcional se seleccionó un índice de cada componente primario de la diversidad funcional (de Bello *et al.*, 2021, Mason *et al.*, 2005), de esta manera, para el componente de riqueza funcional se estimó el índice FRic, para el componente de uniformidad funcional se calculó el índice FEve, y para el componente de divergencia funcional se estimó el índice de dispersión funcional (FDis).

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

Análisis de datos

Para reducir el número de variables ambientales (53) y obtener los componentes principales que se utilizarán como variables predictoras en los análisis posteriores, se utilizó un análisis de componentes principales (PCA) por cada conjunto (Tabla S4). Para la selección de los componentes a interpretar se aplicó el método de aleatorización Ter Braak con el paquete R, PCDimension versión 1.1.9 (Wang et al., 2018).

Para establecer la relación entre los rasgos de los macroinvertebrados y las variables predictoras (i.e., los PCs de cada conjunto) se empleó el análisis RLQ (Dolédec et al., 1996, Dray & Legendre, 2008). El RLQ utiliza tres matrices, una de datos de variables ambientales por localidad (matriz R), una de abundancias de géneros por localidad (matriz L) y una de rasgos funcionales de los macroinvertebrados (matriz Q). Para cada matriz se procedió con tres métodos de ordenación por separado: para los PCs de las variables ambientales se realizó un análisis de componentes principales (PCA), para las abundancias se realizó un análisis de correspondencia (CA) previa transformación de Hellinger, y para los rasgos se realizó un análisis de correspondencias difusas (FCA) teniendo en cuenta que se trataba de rasgos con codificación difusa. La significancia de la relación entre las variables ambientales y los rasgos se evaluó con una prueba de Monte Carlo con 99999 permutaciones (Dolédec et al., 1996, Dray & Legendre, 2008) y utilizando dos modelos con sus correspondientes hipótesis nulas (H1 y H2), el modelo 2 con H1: la distribución de macroinvertebrados no estaba influenciada por las variables ambientales, y el modelo 4 con H2: los rasgos no influyeron en la composición de géneros encontrados en condiciones ambientales particulares (Dray et al., 2014). Adicionalmente, se aplicó un análisis de cuarta esquina con ajuste “fdr” a un nivel de significancia $\alpha = 0.05$ y $\alpha = 0.1$, para disminuir el error tipo I o falsos descubrimientos (Benjamini & Hochberg, 1995, Dray et al., 2014). El análisis de cuarta esquina permite confirmar la interpretación de las relaciones rasgo y variables ambientales; asimismo identifica relaciones bivariadas entre atributos de rasgo y cada variable ambiental (ter Braak et al., 2012, Dray

et al., 2014). Para los análisis RLQ y de cuarta esquina se utilizó el paquete “ade4” (Dray & Dufour, 2007).

Para calcular los índices de diversidad funcional (FRic, FEve, FDis), primero se estimó la disimilitud de Gower (Gower, 1971), es decir, las distancias de rasgos entre taxones, utilizando la función gawdis en el paquete FD (de Bello et al., 2021). Posteriormente, se calculó cada índice utilizando los datos de abundancia y la disimilaridad de Gower usando la función dbFD en el paquete “FD” (Laliberté et al., 2014). Para determinar si la diversidad funcional (FRic, FEve, FDis) estaba influenciada por los cuatro conjuntos de variables ambientales representados por los PCs, se realizaron modelos lineales (GLM) ajustados con distribuciones Gaussianas. Previamente se identificaron las variables altamente colineales, eliminando aquellas con un alto factor de inflación de la varianza ($VIF > 20$) (ter Braak & Smilauer, 2002). Posteriormente se seleccionaron los modelos de mejor ajuste utilizando el criterio de información de Akaike corregido (AICc) (Garamszegi, 2014), donde el mejor modelo corresponde al de menor valor de delta AICc. Para este estudio solo se consideraron los modelos con $\Delta AICc \leq 4$ y se estimaron en el programa R con los paquetes “MuMIn” (Burnham & Anderson, 2002), “MASS” (Venables & Ripley, 2002) y “rsq” (Zhang, 2018).

RESULTADOS

En total se retuvieron siete componentes principales (PCs): dos para las variables locales (PC1_Lo; PC2_Lo), tres para las variables de paisaje a nivel de microcuenca (PC1_Mic; PC2_Mic; PC3_Mic), uno para variables de paisaje a nivel de buffer de 30m (PC1_B30) y uno para variables de paisaje a nivel de buffer de 500 m (PC1_B500). El PC1_Lo acumuló el 21.7% de la varianza y sintetiza información de temperatura, precipitación, índice de calidad de vegetación, macrófitas sumergidas, otros microhábitats, hojarasca y oxígeno disuelto; el PC2_Lo (14.4% de la varianza) brinda información sobre las variables de composición del sustrato, como porcentajes de grava, arena, arcilla y bloque. El PC1_Mic (25% de la varianza) sintetiza la información de coberturas de ganadería, bosques y otros usos; el PC2_Mic (24% de la

varianza) compila la información del área de la microcuenca, cuerpos de agua y cultivos transitorios; el PC3_Mic (17% de la varianza) sintetiza las coberturas de zonas urbanizadas y áreas agrícolas. El PC1_B30 (23.2% de la varianza) abarca coberturas de ganadería y bosques. Finalmente, el PC1_B500 (27.3% de la varianza) sintetiza la información de coberturas de vegetación herbácea, cuerpos de agua, y áreas agrícolas (Tabla S4).

