

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

**Tesis presentada para optar al grado de Licenciatura en Biología con
énfasis en Ecología y Gestión de Ambientes Acuáticos**

**Efecto de la intermitencia de flujo en el ensamble de los
macroinvertebrados acuáticos y en las características físico-químico en
cinco cuerpos de agua estacionales**

Lidia Avilés Vargas

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO

2017

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Gerardo Umaña Villalobos, M.Sc.
Director del Trabajo Final de Graduación

Monika Springer, M.Sc.
Lectora

Gerardo Ávalos Rodríguez, Ph.D.
Lector

Paul Hanson Snortum, Ph.D.
Miembro del Tribunal Examinador

Dr. Javier Trejos Zelaya
Decano de la Facultad de Ciencias, Presidente del Tribunal

Lidia Avilés Vargas
Postulante

Agradecimientos

Agradezco a mi familia, especialmente a mis padres por estar en todas las etapas de mi vida, apoyarme incondicionalmente en cada una de ellas e impulsarme a alcanzar mis metas. A mis hermanos: Carlos, Pablo y Silvia por el cariño de siempre.

Estoy profundamente agradecida con mi comité de tesis: El profesor Gerardo Umaña por la dedicación y compromiso con mi trabajo de graduación, además por los conocimientos transmitidos todos estos años en limnología, los cuales han sido clave en mi formación como profesional. A la profesora Monika Springer por permitirme descubrir el mundo de los macroinvertebrados acuáticos y el entrenamiento en este tema. Al profesor Gerardo Ávalos por las revisiones y consejos en estadística y ecología.

Agradezco al CIMAR por brindarme el equipo y el espacio para trabajar. También agradezco al laboratorio de química del CIMAR y a Juan Guillermo por realizar los análisis químicos. Finalmente agradezco a mis amigos y compañeros de biología y del CIMAR por el apoyo, especialmente a Juan Carlos por hacerme compañía en las muchas horas de trabajo en óptica.

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
1.INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco teórico.....	1
1.2 Antecedentes	3
1.3 Justificación	5
2.OBJETIVOS.....	7
2.1 Objetivo general	7
2.2 Objetivos específicos	7
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
3.1 Sitio de estudio.....	8
3.2 Monitorio de la variación espacial y temporal en la diversidad y abundancia de macroinvertebrados	10
3.3 Muestreo de macroinvertebrados	12
3.4 Muestreo de variables físico-químicas.....	12
3.5 Análisis estadístico	14
4. RESULTADOS	16
4.1 Comportamiento de parámetros físico-químicos	16
4.1.1 Caudal.....	16
4.1.2 Oxígeno	17
4.1.3 Conductividad.....	18
4.1.4 pH.....	18
4.1.5 Sólidos en suspensión.....	19
4.1.6 Silicatos	20
4.1.7 Amonio	20
4.1.8 Fosfatos	21
4.1.9 Nitritos.....	22
4.1.10 Nitratos	22
4.1.11 Correlación de los parámetros físico-químicos con el caudal.....	23
4.1.12. Análisis de componentes principales.....	25
4.2 Diversidad y abundancia de macroinvertebrados acuáticos según el cambio de caudal	27
4.2.1 Patrones en la abundancia y diversidad de organismos	27
4.2.2 Cambios mensuales en la composición de organismos	29
4.2.3 Comparación de la fauna según el tipo de quebrada.....	31
4.2.4 Parámetros de diversidad.....	32
4.2.5 Correlación de parámetros de diversidad y caudal	37
4.2.6 Grupos funcionales	39

4.3. Colonización de macroinvertebrados acuáticos después de un periodo de sequía en quebradas intermitentes	41
4.3.1 Quebrada Limón arriba (1).....	41
4.3.2 Quebrada Limón arriba (2).....	42
4.3.3 Quebrada Limón abajo (3).....	42
4.3.4 Quebrada Limón abajo (4).....	43
4.3.5 Quebrada Cachilo (1).....	43
4.3.6 Quebrada Cachilo (2).....	44
4.3.7 Quebrada Sin nombre.....	44
4.4.8 Colonización de todos los puntos de muestreo por mes.....	44
4.3.9 Tasa de cambio de abundancia y diversidad.....	47
4.3.10. Curvas de acumulación de especies.....	48
4.4. Evaluación de la aplicación del índice BMWP-CR en quebradas estacionales.	51
4.4.1 Comportamiento del índice BMWP-CR en los meses de muestreo.....	51
4.4.2 Correlación del índice BMWP-CR con las variables ambientales.....	53
4.4.3 Prueba de correspondencia canónica.....	55
5. DISCUSIÓN	58
5.1. Parámetros físico-químicos	58
5.2 Diversidad y abundancia de macroinvertebrados acuáticos	61
5.3 Colonización de macroinvertebrados acuáticos	65
5.4 Evaluación del índice BMWP-CR en quebradas intermitentes.	69
6. CONCLUSIONES.....	72
7. REFERENCIAS	74
8. APÉNDICES	82

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1. Mapa del sitio de muestreo:quebradas del distrito de Concepcion de Atenas.....	9
Figura 2. Precipitaciones anuales de 1975 a 2011.Estación meteorológica ECGA Río Grande. Instituto Meteorológico Nacional.	9
Figura 3. Promedio de las precipitaciones anuales de 2012 a 2014. Estación meteorológica ECGA Río Grande. Instituto Meteorológico Nacional.	10
Figura 4. Fotografía de quebradas en época seca. a-Quebrada Cachilo, b-Quebrada Máquina.....	12
Figura 5. Suma mensual de precipitaciones del año 2014. Estación meteorológica ECGA Río Grande. Fuente: Instituto Meteorológico Nacional.	16
Figura 6. Promedio del caudal en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	17
Figura 7. Promedio del oxígeno en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	17
Figura 8. Promedio de la Conductividad en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	18
Figura 9. Promedio del pH en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.....	19
Figura 10. Promedio de los sólidos en suspensión en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	19
Figura 11. Promedio de Silicatos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	20
Figura 12. Promedio del amonio en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.....	21
Figura 13. Promedio de fosfatos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	21
Figura 14. Promedio de nitritos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.	22
Figura 15. Promedio de Nitratos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.....	23
Figura 16. Correlación de los parámetros físico-químicos con el caudal, en los cuerpos de agua perennes. ...	24
Figura 17. Correlación de los parámetros físico-químicos con el caudal, en los cuerpos de agua intermitentes.	25
Figura 18. Ordenamiento de los sitios según el ACP, basado en las variables ambientales.....	27
Figura 19. Abundancia de los órdenes, según los meses de muestreo.....	30
Figura 20. Análisis de Correspondencia de la distribución de los ordenes según los meses de muestreo.....	30
Figura 21. Abundancia de los géneros más representativos de los órdenes Ephemeroptera y Odonata, durante los 8 meses de muestreo.	31

Figura 22. Riqueza de organismos en los meses de muestreo, según el nivel taxonomico más específico posible, en quebradas perennes e intermitentes.	33
Figura 23. Promedio de la riqueza de organismos en cada punto de muestreo, según el nivel taxonomico más específico posible.	33
Figura 24. Promedio de la abundancia de individuos en los meses de muestreo, en quebradas perennes e intermitentes.	34
Figura 25. Promedio de la abundancia de organismos en cada punto de muestreo.	34
Figura 26. Promedio del resultado del índice de Shannon todos los meses de muestreo, en quebradas perennes e intermitentes.	35
Figura 27. Promedio del resultado del índice de Shannon en cada punto de muestreo.	35
Figura 28. Promedio del resultado del índice de Equidad todos los meses de muestreo, en quebradas perennes e intermitentes.	36
Figura 29. Resultado del índice de Equidad en cada punto de muestreo.	36
Figura 30. Resultado del análisis de rarefacción en todos los sitios de muestreo.	37
Figura 31. Resultado del análisis de rarefacción de los meses de muestreo.	37
Figura 32. Correlación del caudal con: índice de Shannon (A), índice de Equidad (B), abundancia y diversidad (C).	38
Figura 33. Correlación del caudal con: índice de Shannon (A), índice de equidad (B), diversidad (C) y abundancia (D), en quebradas perennes e intermitentes.	39
Figura 34. Hábitos tróficos de las quebradas intermitentes y perennes, según el periodo climático.	40
Figura 35. Resultado del Análisis de Correspondencia según la distribución de los grupos funcionales en los meses de muestreo.	41
Figura 36. Tasa de Cambio mensual de los macroinvertebrados acuáticos en quebradas intermitentes.	47
Figura 37. Tasa de Cambio mensual en la fauna de macroinvertebrados acuáticos en quebradas perennes. ..	48
Figura 38. Curva de acumulación de especies de todas las quebradas intermitentes juntas.	49
Figura 39. Curvas de acumulación de especies, de los sitios intermitentes.	50
Figura 40. Curvas de acumulación de especies, de los sitios perennes.	50
Figura 41. Comportamiento del índice BMWP-CR en los meses de muestreo, de marzo a octubre.	53
Figura 42. Correlación del índice BMWP-CR y de las variables físico-químicas en quebradas perennes, todos los meses y sitios de muestreo.	54

Figura 43. Correlación del índice BMWP-CR y las variables físico-químicas en quebradas intermitentes, en todos los meses y sitios de muestreo. 55

Figura 44. Resultado del Análisis de correspondencia canónica (ACC) en el ordenamiento de los sitios y meses muestreados. a= Relacionado con las variables ambientales b =Relacionado con la abundancia de la comunidad de macroinvertebrados..... 57

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
Cuadro 1. Puntos de muestreo por quebradas.	11
Cuadro 2. Valores propios y porcentaje de varianza del ACP, basado en las variables físico-químicas.....	26
Cuadro 3. Correlaciones de las variables ambientales en cada eje del Análisis de componentes principales de los parámetros físico-químicos.....	26
Cuadro 4. Presencia y abundancia total de familias de macroinvertebrados en quebradas perennes e intermitentes.	28
Cuadro 5. Valores propios y porcentaje de varianza del Análisis de Correspondencia de la distribución de los órdenes según los meses de muestreo.....	31
Cuadro 6. Valores propios y porcentaje de varianza del Análisis de Correspondencia de la distribución de los grupos funcionales según los meses.	41
Cuadro 7. Colonización de taxones en todas las quebradas intermitentes mensualmente.....	46
Cuadro 8. Valores del índice BMWP-CR, en todos los sitios y meses muestreados. Color según la categoría del índice, Apéndice X	52
Cuadro 9. Promedio y desviación estándar del índice BMWP-CR en cada sitio, en los ocho meses de muestreo. Color según la categoría del índice, Apéndice X	52
Cuadro 10. Promedio y desviación estándar del índice BMWP-CR por mes, en los ocho meses de muestreo. Color según la categoría del índice, Apéndice X	53
Cuadro 11. Valores propios y porcentaje de la variancia explicada del Análisis de Correspondencia Canónica, ordenamiento de los sitios y meses de muestro.	56

Resumen

Los cuerpos de agua intermitente o estacional se caracterizan por presentar agua solamente en un periodo del año asociado a la época lluviosa. Además, están sometidos a fuertes perturbaciones por los eventos de inundaciones y sequías. Estos ambientes han sido poco estudiados, y podrían llegar a ser muy frecuentes por el efecto del cambio climático, por lo que es necesario generar información que permita medir el impacto estacional, y que a su vez, facilite su conservación. Este trabajo tiene como objetivos analizar el efecto de las fluctuaciones del caudal (relacionado con las precipitaciones) sobre los parámetros físico-químicos de los cuerpos de agua y sobre la abundancia y diversidad de macroinvertebrados acuáticos. También realizar una descripción de la colonización de macroinvertebrados acuáticos después de un periodo de sequía en sistemas intermitentes. Finalmente, evaluar si la calidad de agua de las quebradas estacionales puede ser definida y medida por el índice BMWP-CR.

El muestreo de campo se realizó en el año 2014 en cinco quebradas estacionales en el distrito de Concepción de Atenas durante ocho meses. En cada punto de muestreo se midieron factores físico-químicos (oxígeno disuelto, temperatura, pH, conductividad, velocidad de corriente, caudal, profundidad, sólidos en suspensión y nutrientes) y se tomaron muestras de macroinvertebrados mediante recolecta directa multi-hábitat durante 30 min.

Los resultados muestran cómo la mayoría de variables físico-químicas se ven influenciadas por la magnitud del caudal, tanto en quebradas intermitentes como perennes. Con el aumento del caudal en la época lluviosa se produce una oxigenación de las quebradas y una dilución de los contaminantes. La riqueza y la abundancia de macroinvertebrados presentan una relación positiva con el aumento del caudal en quebradas intermitentes, ya que en estas se produce una colonización de organismos en el transcurso de la época lluviosa. Esta correlación no se observó en quebradas perennes, en las que tuvo lugar una disminución en la abundancia de las comunidades ya existentes por efecto de las grandes crecidas.

La colonización de las quebradas que perdieron el flujo inicia con las primeras lluvias, pero con baja riqueza y diversidad; estos parámetros aumentan mensualmente, la mayor diversidad se registra en el mes de septiembre y la mayor abundancia en octubre. Por

último, se observó que las variables físico-químicas no concordaron con el índice de calidad de agua BMWP-CR, ya que este índice presentó valores muy bajos en la mayoría de los casos. Esto se debe a que la riqueza de especies es baja por efecto de las sequías e inundaciones. Por lo que se recomienda tomar precauciones a la hora del manejo y uso de estos sistemas y al aplicar cualquier índice biótico, una posible solución puede ser la elaboración de índices adaptados para sistemas intermitentes.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco teórico

Los sistemas loticos (ríos, quebradas o riachuelos) se clasifican en efímeros, intermitentes o perennes (NC Division of Water Quality 2010), según el régimen de flujo que presenten y las variaciones del caudal en el tiempo. El proceso físico más importante que controla el régimen de flujo son las precipitaciones (Hynes 1970; Roldán & Ramírez 2008), ya que además de aumentar la escorrentía superficial, estas nutren otras fuentes de flujo como aguas subterráneas, interflujo y capa freática. Las corrientes efímeras o pluviales se definen como aquellas que se componen solamente de agua de lluvia. En éstas, el agua fluye durante, o después de eventos de precipitaciones intensos. Mientras que una corriente intermitente consiste de un canal bien definido, el cual presenta flujo solamente durante una época del año, ya que parte importante del agua que reciben provienen de escorrentía superficial o aguas pluviales, lo que provoca que desaparezcan durante los periodos de sequía. Estos dos tipos de corrientes son características de climas secos y áridos (Roldán & Ramírez 2008; NC Division of Water Quality 2010).

Los cuerpos perennes se caracterizan por tener agua todo el año, cuando las precipitaciones son normales, aunque pueden presentar grandes fluctuaciones a lo largo del año según las estaciones. Este tipo de corrientes presentan un flujo reducido, llamado flujo base, durante la época de estío, el cual reciben de nacimientos subterráneos. También llevan la escorrentía de las aguas pluviales luego de los eventos de precipitación (Roldán & Ramírez 2008; NC Division of Water Quality 2010). Generalmente solo las corrientes perennes exhiben las características biológicas, hidrológicas y físicas típicas comúnmente asociadas con el transporte de agua continuo. Estas características se relacionan con la abundancia, distribución y ciclo de vida de los organismos, la variación en las condiciones físicas y químicas del agua, tipo de sustrato y distribución de rápidos y remansos a lo largo del cauce, entre otras. La variabilidad espacial y temporal que experimentan los ríos intermitentes es de gran magnitud por lo que es un reto científico conocer su estructura y funcionamiento (Vidal-Abarca *et al.* 2004).

En corrientes de tipo intermitente o estacional tanto las sequías como las inundaciones producen graves daños físicos y químicos que se reflejan en la composición de la fauna. Las lluvias pueden generar un aumento en la concentración de sedimentos suspendidos, alterar el transporte y la concentración de nutrientes, generar un intercambio químico y de fauna entre el cuerpo de agua y el medio externo y desgastar y mover el sustrato (Likens 2010). Esto produce un impacto negativo en el hábitat de peces e invertebrados, disminuye la penetración de luz y la productividad primaria. Además las inundaciones pueden arrastrar algas y macrófitas acuáticas que reducen o cambian la estructura de las comunidades (Likens 2010).

Las sequías causan disminución de la superficie y el volumen del hábitat y aumento de los valores extremos mínimos y máximos en los parámetros físico-químicos (oxígeno, temperatura, conductividad, salinidad y nutrientes). Esto produce aislamiento, incremento relativo de la densidad, alteración de la estructura trófica de la comunidad y finalmente la muerte de los organismos acuáticos. Además, la fragmentación y la reducción de la superficie inundada genera mayor competencia por los recursos limitados y aumento en la depredación (Vidal & Suarez 2007; Rayner *et al.* 2009). Las sequías que provocan la disminución de las precipitaciones en los sistemas de aguas continentales se clasifican en: 1- Sequías periódicas estacionales o sequías predecibles, típicas de climas mediterráneos y húmedo-seco tropicales; y 2- Sequías supraestacionales o impredecibles, (Longo *et al.* 2010). Las segundas se caracterizan por un descenso impredecible de las precipitaciones y la disponibilidad de agua, además no se conoce el momento en que ocurren ni su duración. La sequías supraestacionales afectan mayormente las poblaciones, ya que los organismos no están adaptados a estos eventos (Lake 2003).

Para sobrevivir periodos extremos, los organismos presentan estrategias que les permiten obtener mayor resistencia y capacidad de adaptación. Por ejemplo, la existencia de diapausa en larvas y huevos, la estivación en sedimentos húmedos o secos, los ciclos de vida cortos y el crecimiento rápido, la dispersión activa a otros cuerpos de agua, y la búsqueda de refugios en la zona hiporreica (Dudley-Williams 2006; Cortés-Guzmán & Ospina-Torres 2014). Además, cuando las sequías son estacionales, el tiempo que dura el flujo durante la estación lluviosa es suficiente para que algunos animales y plantas completen sus ciclo de vida (Longo *et al.* 2010; Vannucchi *et al.* 2013).

Los macroinvertebrados bentónicos y los peces son los grupos más afectados por la estacionalidad de flujo, ya que los estadíos larvales requieren un hábitat acuático continuo para que los individuos maduren (Durance & Ormerod 2007). Además, las inundaciones afectan significativamente la abundancia de macroinvertebrados por el efecto de deriva de los individuos que son arrastrados por la corriente. En el caso de los peces, en época de sequía estos aumentan la tasa de mortalidad y migración y disminuyen la tasa de natalidad, por la reducción del hábitat. Solo sobreviven las especies que son capaces de encontrar refugios o que poseen adaptaciones principalmente fisiológicas. Inclusive si las sequías son muy severas o prolongadas se puede dar la pérdida de ensambles enteros de peces (Kramer 1978; Chapman & Kramer 1991; Magoulik & Kobza 2003). Chapman & Kramer 1991 registraron cómo la especie *Poecilia gillii* en quebradas intermitentes en Guanacaste se refugiaban en piscinas aisladas durante la época seca, mientras que los peces que fueron arrastrados por las primeras lluvias morían por desecación (Chapman & Kramer 1991).

Los daños que producen las sequías y las inundaciones se pueden considerar como disturbios intermedios, según la teoría de Connell (1978). De acuerdo con este autor la mayor diversidad de organismos se mantiene bajo un régimen intermedio de disturbios, ya que un disturbio intermedio aplicado a la comunidad puede ser visto como una fuerza que libera espacios y elimina la competencia. Sin embargo, si los disturbios se dan de manera frecuente no se logra la sucesión ecológica y la comunidad estará formada siempre por especies pioneras, con baja diversidad. Mientras, que si los disturbios son muy escasos la comunidad alcanzará el clímax, estado en el que la exclusión competitiva reduce la diversidad. Por esta razón puede ser que los sistemas intermitentes, en comparación con los perennes, presentan menor abundancia y riqueza de organismos, al estar expuestos a disturbios frecuentes (Boulton 2003, Longo *et al.* 2010).

1.2 Antecedentes

Para Costa Rica existen pocos estudios relacionados con la composición y el comportamiento de la biota en los cuerpos de agua intermitentes. Los estudios disponibles se realizaron en la provincia de Guanacaste y el objetivo principal fue analizar la importancia de las pozas aisladas durante la época seca en la sobrevivencia de peces y

macroinvertebrados y la abundancia y diversidad de macroinvertebrados según el tipo de flujo (Chapman & Kramer 1991; Szoeki *et al.* 2015). En la región Latinoamericana se han hecho algunos estudios en países como Bolivia y Colombia, los cuales se enfocan principalmente en la respuesta de los ensambles de macroinvertebrados en los cuerpos de agua intermitentes a los cambios de caudal (Moya *et al.* 2009; García-Alzate *et al.* 2010; Logo *et al.* 2010). En Europa, Australia y Norteamérica este fenómeno ha sido ampliamente estudiado, principalmente en las quebradas del Mediterráneo (Gasith & Resh 1999; Poole 2002; Boulton 2003; Bodana *et al.* 2006; Lake 2013; Vannucchi *et al.* 2013). Estos estudios han generado información sobre la biota de los sistemas intermitentes, los disturbios producidos por las inundaciones y las sequías, las adaptaciones de la biota, la red trófica en este tipo de quebradas y predicciones sobre el cambio climático.

El Mediterráneo es una de las regiones más estudiadas en este tema, ya que por sus condiciones climáticas presenta estacionalidad marcada y cuerpos de agua intermitentes (del Rosario & Resh 2000; Vidal-Abarca *et al.* 2004; Alvarez & Pardo 2006; Gutiérrez *et al.* 2007). Por lo tanto, al igual que el bosque tropical seco en Costa Rica, sufre los disturbios ocasionados por un periodo de sequía seguido por un periodo lluvioso. En las regiones áridas del Mediterráneo se registró el comportamiento de la abundancia y diversidad de macroinvertebrados según la estación. La diversidad de insectos acuáticos disminuyó en la época seca y en la época de máxima precipitación, la mayor abundancia y diversidad se observó a finales de la primavera y principios del verano cuando el hábitat y la disponibilidad de recursos son altos y las condiciones del hábitat son relativamente moderadas para establecerse, crecer y reproducirse. En la primavera inició la recolonización de refugios, luego la diversidad aumentó gradualmente con otras especies que son menos resistentes. (Gasith & Resh 1999).

