

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
LABORATORIO DE ECOLOGÍA DE INSECTO



**Recuperación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos luego de una
crecida repentina en un río de montaña de los Andes venezolanos**

www.bdigital.ula.ve

Trabajo Especial de Grado presentado por
Valeria Mariana Chacón Hevia

Como requisito parcial para optar al título de
Licenciada en Biología

Tutor Samuel Segnini
Co-Tutor Guillermo Bianchi

Mérida, marzo de 2024

Recuperación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos luego de una crecida repentina en un río de montaña de los Andes venezolanos

A mis padres y a mi hermano.

Quienes me han enseñado a ser persona, además de profesional

Y me han apoyado en la culminación de esta etapa,

En medio del caos que representa este país

www.bdigital.ula.ve

AGRADECIMIENTOS

En su libro “El Conocimiento Humano”, Bertrand Russel sopesa la relación entre el conocimiento colectivo y el individual. Describe que la sociedad posee gran cantidad de conocimientos sobre el universo que la rodea, pero descuida de las cosas cálidas e íntimas que dan color a la vida individual. Da el ejemplo de un hombre que declara: “No hay palabras para expresar mi alegría al ver nuevamente el mar después de pasar años en un campo de concentración”, lo cual es una aseveración estricta y precisa, pues proviene de un conocimiento que aquellos con experiencias diferentes, no tienen.

Eso puedo extrapolarlo a la palabra “gracias”. Toda mi vida he tenido suerte de verme rodeada de personas gentiles, quienes han aportado una gama de eventos positivos en mi vida, pintándola de colores. Y aunque en mi experiencia muchas veces la palabra gracias no me es suficiente para expresar la totalidad de mis sentimientos, limitados como estamos por el lenguaje, solo me cabe decir: gracias.

A los profesores Samuel Segnini y Guillermo Bianchi, por su dedicación y su esfuerzo.

A Roberto Casado, sin su diligente recolección de muestras, esta tesis no habría sido posible.

A Ingrit Correa, por el cariño, por los consejos, por tomarse el tiempo para hacerme sugerencias sobre este trabajo.

A las profesoras Marleny Chacón y Carla Aranguren, por los aportes realizados, que ayudaron a enriquecer este trabajo.

A Rafael Santiago, porque en la distancia el apoyo y el cariño siempre han estado presentes.

A Manon Glaviano, por su apoyo directo e indirecto durante estos años.

A mis amigos Jackson, Zaira y Algimiro, porque durante estos años han sido como una familia.

A Marirene, Evelyn, Alejandra, Yessica, Ander, José, Ghen, Ronald, María José, Moisés y Roger, por pintar mi vida con colores.

A los profesores Mariana Muñoz y Antonio De Asençao, quienes en su materia hicieron que me enamorara de la carrera, de la biología y de la vida.

A todos los profesores y demás personas que han intervenido en mi formación durante estos años.

Y como el tiempo es una de las cosas más preciadas en la vida: Gracias a todos por su tiempo.

ÍNDICE GENERAL

Contenido

AGRADECIMIENTOS	v
ÍNDICE GENERAL	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	viii
ÍNDICE DE TABLAS	x
RESUMEN.....	xi
CAPITULO 1	1
1.1 INTRODUCCIÓN	1
1.2 HIPÓTESIS	7
1.3 OBJETIVOS.....	7
1.3.1. Objetivo General.....	7
1.3.2 Objetivos específicos	7
CAPITULO 2.....	8
2.1 METODOLOGÍA	8
2.1.1 Área de estudio	8
2.1.2 La crecida repentina del río Albarregas el 24 de abril de 2012	9
2.1.3 Punto de muestreo.....	12
2.1.4 Trabajo en campo.....	13
2.1.5 Trabajo de laboratorio.....	14
2.1.6 Análisis de datos	14
2.1.7 Composición de taxones y su abundancia relativa.....	14
2.1.8 Dominancia	15
2.1.9 Diversidad	15
2.1.10 Comparación de las comunidades de los años 1999, 2000; 2001 y 2013.....	18
2.1.11 Comparación de la composición taxonómica	19
2.1.12 Método de Rarefacción para la comparación de las comunidades	20
CAPITULO 3.....	21
3.1 RESULTADOS.....	21
3.1.1 La comunidad de macroinvertebrados en el río Albarregas	21
3.1.2 Sucesión: cambios en las propiedades estructurales de la comunidad.....	24
3.1.3 Cambios en la abundancia relativa	29
3.1.4 Dominancia y riqueza taxonómica.....	32

3.1.5 Diversidad	33
3.1.6 Comparación de las comunidades de los años 1999, 2000; 2001 y 2013	36
CAPITULO 4.....	40
4.1 DISCUSIÓN	40
4.1.1 Comunidad de macroinvertebrados bentónicos	40
4.1.3 La sucesión.....	41
4.1.4 Comparación de la estructura de las comunidades de macroinvertebrados.....	43
4.1.5 Conclusiones	46
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47
ANEXOS	54
ANEXO 1 DIVERSIDAD	54
A.1.1 Diversidad Alfa	54
A.1.2 Diversidad Beta.....	55
A.1.3 Disimilitud, recambio y riqueza.....	56
ANEXO 2 COMPOSICIÓN TAXONÓMICA	58
ANEXO 3 ABUNDANCIA RELATIVA DE GRUPOS TAXONÓMICOS	59
ANEXO 4 ABUNDANCIA RELATIVA DE FAMILIAS POR GRUPOS TAXONÓMICOS	60
ANEXO 5 CAMBIO DE LA DIVERSIDAD BETA (%) ENTRE LAS ETAPAS DE SUCESIÓN	63
ANEXO 6 ABUNDANCIAS ABSOLUTAS Y RELATIVAS DE LAS COMUNIDADES.....	64
ANEXO 7 NÚMERO DE INDIVIDUOS RECOLECTADOS	65

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Rio Chama, Mérida, Venezuela.....	2
Figura 2 Macroinvertebrados bentónicos.....	3
Figura 3 Climadiagrama de la zona de Santa Rosa.....	9
Figura 4 Desbordamiento del rio Albarregas.....	10
Figura 5 Registro de precipitaciones fluviales.....	11
Figura 6 Cauce del rio Albarregas en el punto de muestreo.....	12
Figura 7 Punto de muestreo.....	12
Figura 8 Esquema del diseño muestral.....	13
Figura 10 Ejemplo de un diagrama ternario.....	18
Figura 11 Abundancia relativa de órdenes y grupos taxonómicos representativos.....	22
Figura 12 Abundancia relativa de familias y grupos taxonómicos representativos.....	23
Figura 13 Cambios en la composición taxonómica de la comunidad a lo largo de la sucesión ..	25
Figura 14 Primera categoría de la composición taxonómica de la comunidad con los primeros 16 taxones registrados a lo largo de la sucesión.....	26
Figura 15 Segunda categoría de la composición taxonómica de la comunidad a lo largo de la sucesión con los primeros 16 taxones registrados a lo largo de la sucesión.....	27
Figura 16 Tercera categoría de la composición taxonómica de la comunidad a lo largo de la sucesión con los últimos 16 taxones registrados.....	28
Figura 17 Curvas de acumulación del número de taxa observada y estimada (modelo de Chao 1).....	24

Figura 18 Abundancia relativa de 48 taxones registrados en la comunidad de macroinvertebrados	29
Figura 19 Abundancia relativa 1, grupos representativos en la comunidad, orden decreciente Chironomidae, Oligochaeta, Baetidae y Simuliidae	30
Figura 20 Abundancia relativa 2, grupos representativos en la comunidad, orden decreciente Empididae e Hydrobiosidae, Elmidae, Glossosomatidae e Hydropsychidae	31
Figura 22 Variación de la diversidad (N_1)	34
Figura 23 Diagrama ternario (Podani y Schmera, 2011)	35
Figura 24. MDS de las comunidades de los años 1999; 2000; 2001 y 2013	38
Figura 26 Abundancia relativa de órdenes de insectos y otras categorías taxonómicas a lo largo de la sucesión	59
Figura 27 Abundancia relativa de familias del orden A) Díptera y B) Ephemeroptera a lo largo de la sucesión	60
Figura 28. Abundancia relativa de familias del orden A) Trichoptera y B) Coleóptera a lo largo de la sucesión	61
Figura 29 Abundancia relativa de familias de insectos y otras categorías taxonómicas a lo largo de la sucesión	62

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 Número de individuos, taxones, dominancia de Simpson y diversidad	36
Tabla 2 Índice de Czekanowski o de Similitud Proporcional entre comunidades de 1999; 2000; 2001 y 2013.....	37
Tabla 3 Composición taxonómica y abundancia relativa de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del río Albarregas, período comprendido entre 09/05/2012 y 20/06/2013....	58
Tabla 4 Cambio de la diversidad Beta (%)	63
Tabla 5 Número de individuos y abundancia relativa de las comunidades, período 1999; 2000; 2001 y 2013.....	64
Tabla 6 Número total de individuos por fecha de muestreo	65

www.bdigital.ula.ve



Recuperación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos luego de una crecida repentina en un río de montaña de los Andes venezolanos

Autora: Valeria Mariana Chacón Hevia
Tutor: Samuel Segnini
Co Tutor: Guillermo Bianchi

RESUMEN

Las sucesiones son una oportunidad para describir el proceso de organización de una comunidad. El 24 de abril de 2012, ocurrió una crecida en el río Albarregas en Mérida, Venezuela, considerada como una perturbación que afectó a la comunidad fluvial. Así, se dio origen al estudio del proceso de sucesión de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, grupo que contribuye al mantenimiento del estado ecológico de los ríos. El personal del Laboratorio de Ecología de Insectos de la Universidad de Los Andes, recolectó 106.819 individuos en 38 muestreos realizados durante los 14 meses de trabajo de campo. Se les identificó en su mayoría hasta el nivel de familia; datos que se analizaron con una aproximación clásica de ecología evaluando las propiedades emergentes de la comunidad. Los resultados reflejaron una adición progresiva de taxones a lo largo de la sucesión, tendencias de aumento o disminución (dependiendo de los grupos) en las abundancias relativas, disminución de la dominancia, y aumento de la riqueza y de la diversidad. Así mismo, las etapas de sucesión difieren principalmente debido a diferencias en la riqueza de taxones y la comunidad reflejó diferencias (en un 50 y 35%) con comunidades de una década anterior. Estos resultados confirman un proceso de sucesión caracterizado por los patrones descritos, que pueden ser producto de las interacciones inter específicas de competencia, depredación o mutualismo entre los taxones, además de las variables ambientales que afectan el ecosistema.

Ecological successions are an opportunity to describe the organization process of a community. On April 24, 2012, a flood occurred in the Albarregas River in Merida, Venezuela, considered as a disturbance that affected the river community. Thus, the study of the succession process of the benthic macroinvertebrate community, a group that contributes to the maintenance of the ecological status of rivers, was initiated. The staff of the Insect Ecology Laboratory of the Universidad de Los Andes collected 106,819 individuals in 38 samplings carried out during the 14 months of field work. Most of them were identified down to the family level; data were analyzed with a classical ecology approach evaluating the emergent properties of the community. The results reflected a progressive addition of taxa along the succession, increasing or decreasing trends (depending on the groups) in relative abundances, decreasing dominance, and increasing richness and diversity. Likewise, successional stages differed mainly due to differences in taxon richness and the community reflected differences (by 50 and 35%) with communities of a previous decade. These results confirm a succession process characterized by the described patterns, which may be the result of inter-specific interactions of competition, predation or mutualism among taxa, in addition to environmental variables affecting the ecosystem.

Palabras clave: Sucesión ecológica, macroinvertebrados bentónicos, números de Hill, Perturbaciones.

Key words: Ecological succession, benthic macroinvertebrates, Hill's numbers, Disturbances.

1.1 INTRODUCCIÓN

En el estudio de las comunidades biológicas es importante tomar en cuenta que son sistemas complejos. Reúnen una serie de características generales, producto de la interacción de los elementos que constituyen el sistema (Boccaro, 2004; Mansilla & Nieto, 2017). Una forma de ilustrar esto son los niveles de organización de la materia, un sistema jerárquico ordenado por niveles, donde cada uno es más complejo que el anterior por las propiedades que surgen de la interacción entre sus elementos constituyentes.

En el caso de las comunidades, esos elementos son las poblaciones de diferentes especies que se encuentran en un lugar determinado (Segnini, 1995) y cuando interactúan entre sí, se desarrolla un proceso de auto organización que genera patrones generales (Camazine et al., 2001) de propiedades emergentes, como la composición, la riqueza, la abundancia relativa, la dominancia y la diversidad, características que conforman la estructura de una comunidad.

Esa estructura sufre cambios espaciales y temporales puesto que las comunidades son sistemas abiertos que intercambian materia y energía. Por consiguiente, las comunidades, y los sistemas biológicos en general, son sistemas abiertos cuyas propiedades cambian constantemente dentro de límites determinados, lo que constituye un equilibrio dinámico (Canu et al., 2016).

Igualmente, los sistemas lóticos o ríos son sistemas abiertos y dinámicos, formados por corrientes continuas de agua que fluyen a través de canales del relieve terrestre, conformando junto con sus afluentes, redes hidrológicas o cuencas de drenaje o hidrográficas que distribuyen agua en determinados ámbitos terrestres (Figura 1). Sus propiedades geomorfológicas, hidrológicas, fisicoquímicas y bióticas cambian constantemente como consecuencia de diferentes factores: a) la naturaleza líquida del agua que los constituye posee una dinámica de movimiento propia que le permite fluir a través de los cauces que le ofrecen menos resistencia, amoldando su forma y siguiendo un gradiente de inclinación; b) la

interacción permanente que mantiene el agua a lo largo de su trayecto con diferentes ambientes terrestres y variadas condiciones climáticas; c) El aporte de descargas de agua provenientes de la escorrentía superficial y de numerosos afluentes que contribuyen a aumentar su caudal y a modificar sus propiedades bióticas (Ollero Ojeda et al., 2008; Vannote et al., 1980).



Figura 1 Rio Chama, Mérida, Venezuela
Fotografía: Samuel Segnini

A la variabilidad espacial se agrega la variabilidad temporal, asociada con patrones estacionales de las condiciones climáticas. Esa dinámica se traduce en cambios cíclicos de sus propiedades en un rango determinado, particularmente en la biota.

Dentro de la biota característica de estos ecosistemas están los macroinvertebrados bentónicos (Figura 2), cuyo nombre resalta dos de sus características más importantes. El prefijo macro se refiere a que son animales de tamaño relativamente grande, condición que los hace visibles a simple vista ($> \sim 200 \mu\text{m}$). El calificativo bentónico alude al hecho de vivir en el fondo (*gr. benthos*) de los cuerpos de agua, debajo o entre las rocas del lecho, en las capas superficiales de la zona hiporréicas, en la vegetación acuática, en restos de plantas terrestres o cualquier otro lugar asociado al fondo fluvial que les sirve de refugio (Elosegi y Sabater, 2009; R. Hauer y Resh, 2007).



Figura 2 Macroinvertebrados bentónicos
(Modificado de Ruttner, (1966) por Samuel Segnini, 2013)

Los macroinvertebrados contribuyen en el mantenimiento de la organización estructural y funcional del ambiente acuático. Durante sus ciclos de vida liberan y transfieren materia y energía a través de procesos como: (a) la fragmentación de la materia orgánica gruesa, proveniente de los sistemas ribereños (Ej. hojas, flores, tallos, animales muertos, etc.); (b) la liberación de nutrientes al medio acuático mediante la descomposición de los alimentos ingeridos y la excreción de sus desechos; (c) el control de las poblaciones de sus presas; (d) la transferencia e intercambio de nutrientes con otros ambientes, tanto acuáticos como terrestres; y (e) la formación de cadenas tróficas acuáticas y terrestres (Covich et al., 1999).

Así mismo, los macroinvertebrados proporcionan bienes y servicios ecosistémicos como: (a) la provisión de alimento, cuando son criados para tal fin y (b) el control de poblaciones de vectores patógenos de enfermedades metaxénicas (parte del ciclo de vida del patógeno que incluye a los seres humanos como hospederos intermediarios) y zoonóticas (transmitidas desde animales a seres humanos, sin ser estos, intermediarios en el ciclo de vida del patógeno) (Sundar et al., 2020).

Conocer la estructura y funcionamiento de esta comunidad es importante, porque el mantenimiento del estado ecológico de los sistemas lóticos depende de ella. Entendiendo como estado ecológico el nivel o grado de calidad que presenta un ecosistema acuático dentro de un gradiente de condiciones físicas, químicas y biológicas, comparado con ambientes poco intervenidos.

Así como los macroinvertebrados afectan su ambiente, este también puede afectar a los macroinvertebrados. Al habitar en un entorno dinámico, que con frecuencia presenta perturbaciones cíclicas, la estructura y el funcionamiento de la comunidad están sujetos a los cambios de factores hidráulicos (caudal e hidrodinámica) y morfológicos del cauce (ancho, profundidad y tipos de sustratos). Al estar sometidos permanentemente a los efectos de la variabilidad ambiental, los macroinvertebrados han desarrollado mecanismos estructurales y funcionales que les permiten atenuar, individual o colectivamente, el impacto de los cambios hidrológicos, físicos y químicos de las aguas corrientes (Hanson et al., 2015).

Morfológicamente, tienen características como un cuerpo aplanado, ventosas ventrales o ganchos abdominales. Fisiológicamente, hay una sincronización con los cambios estacionales, de modo que sus ciclos de vida coinciden con las mejores condiciones ambientales posibles; pueden detectar perturbaciones originadas por cambios en el ambiente y tienen diferentes mecanismos de alimentación y respiración; algunos poseen también, la capacidad de producir seda con la cual se sujetan al sustrato, así como algunos grupos la emplean para la construcción de refugios en los cuales resguardarse (Chattopadhyay et al., 2021; Hanson et al., 2015).

Aunque dichos mecanismos amortiguan el efecto de los cambios cíclicos dentro de ciertos límites, frecuentemente ocurren perturbaciones naturales o artificiales, repentinas, que producen alteraciones extremas del ambiente y superan el umbral de resistencia al cambio que tienen estos organismos (DeColibus et al., 2014; Dornelas, 2010; Nors et al., 2020).

De los eventos naturales repentinos destacan las crecidas del caudal, que pueden ser perturbaciones de orden mayor porque alteran físicamente el cauce, tanto en el fondo como en las riberas, modifican la calidad del agua y alteran los hábitats de la biota acuática, a tal grado que puede ocasionar desaparición temporal de la misma (Troelstrup y Hergenrader, 1990). Los macroinvertebrados bentónicos son uno de los grupos más afectados por los aumentos extremos de caudal. La mayoría son arrastrados aguas abajo, lo que altera la estructura de su comunidad y disminuye su complejidad por

reducción de las poblaciones. Cuando ocurren esas perturbaciones extremas hay una interrupción temporal de las funciones ecosistémicas de los macroinvertebrados y, consecuentemente, una alteración del estado ecológico del ambiente acuático.

Sin embargo, se ha comprobado que los macroinvertebrados poseen una notable capacidad de recuperación y pueden restablecer y organizar en poco tiempo una nueva comunidad que, mediante un proceso progresivo de colonización y remplazo de especies, se restablece en términos de su estructura y funcionamiento (Fritz & Dodds, 2004; Guerra et al., 2007; Longo et al., 2010; Milner et al., 2018). Ese restablecimiento puede darse a través de tres mecanismos principales de recolonización que involucran la reproducción de los adultos y el aumento del número de las poblaciones de la comunidad; además de la movilización, desde un punto ajeno, hasta el área perturbada (Carvalho y Uieda, 2006).

El primero de los mecanismos es la deriva, que involucra el traslado de larvas aguas abajo, hacia lugares que fueron perturbados. El segundo mecanismo es la movilización vertical de larvas desde la zona hiporreica hasta la zona bentónica. El último es el traslado aéreo de adultos hasta el área perturbada, desde los ambientes terrestres adyacentes o distantes. Los adultos se reproducen y aumentan el número de individuos promoviendo la recolonización dentro de las áreas degradadas (Carvalho y Uieda, 2006).

Entre los estudios sobre la colonización de macroinvertebrados bentónicos, algunos han utilizado sustratos artificiales para simular el proceso de colonización natural. Por ejemplo, en Ecuador, Ríos-Touma et al., (2012) marcaron rocas del sustrato del fondo con pintura blanca y registraron el tiempo de inicio de su colonización, así como la asociación con la velocidad de la corriente. Concluyeron que, hay un efecto de la velocidad de la corriente en la colonización y que la misma se inició el primer día luego de situar las rocas en el río.

Igualmente, Otero y Segnini (2014) utilizaron trampas con hojas de dos tipos de árboles ribereños de una quebrada en una selva nublada en Venezuela. En las ocho semanas que duró su experimento, no encontraron un patrón definido en los cambios de riqueza de los macroinvertebrados, excepto una similitud en la composición taxonómica a lo largo de las ocho semanas del experimento.

Flecker y Feifarek, (1994) estudiaron los cambios de la densidad de poblaciones de macroinvertebrados durante 15 meses, en un río de montaña en los Andes de Venezuela donde demostraron que después de la ocurrencia de precipitaciones intensas, la densidad de los macroinvertebrados disminuye.

No obstante, en Venezuela, no hay estudios referentes a la respuesta de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos ante una perturbación natural como una crecida repentina de gran magnitud. La mayor parte de los estudios realizados están orientados a otros aspectos de la dinámica de la comunidad.

