

Pedro Jorge Jiménez Prado

Uso de peces y
macroinvertebrados como
indicadores del estudio ecológico
a lo largo de un gradiente
altitudinal: Propuesta para una
evaluación ecológica de los ríos
bajos del noroccidente

Director/es

Dra. D^a. Rocío López Flores
Dr. D. Enrique Navarro Rodríguez

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606



Universidad
Zaragoza

Tesis Doctoral

USO DE PECES Y MACROINVERTEBRADOS
COMO BIODICADORES DEL ESTUDIO
ECOLÓGICO A LO LARGO DE UN GRADIENTE
ALTITUDINAL: PROPUESTA PARA UNA
EVALUACIÓN ECOLÓGICA DE LOS RÍOS BAJOS
DEL NOROCCIDENTE ECUATORIANO.

Autor

Pedro Jorge Jiménez Prado

Director/es

Dra. D^a. Rocío López Flores
Dr. D. Enrique Navarro Rodríguez

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA
Escuela de Doctorado

2021

Tesis Doctoral

Uso de peces y macroinvertebrados como
indicadores del estado ecológico a lo largo de un
gradiente altitudinal: propuesta para una evaluación
ecológica de los ríos bajos del noroccidente
ecuatoriano

Autor

Pedro Jiménez Prado

Directores

Rocío López Flores

Enrique Navarro

Departamento de Ciencias Agrarias y del Medio Natural

2021



Universidad
Zaragoza

Tesis Doctoral por compendio de publicaciones

Jiménez-Prado P, Vásquez F. (2021). Cambios en diversidad y distribución de peces nativos por la presencia de dos especies invasoras en el río Atacames, noroccidente del Ecuador. *Acta Biológica Colombiana*. 26(1):81-88.

Jiménez-Prado, P., F. Vásquez, D. Rodríguez y D. Taphorn. (2020). Efectos de la especie invasora *Poecilia gillii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) sobre *Pseudopoecilia fria* en de los ríos costeros de la región del Chocó, Ecuador. *Revista de Biología Tropical*. 68(1)122-138.

Jiménez-Prado, P. y Aguirre, W. (2021). Variación paralela en la forma del cuerpo de peces a lo largo del cauce en dos ríos costeros al noroccidente del chocó ecuatoriano. *Revista de Biología Tropical*. 69(1):45-59.

Jiménez-Prado, P. y I. Arranz. 2021. The response of fish size and species diversity to environmental gradients in two Neotropical coastal streams. *Hydrobiologia*.

Molinero, J., Jiménez-Prado, P., R. López-Flores. Abundance and functional shifts of benthic macroinvertebrates in two tropical coastal streams of the Ecuadorian Chocó region during the summer to winter seasonal change (en preparación).

Jiménez-Prado, P., J. Molinero, R. López-Flores, N. Navarro. Índice Multimétrico de Ríos Bajos en el noroccidente ecuatoriano (IMRB), un instrumento para evaluar la condición ecológica en ríos costeros (en preparación)

Nota científica: Jiménez-Prado P., J. Molinero y F. Vásquez. 2018. Length-weight relationships of six native and one introduced species in small perennial watercourses of the Chocó region of Ecuador. *Journal of Applied Ichthyology*. 00:1–3.

AGRADECIMIENTOS

Dejo expresa constancia de agradecimiento a las autoridades de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, PUCESE; particularmente a Aitor Urbina, Prorector, quien desde su llegada a esta ciudad confió en mi trabajo y capacidad. A los proyectos internos de investigación de la PUCESE, gracias a los cuales se pudo contar con los recursos para adquirir equipos, materiales y logística, tanto para el trabajo en campo como el de laboratorio. Al programa de becas interno PUCESE, que me ha permitido realizar cursos formativos internacionales, así como buena parte de la logística en el proceso doctoral.

A las becas Unizar-Santander, gracias a la cual puede lograr una muy enriquecedora estancia en Zaragoza, al iniciar mi doctorado. A Francisco Comín, quien primariamente acogió y apoyó mi pedido de Beca; a Enrique Navarro quien no solo apoyó mi solicitud, sino que se constituyó en mi tutor durante toda la estancia en España y posterior desarrollo de tesis; a Rocío López, por su permanente apoyo, confianza y ayuda en cada instancia y etapa de mi proceso doctoral. Gracias amigos míos. A Pilar Catalán y Gemma Sausan, por su reconocida labor como responsables de este programa doctoral, debido al apoyo adicional que como estudiante extranjero he tenido siempre de ellas.

A los colegas, que de una u otra manera contribuyeron a lograr este trabajo: Fernando Vásquez, Douglas Rodríguez Olarte, Donald Taphorn, Windsor Aguirre, Ignasi Arranz y Jon Molinero, todos coautores y coparticipes de los diferentes artículos y capítulos de esta tesis. A Josselyn Mora, Stalyn Calahorrano y Boris Solís por todo el trabajo desplegado en laboratorio.

Por supuesto, gracias a mi familia, Margarita, Nicolás y Pablo, quienes son pilares portentosos de un proceso que hoy completa una etapa añadida. A mi compañera de vida, Silvia por ser el sustrato perfecto donde crecen los sueños de un biólogo que sigue jugando. A Sara, por ser la ilusión perfecta envuelta en sabiduría, motor, motivo y meta de todo en mi existencia.

GRACIAS...

A Silvia y Sara

CONTENIDO

Resumen.....	1
Abstract.....	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
OBJETIVOS.....	10
Capítulo 1.....	11
CAMBIOS EN DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE PECES NATIVOS POR LA PRESENCIA DE DOS ESPECIES INVASORAS EN EL RÍO ATACAMES, NOROCCIDENTE DEL ECUADOR.....	12
Capítulo 2.....	31
EFECTOS DE LA ESPECIE INVASORA <i>Poecilia Gillii</i> (CYPRINODONTIFORMES: POECILIIDAE) SOBRE <i>PSEUDOPOECILIA FRIA</i> EN RÍOS COSTEROS DE LA REGIÓN DEL CHOCÓ EN ECUADOR	32
Capítulo 3.....	59
VARIACIÓN PARALELA EN LA FORMA DEL CUERPO DE PECES EN DOS RÍOS COSTEROS AL NOROCCIDENTE DEL CHOCÓ ECUATORIANO.....	60
Capítulo 4.....	84
THE RESPONSE OF FISH SIZE AND SPECIES DIVERSITY TO ENVIRONMENTAL GRADIENTS IN TWO NEOTROPICAL COASTAL STREAMS	85
Capítulo 5.....	114
CAMBIOS EN LA MATERIA ORGÁNICA PARTICULADA GRUESA BENTÓNICA Y EN LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS EN DOS RÍOS COSTEROS DE LA REGIÓN DEL CHOCÓ DURANTE LA TRANSICIÓN ESTACIONAL SECA A LLUVIOSA	115
Capítulo 6.....	160
ÍNDICE MULTIMÉTRICO DE RÍOS BAJOS EN EL NOROCCIDENTE ECUATORIANO (IMRB), UN INSTRUMENTO PARA EVALUAR SU CONDICIÓN ECOLÓGICA.....	161
DISCUSIÓN GENERAL	213
CONCLUSIONES GENERALES.....	218
BIBLIOGRAFÍA.....	221
APÉNDICE I: Factor de impacto y área temática de las revistas.....	233
APÉNDICE II: Nota técnica	234

Resumen

En el extremo noroccidental del Ecuador se forman drenajes que nacen en altitudes bajas, no mayores a los 300 de altitud y que desembocan en el mar, estos drenajes de baja altitud son perennes porque responden a patrones climáticos extremos como alta humedad relativa, elevada precipitación y aporte de aguas subterráneas, y donde habita una comunidad biológica poco conocida. Para caracterizar una comunidad se debe interpretar su diversidad biológica, ya que existe una dinámica basada en el origen y en la variedad de las especies, así como en los efectos antrópicos, por ejemplo, la introducción de especies invasoras. Los objetivos de este estudio han sido el determinar los cambios en la integridad biótica de peces y macroinvertebrados a lo largo de un gradiente natural y de perturbación, y la construcción de una herramienta de evaluación del estado ecológico para este tipo de ríos. Durante el periodo de julio de 2016 a junio de 2017 se realizó el trabajo de campo para captura de peces, colecta de macroinvertebrados y toma de datos ambientales; luego se aplicaron diferentes técnicas de análisis, como la morfometría geométrica, el análisis multivariado y los modelos lineales. Se obtuvieron resultados como el registro de impactos de especies invasoras sobre especies nativas; se logró también evidenciar un paralelismo en el cambio de la forma del cuerpo de los peces a lo largo del gradiente longitudinal; se identificaron bioindicadores, útiles para determinar el efecto de un gradiente de deterioro ambiental en este tipo de ecosistemas. Estos resultados han servido para el diseño de índice multimétrico para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano (IMRB). Esta información mejora nuestra comprensión de cómo operan los procesos de ensamblaje en comunidades biológicas y proporciona una herramienta necesaria para el manejo y la gestión apropiada de ríos bajos neotropicales del pacífico oriental ecuatoriano.

Abstract

In the extreme northwestern part of Ecuador there are drainages that originate at low altitudes, no higher than 300 meters above sea level, and flow into the sea. These low altitude drainages are perennial because they respond to extreme climatic patterns such as high relative humidity, high precipitation and groundwater input, and are inhabited by a little known biological community. To characterize a community, its biological diversity must be interpreted, since there is a dynamic based on the origin and variety of species, as well as on anthropogenic effects, for example, the introduction of invasive species. The objectives of this study were to determine changes in the biotic integrity of fish and macroinvertebrates along a natural and disturbance gradient, and the construction of an ecological status assessment tool for this type of rivers. During the period from July 2016 to June 2017, field work was carried out to capture fish, collect macroinvertebrates and take environmental data; after that, different analysis techniques were applied, such as geometric morphometry, multivariate analysis and linear models. The results obtained included the recording of impacts of invasive species on native species, as well as evidence of parallelism in the change of fish body shape along the longitudinal gradient, and the identification of bioindicators useful for determining the effect of a gradient of environmental deterioration in this type of ecosystem. These results have been useful for the design of a multimetric index for low rivers in northwestern Ecuador (LRMI). This information improves our understanding of how assemblage processes operate in biological communities and serves as a necessary tool for the appropriate management of neotropical lowland rivers in the eastern Ecuadorian Pacific.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Área de estudio

La región del Chocó está considerada como uno de los puntos calientes de biodiversidad del mundo; los ríos costeros del Chocó ecuatoriano nacen en elevaciones cercanas al Océano Pacífico y están desconectados de los grandes ríos que nacen en tierras altas de los Andes. Particularmente, en la región noroccidental del Ecuador, existen montañas bajas que permiten la formación de pequeñas cuencas hidrográficas, en altitudes no mayores a los 300 m.s.n.m., que drenan directamente hacia el mar y que mantienen caudales permanentes durante todo el año, gracias a que responden a patrones climáticos extremos como alta humedad relativa, elevada precipitación y aporte de aguas subterráneas; son de bajo gradiente (1.0-2.3%) que forman cauces compuestos, principalmente de grava-arena y mantienen una profundidad media que oscila entre 30 y 70 cm durante la estación seca (Molinero, 2019). La vegetación natural en este tipo de cuencas va desde el bosque tropical siempre verde en la cabecera y en la parte media del cauce hasta el bosque tropical semideciduo en su parte baja (MAE, 2005). Esta región se caracteriza por tener un verano, que va de julio a diciembre, con precipitaciones esporádicas y escasas (132 mm) y temperatura ambiental promedio de 25.2 °C (mínima = 20.0; máxima = 38.0); mientras que en el invierno las lluvias son esporádicas pero abundantes (459.6 mm) y la temperatura promedio alcanza los 27.1 °C (mínima = 21.0; máxima = 37.0).

Un ejemplo destacado de este tipo de cauce son los ríos contiguos Atacames y Súa, que tienen una extensión cercana a los 40 km y un área de drenaje máximo de alrededor de los 300 km². Estos ríos se caracterizan por la presencia de pastos y cultivos en un 79.5 %, zona urbana un 3.2 % y parches de bosque natural intervenido en un 17.3 %. A lo largo del gradiente altitudinal, estas cuencas pueden ser subdivididas en tres zonas (alta, media y baja), según características geomorfológicas (Momtano, 2018), orden del río (Strahler, 1957) y altura sobre el nivel del mar. La zona alta del río se caracteriza por presentar mayor pendiente y altitud (colinas altas con drenaje promedio de 2,65 Km²), lo que forma vertientes de agua con corriente moderada aunque sus cauces son pequeños (orden de río 1 y 2); la zona media del río se caracteriza por tener una menor pendiente y altitud (colinas bajas con drenaje promedio de 61,06 Km²), lo que forma cauces de agua con corriente moderada y ancho de río moderado (orden de río 3 y 4); la zona baja del río se caracteriza

por tener una pendiente y altitud leve (llanura con drenaje promedio de 111,80 Km²), lo que forma cauces de agua con poca corriente y ancho de río moderado a grande (orden de río 4 a 6).

Esta región es también un área con altos niveles de endemismo gracias al aislamiento generado por la formación de los Andes hace millones de años (Eigenmann, 1921; Dodson & Gentry, 1978; Dodson & Gentry, 1991). Por ejemplo, en el caso de peces se estima que llega a un 38,4% (Jiménez-Prado et al., 2015), aún se describen nuevas especies (Román-Valencia et al., 2015; Provezano & Barriga, 2017; Tobes et al., 2020). Pero en general existen grandes vacíos de información sobre la biología y ecología en casi todas las especies acuáticas que aquí habitan.

Problemática de estudio

Los ecosistemas de agua dulce se encuentran entre los sistemas más amenazados del mundo, sufren diversos impactos negativos derivados del aumento de la población humana, el incremento de las descargas industriales, la introducción de especies, la pérdida de hábitats y la alteración del paisaje (Reid et al., 2018). Como resultado, la calidad de los recursos hídricos se ha deteriorado, la biodiversidad y la funcionalidad asociada a los ríos ha disminuido y la salud de los ecosistemas fluviales se está viendo amenazada (Tian et al., 2019). Toda actividad humana con intervención en un sistema fluvial, incluso en sus áreas colindantes, afectará al río y a la estructura de los seres vivos que la habitan. Los impactos que reciben los cuerpos de agua van desde los cambios en la vegetación de ribera (Tschaplinski y Pike, 2010), en la erosión de sus orillas, en los cambios en el uso del suelo a nivel de toda la cuenca (Raven et al., 1998), y por supuesto, en la contaminación puntual y/o difusa de sus aguas (Dellamatrice y Monteiro, 2014).

El estudio de la calidad de un hábitat es de importancia para caracterizar ecológicamente a un sistema fluvial; y si consideramos que tanto la diversidad biológica como el hábitat tienen relación cercana (Raven et al., 1998), se puede decir que la capacidad biológica en los ríos está limitada por la calidad físico-química del hábitat, facilitando o no, el ambiente adecuado para que las comunidades biológicas pueden desarrollarse (Southwood, 1977).

Según lo propuesto originalmente por el North American Stream Ecologists, quienes plantearon el enfoque conocido como concepto del río continuo “RCC” por su significado

en Inglés: River Continuum Concept (Vannote et al. 1980), y que es ampliamente discutido por la variabilidad de ambientes, no siempre prístinos como aquellos en que se basa el RCC, deja claro que de una u otra manera existen gradientes longitudinales en un cauce, de tipo geomorfológicos, acompañados también de cambios físico-químicos del agua. Todo ello produce cambios en las condiciones ambientales (y los nichos ecológicos) para el establecimiento de especies y comunidades específicas, adaptadas a cada hábitat en particular. Es decir, el RCC más que zonificar biológicamente un río, éste debe comprenderse como un cambio gradual de las comunidades (Roldán y Ramírez, 2008).

Una teoría general considera que los procesos de ensamblaje se dan por fuerzas selectivas que pueden impedir o facilitar la coexistencia de las especies (Smith y Powell, 1971; Zobel, 1997). En este sentido, los peces siguen siendo un grupo adecuado para estudiar los procesos de ensamblaje porque (i) presentan grandes cambios ontogénicos (es decir, los organismos jóvenes y adultos de una especie desempeñan funciones ecológicas distintas) y (ii) sus procesos metabólicos y actividades vitales (por ejemplo, desove, búsqueda de alimento, migración) dependen de factores externos, como la temperatura, el flujo de agua y la disponibilidad de alimento (Jackson et al., 2001).

Pero obviamente, el entendimiento de los ensamblajes pasa por el estudio de la comunidad biológica que los constituye. Si bien el estudio de la diversidad de las especies representa uno de los mayores intereses en la ecología y es intuitivamente simple, conceptualmente es complejo (Chiarucci et al., 2011), al punto que existe un fuerte debate sobre si actualmente está cambiando la diversidad biológica (Cardinale et al., 2017), disminuyendo (Barnosky et al., 2011) u homogenizándose (Sax y Gaines, 2003). Esta discusión está, en muchos casos, relacionada con la presencia de especies invasoras; entendiendo que los principales efectos negativos de la introducción de especies podrían ser la alteración del hábitat, la hibridación, la competencia, la depredación y el parasitismo, así como también cambios en la estructura de las redes alimenticias comunitarias, en el ciclo de nutrientes y, en consecuencia, permutas en la función del ecosistema (Gubiani et al., 2018); entonces, conocer la diversidad y sus cambios a través del tiempo podría ser fundamental para conocer el funcionamiento y la resiliencia de los ecosistemas fluviales (Hooper et al., 2005).

Es importante comprender que muchas especies introducidas en un nuevo hábitat no logran establecer una población estable (Williamson y Fitter, 1996), pues su éxito como

invasoras depende de superar al menos tres etapas (Deacon y Magurran, 2016): transporte (posibilidad de llegar a un lugar nuevo), establecimiento (capacidad para adaptarse al nuevo lugar, incluyendo la capacidad reproductiva) y movilización (capacidad de dispersarse a lo largo de nuevas áreas). Por lo que el poder identificar cambios en la comunidad o efectos en alguna de las poblaciones locales, es de importancia; ya que, por ejemplo, se ha reportado en la cuenca baja del Río Grande, región costera de Ica, donde la presencia de *Poecilia reticulata* y *Oreochromis niloticus* es exclusiva de la zona baja del río, segregando a otras especies a lo largo de los 10 primeros kilómetros del cauce (Ortega et al., 2007).

Dentro de este escenario, en los ríos Atacames y Súa es particularmente interesante la coexistencia de la millonaria (*Pseudopoecilia fria*), especie endémica de la región y el guppi (*P. gilli*), como especie introducida, ya que no solo pertenecen a la misma familia, sino que existen reportes de comportamientos similares (Courtenay y Meffe, 1989; Magurran, Seghers, Carvalho, & Shaw, 1992; Camacho-Cervantes, García, Ojanguren, y Magurran, 2014); incluso se ha reportado la posibilidad de hibridación (Magalhães y Jacobi, 2017). Se ha registrado que algunas especies del género *Poecilia*, tienen efectos que van desde la competencia por alimentos hasta el acoso sexual a las hembras, de otras especies, por parte de los machos (Valero, Macías-García, & Magurran, 2008).

Otra forma de entender la dinámica del ensamblaje de una comunidad, pasa por entender la forma y tamaño corporal de los organismos que los constituye, varía mucho y cuyas diferencias también suelen reflejar funciones ecológicas divergentes en el uso del hábitat, como las que se dan, por ejemplo, entre los peces anádromos y los de agua dulce residentes (Aguirre y Bell, 2012), entre los arroyos y los lagos (Bolnick et al., 2009) o incluso como respuesta a estresores ambientales (Gharred, Mannai, Belgacem y Jebeli, 2020). Estos cambios en la forma del cuerpo se dan por la capacidad de adaptación que puede presentarse entre poblaciones, dentro de la misma cuenca o entre cuencas cercanas geográficamente (Aguirre, 2009; Aguirre et al., 2016). Además, debido a que suele haber un patrón de cambio similar en las condiciones ambientales entre las partes bajas y altas de los ríos, es posible que también existan patrones de variación morfológica similares entre ríos y especies (Malato et al, 2017; Aguirre et al., 2019).

Pero además, en los ríos, la diversidad de especies de peces se correlaciona sistemáticamente con las características del hábitat y en general en una cuenca

hidrográfica, con relaciones entre el número de especies y el área del hábitat (Whittaker et al., 2001), la descarga de agua (McGarvey y Ward, 2008; McGarvey y Terra, 2016) o la elevación (Roa-Fuentes y Casatti, 2017). Sin embargo, se sabe poco sobre la respuesta de la diversidad del tamaño del cuerpo de los peces a esos gradientes de las condiciones de la corriente, o cómo se correlaciona con los mismos procesos de ensamblaje de la comunidad. Entonces, el tamaño del cuerpo es un rasgo ecológico clave que influye en múltiples funciones biológicas, como las adaptaciones al ciclo vital (Peters, 1983), las estructuras de las redes alimentarias (Woodward et al., 2012) o los procesos ecosistémicos (Gillooly et al., 2001); se ha comprobado que el tamaño del cuerpo se correlaciona positivamente con las variables climáticas (por ejemplo, la precipitación: Woodward et al., 2012); pero como ya se dijo antes, también está limitado por factores de condición local (por ejemplo, el pH, el oxígeno disuelto, la salinidad) porque muchos procesos fisiológicos (por ejemplo, los costes de osmorregulación, las demandas energéticas) dependen del tamaño corporal (Peters, 1983).

La importancia del tamaño corporal se basa en la teoría metabólica debido a que proporciona una base mecánica para vincular las capacidades metabólicas de los organismos (por ejemplo, la respiración o la reproducción) y los flujos de energía a través de los niveles tróficos (Brown et al., 2004). Además, el tamaño corporal está estrechamente relacionado con la posición trófica de los organismos porque puede proporcionar información más significativa sobre el papel trófico que la identidad taxonómica (Trebilco et al., 2013).

Asimismo, la variabilidad del caudal es también un factor determinante en el funcionamiento de los ecosistemas en los ríos (Lake 2000), donde los cambios temporales agotan o redistribuyen sus recursos alimenticios (Beanson y Pearson, 2020) y causan alteraciones en las comunidades de seres vivos, particularmente sobre los macroinvertebrados bentónicos (Smith et al., 2019; Stamp et al., 2020); donde los patrones en la densidad y la composición taxonómica varían entre regiones y a lo largo del tiempo (Jacobsen et al., 2008).

En este sentido, los primeros modelos que explicaban el funcionamiento ecológico de ríos templados consideraban que los cambios en la disponibilidad de los recursos, a lo largo del cauce, producían cambios predecibles en la composición de las comunidades bentónicas en función de sus adaptaciones alimentarias (Vannote et al., 1980; Doretto et

al., 2020); sin embargo, otros estudios han demostrado que los ríos tropicales no encajan en este modelo debido, principalmente a la escasa presencia de trituradores o fragmentadores (Hyslop y Hunte-Brown, 2012; Tenkiano y Chauvet, 2018).

Finalmente, existen esfuerzos que han establecido diversos métodos para evaluar la calidad del agua, entre ellos los que emplean indicadores univariantes, utilizando el parámetro químico de mayor alteración como referencia para el deterioro del agua (Debels et al., 2005); otros que pueden determinar el estado trófico, como el nitrógeno y concentraciones de fósforo (como parámetros de calidad del agua de la mayor preocupación, Wu et al., 2018); pero ambos métodos segregan distintos elementos que también participan en el estado de calidad del agua. A diferencia de las evaluaciones hechas con la química del agua o de aquellas que miden la estructura física del hábitat, las evaluaciones biológicas en cuerpos de agua son medidas directas y que permiten evaluar el estado de condición de las poblaciones o comunidades que las habitan, logrando relacionar tanto las perturbaciones antropogénicas a corto y largo plazo, como a pequeña y gran escala (Hughes, 2019).

En la misma línea que con las evaluaciones químicas o físicas del ambiente, las evaluaciones biológicas, también pasan por análisis univariantes con índices de riqueza, tolerancia o diversidad de especies, pero son los índices multimétricos los que han logrado integrar diferentes atributos del ecosistema. Con diferentes enfoques, estos índices se basan en la integridad biótica, definida como “la capacidad de un sistema (hábitat natural de una región) de mantener o soportar un balance en la comunidad de organismos con una diversidad y organización funcional” (Karr y Dudley, 1981). El primero de estos índices en ser propuesto es el conocido en español como índice Biótico de integridad (IBI, siglas conservadas del término original en inglés “Index of Biotic Integrity”).

Una derivación de este índice propone un enfoque, donde los parámetros analizados se seleccionan y califican dependiendo de cómo se comportan, en respuesta al cambio de condiciones naturales a degradadas (Whittier et al., 2007a); por lo tanto, los valores medidos, denominados métricas (valores continuos) deben evaluarse en función de las condiciones ambientales (Stoddard et al., 2006).

El poder evaluar la calidad ambiental de los ecosistemas acuáticos es de gran importancia para la gestión y la conservación de los recursos hídricos, así como para la protección de la biodiversidad acuática. Pero hay que entender que el riesgo por la pérdida de

biodiversidad, a causa de las perturbaciones antropogénicas, resulta ser mayor en los trópicos (Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019) y esto es preocupante ya que los trópicos sustentan más de tres cuartas partes de la biodiversidad mundial (Barlow et al., 2018).

Para evaluar un hábitat fluvial se debe valorar la estructura física del ambiente circundante, que a su vez influencia en la calidad de los recursos acuáticos y en la condición de las comunidades acuáticas residentes en ellos; así, como ya se ha dicho, el ecosistema de un río contempla elementos físicos, químicos y biológicos (Allan y Castillo, 2007, Richardson y Moore, 2010). En cuanto a la capacidad de adaptación de las comunidades acuáticas a los impactos, esta varía en función de la intensidad y la frecuencia de las perturbaciones asociadas a ellos. Las perturbaciones de origen natural, pueden ser absorbidas más fácilmente por el ecosistema gracias a su inherente resiliencia (Gunderson et al., 2006), sin embargo las alteraciones producidas por factores antrópicos, con frecuencia e intensidad no definidas, difícilmente pueden ser integradas en la dinámica de la comunidad, afectando en menor o mayor grado a su estructura y diversidad funcional (Folke et al. 2004). Específicamente, el poder identificar cuáles son los indicadores biológicos que pueden estar señalando un cambio en la integridad biótica, son prioridades para una gestión y manejo adecuado de los ríos de interés; que permitan, además, diseñar una herramienta para evaluar y monitorear su calidad ecológica a lo largo de diferentes gradientes y temporalidades.

OBJETIVOS

Generales

Establecer los cambios en la integridad biótica de la comunidad de peces y macroinvertebrados a lo largo del gradiente altitudinal entre el río Atacames y el río Súa de similares características geomorfológicas

Proponer un instrumento de evaluación del estado ecológico para ríos bajos del occidente ecuatoriano, a partir de la valoración diferencial entre los cambios en la integridad biótica de los ríos Atacames y Súa.

Específicos

Determinar los cambios que presenta el ensamblaje y la estructura funcional de los peces y macroinvertebrados a lo largo del gradiente longitudinal en los ríos Atacames y Súa.

Identificar los bioindicadores que señalan un cambio en la integridad biótica para establecer el gradiente de deterioro ambiental en los ríos Atacames y Súa, del occidente ecuatoriano.

Diseñar una herramienta de evaluación del estado ecológico mediante la valoración de bioindicadores, aplicable a los ríos bajos del occidente ecuatoriano.

Capítulo 1

Jiménez-Prado P, Vásquez F. (2021). Cambios en diversidad y distribución de peces nativos por la presencia de dos especies invasoras en el río Atacames, noroccidente del Ecuador. *Acta Biológica Colombiana*. 26(1):81-88.

Doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v26n1.81888>

<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/36000/41225>

CAMBIOS EN DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE PECES NATIVOS POR LA PRESENCIA DE DOS ESPECIES INVASORAS EN EL RÍO ATACAMES, NOROCCIDENTE DEL ECUADOR

Changes in diversity and distribution of native fish due to the presence of two invasive species in the Atacames River, northwestern Ecuador

RESUMEN

La interpretación de la diversidad biológica puede resultar muy compleja, ya que existe una dinámica basada en el origen y en la diversificación de las especies, así como en los efectos antrópicos, tales como la introducción de especies invasoras, cuya consecuencia puede conducir a la extinción local de especies nativas. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación temporal (2012 y 2017), tanto en composición como en distribución de la ictiofauna a lo largo del río Atacames, noroccidente del Ecuador. En 2012 se registró: 1) la presencia de *Astyanax ruberrimus* que se extinguió localmente para el 2017; y 2) la presencia de la tilapia (*Oreochromis niloticus*) como única especie introducida a la que se sumó el guppy (*Poecilia gillii*) para el 2017. Adicionalmente, el aumento en las actividades humanas condujo a un arreglo en la diversidad, abundancia y distribución de peces a lo largo del cauce, lo que determinó además que algunas especies se dispersaran hacia la zona alta de la cuenca.

Palabras clave: biodiversidad, ecología acuática, neotrópico, Teleostei.

ABSTRACT

The interpretation of biological diversity can be very complex, as it exists a dynamic based on the origin and diversification of species, in addition to anthropogenic effects, such as the introduction of invasive species, which can result in the local extinction of the native ones. The aim of this study was to analyze the temporal variation (2012 and 2017), in composition and distribution of the ichthyofauna along the Atacames River in northwestern Ecuador. In 2012 we recorded: 1) the presence of *Astyanax ruberrimus*, which was reported locally extinct by 2017; and 2) the tilapia (*Oreochromis niloticus*) as the only introduced fish species present until 2017, when the addition of the non-native guppy (*Poecilia gillii*) occurred. In addition, the increase in human activities conducted to change in diversity, abundance and distribution of fish along the watercourse, which resulted in dispersing of some species towards the upper reaches of the river basin.

Keywords: aquatic ecology, biodiversity, Neotropics, Teleostei.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la diversidad de especies representa uno de los mayores intereses en la ecología y es intuitivamente simple pero conceptualmente complejo (Chiarucci *et al.*, 2011), al punto que existe un fuerte debate sobre si actualmente está cambiando la diversidad biológica (González *et al.*, 2016; Cardinale *et al.*, 2017), disminuyendo (Barnosky *et al.*, 2011) u homogenizándose (Sax y Gaines, 2003). Esta discusión está, en muchos casos, relacionada con la presencia de especies invasoras. En la actualidad se reportan la introducción de más de 3500 especies de peces no nativos a través de los ríos del mundo (Kuczynski *et al.*, 2018).

Los principales efectos negativos de la introducción de especies son la alteración del hábitat, la hibridación, la competencia, la depredación y el parasitismo, así como también cambios en la estructura de las redes alimenticias comunitarias, en el ciclo de nutrientes y, en consecuencia, permutas en la función del ecosistema (Gubiani *et al.*, 2018).

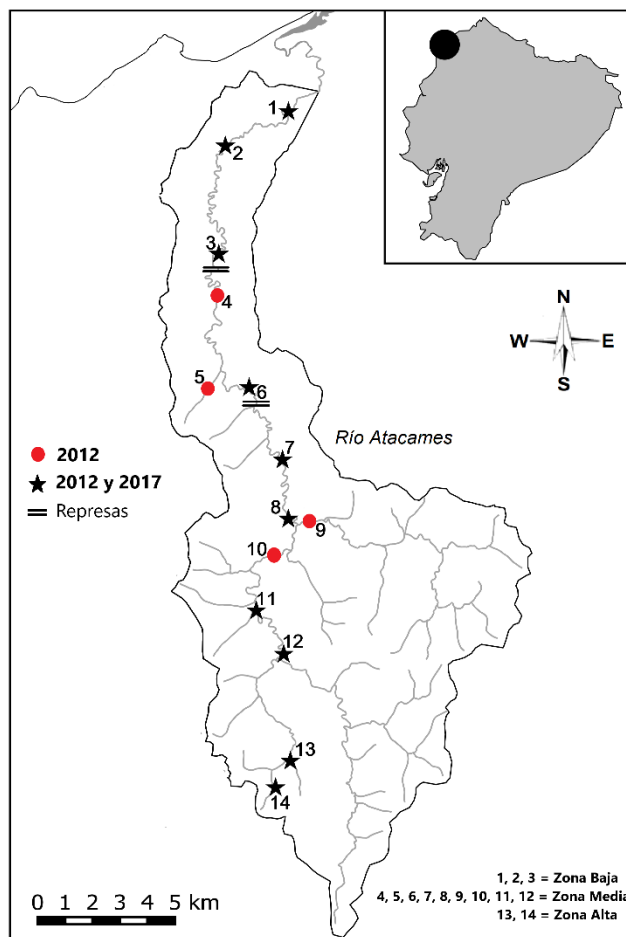
En el extremo noroccidental del Ecuador se forman drenajes que nacen en altitudes bajas, no mayores a los 300 m.s.n.m. y que desembocan en el mar. Estos drenajes de baja altitud son perennes porque responden a patrones climáticos extremos como alta humedad relativa, elevada precipitación y aporte de aguas subterráneas. Los estudios sobre la riqueza ictiológica de ríos en esta área son escasos y se han centrado principalmente en la descripción de su taxonomía con referencia a las grandes cuencas hidrográficas regionales. Su condición de aislamiento podría ocultar una diversidad o un endemismo aún desconocidos (Jiménez-Prado *et al.*, 2015). Por otra parte, conocer la diversidad y sus cambios a través el tiempo es fundamental para entender el funcionamiento y la resiliencia de los ecosistemas fluviales (Hooper *et al.*, 2005), ya que tales dinámicas son importantes para el ser humano debido, entre otros factores, a los servicios ecosistémicos que se derivan de ellas, como la producción de alimentos, el control de plagas y las pesquerías (Cardinale *et al.*, 2012).

El objetivo de este estudio fue describir la variación en la composición y la estructura de la comunidad de peces del río Atacames, ubicado al noroccidente del Ecuador, en periodos de alta precipitación (enero a junio), en los años 2012 y 2017, en tres sitios del gradiente altitudinal, con un seguimiento a la presencia de dos especies introducidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el río Atacames, vertiente Pacífico de la república del Ecuador, cuyo nacimiento se da a una altitud no mayor de los 200 m. s. n. m., con una extensión del cauce de 40 km y una cuenca hidrográfica con área cercana a los 300 km². En mayo de 2010 se inició la construcción de dos represas en este río, las cuales se diseñaron inicialmente para el control de inundaciones y como sistemas de riego. A pesar de que su construcción no ha concluido, se han originado represamientos de agua que funcionan como barreras artificiales (con una altura aproximada de tres metros) que actualmente están siendo aprovechadas como grandes “estanques” para recreación y turismo local (Fig. 1).

Figura 1. Área de estudio en el río Atacames con localización de las estaciones de muestreo, ubicación de las represas y separación por zonas de estudio.



Para este trabajo se utilizó la información de muestreos de peces registrados en dos periodos. El primero de ellos se hizo entre febrero y agosto de 2012 (Jiménez-Prado,

2012a) y el segundo (este trabajo) entre enero y agosto de 2017. Ambos periodos corresponden a la época de mayor precipitación en la zona (Molinero, 2019). En el primer periodo se analizaron 14 estaciones distribuidas a lo largo de todo el cauce, con un total de 26 unidades muestrales; en el segundo periodo se analizaron 10 de las mismas estaciones anteriores, pero con un total de 30 unidades de muestreo (Fig. 1). En ambos casos, los ejemplares se recolectaron con una red de arrastre (6 m de largo x 1,20 m de alto y luz de 3 mm) y una atarraya (2,10 m de radio y una luz o diámetro de poro de 10 mm) en tramos de aproximadamente 75 m de longitud, y en un lapso de dos horas/faena, con el esfuerzo de dos personas.

Los individuos recolectados se fijaron *in situ* en una solución de formaldehído al 10 % y se almacenaron durante una semana. En el laboratorio los peces se determinaron con ayuda de bibliografía especializada (Glodek, 1978; Maldonado-Ocampo *et al.*, 2012; Jiménez-Prado *et al.*, 2015), y se depositaron en etanol al 70 % en la colección de peces del museo de la Escuela de Gestión Ambiental de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Sede Esmeraldas (CEMZ-p-002-224; 352-368). En cada uno de los puntos de recolecta se tomaron seis parámetros ambientales [pH, temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/l), dureza (mg/l), fosfatos (mg/l), nitritos (mg/l)], que se utilizaron para comparar los dos periodos del estudio.

Para evaluar los cambios en la composición y estructura de la comunidad de peces a lo largo del gradiente altitudinal, el río se subdividió en tres zonas (alta, media y baja), según sus características geomorfológicas (Montaño, 2018) y el orden del río (Strahler, 1957) (Fig. 1). La parte alta del río se caracteriza por presentar mayores pendiente y altura (colinas altas con drenaje promedio de 2,65 Km²), lo que forma vertientes de agua con corriente moderada, aunque de cauces pequeños (órdenes de río uno y dos). La zona media del río se caracteriza por tener menor pendiente y altura (colinas bajas con drenaje promedio de 61,06 Km²), lo que da lugar a cauces de agua con caudales y anchos del río moderados (órdenes de río tres y cuatro). La zona baja del río tiene pendientes y altitudes leves (llanura con drenaje promedio de 111,80 Km²), por lo que se forman cauces de agua con poca velocidad y ancho de río moderado a grande (órdenes de río cuatro a seis).

La riqueza se analizó mediante las abundancias absolutas y relativas para cada zona y para cada periodo de muestreo. Para determinar los cambios ocurridos con la composición y distribución altitudinal, entre los dos años de estudio, se diseñaron gráficos de

abundancia relativa (porcentual acumulado, para cada especie por cada zona del río). Se analizaron también rangos de abundancia relativa, expresados como la raíz cuadrada de la relación entre cada una de las abundancias y la abundancia total de las especies ($\sqrt{P_i}$).

Las especies se han diferenciado también según el hábitat que ocupan (Myers, 1949), como primarias cuando son estrictamente de agua dulce o secundarias cuando habitan mayoritariamente estuarios. Este estudio toma en cuenta esta diferencia, ya que pueden presentarse grandes variaciones en la presencia de especies secundarias en el río, debido a que toleran la salinidad, lo cual les permite migrar hacia el mar, no así para las especies primarias.

Finalmente, se realizó un análisis de correspondencia canónica para establecer la relación entre la abundancia relativa de las especies en cada zona y sus parámetros ambientales. Con el fin de entender la posible interacción entre estos parámetros y la composición de especies, se consideraron solamente las 11 especies de peces primarios (exclusivos de agua dulce, Myers, 1949), ya que son los únicos que no pueden abandonar este hábitat, a diferencia de las especies secundarias (que habitan mayoritariamente estuarios, Myers, 1949) que podrían ingresar en el mar y eventualmente penetrar en otros ríos.

RESULTADOS

Se recolectaron 2570 individuos, 831 en 2012 y 1739 en 2017, pertenecientes a 16 especies y nueve familias (Tabla 1). La mayoría (81,25 %) de las especies encontradas en 2012 también se hallaron en 2017. Las dos etapas de análisis mostraron equilibrio asintótico en el número de especies colectadas, al 99 % de confianza para la riqueza global de río y al 95% de confianza para la riqueza específica por zona (alta, media y baja); por lo tanto, es baja la probabilidad de que hubiera alguna otra especie que no hubiera sido colectada.

Tabla 1. Comunidades de peces para el río Atacames, donde se muestran las frecuencias absolutas en las zonas del río para los años 2012 y 2017. ZB = Zona baja; ZM = Zona media; ZA = Zona alta.

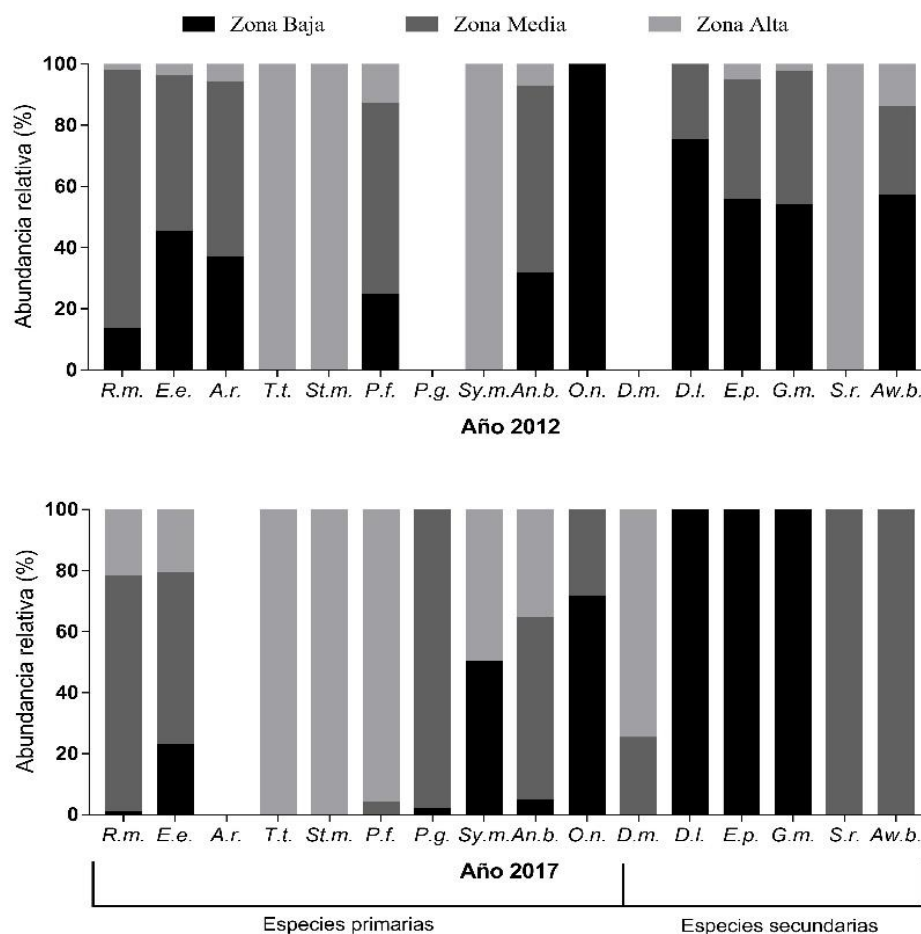
Familia	Especie	Nombre local	2012			2017			Tipo
			ZB	ZM	ZA	ZB	ZM	ZA	
Characidae	1 <i>Rhoadsia minor</i>	Gallo	6	38	1	3	338	96	Primaria
	2 <i>Eretmobrycon ecuadorensis</i>	Tacuana	152	171	14	118	292	110	Primaria
	3 <i>Astyanax ruberrinus</i>	Tacuana	67	104	11				Primaria
Trichomycteridae	4 <i>Trichomycterus taenia</i>	Pelche			2			1	Primaria
Gymnotidae	5 <i>Sternopygus macrurus</i>	Cuchillo			1			1	Primaria
Poeciliidae	6 <i>Pseudopoecilia fria</i>	Millonaria	32	82	17		5	120	Primaria
	7 <i>Poecilia gillii</i>	Millonaria				8	439		Primaria
Synbranchidae	8 <i>Symbranchus marmoratus</i>	Culebra			1	1		1	Primaria
Cichlidae	9 <i>Andinoacara blombergi</i>	Vieja	17	33	4	5	67	40	Primaria
	10 <i>Oreochromis niloticus</i>	Tilapia	2			35	14		Primaria
Mugilidae	11 <i>Dajaus monticola</i>	Linguiche					1	3	Secundaria
	12 <i>Dormitator latifrons</i>	Chame	12	4		3			Secundaria
Eleotridae	13 <i>Eleotris pictus</i>	Mongolo	10	7	1	1			Secundaria
	14 <i>Gobiomorus maculatus</i>	Cagua	21	17	1	33			Secundaria
Gobiidae	15 <i>Sicydium rosenbergii</i>	Negrilo			5		1		Primaria
	16 <i>Awaous transandeanus</i>	Tibunga	4	2	1		3		Secundaria
Total			323	458	59	207	1160	372	

Se destaca la presencia de *Astyanax ruberrinus* (Eigenmman, 1913) que en 2012 presentó un registro constante a lo largo del todo el cauce. Esta especie tuvo un 21,57 % de la abundancia total de peces registrada en el primer estudio, pero pasó a estar ausente en 2017.

La variación en la composición de las especies secundarias es un patrón que puede interpretarse como normal (Fig. 2) por la posibilidad que tienen de acceder al mar. Esta

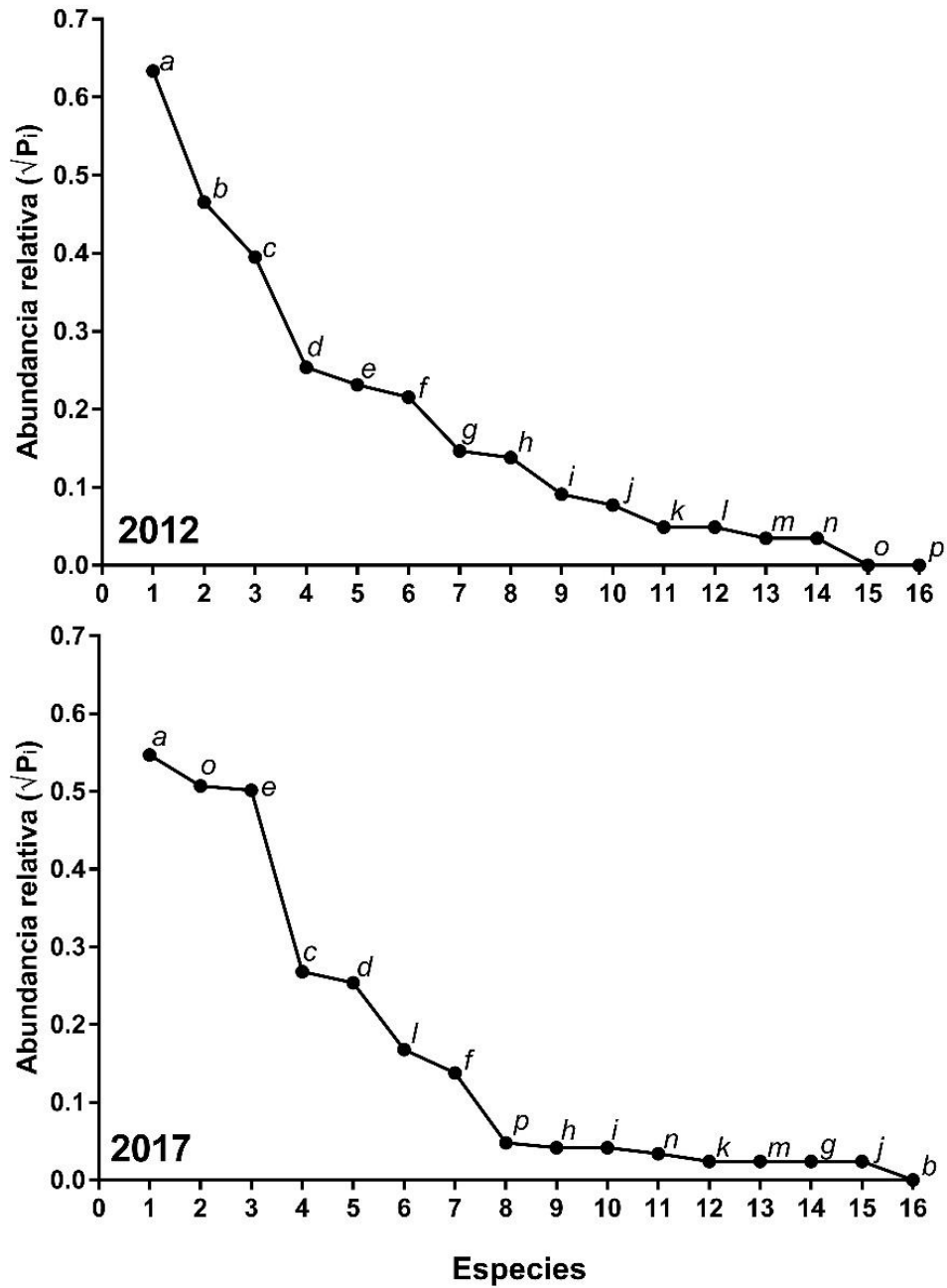
propiedad les permite tener contacto con comunidades de otros ríos e incluso de otras regiones. Las especies secundarias del río Atacames tienen una amplia distribución a lo largo de la costa oriental de la cuenca del Pacífico y la distribución de algunas de ellas (*Dajaus monticola* Bancroft, 1834, *Dormitator latifrons* Richardson, 1844, *Eleotris pictus* Kner, 1863 y *Gobiomorus maculatus* Günther, 1859) llega hasta California (Fricke *et al.*, 2020). En el caso de las especies primarias, durante el 2012, se pudo registrar la presencia de *A. ruberrimus* y *Pseudopoecilia fria* Eigenmann y Henn, 1914 a lo largo de todo el cauce, de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) exclusivamente en la zona baja y la ausencia total de *Poecilia gillii* Kner, 1863 en toda la cuenca. Para el 2017 se registró a *P. gillii* como nueva especie en la región, lo que indica su carácter de especie introducida, cuya distribución original se limitaba a Centroamérica (Froese y Pauly, 2019). Por otra parte, la especie nativa *P. fria* está restringida casi exclusivamente a la parte alta, pero también se encontró en la zona media del río y solamente se registró entre las represas, conviviendo junto a *P. gillii*, con abundancias bajas (Fig. 2). La especie *O. niloticus* amplió su distribución a la zona media. Se aprecia también un aumento en la abundancia de *Rhoadsia minor* Eigenmann y Henn, 1914, *Eretmobrycon ecuadorensis* Román-Valencia, Ruiz-C., Taphorn B., Jiménez-Prado y García-Alzate, 2015 y *A. blombergi* Wijkamark, Kullander y Barriga, 2012 en la zona alta, así como una disminución de su presencia en la zona baja (Fig. 2).

Figura 2. Abundancia relativa de las comunidades de peces en el río Atacames. *R.m.* = *Rhoadsia minor*; *E.e.* = *Eretmobrycon ecuadorensis*; *A.r.* = *Astyanax ruberrimus*; *T.t.* = *Trichomyterus taenia*; *St.m.* = *Sternopygus macrurus*; *P.f.* = *Pseudopoecilia fria*; *P.g.* = *Poecilia gillii*; *Sy.m.* = *Symbranchus marmoratus*; *An.b.* = *Andinoacara blomeri*; *O.n.* = *Oreochromis niloticus*; *D.m.* = *Dajaus monticola*; *D.l.* = *Dormitator latifrons*; *E.p.* = *Eleotris pictus*; *G.m.* = *Gobiomorus maculatus*; *S.r.* = *Sicydium rosenbergii*; *Aw.t.* = *Awaous transandeanus*.



Los rangos de abundancia confirman los cambios en la composición de las especies (Fig. 3). En 2012 la ictiofauna estaba dominada por *E. ecuadorensis*, siendo *A. ruberrimus* la segunda más abundante y *P. fria* la tercera. Para el 2017, aunque *E. ecuadorensis* siguió dominando, su abundancia relativa fue menor, *A. ruberrimus* no se capturó y se registró otra especie introducida (*P. gillii*) como la segunda más abundante. En este año se evidenció además una fuerte disminución en la abundancia de *P. fria*, que descendió a la cuarta posición.

Figura 3. Rangos de abundancia relativa entre muestreos de 2012 y 2017. El eje horizontal corresponde a las especies organizadas desde la más abundante a las ausentes de izquierda a derecha.; a = *Eretmobycon ecuadorensis*; b = *Astyanax ruberrimus*; c = *Pseudopoecilia fria*; d = *Andinoacara blombergi*; e = *Rhoadsia minor*; f = *Gobiomorus maculatus*; g = *Eleotris pictus*; h = *Dormitator latifrons*; i = *Awaous transandeanus*; j = *Sicydium rosenbergii*; k = *Trichomyterus taenia*; l = *Oreochromis niloticus*; m = *Sternopygus macrurus*; n = *Symbranchus marmoratus*; o = *Poecilia gillii*; p = *Dajaus monticola*.



El análisis de correspondencia canónica (ACC) indica que en 2012 los parámetros físico-químicos tuvieron cierta estabilidad a lo largo del cauce, es decir, fueron relativamente homogéneos entre las diferentes zonas del río (Fig. 4a), y la abundancia de las especies estuvo caracterizada por *Sternopygus macrurus* Bloch y Schneider, 1801, *Trichomyterus taenia* Kner, 1863, *Symbranchus marmoratus* Bloch, 1795, *Sicydium rosenbergii* Boulenger, 1899 y *P. fria* en áreas con mayor concentración de oxígeno disuelto (8,5-9,9 mg/l) y pH alto (8,2-8,8), lo que corresponde a las zonas alta y media. Por otra parte, *R. minor* se encontró en sitios con mayor temperatura y *O. niloticus* en lugares con valores altos de dureza (4,3-4,9 mg/l), fosfatos (2,2-2,9 mg/l) y nitritos (0,05-0,09 mg/l), que corresponden a la zona baja. La presencia de las demás especies (*E. ecuadorensis*, *R. minor* y *A. blonbergii*) no estuvo determinada por las condiciones ambientales en las diferentes zonas del río, y su presencia fue constante a todo lo largo el cauce. No obstante, en 2017 las condiciones ambientales presentaron mayor heterogeneidad a lo largo de las diferentes zonas del río (Fig. 4b): *S. macrururs*, *T. taenia*, *S. marmoratus* y *P. fria* se encontraron en áreas con pH más alto (8,1-8,3) hacia la zona alta, *S. rosenbergii* ocupó ambientes con mayor concentración de oxígeno disuelto (7,7-8,6 mg/l) en la zona media y *O. niloticus* tuvo su mayor presencia en sitios con mayor carga de fosfatos (1,2-1,5 mg/l) en la zona baja.

DISCUSIÓN

Es difícil demostrar la extinción local de *A. ruberrimus* para el año 2017 sin datos específicos; sin embargo, existen factores que podrían estar relacionados con procesos de extinción en peces de agua dulce al afectar sus características biológicas. Uno de estos factores es la interrupción o la modificación del canal del río, lo que afecta directamente a las especies migratorias y causa el aislamiento entre poblaciones, con un aumento en el riesgo de su extinción local (Shields *et al.*, 1994; Angermeier 1998). Es poco lo que se conoce sobre la biología de *A. ruberrimus* en estos ríos, pero se observó una subienda a mediados de julio de 2012 (Jiménez-Prado, 2012b), en la cual los individuos adultos no lograron superar la barrera establecida por la primera represa. Si se consideran estudios realizados en especies afines, en las que los periodos reproductivos coinciden con la época de lluvias (Mora *et al.*, 1997; Loaiza-Santana *et al.*, 2018) y las migraciones ascendentes de los individuos adultos son una respuesta reproductiva (Menezes y Vazzoler, 1992) o una forma de dispersión de huevos y larvas (Mazzoni *et al.*, 2004), es factible pensar que la barrera impuesta por la primera represa podría ser una posible causa de extinción de la especie a nivel local (De la Vega-Salazar *et al.*, 2003).

Por otro lado, la introducción de la tilapia *O. niloticus* se produjo a partir de la década de los noventa, cuando se inició el desarrollo de piscicultura de la especie en piscinas construidas como una alternativa a las piscícolas camaroneras afectadas por la enfermedad de la mancha blanca (Schwarz, 2005). Con respecto a la introducción de *P. gillii*, no se tiene claridad sobre su origen, pero posiblemente esté relacionado con la liberación de peces ornamentales. Su presencia actual en aguas fluviales posiblemente contribuye a ejercer presión sobre las especies locales. Al parecer la aparición de *P. gillii*, que fue posterior al 2012, está generando cambios sobre la especie nativa *P. fria*, incluso de tipo morfológico, como la disminución del tamaño del cuerpo y el desplazamiento anterior de su aleta pectoral (Jiménez-Prado *et al.*, 2020).

Es importante comprender que muchas especies introducidas en un nuevo hábitat no logran establecer una población estable (Williamson y Fitter, 1996), pues su éxito como invasoras depende de superar al menos tres etapas (Deacon y Magurran, 2016): transporte (posibilidad de llegar a un lugar nuevo), establecimiento (capacidad para adaptarse al nuevo lugar, incluyendo la capacidad reproductiva) y movilización (capacidad de dispersarse a lo largo de nuevas áreas). En este sentido, para facilitar su establecimiento,

las especies que llegan a un nuevo hábitat tienden a asociarse con una especie local cuando existe un "proyecto conjunto" (por ejemplo, buscar comida, explorar el entorno o evitar depredadores), lo que en principio brinda beneficio a las dos especies (Leimar y Hammerstein, 2010). Originalmente, la especie introducida *P. gillii* debió encontrarse en bajas densidades, por lo que una asociación heteroespecífica pudo haber mejorado sus condiciones de supervivencia (Stephen y Sutherland, 1999). En el río Atacames, esta asociación se ha podido evidenciar en el único lugar con registro de las dos especies viviendo juntas, que corresponde a la zona comprendida entre las dos represas. Sin embargo, por debajo e inmediatamente por encima de ellas solo habita *P. gilli*, dejando la presencia de *P. fria* restringida solo a la zona alta del río.

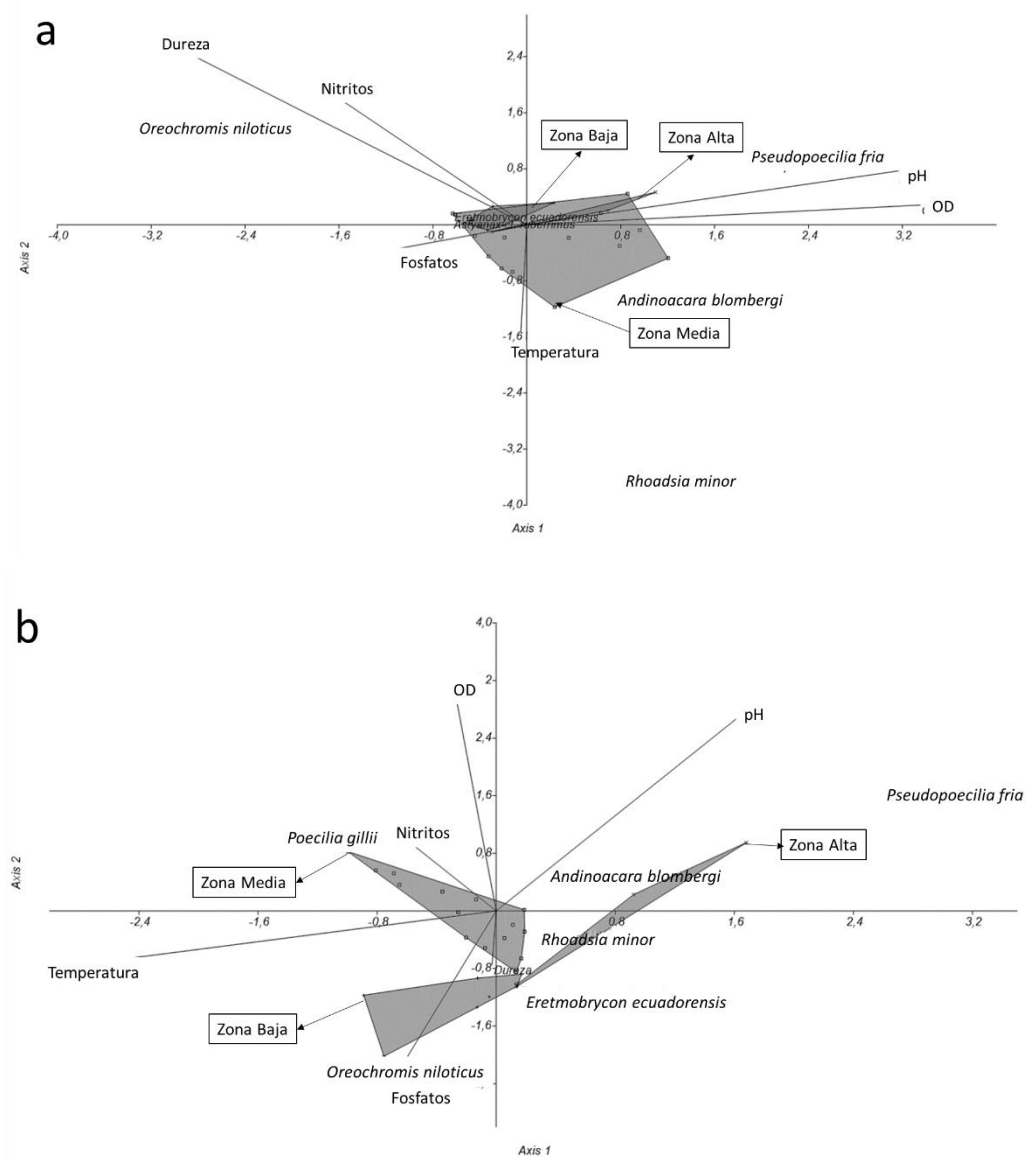
Los cambios en la distribución altitudinal de las especies fluviales, generados por la presencia de especies introducidas, se han reportado en otros lugares similares. En el Perú, en la cuenca baja del Río Grande, región costera de Ica, la presencia de *Poecilia reticulata* y *O. niloticus* es exclusiva de la zona baja del río, segregando a otras especies a lo largo de los 10 primeros kilómetros del cauce (Ortega *et al.*, 2007).

El cambio en *Rhoadsia minor* para el presente estudio, que pasó de ser la quinta especie más abundante en 2012 a ser la tercera en 2017, posiblemente se deba a que su dieta herbívora exclusiva podría favorecer su desarrollo. Esto ocurriría no solo por cambios ambientales (como el incremento de la materia orgánica de origen antropogénico en la zona de estudio) en 2017, sino también por las modificaciones provocadas por *O. niloticus*, la cual también incrementó su abundancia en el segundo periodo del estudio debido, entre otros factores, a la mayor cantidad de fosfatos. Al respecto, se ha comprobado que *O. niloticus* modifica los regímenes de nutrientes al aumentar la disponibilidad de nitrógeno y fósforo a través de la excreción, lo cual promueve el crecimiento de algas y contribuye a la eutrofización del agua (Figueredo y Giani, 2005). Los peces omnívoros y exóticos, como la tilapia, pueden también afectar la producción primaria (Simon y Townsend, 2003) e incluso el intercambio con ecosistemas vecinos (Baxter *et al.*, 2004); además, producen bioturbación debido a la excreción, afectan el acceso a la luz y la disponibilidad de nutrientes para otros organismos (Parkos *et al.*, 2003; Simon y Townsend, 2003) y pueden ser vectores de enfermedades (Castro *et al.*, 2014).

Aunque las especies introducidas son una amenaza para la biodiversidad nativa (Tittensor, *et al.*, 2014; Bellard *et al.*, 2016), es aún discutible el grado y la magnitud de sus efectos

en casos de desplazamiento competitivo (Thomas, 2013; Hulme, *et al.*, 2015). Sin embargo, es evidente que en el río Atacames se han presentado cambios en la diversidad y distribución de las comunidades de peces a lo largo del gradiente altitudinal en el transcurso de seis años con la presencia de dos especies introducidas.

Figura 4. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) donde se muestra la relación entre comunidades de peces, variables físico-químicas y zonas del río (alta, media y baja). **a.** Para el 2012; **b.** Para el 2017.



REFERENCIAS

- Angermeier PL, Winston MR. Local vs. Regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology*. 1998;79:911-927. Doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0911:LVRIOJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0911:LVRIOJ]2.0.CO;2)
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GO, Swartz B, Quental TB. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*. 2011;471:51-57. Doi: <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Baxter CV, Fausch KD, Murakami M, Chapman PL. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*. 2004;85:2656-2663. Doi: <https://doi.org/10.1890/04-138>
- Bellard C, Cassey P, Blackburn TM. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol Lett*. 2016;12:20150623. Doi: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Naeem S, *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. 2012;486(7401):59-67. Doi: <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale BJ, Gonzalez A, Allington GR y Loreau M. Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. *Biol Conser*. 2017;219:175-183. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.021>
- Castro T, Pena C, y Mateo E. Primer reporte de enfermedades virales en la Trucha arco Iris *Oncorhynchus mykiss* en el Perú. *The Biologist*. 2014;12(1):67-75.
- Chiarucci A, Bacaro G, Scheiner SM. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366:2426-2437. Doi: <http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0065>.
- De la Vega-Salazar MY, Ávila-Luna E y Macías-García C. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodivers Conserv*. 2003;12:2043-2056. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1024155731112>
- Deacon A, Magurran AE. How behaviour contributes to the success of an invasive Poeciliid Fish: The Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*) as a model species. In: Weis, J. S. y Sol, D. (eds) *Biological invasions and animal behavior*. Cambridge: University Press. 2016; p.266-290. Doi: <https://doi.org/10.1017/CBO9781139939492.016>

- Figueredo CC, Giani A. Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and the phytoplanktonic community of the Furnas reservoir (Brazil). *Freshw Biol.* 2005;50:1391-1403. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01407.x>
- Fricke R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds). Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references. 2020. Disponible en: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> Citado: 30 Abr 2020.
- Froese R, Pauly D. FishBase. World Wide Web electronic publication [*Poecilia gillii*]. 2019. Disponible en: <http://www.fishbase.org/summary/Poecilia-gillii.html>. Citado: 27 Ago 2020.
- Glodek GS. The freshwater fishes of western Ecuador (Master's Thesis). Illinois: Northern Illinois University; 1978. 415 p.
- González A, Cardinale BJ, Allington GR, Byrnes EJ, Brown DG, D. Hooper, *et al.* Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology.* 2016;97:1949-1960. Doi: <https://doi.org/10.1890/15-1759.1>
- Gubiani E, Ruaro E, Ribeiro V, Algeri-Eichelberger, A, Bogoni R, Dorigon-Lira A, *et al.* Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia.* 2018;817(1):57-69. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3617-9>
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Wardle DA. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr.* 2005;75(1):3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hulme PE, Pauchard A, Pyšek P, Vilá M, Alba C, Blackburn T, *et al.* Challenging the view that invasive non-native plants are not a significant threat to the floristic diversity of Great Britain. *Proc Natl Acad Sci. USA.* 2015;112(23):E2988–E2989. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1506517112>
- Jiménez-Prado P, Aguirre W, Laaz-Moncayo E, Navarrete-Amaya R, Nugra-Salazar F, Rebolledo-Monsalve E, *et al.* Guía de peces para aguas continentales en la vertiente occidental del Ecuador. Esmeraldas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Sede Esmeraldas; Universidad del Azuay, Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales; 2015. 416 p.