En los estudios de la región Latinoamericana específicamente en el Altiplano Boliviano (Moya *et al.* 2009) se encontraron diferencias entre la fauna de los cuerpos de agua intermitentes y perennes. Por ejemplo los organismos del orden Trichoptera Hydroptilidae e Hydrobiosidae tuvieron mayor densidad en los sitios permanentes. Mientras que las familias Dytiscidae y Ceratopogonidae tuvieron mayor abundancia en los sitios intermitentes. Además en sitios intermitentes predominaron los organismos que tienen mayores facilidades de adaptación y son más tolerantes a los efectos de condiciones

extremas y perturbación como: Ceratopogonidae, Ephydriidae, Muscidae, Empididae y Chironomidae. Para los sitios perennes se reportaron como predominantes los grupos sensibles o intolerantes: Helicopsychidae, Limnephilidae, Hydrobiosidae y Leptophlebiidae (Moya *et al.* 2009).

También se reportó que las familias encontradas en los ríos intermitentes presentan características que les permitena resistir disminuciones del flujo de corriente, como por ejemplo: 1- Ciclos de vida más cortos, como gran parte de las familia de Diptera; 2- Organismos de menor tamaño por ejemplo Hydroptilidae y 3- Muy adaptadas a disminuciones de corriente (Baetidae). Familias con requerimientos altos en la calidad del agua y de mayor tamaño como Leptophlebiidae e Hydrobiosidae no podrían prosperar en estos ríos. La recolonización se hace difícil según el sitio, ya que los fuertes vientos hacen el vuelo de los adultos más difícil principalmente en las elevadas altitudes. Especialmente especies que tienen alas reducidas o atrofiadas, como las hembras de *Cailloma rubemarini* (Trichoptera, Hydrobiosidae) y los machos de *Claudioperla* sp. (Plecoptera, Gripopterygidae) se ven limitados por este fenómeno (Moya *et al.* 2009).

1.3 Justificación

Las quebradas intermitentes poseen una fauna característica con adaptaciones específicas que le han permitido sobrevivir en este ambiente (Bolton 2003). Sin embargo, estos sistemas son muy sensibles y frágiles, ya que cambios en la intensidad y duración de las sequías e inundaciones y las perturbaciones asociadas, tienen diferentes implicaciones ecológicas para los organismos. Sumado a esta problemática, los estudios en nuestro país sobre estos cuerpos de agua son pocos, por lo tanto no existe información para medir su deterioro, ni para evaluar su estatus de conservación.

También se debe tomar en cuenta el fenómeno del cambio climático, el cual ha perjudicado negativamente los ecosistemas de muchas regiones del mundo y las predicciones señalan que sus efectos se agravarán Se predicen aumentos en la temperatura atmosférica y en la temperatura de los ecosistemas terrestres y acuáticos, además la disminución de la precipitación en algunas regiones más que en otras (Moya *et al.* 2009). En

el caso de nuestro país, Jiménez *et al.* (2009) predicen que las zonas de vida más húmedas disminuirán, al mismo tiempo que las más secas aumentarán.

Para el 2020 se prevé que el Bosque Seco Tropical podría duplicar su tamaño en nuestro país. Esto generaría que las corrientes intermitentes aumenten, ya que ríos perennes podrían perder el caudal de forma estacional o hasta desaparecer del todo (Jiménez *et al.* 2009). Estos datos obligan el análisis y estudio del comportamiento de los ambientes acuáticos intermitentes, para generar nuevo conocimiento local que permita enfrentar los cambios potenciales que podrían experimentar estos sistemas.

En los últimos años, se ha impulsado el uso de índices biológicos en América Latina (Alonso-EguíaLis *et al.* 2014) con el fin de conocer el grado de intervención humana al que están expuestos los ecosistemas. Los macroinvertebrados bentónicos ($> 500 \mu\text{m}$) han sido los organismos que más se han utilizado para este fin, por sus múltiples ventajas: son sensibles a características físico-químicas, están presentes en prácticamente todos los sistemas acuáticos continentales, son sedentarios, se utilizan equipos simples y de bajo costo para su muestreo e identificación, existe disponibilidad de métodos e índices para el análisis de datos, e integran la variación temporal (Figuroa *et al.* 2003; Vivas *et al.* 2002; Springer 2010). En Costa Rica el índice biológico utilizado es el BMWP-CR (Biological Monitoring Working Party modificado para Costa Rica por Astorga, Martínez, Springer y Flowers) (MINAE-S 2007), el cual fue adaptado con base en el índice BMWP' de Alba-Tercedor & Sánchez, 1988). Este índice está incluido en el "Reglamento para la evaluación y clasificación de la calidad de cuerpos de agua superficiales" (MINAE-S 2007; Springer 2010).

A pesar de los beneficios presentados por los índices, algunos estudios reportan que en cuerpos intermitentes la aplicación del índice puede dar un resultado contradictorio con la calidad del agua, ya que las poblaciones de macroinvertebrados se ven afectadas por las inundaciones y las sequías las que acentúan la irregularidad en la distribución espacio-temporal de estos organismos (Vivas *et al.* 2002; Gasith & Resh 1999).

Por lo tanto es necesario realizar estudios científicos sobre la diversidad, la abundancia y el comportamiento de las poblaciones de macroinvertebrados en quebradas estacionales a lo largo de la estación seca y la estación lluviosa en nuestro país, que permitan

observar la respuesta de la biota a dichas condiciones de estrés, y evaluar la utilidad de los índices biológicos en estos sistemas.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Analizar el comportamiento del ensamblaje de macroinvertebrados y las variables físico-químicas en los sistemas acuáticos intermitentes según el periodo climático en una zona con fuerte estacionalidad en precipitaciones en el distrito de Concepción de Atenas.

2.2 Objetivos específicos

- 1-Analizar los parámetros físico-químicos de los cuerpos de agua, y registrar su fluctuación según el periodo climático.
- 2-Analizar la riqueza y abundancia de macroinvertebrados acuáticos según el cambio de caudal en cuerpos de agua con sequías estacionales a lo largo de las épocas seca y lluviosa.
- 3-Describir la colonización de macroinvertebrados acuáticos después de un periodo de sequía en sistemas intermitentes.
- 4-Evaluar si el índice BMWP-CR se puede aplicar en quebradas intermitentes.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio

Se escogieron 5 quebradas en el distritito de Concepción de Atenas, Alajuela, 9°56'58.41" N - 84°22'11.92"O, 553 msnm, por su condición intermitente y su cercanía entre sí. Estas quebradas bajan su nivel o quedan completamente secas durante la época seca. La época seca generalmente incluye los meses de diciembre a abril y la época lluviosa de mayo a noviembre. Las quebradas son Limón, Cachilo, Sin nombre, Máquina y Zopilota (Fig. 1). Las primeras tres son quebradas intermitentes y las otras dos son perennes. Los cauces montaña arriba de estas quebradas no presentan fuentes de contaminación cercana, pero cuando pasan por los caseríos correspondientes es evidente que reciben aguas grises, principalmente en el caso de las quebradas Máquina, Limón y Zopilota.

La zona de estudio corresponde al bosque húmedo tropical y el bosque húmedo tropical transición a pre-montano según la clasificación de Holdridge (Bolaños *et al.* 2005). La parte baja del cantón de Atenas se caracteriza por presentar una estación seca y una estación lluviosa marcadas. La estación seca normalmente tiene una duración de cinco meses (Instituto Meteorológico Nacional, estación ECAG, Río Grande). Desde 1975 hasta el 2011 el promedio anual de lluvia fue de 1957,9 mm. Los meses más secos fueron diciembre a abril con un promedio de lluvia de 28,76 mm por mes, mientras que los meses lluviosos fueron de mayo a noviembre con un promedio mensual de 259,2 mm (Fig. 2).

Los vecinos del distrito de concepción de Atenas reportan que estas quebradas bajan o pierden totalmente el caudal en la época seca desde el año 2012 aproximadamente. El promedio anual de las precipitaciones desde el año 2012 al 2014 fue de 1856,7mm (Fig. 3). Se compararon dos periodos, el primero de 1975 a 2011 y el segundo de 2012 a 2014, para analizar los cambios en los últimos años. Las diferencias entre los dos periodos no son tan grandes, pero se evidencia que durante los meses de la época seca en el periodo 2012-2014 las precipitaciones fueron casi nulas a diferencia del periodo 1975-2011, por lo que la mayor diferencia se encontró en los meses de enero, febrero y marzo. Además en el mes de julio en el periodo 2012-2014 las precipitaciones bajaron considerablemente.

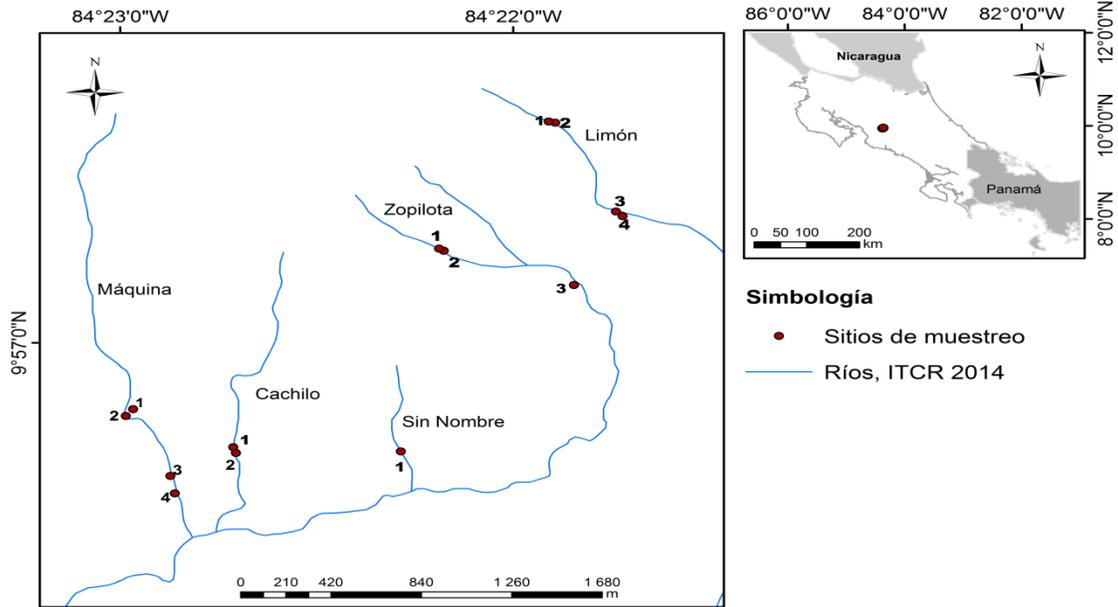


Figura 1. Mapa del sitio de muestreo:quebradas del distrito de Concepcion de Atenas.



Figura 2. Precipitaciones anuales de 1975 a 2011.Estación meteorológica ECGA Río Grande. Instituto Meteorológico Nacional.

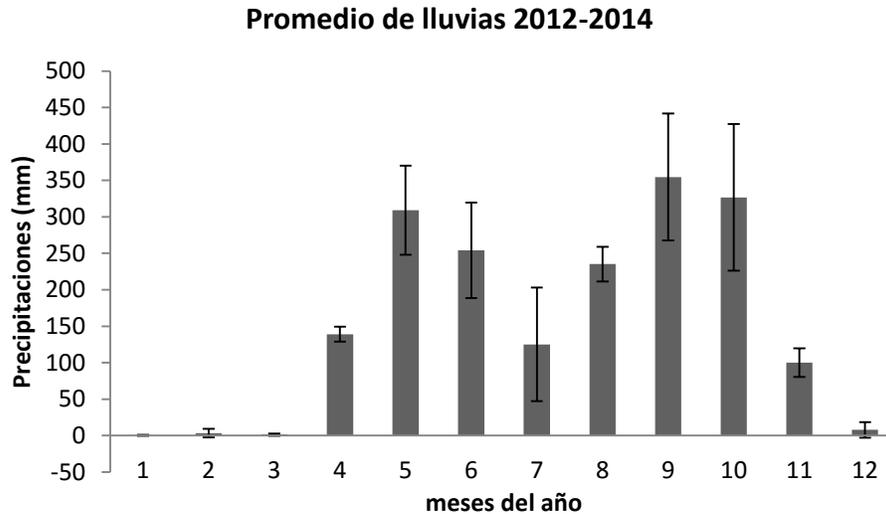


Figura 3. Promedio de las precipitaciones anuales de 2012 a 2014. Estación meteorológica ECGA Río Grande. Instituto Meteorológico Nacional.

3.2 Monitoreo de la variación espacial y temporal en la diversidad y abundancia de macroinvertebrados y de las variables físico-químicas

Con el fin de analizar el comportamiento de la biota de macroinvertebrados y las variables físico-químicas tanto en época seca como lluviosa se hicieron muestreos mensualmente, durante ocho meses. A final de la época seca (marzo y abril) y en época de transición y lluviosa (mayo, junio, julio, agosto, septiembre y octubre).

En cada quebrada se tomaron las muestras físico-químicas y de macroinvertebrados en los mismos sitios durante estos meses. El número de puntos de muestreo discrepó por quebrada, según el acceso que se tenía a las mismas (Cuadro 1). Se trató de tomar cuatro puntos por quebrada, dos arriba y dos abajo de los caseríos. Esto con el fin de contar con un punto de referencia de aguas de mejor calidad y así evitar que los resultados fueran afectados por la posible contaminación producida por los caseríos.

Los dos puntos arriba y los dos puntos abajo de los caseríos presentaron una distancia entre ellos de 50 m.

Cuadro 1. Puntos de muestreo por quebradas.

Tipo	Nombre	Posición	Réplica
Perennes	Máquina	Arriba	Máquina 1
	Máquina	Arriba	Máquina 2
	Máquina	Abajo	Máquina 3
	Máquina	Abajo	Máquina 4
	Zopilota	Arriba	Zopilota 1
	Zopilota	Arriba	Zopilota 2
	Zopilota	Abajo	Zopilota 3
Intermitentes	Cachilo	Abajo	Cachilo 1
	Cachilo	Abajo	Cachilo 2
	Sin nombre	Abajo	Sin nombre
	Limón	Arriba	Limón 1
	Limón	Arriba	Limón 2
	Limón	Abajo	Limón 3
	Limón	Abajo	Limón 4

De estas quebradas tres se secaron completamente durante la época seca (Limón, Cachilo (Fig. 4) y Sin nombre). Las quebradas que no se secaron pero que disminuyeron su caudal fueron Máquina (Fig. 4) y Zopilota. Desde que empezó el muestreo en marzo del 2014 las quebradas Limón, Cachilo y Sin nombre estaban secas, mientras que las quebradas Zopilota y Máquina presentaron poco caudal. En mayo la quebrada Limón presentó caudal, en junio las quebradas Cachilo y Sin nombre tuvieron agua. En julio por efecto del Fenomeno del Niño y el veranillo de San Juan las precipitaciones bajaron y las quebradas Cachilo y Sin nombre se secaron nuevamente. En agosto septiembre y octubre las 5 quebradas presentaron agua. En total se hicieron 89 réplicas en los 8 meses de muestreo, 56 réplicas correspondieron a las quebradas Máquina y Zopilota que se clasificaron como perennes y 33 réplicas correspondieron a las quebradas Limón, Cachilo 1 y Sin nombre que se clasifican como intermitentes.



Figura 4. Fotografía de quebradas en época seca. a-Quebrada Cachilo, b-Quebrada Máquina.

3.3 Muestreo de macroinvertebrados

La colecta de macroinvertebrados se realizó con un colador por un tiempo de 30 min en cada punto de muestreo. Para obtener la muestra se hizo un desplazamiento por los micro-hábitats en cada sitio: poza, vegetación, corriente, grava y roca. Se removió el fondo del río y colectó el material removido con el colador, este material se colocó en una bandeja con agua para visualizar mejor los insectos y con ayuda de una pinza se colectaron en un vial con alcohol al 70%.

El análisis de las muestras y la identificación de los organismos, se realizó en el laboratorio del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología. Se identificó hasta el nivel taxonómico más específico posible, con la ayuda de un estereoscopio y con las claves de Roldán (2003) y Springer *et al.* (2010). Además, se registró la cantidad de individuos y el número total de taxa para obtener las abundancias relativas y la riqueza biológica respectivamente.

3.4 Muestreo de variables físico-químicas

En cada punto de muestreo se registraron variables físico-químicas que son importantes y que intervienen en la distribución de la fauna bentónicas, además de variables que denotan la calidad del agua y permiten determinar el grado de contaminación: oxígeno disuelto, temperatura, pH, conductividad, velocidad de corriente, caudal, profundidad,

sólidos en suspensión y nutrientes (amonio, nitratos, nitritos y fosfatos). Estas variables se tomaron en puntos donde el agua estaba muy bien mezclada, para que la muestra fuera lo más representativa posible, esta condición se encuentra principalmente en las zonas centrales de los cuerpos de agua.

La temperatura, el pH y los gases disueltos cambian de manera significativa en cuestión de minutos y por ello hay que medirlos en el mismo momento del muestreo con ayuda de los electrodos de campo. Por lo tanto, temperatura, oxígeno disuelto (mg/l), pH y conductividad, se midieron *in situ* por medio de sensores portátiles. Para la obtención de los valores de temperatura y oxígeno se utilizó un oxímetro YSI, el cual se calibra con la altura de cada afluente. La medición de la conductividad y del pH se realizó con un medidor portátil Hanna HI 9829.

La medición de los sólidos en suspensión se realizó mediante el método de filtrado y secado de la muestra. Se filtró un volumen de 1 litro en cada punto de muestreo. La filtración se realizó en el campo con un filtro previamente pesado, el cual se llevó al laboratorio del CIMAR para su procesamiento. Los filtros se colocaron en la estufa a 70°C durante 24 horas, después de este tiempo se pesaron en una balanza analítica y se colocaron de nuevo en la estufa durante 12 horas para luego ser pesados nuevamente.

Para medir el caudal y cuantificar los cambios del flujo en épocas seca y lluviosa se buscó un transepto del río con la sección lo más homogénea posible y por el que pasara todo el caudal, preferentemente con un flujo laminar para que el error sea el menor posible (Jáimez-Cuéllar *et al.* 2002). El valor del caudal (m^3/s) se obtuvo multiplicando el área de la sección transversal (m^2) por la velocidad media del agua (m/s) (Jáimez-Cuéllar *et al.* 2002). Por lo que se midió el ancho de la quebrada con una cinta métrica y la profundidad para obtener el área. La velocidad de corriente se obtuvo con un flujómetro Global Water, esta se debe tomar a un 60% de la profundidad total. El caudal se midió en cada sitio de muestro en tres puntos diferentes, los cuales se promediaron para obtener el caudal final.

3.5 Análisis estadístico

Los datos físico-químicos no presentan normalidad, por lo no se pudieron aplicar técnicas de pruebas paramétricas. Para analizar el efecto del caudal y del periodo climático sobre los parámetros físico-químicos de los cuerpos de agua se realizó una descripción del comportamiento de las variables físico-químicas. Esta descripción incluyó gráficos de los parámetros según los meses de muestreo, donde los meses corresponden a la variable independiente y los factores estudiados a la variable dependiente. Para comparar las variables físico-químicas entre los tipos de quebradas se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Así mismo, se realizaron correlaciones de Spearman de los parámetros físico-químicos con el caudal. Estas correlaciones se realizaron tanto para quebradas intermitentes como perennes, ya que se observó que las variables físico-químicas difieren el comportamiento según el tipo de quebrada. Para medir la variación de los parámetros físico-químicos entre la estación seca y lluviosa se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Greenacre 2017).

Los parámetros de diversidad tampoco presentaron normalidad (riqueza, abundancia, índice de Shannon e índice de Equidad), por lo que para analizar el efecto del periodo climático sobre la diversidad y abundancia de macroinvertebrados se observó el cambio en la composición de organismos mensualmente mediante un Análisis de Correspondencia, el cual permitió ordenar a los grupos según los meses de muestreo. Para analizar las diferencias entre las quebradas perennes e intermitentes y los meses muestreados se utilizó la prueba PERMANOVA de una vía, según el tipo de quebrada y los meses de muestreo. Además se utilizó el índice de rarefacción, para analizar la diversidad de organismos mensualmente. Las épocas seca y lluviosa no están bien delimitadas, ya que por efecto del Fenómeno del Niño y el veranillo de San Juan las precipitaciones no se observaron de forma continua, por este motivo los análisis mencionados se realizaron mensualmente y no por periodo climático. El efecto del caudal en los parámetros de diversidad se analizó mediante correlaciones no paramétricas de Spearman. Por otro lado la relación del caudal con la diversidad se analizó mediante correlaciones no paramétricas.

Para compararla la estructura trófica del ensamble según la época climática y el caudal se realizó un análisis de grupos funcionales, tomando en cuenta el grupo alimenticio

de los organismos. El grupo funcional de cada taxón se asignó según los artículos de Tomanova *et al.* 2006; Cummins *et al.* 2005; Usme *et al.* 2013 y Chará-Serna *et al.* 2010. Con el fin de analizar la distribución de los grupos funcionales en las quebradas muestreadas se realizó un Análisis de Correspondencia (Greenacre 2017). Para esta análisis, las variables independientes son las quebradas y las variables dependientes la abundancia de cada grupo funcional en cada quebrada.