Rasgos ecológicos y su relación con variables multiescala

Se identificaron 60 géneros, pertenecientes a 47 familias y 15 órdenes de invertebrados acuáticos. El orden más representativo fue Diptera con 10 familias, seguido de Trichoptera (8 familias), Coleoptera (6 familias) y Ephemeroptera (3 familias). La familia Chironomidae presentó la mayor riqueza con 9 géneros, seguido de Elmidae (6 géneros), Hydroptilidae (2 géneros) y Limoniidae (2 géneros). Los géneros *Cricotopus*, *Cardiocladius* y *Simulium* ocurrieron en por lo menos el 70% de los sitios.

Los resultados indican que la distribución de macroinvertebrados de la CRG estuvo influenciada por las variables ambientales (RLQ, $p \leq 0.001$ para el modelo 2) y que los rasgos influyeron en la composición de géneros encontrados bajo condiciones ambientales particulares (RLQ, $p \leq 0.026$ para el modelo 4). Los dos primeros ejes del RLQ explicaron una varianza acumulada del 94.03%, el primer eje explicó el 81.19% y el segundo el 12.81% (Fig. 2).

Atributos como respiración branquial (r1), nadador profundo (l3) y uñas tarsales y anales como forma de resistencia al flujo (fr4), correspondientes en su mayoría a géneros como *Farrodes*, *Aeshna*, *Hetaerina*, *Americabaetis*, *Camelobaetidius* y *Leptohiphes*, se relacionaron con las variables locales del componente PC1_Lo (Fig. 2). Por otro lado, la respiración de tipo tegumento (r3), locomoción de tipo epibentónico (l5) y sin adaptación de resistencia al flujo (fr5), encontrados en *Bezzia*, *Drepanotema*, *Gundlachia*, *Physa* y *Lumbriculus*, se relacionaron con variables de microcuenca (PC3_Mic) y de buffer de 30 m (PC1_B30) (Fig. 2).

Los atributos tamaño mayor a 5 mm hasta 10

mm (t2), duración del ciclo de vida menor a 1 año (d1), compartidos en géneros como *Pisidium* y *Hyalella*; mínima flexibilidad del cuerpo (fl1), característico de *Nectopsyche*; forma del cuerpo aplanada (f3) presente en *Clogmia*, *Limonicola*, *Lampyridae* y *Pseudothelphusidae*, además de *Limonia* para el caso particular de (t2); están relacionados con variables tanto locales (PC2_Lo) como de paisaje a nivel de microcuenca (PC2_Mic y PC3_Mic) (Figs. 2, S1).

Por su parte, atributos como tamaño entre 10 mm hasta 20 mm (t3) y locomoción unida al sustrato (l7) en los géneros *Simulium* (también con forma de resistencia al flujo con glándulas de seda fr2) y *Leptonema*; así como el tamaño (t3) en los géneros *Atopsyche*, *Polycentropus*, *Phylloicus*, reproducciones por nidadas cementadas o fijas (rp4) de *Tabanus*, se relacionaron con variables de buffer de 30 m (PC1_B30 y PC1_B500) y microcuenca (PC1_Mic) (Fig. 2).

Seis de los 49 atributos de rasgos funcionales estuvieron correlacionados significativamente con las variables ambientales locales y de paisaje (análisis RLQ y de cuarta esquina, $p < 0.05$ y $p < 0.1$ respectivamente) (Fig. 3). Los tamaños corporales pequeños entre 5 a 10 mm estuvieron relacionados de forma negativa con coberturas de vegetación herbácea, cuerpos de agua y áreas agrícolas (PC1_B500); por el contrario, tamaños entre 20 a 40 mm se relacionaron positivamente con estas variables. La respiración de tipo branquial (r1) se relacionó positivamente con variables locales PC1_Lo y con el primer eje del RLQ, pero negativamente con PC1_Mic y PC1_B30 (Fig. S1, S2). En contraste, la respiración de tipo tegumento (r3), se relacionó positivamente con PC1_Mic y PC1_B30, pero negativamente con PC1_Lo. Por su parte, la locomoción epibentónico (l5) se relacionó negativamente con PC1_Lo, PC1_B500 y el primer eje RLQ. Finalmente, la duración del ciclo de vida menor a 1 año se relacionó positivamente con PC2_Lo (Fig. S1, S2), material suplementario disponible en <https://www.limnetica.com/es/limnetica>). Los rasgos de respiración y locomoción respondieron conforme a lo esperado en este estudio. Sin embargo, estos rasgos no estuvieron influenciados exclusivamente por variables locales, sino también por variables de paisaje en escalas espaciales próximas a