- Jiménez-Prado P. Contaminación del río Atacames y su impacto en la comunidad de peces. Anuario de Investigación y Desarrollo. Centro de Investigación y Desarrollo de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas. 2012a;14-27.
- Jiménez-Prado P. Octubre. Un vistazo general a la cuenca del río Atacames. Revista Gestión Ambiental de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, PUCESE. 2012b;3(7):12-17.
- Jiménez-Prado P, Vásquez F, Rodríguez-Olarte D, Taphorn D. Efectos de la especie invasora *Poecilia gillii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) sobre *Pseudopoecilia fria* en ríos costeros de la región del Chocó, Ecuador. Rev Biol Trop. 2020;68(1):122-138. Doi: <https://doi.org/10.15517/RBT.V68I1.36000>
- Kuczynski L, Côte J, Toussaint A, Brosse S, Buisson L, Grenouillet G. Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity, in historical and contemporary European freshwater fish faunas. Ecography. 2018;41:1-10. Doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.03611>
- Leimar O, Hammerstein P. Cooperation for direct fitness benefits. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2010;365:2619-2626. Doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0116>
- Loaiza-Santana A, Londoño-Velásquez J, Jiménez-Segura F. Fecundidad de las especies de peces más abundantes en el área de influencia de los embalses en cascada Porce II y Porce III, Antioquia, Colombia. Actual Biol. 2018;40(108):38-45. Doi: <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v40n108a04>
- Maldonado-Ocampo JA, Usma JA, Villa-Navarro FA, Ortega-Lara A, Prada-Pedrerros S, F. Jiménez L, *et al.* Peces Dulceacuícolas del Chóco Biogeográfico de Colombia. Bogotá: WWF Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad del Tolima, Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca, Pontificia Universidad Javeriana; 2012. 400 p.
- Mazzoni R, Schubart SA, Iglesias-Ríos R. Longitudinal segregation of *Astyanax janairensis* in Río Ubatiba: a Neotropical stream of south-east Brazil. Ecol Freshwater Fish. 2004;13:231-234. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2004.00062.x>
- Menezes NA, Vazzoler AE. Reproductive Characteristics of Characiformes. In: Hamlett W.C. (eds) Reproductive Biology of South American Vertebrates. Springer, New York, NY. 1992. Doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2866-0_4

- Molinero, J. Seasonality and composition of benthic coarse particulate organic matter in two coastal tropical streams with different land uses. *Hydrobiologia*. 2019;838:29-43. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10750-019-03974-8>
- Molinero J, Barrado M, Guijarro M, Ortiz M, Carnicer O, Zuazagoitia D. The Teaone River: a snapshot of a tropical river from the coastal region of Ecuador. *Limnetica*, 2019;38(2):587-605. Doi: <https://doi.org/10.23818/limn.38.34>
- Mora JM, Cabrera P, Alvarado-Bogantes W. Crecimiento y maduración sexual de *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae) en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica. *Rev Biol Trop*. 1997;45:855–859.
- Myers GS. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr Dierk* 1949;28:315-322.
- Ortega H, Guerra H, Ramirez R. The introduction of nonnative fishes into freshwater systems of Peru. en: Bert, T.M. (ed). *Ecological and genetic implications of aquaculture activities*. Springer. Dordrecht, Netherlands; 2007. p 247-278. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6148-6_14
- Parkos JJ, Santucci VJ, Wahl DH. Effects of adult common carp (*Cyprinus carpio*) on multiple trophic levels in shallow mesocosms. *Can J Fish Aquat Sci*. 2003;60:182-192. <https://doi.org/10.1139/f03-011>
- Sax DF, Gaines SD. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends Ecol Evol*. 2003;18:561-566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Schwarz, L. Visión general del sector acuícola nacional - Ecuador. National Aquaculture Sector Overview. Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO. 2005. Disponible en: http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_ecuador/es. Citado: 27 Ago 2020.
- Shields FD, Knight S, Cooper CM. Effects of channel incision on base flow stream habitats and fishes. *Environ Manage*. 1994;18:43-57. <https://doi.org/10.1007/BF02393749>
- Simon KS, Townsend CR. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshw Biol*. 2003;48:982-994. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01069.x>

- Stephens PA, Sutherland WJ. Consequences of the Allee effect for behavior, ecology and conservation. *Trends Ecol Evo.* 1999;14(10):401-405. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01684-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01684-5)
- Strahler AN. Quantitative Analysis of Watershed Geomorphology. *American Geophysical Union Transactions.* 1957;38:913-920. <http://dx.doi.org/10.1029/TR038i006p00913>.
- Thomas CD. The Anthropocene could raise biological diversity. *Nature.* 2013;502:7. <https://doi.org/10.1038/502007a>
- Tittensor D, Walpole M, Hill S, Boyce D, Britten G, Burgess NN, Tittensor M, *et al.* A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science.* 2014;346:241-244. <https://doi.org/10.1126/science.1257484>
- Williamson MH, Fitter A. The varying success of invaders. *Ecology.* 1996;77:1661-1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>

Capítulo 2

Jiménez-Prado, P., F. Vásquez, D. Rodríguez y D. Taphorn. (2020). Efectos de la especie invasora *Poecilia gillii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) sobre *Pseudopoecilia fria* en de los ríos costeros de la región del Chocó, Ecuador. *Revista de Biología Tropical*. 68(1)122-138.

Doi: <http://dx.doi.org/10.15517/RBT.V68I1.36000>

<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/36000/41225>

**EFECTOS DE LA ESPECIE INVASORA *Poecilia Gillii*
(CYPRINODONTIFORMES: POECILIIDAE) SOBRE *PSEUDOPOECILIA
FRIA* EN RÍOS COSTEROS DE LA REGIÓN DEL CHOCÓ EN ECUADOR**

**Effects of the invasive species *Poecilia gillii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) on
Pseudopoecilia fria in coastal rivers of the Choco region of Ecuador**

RESUMEN

Una de las causas que aportan a la disminución de la biodiversidad es la introducción de especies exóticas que muchas veces terminan siendo invasoras, y por lo tanto terminan compitiendo con especies locales. Esta competencia no siempre es equitativa ya que las especies invasoras comúnmente cuentan con ventajas adaptativas que le otorgan beneficios ante las especies locales. Este estudio realizado en microcuencas del noroccidente del Ecuador identifica los efectos de la reciente presencia de *Poecilia gillii* sobre la especie nativa *Pseudopoecilia fria*; mediante un análisis poblacional (distribución longitudinal, parámetros de crecimiento y morfometría). Los resultados muestran un desplazamiento de *P. fria* hacia la parte alta del río, un aceleramiento en su crecimiento y por lo tanto una madurez anticipada con la consecuente disminución del tamaño corporal y finalmente un cambio en el alto del cuerpo con deslizamiento posterior de la aleta pectoral.

Palabras clave: especie invasora, Pacífico, impacto.

ABSTRACT

One of the causes contributing to the decrease of biodiversity is the introduction of exotic species that often end up being invasive, and end up competing with local species. This competition is not always "fair" since invaders commonly have adaptive advantages that give them an advantage over local species. This study was carried out in small watersheds in northwestern Ecuador and identifies the effects of the recent introduction of *P. gillii* on the native species *P. fria*; using population analysis (longitudinal distribution, growth parameters and morphometry). The results show a displacement of *P. fria* towards the upper part of the river, acceleration in its growth and therefore an earlier sexual maturity with a consequent decrease in body size and finally a change in body depth with posterior displacement of the pectoral fin.

Key words: invasive species, Pacific, impact.

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies invasoras puede producir efectos negativos que pueden ir desde la reducción de la diversidad de especies nativas, la alteración del hábitat, la hibridación, la competencia, la depredación y el parasitismo, la aparición de cambios en la estructura de las redes alimenticias comunitarias, el ciclo de nutrientes y, en consecuencia, cambios en el funcionamiento del ecosistema invadido (Gubiani et al., 2018). Sin embargo, la mayoría de las especies introducidas en un nuevo hábitat no logran establecer una población estable (Williamson & Fitter, 1996), pues su éxito como invasoras depende de superar al menos tres etapas (Deacon & Magurran, 2016): transporte (posibilidad de llegar a un lugar nuevo), establecimiento (capacidad para adaptarse al nuevo lugar, incluyendo la capacidad reproductiva), y dispersión (capacidad de dispersarse a lo largo de nuevas áreas).

Las características biológicas que facilitan la colonización de nuevos hábitats, como en el caso de ciertas especies del género *Poecilia*, son la ovoviviparidad (Courtenay & Meffe, 1989), el cuidado parental (Magurran, Seghers, Carvalho, & Shaw, 1992) y la formación de cardúmenes (Camacho-Cervantes, García, Ojanguren, & Magurran, 2014a; Camacho-Cervantes, Ojanguren, Deacon, Ramnarine, & Magurran, 2014b); además, por ejemplo, las hembras de *P. reticulata* tiene la capacidad de almacenar esperma hasta por 10 meses (López-Sepulcre, Gordon, Paterson, Bentzen, & Reznick, 2013), lo que le permite a una hembra, por si misma, colonizar una nueva localidad, y fundar una población estable (Deacon, Ramnarine, & Magurran, 2011; Deacon & Magurran, 2016). Algunos autores (Meyer, Salzburger, & Scharl, 2006; Lampert & Scharl, 2008) reportan la hibridización entre especies emparentadas de *Poecilia*, lo que a su vez podría incrementar el riesgo de extinción para las especies locales (Magalhães & Jacobi, 2017). Se ha demostrado que los poeciliidos han sido la causa de la disminución en las poblaciones de algunos cyprínidos endémicos de Norteamérica (Magurran, 2009). Los efectos negativos de algunas especies de *Poecilia* como organismo invasor, van desde la competencia por los alimentos hasta el acoso sexual a las hembras de otras especies por parte de los machos (Valero, Macías-García, & Magurran, 2008). Aunque, específicamente sobre *P. gillii*, se conoce poco, se sabe que no solo es una de las especies más abundantes en ríos de Centro América (Bussing, 1998; Rodríguez-Pérez & Contreras, 2012), sino también que se trata de una especie euritrópica de alta tolerancia

(Barquero-González, Mora-Vargas, Valerio-Vargas, & Ulloa-Rojas, 2018), estenofágica, especializada en consumo de algas filamentosas y microalgas, con escaso consumo de componente animal (Morales & García-Alzate, 2016), incluso con adaptación y poca sensibilidad a condiciones de contaminación por pesticidas (Mena et al., 2014).

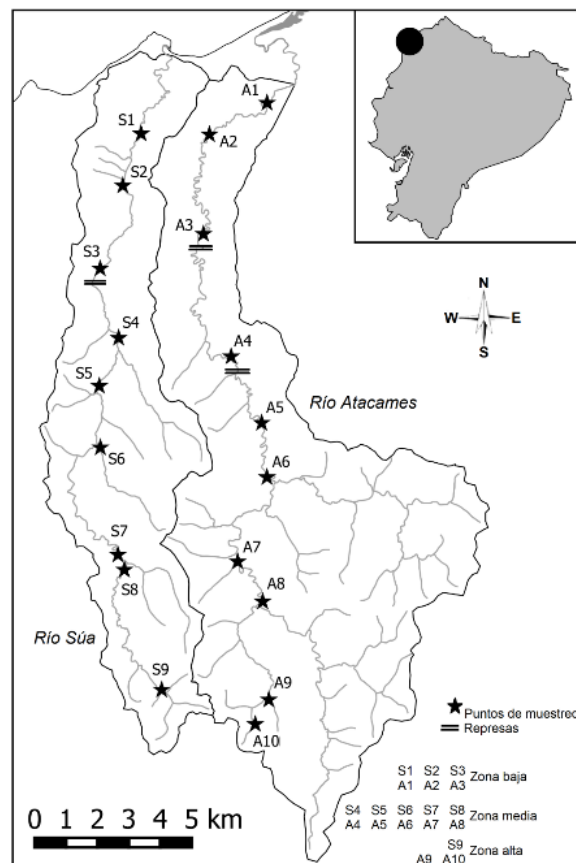
La distribución natural de *P. gillii* (Kner 1863) en Centroamérica, en su vertiente atlántica va desde Guatemala hasta Colombia y en su vertiente Pacífica va desde Guatemala hasta Panamá (Froese & Pauly, 2018); pero al igual que algunos pecílidos utilizados para el control de plagas y/o para la acuariofilia, se distribuyen también en localidades muy lejanas a su origen, como es el caso incluso de las islas Fiyi o en Oahu en Hawái (registros del University of Michigan Museum of Zoology, 2018).

Un registro de la introducción de ésta especie se ha dado recientemente en el río Atacames, noroccidente de Ecuador, donde hasta el año 2012, solo habitaba *P. fria* (Jiménez-Prado, 2012). Ante la presencia actual de *P. gillii* en el río Atacames, el presente trabajo analiza sus características poblacionales y morfológicas, cuáles son los efectos que esta especie está generando en la especie nativa *P. fría* y si existe alguna evidencia de hibridación. La combinación de los datos en la relación talla peso, valores de crecimiento-edad y forma del cuerpo aportan con información nueva sobre el efecto que produce la introducción de especies. Se trata de testar la hipótesis de que la competencia entre *P. gillii* y *P. fria* podría ocasionar desplazamiento altitudinal (Cucherousset & Olden, 2011) y cambios en la forma del cuerpo en la población nativa (Bourke, Magnan, & Rodriguez, 1999; Latta, Bakelar, Knapp, & Pfrender, 2007; Fisk, Latta, Knapp, & Pfrender, 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

La región noroccidental ecuatoriana presenta características de alta precipitación y montañas bajas que permiten la formación de pequeñas cuencas hidrográficas que mantienen corrientes permanentes durante todo el año y que drenan hacia el océano Pacífico, como son las de los ríos contiguos de Atacames y Súa, (Fig 1). El origen de estos ríos presenta altitudes no mayores a los 200 msnm, una extensión del cauce cercana a los 40 km y un área de drenaje con alrededor de los 300 km². Estas cuencas son caracterizadas por la presencia de pastos y cultivos en un 79.5 %, zona urbana un 3.2 y parches de bosque natural intervenido en un 17.3 %. El área de estudio se caracteriza por tener un verano, que va de julio a diciembre, con precipitaciones esporádicas y escasas (132 mm) y temperatura ambiental promedio de 25.2 °C (mínima = 20.0; máxima = 38.0); mientras que en el invierno las lluvias son esporádicas pero abundantes (459.6 mm) y la temperatura promedio alcanza los 27.1 °C (mínima = 21.0; máxima = 37.0). En los dos ríos existen presas ubicadas en la parte media del cauce y que constituyen una barrera artificial entre las diferentes zonas de los ríos.

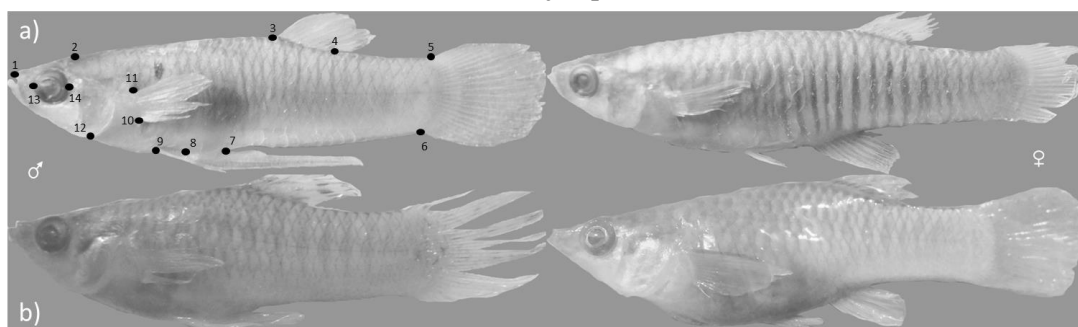
Figura 1. Área de estudio con localidades de muestreo, separación por zonas de estudio y presencia de presas.



Los ríos Atacames y Súa están sujetos a condiciones ambientales semejantes, por lo que los parámetros poblacionales de *P. fria* del río Súa pueden servir como referencia para identificar los cambios en los parámetros poblacionales de *P. fria* del río Atacames, en presencia de *P. gillii*. Con base en lo anterior, desde julio de 2016 a junio de 2017 se realizaron muestreos bimensuales a lo largo de los ríos Atacames, en 10 localidades distribuidas más o menos de forma equitativa a lo largo del cauce principal y Súa nueve localidades distribuidas más o menos de forma equitativa a lo largo del cauce principal (Fig. 1). Para cada localidad de muestreo se levantó información físico-química del agua *in situ*: temperatura, pH, conductividad, oxígeno disuelto, (con sensor multiparamétrico Hanna HI9829), turbidez, sólidos en suspensión dureza, amonio, nitratos y fosfatos (con colorímetro Hach DR900). La recolección de peces se la hizo a pie con una red de arrastre (6 m de largo x 1.20 m de ancho y 3 mm de distancia entre nudo), con un esfuerzo de captura acumulado (CPUE) estandarizado a 60 m² y dos hombres por cada localidad de muestreo. Como el hábitat natural de *P. gillii* y *P. fria* es bentopelágico en vados y sus orillas, el arrastre garantizó la colecta sino de todo, de la gran mayoría de individuos que habitaban en esa unidad de muestreo.

En el río Atacames *P. gillii* presenta patrones de coloración propios de *P. fria* (Fig. 2), lo cual sugirió inicialmente una posible hibridación, para comprobar o descartar este supuesto se implementó un análisis por morfometría geométrica para identificar y cuantificar la variación en la forma del cuerpo, entre las especies y entre los ríos, a través de representaciones visuales de las diferencias de forma corporales (Toro, Manríquez, & Sauzo, 2010) y así valorar cuan cercanas o diferentes eran; es decir, si existía o no evidencia de hibridación.

Figura 2. *Pseudopoecilia fria* (a) y *Poecilia gillii* (b). Izquierda: machos, derecha: hembras. El primer ejemplar muestra los hitos empleados en el análisis de morfometría geométrica para todos los ejemplares.



Análisis de los datos: para diferenciar la dinámica ambiental a lo largo del gradiente altitudinal en los dos ríos, las localidades de muestreo fueron agrupadas según sus características geomorfológicas y altura sobre el nivel del mar, lo que permitió dividir los cauces en tres zonas: alta, media y baja (Tabla 1). Se analiza entonces la distribución de las especies, a lo largo de las tres zonas de ambos ríos, para evaluar su abundancia relativa.

Parámetros ambientales: con la finalidad de comparar los parámetros ambientales entre los ríos, luego de comprobar los supuestos de normalidad y homocedasticidad y con un 95 % de confianza, se aplicó inicialmente a una t de student y luego un ANOVA para las zonas (alta, media y baja) en y entre los ríos. El ordenamiento de los diferentes parámetros en los dos ríos se realizó mediante un análisis de componentes principales (ACP); y finalmente para agruparlos por su similaridad, se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos con el método Ward y distancias con correlación de Pearson a partir de medidas de similitud (1-S) y variables estandarizadas (Balzarini et al., 2008).

Para la distribución y los parámetros de crecimiento de los peces: se analiza la distribución espacial y la abundancia relativa de las dos especies a lo largo del gradiente altitudinal (zonas alta, media y baja), en los dos ríos. Por otro lado, con el total de los organismos colectados en cada río y con la finalidad de obtener valores descriptivos sobre la edad de los peces, se calculó los parámetros de crecimiento (K) y de longitud teórica asintótica (L_{∞}); estos fueron obtenidos con el método Elefan I (Pauly & David, 1981), que se basa en el desplazamiento modal de secuencias temporales de datos de longitud y que permiten elaborar la curva de crecimiento de von Bertalanffy (Sparre & Venema, 1992): $L_t = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})$. Según esta expresión los peces crecen en promedio, hacia la longitud asintótica (L_{∞}), a una tasa de crecimiento (K) y en un tiempo (t). La edad teórica al nacimiento (t_0) fue calculada a través de la fórmula empírica: $\log(-t_0) = -0.3922 - 0.2752 \log L_{\infty} - 1.038 \log k$ (Pauly, 1979).

Para calcular el coeficiente de mortalidad natural (M) se utilizó la fórmula empírica: $\ln(M) = -0.0066 - 0.279 \log_{10} L_{\infty} + 0.6543 \log_{10} K + 0.4634 \log_{10} T$ (Pauly, 1983); para lo cual se requiere los parámetros de crecimiento (L_{∞} y k) y la temperatura media (°C) del ambiente en que las especies viven (para este estudio se empleó el valor de 25.7 °C, que es la temperatura anual promedio del agua en estos ríos). Finalmente, el índice de rendimiento del crecimiento (ϕ') que se calculó según la ecuación: $(\phi') = \log_{10} k + 2 \log_{10}$

L_{∞} (Pauly & Munro, 1984). Este índice permite entender cuán diferentes son las curvas de crecimiento entre *P. fria* (en los ríos Atacames y Súa) y *P. gillii*.

Tabla 1. Parámetros geomorfológicos y físico-químicos de los ríos Atacames y Súa divididos en tres zonas: Alta, Media y Baja. Medidas con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). Los datos de geomorfología están basados en Montaña (2018). * muestra diferencias significativas entre ríos ($P < 0.05$)

Río	Zona	Geomorfología				Físico-química										
		Drenaje (km ²)	Bosque (%)	Pendiente (m m-1)	FCU (W m-1)	Valor	pH	Temperatura (°C)	CD* (µS)	OD (%)	Turbidez (FAU)	STS (mg/l)	Dureza (mg/l)	Amonio* (mg/l)	Nitrato* (mg/l)	Fosfato* (mg/l)
Atacames ^a	Alta ^a	2.65	44.65	0.0185	0.00063	Media	8.15	24.00	551.92	95.61	7.25	6.38	3.56	0.04	0.18	0.8
						D.E.	0.17	0.64	118.53	10.56	5.38	4.18	1.41	0.03	0.14	0.2
						Mín	7.91	22.50	383	79	1	0	1.43	0	0.03	0.5
						Máx	8.43	28.00	737	114	19	16	6.46	0.08	0.45	1.17
	Media ^b	61.06	43.14	0.0015	0.00060	Media	8.1	27.04	584.27	99.69	16.42	15.67	3.03	0.04	0.06	1.04
						D.E.	0.22	1.17	144.77	14.84	24.66	24.01	1.44	0.05	0.09	0.28
						Mín	7.66	22.50	342	74	0	0	0.47	0	0	0.47
						Máx	8.51	34.00	785	132.43	99	97	6.24	0.28	0.32	1.5
	Baja ^c	111.80	35.83	0.0009	0.00116	Media	7.83	27.16	695.44	75.22	12	15.19	3.31	0.03	0.03	1.48
						D.E.	0.2	1.27	134.71	9.89	6.4	19.4	1.83	0.03	0.03	0.26
						Mín	7.51	24.00	452	62	3	1	0.38	0	0	0.87
						Máx	8.2	31.50	947	92.76	25	88	7.58	0.11	0.11	1.91
Alta ^a	3.50	37.30	0.0073	0.00055	Media	7.96	24.19	494.5	86.68	4.83	4.67	1.78	0.02	0.13	0.5	
					D.E.	0.29	1.30	88.04	7.95	7.6	7.09	1.74	0.03	0.11	0.23	
					Mín	7.66	21.50	369	74	0	0	0.05	0	0	0.26	
					Máx	8.31	30.00	595	96.05	20	18	4.37	0.07	0.29	0.92	
Súa ^b	Media ^b	27.92	27.86	0.0046	0.00104	Media	8.15	25.75	651.83	94.57	6.62	6.68	2.8	0.02	0.02	0.76
						D.E.	0.25	0.87	164.37	15.93	5.4	6.02	2.1	0.01	0.08	0.34
						Mín	7.57	23.00	359	68	0	0	0.05	0	0	0.14
						Máx	8.56	34.00	1040	123.53	25	27	10.47	0.07	0.31	1.99
	Baja ^c	58.37	23.83	0.0017	0.00116	Media	7.94	26.21	844.28	83.9	16.69	16.25	3.34	0.02	0.02	0.83
						D.E.	0.19	0.92	215.02	12.09	29.46	28.28	2.01	0.02	0.03	0.35
						Mín	7.69	24.00	478	68	1	0	1.03	0.01	0	0.15
						Máx	8.47	28.50	1144	114.1	120	112	8.38	0.06	0.15	1.31

Para el análisis de la forma de los peces: Con la finalidad de garantizar la mayor variabilidad, se seleccionaron al azar especímenes colectados a lo largo de todas las zonas y en todos los periodos de muestreo, hasta lograr un n mínimo de 30 individuos; se analizaron finalmente 37 de *P. gillii*, 34 de *P. fria* del río Atacames y 61 de *P. fria* del río Súa. Se tomaron fotografías de cada individuo con una cámara digital (Nikon D5100 24MP), que generaron archivos tipo “TPS” en el programa tpsUtil (Tps_Utility. Rohlf, 2018a), donde se recogieron coordenadas bidimensionales para 14 puntos de referencia (hitos), digitalizados en cada espécimen mediante el programa tpsDig2 (Tps_Digitize. Rohlf, 2018b). Los 14 hitos analizados generaron un total de 24 variables numéricas, correspondientes a los ejes X y Y de cada hito analizado, menos cuatro que se elimina en el proceso (Fig. 2). Los datos obtenidos se alinearon a través de la superposición de Procrustes a través del programa “TpsRelw32” (Tps_Relative Warps. Rohlf, 2018c), de esta manera se elimina la variación relacionada con la rotación, la traslación y el tamaño. Mediante la técnica de “placa delgada” (Thompson, 1917), se crearon configuraciones de consenso para cada una de las formas entre especies.

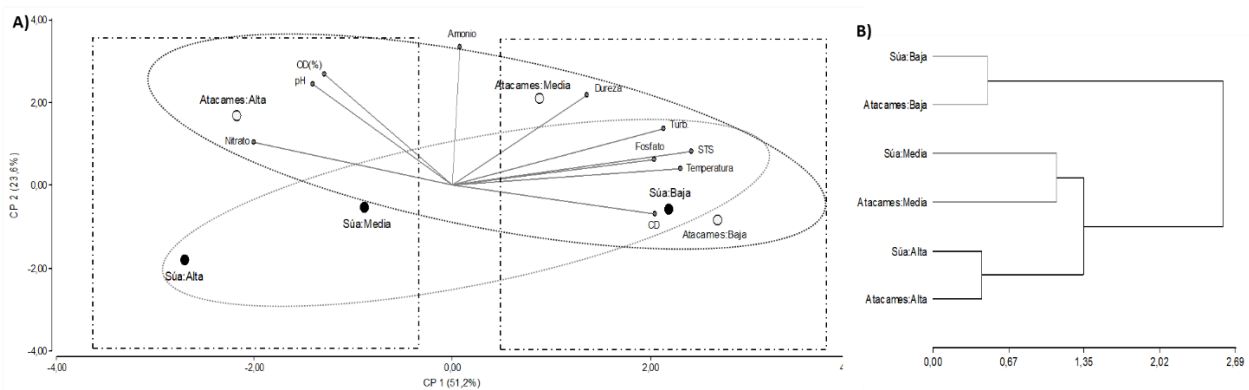
Para entender los principales patrones de divergencia en la forma pura del cuerpo entre muestras se aplicó un análisis de variables canónicas (AVC) mediante el programa MorphoJ 2.0 (Klingenberg, 2011). Este análisis se empleó inicialmente para encontrar las características de forma que mejor distinguen a los grupos predefinidos de especímenes (*P. gillii*-*P. fria* del río Atacames y *P. fria* del río Súa). Por la heterogeneidad en el tamaño, entre las muestras, los datos de la forma del cuerpo se corrigieron mediante una regresión en cada grupo, a partir de los datos de la forma del cuerpo, con el \log_{10} del tamaño “centroide” ($TC = \sqrt{\sum(d^2_1 + d^2_2 \dots d^2_n)}$), pero en este caso los residuos de la regresión se usaron para realizar un nuevo AVC. La configuración de hitos que representan la divergencia de la forma del cuerpo a lo largo de la variable canónica 1 (VC1) y la variable canónica 2 (VC2) son mostrados para proporcionar una representación visual de las diferencias en la forma del cuerpo asociadas con la distribución de los puntos en la fig. Para garantizar que las muestras pertenecientes a zonas diferentes del río no fueran excluyentes entre sí, se repitió este procedimiento para cada una de ellas; sin embargo, arrojó patrones similares, por lo que se presenta resultados conjuntos para evitar reiteraciones. Para entender específicamente cual es la diferencia en la forma del cuerpo de *P. fria* del río Atacames y la forma del cuerpo de *P. fria*

del río Súa, los datos también fueron sometidos a un análisis discriminante (AD) pareado entre ríos; el factor de escala para la figura resultante de la placa delgada se amplió a 2X con la finalidad de resaltar las diferencias. Todos los valores obtenidos en la morfometría (24 variables) fueron analizados con MANOVA y prueba de Hotelling con nivel corregido por Bonferroni para la comparación pareada. Para los análisis estadísticos fue utilizado el programa Infostat (Di Rienzo et al., 2019) y PAST 2.17, mientras que para la obtención de los parámetros de crecimiento se utilizó FISAT II (Gayanilo, Sparre, & Pauly, 1996).

RESULTADOS

Para los parámetros ambientales: El análisis de los parámetros ambientales, entre zonas y por ríos, muestra que existen diferencias significativas entre ellas para el río Atacames (Wilks = 0.04, $F = 20.10:20(96)$, $P < 0.001$) y también para el río Súa (Wilks = 0.14, $F = 6.97:20(84)$, $P < 0.001$); y aunque la comparación de cada parámetro ambiental, analizado de forma independiente entre los ríos, mostró diferencias significativas para las variables de conductividad, amonio, nitrato y fósforo (Tabla 1), el análisis de componentes principales mostró una clara relación entre zonas bajas con mayor temperatura, turbidez, dureza, conductividad, sólidos totales y fosfatos, mientras que las zonas medias y altas estaban caracterizadas por presentar mayor pH, oxígeno disuelto y nitratos (Fig. 3a), el componente 1 reúne el 51.2 % total de la varianza y el componente 2 el 23.6 %; por lo que al realizar el análisis de conglomerados, las zonas se muestran clasificadas de forma que sus condiciones muestran similitud, con una correlación de 0.84, entre ambos ríos (Fig. 3b).

Figura 3. Análisis de componentes Principales entre los parámetros físico-químicos del agua y las diferentes zonas de los ríos Atacames y Súa (A) y análisis de conglomerados entre las diferentes zonas en cada río (B).



Para la distribución y el crecimiento de las especies: en el río Atacames, la especie introducida *P. gillii* fue predominante en la zona media, y escasa en la zona baja, mientras que la especie nativa *P. fria* se la registra predominantemente en la zona alta. En el río Súa habita únicamente la especie nativa y con mayor frecuencia en la zona alta (Tabla 2). En todos los casos la especie introducida tuvo mayor talla y peso que la especie nativa. La talla de *P. fria* mostró diferencias significativas entre los ríos Atacames y Súa ($F = 348.7:2(955)$, $P < 0.001$), mayores para el primer río; sin embargo, al comparar sus pesos hubo igualdad ($F = 1.25:2(955)$, $P > 0.05$).

La presencia conjunta de *P. gillii* y *P. fria* se registra exclusivamente en una localidad de la zona media, precisamente aquella que está encerrada entre las dos represas, lo que a su vez podría estar restringiendo su movilidad y permitiendo, tal vez el acceso a la parte inferior del río, pero seguramente impidiendo el acceso a la parte superior. Esto se evidencia porque *P. fria* no está ni en la parte inferior (zona baja) ni en cuatro localidades de muestreo por encima de la represa (también parte de la zona media).

El análisis de edad y crecimiento mostró que *P. gillii* tiene el mayor índice de crecimiento (0.16 año^{-1}), similar a *P. fria* de Atacames (0.15 año^{-1}); sin embargo, ambos son superiores al de *P. fria* del Súa (0.10 año^{-1}); algo equivalente sucede con la mortalidad calculada, donde *P. gillii* y *P. fria* del Atacames tienen un índice similar entre ellos, pero superior al de *P. fria* del Súa (0.42 año^{-1} y 0.49 año^{-1} Versus 0.36 año^{-1}). La longitud asintótica calculada para *P. fria* del Atacames ($L_{\infty} = 31.5 \text{ mm}$) resultó ser inferior al de *P. fria* del Súa ($L_{\infty} = 37.45 \text{ mm}$); pero, por otro lado, su madurez calculad se produce antes (a los 21mm Vs. 24.8 mm). A través de su índice de rendimiento se puede ver que sus curvas de crecimiento son muy similares ($\phi' = 2.17$ Vs. 2.14), ver Tabla 3). Hay que resaltar que el cruce entre crecimiento y madurez de *P. fria*, entre la población del río Atacames y la del río Súa, se produce cuando la primera madura antes y por lo tanto detiene su crecimiento mientras que la segunda alcanza su madurez con mayor edad, por lo que logra un crecimiento mayor (Fig. 4).

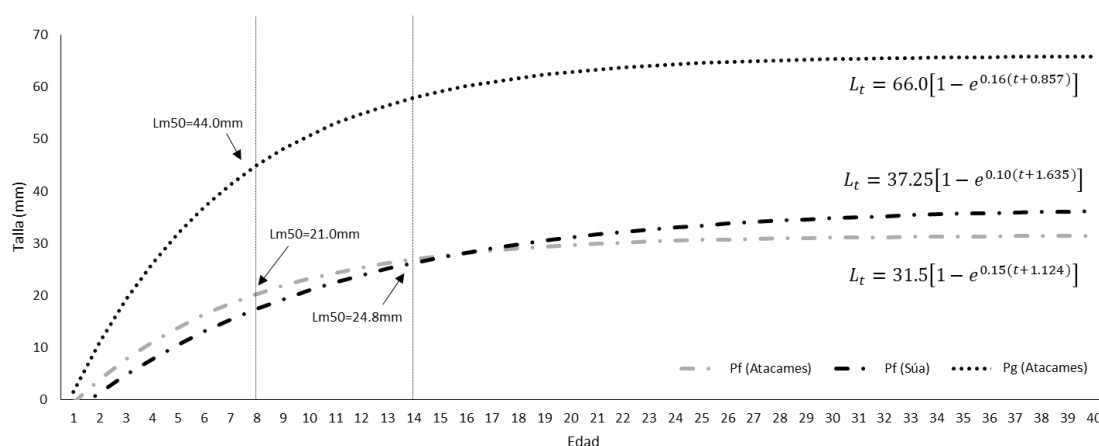
Tabla 2. Frecuencias con talla y peso para *Poecilia gillii* y *Pseudopoecilia fria* en los ríos Atacames y Súa divididos en tres zonas: Alta, Media y Baja. La Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) y la densidad poblacional (*d*) se expresan como promedios globales para cada zona

Río	Zona	Medida	<i>Pseudopoecilia fria</i>					<i>Poecilia gillii</i>						
			Media	Mín	Máx	CPUE	<i>d</i>	Media	Mín	Máx	CPUE	<i>d</i>		
Atacames	Alta n = 167	Talla	19.65 ± 3.05	13.9	28.3	27.8	0.46	Alta	Talla	-	-	-	0.0	0.00
		Peso	0.18 ± 0.1	0.1	0.6			n = 0	Peso	-	-	-		
	Media n = 8	Talla	20.02 ± 4.38	14.2	26.0	1.3	0.02	Media	Talla	29,78±6,12	13.6	52.1	97.5	6.50
		Peso	0.2 ± 0.12	0.1	0.4			n = 585	Peso	0,85±0,56	0.1	4.5		
	Baja n = 0	Talla	-	-	-	0.0	0.00	Baja	Talla	31,89±10,16	16.0	44.5	2.7	1.17
		Peso	-	-	-			n = 16	Peso	1,19±0,89	0.1	2.7		
Súa	Alta n = 136	Talla	21.4 ± 2.76	13.9	27.7	22.7	0.38	Alta	Talla	-	-	-	0.0	0.00
		Peso	0.22 ± 0.1	0.0	0.5			n = 0	Peso	-	-	-		
	Media n = 39	Talla	21.59 ± 3.23	15.1	29.5	6.5	0.11	Media	Talla	-	-	-	0.0	0.00
		Peso	0.23 ± 0.11	0.1	0.5			n = 0	Peso	-	-	-		
	Baja n = 7	Talla	22.2 ± 3.06	17.0	24.9	1.2	0.02	Baja	Talla	-	-	-	0.0	0.00
		Peso	0.25 ± 0.13	0.1	0.5			n = 0	Peso	-	-	-		

Tabla 3. Parámetros de edad y crecimiento para la población de *Pseudopoecilia fria* del río Atacames y del río Súa; así como para *Poecilia gillii*, presente solo en el río Atacames. K = Tasa de crecimiento; L_{∞} = Longitud asíntótica; T_0 = Edad teórica al nacimiento; ϕ' = Rendimiento para índice de crecimiento; M = mortalidad; Lm50 = Edad calculada de la primera maduración

	K (año ⁻¹)	L_{∞} (mm)	t_0	ϕ'	M (año ⁻¹)	Lm50 (mm)
<i>Poecilia gillii</i>	0.16	66.0	-0.857	2.84	0.42	44.0
<i>Pseudopoecilia fria</i> en Atacames	0.15	31.5	-1.124	2.17	0.49	21.0
<i>Pseudopoecilia fria</i> en Súa	0.10	37.45	-1.635	2.14	0.36	24.8

Figura 4. Curvas de crecimiento de *Pseudopoecilia fria* (Pf) y *Poecilia gillii* (Pg) en los ríos Atacames y Súa.



Para el análisis de la forma de los peces: el análisis de variable canónica demostró que las dos especies de poecílidos están morfológicamente aislados, por lo que es poco probable que hayan formado híbridos, esto se manifiesta en el VC1 y por el MANOVA generado por las variables de cada hito (Wilks = 0.10, F = 20.96, P < 0.001); pero además, entre *P. fria* del Atacames y *P. fria* del Súa, también se puede ver que existen diferencias a través del VC2 y por la prueba de comparación pareada (Wilks = 0.0085, F = 35.83, P < 0.001) (Fig. 5), donde el componente uno reúne el 65.0 % de la varianza total y el componente 2 el 23.7 %. El análisis discriminante entre *P. fria* del Atacames y *P. fria* del Súa mostró como significativa la diferencia entre sus formas (T = 219.44, P < 0.001). El cuerpo de *P. fria* del Atacames es ligeramente más alto pero no más largo que *P. fria* del Súa; sin embargo, la posición de las

diferentes estructuras, señalados por los diferentes hitos, se mantienen al mismo nivel, es decir sin desplazamiento de tipo anterior ni posterior. Pero, la característica más clara es la inserción de la aleta pectoral, de *P. fria* del Atacames, que se encontró por detrás de la inserción de la aleta pectoral en *P. fria* del Súa (Fig. 6).

Figura 5. Análisis de Variables Canónicas de la forma del cuerpo de *Pseudopoecilia fria* y *P. gillii* en los ríos Atacames y Súa.

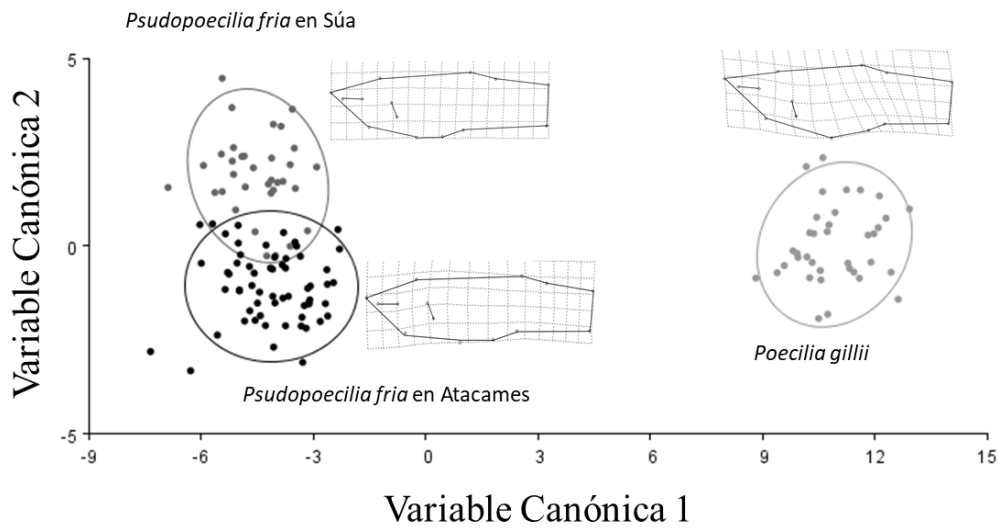
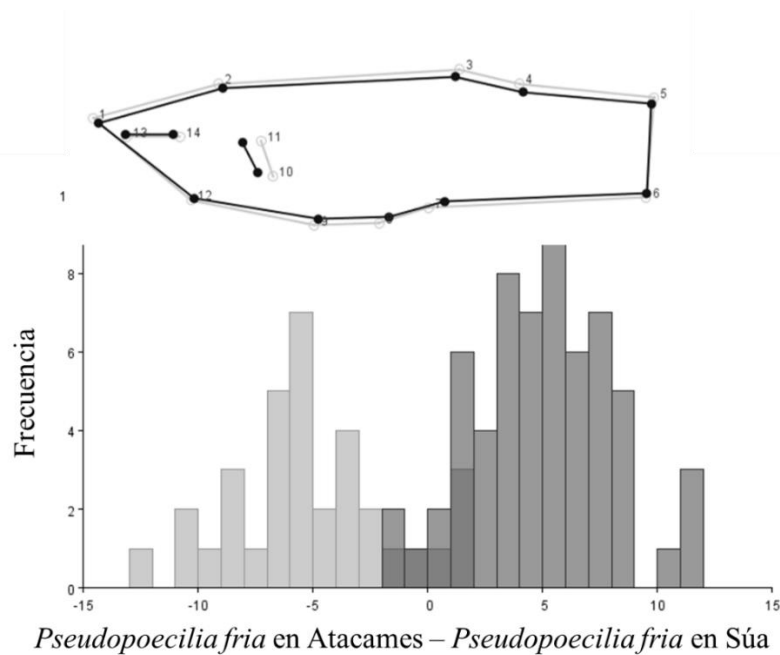


Figura 6. Análisis discriminante de la forma del cuerpo de *Pseudopoecilia fria* entre los ríos Atacames y Súa.



DISCUSIÓN

Los especímenes colectados entre las represas, fueron pescados en el mismo esfuerzo de captura, lo que evidencia que si pueden forman grupos heteroespecíficos, al menos en esa área. Se sabe que los animales se asocian cuando el "proyecto conjunto" (por ejemplo, buscar comida, explorar el entorno o evitar depredadores) brinda beneficios a todos los organismos involucrados (Leimar & Hammerstein, 2010); por ejemplo, cuando las decisiones de asociarse en grupo están influenciadas por los niveles percibidos de riesgo y/o a causa de la competencia por los recursos (Mathis & Chivers, 2003).

Además, las especies recién introducidas en un nuevo hábitat se encuentran en bajas densidades, haciéndolos vulnerables debido a las desventajas de formar un grupo pequeño. Por ejemplo, el tomar más tiempo para localizar los alimentos e incluso el pasar menos tiempo alimentándose (Taylor & Hasting, 2005), por lo que una asociación heteroespecífica podría mejorar las condiciones de supervivencia cuando, como en este caso, resultan en una desventaja ante el nuevo ambiente (Stephen & Sutherland, 1999). Específicamente, se ha demostrado que *P. gillii* tiende a asociarse con especies nativas, para obtener beneficios, sobre todo en las primeras etapas de una introducción (Camacho-Cervantes et al., 2014a, b; Camacho-Cervantes, Ojangure, & Magurran, 2015). Se desconoce si los nativos muestran una tendencia mutua a asociarse con esta especie o si las asociaciones heteroespecíficas ocurren debido a la imposición de una especie sobre la otra (Camacho-Cervantes, Ojanguren, Domínguez-Domínguez, & Magurran, 2018). Pero al mismo tiempo, esa disposición o imposición sobre las especies nativas para interactuar con especies invasoras podría estar asociada con un rasgo ambiental clave que aumenta la vulnerabilidad local a la invasión, al ayudar a individuos fundadores a atenuar las desventajas de ser parte de una población pequeña (Camacho-Cervantes et al., 2018). Así, el éxito de la invasión depende de encontrar un momento o lugar donde los invasores puedan establecerse y, en algunos casos, superar a las especies residentes (Shea & Chesson, 2002), como parece ser que ha sucedido en todo el resto de la zona media del río Atacames, donde el dominio de *P. gillii* es absoluto, desplazando o aislando a *P. fria* hacia la zona alta.

En este estudio, parece ser que luego del beneficio que pudo haberles significado el asociarse cuando llegó la especie introducida, la presión ejercida por *P. gillii* se manifiesta en el aislamiento de *P. fria* hacia la zona alta. Existe evidencia de este tipo de desplazamiento; por ejemplo, en Perú, en toda la cuenca baja del Río Grande, en la región costera de Ica Ortega,

Guerra y Ramírez (2007) señalan la presencia exclusiva de *Oreochromis niloticus* y *P. reticulata* durante los 10 primeros kilómetros del río. El desplazamiento altitudinal evidenciado en este estudio se sustenta también con estudios que sugieren que los peces no nativos pueden modificar el comportamiento de las especies nativas, principalmente cuando llegan a ser numerosos, dominantes y/o más agresivos que las especies nativas (Cucherousset & Olden, 2011).

La modificación en el comportamiento y/o la biología de las especies nativas se ha observado en cuerpos de agua invadidos por especies del género *Poecilia*, donde los machos intentan persistentemente forzar copulas con hembras de esas especies (Valero et al., 2008). Estos intentos de copulas forzadas acarrearán costos para las hembras ya que pierden oportunidades de alimentarse, se exponen a la depredación e invierten energía en rechazarlos (González-Zuarth & Vallarino, 2014), lo que a su vez podría representar costos muy altos e incluso riesgo de viabilidad para la población local (Valero et al., 2008) posiblemente provocando, como en este caso, un desplazamiento altitudinal.

Aunque son diversos los factores ambientales, físico-químicos y ecológicos, los que afectan la adopción y asignación de recursos energéticos para el crecimiento, la maduración y la reproducción (Enberg et al., 2012); es evidente que los parámetros ambientales registrados en el área de estudio no permiten identificar ninguna causalidad para la segregación altitudinal, ya que los rangos de tolerancia para los poecílidos como *P. gillii* (Chapman & Chapman, 1993), sobrepasan los valores que aquí se han registrado; similar situación se presenta con *P. fria* que originalmente ocupaba todo el cauce, y lo sigue haciendo en todo el río Súa. Sin embargo, si los peces introducidos han ocupado con éxito la zona baja y media, están utilizando recursos que de otro modo serían utilizados por *P. fria*, esto podría verse expresado en cambios del tamaño total de la población reproductora nativa (Gebrekiros, 2016).

El crecimiento de los peces está directamente relacionado con la masa de la población, que es controlada por la reproducción e influenciado por el suministro de alimento (Nikolski, 1969). La mayor cantidad de proteína alimentaria se convierte en crecimiento y el consecuente aumento de la longitud antes de la madurez, posteriormente el alimento se utiliza principalmente para el aumento del peso y de las reservas para la migración reproductiva y el desarrollo de las gónadas (Gomiero, Carmassi, & Braga, 2007). En muchas especies de peces las tasas de crecimiento varían proporcionalmente con las condiciones ambientales, la disponibilidad de alimento, y factores que afectan su utilización como la temperatura y la

densidad poblacional (Gomiero et al., 2007), éstas tasas también pueden variar durante el ciclo de vida, estacionalmente y en cada hábitat ocupado por la especie (Lowe-McConnell, 1999). Aquí se evidencia una modificación en el crecimiento y la madurez de la población de *P. fria* del río Atacames (ver Tabla 3), que presenta una mayor tasa de crecimiento inicial, pero también una madurez más temprana, lo que detiene el crecimiento; al contrario de los que sucede con *P. fria* del río Súa, que presenta una menor tasa de crecimiento primario, pero demora un poco más su madurez, lo que también le permite alcanzar un mayor crecimiento; además, la edad de madurez calculada de *P. gillii* es similar a la de *P. fria* del río Atacames, aproximadamente en la edad “8”, pero en ambos casos es notoriamente anterior a la edad de madurez de *P. fria* del río Súa (ver Fig. 4). Esto puede ser debido a que cuando las especies no autóctonas se introducen en un nuevo entorno, las especies nativas enfrentan nuevas presiones de selección en las que deben demostrar una rápida adaptación para asegurar la supervivencia (Strauss, Lau, & Carroll, 2006). Aunque las dietas descritas para *P. gilli* y *P. fria* en el río Atacames son mayoritariamente detritus, la primera especie alterna principalmente con algas filamentosas (más comunes en la zona media) mientras que la segunda con macroinvertebrados (más abundantes en la zona alta) (Vásquez, 2019), lo cual es comprensible dada la exclusión de esta última especie de la zona media en el río Atacames. Estos cambios adaptativos rápidos pueden llevar también a una modificación en los rasgos morfológicos de las especies nativas que reducen el riesgo de depredación (o la competencia) y la superposición de nichos con las especies invasoras, minimizando así el potencial de exclusión definitiva (Cucherousset & Olden, 2011).

Mediante la morfometría geométrica se descarta la hibridación entre las dos especies, ya que su morfología muestra patrones claramente diferenciables; seguramente gracias a la transmisión y recepción de señales intraespecíficas reguladas por las condiciones ecológicas locales (Morrongiello, Bond, Crook, & Wong, 2010), lo que ha fortalecido la barrera reproductiva y ha impedido el apareamiento entre estas especies (González-Zuarth & Macías-García, 2006). Sin embargo, la morfometría evidencia también un cambio relevante en la forma del cuerpo de *P. fria* del Atacames, con respecto a *P. fria* del Súa el desplazamiento posterior de la aleta pectoral es particularmente notorio y significativo ($T = 219.44$, $P < 0.001$) (ver Fig. 6); en términos generales, las aletas pares se ocupan de la producción de fuerzas verticales y por lo tanto afectan principalmente el equilibrio, particularmente en el ascenso y descenso (Harris, 1938). Se ha demostrado que esta aleta puede servir de freno, produciendo un levantamiento así como una fuerza de arrastre, la neutralización de esta fuerza de elevación por una fuerza

hacia abajo producida por las aletas pélvicas requiere la migración hacia delante de esta última, si esta migración no tuvo lugar, los peces se inclinarían hacia arriba o subirían durante la parada (Lauder & Drucker, 2004); es decir, que la migración de la aleta pectoral en *P. fria* del Atacames, (considerando que la posición de las aletas pélvicas se mantiene en la misma posición en ambas poblaciones), podría tener relación con una adaptación particular que favorezca la elevación, es decir los saltos. Soares y Bierman (2013) ya han registrado, para el caso de *P. reticulata*, la capacidad de saltar fuera del agua, que se repite localmente también en el caso de *P. fria*; Deacon y Magurran (2016) afirman que este tipo de saltos, más que una estrategia para evitar depredadores o capturar presas, posiblemente es un rasgo desarrollado para ayudar a la dispersión, es decir, un instinto que le facilita colonizar o encontrar nuevos cuerpos de agua; en este caso, tal vez facilitando el acceso a zonas altas del río a quienes poseían este fenotipo. Por otro lado, se ha documentado también el uso extensivo de las aletas pectorales como dispositivos primarios de locomoción y velocidad (Lauder & Madden, 2006), por lo que además el posicionamiento posterior de ésta aleta podría estar relacionado con una mejora en la movilidad y en la velocidad ante la presión ejercida por la otra especie.

Los elementos de cambio en la distribución del gradiente, en el crecimiento y en la forma del cuerpo evidenciados, podrían estar relacionados con una respuesta adaptativa producto de la plasticidad fenotípica ante la presencia de agentes externos (Fisk et al., 2007). Un número de estudios cada vez mayor demuestran que la capacidad de las poblaciones para experimentar una evolución contemporánea o rápida es posible (Swanne, Hendry, & Reznick, 2017), este mismo autor menciona que esa plasticidad fenotípica puede influir en la dinámica evolutiva y, por lo tanto, en las tasas de evolución. El cambio en las características estaría vinculado en cierta medida con la historia evolutiva de las especies, pero se ha demostrado también que caracteres como el tamaño corporal y la forma del cuerpo son evolutivamente más probables de un cambio temprano (Blomberg, Garland, & Ives, 2003).

La presencia de especies introducidas e invasoras en este tipo de ríos podría además generar cambios ecosistémicos que a futuro se expresarían en forma de cambio en los flujos biogeoquímicos, en la estructura trófica, en la estructura del hábitat (García-Berthou et al., 2015) y/o en fuertes modificaciones de los ciclos de nutrientes (por ejemplo, nitrógeno y fósforo) desplazando la proporción relativa de cada nivel trófico (Eby, Roach, Crowder, & Stanford, 2006). La identificación temprana de los cambios que la presencia de especies introducidas está generando en las especies locales es de gran importancia, para evitar que

algún momento la pérdida de biodiversidad y la homogenización biótica (Olden, Lockwood, & Parr, 2011) sea común en estos ambientes tropicales únicos.

REFERENCIAS

- Balzarini, M., Gonzalez L., Tablada M., Casanoves F., Di Rienzo J., & Robledo, C. W. (2008). Infostat. Manual del Usuario. Córdoba, Argentina: Editorial Brujas.
- Barquero-González, J., Mora-Vargas, J., Valerio-Vargas J., & Ulloa-Rojas J. (2018). Diversidad de la ictiofauna de la laguna Hule, Costa Rica. *UNED Research Journal*, 10(1), 214-220.
- Blomberg, S., Garland T., & Ives A. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.
- Bourke, P., Magnan P., & Rodriguez M. (1999). Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology*, 13, 19-31.
- Bussing, W. (1998). Peces de las aguas continentales de Costa Rica (Freshwater fishes of Costa Rica) (2^a ed.). San José Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Camacho-Cervantes, M., García, C., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2014a). Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science*, 1(3). DOI: 10.1098/rsos.140101
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A., Deacon, A., Ramnarine, I., & Magurran, A. (2014b). Association tendency and preference for heterospecifics in an invasive species. *Behaviour*, 151, 769-780.
- Camacho-Cervantes M., Ojanguren A., Domínguez-Domínguez O., & Magurran A. (2018). Sociability between invasive guppies and native topminnows. *PLoS ONE*, 13(2), e0192539.
- Camacho-Cervantes M., Ojanguren A., & Magurran A. (2015). Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour*, 106, 115-20.
- Chapman, L., & Chapman, C. (1993). Desiccation, flooding, and the behavior of *Poecilia gillii* (Pisces: Poeciliidae). *Ichthyological Explorer Freshwaters*, 4(3), 279-287.
- Courtenay, W. R., & Meffe, G. K. (1989). Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. In G. K. Meffe & F. F. Snelson (Eds.), *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)* (pp. 319-331). New Jersey: Prentice Hall.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries*, 36, 215-230.
- Deacon, A. E., & Magurran, A. E. (2016). How Behaviour Contributes to the Success of an Invasive Poeciliid Fish: The Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*) as a model Species.

- In J. S. Weis & D. Sol (Eds.), *Biological Invasions and Animal Behaviour* (pp. 266-290). USA: Cambridge University Press.
- Deacon A. E., Ramnarine, I. W., & Magurran, A. E. (2011). How Reproductive Ecology Contributes to the Spread of a Globally Invasive Fish. *PLoS ONE*, 6(9), e24416.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M. G., Gonzalez L., Tablada M., & Robledo C.W. (2019). InfoStat (versión 2019). Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Recuperado de <http://www.infostat.com.ar>
- Eby, L. A., Roach, W. J., Crowder, L. B., & Stanford, J. A. (2006). Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 576-584.
- Enberg, K., Jørgensen, C., Dunlop, E. S., Varpe, Ø., Boukal, D. S., Baulier, L., ... Heino, M. (2012). Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. *Marine Ecology*, 33, 1-25.
- Fisk, D. F., Latta, L. C., IV, Knapp, R. A., & Pfrender, M. E. (2007). Rapid evolution in response to introduced predators I: rates and patterns of morphological and life-history trait divergence. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 22.
- Froese, R., & Pauly, D. (2018). FishBase. World Wide Web electronic publication [*Poecilia gillii*]. Retrieved from <http://www.fishbase.org/summary/Poecilia-gillii.html>
- García-Berthou, E., Almeida, D., Benejam, L., Magellan, K., Bae M. J., Casals, F., & Merciai, R. (2015). Impacto ecológico de los peces continentales introducidos en la península ibérica. *Ecosistemas*, 24, 36-42.
- Gayanilo, F. C. Jr., Sparre, P., & Pauly, D. (1996). The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT) User's Guide. FAO Computerized Information Series, No. 8 (Fisheries). FAO, Roma.
- Gebrekiros, S. T. (2016). Factors Affecting Stream Fish Community Composition and Habitat Suitability. *Journal of Aquaculture & Marine Biology*, 4(2), 00076.
- Gomiero, L. M., Carmassi, A. L., & Braga, F. M. S. (2007). Crescimento e mortalidade de *Brycon opalinus* (Characiformes, Characidae) no Parque Estadual da Serra do Mar, Mata Atlântica, Estado de São Paulo. *Biota Neotropica*, 7(1), 22-26.
- González-Zuarth, C., & Macías-García, C. (2006). Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 273, 301-307.
- González-Zuarth, C. & Vallarino, A. (2014). El impacto de los peces invasores sobre la comunicación entre los sexos ¿una posible vía hacia la extinción? Una revisión. En A.

- Low-Pfeng, P. Quijón & E. Peters-Recagno (Eds.), *Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México* (pp 143-176). Ciudad de México, México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat), Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC-Semarnat) & University of Prince Edward Island (UPEI).
- Gubiani, E., Ruaro, E., Ribeiro, V., Algeri-Eichelberger, A., Bogoni, R., Dorigon-Lira, A., ... da Graça, W. (2018). Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia*, DOI: 10.1007/s10750-018-3617-9
- Harris, J. E. (1938). The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish. II. The role of the pelvic fins. *Journal of Experimental Biology*, 15, 32-47.
- Jiménez-Prado P. (2012). *Contaminación del río Atacames y su impacto en la comunidad de peces*. Anuario de Investigación y Desarrollo. Ecuador: Centro de Investigación y Desarrollo de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- Lampert, K. P., & Scharl, M. (2008). The origin and evolution of a unisexual hybrid: *Poecilia formosa*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363(1505), 2901-09.
- Latta, L. C., IV, Bakelar, J. W., Knapp, R. A., & Pfrender, M. E. (2007). Rapid evolution in response to introduced predators II: the contribution of adaptive plasticity. *BMC Evolutionary*, 7, 21.
- Lauder, G. V., & Drucker, E. G. (2004). Morphology and Experimental Hydrodynamics of Fish Fin Control Surfaces. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, 29(3), 556-571.
- Lauder, G. V., & Madden, P. (2006). Learning from fish: kinematics and experimental hydrodynamics for roboticists. *International Journal of Automation and Computing*, 4, 325-335.
- Leimar, O., & Hammerstein, P. (2010). Cooperation for direct fitness benefits. *Royal Society Philosophical Transactions Biological Sciences*, 365(1553), 2619-2626.
- López-Sepulcre, A., Gordon, S. P., Paterson, I. G., Bentzen, P., & Reznick, D. N. (2013). Beyond lifetime reproductive success: the posthumous reproductive dynamics of male Trinidadian guppies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1763), 20131116.

- Lowe-McConnell, R. H. (1999). Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Magalhães, A. L. B., & Jacobi, C. M. (2017). Colorful invasion in permissive Neotropical ecosystems: establishment of ornamental non-native poeciliids of the genera *Poecilia* / *Xiphophorus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) and management alternatives. *Neotropical Ichthyology*, 15, e160094.
- Magurran, A. E. (2009). Threats to Freshwater Fish. *Science*, 325(5945), 1215-1216.
- Magurran, A. E., Seghers, B. H., Carvalho, G. R., & Shaw, P. W. (1992). Behavioral Consequences of an Artificial Introduction of Guppies (*Poecilia reticulata*) in N-Trinidad - Evidence for the Evolution of Antipredator Behavior in the Wild. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 248, 117-122.
- Mathis, A., & Chivers, D. P. (2003). Overriding the oddity effect in mixed-species aggregations: group choice by armored and nonarmored prey. *Behavioral Ecology*, 14(3), 334-339.
- Mena, F., Fernández San Juan, M., Campos, B., Sánchez-Ávila, J., Faria, M., & Pinnock, M. (2014) Pesticide residue analyses and biomarker responses of native Costa Rican fish of the Poeciliidae and Cichlidae families to assess environmental impacts of pesticides in Palo Verde National Park. *Journal of Environmental Biology*, 35(1), 19-27.
- Meyer, A., Salzburger, W., & Scharl, M. (2006). Hybrid origin of a swordtail species (Teleostei: *Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Molecular Ecology*, 15(3), 721-30.
- Montaño, H. (2018). Comparación de características geomorfológicas de las cuencas del río Atacames y Súa (Tesis de grado). PUCESE, Esmeraldas.
- Morales, J. & García-Alzate, C. (2016). Estructura trófica de los peces en arroyos del Corral de San Luis, cuenca del Bajo Magdalena, Caribe, Colombia. *Revista De Biología Tropical*, 64(2), 715-732.
- Morrongiello, J. R., Bond, N. R. Crook, D. A., & Wong, B. B. M. (2010). Nuptial coloration varies with ambient light environment in a freshwater fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 2718-2725.
- Nikolskii, G. V. (1969). *Theory of Fish Population Dynamics as the Biological Background for Rational Exploitation and Management of Fishery Resources*. R. Jones (Ed.). Edimburgo, Escocia.

- Olden, J. D., Lockwood, J. L., & Parr, C. L. (2011). Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. En R. J. Ladle & R. J. Whittaker (Eds.), *Conservation Biogeography* (pp. 224-243). Oxford, Inglaterra: Blackwell Publishing Ltd.
- Ortega, H., Guerra, H., & Ramírez, R. (2007). The introduction of nonnative fishes into freshwater systems of Peru. In T. M. Bert (Ed.), *Ecological and genetic implications of aquaculture activities* (pp 247-278). Dordrecht, Netherlands: Springer.
- Pauly, D. (1979). Theory and management of tropical multispecies stocks-A review, with emphasis on the Southeast Asia demersal fisheries. *ICLARM Studies and Reviews*, 1, 1-35.
- Pauly, D. (1983). Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fisheries Technical Paper*, 234, 1-52.
- Pauly, D., & David, N. (1981). ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. *Meeresforschung*, 28(4), 205-211.
- Pauly, D., & Munro, J. L. (1984). Once More on the Comparison of Growth in Fish and Invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 2, 21.
- Rodríguez-Pérez, B. & E. Contreras. (2012). Evaluación de la diversidad ictiofaunística del río Estelí Nicaragua. *Revista Científica FAREM-Estelí*, 1, 1-24.
- Rohlf, F. J. (2018a). TpsUtil (Version 1.76). Retrieved from <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf, F. J. (2018b). TpsDig2 (Version 2.31). Retrieved from <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf, F. J. (2018c). TpsRelw32 (Version 1.53). Retrieved from <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 70-76.
- Soares, D., & Bierman, H. S. (2013). Aerial jumping in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *PLoS ONE*, 8, e61617.
- Sparre, P., & Venema, S. C. (1992). Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. *FAO Fisheries Technical Paper*, 306, 1-376.
- Stephens, P. A., & Sutherland, W. J. (1999). Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10), 401-405.
- Strauss, S. Y., Lau, J. A., & Carroll, S. P. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecology Letters*, 9, 357-374.

- Swanne, P. G., Hendry, A. P., & Reznick D. N. (2017). Predator-induced Contemporary Evolution, Phenotypic Plasticity, and the Evolution of Reaction Norms in Guppies. *Copeia*, 105(3), 514-522
- Taylor, C. M., & Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8(8), 895-908.
- Thompson, D. W. (1917). *On growth and form*. London: Cambridge University Press.
- Toro, M. V., Manríquez, G., & Sauzo, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990.
- University of Michigan Museum of Zoology (2018). University of Michigan museum of zoology, division of fishes (Version 1.3). occurrence dataset DOI: 10.15468/8cxijb
- Valero, A., Macías-García, C., & Magurran, A. E. (2008). Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters*, 4(2), 149-152.
- Vásquez, W. F. (2019). Contenido estomacal y diferenciación sexual de peces de los ríos Súa y Atacames (Tesis de grado). PUCESE, Esmeraldas.
- Williamson, M. H. & Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.

Capítulo 3

Jiménez-Prado, P. y Aguirre, W. (2021). Variación paralela en la forma del cuerpo de peces a lo largo del cauce en dos ríos costeros al noroccidente del chocó ecuatoriano. *Revista de Biología Tropical*. 69(1):45-59.

Doi: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v69i1.41814>

<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/41814/44777>

VARIACIÓN PARALELA EN LA FORMA DEL CUERPO DE PECES EN DOS RÍOS COSTEROS AL NOROCCIDENTE DEL CHOCÓ ECUATORIANO

Parallel variation in fish body shape in two coastal rivers Northwest of the Ecuadorian Choco

RESUMEN

Las diferencias morfológicas son el producto de la plasticidad fenotípica, la adaptación genética o la deriva genética, pero no siempre se requiere de poblaciones muy antiguas para conseguir adaptaciones locales si se presentan factores selectivos. Este trabajo examina la variación en la forma del cuerpo de peces en ríos costeros de baja altitud para determinar si existen patrones de variación morfológica entre especies y entre zonas a lo largo de estos cauces. Desde julio del 2016 a junio del 2017 se realizaron una serie de muestreos ictiológicos que permitieron analizar la forma del cuerpo de tres especies, a lo largo de todo el cauce en dos ríos costeros del noroccidente ecuatoriano, con el uso de la morfometría geométrica y técnicas de análisis multivariante. Se encontró un paralelismo en el cambio de la forma del cuerpo de las tres especies, desde la zona baja hacia la zona alta, caracterizado por una reducción en la profundidad del cuerpo. También encontramos diferentes niveles de variación alométrica en la forma del cuerpo de las tres especies. Peces en estas cuencas presentan variación fenotípica influenciada por procesos ecológicos y evolutivos que se expresan en cambios paralelos en la forma del cuerpo en diferentes especies incluso en ríos que tienen rangos de altitud muy pequeños, resaltando la importancia que tienen estas cuencas como reservorios del legado evolutivo de la fauna y flora neotropical.

Palabras clave: paralelismo morfológico; alometría; morfometría geométrica; Ecuador noroccidental; Neotrópico.