Aunque la estructura y funcionamiento de los sistemas lóticos se pierden ocasionalmente, cuando ocurren perturbaciones a gran escala, pueden recuperarse por diferentes mecanismos. Sin embargo, si las perturbaciones ocurren con mucha frecuencia y suficiente magnitud, la alteración puede ser permanente, lo que afecta a la biota acuática y, consecuentemente, al estado ecológico del río. Por tal razón, es importante aprovechar eventos como la crecida repentina del río Albarregas el 24 de abril de 2012, para conocer la repuesta de los organismos acuáticos, especialmente la de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos a este tipo de perturbaciones naturales.

La información que genera este trabajo acerca de la descripción del proceso de recolonización de los macroinvertebrados bentónicos, contribuye al conocimiento y comprensión del proceso de recolonización de esta comunidad en ríos tropicales de montaña, como aspecto fundamental en la recuperación de cuerpos de agua fluviales impactados por perturbaciones naturales y antropogénicas. También, aporta un protocolo de trabajo de campo y de análisis de datos para futuras investigaciones sobre el tema.

Adicionalmente, teniendo en cuenta los aumentos futuros en las precipitaciones de alta magnitud y en la tasa de deshielo de los glaciares por efectos del cambio climático, con el consecuente aumento de las aguas de escorrentía y de la descarga de los ríos andinos (Segnini y Chacón, 2017), es importante conocer la respuesta de los macroinvertebrados y de los otros organismos acuáticos a los impactos de las

crecidas extremas de los ríos, a modo de promover el desarrollo de estrategias para el monitoreo y conservación de estos ambientes y de la biota que albergan, bajo las condiciones extremas que pueden derivarse del calentamiento global.

1.2 HIPÓTESIS

Conociendo que la comunidad de macroinvertebrados bentónicos puede restablecer su estructura después de cambios extremos del caudal del cuerpo fluvial, se postula que la comunidad de macroinvertebrados perdió su estructura después de la crecida repentina ocurrida en abril de 2012 en el río Albarregas, iniciándose seguidamente un proceso de recuperación de sus propiedades estructurales a lo largo del tiempo.

1.3 OBJETIVOS

1.3.1. Objetivo General

Describir el proceso de recuperación en el tiempo de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del río Albarregas, después de la crecida repentina ocurrida en abril de 2012.

1.3.2 Objetivos específicos

1.3.2.1. Analizar los cambios en el tiempo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, en cuanto a su composición, riqueza, abundancia relativa, dominancia y diversidad luego de la crecida repentina del río Albarregas en abril de 2012.

1.3.2.2. Comparar la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del río Albarregas, en cuanto a su composición, riqueza, dominancia y diversidad de taxones después de su eventual recuperación, con la estructura de la comunidad de macroinvertebrados observada en este río en los años 1999, 2000, 2001.

2.1 METODOLOGÍA

El presente estudio forma parte de un proyecto general acerca de la diversidad de macroinvertebrados acuáticos y el estado ecológico de ríos de montaña andinos, desarrollado en el Laboratorio de Ecología de Insectos de la Universidad de Los Andes.

La contribución de este trabajo es la descripción del proceso de recuperación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en el río Albarregas ante la perturbación provocada por la crecida repentina del cauce el 24 de abril de 2012, utilizando información ya existente en la base de datos del Laboratorio de Ecología de Insectos.

Es importante tener en cuenta que, en este proyecto, el término recuperación se entiende como la acción y efecto de recuperar las condiciones que tenía la comunidad (*loc. cit.* DRAE) antes de la crecida repentina, mediante una serie de cambios progresivos de sus elementos constituyentes (propiedades emergentes).

2.1.1 Área de estudio

La subcuenca del río Albarregas forma parte de la cuenca del río Chama en los Andes venezolanos, en una franja altitudinal que va desde alrededor de 4000 msnm hasta aproximadamente 1000 msnm, entre las coordenadas 08°30'08''-08°45'00''N y 71°07'30''-71°15'00''O. El río nace en la Laguna Albarregas en la Sierra La Culata, desde donde recorre en dirección NE-SO cerca de 26 km hasta su confluencia con el río Chama (*Google Earth Pro*, 2022; Valero y Arellano, 2001), cubriendo una superficie aproximada de 150 km².

En las zonas de la cuenca alta, por encima del perímetro urbano, las aguas del río son transparentes y turbulentas, con un fondo compuesto de arena, grava y rocas, una pendiente pronunciada (>35%), suelos ácidos de pocas bases intercambiables, abundante pedregosidad y alto contenido de sustancia orgánica, (Chacón y Segnini, 1996; Valero y Arellano, 2001; Vega y Durant, 2000).

Actualmente el río Albarregas aporta el 20% (300 L/s) del agua consumida en la ciudad de Mérida (Agua de Mérida, 2022). En la parte alta de la cuenca llueve todo el año y se manifiesta un patrón bimodal, con dos máximos, uno menor en abril y uno mayor en octubre (Figura 3).

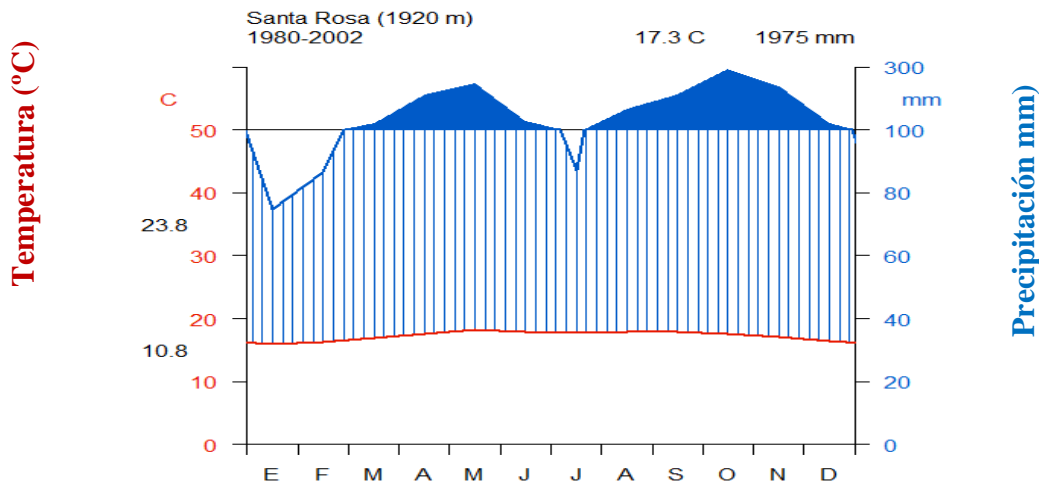


Figura 3 Climadiagrama de la zona de Santa Rosa
 Parte alta de la cuenca del río Albarregas (8°37'37"N; 71°9'20"W). Datos del período 1985 – 2002, a 1920 msnm. Temperatura (línea roja), Precipitación (línea azul)

2.1.2 La crecida repentina del río Albarregas el 24 de abril de 2012

En la tarde del 24 de abril de 2012, el caudal del río Albarregas, el objeto de este estudio, aumentó considerablemente y superó la capacidad de carga de su cauce natural, inundando las zonas aledañas. En algunos tramos, dentro de la ciudad de Mérida, las aguas desbordadas causaron daños a edificaciones y terrenos urbanizados (Figura 4).

Aunque es difícil saber las causas inmediatas que provocaron esta crecida desmedida del caudal del río, en general, se sabe que los cambios del caudal de los ríos son un fenómeno permanente que depende de condiciones naturales (González del Tanago et al. 2008) como:

- Factores geográficos y climáticos asociados a la cuenca, que incluyen área de cobertura, forma, relieve, desnivel, altitud, tipo de valle, régimen de lluvias, etc.
- Propiedades de la cuenca, como condición de los suelos, tipo de vegetación del paisaje, capacidad de infiltración y almacenamiento.

- Características del cauce tales como pendiente longitudinal, sinuosidad, amplitud, profundidad, etc.

Igualmente, el efecto de estos factores se intensifica debido a causas naturales o antropogénicas, que modifican, entre otras condiciones, la capacidad natural de infiltración y el almacenamiento de agua en los terrenos, los humedales, las laderas y las riberas. Esto se traduce en un aumento del volumen del agua de escorrentía que llega a determinados tramos de los cauces, lo que eventualmente produce el desbordamiento del caudal fuera de su canal natural (González del Tanago, et al. 2008).



Figura 4 Desbordamiento del río Albarregas
Titular y fotografías del diario Pico Bolívar, Mérida 26-04-2012

La crecida del río Albarregas se originó en la cuenca alta, una zona protegida y poco intervenida, lo cual descarta la acción humana como factor determinante del aumento repentino del caudal. La explicación alternativa es que dicha crecida pudo ser consecuencia natural de las altas precipitaciones ocurridas en las semanas anteriores al evento.

En efecto, durante abril de ese año la estación pluviométrica de Santa Rosa, ubicada cerca del cauce del río en el límite inferior de la cuenca alta (1900 msnm), registró una precipitación de 345 mm, valor superior a la cantidad de lluvia en ese mismo sitio caída en los meses contiguos al mes de abril del 2012. En marzo la precipitación fue de 177 mm y en mayo de 140 mm. Igualmente, la precipitación

ocurrida en abril en este mismo sitio fue superior, en 84 mm al promedio mensual de 261 mm medido en abril de los cinco años anteriores (2007-2012).

Esta precipitación tan elevada en abril, no sólo se produjo en la parte alta de la cuenca del río, sino en la cuenca intermedia. Los datos obtenidos de la estación meteorológica del aeropuerto de Mérida (1490 msnm), ubicada dentro de la cuenca del río Albarregas a unos 5 km de distancia del borde inferior de la cuenca alta del río, muestran que en abril de 2012 la precipitación total mensual fue superior a los valores registrados en años anteriores (Figura 5).

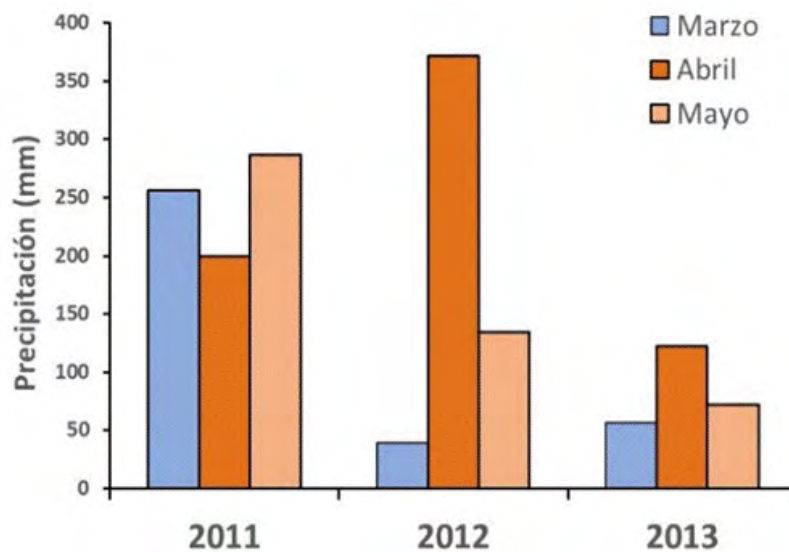


Figura 5 Registro de precipitaciones fluviales

Estación meteorológica del Aeropuerto de Mérida, Mérida, Venezuela. Fuente: Boletín climatológico de Venezuela

Los efectos que provocó esta crecida sobre el cauce pueden evidenciarse al comparar el tamaño del canal del río antes y después de la crecida (Figura 6).



Figura 6 Cauce del río Albarregas en el punto de muestreo, antes (Octubre 2010) y después (Diciembre 2012) de la crecida repentina del 24/04/2012 (Google Earth Pro, 2022)

2.1.3 Punto de muestreo

El sitio del río Albarregas escogido para recolectar las muestras de macroinvertebrados se ubica al noroeste de la ciudad, $8^{\circ}37'52,36''$ N y $71^{\circ}9'39,52''$ O, entre 2000 msnm y 2100 msnm (Figura 7). El trecho seleccionado tiene una pendiente de 10% y está ubicado dentro de la unidad ecológica de selva nublada montano baja (1800 msnm – 2200 msnm), la cual se caracteriza por una permanente nubosidad, baja insolación, alta humedad (Ataroff y Sarmiento, 2004), una temperatura promedio anual entre 12°C (Monasterio, 1980) y $19,4 \pm 2^{\circ}\text{C}$ (Sánchez, 2017) y una precipitación media anual entre 1755 mm y 2280 mm (Aranguren et al., 2012; Monasterio, 1980)



Figura 7 Punto de muestreo. A la derecha, las facultades de Ciencias, Arquitectura e Ingeniería. Universidad de Los Andes

2.1.4 Trabajo en campo

El trabajo de campo fue realizado por el personal del Laboratorio de Ecología de Insectos (LEI), siguiendo el protocolo de muestreo diseñado para los cuerpos fluviales de montaña dentro de la cuenca del río Chama, y aplicado en el marco del proyecto general de investigación de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos del LEI, del que forma parte esta investigación.

La toma de muestras se inició dos semanas después (09/05/2012) de producirse la crecida repentina. Las muestras se tomaron con una frecuencia que varió entre una y tres semanas durante 14 meses. En total fueron 38 muestreos hasta junio de 2013.

Para la recolección de las muestras se seleccionó un tramo del curso del río, de aproximadamente 30 m de longitud, el cual quedó establecido como el punto permanente de muestreo. El trecho seleccionado se dividió en tres secciones de 10 m c/u (Figura 8). En cada sección se eligieron tres puntos sobre corrientes rápidas y se utilizó una malla Surber (Figura 9) para recolectar las muestras de los macroinvertebrados bentónicos.

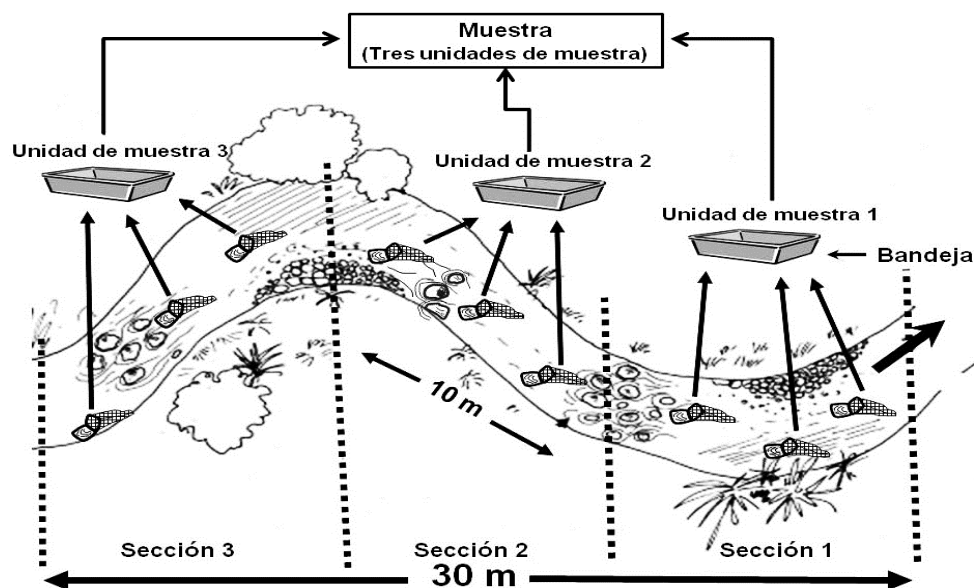


Figura 8 Esquema del diseño muestral elaborado para la recolección de datos en el río Albarregas después de la crecida repentina

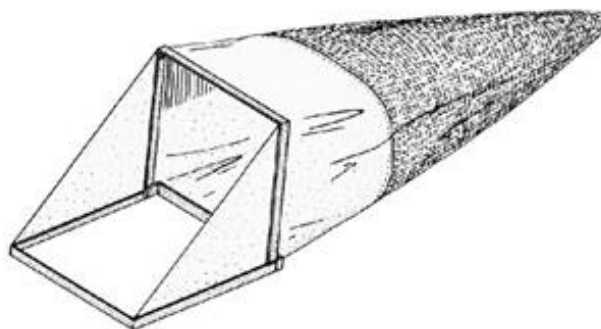


Figura 9 Dibujo de la malla Surber

La malla fue ubicada en el sitio escogido dentro de cada tramo del río. Se dispuso a contracorriente y el sustrato fue removido con las manos por aproximadamente 90 segundos. Posteriormente, el contenido recolectado se vació en una bandeja con agua y se efectuó una separación rápida (30 minutos) de los macroinvertebrados usando pinzas y goteros. El material restante de la bandeja se guardó en bolsas de plástico con etanol al 75% para posteriormente hacer una separación exhaustiva de los macroinvertebrados de cada muestra en el laboratorio.

2.1.5 Trabajo de laboratorio

En el laboratorio se efectuó una revisión exhaustiva del material recolectado en el campo. Todos los macroinvertebrados, fuesen procedentes de la selección rápida o de la selección exhaustiva, se clasificaron hasta nivel de familia, con excepción de los grupos taxonómicos Oligochaeta, Crustacea, Arachnida y Nematoda. Las claves taxonómicas usadas fueron las de Cummins y Merrit (1984), de Fernández y Domínguez (2001) y de Edmonson (1959).

2.1.6 Análisis de datos

Después de la clasificación taxonómica, los macroinvertebrados fueron contados, registrando cada valor de abundancia en una matriz, definida en función del nivel taxonómico y de la fecha de recolección, para luego usar esa información en el análisis de datos.

2.1.7 Composición de taxones y su abundancia relativa

Para determinar la composición taxonómica se generó un listado del número de individuos de cada taxón identificado en cada fecha de muestreo. Con esta información se calculó la abundancia

relativa, expresada como la proporción del número de individuos de un taxón particular con relación al número total de individuos de todos los taxones presentes. Ecuación 1.

$$p_i = \frac{n_i}{N} \quad (Ec. 1)$$

Donde p_i representa la abundancia relativa de la especie i (o taxón particular), n_i el número de individuos de la especie i y N el número total de individuos en la muestra.

2.1.8 Dominancia

La dominancia de la comunidad se evaluó mediante el índice de Simpson (ecuación 2), el cual cuantifica la probabilidad de que dos individuos seleccionados aleatoriamente en una comunidad pertenezcan al mismo grupo taxonómico (Segnini, 1995).

$$\lambda = \sum_{i=1}^S (p_i)^2 \quad (Ec. 2)$$

Con $i = \{1, 2, 3, \dots, S \text{ taxones}\}$ y p_i = la abundancia relativa de la especie i en la muestra.

2.1.9 Diversidad

Los análisis de diversidad se dividieron en: a) diversidad alfa, orientada a los macroinvertebrados bentónicos en el río Albarregas en cada fecha de muestreo, y b) la diversidad beta como el grado de disimilitud entre las etapas de sucesión (Anexo 1).

Diversidad alfa: la diversidad alfa en cada muestra de la sucesión se estimó usando los números de la serie Hill: N_0 y N_1 (ecuaciones 3 y 4). Ambos se expresan como número efectivo de especies o grupos taxonómicos. N_0 estima la riqueza, mientras que N_1 se interpreta como el número de taxones esperado en una comunidad donde el número de individuos está equitativamente distribuido entre los diferentes grupos taxonómicos (Jost, 2009).

Los números N_0 y N_1 están relacionados por la ecuación siguiente: $N_a = (\sum_{i=1}^S p_i^a)^{\frac{1}{1-a}}$, . Donde p_i representa la abundancia relativa de la especie i y N_a la diversidad de orden a y el valor de “ a ” indica la mayor o menor sensibilidad de N_a a la frecuencia de aparición de las especies. Específicamente, se tiene

una diversidad de orden cero ($a = 0$; N_0) cuando no se toma en cuenta la abundancia relativa de las especies, y se conoce con el nombre de riqueza de especies o taxones (Ec. 3)

$$N_0 = S \quad (\text{Ec. 3})$$

Donde, S equivale al número total de taxones en una muestra.

Todos los valores $a < 1$ ponderan más a los taxones raros según su abundancia en la comunidad de interés, mientras que todos los valores $a > 1$ dan mayor importancia a los taxones comunes. Sólo el valor $a = 1$ da igual peso a la abundancia relativa de todos los taxones, sin favorecer o penalizar las especies raras o frecuentes (Jost y Gozález-Oreja, 2012). Esta propiedad ha favorecido el uso de N_1 como estimador de la diversidad ecológica (Ec. 4).

$$N_1 = e^{-\sum_i (p_i \ln p_i)} \quad (\text{Ec. 4})$$

Donde p_i representa la abundancia relativa de la especie i , S equivale al número total de taxones en una muestra y N_1 la diversidad de orden 1 ($a = 1$).

Diversidad beta: Esta diversidad es una medida de la disimilitud entre comunidades, que se debe a dos procesos que pueden ocurrir simultáneamente o por separado: (1) se tiene la disimilitud debida al cambio en la composición de especies, *turnover* o recambio (ecuación 5); y (2) la disimilitud como consecuencia del cambio en el número de especies entre comunidades o diferencia de riqueza, (ecuación 6). Estos aspectos de la diversidad se evalúan siguiendo el modelo propuesto por Podani y Schmera (2011) y el valor proporcional que representa la fracción de la disimilitud total (diversidad beta) que es generada por la substitución de especies entre las dos comunidades.