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

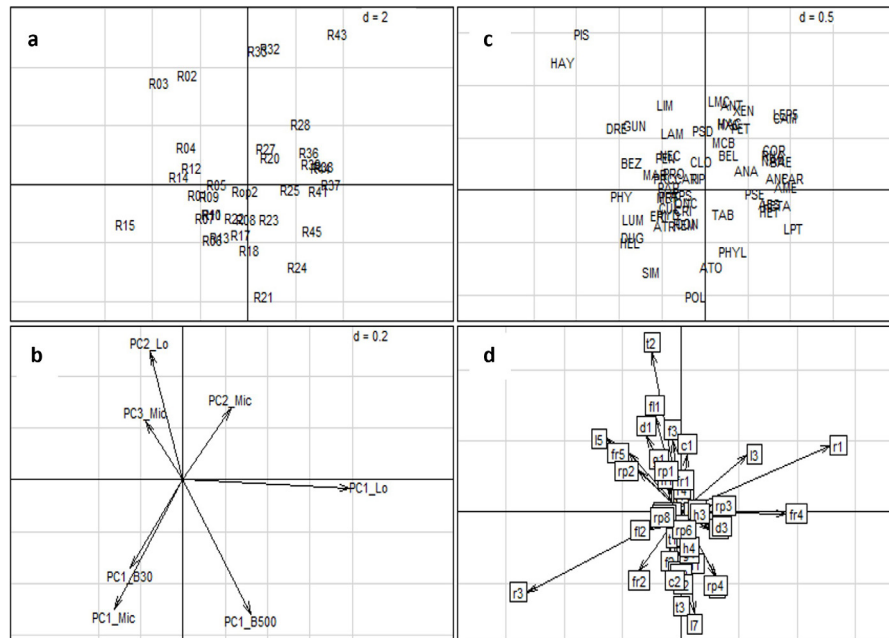


Figura 2. Primeros dos ejes del análisis RLQ resultado del cruce de las variables ambientales y las características de las especies. a) Sitios, b) Componentes principales resultado de los conjuntos de variables locales y de paisaje, c) taxones, d) rasgos funcionales. Consulte la Tabla S3 para las abreviaturas de los estados de los rasgos. El valor de “d” indica el tamaño de la cuadrícula para la comparación de escala entre las cuatro figuras. *First two axes of the RLQ analysis resulting from the crossing of environmental variables and species characteristics. a) Sites, b) Principal components resulting from the sets of local and landscape variables, c) taxa, d) functional traits. Refer to Table S2 for abbreviations of trait states. The value of “d” indicates the grid size for scale comparison between the four figures.*

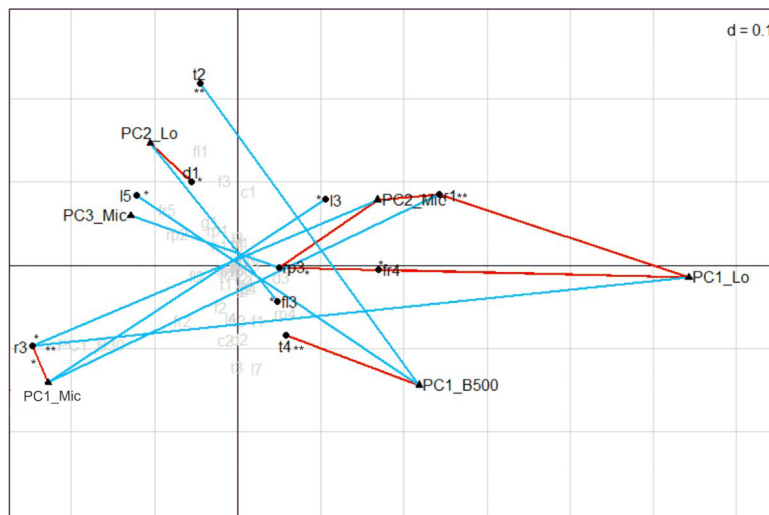


Figura 3. Diagrama biplot de la combinación de la ordenación RLQ y el análisis de la cuarta esquina. Las asociaciones positivas significativas se representan mediante líneas rojas, y las asociaciones negativas significativas mediante líneas azules. Las variables y los rasgos sin asociaciones se muestran con letras en gris claro. Las variables ambientales y los rasgos funcionales con relaciones significativas se presentan con triángulos y círculos, respectivamente. La significancia para los atributos de los rasgos, se identificaron con valores de $p < 0.05$ (**) y $p < 0.1$ (*). *Biplot diagram of the combination of RLQ ordination and fourth corner analysis. Significant positive associations are represented by red lines, and significant negative associations by blue lines. Variables and traits without associations are shown by light gray letters. Environmental variables and functional traits with significant relationships are shown with triangles and circles, respectively. Significance for trait was identified by p -values < 0.05 (**) and $p < 0.1$ (*).*

los puntos de muestreo, como en las coberturas de buffer de 30 y 500 m.

Diversidad funcional y su relación con variables multiescala

En general, los componentes de la diversidad funcional respondieron de manera diferencial a las variables predictoras multiescala (Fig. S3). La riqueza funcional ($FRic_{promedio} = 0.388$; $FRicDE \pm 0.235$) estuvo determinada por variables de paisaje a escala de buffer de 500 m (PC1_B500) asociadas a coberturas de vegetación herbácea, zonas industriales y extracción minera, áreas agrícolas heterogéneas y cuerpos de agua; y a escala de microcuena (PC2_Mic), vinculadas principalmente a cuerpos de agua, ganadería, cultivos transitorios y áreas agrícolas heterogéneas. A escala local, FRic respondió a variables de temperatura, precipitación, QBR, macrófitas sumergidas y oxígeno disuelto (R^2 Adj. = 0.242; $AICc = -5.67$) (Tabla 1 y Tabla S6 (material suplementario disponible en <https://www.limnetica.com/es/limnetica>)).

Se observó una tendencia en el aumento de la riqueza funcional conforme incrementan coberturas de paisaje a escala de buffer (vegetación herbazal, zonas industriales y mineras, cuerpos de agua y áreas ganaderas), microcuena (áreas agrícolas y cultivos transitorios) y local (microhábitats de tipo bloque y arcilloso-limoso). En

contraste, FRic disminuye ante mayores proporciones de coberturas como ganadería y cuerpos de agua a escala de microcuena, así como frente al incremento de temperatura, precipitación y calidad de vegetación ribereña (QBR), y ante coberturas agrícolas a escala de buffer (Fig. S3, material suplementario disponible en <https://www.limnetica.com/es/limnetica>).