Para estimar las tasas de cambio sucesional en la composición del ensamblaje de macroinvertebrados se utilizó la fórmula propuesta por Lewis (1978) (Anexo XI), la cual toma en cuenta los cambios en valor absoluto de la abundancia relativa de todas las especies en muestras consecutivas, tomando como intervalo de tiempo un mes, dado que los macroinvertebrados tienen ciclos de vida que duran de semanas a meses. Por otro lado para estudiar el esfuerzo de muestreo y el proceso de recuperación de la biota en quebradas intermitentes se realizaron curvas de acumulación de especies calculadas con el estimador Chao usando el programa estadística EstimateS 9.1.0.

Para analizar el comportamiento del índice de calidad biológica del agua BMWP-CR primero se comparó el índice entre las quebradas intermitentes y perennes mediante la prueba de Wilcoxon, luego se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para comparar el índice entre meses. Por otro lado, para analizar la relación del índice BMWP-CR con las variables ambientales físico-químicas, se realizó una correlación de Spearman de los valores resultantes del índice biótico con las variables físico-químicas del agua.

Finalmente, la evaluación de la presencia de las familias de macroinvertebrados y su relación con las variables físico-químicas se realizó mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA, por sus siglas en inglés) (Greenacre 2017), ya que esta prueba permite conocer las proximidades existentes entre un conjunto de objetos condicionado por una serie de variables predictoras (Rougés 2008, Álvarez 1994). En este caso la matriz de variables dependientes son las familias de macroinvertebrados y la matriz de variables independientes las variables físico-químicas. Para realizar estas pruebas los datos de las variables físico-químicas se transformaron con la función $\log(x+1)$, esto con el fin de homogenizar las variables físico-químicas.

Los análisis estadísticos mencionados se realizaron con el programa Past. 3.13 (Hammer *et al.* 2001).

4. RESULTADOS

4.1 Comportamiento de parámetros físico-químicos

4.1.1 Caudal

En caudal tendió a subir conforme avanzó la época lluviosa, aunque tuvo un comportamiento irregular. Por ejemplo en junio en las quebradas perennes se observó un pico de más de $4 \text{ m}^3/\text{s}$, mientras que en julio bajó a menos de $1 \text{ m}^3/\text{s}$. Estas fluctuaciones se relacionan directamente con la precipitación (Fig. 5). Las cuales empezaron débilmente en abril y volvieron a disminuir en julio. Por lo tanto, al bajar las precipitaciones en el mes de julio bajó el caudal y algunas quebradas volvieron a perder el flujo.

En las quebradas perennes se observaron valores más altos de caudal y un comportamiento más variable, con excepción de la quebrada Zopilota. Contrariamente en las quebradas estacionales el caudal fue menor y no se dio una variación tan marcada, producto de aguaceros. En junio la mayoría de las quebradas estacionales presentaron agua por primera vez; en septiembre y octubre se observaron los valores más altos de caudal (Fig. 6). Mediante la prueba Kruskal-Wallis se observan diferencias significativas entre el caudal de las quebradas perennes e intermitentes ($k= 11,602$; $p=0,001$).

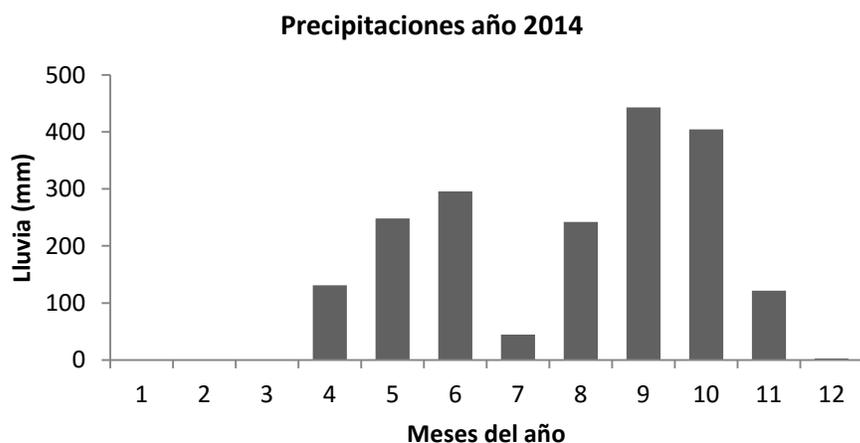


Figura 5. Suma mensual de precipitaciones del año 2014. Estación meteorológica ECGA Río Grande. Fuente: Instituto Meteorológico Nacional.

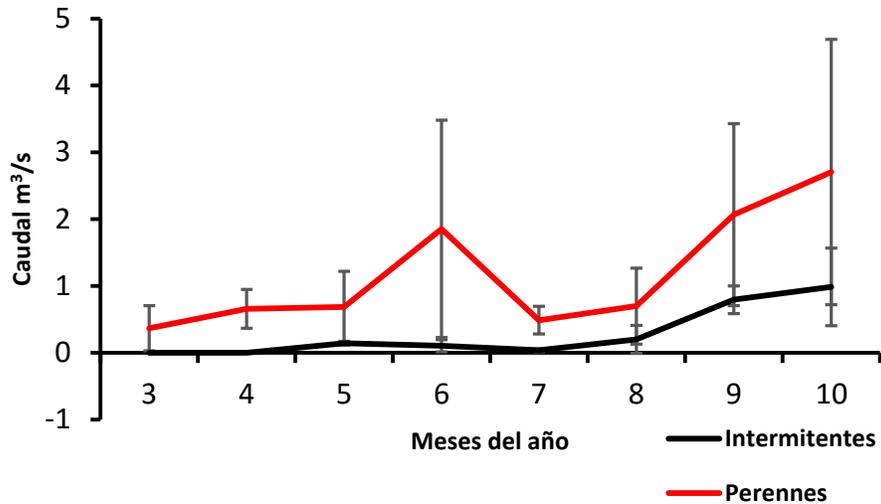


Figura 6. Promedio del caudal en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.2 Oxígeno

El oxígeno tuvo un comportamiento similar al caudal, aumentó con el transcurso de la época lluviosa, tanto en quebradas perennes como intermitentes. Se dieron fluctuaciones principalmente en julio, cuando el caudal bajó considerablemente. En las quebradas perennes el oxígeno fue mayor todo el año (Fig. 7). Existen diferencias significativas en el oxígeno disuelto de las quebradas perennes e intermite-s ($k= 5$; $p=0,016$).

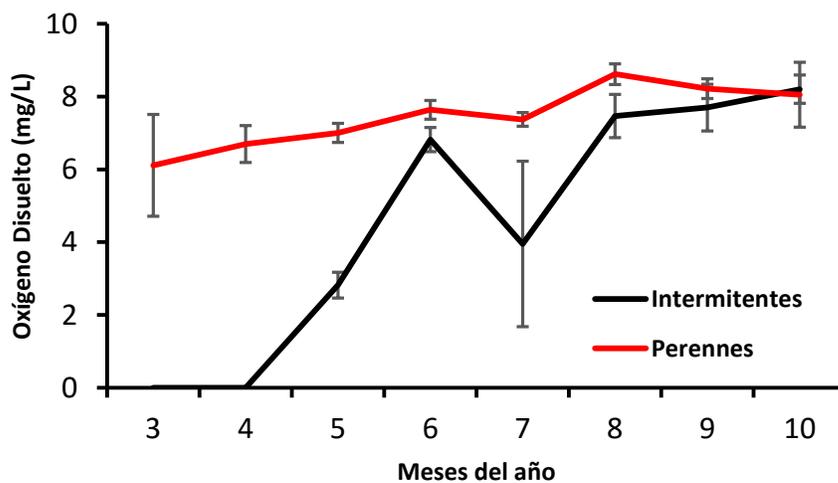


Figura 7. Promedio del oxígeno en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.3 Conductividad

Tanto en los cuerpos de agua perennes como estacionales, la conductividad se mantuvo constante y por encima de 200 μS en la mayoría de los sitios. Sin embargo, la quebrada Limón en la zona de abajo presentó valores por encima de los 800 μS hasta el mes de agosto, después de agosto los valores bajan. Contrario a esto, la quebrada Sin Nombre se mantuvo por debajo de los 200 μS (Fig. 8). No se observaron diferencias significativas entre las quebradas perennes e intermitentes ($k= 0,009$; $p=0,926$).

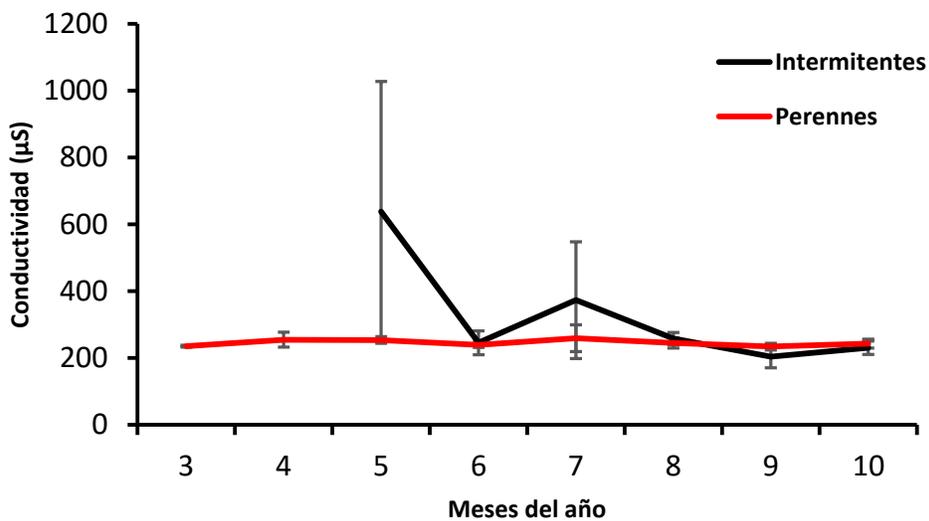


Figura 8. Promedio de la Conductividad en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.4 pH

Por otro lado, el pH no tuvo un comportamiento variable entre los meses muestreados, los extremos máximos y mínimos fueron 6,45 y 7,56. El pico más alto se encontró en el mes de abril y el más bajo en el mes de septiembre. Tanto las quebradas intermitentes como las perennes se comportaron de forma similar (Fig. 9). Se observaron diferencias significativas entre el pH de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 5,760$; $p=0,016$).

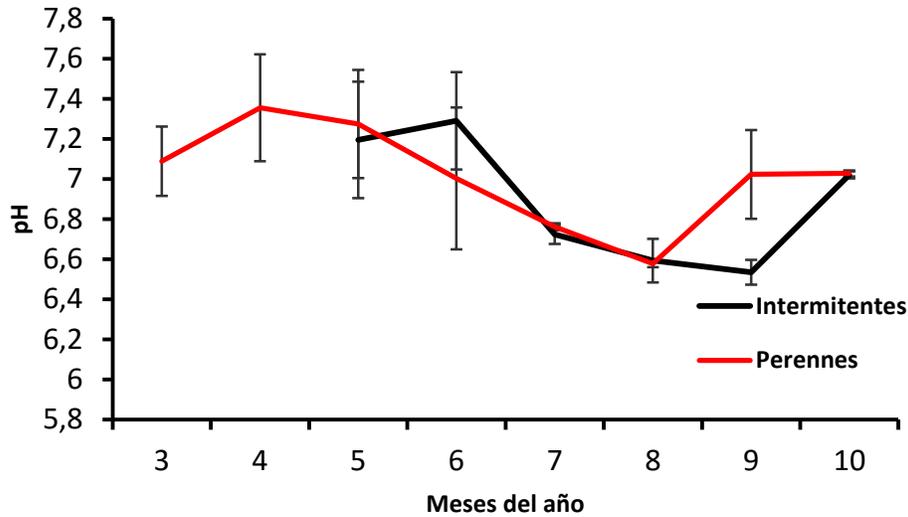


Figura 9. Promedio del pH en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.5 Sólidos en suspensión

Con respecto a los sólidos en suspensión los valores en general fueron muy bajos, los valores más altos se registraron en la época seca de marzo, abril y mayo, en la mayoría de los casos los valores bajaron y se mantuvieron iguales durante la época lluviosa. En las quebradas intermitentes el comportamiento varió, se notó un leve aumento en septiembre. Las réplicas de un mismo sitio en algunos casos presentaron comportamiento distinto (Fig. 10). Por ejemplo, en el mes de mayo en la quebrada Máquina arriba, la réplica 2 presentó valores más altos que la réplica 1. No existen diferencias significativas entre los sólidos en suspensión de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 3,589$; $p=0,058$).

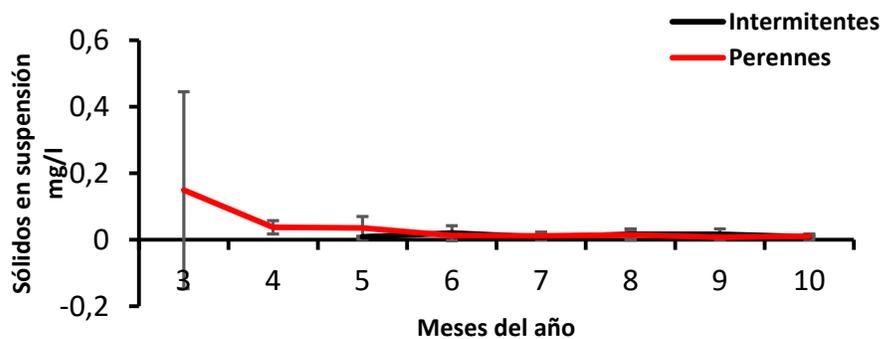


Figura 10. Promedio de los sólidos en suspensión en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.6 Silicatos

En las quebradas perennes se observaron valores altos en el mes de marzo que descendieron en abril y mayo hasta mantenerse constantes, con un leve aumento en julio y agosto. En las quebradas intermitentes los valores fueron menores que en las perennes pero aumentaron cada mes, en el mes de septiembre se igualan con las permanentes (Fig. 11). Existen diferencias significativas entre los silicatos de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 14,741$; $p=0,000$).

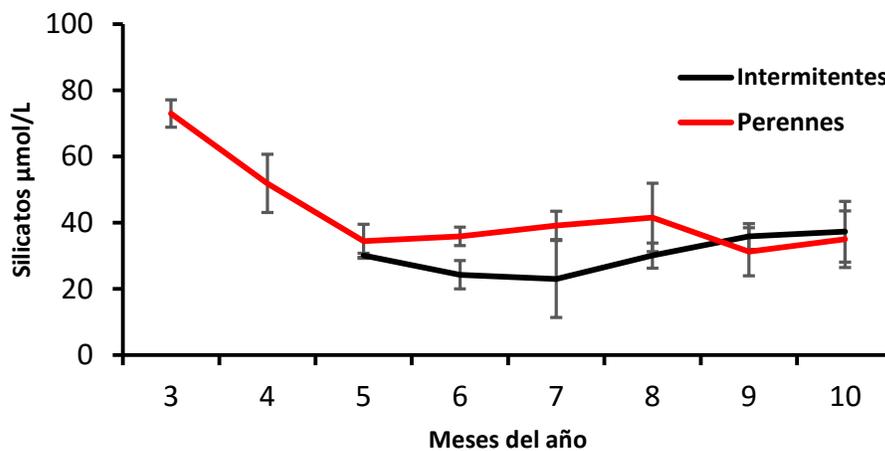


Figura 11. Promedio de Silicatos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.7 Amonio

El amonio presentó valores muy altos en el mes de marzo, principalmente en la quebrada Zopilota abajo, en abril los valores bajaron significativamente a 0, menos en la quebrada Máquina, luego subieron y se mantuvieron menores a 2 µmol/L hasta el mes de octubre, en julio se observó un aumento en las quebradas intermitentes. En la quebrada Cachilo se observó un valor mayor a 2 µmol/L en el mes de agosto. En setiembre y octubre los valores de amonio fueron constantes, tanto en las quebradas intermitentes como perennes (Fig. 12). No existen diferencias significativas entre el amonio de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 0,076$; $p=0,782$).

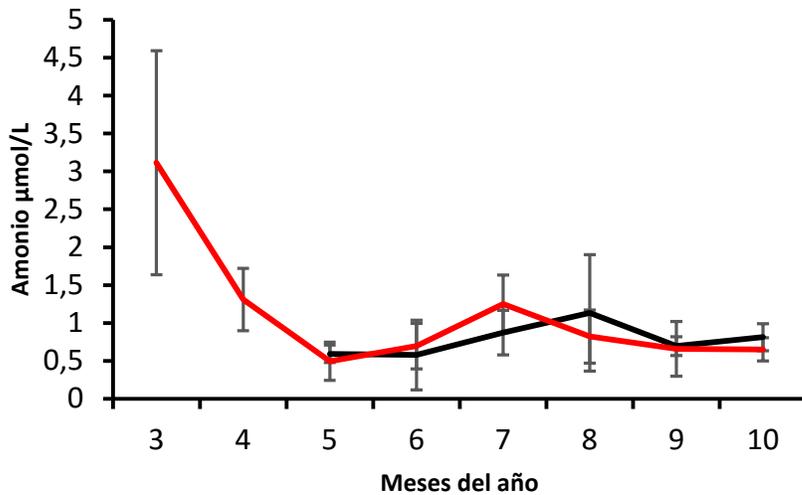


Figura 12. Promedio del amonio en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.8 Fosfatos

El comportamiento de los fosfatos fue irregular y no se observó una tendencia concreta. En el primer mes el sitio con el mayor nivel de fosfatos fue la quebrada Zopilota abajo, los demás sitios presentaron 0 µmol/L. En los siguientes meses hubo un aumento de los valores, pero descendieron en julio, agosto y septiembre (Fig. 13). Existen diferencias significativas entre los fosfatos de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 10,5$; $p=0,001$).

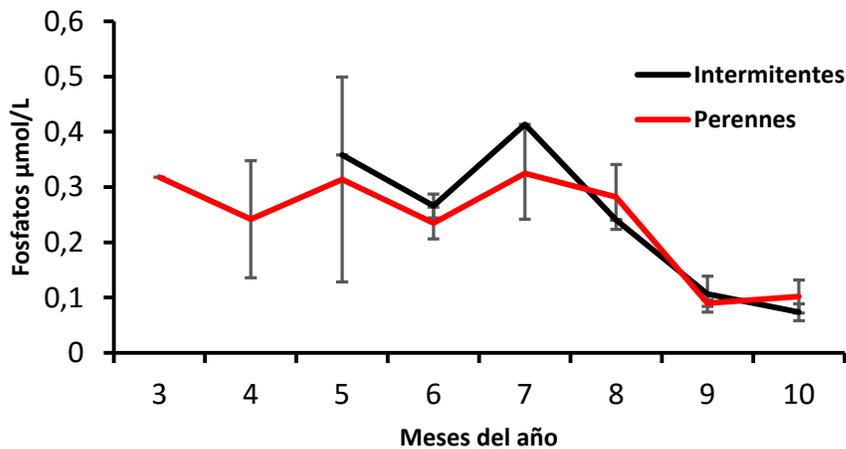


Figura 13. Promedio de fosfatos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.9 Nitritos

Los nitritos también presentaron un comportamiento irregular, pero se observó una conducta similar entre los sitios intermitentes y perennes. En marzo y abril los valores subieron hasta llegar a un pico máximo en el mes de mayo, y descendieron a valores menores a $0,5 \mu\text{mol/L}$ en el mes de julio. En el mes de agosto aumentó el valor en una réplica de la quebrada Limón arriba y otra réplica de la quebrada Zopilota arriba, las demás sitios se mantuvieron en $0 \mu\text{mol/L}$. En el mes de septiembre todos los valores subieron sobre $0,5 \mu\text{mol/L}$. En el mes de octubre subieron los niveles en la mayoría de las quebradas perennes y Limón abajo, estas presentaron valores de $1,2$ y $1,3 \mu\text{mol/L}$. Los demás sitios intermitentes se mantuvieron entre $0,5$ y $0,54 \mu\text{mol/L}$ (Fig. 14). No existen diferencias significativas entre los nitritos de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 2,08$; $p=0,149$).

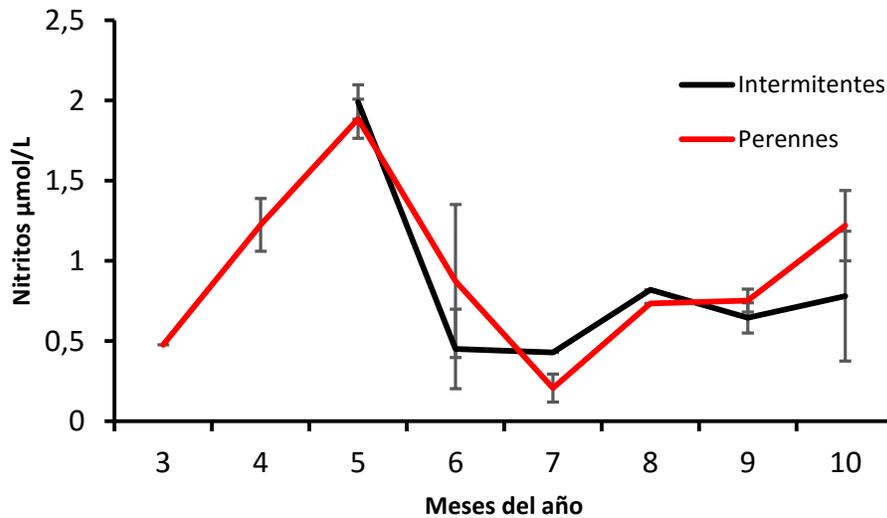


Figura 14. Promedio de nitritos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo.

4.1.10 Nitratos

Los nitratos se comportaron también de manera irregular. Se observan valores más altos en quebradas perennes, con picos de julio a septiembre. Existen diferencias significativas entre los nitratos de las quebradas intermitentes y perennes ($k= 10,16$; $p=0,001$).