Reemplazo de especies (*turnover*): este proceso ocurre cuando algunas especies son sustituidas por otras entre dos comunidades. Por lo tanto, el número de substituciones está dado por el número mínimo de especies exclusivas en una de las dos comunidades, $\min(b, c)$. Además, como una substitución siempre involucra dos especies, el número de especies reemplazadas es igual a $2[\min(b, c)]$. Para expresar esta

cantidad como una proporción, se divide entre número total de especies registradas ($a + b + c$), obteniéndose la expresión siguiente:

$$\beta_{rec} = 2 \left[\frac{\min(b, c)}{(a + b + c)} \right] \quad (Ec. 5)$$

Dónde: a = el número de especies compartido por ambos sitios; b = el número de especies solo en el sitio b y c = el número de especies sólo en el sitio c .

Cambio de riqueza: este proceso ocurre cuando el número total de especies cambia de una comunidad a otra. Su valor se obtiene como la diferencia entre los términos $(b + a)$ y $(c + a)$. La diferencia absoluta en la riqueza de especies entre dos comunidades, puede ser expresada como una proporción del número total de especies registradas ($a + b + c$), de acuerdo a la ecuación 6.

$$\beta_{riq} = \frac{|(b + a) - (c + a)|}{(a + b + c)} = \frac{|b - c|}{(a + b + c)} \quad (Ec. 6)$$

El valor proporcional resultante representa la fracción de la disimilitud total (diversidad beta) que corresponde a la diferencia de riqueza entre los dos sitios.

Las suma de las proporciones resultantes de las ecuaciones 5 y 6 equivalen a la diversidad β y sus valores pueden ilustrarse de forma gráfica a través de un diagrama ternario que incluye el valor de la similitud medida con el índice de Jaccard: $S_j = \frac{2a+b+c}{(a+b+c)}$, lo cual proporciona una comparación para los valores de la diversidad beta siendo $\beta = 1 - S_j$ (Podani y Schmera, 2011). Estos gráficos son utilizados en diferentes áreas, tienen forma de un triángulo equilátero cuyos lados son ejes representando una de tres variables contribuyentes a una propiedad (Figura 10). Cada eje tiene una escala desde 0% a 100%, en la cual se grafica la contribución proporcional de cada variable (Briffa et al., 2020). A modo de ejemplo, supóngase una propiedad cualquiera D , que esté relacionada con las variables A , B y C . Los diagramas ternarios permiten ilustrar la contribución porcentual de las variables A , B y C que determinan la respuesta de D , que en la figura 10 sería un 60% de A , un 20% de B y un 20% de C .

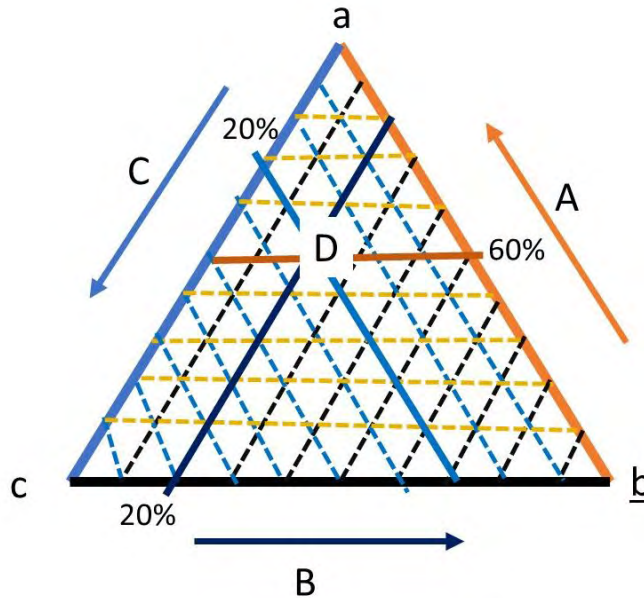


Figura 10 Ejemplo de un diagrama ternario

Cada eje representa una de tres variables que contribuyen a una propiedad de un sistema particular (Diagrama de Samuel Segnini, 2024)

2.1.10 Comparación de las comunidades de los años 1999, 2000; 2001 y 2013

Con el propósito de tener un marco comparativo del proceso de recuperación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados después de la crecida repentina del 2012, se cotejaron la composición, la riqueza, la dominancia y la diversidad de taxones de la comunidad del río Albarregas en la última fecha de muestreo (20/06/2013), con las mismas propiedades de tres comunidades muestreadas algo más de una década atrás en el mismo río (1999, 2000, 2001). Esta comparación se hizo bajo el supuesto de que las comunidades que albergaba el río Albarregas en estos años anteriores, estaban completamente recuperadas de los efectos de la última crecida repentina ocurrida el 23/11/1999, que de acuerdo al inventario de amenazas de la ciudad de Mérida (Linayo, 2020), este fue el evento catastrófico, más próximo a las fechas antes señaladas.

2.1.11 Comparación de la composición taxonómica

La comparación de la composición de las comunidades se efectuó determinando el grado de similitud de los taxa presentes en cada comunidad mediante el uso del índice de Czekanowski o de Similitud Proporcional (SP) (Smith, 1982), representado en la ecuación 7.

$$sp_{xy} = 1 - \frac{1}{2} \left(\sum |p_{x1} - p_{y1}| \right) \quad (Ec. 7)$$

Donde sp_{xy} es el índice de similitud proporcional; p_{x1} la proporción de la especie i en la muestra x ; y p_{y1} la proporción de la especie i en la muestra y . Su varianza se calcula a través de la ecuación 8.

$$V_A(\widehat{PS}) = \frac{[1 - (\sum_{i=1}^R p_i I_i)^2 - \sum_{i=1}^R p_i J_i]}{N} \quad (Ec. 8)$$

Dónde:

$$I_i = \begin{cases} -1 & \text{si } p_i > q_i \\ 0 & \text{si } p_i = q_i \\ 1 & \text{si } p_i < q_i \end{cases} \quad y \quad J_i = \begin{cases} 1 & \text{si } p_i = q_i \\ 0 & \text{si } p_i \neq q_i \end{cases}$$

$$I_i = \begin{cases} -1 & \text{si } p_i > q_i \\ 0 & \text{si } p_i = q_i \\ 1 & \text{si } p_i < q_i \end{cases} \quad y \quad J_i = \begin{cases} 1 & \text{si } p_i = q_i \\ 0 & \text{si } p_i \neq q_i \end{cases}$$

Siendo, p_i la abundancia relativa de la especie i , en el sitio p ; q_i la abundancia relativa de la especie i en el sitio q , I_i y J_i , se corresponden con la relación entre la abundancia relativa de la especie i en ambos sitios. Igualmente, la similitud entre comunidades se evaluó mediante un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) a través del programa PRIMER.V6 (Clarke y Warwick, 2001), el cual **se** representa la distancia entre las muestras, basado en una disimilitud de composición y riqueza taxonómica con el índice de Bray-Curtis, calculado con la ecuación 9.

$$S_{jk} = 100 \left\{ 1 - \frac{\sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})} \right\} \quad (Ec. 9)$$

Donde S_{jk} es la disimilitud entre las muestras j y k ; y_{ij} representa la abundancia de la especie i en la muestra j de forma que $i=1, 2, \dots, p$; $j=1, 2, \dots, n$; así mismo, y_{ik} representa la abundancia de la especie i en la muestra k , con $k \neq j$.

1.1.12 Método de Rarefacción para la comparación de las comunidades

Debido al tamaño diferente de las muestras de las cuatro comunidades comparadas, los valores de riqueza de cada una fueron estimados mediante el método de rarefacción.

Este método permite la comparación entre la riqueza de diferentes comunidades biológicas estimadas con muestras de diferente tamaño. El método determina la riqueza de cada comunidad, ajustando todas las muestras con aquella que tiene el menor tamaño (Segnini, 1995).

El valor se obtiene con la ecuación 10, calculada con el programa Past V4.13.

$$E(S) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \quad (\text{Ec. 10})$$

Donde $E(S)$ es el número esperado de taxones en la muestra analizada; S equivale al total de taxones en la muestra analizada; N al total de individuos en la muestra analizada; N_i es el total de individuos de la especie i en la muestra analizada y n es número de individuos en la muestra estándar o de menor tamaño.

Todo esto queda expresado en el término combinatorio $\binom{N-N_i}{n}$, el cual representa todas las posibles muestras de tamaño n que se pueden obtener a partir de $N-N_i$ individuos, así como $\binom{N}{n}$ equivale a todas las posibles muestras de tamaño n que se pueden obtener a partir de N individuos.

3.1 RESULTADOS

Durante el periodo de estudio, comprendido entre el 09/05/2012 y el 20/06/2013, se efectuaron 38 muestreos. En ese lapso se recolectaron 106.819 individuos, identificados dentro de varias categorías taxonómicas que sumaron 48 taxones, 44 de ellos identificados hasta familia, uno de ellos como ácaros acuáticos (Hydracarina), uno hasta orden (Amphipoda), uno hasta subclase (Oligochaeta) y uno hasta filo (Nematoda) (Anexo 2). De la clase Insecta se reconocieron ocho órdenes, siendo Díptera el orden con el mayor número de familias (16), seguido de los órdenes Trichoptera (10), Coleóptera (8) y Ephemeroptera (3); en los otros cuatro órdenes de insectos, Odonata, Plecóptera, Megaloptera y Lepidóptera, y en el orden Tricladida (Platyhelminthes) sólo se identificó una familia. Así mismo, se identificaron individuos pertenecientes a las clases: Collembola (Entomobrydae) y Gastropoda (Planorbiidae).

3.1.1 La comunidad de macroinvertebrados en el río Albarregas

La descripción de la comunidad de macroinvertebrados presente en el río Albarregas durante este estudio, se hizo con base al período de mayor estabilidad de los datos obtenidos para la comunidad, entre 27/11/2012, fecha en la cual se identificó el último nuevo taxón, hasta el 20/06/2013 cuando se efectuó el último muestreo. En este lapso, se contabilizaron 76.697 individuos, repartidos en 48 taxones. La Figura 11A muestra las abundancias relativas de los taxones con mayor representatividad en la comunidad (entre ellos suman el 99% de la misma); el grupo más abundante fue el orden Díptera (50%), seguido de la subclase Oligochaeta (26%) y los órdenes Ephemeroptera (19%), Trichoptera (4%) y Coleóptera (1%). Los taxones menos abundantes suman el 1% de la comunidad. En la Figura 11B se representan los taxones menos abundantes, que en conjunto solo aportaron el 1%; entre ellos destacaron, en orden de importancia, la clase Arachnida (0.4%), el orden Plecóptera (0.2%), el filo Nematoda (0.13%) y en contraste, el orden Odonata (0.001%) tuvo la menor abundancia relativa.

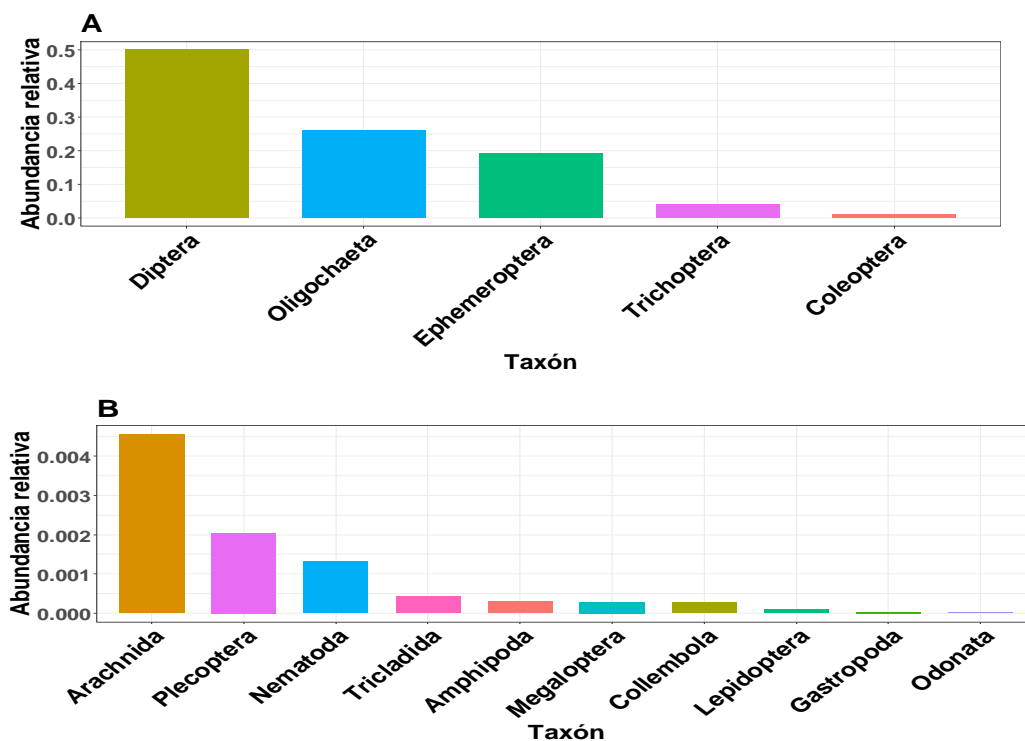


Figura 11 Abundancia relativa de órdenes y grupos taxonómicos representativos (A) 99% y (B) 1% total de la comunidad de macroinvertebrados muestreada entre el 27/11/12 y el 20/06/2013

Luego, haciendo énfasis en una clasificación taxonómica de orden inferior (las familias, hasta donde fue posible), se encuentra que los grupos más abundantes conforman el 94% de la comunidad (Figura 12A). La familia más abundante fue Chironomidae (42%), seguido por la subclase Oligochaeta (26%), y los insectos de las familias Baetidae (18%), Simuliidae (5%), Hydrobiosidae (2%) y Empididae (1%). Los grupos menos abundantes sumaron el 6% de la comunidad y destacan en orden descendiente, las familias Psychodidae (1%), Glossosomatidae (0.9%), Hydropsychidae (0.7%) para las mayores abundancias relativas de esta agrupación, y Helichopsychidae (0.1%), Tipulidae (0.1%), y Muscidae (0.1%) en cuanto a las menores abundancias relativas (Figura 12B).

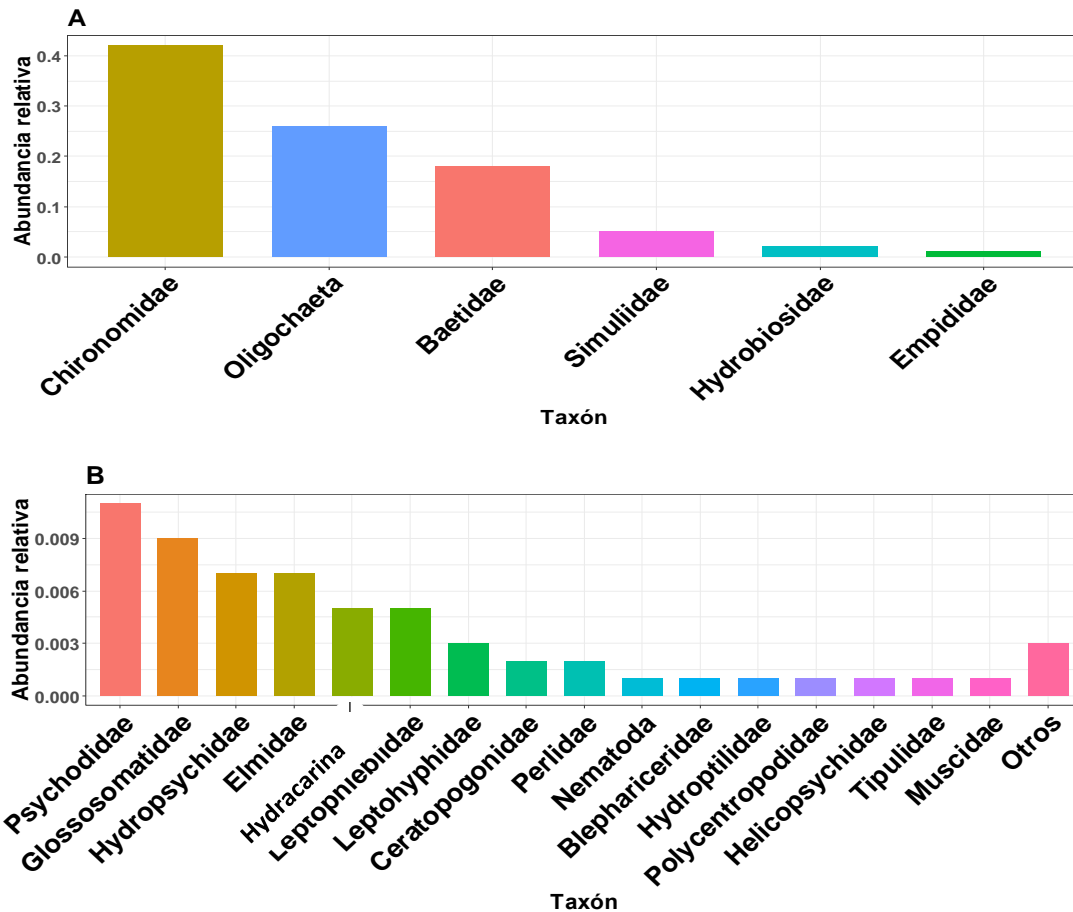


Figura 12 Abundancia relativa de familias y grupos taxonómicos representativos (A) El 94% y (B) el 6% restante de la comunidad de macroinvertebrados comprendida entre el 27/11/12 y el 20/06/2013

Por su parte, el total de 48 taxones registrados desde mayo de 2012 hasta junio de 2013 es una medida de la riqueza observada para el sitio de estudio que, a partir de un esfuerzo de muestreo igual a 27 muestras, concuerda con la riqueza estimada por el modelo de Chao 1 (Figura 13). En esta figura se aprecia el registro progresivo de nuevos grupos taxonómicos a medida que incrementa el muestreo. La máxima riqueza observada y la estimada por el modelo, fue de 48 taxones. De acuerdo con estos resultados, fue posible registrar el número real de taxones presentes en la comunidad, con la metodología aplicada.

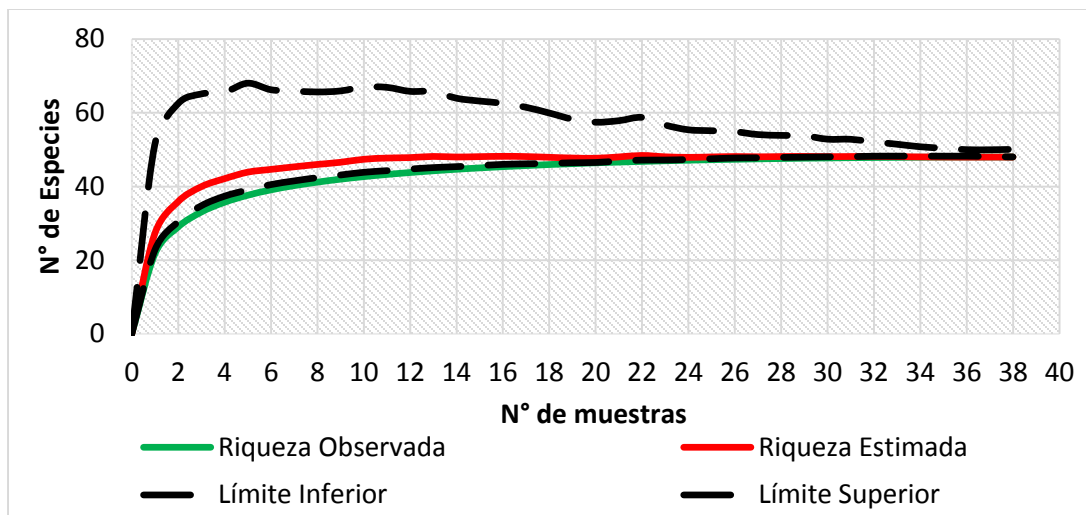


Figura 13 Curvas de acumulación del número de taxa observada y estimada (modelo de Chao 1)
 Registro: Sucesión de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del río Albarregas luego de la crecida de abril de 2012

3.1.2 Sucesión: cambios en las propiedades estructurales de la comunidad

3.1.2.1 Cambios en la composición y riqueza taxonómica

La organización de los datos temporales en los cambios de la composición de la comunidad de macroinvertebrados se ilustra en el lapso comprendido entre el 24/04/12, fecha en la que ocurrió la crecida, hasta la finalización de los muestreos (20/06/13) divididos en intervalos de cada 4 semanas para una mejor ilustración de los cambios temporales que tiene la comunidad; sin embargo, es importante resaltar que la fecha de inicio de la recolección de datos fue el 09/05/2012.

Con base en la progresión de nuevos registros de las diferentes categorías taxonómicas, la escala temporal del estudio se dividió en cuatro etapas: (1) inicial, corresponde a las primeras semanas (09/05/2012-30/05/2012) en la cual se registraron 16 taxones en un período de cuatro semanas; (2) intermedia, igualmente con 16 taxones, registrados en siete semanas (05/06/2012-18/07/2012), en este caso la tasa de recolonización disminuyó con relación a la etapa inicial; (3) tardía, que incluye los últimos 16 taxones, detectados en doce semanas (25/07/2012-27/11/2012), con una tasa de recolonización más lenta que la presentada en las dos primeras etapas; y (4) final, a partir del 11/12/2012 fecha a partir de la cual no se registraron nuevos taxones en la comunidad.