ABSTRACT

Morphological differences are the product of phenotypic plasticity, genetic adaptation or genetic drift, but very old populations are not always required for local adaptation if selective factors are present. This paper examines the variation in fish body shape in low-altitude coastal rivers to determine if there are common patterns of morphological variation among species and along the course of the watersheds. From July 2016 to June 2017, a series of ichthyologic samples were collected to analyze the body shape of three species along the entire watercourse of two coastal rivers in northwestern Ecuador, using geometric morphometrics and multivariate analysis techniques. A parallel change in body shape was found from the lower zone to the upper zone in the three species, characterized by a decrease in body depth. We also found varying levels of allometric variation in the body shape of the three species. Different fish species in these watersheds exhibit parallel changes in body shape along the watercourse that are influenced by ecological and evolutionary processes even though these rivers vary little in altitude, highlighting the importance of these basins as reservoirs of the evolutionary legacy of the fauna and flora in the Neotropics.

Keywords: morphological parallelism; allometry; geometric morphometrics; Neotropics.

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica no se encuentra distribuida de manera homogénea a través del mundo, ni tampoco los factores que la amenazan. Hay áreas con altos niveles de riqueza biológica o endemismo que se encuentran gravemente amenazadas (Myers, Mittermeier, Mittermeier, da Fonseca & Kent, 2000). Muchas de estas áreas ya han sido perdidas, mientras que otras están siendo significativamente degradadas (Wilson, 2003; Kolbert, 2015). Lamentablemente, la falta de recursos ha impedido el estudio de la fauna y flora en muchas regiones, resultando en poco conocimiento sobre lo que se está perdiendo y sus consecuencias. Más allá de la reducción de especies, la pérdida de poblaciones genéticamente diferenciadas en ecosistemas separados, ocasionan también la pérdida de porciones significativas del legado evolutivo de esas especies (Moritz, 1994).

La región occidental ecuatoriana es un área con altos niveles de endemismo gracias al aislamiento generado por la formación de los Andes hace millones de años (Eigenmann, 1921; Dodson & Gentry, 1978; Dodson & Gentry, 1991). Aunque recientemente han existido esfuerzos por obtener información sobre los peces de agua dulce en esta región (e.g., Jiménez-Prado et al., 2015; Valdiviezo-Rivera, Garzón-Santomaro, Inclán-Luna, Mena-Jaén & González-Romero, 2018), se conoce poco sobre la mayoría. Aún se describen nuevas especies, pero existen problemas taxonómicos en algunos grupos (Tan & Armbruster, 2012; Román-Valencia, Ruiz, Taphorn & García, 2013; Lujan, Meza-Vargas & Barriga-Salazar, 2015; Provezano & Barriga, 2017); además, hay vacíos de información sobre la ecología de la mayoría de las especies o sobre las diferencias entre poblaciones.

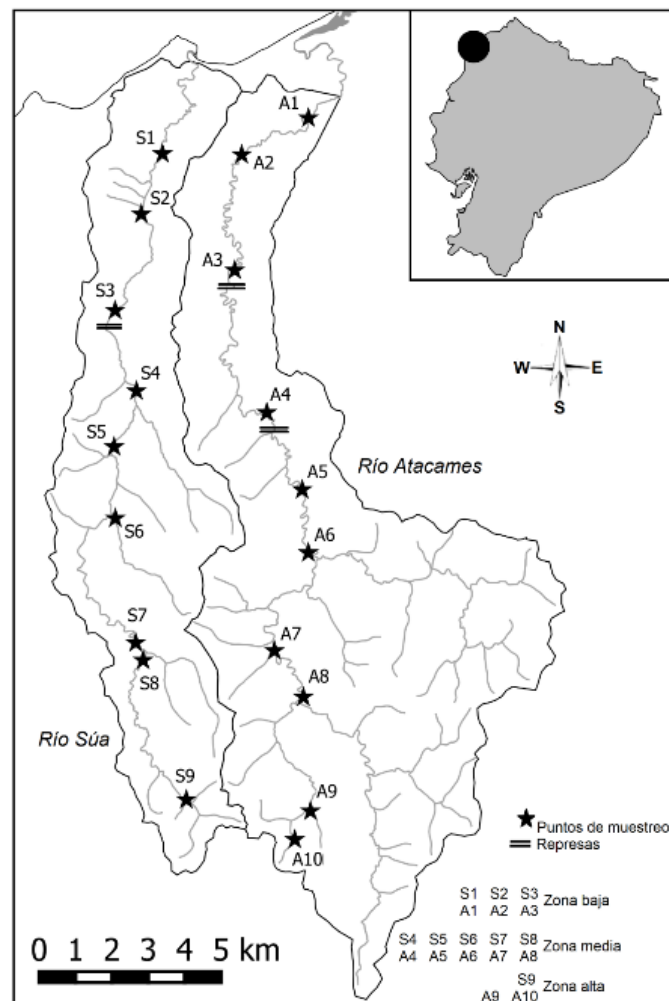
La forma corporal de los peces varía mucho y las diferencias suelen reflejar funciones ecológicas divergentes en el uso del hábitat, como las que se dan entre los peces anádromos y los de agua dulce residentes (Aguirre & Bell, 2012), entre los arroyos y los lagos (Bolnick et al., 2009) o incluso como respuesta a estresores ambientales (Gharred, Mannai, Belgacem, & Jebeli, 2020). Estos cambios en la forma del cuerpo se dan por la capacidad de adaptación que puede presentarse entre poblaciones, dentro de la misma cuenca o entre cuencas cercanas geográficamente (e.g., Endler, 1977; Bell, 1982; Hendry, Taylor & McPhail, 2002; Aguirre, 2009; Aguirre et al., 2016). Además, debido a que suele haber un patrón de cambio similar en las condiciones ambientales entre las partes bajas y altas de los ríos, es posible que también existan patrones de variación morfológica similares entre ríos y especies (e.g., Malato et al., 2017; Aguirre et al., 2019).

Específicamente, el noroccidente de la costa ecuatoriana incluye una diversa combinación de cuencas, grandes y pequeñas. Sobre las primeras existe algo de conocimiento (Barriga, 1994; Barriga, 2012; Aguirre et al., 2019), en cambio sobre las pequeñas casi no hay información. Algunos de estos ríos nacen en altitudes por debajo de los 300 msnm, desembocan en el mar y son perennes (Fig. 1). Estos cauces sufren además del impacto de actividades humanas el efecto de especies de peces introducidos (Jiménez-Prado, Vásquez, Rodríguez & Taphorn, 2020). Por consiguiente, el objetivo de este estudio fue examinar la variación morfológica de peces en ríos costeros de baja altitud, en los ríos Atacames y Súa al noroccidente ecuatoriano, para determinar si existen patrones de variación morfológica entre especies y entre zonas en estos cauces. Se plantea la hipótesis de que a pesar de que estos ríos son pequeños, las condiciones ambientales entre su desembocadura y su origen, generan diferencias morfológicas intraespecíficas, así como patrones interespecíficos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se realizó en los ríos contiguos Atacames y Súa, provincia de Esmeraldas, Ecuador ($00^{\circ}51'03.9''$ N, $79^{\circ}50'56.2''$ W y $00^{\circ}50'32.0''$ N, $79^{\circ}53'06.0''$ W). El origen de estos ríos presenta altitudes por debajo de los 200 msnm, una extensión del cauce cercana a los 40 km y un área de drenaje con alrededor de los 300 km². Estas cuencas son caracterizadas por la presencia de pastos y cultivos en un 79.5 %, zona urbana un 3.2 % y parches de bosque natural intervenido en un 17.3 %. Esta región se caracteriza por tener una época seca, que va de julio a diciembre, con precipitaciones esporádicas y escasas (132 mm) y temperatura ambiental promedio de 25.2 °C (mínima = 20.0; máxima = 38.0); mientras que de enero a julio se presentan lluvias esporádicas pero abundantes (459.6 mm) y la temperatura promedio alcanza los 27.1 °C (mínima = 21.0; máxima = 37.0).

Figura 1. Área de estudio con localidades de muestreo y separación de zonas de estudio, en la provincia de Esmeraldas, noroccidente de Ecuador.



A lo largo del gradiente altitudinal, estas cuencas pueden ser subdivididas en tres zonas, según características geomorfológicas, orden del río (Strahler, 1957) y altitud sobre el nivel del mar (Fig. 1). La zona alta del río se caracteriza por presentar mayor pendiente y altitud (colinas altas), lo que forma vertientes de agua con corriente moderada aunque sus cauces son pequeños (orden de río 1 a 2); la zona media del río se caracteriza por tener una menor pendiente y altitud (colinas bajas), lo que forma cauces de agua con corriente moderada y ancho de río moderado (orden de río llega a 4); la zona baja del río se caracteriza por tener una pendiente y altitud leve (llanura), lo que forma cauces de agua con poca corriente y ancho de río moderado a grande (orden de río llega a 6).

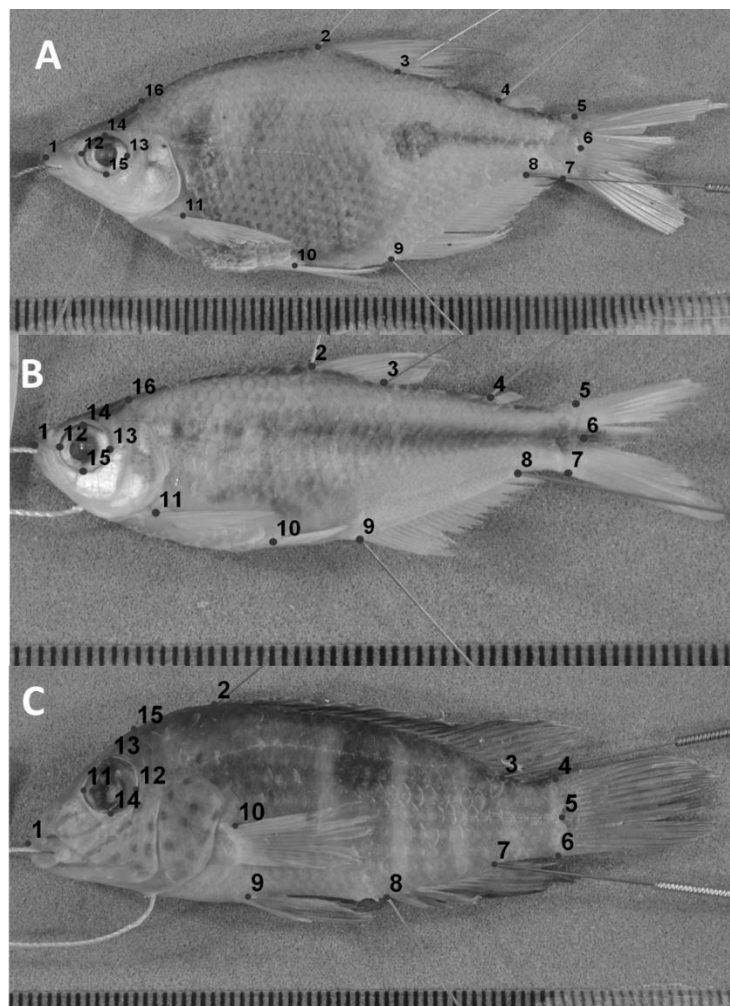
Especies analizadas: En estos ríos habitan 15 especies de peces, de las cuales solo tres se encuentran a lo largo de todo el cauce: *Rhoadsia minor* Eigenmann & Henn, 1914, *Eretmobrycon ecuadorensis* Román-Valencia, Ruiz-C, Taphorn, & García-A 2013 y *Andinoacara blombergi* Wijkmark, Kullander & Barriga Salazar 2012; razón por la cual fueron utilizadas para este estudio. La captura de los peces se realizó entre julio de 2016 a junio de 2017 con muestreos bimensuales a lo largo de los ríos Atacames, en diez localidades distribuidas más o menos de forma equidistante a lo largo del cauce principal y en el río Súa nueve localidades distribuidas de igual forma (Fig. 1).

Los especímenes fueron recolectados con una red de arrastre (6 m de largo x 1.20 m de alto y 3 mm de luz) y una atarraya (2.0 m de radio y una luz de 10 mm) en tramos de aproximadamente de 75 m de longitud y en un lapso de dos horas, siempre con el esfuerzo de dos hombres. Todos los especímenes recolectados se fijaron en una solución de formaldehído al 10 % y se almacenaron durante una semana. En laboratorio los peces fueron identificados taxonómicamente y se conservaron en etanol al 70 % en la colección de peces del museo de la Escuela de Gestión Ambiental (Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas: CEMZ-p-002-224; 352-368). Cada individuo recolectado fue medido (longitud estándar) con un instrumento de precisión de 0.1 mm y fue pesado con un instrumento de precisión de 0.01 g. Se analizaron un total de 2 544 de los especímenes, de los cuales 882 fueron de *R. minor*; 1 378 de *E. ecuadorensis* y 284 de *A. blombergi*.

Toma de datos morfométricos: Se utilizó morfometría geométrica que permiten detectar, cuantificar y visualizar diferencias relativamente pequeñas en la forma del cuerpo, difíciles de detectar usando otros métodos (Toro-Ibacache, Manriquez-Soto & Suazo-Galdames, 2010; Zelditch, Swiderski & Sheets, 2012; Benítez & Püschel, 2014; Aguirre & Jiménez-Prado,

2018). Cada espécimen utilizado para este análisis fue codificado, según campaña, punto de muestreo e individuo; luego fotografiado con una cámara digital (Nikon D5 100 24 MP con lente AF-S Nikkor 18-55 1:3.5 - 5.6 G), que generó archivos tipo “TPS” en el programa tpsUtil (Rohlf, 2018a), donde se recogieron coordenadas bidimensionales para 16 puntos de referencia (hitos), en *R. minor* y *E. ecuadorensis*; y para 15 puntos de referencia (hitos), en *A. blombergi*. Esta digitalización se realizó para cada espécimen mediante el programa tpsDig2 (Rohlf, 2018b) (ver Fig. 2).

Figura 2. Especies de estudio e hitos seleccionados para su análisis. **A.** *Rhoadsia minor*. **B.** *Eretmobrycon ecuadorensis*. **C.** *Andinoacara blombergi*.



Análisis de la forma: Las tres especies fueron analizadas por separado en MorphoJ vers. 1.8.0_151 (Klingenberg, 2011). La alineación de Procrustes se realizó por el método de Principal Axes y la matriz de covarianza fue generada para cada especie usando todos los especímenes en conjunto, según cada punto de muestreo donde fueron recolectados y en todo el periodo de estudio. Un análisis de componentes principales (ACP) fue realizado utilizando

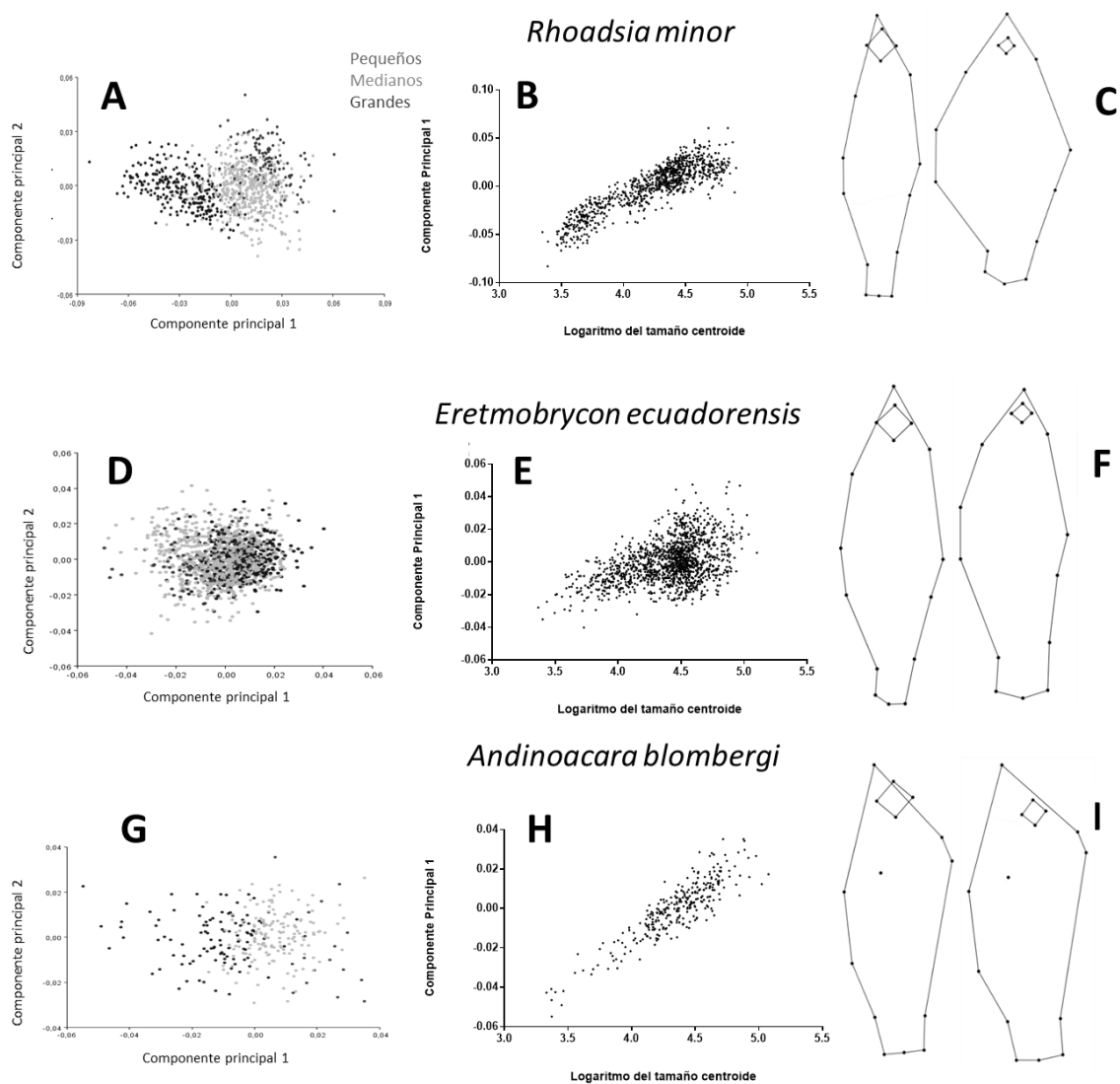
esta matriz de covarianza para explorar los principales patrones de variación en la forma del cuerpo de cada especie.

El impacto de la alometría fue evaluado mediante una regresión entre el componente principal 1 sobre el logaritmo natural del tamaño centroide (Aguirre & Jiménez-Prado, 2018). Para diferenciar la forma que adquiere esa alometría, cada especie se organizó en tres grupos, utilizando el rango de los tamaños centroides divididos en tercios iguales de tal manera que el tercio con las tallas menores se la denominó especímenes “pequeños”, el segundo tercio como especímenes “medianos” y el tercero como especímenes “grandes”. Si el componente de la variación en la forma del cuerpo de cada especie relacionada a la alometría era alto ($P < 0.0001$) entonces se usaron los residuales de esta regresión, que representan la variación real en la forma del cuerpo independiente al tamaño del espécimen, para hacer análisis de variantes canónicas (AVC) sobre el tamaño centroide. El AVC se realizó para cada especie usando río (Atacames y Súa) y también zona (baja = sitios 1-3, media = sitios 4-8, alta = sitios 9 y 10) por separado como factores para agrupar especímenes.

RESULTADOS

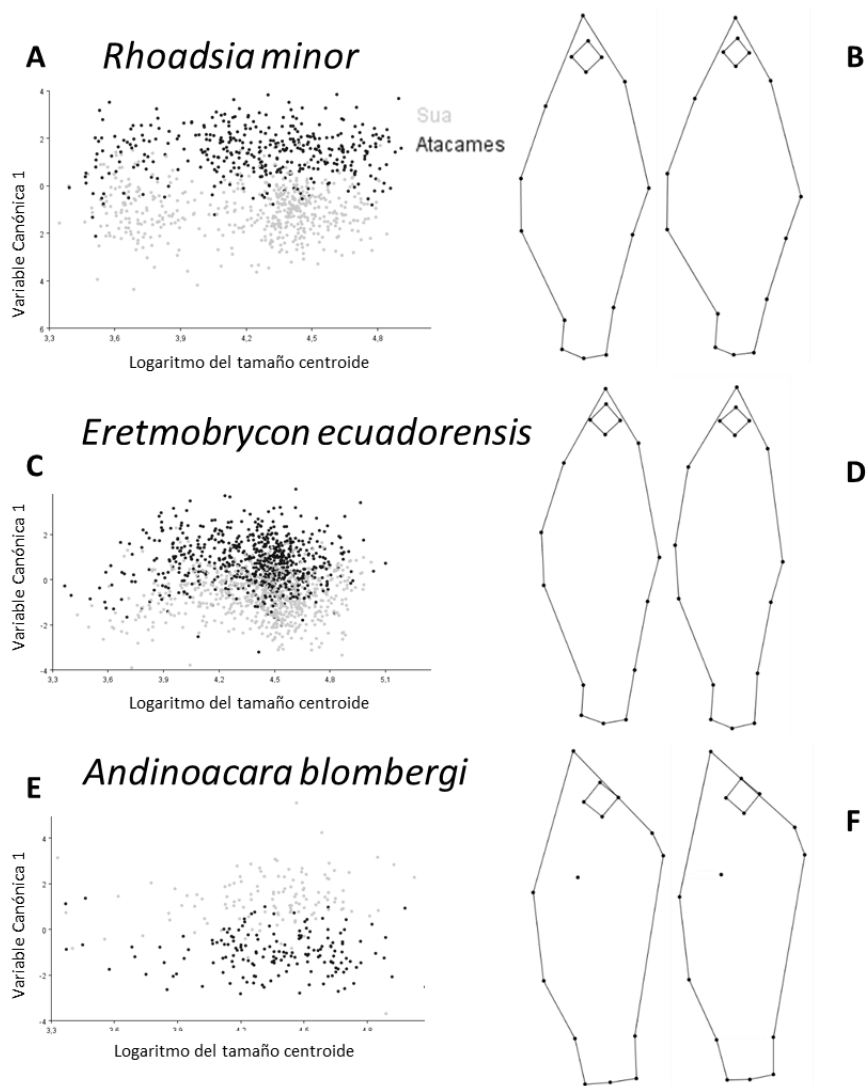
Los 882 individuos de *R. minor* tuvieron una talla media = 48.9 mm, desviación estándar (DE) = 16.0 mm, mínima (Min.) = 19.5 mm, máxima (Max.) = 93.3 mm; los 1 378 individuos de *E. ecuadorensis* una talla media = 55.6 mm, DE = 14.6 mm, Min. = 18.9 mm, Max. = 104.9 mm y los 284 individuos de *A. blombergi* una talla media = 56.5 mm, DE = 15.8 mm, Min. = 19.6 mm, Max. = 110.3 mm.

Figura 3. Relación entre el tamaño y variación en la forma del cuerpo. **A, D, G.** Análisis de Componentes Principales codificados por su tamaño. **B, E, H.** Correlación entre el logaritmo del tamaño centroide y el Componente Principal 1. **C, F, I.** Variación en la forma del cuerpo dado por la alometría. A la izquierda la forma del cuerpo en especímenes pequeños y a la derecha la forma del cuerpo en especímenes grandes, asociado con el Componente principal 1.



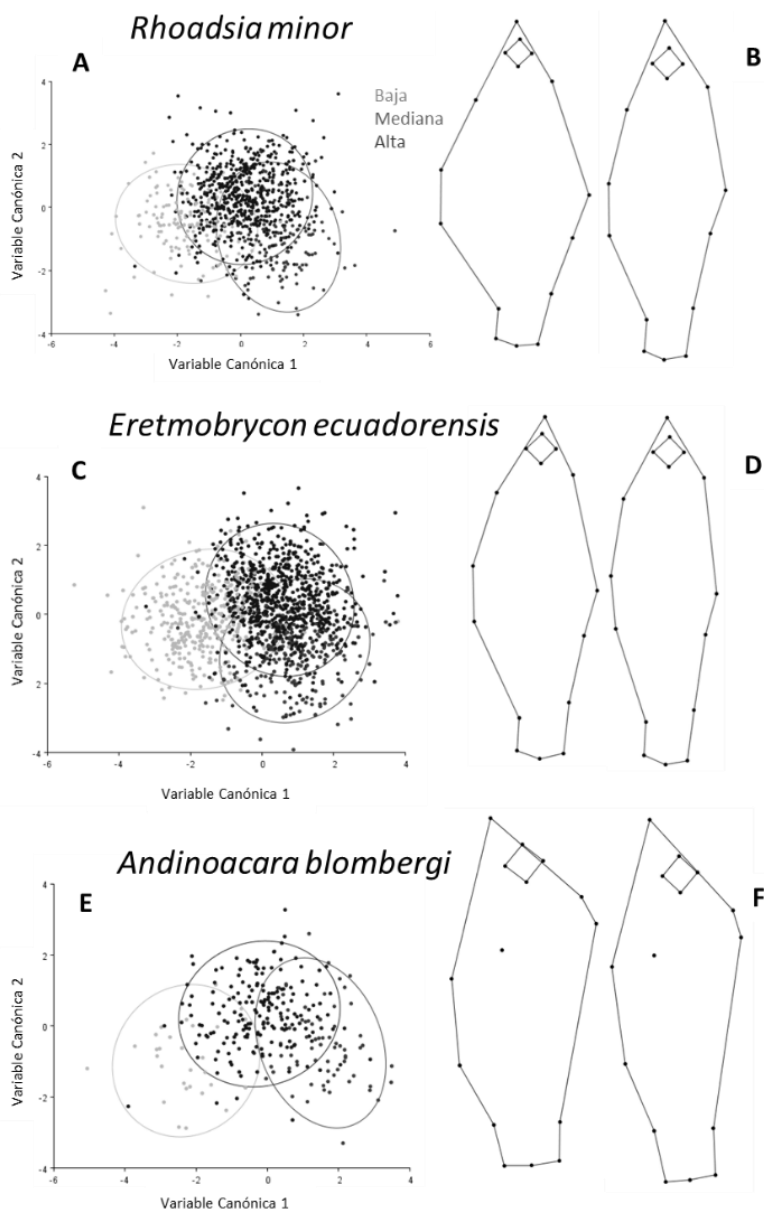
Rhoadsia minor: El ACP realizado indicó fuerte estructura en los datos, en especial en el CP1 (Fig. 3A). CP1 y CP2 explicaron el 48.64 % y el 13.39 % de la varianza en la forma del cuerpo, mientras que los demás CPs explicaron el 5.55 % o menos de la variación y fueron descartado. CP1 estuvo muy fuertemente correlacionado con el tamaño de los especímenes ($r = 0.878$, $N = 882$, $P < 0.0001$, Fig. 3B). El análisis de regresión de la forma del cuerpo sobre el tamaño centroide dio un resultado similar, indicando que hubo un fuerte cambio en la forma del cuerpo entre especímenes pequeños y grandes. El tamaño centroide explicó el 38.58 % de la variación del cuerpo en *Rhoadsia minor*. La alometría resultó en un aumento en la profundidad del cuerpo y una reducción y desplazamiento posterior del ojo en especímenes más grandes (Fig. 3C).

Figura 4. Forma del cuerpo según el río. **A, C, E.** Relación entre el logaritmo del tamaño centroide y la Variante Canónica 1. **B, D, F.** Variación en la forma del cuerpo entre organismos del río Atacames (izquierda) vs. organismos del río Súa (derecha).



El AVC usando a el río como el factor para determinar grupos dio una buena separación entre especímenes recolectados a través de todo el rango de tamaño de las muestras (Fig. 4A y Fig. 4B), con una distancia de Mahalanobis de 2.413 y distancia de Procrusto de 0.012 entre los promedios de los ríos. Los especímenes de Súa tienen la cabeza un poco más corta y delgada, el ojo más pequeño, el cuerpo más profundo pero el pedúnculo caudal más delgado y la aleta dorsal ligeramente desplazada posteriormente.

Figura 5. Relación entre la forma del cuerpo y la zona del río. **A, C, E.** Análisis de Variante Canónica entre grupos definidos por zona de recolección. **B, D, F.** Variación en la forma del cuerpo. Organismos de la zona baja (izquierda) vs. organismos de la zona alta (derecha).



El AVC usando la zona de recolección (sitio de baja, media y alta elevación) también indicó que hubo diferencias morfológicas a base de la altitud de recolección, en especial entre los sitios bajos, los medios y altos (Fig. 5A y Fig. 5B). La variante canónica 1 separó principalmente a especímenes recolectados en sitios bajos de aquellos recolectados en sitios medios y altos a base de diferencias en la profundidad del cuerpo tanto en la región dorsal como la ventral, mientras que la variante canónica 2 tuvo tendencia a separar a los especímenes recolectados en sitios medios de los sitios altos, a base principalmente de una diferencia en la región abdominal del cuerpo. Como resultado de la diferencia en morfología que se detectó, se realizaron regresiones separadas para cada río de la variación en la forma del cuerpo sobre la altitud del sitio de recolección, ambas fueron significativas y dieron resultados similares en cuanto a la dirección del cambio morfológico.

Eretmobrycon ecuadorensis: El ACP realizado mostró una estructura poco dispersa entre los datos (Fig. 3D). CP1 y CP2 explicaron el 21.35 % y el 17.10 % de la varianza en la forma del cuerpo, los demás CPs explicaron el 13.64 % o menos de la variación y fueron descartados. El CP1 tuvo una correlación moderada con el tamaño de los especímenes ($r = 0.43$, $N = 1\ 378$, $P < 0.001$, Fig. 3E). El análisis de regresión de la forma del cuerpo sobre el tamaño centroide dio un resultado similar, indicando que hubo poco cambio en la forma del cuerpo entre especímenes pequeños y grandes. El tamaño centroide explicó apenas el 11.41 % de la variación del cuerpo en esta especie. La alometría se manifestó básicamente en una ligera disminución del tamaño del ojo y del alto de la parte supero-frontal de la cabeza (Fig. 3F).

El AVC usando a río como el factor para determinar grupos generó una buena separación entre especímenes recolectados a través de todo el rango de tamaño de las muestras (Fig. 4C y Fig. 4D), con una distancia de Mahalanobis de 1.41 y distancia de Procrusto de 0.0073 entre los promedios de los ríos. El cuerpo de los individuos del río Súa son menos profundos que los del río Atacames, el ojo más pequeño, el hocico algo más pronunciado hacia arriba, así como el inicio de las aletas pélvicas y aleta anal desplazadas hacia atrás, finalmente, la aleta pectoral un poco desplazada hacia abajo.

El AVC usando a las diferentes zonas de recolección (sitio de baja, media y alta elevación) también generó diferencias morfológicas con base en la altitud de recolección (Fig. 5C y Fig. 5D). Los patrones que separan a las variantes canónicas 1 y 2 son similares a la especie anterior, en cuanto a que la VC1 separó principalmente a especímenes de sitios bajos de aquellos recolectados en sitios medios y altos; dado principalmente por una diferencia en el alto del

cuerpo, tanto en la región dorsal como la ventral; algo parecido sucede en la VC2 donde también se presenta una tendencia a separar a los especímenes recolectados en sitios medios de los sitios altos, dado principalmente por una diferencia en el tamaño del ojo. En las regresiones separadas para cada río, también dieron resultados similares en cuanto a la dirección del cambio morfológico y la altitud.

Andinoacara blombergi: El ACP realizado mostró una estructura muy dispersa entre los datos, en particular en el CP1 (Fig. 3G). CP1 y CP2 explicaron el 26.43 % y el 14.53 % de la varianza en la forma del cuerpo, los demás CPs explicaron el 12.69 % o menos de la variación y fueron descartados. El CP1 tuvo una fuerte correlación con el tamaño de los especímenes ($r = 0.89$, $N = 284$, $P < 0.001$, Fig. 3H). El análisis de regresión de la forma del cuerpo sobre el tamaño centroide dio un resultado similar, indicando que hubo un cambio moderado en la forma del cuerpo entre especímenes pequeños y grandes. El tamaño centroide explicó el 21.78% de la variación del cuerpo en esta especie. La alometría se manifestó en una disminución del tamaño del ojo, un ligero aumento en el alto del cuerpo a nivel de la cabeza, tanto en la parte dorsal como ventral, y en un pequeño desplazamiento hacia abajo de la aleta pectoral (Fig. 3I).

El AVC usando a los ríos como factor que determina los grupos, también generó una buena separación entre especímenes recolectados a través de todo el rango de tamaño de las muestras (Fig. 4E y Fig. 4F), con una distancia de Mahalanobis de 2.31 y distancia de Procrusto de 0.011 entre los promedios de los ríos. La cabeza de los individuos de río Súa presenta el ojo más grande y un hocico algo más pronunciado que la cabeza de los individuos del río Atacames, así como un pedúnculo caudal algo más delgado.

Para esta especie, el AVC usando la zona de recolección (sitio de baja, media y alta elevación) también generó diferencias morfológicas en base de la altitud de recolección (Fig. 5E y Fig. 5F). Los patrones que separan a las variantes canónicas 1 y 2 son similares a las especies anteriores, en cuanto a que la VC1 separó principalmente a individuos de sitios bajos de aquellos recolectados en sitios medios y altos; dado principalmente por una diferencia en el alto del cuerpo, tanto en la región dorsal como la ventral, por detrás de la cabeza; algo parecido sucede también en la VC2 donde se presenta una tendencia a separar a los especímenes recolectados en sitios medios de los sitios altos y bajos, dado principalmente por una diferencia en el tamaño del ojo. En las regresiones separadas para cada río, también dieron resultados similares en cuanto a la dirección del cambio morfológico y la altitud.

DISCUSIÓN

Con el presente estudio, se ha demostrado, primero que hay diferencias en la forma del cuerpo entre poblaciones de las dos cuencas a pesar de que estas están geográficamente adyacentes, con tamaño, gradiente y condiciones ambientales similares; es decir, esto resalta la influencia del aislamiento geográfico como un factor que impulsa la variación fenotípica de los peces. Segundo, existe un patrón paralelo de diferenciación morfológica para las tres especies en ambas cuencas muestreadas: la profundidad del cuerpo fue mayor en las partes bajas de la cuenca que en las partes altas, resaltando aún más la capacidad de los peces de adaptarse a condiciones locales incluso dentro de la misma cuenca geográfica. Tercero, se encontró que un componente significativo de la variación en la forma del cuerpo en las tres especies está asociado con la alometría, el cambio en la forma asociado con el desarrollo.

En cuanto a la variación fenotípica microgeográfica, hay que señalar que la diversidad de peces por unidad de área es mucho mayor en sistemas de agua dulce que en el mar (Nelson, Grande, & Wilson, 2016). Esto se debe, por lo menos en parte, a la mayor abundancia de barreras geográficas que existen en sistemas de agua dulce y las resultantes oportunidades para la diferenciación genética y la adaptación local. Diferencias ambientales en el hábitat también pueden resultar en diferencias morfológicas entre poblaciones mediante la plasticidad fenotípica (West-Eberhard, 2003). Como consecuencia, la variación fenotípica es relativamente común entre poblaciones geográficamente aisladas de peces de agua dulce (Sidlauskas, Chernoff & Machado-Allison, 2006; Aguirre, 2009; Fonseca de Barros, Louvise & Pellegrini-Caramaschi, 2019).

El análisis de variantes canónicas separando poblaciones por río en este estudio mostró que hubo diferencias detectables en la forma del cuerpo entre poblaciones en los ríos Atacames y Súa para las tres especies muestreadas a través del rango de tamaños para cada especie (Fig. 4). Sin embargo, la magnitud de la diferencia entre ríos fue relativamente pequeña y el patrón de diferenciación no fue consistente entre las especies; cada especie mostró su propio patrón de divergencia morfológica entre ríos. Diferencias pequeñas en la forma del cuerpo como estas pueden ser el producto de muchos factores incluyendo procesos aleatorios. Se necesitaría muestrear más ríos para poder identificar los factores importantes que causan la divergencia morfológica entre poblaciones habitando diferentes cuencas hidrográficas en la costa ecuatoriana y estimar su magnitud típica.

El patrón de diferenciación más interesante fue el que se detectó entre poblaciones habitando las partes bajas y altas de las dos cuencas. En las tres especies y en ambos ríos, las poblaciones muestreadas en las partes bajas de la cuenca tuvieron el cuerpo más profundo que las que habitan las partes altas (Fig. 5 y Fig. 6). Este tipo de cambio en la forma del cuerpo ha sido reportado previamente en varias especies incluyendo al género *Rhoadsia* (Sidlauskas, Chernoff & Machado-Allison, 2006; Aguirre et al., 2016; Malato et al., 2017; Aguirre et al., 2019). En todos los ríos en que se ha examinado la variación en la forma del cuerpo entre poblaciones de *Rhoadsia*, la profundidad relativa del cuerpo disminuye con aumento en la elevación, en especial en tramos cuya altitud varía de los 500 a 1000 m. Mientras que las cuencas de los ríos Atacames y Súa que son mucho más pequeñas y de menor cambio altitudinal (entre 5 y 130 m), se ha reportado también la divergencia morfológica para *Rhoadsia* y es la primera vez que se ha documentado, este tipo de cambios en la profundidad del cuerpo con la altitud del río para *E. ecuadorensis* y *A. blombergi*.

Hay varios factores que cambian en paralelo con la elevación de los ríos Neotropicales que podrían ser responsables individualmente o en conjunto de este patrón común de divergencia en la forma del cuerpo (Vannote, Minshall, Cummins, Sedell & Cushing, 1980; Sidlauskas et al., 2006; Winemiller, Agostinho & Caramaschi, 2008; Jaramillo-Villa, Maldonado-Ocampo & Escobar, 2010; Aguirre et al., 2016; De la Barra, Zubieta, Aguilera, Maldonado, Pouilly & Oberdorff, 2016). Por ejemplo, las partes bajas de las cuencas suelen tener una proporción más alta de hábitats con aguas lentas o quietas, el agua suele ser más caliente, los peces ictiófagos son más abundantes y los nutrientes se acumulan. Por otra parte, en las partes altas los ríos son más angostos, con rocas entre las cuales fluye el agua con mayor velocidad, la temperatura suele ser más baja, los peces ictiófagos son menos abundantes o están ausentes y los nutrientes son más escasos (Vannote et al., 1980; Winemiller et al., 2008; Aguirre et al., 2016, Aguirre et al., 2019). De estos factores, es ampliamente conocido que un cuerpo más hidrodinámico (menos profundo) en peces está fuertemente asociado con hábitats de mayor flujo por razones de eficiencia energética (Webb, 1984; Langerhans & Reznick, 2010).

Aspectos bióticos como la abundancia de depredadores y alimentos podrían también estar actuando. Una mayor profundidad del cuerpo en peces funciona como una defensa en contra de peces ictiófagos de manera que poblaciones sujetas a fuerte depredación por peces suelen tener el cuerpo más profundo (Andersson, Johansson & Soderlund, 2006; Chivers, Zhao, Brown, Marchant & Ferrari, 2008). También es común que poblaciones de peces que habitan

ambientes ricos en nutrientes y alimentos suelen tener cuerpos más profundos y robustos (Andersson et al., 2006; Chivers et al., 2008). Incluso diferencias pequeñas en temperatura pueden causar cambios en la forma del cuerpo (Reyes-Corral & Aguirre, 2019). Futuros estudios deberían tomar variables ambientales específicas, en este tipo de cuencas, para diseñar experimentos que cuantifiquen como están contribuyendo los diferentes factores a la variación morfológica que hemos documentado.

No está claro si las diferencias morfológicas documentadas son el producto de la plasticidad fenotípica, diferencias genéticas producto de la adaptación local o la deriva genética, o una combinación de estas. Los elementos de cambio en la distribución del gradiente, diferencias en el flujo del agua, la temperatura, la alimentación o la presencia de depredadores, en cuanto al cambio en la forma del cuerpo evidenciados, podrían estar relacionados con una respuesta adaptativa producto de la plasticidad fenotípica ante la presencia de agentes externos (Fisk et al., 2007). La plasticidad que es común en los peces y que pueden influenciar en el desarrollo del cuerpo y resultar en diferencias morfológicas entre poblaciones que no requieren cambios genéticos (West-Eberhard, 2003; Andersson et al., 2006; Chivers et al., 2008; Reyes-Corral & Aguirre, 2019). Estudios actuales muestran que la capacidad de las poblaciones para experimentar una evolución contemporánea o rápida es también posible (Swanne, Hendry, & Reznick, 2017), donde la plasticidad fenotípica puede influir en la dinámica evolutiva y, por lo tanto, en las tasas de evolución.

Por otro lado, la adaptación genética también es común en peces de río y es posible que haya un componente de adaptación genética local que esté influenciando las diferencias en la forma del cuerpo entre poblaciones en las partes bajas y altas de estos ríos (Hendry et al., 2002). Las poblaciones ni si quiera requieren ser muy antiguas para estar adaptadas localmente si hay diferencias fuertes en los factores selectivos; además la evolución contemporánea puede resultar en cambios genéticos y fenotípicos en pocas generaciones (Hendry & Kinnison, 1999; Aguirre & Bell, 2012). Se ha demostrado incluso que caracteres como el tamaño corporal y la forma del cuerpo son evolutivamente más probables de un cambio temprano y en espacios cercanos (Blomberg, Garland, & Ives, 2003).

En cuanto a la alometría, hay que entender que los estudios sobre la importancia de la variación morfológica asociada con el desarrollo y la alometría tienen una larga historia en la biología (Thompson, 1917; Huxley, 1932; Gould, 1977). Por ello, en la actualidad, es la morfometría

geométrica una de las metodologías más usadas como una poderosa herramienta para este propósito (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch et al., 2012; Klingenberg, 2016).

En este estudio, un componente significativo de la variación intraespecífica en la forma del cuerpo de las tres especies examinadas estuvo asociada con la alometría. Este factor toma importancia cuando se presentan rangos amplios de tamaños, pero también la alometría en los peces es común (Friedman, Martinez, Price, & Wainwright, 2019). Es importante ver la magnitud en el porcentaje de la varianza en la forma del cuerpo explicada por la alometría que difirió sustancialmente entre especies. La alometría fue muy fuerte en *R. minor* explicando el 38.58 % de la varianza en la forma del cuerpo; con grado intermedio en *A. blombergi*, que explicó el 21.78 % de la varianza, y finalmente *E. ecuadorensis*, que explicó solo el 11.41 % de la varianza.

Rhoadsia minor ha mostrado diferenciación entre poblaciones tanto en este estudio (Fig. 4, Fig. 5 y Fig. 6) como en estudios previos junto a su congénere *R. altipinna* (Aguirre et al., 2016; Malato et al. 2017). La manera en que cambia la forma del cuerpo con el desarrollo también coincide con la manera más obvia en que difiere la forma del cuerpo entre poblaciones de *Rhoadsia*; ambas involucran cambios en la profundidad relativa del cuerpo. El cuerpo de ejemplares pequeños de *Rhoadsia* es relativamente similar en profundidad al de otros carácidos en la región occidental del Ecuador. A medida que crecen, hay un crecimiento alométrico positivo importante en la profundidad del cuerpo de tal manera que los adultos desarrollan cuerpos que están entre los más profundos de la familia Characidae en el Ecuador occidental (Jiménez-Prado et al., 2015; Aguirre et al., 2016).

Sería importante investigar más detalladamente si la alometría relativamente fuerte en la forma del cuerpo, que parece caracterizar a especies del género *Rhoadsia*, puede servir como una fuente de variación morfológica y facilitar el proceso de diferenciación entre poblaciones, así como su relación con las características del hábitat. Esto es porque en teoría debería ser más fácil cambiar programas de desarrollo que ya existen que producir programas de desarrollo nuevos. Dado que parte normal del programa de desarrollo de *Rhoadsia* incluye un cambio relativamente fuerte en la forma del cuerpo, de menos profundo a más profundo a medida que los individuos crecen, la evolución de las poblaciones con cuerpos menos profundos que generalmente se encuentran en las partes más altas de las cuencas simplemente involucraría reducir la tasa de crecimiento del cuerpo en el eje ventral-dorsal relativo al programa normal de desarrollo. Es decir, cambiar el crecimiento alométrico positivo en la profundidad del cuerpo

característico de las poblaciones en las partes bajas a un crecimiento más isométrico. En este sentido, Sidlauskas et al. (2006) reportaron que diferencias en las trayectorias de crecimiento alométrico contribuyen a la diferencia en la profundidad del cuerpo entre poblaciones de *Bryconops* sp. cf. *melanurus* habitando las partes bajas y altas de la región del Pantanal Brasileño. Estudios comparados de la alometría en otros grupos nos han enseñado mucho acerca de cómo y cuándo en el desarrollo surgen las diferencias morfológicas entre especies y podrían ser de provecho aquí (Zelditch et al., 2012; Klingenberg, 2016).

Los resultados de este estudio indican que aún en las cuencas hidrográficas pequeñas, existen patrones de variación morfológica importante que sugieren procesos ecológicos y evolutivos influenciando la variación fenotípica de los peces de diferente manera en diferentes partes de las cuencas. Dado que estas cuencas pequeñas son altamente vulnerables a la degradación ambiental, esto es una causa para reflexionar sobre lo que se está perdiendo a medida que las condiciones ambientales en estos ecosistemas se deterioran y especies se extinguen localmente. En muchos casos, es probable que poblaciones localmente adaptadas o incluso especies no descritas ya se hayan extinguido sin nunca haber sido estudiadas en detalle. Este es el estudio de variación morfológica de peces más detallado que se ha realizado hasta la fecha en las cuencas pequeñas de la costa noroccidental del Ecuador, y resalta la importancia que tienen estas cuencas como reservorios del legado evolutivo de la fauna y flora neotropical. Esperamos que este estudio estimule más investigación a nivel poblacional sobre la variación fenotípica y genética en peces de la región.

REFERENCIAS

- Aguirre, W.E., & Bell, M.A. (2012). Twenty years of body shape evolution in a threespine stickleback population adapting to a lake environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 817-831.
- Aguirre, W., & Jiménez-Prado, P. (2018). *Guía práctica de morfometría geométrica. Aplicaciones en la ictiología*. Esmeraldas, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE).
- Aguirre, W.E. (2009). Microgeographical diversification of threespine stickleback: body shape-habitat correlations in a small, ecologically diverse Alaskan drainage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 139-151.
- Aguirre, W.E., Navarrete, R., Malato, G., Calle, P., Loh, M.K., Vital, W.F., ... & Granda, J.C. (2016). Body Shape variation and population genetic structure of *Rhoadsia altipinna* (Characidae: Rhoadsiinae) in Southwestern Ecuador. *Copeia*, 104, 554-569.
- Aguirre, W.E., Young, A., Navarrete-Amaya, R., Valdiviezo-Rivera, J., Jiménez-Prado, P., Cucalón-Tamayo, R., ... Shervette, V. (2019). Vertebral number covaries with body form and elevation along the Western Slopes of the Ecuadorian Andes in the Neotropical fish genus *Rhoadsia* (Teleostei: Characidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 126, 706-720.
- Andersson, J., Johansson, F., & Soderlund, T. (2006) Interactions between predator- and diet-induced phenotypic changes in body shape in crucian carp. *Royal Society of London*, 273, 431-437.
- Barriga, R. (2012). Lista de peces de agua dulce e intermareales del Ecuador. *Revista Politécnica*, 30, 83-119.
- Barriga, R. (1994). Peces del Noroeste del Ecuador. *Revista Politécnica*, 19, 43-154.
- Bell, M.A. (1982). Differentiation of adjacent stream populations of threespine sticklebacks. *Evolution*, 36, 189-199.
- Benítez, H.A., & Püschel, T.A. (2014). Modelando la varianza de la forma: Morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32, 998-1008.

- Blomberg, S., Garland T., & Ives, A. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.
- Bolnick, D.I., Snowberg, L., Patenia, C., Lau, O.L., Stutz, W.E. & Ingram, T. (2009). Habitat choice contributes to adaptive divergence between lake and stream populations of threespine stickleback. *Evolution*, 63, 2004-2016.
- Chivers, D.P., Zhao, X., Brown, G.E., Marchant, T.A., & Ferrari, M.C.O. (2008). Predator-induced changes in morphology of a prey fish: the effects of food level and temporal frequency of predation risk. *Evolutionary Ecology*, 22, 561-574.
- De la Barra, E., Zubieta, J., Aguilera, G., Maldonado, M., Pouilly, M., & Oberdorff, T. (2016). ¿Qué factores determinan la distribución altitudinal de los peces de ríos tropicales andinos? *Revista de Biología Tropical*, 64, 157-176.
- Dodson, C.H., & Gentry, A.H. (1978). Flora of the Rio Palenque Science Center, Selbyana. *The Journal of the Marie Selby Botanical Gardens*, 4, 1-628.
- Dodson, C. H., & Gentry, A.H. (1991). Biological Extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78, 273-295.
- Eigenmann, C.H. (1921). The nature and origin of the fishes of the Pacific slope of Ecuador, Peru and Chili. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 51, 503-523.
- Endler, J.A. (1977). *Geographic variation, speciation, and clines*. New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Fisk, D.F., Latta, L.C., Knapp, R.A., & Pfrender, M.E. (2007). Rapid evolution in response to introduced predators I: rates and patterns of morphological and life-history trait divergence. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 22.
- Fonseca de Barros, T., Louvise, J., & Pellegrini-Caramaschi, E. (2019). Flow gradient drives morphological divergence in an Amazon pelagic stream fish. *Hydrobiologia*, 833, 217-229.
- Friedman, S.T., Martinez, C.M., Price, S.A., & Wainwright, P.C. (2019). The influence of size on body shape diversification across Indo-Pacific shore fishes. *Evolution*, 73, 1873-1884.
- Gharred, T., Mannai, R., Belgacem, M., & Jebeli J. (2020). Incidence of morphometry variation, growth alteration, and reproduction performance of the annular sea bream (*Diplodus annularis*) as effective tools to assess marine contamination: how useful is a

- multi-biotimarkers approach? *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 4075-4088.
- Gould, S.J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, USA: Belknap Press of Harvard University Press.
- Hendry, A.P., & Kinnison, M.T. (1999). The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*, 53, 1637-1653.
- Hendry, A.P., Taylor, E.B., & McPhail, J.D. (2002). Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system. *Evolution*, 56, 1199-1216.
- Huxley, J.S. (1932). *Problems of Relative Growth*. Lincoln Lac Veagh. New York, USA: The Dial Press.
- Jaramillo-Villa, U., Maldonado-Ocampo, J.A., & Escobar, F. (2010). Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*, 76, 2401-2417.
- Jiménez-Prado, P., Aguirre, W., Laaz-Moncayo, E., Navarrete-Amaya, R., Nugra-Salazar, F., Rebolledo-Monsalve, E., ... Valdiviezo-Rivera, J. (2015). *Guía de Peces para aguas continentales en la vertiente occidental del Ecuador*. Esmeraldas, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE); Universidad del Azuay (UDA) y Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN) del Instituto de Biodiversidad.
- Jiménez-Prado, P., Vásquez, F., Rodríguez, D., & Taphorn, D. (2020). Efectos de la especie invasora *Poecilia gillii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) sobre *Pseudopoecilia fria* en de los ríos costeros de la región del Chocó, Ecuador. *Revista de Biología Tropical*, 68, 122-138.
- Klingenberg, C.P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- Klingenberg, C.P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226, 113-137
- Kolbert, E. (2015). *The sixth extinction. An unnatural history*. London, UK: Picador.

- Langerhans, R.B., & Reznick, D.N. (2010). Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. En Domenici, P., & Kapoor, B.G. (Eds.), *Fish Locomotion: An Etho-ecological Perspective* (pp. 200-248). Enfield, New Hampshire, UK: Science Publishers.
- Lujan, N.K., Meza-Vargas, V., & Barriga-Salazar, R. (2015). Two New Chaetostoma Group (Loricariidae: Hypostominae) Sister Genera from Opposite Sides of the Andes Mountains in Ecuador, with the Description of One New Species. *Copeia*, 103, 651-663.
- Malato, G., Shervette, V.R., Navarrete-Amaya, R., Valdiviezo-Rivera, J., Nugra-Salazar, F., Calle-Delgado, ... Aguirre, W.E. (2017). Parallel body shape divergence in the Neotropical fish genus *Rhoadsia* (Teleostei: Characidae) along elevational gradients of the Western Slopes of the Ecuadorian Andes. *PLoS One*, 12(6), e0179432.
- Moritz, C. (1994). Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 373-375.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., & Kent, J. (2000). Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Nelson, J.S., Grande, T.C., & Wilson, M.V.H. (2016). *Fishes of the World*. New Jersey, USA: John Wiley and Sons, Inc. Hoboken.
- Provezano R., & Barriga, R. (2017). The species of *Hemiancistrus* (Siluriformes: Loricariidae) from Ecuador. *Zootaxa*, 4272, 221-235.
- Reyes-Corral, WD., & Aguirre, W.E. (2019). Effects of temperature and water turbulence on vertebral number and body shape in *Astyanax mexicanus* (Teleostei: Characidae). *PLoS One*, 14(7), e0219677.
- Rohlf, F.J., & Marcus, L.F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 129-132.
- Rohlf, F.J. (2018a). TpsUtil (Version 1.76). Retrieved from <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf, F.J. (2018b). TpsDig2 (Version 2.31). Retrieved from <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Román-Valencia, C., Ruiz-C, R.I., Taphorn, D.C., & García-A, C. (2013). Three new species of *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae), with keys for species from Ecuador and

- a discussion on the validity of the genus *Knodus*. *Animal Biodiversity and Conservation*, 36, 123-139.
- Sidlauskas, B., Chernoff, B., & Machado-Allison, A. (2006). Geographic and environmental variation in *Bryconops* sp. cf. *melanurus* (Ostariophysi: Characidae) from the Brazilian Pantanal. *Ichthyological Research*, 53, 24-33.
- Strahler, A.N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans Am Geophys Union*, 38, 913-920.
- Swanne, P.G., Hendry, A.P., & Reznick, D.N. (2017). Predator-induced Contemporary Evolution, Phenotypic Plasticity, and the Evolution of Reaction Norms in Guppies. *Copeia*, 105(3), 514-522.
- Tan, M., & Armbruster, J.W. (2012). *Cordylancistrus santarosensis* (Siluriformes: Loricariidae), a new species with unique snout deplation from the Río Santa Rosa, Ecuador. *Zootaxa*, 3243, 52-58.
- Thompson, D. (1917). *On Growth and Form*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Toro-Ibacache, M.V., Manriquez-Soto, G., & Suazo-Galdames, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28, 977-990.
- Valdiviezo-Rivera, J., Garzón-Santomaro, C., Inclán-Luna, D., Mena-Jaén, J., & González-Romero, D. (Eds.). (2018). *Ecosistemas dulciacuícolas de la provincia de El Oro: Peces y macroinvertebrados acuáticos como indicadores biológicos del páramo al manglar* (Publicación Miscelánea No 10). Quito-Ecuador: Serie de Publicaciones Gobierno Autónomo Descentralizado Provincial de El Oro, GADPEO - Instituto Nacional de Biodiversidad, INABIO.
- Vannote, R. L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 30-137.
- Webb, P.W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, 24, 107-120.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Wilson, E.O. (2003). *The future of life*. New York, USA: Vintage.

Winemiller, K.O., Agostinho, A.A., & Caramaschi, E.P. (2008). Fish ecology in tropical streams. En Dudgeon, D. (Ed.), *Tropical stream ecology* (pp. 107-146). London, UK: Academic Press.

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., & Sheets, H.D. (2012). *Geometric morphometrics for biologists. A primer*. Lo, UK: Academic Press.

Capítulo 4

Jiménez-Prado, P. y I. Arranz. (2021). The response of fish size and species diversity to environmental gradients in two Neotropical coastal streams. *Hydrobiologia*,

DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04654-2>

<https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10750-021-04654-2#Sec2>

THE RESPONSE OF FISH SIZE AND SPECIES DIVERSITY TO ENVIRONMENTAL GRADIENTS IN TWO NEOTROPICAL COASTAL STREAMS

The response of fish size and species diversity to environmental gradients in two Neotropical coastal streams

ABSTRACT

This study investigated the effects of environmental variation on fish diversity patterns in two coastal streams in northwestern Ecuador. Specifically, we examined the role of topography, instream conditions (pH, conductivity), and human influence (land use modifications) on fish species richness, diversity and evenness as well as body size diversity and size evenness. We sampled 19 sites bimonthly during the dry and wet seasons in 2016-2017. The results showed that the contribution of each measure of fish diversity responded differently to the local drivers. For size-based metrics, fish assemblages displayed greater size diversity (more diversity of body sizes) at lower pH and conductivity levels. Taxonomic metrics showed a negative relationship between the number of species and the downstream-upstream gradient. In both measures of diversity, human influence negatively affected size evenness and Shannon diversity, with less equitable abundance distribution and fewer species in more human-altered locations. These results improve our understanding of how assembly processes operate in shaping local fish assemblages in Neotropical coastal streams.

Key words: abiotic factors, biodiversity, community assembly, fish body size, low-altitude streams.

RESUMEN

Este estudio investigó los efectos de la variación ambiental en los patrones de diversidad de peces en dos arroyos costeros del noroccidente de Ecuador. Específicamente, se examinó el papel de la topografía, las condiciones ambientales de los arroyos (pH, conductividad) y la influencia humana (modificaciones en el uso de la tierra) sobre la riqueza, la diversidad y la uniformidad de las especies de peces, así como la diversidad y la uniformidad del tamaño corporal. Se tomaron muestras en 19 sitios de forma bimestral, durante las estaciones seca y húmeda, entre 2016-2017. Los resultados mostraron que la contribución de cada medida de diversidad de peces respondió de manera diferente a los impulsores locales. Para las métricas basadas en el tamaño, la comunidad de peces mostraron una mayor diversidad de tamaños (más diversidad de tamaños corporales) a niveles de pH y conductividad más bajos. Las métricas taxonómicas mostraron una relación negativa entre el número de especies y el gradiente aguas abajo-aguas arriba. En ambas medidas de diversidad, la influencia humana afectó negativamente a la uniformidad de tamaños y a la diversidad de Shannon, con una distribución menos equitativa de la abundancia y un menor número de especies en los lugares más alterados por el hombre. Estos resultados mejoran nuestra comprensión de cómo operan los procesos de ensamblaje en la conformación de comunidades locales de peces en los arroyos costeros neotropicales.

Palabras clave: factores abióticos, biodiversidad, ensamblaje comunitario, tamaño corporal de los peces, arroyos de baja altitud.

INTRODUCTION

A key goal in community ecology is to determine where species occur and how local communities are assembled from the available regional species pool. General theory views assembly processes as selective forces that can prevent or facilitate species coexistence (Smith & Powell, 1971; Zobel, 1997). Fish are a suitable group for studying assembly processes because (i) they exhibit large ontogenetic changes (i.e., young and adult organisms within a species display distinct ecological roles) and (ii) their metabolic processes and life history activities (e.g., spawning, foraging, migrating) rely on external factors, such as temperature, water flow and food availability (Jackson et al., 2001). In streams, fish species diversity correlates consistently with instream habitat and catchment features, with relationships between species number and habitat area (Whittaker et al., 2001), water discharge (McGarvey & Ward, 2008; McGarvey & Hughes, 2008; McGarvey & Terra, 2016), or elevation (Johnson et al., 2007; Roa-Fuentes & Casatti, 2017). However, less is known about the response of fish body-size diversity to gradients of instream and catchment conditions, or how it correlates with fish assembly processes.

Body size is a key ecological trait influencing multiple biological functions, such as life-history adaptations (Peters, 1983), food-web structures (Woodward et al., 2012), or ecosystem processes (Gillooly et al., 2001). Body size positively correlates with climate variables (e.g., precipitation; Woodward et al., 2012), but it is also constrained by local-extent factors (e.g., pH, dissolved oxygen, salinity) because many physiological processes (e.g., osmoregulatory costs, energetic demands) are size-dependent (Peters, 1983). The importance of body size relies on metabolic theory because it provides a mechanistic basis to link the metabolic capacities of organisms (e.g., respiration, reproduction) and energy fluxes across trophic levels (Brown et al., 2004). Moreover, body size is tightly linked with the trophic position of organisms because it can provide more meaningful information on the trophic role than the taxonomic identity (Trebilco et al., 2013).

The diversity of fish body sizes can vary according to the region observed in the river continuum, because lotic systems are characterized by continuous changes of physical and chemical variables, hydromorphological characteristics, and corresponding shifts of species composition along the river course (Vannote et al., 1980). Previous research has shown a decline in species diversity from downstream to upstream and this decline is associated with spatial changes in resource availability, channel morphology, and flow regime (Ibañez et al.,

2007; Ibañez et al., 2009; Oberdorff et al., 2011). More recently, size-based approaches have related changes in fish size diversity to assembly processes in streams in large basins (Broadway et al., 2015; Benejam et al., 2018).

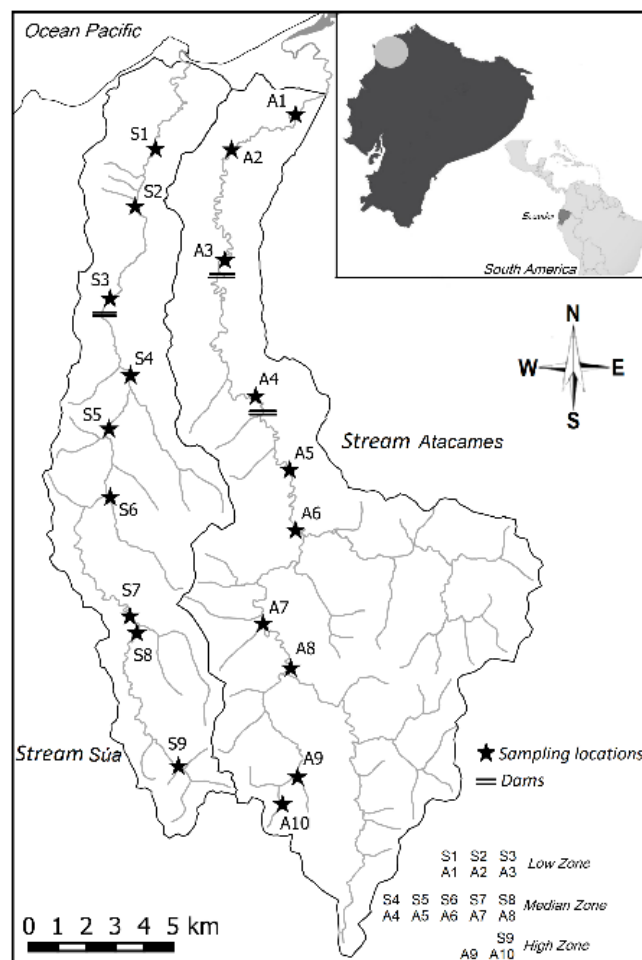
The Pacific coastal streams of Ecuador have a reduced fish fauna, but they are ecologically valuable and they have high rates of endemism because of historical isolation by the Andes. The fishes also provide social benefits (e.g., food supply) to urban areas (Jiménez-Prado et al., 2015). Given that fish assembly composition and function change along the river continuum (Vannote, et al., 1980), the use of a size-based approach on fish diversity provides an additional perspective for assessing the role of assembly processes in small areas such as coastal streams. The goal of the present study was to investigate the effects of assembly processes on fish size and species diversity in two coastal streams of northwestern Ecuador. Specifically, we examined the role of instream conditions (e.g., nutrient concentration, salinity), topography (e.g., elevation), and streambed substrate on multiple fish biodiversity parameters (i.e., species and size diversity). We hypothesized that the drivers would explain more variation in size-based metrics than traditional taxonomic diversity approaches. We also hypothesized that subtle shifts in assembly processes would affect metabolic processes more noticeably at the individual level (i.e., intraspecific size variability) than processes affecting species numbers (e.g., extirpation or colonization).

MATERIAL AND METHODS

Study sites

The study was conducted in the Atacames and Súa coastal streams located in the Esmeraldas River basin of northwestern Ecuador (Fig. 1). The region is shaped by both lowlands and montane foothills, which yield permanent streams that flow into the Pacific. The two streams share a similar Neotropical fauna and flora, but there is scarce information on their fish biology and ecology (Morrone, 2001). The climate is seasonally tropical with a dry season from July to December and a rainy season from January to June. The stream channels are nearly 40 km long, and their drainage areas are nearly 300 km². They have moderate slopes that form gravel-sand bedded channels with average depths between 30 and 70 cm (Molinero, 2019).

Figure 1. The locations of the stream (Súa and Atacames) sites. Star symbols refer to the location of the sampled fish assemblages along the stream channel.



The two streams can be divided into low, medium, and high stream-reach zones that differ in landscape conditions. The riparian vegetation ranges from evergreen tropical forests around

the headwaters and middle sections to semi-deciduous tropical forest around their lower reaches. The landscapes around the headwater section are characterized by steep slopes and produce narrow streambeds surrounded by high hills. The middle zones have lower slopes and hills with average drainage areas of 61.06 km² (stream order three and four; Fig. 1). The lower zones have flat slopes with average drainages of 111.80 km² (fourth to sixth order; Fig. 1).

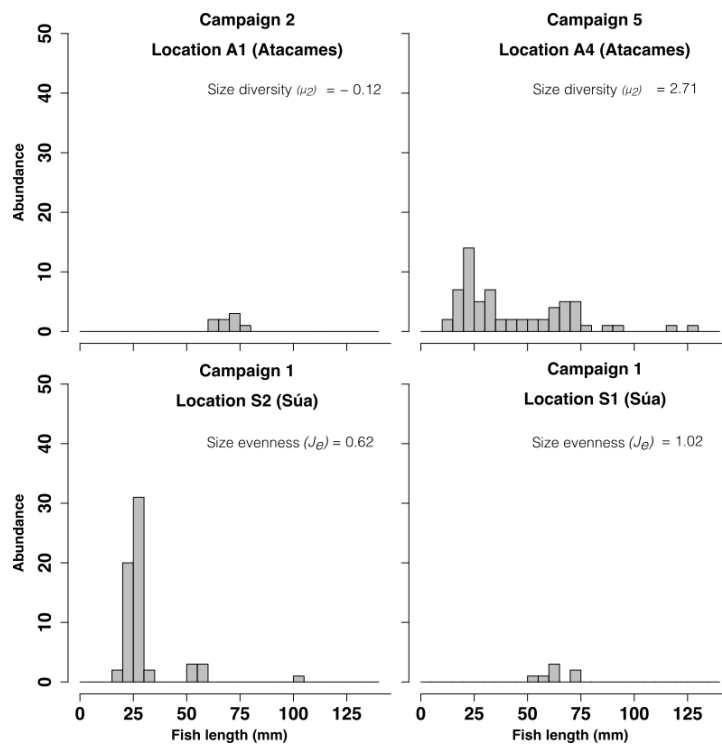
Fish sampling design

The 19 wadeable stream locations were sampled bimonthly, spanning the dry and wet seasons from July 2016 to January 2017, for a total of 114 site visits. Ten 100 m long sites were sampled in the Atacames and nine in the Súa (Fig. 1). The 100 m long sites were proper lengths to estimate fish species composition in Neotropical streams, as they can cover all microhabitats such as riffles and pools (Mojica et al., 2014). Although the widths in each of the reaches were not constant (site widths ranged from 4.28 to 16.9 m; Table 1), they cover 40 times the width of the wetted channel needed to represent stream fish species, as recommended for Atlantic Forest streams (de Freitas-Terra et al., 2013), U.S. streams (Reynolds et al., 2003; Kanno et al., 2009) and the 180-250 m recommended for Amazonian streams (dos Anjos & Zuanon, 2007). To record both abundant and rare species, two gear types were used following standard protocols (Mojica et al., 2014; Jones et al., 2019): purse seines (6 m x 1.20 m; 3 mm mesh) and cast nets (2.10 m radius; 10 mm mesh). For seine operation, each site was encircled in 4-6 sections encompassing the entire width of the stream and then hauling the net to shore, each with at least 4 successive passes; the cast net was used 10 times in standing water to capture larger fish that may have evaded the purse seine (Mojica et al., 2014). Blocking nets were not used to prevent from scaping of the most mobile species. However, (i) the study sites are species-poor wadeable streams and (ii) the fish sampling likely records more than the 90 % of the species present in the study area (Mojica et al., 2004). Thus, the use of two fishing gears, with different selectivity and successive passes seek precisely to guarantee a complete registry (Mojica et al., 2014; Foubert et al., 2018). In addition, we obtained the same composition of species in terms of diversity, abundance and body size compared to previous samplings (Jiménez-Prado, 2012).