La uniformidad funcional ($FEve_{promedio} = 0.602$; $FEveDE \pm 0.112$) estuvo influenciada por las variables de paisaje a nivel de buffer de 30 m (PC1_B30) y a nivel de microcuena (PC1_Mic y PC2_Mic), que representa un gradiente de áreas con cobertura de bosque, ganadería, agrícolas con cultivos transitorios y otros usos como zonas industriales, mineras y áreas abiertas (R^2 Adj. = 0.137; $AICc = -55.84$) (Tabla 1). El aumento de FEve presentó una tendencia creciente en presencia de coberturas de ganadería desde escalas de buffer hasta microcuenas, zonas industriales y de minería, así como de coberturas de cuerpos de agua como embalses (Fig. S3).

La dispersión funcional ($FDis_{promedio} = 0.411$; $FDisDE \pm 0.105$) se relacionó con variables de paisaje en buffer de 30 m y microcuena, entre ellas coberturas de ganadería, bosque y zonas industriales (R^2 Adj. = 0.046; $AICc = -56.87$; y R^2 Adj. = 0.032; $AICc = -56.35$, respectivamente). Un aumento de la FDis se relacionó con coberturas mayoritariamente de ganadería a escala de

Tabla 1. Los mejores tres modelos lineales (GLM) que explican los efectos de los componentes principales resumidos para los cuatro conjuntos de datos de variables locales y de paisaje (microcuena, buffer de 30m y buffer de 500m), en la riqueza funcional, uniformidad funcional y dispersión funcional. Se muestran los modelos con $\Delta AICc \leq 4$. Table 1. *Best three linear models (GLM) explaining the effects of the summarized principal components for the four data sets of local and landscape variables (microbasin, 30m buffer, and 500m buffer), on functional richness, functional evenness, and functional dispersion. Models with $\Delta AICc \leq 4$ are shown.*

Variable respuesta	Predictores	df	AICc	Delta AICc	Weight	R ² -Adj
Riqueza funcional (FRic)	PC1_B500 + PC2_Mic	4	-5.67	0	0.17	0.242
	PC1_B500 + PC1_Lo + PC2_Mic	5	-4.95	0.72	0.12	0.26
	PC1_B30 + PC1_B500 + PC2_Mic	5	-4.24	1.43	0.08	0.245
Uniformidad funcional (FEve)	PC1_B30	3	-55.84	0	0.15	0.137
	PC1_B30 + PC1_Mic	4	-54.97	0.87	0.1	0.151
	PC1_B30 + PC2_Mic	4	-54.79	1.06	0.09	0.147
Dispersión funcional (FDis)	PC1_B30	3	-56.87	0	0.1	0.046
	NULL	2	-56.48	0.39	0.08	
	PC1_Mic	3	-56.35	0.52	0.08	0.032

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

buffer y de zonas industriales y minería a escala de microcuenca (Fig. S3). Cabe resaltar que el segundo mejor modelo fue el nulo, sugiriendo que las variables ambientales evaluadas no aportaron poder explicativo estadísticamente significativo en relación a la dispersión funcional.

DISCUSIÓN

En este trabajo se evaluó la relación entre variables locales y del paisaje con la diversidad funcional de macroinvertebrados bentónicos en sistemas lóticos del norte de los Andes. Variables locales como la temperatura, precipitación, calidad de vegetación riparia y la proporción de sustratos (grava y arena), así como variables del paisaje como pastizales, áreas agrícolas y usos mineros e industriales, influyeron en la composición de rasgos funcionales y en los valores de riqueza, uniformidad y dispersión funcional (Fig. S3). Estos resultados indican que tanto los rasgos funcionales de la comunidad como los componentes primarios de la diversidad funcional están influenciados por variables ambientales que operan a diferentes escalas espaciales en sistemas lóticos andinos.

A nivel de rasgos funcionales, este patrón se evidenció claramente en la respiración branquial. Este rasgo se relacionó positivamente con variables locales como la temperatura y el oxígeno disuelto, así como con coberturas agrícolas en la microcuenca, particularmente cultivos de papa (*Solanum tuberosum*). Estos resultados son parcialmente consistentes con lo planteado en la hipótesis 1, donde se esperaba que variables locales como el oxígeno disuelto influyeran sobre los rasgos respiratorios de los macroinvertebrados. La respiración branquial es un atributo predominante en condiciones de alto oxígeno disuelto y mayor temperatura (Chadwick, 2008). No obstante, su relación negativa con ciertos usos del suelo coincide con la sensibilidad de las branquias a la obstrucción por partículas finas derivadas de procesos de sedimentación, turbidez y nutrientes asociados a la agricultura (Firmiano et al., 2021, Horak et al., 2020). De manera similar, los usos del suelo asociados con ganadería, industria y extracción minera a escala de microcuenca y buffer de 30m (PC1_Mic, PC1_B30) se relacionaron negativamente con este rasgo, patrones comparables

a los observados en áreas mineras, especialmente de oro (Dedieu et al., 2015, Mercado-Bracía et al., 2022). En este sentido, es posible que las actividades de minería, industriales y agrícolas estén actuando como filtros ambientales sobre rasgos de respiración y locomoción típicos de los géneros *Camelobaetidius*, *Farrodes* y *Leptohyphes*.