Los cambios en la composición de los grupos taxonómicos denotan la adición progresiva de nuevos taxones en la comunidad a lo largo de la sucesión (Figura 14). Desde la fecha en la que ocurrió la crecida hasta la finalización de los muestreos, transcurrieron 62 semanas. Para una mejor comprensión de los resultados concernientes a los cambios de la composición taxonómica a lo largo de la sucesión, la Figura 13 se dividió en tres grupos de 16 categorías taxonómicas (Figuras 15, 16 y 17).

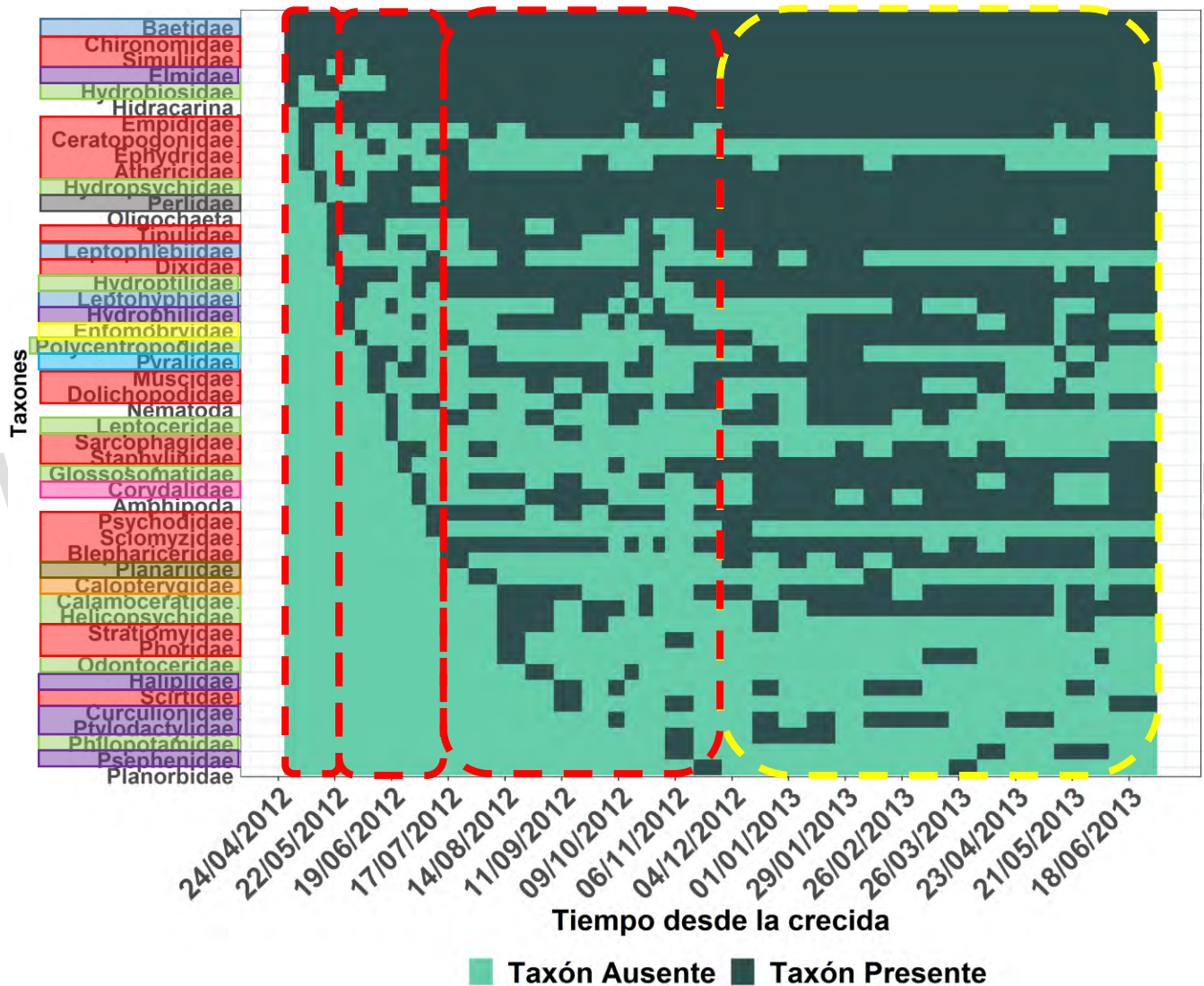


Figura 14. Cambios en la composición taxonómica de la comunidad a lo largo de la sucesión

Código de colores para representar los órdenes taxonómicos superiores de cada taxón:
 Azu=Ephemeroptera, Rojo=Diptera, Verde=Trichoptera, Morado=Coleoptera, Gris=Plecoptera,
 Amarillo=Collembola, Turquesa=Lepidoptera, Rosa=Megaloptera, Marrón= Tricladida,
 Naranja=Odonata. Los taxones sin color asignado corresponden a Hydracarina (ácaros acuáticos),
 Oligochaeta (anélidos), Nematoda, Amphipoda (crustáceos) y Planorbidae (Gastropoda).

El primer grupo, con los primeros 16 taxones corresponde a los muestreos realizados desde el 09/05/12 al 30/05/12. A estos 16 taxones se les puede considerar como indicadores de una etapa inicial de sucesión por ser los primeros registros en las fechas cercanas a la crecida del río Albarregas y son los grupos que ingresan a la comunidad en el menor tiempo.

Entre ellos se encuentran los siguientes taxones, con sus respectivos números de familias registradas (entre paréntesis): dípteros (8), efemerópteros (2), tricópteros (2), coleóptera (1), hidracarina, plecópetera y oligoquetos. Las familias Baetidae (Ephemeroptera), Chironomidae (Díptera) y Simuliidae (Díptera), fueron detectadas en todos los muestreos; y la presencia de los demás grupos, en general, es relativamente constante luego de ser registrados por primera vez en la sucesión, salvo Ephydriidae y Dixidae (Figura 15).

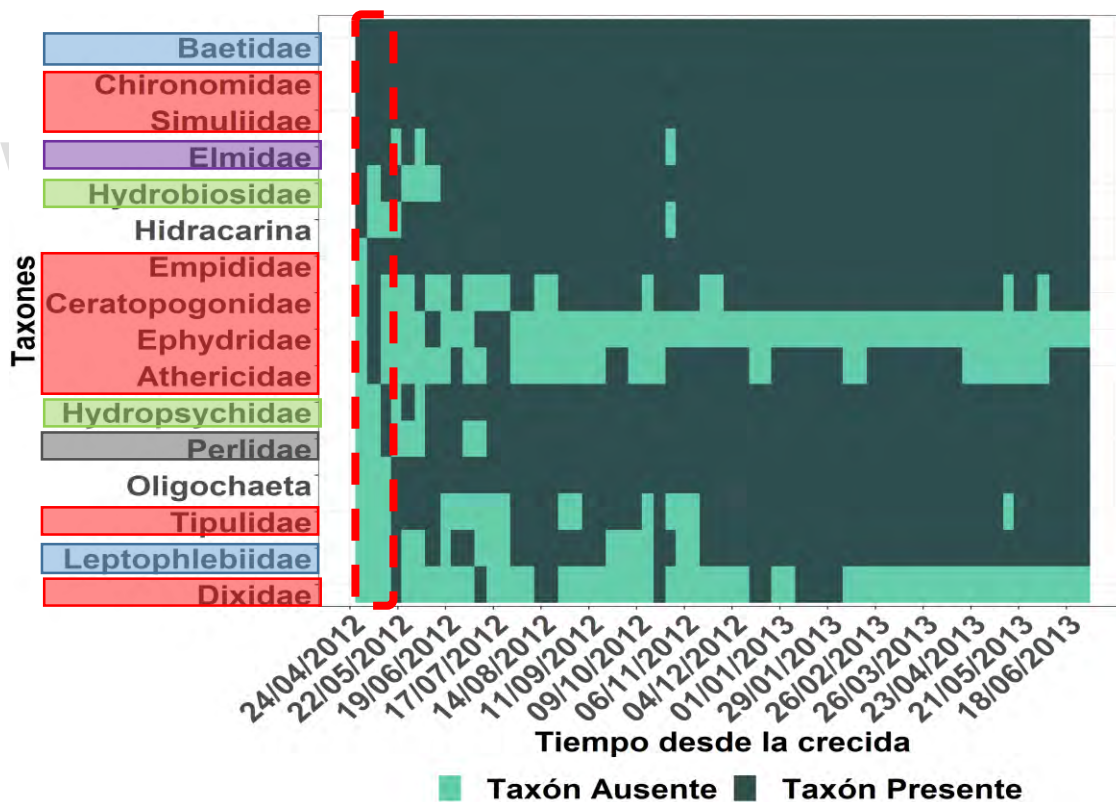


Figura 15 Primera categoría de la composición taxonómica de la comunidad con los primeros 16 taxones registrados a lo largo de la sucesión

Código de colores para representar los órdenes taxonómicos superiores de cada taxón:
 Azul=Ephemeroptera, Rojo=Diptera, Verde=Trichoptera, Morado=Coleoptera, Gris=Plecoptera.
 Los taxones sin color asignado corresponden a: Hydracarina (ácaros acuáticos) y a Oligochaeta (anélidos).

El segundo grupo, con los siguientes 16 taxones, corresponde a los muestreos realizados desde el 05/06/12 al 18/07/12; ellos se pueden considerar categorías taxonómicas indicadoras de una etapa intermedia de la sucesión, registrándose en la comunidad en un período de siete semanas; estos corresponden a los siguientes taxones con sus números de familia registradas (entre paréntesis): tricópteros (4), dípteros (2), coleópteros (2), efemeróptero (1), colémbolos, lepidópteros, megalóptero, anfípodo y nemátodo. La detección de estos grupos a lo largo de la sucesión fue irregular excepto por Hydroptilidae, Leptohyphidae y Psychodidae (Figura 16).

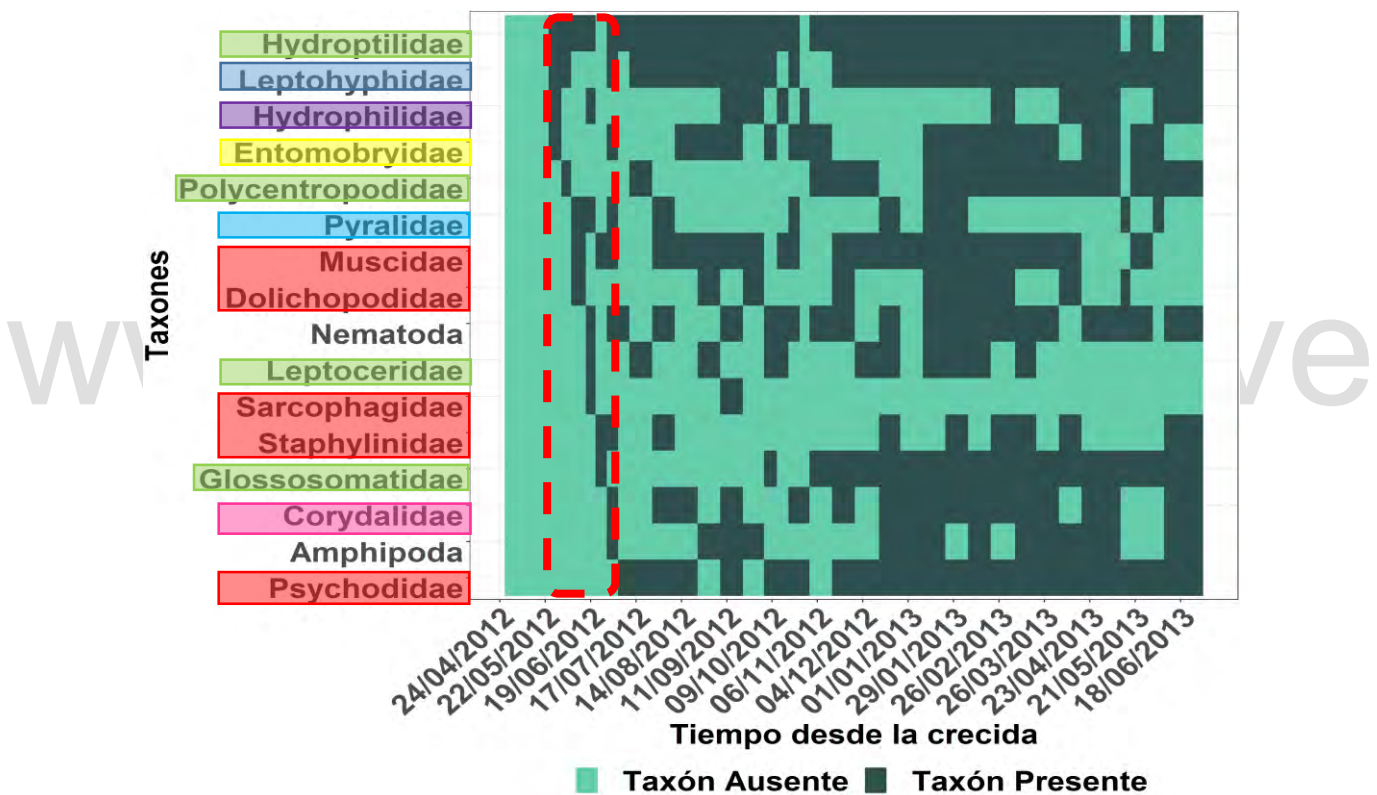


Figura 16 Segunda categoría de la composición taxonómica de la comunidad a lo largo de la sucesión con los primeros 16 taxones registrados a lo largo de la sucesión

Código de colores para representar los órdenes taxonómicos superiores de cada taxón: **Azul**= Ephemeroptera, **Rojo**=Diptera, **Verde**=Trichoptera, **Morado**= Coleoptera, **Amarillo**=Collembola, **Rosa**=Megaloptera, **Turquesa**=Lepidoptera. Los grupos sin color asignado corresponden a: Nematoda y Amphipoda (crustáceos).

El tercer grupo, con los últimos 16 taxones registrados, corresponde a las fechas 25/07/12 al 27/11/12. Las categorías taxonómicas registradas por primera vez en la comunidad entre estas fechas se consideran indicadores de una etapa tardía de sucesión, tardando 19 semanas en registrarse en la comunidad, estos corresponden a los siguientes taxones con sus números de familia registradas (entre paréntesis): coleópteros (5), dípteros (4), tricópteros (4), odonatos (1) planarias y planorbidos. En este caso, el registro en las etapas avanzadas de la sucesión fue ocasional, excepto para Blephariceridae, Calamoceratidae y Helicopsychidae. Por lo tanto, estos grupos se califican como taxones raros en la (Figura 17).

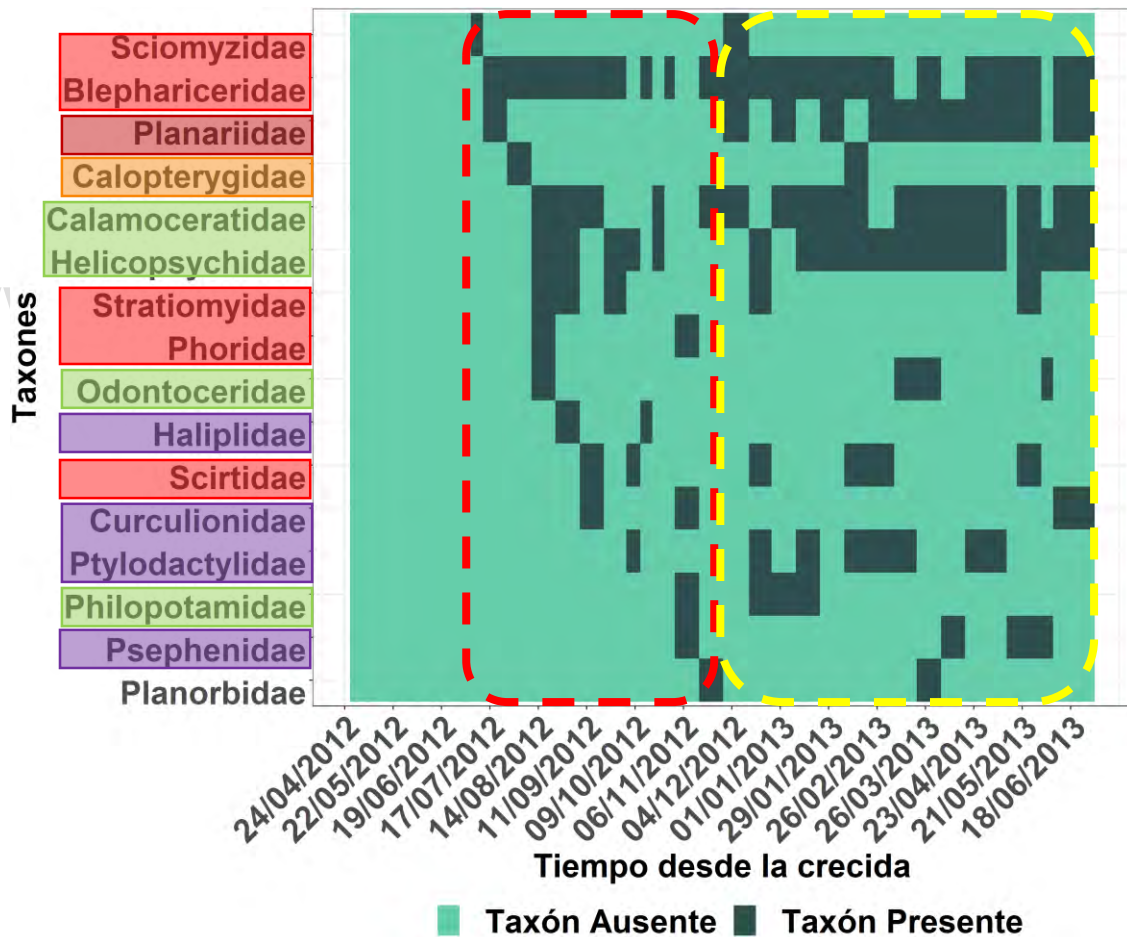


Figura 17 Tercera categoría de la composición taxonómica de la comunidad a lo largo de la sucesión con los últimos 16 taxones registrados

Código de colores para representar los órdenes taxonómicos superiores de cada taxón: **Rojo**=Diptera, **Verde**=Trichoptera, **Morado**=Coleoptera, **Marrón**=Tricladida, **Naranja**=Odonata. El grupo que no posee color asignado corresponde a Planorbidae=Gastropoda.

3.1.3 Cambios en la abundancia relativa

Durante la sucesión se aprecian dos aspectos de la abundancia relativa de taxones: la amplitud y la tendencia a lo largo del tiempo. La mayor contribución en la abundancia relativa correspondió a los dípteros, quienes disminuyen a lo largo de la sucesión. Secuencialmente y con una tendencia de aumento en la abundancia relativa le siguen los efemerópteros, los tricópteros y los coleópteros (Anexo 3). La abundancia relativa de los coleópteros es cero casi toda la sucesión, pero aumenta en las últimas fechas, lo cual se considera un indicador de la etapa tardía de la sucesión, de igual forma que en los casos de Gastropoda, Lepidóptera y Odonata (Anexo 3).

Haciendo énfasis en las categorías taxonómicas que componen la comunidad, en la Figura 18 se ilustran las abundancias relativas de los 48 taxones registrados a lo largo de la sucesión. Las familias con mayor contribución fueron, en orden decreciente: Chironomidae, Oligochaeta (subclase), Baetidae y Simuliidae. En el caso de familias para las cuales se registró una abundancia relativa de 0.05 en al menos un punto de la sucesión, corresponden en orden decreciente: Hydrobiosidae, Empididae, Elmidae, Glossosomatidae e Hydropsychidae (Anexo 4).

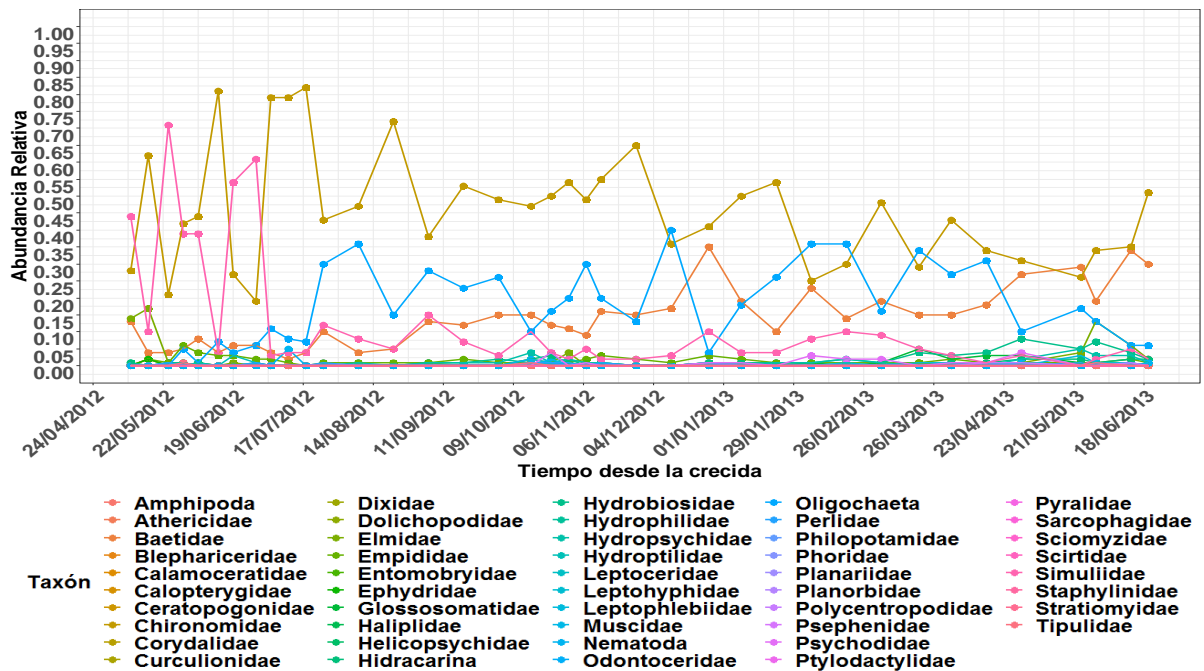


Figura 18 Abundancia relativa de 48 taxones registrados en la comunidad de macroinvertebrados
 Datos registrados a lo largo de la sucesión desde el 09/05/12 al 20/06/13

La familia Chironomidae tuvo la mayor abundancia relativa y una tendencia a disminuir hacia la etapa tardía de la sucesión, le sigue la subclase Oligochaeta, aunque tiene la segunda mayor contribución al total de la comunidad, no tuvo una tendencia definida en ninguna de las etapas de la sucesión (Figura 19A).