Fish were counted individually and measured (standard length) to an accuracy of 0.1 mm and weighed to an accuracy of 0.01 g (see Online Resource 1 for numerical abundance of each fish species). Single size-based metrics (e.g., fish length and weight) were comparable for the calculations of the size diversity (*unpublished results*) but we opted to use fish length because

it is easier to measure in fish monitoring programs than fish weight. All collected specimens were anesthetized and sacrificed in ice before being fixed in a 10% formaldehyde solution. In the laboratory, fish were identified to species and preserved in 70% ethanol for deposition in the museum at the Pontifical Catholic University of Ecuador in Esmeraldas (CEMZ-p-002-224; 352-368) (Fig. 2).

Figure 2. Plots showing size distributions of four individual locations with the extreme values of size diversity (top panels) and size evenness (bottom panels). The x -axes represent the fish length (mm) classified into size classes (i.e., (0,5], (5,10], (10,15], etc.) whereas y -axes represent the fish abundance in each size class. The estimates of the size diversity and size evenness are also reported in each of these four individual locations. Note that the lower fish abundances of the downstream locations refer to zones with the water shallow and flat parts.



Instream and landscape variables

We quantified three natural landscape variables: site elevation (m), catchment slope (%), and drainage basin area (km²) through the use of a geographic information system (GIS). For

human influence, categorical variables (0 absence and 1 presence) were recorded for agricultural and recreational activities, dam presence, and urbanization at the site (Table 1).

Table 1. Topography and human influence information of the study locations in the two streams.

Stream	Location	Altitude (m a.s.l.)	Drainage area (km ²)	Slope (m.m ⁻¹)	Widt h (m)	Fine part. (%)	Grav el (%)	Pebbles (%)	Rocks (%)	Macrophytes (%)	Agricultural activities	Recreational activities	Human population density	Dam presence
	A1	5	117.61	0.0009	8.05	57.7	35.7	3	3.6	0	1	1	1	0
	A2	10	112.95	0.0009	9.4	84.0	10.1	0	5.9	0	1	1	1	0
	A3	17	104.76	0.0009	10.84	94.9	4.1	0.5	0.5	0	1	1	1	1
	A4	23	92.37	0.0009	13.46	62	33.2	4.8	0	1.47	1	0	1	1
Atacames	A5	33	83.99	0.0016	16.03	51.7	39.5	4.1	4.7	3.13	1	0	1	0
	A6	33	78.94	0.0016	16.47	51.9	35.6	12.5	0	5.28	1	0	0	0
	A7	42	39.93	0.0016	16.9	20.7	47.4	30.1	1.8	3.48	1	0	1	0
	A8	52	36.19	0.0016	15.55	12.4	43.8	33.3	10.5	10.86	1	0	1	0
	A9	107	4.59	0.0132	7.92	7.6	59	11.9	21.5	0.67	1	0	0	0
	A10	160	0.73	0.0237	4.28	0	45.8	28.8	25.4	0	0	0	0	0
	S1	16	63.71	0.0017	7.78	62.7	31.7	1.3	4.3	1.24	1	0	1	0
	S2	25	59.56	0.0017	10.05	50.5	13.1	3.4	33	0.97	1	0	1	0
	S3	31	51.8	0.0017	10.43	71.8	25.2	3	0	0	1	1	0	1
	S4	43	45.38	0.0017	8.73	44.7	46.6	7.5	1.2	26.71	1	0	1	0
Súa	S5	49	36.36	0.0017	13.69	65.9	26.8	2.9	4.4	0.36	1	0	1	0
	S6	56	30.76	0.011	14.05	53	34.1	2.8	10.1	2.79	1	0	1	0
	S7	86	16.65	0.0032	10.89	10.6	74.4	2.5	12.5	0.9	1	0	1	0
	S8	92	10.43	0.0055	8.86	14	62	2.9	21.1	2.87	1	0	1	0
	S9	135	3.49	0.0073	4.9	10.5	54.7	30.5	4.3	0	0	0	0	0

Also, at the site, instream habitat conditions were measured along 10 transects oriented perpendicular to the streambed and spaced between 10-m intervals. Average stream width (m) was measured with a steel tape for each transect. Substrate size was determined every 0.5 m intervals beginning from the stream margin by an average of the percent composition using a size classification system adapted from Wentworth (1922): fine particles (< 0.2 mm), gravel (~60 mm), pebbles (~250 mm), and rocks and boulders (> 250 mm). Percentage of submerged macrophytes was also visually recorded (presence or absence) in each interval as a measure of the physical structure of the local sampling point (Table 1). Water temperature (°C), pH, turbidity (Formazin Attenuation Units), conductivity ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), and dissolved oxygen (mg l^{-1}) were recorded during daylight at the water surface through the use of a multiparameter sensor (Hanna HI9829). A one-liter bottle sample (with dark surface) was also collected at the water surface in each location and kept at 4°C for nutrient analyses. In the laboratory, hardness (mg l^{-1}), phosphates ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$), and nitrates (mg l^{-1}) were estimated with a Hach DR900 colorimeter following the procedures of Calmagita colorimetry, ascorbic acid, and cadmium reduction, respectively (APHA, 2012) (Table 2).

Table 2. Summary statistics of the environmental variables in each location.

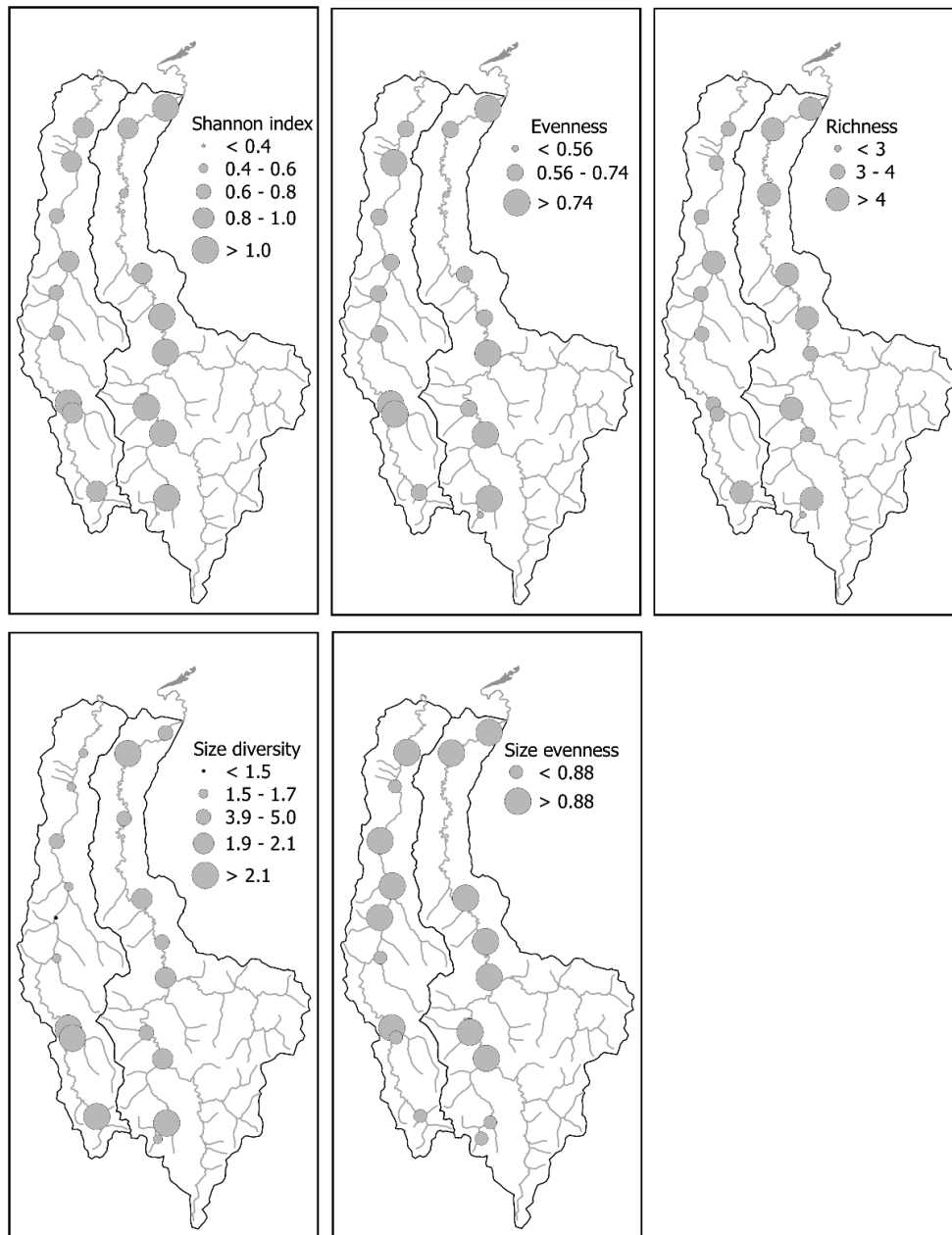
Stream	Zone	Value	pH	Temperature (C°)	CD (μS)	Turbidity (FAU)	DO (mg/l)	Hardness (mg/l)	Phosphate (mg/l)	Nitrate (mg/l)
		Mean	8.15	24.02	551.92	7.25	7.68	3.56	0.77	0.18
		Median	8.15	24.05	560.50	6.00	7.89	3.01	0.81	0.16
	Upper Zone	Min	7.91	23.10	383.00	1.00	6.50	1.43	0.45	0.03
		Max	8.43	24.50	737.00	19.00	8.60	6.46	1.17	0.45
Atacames		SD	0.17	0.50	118.53	5.38	0.76	1.41	0.22	0.14
		Mean	8.10	27.03	584.27	16.42	7.97	3.03	1.04	0.06
	Middle zone	Median	8.14	26.80	650.50	5.50	7.90	2.94	1.07	0.02
		Min	7.66	25.70	342.00	0.00	4.10	0.47	0.47	0.00
		Max	8.51	28.40	785.00	99.00	10.99	6.24	1.50	0.32

	SD	0.22	1.10	144.77	24.66	1.38	1.44	0.28	0.09
	Mean	7.83	27.17	695.44	12.00	6.16	3.31	1.48	0.03
	Median	7.81	27.30	717.00	10.00	5.80	2.96	1.53	0.03
Lower zone	Min	7.51	25.20	452.00	3.00	5.20	0.38	0.87	0.00
	Max	8.20	28.70	947.00	25.00	7.39	7.58	1.91	0.11
	SD	0.20	1.17	134.71	6.40	0.75	1.83	0.26	0.03
	Mean	7.96	24.18	494.50	4.83	7.17	1.78	0.50	0.13
	Median	7.93	24.05	495.00	2.50	7.20	1.59	0.48	0.13
Upper Zone	Min	7.66	22.90	369.00	0.00	6.10	0.05	0.26	0.00
	Max	8.31	25.80	595.00	20.00	8.19	4.37	0.92	0.29
	SD	0.29	1.29	88.04	7.60	0.75	1.74	0.23	0.11
	Mean	8.15	25.73	651.83	6.62	7.81	2.80	0.76	0.02
	Median	8.14	25.70	644.00	5.25	7.60	2.52	0.72	0.00
Súa Middle zone	Min	7.57	24.70	359.00	0.00	5.60	0.05	0.14	0.00
	Max	8.56	26.90	1040.00	25.00	9.80	10.47	1.99	0.31
	SD	0.25	0.77	164.37	5.40	1.23	2.10	0.34	0.08
	Mean	7.94	26.20	844.28	16.69	6.95	3.34	0.83	0.02
	Median	7.92	26.30	841.50	4.50	6.75	3.01	0.90	0.02
Lower zone	Min	7.69	25.20	478.00	1.00	5.70	1.03	0.15	0.00
	Max	8.47	27.30	1144.00	120.00	9.26	8.38	1.31	0.15
	SD	0.19	0.79	215.02	29.46	0.89	2.01	0.35	0.03

Taxonomic and size diversity in fish assemblages

Fish species diversity was assessed by calculating the richness (number of species), Shannon-Wiener index (H') and species evenness. Shannon-Wiener index represents the heterogeneity of an assemblage based on the number of species present and their relative abundance whereas evenness indicates the degree of uniformity in the numerical distribution of fish individuals (Fig. 3).

Figure 3. Distribution of the sampling locations with corresponding information about the fish diversity metrics. The diameters of the points are proportional to the average values of each species and size diversity.



Size diversity (μ_2) was computed following Quintana et al. (2016). Size diversity (μ_2) is analogous to the Shannon-Wiener index but instead of using discrete numbers, it uses continuous measures such as the body length, weight, or biovolume (Quintana et al., 2016). In our case, we used fish individual lengths, thereby avoiding arbitrary classification of size classes. Size diversity was computed as:

$$\mu_2(X) = - \int_0^{+\infty} p_X(x) \log_2 p_X(x) dx \quad (1)$$

where $p_X(x)$ is the probability density function (pdf) of fish individual length x in which the pdf was computed following a non-parametric kernel estimation. The lengths of individual fish were previously standardized by division of the sample data by their geometric mean value in each location. That standardization allowed (i) systematic comparisons of size diversity across locations and (ii) the use of the same value of size diversity either for original size or log-transformed data (Quintana et al., 2016). High values of size diversity indicate a high diversity of sizes with an equitable numerical frequency of sizes along the distributions. In contrast, low values of size diversity (rarely taking negative values) indicate a low diversity of fish sizes with an inequitable numerical frequency of sizes along the distribution (Quintana et al., 2016). Size evenness was also considered to determine the equitability of the total size range (increase or decrease in the uniformity of size frequencies). Size evenness (J_e) was calculated by dividing the exponent of size diversity (μ_2) by its possible maximum for a given size range following the formula:

$$J_e(X) = \frac{2^{\mu_2(X)}}{2^{\mu_2(LN)}} \quad (2)$$

where the denominator is the size diversity of a log-normal distribution (LN) with the same standard deviation (Quintana et al., 2016). Size evenness mostly ranges between 0 and 1 (Fig. 3), but values can be >1 because the approach uses the log-variance of the standardized data (Quintana et al., 2016). A comparative analysis among the fish diversity metrics was provided in supplementary information (Online Resource 2).

Data reduction of landscape and substrate variables

We used two principal component analyses (PCA) to reduce dimensionality and correlations in the number of the landscape and substrate variables. For substrate size, we retained the first PCA axis (explaining 59%) as a synthetic variable describing the substrate size (negative values would indicate fine substrate and positive values rocky substrate). We did the same for the landscape variables (elevation, slope, drainage basin area, and stream width). The first PCA axis (explaining 59%) described the longitudinal gradient in the riverine network. The negative values of longitudinal gradient corresponded to the most upstream sites and positive values the most downstream sites. Finally, a multiple correspondence analysis (MCA) was applied to human influences because it considers the binary nature of the anthropogenic variables we

obtained (e.g., presence or absence of urbanization, dam impacts or agricultural activities). We selected the first axis (explaining 42%) and positive values indicated high human influence whereas negative values indicated low human influence. Note, however, that we opted to continue using the individual predictors of the water quality because they did not involve any issues of multicollinearity in the model approach (see next section for further details).

Statistical analyses

We constructed generalized linear mixed models (GLMMs) to investigate which environmental factors affected every size- and species-based measure. Accordingly, the model was built with the following structure:

Response variable ~ Fixed component + Random component

The response variables were either taxonomic (i.e., species richness, species diversity and evenness) or body size-based (i.e., size diversity or size evenness) measures. The fixed part of the mixed model included the quantitative predictors: temperature (TEMP), pH (PH), turbidity (TURB), dissolved oxygen (DO), conductivity (COND), substrate hardness (HARD), phosphate concentration (PHOSP), nitrate concentration (NITR), macrophytes (MACR), 1st PCA axis landscape, 1st PCA axis substrate, and 1st MCA axis of human influence. We also included the factors STREAM (i.e., Súa or Atacames), SEASON (i.e., wet or dry), and ZONE (i.e., low, middle, or high stream zones). Based on prior model building, variables were log-transformed if they violated the assumptions of normality.

Linear mixed models are particularly useful in dealing with the multi-hierarchical structure of study designs because they recognize at what level there is pseudo-replication (Nakagawa & Schielzeth, 2013). In our case, the sampling campaign (a continuous temporal effect) represents temporal pseudoreplication and assumes inter-dependence within sampling sites. As such, we included SAMPLING CAMPAIGN as a random component in each model of the fish diversity metrics because there were 6 repeated measures at each site during the study. Moreover, we wanted to maximize the number of observations (total number = 114) in the model and to assess the effects of several instream and landscape drivers without incurring problems associated with model overfitting. Thus, we controlled the random part of the mixed models and determined the fixed part by applying the procedure described in Zuur et al. (2013). Model family was related to lognormal-Poisson distributions (with “log” link function). Multicollinearity among the fixed components was previously checked through variance

inflation factors (vif). However, all predictors showed low collinearity (i.e., vif values < 4 ; Dormann et al., 2013). Continuous variables were also standardized to cope with the large differences in units. We first ran general GLMMs for each diversity metric. We compared the GLMMs by removing the predictors individually from the fixed part (i.e., stepwise backward selection) while maintaining a constant random part. The final (best) fixed structure was determined as the model with the lowest AIC value (Akaike, 1974).

We tested for autocorrelation because model results of linear mixed models may be spatially autocorrelated (i.e., neighbor locations are more similar than those further apart). Accordingly, we used a first-order autoregressive function to observe the empirical autocorrelation structure of the residuals from the model. The correlogram showed that there were marginally significant autocorrelations at the different lags, which assumed no correlation in the residuals (Online Resource 3). All analyses were conducted in R 3.5.2 software (R Development Core Team 2020).

RESULTS

In the study area, a total regional pool of 15 fish species were recorded with 5,686 individuals (total abundance averaged per site = 299.26 ± 153.74) corresponding to nine families (Online Resource 1), but Characidae (size range from 16.74 mm to 102.92 mm), Poeciliidae (size range from 13.55 mm to 52.14 mm) and Cichlidae (size range from 16.83 mm to 129.48 mm) were the dominant ones (73.1 %, 16.9 % and 7.6 %, respectively). The fish species with the largest abundances across sites were *Eretmobrycon ecuadorensis* Román-Valencia et al., 2015 (Characidae; 42.63 % of the total abundance), *Rhoadsia minor* Eigenmann & Henn 1914 (Characidae; 30.27 % of the total abundance) and *Poecilia gillii* Kner 1863 (Poeciliidae; 10.57 % of the total abundance). There were no significant differences in fish catches among the two streams (Pearson's Correlation Coefficient: $r = -0.03$; p -value = 0.97), nor among seasons (Pearson's Correlation Coefficient: $r = 0.25$; p -value = 0.80).

Fish taxonomic diversity

The most significant predictors contributing to variation in fish taxonomic diversity were related to landscape conditions, whereas instream predictors were less important (Fig. 4). For the natural landscape variables, the longitudinal downstream-headwater gradient negatively influenced the number, abundances and evenness of fish assemblages (Table 3). For the human-related predictor, Shannon species diversity and species evenness negatively responded to the human impacts with fewer species in more human-altered locations (Table 3). For the instream variables, substrate type was positively correlated with evenness in abundances (Table 3), with more evenly distributed fish abundances observed in locations with rocky substrates. Finally, pH had a weakly negative effect on Shannon diversity, with fewer fish and lower diversity in locations with high pH values (Table 3).

Fish size diversity

Fish size-based metrics significantly respond to the instream and landscape predictors (Fig. 4). For the instream variables, conductivity (COND) negatively correlated size diversity but positively affected body-size evenness (Table 3). However, the most influential predictor for size diversity was pH, with a higher diversity of body sizes in locations with lower pH (Table 3). For the landscape variables, in downstream sites, fish assemblages had significantly larger size diversity and more equitable fish size distributions than upstream sites (Table 3). Finally, for the human-related predictor, only size diversity responded negatively to the influence of

human impacts, with local fish assemblages having less size diversity in human-altered sites than in natural sites (Table 3).

Figure 4. Boxplot showing the importance of the main predictors according to the diversity approach (i.e., size or taxonomic) and the type of variables (i.e., instream, human influence and topography).

The importance of each predictor was calculated to each predictor as the partial coefficient of determination (partial R^2) in the General linear mixed models (GLMMs) following Nakagawa & Schielzeth (2013).

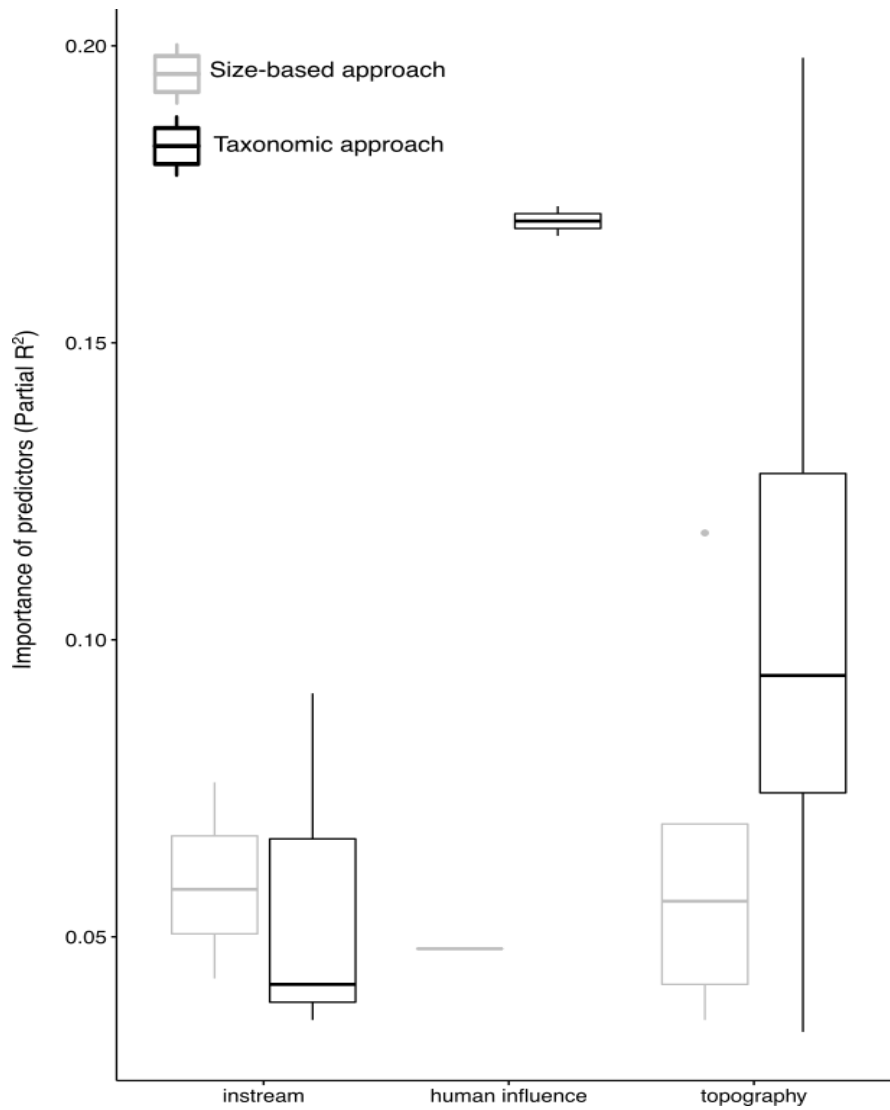


Table 3. General linear mixed models (GLMMs) between the diversity metrics (both functional and taxonomic) of the study locations in the two streams. Each model shows AIC values and coefficients of determination (both marginal, R^2 marg., and conditional, R^2 cond.). Values in the significant predictors represent the estimates in each model. Values in brackets depict 95% confidence interval. Initial GLMM model for each response variable is shown at the bottom.

Diversity Approach	Diversity metric	R ²	AIC	Predictors
Taxonomic	Shannon	0.355	308.14	-0.585 PCA long.*** (-1.63 – -0.611) + 0.358 PCA subs.* (0.015 – 0.701) -0.585 MCA hum.infl.*** (-0.822 – -0.347) -3.270 STREAM ZONE* (-4.487 – -2.052) + 0.807 STREAM*** (0.317 – 1.298) -0.204PH* (-0.399 – -0.01)
	Evenness	0.322	302.50	-0.922 PCA long.** (-1.438 – -0.405) + 0.593 PCA subs.** (0.252 – 0.934) - 0.585MCA hum.infl.*** (-0.82 – -0.35) -2.159 STREAM ZONE ** (-3.438 – -0.88)
	Richness	0.212	323.68	-0.859 PCA long.*** (-1.29 – -0.429) -2.061 STREAM ZONE** (-3.346 – -0.776)
Functional	Size diversity	0.215	324.00	-0.254COND*(-0.499 – -0.009) - 0.336PH**(-0.566 – -0.106) -0.314 MCAhum.infl.* (-0.576 – -0.053) -0.796 STREAM ZONE* (-1.564 – -0.028)
	Size evenness	0.227	318.91	0.258COND*(-1.564 – -0.028) + 0.741STREAM ZONE* (0.171 – 1.31) - 0.506 STREAM** (0.574 – 1.693)

P-value <0.05 “**”; *p*-value < 0.01 “***”; *p*-value < 0.001 “****”

DISCUSSION

Investigating how ecological communities respond to heterogeneous environments is key to identifying the main factors controlling community structure and species coexistence (Smith & Powell, 1971). In this study, we expected that the local and regional divers would modify fish diversity metrics but fish body size distributions would respond more consistently to environmental gradients than species composition. This expectation was not fully supported by our results: the multiple diversity approach (both in size and species) provide complementary information for understanding the effects of environmental gradients on fish diversity in Neotropical streams but taxonomic-based measures explain larger variation than size-based metrics (Fig. 4).

Although fish depend on external sources of heat, which in turn affect their bioenergetic processes (Jackson et al., 2001; Brown et al., 2004), a possible rationale for our results is the dominant role of dispersal processes in lotic ecosystems (Tonkin et al., 2017; Dala-Corte et al., 2017). The network structure of the two streams allows fish dispersal and shapes local fish assemblage structure, but with only subtle alterations in body size distributions. The dispersal processes are also important to fish species richness and abundance over a relatively small spatial extent or single drainage system as in our study (0 – 350 m a.s.l.; Fig. 1) compared to other large-extent studies (Oberdorff et al., 2011; Carvajal-Quintero et al., 2015; Benejam et al., 2018). Landscape variables had the greatest effects on fish diversity metrics (both body size and taxonomy), indicating their importance in explaining Neotropical fish diversity patterns (Johnson et al., 2007; Roa-Fuentes & Casatti, 2017). In particular, we found decreased fish species richness from downstream to upstream, as has been observed for other animal groups and ecosystems (Rahbek, 1995). In Neotropical fish assemblages, the longitudinal downstream-upstream pattern has also been observed in other small streams (Gonçalves et al., 2020), and large rivers (Oberdorff et al., 2011; Carvajal-Quintero et al., 2015; Benejam et al., 2018). Moreover, decreased size diversity towards upstream suggest that fish assemblages in those zones may be composed of small body size species (e.g., *Eretmobrycon ecuadorensis*, *Rhoadsia minor*, and *Pseudopoecilia fria* Eigenmann & Henn, 1914), a similar pattern reported in other stream studies (Tobes et al., 2016; Benejam et al., 2018).

Although we did not investigate the mechanisms potentially affecting fish assemblage structure along the longitudinal gradient, we suggest that stream size, as a rough estimate of habitat complexity, could mediate the differences in species and size diversity (Gorman and Karr 1978;

Whittaker et al., 2001). As such, larger downstream sites are characterized by larger habitats and therefore higher species richness and larger body size species that require greater niche preferences than upstream areas (Whittaker et al., 2001). Furthermore, the middle and upper reaches of the streams could serve as a refuge for small non-piscivorous fish species with narrow size ranges that avoid predation by the piscivorous fish in the lower reaches.

Human influences (here quantified by the cumulative pressures of industrial, agricultural and dam presence) showed a consistent negative effect on fish body size and species diversity metrics, with fewer species and less size diversity in human-altered sites. These findings are similar to other studies in small Neotropical streams that investigated the effects of anthropogenic impacts on different facets (species and size) of diversity (Cruz et al., 2013; Santos et al., 2015). For example, Brosse et al. (2012) reported decreased fish mean body size in small streams in French Guiana, with the presence of mining activities, but no mining effect on taxonomic richness was observed. However, Borges et al. (2020) noted reduced fish species richness and an increase in the number of tolerant fish species with a higher degree of anthropogenic pressures (i.e., dominance of urban and agricultural land use). Together with our results, these patterns are consistent with habitat loss and increased habitat fragmentation, which in turn result in the loss of species and functional traits (or in our study, less size diversity) or the dominance of tolerant non-native fish species such as *Poecilia gillii* (Leitão et al., 2018).

Substrate type was significant in determining the number of fish species and the distribution of their abundances. Substrate type can modify water flow, leading to variations of the amount of food resource (Abelson & Loya, 1995), and ultimately influencing fish species distributions (Cusson & Bourget, 1997; Willis et al., 2005). In our study, fish assemblages associated with rocky substrates were clearly distinct from those occupying sand substrates in which species number and distribution of abundances were lower than in rocky substrates. Rocky substrates are associated with fast water flows generating areas rich in food (e.g., insect larvae, periphytic algae), and offering numerous microhabitats for spawning and prey refuge such as the presence of Neotropical rheophilic fish species (Tobes et al., 2016; Benejam et al., 2018), resulting in a greater diversity of fish assemblages.

The effects of instream conditions (e.g., conductivity, pH, substrate type) on fish assemblage structure have been widely investigated and proven to be important determinants (Johal et al., 2001; González et al., 2005; Stagg et al., 2016; dos Santos et al., 2017). In our study, there

were only weak to moderate associations between instream conditions and fish diversity metrics (Fig. 4), although the study region exhibits (i) high interannual fluctuations in precipitation (500 - 4,000 mm; Molinero, 2019), (ii) high levels of mineralization and decomposition, and (iii) streams fed by ground water in the dry season (Baldasso et al., 2019). Moreover, pH and conductivity (8 ± 0.25 and $625.5 \pm 183.0 \mu\text{S}$, respectively) were relatively high compared to other nearby streams ($28.41 \pm 10.4 \mu\text{S}$; Jiménez-Prado et al., 2015). Specifically, our results only showed a moderate response of size-based metrics to water quality parameters (Table 3), and this may suggest that water conditions could have a more significant role on limiting bioenergetic processes (e.g., ionic and acid-basic regulation) than the occurrence or abundance of fish species.

Our study provides new insights for understanding fish assemblage structure in poorly known areas (e.g., Neotropical coastal streams) using body size as an additional diversity approach together with the traditional taxonomic measures and considering diversity in an integrative biodiversity assessment (Brosse et al., 2012; Cruz et al., 2013; Santos et al., 2015). Future research should focus more on assessing body size diversity in addition to taxonomic diversity in tracing the life histories of Neotropical fish assemblages, particularly in areas with limited knowledge of taxonomic composition. Thus, size-based estimates are appealing tools that could detect environmental changes towards providing quantitative predictions with a minimum of data and effort (Broadway et al., 2015; Benejam et al., 2018). In summary, our results offer increased understanding of spatial patterns and fish assemblage structure through use of multiple diversity approaches in Neotropical coastal streams.

BIBLIOGRAPHY

- Abelson, A. & Y. Loya, 1995. Cross-scale patterns of particulate food acquisition in marine benthic environments. *The American Naturalist* 145: 848–854.
- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716–723.
- APHA, 2012. Standard methods for the examination of water and wastewater, 22nd edition edited by E. W. Rice, R. B. Baird, A. D. Eaton and L. S. Clesceri. American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) and Water Environment Federation (WEF), Washington.
- Baldasso, M. C., L. L. Wolff, M. P. Neves & R. L. Delariva, 2019. Ecomorphological variations and food supply drive trophic relationships in the fish fauna of a pristine Neotropical stream. *Environmental Biology Fish* 102: 783–800.
- Benejam, L., I. Tobes, S. Brucet & R. Miranda, 2018. Size spectra and other size-related variables of river fish communities: systematic changes along the altitudinal gradient on pristine Andean streams. *Ecological Indicators* 90: 366–378.
- Borges, P. P., M. S. Dias, F. R. Carvalho, L. Casatti, P. S. Pompeu, M. Cetra, F. L. Tejerina-Garro, Y. R. Suárez, J. C. Nabout & F. B. Teresa, 2020. Stream fish metacommunity organization across a Neotropical ecoregion: The role of environment, anthropogenic impact and dispersal-based processes. *PLOS ONE* 15: e0233733.
- Broadway, K. J., M. Pyron, J. R. Gammon & B. A. Murry, 2015. Shift in a large river fish assemblage: body-size and trophic structure dynamics. *PLOS ONE* 10: e0124954.
- Brosse, S., G. Grenouillet, M. Gevrey, K. Khazraie & L. Tudesque, 2011. Small-scale gold mining erodes fish assemblage structure in small neotropical streams. *Biodiversity Conservation* 20: 1013–1026.
- Brown, J. H., F. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage & G. B. West, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Carvajal-Quintero, J. D., F. Escobar, F. Alvarado, F. A. Villa-Navarro, Ú. Jaramillo-Villa & J. A. Maldonado-Ocampo, 2015. Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution* 5: 2608–2620.

- Cruz, B. B., L. E. Miranda & M. Cetra, 2013. Links between riparian landcover, instream environment and fish assemblages in headwater streams of south-eastern Brazil. *Ecology of Freshwater Fisheries* 22: 607–616.
- Cusson, M. & E. Bourget, 1997. Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighboring intertidal endobenthic macrofaunal community. *Marine Ecology Progress Series* 150: 181–193.
- Dala-Corte, R. B., F. G. Becker & A. S. Melo, 2017. The importance of metacommunity process for long-term turnover of riffle-dwelling fish assemblages depends on spatial position within a dendritic network. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74: 101–115.
- de Freitas-Terra, B., Hughes, R. M. & F. G. Araújo, 2013. Sampling sufficiency for fish assemblage surveys of tropical Atlantic Forest streams, Southeastern Brazil. *Fisheries* 38: 150–158.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B., Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E Osborne, B. Reineking, B., Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell & S. Lautenbach, 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- dos Anjos, M. B. & J. Zuanon, 2007. Sampling effort and fish species richness in small *terra firme* forest streams of central Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5: 45–52.
- Foubert, A., F. Lecomte, P. Legendre & M. Cusson, 2018. Spatial organisation of fish communities in the St. Lawrence River: a test for longitudinal gradients and spatial heterogeneities in a large river system. *Hydrobiologia* 809: 155–173.
- Gillooly, J., J. Brown, G. West, V. Savage & E. Charnov, 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248–2251.
- Gonçalves, C. D. S., R. D. Holt, M. C. Christman & L. Casatti, 2020. Environmental and spatial effects on coastal stream fishes in the Atlantic rain forest. *Biotropica* 52: 139–150.
- González, R. J., R. W., Wilson & C. M. Wood, 2005. Ionoregulation in tropical fishes from ion poor, acidic blackwaters. In *Fish Physiology* (Ed.) Val, A. L., de Almeida-Val, V. M. F. and Randall, D. J. Academic Press. Waltham.

- Ibañez, C., J. Belliard, R. M. Hughes, P. Irz, A. Kamdem-Toham, N. Lamouroux, P. A. Tedesco, & T. Oberdorff, 2009. Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography* 32: 658–670.
- Ibañez, C., T. Oberdorff, G. Teugels, V. Mamononekene, S. Lavoué, Y. Fermon, D. Paugy, & A. K. Toham, 2007. Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish* 16: 315–334.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto & J. O. Olden, 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157–170.
- Jiménez-Prado P., 2012. Contaminación del río Atacames y su impacto en la comunidad de peces. Anuario de Investigación y Desarrollo. Centro de Investigación y Desarrollo de la Pontificia Universidad católica del Ecuador Sede Esmeraldas. Pp. 14-27.
- Jiménez-Prado, P., W. Aguirre, E. Laaz-Moncayo, R. Navarrete-Amaya, F. Nugra-Salazar, E. Rebolledo-Monsalve, E. Zárate-Hugo, A. Torres-Novoa & J. Valdiviezo-Rivera, 2015. Guía de peces para aguas continentales en la vertiente occidental del Ecuador. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE); Universidad del Azuay (UDA) y Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, MECN. Esmeraldas, Ecuador.
- Johal, M. S., K. K. Tandon, Y. K. Rawal, A. K. Tylor, H. S. Banyal & H. S. Rumana, 2001. Species richness of fish in relation to environmental factors. *Current Science* 80: 499–502.
- Johnson, R. K., M. T. Furse, D. Hering & L. Sandin, 2007. Ecological relationships between stream communities and spatial scale: implications for designing catchment-level monitoring programmes. *Freshwater Biology* 52: 939–958.
- Jones, F. A. M., M. G. Rutherford, A. E. Deacon, D. A. T. Phillip & A. E. Magurran, 2019. Quantifying regional biodiversity in the tropics: A case study of freshwater fish in Trinidad and Tobago. *Biotropica* 51: 700–708.
- Kanno, Y., J. C. Vokoun, D. C. Dauwalter, R. M. Hughes, A. T. Herlihy, T. R. Maret & T. M. Patton, 2009. Influence of rare species on electrofishing distance– species richness relationships at stream sites. *Transactions of the American Fisheries Society* 138: 1240–1251.

- Leitão, R. P., J. Zuanon, D. Mouillot, C. G. Leal, R. M. Hughes, P. R. Kaufmann, S. Villéger, P. S. Pompeu, D. Kasper, F. R. de Paula, S. F. B. Ferraz & T. A. Gardner, 2018. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography* 41: 219–232.
- McGarvey, D. & R. Hughes, 2008. Longitudinal Zonation of Pacific Northwest (U.S.A.) Fish Assemblages and the Species-Discharge Relationship. *Copeia* 2: 311–321.
- McGarvey, D. J. & B. F. Terra, 2016. Using river discharge to model and deconstruct the latitudinal diversity gradient for fishes of the Western Hemisphere. *Journal of Biogeography* 43: 1436–1449.
- McGarvey, D. J. & G. M. Ward, 2008. Scale dependence in the species-discharge relationship for fishes of the southeastern U.S.A.. *Freshwater Biology* 53: 2206–2219.
- Mojica, J. I., J. Lobón-Cervia & C. Castellanos, 2014. Quantifying fish species richness and abundance in Amazonian streams: assessment of a multiple gear method suitable for *Terra firme* stream fish assemblages. *Fisheries Management and Ecology* 21: 220–233.
- Molinero, J., 2019. Seasonality and composition of benthic coarse particulate organic matter in two coastal tropical streams with different land uses. *Hydrobiologia* 838: 29–43.
- Morgan, R. P., K. Kline, M. J. Kline, S. F. Cushman, M. T. Sell, R. E. Weitzell & J. B. Churchill, 2012. Stream Conductivity: Relationships to Land Use, Chloride, and Fishes in Maryland Streams. *North American Journal of Fisheries Management* 32: 941–952.
- Morrone, J. J., 2001. Toward a cladistic model of the Caribbean: Delimitation of areas of endemism. *Caldasia* 23: 43–76.
- Nakagawa, S. & H. Schielzeth, 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 133–142.
- Oberdorff, T., P. A. Tedesco, B. Hugué, F. Leprieur, O. Beauchard, S. Brosse, & H. H. Dürr, 2011. Global and Regional Patterns in Riverine Fish Species Richness: A Review. *International Journal of Ecology* 2011: 1–12.
- Peters, R. H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Quintana, X. D., J. J. Egozcue, O. Martínez-Abella, R. López-Flores, S. Gascón, S. Brucet & D. Boix, 2016. Update: A non-parametric method for the measurement of size diversity,

- with emphasis on data standardization. The measurement of the size evenness. *Limnology and Oceanography Methods* 14: 408–413.
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.R-project.org/>.
- Rahbek, C., 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200–205.
- Reynolds, L., A. T. Herlihy, P. R. Kaufmann, S. V. Gregory & R. M. Hughes, 2003. Electrofishing effort requirements for assessing species richness and biotic integrity in western Oregon streams. *North American Journal of Fisheries Management* 23: 450–461.
- Roa-Fuentes, C. A. & L. Casatti, 2017. Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. *Journal of Freshwater Ecology* 32: 281–295.
- dos Santos, N. C. L., H. S. de Santana, J. C. G. Ortega, R. M. Dias, L. F. Stegmann, I. M. da Silva Araújo, W. Severi, L. M. Bini, L. C. Gomes & A. A. Agostinho, 2017. Environmental filters predict the trait composition of fish communities in reservoir cascades. *Hydrobiologia* 802: 245–253.
- Santos, F. B., F. C. Ferreira & K. E. Esteves, 2015. Assessing the importance of the riparian zone for stream fish communities in a sugarcane dominated landscape (Piracicaba River Basin, southeast Brazil). *Environmental Biology of Fishes* 98: 1895–1912.
- Smith, C. L. & C. R. Powell, 1971. The summer fish communities of Brier Creek, Marshall County, Oklahoma. *The American Museum of Natural History Central Park West at 79th, New York* 2458: 1–30.
- Stagg, C. L., D. R. Schoolmaster, S. C. Piazza, G. Snedden, G. D. Steyer, C. J. Fischenich & R. W. McComas, 2016. A landscape-scale assessment of above- and belowground primary production in coastal wetlands: Implications for climate change-induced Community Shifts. *Estuaries and Coasts* 40: 856–879.
- Tobes, I., S. Gaspar, M. Peláez-Rodríguez & R. Miranda, 2016. Spatial distribution patterns of fish assemblages relative to macroinvertebrates and environmental conditions in Andean piedmont streams of the Colombian Amazon. *Inland Waters* 6 89–104.

- Tonkin, J. D., F. Altermatt, D. S. Finn, J. Heino, J. D. Olden, S. U. Pauls & D. A. Lytle, 2017. The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology* 63: 141–163.
- Trebilco, R., J. K. Baum, A. K. Salomon & N. K. Dulvy, 2013. Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 423–431.
- Vannote, R., G. Minshall K. Cummings, J. Sedell & C. Cushing, 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences* 37: 130–137.
- Wentworth, C. K., 1922. A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *The Journal of Geology* 30: 377–392.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field, 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453–470.
- Willis, S. C., K. O. Winemiller & H. Lopez-Fernandez, 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284–295.
- Woodward, G., L. Brown, F. Edwards, L. Hudson, M. Lawrence, D. Reuman & M. Ledger, 2012. Climate change impacts in multispecies systems: Drought alters food web size structure in a field experiment. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* 367: 2990–2997.
- Zobel, M., 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 266–269.
- Zuur, A., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith, 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer-Verlag New York.

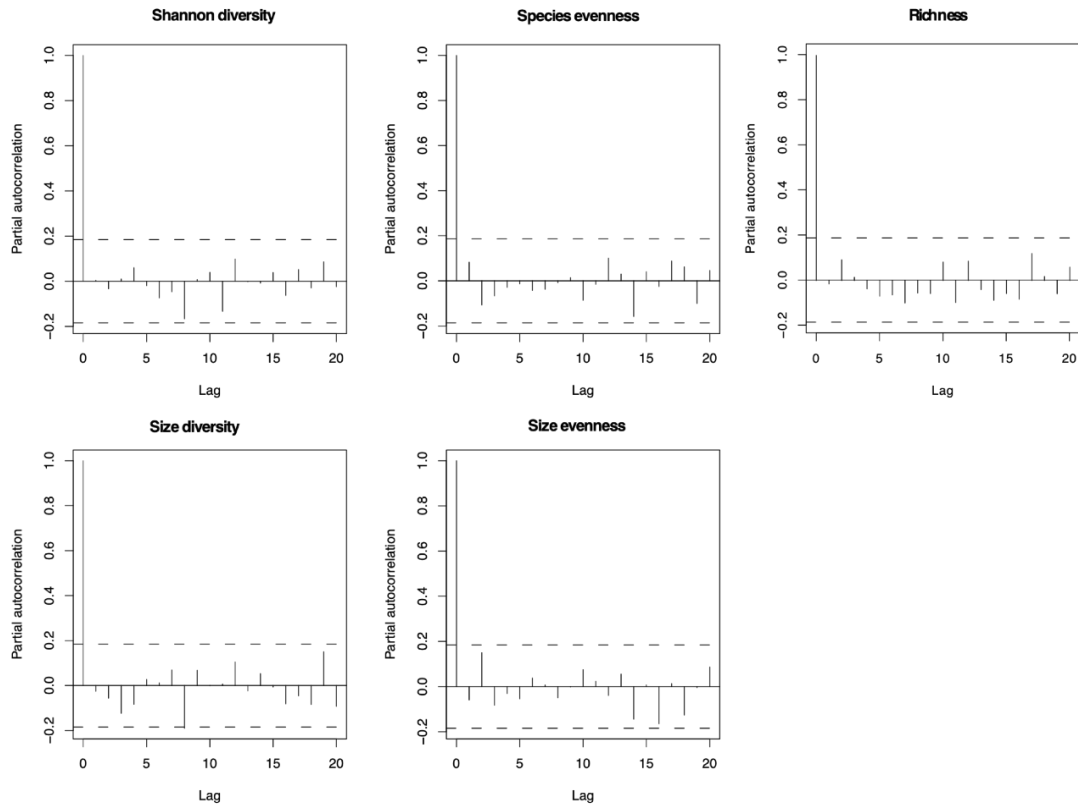
Online Resource 1. Table showing the absolute fish abundance caught for each stream, sampling site and time period.

Species name	Family	Streams																			Time				
		Atacames	Súa	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	Dry	Wet	
<i>Rhoadsia minor</i>	<i>Characidae</i>	731	990		1	4	50	253	86	61	44	223	9	5	111	98	55	203	308	90	88	32	787	934	
<i>Eretmobrycon ecuadorensis</i>	<i>Characidae</i>	1140	1284	2	107	214	191	116	125	67	44	100	174	82	96	201	121	286	130	87	126	155	1165	1259	
<i>Trychomycterus taenia</i>	<i>Trichomycteridae</i>	2	1												2								1	1	2
<i>Sternopygus macrurus</i>	<i>Sternopygidae</i>	1												1											1
<i>Pseudopoecilia fria</i>	<i>Poeciliidae</i>	175	182				8						167			7		4	2	20	13	136	266	91	
<i>Poecilia gillii</i>	<i>Poeciliidae</i>	601		7	5	4	27	221	52	258	27													447	154
<i>Symbranchus marmoratus</i>	<i>Synbranchidae</i>	2	1		1								1								1			1	2
<i>Andinoacara blombergi</i>	<i>Cichlidae</i>	180	127		3	5	23	16	12	26	26	68	1		9	13	18	27	12	19	9	20	173	134	
<i>Oreochromis niloticus</i>	<i>Cichlidae</i>	96	28	27	29	12	2	14	2	10						2	15		11					70	54
<i>Agonostomus monticulata</i>	<i>Mugilidae</i>	9	37		1	3	1	3			1				34	1						2		33	13
<i>Dormitator latifrons</i>	<i>Eleotridae</i>	3	2	1	2											1	1							2	3
<i>Eleotris picta</i>	<i>Eleotridae</i>	1	4	1												1	2	1						1	4
<i>Gobiomorus maculatus</i>	<i>Eleotridae</i>	45	10	31	9	5										10								42	13
<i>Sicydium hildebrandi</i>	<i>Gobiidae</i>	1	13									1						7	2		1	3		8	6
<i>Awaous transandeanus</i>	<i>Gobiidae</i>	3	3				3									1	1				1			3	3
Other (unidentified) marine species		9	5	5	4											5								3	11

Online Resource 2. Exploratory comparison among the fish diversity metrics.

Fish size diversity and size evenness showed moderate positive correlation with species diversity (Pearson's Correlation Coefficient: $r = 0.45$; p -value < 0.001) and evenness (Pearson's Correlation Coefficient: $r = 0.24$; p -value = 0.012), respectively. For the diversity metrics, the Shannon diversity, species evenness and species richness across all sampling locations differed from 0 to 1.61 (mean = 0.89 ± 0.34), from 0.23 to 1.00 (mean = 0.69 ± 0.18) and from 1 to 7 (mean = 3.80 ± 1.13), respectively (Fig. 3). Size diversity and size evenness ranged from -0.11 to 2.71 (mean = 1.85 ± 0.49) and from 0.61 to 1.02 (mean = 0.89 ± 0.08), respectively (Fig. 3).

Online Resource 2. Correlograms showing the empirical autocorrelation structure of the residuals from the size- and taxonomic-based models. The analysis considered geographic distances with lags representing the correlations of the residuals from the best models. Dashed lines encompass the 95% confidence interval of the null hypothesis, and each point represents the autocorrelation coefficient between the corresponding site and the other sampling sites.



Capítulo 5

Molinero, J., Jiménez-Prado, P., R. López-Flores. Cambios en la materia orgánica particulada gruesa bentónica y en las comunidades de macroinvertebrados en dos ríos costeros de la región del chocó durante la transición estacional seca a lluviosa (en preparación).

**CAMBIOS EN LA MATERIA ORGÁNICA PARTICULADA GRUESA BENTÓNICA
Y EN LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS EN DOS RÍOS
COSTEROS DE LA REGIÓN DEL CHOCÓ DURANTE LA TRANSICIÓN
ESTACIONAL SECA A LLUVIOSA**

Changes in benthic coarse particulate organic matter and macroinvertebrate communities in two coastal rivers of the Chocó region during the dry to wet seasonal transition

RESUMEN

Los ríos son sistemas extremadamente dinámicos que tienen una considerable variabilidad espacio-temporal, esta variabilidad se debe tanto a factores ambientales, espaciales y de temporalidad estacional, que a su vez determinan la fenología del bosque y la estructura de las comunidades acuáticas. Este estudio busca entender el efecto del cambio estacional, a través de establecer los cambios sobre la materia orgánica particulada gruesa y las comunidades de macroinvertebrados en dos ríos bajos en la región noroccidental ecuatoriana. Se encontró una disminución significativa tanto en la cantidad de materia orgánica como en la abundancia de macroinvertebrados en el cambio de la época seca a la lluviosa; sin embargo, no se registró diferencias marcadas entre stocks de la materia, ni diferencias espaciales significativas en los macroinvertebrados, pero si se evidenció una dominancia de recolectores y filtradores al final de la época seca, mientras que hubo una disminución de depredadores y aumento de raspadores al inicio de las lluvias intensivas. Estos resultados reflejan que el cambio estacional afecta la estructura de las comunidades acuáticas principalmente en abundancia, pero es menos marcado en los cambios de stock y en funcionalidad.

Palabras clave: MOPG, macroinvertebrados, cambio estacional.

ABSTRACT

Rivers are extremely dynamic systems that have considerable space-time variability. This variability is due to environmental, spatial and seasonal factors, which in turn determine the phenology of the forest and the structure of aquatic communities. This study seeks to understand the effect of seasonal change by establishing the changes on coarse particulate organic matter and macroinvertebrate communities in two low rivers in northwestern Ecuador. A significant decrease in both the amount of organic matter and the abundance of macroinvertebrates was found in the change from the dry to the rainy season; however, there were no marked differences between stocks of matter, nor significant spatial differences in macroinvertebrates, but there was a dominance of foragers and filter feeders at the end of the dry season, while there was a decrease in predators and an increase in scrapers at the beginning of the intensive rains. These results reflect that seasonal change affects aquatic community structure mainly in abundance, but is less marked in stock changes and functionality.

Key words: CPOM, macroinvertebrates, seasonal change.

INTRODUCCIÓN

La variabilidad del caudal es uno de los principales factores determinantes del funcionamiento de los ecosistemas en los ríos (Ward, 1989; Lake 2000), las inundaciones agotan o redistribuyen sus recursos alimenticios (Beanson y Pearson, 2020) y causan alteraciones en las comunidades de seres vivos y particularmente de macroinvertebrados bentónicos (Calderón et al., 2017; Sueyoshi et al., 2017; Asmamaw et al, 2019; Smith et al., 2019; Stamp et al., 2020); pero esta variabilidad también se considera esencial para mantener la alta biodiversidad observada en los sistemas fluviales (Ward y Stanford, 1983; Townsend y Scarsbrook, 1997). Los ríos tropicales se caracterizan por tener estaciones de aguas bajas y altas muy marcadas, cada una de ellas con una duración aproximada de seis meses (Lewis, 2008), pero los patrones estacionales en la densidad de macroinvertebrados y la composición taxonómica en los ríos tropicales varían entre regiones y a lo largo del tiempo (Jacobsen et al., 2008). Algunos estudios describen los efectos de este cambio estacional como una perturbación que reduce las densidades de macroinvertebrados (Jacobsen y Encalada, 1998; Mathuriau et al., 2008; Sánchez-Argüello et al., 2010), mientras que otros estudios describen otras tendencias, como la ausencia total de estacionalidad (Jacobsen et al., 2014) o la presencia de mayor densidad dentro de algunos taxones específicos durante la estación lluviosa (Suhaila et al., 2011; Ríos et al., 2012; Suhaila et al., 2014). Dentro del modelo del régimen hidrológico natural, los organismos acuáticos están adaptados a la magnitud, la frecuencia, la duración, el momento y la tasa de cambio en los caudales en los sistemas que habitan (Poff, 2017). Los cambios hidrológicos predecibles pueden conducir a adaptaciones específicas del ciclo vital de los macroinvertebrados (Death, 2009), por lo tanto, para entender la distribución espacial en las comunidades de macroinvertebrados o los impactos del cambio climático y la regulación del flujo en las comunidades bentónicas tropicales, los efectos del cambio estacional seco-lluvioso pueden ser más importantes que los causados por las inundaciones impredecibles.

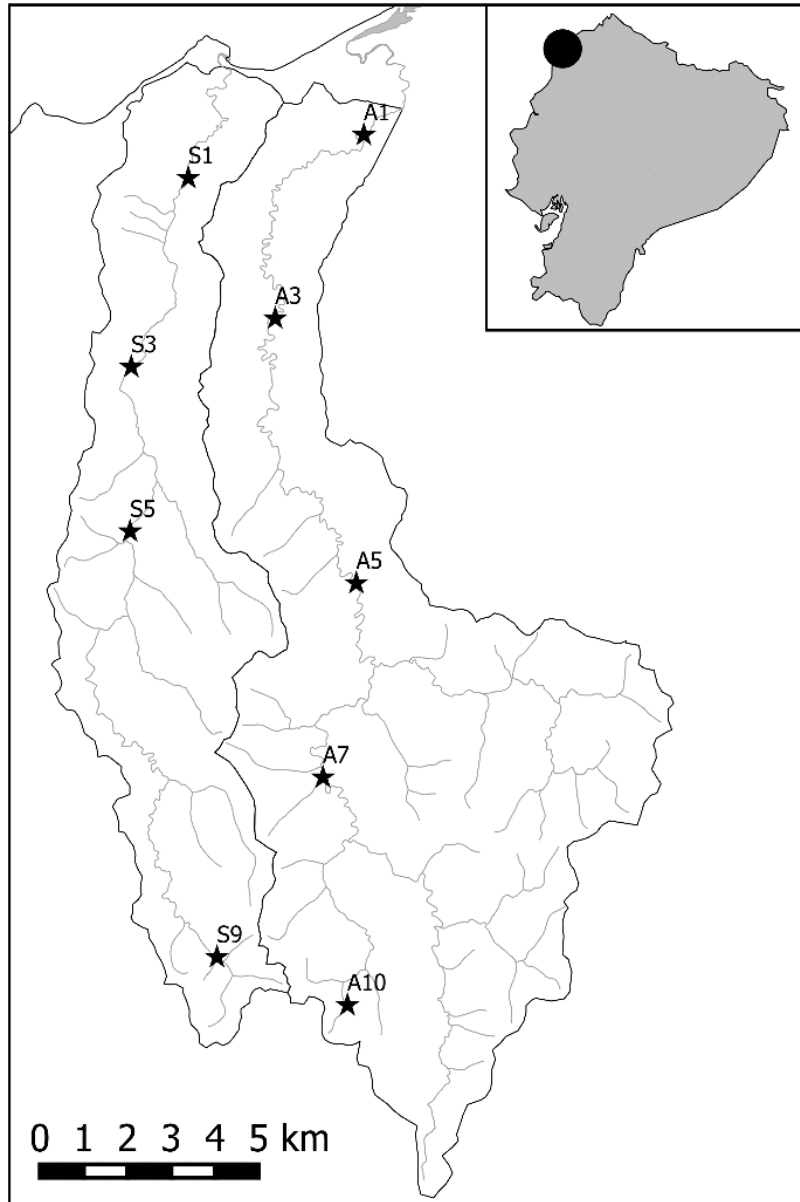
Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de los ríos tropicales se caracterizan por el predominio de unas pocas familias cosmopolitas, una baja abundancia relativa de familias con distribución tropical exclusiva; así como una mayor especiación dentro de las familias, en comparación con los ríos templados, aunque existen diferencias entre el Neotrópico, África y el Sudeste Asiático (Jacobsen et al., 2008). Además de las diferencias taxonómicas, el funcionamiento ecológico de los tropicales, parece diferir de sus homólogos templados. Los primeros modelos que explicaban el funcionamiento ecológico de los ríos forestales templados consideraban que los cambios en la disponibilidad de recursos a lo largo del río producían

cambios predecibles en la composición de las comunidades bentónicas en función de sus adaptaciones alimentarias (Vannote et al., 1980; Cummins et al., 1989; Doretto et al., 2020); sin embargo, muchos estudios han demostrado que los ríos tropicales no encajan en este modelo debido a la escasa presencia de trituradores o fragmentadores (Tunwesigye et al., 2000; Hyslop y Hunte-Brown, 2012; Tenkiano y Chauvet, 2018), aunque también existen excepciones (Yule et al., 2009; Masese et al., 2014). Los insectos parecen desempeñar un papel menor en la descomposición de la hojarasca en los ríos tropicales, pero este papel puede ser asumido por los crustáceos decápodos, que suelen estar infrarrepresentados en las muestras de macroinvertebrados bentónicos (Wantzen et al., 2008) y su contribución al procesamiento de la hojarasca no puede evaluarse con la técnica de la bolsa de hojas que se utiliza habitualmente. Sin embargo, hay una escasez de estudios que observan la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) bentónica y los macroinvertebrados simultáneamente en los ríos tropicales, lo que limita nuestra comprensión de su funcionamiento ecológico (Wootton et al., 2019).

La región del Chocó está considerada como uno de los puntos calientes de biodiversidad del mundo. Los ríos costeros del Chocó ecuatoriano nacen en elevaciones cercanas al Océano Pacífico y están desconectados de los grandes ríos que nacen en tierras altas de los Andes. Los primeros estudios han demostrado que las comunidades de macroinvertebrados de los ríos de las tierras bajas difieren de las de las tierras altas de los Andes y que el cambio de la estación lluviosa a la seca reduce las densidades de macroinvertebrados sin cambiar la composición de la comunidad en los ríos de las tierras altas (Jacobsen et al., 1997; Jacobsen y Encalada, 1998). Estudios más recientes han ampliado el conocimiento de las comunidades bentónicas y su diversidad funcional en ríos costeros de Ecuador (Álvarez-Mieles et al., 2013; Martínez-Sanz et al., 2014; Damarik-Ambarita et al., 2016; Van Echopel et al., 2018; Molinero et al., 2019). Pero aún es limitada la información sobre su variabilidad temporal y estacional o su relación con la presencia de recursos alimenticios. En este trabajo se estudian los efectos del cambio estacional (de seco a húmedo) sobre la composición y abundancia de MOPG bentónico y las comunidades de macroinvertebrados en dos ríos costeros de la región del Chocó ecuatoriano. Nuestro objetivo fue comparar el contenido de MOPG bentónicos y la comunidad de macroinvertebrados a lo largo de dos pequeños ríos costeros entre el final de la estación seca (noviembre) y el comienzo de la estación lluviosa (enero). Las hipótesis de trabajo son que 1) las existencias de MOPG bentónicas y el número de macroinvertebrados se reducirán debido al efecto de socavación de las mayores descargas, y 2) se producirán cambios funcionales en

la comunidad de macroinvertebrados debido a los cambios espaciales y temporales en la MOPG bentónica disponible.

Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en los arroyos Atacames (A) y Súa (S). También se muestra la ubicación del área de estudio en Ecuador también se muestra.



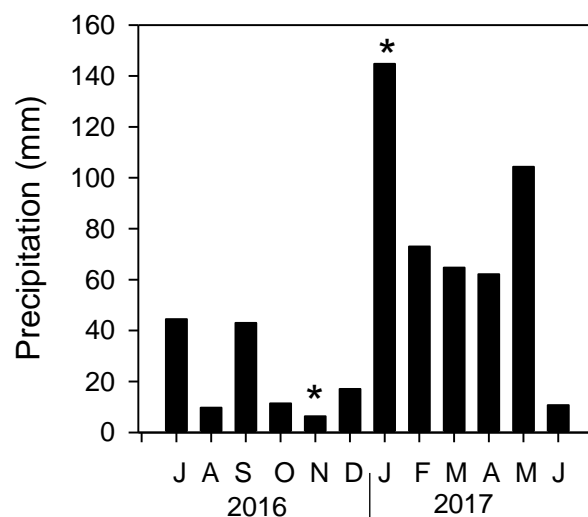
MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las quebradas Atacames y Súa se encuentran en la región del Chocó ecuatoriano, al sur de la ciudad de Esmeraldas (Fig. 1). La temperatura media mensual varía entre 24 y 26 °C y la precipitación anual, entre 500 y 4000 mm, dependiendo de la elevación. La precipitación es fuertemente estacional, con una estación lluviosa de enero a junio y una estación seca de julio a diciembre (Fig. 2). La vegetación potencial en el área de estudio es bosque tropical perennifolio con parches de bosque semideciduo en la parte baja de ambas cuencas (MAE, 2005).

El río Atacames, una corriente de 4^o orden, tiene una longitud de 42,5 km, que va desde el lado noroeste de la Cordillera Costanera, dentro de la Reserva Natural Mache-Chindul, hasta el Pacífico en la ciudad de Atacames (Fig. 1). La cuenca de Atacames tiene 117,6 km² con 34,8 % de cobertura de bosque nativo y 17,6 % de pastos (MAGAP, 2006; MAGAP, 2016). El río Súa, una corriente de 3^{er} orden, tiene 27,6 km longitud, también corre desde el lado noroeste de la Cordillera Costanera dentro de la Reserva Natural Mache Chindul hasta el Pacífico en el pueblo de Súa (Fig. 1). La cuenca de Súa tiene 63,7 km² con 24,8 % de cobertura de bosque nativo y 4,3 % de pastos (MAGAP, 2006; MAGAP, 2016). Otras partes de las cuencas están ocupadas por un mosaico de poblados, tierras agrícolas, parches de bosque y plantaciones forestales. La cuenca de Atacames está más desarrollada que la de Súa y cuenta con carreteras asfaltadas y núcleos urbanos regulares.

Figura 2. Precipitación medida en la zona de estudio. Precipitación media de dos pluviómetros situados en los sitios A3 y S9. Períodos de muestreo indicados con asteriscos.



Selección del lugar del estudio y programa de muestreo

Seleccionamos nueve sitios de muestreo (5 sitios en el río Atacames y 4 sitios en el río Súa) como representantes de la variabilidad a lo largo de los ríos y medimos el ancho y la pendiente del canal, el ángulo del dosel (ángulo que se forma por los puntos más altos de la vegetación ribereña a cada lado y el punto medio del canal del río), el porcentaje de cobertura forestal y de pastizales en la cuenca y en un buffer redondo, 200 m alrededor de cada punto de muestreo (Fig. 1, Tabla 1). Los sitios se muestrearon al final de la estación seca (noviembre de 2016) y al comienzo de la estación lluviosa (enero de 2017, Fig. 2).

Tabla 1. Características de los lugares de muestreo.

Río	Sitio	UTM 17S	Elevación (m)	Orden	Área de drenaje (km ²)	Pastos de la cuenca hidrográfica ^a (%)	Cuenca forestal ^a (%)	Pastos locales ^a (%)	Bosque local ^a (%)	Ancho del canal (m)	Pendiente del canal ^b (%)	Ángulo de la cubierta (°)
Atacames	A10	627704 10074297	150	1	0.7	---	28.4	---	91.0	4.28	2.37	10 ± 15
	A7	627145 10079476	38	3	39.9	---	44.9	---	---	16.90	0.16	68 ± 44
	A5	627907 10083893	25	4	84.0	---	41.0	---	---	16.03	0.16	108 ± 37
	A3	626053 10089914	22	4	104.8	8.5	37.5	100.0	---	10.84	0.09	71 ± 62
	A1	628079 10094088	5	4	117.6	17.6	34.8	92.3	---	8.05	0.09	31 ± 46
Súa	S9	624722 10075391	106	2	3.5	---	37.3	---	---	4.90	0.73	29 ± 22
	S5	622763 10074297	48	3	36.4	---	27.6	---	---	13.69	0.17	82 ± 43
	S3	622763 10088811	25	3	51.8	1.4	22.8	---	---	10.43	0.17	56 ± 63
	S1	624066 10093108	8	3	63.7	4.3	25.8	---	17.8	7.78	0.17	18 ± 40

^aCalculado a partir de MAGAP (2006) y MAG (2016); ^bCalculado a partir de IGM (2016)

MOPG bentónica

En cada lugar, recogimos cinco muestras aleatorias de MOPG bentónica con un muestreador Surber (30 x 30 cm y 0,5 mm malla). Las muestras recogidas se almacenaron en bolsas de plástico etiquetadas que se transportaron al laboratorio y se congelaron hasta su análisis. En el laboratorio, las muestras se descongelaron, se secaron al aire durante 48 horas en bandejas de papel y se clasificaron en cuatro categorías: hojas, ramitas-corteza (sólo las ramas con menos de 1 cm de diámetro), flores-frutos y restos (material fragmentado que no pudimos clasificar en las otras categorías). Además, las hojas se clasificaron por morfotipos y se identificaron según el género o la especie. La MOPG clasificada se secó en un horno, Elos Heat a 65 °C durante 24 horas, se quemó en una mufla a 450 °C durante 5 horas, luego este material fue pesado en una balanza Metler Toledo MS104S, con una precisión de 0.0001 g. Todos los datos de MOPG se expresaron como peso seco libre de cenizas en g m⁻². Estos datos, que ya fueron analizados en Molinero (2019), por lo que para este estudio se han utilizado los datos necesarios para entender los cambios en la comunidad de macroinvertebrados.