En contraste con la respiración branquial, la respiración tegumentaria, característica de *Physa*, *Dugesia*, *Onconeura*, y *Apsectrotanypus*, mostró una relación negativa con variables locales como la temperatura, precipitación, oxígeno disuelto y calidad de la vegetación ribereña, y una relación positiva con áreas mineras, industriales y pastos para ganadería a escala de microcuenca y en un buffer de 30 m. La respiración tegumentaria implica un intercambio gaseoso directo a través de la superficie corporal, lo que la hace altamente dependiente de la calidad del agua y del contacto directo con el medio, particularmente de la disponibilidad de oxígeno disuelto, como era esperable en este estudio (Buchwalter et al., 2019). No obstante, la relación de este atributo con variables ambientales multiescala sugiere una tolerancia de algunos macroinvertebrados frente a cambios en las condiciones ambientales, lo que les permitiría persistir en localidades y paisajes con altos niveles de disturbio. En este contexto, la respiración tegumentaria podría considerarse un atributo indicador de tolerancia frente a los cambios físico-químicos que experimentan los sistemas lóticos, incluso en aquellos afectados por actividades mineras (Zhao et al., 2018).

Además de los rasgos respiratorios, los rasgos de tamaño y locomoción estuvieron estrechamente relacionados con áreas de vegetación herbácea, zonas urbanizadas e industriales, así como áreas agrícolas en el paisaje inmediato (buffer de 500 m de radio), favoreciendo la presencia de macroinvertebrados con tamaños mayores a 20 mm hasta 40 mm. Estos tamaños suelen asociarse con áreas de suelos expuestos o herbazales a escala local, en contraste con los tamaños pequeños, menores a 5 mm, que responden principalmente a variables de cuenca y a usos de suelo con mayor cobertura natural (de Castro et al., 2017). Asimismo, tamaños corporales mayores a 10 mm son recurrentes y dominantes en arroyos urbanos neotropicales, constituyendo un atributo que confiere mayor re-

sistencia y resiliencia a los macroinvertebrados frente a disturbios ambientales (De Castro *et al.*, 2017, Gimenez & Higuti, 2017). Por su parte, la locomoción epibentónica puede verse altamente afectada por la sedimentación y la composición del sustrato, ya que este tipo de locomoción depende de sustratos finos que son particularmente susceptibles a cambios asociados con los asentamientos humanos (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007).

Las uñas tarsales o anales, así como la duración del ciclo de vida menor a un año, fueron atributos condicionados por variables locales como la temperatura, precipitación, oxígeno disuelto, cobertura de vegetación ribereña y la composición del sustrato (bloque, grava, arcilla y limo). En la CRG, el 52% de los géneros presentaron uñas tarsales o anales, lo que las convierte en el atributo más dominante asociado a la resistencia frente al flujo. Además, no sorprende que este rasgo se relacionara significativamente con variables de composición del sustrato y con el porcentaje de hojarasca y troncos, ya que las uñas representan una adaptación para la adhesión a diversos sustratos. Por ejemplo, *Baetodes*, *Americabaetis*, *Camelobaetidius*, *Leptohyphes*, *Farrodes* y géneros de la familia Elmidae utilizan uñas tarsales o anales para mantener su estabilidad frente a cambios en la corriente y refugiarse en la hojarasca (Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016). De manera que, la asociación de estos atributos con variables del sustrato y del flujo es consistente con las predicciones planteadas en la hipótesis 1. Adicionalmente, el atributo de duración del ciclo de vida menor a un año se asoció con áreas agrícolas heterogéneas, siendo común en taxones frecuentes y abundantes bajo estas condiciones, como *Hyaella* y *Amorbia*. Estos géneros presentan ciclos de vida cortos y completos, con una mayor capacidad de recolonización, lo que permite que este atributo confiera resiliencia a los individuos frente a perturbaciones en zonas ampliamente transformadas por agricultura y ganadería (Espinoza-Toledo *et al.*, 2021).

El rasgo de reproducción por huevos aislados cementados se relacionó positivamente con las variables locales, pero no con las de escala de paisaje. Esto respalda la idea de que este rasgo depende principalmente del microhábitat inmediato,

ya que el éxito en la fijación y el desarrollo de los huevos está condicionado por la disponibilidad y estabilidad del sustrato, así como por la oxigenación y la calidad del agua en el sitio (Miller *et al.*, 2020). En contraste, aunque las variables a escala de paisaje pueden ejercer una influencia indirecta –por ejemplo, cuando la contaminación reduce la capacidad de los arroyos para mantener comunidades estables de macroinvertebrados– estos efectos pueden no reflejarse en una relación significativa con este tipo de estrategia reproductiva (Statzner & Bêche, 2010, Collier *et al.*, 2013, Benzina *et al.*, 2021).

Las variables de paisaje a escala de buffer y microcuenca influyeron en la riqueza, uniformidad y dispersión funcional de macroinvertebrados, mientras que las variables locales mostraron una relación predictora exclusivamente con la riqueza funcional. A escala local, el incremento en la temperatura y precipitación, junto con una mayor calidad de la vegetación ribereña en microcuencas dominadas por actividades agrícolas y ganaderas intensivas, tienden a reducir la riqueza funcional de los macroinvertebrados de la CRG, patrón consistente con lo reportado previamente en la región neotropical (Martins *et al.*, 2021). De manera similar, las coberturas agrícolas disminuyen la riqueza funcional de los macroinvertebrados acuáticos (Castro *et al.*, 2018, Espinoza-Toledo *et al.*, 2021, Paz *et al.*, 2022).