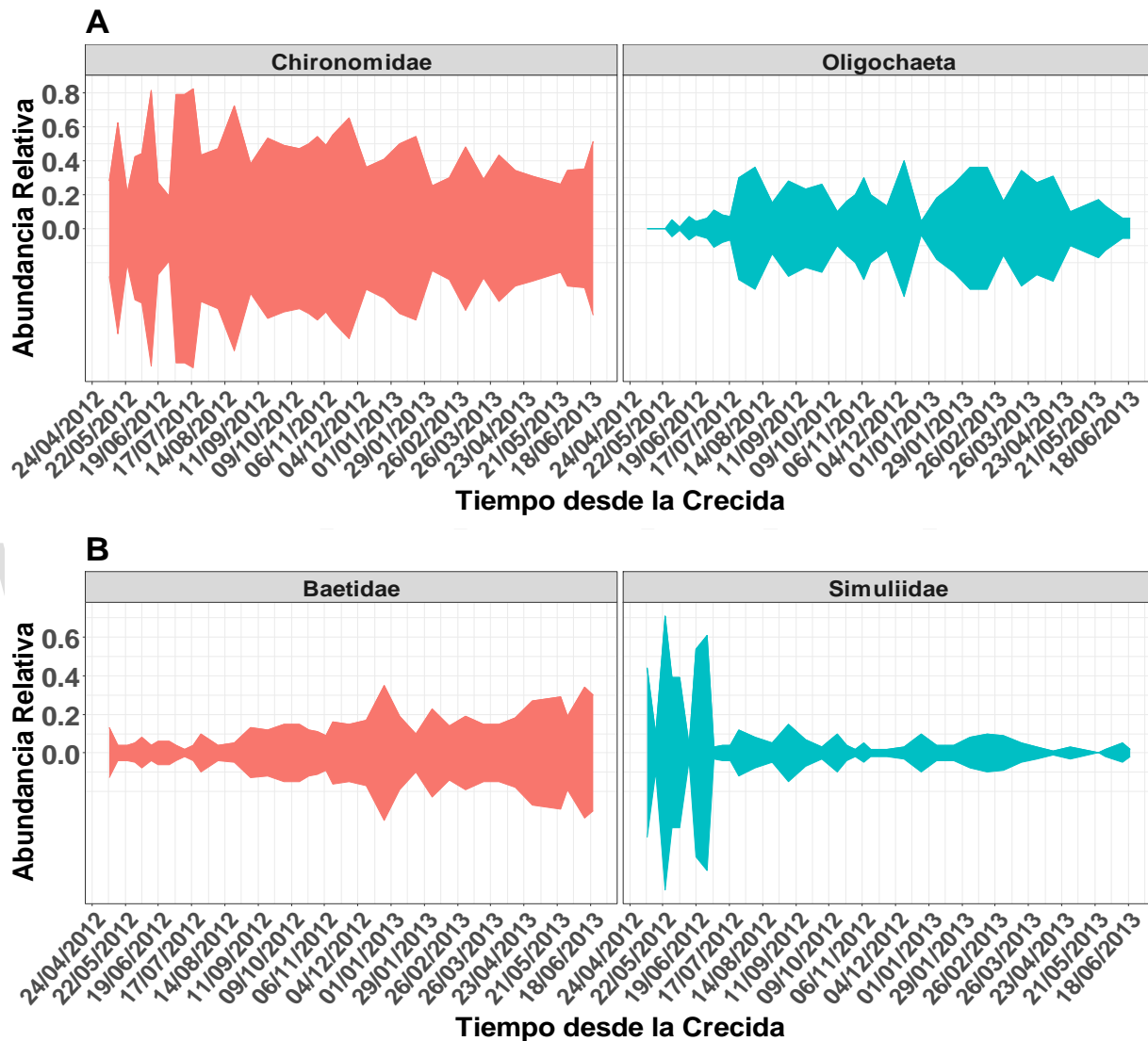


Figura 19 Abundancia relativa 1, grupos representativos en la comunidad, orden decreciente Chironomidae, Oligochaeta, Baetidae y Simuliidae
A lo largo de la sucesión, desde el 09/05/12 al 20/06/13

La familia Baetidae tuvo la tercera mayor contribución total a la comunidad y una tendencia creciente a lo largo de la sucesión, en especial en la etapa tardía. En cuarto lugar, de contribución al total

de la comunidad, la familia Simuliidae tuvo sus mayores valores de abundancia relativa en las etapas inicial e intermedia, pero disminuye a un punto en el que se mantiene relativamente estable hasta la etapa tardía de la sucesión (Figura 19B).

Entre los grupos que tuvieron una abundancia relativa de 0.05 en al menos un punto de la sucesión, la familia Empididae (Diptera) tuvo los mayores valores a lo largo del tiempo y muestra una tendencia a disminuir su abundancia relativa, ya que en las etapas inicial e intermedia tiene los mayores valores, pero disminuyeron en la etapa tardía de la sucesión. La familia Hydrobiosidae (Trichoptera) por su parte, muestra menores valores a lo largo del tiempo pues resultó una abundancia relativa de 0.0 en algunos puntos de la sucesión, pero con tendencia a aumentar en la etapa tardía (Figura 20A).

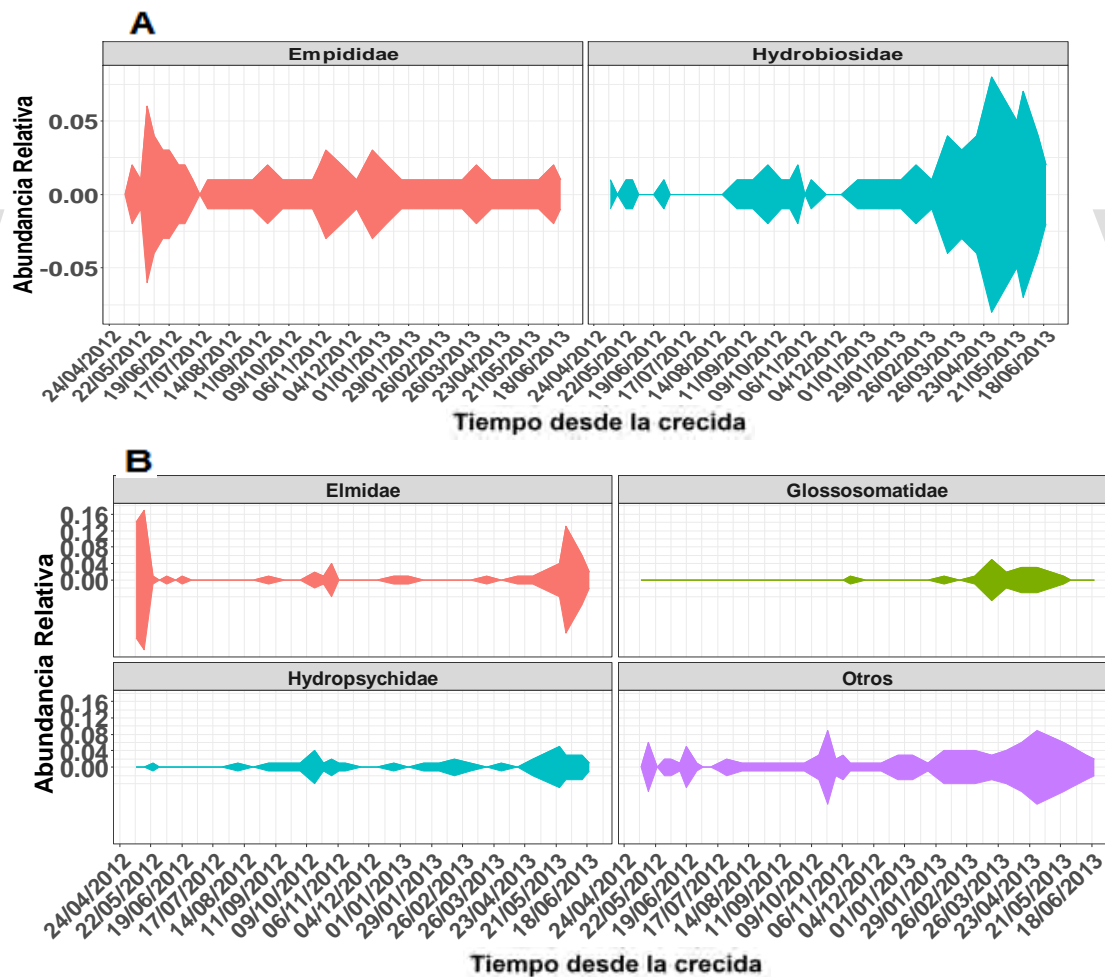


Figura 20 Abundancia relativa 2, grupos representativos en la comunidad, orden decreciente Empididae e Hydrobiosidae, Elmidae, Glossosomatidae e Hydropsychidae
A lo largo de la sucesión, desde el 09/05/12 al 20/06/13

Seguidamente en la figura 20B, se representan en orden decreciente a las familias Elmidae (Coleoptera) con valores cercanos a cero durante casi toda la sucesión con excepción de las etapas inicial y tardía donde tiene los mayores valores. La familia Glossosomatidae (Trichoptera) con una abundancia muy baja en las etapas inicial y media, incrementando en la etapa tardía de la sucesión. La familia Hydropsychidae (Trichoptera) mantuvo una abundancia relativa baja, con una tendencia a aumentar en la etapa tardía de la sucesión. En último lugar, se representa el grupo Otros, que contiene todos los grupos taxonómicos que en ningún momento superan una abundancia relativa de 0.05. Al juntar estos grupos las menores abundancias relativas se registran en las etapas inicial e intermedia, pero hay un aumento en la etapa tardía de la sucesión (Figura 20B).

3.1.4 Dominancia y riqueza taxonómica

Después de iniciada la sucesión, la dominancia y la riqueza mostraron un perfil de cambios antagónicos. En la etapa inicial de la sucesión se aprecia un aumento en los valores de ambas propiedades emergentes que se mantiene hasta la etapa intermedia. La dominancia alcanza un pico en su valor (0.66) a partir del cual empieza una tendencia a disminuir en la etapa tardía de la sucesión. En contraste, la riqueza mantiene su tendencia de aumento a lo largo de toda la sucesión, aunque experimenta una caída del 24/10/12 al 27/11/12, cuando se registra el último nuevo taxón en la comunidad, a partir de allí retoma el aumento de sus valores (Figura 21).

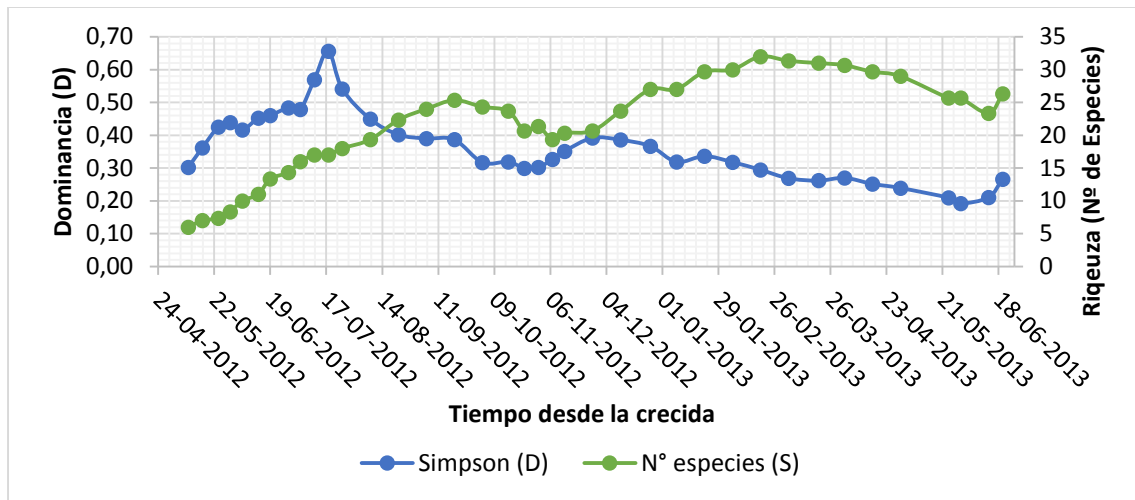


Figura 21 Variación del índice de dominancia de Simpson y de la riqueza de grupos taxonómicos a lo largo de la sucesión, desde el 09/05/12 al 20/06/13

3.1.5 Diversidad

3.1.5.1 Cambios en la diversidad alfa

La diversidad alfa fue la propiedad que mostró mayor estabilidad a lo largo de la sucesión. El número de taxones con abundancias altas e intermedias se mantuvo en un rango de variación entre cuatro y ocho taxones y aunque, la tendencia de N_1 fue ascendente, se aprecian algunos picos y valles a lo largo de la sucesión. En la etapa inicial e intermedia los valores fueron estables entre dos y cuatro taxones, luego, entrando en la etapa tardía se apreció un pico de seis taxones a partir del cual disminuye a cuatro, pero luego continúa en aumento hasta seis y ocho taxones hacia el final de los muestreos (Figura 22).

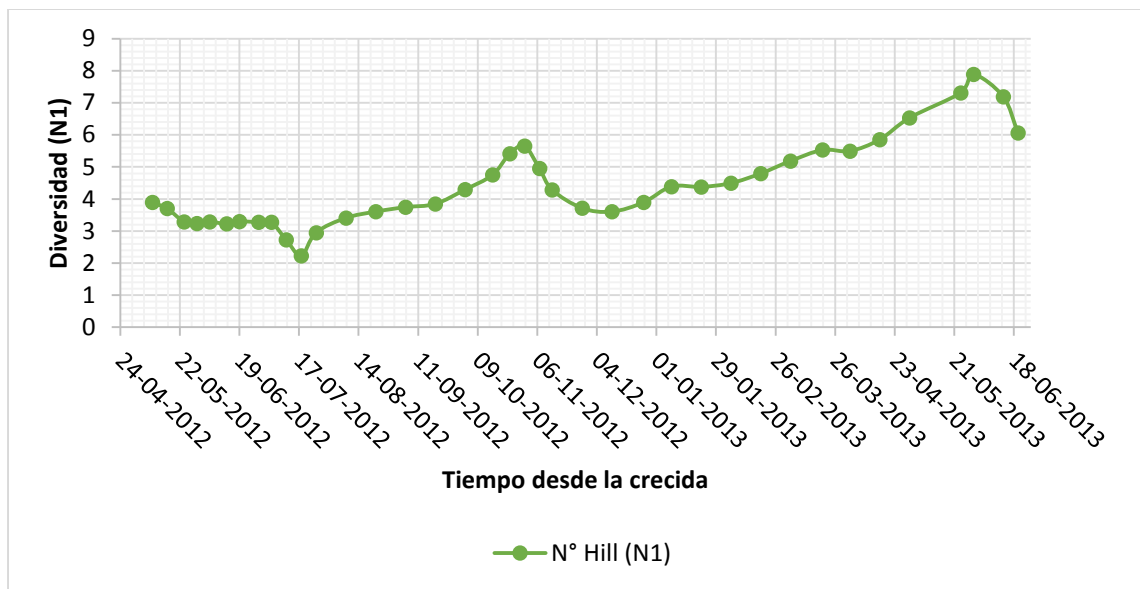


Figura 22 Variación de la diversidad (N_1) a lo largo de la sucesión, desde el 09/05/12 al 20/06/13

3.1.5.2 Cambios en la diversidad beta

El análisis de la diversidad beta se realizó comparando las tres etapas: inicial (del 09/05/2012 al 30/05/2012), intermedia (del 05/06/2012 al 18/07/2012), tardía (del 25/07/2012 al 27/11/2012) y la final de la sucesión (desde el 11/12/2012 al 20/06/2013). Se determinó que la diversidad beta muestra una disimilitud del 43,41% repartida en un 3,57% debido al reemplazo de taxones y en un 39,83% por la diferencia en la riqueza.

Los cambios en la diversidad beta de las diferentes etapas de sucesión pueden apreciarse en la figura 23 (para una comparación numérica, ver Anexo 5). Se encontró que entre la etapa inicial e intermedia no hubo reemplazo de taxones, pero sí una diferencia de riqueza 51,50% y similitud de 48,5% (Figura 23). Esto se traduce en que estas etapas difieren en un 51,50% de disimilitud ($100 - 48,50\%$), debido a la diferencia que hay en la riqueza de ambas etapas.

Entre la etapa inicial y tardía, un reemplazo de 0%, diferencia de riqueza de 66% y similitud de 34% (Figura 24). Esto se entiende como un 66% ($100 - 34\%$) de disimilitud entre ambas etapas de la sucesión, debido a la diferencia en la riqueza entre ambas etapas.

Entre la etapa inicial y final un reemplazo de 4,4%, diferencia de riqueza de 62,2% y una similitud de 33,3% (Figura 24). Lo que significa que entre estas etapas hay una disimilitud de 66,7%, originada por el reemplazo de taxones en un 4,4% y por la diferencia entre las riquezas en un 62,2%.

Entre la etapa intermedia y tardía un reemplazo de 4,2%, una diferencia de riqueza de 29,29% y una similitud de 66,70% (Figura 24). Estos valores significan que entre ambas etapas hay una disimilitud de 33,3%, debida en un 4,20% al reemplazo de taxones y en un 20,29% a la diferencia en la riqueza.

Entre la etapa intermedia y final hay un 8,70% de reemplazo y un 23,40% de diferencia en la riqueza (Figura 24), traduciéndose en un 32,60% de disimilitud entre las etapas, debido en 8,70% al reemplazo y en 23,40% a la diferencia de riqueza.

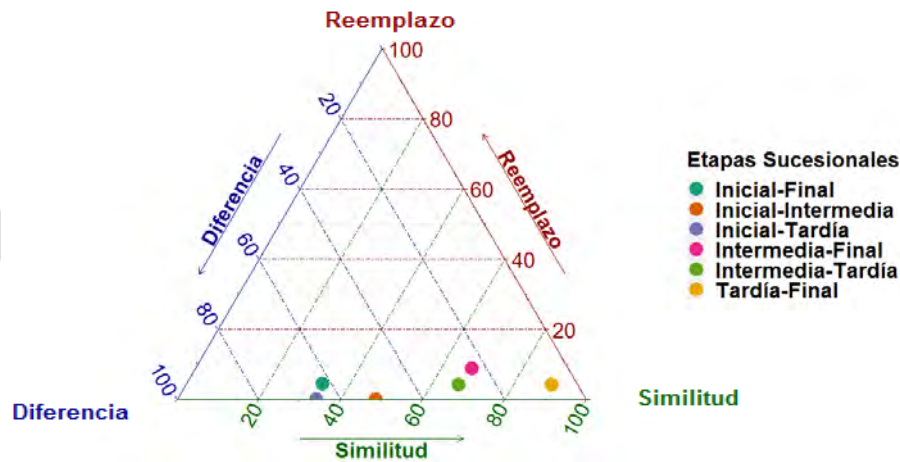


Figura 23 Diagrama ternario (Podani y Schmera, 2011). Compara disimilitud (diversidad beta) entre las etapas inicial, intermedia, tardía final de la sucesión

Por último, entre la etapa tardía y final hay un reemplazo de 4,20%, una diferencia de riqueza de 6,30% y una similitud de 89,60% (Figura 24), es decir que la disimilitud es del 10,40%, provocada en un 4,20% por el reemplazo y en un 6,30% por las diferencias de riqueza entre las etapas.

De modo que, en términos de la disimilitud se ven mayores diferencias entre la etapa inicial y la tardía; y la etapa inicial y la final, lo que significa que hay cambios progresivos en el tiempo a lo largo de la sucesión, causados en su mayoría por diferencias en la riqueza de grupos taxonómicos entre cada etapa, más que por un reemplazo de taxones.

3.1.6 Comparación de las comunidades de los años 1999, 2000; 2001 y 2013

Para comparar las comunidades de los distintos años, se seleccionaron una serie de características obtenidas a partir de los datos de 1999; 2000; 2001 y el período 2012-2013. De aquí en adelante, en el texto se refiere a las diferentes comunidades con base en su año de muestreo: 21/04/1999; 31/03/2000; 06/04/2001 y 20/06/2013; así, los resultados se etiquetan como pertenecientes a las comunidades de 1999; 2000; 2001 y 2013.