Macroinvertebrados bentónicos

Los macroinvertebrados se muestrearon utilizando el enfoque de hábitat único (Barbour et al., 1999). Se seleccionó un tramo de 100 m para que fuera representativo de las características del río en cada punto de muestreo. Cada muestra de macroinvertebrados se formó por la unión de seis submuestras tomadas en los rápidos del cauce, seleccionados al azar, con una red de tipo D (30 x 20 cm y 0,5 mm de tamaño de malla), pateando el sustrato del lecho durante un minuto en un área de 0,3 m², aguas arriba de la red. Para evitar perturbaciones, el muestreo comenzó siempre en el extremo aguas abajo del tramo de estudio y continuó aguas arriba. Las seis submuestras se agruparon en una sola muestra compuesta (Barbour et al., 1999). Todo el material colectado fue tamizado en el campo y almacenaron en recipientes de plástico con etanol al 95% para su conservación, para ser transportado al laboratorio. Los invertebrados se clasificaron inicialmente con lupas simples y se identificaron hasta el nivel de familia, con una lupa OPTIKA a 1,5-4,5x siguiendo a Martínez-Sanz (2003) y Domínguez y Fernández (2009). En función de la abundancia relativa y de la ocurrencia los macroinvertebrados se clasificaron como 1) macroinvertebrados comunes: familias con abundancias relativas superiores al 1% de los individuos recogidos, 2) macroinvertebrados raros: familias con abundancias relativas entre el 0,1 y el 1% de los individuos recogidos que estaban presentes al menos en tres

sitios de estudio dentro de cada río, y 2) macroinvertebrados muy raros: familias con abundancias relativas inferiores al 0,1% de los individuos recogidos o que estaban presentes en dos o menos sitios de estudio dentro de cada corriente. Los invertebrados también se clasificaron en grupos funcionales de alimentación utilizando la información disponible para los ríos tropicales (Cummins et al., 2005; Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2014; Tabla S5).

Análisis estadístico

Para comprobar las diferencias espaciales y temporales entre los dos ríos en la cantidad de MOPG (g m^{-2}), los datos se transformaron con la función de raíz cuadrada para reducir el impacto de los valores extremos (Greenacre y Primicerio, 2013) y se compararon mediante ANOVA de tres vías (río x sitio x tiempo) con el sitio como factor aleatorio anidado en el factor río. Para buscar tendencias en la contribución de las especies ribereñas a la MOPG bentónica, se realizaron tres análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS): el primero con todos los datos para buscar diferencias espaciales y temporales en la contribución de las especies ribereñas, y los otros dos con datos de noviembre y enero respectivamente para buscar relaciones entre las características físicas de los sitios de estudio (Tabla 1) y la contribución de las especies ribereñas a la MOPG bentónica. Los gradientes significativos de las variables apropiadas (contribución de las especies ribereñas a la MOPG como porcentajes para el primer NMDS, variables físicas de la Tabla 1 para el segundo y tercer NMDS) se superpusieron al NMDS para ayudar a la interpretación de los análisis.

Se construyeron curvas de rarefacción con las familias identificadas para cada río con el fin de comprobar la integridad de los taxones y la adecuación del tamaño de la muestra (Heck et al., 1975; Oksanen et al., 2018). Para comprobar las diferencias espaciales y temporales entre los dos ríos en la abundancia de macroinvertebrados y grupos funcionales de alimentación, los datos se compararon mediante ANOVA de dos vías (río x tiempo). Los datos de recuento se transformaron con la función log-ratio antes del análisis. Se realizaron análisis NDMS para buscar tendencias espaciales y temporales en las abundancias relativas de los macroinvertebrados. El análisis NMDS y el trazado de gradientes de las variables se realizaron con las funciones metaMDS y envfit del paquete Vegan (Oksanen et al., 2018). Todos los análisis estadísticos se realizaron en R (R Core Team, 2019).

Tabla 2. Contribución de las especies ribereñas a la MOPG bentónica (abundancias relativas por sitio: ●, > 20%; ●, 10-20%; ○, 5-10 %; +, < 5%).

Taxa ^a	Atacames Noviembre					Súa Noviembre				Atacames Enero					Súa Enero				Noviembre Frec. (%)	Enero Frec. (%)
	A10	A7	A5	A3	A1	S9	S5	S3	S1	A10	A7	A5	A3	A1	S9	S5	S3	S1		
<i>Zygia longifolia</i>		●	●	●			●	●	●	○	●	●	●					●	44.2	34.2
<i>Ficus maxima</i>				●	●		+	●	●	●			●				●	●	27.7	49.5
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	●			●		●				●									14.7	2.5
<i>Guadua angustifolia</i>		●		+	+		+	+					○				+		4.0	0.9
<i>Pseudolmedia rigida</i>	●														●	●			0.9	4.6
<i>Cupania cinerea</i>	●						+												2.3	---
<i>Castilla tunu</i>	●				●				+										1.7	---
<i>Erythrina</i> sp.						+	+						●				●		0.1	4.3
<i>Zuelania</i> sp.			+		●				+										1.5	---
<i>Inga edulis</i>					●					●									0.4	1.3

^a Los taxones con una contribución inferior al 1% de la masa foliar bentónica recogida no se han incluido en la tabla.

Tabla 3. Distribución de las familias de macroinvertebrados en los sitios de estudio (abundancias relativas por sitio: ●, > 20%; ●, 10-20%; ○, 5-10 %; +, < 5%). Todos los taxones representaron el 99% de los individuos recogidos. La lista completa de taxones está disponible como material suplementario (Tabla S3).

Taxa ^a	Atacames Noviembre					Súa Noviembre				Atacames Enero					Súa Enero				Noviembre Frec. (%)	Enero Frec. (%)
	A10	A7	A5	A3	A1	S9	S5	S3	S1	A10	A7	A5	A3	A1	S9	S5	S3	S1		
Leptohyphidae	●	●	●	+	+	●	●	●	●	●	●	●	●	●	○	●	●	●	37.7	29.0
Baetidae	+	●	●	●	●	●	●	●	○	●	●	●	●	+	●	●	●	+	13.8	21.7
Hydropsychidae	●	●	●		●	+	+	●		●	○	+		+	●	+	○	+	16.9	7.1
Elmidae	○	○	●		+	+	●	+	+	+	○	+		+	○	+	○	+	6.9	5.0
Chironomidae	●	+	+	●	●	●	+	+	○	○	+	+	+	●	+		+	+	5.6	5.1
Leptophlebiidae	○	+	+	+	+	○	●	+	+	○	+	+	+	○	●	+	+	+	5.0	5.2
Thiaridae		+	+	+	○	+	+	+	+		○	○	●	●	●	●	●	●	0.8	11.7
Philopotamidae	+	+	+		+	+	+	+		+	○	+		+	+	+	+	+	2.1	3.3
Polycentropodidae	+	+	+	○	+	+	+	+		+	+	+		+			+	+	1.4	1.8
Libellulidae	+	+	+	+		+	+	+		+	+				+	+	+		1.5	0.3
Coenagrionidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	1.2	0.6
Hydrobiidae														+				●	---	2.9
Dugesidae	+		+		+	+		+		+	+			+			+	+	1.0	0.2

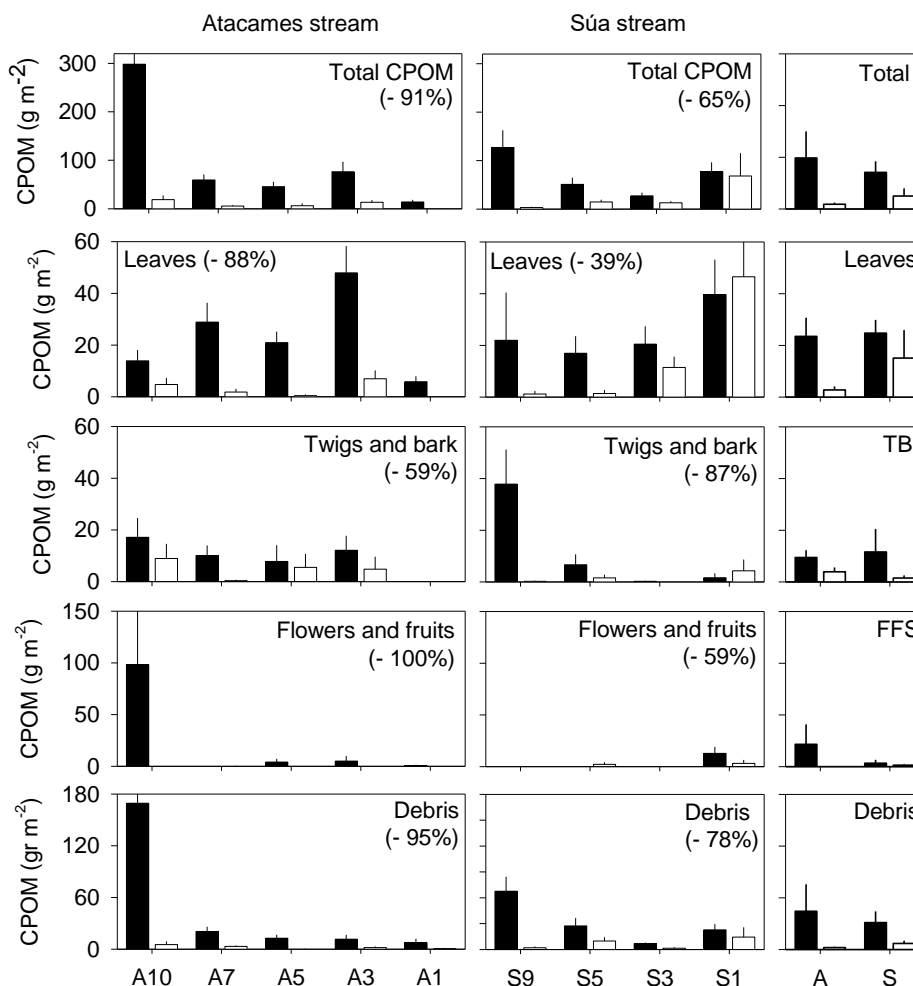
^a Los taxones con una contribución inferior al 1% de la masa foliar bentónica recogida no se han incluido en la tabla

RESULTADOS

Almacenamiento de MOPG bentónico

En noviembre, el almacenamiento total de MOPG varió entre 13,9 y 198,2 g m⁻² en el río Atacames y entre 27,3 y 127,3 g m⁻² en el río Súa (Fig 3). Hubo una gran reducción de la MOPG total en enero, y el almacenamiento de MOPG total varió entre 0,6 y 18,8 g m⁻² en el río Atacames y entre 3,4 y 68,3 gm⁻² el río Súa. La reducción se observó claramente en todos los sitios de estudio, excepto en el sitio S1 donde la variación entre los dos meses fue pequeña (Fig. 3). Los cambios temporales en la MOPG total fueron significativos (ANOVA de tres vías, $F_{1,7} = 13,77$; $p < 0,01$) y fueron mayores en el río Atacames (91% de reducción) que en el Súa (65% de reducción), pero no hubo diferencias significativas entre los dos ríos en las existencias de MOPG total (ANOVA de tres vías, $F_{1,7} = 0,15$; $p > 0,05$).

Figura 3. Stocks de MOPG bentónicos (gr m⁻²) en los sitios de muestreo (media ± error estándar; A, sitios en el río Atacames; S, sitios en el río Súa; ■, noviembre; □, enero).



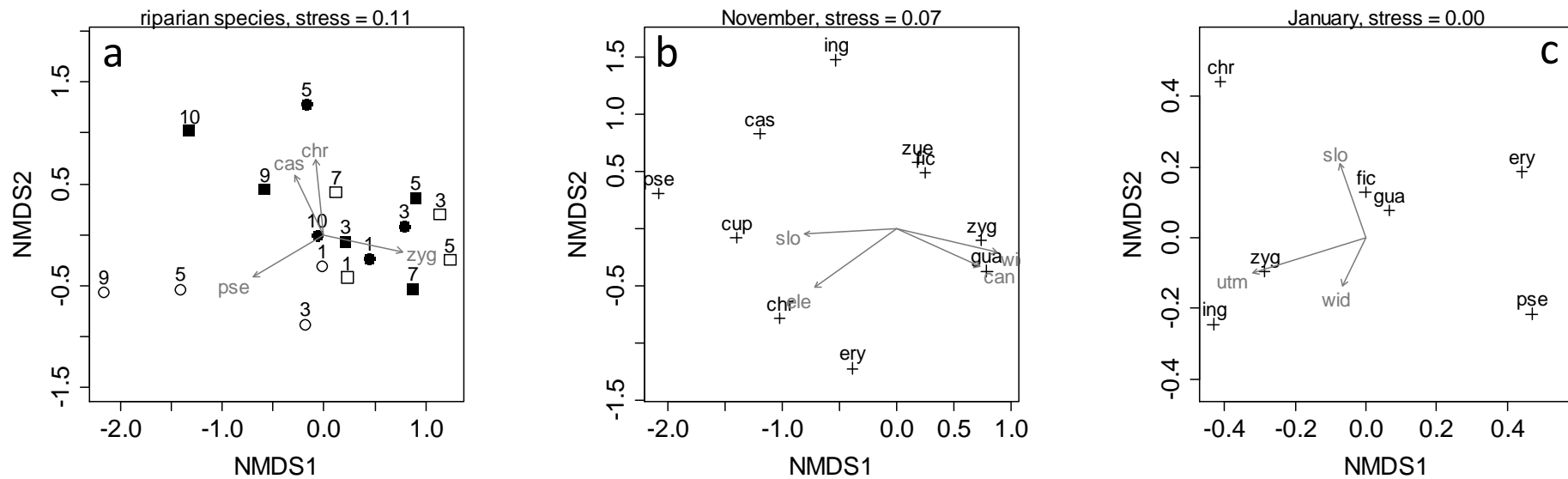
Las diferentes categorías de materia orgánica mostraron una variabilidad temporal similar a la de la MOPG total, con una gran reducción de las existencias bentónicas entre noviembre y enero (Fig. 3). Las diferencias temporales de MOPG fueron significativas para las categorías de hojas y restos (ANOVA de tres vías: hojas, $F_{1,7} = 9,58$; $p < 0,05$; restos, $F_{1,7} = 9,82$; $p < 0,05$) y no significativos para las categorías de ramitas-corteza y flores-frutos (ANOVA de tres vías: ramitas-corteza, $F_{1,7} = 3,81$; $p > 0,05$; flores-frutos, $F_{1,7} = 2,51$; $p > 0,05$). La reducción del stock bentónico varió entre el 59% y el 100% en el río Atacames y entre el 39% y el 87% en el río Súa, siendo mayor en el río Atacames excepto en la categoría de ramitas-cortezas. Al igual que ocurrió con la MOPG total, sin diferencias significativas en las existencias bentónicas de las categorías entre los dos ríos (ANOVA de tres vías: hojas, $F_{1,7} = 0,26$; $p > 0,05$; ramitas-cortezas, $F_{1,7} = 0,06$; $p > 0,05$; flores-frutos, $F_{1,7} = 0,12$; $p > 0,05$; restos, $F_{1,7} = 0,20$; $p > 0,05$).

Contribución de las especies ribereñas

De los 16 morfotipos que fueron identificados y clasificados a nivel de género y especie (Tabla S2), tres especies *Zygia longifolia*, *Ficus maxima* y *Chrysophyllum argenteum* fueron la mayor contribución al stock de hojas bentónicas en ambos ríos. Estas tres especies representaron el 87% del stock de hojas en noviembre y el 86% en enero; con una distribución espacial distinta, siendo *C. argenteum* abundante en la cabecera, *Z. longifolia*, en el tramo medio y *F. maxima*, en el tramo inferior de ambos ríos (Tabla 2). Otras especies representaron menos del 5% del stock de hojas bentónicas, pero fueron localmente abundantes en algunos sitios.

El primer análisis NMDS, no mostró una clara segregación entre los ríos Atacames y Súa, ni entre los muestreos de noviembre y enero (Fig. 4a). *Z. longifolia* fue abundante en el tramo medio de ambos ríos, *C. tunu* y *C. argenteum* fueron abundantes en la cabecera en noviembre y *Pseudonia* sp fue abundante en enero. Los NMDS de noviembre y enero no mostraron ninguna asociación fuerte de especies (Fig. 4b y c). En noviembre, *C. argenteum* y *C. cinerea* se asociaron a una mayor elevación y a la pendiente del canal respectivamente, mientras que *Zuelania* sp y *F. maxima* se asociaron a una menor elevación y *Z. longifolia* y *G. angustifolia* se asociaron a un canal más ancho y a un dosel abierto (Fig. 4b). En enero, *C. argenteum* se asoció a una mayor pendiente del canal y también hubo diferencias entre los dos ríos, siendo *Z. longifolia* e *I. edulis* más abundantes en el río Atacames y *Erythrina* sp. en el río Súa (Fig. 4c).

Figura 4. Resultados del NMDS de las abundancias relativas de las especies arbóreas (hojas) en bentos en los sitios de estudio ((■, Atacames noviembre; ●, Súa noviembre; □, Atacames enero; ○, Súa enero). Los taxones con una contribución menor al 1% de la masa foliar bentónica recolectada no fueron incluidos en el análisis: zyg, *Zygia longifolia*; fic, *Ficus maxima*; chr, *Chrysophyllum argenteum*; gua, *Guadua angustifolia*; pse, *Pseudolmedia rigida*; cup, *Cupania cinereal*; cas, *Castilla tunu*; ery, *Erythrina* sp; zue, *Zuelania* sp; ing, *Inga edulis*. El sitio A1 del muestreo de enero fue excluido del análisis porque no se encontraron hojas en el bentos. Variables representadas: ele, elevación; pendiente del canal; can, apertura del dosel; wid; ancho del canal.



Macroinvertebrados bentónicos

Se recogieron 30579 individuos que se identificaron a nivel de familia. Los insectos fueron el grupo más importante y representaron (92% de los individuos recolectados), seguidos por los moluscos que representaron el 5% y otros grupos taxonómicos como Malacostraca, Arachnida, Ostracoda, Platyhelminthes y Nematomorpha que representaron el 3%. Los órdenes Ephemeroptera y Trichoptera correspondieron al 75% de los individuos recogidos, y Ephemeroptera por sí solo el 56%.

En el río Atacames se puede identificar una mayor abundancia de macroinvertebrados hacia la parte media-alta y alta del lecho del río, pero el río Súa no sigue el mismo patrón (Figura 5). El número de macroinvertebrados recolectados por sitio varió entre 312 y 6490 en el río Atacames y entre 1012 y 3673 en el río Súa (Fig. 5). Hubo una gran reducción en el número de macroinvertebrados recogidos en enero y varió entre 153 y 2784 en el río Atacames y entre 174 y 698 en el río Súa. La reducción del número de macroinvertebrados en el río Súa (77%) fue mayor que en el río Atacames (44%), pero ni las diferencias espaciales (ANOVA de dos vías: $F_{1,14} = 0,44$; $p > 0,05$) ni las temporales (ANOVA de dos vías: $F_{1,14} = 3,24$; $p > 0,05$) en el número total de macroinvertebrados fueron significativas.

Los órdenes de insectos más abundantes (Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera, Diptera y Odonata) también mostraron una gran reducción en el número de individuos entre noviembre y enero (Fig. 5). La reducción del número de invertebrados en estos grupos varió entre el 35% y el 72% en los ríos de Atacames y fue mayor en el río Súa, donde varió entre el 70% y el 94%. Las diferencias entre los dos ríos en el número de invertebrados recolectados no fueron significativas (ANOVA de dos vías, Ephemeroptera: $F_{1,14} = 0,05$; $p > 0,05$; Trichoptera: $F_{1,14} = 1,45$; $p > 0,05$; Coleoptera: $F_{1,14} = 1,30$; $p > 0,05$; Diptera: $F_{1,14} = 3,50$; $p > 0,05$; Odonata: $F_{1,14} = 0,00$; $p > 0,05$) y las diferencias temporales fueron significativas sólo para los órdenes Diptera y Odonata (ANOVA de dos vías, Ephemeroptera: $F_{1,14} = 2,75$; $p > 0,05$; Trichoptera: $F_{1,14} = 3,47$; $p > 0,05$; Coleoptera: $F_{1,14} = 0,02$; $p > 0,05$; Diptera: $F_{1,14} = 12,12$; $p < 0,01$; Odonata: $F_{1,14} = 5,80$; $p < 0,05$). La abundancia de Odonata fue mayor en noviembre, principalmente en el río Súa y los Dípteros mostraron una tendencia descendente a lo largo de ambos ríos.

Por el contrario, el número de moluscos aumentó entre cuatro y siete veces en ambos ríos en enero. Las diferencias temporales en el número de moluscos fueron significativas

(ANOVA de dos vías: $F_{1,14} = 4,72$; $p < 0,05$), pero no hubo diferencias espaciales significativas entre los dos ríos (ANOVA de dos vías: $F_{1,14} = 0,98$; $p > 0,05$). Finalmente, otros grupos taxonómicos (no mostrados en la Fig. 5), que representaban menos del 1% de los invertebrados recogidos no mostraron diferencias espaciales significativas entre los dos ríos (ANOVA de dos vías: $F_{1,14} = 0,63$; $p > 0,05$) pero se redujeron significativamente en enero (ANOVA de dos vías: $F_{1,14} = 4,75$; $p < 0,05$).

Figura 5. Invertebrados bentónicos (abundancias absolutas) en los sitios de muestreo (A, río Atacames; S, sitios en el río Súa; ■, noviembre; □, enero).

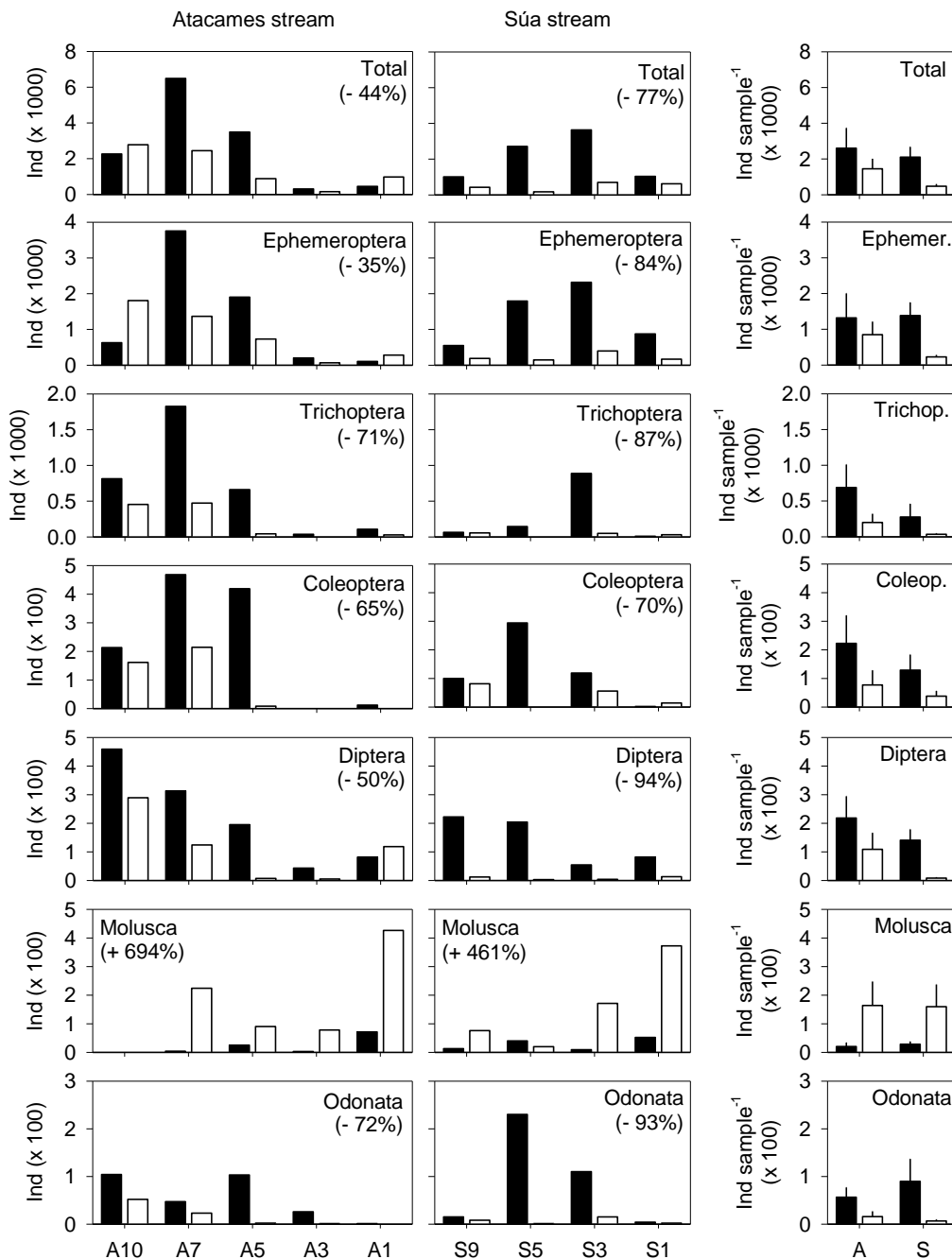
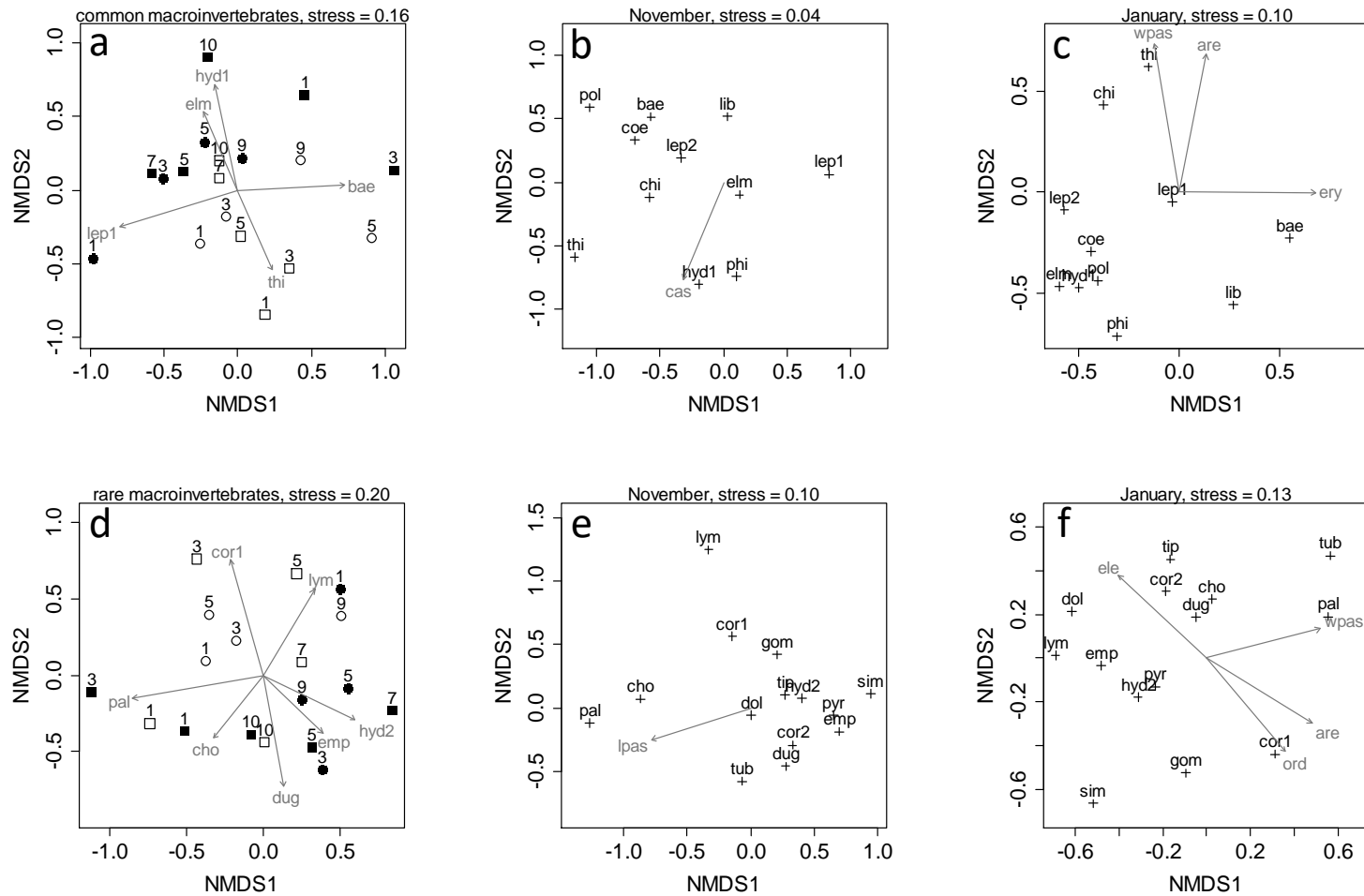


Figura 6. Resultados del NMDS de las abundancias relativas de macroinvertebrados en el bentos en los sitios de estudio (■, Atacames noviembre; ●, Súa noviembre; □, Atacames enero; ○, Súa enero). Sólo se incluyeron en el análisis los taxones que estaban presentes en más de dos sitios: lep1, Leptohiphidae; bae, Baetidae; hyd1, Hydropsychidae; elm, Elmidae; chi, Chironomidae; lep2, Leptophlebiidae; thi, Thiaridae; phi, Philopotamidae; pol, Polycentropodidae; lib, Libellulidae; coe, Coenagrionidae; dug, Dugesidae; tip, Tipulidae; sim, Simuliidae; hyd2, Hydroptilidae; tub, Tubificidae; pal, Palaemonidae; pyr, Pyralidae; cor1, Corbiculidae; lym, Lymnaeidae; cho, Chordodidae; emp, Empididae; dol, Dolichopodidae; gom, Gomphidae; cor2, Corydalidae. Variables representadas: ele, elevación; ord, orden del arroyo; are, área de la cuenca; lpas, porcentaje de pasto cerca del punto de muestreo; wpas, porcentaje de pasto en la cuenca; cas, porcentaje de hojas de *Castilla tunu* en el bentos; ery, porcentaje de hojas de *Erithryna* sp en el bentos.



Composición de la comunidad de macroinvertebrados

Se identificaron un total de 60 familias en las muestras (Tabla S5), 53 en el río Atacames y 49 en el río Súa, con 42 de ellas compartidas entre ambos ríos. Las curvas de rarefacción sugieren que las diferencias en el número de familias entre los dos ríos fueron causadas por el menor número de macroinvertebrados recolectados en el río Súa y que la fauna de macroinvertebrados bentónicos del área de estudio está bien representada ya que una reducción del 10% (3000 individuos) en el número de invertebrados totales recolectados causa una reducción de un taxón identificado (Fig. S1).

Tabla 4. Abundancias absolutas de aquellas familias que aumentaron en abundancia absoluta o relativa o fueron nuevas apariciones en enero (X, presente; O, ausente; grupos funcionales de alimentación: SC, raspadores; SH, trituradores; GC, recolectores; FC, filtradores; PR, depredadores).

	Familia	Abundancia (conteo)	Atacames	Súa	Grupo alimenticio
Aumento de la abundancia absoluta	Thiaridae	1241	X	X	SC
	Palaemonidae	101	X	X	SH, GC
	Ptilodactylidae	89	X	X	SH
	Corbiculidae	70	X	X	FC
	Glossosomatidae	33	X	X	SC
	Caenidae	30	X	O	GC
	Megapodagrionidae	15	X	X	PR
Aumento de la abundancia relativa	Baetidae	4942	X	X	GC, SC
	Philopotamidae	747	X	X	FC
	Polycentropodidae	462	X	X	FC, PR
	Tipulidae	202	X	X	SH, GC, PR
	Tubifidae	150	X	X	GC
	Lymnaeidae	64	X	X	SC
	Chordodiae	62	X	X	PR
	Dolichopodidae	49	X	X	PR
	Gomphidae	39	X	X	PR
	Naucoridae	7	X	O	PR
Nuevas apariciones	Hydrobiidae	264	X	X	SC
	Physidae	12	X	O	SC
	Ancylidae	11	X	O	SC
	Culicida	3	X	O	FC
	Planorbidae	2	X	X	SC
	Staphylinidae	2	X	O	PR, GC, SH
	Chrysomelidae	1	X	O	SH

Un grupo de siete familias (Leptohephyidae, Baetidae, Hydropsychidae, Elmidae, Chironomidae, Leptophlebiidae y Thiaridae) representaron el 86% de los individuos recolectados (87% en noviembre y 85% en enero, Tabla 3). Examinando sitios individuales, estas familias representaron más del 70% de los individuos recolectados en noviembre y enero, excepto en S1, donde este porcentaje cayó al 45% en enero debido a

la presencia de Hydrobiidae en gran número. Entre estas familias, Leptohiphidae, Baetidae y Leptophlebiidae fueron abundantes en todos los sitios de estudio en ambos muestreos (Tabla 3). Hydropsychidae, Elmidae y Chironomidae mostraron mayores abundancias relativas en noviembre, mientras que Baetidae y Thiaridae mostraron mayores abundancias relativas en enero.

A pesar de la reducción global del número total de macroinvertebrados, las abundancias absolutas o relativas de 24 familias aumentaron en enero tras el cambio de estación (Tabla 4). Entre ellos, los cambios en la abundancia de moluscos fueron notorios. Todas las familias de moluscos recogidas aumentaron en abundancia absoluta o relativa (Thiaridae, Corbiculidae y Lymnaeidae), o fueron nuevas apariciones en enero (Hydrobiidae, Physidae, Ancylidae y Planorbidae).

El primer NMDS de los macroinvertebrados comunes no mostró segregación entre los dos ríos; sin embargo, hubo una clara separación entre los muestreos de noviembre y enero (Fig. 6a). Las diferencias temporales fueron causadas por Elmidae y Hydropsychidae que fueron abundantes en noviembre y Thiaridae que fue abundante en enero. Además, Baetidae y Leptohiphidae mostraron gradientes contrastados que sugieren que tenían distribuciones espaciales antagónicas. El primer NMDS de los macroinvertebrados raros también mostró cierta segregación temporal entre los muestreos de noviembre y enero, pero menos marcada que en el caso de los macroinvertebrados comunes (Fig. 6d). Las diferencias temporales fueron causadas por Empidae e Hydroptilidae que fueron abundantes en noviembre y Corbiculidae y Lymnaeidae que fueron abundantes en enero. Algunas familias raras mostraron una distribución espacial distinta como Dugesidae que fue más abundante en la cabecera del río Atacames y Chordidae y Palaemonidae que fueron más abundantes en los tramos inferiores del río Atacames. Los NMDS de noviembre y enero no mostraron asociaciones fuertes entre las familias (Figs. 6b, c, e y f). Además, los gradientes ambientales en noviembre (Figs. 6b y e) fueron más débiles que en enero (Figs. 6c y f). En noviembre, Hydropsychidae se asoció con una mayor abundancia de *C. tunu* en el stock de hojas bentónicas (Fig. 6b). En enero, Baetidae y Leptophlebiidae se asociaron con una mayor y menor abundancia de *Erythrina* sp en el stock de hojas bentónicas, respectivamente, mientras que Thiaridae se asoció con mayores porcentajes de pastos en la cuenca (wpas) y mayores áreas de drenaje (Fig. 6c). En el caso de los macroinvertebrados raros, Palaemonidae se asoció con mayores porcentajes de pastos, tanto en los alrededores del lugar de muestreo (lpas) como

en la cuenca (wpas), Hydroptilidae, Empidae y Pyralidae se asociaron con menores porcentajes de pastos en ambos muestreos (figs. 6e y f). Además, Corbiculidae se asoció a un mayor orden de ríos, mayores áreas de drenaje y menores elevaciones en enero (Fig. 6f).

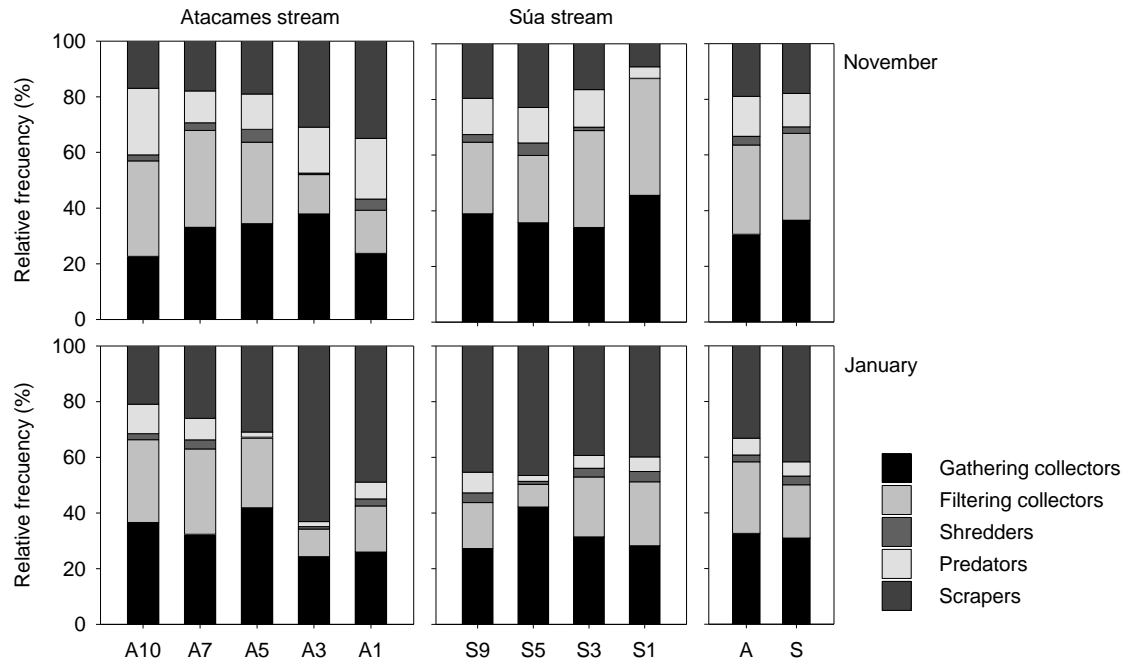
Grupos tróficos

Al tomar en cuenta solo a las familias consideradas comunes y raras, que representaron el 97% de la comunidad de macroinvertebrados, no hubo diferencias significativas en la composición funcional de la comunidad bentónica entre los dos ríos (ANOVA de dos vías, recolectores: $F_{1,14} = 1,95$; $p > 0,05$; filtradores: $F_{1,14} = 0,00$; $p > 0,05$; trituradores: $F_{1,14} = 0,00$; $p > 0,05$; depredadores: $F_{1,14} = 0,85$; $p > 0,05$; raspadores: $F_{1,14} = 0,65$; $p > 0,05$).

Los recolectores de fondo y filtradores dominaron la comunidad bentónica en ambos ríos en noviembre. En enero, el porcentaje de depredadores disminuyó significativamente (ANOVA de dos vías, $F_{1,14} = 15,08$; $p < 0,01$) y el porcentaje de raspadores aumentó significativamente (ANOVA de dos vías, $F_{1,14} = 15,54$; $p < 0,01$) en ambos ríos; sin embargo, otros grupos funcionales no mostraron diferencias temporales significativas (ANOVA de dos vías, recolectores: $F_{1,14} = 0,25$; $p > 0,05$; filtradores: $F_{1,14} = 3,34$; $p > 0,05$; trituradores: $F_{1,14} = 0,02$; $p > 0,05$). El gradiente espacial en la distribución de los grupos funcionales fue evidente en el río Atacames en noviembre y enero (Fig. 7), pero este gradiente no se observó en el río Súa.

Las diferencias entre los dos ríos en el número de grupos de alimentación diferentes no fueron significativas (ANOVA de tres vías, Tabla S4) y las diferencias temporales fueron significativas sólo para los depredadores y los raspadores (ANOVA de tres vías, depredadores: $F_{1,14} = 2,75$, $p < 0,05$; raspadores: $F_{1,14} = 3,47$, $p < 0,05$; trituradores: $F_{1,14} = 0,02$, $p > 0,05$; recolectores: $F_{1,14} = 12,12$, $p > 0,05$; filtradores: $F_{1,14} = 12,12$, $p > 0,05$). Los depredadores, representados por Odonata, estuvieron más presentes en noviembre, en cambio, los raspadores (representados por Mollusca) fueron más importantes en enero.

Figura 7. Grupos funcionales de alimentación en los sitios de estudio
(A, arroyo Atacames; S, arroyo Súa).



DISCUSIÓN

A diferencia de lo que sucede en ríos de zonas templadas, donde son las marcadas estaciones las que influyen en la entrada de materia orgánica, principalmente hojarasca en otoño; el aporte constante durante todo el año es la condición regular en ríos tropicales, aunque que pueden existir aportes ocasionales relacionados con tormentas, o con el advenimiento o el final de la temporada lluviosa (Gonçalves et al., 2006; Ríos-Touma 2008).

Es claro entonces que el régimen de los caudales puede impulsar fluctuaciones intra e interanuales de las condiciones ambientales (Bower y otros, 2018; Arantes et al., 2019), lo cual hace que la disponibilidad y calidad de los hábitats ejerzan influencia en los patrones de la biodiversidad (Palmer y Ruhi, 2019), es decir que, de manera secuencial, los patrones de distribución de las especies cambian con los regímenes hidrológicos (Winegardner et al., 2017; Legendre y Condit, 2019).

En estudios realizados en zonas tropicales se ha encontrado una asociación entre los factores ambientales de los ríos y los ensamblajes de macroinvertebrados (Everaert et al., 2014), esta relación está necesariamente conectada con la diversidad funcional. Sin embargo, en nuestro estudio, la distribución de los rasgos funcionales en la comunidad de macroinvertebrados fue similar en ambos ríos, lo que sugiere que las variaciones ambientales entre los dos ríos, naturales o antrópicas, no fueron suficientes para reflejarse en la composición de la comunidad o en la diversidad funcional.

Por otro lado, se observó un patrón diferencial en el cambio de la estación seca a la lluviosa de noviembre a enero, con una disminución general de la abundancia en casi todos los grupos, excepto en el de los moluscos donde por el contrario aumentó su abundancia (Figura 5). Este patrón se confirma en el NMDS (figura 6), tanto para los grupos comunes como para los raros, la diferencia está marcada por la temporalidad. Tomanova et al. (2006) observaron que prácticamente todos los macroinvertebrados se alimentaban de detritus finos y subrayaban la importancia de este recurso alimenticio en los cursos de agua neotropicales; en los ríos Atacames y Súa, las estrategias de alimentación dominantes fueron la recolección de materia orgánica, raspadores y depredadores; en cuanto a la preferencia por el sustrato, en ambos ríos predominaron los organismos asociados a guijarros y cantos rodados, barro y con menor importancia,

gravas; con mayor abundancia en los fangos durante la temporada de inundaciones (enero), mientras que los asociados a macrófitos fueron más abundantes en noviembre.

La zona es geológicamente caracterizada por un sustrato de origen marino, lo cual se manifiesta, por ejemplo, con conductividades muy altas, lo cual favorece la presencia de sustancias solubles, que también permiten una mayor productividad y aunque la naturaleza de la materia orgánica asentada en los sustratos no ha podido ser identificable o atribuible a un origen específico, se presenta como una especie de lama, que es abundante y que es aprovechada por organismos filtradores, colectores; favoreciendo su crecimiento y abundancia.

La baja densidad de algunos moluscos podría estar relacionada con el estrés natural durante y después del período seco, que es contrarrestado por su mayor capacidad de reproducción durante la temporada de lluvias (Dutta et al., 2018). Por ejemplo, la familia Thiaridae, tuvo mayor presencia en el mes de enero, donde la conductividad eléctrica se presenta con valores elevados, según Whitte et al. (2007), este grupo de animales aumentan su abundancia en sitios donde la concentración de carbonato de calcio es elevada, lo que les permite a estos organismos construir sus conchas.

Por otro lado, las temperaturas altas benefician los procesos microbianos, favoreciendo la descomposición más rápida de la materia orgánica, dejando poco material para los fragmentadores; además, el aporte vegetal no siempre es constante, lo que puede ser un factor que presione la desaparición de los fragmentadores, e incluso la calidad de la hojarasca podría también desfavorecerlos. Sin embargo, la comunidad de macroinvertebrados resulta bastante uniforme a lo largo del cauce, a pesar de los cambios en temperatura y caudal, favoreciendo la presencia y abundancia de colectores y filtradores; característica de las familias dominantes en este estudio. De las nueve familias clasificadas como fragmentadores, sólo dos son fragmentadores obligados, los otros taxones tienen además otras formas de alimentación alternativas como colectores-recogedores, raspadores e inclusive depredadores.

Estos ríos presentan una abundante riqueza, pero su diversidad muestra dominancia de pocas familias; esto puede deberse a que existe estabilidad ambiental (nutrientes y estresores), lo cual favorece una estabilidad en la comunidad de organismos acuáticas (Ives y Carpenter, 2007); a su vez, podría ser un indicativo de que la zona tiene una perturbación media en su ecosistema, generando también mayor resistencia de la

comunidad a impactos (Gauzens et al., 2015); es decir que en este estudio, esa estabilidad está dada por la presencia mayoritaria de filtradores y recolectores, condición apropiada también para el tipo y calidad de materia orgánica disponible; donde además, su predominio, ante la poca presencia de macrófitas, podría estar favorecido por la facilidad para aprovechar partículas de materia orgánica característica de este tipo de ríos. Las preferencias de sustrato y los hábitos de alimentación eran simplemente diferentes cuando se comparan las estaciones. La principal variable ambiental que diferenciaba las estaciones es el aumento de las precipitaciones y, en consecuencia, el aumento de la velocidad del agua. En este sentido, Forio et al. (2018) encontraron que la abundancia de rasgos biológicos aumentaba con el aumento de la velocidad, concluyendo que las alteraciones del flujo pueden tener serias implicaciones ecológicas en las comunidades acuáticas

En ríos tropicales semiáridos, la diferencia de riqueza muestra mayor importancia relativa en la estación lluviosa, mientras que el componente de sustitución de especies presenta mayores proporciones en la estación seca, mostrando que el filtrado ambiental y limitaciones en la dispersión pueden afectar a las pautas de distribución de la macrofauna bentónica en regiones con condiciones climáticas diferentes (Medeiros et al., 2020). Si bien es cierto, en el área de estudio no se presentan estaciones tan marcadas como se presentan en zonas templadas, el cambio hacía el periodo de lluvias, si lo es (Figura 2), mostrando que el régimen de los caudales puede impulsar fluctuaciones intra e interanuales de las condiciones ambientales, como se ha visto en algunos estudios (Bower et al., 2018; Arantes et al., 2019), lo cual hace que la disponibilidad y calidad de los hábitats ejerzan influencia en los patrones de la biodiversidad (Palmer y Ruhi, 2019); además, en épocas de caudal alto la materia orgánica se mueve más y se redistribuye en el fondo del río, disminuyendo así, la capacidad retentiva (Colón-Gaud et al. 2008); es decir que de manera secuencial, los patrones de distribución de las especies cambian con los regímenes hidrológicos (Winegardner et al., 2017; Legendre y Condit, 2019). Por ejemplo, se ha informado de la ausencia y baja abundancia de trituradores en muchos ríos tropicales (Van Echopel et al., 2018), o del dominio de recolectores en ríos andinos de Colombia y Ecuador (Villada-Bedoya et al., 2017).

En los ecosistemas mediterráneos la depredación se convierte en una estrategia dominante en verano, contrario a la estación seca, cuando los organismos y las materias orgánicas se concentran y el flujo de agua es menor (Bonada y Resh, 2013). Siguiendo un patrón

similar, en los ríos Súa y Atacames, durante la estación seca (noviembre) la depredación es frecuente como estrategia de alimentación; por otro lado, en enero, durante la época de crecida y asociado a un aumento de la velocidad del agua, los raspadores como estrategia de alimentación fueron más importantes que en noviembre. En ríos tropicales semiáridos, la diferencia de riqueza muestra mayor importancia relativa en la estación lluviosa, mientras que el componente de sustitución de especies presenta mayores proporciones en la estación seca, mostrando que el filtrado ambiental y limitaciones en la dispersión pueden afectar a las pautas de distribución de la macrofauna bentónica en regiones con condiciones climáticas diferentes (Medeiros et al., 2020).

La escasa segregación temporal en estas comunidades se puede relacionar con las diferentes estrategias de historia de vida de los diferentes organismos, tales como dispersión o resistencia a la sequía (Wiggins et al., 1980), y también con los cambios en la comunidad vinculados a la estructura trófica (Boix et al., 2004); más aún si se consideran que los cambios no son tan drásticos como aquellos presentes en las estaciones de ecosistemas temporales (Boulton, 2003; Bogan, Boersma y Lytle, 2015; Abraham, Natale y Principe, 2021).

El papel relativo, en la organización de la comunidad acuática, de las variables ambientales, espaciales y temporales también puede depender del modo de dispersión de los organismos (Hill et al., 2017). Este es un proceso ecológico importante que puede ejercer controles sobre la distribución de los individuos, las poblaciones, las especies y las comunidades (Kärna et al., 2015), así como de sus cambios estacionales. Hay estudios que establecen que las especies de macroinvertebrados con adultos alados pueden tolerar mejor la variación ambiental en una cuenca que las que se dispersan estrictamente por el agua (Heino, 2013). Se ha sugerido que los organismos con un modo de dispersión activo o una fuerte capacidad de dispersión responden mejor a los gradientes ambientales con mayor facilidad y eficacia, y por lo tanto están más fuertemente asociados a la variación ambiental (Heino, 2013); por lo que las especies que se dispersan débil o pasivamente estarán más limitadas espacialmente (Li et al., 2019); en este sentido, se ha registrado diferencias estacionales que demuestran una mayor capacidad de dispersión en adultos alados, que pueden rastrear cambios ambientales desde un periodo seco a uno lluvioso, que a su vez cambian la estructura de la metacomunidad (Csercsa et al., 2018); dejando así paso a la presencia de otros organismos como los moluscos, que desempeñan importantes funciones ecológicas, en la dinámica de los nutrientes, dentro de un

ecosistema cambiante porque forman nuevos vínculos críticos dentro de la red alimentaria como depredadores, herbívoros, detritívoros y filtradores de nutrientes (Premcharoen et al., 2016).

Por otro lado, en zonas de gran altitud se ha visto que el rápido y turbulento flujo de agua durante la temporada de lluvias elimina muchos organismos bentónicos; por lo que solo los mejor adaptados pueden persistir (Lytle y Poff 2004); sin embargo, en este tipo de río, ni el flujo de los caudales ni la altitud que genera grandes pendientes tiene gran influencia ya que son ríos bajos, por lo que el flujo de agua en la temporada de lluvias transporta nutrientes, sustrato y organismos a través de la corriente (Death 2008) en cortos tramos y los cambios longitudinales no llegan a ser significativos (Figura 5); por otra parte, durante la estación seca, se reduce el flujo de agua reduciendo algunas secciones del río, cambiando las condiciones ambientales y aumentando la heterogeneidad ambiental (Allan et al. 2006), nunca llegando a secarse completamente debido a los aportes de aguas subterráneas; entendiéndose entonces que es la estacionalidad de lluvias la que actúa como una perturbación natural, afectando las características ambientales y sus poblaciones acuáticas (Lake, 2003), no así las diferencias altitudinales.

Las orillas de estos ríos están intervenidas por un proceso de colonización humana de baja intensidad. Ante la ausencia de industrias o cultivos mono específicos intensivos, se mantiene una estructura boscosa en las riberas, donde sus habitantes conservan ciertas especies nativas y favorecen la introducción de otras, principalmente árboles frutales, generando un impacto menor que en otras zonas pobladas donde la vegetación de ribera es completamente eliminada como resultado de los cambios de uso del suelo. Los cauces de ambas cuencas, además, presentan poca modificación hidráulica. El seguir generando información en este tipo de ríos costeros y perennes, podría ser de gran importancia para la conservación de los recursos bioacuáticos caracterizados por una altísima biodiversidad (Dodson y Gentry, 1978; Mittermeier et al., 1998; Villamarin et al., 2020).

Adicionalmente, este trabajo aporta, de manera complementaria, con nueva información para estudios de modelamiento en la relación talla-peso de seis especies de peces, habitantes de este tipo de ríos.

REFERENCIAS

- Abraham, M. S., Natale, E. S., & Principe, R. 2021. Diversidad y distribución espacio-temporal de macroinvertebrados acuáticos en una charca temporaria urbana (Córdoba, Argentina). *Biología Acuática*, (36), 020. <https://doi.org/10.24215/16684869e020>.
- Allan, J. D., A. S. Flecker, S. Segnini, D. C. Taphorn, E. Sokol, & G. W. Kling. 2006. Limnology of Andean piedmont rivers of Venezuela. *Journal of the North American Benthological Society* 25:66-81. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[66:LOAPRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[66:LOAPRO]2.0.CO;2).
- Alvarez-Mieles, G., K. Irvine, A. Griensven, M. Arias-Hidalgo, A. Torres, & A. E. Mynett. 2013. Relationships between aquatic biotic communities and water quality in a tropical river–wetland system (Ecuador). *Environmental science & policy* 34:115–127.
- Arantes, C., Winemiller, K., Petrere, M., & Freitas, C., 2019. Spatial variation in aquatic food webs in the Amazon River floodplain. *Freshwater Sci.* 38, 213–228.
- Asmamaw, M., S.T. Mereta, & A. Ambelu. 2019. Responses of stream macroinvertebrates to hydrological disturbances in Dinki watershed, central highlands of Ethiopia. *Limnologica* 78:125710. doi: 10.1016/j.limno.2019.125710.
- Barbour, M. T. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in wadeable streams and rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish, US Environmental Protection Agency, Office of Water.
- Benson, L. J., & R. G. Pearson. 2020. Dynamics of organic material and invertebrates in a tropical headwater stream. *Hydrobiologia* 847:121–136. doi: 10.1007/s10750-019-04076-1.
- Bogan, M.T., Boersma K.S., & Lytle D.A. 2015. Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasonal drought in arid land headwater streams. *Freshwater Biology*, 60(12):2547-2558. DOI:1111/fwb.12522.
- Boix, D., Sala, J., Quintana, X. D. & Moreno-Amich R. 2004. Succession of animal community in a Mediterranean temporary pond. *Journal North American Benthological Society*, 23(1), 29-49.

- Bonada, N., & Resh, V.H. 2013. Mediterranean-climate streams and rivers: geographically separated but ecological comparable freshwater systems. *Hydrobiologia* 719: 1-29.
- Boulton, A. J. (2003). Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48(7), 1173-1185.
- Bower, L., Keppeler, F.W., Cunha, E., Morales, Y., Saenz, D., Lopez, E., Bokhutlo, T., Arantes, C., Andrade, M., Robertson, C., Mayes, K., Winemiller, K., & Quintana, Y., 2018. Effects of Hydrology on Fish Diversity and Assemblage Structure in a Texan Coastal Plains River. *Trans. Am. Fish. Soc.* 148, 207–218.
- Calderon, M. R., B. P. Baldigo, A. J. Smith, & T. A. Endreny. 2017. Effects of extreme floods on macroinvertebrate assemblages in tributaries to the Mohawk River, New York, USA. *River Research and Applications* 33:1060–1070. doi: 10.1002/rra.3158.
- Colón-Gaud, C., S. Peterson, M. Whiles, S. Kilham, K. Lips & C. Pringle (2008). Allochthonous Litter Inputs, Organic Matter Standing Stocks, and Organic Seston Dynamics in Upland Panamanian Streams: Potential Effects of Larval Amphibians on Organic Matter Dynamics. *Hydrobiologia* 603(1): 301-312.
- Csercsa A, Krasznai-K EÁ, Várbíró G, Szivák I, Tóth M, Árva D, Bódis E, Deák C, Mauchart P, Móra A, Erős T, Padisák J, & Boda P. 2018. Seasonal changes in relative contribution of environmental control and spatial structuring on different dispersal groups of stream macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 828: 101–115.
- Cummins, K. W., M. A. Wilzbach, D. M. Gates, J. B. Perry, & W. B. Taliaferro. 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience* 39:24–30.
- Cummins, K. W., R. W. Merritt, & P. C. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40:69–89.
- Damanik-Ambarita, M. N., Lock, K., Boets, P., Everaert, G., Nguyen, T. H. T., Forio, M. A. E., Musonge, P. L. S., Suhareva, N., Bennetsen, E. et al.. 2016. Ecological water quality analysis of the Guayas river basin (Ecuador) based on macroinvertebrates indices. *Limnologica* 57:27–59.

- Death, R. G. 2008. The effect of floods on aquatic invertebrate communities. Pp. 103-121 in J. Lancaster and R. A. Briers (eds.). *Aquatic Insects: Challenges to Populations*. CAB International, Wallingford, UK. <https://doi.org/10.1079/9781845933968.0103>.
- Death, R. G. 2009. Disturbance and riverine benthic communities: What has it contributed to general ecological theory? *River Research and Applications* 26:15–25. doi: 10.1002/rra.1302
- Dodson, C.N. & A.H. Gentry. 1978. Flora of the Río Palenque Science Center: Los Ríos Province, Ecuador. *Selbyana* 4(1-6):1-628.
- Dominguez, E., & H. R. Fernández. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología, Fundación Miguel Lillo Tucumán,
- Doretto, A., E. Piano, & C. E. Larson. 2020. The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77:1853–1864. doi: 10.1139/cjfas-2020-0039.
- Dutta, S. M., Mustafi, S. B., Raha, S., & Chakraborty, S. K. 2018. Biomonitoring role of some cellular markers during heat stress-induced changes in highly representative fresh water mollusc, *Bellamya bengalensis*: Implication in climate change and biological adaptation. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 157, 482–490. doi:10.1016/j.ecoenv.2018.04.001.
- Everaert, G., De Neve, J., Boets, P., Dominguez-Granda, L., Mereta, S.T., Ambelu, A., Hoang, T.H., Goethals, P.L., & Thas, O., 2014. Comparison of the abiotic preferences of macroinvertebrates 477 in tropical river basins. *PLoS ONE* 9(10). doi: 10.1371/journal.pone.0108898.
- Forio, Marie Anne Eurie; Goethals, Peter L.M.; Lock, Koen; Asio, Victor; Bande, Marlito; Thas, Olivier. 2018. Model-based analysis of the relationship between macroinvertebrate traits and environmental river conditions. *Environmental Modelling & Software*, S1364815217302049–. doi:10.1016/j.envsoft.2017.11.025.
- Gauzens, B., Tébaud, E., Lacroix, G. & Legendre, S. 2015. Trophic groups and modules: two levels of group detection in food webs. *Journal of The Royal Society Interface* 12(106), 20141176.

- Gonçalves, J. F., J. S. França, A. O. Medeiros, C. A. Rosa & M. Callisto. 2006. "Leaf Breakdown in a Tropical Stream." *International Review of Hydrobiology* 91(2): 164- 177.
- Greenacre, M., & R. Primicerio. 2013. *Multivariate analysis of ecological data*, Fundacion BBVA,
- Heck Jr, K. L., G. van Belle, & D. Simberloff. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56:1459–1461.
- Heino J. 2013. Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? *Oecologia*; 171: 971 -980.
- Hill MJ, Heino J, Thornhill I, Ryves DB, & Wood PJ. 2017. Effects of Dispersal Mode on the Environmental and Spatial Correlates of Nestedness and Species Turnover in Pond Communities. *Oikos*; 126: 1575 -1585.
- Hyslop, E., & M. Hunte-Brown. 2012. Longitudinal variation in the composition of the benthic macroinvertebrate fauna of a typical North coast Jamaican river. *Revista de Biologia Tropical* 60:291–303.
- Ives, A.R. & Carpenter, S.R. 2007. Stability and Diversity of Ecosystems. *Science* 317, 58. DOI: 10.1126/science.1133258.
- Jacobsen, D., & A. Encalada. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv fur Hydrobiologie* 142:53–70.
- Jacobsen, D., C. Cressa, J. M. Mathooko, and D. Dudgeon. 2008. Macroinvertebrates: composition, life histories and production. Pages 65–105 in *Tropical stream ecology*. Elsevier.
- Jacobsen, D., P. Andino, R. Calvez, S. Cauvy-Fraunij, R. Espinosa, & O. Dangles. 2014. Temporal variability in discharge and benthic macroinvertebrate assemblages in a tropical glacier-fed stream. *Freshwater Science* 33:32–45. doi: 10.1086/674745.
- Jacobsen, D., R. Schultz, & A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38:247–261.

- Kärna O, Gronroos M, Antikainen H, Hjort J, Ilmonen J, Paasivirta L, et al. 2015. Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs? *Journal of Animal Ecology*; 84: 1342 -1353.
- Lake, P. S. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology* 28:1161-1172. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01086.x>.
- Lake, P. S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the north american Benthological society* 19:573–592.
- Legendre, P., & Condit, R., 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. *Forest Ecosystems* 6, 76–88.
- Lewis Jr, W. M. 2008. Physical and chemical features of tropical flowing waters. Pages 1–21 in *Tropical stream ecology*. Elsevier.
- Li Z, Wang J, Meng X, Heino J, Sun M, Jiang X, et al. 2019. Disentangling the effects of dispersal mode on the assembly of macroinvertebrate assemblages in a heterogeneous highland region. *Freshwater Science*; 38: 170.
- Lytle, D. A., & N. L. Poff. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 19:94-100. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.002>.
- MAE, 2005. Plan de manejo y gestión participativa de la reserva ecológica Mache-Chindul. Ministerio del Medio Ambiente, Quito.
- MAGAP. 2006. Mapa de cobertura y usos del suelo 1:250000.
- MAGAP. 2016. Mapa de cobertura y usos del suelo 1:250000.
- Martinez-Sanz, C., S. M. Puente-García, E. R. Rebolledo, & P. Jiménez-Prado. 2014. Macroinvertebrate richness importance in coastal tropical streams of Esmeraldas (Ecuador) and its use and implications in environmental management procedures. *International Journal of Ecology* 1-11. <https://doi.org/10.1155/2014/253134>.
- Martínez-Sanz, C. 2013. Guía para el reconocimiento de los principales grupos de macroinvertebrados fluviales de Esmeraldas (Ecuador), Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas,

- Masese, F. O., N. Kitaka, J. Kipkemboi, G. M. Gettel, K. Irvine, & M. E. McClain. 2014. Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Freshwater Science* 33:435–450. doi: 10.1086/675681.
- Mathuriau, C, A.G.B. Thomas, & E. Chauvet. 2008 Seasonal dynamics of benthic detritus and associated macroinvertebrate communities in a neotropical stream *Fundam. Appl. Limnol./Arch. Hydrobiol.*, 171, pp. 323-333, 10.1127/1863-9135/2008/0171-0323.
- Medeiros, C. R., Heino, J., Santos, P. J. P., Molozzi, J., & Ligeiro, R. 2020. Spatial scale drives diversity patterns of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. *Limnology and Oceanography*. doi:10.1002/lno.11636.
- Medeiros, C. R., Heino, J., Santos, P. J. P., Molozzi, J., & Ligeiro, R. 2020. Spatial scale drives diversity patterns of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. *Limnology and Oceanography*. doi:10.1002/lno.11636.
- Mittermeier, R., Myers, N., Thomsen, J., da Fonseca, G., & Olivieri, S. 1998. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology*, 12(3), 516-520. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1998.012003516.x.
- Molinero, J., M. Barrado, M. Guijarro, M. Ortiz, O. Carnicer, & D. Zuazagoitia. 2019. The Teaone River: a snapshot of a tropical river from the coastal region of Ecuador. *Limnetica* 38:587–605.
- Molinero, J. 2019. Seasonality and composition of benthic coarse particulate organic matter in two coastal tropical streams with different land uses. *Hydrobiologia* 838:29–43. doi: 10.1007/s10750-019-03974-8.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’hara, R., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. et al., 2018. Package ‘vegan’. *Community Ecology Package*.
- Palmer, M., & Ruhi, A., 2019. Linkages between flow regime, biota, and ecosystem processes: Implications for river restoration. *Science* 365, eaaw2087.
- Poff, N.L. 2017. Beyond the natural flow regime? Broadening the hydro-ecological foundation to meet environmental flows challenges in a non-stationary world. *Freshwater Biology* 63:1011–1021. doi: 10.1111/fwb.13038.