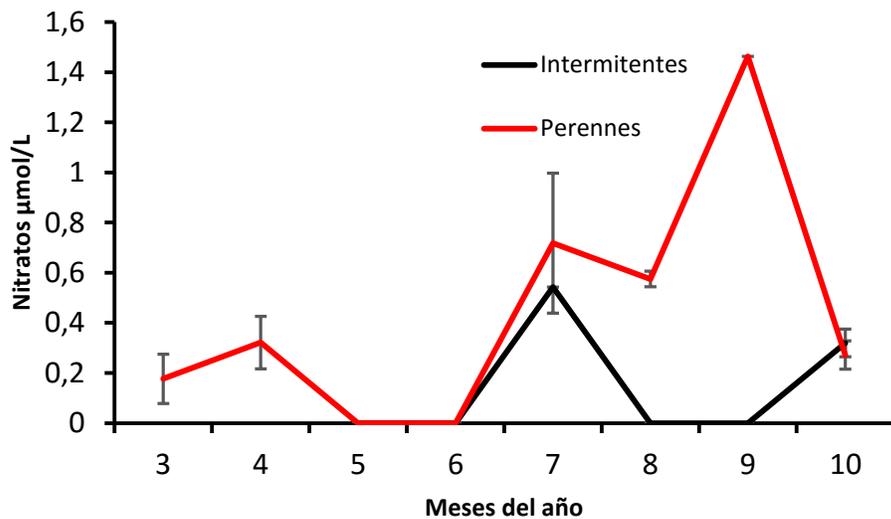


Figura 15. Promedio de Nitratos en quebradas perennes e intermitentes, todos los meses de muestreo

4.1.11 Correlación de los parámetros físico-químicos con el caudal

En las quebradas perennes el caudal presentó correlación significativa con oxígeno (coeficiente de correlación de Spearman, $r=0.5459$, $p=0.0001$) (Fig. 16a), temperatura ($r=-0.3736$ $p=0.0054$) (Fig. 16b), silicatos ($r=-0.3421$, $p=0.0113$) (Fig.16c) y nitritos ($r=0.2784$, $p=0.0377$) (Fig.16d). No tuvo relación significativa con: Conductividad ($r=-0.1499$ $p=0.2703$) (Fig.16e), pH ($r=-0.0512$ $p=0.7079$) (Fig.16f), sólidos en suspensión ($r=-0.1242$, $p=0.3617$) (Fig.16g), amonio ($r=-0.0068$ $p=0.9602$) (Fig.16h), fosfatos ($r=0.1040$, $p=0.4454$) (Fig.16i), nitratos ($r=-0.2159$, $p=0.1134$) (Fig.16j).

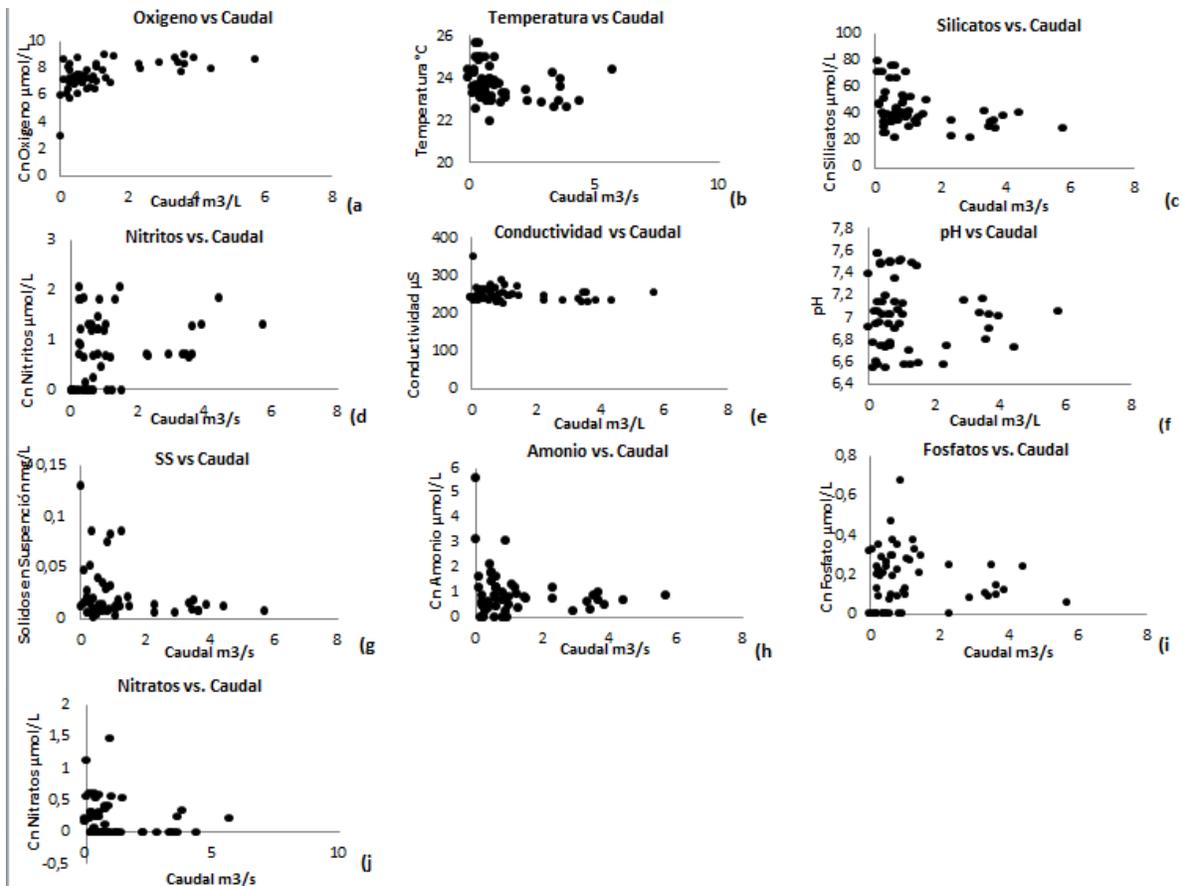


Figura 16. Correlación de los parámetros físico-químicos con el caudal, en los cuerpos de agua perennes.

Por otro lado, en las quebradas intermitentes el caudal presentó fuerte relación con oxígeno ($r=0.7213$, $p=0.0001$) (Fig.17a), conductividad ($r=-0.4314$, $p=0.0122$) (Fig.17c), silicatos ($r=0.5715$, $p=0.0006$) (Fig.17g). No presentaron relación: temperatura ($r=-0.0143$, $p=0.9371$) (Fig. 17b), sólidos en suspensión ($r=-0.0436$, $p=0.8095$) (Fig.17e), pH ($r=-0.2163$, $p=0.2267$) (Fig.17d), nitratos ($r=0.1827$ $p=0.3168$) (Fig.17i), nitritos ($r=0.2684$, $p=0.1374$) (Fig.17h), amonio ($r=0.2452$, $p=0.1761$) (Fig.17j), fosfatos ($r=0.0781$, $p=0.6666$) (Fig.17f),

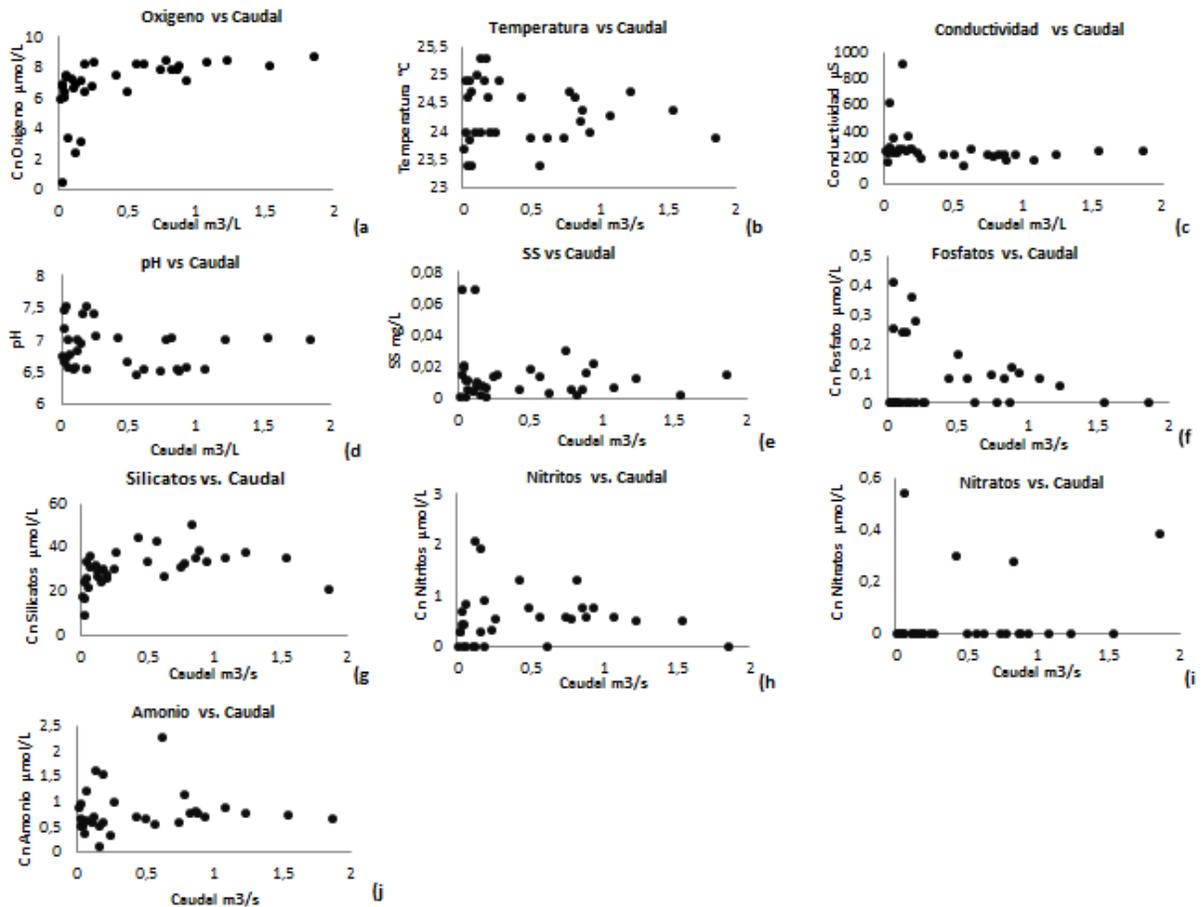


Figura 17. Correlación de los parámetros físico-químicos con el caudal, en los cuerpos de agua intermitentes.

4.1.12. Análisis de componentes principales

El ACP indica que la variación entre las variables ambientales puede ser explicada por los dos primeros componentes principales en un 70.43% (Cuadro 2). En el primer eje silicatos es la variable de mayor peso y separa los sitios principalmente en función de los nutrientes (fosfatos, nitratos, nitritos, amonio y silicatos) y conductividad, mientras que el segundo eje caudal es la variable de mayor peso (Cuadro 3) y ordena las variables en función del caudal, nitritos y oxígeno.

Se observa que existe una tendencia de separación de los sitios intermitentes y perennes y de los meses. Los meses en los que se observaron precipitaciones abundantes (junio, septiembre y octubre) se ubican en la parte superior del diagrama en el segundo componente. Por otro lado, los meses más secos con menores precipitaciones (marzo y julio)

se ubican en la parte inferior del diagrama. Esta distribución coincide con la orientación de la variable caudal, que tiene un peso positivo alto en el segundo eje. Los sitios intermitentes se separan en los meses de menor caudal de los perennes con respecto al primer eje, por presentar menor concentración de silicatos (Fig. 18).

Cuadro 2. Valores propios y porcentaje de varianza del ACP, basado en las variables físico-químicas.

Eje	Valores propios	% de varianza
1	0,108	49,299
2	0,046	21,134
3	0,027	12,244
4	0,018	7,996
5	0,010	4,396
6	0,005	2,385
7	0,002	1,083
8	0,002	1,041
9	0,001	0,320
10	0,000	0,103

Cuadro 3. Correlaciones de las variables ambientales en cada eje del Análisis de componentes principales de los parámetros físico-químicos.

Variables	Componentes		
	PC 1	PC 2	PC 3
Oxígeno (mg/L)	0,022	0,254	0,323
pH	0,006	0,009	-0,047
Conductividad (µs)	-0,035	-0,112	-0,237
Caudal m³/s	0,100	0,824	0,357
Sólidos en suspensión mg/l	0,015	-0,009	0,010
Fosfatos (µmol/L)	0,032	0,012	-0,050
Silicatos (µmol/L)	0,970	-0,086	-0,065
Amonio (µmol/L)	0,180	-0,250	0,423
Nitritos (µmol/L)	0,097	0,413	-0,716
Nitratos (µmol/L)	0,061	-0,056	0,108

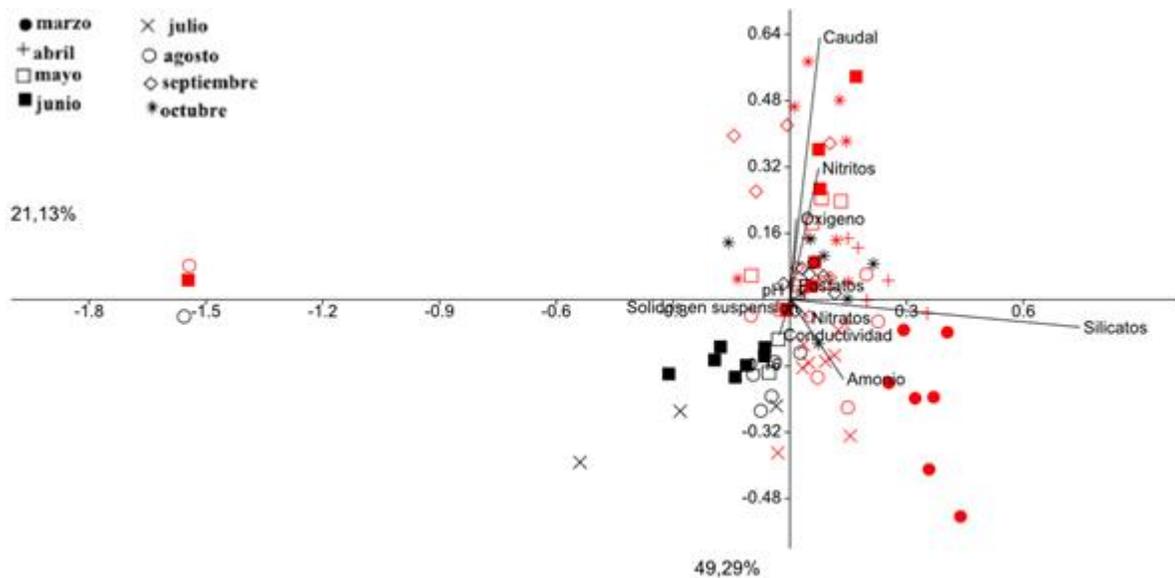


Figura 18. Ordenamiento de los sitios según el ACP, basado en las variables ambientales. Símbolos rojos=quebradas intermitentes; símbolos negros=quebradas perennes.

4.2 Diversidad y abundancia de macroinvertebrados acuáticos según el cambio de caudal

4.2.1 Patrones en la abundancia y diversidad de organismos

En total se contabilizaron 2443 individuos en 15 órdenes 43 familias (Cuadro 4) y 74 taxa (Anexo II). En las quebradas perennes se registraron 1669 individuos y en las estacionales 774 individuos. Las quebradas perennes e intermitentes presentaron diferencia en la abundancia de los órdenes más representativos, en los sitios perennes se registró : Odonata(457), Ephemeroptera (424), Hemiptera (268), Megaloptera (120), Coleoptera (116), Plecoptera (113) y Trichoptera (91). Mientras que en los sitios intermitentes: Ephemeroptera (286), Odonata (144), Diptera (117), Coleoptera (81), Hemiptera (75), Megaloptera (28) y Trichoptera(26).

A nivel de taxa los organismos más abundantes en ambos tipos de quebradas fueron: *Argia* (11,63%), *Thraulodes* (7,37%), *Tricorythodes* (8,31%), *Limnocoris* (5,77%), *Corydalus* (5,20%) y *Anchytarsus* (4,13%) (Anexo). Sin embargo, existieron diferencias en la presencia de organismos en sitios intermitentes y perennes. Los organismos hallados

solamente en quebradas perennes fueron: *Anacroneuria*, *Austrotinodes*, Blattodea, *Brachymesia*, *Chloronia*, *Dryops*, *Epigomphus*, *Erpetogomphus*, *Euthyplocia*, *Heteragrion*, *Heterelmis*, *Hydrobiidae*, *Macrelmis*, *Perigomphus*, *Philogenia*, *Phyllogomphoides*, Planorbidae, Stratiomyidae, Limnichidae. Mientras que en los sitios intermitentes: *Archilestes*, *Copelatus*, *Culex*, Isopoda, *Laccodytes*, *Laccophilus*, *Macrothemis*, Notonectidae, *Polycentropus* y *Tachygerris* (Apéndice I).

Cuadro 4. Presencia y abundancia total de familias de macroinvertebrados en quebradas perennes e intermitentes.

Taxa	Intermitentes	Perennes	Total General
Baetidae	72	50	122
Belostomatidae	8	2	10
Blattodea		3	3
Caenidae	4	2	6
Calamoceratidae	1	2	3
Calopterygidae	5	30	35
Chironomidae	44	22	66
Coenagrionidae	75	209	284
Coleoptera	1		1
Corydalidae	28	120	148
Culicidae	1		1
Decapoda	5	15	20
Dryopidae		10	10
Dytiscidae	29		29
Ecnomidae		4	4
Elmidae	4	9	13
Euthyplociidae		1	1
Gomphidae	1	90	91
Gerridae	8	5	13
Hebridae	7	2	9
Hydrobiidae		1	1
Hydrophilidae	3	3	6
Hydropsychidae	23	75	98
Isopoda	3		3
Leptohephidae	102	189	291
Leptophlebiidae	106	182	288
Lestidae	24		24
Libellulidae	40	40	80
Limnichidae		2	2
Megapodagrionidae		53	53

Naucoridae	24	179	203
Notonectidae	4		4
Oligochaeta	2	11	13
Perlidae		113	113
Philopotamidae	1	10	11
Physidae		1	1
Planorbidae		1	1
Platyhelminthes	7	2	9
Platystictidae	1	33	34
Polycentropodidae	1		1
Psephenidae	1	1	2
Ptilodactylidae	12	89	101
Scirtidae	30	1	31
Simuliidae	62	8	70
Staphylinidae	1	3	4
Stratiomyidae		1	1
Tipulidae	10	15	25
Veliidae	24	80	104
Total	774	1669	2443

4.2.2 Cambios mensuales en la composición de organismos

Mensualmente se observaron cambios en la abundancia de taxa, esto sucedió tanto en las quebradas perennes como intermitentes. A nivel de orden estos cambios fueron muy evidentes (Fig. 19). En los meses más secos de marzo, abril, mayo y julio fueron más abundantes los órdenes Odonata, Plecoptera y Hemiptera, mientras que en los meses más lluviosos, de junio a octubre (menos junio), Ephemeroptera, Trichoptera y Megaloptera. En el caso de las quebradas intermitentes Diptera también fue más abundante en la época lluviosa. En el Análisis de Correspondencia, elaborado con los datos de quebradas perennes e intermitentes, es evidente la separación de los órdenes mensualmente (Fig. 20). Los meses de julio, agosto, septiembre y octubre presentan mayor relación con Trichoptera, Ephemeroptera, Megaloptera, Mollusca y Gastropoda. Mientras que los meses de marzo, abril, mayo y junio con Odonata, Hemiptera y Coleoptera (Cuadro 5).

A nivel de género, en el caso de los órdenes Odonata y Ephemeroptera, que fueron los más abundantes, se observó que la mayoría de organismos siguen el mismo patrón, aunque hubo géneros con más dominancia. En el caso de Odonata, *Argia* fue muy abundante los tres primeros meses y disminuyó en el mes de agosto, los géneros menos

representativos también disminuyeron, como lo son *Progomphus*, *Hetaragrion* y *Hetearina*. Contrariamente la familia Gomphidae aumentó. En el caso de Ephemeroptera, este orden aumentó mensualmente repartido en varios géneros por igual, los géneros más representativos fueron: *Tricorythodes*, *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Farrodes*, *Baetodes* y la familia Baetidae (Fig. 21).