Para efectos de la comparación, se seleccionaron los datos de la última fecha de muestreo del período 2012-2013 (20/06/13), por dos razones: la primera, es que para la fecha del muestreo esta era la comunidad con mayor tiempo de desarrollo, en comparación con las fechas cercanas a la crecida. La segunda razón, es que los datos de las comunidades de los años 1999, 2000 y 2001, provienen de muestreos puntuales en una única fecha.

A partir de los datos mostrados en el Anexo 6 se presenta una serie de datos en relación con las características de las comunidades mencionadas. El mayor número de individuos se registró en 2013 (N=4449), le sigue la comunidad del 2000 (N=950), la del 2001 (N=845) y 1999 (N=817). De forma similar, la comunidad del 2013 tuvo el mayor número de taxones (29), siguiéndole la del 2001 (27), la de 1999 (23) y finalmente la del 2000 (21) (Tabla 1) y las mayores abundancias relativas se registran en Chironomidae (50%) y Baetidae (30%) en el 2013 (Anexo 6).

Tabla 1 Número de individuos, taxones, dominancia de Simpson y diversidad Comunidades de 1999; 2000; 2001 y 2013				
Año	1999	2000	2001	2013
Número de individuos (N)	817	950	845	4449
Número de taxones (S)	23	21	27	29
Dominancia (D)	0.19	0.25	0.13	0.36
Diversidad (N1)	8	6	11	4

Fuente: Elaborada sobre la base de la clasificación de las muestras existentes en el Laboratorio de Ecología de Insectos

La mayor dominancia correspondió a la comunidad del 2013 ($D=0.36$), seguido de la comunidad del 2000 ($D=0.25$), 1999 ($D=0.19$) y 2001 ($D=0.13$). Por su parte la diversidad registra los mayores valores en las comunidades del 2001 ($N_1=11$) y 1999 ($N_1=8$), mientras que las menores corresponden a las comunidades del 2000 ($N_1=6$) y al 2013 ($N_1=4$) (Tabla 1).

La comparación de la similitud en términos de la composición de taxones para los 6 pares de datos que se aprecian en la Tabla 2, pueden analizarse en dos grupos: primero los datos que corresponden a las comunidades de 1999; 2000 y 2001, entre sí, y segundo la comparación de estas comunidades con el 2013.

La mayor similitud registrada entre los pares de datos del 99 al 01 corresponde al par de datos 1999-2000 (84% y $V_A(\widehat{PS}) = 0.025$), le sigue 1999-2001 (65% y $V_A(\widehat{PS}) = 0.022$) y el menor corresponde a 2000-2001 (57% y $V_A(\widehat{PS}) = 0.018$). Contrastando estos años con la comunidad del 2013 se encuentra que esta comunidad comparte igual similitud con las comunidades del 2000 y 2001 (50% y $V_A(\widehat{PS}) = 0.021$; $V_A(\widehat{PS}) = 0.019$ respectivamente) y una similitud menor con 1999 (35% y $V_A(\widehat{PS}) = 0.022$) (Tabla 2).

Tabla 2 Índice de Czekanowski o de Similitud Proporcional entre comunidades de 1999; 2000; 2001 y 2013				
Comunidades comparadas	1999	2000	2001	2013
1999	1	-	-	-
2000	0.84	1	-	-
2001	0.65	0.57	1	-
2013	0.35	0.50	0.50	1

Fuente: Elaborada sobre la base de la clasificación de las muestras existentes en el Laboratorio de Ecología de Insectos

Las similitudes determinadas con el Índice de Czekanowski son confirmados por los resultados obtenidos en el MDS, según el cual las comunidades de 1999 y del 2000 poseen mayor grado de similitud entre ellas en términos de composición taxonómica, en contraste con la similitud que éstas presentan con la comunidad del año 2001. Esas tres comunidades, a su vez, guardan un mayor grado de similitud entre ellas que con la comunidad del 2013 (Figura 24).

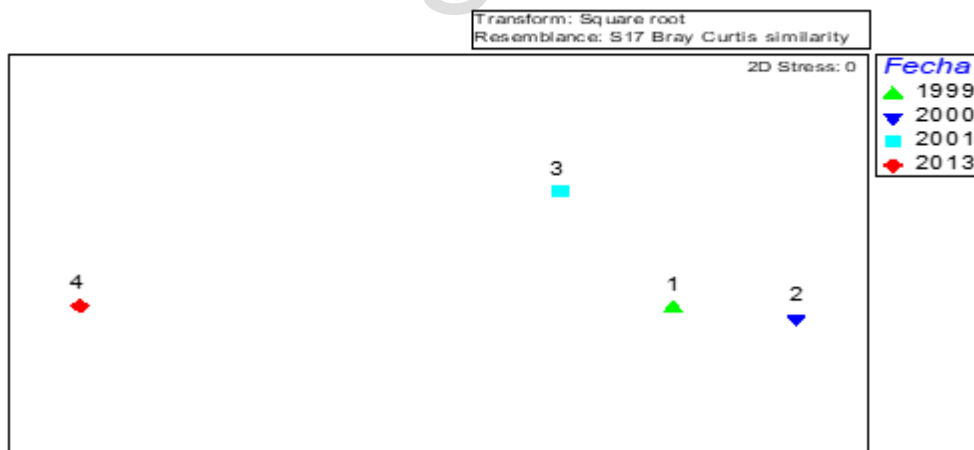


Figura 24. Escalamiento multidimensional (MDS) de las comunidades de los años 1999; 2000; 2001 y 2013

Por último, tomando como comunidad estándar la comunidad del año 1999 (N=817) se realizó el cálculo de la rarefacción para la riqueza esperada. Se registró que la comunidad de 2001 (N°

taxones= 27) fue la de mayor riqueza, seguida del 1999 (N° de taxones=23). Las comunidades del 2000 y 2013 resultaron ambas con la misma riqueza esperada (N° de taxones = 20), (Figura 25).

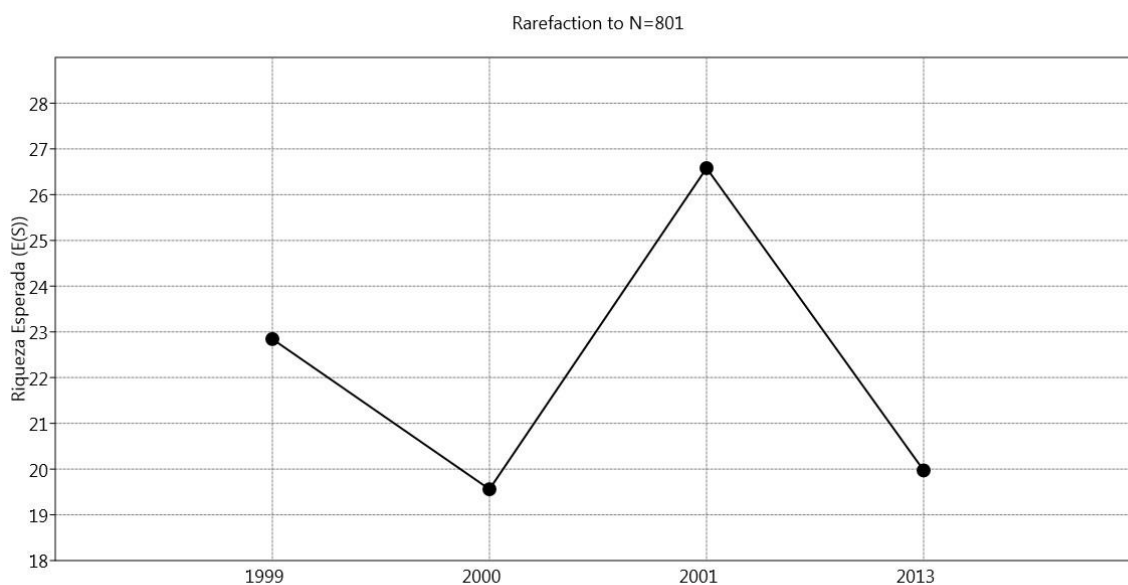


Figura 25. Riqueza esperada para las comunidades de 1999; 2000; 2001 y 2013

Tamaño de la muestra estándar: 817 individuos

www.bdigital.ula.ve

4.1 DISCUSIÓN

4.1.1 Comunidad de macroinvertebrados bentónicos

Los principales órdenes de insectos (Diptera, Ephemeroptera, Trichoptera y Coleoptera) en el río Albarregas en el período 2012-2013, representan 74% de la comunidad dadas sus abundancias relativas (50%, 19%, 4% y 1% respectivamente); no obstante, también se registra una abundancia relativa de 26% para Oligochaeta. Mientras en términos de familias, las más abundantes corresponden a las familias Chironomidae (42%) y Baetidae (18%).

Esto, aunque varía en términos de los valores de abundancia relativa, es un patrón similar a los resultados encontrados en diferentes ríos dentro de la unidad ecológica de Selva Nublada en la cuenca alta del río Chama; puesto que las mayores abundancias relativas de insectos corresponden a Diptera y Ephemeroptera, como es el caso del estudio realizado por Segnini et al. (2009), quienes registraron un total de 62.978 individuos, distribuidos entre 4 filos, 6 clases, 12 órdenes y 50 familias, de los cuales, la mayor abundancia correspondió a los órdenes Ephemeroptera (45%) y Díptera (aproximadamente 33%).

Otro ejemplo es el de Hurtado (2022), quien encontró cuatro filos, seis clases y 15 órdenes, para un total de 47 taxones. Los más abundantes corresponden a Ephemeroptera (41%), seguido de Díptera (31%) y Trichoptera (12%). Así mismo, Correa (2000) registró un total de 43 taxones que contenían 13 órdenes y 37 familias, de los cuales las familias Baetidae (Ephemeroptera) y Chironomidae (Díptera) fueron las más abundantes. De modo que, se aprecia que las mayores abundancias corresponden en estos casos a Diptera y Ephemeroptera.

La diferencia que se encuentra con este trabajo, es que la subclase Oligochaeta presenta una de las mayores abundancias relativas en la comunidad (26%). Los macroinvertebrados bentónicos son un grupo sensible a los cambios fisicoquímicos de su ambiente, por lo que la composición taxonómica puede ser usada como un indicador de la calidad del agua. Muchas familias de Ephemeroptera,

Plecóptera, Trichoptera, Odonata y Coleóptera indican buenas condiciones ecológicas, en contraste, una dominancia de taxones como Chironomidae y Oligochaeta es propia de sitios con condiciones ecológicas desmejoradas (Correa, 2000). Por lo tanto, según estos antecedentes, se infiere que la condición ecológica en el sitio muestreado no ha sido la mejor para el momento en el que se tomaron los datos de este estudio. De modo que, aunque para el momento de la realización de este trabajo han transcurrido doce años con respecto a la toma de los datos, sería pertinente un análisis de calidad ecológica en el punto de muestreo del río Albarregas.

4.1.3 La sucesión

En esta investigación se estudió el proceso de sucesión de la comunidad de macroinvertebrados desde sus primeras etapas y fue posible determinar el orden y establecimiento de los taxones, el aumento en la riqueza, de la diversidad, la disminución de la dominancia, así como las tendencias de cambio en la abundancia relativa de algunos taxones. Todas las propiedades indican un período inicial que posee menos elementos o un menor grado de complejidad de la estructura, en comparación con las fechas posteriores, lo cual es un indicativo del proceso de sucesión, como era de esperarse.

Esto implica cambios graduales en la composición taxonómica y abundancia relativa de las especies que conforman la comunidad afectada (Emery, 2010; Shugart, 2013). Un proceso sucesional permite analizar la manera en la que se estructuran las comunidades en un ecosistema, puesto que, dependiendo del enfoque, es posible observar desde el inicio el registro de nuevas especies, el orden, su establecimiento y su interacción con otras especies y con el ambiente; en otras palabras, cómo se forma una comunidad.

Hay tres modelos que describen el proceso de colonización. En todos se describe el inicio con la llegada de especies que poseen características aptas para colonizar y establecerse en el área, con una modificación posterior del ambiente. El modelo dependerá de esa modificación. Será un proceso de facilitación si es favorable para futuras especies colonizadoras, de inhibición si impide la colonización

y/o establecimiento de colonizadores tardíos y de tolerancia si esa modificación ambiental no tiene ningún efecto sobre las especies posteriores (Connell & Slatyer, 1977)

Afirmar que una sucesión sigue únicamente uno de estos modelos, depende de las interacciones interespecíficas en la comunidad, además de otros factores ambientales. Aunque para poder aseverar el tipo de modelo que sigue la sucesión son necesarias pruebas experimentales (Connell & Slatyer, 1977). En razón de los resultados obtenidos en el estudio, sugerimos que se trate de un modelo de facilitación iniciado por tres grupos de insectos, Chironomidae, Baetidae y Simuliidae, que fueron los primeros colonizadores y que además, se mantienen en todo el muestreo. Alternativamente, se puede tratar de un modelo de tolerancia, en el cual los taxones iniciales no tienen un efecto ni positivo ni negativo sobre los colonizadores posteriores.

La incertidumbre sobre el modelo de sucesión seguido por la comunidad de macroinvertebrados en este estudio, se podría aclarar mediante un diseño experimental en el cual se plantee un modelado simple de sucesión, únicamente con los taxones encontrados en esta investigación, pero retirando a los primeros taxones registrados en la comunidad (Baetidae, Chironomidae y Simuliidae, en nuestro caso). Si los taxones posteriores logran colonizar y establecerse en la comunidad, entonces la sucesión sigue el modelo de facilitación propuesto, si no hay efecto sobre los colonizadores posteriores, entonces es un modelo de tolerancia; y si los colonizadores posteriores se ven beneficiados por la ausencia de los iniciales, entonces sigue el modelo de inhibición (Connell & Slatyer, 1977).

Con esas ideas en mente es importante mencionar las limitaciones de la investigación. Aunque los macroinvertebrados bentónicos son un buen modelo biológico para el estudio de las sucesiones debido a sus ciclos de vida y alta tasa reproductiva, la identificación taxonómica representa una limitante al momento de analizar el orden de la colonización, más aún si se desea ahondar en la forma que las interacciones afectan el proceso de recuperación de la comunidad. Por lo tanto, es recomendable mejorar la identificación del nivel taxonómico, así como tomar en cuenta la periodicidad de la toma de datos, ya

que al tratarse de un estudio temporal, se podría apreciar mejor una progresión de los cambios entre más pequeño sea el intervalo entre los muestreos y que esa periodicidad se mantenga a lo largo del estudio.

4.1.4 Comparación de la estructura de las comunidades de macroinvertebrados

Los resultados de la comparación de las comunidades con base en la composición taxonómica y la riqueza de taxones, demuestran que hay una mayor similitud entre las comunidades de 1999; 2000 y 2001, y que la comunidad del 2013 difiere de estas tres; contrario a los resultados esperados en los cuales la comunidad del 2013 tuviese mayor similitud a las de 1999; 2000 y 2001. Normalmente, los estudios sucesionales se valen de información previa sobre las comunidades para estimar la etapa o el estado de recuperación que pueda tener la comunidad en función de una propiedad. Lo esperable suele ser que la comunidad previa a la perturbación sea similar a la posterior, para así indicar un estado de recuperación parcial o completo; sin embargo, los resultados de este trabajo muestran que las mayores diferencias en términos de la composición taxonómica y la riqueza se encuentran entre la comunidad del 2013 con todas las demás.

Pero esos resultados solo permiten asegurar que las comunidades son diferentes y no la razón por la cual las comunidades tienen esos valores de disimilitud; sin embargo, entre las posibles explicaciones puede estar en la naturaleza de los datos. La información obtenida de las comunidades de 1999; 2000 y 2001 fue recolectada en un punto de muestreo aguas abajo del de la comunidad de 2013, en una zona con mayor intervención antropogénica, condiciones que pueden ser determinantes en el establecimiento de la comunidad. Además, la comunidad de 2013 corresponde a una comunidad de 14 meses de desarrollo, que es un tiempo menor que el estimado para las comunidades de 1999; 2000 y 2001, que según la evidencia recabada, no fueron afectadas por eventos catastróficos, en los ocho años anteriores a sus fechas de muestreo (Linayo, 2020).

Otro factor a considerar son las diferencias debida al método usado para la recolección de los macroinvertebrados. En el caso de las comunidades más antiguas, la red empleada para recolectar los

macroinvertebrados fue del tipo D-net o “kicking net”(Chacón, 2003) y dadas las diferencias que existen en la efectividad entre redes como la Surber (usada en esta investigación), y la D-net (usada en las investigaciones previas) (Hurtado, 2022), cabe esperar diferencias importantes entre las abundancias y composición de macroinvertebrados de las comunidades comparadas.

Así, cuando se hacen comparaciones para determinar el grado de recuperación de una comunidad luego de una perturbación, es de esperar que se plantee la posibilidad de tener una comunidad climax, pero para ello es necesario tener en cuenta la escala temporal.

Es importante considerar el tiempo de vida de las especies que conforman la comunidad. Las teorías iniciales sobre sucesiones se basaron en comunidades vegetales para formular sus ideas y, en el caso de muchos ejemplares, las especies tienen un tiempo de vida que supera el del investigador, así que es importante considerar la escala temporal del estudio y el tiempo de vida de las especies involucradas en él. Sin embargo, el término sucesión no debería tomarse literalmente, sino bajo una concepción referencial, puesto que no hay evidencia observacional o experimental sobre cuándo una comunidad ha alcanzado un estado climax (Connell & Slatyer, 1977; Van Der Valk, 2013).

Puesto que las crecidas catastróficas en los ríos son eventos imprevistos tanto en el tiempo como en el espacio, son pocas las referencias existentes de comparaciones del estado de las comunidades acuáticas antes y después de una perturbación de gran magnitud. Una de las pocas evidencias publicadas con relación a recuperación de las comunidades de macroinvertebrados afectados por una perturbación de gran magnitud la proporcionan Giller et al. (1991) en Irlanda, quienes compararon el estado de la comunidad de macroinvertebrados a través de las propiedades emergentes de la comunidad, antes y después de una inundación catastrófica de un río que estaba siendo estudiado desde 18 meses antes de la inundación. Estos autores comprobaron que la riqueza taxonómica estaba casi completamente recuperada luego de tres años de haber ocurrido la crecida antes referida.

Cuando se evalúa la recuperación de una comunidad a través de una comparación de datos previos a la perturbación con datos posteriores a la misma, también se está evaluando la estabilidad del sistema.

Después de grandes perturbaciones, los ríos tienden a regresar a un estado de equilibrio, proceso al que contribuyen las comunidades acuáticas cuando sus propiedades estructurales cambian en el tiempo y el espacio, es decir, la composición taxonómica, la riqueza, y la diversidad de las comunidades acuáticas, así como la abundancia de las poblaciones que las integran, son importantes en el mantenimiento de la estabilidad del sistema ecológico.

Ahora bien, valorar la estabilidad del cuerpo de agua a partir de las respuestas de las comunidades, es un proceso complejo que requiere conocer, por una parte cómo interactúan las especies entre sí, y por otra parte, cómo las afectan los cambios ambientales. Además, es necesario valorar las propiedades fundamentales de la estabilidad ecológica, que según Grimm & Wissel (1997), son las tres siguientes: (1) la capacidad del sistema de no presentar cambios (constancia), (2) la capacidad de volver al estado de referencia después de una perturbación temporal (resiliencia) y (3) la persistencia a través del tiempo de un sistema ecológico. En otras palabras, los ríos mantienen una variabilidad permanente de sus condiciones que no puede considerarse como inestabilidad. De modo que, los cambios en las comunidades contribuyen a lograr una estabilidad global, puesto que, aunque el sistema sufra una perturbación remarcable, es capaz de iniciar el proceso de recuperación de sus propiedades (Krebs, 2014).

Una manera de analizar las sucesiones, es considerar la estabilidad como una característica multidimensional que incluye: la persistencia, la resistencia, la resiliencia y la variabilidad asintótica del sistema, porque usualmente cuando se evalúa la estabilidad, tomamos en cuenta únicamente una de estas propiedades (Donohue et al., 2013, 2016).

En los estudios sucesionales es complejo mantener una metodología constante a lo largo del tiempo, porque aunque las perturbaciones son frecuentes en los ecosistemas, rara vez hay un enfoque de monitoreo de las propiedades de una comunidad dirigido a evaluar la sucesión cuando eventualmente sucede una (Fisher, 1983). En razón de ello, es recomendable plantearse proyectos que puedan abarcar este tipo de objetivos de forma directa, ya que los estudios de sucesión ecológica ayudan a plantearse cómo los ecosistemas responden a los cambios, especialmente en el contexto actual de cambio climático

(Chang & Turner, 2019), por lo que es pertinente realizar un diseño muestral y/o experimental que permita responder a preguntas acerca de la sucesión en una comunidad de sistemas lóticos, de manera más precisa.

4.1.5 Conclusiones

Luego de la perturbación que representó la crecida del río Albarregas el 24 de abril de 2012, se evidencia que la comunidad de macroinvertebrados inició un proceso de recuperación reflejado en sus propiedades estructurales. Aunque en el contexto de este trabajo no es posible determinar si la comunidad finalizó ese proceso de recuperación, y asegurar una estabilidad del sistema, los resultados sugieren la existencia de una estabilidad local.