Estas actividades suelen implicar la liberación de compuestos químicos, altas concentraciones de materia orgánica y enriquecimiento de nutrientes, lo que influye en las condiciones químicas locales de los sistemas lóticos (Paz *et al.*, 2022). Como consecuencia, puede producirse la pérdida de especies de macroinvertebrados y cambios en la composición de rasgos, generando potencialmente una homogenización de la estructura funcional (Castro *et al.*, 2018, Paz *et al.*, 2022). Asimismo, las comunidades de macroinvertebrados localizadas aguas abajo del embalse La Esmeralda (R35 a R45) han estado expuestas históricamente a alteraciones antrópicas en el flujo, pérdida de conectividad hidrológica y reducción de microhábitats indispensables para algunas familias de macroinvertebrados (Wang *et al.*, 2021), lo que ha influido tanto en su diversidad taxonómica (Díaz-Rojas *et al.*, 2023) como funcional. Por otra parte, el au-

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

mento de la uniformidad funcional, especialmente en los sitios ubicados en la parte baja de la CRG (R43, R33, R32), probablemente se deba a un incremento en la precipitación durante el muestreo. Esto pudo haber reducido la abundancia de macroinvertebrados (Bae & Park, 2019) y, en consecuencia, la diversidad de rasgos y su disimilitud, favoreciendo la ocurrencia de rasgos tolerantes al disturbio (Lemes Da Silva et al., 2020), y promoviendo la formación de comunidades funcionalmente más homogéneas. Lo anterior respalda la hipótesis 3, ya que los componentes de la diversidad funcional respondieron de manera diferencial a variables locales y del paisaje.

El aumento en la dispersión funcional se asoció con mayores coberturas de pastizal para ganadería, lo cual tiende a presentarse por una coexistencia de rasgos funcionales divergentes, a pesar de los posibles impactos se generan heterogeneidad de microhábitats que pueden sostener rasgos funcionales divergentes (Bae & Kim, 2025). Adicionalmente, la relación breve y poco significativa entre FDis y los componentes PC1_B30 y PC1_Mic, demuestra una estabilidad de rasgos ante las perturbaciones y usos del suelo como agrícola, ganadera y zonas urbanizadas asociada principalmente a la tolerancia y resiliencia de rasgos, inclinándose hacia una redundancia funcional (Bozóki et al., 2024).

En este contexto, se observó una mayor variabilidad en rasgos relacionados con el gremio trófico y el hábito (Cabrera-García, et al., 2023). Aunque estos rasgos no mostraron relaciones estadísticamente significativas con las variables evaluadas, se observó una correlación con las coberturas del buffer de 30m, donde atributos como depredadores (h4) y recolectores (h2) presentaron una mayor dominancia.

Esta tendencia es acorde con lo propuesto en la hipótesis 2, que anticipaba una mayor dominancia de recolectores y depredadores en paisajes con mayor perturbación antrópica. Cabe mencionar que el segundo mejor modelo para la dispersión funcional fue nulo, lo que indica que las variables ambientales consideradas explicaron de manera limitada la variación observada en este índice. Este resultado sugiere que otros factores no evaluados, como las interacciones bióticas, los eventos estocásticos o la variabilidad temporal de

las condiciones ambientales, podrían estar modulando significativamente los patrones de dispersión funcional observados en los sistemas estudiados (Tette-Pomárico et al., 2023).

CONCLUSIONES

Este estudio demostró que la diversidad funcional de macroinvertebrados bentónicos en sistemas lóticos andinos de la Orinoquia colombiana está influenciada por variables ambientales que operan a múltiples escalas espaciales. La composición de rasgos funcionales se asoció tanto con factores locales – como la temperatura, precipitación, oxígeno disuelto, calidad de la vegetación ribereña y la composición del sustrato – como con usos del suelo a escala de paisaje, incluyendo agricultura, ganadería, urbanización, industria y minería. Se observó que atributos como la respiración tegumentaria, la presencia de uñas tarsales o anales asociadas a resistencia al flujo, la locomoción de unión al sustrato y tamaños corporales grandes mostraron respuestas diferenciales frente a los gradientes de uso del suelo y disturbio antrópico, mientras que otros rasgos, como la flexibilidad corporal, se asociaron principalmente con variables locales. Por su parte, la riqueza, uniformidad y dispersión funcional respondieron principalmente a variables del paisaje, especialmente a coberturas dentro de buffers de 30 m y 500 m. No obstante, la riqueza funcional también estuvo influenciada por variables locales como la temperatura, precipitación, oxígeno disuelto y la calidad de la vegetación ribereña.