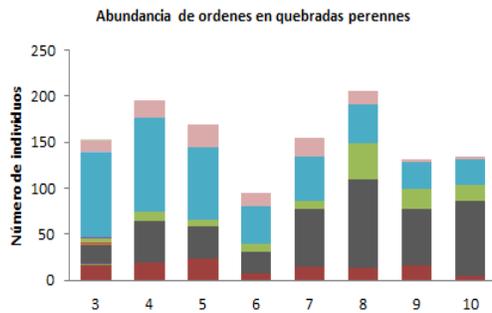


Fig. a

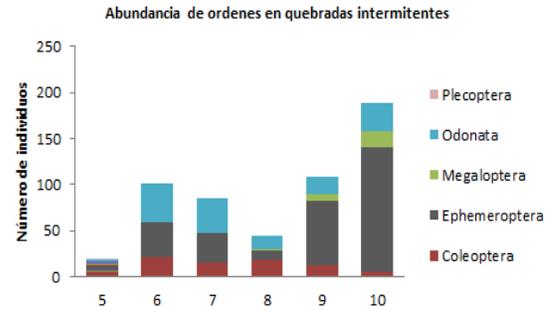


Fig. b

Figura 19. Abundancia de los órdenes, según los meses de muestreo. a=perennes, b=intermitentes

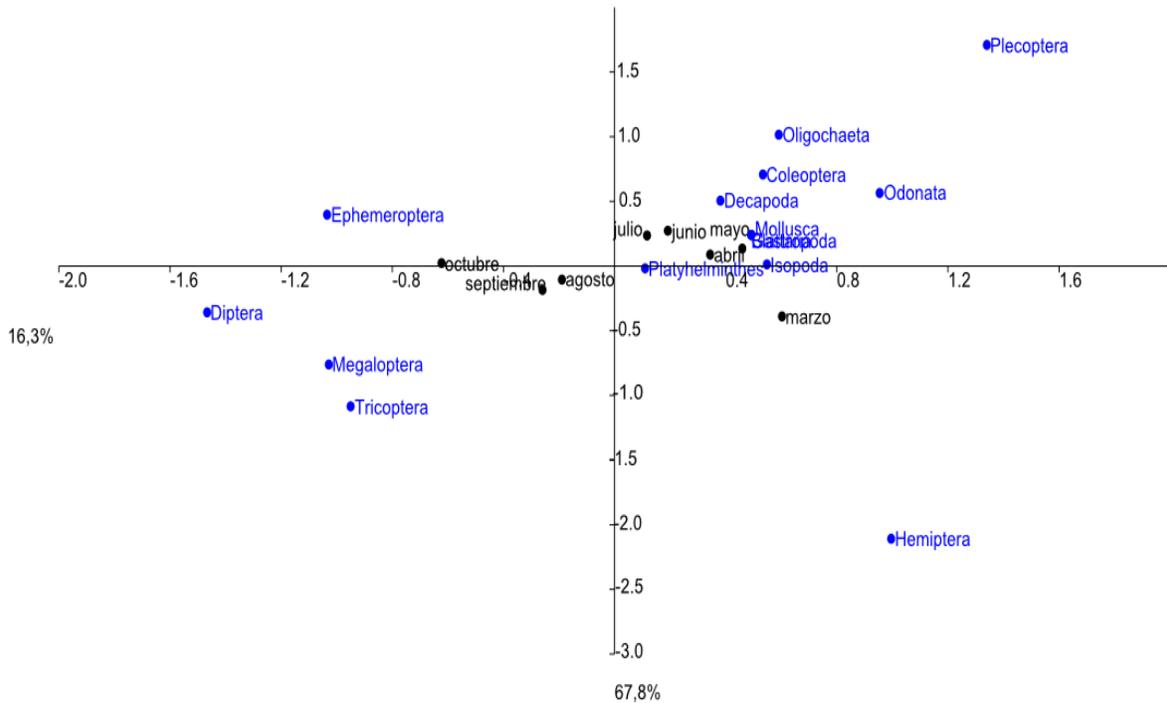


Figura 20. Análisis de Correspondencia de la distribución de los órdenes según los meses de muestreo.

Cuadro 5. Valores propios y porcentaje de varianza del Análisis de Correspondencia de la distribución de los órdenes según los meses de muestreo.

Eje	Valor propio	% de varianza total	Acumulado
1	0,16	67,81	67,81
2	0,039	16,29	84,10
3	0,02	97,41	93,84
4	0,01	29,85	96,83
5	001	23,22	99,15
6	0,001	0,56	99,71
7	0,0007	0,29	100,00

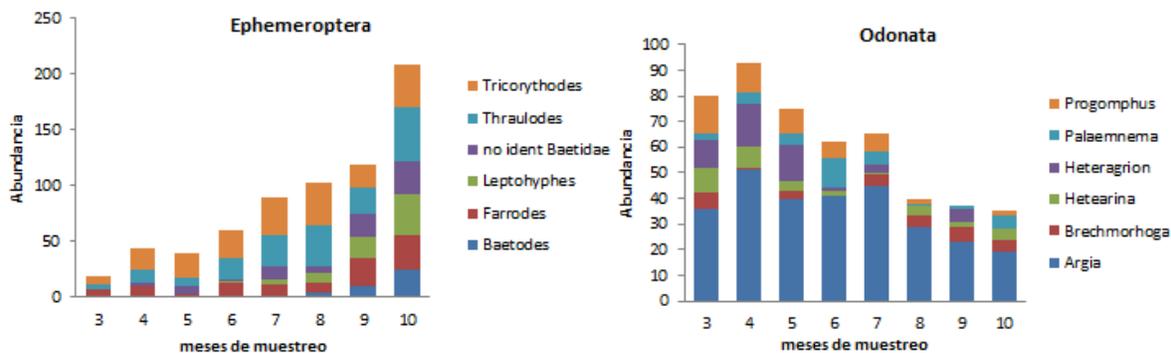


Figura 21. Abundancia de los géneros más representativos de los órdenes Ephemeroptera y Odonata, durante los 8 meses de muestreo.

4.2.3 Comparación de la fauna según el tipo de quebrada

La prueba PERMANOVA de una vía muestra diferencias significativas entre cuerpos de agua perennes e intermitentes ($F=11,54$; $p=0,0001$) y entre los meses de muestreo ($F=2,663$; $p=0,0001$). Al realizar la prueba PERMANOVA solo con los últimos meses del periodo lluvioso (agosto, septiembre y octubre) es evidente que la diferencia entre quebradas perennes e intermitentes continua ($F=7,025$; $p=0,0001$), pero no se observan diferencias significativas entre los meses de muestreo ($F=1,35$; $p=0,01864$).

4.2.4 Parámetros de diversidad

En promedio se registraron $10,36 \pm 1,81$ taxa por sitio de muestreo y $10,86 \pm 2,20$ por mes. Las quebradas intermitentes presentaron un promedio de $9,42 \pm 3,83$ y las perennes $11,41 \pm 3,1$ (Fig. 22). El sitio con mayor riqueza fue la segunda réplica de Máquina abajo con $13,38 \pm 3,7$; mientras que el sitio con menor riqueza fue la segunda réplica de Limón abajo con $7,2 \pm 2,86$ (Fig. 23).

En el caso de la abundancia, en promedio se obtuvieron $26,67 \pm 5,7$ individuos por sitio de muestreo. Las quebradas intermitentes presentaron un promedio de $23,45 \pm 10,64$ y las perennes de $29,8 \pm 12,71$ individuos (Fig.24). La segunda réplica de Máquina abajo presentó la mayor cantidad de individuos $34,13 \pm 10,58$ y la primera réplica de Limón abajo la menor cantidad $15,66 \pm 7,28$. El mes con mayor abundancia fue abril con $37,28 \pm 6,50$ y junio el mes de menor abundancia, con $16,71 \pm 4,90$ individuos (Fig.25).

El índice de diversidad Shannon_H presentó un promedio de $1,99 \pm 0,19$ entre los sitios muestreados. Las quebradas intermitentes presentaron un promedio de $2,1 \pm 0,34$ y las perennes de $1,89 \pm 0,44$ (Fig.26). El sitio con mayor valor del índice fue la segunda réplica de quebrada Máquina abajo con $2,26 \pm 0,34$ y con menor valor fue la segunda réplica de Limón abajo con $1,62 \pm 0,34$. El mes que presentó el valor más alto es abril con $2,31 \pm 0,18$ y junio con el menor valor de $1,68 \pm 0,39$ (Fig. 27).

En el caso del índice de Equidad, este presentó un promedio de $0,88 \pm 0,035$ entre los sitios muestreados. Las quebradas intermitentes presentaron un promedio de $0,88 \pm 0,051$ y las perennes de $0,86 \pm 0,060$ (Fig. 28). El sitio con mayor valor fue la primera réplica de la quebrada Limón abajo con $0,92 \pm 0,04$ y con menor valor fue la quebrada Zopilota con $0,83 \pm 0,03$. El mes que presentó el valor más alto es septiembre con $0,89 \pm 0,05$ y el mes con el menor índice fue mayo con $0,84 \pm 0,09$ (Fig. 29).

La prueba del índice de rarefacción muestra como las quebradas intermitentes presentaron menor número de especímenes en comparación de las quebradas perennes. Las quebradas intermitentes presentan una curva de rarefacción más pequeña (Fig. 30).

Los meses más lluviosos agosto, septiembre y octubre presentan curvas de rarefacción de mayor tamaño en comparación con los meses más secos o los primeros meses de la época lluviosa (marzo, abril, mayo, junio y julio) (Fig. 31).

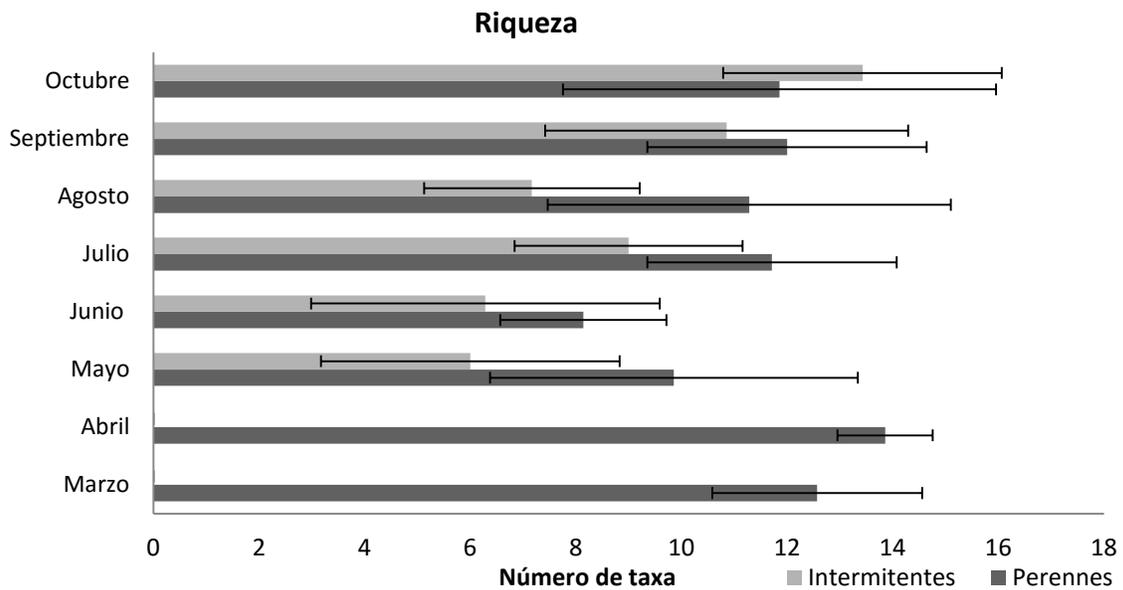


Figura 22. Riqueza de organismos en los meses de muestreo, según el nivel taxonomico más específico posible, en quebradas perennes e intermitentes.

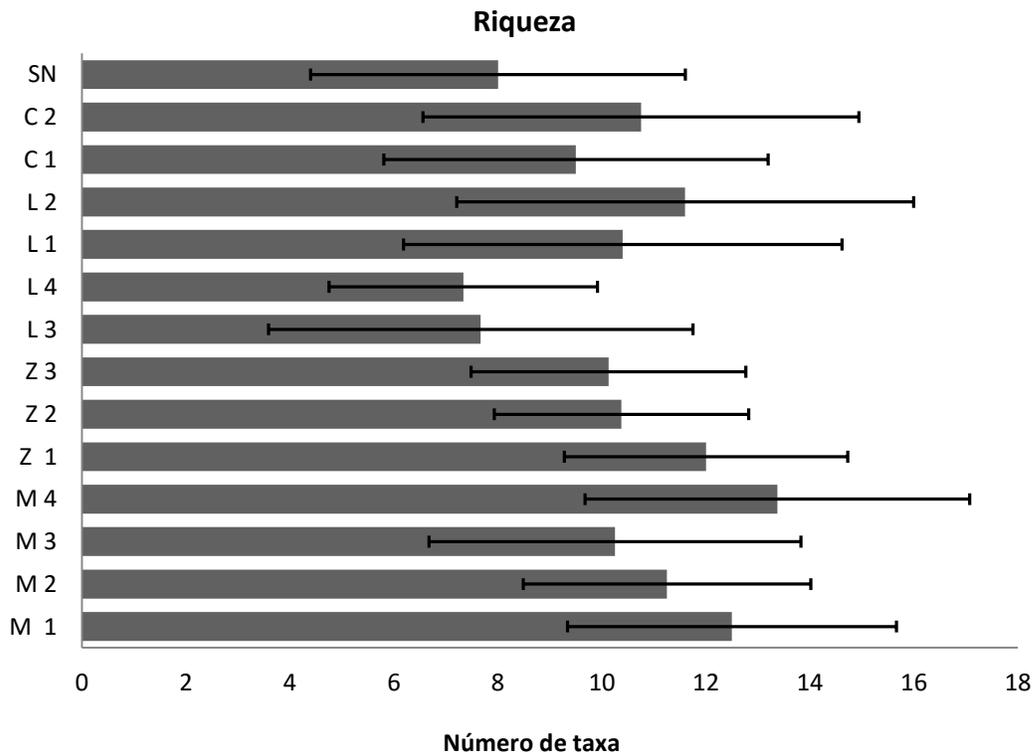


Figura 23. Promedio de la riqueza de organismos en cada punto de muestreo, según el nivel taxonomico más específico posible. M= Máquina, Z= Zopilota, L=Limón, C= Cachilo, SN= Sin Nombre.

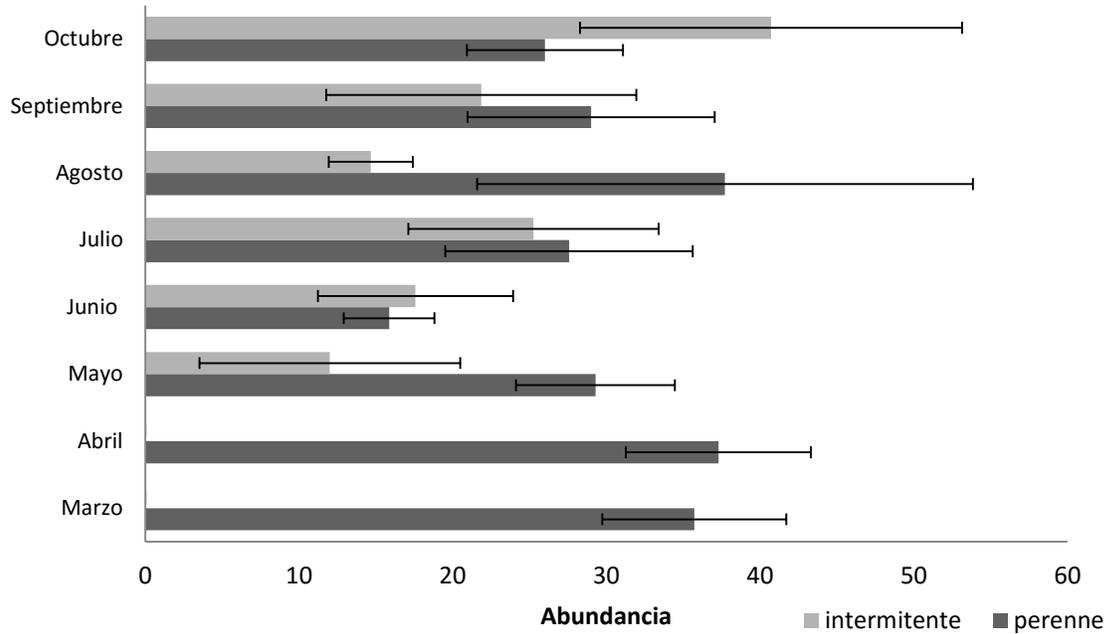


Figura 24. Promedio de la abundancia de individuos en los meses de muestreo, en quebradas perennes e intermitentes.

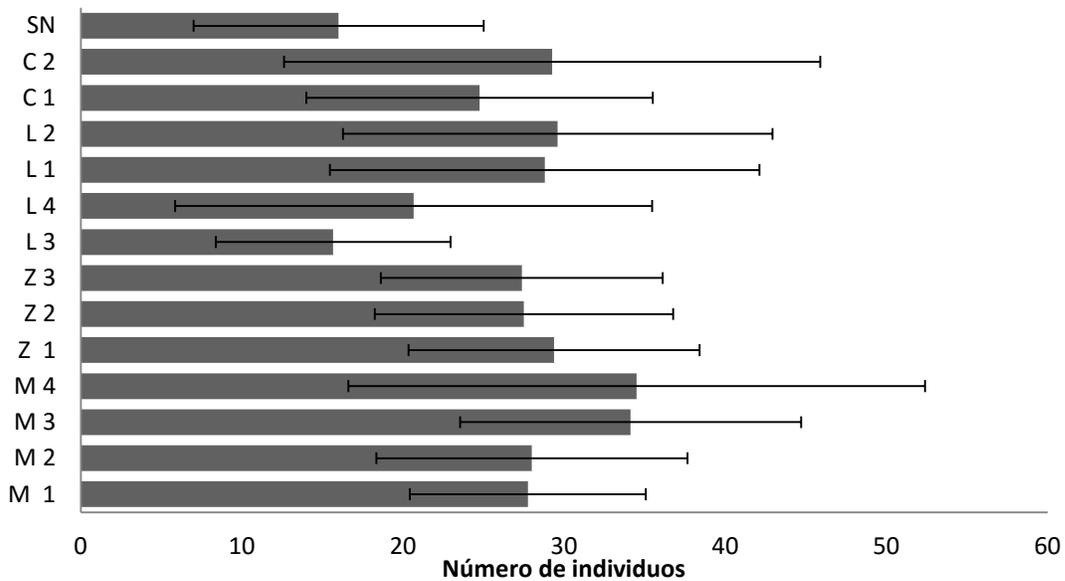


Figura 25. Promedio de la abundancia de organismos en cada punto de muestreo. M= Máquina, Z= Zopilota, L=Limón, C= Cachilo, SN= Sin Nombre.

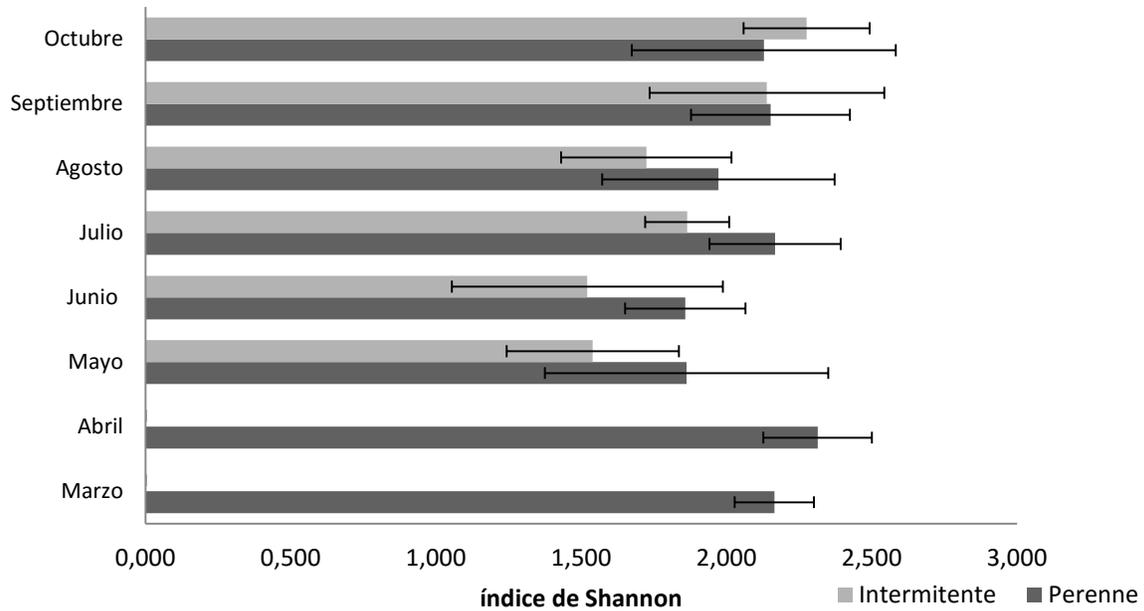


Figura 26. Promedio del resultado del índice de Shannon todos los meses de muestreo, en quebradas perennes e intermitentes.

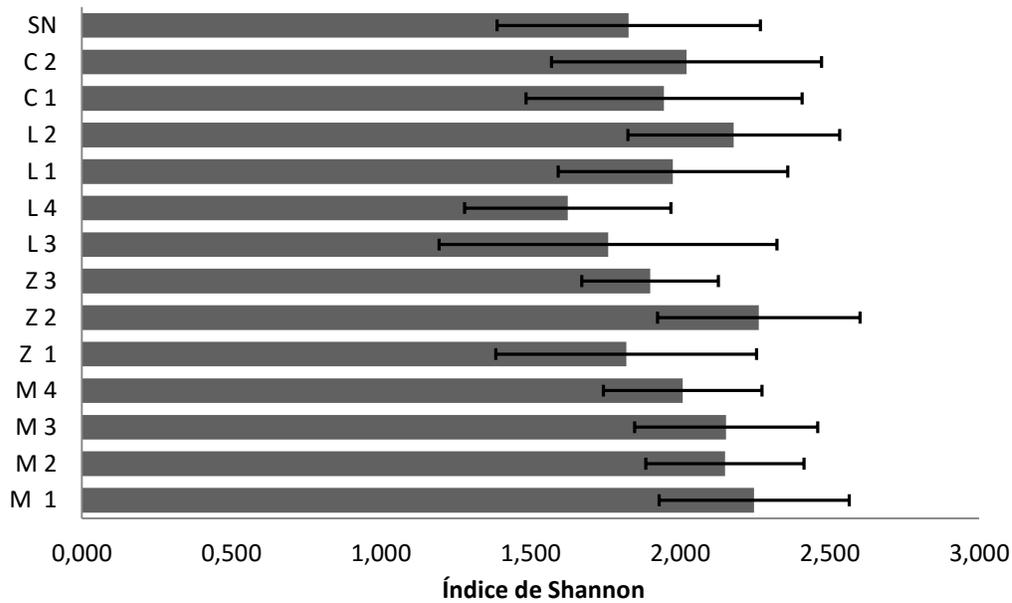


Figura 27. Promedio del resultado del índice de Shannon en cada punto de muestreo. M= Máquina, Z= Zopilota, L=Limón, C= Cachilo, SN= Sin Nombre.