El análisis de los cambios temporales de la composición, riqueza, abundancia relativa, dominancia y diversidad alfa y beta, evidencian el proceso de sucesión, luego de la perturbación del 24 de abril de 2012. En ellos se puede apreciar que los primeros colonizadores corresponden en su mayoría a ejemplares de las familias Chironomidae, Baetidae y Simuliidae. Además, las diferencias entre las etapas de sucesión se deben principalmente a diferencias de riqueza entre las ellas.

La disimilitud en términos de la composición taxonómica entre las comunidades de 1999; 2000; 2001 y el 2013 es alta y no presenta indicios de una recuperación de la comunidad del 2013 a un estado similar al de las comunidades de 1999; 2000 y 2001; pero esto puede deberse a la naturaleza de los datos y al tiempo de desarrollo que tenía la comunidad de 2013 para el momento de finalizado el muestreo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agua de Mérida (2022). Plantas de Potabilización. Ministerio del Poder Popular de Atención de las Aguas. Dirección de Sistemas y Desarrollos de Tecnologías de la Oficina de Tecnologías de la Información y la Comunicación MPPAA.
[<http://www.aguademerida.com.ve/wordpress/index.php/plantas-de-potabilizacion/>]
- Aranguren, A., Andressen, R., & Henao, Á. (2012). El clima estacional del cinturón montano en el estado Mérida-Venezuela. *53(2)*, 187-212.
- Ataroff, M., & Sarmiento, L. (2004). Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. En *Reptiles de Los Andes de Venezuela* (1ra ed., pp. 9-26). BIOGEOS. Fundación Polar.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19(1)*, 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Boccaro, N. (2004). *Modeling complex systems*. Springer.
- Briffa, M., Lane, S. M., Chapin, K. J., & Peixoto, P. E. C. (2020). Using ternary plots to investigate continuous variation in animal contest strategies. *Animal Behaviour*, *167*, 85-99. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.06.006>
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraula, G., & Bonabeau, E. (2001). *Self-Organization in Biological Systems*. 538.
- Canu, M., de Hosson, C., & Duque, M. (2016). Students' Understanding of Equilibrium and Stability: The Case of Dynamic Systems. *International Journal of Science and Mathematics Education*, *14(1)*, 101-123. <https://doi.org/10.1007/s10763-014-9565-6>
- Carvalho, E. M., & Uieda, V. S. (2006). Colonization routes of benthic macroinvertebrates in a stream in southeast Brazil. *8(4)*, 367-376.
- Chacón, M. (2003). *Comunidades De Ephemeroptera (Insecta) En La Cuenca Del Río Chama Y Su Relación Con La Variabilidad Ambiental*. [Tesis Doctoral]. Universidad de Los Andes.

- Chacón, M., & Segnini, S. (1996). Reconocimiento taxonómico de las nayades del orden ephemeroptera en la deriva de dos ríos de alta montaña en el estado Mérida, Venezuela. 11(2), 103-122.
- Chang, C. C., & Turner, B. L. (2019). Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, 107(2), 503-509. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132>
- Chattopadhyay, S., Oglęcki, P., Keller, A., Kardel, I., Mirosław-Świątek, D., & Piniewski, M. (2021). Effect of a Summer Flood on Benthic Macroinvertebrates in a Medium-Sized, Temperate, Lowland River. *Water*, 13(7), 885. <https://doi.org/10.3390/w13070885>
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *Change in Marine Communities. An approach to Statistical Analysis and Interpretation* (2nd ed.). PRIMER-E Ltd.
- Connell, J., & Slatyer, R. (1977). Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. 111(982), 1119-1144.
- Correa, I. (2000). Desarrollo de un Índice Biótico para evaluar la calidad ecológica del agua en los ríos de la cuenca alta del Río Chama, utilizando Macroinvertebrados Bénticos [Pregrado]. Universidad de Los Andes.
- Covich, A. P., Palmer, M. A., & Crowl, T. A. (1999). The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystems. *BioScience*, 49(2), 119. <https://doi.org/10.2307/1313537>
- Cummins, K., & Merritt, R. (1984). *An introduction to Aquatic Insects of North America: Vol. I and II* (2nd ed.). Kendall Hunt Publishing Company.
- DeColibus, D. T., Backus, J. K., Howard, N. M., & Riley, L. A. (2014). Macroinvertebrate Community Response To a Spate Disturbance in a Third Order Ohio Stream. 123(2), 112-121.
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., Healy, K., Jackson, A. L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N. E., O'Gorman, E. J., & Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9), 1172-1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>

- Donohue, I., Petchey, O. L., Montoya, J. M., Jackson, A. L., McNally, L., Viana, M., Healy, K., Lurgi, M., O'Connor, N. E., & Emmerson, M. C. (2013). On the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters*, 16(4), 421-429. <https://doi.org/10.1111/ele.12086>
- Dornelas, M. (2010). Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558), 3719-3727. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0295>
- Edmonson, W. (1959). *Freshwater Biology* (2nd ed.). Wiley.
- Elosegi, A., & Sabater, S. (2009). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA.
- Emery, S. (2010). Succession: A Closer Look. 3(10), 45.
- Fernández, H., & Domínguez, E. (2001). *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Universidad Nacional de Tucumán. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo.
- Fisher, S. (1983). Succession in Streams. En J. Barnes & W. Minshall (Eds.), *Stream Ecology Application and Testing of General Ecological Theory* (pp. 7-28). Plenum Press.
- Flecker, A. S., & Feifarek, B. (1994). Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, 31(2), 131-142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb00847.x>
- Fritz, K. M., & Dodds, W. K. (2004). Resistance and Resilience of Macroinvertebrate Assemblages to Drying and Flood in a Tallgrass Prairie Stream System. *Hydrobiologia*, 527(1), 99-112. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000043188.53497.9b>
- Giller, P. S., Sangpradub, N., & Twomey, H. (1991). Catastrophic flooding and macroinvertebrate community structure. *SIL Proceedings*, 1922-2010, 24(3), 1724-1729. <https://doi.org/10.1080/03680770.1989.11899058>
- Google Earth Pro. (2022). [OpenGL]. Microsoft Windows.

- Guerra, C., Cobo, F., González, M., & Alonso, J. (2007). Stability and resilience in macrobenthic communities: The role of habitat disturbance. *Ecosystems and Sustainable Development* VI, I, 215-223. <https://doi.org/10.2495/ECO070211>
- Hanson, P., Springer, S., & Ramirez, A. (2015). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 3-37. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.20080>
- Hauer, R., & Resh, V. (2007). Macroinvertebrates. En F. R. Hauer & G. A. Lamberti (Eds.), *Methods in stream ecology* (2nd ed). Academic Press/Elsevier.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hurtado, D. (2022). Evaluación de tres técnicas de recolección de macroinvertebrados acuáticos en cuerpos de agua corriente altiandinos. [Pregrado]. Universidad de Los Andes.
- Jost, L. (2009). Diversity and Similarity Measures [Diversity and Similarity Measures]. The New Synthesis of Diversity Indices and Similarity Measures. <http://www.loujost.com/Statistics%20and%20Physics/Diversity%20and%20Similarity/Diversity%20SimilarityHome.htm>
- Jost, L., & Gonzáles-Oreja, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: Más allá del índice de Shannon. *Ecología y Evolución*, 56(1-2), 3-14.
- Krebs, C. J. (2014). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance* (6. ed., Pearson new international ed). Pearson.
- Linayo, A. (2020). Diseño e implementación de estudios de amenazas naturales en los entornos urbanos de la ciudad de Mérida. Centro de Investigación de Gestión Integral de Riesgos.
- Longo, M., Zamora, Guisande, C., & Ramírez, J. (2010). Dinámica de la comunidad de macroinvertebrados en la quebrada Potrerillos (Colombia): Respuesta a los cambios estacionales de Caudal. *Revista de Biología Tropical*, 29(2), 195-210.

- Magurran, A. E. (2005). Biological diversity. *Current Biology*, 15(4), R116-R118.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.02.006>
- Mansilla, R., & Nieto, J. M. (2017). *La Termodinámica de los Sistemas Complejos (Primera)*. Universidad Nacional Autónoma de México Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades.
- Milner, A. M., Picken, J. L., Klaar, M. J., Robertson, A. L., Clitherow, L. R., Eagle, L., & Brown, L. E. (2018). River ecosystem resilience to extreme flood events. *Ecology and Evolution*, 8(16), 8354-8363. <https://doi.org/10.1002/ece3.4300>
- Mitchell, M. (2006). Complex systems: Network thinking. *Artificial Intelligence*, 170(18), 1194-1212.
<https://doi.org/10.1016/j.artint.2006.10.002>
- Monasterio, M. (1980). *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Universidad de Los Andes.
- Nors, S., Fath, B., Bastianoni, S., Marques, J., Müller, F., Patten, B., Ulanowicz, R., Jørgensen, & Tiezzi, E. (2020). *A New Ecology: Systems Perspective (2nd ed)*. Elsevier.
- Ollero Ojeda, A., Ballarín Ferrer, D., Díaz Bea, E., Mora Mur, D., Sánchez Fabre, M., Acín Naverac, V., Echeverría Arnedo, M. T., & Granado-García, D. (2008). IHG: Un Índice para la valoración hidrogeomorfológica de sistemas fluviales. *Limnetica*, 27(1), 171-188.
<https://doi.org/10.23818/limn.27.14>
- Otero, L., & Segnini, S. (2014). Colonization by aquatic macro invertebrates of leaf litter from two pioneer trees in a tropical Andean stream. 82-81, 71-83.
- Pereyra, L. C., & Moreno, C. E. (2013). Divide y vencerás: Revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86(3), 231-240. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000300001>
- Podani, J., & Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence—Absence data. *Oikos*, 120(11), 1625-1638.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>

- Ríos-Touma, B., Prat, N., & Encalada, A. (2012). Invertebrate drift and colonization processes in a tropical Andean stream. *Aquatic Biology*, 14(3), 233-246. <https://doi.org/10.3354/ab00399>
- Sánchez, C. (2017). Composición Florística y Estructura de la Selva Nublada de Monte Zerpa Ante un Gradiente de Perturbación [Licenciatura]. Universidad de Los Andes.
- Segnini, S. (1995). Medición de la diversidad de Especies. En M. Alonso (Ed.), *La Biodiversidad Neotropical y la amenaza de las extinciones*. Universidad de Los Andes.
- Segnini, S., & Chacón, M. (2017). El Chama: Un río andino en riesgo. Capítulo 2. En D. Rodríguez-Olarte (Ed.), *Ríos en riesgo de Venezuela* (Vol. 1, pp. 29-58). Colección Recursos hidrobiológicos de Venezuela. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado (UCLA).
- Segnini, S., Correa, I., & Chacón, M. (2009). Tema 14. Evaluación de la calidad del agua de ríos en Los Andes venezolanos usando el índice biótico BMWP. *Enfoques y Temáticas en entomología* (p. 217).
- Shugart, H. H. (2013). Succession, Phenomenon of. En *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 63-70). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00139-8>
- Smith, E. P. (1982). Niche Breadth, Resource Availability, and Inference. *Ecology*, 63(6), 1675. <https://doi.org/10.2307/1940109>
- Sundar, S., Heino, J., Roque, F. D. O., Simaika, J. P., Melo, A. S., Tonkin, J. D., Gomes Nogueira, D., & Silva, D. P. (2020). Conservation of freshwater macroinvertebrate biodiversity in tropical regions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(6), 1238-1250. <https://doi.org/10.1002/aqc.3326>
- Troelstrup, N. H., & Hergenrader, G. L. (1990). Effect of hydropower peaking flow fluctuations on community structure and feeding guilds of invertebrates colonizing artificial substrates in a large impounded river. *Hydrobiologia*, 199(3), 217-228. <https://doi.org/10.1007/BF00006354>
- Valero, L., & Arellano, E. (2001). Trichoptera como indicadora de calidad de agua. *Río Albarregas*. Mérida, Venezuela. 8(1), 11-16.

- Van Der Valk, A. G. (2013). From Formation to Ecosystem: Tansley's Response to Clements' Climax. *Journal of the History of Biology*. <https://doi.org/10.1007/s10739-013-9363-y>
- 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(1), 130-137. <https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Vega, M., & Durant, P. (2000). Fenología de Efemerópteros y su relación con la calidad de agua del río Albarregas, Mérida, Venezuela. 7(3), 19-27.

www.bdigital.ula.ve

ANEXO 1 DIVERSIDAD

La diversidad biológica es la variedad y abundancia de organismos en un lugar y un momento determinado (Magurran, 2005). Es una diversidad alfa si la medición de la variación y abundancia de organismos se realiza en un nivel local, en un área definida. Es una diversidad beta si la medición se hace en dos áreas o en tiempos diferentes para comparar la variación entre las especies, una medida de la disimilitud entre dos o más comunidades o ecosistemas en el espacio o en el tiempo. Es una diversidad gamma si representa la medida de la diversidad entre ecosistemas que se encuentran en un espacio determinado.

Las tres medidas son aproximaciones que dependen de la escala y se relacionan por medio de un modelo aditivo ($\gamma = \alpha + \beta$) o de un modelo multiplicativo ($\gamma = \alpha\beta$), (Pereyra y Moreno, 2013). El método para estimar cada componente depende de la investigación, del investigador y de los objetivos.

A.1.1 Diversidad Alfa

Convencionalmente la diversidad alfa se ha estimado a través de estimadores como los índices de Shannon, de Simpson o de Margalef; no obstante, tienen dos problemas: (a) no miden la diversidad, sino algo relacionado con la complejidad de la comunidad, de modo que sus unidades no están expresadas en número de especies, sino en bits, nats o decit (por ejemplo en Shannon) o en proporción (por ejemplo, en Simpson); (b) la relación entre los valores de diversidad no es aritmética, por ejemplo, el índice de Simpson se ajusta a una escala geométrica y el índice de Shannon se ajusta a una escala logarítmica.

El siguiente ejemplo aclara la importancia de que las medidas de diversidad se ajusten a una escala aritmética. Si se tiene una comunidad con 10 especies igualmente abundantes se espera que su diversidad sea el doble de una comunidad con 5 especies igualmente abundantes; sin embargo, de acuerdo con Simpson la relación de diversidad entre las dos comunidades es 1.2 (0.9/0.8) y de acuerdo con Shannon es 1.44 (2.3/1.6). En cambio, al aplicar los números de la Serie Hill (N_1 y N_2), la relación entre

los dos valores de diversidad es igual a 2 (10/5), que es el valor esperado porque la diversidad de la comunidad con 10 especies duplica a la que tiene 5 especies. El número N_1 tiende a ser el más utilizado, porque detecta la contribución de las especies con abundancias altas e intermedias, (Jost, 2009), en tanto que el número N_2 lo afectan mayormente las especies muy abundantes.

Los números N_0 y N_1 parten de la ecuación $N_{a=} (\sum_{i=1}^S p_i^a)^{\frac{1}{1-a}}$, con $a = \{0, 1, 2\}$. El valor p_i es la proporción o abundancia relativa del taxón i y N_a al número de diversidad de orden “ a ”. Este número también se conoce como coeficiente de diversidad y su valor indica el peso de las especies raras en la diversidad de una comunidad. Todos los valores de $a < 1$ ponderan más a las especies raras según su abundancia en la comunidad de interés, mientras que todos los valores de $a > 1$ dan mayor importancia a las especies comunes. Un valor de $a = 1$ da a todas las especies un peso igual a su abundancia relativa, independientemente que las especies sean raras o frecuentes (Jost y Gonzáles-Oreja, 2012). Así, cuando $a = 0$ tenemos la ecuación: $N_0 = S$; cuando $a = 1$ tenemos: $N_1 = e^{-\sum_i (p_i \ln p_i)}$ y cuando $a = 2$ tenemos $N_2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$, ecuación en la que el mayor peso lo tienen las especies más comunes o abundantes. Es importante aclarar que el valor a puede tomar cualquier valor por ser una medida continua y no es prudente utilizar cualquier número (Hill, 1973).

A.1.2 Diversidad Beta

Tradicionalmente, la diversidad beta entendida como cambio en la composición de especies entre comunidades (sitios o fechas), se estimó usando índices de disimilitud basados en el número de especies compartidas entre las comunidades y los números de especies exclusivas de cada una; sin embargo, en las últimas décadas varios autores, entre los que destacan Baselga, (2010) y Podani y Schmera (2011), consideran que la diversidad beta (disimilitud entre comunidades) se debe a dos procesos aditivos: a) el cambio en la composición (*turnover* o recambio) de especies; es decir, la sustitución de unas especies por otras entre comunidades; y (b) el cambio en el número de especies entre comunidades (diferencias en riqueza).

A.1.3 Disimilitud, recambio y riqueza

En virtud de que los cambios de composición de especies entre dos comunidades relacionadas (diversidad beta) resultan de dos procesos con efectos aditivos, que pueden actuar en forma separada o conjunta, como los cambios de riqueza y el recambio o reemplazo de especies, la diversidad Beta (Baselga, 2010; Podani y Schmera 2011) puede expresarse mediante la relación algebraica siguiente de la ecuación 11.

$$\beta = \beta_{rec} + \beta_{riq} \quad (\text{Ec. 11})$$

Donde:

β = disimilitud total (diversidad beta)

β_{rec} = disimilitud por recambio

β_{riq} = disimilitud por diferencia de riqueza

Las fórmulas para calcular los tres tipos de disimilitud cuando hay dos comunidades con especies compartidas parte de considerar que el total de especies (n), se obtiene sumando el número de especies comunes en las dos comunidades (a), el número de especies presentes solo en la primera comunidad (b), y el número de especies presentes en la segunda comunidad (c), de modo que el número de especies en las dos comunidades es igual a la expresión de la ecuación 12.

$$n = a + b + c \quad (\text{Ec. 12})$$

A partir de esta igualdad, se pueden definir las siguientes medidas de diversidad:

Diversidad gamma (γ)

La diversidad gamma (g) es igual al total de especies (n) presentes en las dos comunidades (a + b + c). Su valor también se obtiene sumando las diversidades alfa (α) y beta (β). Ecuación 13.

$$\text{Diversidad gamma } (\gamma) = \text{diversidad alfa} + \text{diversidad beta} \quad (\text{Ec. 13})$$

Diversidad alfa (α)

La diversidad alfa (α) es el promedio de especies presentes en ambos sitios. Ecuación 14.

$$\text{Diversidad alfa } (\alpha) = \frac{(b + a) + (a + c)}{(a + b + c)} = \frac{2a + b + c}{(a + b + c)} \quad (\text{Ec. 14})$$

Diversidad beta (β)

La diversidad beta (β) es la diferencia entre las diversidades gamma y alfa ($\beta = \gamma - \alpha$).