- Premcharoen, S., Witirawat, S., & Tharapoom, P., 2016. Molluscan fauna in bang taboon mangrove estuary, inner gulf of Thailand: implications for conservation and sustainable use of coastal resources. *Matec. Web. Conf.* 60 02003.
- R Core Team. 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Ramirez, A., & P. E. Guti rrez-Fonseca. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biologia Tropical* 62:155–167.
- R os-Touma, B. 2008. Comunidades de Macroinvertebrados en un R o Altoandino: Importancia del Microh bitat, Din mica de la Deriva, Papel de la Materia Org nica y Relevancia de la Ovoposici n. *Facultat de Biologia - Departament d'Ecologia*. Barcelona, Universitat de Barcelona: 184.
- Ros-Touma, B., N. Prat, & A. Encalada. 2012. Invertebrate drift and colonization processes in a tropical Andean stream. *Aquatic Biology* 14:233–246. doi: 10.3354/ab00399.
- S nchez-Arg uello, R.; Cornejo, A.; Pearson, & R.Y. Boyero, L. 2010. Spatial and temporal variation of stream communities in a human-affected tropical watershed. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* 46 (2010) 149–156.
- Smith, A. J., B. P. Baldigo, B. T. Duffy, S. D. George, & B. Dresser. 2019. Resilience of benthic macroinvertebrates to extreme floods in a Catskill Mountain river, New York, USA: Implications for water quality monitoring and assessment. *Ecological Indicators* 104:107–115. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.04.057.
- Stamp, J., A. Moore, S. Fiske, J. Gerritsen, B. Bierwagen, & A. Hamilton. 2020. Effects of extreme high flow events on macroinvertebrate communities in Vermont streams. *River Research and Applications* 36:1891–1902. doi: 10.1002/rra.3713.
- Sueyoshi, M., K. Tojo, N. Ishiyama, & F. Nakamura. 2017. Response of aquatic insects along gradients of agricultural development and flood magnitude in northern Japanese streams. *Aquatic Sciences* 79:985–994. doi: 10.1007/s00027-017-0547-y.
- Suhaila, A. H., M. R. C. Salmah, & S. A. Al-Shami. 2011. Temporal distribution of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT) adults at a tropical forest stream:

- response to seasonal variations. *The Environmentalist* 32:28–34. doi: 10.1007/s10669-011-9362-5.
- Suhaila, AH, MR Che Salmah, & N. Huda. 2014. Seasonal abundance and diversity of aquatic insects in rivers in Gunung Jerai Forest Reserve, Malaysia. *Sains Malaysiana* 43:667–674.
- Tenkiano, N. S. D., and E. Chauvet. 2018. Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams. *Inland Waters* 8:413–421.
- Tomanova, S., E. Goitia & J. Helešić. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556: 251-264.
- Townsend, C. R., M. R. Scarsbrook, & S. Dolýdec. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and oceanography* 42:938–949.
- Tumwesigye, C., S. K. Yusuf, & B. Makanga. 2000. Structure and composition of benthic macroinvertebrates of a tropical forest stream, River Nyamweru, western Uganda. *African Journal of Ecology* 38:72–77.
- Van Echelpoel, W., M. A. E. Forio, J. Van Butsel, K. Lock, J. A. D. Utreras, L. E. Dominguez-Granda, & P. L. Goethals. 2018. Macroinvertebrate functional feeding group structure along an impacted tropical river: The Portoviejo River (Ecuador). *Limnologica* 73:12–19.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, & C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 37:130–137.
- Villada-Bedoya, S., L. A. Triana-Moreno, & L. Gomes-Dias. 2017. Grupos funcionales alimentarios de insectos acuáticos en quebradas andinas afectadas por agricultura y minera. *Caldasia* 39:370–387. doi: 10.15446/caldasia.v39n2.62800.
- Villamarín, C., Rieradevall, M., & Prat, N. 2020. Macroinvertebrate diversity patterns in tropical highland Andean rivers. *Limnetica*, 39(2), 677-691. DOI: 10.23818/limn.39.44.
- Wantzen, K. M., C. M. Yule, J. M. Mathooko, & C. M. Pringle. 2008. Organic matter processing in tropical streams. Pages 43–64 in *Tropical stream ecology*. Elsevier.

- Ward, J., & J. Stanford. 1983. Intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. *Dynamics of Lotic Systems*, Ann Arbor Science, Ann Arbor MI. 1983. 347-356 p, 2 fig, 35 ref.
- Ward, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8:2–8. doi: 10.2307/1467397.
- White, M. M., Chejlava, M., Fried, B., & Sherma, J. 2007. The concentration of calcium carbonate in shells of freshwater snails. *The American Malacological Bulletin*, 22(1), 139-142.
- Wiggins G.B., Mackay R.J. & Smith I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 58, 97–206.
- Winegardner, A., Legendre, P., Beisner, B., & Gregory-Eaves, I., 2017. Diatom diversity patterns over the past c. 150 years across the conterminous United States of America: Identifying mechanisms behind beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 1303–1315.
- Wootton, A., R. G. Pearson, & L. Boyero. 2019. Patterns of flow, leaf litter and shredder abundance in a tropical stream. *Hydrobiologia* 826:353–365. doi: 10.1007/s10750-018-3748-z.
- Yule, C. M., M. Y. Leong, K. C. Liew, L. Ratnarajah, K. Schmidt, H. M. Wong, R. G. Pearson, & L. Boyero. 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society* 28:404–415.

MATERIALES COMPLEMENTARIOS

Tabla S1. Resultados del ANOVA de tres vías (Arroyo x Sitio x Tiempo) con el factor Sitio anidado en el factor Arroyo para la MOPG bentónica. Los datos han sido transformados con la función de raíz cuadrada (n. s., no significativo).

Variable	Factor	F	<i>p</i>	
MOPG total (g m ⁻²)	Río	F _{1,7} = 0.15	n. s.	Atacames = Súa
	Sitio	F _{7,79} = 3.01	<i>p</i> < 0.01	
	Tiempo	F _{1,7} = 13.77	<i>p</i> < 0.01	Enero < Noviembre
	Río x Tiempo	F _{1,7} = 0.31	n. s.	
Hojas (g m ⁻²)	Río	F _{1,7} = 0.26	n. s.	Atacames = Súa
	Sitio	F _{7,79} = 3.93	<i>p</i> < 0.001	
	Tiempo	F _{1,7} = 9.58	<i>p</i> < 0.05	Enero < Noviembre
	Río x Tiempo	F _{1,7} = 0.53	n. s.	
Ramas y corteza (g m ⁻²)	Río	F _{1,7} = 0.06	n. s.	Atacames = Súa
	Sitio	F _{7,79} = 3.38	<i>p</i> < 0.01	
	Tiempo	F _{1,7} = 3.81	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	F _{1,7} = 0.08	n. s.	
Flores y frutos (g m ⁻²)	Río	F _{1,7} = 0.12	n. s.	Atacames = Súa
	Sitio	F _{7,79} = 1.11	n. s.	
	Tiempo	F _{1,7} = 2.51	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	F _{1,7} = 0.83	n. s.	
Escombros (g m ⁻²)	Río	F _{1,7} = 0.20	n. s.	Atacames = Súa
	Sitio	F _{7,79} = 4.05	<i>p</i> < 0.001	
	Tiempo	F _{1,7} = 9.82	<i>p</i> < 0.05	Enero < Noviembre
	Río x Tiempo	F _{1,7} = 0.04	n. s.	

Tabla S2. Taxonomía de las especies arbóreas encontradas en este estudio.

Familia	Especies	Nombre común
Anacardiaceae	<i>Mangifera</i> sp. L.	Mango
Boraginaceae	<i>Cordia hebeclada</i> Johnston, Ivan Murray.	Muyuyu
Fabaceae	<i>Zygia longifolia</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Britton & Rose	Chíparo
	<i>Inga edulis</i> Mart.	Guaba
	<i>Erythrina</i> sp. L.	Portillo
Malvaceae	<i>Theobroma cacao</i> L.	Cacao
Moraceae	<i>Castilla tunu</i> Hemsl.	Cauchillo
	<i>Pseudolmedia rigida</i> (Klotzsch & H. Karst.) Cuatrec.	Chimi
	<i>Ficus maxima</i> Miller, Philip.	Higuerón
Piperaceae	<i>Piper</i> sp. L.	Cordoncillo
<u>Poaceae</u>	<i>Guadua angustifolia</i> Kunth.	Caña guadúa
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum argenteum</i> Jacq.	Caimitillo
Sapindaceae	<i>Cupania cinerea</i> Poepp.	Achotillo
Silicaceae	<i>Zuelania</i> sp. A. Rich.	---
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea glabra</i> Choisy.	Buganvilla
	<i>Pisonia aculeata</i> L.	Pega pega

Tabla S3. Resultados del ANOVA de dos vías (Arroyo x Tiempo) para macroinvertebrados bentónicos. Los datos han sido transformados logarítmicamente (n. s., no significativo).

Variable	Factor	F	<i>p</i>	
Total (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.44$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.24$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 1.11$	n. s.	
	Tiempo			
Ephemeroptera (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.05$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 2.75$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.50$	n. s.	
	Tiempo			
Tricópteros (recuento)	Río	$F_{1,14} = 1.45$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.47$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.06$	n. s.	
	Tiempo			
Coleópteros (recuento)	Río	$F_{1,14} = 1.30$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.01$	n. s.	
	Tiempo			
Dípteros (recuento)	Río	$F_{1,14} = 3.50$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 12.12$	$p < 0.01$	Enero < Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 1.85$	n. s.	
	Tiempo			
Molusca (cuenta)	Río	$F_{1,14} = 0.98$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 4.72$	$p < 0.05$	Noviembre < Enero
	Río x	$F_{1,14} = 0.10$	n. s.	
	Tiempo			
Odonata (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 5.80$	$p < 0.05$	Enero < Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	
	Tiempo			
Otros (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.63$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 4.75$	$p < 0.05$	Enero < Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.01$	n. s.	
	Tiempo			
Leptohyphidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.81$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 2.73$	n. s.	
	Tiempo			
Baetidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 1.30$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.01$	n. s.	
	Tiempo			
Hydropsychidae (cuenta)	Río	$F_{1,14} = 0.59$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 1.11$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.07$	n. s.	
	Tiempo			
Elmidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 1.32$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	
	Tiempo			
Chironomidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 4.90$	$p < 0.05$	Atacames < Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 12.54$	$p < 0.01$	Enero < Noviembre

Variable	Factor	F	<i>p</i>	
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 2.91$	n. s.	
Leptophlebiidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.01$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.68$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.67$	n. s.	
Thiaridae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.30$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 5.12$	$p < 0.05$	Noviembre < Enero
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.03$	n. s.	
Philopotamidae (cuenta)	Río	$F_{1,14} = 0.99$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.21$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.01$	n. s.	
Polycentropodidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 5.73$	$p < 0.05$	Súa < Atacames
	Tiempo	$F_{1,14} = 1.83$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.04$	n. s.	
Libellulidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.96$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.24$	n. s.	
Libellulidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.51$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 6.39$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	
Coenagrionidae (cuenta)	Río	$F_{1,14} = 0.51$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 6.39$	$p < 0.05$	Enero < Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	
Dugesiididae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.12$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 2.04$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.11$	n. s.	
Tipulidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.37$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 6.39$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	
Simuliidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.75$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 2.12$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.12$	n. s.	
Hydroptilidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 1.05$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 10.14$	$p < 0.01$	Enero < Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 1.522$	n. s.	
Tubifidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 2.80$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.48$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.07$	n. s.	
Palaemonidae (cuenta)	Río	$F_{1,14} = 0.03$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.14$	n. s.	Enero = Noviembre

Variable	Factor	F	<i>p</i>	
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.15$	n. s.	
Pyralidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.61$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 2.31$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.03$	n. s.	
Corbiculidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.99$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.19$	n. s.	
Lymnaeidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 1.55$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.84$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.75$	n. s.	
Chordodidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 2.96$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.31$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	
Empididae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 2.84$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.03$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.44$	n. s.	
Dolichopodidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 0.07$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.42$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 1.31$	n. s.	
Gomphidae (recuento)	Río	$F_{1,14} = 2.46$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 2.66$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.97$	n. s.	
Corydalidae (cuenta)	Río	$F_{1,14} = 0.01$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.29$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x Tiempo	$F_{1,14} = 0.08$	n. s.	

Tabla S4. Resultados del ANOVA de dos vías (Río x Tiempo) para los grupos de alimentación funcional (n. s., no significativo).

Variable	Factor	F	<i>p</i>	
Recogida de colectores (%)	Río	$F_{1,14} = 1.76$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.08$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 1.65$	n. s.	
	Tiempo			
Colectores filtrantes (%)	Río	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 3.50$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 1.32$	n. s.	
	Tiempo			
Trituradoras (%)	Río	$F_{1,14} = 0.00$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 0.02$	n. s.	Enero = Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 1.68$	n. s.	
	Tiempo			
Depredadores (%)	Río	$F_{1,14} = 0.96$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 15.11$	$p < 0.01$	Enero < Noviembre
	Río x	$F_{1,14} = 0.94$	n. s.	
	Tiempo			
Raspadores (%)	Río	$F_{1,14} = 0.35$	n. s.	Atacames = Súa
	Tiempo	$F_{1,14} = 15.99$	$p < 0.01$	Noviembre < Enero
	Río x	$F_{1,14} = 0.08$	n. s.	
	Tiempo			

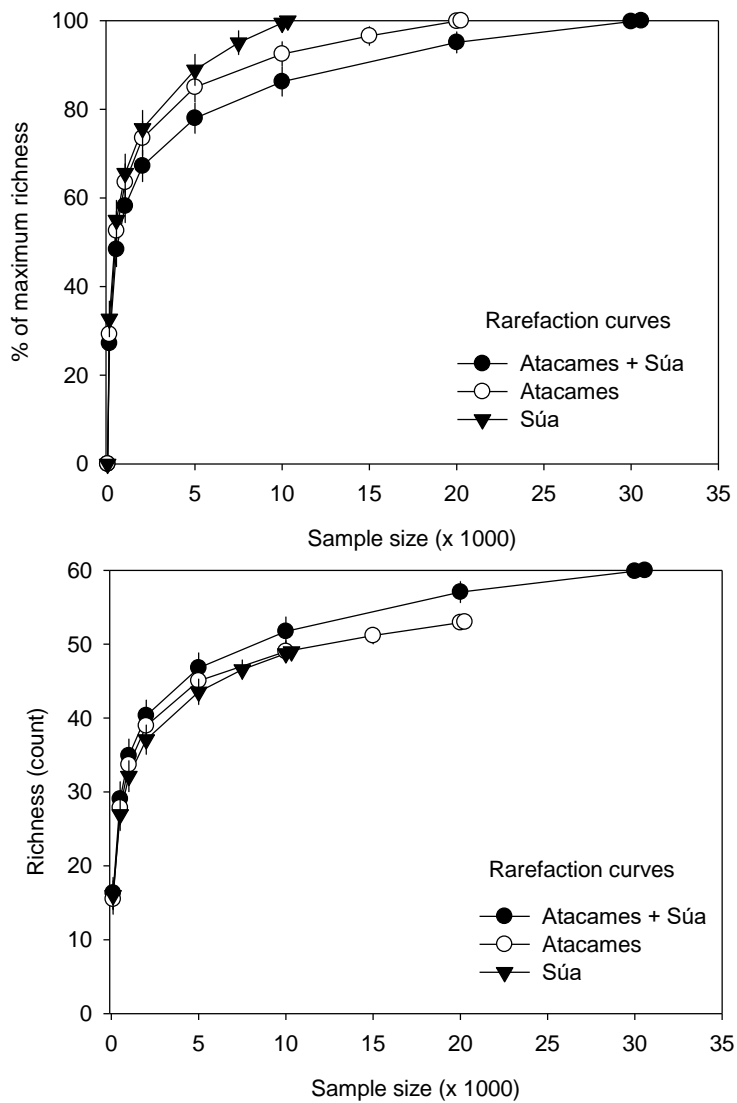
Tabla S5. Taxonomía de las familias de macroinvertebrados encontradas en este estudio (Grupo de alimentación: SC, raspador; SH, triturador; GC, recolector recolector; FC, recolector filtrador; PR, depredador; PI, perforador; ad., adulto; lar., larvas; Abundancia: CO, común, > 1%; RA, raro, 1 - 0,1%; VR, muy raro, < 0,1%)

Filo	Clase	Orden	Familia	Grupo de alimentación	Abundancia		
Artrópodos	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae	GC, SC	CO		
			Caenidae	GC	VR		
		Trichoptera	Leptohephalidae	GC, FC	CO		
			Leptophlebiidae	SC, GC, FC	CO		
			Glossosomatidae	SC	RA		
			Hydropsychidae	FC, PR, SC	CO		
			Hydroptilidae	SC, PI, GC	RA		
			Leptoceridae	SH, FC, PR, GC, SC	VR		
			Philopotamidae	FC	CO		
			Polycentropodidae	FC, PR	CO		
			Odonata	Calopterygidae	PR	VR	
				Coenagrionidae	PR	CO	
		Gomphidae		PR	RA		
		Libellulidae		PR	CO		
		Megapodagrionidae		PR	VR		
		Platystictidae		PR	VR		
		Coleoptera		Chrysomelidae	SH	VR	
			Elmidae	GC, SC, SH	CO		
			Hydraenidae	PR (lar.), GC (ad.)	VR		
			Hydrophilidae	PR (lar.), GC (ad.)	VR		
			Psephenidae	SC (lar.)	RA		
			Ptilodactylidae	SH (lar.)	RA		
			Scirtidae	SC, GC, SH, PI (lar.)	VR		
			Staphylinidae	PR, GC, SH (ad.)	VR		
			Hemiptera	Gerridae	PR	VR	
				Hydrometridae	PR	VR	
				Naucoridae	PR	VR	
				Veliidae	PR	VR	
				Megalóptera	Corydalidae	PR	RA
		Lepidóptera	Pyralidae	SH, SC	RA		
		Diptera	Ceratopogonidae	PR, GC, SC	RA		
			Chironomidae	GC, FC, PR	CO		
			Culicida	FC	VR		
			Dolichopodidae	PR	RA		
			Empididae	PR	RA		
			Simuliidae	FC, SC, PR, GC	RA		
			Stratiomyidae	GC	VR		
			Tabanidae	PR	VR		
			Tipulidae	SH, GC, PR	RA		
			Plecoptera	Perlidae	PR	VR	
			Malacostraca	Decapoda	Atyidae	SH, GC	VR
					Palaemonidae	SH, GC	RA
					Pseudothelphusidae	SH, GC	VR
					Trichodactylidae	SH, GC	VR
					Hydracarina	PR	VR
			Arachnida	Acari	---	GC	VR
			Ostracoda	---	---	GC	VR
		Moluscos	Bivalvia	Veneroida	Corbiculidae	FC	RA
					Sphaeriidae	FC	VR
			Gastropoda	Basommatophora	Ancylidae	SC	VR

			Lymnaeidae	SC	RA
			Physidae	SC	VR
			Planorbidae	SC	VR
			Ancylidae	SC	VR
	Mesogastropoda		Ampullariidae	SC	VR
			Hydrobiidae	SC	RA
			Thiaridae	SC	CO
Platyhelminthes	Rhabditophora	Tricladida	Planariidae	PR	RA
		Turbellaria	Dugesiiidae	PR	RA
Nematomorpha	Gordioda	Gordioidae	Chordodidae	PR	RA
Annelida	Clitellata	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	PR	VR
	Oligochaeta	Haplotaxida	Tubifidae	GC	RA

^{según} Cummins et al. (2005) y Ramírez y Gutiérrez-Fonseca (2014)

Figura S1. Curvas de rarefacción (como porcentaje de la riqueza máxima y de la riqueza) de los sitios de estudio.



Capítulo 6

Jiménez-Prado, P., J. Molinero, R. López-Flores, N. Navarro. Índice Multimétrico de Ríos Bajos en el noroccidente ecuatoriano (IMRB), un instrumento para evaluar la condición ecológica en ríos costeros (en preparation).

ÍNDICE MULTIMÉTRICO DE RÍOS BAJOS EN EL NOROCCIDENTE ECUATORIANO (IMRB), UN INSTRUMENTO PARA EVALUAR SU CONDICIÓN ECOLÓGICA

Multimetric Index for Lowland Rivers (MILR) in the Northwest of Ecuador as a tool to assess their ecological condition

RESUMEN

En el extremo noroccidental del Ecuador se forman drenajes que nacen en altitudes bajas, no mayores a los 300 de altitud y que desembocan en el mar, estos drenajes de baja altitud son perennes porque responden a patrones climáticos extremos como alta humedad relativa, elevada precipitación y aporte de aguas subterráneas. Al existir una fuerte presión antrópica en la zona y no contar información científica sobre este tipo de ríos urge el desarrollo de herramientas para su manejo que permitan una mejor gestión de sus recursos. El objetivo principal de este estudio fue desarrollar un instrumento de evaluación ecológica para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano. El muestreo se realizó en dos ríos vecinos, durante el verano (julio-diciembre) de 2016 e invierno (enero-junio) de 2017. Se colectó información de peces y macroinvertebrados, con los que se levantó un total de 129 métricas de las cuales fueron seleccionadas ocho que respondían de manera directa al gradiente de estrés ambiental y que han permitido diferenciar estados de condición cambiante según el gradiente altitudinal de los cauces. El índice presenta una buena discriminación entre lugares afectados y bien conservados, así como autovalidación que ha permitido confirmar su viabilidad, por lo menos hasta ser probado en nuevos cauces de similares características.

Palabras clave: Peces, macroinvertebrados, calidad ambiental.

SUMMARY

In the extreme northwestern part of Ecuador, drainages are formed at low altitudes, no higher than 300 m above sea level, and flow into the sea. These low altitude drainages are perennial because they respond to extreme climatic patterns such as high relative humidity, high precipitation and groundwater input. Given the strong anthropic pressure in the area and the lack of scientific information on this type of rivers, it is urgent to develop tools for their management that will allow better management of their resources. The main objective of this study was to develop an ecological assessment tool for low rivers in northwestern Ecuador. Sampling was conducted in two neighboring rivers, during the summer (July-December) of 2016 and winter (January-June) of 2017. Information was collected on fish and macroinvertebrates, with which a total of 129 metrics were collected, of which eight were selected that responded directly to the environmental stress gradient and that have allowed us to differentiate states of changing condition according to the altitudinal gradient of the riverbeds. The index shows good discrimination between affected and well-preserved sites, as well as self-validation, which has allowed us to confirm its viability, at least until it is tested in new streams with similar characteristics.

Key words: Fish, macroinvertebrates, environmental quality.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de agua dulce se encuentran entre los sistemas más amenazados del mundo, sufren diversos impactos negativos derivados del aumento de la población humana, el incremento de las descargas industriales, la introducción de especies, la pérdida de hábitats y la alteración del paisaje (Reid et al., 2018). Como resultado, la calidad de los recursos hídricos se ha deteriorado, la biodiversidad y la funcionalidad asociada a los ríos ha disminuido y la salud de los ecosistemas fluviales se está viendo amenazada (Tian et al., 2019).

El poder evaluar la calidad ambiental de los ecosistemas acuáticos es de gran importancia para la gestión y la conservación de los recursos hídricos, así como para la protección de la biodiversidad acuática. Pero además hay que entender que el riesgo por la pérdida de biodiversidad, a causa de las perturbaciones antropogénicas, resulta ser mayor en los trópicos (Dirzo et al., 2014; Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019) y esto es preocupante ya que los trópicos sustentan más de tres cuartas partes de la biodiversidad mundial (Barlow et al., 2018); los estudios para entender la biodiversidad y ecología, en las regiones neotropicales, son cada vez más frecuentes, pero aún siguen siendo escasos (Hortal et al., 2015; Barlow et al., 2018), por lo que es importante contar con herramientas de medición de la calidad ambiental y su relación con la comunidad biológica, para garantizar su conservación a mediano y largo plazo.

Existen esfuerzos que han establecido diversos métodos para evaluar la calidad del agua, entre ellos los que emplean indicadores univariantes, utilizando el parámetro químico de mayor alteración como referencia para el deterioro del agua (Debels et al., 2005); otros que pueden determinar el estado trófico, como el nitrógeno y concentraciones de fósforo (como parámetros de calidad del agua de la mayor preocupación, Wu et al., 2018); pero ambos métodos segregan distintos elementos que también participan en el estado de calidad del agua. Otro tipo de evaluación más completa, son los llamados índices de calidad del agua (ICA), un instrumento metodológico utilizado para integrar numerosos parámetros ambientales en un solo indicador y que puede mostrar una imagen más completa del nivel de calidad del agua (Noori et al., 2019). Sin embargo, la mayoría de estos métodos abarcan una amplia gama de parámetros que no siempre son factibles de medir, entre otras razones debido a limitaciones de costo y de tiempo (Chen et al., 2012).

A diferencia de las evaluaciones hechas con la química del agua o de aquellas que miden la estructura física del hábitat, las evaluaciones biológicas en cuerpos de agua son medidas directas y que permiten evaluar el estado de condición de las poblaciones o comunidades que

las habitan, logrando relacionar tanto las perturbaciones antropogénicas a corto y largo plazo, como a pequeña y gran escala (Davies y Jackson, 2006; Hughes, 2019); pero que además suelen ser de fácil recolección y con costo bajo (Moya et al., 2011).

En la misma línea que con las evaluaciones químicas o físicas del ambiente, las evaluaciones biológicas, también pasan por análisis univariantes con índices de riqueza, tolerancia o diversidad de especies, pero son los índices multimétricos los que han logrado integrar diferentes atributos del ecosistema. Con diferentes enfoques, estos índices se basan en la integridad biótica, definida como “la capacidad de un sistema (hábitat natural de una región) de mantener o soportar un balance en la comunidad de organismos con una diversidad y organización funcional” (Frey, 1977; Karr y Dudley, 1981). El primero de estos índices en ser propuesto es el conocido en español como índice Biótico de integridad (IBI, siglas conservadas del término original en inglés “Index of Biotic Integrity”).

La versión original del IBI contaba con 12 métricas relacionadas con la riqueza, composición y características biológicas de peces (Karr, 1981). Posteriormente, como una derivación de este índice, se propone un enfoque donde los parámetros analizados se seleccionan y califican dependiendo de cómo se comportan en respuesta al cambio de condiciones naturales a degradadas (Whittier et al., 2007a); por lo tanto, los valores medidos, denominados métricas (valores continuos) deben evaluarse en función de las condiciones ambientales (Stoddard et al., 2006). Asumido como un enfoque común a nivel mundial, para establecer niveles de expectativa adecuados, se asume la definición de una condición de referencia mínima o menos alterada (Miller et al., 2016); éstos índices han sido conocidos como multimétricos (IMM por su traducción del inglés Multimetric índices, MMI). Los IMM se han convertido en una herramienta común para evaluar la salud de los ecosistemas (Ruaro et al., 2020).

Las métricas del IMM representan típicamente una amplia gama de características biológicas y respuestas a gradientes naturales y perturbaciones antropogénicas (Ruaro et al., 2019). Debido a que los ambientes varían a través de los paisajes, la métrica biótica de un sitio refleja gradientes ambientales naturales, tales como el tamaño de la cuenca, la geología, la geomorfología, la altitud, la precipitación o la temperatura, (Kosnicki et al., 2016; Tang et al., 2016), de similar forma a como sucede con los niveles de perturbación antropogénica.

El término "*condición de referencia*" se ha utilizado en las evaluaciones de los impactos humanos (Karr y Chu, 1999), a menudo se ha utilizado con significados diferentes y muy confusos, como condición histórica, condición menos perturbada, condición mínimamente

perturbada o condición mejor alcanzable (Stoddard et al., 2006). Algunos autores sugieren que las condiciones de referencia deberían estar relacionadas con las características de las aguas dulces mínimamente perturbadas (Ruaro y Gubiani, 2013). Las condiciones de referencia diferirán según la tipología de la masa de agua, que difiere entre las ecorregiones según su geología, clima, suelo, vegetación y régimen de uso de la tierra (Barbour et al., 2000). El establecimiento de condiciones de referencia ha sido un reto en los estudios que utilizan el IBI y los IMM (Ruaro y Gubiani, 2013). Se han utilizado varios enfoques para definir las condiciones de referencia, entre ellos el uso de variables físicas y químicas del agua (Casatti et al., 2009), datos sobre la calidad del agua y el hábitat (Astin, 2007), datos históricos sobre las condiciones ambientales o sobre la fauna acuática (Qadir y Malik, 2009), gradientes de interferencia y ocupación humana (Kanno et al., 2010), entre otros.

Lo que está claro en todo esto es que debido a la rápida y extensa conversión de la tierra por el hombre y a la influencia global de las actividades humanas, es imposible encontrar verdaderos sitios de referencia para el desarrollo del IMM. No obstante, una alternativa razonable es que los sitios de muestra que se encuentran en "condiciones menos perturbadas" se aproximen lo más posible a las condiciones de referencia (Stoddard et al., 2006). Es lógico pensar que se genera un gradiente de perturbaciones antropogénicas que pueden ir desde corrientes cercanas al estado natural, algunas en condiciones intermedias y otras gravemente afectadas por las actividades humanas (Martins et al., 2018); por ello también, es lógico pensar que los sitios de referencia menos perturbados se encuentran en las pequeñas cabeceras de los ríos (Benda et al. 2005).

En el extremo noroccidental del Ecuador se forman drenajes que nacen en altitudes bajas, no mayores a los 300 m.s.n.m. y que desembocan en el mar. Estos drenajes de baja altitud son perennes porque responden a patrones climáticos extremos como alta humedad relativa, elevada precipitación y aporte de aguas subterráneas. Las cuencas de la región noroccidental de la costa ecuatoriana presentan altos niveles de endemismo, gracias al aislamiento generado por la formación de los Andes hace millones de años (Dodson & Gentry, 1978; Dodson & Gentry, 1991; Jiménez-Prado et al. 2015); sumado a que se trata también de una región muy explotada por el ser humano, que ha provocado transformación de hábitats para la agricultura, la construcción de ciudades muy pobladas y represas en ríos. Considerando que los estudios sobre la riqueza biológica de ríos en esta área son escasos urge no solo aportar con nueva información, sino que además apremia la construcción de herramientas que permitan su adecuada gestión y manejo para conservarlos. Por lo que este trabajo propone una herramienta

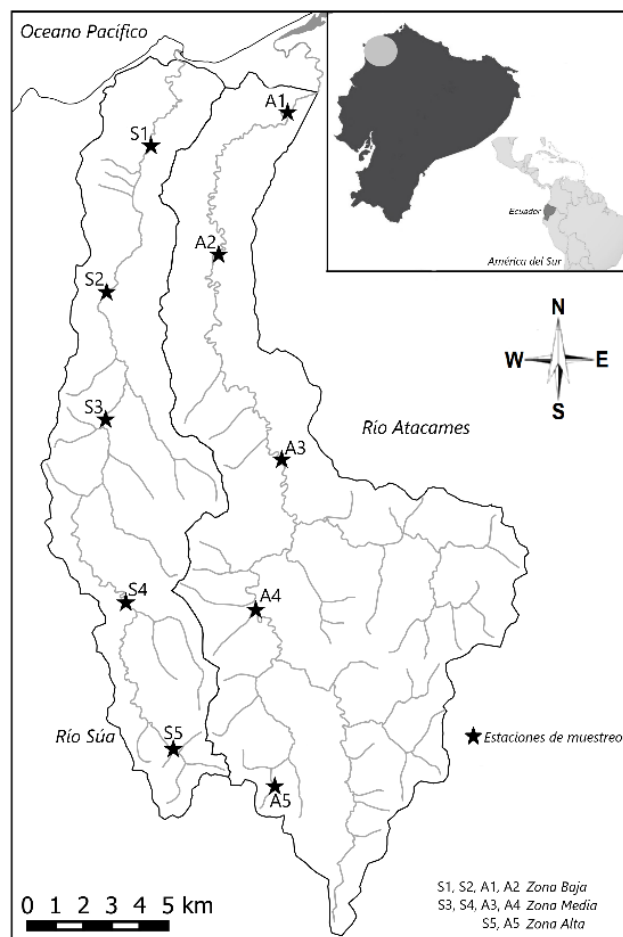
que permita medir la condición ecológica, mediante la evaluación de la integridad biológica de la comunidad de peces y macroinvertebrados que habitan en sus aguas, para construir un índice multimétrico de ríos bajos en el noroccidente ecuatoriano (IMRB)

METODOLOGÍA

Área de estudio

Los ríos Atacames y Súa, son contiguos y presentan altitudes no mayores a los 200 msnm, tienen una extensión del cauce cercana a los 40 km y un área de drenaje con alrededor de los 300 km². La vegetación en este tipo de cuencas va desde el bosque tropical siempre verde en la cabecera y en la parte media del cauce hasta el bosque tropical semideciduo en su parte baja (MAE, 2005). Estos ríos son de bajo gradiente (1.0-2.3%) que forman un cauce compuesto por grava-arena y una profundidad media que oscila entre 30 y 70 cm durante la estación seca (Molinero, 2019).

Figura 1. Mapa de los ríos Atacames y Súa con la ubicación de las estaciones de muestreo según sean zona alta, media o baja.



Estas cuencas son caracterizadas por la presencia de pastos y cultivos en un 79.5 %, zona urbana un 3.2% y parches de bosque primario intervenido en un 17.3 %. Esta región tiene un verano, que va de julio a diciembre, con precipitaciones esporádicas y escasas (132 mm) y temperatura ambiental promedio de 25.2 °C (mínima = 20.0; máxima = 38.0); mientras que en

el invierno las lluvias son esporádicas pero abundantes (459.6 mm) y la temperatura promedio alcanza los 27.1 °C (mínima = 21.0; máxima = 37.0). A lo largo del gradiente altitudinal, estas cuencas pueden ser subdivididas en tres zonas (alta, media y baja), según características geomorfológicas (Momtano, 2018), orden del río (Strahler, 1957) y altura sobre el nivel del mar (Fig. 1). La zona alta del río se caracteriza por presentar mayor pendiente y altitud (colinas altas con drenaje promedio de 2,65 Km²), lo que forma vertientes de agua con corriente moderada aunque sus cauces son pequeños (orden de río 1 y 2); la zona media del río se caracteriza por tener una menor pendiente y altitud (colinas bajas con drenaje promedio de 61,06 Km²), lo que forma cauces de agua con corriente moderada y ancho de río moderado (orden de río 3 y 4); la zona baja del río se caracteriza por tener una pendiente y altitud leve (llanura con drenaje promedio de 111,80 Km²), lo que forma cauces de agua con poca corriente y ancho de río moderado a grande (orden de río 4 a 6), ver Fig.1.

Se llevaron a cabo seis campañas de muestreo para cada río, con carácter bimestral, que abarcaron la época seca (julio a diciembre de 2016) y la lluviosa (enero a junio de 2017). La elección de cada estación de muestreo se hizo para cubrir la heterogeneidad del hábitat a lo largo del canal principal, con cinco estaciones en el río Atacames (de A1 a A5; Fig. 1) y cinco estaciones en el río Súa (de S1 a S5; Fig. 1), logrando un total 60 puntos de muestreo.

En cada punto del muestreo, los parámetros de calidad del agua como la temperatura (°C), pH, sólidos en suspensión (ppm), conductividad ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), oxígeno disuelto (mg l^{-1}), fueron registrados durante el día en la superficie del agua (sensor multiparamétrico Hanna HI9829). Además, también se recogió una muestra de agua con una botella de un litro (de color oscuro) en la superficie del agua en cada lugar y se mantuvo a 4°C para los análisis de nutrientes. En el laboratorio, se estimó la dureza (mg l^{-1}), nitratos (mg l^{-1}), nitritos (mg l^{-1}), amonio (mg l^{-1}) y fósforo (mg l^{-1}), con el colorímetro Hach DR900 siguiendo los procedimientos de la colorimetría Calmagita, el ácido ascórbico y la reducción de cadmio, respectivamente (Tietz, 1995; Thabano et al., 2004; APHA, 2012).

Estados de referencia

La selección de las condiciones de referencia estuvo dada por varios pasos que se detallan a continuación:

a._ Valoración, por estaciones de muestreo, del índice de calidad de la vegetación riparia (QBR), utilizado como un índice de evaluación rápida del estado general de la vegetación de ribera originalmente propuesto por Munné et al. (2003), y modificado para la región andina por

Acosta et al. (2009) y Villamarin et al. (2013). Considera el grado de cobertura vegetal en la zona de ribera, su estructura y su calidad; así como el grado de naturalidad del canal fluvial, anexo 1. Para la adaptación del índice y determinación de especies nativas e introducidas se ha empleado el trabajo de Martínez (2018)

b._ Valoración, por estaciones de muestreo, del índice de hábitat fluvial (IHF), que permite establecer la calidad de hábitat, propuesto originalmente por Pardo et al. (2002). Considera la inclusión y frecuencia de rápidos, la composición del sustrato, los regímenes de velocidad y profundidad del cauce; así como elementos de heterogeneidad y cobertura vegetal acuática, anexo 2.

c._ Valoración del protocolo para el establecimiento de condiciones de referencia (CR), por estaciones de muestreo, propuesto por Acosta et al. (2009), utilizado para diferenciar sitios de referencia para la comparación con lugares impactados. Considera aspectos característicos de la cuenca (especies arbóreas nativas e introducidas, explotación acuícola o ganadera), su hidrología (presencia de presas o desvíos del cauce), características del tramo de estudio (presencia de cultivos, infraestructura, etc.) y finalmente características del lecho (tipo de sustrato, contaminación, etc.), anexo 3.

d._ Valoración de otras características de los cauces, por estaciones de muestreo: geomorfología (orden del río, área de drenaje, pendiente, ancho del río, número de pozas, longitud de las pozas (Montaño, 2018) y detritos leñosos (porcentaje de bosque de la zona y riparia alrededor de cada estación, volumen de la madera en el cauce, longitud de la madera en el cauce, materia orgánica (Cuenca, 2018), ver anexo 4.

e._ Ordenamiento de las diferentes métricas ambientales en un análisis de componentes principales (ACP), utilizando como base los valores estandarizados de todos los parámetros físico-químicos levantados en cada una de los puntos de muestreo y los valores estandarizados de cada una de las estaciones de muestreo para el QBR, IHF, CR, Porcentaje de bosque, bosque ripario, Longitud de las pozas, materia orgánica, volumen de la madera, longitud de la madera y número de pozas, anexo 5. Este análisis se ha realizado para tener la primera aproximación a un gradiente de estrés en las cuencas analizadas.

f._ Análisis de variables dependientes de los factores ambientales y del estrés, mediante el uso de una regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS), que tiene por objeto descubrir y reportar la naturaleza de las relaciones entre variables predictoras con varias variables respuesta, que es una técnica que combina el ACP y el análisis de regresión lineal (Balzarini et

al., 2015). Para esto se han utilizado los valores estandarizados de los parámetros físico-químicos y geomorfológicos de cada uno de los puntos de muestreo, como una matriz de variables predictoras y, por otro lado, los diferentes estresores, como otra matriz de variables dependientes o de respuesta (anexo 6); se usó la técnica de re-arreglo de descomposición por valor singular de la matriz de correlación entre las dos matrices de variables (Balzarini et al., 2015). Este análisis se ha usado para tener una aproximación más exacta del gradiente de estrés a lo largo de todos los estados del muestreo.

g._ Se tomaron los valores, para cada uno de los puntos de muestreo, del componente principal uno (ACP) y del factor uno (PLS), que fueron normalizados en un rango de 0 – 1, donde los valores más cercanos a 1 indican una mayor alteración (Sánchez-Montoya et al., 2010), esto valores serán interpretados como “**estados de condición**” anexo 7.

h._ Una vez ordenados todos los puntos de muestreo, de mayor a menor, se identificó aquellos valores que se encontraban por encima del percentil 80, los mismos que fueron considerados como “**estados de referencia**”, tanto para el ACP como para el PLS para identificar igualdades. Los puntos de muestreo por debajo del percentil 80 fueron considerados como “**Estados impactados**”.

Información para macroinvertebrados

Para la recolección de los macroinvertebrados, en cada uno de los puntos del muestreo, se utilizó la metodología de captura para hábitat bentónico (Plafkin et al., 1989). Se seleccionó un tramo aproximado de 100 m para que fuera representativo de las características del río. Se utilizó una red de captura tipo D con una malla plástica con una boca de 30 x 20 centímetros y un ojo de malla de 500 micras; se realizaron seis arrastres de un minuto en cada punto de muestreo, en las zonas de rápidos y corrientes, se retiró el sustrato con el pie en contra la corriente, se accedió a un área de 3 m² por muestreo. La recolección comenzó en el extremo inferior del canal y continuó hacía la parte superior. Las seis patadas, utilizando la punta o el talón de la bota, desprenden la capa superior de canto rodado o grava y raspan el lecho subyacente, en diferentes lugares y formaron parte de una única muestra homogénea (Barbour et al., 1999). Las grandes partículas de sustrato se eliminaron utilizando tamices metálicos, uno encima del otro (10 y 5 mm, respectivamente), y luego se colocaron en un recipiente con suficiente etanol al 95% para cubrir y preservar la muestra. Posteriormente en el laboratorio se limpió cada muestra, extrayendo, identificando y contando cada organismo encontrado, hasta nivel de familia.

Información para peces

Los peces se capturaron, en todos los puntos del muestreo, se recolectaron con dos artes de pesca, siguiendo protocolos estándar (Mojica et al., 2014), se usó una red de cerco fluvial (6 m de largo x 1,20 m de alto y 3 mm de ojo de malla) y atarraya (2,10 m de radio y 10 mm de ojo de malla). La diferencia en el uso de los aparejos permitió abarcar diferentes microhábitats del río y capturar eficazmente toda la diversidad y gama de tamaños de las comunidades locales. En el caso de las redes de cerco, se realizó una muestra que cubría el área del ancho del río y se arrastró a la zona litoral. En el caso de la atarraya, se realizaron diez muestras en zonas con aguas estancadas donde los peces de mayor talla pueden utilizar como refugio. Los peces capturados se contaron individualmente y se midieron con una precisión de 0,1 mm y se pesaron con una precisión de 0,01 g. Las muestras recogidas fueron fijadas en una solución de formaldehído al 10%. En el laboratorio, los peces se identificaron a nivel de especie y se conservaron en etanol al 70% para su colección en el museo de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador en Esmeraldas (CEMZ-p-002-224; 352-368).

Construcción del Índice Multimétrico

a. Tolerancia de macroinvertebrados. _ Se ha revisado una extensa bibliografía con la finalidad de identificar información relacionada con la tolerancia de las familias de macroinvertebrados presentes en la zona de estudio. Se ha empleado como base los valores originales del BMWP (Armitage et al., 1983), BMWP ibérico (Alba-Tercedor y Sánchez-Ortega, 1988), BMWP Colombia (Roldán, 1999) y el índice Biótico Andino, ABI (Ríos-Touma et al., 2014). Para familias no presentes en ninguno de estos documentos, se utilizó la información de fuentes alternas que las mencionan, que guardaban relación con regiones de baja altitud y valores que tengan concordancia con datos de abundancia y presencia tanto en zonas de referencia como impactadas de este estudio; se han tomado valores de índices similares utilizados en Chile (Figuroa et al., 2003), México (Muñoz-Riveaux et al., 2003), de Puerto Rico (Gutierrez y Ramirez, 2006) y diferentes regiones de Colombia (Sánchez, 2005; Álvarez, 2005).

b. Métricas para macroinvertebrados._ Se utilizaron un total de 70 métricas distintas (anexo 8), las mismas que fueron agrupadas según los cambios ante la presión ambiental (Buss et al., 2015; Macedo et al., 2016; Ruaro et al., 2019); así, ocho estaban relacionadas con la riqueza de los diferentes grupos taxonómicos, 22 relacionadas con la composición de esos grupos

taxonómicos, 15 con las características funcionales de esos grupos, 13 con su grado de tolerancia y 12 con la diversidad general de macroinvertebrados.

c. Métrica para peces._ Se utilizaron un total de 60 métricas distintas (anexo 9), algunas de las cuales no tienen información sobre su respuesta ante el estrés ambiental, pero han sido utilizadas en otros estudios como métricas bioindicadoras (Bozzeti y Shulz, 2004; Kanno et al., 2010; Leitão et al., 2018, Ruaro et al., 2019), así, 22 están relacionadas con la diversidad y características funcionales, 27 con el estado de condición de Fulton, K (Ricker, 1975) para especies consideradas individualmente y su adaptación para analizar las especies en su conjunto (estado de condición global), WK (Froese, 2006) y 11 con la diversidad general de peces.

d. Selección de métricas a ser utilizadas en el IMRB. _ Todas las métricas pasaron por una serie de filtros que permitieron identificar aquellas que mejor respondían tanto al gradiente de estrés como a la confrontación con los estados de referencia, eliminando también la redundancia en la información que pueda existir entre cada una de ellas con respecto a las otras. Se descartaron las métricas que tenían una alta correlación entre ellas (Spearman $r \leq 0.8$) para evitar redundancia en el análisis; luego se establecieron las correlaciones entre las diferentes métricas y los gradientes de estrés, para seleccionar aquellas que respondían de manera más clara al estrés ambiental (Spearman $r \geq 0.4$ en ACP o PLS), que fue también un indicativo de si las métricas analizadas tenían una clara respuesta de incremento o decremento con el estrés. Finalmente se procedió a identificar cómo respondían las diferentes métricas a los estados de referencia, a través de la Eficiencia Discriminativa (ED). La ED se calcula de la siguiente manera:

$$ED=(100*(a/b))$$

Donde b el número total de las localidades con intervención. El valor de a para las métricas que decrecen con el estrés (ej. % coleóptera), corresponde al número de estados impactadas con valores inferiores al percentil 25 de la distribución de los estados de referencia; y para las métricas que incrementan con el estrés (ej. % chironomidae), al número de estados impactadas con valores superiores al percentil 75 de la distribución de los estados de referencia (Brabour et al., 1996; Shull et al., 2018), se eligen finalmente las métricas que logran un valor igual o superior a 0.50.

e. Normalización de las métricas._ Dado que las mediciones se describirse con unidades diferentes (recuentos, porcentajes, índices, etc.) y pueden tener rangos de valores muy

diferentes, es necesario convertir los valores métricos brutos en números sin unidades antes de combinarlos en una única puntuación del IMM (Blocksom, 2003); sin embargo la normalización debe tener en cuenta también si la métrica aumenta o disminuye con el estrés, por lo que para aquellas métricas que aumentan se usó: $((\max-X)/(\max-\min)*100)$ y para las métricas que decrecen se usó: $((X-\min)/(\max-\min)*100)$; donde X es el valor de la métrica, max el valor máximo posible, min el valor mínimo posible.

f. Valores del IMRB. _ Se realizó un promedio de los valores normalizados de las métricas seleccionadas para cada estado de condición, lo que genera un valor final de calificación, siendo los valores cercanos a 0 los de peor calidad y los valores cercanos al 100 los de mayor calidad (Gerritsen et al., 2000). Para dividir los diferentes niveles de calidad ambiental en el índice, los valores del índice se dividieron en cinco grupos, considerando al percentil 75 de los estados de referencia como el límite entre las condiciones muy buenas y las buenas, el percentil 25 como el límite entre los estados bueno y moderado, el valor de éste último percentil fue dividido en tres partes iguales, que generan dos nuevos intervalos que corresponden, el primero al límite entre los estados moderado y malo, y finalmente el segundo al límite entre los estados malo y pésimo.

g. Capacidad de discriminación. _ Para identificar si el IMRB logra diferenciar con eficiencia entre los estados de referencia y los estados impactados, se calculó la eficiencia discriminativa (ED), usando el mismo principio que se ha empleado en el literal d para este mismo fin.

Análisis temporal y espacial del índice

Debido al carácter multivariante y multiescalar, la delimitación de los gradientes puede también tener independencia de los límites de las unidades hidrológicas o de la temporalidad (Omernik et al., 2017); por ello, mediante un modelo lineal general mixto (MLGM) se ha realizado una comparación entre los valores del IMRB para la estación seca Vs. la estación lluviosa y entre las diferentes zonas del río (zona alta, zona media y zona baja). Se determinó como el mejor modelo cuando el valor AIC era el más bajo (Akaike, 1974), quedando: Variable respuesta (IMRB) ~ Componente fijo (Zona + Época) + Componente aleatorio (Estaciones + campañas), con ajuste de la heterocedasticidad por el método de identidad utilizando a las diferentes estaciones de muestreo como criterio de agrupamiento (Di Rienzo et al., 2011).

Validación del índice

Se ha realizado una autovalidación del índice comparando el valor del índice obtenido con el conjunto de datos completo (IMRB medido o $IMRB_m$) con el valor del índice obtenido al

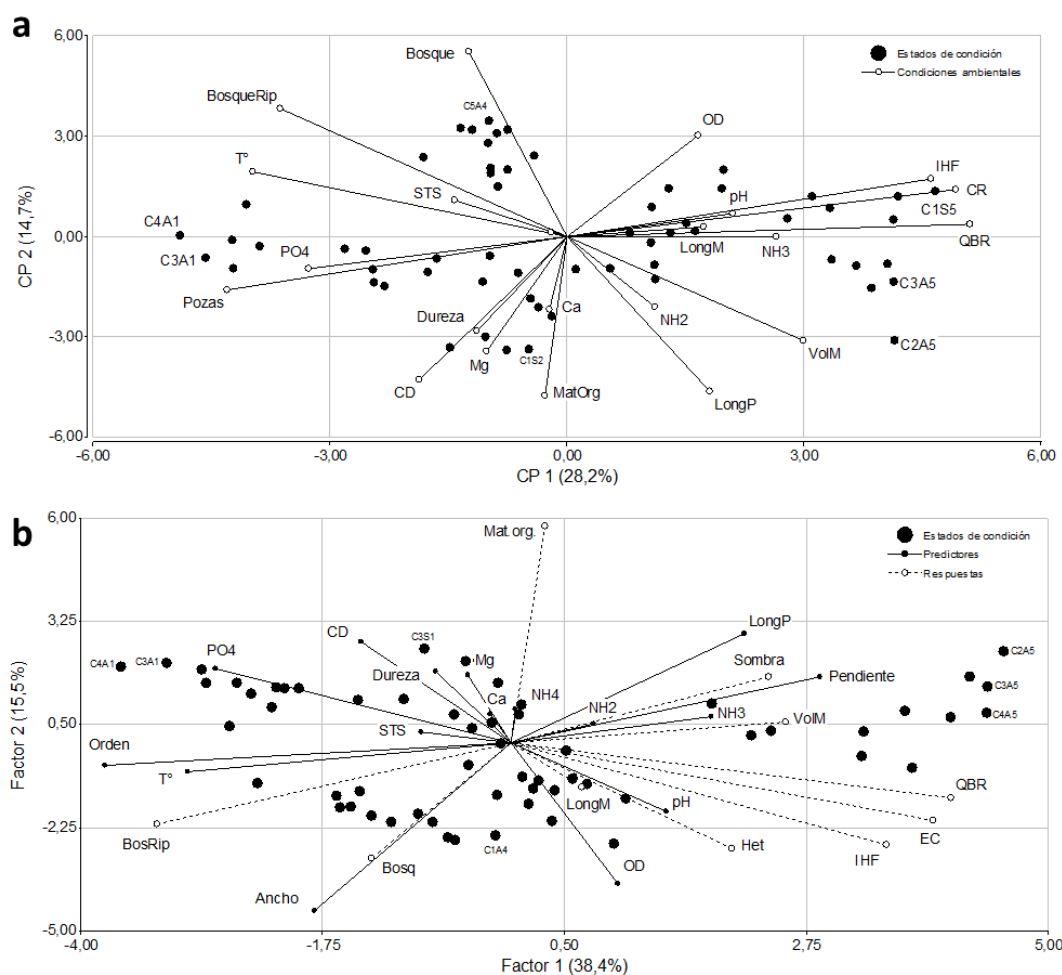
eliminar cada muestreo (eliminación simple de un dato) o cada estación de muestreo (eliminación múltiple de seis datos) del conjunto de datos (predicción del IMRB o IMRB_p). Los valores del índice IMRB_m y IMRB_p (eliminación simple y eliminación múltiple) se compararon mediante correlaciones. También se compararon las clasificaciones obtenidas mediante el análisis de chi cuadrado.

RESULTADOS

Estados de referencia

Los primeros dos ejes del ACP explican un 42.9% de la varianza total y se han caracterizado por ordenar los diferentes estados de condición al diferenciar componentes físico-químicos y condiciones de estrés (Figura 2a), donde básicamente el QBR, IHF y CR (correlacionados positivamente), así como la presencia de pozas, la concentración de fosfato y la temperatura (correlacionados negativamente) tienen los mayores pesos en el primer eje (28.2%) (Tabla 1).

Figura 2. a) Análisis de Componentes Principales (ACP) que ordenan a los diferentes estados de condición según sus características ambientales, geomorfológicas y estresoras; b) Regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS) que ordena a los diferentes estados de condición según la relación entre variables predictoras (factores físico-químicos y geomorfológicos) con variables respuesta (condiciones estresoras).



En el caso del PLS se explica un 53.9% de la varianza total y está caracterizado por las relaciones entre variables físico-químicas y geomorfológicas con varios indicadores de estrés como respuesta (Figura 2b), son el nitrato, el orden de río, área de drenaje, el QBR, IHF, CR

(parte positiva del eje) y porcentaje de bosque ripario (parte negativa del eje) las variables que caracterizan al factor uno (38.4%) (Tabla 1).

Tabla 1. Variables con mayor influencia en el Análisis de Componentes Principales (ACP) y en la regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS) con sus respectivos pesos y ejes.

ACP			PLS		
Variables	Eje 1	Eje 2	Variables	Eje 1	Eje 2
pH			pH		
Conductividad (CD)		-0.33	CD		0.31
T°	-0.30		T		
Sólidos totales en suspensión (STS)			STS		
OD(mg/l)		0.23	OD		-0.43
Dureza			Dureza		
Ca			Ca		
Mg		-0.26	Mg		
Nitrato			Predictoras Nitrato	0.22	
Nitrito			Nitrito		
Amonio			Amonio		
Fosfato	-0.25		Fosfato		
Bosque (%)		0.42	Long Pozas		0.34
Bosque ripario (%)		0.29	Orden río	-0.44	
Número de pozas	-0.33		Área drenaje	-0.47	
Longitud de pozas			Pendiente	0.33	
Materia orgánica		-0.37	Ancho río		-0.52
Volumen de madera			Bosque (%)		-0.36
Longitud de madera			Bosque ripario (%)	-0.38	
QBR	0.39		Materia orgánica		0.67
IHF	0.35		Respuesta Volumen de madera		
CR	0.38		Longitud de madera		
			QBR	0.48	
			IHF	0.41	
			CR	0.46	

En ambos casos, el gradiente de estrés se expresa de izquierda a derecha, es decir que ubica a los diferentes estados de condición desde la zona baja a la izquierda hacia la zona alta a la derecha.

Luego de normalizados y ordenados de mayor a menor los valores del componente principal uno de ACP y factor uno del PLS, fueron los estados de condición pertenecientes a la zona alta que mostraron, en ambos análisis, valores por encima del percentil 80, por lo que fueron considerados como los estados de referencia para la construcción del índice multimétrico de los ríos bajos del noroccidente ecuatoriano (Tabla 2, Anexo 7).

Tabla 2. Valores normalizados de los componentes uno del Análisis de Componentes Principales (ACP) y factor uno de la regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS) a lo largo del gradiente (zona alta, media y baja) en las diferentes estaciones.

Análisis	Estación	Zona	Promedio	D.E.	Mín.	Máx.	Mediana
ACP	A5	Alta	0.92	0.03	0.86	0.95	0.93
	A4	Media	0.42	0.03	0.37	0.47	0.41
	A3		0.40	0.04	0.32	0.43	0.41
	A2	Baja	0.26	0.04	0.22	0.33	0.26
	A1		0.06	0.04	0.00	0.10	0.07
	S5	Alta	0.90	0.08	0.80	1.00	0.90
	S4	Media	0.68	0.04	0.62	0.72	0.68
	S3		0.62	0.03	0.57	0.65	0.63
	S2	Baja	0.47	0.03	0.43	0.52	0.47
	S1		0.39	0.04	0.34	0.45	0.40
PLS	A5	Alta	0.96	0.04	0.89	1.00	0.97
	A4	Media	0.36	0.04	0.31	0.42	0.36
	A3		0.24	0.05	0.15	0.28	0.25
	A2	Baja	0.19	0.04	0.15	0.27	0.18
	A1		0.08	0.05	0.00	0.13	0.09
	S5	Alta	0.78	0.09	0.67	0.90	0.79
	S4	Media	0.52	0.04	0.45	0.57	0.52
	S3		0.45	0.04	0.39	0.49	0.46
	S2	Baja	0.44	0.04	0.39	0.50	0.44
	S1		0.38	0.04	0.32	0.43	0.39

Tolerancia de macroinvertebrados

Se han mantenido, en general, las puntuaciones propuestas por los diferentes índices BMWP disponibles (Anexo 10); sin embargo, para la familia Leptophlebiidae considerada por la mayoría como una familia muy sensible a las alteraciones, en este estudio ha mostrado que tiene cierta tolerancia ya que su presencia es constante y abundante a lo largo de todo el cauce y en todo periodo de estudio, por lo que se la ha bajado a 6 su puntuación, equiparándola a la familia Leptohyphidae, con presencia y abundancias similares.

Selección de métricas

De las 70 métricas analizadas para macroinvertebrados (anexo 8) quedaron cinco: una que incrementa con el estrés y cuatro que decrecen por el estrés (Tabla 3). Para el caso de los peces, de las 60 métricas analizadas (Anexo 9), se seleccionaron tres, dos con incremento por el estrés y una con decrecimiento por el estrés (Tabla 3).

Tabla 3. Métricas seleccionadas con sensibilidad al gradiente de estrés en el Análisis de Componentes Principales (ACP) y a la regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS) y que muestran un valor apropiado de Eficiencia Discriminativa (ED).

Métricas	Grupo	Respuesta	Correlación		ED
			ACP	PLS	
%Chironomidos	Macroinvertebrados	Aumenta	0.36	0.42	0.52
Valor máximo de la talla	Peces	Aumenta	0.42	0.36	0.63
Percentil 95 del estado de condición de Fulton (k)	Peces	Aumenta	0.38	0.49	0.60
%coleoptera	Macroinvertebrados	Decrece	-0.7	-0.54	0.88
BMWP	Macroinvertebrados	Decrece	-0.42	-0.60	0.77
ASTP	Macroinvertebrados	Decrece	-0.64	-0.72	0.73
%ElmPT	Macroinvertebrados	Decrece	-0.56	-0.68	0.63
Mínimo del estado de condición global (WK)	Peces	Decrece	-0.45	-0.49	0.77

Propuesta del Índice Multimétrico para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano

Con las ocho métricas seleccionadas, luego de ser normalizadas y promediadas, se obtuvo el valor global del índice, que fluctuó entre 16.68, en el punto de muestreo C5A2 (que corresponde a una zona baja de la época lluviosa) y 86.17, en el punto de muestreo C3A5 (que corresponde a una zona alta al final de la época seca). La figura 3 muestra un box plot con una buena discriminación entre los estados de referencia y los estados impactados, con un ED igual a 0.88, sus valores se presentan en la Tabla 4.

Figura 3. Eficiencia discriminativa expresada en la distribución de los cuartiles de los estados de referencia Vs. los cuartiles de los estados impactados.

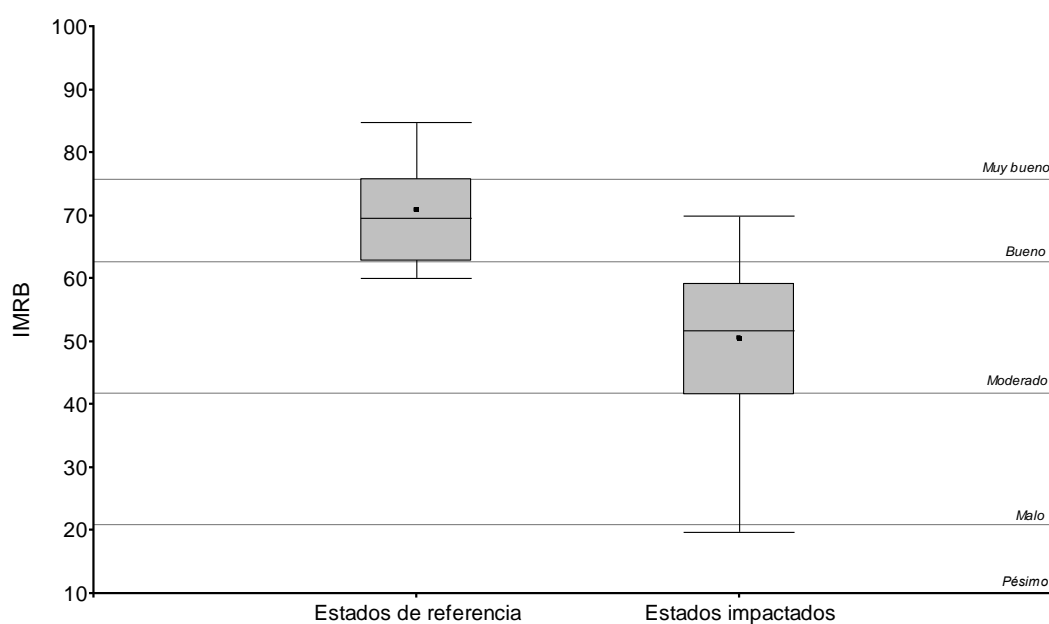


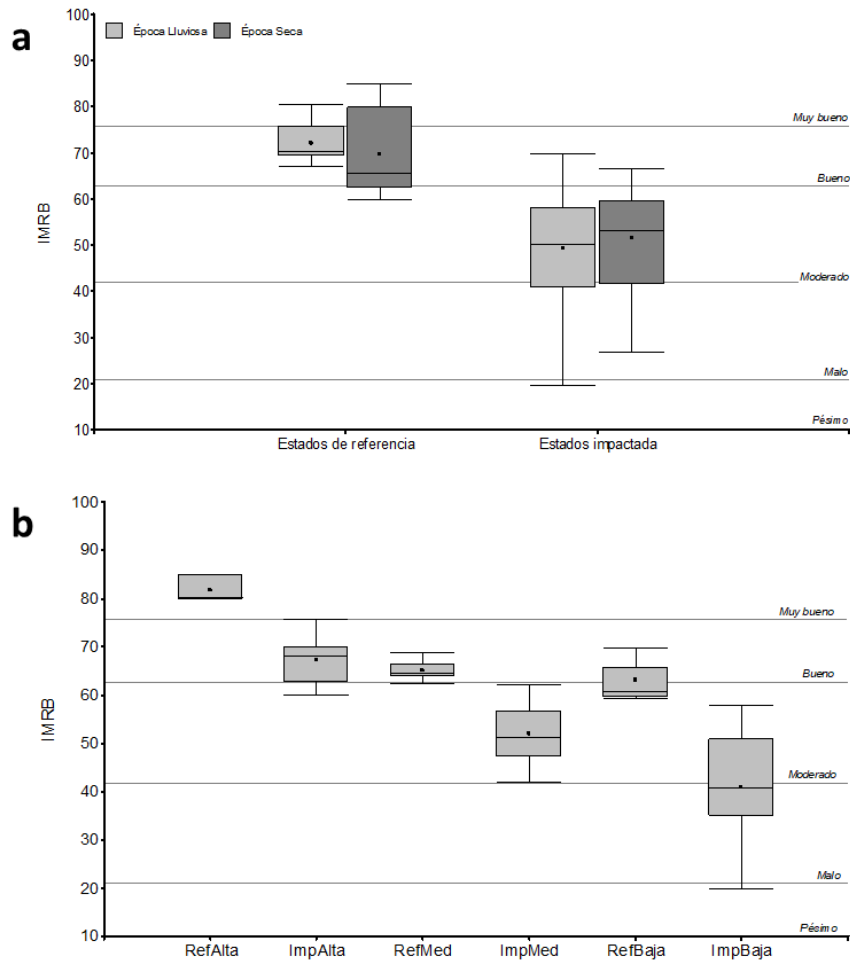
Tabla 4. Valores y rangos de calificación para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano para el índice multimétrico de ríos bajos en el noroccidente ecuatoriano (IMRB).

Rangos	Calidad	Intervención	Color
>76	Muy buena	Mínima	Azul
63-76	Buena	Leve	Verde
42-63	Moderada	Importante	Amarillo
21-42	Mala	Grave	Anaranjado
< 21	Pésima	Muy grave	Rojo

Variación temporal y espacial

El modelo lineal muestra que no existe diferencia en los valores del índice entre la época de lluvia e invierno ($F=4.39$; $p>0.05$) (Figura 4a), pero si entre las diferentes zonas del río ($F=100.32$; $p<0.001$) (figura 4b).

Figura 4. Distribución de los cuartiles a) Estados de referencia y estados impactados entre la época de lluvias y la época seca. b) Estados de referencia (Ref) y estados impactados (Imp) entre zonas Alta, Media (Med) y Baja.



Validación del índice

Los valores del índice calculados con el conjunto de datos completo (IMRBm) y en las autovalidaciones (IMRBp) mostraron una alta correlación entre sí (simple: $df = 58$, $r = 0.99$, $p < 0.001$ y múltiple: $df = 58$, $r = 0.99$, $p < 0.001$). Tampoco se observaron diferencias significativas en la clasificación de los estados de calidad entre el conjunto de datos completo y las autovalidaciones (chi cuadrado, simple: $df = 16$, $X^2 = 20$, $p > 0.05$ y múltiple: $df = 16$, $X^2 = 20$, $p > 0.05$). En las autovalidaciones, tanto en las eliminaciones simples como en las múltiples, sólo se observaron dos cambios de clasificación de 60 datos disponibles (Anexo 11).

DISCUSIÓN

Para la propuesta de indicador de la calidad ambiental de ríos bajos del noroccidente ecuatoriano se ha optado por resumir información ecológica compleja basada en múltiples variables (Oliveira et al., 2011), utilizando diversas métricas de la comunidad de macroinvertebrados y peces; lo que lo diferencia de las mediciones tradicionales de la composición taxonómica (por ejemplo, la riqueza y la uniformidad de las especies) que suelen ser instrumentos poco eficaces para señalar las perturbaciones o la recuperación de los ecosistemas (Hughes, 2019); esto es por el hecho de que cuando las especies realizan funciones similares, si existiera una alta redundancia funcional, existe también un amortiguamiento en los ensamblajes contra las perturbaciones (Mouillot et al., 2014). Por lo tanto, la pérdida de una especie determinada puede tener relativamente poco efecto en el funcionamiento del ecosistema (Ricotta et al., 2016); además, una baja intensidad de las perturbaciones puede disminuir la abundancia de especies sensibles con funciones vulnerables y únicas sin modificar la composición general del conjunto ni afectar a la riqueza total de especies (de Oliveira-Junior y otros, 2017; Leitão et al., 2018). Se espera entonces, que si se consideran diferentes rasgos de las comunidades acuáticas, como las historias de vida y las fisiologías de las especies, respondan de forma adecuada y predecible a los cambios ambientales causados por el uso de la tierra (Dolédec et al., 2011). En este sentido, se ha documentado incluso, que la diversidad funcional, usada en los índices multimétricos, podrían dar señales de alerta temprana para predecir la pérdida de especies (Mouillot et al., 2013).