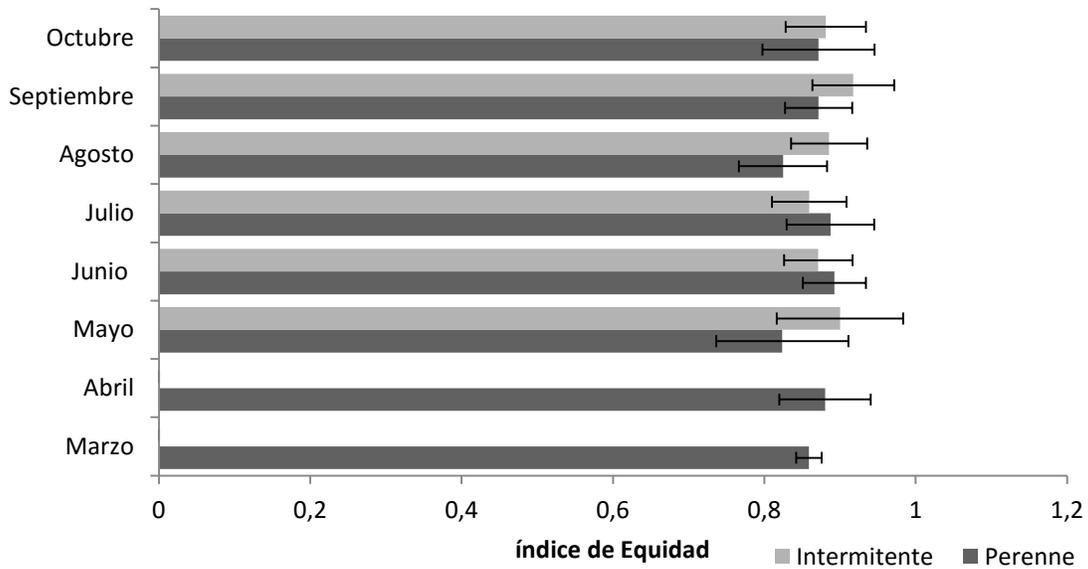


Figura 28. Promedio del resultado del índice de Equidad todos los meses de muestreo, en quebradas perennes e intermitentes.

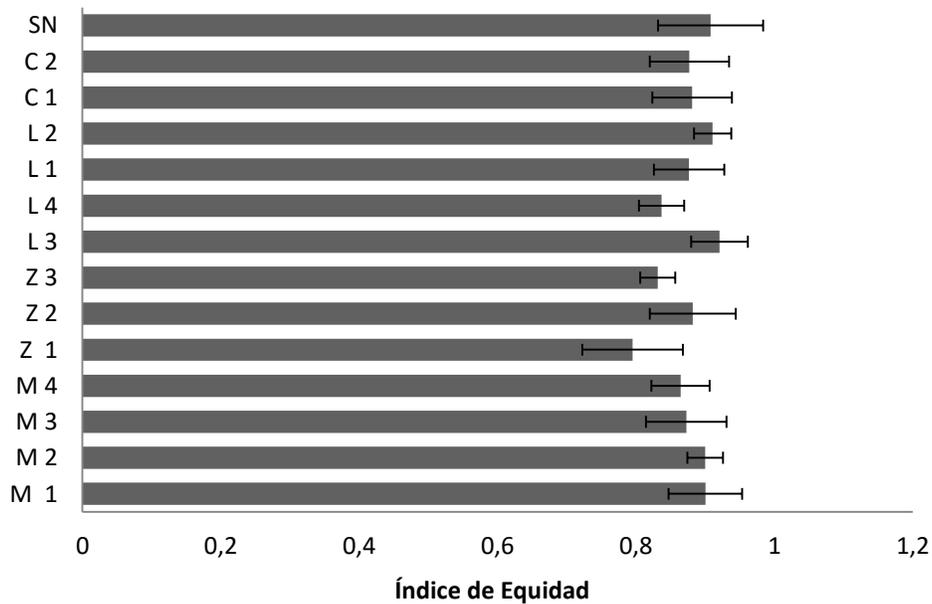


Figura 29. Resultado del índice de Equidad en cada punto de muestreo. M= Máquina, Z= Zopilota, L=Limón, C= Cachilo, SN= Sin Nombre.

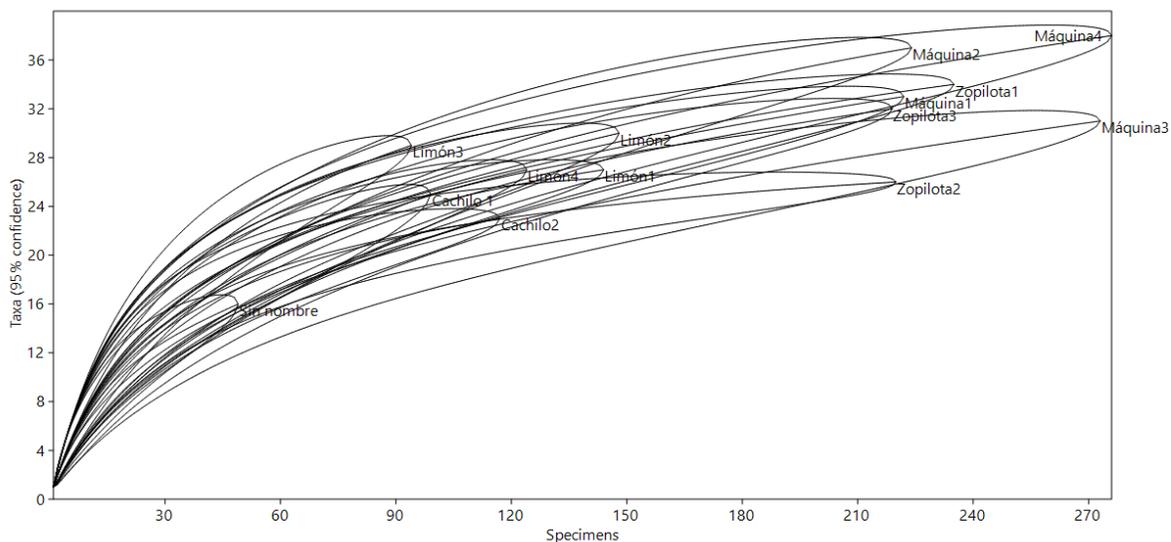


Figura 30. Resultado del análisis de rarefacción en todos los sitios de muestreo.

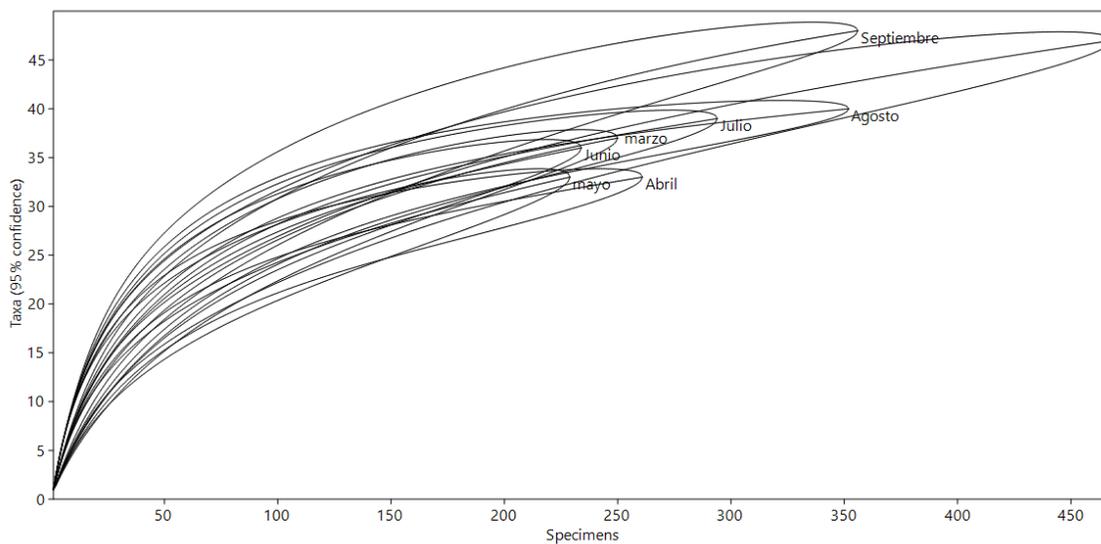


Figura 31. Resultado del análisis de rarefacción de los meses de muestreo.

4.2.5 Correlación de parámetros de diversidad y caudal

Se utilizó la prueba no paramétrica de Spearman, ya que los datos no presentan normalidad. Se obtuvo una correlación entre el caudal y el índice de Shannon_H ($r=0.34$; $p=0,0010$) (Fig. 32A), caudal y abundancia ($r=0,28$; $p=0,0089$) y caudal y diversidad ($r=0,35$; $p=0,0009$) (Fig. 32C). No se registró correlación positiva entre caudal y el índice

de equidad J ($r=0,14$; $p=0,19$) (Fig. 32B). Al realizar la correlación separando las quebradas intermitentes y perennes los resultados cambiaron. En cuanto a las quebradas perennes no existe una correlación significativa entre caudal y el índice de Shannon ($r=0.1125$, $p=0.4091$) (Fig. 33A), riqueza ($r=0.0234$, $p=0.8643$) (Fig. 33C) y abundancia ($r=-0.1699$, $p=0.2105$) (Fig. 33D), mientras que entre el índice de equidad y el caudal, sí se mantiene una correlación pequeña ($r=0.2643$, $p=0.0490$) (Fig. 33B).

Los sitios intermitentes sí tuvieron una relación significativa entre caudal y el índice de Shannon_H ($r=0.5436$, $p=0.0011$) (Fig. 33A), abundancia ($r=0.5073$, $p=0.0002$) (Fig. 33D) y riqueza ($r=0.5468$, $p=0.0010$) (Fig. 33C), mientras que el índice de equidad no presentó relación significativa con el caudal ($r=0.2069$, $p=0.2480$) (Fig.33B).

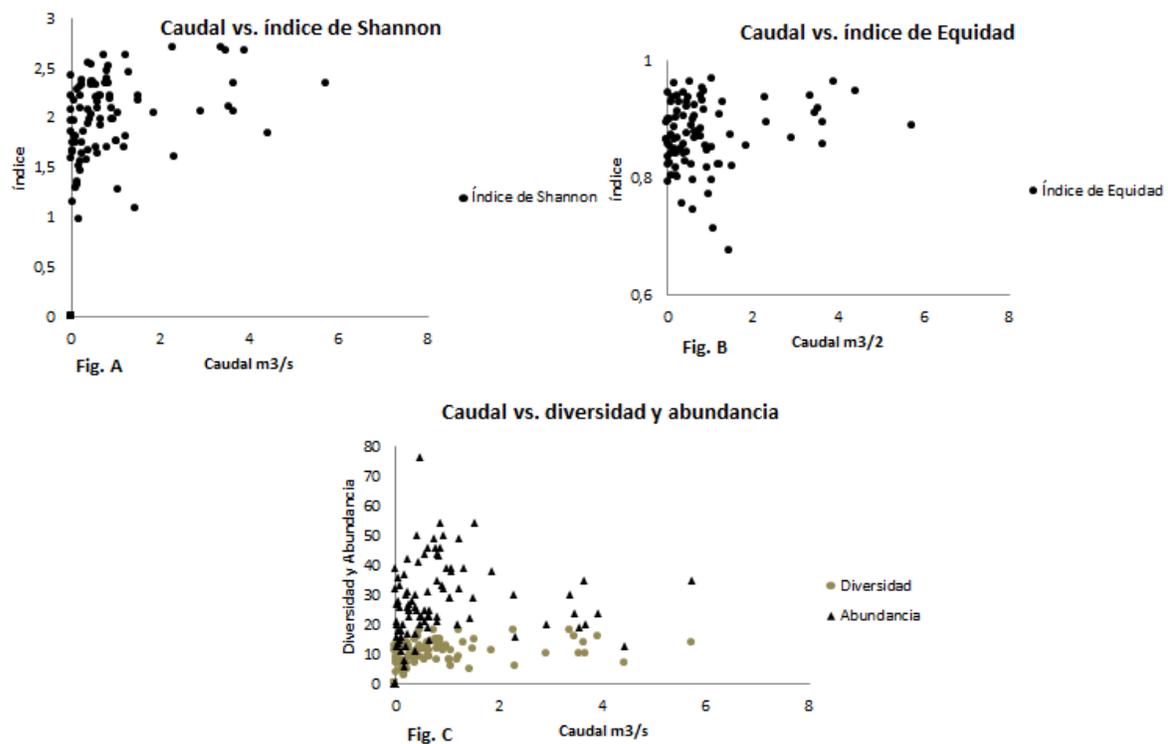


Figura 32. Correlación del caudal con: índice de Shannon (A), índice de Equidad (B), abundancia y diversidad (C).

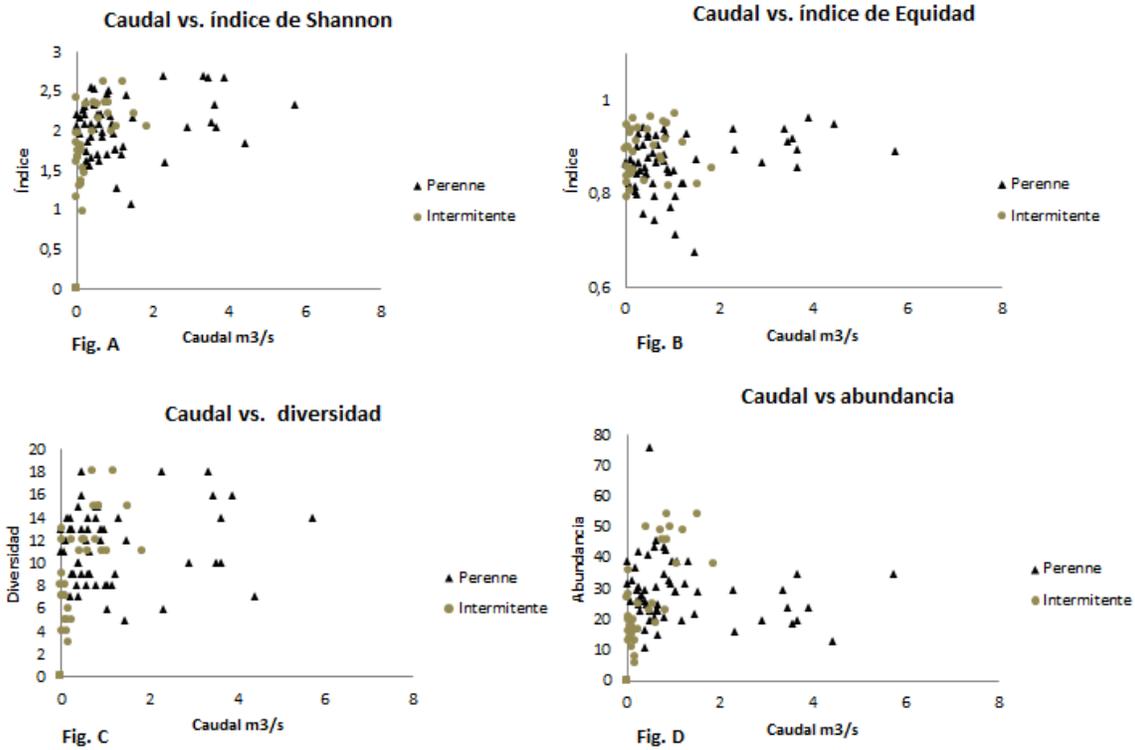


Figura 33. Correlación del caudal con: índice de Shannon (A), índice de equidad (B), diversidad (C) y abundancia (D), en quebradas perennes e intermitentes.

4.2.6 Grupos funcionales

Al analizar el hábitat alimenticio se observó que el grupo con mayor diversidad corresponde a los depredadores con 33 taxones y 1166 organismos. Seguido del grupo de los colectores con 14 taxones y 602 organismos (Apéndice II). Se observó una variación en el hábito trófico de los macroinvertebrados según el periodo climático. Los depredadores predominaron en la época seca, mientras que los colectores predominaron en el periodo de lluvias tardías (agosto a septiembre). Al separar los sitios intermitentes y perennes, se observó que los depredadores son más abundantes en los sitios perennes en la época seca y lluviosa temprana. En la época lluviosa tardía aumentaron otros grupos como los colectores. En esta época en los sitios intermitentes los colectores fueron más abundantes, mientras que en los perennes los depredadores presentaron mayor abundancia (Fig. 34).

En el análisis de Correspondencia se observa un agrupamiento de los sitios perennes, estas quebradas se muestran más afín al grupo de los depredadores (Cuadro 6). Además las

quebradas perennes también muestran cercanía a los fragmentadores, raspadores y colectores de depósito. Mientras, que en el caso de las quebradas intermitentes se observa mayor afinidad con los filtradores, omnívoros, colectores, colector-filtradores, colector-fragmentadores y trituradores. Las quebradas perennes en los meses de mayo, abril y marzo presentan mayor cercanía con los depredadores, mientras que los meses de agosto, septiembre y octubre presentan más afinidad a los colectores, trituradores y omnívoros. En el caso de las quebradas intermitentes mayo, septiembre y octubre son los meses más cercanos al grupo de los colectores. Por otro lado, agosto, junio y julio a los filtradores, colectores-fragmentadores y raspadores (Fig. 35).

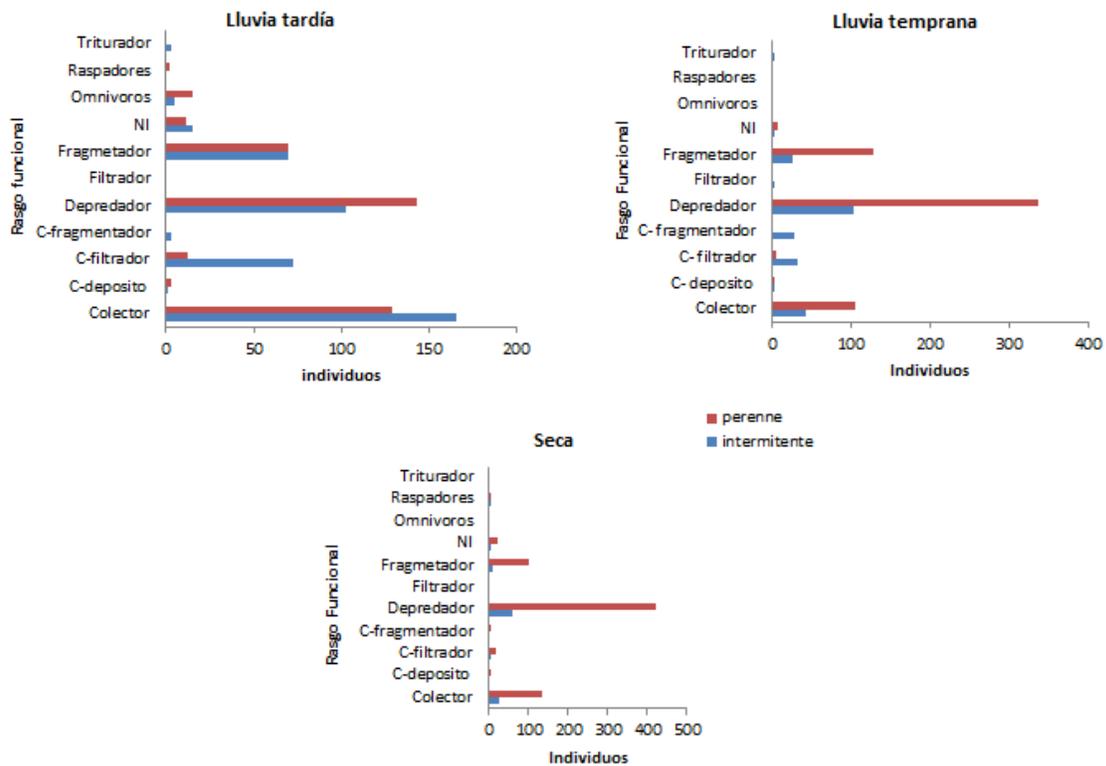


Figura 34. Hábitos tróficos de las quebradas intermitentes y perennes, según el periodo climático. C= Colector

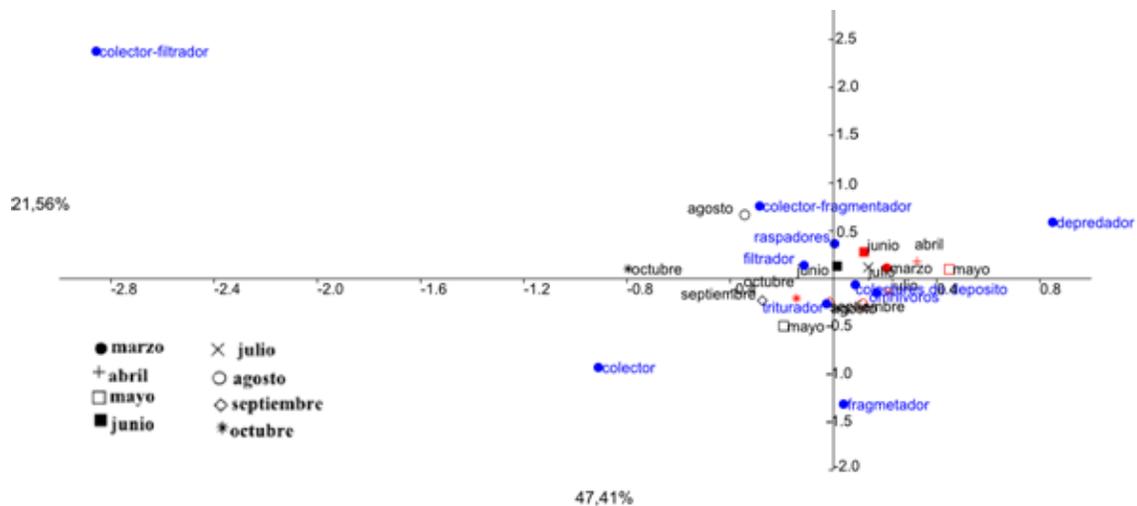


Figura 35. Resultado del Análisis de Correspondencia según la distribución de los grupos funcionales en los meses de muestreo. Símbolos negros=quebradas intermitentes. Símbolos rojos=quebradas perennes.