En conjunto, los resultados apoyan las hipótesis planteadas, evidenciando que la estructura funcional de las comunidades responde a filtros ambientales que operan a múltiples escalas. Además, resaltan la importancia de considerar variables ambientales a múltiples escalas en el estudio de las comunidades de macroinvertebrados en sistemas lóticos andinos. En este sentido, el análisis de la diversidad funcional desde una perspectiva multiescala constituye una herramienta clave para comprender los efectos de las transformaciones del paisaje y para orientar estrategias de manejo y conservación en sistemas lóticos andinos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hace parte del proyecto: “Importancia de las variables locales y de paisaje sobre las comunidades de peces y macroinvertebrados bentónicos de sistemas lóticos andinos” (SGI 2955) financiado por el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de Colombia (MINCIENCIAS) con recursos del Fondo Nacional de Patrimonio Autónomo para el Financiación de la Ciencia, la Tecnología y la Innovación Francisco José de Caldas Acuerdo Especial de Cooperación 404-2019, código 15464-2020 del 19 de marzo de 2020 y Acuerdo Especial de Cooperación 386-2019, código 15499-2020 del 25 de marzo de 2020). LV-P recibió apoyo como Joven Investigadora de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión (VIE) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC) mediante el proyecto “Diversidad funcional del ensamblaje de macroinvertebrados bentónicos de sistemas lóticos andinos y su relación con variables ambientales multiescala” (SGI 3676), Convocatoria N°14 de 2023. Agradecemos al profesor Nelson Aranguren Riaño, curador de la Colección Limnológica de la UPTC, por el acceso al material biológico y por las sugerencias en la investigación; a Andrés Galán, Adriana Pedroza, Cristian Vargas, Daniela Becerra, Felipe Moreno por su apoyo en campo y a July Barrera por el apoyo en campo y en la identificación taxonómica. El proyecto contó con permiso de recolecta de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (Permiso Marco de Recolecta 724 de 2014).

CONTRIBUCIÓN DE AUTORÍA

L.Z.V.P.: Conceptualización del proyecto, Obtención y curación de datos, Análisis formal, Escritura: borrador original, revisión y edición; C.A.R.F.: Conceptualización del proyecto, Adquisición de fondos, Administración y ejecución de fondos, Supervisión, Validación, Escritura: revisión y edición; C.D.A.R.: Obtención de datos, Validación, Escritura: revisión y edición; Y.H.M.: Conceptualización del proyecto, Administración y ejecución de fondos, Escritura: revisión.

REFERENCIAS

- Allan, J. D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, 35(1), 257-284.
- Acosta, R., Ríos, B., Rieradevall, M., & Prat, N. (2009). Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos andinos (CERA) y su aplicación a dos cuencas en Ecuador y Perú. *Limnetica*, 28(1), 35-64. DOI: 10.23818/limn.28.04
- Bae, M. J., & Kim, E. J. (2025). Taxonomic and functional responses of stream macroinvertebrates across different land use types. *Npj Biodiversity*, 4(1), 40. DOI: 10.1038/s44185-025-00110-9
- Bae, M. J., & Park, Y. S. (2019). Evaluation of precipitation impacts on benthic macroinvertebrate communities at three different stream types. *Ecological Indicators*, 102, 446-456. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.02.060
- Barrera-Herrera, J. A., Díaz-Rojas, C. A., Prat, N., & Roa-Fuentes, C. A. (2023). Macroinvertebrados acuáticos en un gradiente altitudinal del río Garagoa, Andes orientales de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 71.
- Bello, F. D. (s. f.). *Handbook of Trait-Based Ecology*.
- Bozóki, T., Várbiro, G., Csabai, Z., Schmera, D., & Boda, P. (2024). Resistance not resilience traits structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections. *Hydrobiologia*, 851(15), 3577-3590.
- Castro, D. M. P. D., Dolédec, S., & Callisto, M. (2018). Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators*, 84, 573-582. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.09.030
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. D. C., Pearson, R. G., & Boyero, L. (2012). Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 48(2), 139-144. DOI: 10.1051/limn/2012013
- Chen, K., Rajper, A. R., Hughes, R. M., Olson, J. R., Wei, H., & Wang, B. (2019). Incorporating functional traits to enhance multimetric index performance and assess land use gradients.