Ecuación 15.

$$\beta = \gamma - \alpha = (a + b + c) - \left(\frac{2a + b + c}{a + b + c} \right) = \frac{b + c}{(a + b + c)} \quad (\text{Ec. 15})$$

De modo que la diversidad Beta se puede interpretar como el promedio del número de especies no compartidas por las dos comunidades. Así mismo, tomando la diversidad beta como la adición del recambio de especies y la diferencia de riqueza tendríamos la expresión de la ecuación 16.

$$\beta = \beta_{rec} + \beta_{riq} = \left(\left(2 \left[\frac{\min(b,c)}{(a+b+c)} \right] \right) + \left(\frac{|b-c|}{(a+b+c)} \right) \right) \quad (\text{Ec. 16})$$

www.bdigital.ula.ve

ANEXO 2 COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

Tabla 3. Composición taxonómica y abundancia relativa de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del río Albarregas, período comprendido entre 09/05/2012 y 20/06/2013

Filo	Clase	Orden	Abundancia relativa	Familia	Abundancia relativa		
Arthropoda	Insecta	Ephemeroptera	0.19	Baetidae	0.18		
				Leptophlebiidae	-		
				Leptoxyphidae	-		
		Coleóptera	0.1	Curculionidae	-		
				Elmidae	0.01		
				Halipilidae	-		
				Hydrophilidae	-		
				Psephenidae	-		
				Ptylodactylidae	-		
				Scirtidae	-		
				Staphylinidae	-		
				Trichoptera	0.04	Calamoceratidae	-
						Glossosomatidae	0.01
		Helicopsychidae	-				
		Hydrobiosidae	0.02				
		Hydropsychidae	0.01				
		Hydroptilidae	-				
		Leptoceridae	-				
		Odontoceridae	-				
		Philopotamidae	-				
		Polycentropodidae	-				
		Díptera	0.50	Athericidae	-		
				Blephariceridae	-		
				Ceratopogonidae	-		
				Chironomidae	0.42		
				Dixidae	-		
				Dolichopodidae	-		
				Empididae	0.01		
				Ephydriidae	-		
				Muscidae	-		
				Phoridae	-		
				Psychodidae	0.01		
				Sarcophagidae	-		
Sciomyzidae	-						
Simuliidae	0.05						
Tipulidae	-						
Stratiomyidae	-						
Odonata	-			Calopterygidae	-		
Plecoptera	-			Perlidae	-		
Megaloptera	-	Corydalidae	-				
Lepidoptera	-	Pyrallidae	-				
Crustácea	-	Amphipoda	-				
Arachnida	-	Hydracarina*	-				
Collembola	-	-	Entomobryidae	-			
Platyhelminthes	-	Tricladida	-	Planariidae	-		
Mollusca	-	Gastropoda	-	Planorbidae	-		
Anélida	-	Oligochaeta**	0.26	-	0.26		
Nematoda	-	-	-	-	-		

*Hydracarina no corresponde a una clasificación taxonómica válida, pero engloba a los ácaros acuáticos. Está tabulada como un orden para efecto de la organización de los datos. **Oligochaeta. Clasificada como una sub clase, está tabulada como una clase para efecto de la organización de los datos

Fuente: Clasificación elaborada sobre la base de las muestras existentes en el Laboratorio de Ecología de Insectos

ANEXO 3 ABUNDANCIA RELATIVA DE GRUPOS TAXONÓMICOS

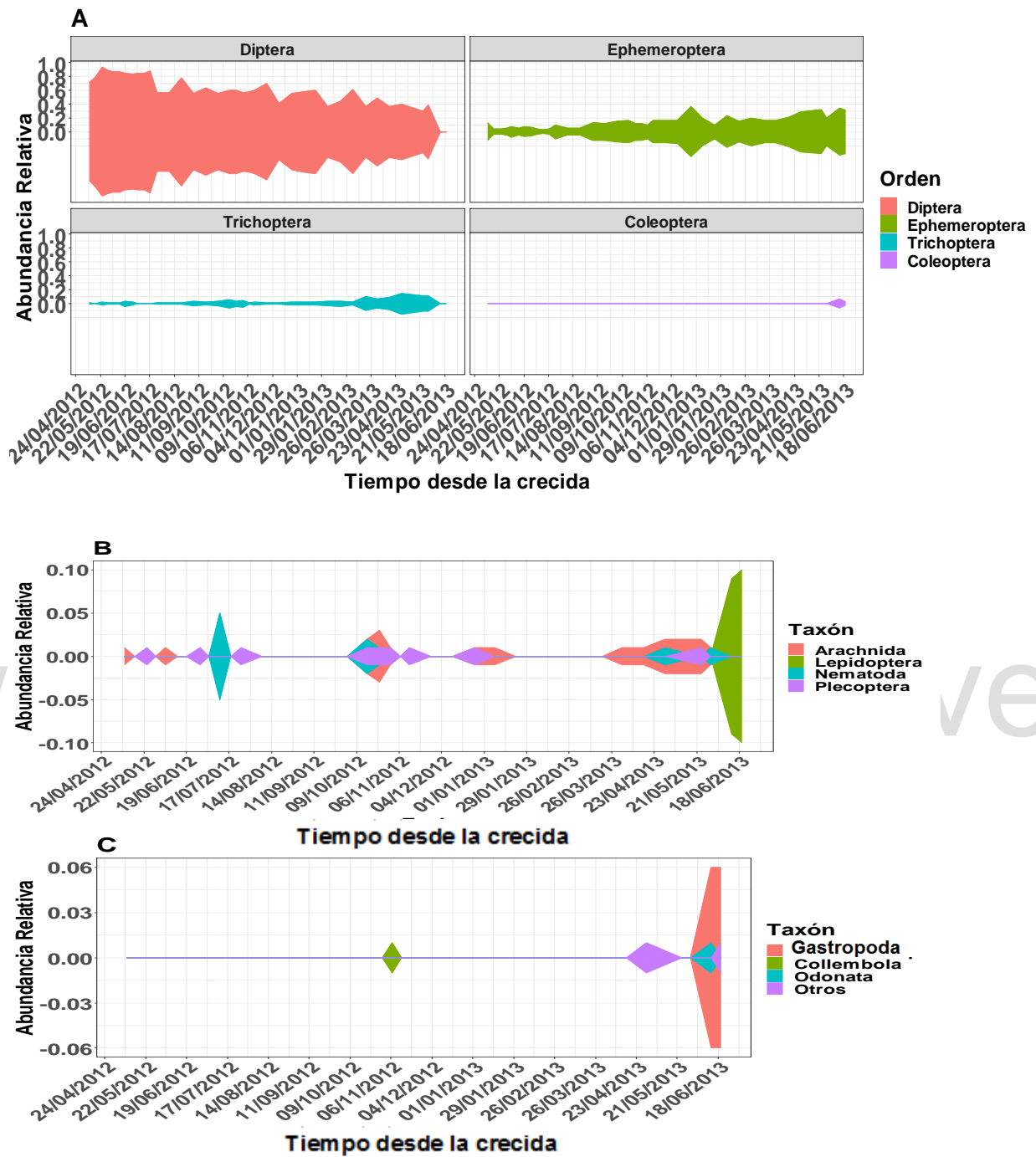


Figura 26 Abundancia relativa de órdenes de insectos y otras categorías taxonómicas a lo largo de la sucesión

- A) Principales órdenes de insectos: Díptera, Ephemeroptera, Trichoptera y Coleóptera. B) Arachnida, Lepidóptera, Nematoda y Plecóptera. C) Gasterópoda, Collembola, Odonata y Otros, compuesto por: Megaolptera, Amphipoda y Tricladida

ANEXO 4 ABUNDANCIA RELATIVA DE FAMILIAS POR GRUPOS TAXONÓMICOS

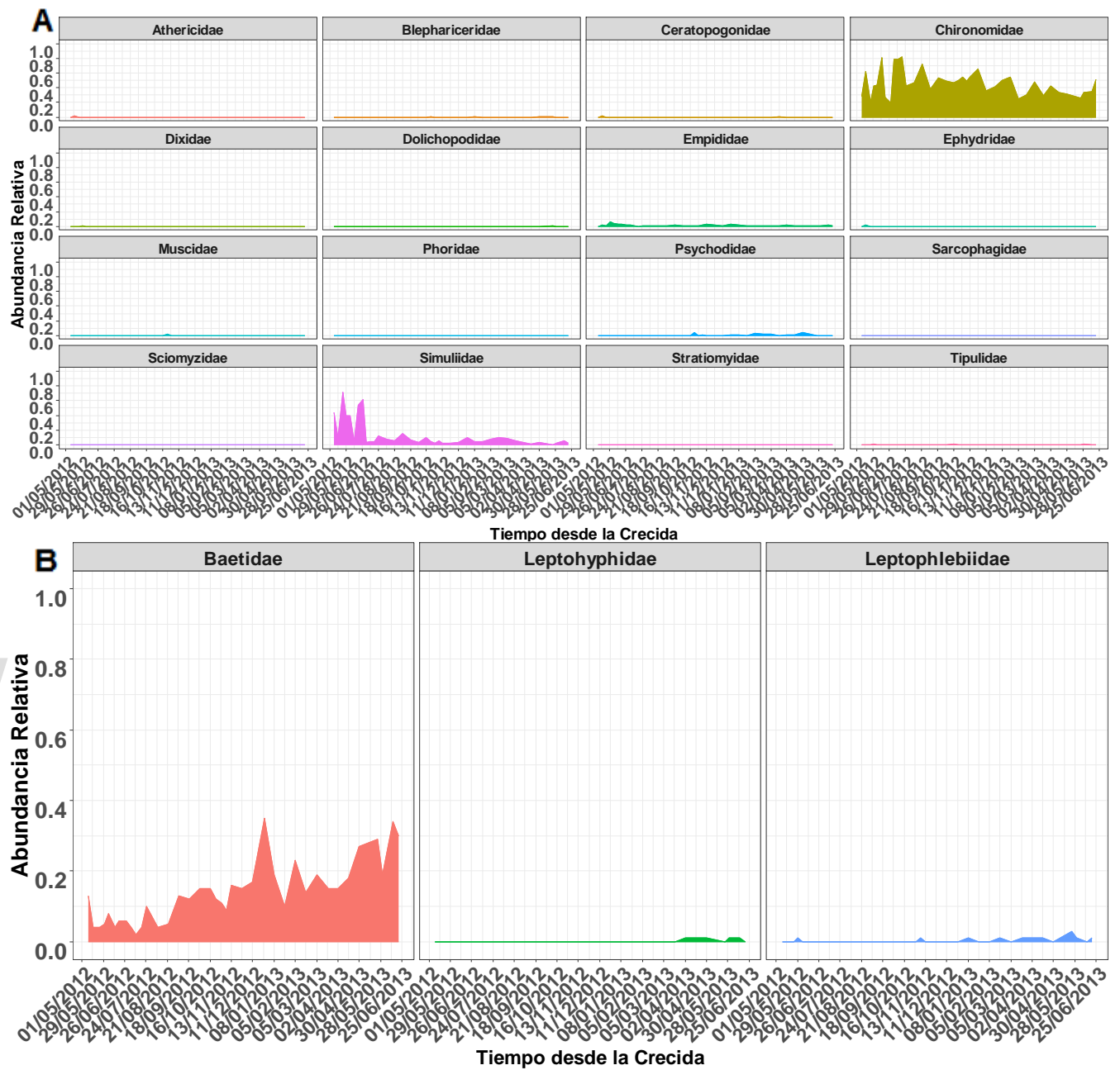


Figura 27 Abundancia relativa de familias del orden A) Díptera y B) Ephemeroptera a lo largo de la sucesión

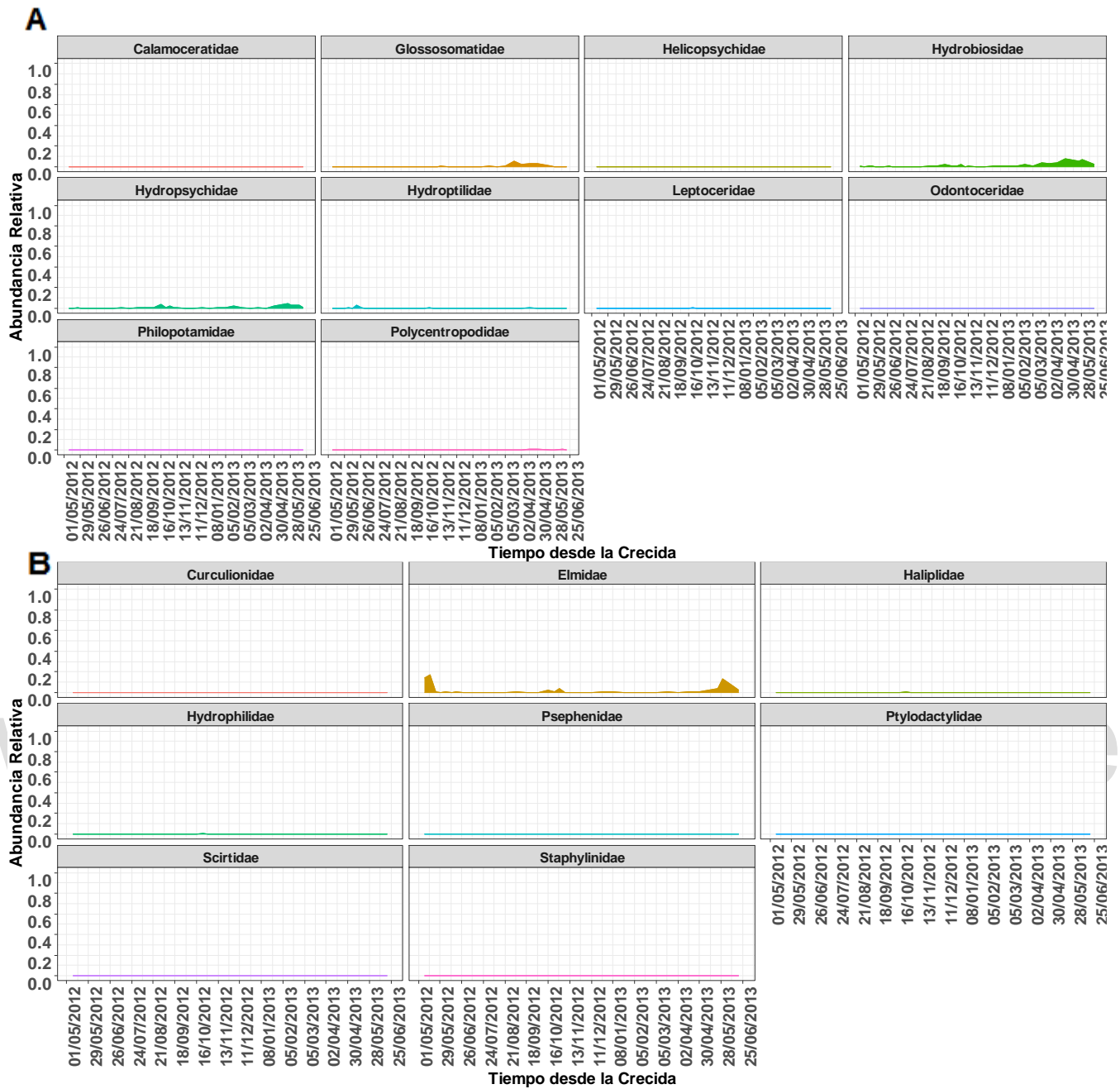


Figura 28. Abundancia relativa de familias del orden A) Trichoptera y B) Coleóptera a lo largo de la sucesión

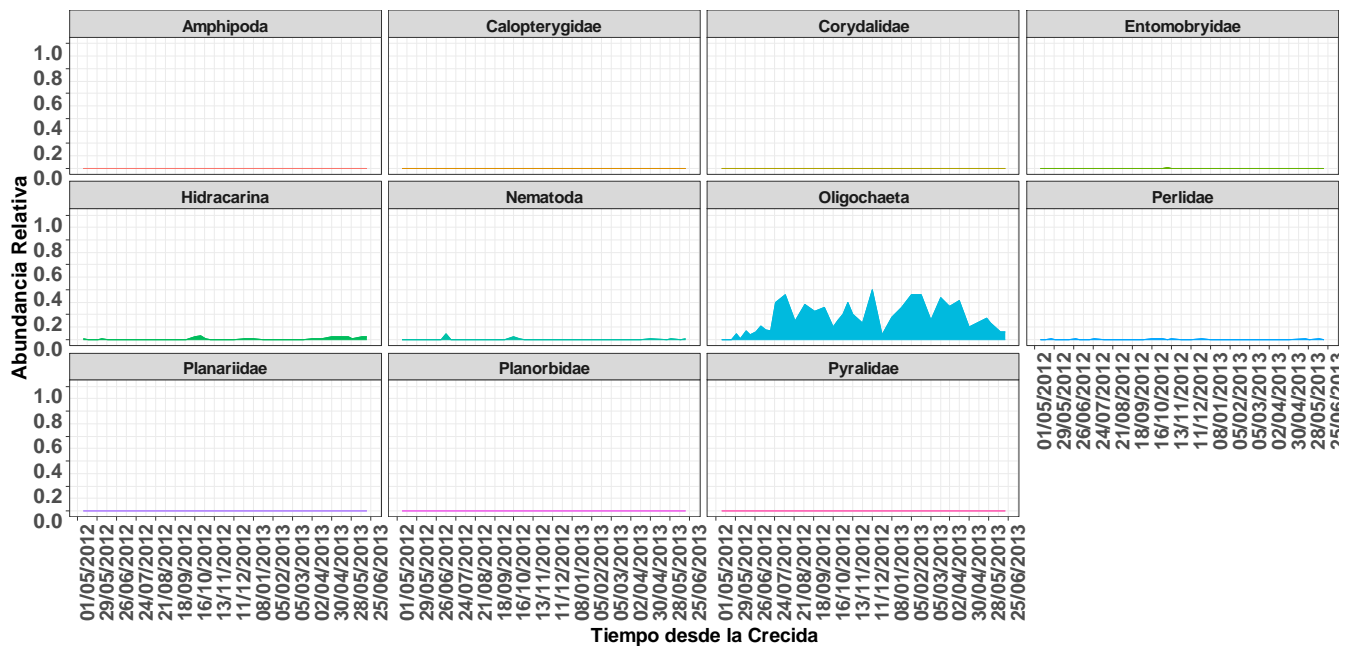


Figura 29 Abundancia relativa de familias de insectos y otras categorías taxonómicas a lo largo de la sucesión

ANEXO 5 CAMBIO DE LA DIVERSIDAD BETA (%) ENTRE LAS ETAPAS DE SUCESIÓN

Tabla 4 Cambio de la diversidad

Tabla 6. Cambio de la diversidad Beta (%)						
Componentes de la Diversidad Beta	Etapas sucesionales comparadas					
	Inicial-Intermedia	Inicial-Tardía	Inicial-Final	Intermedia-Tardía	Intermedia-Final	Tardía-Final
Reemplazo	0	0	4.4	4.2	8.7	4.2
Diferencia	51.5	66	62.2	20.29	23.4	6.3
Similitud	48.5	34	33.3	66.7	67.4	89.6
Disimilitud	51.5	66	66.7	33.3	32.6	10.4

Fuente: Elaborada sobre la base de la clasificación de las muestras existentes en el Laboratorio de Ecología de Insectos

www.bdigital.ula.ve

ANEXO 6 ABUNDANCIAS ABSOLUTAS Y RELATIVAS DE LAS COMUNIDADES

Tabla 5. Número de individuos y abundancia relativa de las comunidades, período 1999; 2000; 2001 y 2013

Orden	Taxón	Número de individuos				Abundancia relativa			
		Comunidad				Comunidad			
		1999	2000	2001	2013*	1999	2000	2001	2013*
-	Amphipoda	1	1	1	3	-	-	-	-
Diptera	Athericidae	19	11	15	1	0.02	0.01	0.02	-
Ephemeroptera	Baetidae	204	279	103	1337	0.25	0.29	0.12	0.30
Diptera	Blephariceridae	33	-	32	5	0.04	-	0.04	-
Trichoptera	Calamoceratidae	-	1	1	1	-	-	-	-
Odonata	Calopterygidae	1	-	-	-	-	-	-	-
Diptera	Ceratopogonidae	-	-	1	7	-	-	-	-
Diptera	Chironomidae	9	37	34	2272	0.01	0.04	0.04	0.51
Megaloptera	Corydalidae	2	-	1	4	-	-	-	-
Coleoptera	Curculionidae	-	-	-	1	-	-	-	-
Coleoptera	Elmidae	69	34	74	79	0.08	0.04	0.09	0.02
Diptera	Empididae	-	-	2	60	-	-	-	0.01
Trichoptera	Glossosomatidae	3	3	40	1	-	-	0.05	-
Trichoptera	Helicopsychidae	-	-	1	2	-	-	-	-
-	Hydracarina	-	-	9	90	-	-	0.01	0.02
Trichoptera	Hydrobiosidae	13	21	37	87	0.02	0.02	0.04	0.02
Coleoptera	Hydrophilidae	-	-	-	4	-	-	-	-
Trichoptera	Hydropsychidae	80	127	62	36	0.10	0.13	0.07	0.01
Trichoptera	Hydroptilidae	-	-	1	2	-	-	-	-
Trichoptera	Leptoceridae	6	6	4	-	0.01	0.01	-	-
Ephemeroptera	Leptohiphidae	267	350	190	11	0.33	0.37	0.22	-
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	15	2	1	28	0.02	-	-	0.01
-	Nematoda	-	-	-	34	-	-	-	0.01
-	Oligochaeta	15	23	14	275	0.02	0.02	0.02	0.06
Plecoptera	Perlidae	55	48	9	15	0.07	0.05	0.01	-
-	Planariidae	-	-	5	2	-	-	0.01	-
-	Planorbidae	1	-	19	-	-	-	0.02	-
Trichoptera	Polycentropodidae	-	-	-	3	-	-	-	-
Coleoptera	Psephenidae	1	-	1	0	-	-	-	-
Diptera	Psychodidae	1	1	9	7	-	-	0.01	-
Coleoptera	Ptylodactylidae	1	1	4	-	-	-	-	-
Lepidoptera	Pyralidae	-	1	-	-	-	-	-	-
Diptera	Simuliidae	19	1	175	69	0.02	-	0.21	0.02
Diptera	Staphylinidae	-	-	-	10	-	-	-	-
Diptera	Tipulidae	1	1	-	3	-	-	-	-
Diptera	Tabanidae	1	1	-	-	-	-	-	-
Hemiptera	Naucoridae	-	1	-	-	-	-	-	-
TOTAL		819	950	845	4449	-	-	-	-

*Los datos para la comunidad de 2013 corresponden al 20/06/2013. Última fecha de muestreo
Fuente: Clasificación elaborada sobre la base de las muestras existentes en el Laboratorio de Ecología de Insectos

ANEXO 7 NÚMERO DE INDIVIDUOS RECOLECTADOS

Tabla 6. Número total de individuos por fecha de muestreo	
Fecha	N° de Individuos
09-05-2012	80
16-05-2012	52
24-05-2012	160
30-05-2012	184
05-06-2012	825
13-06-2012	341
19-06-2012	464
28-06-2012	526
04-07-2012	1462
11-07-2012	3488
18-07-2012	810
25-07-2012	602
08-08-2012	1387
22-08-2012	2806
05-09-2012	3144
19-09-2012	8928
03-10-2012	1803
16-10-2012	507
24-10-2012	139
31-10-2012	907
07-11-2012	341
13-11-2012	1166
27-11-2012	7783
11-12-2012	10079
26-12-2012	1509
08-01-2013	2482
22-01-2013	10421
05-02-2013	9272
19-02-2013	5366
05-03-2013	6510
20-03-2013	4855
02-04-2013	8059
16-04-2013	3554
30-04-2013	721
24-05-2013	237
30-05-2013	627
13-06-2013	773
20-06-2013	4449
TOTAL	106 819

Fuente: Elaborada sobre la base de la clasificación de las muestras existentes en el Laboratorio de Ecología de Insectos