Cuadro 6. Valores propios y % de varianza del Análisis de Correspondencia de la distribución de los grupos funcionales según los meses.

Eje	Valor propio	% de varianza total
1	0,120	47,415
2	0,055	21,563
3	0,045	17,604
4	0,026	10,170
5	0,005	19,557
6	0,002	0,858
7	0,001	0,405
8	5,603	0,022
9	1,696	0,007

4.3.Colonización de macroinvertebrados acuáticos después de un periodo de sequía en quebradas intermitentes

4.3.1 Quebrada Limón arriba (1)

La primera vez que se muestreó este sitio fue en el mes de junio, aunque la quebrada Limón presentó agua desde mayo. En junio se registraron cinco géneros: *Argia*, *Farrodes*, *Rhagovelia*, *Thraulodes* y *Tricorythodes*. El siguiente mes aumentó la diversidad a 12 taxa

con ocho nuevos registros: *Ambrysus*, *Anchytarsus*, *Corydalis*, *Laccodytes*, *Laccophilus*, Elmidae (gen. indet.), Notonectidae y *Psephenops*. En agosto se contabilizó siete taxa, de los cuales solo dos son nuevos registros: *Centromacronema* y *Tachygerris*. En septiembre se contabilizaron 13 taxa, con siete nuevos registros: *Baetodes*, *Brachyura*, *Leptonema*, *Limnocoris*, *Microvelia*, Baetidae (gen. indet.) y Simuliidae. En el último mes de muestreo se encontraron 15 taxones y cinco nuevos registros: *Brechmorhoga*, Chironominae, *Hexatoma*, Hydrophilidae y *Tikuna* (Apéndice III).

4.3.2 Quebrada Limón arriba (2)

En junio se observaron 13 taxa: *Ambrysus*, *Anchytarsus*, *Argia*, *Chimarra*, *Farrodes*, *Hexatoma*, Baetidae (gen. indet.), *Palaemnema*, *Polycentropus*, *Progomphus*, Simuliidae, *Thraulodes* y *Tricorythodes*. En julio bajó la diversidad a ocho taxones y tres registros nuevos: *Archilestes*, *Limnocoris*, Libellulidae (gen. indet.). En agosto se contabilizaron siete taxones, de los cuales solo dos son nuevos registros: *Hebrus* y *Macrothemis*. En septiembre fueron 12 los taxones observados, con cinco nuevos registros: *Baetodes*, *Brachyura*, *Caenis*, *Corydalis*, *Tikuna*. Finalmente en octubre, se contabilizaron 18 taxa y siete nuevos registros: Belostomatidae, *Leptohyphes*, *Leptonema*, Notonectidae, Platyhelminthes, *Rhagovelia* y *Vacupernius* (Apéndice IV).

4.3.3 Quebrada Limón Abajo (3)

En el primer mes que está quebrada presentó agua fue en mayo, momento en que se registró cinco taxa: Chironomidae, *Culex*, *Laccodytes*, Baetidae y una larva de la familia Dytiscidae (gen. indet.). Los cuales pertenecen a los órdenes Diptera, Coleóptera y Ephemeroptera. El siguiente mes se registraron tres taxa, de los cuales todos son nuevos registros: *Archilestes*, Belostomatidae y Tanypodinae. En el mes de julio se observaron ocho taxa con seis géneros nuevos: *Caenis*, *Callibaetis*, *Tricorythodes*, *Argia*, *Macrothemis* y *Copelatus*. En el mes de agosto se observaron 7 taxa, con solo dos registros nuevos Scirtidae y *Laccophilus*. En septiembre aumentó el número de observaciones, se contabilizaron 14 taxones con seis registros nuevos: *Brechmorhoga*, *Hebrus*, *Microvelia* Notonectidae

Platyhelminthes y *Hexatoma*. Finalmente, en octubre el número de organismos bajó a 12 con siete nuevos registros: *Baetodes*, *Corydalis*, *Farrodes*, *Hetaerina*, *Leptohyphes*, *Leptonema* y Simuliidae (Apéndice V).

4.3.4 Quebrada Limón abajo (4)

En mayo se reconoció 9 taxa, *Archilestes*, Chironominae, *Hydrophilidae*, *Laccophilus*, Baetidae (gen. indet.), larva Dytiscidae (gen. indet), Potamobates, *Rhagovelia* y *Tachygerris*. Los órdenes más abundantes en cuanto a diversidad fueron Hemiptera y Coleoptera. El siguiente mes solo se encontraron cinco taxa, de las cuales cuatro fueron observaciones nuevas: *Argia*, *Macrothemis*, Libellulidae (gen. Indet.) y *Tricorythodes*. En el mes de julio se registraron 8 ta, de los cuales tres aparecieron por primera vez: *Copelatus*, *Laccodytes* y Elmidae (gen. indet.). Se observó un aumento en el orden Odonata. En el mes de agosto se registraron cinco taxa, son registros nuevos: *Hexatoma*, Platyhelminthes y Scirtidae. En septiembre siete taxa, de las cuales cuatro fueron nuevos registros: Belostomatidae, *Farrodes*, *Hetaerina* y Oligochaeta. En el último mes muestreado se encontraron 12 taxa, cinco fueron registros nuevos: *Baetodes*, *Brechmorhoga*, *Leptonema*, *Microvelia* y Simuliidae. Los últimos meses aumentó la diversidad de Odonata y Ephemeroptera y disminuyó los géneros del orden Coleoptera (Apéndice VI).

4.3.5 Quebrada Cachilo (1)

El primer mes que la quebrada presentó agua (junio) se registraron 8 taxa: *Ambrysus*, *Argia*, *Hexatoma*, *Laccophilus*, *Limnocoris*, Dytiscidae larva (gen. indet.), Scirtidae y *Tricorythodes*. En julio la quebrada se secó nuevamente. En agosto se observaron 6 taxa, de las cuales 4 fueron nuevos registros: *Rhagovelia*, Simuliidae, Staphylinidae y *Tachyuerris*. En el mes de septiembre aumentó el número de taxa a 13, de los cuales diez fueron nuevos registros: *Baetodes*, *Brechmorhoga*, *Caenis*, Chironominae, *Corydalis*, *Farrodes*, Isopoda, *Leptohyphes*, *Leptonema* y *Vacupernius*. En este mes aumentó en diversidad principalmente Ephemeroptera, por primera vez se registraron los órdenes Trichoptera y Megaloptera.

Finalmente en el mes de octubre se contabilizaron 11 taxa, de estos tres fueron nuevos registros: Baetidae (gen. indet.), Platyhelminthes y Tanypodinae (Apéndice VII).

4.3.6 Quebrada Cachilo (2)

En la segunda réplica el primer mes se encontraron cinco taxa: *Argia*, *Hexatoma*, Scirtidae, Simuliidae y *Tricorythodes*, representados en 4 ordenes: Odonata, Diptera, Coleoptera y Baetidae. En julio la quebrada se mantuvo seca. En el mes de agosto, el registro fue de 11 taxones, de las cuales siete fueron nuevos registros: Chironominae, *Corydalis*, *Hebrus*, Isopoda, *Leptonema*, Baetidae (gen. indet.) y *Rhagovelia*. Con representación por primera vez de Hemiptera, Megaloptera, Trichoptera e Isopoda. En septiembre se registraron 12 taxa, de estos seis fueron nuevos registros: *Baetodes*, *Farrodes*, *Hetaerina*, Libellulidae (gen. indet.), *Tachygerris* y *Vacupernius*. En octubre se encontraron 15 taxa, de los cuales cinco fueron nuevos registros: *Ambrysus*, *Caenis*, *Laccophilus*, *Leptohyphes*, *Phylloicus* (Apéndice VIII).

4.3.7 Quebrada Sin nombre

En junio se registraron siete taxa: *Argia*, *Copelatus*, *Farrodes*, *Hexatoma*, Oligochaeta, Scirtidae y *Tricorythodes*. En julio y agosto la quebrada se secó. En septiembre se encontraron cinco taxa, con dos nuevos taxones: *Brechmorhoga* y Baetidae (gen. indet.). En octubre 12 taxa, de los cuales seis fueron nuevos registros: *Ambrysus*, *Baetodes*, *Corydalis*, *Leptonema*, Simuliidae, *Thraulodes* (Apéndice IX).

4.4.8 Colonización de todos los puntos de muestreo por mes

Los organismos que iniciaron la colonización en mayo fueron: Hemiptera (*Rhagovelia*, *Potamobates* y *Tachygerris*), Coleoptera (*Laccodytes*, *Laccophilus* y Hydrophilidae), Ephemeroptera (Baetidae), Diptera (Chironomidae y *Culex*) y Odonata (*Archilestes*) (Cuadro 8). En el mes de junio todas las quebradas presentaron agua, por lo que aumentó la diversidad y abundancia con 19 registros nuevos: Odonata (*Argia*,

Macrothemis, *Palaemnema* y *Progomphus*), Hemiptera (*Ambrysus*, Belostomatidae y *Limnocois*), Trichoptera (*Chimarra* y *Polycentropus*), Coleoptera (*Anchytarsus*, *Copelatus* y Scirtidae), Ephemeroptera (*Farrodes*, *Thraulodes* y *Tricorythodes*), Diptera (Tanypodinae, Simuliidae y *Hexatoma*) y Oligochaeta. Los organismos más abundantes fueron: *Argia*, *Farrodes*, *Tricorythodes*, Scirtidae, *Thraulodes*, *Macrothemis*, *Archilestes* y *Laccophilus*.

En julio la colonización fue menor, se registró seis nuevos taxa: Ephemeroptera (*Caenis* y *Camelobaetidius*), Megaloptera (*Corydalus*), Coleoptera (Elmidae (gen. indet.) y *Psephenops*) y Hemiptera (Notonectidae). En este mes se registró por primera vez el orden Megaloptera. En su totalidad los nuevos registros fueron poco abundantes, se contabilizó de uno a tres individuos de cada taxa. Los organismos más abundantes fueron: *Argia*, *Archilestes*, *Thraulodes* y *Tricorythodes*. En el mes de agosto se registraron cinco nuevos taxa: Trichoptera (*Centromacronema* y *Leptonema*), Coleoptera (Staphylinidae). También se registraron los grupos Isopoda y Platyhelminthes. Los organismos con mayor abundancia este mes fueron: Chironominae, Scirtidae, Simuliidae. Al igual que en julio, se registró poca abundancia de los nuevos taxa, menos *Hebrus* (5 individuos) (Cuadro 7).

En septiembre se registraron ocho taxa nuevos: Ephemeroptera (*Baetodes*, *Vacupernius*, *Leptohyphe* y *Tikuna*), Hemiptera (*Microvelia*), Odonata (*Brechmorhoga* y *Hetaerina*) y Brachyura. Los organismos más abundantes fueron: *Farrodes*, *Thraulodes*, *Tricorythodes*, *Argia*, *Baetodes*, *Anchytarsus*, *Corydalus*. En octubre el único género nuevo fue *Phylloicus*, con un individuo. Los taxa más abundantes son Simuliidae, *Tricorythodes*, *Farrodes*, Baetidae (gen. indet.), *Leptohyphes*, *Baetodes*, *Corydalus* y *Leptonema* (Cuadro 7).

Cuadro 7. Colonización de taxones en todas las quebradas intermitentes mensualmente. Los espacios marcados corresponden a registros nuevos cada mes.

Taxones	Meses						Total general
	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	
<i>Ambrysus</i>		3	7	2	1	2	15
<i>Anchytarsus</i>		1	1	2	8		12
<i>Archilestes</i>	1	5	11	2	1	4	24
<i>Argia</i>		28	23	6	9	9	75
<i>Baetodes</i>					9	22	31
Belostomatidae		1			6	1	8
Brachyura					4	1	5
<i>Brechmorhoga</i>					6	7	13
<i>Caenis</i>			1		2	1	4
<i>Callibaetis</i>			1				1
<i>Centromacronema</i>				1			1
<i>Chimarra</i>		1					1
Chironominae	3		4	11	4	18	40
<i>Copelatus</i>		1	6			1	8
<i>Corydalus</i>			1	2	8	17	28
<i>Culex</i>	1						1
<i>Farrodes</i>		11	6	2	16	27	62
<i>Hebrus</i>				5	2		7
<i>Hetaerina</i>					2	3	5
<i>Hexatoma</i>		4		2	2	2	10
Hydrophilidae	1		1			1	3
Isopoda				1	2		3
<i>Laccodytes</i>	2		3				5
<i>Laccophilus</i>	2	5	1	4		4	16
<i>Leptohyphes</i>					1	25	23
<i>Leptonema</i>				1	6	15	22
<i>Limnocoris</i>		1	3	3	2		9
<i>Macrothemis</i>		7	1	5	2		15
<i>Microvelia</i>					4	2	6
Baetidae indet.	5	1		3	7	24	40
Elmidae indet.			3		1		4
Libellulidae indet.			3	1	2	7	13
Notonectidae			1	1	1	1	4
Oligochaeta		1			1		2
<i>Palaemnema</i>		1					1
<i>Phylloicus</i>						1	1
Platyhelminthes				2	2	3	7
<i>Polycentropus</i>		1					1

<i>Potamobates</i>	1						1
<i>Progomphus</i>		1					1
<i>Psephenops</i>			1				1
<i>Rhagovelia</i>	7	4		2		5	18
Scirtidae		15		12	3		30
Simuliidae		3		8	6	45	62
Staphylinidae				1			1
<i>Tachygerris</i>	1			5	1		7
Tanypodinae		3				1	4
<i>Thraulodes</i>		7	14		15	5	41
<i>Tikuna</i>					1	2	3
<i>Tricorythodes</i>		18	9	4	12	28	71
<i>Vacupernius</i>					4	1	5
Total general	24	123	101	88	153	285	774

4.3.9 Tasa de cambio de abundancia y diversidad

Los cambios en la composición de los ensamblajes de macroinvertebrados que se describieron con anterioridad se reflejan en las altas tasas de cambio que presentaron las quebradas intermitentes. En todas las quebradas de este tipo se observaron tasas mayores al 100%, en los cambios mensuales (Fig. 36). La quebrada Limón mostró las mayores tasas de cambio, en el mes de junio llegan hasta el 200%. Sin embargo, en las quebradas perenes también se observaron altas tasas de cambio (Fig. 37).



Figura 36. Tasa de Cambio mensual de los macroinvertebrados acuáticos en quebradas intermitentes.

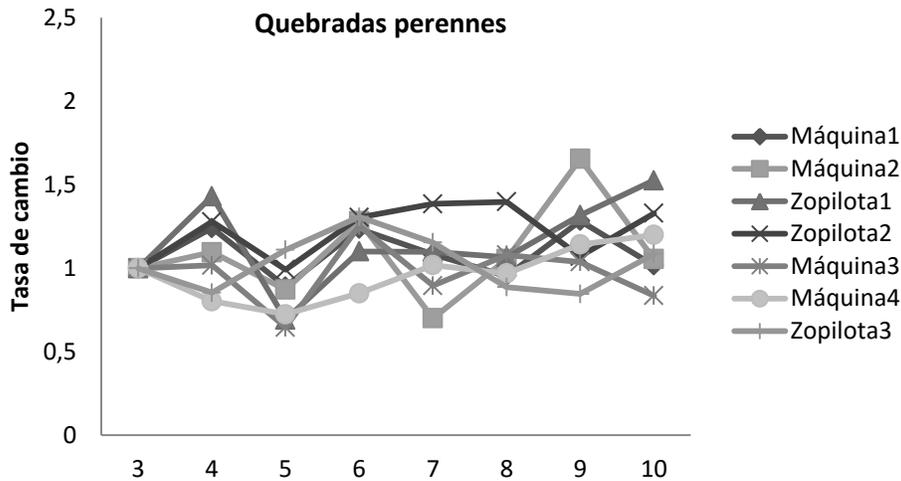


Figura 37. Tasa de Cambio mensual en la fauna de macroinvertebrados acuáticos en quebradas perennes.

4.3.10. Curvas de acumulación de especies.

Según las curvas de acumulación de especies se observó en todos los sitios que no se formó la asíntota al final de la curva, por lo que no se registraron todas las especies en los meses de muestreo. La distancia entre la curva del total de especies observadas (Sobs) y los estimadores (Chao) confirman esto, ya que la separación entre las curvas indica cuántas especies faltaron por ser registradas en la comunidad. Por lo que se puede decir que el número total de taxa fue mayor al que se registró, pues la secuencia de colonización fue diferente en cada quebrada. Sin embargo es evidente que la diferencia entre las curvas disminuyó en los últimos meses de muestreo.

En la curva de acumulación de especies de todas las quebradas intermitentes juntas (Fig. 38) también existieron diferencias entre Sobs y Chao, estas diferencias aumentaron en el mes de octubre. En cada mes de muestreo se observaron nuevos registros, en el mes de junio se contabilizó el mayor número de nuevos registros, ya que todas las quebradas tuvieron agua, mientras que en octubre el menor número de nuevos registros.

En el caso de la quebrada Limón abajo, la mayor cantidad de registros nuevos se observó en septiembre y la mayor riqueza en octubre (Fig. 39a). En la quebrada Limón arriba la mayor riqueza se registró en octubre y la mayor cantidad de nuevos taxa en junio (Fig. 39b). En la quebrada Cachilo (Fig. 39c) la mayor riqueza se registró en octubre con 13

taxa. El mayor número de nuevas taxa se observó en agosto y septiembre con nueve en ambos meses, contrariamente el menor número de registros nuevos se contabilizó en agosto con tres. Finalmente en la quebrada Sin Nombre la mayor riqueza y el mayor número de nuevas taxa se contabilizaron en octubre (Fig. 39d).

Se hicieron las curvas de acumulación de especies en las quebradas perennes para analizar si los resultados obtenidos en los sitios intermitentes se ven influenciados por el proceso de colonización propio de estos sitios. Sin embargo, en las quebradas perennes se observó un resultado similar, donde no se formó la asíntota al final, además las curvas de los observados y los esperados están muy separadas. Los resultados fueron similares en las quebradas Máquina arriba (arriba) (Fig. 40a), Máquina (abajo) (Fig. 40b), Zopilota (arriba) (Fig. 40c) y Zopilota (abajo) (Fig. 40d). Además, en las quebradas perennes continuaron apareciendo nuevos taxones hasta el mes de octubre.

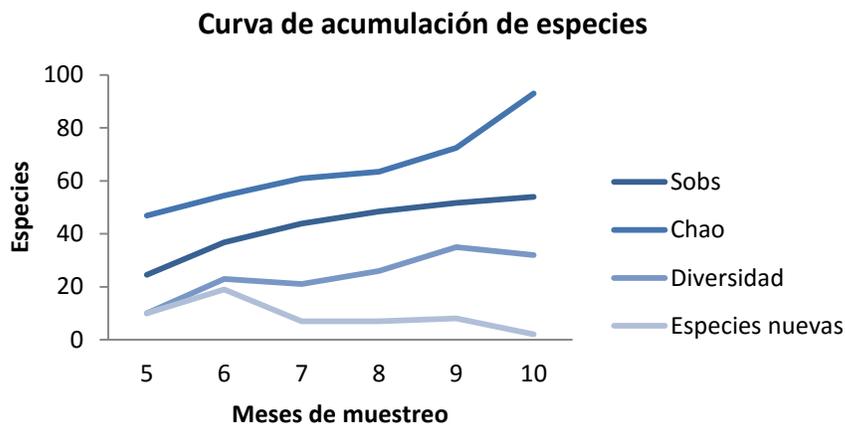


Figura 38. Curva de acumulación de especies de todas las quebradas intermitentes juntas.

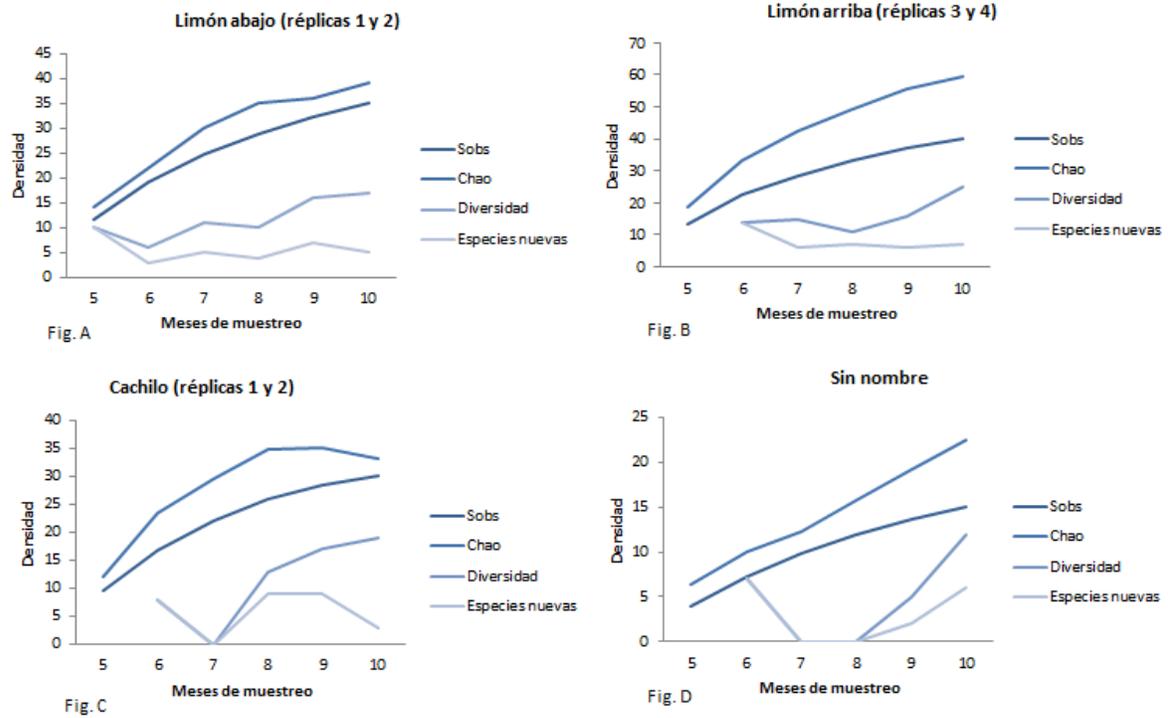


Figura 39. Curvas de acumulación de especies, de los sitios intermitentes.