Como ya se ha mencionado, un enfoque de índice multimétrico, las métricas se seleccionan y clasifican dependiendo de cómo se comportan ante situaciones cambiantes, naturales o por degradación (Whittier et al., 2007b), por lo tanto esas métricas debería evaluarse en comparación con situaciones ambientales referenciales (Stoddard et al., 2006), conocidas como condiciones de referencia; sin embargo, en la actualidad no hay un consenso sobre cómo elegir las condiciones de referencia que deben utilizarse, sobre todo en regiones donde es difícil encontrar suficientes sitios con calidad uniforme y que pueda ser medible a lo largo plazo en el tiempo (Herlihy et al., 2008). Es por lo que para este estudio se ha tomado cada medida repetida en las 5 estaciones, de cada río, como indicadores individuales de la condición ecológica en la que fue hecha cada medida, es decir como un estado de referencia que refleja una “instantánea” de ese momento.

Por otro lado, si se considera que las mediciones de la química del agua y la hidrología, aunque a menudo son sensibles y están muy relacionadas con los factores ambientales, cambian

espacial y temporalmente como para proporcionar una señal repetible que contribuya a una estimación integrada de la perturbación que afecta a un ecosistema (Bolding et al., 2020); si una condición de referencia diferirá a mediano plazo según la tipología de la masa de agua, que a su vez cambiará según el gradiente, su geología, clima, suelo, vegetación y régimen de uso de la tierra (Barbour et al., 2000); cambiaría también con un modelado basado en la variación natural de los datos (Mazor et al., 2016). Por lo tanto, en este estudio las mediciones de los estados de referencia, se escalan a nivel de condiciones de referencia, es decir que reflejarán la distribución de las puntuaciones como si fueran localidades de referencia (Hering et al., 2006; Stoddard et al., 2008) y por lo tanto también del gradiente de las condiciones biológicas (Davies y Jackson, 2006).

Los ríos estudiados presentan un gradiente altitudinal y características geomorfológicas que marcan condiciones diferentes también en el estado de conservación y calidad ecológica de los cauces, haciendo que coincidan las zonas altas de los ríos con los estados de referencia, lo cual es comprensible ya que la perturbación humana suele también coincidir con los gradientes naturales (Stoddard et al., 2008) y típicamente, los sitios de referencia mínimamente perturbados se dan también en las pequeñas cabeceras de los arroyos (Benda et al. 2005).

Debido a que la selección de las métricas deben responder de manera sensible y predecible a las perturbaciones antropogénicas y deben ser relativamente insensibles a la variación natural del medio ambiente (Karr y Chu, 1999), algunos desarrolladores de este tipo de índices han basado la prueba de redundancia no en los valores métricos directamente, sino en las correlaciones entre los residuos de las relaciones entre cada métrica y la perturbación (Anderson, 2017); pero si bien la selección de métricas basadas en la correlación residual podría evitar el incluir variables que responden al gradiente natural, también muchas de ellas responden de igual forma al gradiente de perturbación, por lo tanto su eliminación no garantiza un indicador más fuerte de la propia perturbación (Bolding et al., 2020); por lo que en este estudio sólo las métricas que tienen una fuerte relación con la perturbación, de manera individual, han terminado siendo usadas para la construcción del IMRB.

Sigue siendo un desafío central la determinación de los parámetros y las métricas más apropiados para ser incluidos en un índice final (Wellemeyer et al., 2018), ya que los parámetros podrían variar después de un cambio natural y a lo largo de los gradientes ambientales (Kennard et al., 2006). El uso de métricas asociadas a macroinvertebrados y peces resultan ser apropiadas ya que son sensibles a diferentes factores ambientales, por lo que los

programas de seguimiento deberían considerar una evaluación conjunta de estos grupos, que combinados reflejan mejor las condiciones de la comunidad (Larsen et al., 2012).

En este estudio el uso de macroinvertebrados a nivel taxonómico de familia ha funcionado apropiadamente, lo cual muestra que no siempre es necesario llegar a nivel de género o especie (Bailey et al., 2001), proporcionando la misma información con un esfuerzo de trabajo menor (Chessman et al., 2007); es importante destacar el uso y la sensibilidad que ha mostrado, en este estudio, la relación de abundancia entre los coleópteros de la familia Elmidae y los órdenes Plecóptera y Trichoptera (ElmPT), usado en muchos trabajos actualmente (Ruaro, 2019). Así mismo, la familia Leptophlebiidae se ha mostrado con un nivel considerable de tolerancia, claramente superior a lo encontrado en regiones altoandinas (Villamarin et al., 2013; Ríos-Touma et al., 2014); pero justificable por la posible presencia de géneros tolerantes de esta familia (Flower & De La Rosa, 2010; Ruiz-Picos et al., 2017).

La validación realizada en este estudio muestra que el IMRB es robusto en el contexto de los ríos Súa y Atacames, lo cual no permite saber cómo se comportaría el método al determinar la calidad de puntos situados fuera de estas cuencas; por lo que se recomienda realizar nuevos estudios en otros ríos de la región que permitan validar su uso en otros contextos.

Los índices multimétricos se han utilizado para evaluar la calidad de los cuerpos de agua a nivel mundial (Ruaro y Gubiani, 2013; Buss et al., 2015), ya que son herramientas robustas para evaluar el estado y las tendencias de los ecosistemas acuáticos (Buss et al., 2015) porque pueden discriminar los efectos de diferentes tipos de presiones y factores de estrés antropogénicos (Lunde y Resh, 2012). Por lo tanto, se consideran uno de los mejores enfoques para la biovigilancia y la bioevaluación de los ecosistemas acuáticos (Ruaro y Gubiani, 2013). Esto es importante porque se necesitan herramientas para apoyar la toma de decisiones, ayudar a desarrollar medidas que garanticen el manejo, la gestión y la restauración de ambientes acuáticos (Ruaro et al., 2020), haciendo que estos índices sean fácilmente comprensibles por los organismos públicos y de gestión (Wurtzebach y Schultz, 2016; Ruaro et al., 2020).

BIBLIOGRAFÍA

- 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, 35–64.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*. 19: 716–723.
- Alba-Tercedor, J., & Sánchez-Ortega, A. 1988. Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basado en el de Helawell (1978). *Limnetica*, 4, 51-56.
- Álvarez, Luisa. 2005. Metodología para la utilización de los macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. 68 p.
- Anderson, D., 2017. Monitoring Wetland Integrity and Restoration Success with Avifauna in the Prairie Pothole Region of Alberta. University of Waterloo, Canada.
- APHA. 2012. Standard methods for the examination of water and wastewater, 22nd edition edited by E. W. Rice, R. B. Baird, A. D. Eaton and L. S. Clesceri. American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) and Water Environment Federation (WEF), Washington, D.C., USA.
- Armitage, P., Moss, D., Wright, J., & Furse, M. 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research*, 17(3), 333-347.
- Astin, L.E., 2007. Developing biological indicators from diverse data: the Potomac Basin-wide Index of Benthic Integrity (B-IBI). *Ecol. Ind.* 7, 895–908, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2006.09.004>.
- Bailey, R.C., Linke, S., Yates, A.G., 2014. Bioassessment of freshwater ecosystems using the Reference Condition Approach: comparing established and new methods with common data sets. *Freshw. Sci.* 33. <https://doi.org/10.1086/678771>.
- Balzarini M., Bruno C., Córdoba M. y Teich I. 2015. Herramientas en el Análisis Estadístico Multivariado. Escuela Virtual Internacional CAVILA. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

- Barbour, M.T., Stribling, J., Karr, J.R., 1995. Multimetric approach for establishing biocriteria and measuring biological condition. In: Davis, W.S., Simon, T.P. (Eds.), *Biological Assessment and Criteria Tools for Water Resource Planning and Decision Making*. Lewis Publishers, pp. 63–81.
- Barbour, M., Gerritsen, J., Snyder, B., & Stribling, J. 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish. U.S. Environmental Protection Agency, 2, 127 - 147.
- Barbour, M.T., Swietlik, W.F., Jackson, S.K., Courtemanch, D.L., Davies, S.P., Yoder, C.O., 2000. Measuring the attainment of biological integrity in the USA: a critical element of ecological integrity. *Hydrobiologia* 422/423, 453–464.
- Barlow, J., Franca, F., Gardner, T.A., Hicks, C.C., Lennox, G.D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E.P., Ferreira, J., Guenard, B., Gontijo Leal, C., Isaac, V., Lees, A.C., Parr, C.L., Wilson, S.K., Young, P.J., Graham, N.A.J., 2018. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature* 559, 517–526. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>.
- Benda, L., Hassan, M. A., Church, M., and May, C. L. 2005. Geomorphology of steepland headwaters: the transition from hillslopes to channels. *Journal of the American Water Resources Association* 41, 835–851. doi:10.1111/J.1752-1688.2005.TB04466.X.
- Blocksom, K.A., 2003. A performance comparison of metric scoring methods for a multimetric index for Mid-Atlantic Highlands streams. *Environ. Manage.* 31, 670–682.
- Bolding, M. T., Kraft, A. J., Robinson, D. T., & Rooney, R. C. 2020. Improvements in multimetric index development using a whole-index approach. *Ecological Indicators*, 113, 106191. doi:10.1016/j.ecolind.2020.106191
- Bozzetti, M., Schulz, U.H., 2004. An index of biotic integrity based on fish assemblages for subtropical streams in southern Brazil. *Hydrobiologia* 529, 133–144.
- Buss, D.F., Carlisle, D.M., Chon, T.S., Culp, J., Harding, J.S., Keizer-Vlek, H.E., Robinson, W.A., Strachan, S., Thirion, C., Hughes, R.M., 2015. Stream biomonitoring using macroinvertebrates around the globe: a comparison of large-scale programs. *Environ. Monit. Assess.* 187. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-4132-8>.
- Casatti, L., Ferreira, C.P., Langeani, F., 2009. A fish-based biotic integrity index for assessment of lowland streams in southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 623, 173–189, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9656-x>.

- Chen, Y.C., Yeh, H.C., and Wei, C. 2012. Estimation of river pollution index in a tidal stream using kriging analysis. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 9(9), 3085-3100. DOI:10.3390/ijerph9093085.
- Chessman, B., Williams, S., & Besley, C. 2007. Bioassessment of streams with macroinvertebrates: effect of sampled habitat and taxonomic resolution. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(3), 546-565.
- Cuenca, C. 2018. Comparación de la acumulación de detritos leñosos en la cuenca de los ríos Atacames y Súa: influencia del uso de cambio de suelo. Tesis de Grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Esmeraldas, Ecuador. Pp 44.
- Davies, S.P., Jackson, S.K., 2006. The biological condition gradient: a descriptive model for interpreting change in aquatic ecosystems. *Ecol. Appl.* 16, 125–1266.
- de Oliveira-Junior, J.M.B., deMarco-Junior, P., Dias-Silva, K., Leitão, R.P., Leal, C.G., Pompeu, P.S., Gardner, T.A., Hughes, R.M., Juen, L., 2017. Effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologica* 66, 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.04.007>.
- Debels, P., Figueroa, R., Urrutia, R., Barra, R., Niell, X., 2005. Evaluation of water quality in the Chillán river (Central Chile) using physicochemical parameters and a modified water quality index. *Environ. Monit. Assess.* 110, 301–322. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-8064-1>.
- Di Rienzo, J. R. Macchiavelli y F. Casanoves. 2011. Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat / Julio Alejandro Di Rienzo Raúl Edgardo Macchiavelli.; Fernando Casanoves - 1a. ed. - Córdoba : Grupo Infostat.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>.
- Dodson, C.H., & Gentry, A.H. 1978. Flora of the Rio Palenque Science Center, Selbyana. *The Journal of the Marie Selby Botanical Gardens*, 4, 1-628.
- Dodson, C. H., & Gentry, A.H. 1991. Biological Extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78, 273-295.
- Dolédec, S., Phillips, N., Townsend, C., 2011. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale, trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshw. Biol.* 56, 1670–1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02597.x>.

- Figuerola, R., Valdovinos, C., Araya, E., & Parra, O. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 275-285.
- Flower, W. & De La Rosa, C. 2010. Ephemeroptera de Costa Rica. Capítulo 4. *Revista de Biología Tropical*, 58 (Supl. 4): 63-93.
- Frey, D., 1977. Biological integrity of water: an historical approach. In: Ballentine, R.K., Guarraia, L.J. (Eds.), *The Integrity of Water. Proceedings of a Symposium. March 10–12, 1975.* U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC, pp.127–140.
- Froese, R., 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, metaanalysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.* 22, 241–253.
- Gerritsen, J., Burton, J., Barbour, M.T., 2000. A Stream Condition Index (SCI) for West Virginia wadeables streams. Prepared for USEPA. Tetra Tech, p. 24.
- Gutiérrez, P., Ramírez, A. 2016. Evaluación de la calidad ecológica de los ríos en Puerto Rico; principales herramientas de evaluación. *Hidrobiológica* 26 (3): 433-441
- Hering, D., Feld, C.K., Moog, O., Ofenbock, T., 2006. Cook book for the development of a Multimetric Index for biological condition of aquatic ecosystems: experiences from the European AQEM and STAR projects and related initiatives. *Hydrobiologia* 566, 311–324. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0087-2>.
- Herlihy, A.T., Paulsen, S.G., Van Sickle, J., Stoddard, J.L., Hawkins, C.P., Yuan, L.L., 2008. Striving for consistency in a national assessment: the challenges of applying a reference-condition approach at a continental scale. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 27, 860–877, <http://dx.doi.org/10.1899/08-081.1>.
- Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J.A.F., Lewinsohn, T.M., Lobo, J.M., Ladle, R.J., 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 523–549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>.
- Hughes, R.M., 2019. Ecological integrity: conceptual foundations and applications. In: Wohl, E. (Ed.), *Oxford Bibliographies in Environmental Science.* Oxford University Press, New York.
- Jiménez-Prado P, Aguirre W, Laaz-Moncayo E, Navarrete- Amaya R, Nugra-Salazar F, Rebolledo-Monsalve E, et al. 2015. Guía de peces para aguas continentales en la vertiente

- occidental del Ecuador. Esmeraldas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Sede Esmeraldas; Universidad del Azuay, Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. 416 p.
- Kanno, Y., Vokoun, J.C., Beauchene, M., 2010. Development of dual fish multimetric indices of biological condition for streams with characteristic thermal gradients and low species richness. *Ecol. Ind.* 10, 565–571, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.09.004>.
- Karr, J.R., 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6, 21–27.
- Karr, J.R., Chu, E.W., 1999. *Restoring Life in Running Waters: Better Biological Monitoring*. Island Press, Washington DC.
- Karr, J.R., Dudley, D.R., 1981. Ecological perspective on water quality goals. *Environ. Manage.* 5, 55–68.
- Kennard MJ, Harch BD, Pusey BJ, Arthington AH. 2006. Accurately defining the reference condition for summary biotic metrics: a comparison of four approaches. *Hydrobiologia* 572:151–170
- Kosnicki, E., Sefick, S.A., Paller, M.H. et al. 2016. A Stream Multimetric Macroinvertebrate Index (MMI) for the Sand Hills Ecoregion of the Southeastern Plains, USA. *Environmental Management* 58, 741–751. <https://doi.org/10.1007/s00267-016-0740-0>.
- Larsen, S., Mancini, L., Pace, G., Scalici, M., & Tancioni, L. 2012. Weak Concordance between Fish and Macroinvertebrates in Mediterranean Streams. *PLoS ONE*, 7(12), e51115. doi:10.1371/journal.pone.0051115
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Mouillot, D., Leal, C.G., Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., Villéger, S., Pompeu, P.S., Kasper, D., de Paula, F.R., Ferraz, S.F.B., Gardner, T., 2018. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography* 41, 219–232. <https://doi.org/10.1111/ecog.02845>.
- Lunde, K.B.; resh, V.H. 2012. Development and validation of a macroinvertebrate index of biotic integrity (IBI) for assessing urban impacts to Northern California freshwater wetlands. *Environ. Monit. Assess (Holanda)*. 184:3653-3674. <http://doi.org/10.1007/s10661-011-2214-4>.
- Macedo, D. R., Hughes, R. M., Ferreira, W. R., Firmiano, K. R., Silva, D. R. O., Ligeiro, R., Kaufmann, P. R., and Callisto, M. 2016. Development of a benthic macroinvertebrate

- multimetric index (MMI) for neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators* 64, 132–141. doi:10.1016/J.ECOLIND.2015.12.019.
- MAE, 2005. Plan de manejo y gestión participativa de la reserva ecológica Mache-Chindul. Ministerio del Medio Ambiente, Quito.
- Martínez, K. 2018. Caracterización de la calidad ecológica del bosque de ribera de los ríos Teaone, Atacames, Súa y estero Sálima, provincia Esmeraldas, Ecuador. Tesis de Grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Esmeraldas, Ecuador. Pp 67.
- Martins, I., Ligeiro, R., Hughes, R.M., et al., 2018. Regionalization is key to establish reference conditions for neotropical savanna streams. *Mar. Freshwat. Res.* 69, 82–94.
- Mazor, R., Rehn, A., Ode, P., Engeln, M., Schiff, K., Stein, E., Gillett, D., Herbst, D., Hawkins, C.P., 2016. Bioassessment in complex environments, designing an index for consistent meaning in different settings. *Freshw. Sci.* 35, 249–271. <https://doi.org/10.1086/684130>.
- Miller, K.M., Mitchell, B.R., McGill, B.J., 2016. Constructing multimetric indices and testing ability of landscape metrics to assess condition of freshwater wetlands in the Northeastern US. *Ecol. Indic.* 66, 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.01.017>.
- Mojica, J.I., J. Lobón- Cervia & C. Castellanos. 2014. Quantifying fish species richness and abundance in Amazonian streams: assessment of a multiple gear method suitable for Terra firme stream fish assemblages. *Fisheries Management and Ecology* 21: 220–233.
- Molinero, J. 2019. Seasonality and composition of benthic coarse particulate organic matter in two coastal tropical streams with different land uses. *Hydrobiologia* 838: 29–43.
- Montaño, H. 2018. Comparación de características geomorfológicas de las cuencas del río Atacames y Súa. Tesis de Grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Esmeraldas, Ecuador. Pp 49.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D.R., 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on

- tropical reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>.
- Moya, N., Hughes, R. M., Domínguez, E., Gibon, F.-M., Goitia, E., & Oberdorff, T. 2011. Macroinvertebrate-based multimetric predictive models for evaluating the human impact on biotic condition of Bolivian streams. *Ecological Indicators*, 11(3), 840–847. doi:10.1016/j.ecolind.2010.10.012.
- Munné, A., Prat, N., Solá, C., Bonada, N., & Rieradevall, M. 2003. A simple field method for assessing the ecological quality of riparian habitat in rivers and streams: QBR index. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13: 147-163.
- Muñoz-Riveaux, S.; Naranjo-López, C.; Garcés-González, G.; González Lazo, D. D.; Musle-Cordero, Y.; Rodríguez-Montoya, L. 2003. Evaluación de la calidad del agua utilizando los macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, Vol. 9, Núm. 2, juli-diciembre. pp. 147-153. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- Noori, R., Berndtsson, R., Hosseinzadeh, M., et al., 2019. A critical review on the application of the National Sanitation Foundation Water Quality Index. *Environ. Pollut.* 244, 575–587. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.10.076>.
- Oliveira, R.B.S., Baptista, D.F., Mugnai, R., Castro, C.M., Hughes, R.M., 2011. Towards rapid bioassessment of wadeable streams in Brazil: development of the Guapiac, u-Macau Multimetric Index (GMMI) based on benthic macroinvertebrates. *Ecol. Ind.* 11, 1584–1593, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.001>.
- Omernik, J. M., Griffith, G. E., Hughes, R. M., Weber, M. H., and Glover, J. B. 2017. How misapplication of the hydrologic unit framework diminishes the meaning of watersheds. *Environmental Management* 60, 1–11. doi:10.1007/S00267-017-0854-Z.
- Omernik, J.M., Griffith, G.E., 2014. Ecoregions of the conterminous United States: evolution of a hierarchical spatial framework. *Environ. Manage.* 54, 1249–1266.
- Pardo, I., Álvarez, M., Casas, J., Moreno, J.L., Vivas, S., Bonada, N., Alba-Tercedor, J., Jáimez-Cuéllar, P., Moyà, G., Prat, N., Robles, S., Suárez, M.L., Toro, M., Vidal-Abarca, M.R., 2002. El hábitat de los ríos mediterráneos. Diseño de un índice de diversidad de hábitat. *Limnetica* 21, 115–133.

- Plafkin, J.L., M.T. Barbour, K.D. Porter, S.K. Gross & R.M. Hughes. 1989. Rapid bioassessment protocols for use in streams and rivers: Benthic macroinvertebrates and fish. Report number EPA 444-4-89-001. US EPA, Washington, 170p.
- Qadir, A., Malik, R.N., 2009. Assessment of an index of biological integrity (IBI) to quantify the quality of two tributaries of river Chenab, Sialkot, Pakistan. *Hydrobiologia* 621, 127–153, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9637-0>.
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J., 2018. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94, 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull Fish Res Bd Can* 191, 1–382.
- Ricotta, C., Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B.E.L., Pavoine, S., 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods Ecol. Evol.* 7, 1386–1395. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12604>.
- Rios-Touma, B., Acosta, R., Prat, N., 2014. The Andean Biotic Index (ABI): revised tolerance to pollution values for macroinvertebrate families and index performance evaluation. *Rev. Biol. Trop.* 62 (2), 249-273.
- Roldán, G. 1999. Los macroinvertebrados y su valor como indicadores de la calidad del agua. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(88), 375-387.
- Ruaro, R. & Gubiani, É.A., 2013. A scientometric assessment of 30 years of the Index of Biotic Integrity in aquatic ecosystems: Applications and main flaws. *Ecol. Indic.* 29, 105–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.12.016>.
- Ruaro, R., Gubiani, É. A., Cunico, A. M., Higuti, J., Moretto, Y., & Piana, P. A. 2019. Unified Multimetric Index for the Evaluation of the Biological Condition of Streams in Southern Brazil Based on Fish and Macroinvertebrate Assemblages. *Environmental Management*. doi:10.1007/s00267-019-01210-6.

- Ruaro, R., É.A. Gubiani, R.M. Hughes & R.P. Mormul. 2020. Global trends and challenges in multimetric indices of biological condition. *Ecological Indicators*. Volume 110:105862. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105862>.
- Ruiz-Picos, R.A.; Kohlmann, B.; Sedeño-Díaz, J.E.; López-López, E. 2017. Assessing ecological impairments in Neotropical rivers of Mexico: Calibration and validation of the biomonitoring working party index. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 14, 1835–1852.
- Sánchez, M. 2005. El índice biológico BMWP (Biological Monitoring Working Party Score), modificado y adaptado al cauce principal del río Pamplonita Norte de Santander. *Bistua*. (2):54-67.
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.
- Sánchez-Montoya, M. M., Vidal-Abarca, M. R., & Suárez, M. L. 2010. Comparing the sensitivity of diverse macroinvertebrate metrics to a multiple stressor gradient in Mediterranean streams and its influence on the assessment of ecological status. *Ecological Indicators*, 10(4), 896–904.
- Shull, D. R., Smith, Z. M., & Selckmann, G. M. 2018. Development of a benthic macroinvertebrate multimetric index for large semiwadeable rivers in the Mid-Atlantic region of the USA. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(1). doi:10.1007/s10661-018-7153-x
- Stoddard, J.L., Larsen, D.P., Hawkins, C.P., Johnson, R.K., Norris, R.H., 2006. Setting expectations for the ecological condition of running waters: the concept of reference condition. *Ecol. Appl.* 16, 1267–1276.
- Stoddard, J.L., Herlihy, A.T., Peck, D.V., Hughes, R.M., Whittier, T.R., Tarquino, E., 2008. A Process for creating multimetric indices for large-scale aquatic surveys. *J. N. Am. Bentol. Soc.* 27 (4), 878–891, <http://dx.doi.org/10.1899/08-053.1>.
- Strahler AN. 1957. Quantitative Analysis of Watershed Geomorphology. *American Geophysical Union Transactions.* 38:913-920. Doi: <http://dx.doi.org/10.1029/TR038i006p00913>.
- Tang, T., R.J. Stevenson & D.M. Infante. 2016. Accounting for regional variation in both natural environment and human disturbance to improve performance of multimetric

- indices of lotic benthic diatoms. *Science of The Total Environment*. Volume 568:1124-1134. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.060>.
- Thabano, J. R. E., Abong'o, D. and Sawula G. M. 2004. Determination of nitrate by suppressed ion chromatography after copperisedcadmium column reduction. *Journal of Chromatography A*. 1045:153–159.
- Tian, Y., Y. Jiang, Q. Liu, M. Dong, D. Xu, Y. Liu & X. Xu. 2019. Using a water quality index to assess the water quality of the upper and middle streams of the Luanhe River, northern China. *Science of The Total Environment*, Volume 667:142-151. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.356>.
- Tietz. N.W. 1995. *Clinical Guide to Laboratory Tests*, 3rd Edition. W.B. Saunders Co. Philadelphia, PA.
- Villamarín, C., Rieradevall, M., Paul, M. J., Barbour, M. T., & Prat, N. 2013. A tool to assess the ecological condition of tropical high Andean streams in Ecuador and Peru: The IMEERA index. *Ecological Indicators*, 29, 79–92.
- Wellemeier, J. C., Perkin, J. S., Fore, J. D., & Boyd, C. 2018. Comparing assembly processes for multimetric indices of biotic integrity. *Ecological Indicators*, 89, 590–609. doi:10.1016/j.ecolind.2018.02.024.
- Whittier, T.R., Hughes, R.M., Stoddard, J.L., et al., 2007a. A structured approach for developing indices of biotic integrity: three examples from streams and rivers in the western USA. *Trans. Am. Fish. Soc.* 136, 718–735.
- Whittier, T.R., Stoddard, J.L., Larsen, D.P., Herlihy, A.T., 2007b. Selecting reference sites for stream biological assessments: best professional judgment or objective criteria. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 26, 349–360.
- Wu, Z.S., Wang, X.L., Chen, Y.W., Cai, Y.J., Deng, J.C., 2018. Assessing river water quality using water quality index in Lake Taihu Basin, China. *Sci. Total Environ.* 612, 914–922. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.293>.
- Wurtzebach, Z., Schultz, C., 2016. Measuring ecological integrity: history, practical applications, and research opportunities. *Bioscience* 66, 446–457.

Anexo 1. Valores adaptados al índice QBR para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano

Apartado	Estación Puntaje	Estación									
		A1	A2	A3	A4	A5	S1	S2	S3	S4	S5
1. Grado de cubierta de la zona de ribera	Subtotal	0	0	0	5	25	5	10	10	15	25
> 80 % de cubierta vegetal de la zona de ribera	25					25					25
50-80 % de cubierta vegetal de la zona de ribera	10				10		10			10	
10-50 % de cubierta vegetal de la zona de ribera	5		5	5				5	5		
< 10 % de cubierta vegetal de la zona de ribera	0	0									
La conectividad entre el bosque de ribera y el ecosistema forestal adyacente es total	+10										
La conectividad entre el bosque de ribera y el ecosistema forestal adyacente es > 50%	+5							5	5	5	
La conectividad entre el bosque de ribera y el ecosistema forestal adyacente es entre 25- 50%	-5		-5	-5	-5		-5				
La conectividad entre el bosque de ribera y el ecosistema forestal adyacente es < 25%	-10										
2. Estructura de la cubierta de la zona de ribera	Subtotal	0	10	5	5	25	5	5	15	20	25
Recubrimiento de árboles es > 75 %	25					25					25
Recubrimiento de árboles entre 50 -75 %	10		10		10		10	10	10	10	
Recubrimiento de árboles es < 50 %	5	5		5							
Sin árboles, arbustos por debajo del 10 % o sólo vegetación herbácea	0										
Gradiente de estratificación evidente y conectado: Dosel de árboles, sotobosque arbustivo y vegetación herbácea	+10										
Concentración de arbustos es > 50 %	+10									10	
Concentración de arbustos es < 50 %	+5			5					5		
Árboles y arbustos se distribuyen en manchas, sin continuidad	-5	-5		-5			-5	-5			
Existe una distribución regular (linealidad) en los árboles	-10										
3. Calidad de la cubierta de la zona de ribera	Subtotal	5	10	10	10	20	10	10	10	10	20
Todos los árboles de la zona de ribera autóctonos	25										
Como máximo un 25% de la cobertura es de especies de árboles introducidos	10					10					10
Entre 26 - 50% de los árboles de ribera son especies introducidas	5		5	5	5		5	5	5	5	
Más del 51% de los árboles de la ribera son especies introducidas	0										
>75% de los arbustos son de especies autóctonas	+10					10					10
Entre 51-75% o más de los arbustos son de especies autóctonas	+5	5	5	5	5		5	5	5	5	
Entre 26-50% de la cobertura de arbustos es de especies autóctonas	-5										
<25% de la cobertura de arbustos es de especies autóctonas	-10										
4. Grado de naturalidad del canal fluvial	Subtotal	0	0	20	25	25	5	25	25	25	25
El canal del río no ha sido modificado	25			25	25	25		25	25	25	25
Modificaciones de las terrazas adyacentes al lecho del río con reducción del canal	10	10	10				10				

Signos de alteración y estructuras rígidas intermitentes que modifican el canal del río

2

Río totalmente canalizado

0

Construcción de infraestructuras transversales en el río (por ejemplo: presas)

-15

Existencia de estructuras sólidas en el canal del río (por ejemplo: puntales de puentes)

-10

Presencia de actividades que modifiquen las riberas (camaronera)

-5

Presencia de basura de forma puntual pero abundante

-5

Existencia de un basurero permanente en el tramo de estudio

-5

	-									
	10									
-5										
-5		-5			-5					

Total Global

5	20	35	45	95	25	50	60	70	95
----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------

Anexo 2. Índice IHF para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano

Apartado		Estación	A1	A2	A3	A4	A5	S1	S2	S3	S4	S5
		Puntaje										
		Subtotal	0	5	5	5	10	0	5	5	10	10
1. Inclusión rápidos		10					10				10	10
Piedras, cantos y gravas no fijadas por sedimentos finos. Inclusión 0 - 30%.		5		5	5	5			5	5		
Piedras, cantos y gravas poco fijadas por sedimentos finos. Inclusión 30 - 60%.		0	0					0				
Piedras, cantos y gravas medianamente fijadas por sedimentos finos. Inclusión > 60%.		0										
		Subtotal	4	6	8	10	10	6	8	8	10	10
2. Frecuencia de rápidos		10			10	10					10	10
Alta frecuencia de rápidos. Relación distancia entre rápidos / anchura del río < 7		8			8				8	8		
Escasa frecuencia de rápidos. Relación distancia entre rápidos / anchura del río 7 - 15		6		6				6				
Ocurrencia ocasional de rápidos. Relación distancia entre rápidos / anchura del río 15 - 25		4	4									
Constancia de flujo laminar o rápidos someros. Relación distancia entre rápidos/anchura del río > 25		2										
Sólo pozas		2										
		Subtotal	12	11	14	14	14	11	11	11	14	14
3. Composición del sustrato (en caso de ausencia absoluta el valor debe ser 0 para cada apartado)		2		2				2	2	2		
% Bloques y piedras		5	5		5	5	5				5	5
1 - 10%		2	2	2				2	2	2		
> 10%		5			5	5	5				5	5
% Cantos y gravas		2		2	2	2	2				2	2
1 - 10%		5			5	5	5				5	5
> 10%		2		2	2	2	2				2	2
% Arena		5						5	5			
1 - 10%		2			2	2	2		2	2	2	2
> 10%		5	5	5				5				
% Limo y arcilla		5										
1 - 10%		2		2	2	2		2	2	2	2	2
> 10%		5	5	5				5				
		Subtotal	4	8	10	10	10	6	8	8	10	10
4. Regímenes de velocidad / profundidad		10										
4 categorías. Lento-profundo, lento-somero, rápido-profundo y rápido-somero		8			10	10	10				10	10
Somero: < 0.5 m		6						6				
Lento :< 0.3 m/s		4	4									
Sólo 3 de las 4 categorías		4										
Sólo 2 de las 4		4										
Sólo 1 de las cuatro		4										
		Subtotal	3	10	5	5	10	10	5	5	10	10
5. Porcentaje de sombra en el cauce		10		10			10	10			10	10
Sombreado con ventanas		7										
Totalmente en sombra		5			5	5			5	5		
Grandes claros		3	3									
Expuesto		3										

6. Elementos heterogeneidad (si hay ausencia de hojarasca el valor debe ser 0 puntos)

		Subtotal
Hojarasca	> 10% ó < 75%	4
	< 10% ó > 75%	2
Raíces expuestas		2
Diques naturales		2
Presencia de troncos y ramas		2

2	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
2										
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

7. Cobertura de vegetación acuática (si hay ausencia absoluta el valor debe ser cero en cada apartado)

		Subtotal
% Plocon + briófitos	10 - 50%	10
	< 10% ó > 50%	5
	Ausencia absoluta	0
% Pecton	10 - 50%	10
	< 10% ó > 50%	5
	Ausencia absoluta	0
% Fanerógamas	10 - 50%	10
	< 10% ó > 50%	5
	Ausencia absoluta	0

5	10	10	15	20	10	10	15	20	20
5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
			10	10			10	10	10
	5	5			5	5			
0									
				5				5	5
0	0	0	0		0	0	0		

Total Global	30	60	62	69	84	53	57	62	84	84
---------------------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------

Anexo 3. Condiciones de referencia para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano

	Poco	Medio	Mucho	Estaciones																	
				A1	A2	A3	A4	A5	S1	S2	S3	S4	S5								
Cuenca																					
1,1	5	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
1,2	5	3	1	1	1	1	1	3	3	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
1,3	5	3	1	1	1	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
1,4	5	3	1	1	3	3	3	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
1,5	5	3	1	1	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
1,6	5	3	1	5	3	3	5	5	5	5	1	3	5	5	5	5	5	5	5	5	
			Subtotal	12	14	18	18	24	22	20	20	22	22	28							
Hidrología																					
2,1	5	3	1	1	3	5	5	5	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
2,2	5	3	1	3	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
2,3	5	3	1	5	5	5	5	5	5	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
2,4	5	3	1	3	3	3	5	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
2,5	5	3	1	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
2,6	5	3	1	3	3	3	3	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
			Subtotal	20	22	26	28	30	24	24	26	26	30								
Tramo (Incluye ribera y zona inundación)																					
3,1	5	3	1	3	3	5	5	5	3	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
3,2	5	3	1	5	3	5	5	5	3	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
3,3	5	3	1	3	1	1	1	3	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
3,4	5	3	1	1	3	3	3	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
3,5	5	3	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
3,6	5	3	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
			Subtotal	14	16	20	20	24	18	16	22	22	24								
Lecho																					
4,1	5	3	1	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
4,2	5	3	1	5	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
4,3	5	3	1	1	3	3	3	5	1	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
4,4	5	3	1	1	1	3	3	5	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
4,5	5	3	1	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
4,6	5	3	1	3	3	3	3	5	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	5	
			Subtotal	18	20	24	24	30	22	20	22	24	30								
			TOTAL	64	72	88	90	108	86	80	90	94	112								

Anexo 4. Características adicionales de los cauces, por estaciones de muestreo.

Estación	Bosque (%)	Bosque ripario (%)	Número de pozas	Longitud de pozas	Materia orgánica	Volumen de Madera	Longitud de madera
A1	34,803	30,432	0,88	-0,84	0,61	-2,68	-1,15
A2	37,502	33,018	2,09	0,80	2,39	0,31	0,89
A3	40,954	36,565	0,02	-0,67	-1,15	-0,45	-0,47
A4	44,897	31,646	0,71	-0,73	-2,30	-1,46	-0,76
A5	28,356	11,893	-2,80	0,61	1,74	3,43	-1,36
S1	25,826	14,087	0,90	0,24	0,58	-1,15	-0,35
S2	22,784	13,270	2,25	0,95	-0,53	1,21	-0,17
S3	27,578	16,607	-0,04	-0,36	0,17	2,07	0,99
S4	28,476	20,095	-1,14	-0,62	-1,14	-0,17	0,39
S5	37,342	11,718	-2,86	0,61	-0,37	-1,11	2,00

Anexo 5. Parámetros ambientales utilizados en el Análisis de Componentes Principales

Estación	pH	CD	T°	STS	OD(mg/l)	Dureza	Ca	Mg	Nitrato	Nitrito	Amonio	Fosfato	Bosque(%)	Bosque repario(%)	Númrodpozas	Longituddepozas	Materiaorgánica	VolumendeMadera	LongituddeMadera	QBR	IHF	CR
C1A1	7.77	822.00	26.43	9.00	7.31	7.58	0.06	7.52	0.05	0.01	0.04	1.59	34.80	30.43	0.88	-0.84	0.61	-2.68	-1.15	5.00	30.00	64.00
C1A2	8.18	720.00	26.43	8.50	7.36	6.60	0.00	6.60	0.03	0.00	0.01	1.69	37.50	33.02	2.09	0.80	2.39	0.31	0.89	20.00	60.00	72.00
C1A3	8.11	680.00	25.71	4.00	9.20	4.92	0.12	4.80	0.06	0.01	0.01	1.03	40.95	36.57	0.02	-0.67	-1.15	-0.45	-0.47	35.00	62.00	88.00
C1A4	8.31	660.00	25.71	3.50	10.99	5.36	0.00	5.36	0.05	0.01	0.01	0.93	44.90	31.65	0.71	-0.73	-2.30	-1.46	-0.76	45.00	69.00	90.00
C1A5	7.91	602.00	23.09	8.50	8.18	4.66	0.46	4.20	0.35	0.00	0.08	0.90	28.36	11.89	-2.80	0.61	1.74	3.43	-1.36	95.00	84.00	108.00
C1S1	8.47	1026.00	26.00	3.00	9.26	3.20	0.45	2.75	0.04	0.00	0.01	1.10	25.83	14.09	0.90	0.24	0.58	-1.15	-0.35	25.00	53.00	86.00
C1S2	7.93	932.00	26.00	1.50	7.80	8.33	1.17	7.16	0.01	0.01	0.03	0.55	22.78	13.27	2.25	0.95	-0.53	1.21	-0.17	50.00	57.00	80.00
C1S3	8.53	761.00	25.34	5.50	8.62	1.40	0.20	1.20	0.00	0.00	0.01	0.74	27.58	16.61	-0.04	-0.36	0.17	2.07	0.99	60.00	62.00	90.00
C1S4	8.38	616.00	25.34	4.00	9.65	0.51	0.07	0.44	0.00	0.00	0.02	0.62	28.48	20.09	-1.14	-0.62	-1.14	0.39	0.39	70.00	84.00	94.00
C1S5	8.22	569.00	23.09	0.00	8.19	0.05	0.01	0.04	0.29	0.01	0.01	0.45	37.34	11.72	-2.86	0.61	-0.37	-1.11	2.00	95.00	84.00	112.00
C2A1	7.84	805.00	25.18	12.00	5.20	2.47	0.05	2.42	0.02	0.01	0.01	1.80	34.80	30.43	0.88	-0.84	0.61	-2.68	-1.15	5.00	30.00	64.00
C2A2	8.01	692.00	25.18	10.00	5.90	2.17	0.05	2.12	0.01	0.01	0.01	1.53	37.50	33.02	2.09	0.80	2.39	0.31	0.89	20.00	60.00	72.00
C2A3	8.37	703.00	26.34	3.00	8.40	1.62	0.44	1.18	0.00	0.01	0.01	1.34	40.95	36.57	0.02	-0.67	-1.15	-0.45	-0.47	35.00	62.00	88.00
C2A4	8.19	684.00	26.34	2.00	7.50	0.47	0.00	0.47	0.00	0.01	0.01	1.46	44.90	31.65	0.71	-0.73	-2.30	-1.46	-0.76	45.00	69.00	90.00
C2A5	8.35	644.00	24.21	1.00	6.80	6.46	0.10	6.36	0.33	0.05	0.04	0.94	28.36	11.89	-2.80	0.61	1.74	3.43	-1.36	95.00	84.00	108.00
C2S1	8.02	1035.00	25.19	4.00	6.50	8.38	0.10	8.28	0.02	0.01	0.02	0.56	25.83	14.09	0.90	0.24	0.58	-1.15	-0.35	25.00	53.00	86.00
C2S2	8.01	906.00	25.19	3.00	6.50	3.32	0.05	3.27	0.01	0.01	0.01	0.92	22.78	13.27	2.25	0.95	-0.53	1.21	-0.17	50.00	57.00	80.00
C2S3	8.56	785.00	24.73	10.00	8.75	4.25	0.05	4.20	0.00	0.00	0.01	1.08	27.58	16.61	-0.04	-0.36	0.17	2.07	0.99	60.00	62.00	90.00
C2S4	8.30	644.00	24.73	4.00	9.40	5.13	2.30	2.83	0.01	0.01	0.01	0.91	28.48	20.09	-1.14	-0.62	-1.14	0.39	0.39	70.00	84.00	94.00
C2S5	8.31	544.00	22.89	0.00	7.70	0.10	0.05	0.05	0.15	0.01	0.01	0.91	37.34	11.72	-2.86	0.61	-0.37	-1.11	2.00	95.00	84.00	112.00
C3A1	7.84	867.00	27.12	6.00	5.70	3.88	2.56	1.32	0.02	0.00	0.06	1.91	34.80	30.43	0.88	-0.84	0.61	-2.68	-1.15	5.00	30.00	64.00
C3A2	7.88	751.00	27.12	7.00	5.20	1.83	0.78	1.05	0.02	0.00	0.01	1.61	37.50	33.02	2.09	0.80	2.39	0.31	0.89	20.00	60.00	72.00
C3A3	8.42	704.00	26.06	5.00	9.30	1.21	0.16	4.68	0.01	0.01	0.01	1.16	40.95	36.57	0.02	-0.67	-1.15	-0.45	-0.47	35.00	62.00	88.00
C3A4	8.30	673.00	26.06	5.00	9.20	1.07	0.21	0.86	0.00	0.00	0.01	1.26	44.90	31.65	0.71	-0.73	-2.30	-1.46	-0.76	45.00	69.00	90.00
C3A5	8.28	655.00	23.88	16.00	7.00	1.43	1.36	0.07	0.45	0.01	0.06	1.17	28.36	11.89	-2.80	0.61	1.74	3.43	-1.36	95.00	84.00	108.00
C3S1	8.02	1144.00	25.30	2.00	6.80	1.03	0.52	16.00	0.00	0.01	0.02	1.31	25.83	14.09	0.90	0.24	0.58	-1.15	-0.35	25.00	53.00	86.00
C3S2	7.86	1061.00	25.30	0.00	5.70	1.78	1.74	5.38	0.00	0.01	0.01	1.29	22.78	13.27	2.25	0.95	-0.53	1.21	-0.17	50.00	57.00	80.00
C3S3	8.48	888.00	25.11	1.00	8.20	1.72	1.46	5.40	0.00	0.01	0.01	0.78	27.58	16.61	-0.04	-0.36	0.17	2.07	0.99	60.00	62.00	90.00
C3S4	8.10	647.00	25.11	4.00	7.50	1.34	1.56	3.80	0.00	0.01	0.01	0.70	28.48	20.09	-1.14	-0.62	-1.14	0.39	0.39	70.00	84.00	94.00
C3S5	8.12	595.00	23.14	0.00	7.20	0.85	0.98	2.42	0.20	0.01	0.02	0.50	37.34	11.72	-2.86	0.61	-0.37	-1.11	2.00	95.00	84.00	112.00
C4A1	7.64	947.00	28.10	30.00	5.60	3.06	0.00	3.06	0.00	0.00	0.11	1.57	34.80	30.43	0.88	-0.84	0.61	-2.68	-1.15	5.00	30.00	64.00
C4A2	7.75	644.00	28.10	6.00	6.70	4.54	1.78	2.76	0.02	0.01	0.03	1.33	37.50	33.02	2.09	0.80	2.39	0.31	0.89	20.00	60.00	72.00
C4A3	8.12	641.00	27.34	0.00	8.80	4.30	0.00	4.30	0.00	0.01	0.04	0.50	40.95	36.57	0.02	-0.67	-1.15	-0.45	-0.47	35.00	62.00	88.00
C4A4	8.20	591.00	27.34	1.00	9.80	3.16	0.66	2.50	0.00	0.00	0.05	0.86	44.90	31.65	0.71	-0.73	-2.30	-1.46	-0.76	45.00	69.00	90.00
C4A5	8.12	550.00	23.86	5.00	8.20	2.89	0.00	2.89	0.27	0.00	0.08	0.59	28.36	11.89	-2.80	0.61	1.74	3.43	-1.36	95.00	84.00	108.00
C4S1	7.91	765.00	26.84	8.00	7.50	3.90	0.71	3.19	0.02	0.01	0.01	1.02	25.83	14.09	0.90	0.24	0.58	-1.15	-0.35	25.00	53.00	86.00
C4S2	7.85	774.00	26.84	8.00	7.30	3.34	0.00	3.34	0.00	0.01	0.01	0.85	22.78	13.27	2.25	0.95	-0.53	1.21	-0.17	50.00	57.00	80.00
C4S3	8.09	614.00	26.14	0.00	8.20	2.62	0.00	2.62	0.00	0.01	0.01	0.61	27.58	16.61	-0.04	-0.36	0.17	2.07	0.99	60.00	62.00	90.00
C4S4	7.95	503.00	26.14	3.00	8.30	2.91	0.00	2.91	0.31	0.00	0.01	0.52	28.48	20.09	-1.14	-0.62	-1.14	0.39	0.39	70.00	84.00	94.00
C4S5	7.66	446.00	25.18	3.00	7.20	3.00	0.00	3.00	0.10	0.01	0.01	0.36	37.34	11.72	-2.86	0.61	-0.37	-1.11	2.00	95.00	84.00	112.00
C5A1	7.51	746.00	27.48	14.00	5.70	3.45	0.00	3.45	0.11	0.01	0.00	1.53	34.80	30.43	0.88	-0.84	0.61	-2.68	-1.15	5.00	30.00	64.00
C5A2	7.53	626.00	27.48	88.00	6.50	3.28	0.00	3.28	0.00	0.00	0.03	1.15	37.50	33.02	2.09	0.80	2.39	0.31	0.89	20.00	60.00	72.00
C5A3	7.66	400.00	28.35	97.00	8.80	3.16	0.00	3.16	0.32	0.00	0.11	0.47	40.95	36.57	0.02	-0.67	-1.15	-0.45	-0.47	35.00	62.00	88.00
C5A4	7.78	385.00	28.35	49.00	7.80	1.99	0.20	1.79	0.16	0.01	0.05	0.62	44.90	31.65	0.71	-0.73	-2.30	-1.46	-0.76	45.00	69.00	90.00
C5A5	7.91	385.00	24.46	8.00	7.60	4.06	0.10	3.96	0.15	0.00	0.00	0.45	28.36	11.89	-2.80	0.61	1.74	3.43	-1.36	95.00	84.00	108.00
C5S1	7.73	576.00	27.30	112.00	6.60	1.95	0.00	7.82	0.15	0.00	0.02	1.03	25.83	14.09	0.90	0.24	0.58	-1.15	-0.35	25.00	53.00	86.00
C5S2	7.77	756.00	27.30	25.00	6.80	4.08	1.72	2.36	0.02	0.01	0.03	0.19	22.78	13.27	2.25	0.95	-0.53	1.21	-0.17	50.00	57.00	80.00
C5S3	8.32	781.00	26.89	12.00	7.20	3.96	1.08	2.88	0.00	0.01	0.07	0.73	27.58	16.61	-0.04	-0.36	0.17	2.07	0.99	60.00	62.00	90.00
C5S4	8.03	554.00	26.89	5.00	7.00	3.33	0.00	3.33	0.00	0.01	0.03	0.68	28.48	20.09	-1.14	-0.62	-1.14	0.39	0.39	70.00	84.00	94.00
C5S5	7.69	444.00	25.82	7.00	6.60	4.37	0.00	4.37	0.04	0.01	0.07	0.51	37.34	11.72	-2.86	0.61	-0.37	-1.11	2.00	95.00	84.00	112.00
C6A1	7.68	472.00	28.65	19.00	5.40	2.85	0.03	2.82	0.03	0.00	0.02	0.87	34.80	30.43	0.88	-0.84	0.61	-2.68	-1.15	5.00	30.00	64.00
C6A2	7.80	462.00	28.65	17.00	5.70	3.42	0.44	2.98	0.00	0.00	0.03	1.21	37.50	33.02	2.09	0.80	2.39	0.31	0.89	20.00	60.00	72.00
C6A3	7.88	379.00	28.44	28.00	6.10	3.18	0.26	2.92	0.00	0.00	0.02	0.94	40.95	36.57	0.02	-0.67	-1.15	-0.45	-0.47	35.00	62.00	88.00
C6A4	8.15	350.00	28.44	11.00	7.30	3.08	0.09	2.99	0.02	0.00	0.02	1.10	44.90	31.65	0.71	-0.73	-2.30	-1.46	-0.76	45.00	69.00	90.00
C6A5	8.12	383.00	24.52	9.00	6.50	2.37	0.00	2.37	0.06	0.00	0.03	0.91	28.36	11.89	-2.80	0.61	1.74	3.43	-1.36	95.00	84.00	108.00

Anexo 6. Parámetros ambientales y estresores utilizados en el Análisis de Cuadrado Parciales

Estación	Predictoras														Dependientes											
	pH	CD	T°	STS	OD(mg/l)	Dureza	Ca	Mg	Nitrato	Nitrito	Amonio	Fosfato	Longitud de pozas	Orden del río	Área de drenaje (Km2)	Pendiente (m/m)	Ancho del Río (m)	Bosque (%)	Bosque ripario (%)	Materia.org.	Vol.Madera	Long.Madera	QBR	% de sombra	Heterogeneidad	Est.Cond.
C1A1	7,770	822,000	26,431	9,000	7,307	7,580	0,060	7,520	0,050	0,005	0,040	1,590	-0,840	4,000	117,608	0,001	8,050	34,803	30,432	0,610	-2,680	-1,150	5,000	3,000	2,000	64,000
C1A2	8,180	720,000	26,431	8,500	7,355	6,600	0,000	6,600	0,030	0,001	0,010	1,690	0,800	4,000	104,760	0,001	10,840	37,502	33,018	2,390	0,310	0,890	20,000	10,000	10,000	72,000
C1A3	8,110	680,000	25,708	4,000	9,201	4,920	0,120	4,800	0,060	0,007	0,010	1,030	-0,670	4,000	83,992	0,002	16,030	40,954	36,565	-1,150	-0,450	-0,470	35,000	5,000	10,000	88,000
C1A4	8,310	660,000	25,708	3,500	10,986	5,360	0,000	5,360	0,050	0,005	0,010	0,930	-0,730	3,000	39,931	0,002	16,900	44,897	31,646	-2,300	-1,460	-0,760	45,000	5,000	10,000	90,000
C1A5	7,910	602,000	23,092	8,500	8,177	4,660	0,460	4,200	0,350	0,002	0,080	0,900	0,610	1,000	0,730	0,024	4,280	28,356	11,893	1,740	3,430	-1,360	95,000	10,000	10,000	108,000
C1S1	8,470	1026,000	26,002	3,000	9,260	3,200	0,451	2,749	0,040	0,000	0,010	1,100	0,240	3,000	63,713	0,002	7,780	25,826	14,087	0,580	-1,150	-0,350	25,000	10,000	10,000	86,000
C1S2	7,930	932,000	26,002	1,500	7,798	8,330	1,175	7,155	0,010	0,005	0,030	0,550	0,950	3,000	51,804	0,002	10,430	22,784	13,270	-0,530	1,210	-0,170	50,000	5,000	10,000	80,000
C1S3	8,530	761,000	25,344	5,500	8,615	1,400	0,197	1,203	0,000	0,002	0,010	0,740	-0,360	3,000	36,356	0,002	13,690	27,578	16,607	0,170	2,070	0,990	60,000	5,000	10,000	90,000
C1S4	8,380	616,000	25,344	4,000	9,651	0,510	0,072	0,438	0,000	0,000	0,020	0,620	-0,620	3,000	16,646	0,003	10,890	28,476	20,095	-1,140	-0,170	0,390	70,000	10,000	10,000	94,000
C1S5	8,220	569,000	23,093	0,000	8,187	0,050	0,007	0,043	0,290	0,005	0,010	0,450	0,610	2,000	3,489	0,007	4,900	37,342	11,718	-0,370	-1,110	2,000	95,000	10,000	10,000	112,000
C2A1	7,840	805,000	25,177	12,000	5,200	2,470	0,050	2,420	0,020	0,008	0,010	1,800	-0,840	4,000	117,608	0,001	8,050	34,803	30,432	0,610	-2,680	-1,150	5,000	3,000	2,000	64,000
C2A2	8,010	692,000	25,177	10,000	5,900	2,170	0,050	2,120	0,010	0,010	0,010	1,530	0,800	4,000	104,760	0,001	10,840	37,502	33,018	2,390	0,310	0,890	20,000	10,000	10,000	72,000
C2A3	8,370	703,000	26,342	3,000	8,400	1,620	0,440	1,180	0,000	0,009	0,010	1,340	-0,670	4,000	83,992	0,002	16,030	40,954	36,565	-1,150	-0,450	-0,470	35,000	5,000	10,000	88,000
C2A4	8,190	684,000	26,342	2,000	7,500	0,470	0,000	0,470	0,000	0,007	0,010	1,460	-0,730	3,000	39,931	0,002	16,900	44,897	31,646	-2,300	-1,460	-0,760	45,000	5,000	10,000	90,000
C2A5	8,350	644,000	24,206	1,000	6,800	6,460	0,100	6,360	0,330	0,050	0,040	0,940	0,610	1,000	0,730	0,024	4,280	28,356	11,893	1,740	3,430	-1,360	95,000	10,000	10,000	108,000
C2S1	8,020	1035,000	25,186	4,000	6,500	8,380	0,100	8,280	0,020	0,010	0,020	0,560	0,240	3,000	63,713	0,002	7,780	25,826	14,087	0,580	-1,150	-0,350	25,000	10,000	10,000	86,000
C2S2	8,010	906,000	25,186	3,000	6,500	3,320	0,050	3,270	0,010	0,009	0,010	0,920	0,950	3,000	51,804	0,002	10,430	22,784	13,270	-0,530	1,210	-0,170	50,000	5,000	10,000	80,000
C2S3	8,560	785,000	24,727	10,000	8,750	4,250	0,050	4,200	0,000	0,010	0,010	1,080	-0,360	3,000	36,356	0,002	13,690	27,578	16,607	0,170	2,070	0,990	60,000	5,000	10,000	90,000
C2S4	8,300	644,000	24,727	4,000	9,400	5,130	2,300	2,830	0,010	0,010	0,010	0,910	-0,620	3,000	16,646	0,003	10,890	28,476	20,095	-1,140	-0,170	0,390	70,000	10,000	10,000	94,000
C2S5	8,310	544,000	22,887	0,000	7,700	0,100	0,050	0,050	0,150	0,012	0,010	0,920	0,610	2,000	3,489	0,007	4,900	37,342	11,718	-0,370	-1,110	2,000	95,000	10,000	10,000	112,000
C3A1	7,840	867,000	27,118	6,000	5,700	3,880	2,560	1,320	0,020	0,003	0,060	1,910	-0,840	4,000	117,608	0,001	8,050	34,803	30,432	0,610	-2,680	-1,150	5,000	3,000	2,000	64,000
C3A2	7,880	751,000	27,118	7,000	5,200	1,830	0,780	1,050	0,020	0,001	0,010	1,610	0,800	4,000	104,760	0,001	10,840	37,502	33,018	2,390	0,310	0,890	20,000	10,000	10,000	72,000
C3A3	8,420	704,000	26,058	5,000	9,300	1,210	0,160	4,680	0,010	0,010	0,010	1,160	-0,670	4,000	83,992	0,002	16,030	40,954	36,565	-1,150	-0,450	-0,470	35,000	5,000	10,000	88,000
C3A4	8,300	673,000	26,058	5,000	9,200	1,070	0,210	0,860	0,000	0,002	0,010	1,260	-0,730	3,000	39,931	0,002	16,900	44,897	31,646	-2,300	-1,460	-0,760	45,000	5,000	10,000	90,000
C3A5	8,280	655,000	23,876	16,000	7,000	1,430	1,360	0,070	0,450	0,007	0,060	1,170	0,610	1,000	0,730	0,024	4,280	28,356	11,893	1,740	3,430	-1,360	95,000	10,000	10,000	108,000
C3S1	8,020	1144,000	25,303	2,000	6,800	1,033	0,520	16,000	0,000	0,010	0,020	1,310	0,240	3,000	63,713	0,002	7,780	25,826	14,087	0,580	-1,150	-0,350	25,000	10,000	10,000	86,000
C3S2	7,860	1061,000	25,303	0,000	5,700	1,780	1,740	5,380	0,000	0,013	0,010	1,290	0,950	3,000	51,804	0,002	10,430	22,784	13,270	-0,530	1,210	-0,170	50,000	5,000	10,000	80,000
C3S3	8,480	888,000	25,111	1,000	8,200	1,715	1,460	5,400	0,000	0,009	0,010	0,780	-0,360	3,000	36,356	0,002	13,690	27,578	16,607	0,170	2,070	0,990	60,000	5,000	10,000	90,000
C3S4	8,100	647,000	25,111	4,000	7,500	1,340	1,560	3,800	0,000	0,008	0,010	0,700	-0,620	3,000	16,646	0,003	10,890	28,476	20,095	-1,140	-0,170	0,390	70,000	10,000	10,000	94,000
C3S5	8,120	595,000	23,142	0,000	7,200	0,850	0,980	2,420	0,200	0,008	0,020	0,500	0,610	2,000	3,489	0,007	4,900	37,342	11,718	-0,370	-1,110	2,000	95,000	10,000	10,000	112,000
CA41	7,640	947,000	28,096	30,000	5,600	3,060	0,000	3,060	0,000	0,000	0,110	1,570	-0,840	4,000	117,608	0,001	8,050	34,803	30,432	0,610	-2,680	-1,150	5,000	3,000	2,000	64,000
CA42	7,750	644,000	28,096	6,000	6,700	4,540	1,780	2,760	0,020	0,010	0,030	1,330	0,800	4,000	104,760	0,001	10,840	37,502	33,018	2,390	0,310	0,890	20,000	10,000	10,000	72,000
CA43	8,120	641,000	27,337	0,000	8,800	4,300	0,000	4,300	0,000	0,006	0,040	0,500	-0,670	4,000	83,992	0,002	16,030	40,954	36,565	-1,150	-0,450	-0,470	35,000	5,000	10,000	88,000
CA44	8,200	591,000	27,337	1,000	9,800	3,160	0,660	2,500	0,000	0,003	0,050	0,860	-0,730	3,000	39,931	0,002	16,900	44,897	31,646	-2,300	-1,460	-0,760	45,000	5,000	10,000	90,000
CA45	8,120	550,000	23,863	5,000	8,200	2,890	0,000	2,890	0,270	0,000	0,080	0,590	0,610	1,000	0,730	0,024	4,280	28,356	11,893	1,740	3,430	-1,360	95,000	10,000	10,000	108,000
CA51	7,910	765,000	26,837	8,000	7,500	3,900	0,710	3,190	0,020	0,008	0,010	1,020	0,240	3,000	63,713	0,002	7,780	25,826	14,087	0,580	-1,150	-0,350	25,000	10,000	10,000	86,000
CA52	7,850	774,000	26,837	8,000	7,300	3,340	0,000	3,340	0,000	0,011	0,010	0,850	0,950	3,000	51,804	0,002	10,430	22,784	13,270	-0,530	1,210	-0,170	50,000	5,000	10,000	80,000
CA53	8,090	614,000	26,137	0,000	8,200	2,620	0,000	2,620	0,000	0,012	0,010	0,610	-0,360	3,000	36,356	0,002	13,690	27,578	16,607	0,170	2,070	0,990	60,000	5,000	10,000	90,000
CA54	7,950	503,000	26,137	3,000	8,300	2,910	0,000	2,910	0,310	0,004	0,010	0,520	-0,620	3,000	16,646	0,003	10,890	28,476	20,095	-1,140	-0,170	0,390	70,000	10,000	10,000	94,000
CA55	7,660	446,000	25,178	3,000	7,200	3,000	0,000	3,000	0,100	0,008	0,010	0,360	0,610	2,000	3,489	0,007	4,900	37,342	11,718	-0,370	-1,110	2,000	95,000	10,000	10,000	112,000
CSA1	7,510	746,000	27,480	14,000	5,700	3,450	0,000	3,450	0,110	0,013	0,000	1,530	-0,840	4,000	117,608	0,001	8,050	34,803	30,432	0,610	-2,680	-1,150	5,000	3,000	2,000	64,000
CSA2	7,530	626,000	27,480	88,000	6,500	3,280	0,000	3,280	0,000	0,004	0,030	1,150	0,800	4,000	104,760	0,001	10,840	37,502	33,018	2,390	0,310	0,890	20,000	10,000	10,000	72,000
CSA3	7,660	400,000	28,352	97,000	8,800	3,160	0,000	3,160																		

Anexo 7. Parámetros ambientales y estresores utilizados en el Análisis de Cuadrado Parciales

Estación	Valores reales		valores estandarizados	
	ACPI	PLS	ACPI	PLS
C1A1	-7,2700	-4,8900	0,9776	0,9887
C1A2	-3,5700	-2,6500	0,7183	0,7774
C1A3	-0,7700	-2,0000	0,5221	0,7160
C1A4	0,2800	-1,0100	0,4485	0,6226
C1A5	5,8900	5,1200	0,0554	0,0443
C1S1	-2,1200	-0,0800	0,6167	0,5349
C1S2	-1,5700	-0,1600	0,5781	0,5425
C1S3	0,8500	1,1800	0,4085	0,4160
C1S4	3,1100	1,6500	0,2502	0,3717
C1S5	6,6800	4,2600	0,0000	0,1255
C2A1	-7,0600	-4,2300	0,9629	0,9264
C2A2	-3,2400	-1,9400	0,6952	0,7104
C2A3	-0,8100	-1,7600	0,5249	0,6934
C2A4	-0,0500	-1,0500	0,4716	0,6264
C2A5	5,9400	5,1000	0,0519	0,0462
C2S1	-2,4400	-0,7000	0,6391	0,5934
C2S2	-1,3500	0,3000	0,5627	0,4991
C2S3	0,6800	0,8000	0,4205	0,4519
C2S4	2,8100	1,2900	0,2712	0,4057
C2S5	6,4200	3,9900	0,0182	0,1509
C3A1	-7,4300	-4,4900	0,9888	0,9509
C3A2	-3,6400	-2,3600	0,7232	0,7500
C3A3	-0,6800	-1,7100	0,5158	0,6887
C3A4	0,1400	-0,8600	0,4583	0,6085
C3A5	6,0100	5,5900	0,0470	0,0000
C3S1	-2,7400	-0,9500	0,6601	0,6170
C3S2	-1,7300	0,0300	0,5893	0,5245
C3S3	0,6400	1,0000	0,4233	0,4330
C3S4	2,7400	1,2800	0,2761	0,4066
C3S5	6,3500	3,9200	0,0231	0,1575
C4A1	-7,5900	-5,0100	1,0000	1,0000
C4A2	-3,6400	-2,5000	0,7232	0,7632
C4A3	-0,7900	-1,9900	0,5235	0,7151
C4A4	0,1000	-1,0200	0,4611	0,6236
C4A5	6,0300	5,3700	0,0456	0,0208
C4S1	-2,3800	-0,5000	0,6349	0,5745
C4S2	-1,4500	0,0200	0,5697	0,5255
C4S3	0,7100	0,8200	0,4184	0,4500
C4S4	3,1200	1,4100	0,2495	0,3943
C4S5	5,9100	3,0200	0,0540	0,2425
C5A1	-7,2000	-4,6700	0,9727	0,9679
C5A2	-3,7600	-3,0200	0,7316	0,8123
C5A3	-0,7700	-2,2700	0,5221	0,7415

C5A4	0,0400	-1,2700	0,4653	0,6472
C5A5	5,7900	4,9100	0,0624	0,0642
C5S1	-2,6300	-1,2100	0,6524	0,6415
C5S2	-1,3900	0,2400	0,5655	0,5047
C5S3	0,3400	0,5500	0,4443	0,4755
C5S4	2,5400	0,7900	0,2901	0,4528
C5S5	5,6000	2,6300	0,0757	0,2792
C6A1	-7,0300	-4,4000	0,9608	0,9425
C6A2	-3,6400	-2,5900	0,7232	0,7717
C6A3	-1,2300	-2,5300	0,5543	0,7660
C6A4	-0,1700	-1,4300	0,4800	0,6623
C6A5	5,6100	4,8800	0,0750	0,0670
C6S1	-2,2400	-0,3200	0,6251	0,5575
C6S2	-1,0400	0,6800	0,5410	0,4632
C6S3	0,5600	0,7300	0,4289	0,4585
C6S4	2,7100	1,0400	0,2782	0,4292
C6S5	5,8100	2,9900	0,0610	0,2453

Anexo 8. Métricas empleadas para el análisis de macroinvertebrados

Categoría	N°	Métricas en macroinvertebrados	Respuesta	Filtro 1	Filtro 2	Filtro 3
				r < 0,8	r > 0,4	ED
Riqueza	1	Gastropoda	Decrece			
	2	Coleoptera	Decrece	x		
	3	Díptera	Aumenta	x	x	
	4	Ephemeroptera	Decrece	x		
	5	Trichoptera	Decrece			
	6	ETP	Decrece	x		
	7	Total familias	Decrece			
	8	Total individuos	Aumenta	x	x	
Composición	9	% no insectos (grupos)	Aumenta			
	10	indivi% no insectos	Decrece	x	x	
	11	%Diptera	Aumenta	x		
	12	indivi%Diptera	Aumenta			
	13	%Trichoptera	Decrece	x		
	14	indivi%Trichoptera	Decrece			
	15	%Ephemeroptera	Decrece			
	16	indivi%Ephemeroptera	Decrece			
	17	%coleoptera	Decrece	x	x	x
	18	indivi%coleoptera	Decrece	x	x	
	19	%Chironomidos	Aumenta	x	x	x
	20	indivi%Chironomidos	Aumenta	x		
	21	%Odonata	Decrece	x		
	22	indivi%Odonata	Decrece			
	23	%ETP	Decrece	x		
	24	indivi%ETP	Decrece	x		
	25	%ElmPT	Decrece	x	x	x
	26	%Hydropsichidae de ETP	Aumenta			
	27	Indivi%Hydropsichidae de ETP	Aumenta			
	28	%Hydropsichidae de trichoptera	Aumenta	x		
29	Indivi%Hydropsichidae de trichoptera	Aumenta	x			
30	indivi%Baetidae de Ephemeropter	Aumenta	x			
Grupo funcional	31	%Depredadores	Decrece	x	x	
	32	indivi%Depredadores	Decrece			
	33	taxaDepredadores	Decrece			
	34	%raspadores	Decrece			
	35	indivi%raspadores	Decrece			
	36	Taxa Raspadores	Decrece	x	x	
	37	%tritadores	Decrece	x		
	38	indivi%tritadores	Decrece	x		
	39	Taxa Trituradores	Decrece	x		
	40	%Colectores	Decrece			
	41	indivi%Colectores	Decrece			
	42	Taxa Colectores	Decrece	x	x	
	43	%Filtradores	Aumenta	x		
	44	indivi%Filtradores	Aumenta	x	x	