Diversidad funcional de macroinvertebrados de sistemas lóticos andinos

- Science of The Total Environment*, 691, 1005-1015. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.07.047
- Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N., & Lake, P. S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: A review. *Freshwater Biology*, 53(9), 1707-1721. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x
- Colzani, E., Siqueira, T., Suriano, M. T., & Roque, F. O. (2013). Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic Forest. *Biotropica*, 45(3), 343-350. DOI: 10.1111/btp.12022
- De Castro, D. M. P., Dolédec, S., & Callisto, M. (2017). Landscape variables influence taxonomic and trait composition of insect assemblages in Neotropical savanna streams. *Freshwater Biology*, 62(8), 1472-1486. DOI: 10.1111/fwb.12961
- Díaz-Rojas, C. A., Pedroza-Ramos, A. X., Barreira-Herrera, J. A., & Roa-Fuentes, C. A. (2023). Influence of local and landscape environmental factors on alpha and beta diversity of macroinvertebrates in Andean rivers. *Journal of Mountain Science*, 20(9), 2487-2501. DOI: 10.1007/s11629-022-7867-7
- Espinoza-Toledo, A., Mendoza-Carranza, M., Castillo, M. M., Barba-Macías, E., & Capps, K. A. (2021). Taxonomic and functional responses of macroinvertebrates to riparian forest conversion in tropical streams. *Science of The Total Environment*, 757, 143972. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.143972
- Firmiano, K. R., Castro, D. M. P., Linares, M. S., & Callisto, M. (2021). Functional responses of aquatic invertebrates to anthropogenic stressors in riparian zones of Neotropical savanna streams. *Science of The Total Environment*, 753, 141865. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141865
- Gál, B., Weiperth, A., Farkas, J., & Schmera, D. (2023). Road crossings change functional diversity and trait composition of stream-dwelling macroinvertebrate assemblages. *Scientific Reports*, 13(1), 20698. DOI: 10.1038/s41598-023-47975-z
- Gilliam, J. W. (s. f.). (1994) *Riparian Wetlands and Water Quality*.
- Gimenez, B. C. G., & Higtuti, J. (2017). Land use effects on the functional structure of aquatic insect communities in Neotropical streams. *Inland Waters*, 7(3), 305-313. DOI: 10.1080/20442041.2017.1329910
- González-Trujillo, J. D., Saito, V. S., Petsch, D. K., Muñoz, I., & Sabater, S. (2021). Historical legacies and contemporary processes shape beta diversity in Neotropical montane streams. *Journal of Biogeography*, 48(1), 101-117. DOI: 10.1111/jbi.13986
- Horak, C. N., Assef, Y. A., Grech, M. G., & Miserehindino, M. L. (2020). Agricultural practices alter function and structure of macroinvertebrate communities in Patagonian piedmont streams. *Hydrobiologia*, 847(17), 3659-3676. DOI: 10.1007/s10750-020-04390-z
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, 54(2), 187-211. DOI: 10.2307/1942661
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13(2), 112-116. DOI: 10.1016/j.ncon.2015.11.001
- Lemes Da Silva, A. L., Lemes, W. P., Andriotti, J., Petrucio, M. M., & Feio, M. J. (2020). Recent land-use changes affect stream ecosystem processes in a subtropical island in Brazil. *Austral Ecology*, 45(5), 644-658. DOI: 10.1111/aec.12879
- Leps, M., Tonkin, J. D., Dahm, V., Haase, P., & Sundermann, A. (2015). Disentangling environmental drivers of benthic invertebrate assemblages: The role of spatial scale and riverscape heterogeneity in a multiple stressor environment. *Science of The Total Environment*, 536, 546-556. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.07.083
- Longo, M., & Blanco, J. F. (2014). Shredders are abundant and species-rich in tropical continental-island low-order streams: Gorgona Island, Tropical Eastern Pacific, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 62, 85. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15980
- Martins, I., Castro, D. M. P., Macedo, D. R., Hughes, R. M., & Callisto, M. (2021). Anthropogenic impacts influence the functional traits of Chironomidae (Diptera) assemblages in a neotropical savanna river basin. *Aquatic Ecology*,

- 55(3), 1081-1095. DOI: 10.1007/s10452-021-09884-z
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Moore, A. A., & Palmer, M. A. (2005). Invertebrate biodiversity in agricultural and urban headwater streams: implications for conservation and management. *Ecological Applications*, 15(4), 1169-1177. DOI: 10.1890/04-1484
- Palmer, M. A., Hondula, K. L., & Koch, B. J. (2014). Ecological Restoration of Streams and Rivers: Shifting Strategies and Shifting Goals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 247-269. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091935
- Paz, L. E., Rodríguez, M., Gullo, B., & Rodríguez Capítulo, A. (2022). Impacts of urban and industrial pollution on functional traits of benthic macroinvertebrates: Are some traits advantageous for survival? *Science of The Total Environment*, 807, 150650. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.150650
- Ríos-Pulgarín, M. I., Barletta, M., Arango-Jaramillo, M. C., & Mancera-Rodríguez, N. J. (2016). The role of the hydrological cycle on the temporal patterns of macroinvertebrate assemblages in an Andean foothill stream in Colombia. *Journal of Limnology*, 75(s1). DOI: 10.4081/jlimnol.2016.1394
- Schmera, D., Heino, J. & Podani, J. (2022). Characterising functional strategies and trait space of freshwater macroinvertebrates. *Scientific Reports*, 12(1). DOI: 10.1038/s41598-022-16472-0
- Sluiter, R. (s. f.). *Interpolation methods for climate data*.
- Tomanova, S., Moya, N., & Oberdorff, T. (2008). Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River Research and Applications*, 24(9), 1230-1239. DOI: 10.1002/rra.1148
- Tomanova, S., & Usseglio-Polatera, P. (2007). Patterns of benthic community traits in neotropical streams: Relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology*, 170(3), 243-255. DOI: 10.1127/1863-9135/2007/0170-0243
- Trolle, D., Nielsen, A., Andersen, H. E., Thodsen, H., Olesen, J. E., Børgesen, C. D., Jeppesen, E. (2019). Effects of changes in land use and climate on aquatic ecosystems: Coupling of models and decomposition of uncertainties. *Science of The Total Environment*, 657, 627-633. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.12.055
- Wang, J., Ding, C., Tao, J., Jiang, X., Heino, J., Ding, L., He, D. (2021). Damming affects riverine macroinvertebrate metacommunity dynamics: Insights from taxonomic and functional beta diversity. *Science of The Total Environment*, 763, 142945. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.142945
- Wang, L., Li, J., Tan, L., & Han, B.-P. (2023). Seasonal patterns of functional alpha and beta redundancies of macroinvertebrates in a disturbed (sub) tropical river. *Ecological Indicators*, 146, 109777. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.109777
- Wang, M., Kornblau, S. M., & Coombes, K. R. (s. f.). *Decomposing the Apoptosis Pathway Into Biologically Interpretable Principal Components*.
- Yirigui, Y., Lee, S.-W., Nejadhashemi, A. P., Herman, M. R., & Lee, J.-W. (2019). Relationships between Riparian Forest Fragmentation and Biological Indicators of Streams. *Sustainability*, 11(10), 2870. DOI: 10.3390/su11102870
- Zhao, Q., Guo, F., Zhang, Y., Yang, Z., & Ma, S. (2018). Effects of secondary salinisation on macroinvertebrate functional traits in surface mining-contaminated streams, and recovery potential. *Science of The Total Environment*, 640-641, 1088-1097. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.05.347