	45	Taxa Filtradores	Aumenta	x		
Tolerancia	46	Taxa tolerante	Aumenta			
	47	indiv Tolerantes	Aumenta	x		
	48	%Taxon tolerante	Aumenta			
	49	indiv%Tolerantes	Aumenta	x		
	50	Taxa intolerante	Decrece			
	51	indiv Intolerantes	Decrece			
	52	%Taxon Intolerante	Decrece			
	53	indiv%Intolerantes	Decrece	x	x	
	54	BMWP	Decrece	x	x	x
	55	ASTP	Decrece	x	x	x
	56	Relación Taxa Tolera/Intoler	Aumenta			
	57	Relación Indiv Tolera/Intoler	Aumenta	x		
		58	IBF	Aumenta	x	x
Diversidad	59	Shannon	Decrece	x	x	
	60	Hill	Decrece			
	61	Dominancia	Aumenta			
	62	Simpson	Decrece			
	63	Igualdad	Decrece			
	64	Brillouin	Decrece			
	65	Menhinick	Decrece	x		
	66	Margalef	Decrece	x	x	
	67	Equitatividad	Decrece	x		
	68	Fisher	Decrece			
	69	Berger-Parker	Aumenta			
	70	Chao-1	Decrece			

Anexo 9. Métricas empleadas para el análisis de peces

Categoría	N°	Métricas en peces	Respuesta	Filtro	Filtro	Filtro
				1 r < 0,8	2 r > 0,4	3 ED
Diversidad funcional	1	Promedio de la talla	Aumenta	x	x	
	2	Desviación estándar de la talla	Aumenta	x		
	3	Varianza de la Talla	Aumenta	x		
	4	Coefficiente de determinación de la talla	ND			
	5	Valor mínimo de la talla	Aumenta	x		
	6	Valor máximo de la talla	Aumenta	x	x	x
	7	Cuartil uno de la talla	ND			
	8	Cuartil tres de la talla	Aumenta			
	9	Rango de la talla	Aumenta			
	10	Suma de cuadrados de la talla	ND			
	11	Suma de cuadrados corregido por la media de la talla	ND			
	12	Asimetría de la talla	ND			
	13	Kurtosis de la talla	Aumenta	x		
	14	Percentil 95 de la talla	Aumenta			
	15	Origen de la regresión talla/peso	Aumenta	x		
	16	Pendiente de la regresión talla/peso	Aumenta			
	17	Diversidad de tamaños	Decrece	x		
	18	Equitatividad de tamaños	Decrece			
	19	proporción de omnívoros	Aumenta			
	20	proporción de carnívoros	Decrece			
	21	proporción de herbívoros	Decrece			
	22	proporción de detritívoros	Decrece			
Estado de Condición	23	promedio del estado de condición de fulton	Decrece	x		
	24	Desviación estándar del estado de condición de fulton	ND			
	25	varianza del estado de condición de fulton	Aumenta			
	26	Coefficiente de variación del estado de condición de fulton	Aumenta			
	27	Mínimo del estado de condición de fulton	Decrece	x	x	
	28	Máximo del estado de condición de fulton	ND			
	29	Cuartil uno del estado de condición de fulton	Decrece			
	30	Cuartil tres del estado de condición de fulton	Aumenta			
	31	Suma de cuadrados del estado de condición de fulton	Decrece			
	32	Suma de cuadrados corregido por la media del estado de condición de fulton	Aumenta	x	x	
	33	Asimetría del estado de condición de fulton	ND			
	34	Kurtosis del estado de condición de fulton	Decrece	x		
	35	Percentil 95 del estado de condición de fulton	Aumenta	x	x	x
	36	Promedio del estado de condición global	Decrece	x		
	37	Desviación estándar del estado de condición global	Decrece	x		
	38	varianza del estado de condición de fulton	Decrece			
	39	Coefficiente de variación del estado de condición global	Decrece			
	40	Mínimo del estado de condición global	Decrece	x	x	x
	41	Máximo del estado de condición global	Decrece	x		
	42	Cuartil uno del estado de condición global	Decrece	x	x	
	43	Cuartil tres del estado de condición global	Decrece			
	44	Desviación estándar del estado de condición global	Decrece	x		
	45	Suma de cuadrados del estado de condición global	Decrece			
	46	Suma de cuadrados corregido por la media del estado de condición global	Decrece	x		
	47	Asimetría del estado de condición global	Decrece			
	48	Kurtosis del estado de condición global	ND			

	49	Percentil 95 del estado de condición global	Decrece	x	
	50	Número total de especies	Aumenta	x	
	51	Número total de individuos	Decrece	x	
	52	Número de especies cichlidae	Decrece		
	53	Número de especies no nativas	Aumenta		
Diversidad de especies	54	Dominancia	Aumenta		
	55	Simpson	Decrece		
	56	Shannon	Decrece	x	x
	57	Igualdad de Shannon	Decrece	x	
	58	Brillouin	Decrece		
	59	Menhinick	Decrece	x	x
	60	Margalef	Decrece		

Anexo 10. Análisis y propuesta de sensibilidad para macroinvertebrados

Orden	Familia	BMWP	BMWPIber	BMWPCol	ABI	Tolerancia para este estudio	Bibliografía de referencia para valoración de la tolerancia
Mesogastropoda	Ampullariidae			9		9	
Basommatophora	Ancylidae	6	6	6	6	6	
Decapoda	Atyidae					6	Muñoz-Riveaux et al., 2003; Alvarez, 2005; Gutierrez & Ramírez, 2016
Ephemeroptera	Baetidae	4	4	7	4	4	
Hemiptera	Belostomatidae			5	4	4	
Ephemeroptera	Caenidae	7	3	7		7	
Odonata	Calopterygidae		8	7	8	8	
Diptera	Ceratopogonidae		4	3	4	4	
Diptera	Chironomidae	2	2	2	2	2	
Coleoptera	Chrysomelidae	5	4	4		4	
Odonata	Coenagrionidae	6	6	7	6	6	
Veneroida	Corbiculidae*					3	Gutierrez & Ramírez, 2016
Megaloptera	Corydalidae			6		6	
Diptera	Culicidae		2	2	2	2	
Diptera	Dolichopodidae		4	4	4	4	
Coleoptera	Elmidae	5	5	6	5	5	
Diptera	Empididae		4	4	4	4	
Hemiptera	Gerridae		3	8	5	5	
Trichoptera	Glossosomatidae		8	7	7	7	
Odonata	Gomphidae	8	8	10	8	8	
				3	3	3	
Acari	Hydracarina		4		4	4	
Coleoptera	Hydraenidae		5	4	5	5	
Mesogastropoda	Hydrobiidae	3	3	8	3	3	
Trichoptera	Hydrobiosidae			9	8	8	
Hemiptera	Hydrometridae		3	4		4	
Coleoptera	Hydrophilidae	5	3	3	3	3	
Trichoptera	Hydropsychidae		5	7	5	5	
Trichoptera	Hydroptilidae	6	6	7	6	6	
Trichoptera	Leptoceridae	10	10	8	8	8	
Ephemeroptera	Leptoheptidae			7	7	7	
Ephemeroptera	Leptophlebiidae**	10	10	9	10	7	
Odonata	Libellulidae	8	8	6	6	6	
Basommatophora	Lymnaeidae	3	3	4	3	3	
Odonata	Megapodagrionidae			6		6	
Hemiptera	Mesoveliidae*			5		5	Gutierrez & Ramírez, 2016
Hemiptera	Naucoridae	5	3	7	5	5	
Oligochaeta		1	1	1	1	1	
			3		3	3	
Decapoda	Palaemonidae*			8		6	Sánchez, 2005; Gutierrez & Ramírez, 2016
Plecoptera	Perlidae	10	10	10	10	10	
Trichoptera	Philopotamidae	8	8	9	8	8	
Basommatophora	Physidae	3	3	3	3	3	
Basommatophora	Planorbidae	3	3	5	3	3	
Odonata	Platystictidae*					9	Álvarez, 2005
Trichoptera	Polycentropodidae	7	7	9	8	8	

Coleoptera	Psephenidae*			10	5	8	Gutierrez & Ramírez, 2016
Decapoda	Pseudothelphusidae*			8		8	
Diptera	Psychodidae	4		7	3	3	
Coleoptera	Ptilodactylidae*			10	5	8	Gutierrez & Ramírez, 2016
Lepidoptera	Pyralidae			4	4	4	
Coleoptera	Scirtidae	5	3	7	5	5	
Megaloptera	Sialidae	4	4	6		6	
Diptera	Simuliidae	5	5	8	5	5	
Veneroida	Sphaeriidae	3	3		3	3	
Coleoptera	Staphylinidae*			6	3	6	
Diptera	Stratiomyidae		4	4	4	4	
Diptera	Tabanidae		4	5	4	4	
Mesogastropoda	Thiaridae			5		5	
Diptera	Tipulidae	5	5	3	5	5	
Decapoda	Trichodactylidae*					8	Álvarez, 2005
		5	5			5	
Hemiptera	Veliidae	5	3	5	5	5	
Trichoptera	Xiphocentronidae			9	8	8	

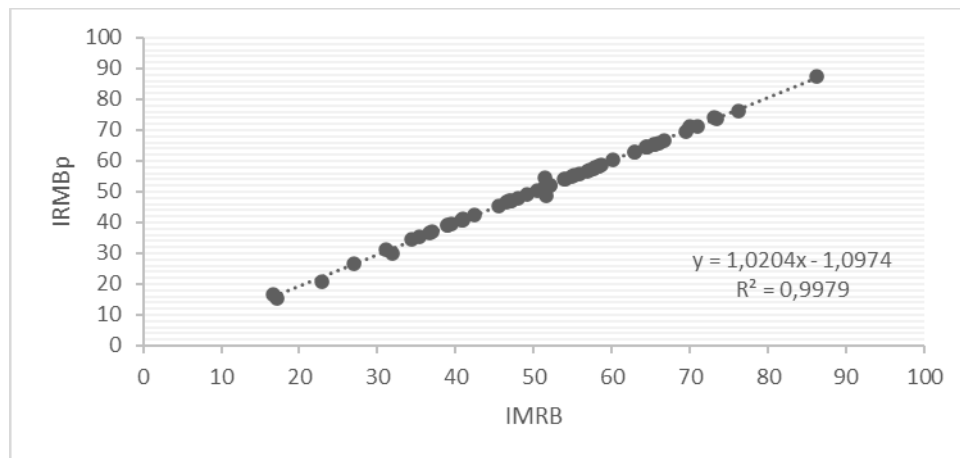
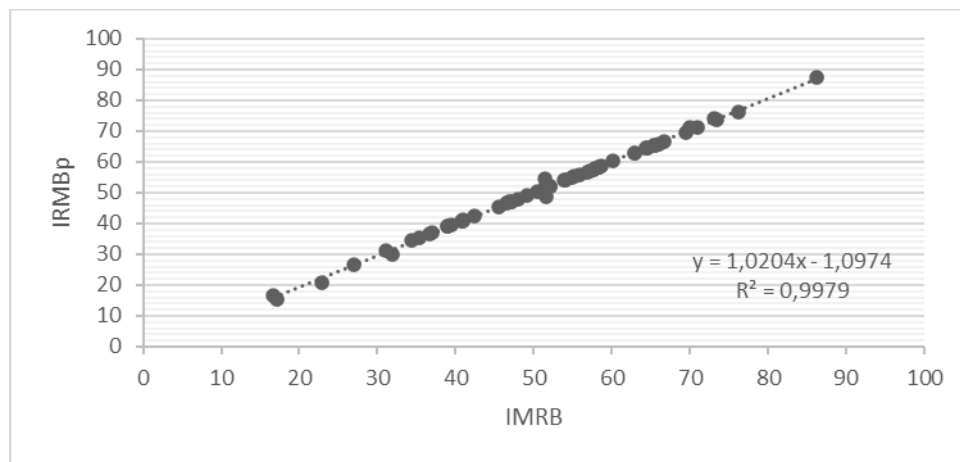
*Se asume información de fuentes cuando tiene relación con datos de las abundancias y presencia en la zonas de estudio

** Se asume por su gran abundancia y presencia a lo largo de todo el cauce y de todos las Estaciones

Anexo 11. Resultados arrojados en la autovalidación de los valores del IMRB

Estación	Validación simple				Validación múltiple			
	IMRB _m	Calidad _m	IMRB _p	Calidad _p	IMRB _m	Calidad _m	IMRB _p	Calidad _p
C1A1	39,0179	Mala	39,01794	Mala	39,0179	Mala	37,831041	Mala
C2A1	34,4498	Mala	34,44979	Mala	34,4498	Mala	33,909602	Mala
C3A1	40,8020	Mala	40,802	Mala	40,8020	Mala	39,812523	Mala
C4A1	31,1636	Mala	31,16363	Mala	31,1636	Mala	30,035527	Mala
C5A1	17,0682	Pésima	15,43358	Pésima	17,0682	Pésima	15,43358	Pésima
C6A1	35,3967	Mala	35,39673	Mala	35,3967	Mala	34,522412	Mala
C1A2	22,9568	Mala	20,66774	Pésima	22,9568	Mala	15,173905	Pésima
C2A2	31,9466	Mala	30,16088	Mala	31,9466	Mala	26,240355	Mala
C3A2	38,9821	Mala	38,98212	Mala	38,9821	Mala	33,733988	Mala
C4A2	27,0078	Mala	26,67986	Mala	27,0078	Mala	22,122256	Mala
C5A2	16,6847	Pésima	16,68467	Pésima	16,6847	Pésima	8,841241	Pésima
C6A2	36,7458	Mala	36,7458	Mala	36,7458	Mala	31,815856	Mala
C1A3	39,4857	Mala	39,4857	Mala	39,4857	Mala	39,485698	Mala
C2A3	52,1370	Moderada	52,13696	Moderada	52,1370	Moderada	52,136957	Moderada
C3A3	58,4065	Moderada	58,4065	Moderada	58,4065	Moderada	58,406505	Moderada
C4A3	42,4733	Moderada	42,47334	Moderada	42,4733	Moderada	42,47334	Moderada
C5A3	37,0136	Mala	37,01357	Mala	37,0136	Mala	37,013571	Mala
C6A3	41,0092	Mala	41,00921	Mala	41,0092	Mala	41,009214	Mala
C1A4	55,9040	Moderada	55,90402	Moderada	55,9040	Moderada	54,909574	Moderada
C2A4	55,2222	Moderada	55,22218	Moderada	55,2222	Moderada	54,151414	Moderada
C3A4	64,4587	Buena	64,45871	Buena	64,4587	Buena	63,221854	Buena
C4A4	51,4373	Moderada	51,43733	Moderada	51,4373	Moderada	49,523259	Moderada
C5A4	46,5932	Moderada	46,59316	Moderada	46,5932	Moderada	45,105259	Moderada
C6A4	51,5262	Moderada	48,54057	Moderada	51,5262	Moderada	48,540565	Moderada
C1A5	57,7734	Moderada	57,77343	Moderada	57,7734	Moderada	59,723394	Moderada
C2A5	58,4057	Moderada	58,40567	Moderada	58,4057	Moderada	59,978575	Moderada
C3A5	86,1739	Muy buena	87,31027	Muy buena	86,1739	Muy buena	88,869696	Muy buena
C4A5	76,2503	Muy buena	76,25026	Muy buena	76,2503	Muy buena	78,925807	Muy buena
C5A5	69,4307	Buena	69,43067	Buena	69,4307	Buena	71,480878	Buena
C6A5	69,9892	Buena	71,07335	Buena	69,9892	Buena	72,708262	Buena
C1S1	54,0210	Moderada	54,02103	Moderada	54,0210	Moderada	56,018393	Moderada
C2S1	48,0068	Moderada	48,00676	Moderada	48,0068	Moderada	49,540678	Moderada
C3S1	47,0363	Moderada	47,03631	Moderada	47,0363	Moderada	49,097433	Moderada
C4S1	45,5775	Moderada	45,5775	Moderada	45,5775	Moderada	47,009972	Moderada
C5S1	51,3828	Moderada	54,45365	Moderada	51,3828	Moderada	54,453647	Moderada
C6S1	52,1470	Moderada	52,14698	Moderada	52,1470	Moderada	54,270468	Moderada
C1S2	58,7051	Moderada	58,70506	Moderada	58,7051	Moderada	58,705058	Moderada
C2S2	53,9546	Moderada	53,95456	Moderada	53,9546	Moderada	53,954557	Moderada
C3S2	65,5400	Buena	65,53998	Buena	65,5400	Buena	65,539985	Buena
C4S2	57,1973	Moderada	57,1973	Moderada	57,1973	Moderada	57,197304	Moderada
C5S2	40,9371	Mala	40,93714	Mala	40,9371	Mala	40,937135	Mala
C6S2	62,9753	Moderada	62,97529	Moderada	62,9753	Moderada	62,975287	Moderada
C1S3	47,1189	Moderada	47,11891	Moderada	47,1189	Moderada	47,118914	Moderada
C2S3	64,4946	Buena	64,49464	Buena	64,4946	Buena	64,494637	Buena
C3S3	60,2212	Moderada	60,22124	Moderada	60,2212	Moderada	60,221239	Moderada
C4S3	56,8330	Moderada	56,83302	Moderada	56,8330	Moderada	56,833022	Moderada
C5S3	46,8451	Moderada	46,8451	Moderada	46,8451	Moderada	46,845102	Moderada
C6S3	50,3748	Moderada	50,3748	Moderada	50,3748	Moderada	50,374804	Moderada
C1S4	49,0776	Moderada	49,07756	Moderada	49,0776	Moderada	49,077562	Moderada
C2S4	51,9184	Moderada	51,91844	Moderada	51,9184	Moderada	51,918438	Moderada
C3S4	65,9710	Buena	65,97103	Buena	65,9710	Buena	65,971034	Buena

C4S4	62,8794	Moderada	62,87935	Moderada	62,8794	Moderada	62,879345	Moderada
C5S4	54,8219	Moderada	54,82192	Moderada	54,8219	Moderada	54,821923	Moderada
C6S4	64,4416	Buena	64,44164	Buena	64,4416	Buena	64,441636	Buena
C1S5	57,6630	Moderada	57,66298	Moderada	57,6630	Moderada	58,155543	Moderada
C2S5	71,0521	Buena	71,05214	Buena	71,0521	Buena	71,82538	Buena
C3S5	73,0443	Buena	73,99919	Muy buena	73,0443	Buena	74,110605	Buena
C4S5	66,6542	Buena	66,65419	Buena	66,6542	Buena	67,415304	Buena
C5S5	73,4306	Muy buena	73,83966	Muy buena	73,4306	Muy buena	74,264729	Buena
C6S5	65,3521	Buena	65,35205	Buena	65,3521	Buena	65,937265	Buena
Muy buena	3			4			3	2
Buena	11			10			11	12
Moderada	30			30			30	30
Mala	14			13			14	13
Pésima	2			3			2	3



DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo ha permitido conseguir información sobre una región muy poco explorada, donde el conocimiento ha sido escaso y muy difuso. Además, donde existen ríos que al ser pequeños y formar parte de circunscripciones administrativas secundarias o rurales, no han sido tomadas en cuenta en planes de manejo y gestión individual; sin embargo, presentan características especiales ya que, por su dinámica geomorfológica e hidrológica, constituyen refugio para poblaciones acuáticas únicas en la región neotropical y particularmente del Chocó ecuatoriano.

Levantar información sobre la biodiversidad, en términos generales, es aún una prioridad para esta región, donde aún se siguen describiendo nuevas especies para la ciencia. Mucho menos se ha hecho para entender la dinámica ambiental que envuelve a estos ecosistemas; esta investigación aporta conocimiento relativo a la biodiversidad de peces y macroinvertebrados en ríos pequeños, pero con dinámicas complejas.

El cambio del ensamblaje de peces en la cuenca del río Atacames, con la extinción local de una especie nativa y el apareamiento de una segunda especie introducida; obviamente generará cambios en la dinámica ecosistémica. La especie extinta presentaba patrones de distribución general y abundante a lo largo de todo el cauce, tenía hábitos omnívoros, predominantemente pelágica y realizaba migraciones temporales, tal vez de tipo reproductivo (no conformado ni en el estudio original ni en bibliografía sobre la misma especie en otras zonas); sin embargo, las especies introducidas se caracterizan por presentar patrones de comportamiento biológico diferentes.

Resulta comprensible concebir que originalmente, la especie introducida (*P. gillii*), debió encontrarse en bajas densidades, por lo que una asociación heteroespecífica con la especie nativa (*P. fría*), pudo haber mejorado sus condiciones de supervivencia (Stephen y Sutherland, 1999), pero en la actualidad ha logrado estabilidad poblacional y amplitud espacial en su distribución. En este estudio se ha evidenciado una modificación en el crecimiento y la madurez de la población de *P. fría* del río Atacames (donde esta presenta la especie introducida *P. gillii*), porque presenta una mayor tasa de crecimiento inicial, pero también una madurez más temprana, por lo que ha detiene el crecimiento; al contrario de los que sucede con la misma especie del río Súa (donde aún está ausente *P. gillii*), que tiene una menor tasa de crecimiento primario, por lo que demora más en su

madurez, y por lo tanto también logra alcanzar un mayor crecimiento. Es muy interesante descubrir que la edad de madurez calculada para la especie introducida (*P. gillii*) es similar a la de *P. fria* del río Atacames, pero en ambos casos es menor a la edad de madurez que alcanza la misma *P. fria* pero en el río Súa.

Si el crecimiento de los peces está directamente relacionado con la masa de la población, que es controlada por la reproducción e influenciado por el suministro de alimento (Nikolski, 1969), donde la mayor cantidad de proteína alimentaria se convierte en crecimiento con el consecuente aumento de la longitud antes de la madurez, y donde al final el alimento se utilizará para el aumento del peso y para las reservas en la migración reproductiva o el desarrollo de las gónadas (Gomiero, Carmassi, y Braga, 2007); entonces, las tasas de crecimiento variarán proporcionalmente con las condiciones ambientales, la disponibilidad de alimento, y factores que afectan su utilización, como la competencia interespecífica, que se evidencia en el río Atacames, sobre todo si se contratan estos factores entre las poblaciones de *P. fria* en este río y las del Súa, donde no existe la especie invasora.

Otra especie introducida es la tilapia, que también pueden afectar la producción primaria en un ecosistema (Simon y Townsend, 2003); incluso se ha probado que pueden producir bioturbación debido a la excreción, afectando el acceso a la luz y la disponibilidad de nutrientes para otros organismos (Simon y Townsend, 2003). Es evidente, entonces, que estos ríos ya evidencian cambios en el ensamblaje y la estructura de las comunidades de peces.

Por otro lado, El patrón de cambio morfológico más interesante que se encontró en los peces de este estudio, fue el que se detectó entre poblaciones habitando las partes bajas y altas de las dos cuencas. En las tres especies analizadas y en ambos ríos, las poblaciones muestreadas en la zona baja de la cuenca tuvieron el cuerpo más profundo que las que habitan la zona alta. Este tipo de cambio en la forma del cuerpo ha sido reportado previamente en otras especies (Sidlauskas et al., 2006; Aguirre et al., 2019); sin embargo, en todos los ríos en que se han encontrado estas variaciones han sido con tramos de altitud que varía de los 500 a 1000 m., mientras que en los ríos de este estudio los cambios han sido detectados altitudes de entre 5 y 130 m.

En general, las partes bajas de los ríos suelen tener una mayor diversidad de hábitats, con aguas lentas o quietas, el agua suele ser más caliente, los peces ictiófagos son más

abundantes y los nutrientes se acumulan; por el contrario, en las partes altas los ríos, que son lugares más angostos, con rocas entre las cuales fluye el agua con mayor velocidad, la temperatura suele ser más baja, los peces ictiófagos son menos abundantes o están ausentes y los nutrientes son más escasos (Vannote et al., 1980; Winemiller et al., 2008), por lo que también es frecuente encontrar organismos con un cuerpo más hidrodinámico, un patrón que precisamente fue detectado en este estudio, al disminuir la profundidad del cuerpo, como un fenómeno que podría estar asociado a una eficiencia energética en la natación (Langerhans y Reznick, 2010).

Entender cómo responden las comunidades ecológicas a entornos heterogéneos es clave para identificar los principales factores que controlan la estructura de la comunidad y la coexistencia de las especies (Smith & Powell, 1971). La estructura en red de estos pequeños ríos favorece la dispersión de los peces y da forma a una estructura local de ensamblajes de peces, pero con solo sutiles alteraciones en las distribuciones del tamaño corporal. Los procesos de dispersión también son importantes para entender la riqueza y abundancia de especies de peces en una extensión espacial relativamente pequeña o en un único sistema de drenaje como el de este estudio, en comparación con la mayoría de estudios hechos en grandes extensiones (Carvajal-Quintero et al., 2015; Benejam et al., 2018).

Las variables del paisaje tuvieron los mayores efectos sobre las métricas de diversidad de peces (tanto las del tamaño corporal como las taxonomicas), lo que a su vez podría indicar su importancia para entender los patrones de diversidad de peces de otras regiones neotropicales. En particular, encontramos también una disminución de la riqueza de especies de peces de aguas abajo a aguas arriba, como se ha observado para otros grupos de animales y ecosistemas (Rahbek, 1995). Igualmente, la disminución de la diversidad de tamaños hacia aguas arriba sugiere que los ensamblajes de peces en esas zonas pueden estar compuestos por especies de pequeño tamaño corporal (por ejemplo, *Eretmobrycon ecuadorensis*, *Rhoadsia minor* y *Pseudopoecilia fria*), un patrón similar reportado en otros estudios, pero de igual manera para grandes diferencias altitudinales (Tobes et al., 2016; Benejam et al., 2018).

Sugerimos que el tamaño del río, como estimación aproximada de la complejidad del hábitat, podría en parte explicar también las diferencias de diversidad de especies y tamaños (Gorman y Karr 1978; Whittaker et al., 2001); sumado a la influencia humana

(aquí cuantificadas por la presión acumulada de la presencia de asentamientos humanos), que mostraron un efecto negativo consistente en las métricas de tamaño corporal de los peces y de diversidad de especies, con menos especies y menos diversidad de tamaños en los sitios alterados por el hombre.

Al mismo tiempo, en este estudio, las abundancias y distribución de los rasgos funcionales en la comunidad de macroinvertebrados fueron similar en ambos ríos, lo que sugiere que las variaciones ambientales entre los dos ríos, naturales o antrópicas, no fueron suficientes para reflejarse en la composición de la comunidad o en la diversidad funcional. Pero es claro que el régimen de los caudales puede impulsar fluctuaciones intra e interanuales de las condiciones ambientales (Arantes et al., 2019), lo cual hace que la disponibilidad y calidad de los hábitats ejerzan influencia en los patrones de la biodiversidad (Palmer y Ruhi, 2019), es decir que, de manera secuencial, los patrones de distribución de las especies cambian con los regímenes hidrológicos (Winegardner et al., 2017; Legendre y Condit, 2019).

Por lo que en este estudio se destaca es un claro patrón diferencial en el cambio de la estación seca a la lluviosa, de noviembre a enero, con una disminución general de la abundancia en casi todos los grupos de macroinvertebrados, excepto en el de los moluscos donde por el contrario aumentó. Este mismo patrón estacional se confirma con la materia orgánica donde también la diferencia está marcada por la temporalidad. Tomanova et al. (2006) observaron que prácticamente todos los macroinvertebrados se alimentaban de detritus finos y subrayaban la importancia de este recurso alimenticio en los cursos de agua neotropicales; lo que coincide con este estudio donde las estrategias de alimentación dominantes fueron la recolección de materia orgánica, raspadores y depredadores.

Utilizando gran parte de la información generada en la identificación de los diferentes elementos físicos, químicos y biológicos de estas cuencas; así como, la identificación de bioindicadores que permitan identificar cambios en un gradiente de deterioro ambiental en los ríos Atacames y Súa, se ha construido una herramienta de evaluación del estado ecológico.

Con miras a la propuesta del indicador de la calidad ambiental para ríos bajos del noroccidente ecuatoriano, se ha optado por resumir información ecológica compleja basada en múltiples variables (Oliveira et al., 2011), pero utilizando diversas métricas en conjunto tanto de la comunidad de peces como de macroinvertebrados. Lo cual es una

fortaleza, ya que, si solo se empleara una métrica o un solo grupo de organismos, al existir especies que realizan funciones similares, podría existir redundancia funcional, y por lo tanto podría también expresarse un amortiguamiento en los ensamblajes contra las perturbaciones (Mouillot et al., 2014). Por lo tanto, la pérdida de una especie determinada puede tener efecto no significativo en el funcionamiento del ecosistema (Ricotta et al., 2016); además, una baja intensidad de las perturbaciones puede también disminuir la abundancia de especies sensibles, con funciones vulnerables y únicas, sin modificar la composición general del conjunto ni afectar a la riqueza total de especies (Leitão et al., 2018). Se espera entonces que, al haber considerado diferentes rasgos de las comunidades acuáticas, como las historias de vida y las fisiologías de las especies, respondan de forma adecuada y predecible a los cambios ambientales causados por un uso de la tierra variado (Dolédec et al., 2011).

La validación realizada en este estudio muestra que el IMRB es robusto, al menos en el contexto de los ríos Súa y Atacames, lo cual no permite saber cómo se comportaría, esta herramienta, a la hora de evaluar el estado ecológico de localidades situadas fuera de estas cuencas; por lo que se recomienda realizar nuevos estudios en otros ríos de la región que permitan validar su uso en otros contextos.

CONCLUSIONES GENERALES

Determinar los cambios que presenta el ensamblaje y la estructura funcional de los peces y macroinvertebrados a lo largo del gradiente longitudinal en los ríos Atacames y Súa.

Del año 2012 al 2017, en el río Atacames, se evidencia un cambio en la diversidad ictiológica donde, se extingue localmente una especie (*Astyanax ruberrinus*) y se establece la presencia de dos especies invasoras (*Oreochromis niloticus* y *Poecilia gillii*); así mismo, se identifica un cambio en el ensamblaje de la comunidad, del primero al segundo periodo de análisis, en que las abundancias relativas y la distribución a lo largo del cauce cambian, donde las especies introducidas destacan en la zona baja y media del río, y especies nativas, como *Pseudopoecilia fría* se ha segregado hacia la zona alta del río y ha favorecido el aumento en la abundancia de especies como *Rhoadsia minor* de hábitos herbívoros.

El tamaño y caudal de un tramo del río, como estimación aproximada de la complejidad del hábitat, podría determinar las diferencias de diversidad de especies y tamaños de peces; así, los lugares más grandes río abajo tienen hábitats más grandes y, por tanto, una mayor riqueza de especies e individuos de mayor tamaño corporal que requieren mayores preferencias de nicho que las zonas río arriba; además, los tramos medio y superior pueden servir de refugio para pequeñas especies de peces no piscívoros con rangos de tamaño estrechos que evitan la depredación de los peces piscívoros en los tramos inferiores.

Existe una marcada temporalidad, evidenciada en el periodo de transición entre la época seca y la lluviosa (noviembre a enero), que se manifiesta en una significativa disminución de materia orgánica y en abundancia de macroinvertebrados bentónicos; sin embargo, no se manifiesta una marcada diferencia a lo largo del gradiente longitudinal; solo en uno de los cauces (Atacames), se manifestó con una mayor abundancia de macroinvertebrados hacia la parte media-alta y alta del lecho del río.

Un grupo de siete familias (Leptohyphidae, Baetidae, Hydropsychidae, Elmidae, Chironomidae, Leptophlebiidae y Thiaridae), que representaron el 86% de los individuos recolectados, mostraron una reducción en el número de individuos entre noviembre y enero; por el contrario, el número de moluscos aumentó entre cuatro y siete veces en

ambos ríos para enero; sin embargo, los recolectores de fondo y filtradores dominaron la comunidad bentónica en ambos ríos en la época seca; mientras que, en la lluviosa, el porcentaje de depredadores disminuyó y el porcentaje de raspadores aumentó significativamente en ambos ríos. Otros grupos funcionales no mostraron diferencias temporales significativas, así como tampoco mostraron diferencias significativas en el gradiente.

Identificar los bioindicadores que señalan un cambio en la integridad biótica para establecer el gradiente de deterioro ambiental en los ríos Atacames y Súa, del occidente ecuatoriano.

La coexistencia forzada de dos especies cercanas, una introducida (*P. gillii*) y la otra nativa (*P. fría*), ha evidenciado cambios en la especie local, tanto en su crecimiento, madurez y morfología. La especie nativa registra una mayor tasa de crecimiento inicial, lo que le produce una madurez más temprana, y como consecuencia un crecimiento menor; además, manifiesta un desplazamiento posterior de la aleta pectoral, que posiblemente esté relacionada con una mayor maniobrabilidad y capacidad de saltos en la huida y conquista de nuevos hábitats.

Se evidencia un patrón morfológico que, más allá de tratarse de ríos pequeños, el alto del cuerpo en los peces es más profundo en la comunidad de zonas bajas del río con respecto al alto del cuerpo, de las mismas especies, en las zonas altas del mismo río; lo que permitiría a las poblaciones de zona alta tener un cuerpo más hidrodinámico en lugares con mayor flujo y fuerza del agua.

El uso de bioindicadores con valores múltiples (diversidad-equitatividad de especies y tamaños) proporcionan información complementaria para entender los efectos de los gradientes ambientales; sin embargo, las medidas basadas en la taxonomía explican una mayor variación que las métricas basadas en el tamaño.

La influencia humana (aquí cuantificadas por la presión acumulada de la presencia industrial, agrícola y de presas) mostraron un efecto negativo consistente en las métricas de tamaño corporal de los peces y de diversidad de especies, con menos especies y menos diversidad de tamaños en los sitios alterados por el hombre.

Diseñar una herramienta de evaluación del estado ecológico mediante la valoración de bioindicadores, aplicable a los ríos bajos del occidente ecuatoriano.

El uso conjunto de variables cuantitativas, tanto de peces como de macroinvertebrados bentónicos, mostró ocho métricas (tres de peces y cinco de macroinvertebrados), como las de mayor sensibilidad a la presencia de perturbaciones; por lo tanto, eficientes en el uso de una herramienta para el análisis de calidad ecológica, como índice multimétrico para ríos bajos de noroccidente ecuatoriano (IMRB), en el contexto de los ríos Súa y Atacames, donde mostró un alto valor de eficiencia discriminativa entre los estados de referencia y los estados impactados.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, W.E. 2009. Microgeographical diversification of threespine stickleback: body shape-habitat correlations in a small, ecologically diverse Alaskan drainage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 139-151.
- Aguirre, W.E., Navarrete, R., Malato, G., Calle, P., Loh, M.K., Vital, W.F., ... y Granda, J.C. 2016. Body Shape variation and population genetic structure of *Rhoadsia altipinna* (Characidae: Rhoadsiinae) in Southwestern Ecuador. *Copeia*, 104, 554-569.
- Aguirre, W.E., y Bell, M.A. 2012. Twenty years of body shape evolution in a threespine stickleback population adapting to a lake environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 817-831.
- Aguirre, W.E., y Bell, M.A. 2012. Twenty years of body shape evolution in a threespine stickleback population adapting to a lake environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 817-831.
- Aguirre, W.E., Young, A., Navarrete-Amaya, R., Valdiviezo-Rivera, J., Jiménez-Prado, P., Cucalón-Tamayo, R., ...y Shervette, V. 2019. Vertebral number covaries with body form and elevation along the Western Slopes of the Ecuadorian Andes in the Neotropical fish genus *Rhoadsia* (Teleostei: Characidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 126, 706-720
- Allan, J.D. and M.M. Castillo. 2007. *Stream ecology: structure and function of running waters*. 2nd edition. Chapman and Hall, New York, N.Y.
- Arantes, C., Winemiller, K., Petrere, M., y Freitas, C., 2019. Spatial variation in aquatic food webs in the Amazon River floodplain. *Freshwater Sci.* 38, 213–228.
- Barlow, J., Franca, F., Gardner, T.A., Hicks, C.C., Lennox, G.D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E.P., Ferreira, J., Guenard, B., Gontijo Leal, C., Isaac, V., Lees, A.C., Parr, C.L., Wilson, S.K., Young, P.J., y Graham, N.A.J., 2018. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature* 559, 517–526. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GO, Swartz B, Quental TB. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*. 471:51-57. Doi: <https://doi.org/10.1038/nature09678>.

- Bellard C, Cassey P, y Blackburn TM. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol Lett.* 12:20150623. Doi: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>.
- Benejam, L., I. Tobes, S. Brucet y R. Miranda. 2018. Size spectra and other size-related variables of river fish communities: systematic changes along the altitudinal gradient on pristine Andean streams. *Ecological Indicators* 90: 366–378.
- Benson, L. J., y R. G. Pearson. 2020. Dynamics of organic material and invertebrates in a tropical headwater stream. *Hydrobiologia* 847:121–136. doi: 10.1007/s10750-019-04076-1.
- Blomberg, S., Garland T., y Ives, A. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.
- Bolnick, D.I., Snowberg, L., Patenia, C., Lau, O.L., Stutz, W.E. y Ingram, T. 2009. Habitat choice contributes to adaptive divergence between lake and stream populations of threespine stickleback. *Evolution*, 63, 2004-2016.
- Brown, J. H., F. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage y G. B. West, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789
- Camacho-Cervantes, M., García, C., Ojanguren, A. F., y Magurran, A. E. 2014. Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science*, 1(3). DOI: 10.1098/rsos.140101.
- Cardinale BJ, Gonzalez A, Allington GR y Loreau M. 2007. Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. *Biol Conser.* 219:175-183. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.021>.
- Carvajal-Quintero, J. D., F. Escobar, F. Alvarado, F. A. Villa-Navarro, Ú. Jaramillo-Villa y J. A. Maldonado-Ocampo. 2015. Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution* 5: 2608–2620.
- Chiarucci A, Bacaro G, Scheiner SM. 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 366:2426-2437. Doi: <http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0065>.
- Courtenay, W. R., y Meffe, G. K. 1989. Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. In G. K. Meffe & F. F. Snelson (Eds.), *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)* (pp. 319-331). New Jersey: Prentice Hall.

- Cruz, B. B., L. E. Miranda y M. Cetra. 2013. Links between riparian landcover, instream environment and fish assemblages in headwater streams of south-eastern Brazil. *Ecology of Freshwater Fisheries* 22: 607–616.
- De la Barra, E., Zubieta, J., Aguilera, G., Maldonado, M., Pouilly, M., y Oberdorff, T. 2016. ¿Qué factores determinan la distribución altitudinal de los peces de ríos tropicales andinos? *Revista de Biología Tropical*, 64, 157-176
- Deacon A, Magurran AE. 2016. How behaviour contributes to the success of an invasive Poeciliid Fish: The Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*) as a model species. In: Weis, J. S. y Sol, D. (eds) *Biological invasions and animal behavior*. Cambridge: University Press; p.266-290. Doi: <https://doi.org/10.1017/CBO9781139939492.016>.
- Debels, P., Figueroa, R., Urrutia, R., Barra, R., Niell, X., 2005. Evaluation of water quality in the Chillán river (Central Chile) using physicochemical parameters and a modified water quality index. *Environ. Monit. Assess.* 110, 301–322. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-8064-1>.
- Dellamatrice P. y R. Monteiro. 2014. Principais aspectos da poluição de rios brasileiros por pesticidas. *Rev. bras. eng. agríc. ambient.* vol.18 no.12 Campina Grande dez. P 1296-1301.
- Dodson, C. H., y Gentry, A.H. 1991. Biological Extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78, 273-295.
- Dodson, C.H., y Gentry, A.H. 1978. Flora of the Rio Palenque Science Center, Selbyana. *The Journal of the Marie Selby Botanical Gardens*, 4, 1-628.
- Dolédec, S., Phillips, N., Townsend, C., 2011. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale, trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshw. Biol.* 56, 1670–1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02597.x>.
- Doretto, A., E. Piano, y C. E. Larson. 2020. The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77:1853–1864. doi: 10.1139/cjfas-2020-0039.
- Dutta, S. M., Mustafi, S. B., Raha, S., & Chakraborty, S. K. 2018. Biomonitoring role of some cellular markers during heat stress-induced changes in highly representative

fresh water mollusc, *Bellamyia bengalensis*: Implication in climate change and biological adaptation. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 157, 482–490. doi:10.1016/j.ecoenv.2018.04.001.

Eigenmann, C.H. 1921. The nature and origin of the fishes of the Pacific slope of Ecuador, Peru and Chili. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 51, 503-523.

Everaert, G., De Neve, J., Boets, P., Dominguez-Granda, L., Mereta, S.T., Ambelu, A., Hoang, T.H., Goethals, P.L., y Thas, O., 2014. Comparison of the abiotic preferences of macroinvertebrates 477 in tropical river basins. *PLoS ONE* 9(10). doi: 10.1371/journal.pone.0108898.

Folke, C., S. R. Carpenter, B. H. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. H. Gunderson, and C. S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:557-581.

Gharred, T., Mannai, R., Belgacem, M., y Jebeli J. 2020. Incidence of morphometry variation, growth alteration, and reproduction performance of the annular sea bream (*Diplodus annularis*) as effective tools to assess marine contamination: how useful is a multi-biotimarkers approach? *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 4075-4088.

Gillooly, J., J. Brown, G. West, V. Savage y E. Charnov, 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248–2251.

Gomiero, L. M., Carmassi, A. L., y Braga, F. M. S. 2007. Crescimento e mortalidade de *Brycon opalinus* (Characiformes, Characidae) no Parque Estadual da Serra do Mar, Mata Atlântica, Estado de São Paulo. *Biota Neotropica*, 7(1), 22-26.

Gubiani E, Ruaro E, Ribeiro V, Algeri-Eichelberger, A, Bogoni R, Dorigon-Lira A, et al. 2018. Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia*. 817(1):57-69. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3617-9>

Gunderson, L. H., S. R. Carpenter, C. Folke, P. Olsson, and G. D. Peterson. 2006. Water RATs (Resilience, Adaptability, and Transformability) in lake and wetland social-ecological systems. *Ecology and Society* 11(1): 16.

- Hendry, A.P., Taylor, E.B., y McPhail, J.D. 2002. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system. *Evolution*, 56, 1199-1216.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr*. 75(1):3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
- Hughes, R.M., 2019. Ecological integrity: conceptual foundations and applications. In: Wohl, E. (Ed.), *Oxford Bibliographies in Environmental Science*. Oxford University Press, New York.
- Hulme PE, Pauchard A, Pyšek p, Vilá M, Alba C, Blackburn T, *et al.* 2015. Challenging the view that invasive non-native plants are not a significant threat to the floristic diversity of Great Britain. *Proc Natl Acad Sci. USA*. 112(23):E2988–E2989. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1506517112>.
- Hyslop, E., y M. Hunte-Brown. 2012. Longitudinal variation in the composition of the benthic macroinvertebrate fauna of a typical North coast Jamaican river. *Revista de Biología Tropical* 60:291–303.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto y J. O. Olden, 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157–170.
- Jacobsen, D., R. Schultz, y A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38:247–261.
- Karr, J.R., Dudley, D.R., 1981. Ecological perspective on water quality goals. *Environ. Manage.* 5, 55–68.
- Lake, P. S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the north american Benthological society* 19:573–592.
- Langerhans, R.B., y Reznick, D.N. 2010. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. En Domenici, P., & Kapoor, B.G. (Eds.), *Fish Locomotion: An Etho-ecological Perspective* (pp. 200-248). Enfield, New Hampshire, UK: Science Publishers.

- Legendre, P., y Condit, R., 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. *Forest Ecosystems* 6, 76–88.
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Mouillot, D., Leal, C.G., Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., Villéger, S., Pompeu, P.S., Kasper, D., de Paula, F.R., Ferraz, S.F.B., y Gardner, T., 2018. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography* 41, 219–232. <https://doi.org/10.1111/ecog.02845>.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MAE (Ministerio del Ambiente del Ecuador), 2005. Plan de manejo y gestión participativa de la reserva ecológica Mache-Chindul. Ministerio del Medio Ambiente, Quito.
- Magalhães, A. L. B., y Jacobi, C. M. 2017. Colorful invasion in permissive Neotropical ecosystems: establishment of ornamental non-native poeciliids of the genera *Poecilia* / *Xiphophorus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) and management alternatives. *Neotropical Ichthyology*, 15, e160094.
- Magurran, A. E., Seghers, B. H., Carvalho, G. R., y Shaw, P. W. 1992. Behavioral Consequences of an Artificial Introduction of Guppies (*Poecilia reticulata*) in N-Trinidad - Evidence for the Evolution of Antipredator Behavior in the Wild. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 248, 117-122.
- Malato, G., Shervette, V.R., Navarrete-Amaya, R., Valdiviezo-Rivera, J., Nugra-Salazar, F., Calle-Delgado, ...y Aguirre, W.E. 2017. Parallel body shape divergence in the Neotropical fish genus *Rhoadsia* (Teleostei: Characidae) along elevational gradients of the Western Slopes of the Ecuadorian Andes. *PLoS One*, 12(6), e0179432
- Masese, F. O., N. Kitaka, J. Kipkemboi, G. M. Gettel, K. Irvine, y M. E. McClain. 2014. Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Freshwater Science* 33:435–450. doi: 10.1086/675681.

- McGarvey, D. J. G. M. Ward, 2008. Scale dependence in the species-discharge relationship for fishes of the southeastern U.S.A.. *Freshwater Biology* 53: 2206-2219.
- McGarvey, D. J. y B. F. Terra, 2016. Using river discharge to model and deconstruct the latitudinal diversity gradient for fishes of the Western Hemisphere. *Journal of Biogeography* 43: 1436–1449.
- Molinero, J. 2019. Seasonality and composition of benthic coarse particulate organic matter in two coastal tropical streams with different land uses. *Hydrobiologia* 838: 29–43.
- Montaño, H. 2018. Comparación de características geomorfológicas de las cuencas del río Atacames y Súa. Tesis de Grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Esmeraldas, Ecuador. Pp 49.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., y Bellwood, D.R., 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>.
- Nikolskii, G. V. 1969. *Theory of Fish Population Dynamics as the Biological Background for Rational Exploitation and Management of Fishery Resources*. R. Jones (Ed.). Edimburgo, Escocia.
- Oliveira, R.B.S., Baptista, D.F., Mugnai, R., Castro, C.M., y Hughes, R.M., 2011. Towards rapid bioassessment of wadeable streams in Brazil: development of the Guapiac, u-Macau Multimetric Index (GMMI) based on benthic macroinvertebrates. *Ecol. Ind.* 11, 1584–1593, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.001>.
- Ortega H, Guerra H, Ramirez R. 2007. The introduction of nonnative fishes into freshwater systems of Peru. en: Bert, T.M. (ed). *Ecological and genetic implications*

- of aquaculture activities. Springer. Dordrecht, Netherlands. 247-278.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6148-6_14.
- Palmer, M., y Ruhi, A., 2019. Linkages between flow regime, biota, and ecosystem processes: Implications for river restoration. *Science* 365, eaaw2087.
- Peters, R. H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Provezano R., & Barriga, R. 2017. The species of *Hemiancistrus* (Siluriformes: Loricariidae) from Ecuador. *Zootaxa*, 4272, 221-235.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200–205.
- Raven, P.J., N.T.H. Holmes, F.H. Dawson, P.J.A. Fox, M. Everard, I.R. Fozzard, and K.J. Rowen. 1998. River Habitat Quality: The physical character of rivers and streams in the UK and Isle of Man. Environment Agency. Bristol, England.
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J., 2018. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94, 849–873.
- Richardson J. and R.D. (Dan) Moore. 2010. Stream and Riparian Ecology En Pike, R.G., T.E. Redding, R.D. Moore, R.D. Winker and K.D. Bladon (editors). 2010. Compendium of forest hydrology and geomorphology in British Columbia. B.C. Min. For. Range, For. Sci. Prog., Victoria, B.C. and FORREX Forum for Research and Extension in Natural Resources, Kamloops, B.C. Land Manag. Handb. 66. Pp 441-460.
- Ricotta, C., Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B.E.L., y Pavoine, S., 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods Ecol. Evol.* 7, 1386–1395.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12604>.
- Roa-Fuentes, C. A. y L. Casatti, 2017. Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. *Journal of Freshwater Ecology* 32: 281–295.

- Roa-Fuentes, C. A. y L. Casatti. 2017. Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region. *Journal of Freshwater Ecology* 32: 281–295.
- Roldán G, y J.J. Ramírez. 2008. *Fundamentos de limnología Neotropical*. 2da. Ed. Medellín (Colombia): Editorial Universidad de Antioquia, Universidad Católica de Oriente y Academia Colombiana de Ciencias ACCEFYN. p. 440.
- Román-Valencia, C., R.I. Ruiz-C., D.C. Taphorn, P. Jiménez-Prado and C.A. García-Alzate, 2015. A new species of *Bryconamericus* (Characiformes, Stevardiinae, Characidae) from the Pacific coast of northwestern Ecuador, South America. *An. Bio. Conserv.* 38(2):241-252
- Sánchez-Bayo, F., y Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.
- Santos, F. B., F. C. Ferreira y K. E. Esteves. 2015. Assessing the importance of the riparian zone for stream fish communities in a sugarcane dominated landscape (Piracicaba River Basin, southeast Brazil). *Environmental Biology of Fishes* 98: 1895–1912.
- Sax DF, Gaines SD. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends Ecol Evol.* 18:561-566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6).
- Sidlauskas, B., Chernoff, B., y Machado-Allison, A. 2006. Geographic and environmental variation in *Bryconops* sp. cf. *melanurus* (Ostariophysi: Characidae) from the Brazilian Pantanal. *Ichthyological Research*, 53, 24-33.
- Simon KS, y Townsend CR. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshw Biol.* 48:982-994. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01069.x>.
- Smith, A. J., B. P. Baldigo, B. T. Duffy, S. D. George, y B. Dresser. 2019. Resilience of benthic macroinvertebrates to extreme floods in a Catskill Mountain river, New York, USA: Implications for water quality monitoring and assessment. *Ecological Indicators* 104:107–115. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.04.057.
- Smith, C. L. & C. R. Powell. 1971. The summer fish communities of Brier Creek, Marshall County, Oklahoma. *The American Museum of Natural History Central Park West at 79th, New York* 2458: 1–30.

- Smith, C. L. y C. R. Powell, 1971. The summer fish communities of Brier Creek, Marshall County, Oklahoma. *The American Museum of Natural History Central Park West at 79th, New York* 2458: 1–30.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46:337-365.
- Stamp, J., A. Moore, S. Fiske, J. Gerritsen, B. Bierwagen, y A. Hamilton. 2020. Effects of extreme high flow events on macroinvertebrate communities in Vermont streams. *River Research and Applications* 36:1891–1902. doi: 10.1002/rra.3713.
- Stephens PA,y Sutherland WJ. 1999. Consequences of the Allee effect for behavior, ecology and conservation. *Trends Ecol Evo.* 14(10):401-405. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01684-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01684-5).
- Stoddard, J.L., Larsen, D.P., Hawkins, C.P., Johnson, R.K., Norris, R.H., 2006. Setting expectations for the ecological condition of running waters: the concept of reference condition. *Ecol. Appl.* 16, 1267–1276.
- Strahler AN. 1957. *Quantitative Analysis of Watershed Geomorphology*. American Geophysical Union Transactions. 38:913-920. Doi: <http://dx.doi.org/10.1029/TR038i006p00913>.
- Tenkiano, N. S. D., y E. Chauvet. 2018. Leaf litter decomposition in Guinean savannah streams. *Inland Waters* 8:413–421.
- Tian, Y., Y. Jiang, Q. Liu, M. Dong, D. Xu, Y. Liu & X. Xu. 2019. Using a water quality index to assess the water quality of the upper and middle streams of the Luanhe River, northern China. *Science of The Total Environment*, Volume 667:142-151.
- Tobes I, Falconí-López A, Valdiviezo-Rivera J, Provenzano-Rizzi F. 2020. A new species of *Microglanis* (Siluriformes: Pseudopimelodidae) from the Pacific slope of Ecuador. *Neotrop Ichthyol.* 18(2):e190023. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0023>.
- Tobes, I., S. Gaspar, M. Peláez-Rodríguez y R. Miranda. 2016. Spatial distribution patterns of fish assemblages relative to macroinvertebrates and environmental conditions in Andean piedmont streams of the Colombian Amazon. *Inland Waters* 6 89–104.

- Tomanova, S., E. Goitia y J. Helešic. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556: 251-264.
- Trebilco, R., J. K. Baum, A. K. Salomon y N. K. Dulvy, 2013. Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 423–431.
- Tschaplinski P. y R. Pike. 2010. Riparian Management and Effects on Function. En Pike, R.G., T.E. Redding, R.D. Moore, R.D. Winker and K.D. Bladon (editors). 2010. Compendium of forest hydrology and geomorphology in British Columbia. B.C. Min. For. Range, For. Sci. Prog., Victoria, B.C. and FORREX Forum for Research and Extension in Natural Resources, Kamloops, B.C. Land Manag. Handb. 66. Pp 479-526.
- Valero, A., Macías-García, C., y Magurran, A. E. 2008. Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters*, 4(2), 149-152.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, y C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 37:130–137.
- Vannote, R. L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., y Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 30-137.
- Wantzen, K. M., C. M. Yule, J. M. Mathooko, y C. M. Pringle. 2008. Organic matter processing in tropical streams. Pages 43–64 in *Tropical stream ecology*. Elsevier.
- White, M. M., Chejlava, M., Fried, B., y Sherma, J. 2007. The concentration of calcium carbonate in shells of freshwater snails. *The American Malacological Bulletin*, 22(1), 139-142.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis y R. Field, 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453–470.
- Whittier, T.R., Hughes, R.M., Stoddard, J.L., et al., 2007. A structured approach for developing indices of biotic integrity: three examples from streams and rivers in the western USA. *Trans. Am. Fish. Soc.* 136, 718–735.

- Williamson MH, Fitter A. 1996. The varying success of invaders. *Ecology*. 77:1661-1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>.
- Winegardner, A., Legendre, P., Beisner, B., y Gregory-Eaves, I., 2017. Diatom diversity patterns over the past c. 150 years across the conterminous United States of America: Identifying mechanisms behind beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 1303–1315.
- Winemiller, K.O., Agostinho, A.A., y Caramaschi, E.P. 2008. Fish ecology in tropical streams. En Dudgeon, D. (Ed.), *Tropical stream ecology* (pp. 107-146). London, UK: Academic Press.
- Woodward, G., L. Brown, F. Edwards, L. Hudson, M. Lawrence, D. Reuman y M. Ledger, 2012. Climate change impacts in multispecies systems: Drought alters food web size structure in a field experiment. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* 367: 2990–2997.
- Wootton, A., R. G. Pearson, y L. Boyero. 2019. Patterns of flow, leaf litter and shredder abundance in a tropical stream. *Hydrobiologia* 826:353–365. doi: 10.1007/s10750-018-3748-z.
- Wu, Z.S., Wang, X.L., Chen, Y.W., Cai, Y.J., Deng, J.C., 2018. Assessing river water quality using water quality index in Lake Taihu Basin, China. *Sci. Total Environ.* 612, 914–922. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.293>.
- Zobel, M., 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 266–269.

APÉNDICE I: Factor de impacto y área temática de las revistas

Acta Biológica Colombiana: Factor de Impacto 0.53, Área Temática “Agricultura y ciencias biológicas”.

Revista de Biología Tropical: Factor de Impacto 0.72, Área Temática “Agricultura y ciencias biológicas”.

Hydrobiologia. Factor de Impacto 2.69, Área Temática “Agricultura y ciencias biológicas”

Journal of Applied Ichthyology. Factor de Impacto 0.89, Área Temática “Agricultura y ciencias biológicas”

APÉNDICE II: Nota técnica

Jiménez-Prado P., J. Molinero y F. Vásquez. 2018. Length-weight relationships of six native and one introduced species in small perennial watercourses of the Chocó region of Ecuador. *Journal of Applied Ichthyology*. 00:1-3.

Doi: <http://dx.doi.org/10.1111/jai.13825>

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jai.13825>

Length-weight relationships of six native and one introduced species in small perennial watercourses of the Chocó region of Ecuador

Pedro J. Jiménez-Prado  | Jon Molinero  | Fernando Vásquez

Escuela de Gestión Ambiental, Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Espejo y subida a Santa Cruz, Esmeraldas, Ecuador

Correspondence

Pedro Jiménez-Prado, Escuela de Gestión Ambiental, Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Espejo y subida a Santa Cruz, Esmeraldas, Ecuador.
Email: pedro.jimenez@pucese.edu.ec

Funding information

Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas.

Summary

This study estimated the length-weight relationship (LWR) of seven species (six native species and one introduced species) in two small perennial watercourses of the Chocó region of Ecuador. Specimens were collected bimonthly with two different fishing methods between August 2016 and July 2017 (Seine net: 46 × 21.20 m, 3 mm mesh size and casting net: 2.10 m radius, 10 mm mesh size). This is the first report of the LWR and a new report on maximum length for two endemic species (*Eretmobrycon ecuadorensis* and *Andinoacara blombergi*). The intercept (a) of the LWR ranged from 0.0124 to 0.0316 and the slope (b) ranged from 3.03 and 3.16. The LWRs are useful and, in connection with the collection of other key data on fish biology and the environment they can contribute to management and conservation of the local inland fisheries.

1 | INTRODUCTION

The length-weight relationships (LWR) are well known for many commercial marine species (Nakamura & Uchiyama, 1966), but there is less knowledge about the LWR of freshwater fish species. LWRs are useful to estimate body biomass when length measurements are available and form the basis for the management and conservation of fisheries (Froese, 1998; Murphy, Willis, & Springer, 1991). This information also allows for the determination of various condition status indexes (Froese, 2006; Kruse & Hubert, 1997) and the comparison of fish growth and development along time or among different geographical areas provided each time all investigators use the same and standardized sampling methodology (Mildenberger, Taylor, & Wolff, 2017). In this work, we report the LRW of eight freshwater fish species in two small watercourses from Northwestern Ecuador: four regional endemic species (*Eretmobrycon ecuadorensis*, *Rhoadsia altipinna*, *Pseudopoecilia fria*, *Andinoacara blombergi*), two euryhaline species (*Gobiomorus maculatus*, *Dajaus monticola*) and one introduced species (*Poecilia gillii*).

2 | MATERIALS AND METHODS

We studied the Atacames (0°51'56.18"N; 79°50'60"E) and Súa (0°51'37.32"N; 79°52'38.90"E) watersheds. We sampled both streams bimonthly between August 2016 and July 2017 along the main channel (10 locations along the Atacames river and 9 locations along the Súa river) between 15 and 120 meters above sea level (m.a.s.l). Samples were collected with a seine net (6 × 1.20 m and 3 mm mesh size) and a casting net (2.10 m radius and 10 mm mesh size) along 50 m length reaches. All specimens collected were fixed in a 10% formaldehyde solution and stored 1 week. At the laboratory the fishes were determined taxonomically and were preserved in 70% ethanol in the fish collection at the museum of the Escuela de Gestión Ambiental (Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas). The fishes were measured and weighted after one week of being stored in alcohol. Some of this species have uncertain taxonomic relationships, so the assignment of scientific names and authors follows Eschmeyer, Fricke, and van der Laan ().

TABLE 1 Standard length and weight (mean, standard deviation and range) and length-weight relationship for fish species from the Atacames and Súa rivers in the period from August 2016 to July 2017

Family	Species	n	SL range (cm) (Min–Max)	W range (g) (Min–Max)	a (95% CL a)	b (95% CL b)	R ²
Characidae	<i>Eretmobycon ecuadorensis</i> ^{a,b} (Román-Valencia, Ruiz-C., Taphorn, Jiménez-Prado & García-Alzate, 2015)	2,423	(1,88–10,04)	(0,14–23,85)	0,0,204 (0,0,200–0,0,208)	3,06 (3,042–3,068)	0,989
Poeciliidae	<i>Rhodasia altipinna</i> (Fowler, 1911)	1720	(1,67–9,11)	(0,08–18,06)	0,0,187 (0,0,182–0,0,192)	3,12 (3,098–3,134)	0,986
	<i>Pseudopoecilia fria</i> (Eigenmann & Henn, 1914)	356	(1,39–2,95)	(0,04–0,61)	0,0,182 (0,172–0,0,193)	3,23 (3,148–3,302)	0,95
	<i>Poecilia gillii</i> (Kner, 1863)	601	(1,36–5,21)	(0,06–4,52)	0,0,233 (0,0,222–0,0,245)	3,16 (3,120–3,211)	0,969
Mugilidae	<i>Dajaus monticola</i> (Bancroft, 1834)	46	(2,34–11,44)	(0,20–29,72)	0,0,148 (0,0,138–0,0,159)	3,133 (3,080–3,186)	0,996
Cichlidae	<i>Andinoacara blombergi</i> ^{a,b} (Wijkmark, Kullander & Barriga Salazar, 2012)	303	(1,92–10,74)	(0,23–48,95)	0,0,316 (0,0,299–0,0,334)	3,065 (3,033–3,096)	0,992
Eleotridae	<i>Gobiomorus maculatus</i> (Günther, 1859)	55	(1,87–12,78)	(0,09–27,37)	0,0,124 (0,0,117–0,0,132)	3,037 (2,998–3,0,755)	0,997

Note. n, sample size; SL, standard length; W, weight; Min, minimum; Max, maximum; a and b, parameters of the linear regression; CL, confidence limits of parameters; R², coefficient of determination. Underlined numbers represent values out of the confidence interval in Fishbase.

^afirst length-weight relationship report. ^bnew maximum length report.

Weight (± 0.001 g) and standard length (± 0.01 cm) were determined for each specimen two weeks after collection. The LWR for each species was estimated as:

$$\log W = \log a + b \log SL.$$

where W is weight in g, SL is standard length in cm and a and b are the intersect and the slope of the fitted lineal regression. Before fitting the linear regression, log-log graphics of fish weight and length were used to search for outliers caused by errors in the dataset (Froese, 2006). The obtained a and b values were compared with the 95% confidence intervals proposed by the Bayesian model of Fishbase (Froese & Pauly, 2017).

3 | RESULTS

All LWR estimates were highly significant with R² values above 0.95. The value for the parameter “a” of the LWR equation ranged from 0.0124 to 0.0316 and for parameter “b” from 3.03 to 3.16 (Table 1).

4 | DISCUSSION

Most species show a and b values that are within the ranges estimated by the Bayesian model of Froese, Thorson, and Reyes (2013). Martínez-González, Gonzalez- Daza, and Mojica (2018) reported the LWR of *Pseudopoecilia fria* for the first time and obtained a and b of 0.021 and 3.179 respectively, which are lower than the values obtained in this study; esta diferencia podría deberse tanto al uso de diferentes artes de pesca (diferencia en los tamaños de captura) como a la diferencia en tiempo despues de la conservación para tomar las medidas (mayor o menor grado de deshidratación). Otherwise, among those species whose LWRs are reported for the first time in this study, just one species showed values outside the ranges proposed by Fishbase: a in *Poecilia gillii*. Differences in LWR parameters for the same species may have various reasons: besides the use of different fishing methods (e.g. different mesh sizes of the nets) several other factors can contribute to these differences, including seasonal changes, maturity stage, sex and health (Miranda, Galicia, Monks, & Pulido-Flores, 2009). Also, they could be a result of changes caused by preservation (Gaston, Jacquemin, & Lauer, 2013). These results are useful for future studies about the management of fisheries in fluvial ecosystems. Also, they can be used as a reference for other close-related species for which LWR information is missing (Froese et al., 2013).

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was financed by the 2016 and 2017 research calls of the Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas.

ORCID

Pedro J. Jiménez-Prado  <http://orcid.org/0000-0002-7681-9309>

Jon Molinero  <http://orcid.org/0000-0001-5073-289X>

REFERENCES

- Eschmeyer, W. N., Fricke, R., & van der Laan, R. (Eds). Catalog of fishes: genera, species, references. Retrieved from <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Electronic version accessed 26 July, 2018.
- Froese, R. (1998). Length-weight relationships for 18 less-studied fish species. *Journal of Applied Ichthyology*, 14, 117–118. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1998.tb00626.x>
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 241–253. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1997\)017<0784:PSWWSE>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1997)017<0784:PSWWSE>2.3.CO;2)
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds). (2017). FishBase [table values]. Retrieved from www.fishbase.org.
- Froese, R., Thorson, J., & Reyes, R. B. Jr (2013). A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 30, 78–85.
- Gaston, K., Jacquemin, S., & Lauer, T. (2013). The influence of preservation fish morphology in museum collections based on two species of the genus *lepomis* (actinopterygii: Perciformes: Centrarchidae). *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, 43(3), 219–227. <https://doi.org/10.3750/AIP2013.43.3.06>
- Kruse, C. G., & Hubert, W. A. (1997). Proposed standard weight (Ws) equations for interior cutthroat trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 17, 784–790.
- Martinez-González, C. C., Gonzalez- Daza, W., & Mojica, J. I. (2018). Length-weight relationships of fishes in the Mira basin, Colombia. *Journal of Applied Ichthyology*, 34(5), 1216–1219. <https://doi.org/10.1111/jai.13742>
- Mildenberger, T. K., Taylor, M. H., & Wolff, M. (2017). TropFishR: An R package for fisheries analysis with lengthfrequency data. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12791>.
- Miranda, R., Galicia, D., Monks, S., & Pulido-Flores, G. (2009). Weight-length relationships of some native freshwater fishes of Hidalgo State, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 25, 620–621. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01319.x>
- Murphy, B., Willis, D. W., & Springer, T. A. (1991). The relative weight index in fisheries management: Status and needs. *Fisheries*, 16(2), 30–38. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1991\)016<0030:TRWIF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1991)016<0030:TRWIF>2.0.CO;2)
- Nakamura, E. L., & Uchiyama, J. H. (1966). Length-weight relations of Pacific tunas. In T. A. Manar (Ed.), *Proceedings of the Governor's Conference on Central Pacific Fishery Resources* (pp. 197–201), State of Hawaii, Honolulu.

How to cite this article: Jiménez-Prado PJ, Molinero J, Vásquez F. Length-weight relationships of six native and one introduced species in small perennial watercourses of the Chocó region of Ecuador. *J Appl Ichthyol*. 2018;00:1–3. <https://doi.org/10.1111/jai.13825>