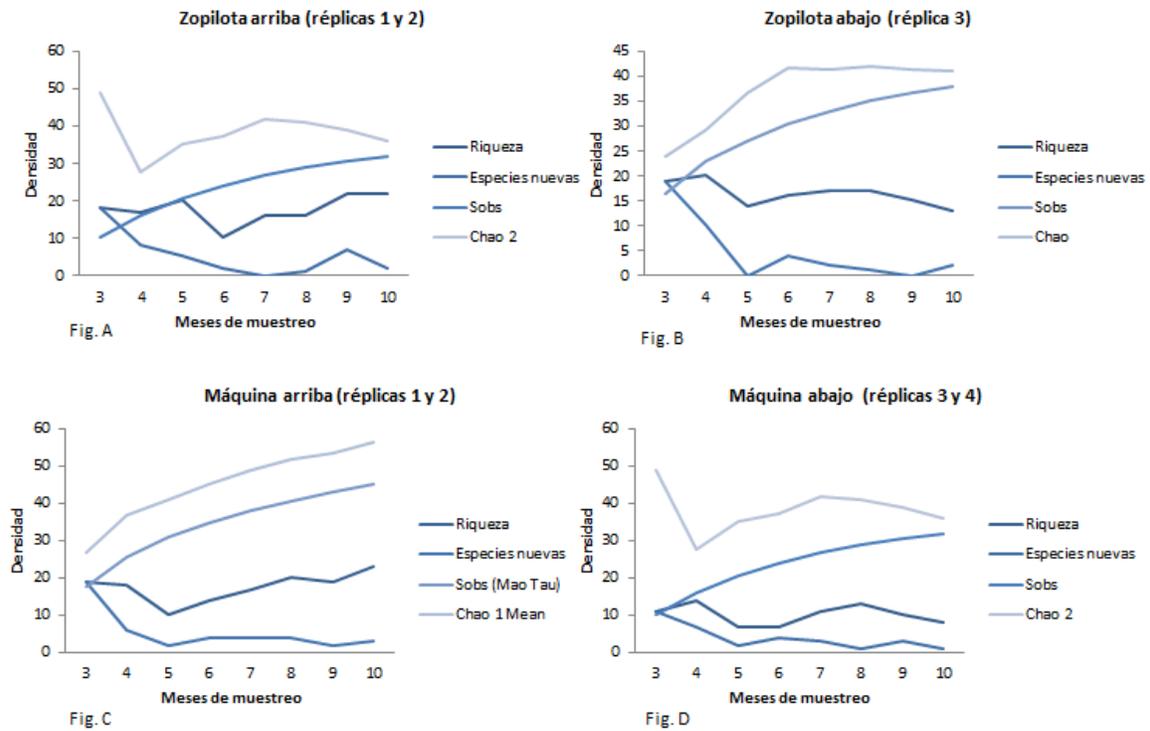


Figura 40. Curvas de acumulación de especies, de los sitios perennes.

4.4. Evaluación de la aplicación del índice BMWP-CR en quebradas estacionales.

4.4.1 Comportamiento del índice BMWP-CR en los meses de muestreo

En general los valores del índice BMWP-CR son bajos, tanto en las quebradas que se secan, como en las que mantienen el caudal. El valor más alto se registró en la primera réplica de la quebrada Zopilota arriba en el mes de junio con 84 puntos, mientras que el valor más bajo en la quebrada Limón abajo en los meses de junio y julio con 13 puntos (Cuadro 8). En promedio el sitio que presentó un valor mayor del índice fue la primera réplica de Zopilota Arriba con un puntaje de $64,88 \pm 11.50$ y el sitio con menor puntaje fue la primera réplica de Limón Abajo con $28,8 \pm 16.20$ (Cuadro 9). Se observó una diferencia marcada entre quebradas intermitentes y perennes (Wilcoxon, $p= 0,0001$). En promedio las quebradas perennes presentaron $53,53 \pm 13,45$ puntos y las quebradas intermitentes $36,21 \pm 14,14$ puntos (Cuadro 10). También se observa diferencias en los meses muestreados ($x^2 = 28,56$; $p= 0,002$; prueba Kruskal-Wallis). El mes que presentó mayor promedio es abril con $67 \pm 7,57$, mientras que el mes con menor promedio es junio con $36,43 \pm 17,08$. En las quebradas perennes se observó que el índice tiende a disminuir en los meses con mayor lluvia, mientras que en las quebradas intermitentes sube marcadamente cada mes de muestreo (Fig. 41). La clasificación de la calidad del agua y el color asignado según el puntaje del índice se observa en el apéndice X.

Cuadro 8. Valores del índice BMWP-CR, en todos los sitios y meses muestreados. Color según la categoría del índice, Apéndice X

Sitio	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
Máquina 1	57	62	68	45	53	50	54	70
Máquina 2	54	67	62	39	52	59	44	44
Zopilota 1	65	72	74	62	84	55	59	48
Zopilota 2	62	67	53	47	52	34	43	39
Máquina 3	40	81	26	29	49	25	70	43
Máquina 4	66	60	51	55	60	65	55	77
Zopilota 3	42	60	37	37	40	52	40	42
Limón3			13	13	35	32	24	56
Limón 4			21	22	36	16	48	39
Limón 1				17	54	29	38	56
Limón 2				68	34	34	49	58
Cachilo 1				25		17	45	41
Cachilo 2				21		35	27	57
Sin nombre				30			54	51

Cuadro 9. Promedio y desviación estándar del índice BMWP-CR en cada sitio, en los ocho meses de muestreo. Color según la categoría del índice, Apéndice X

Sitio	Promedio índice BMWP-CR	Dest. est índice BMWP-CR
Máquina 1	57.38	8.72
Máquina 2	52.63	9.80
Zopilota 1	64.88	11.50
Zopilota 2	49.63	11.21
Máquina 3	45.38	20.64
Máquina 4	61.13	8.20
Zopilota 3	43.75	8.10
Limón3	28.83	16.20
Limón 4	30.33	12.50
Limón 1	38.8	16.60
Limón 2	48.6	14.93
Cachilo 1	32	13.22
Cachilo 2	35	15.75
Sin nombre	45	13.10

Cuadro 10. Promedio y desviación estándar del índice BMWP-CR por mes, en los ocho meses de muestreo. Color según la categoría del índice, Apéndice X

Mes	Promedio índice BMWP-CR	Dest. est índice BMWP-CR
Marzo	56,75	10.80
Abril	67	7.57
Mayo	42.13	21.34
Junio	36.43	17.10
Julio	49.91	14.80
Agosto	38.69	15.93
Septiembre	46.48	12.16
Octubre	51.5	11.63

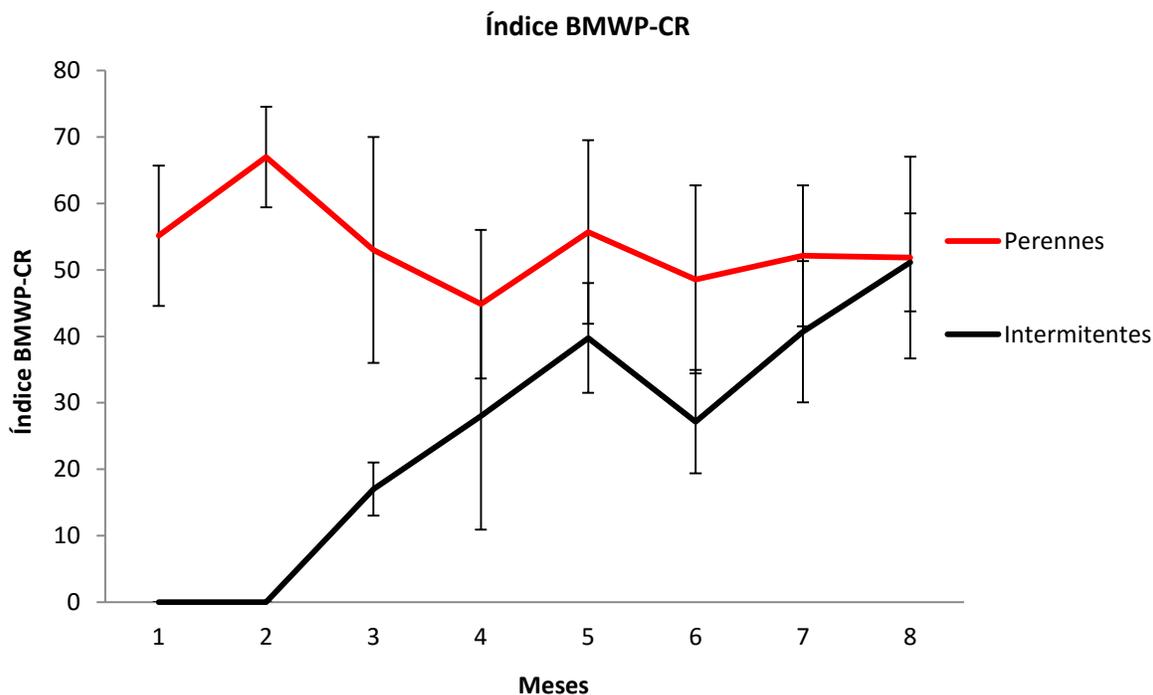


Figura 41. Comportamiento del índice BMWP-CR en los meses de muestreo, de marzo a octubre.

4.4.2 Correlación del índice BMWP-CR con las variables ambientales

Para evaluar si la calidad del agua de las quebradas estacionales puede ser definida y medida correctamente por el índice BMWP-CR se realizó una correlación con las variables físico-químicas. En las quebradas perennes el índice tuvo una correlación positiva con

silicatos (coeficiente de correlación de Spearman, $r=0,29$; $p=0,034$) (Fig. 42a) y amonio ($r=-0,27$; $p=0,046$) (Fig. 42b). Presentó correlación no significativa con oxígeno ($r=-0,1360$; $p=0,3177$) (Fig. 42c), pH ($r=0,2581$; $p=0,0547$) (Fig. 42d), conductividad ($r=-0,0465$; $p=0,7337$) (Fig. 42e), temperatura ($r=-0,0746$; $p=0,5918$) (Fig.42f), caudal ($r=-0,0346$; $p=0,8004$) (Fig.42g), sólidos en suspensión ($r=-0,2150$; $p=0,1115$) (Fig.42h), fosfatos ($r=-0,2017$; $p=0,1398$) (Fig. 42i), nitritos ($r=0,0572$; $p=0,6813$) (Fig. 42j) y nitratos ($r=-0,3854$; $p=0,0040$) (Fig. 42k).

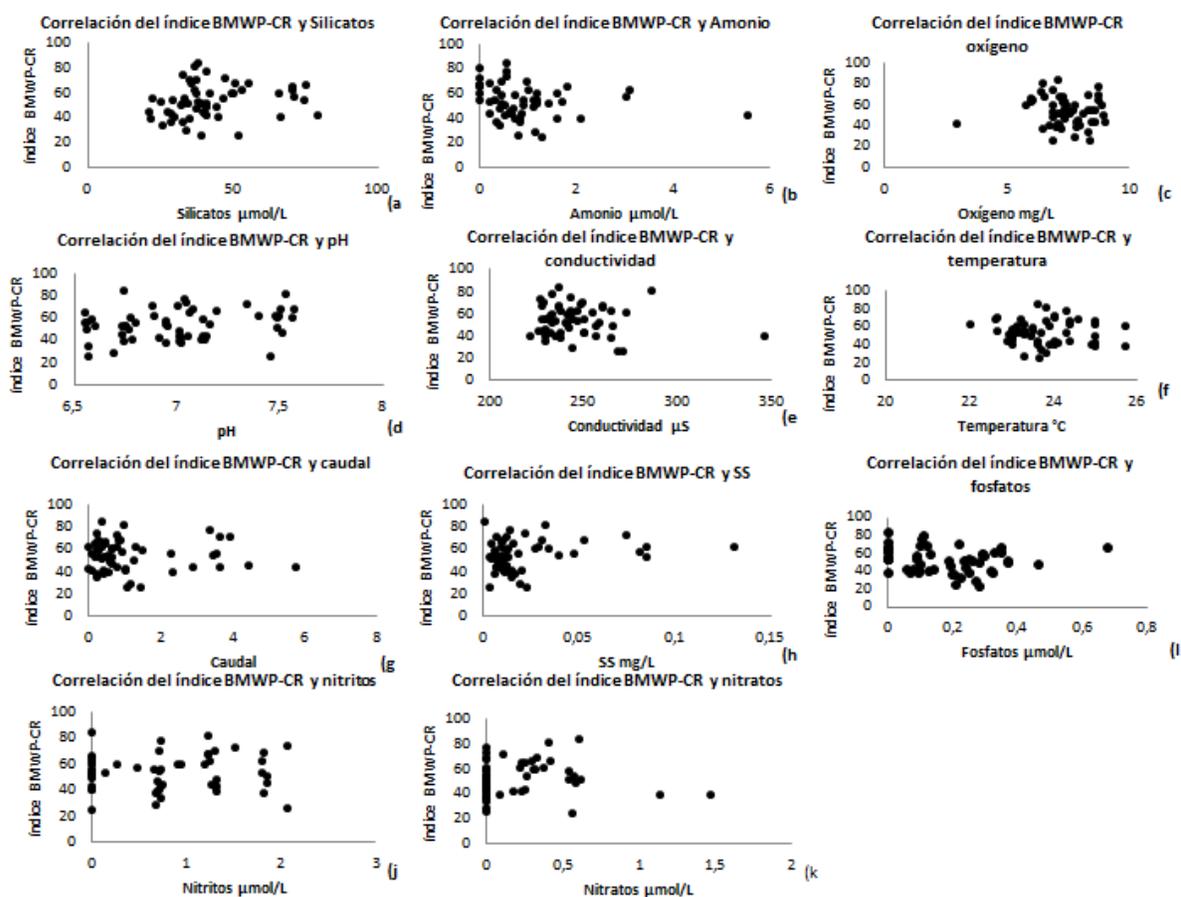


Figura 42 .Correlación del índice BMWP-CR y de las variables físico-químicas en quebradas perennes, todos los meses y sitios de muestreo.

En el caso de las quebradas intermitentes, las variables que presentaron una correlación positiva con el índice fueron conductividad ($r=-0,50$; $p=0,0034$) (Fig. 43a), oxígeno ($r=0,49$; $p=0,0042$) (Fig. 43b), caudal ($r=0,37$; $p=0,033$) (Fig. 43c), y silicatos ($r=-0,50$; $p=0,036$) (Fig. 43d). No presentó correlación con pH ($r=-0,0725$; $p=0,6885$) (Fig. 43e), sólidos en suspensión ($r=-0,0869$; $p=0,6307$) (Fig. 43f), temperatura ($r=-0,3077$; $p=0,0815$)

(Fig. 43g), fosfatos ($r=-0.2435$; $p=0.1792$) (Fig. 43h), amonio ($r=0.2098$; $p=0.2491$) (Fig. 43i), nitritos ($r=-0.0464$; $p=0.8009$) (Fig. 43j) y nitratos ($r=0.1931$; $p=0.2898$) (Fig. 43k).

Con estos resultados se puede decir que no existe una relación marcada entre las variables ambientales medidas y el índice. Esto principalmente en las quebradas perennes, mientras que en las quebradas intermitentes esta relación fue más evidente, por lo que el resultado del índice depende principalmente de conductividad, oxígeno, caudal y silicatos.

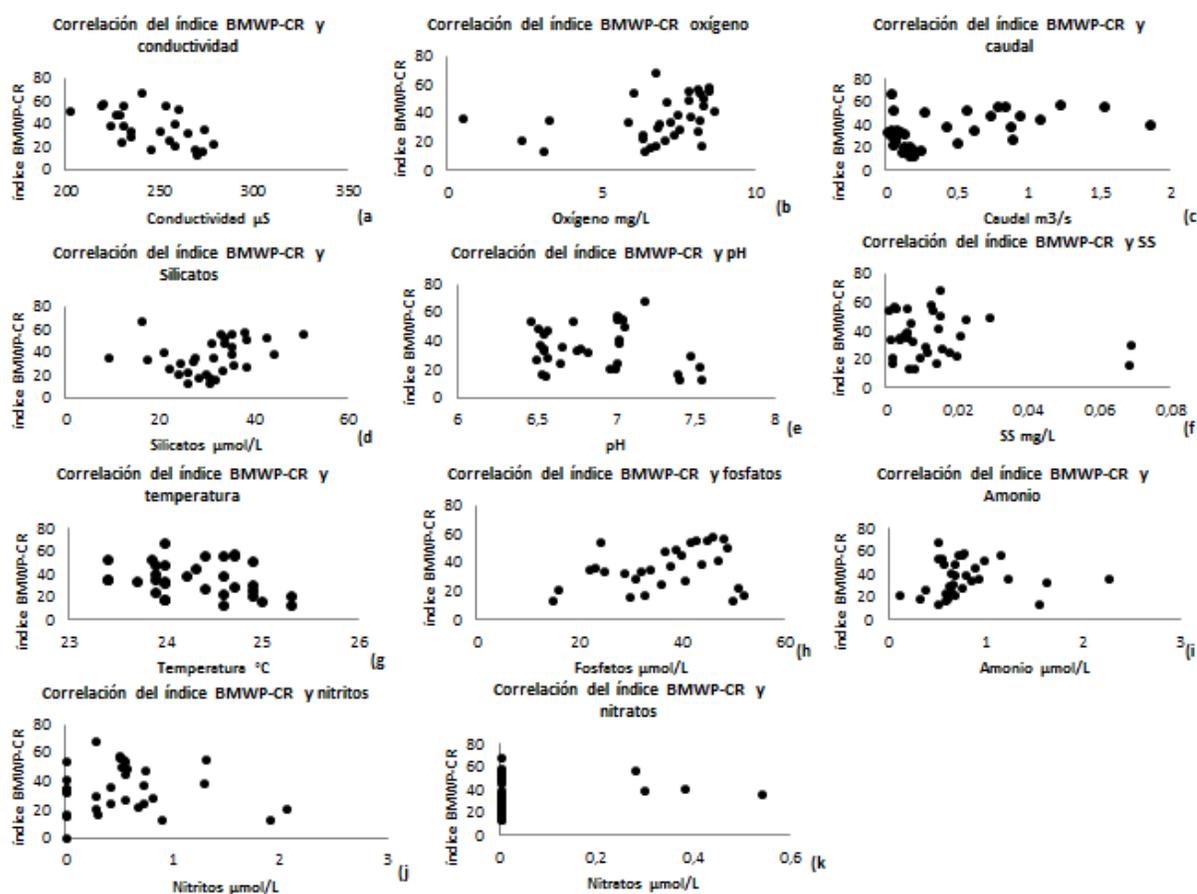


Figura 43. Correlación del índice BMWP-CR y las variables físico-químicas en quebradas intermitentes, en todos los meses y sitios de muestreo.

4.4.3 Prueba de correspondencia canónica.

El Análisis de Correspondencia Canónica indica que la varianza acumulada de la relación entre las variables ambientales y biológicas puede ser explicada por los dos primeros ejes en un 58,71% (Cuadro 11). En el primer eje se agrupan los puntos con mayor

oxígeno y caudal, principalmente los meses de agosto, septiembre y octubre, tanto de las quebradas perennes como intermitentes y los meses de junio y julio de quebradas perennes. En el segundo eje se observan los puntos con mayor nutrientes y conductividad los meses más secos (marzo, abril y mayo) muestreados en las quebradas perennes y los meses de junio y julio de las quebradas intermitentes (Cuadro 44a).

En todos los sitios estacionales los primeros meses de muestro y las quebradas perennes muestreadas en marzo con valores bajos de oxígeno y caudal predominan los coleópteros de la familia Dyticidae, Dryopidae y Scirtidae (Scirtidae, *Copetatus*, *Laccophilus* y *Dryops*) los Odonatos (*Archilestes*, *Hetaerina*, *Brachymesia*), los dípteros (*Hexatoma* y Chiromidae) y Hemíptera (*Rhagovelia*). En la parte superior con valores altos de oxígeno, caudal, fosfatos y nitratos predomina Plecoptera (*Anacroneuria*), Odonata (*Heteragrion*, *Palaemnema*, *Epigomphus*, *Perigomphus*), Megalopetera (*Chloronia*). De forma general se muestra una tendencia de separación entre sitios permanentes e intermitentes en función a la estructura de comunidades bentónicas y las características ambientales (Cuadro 44b).

Cuadro 11. Valores propios y porcentaje de la variancia explicada del Análisis de Correspondencia Canónica, ordenamiento de los sitios y meses de muestro.

Eje	Valor propio	% de varianza
1	0,21979	35,08
2	0,14809	23,63
3	0,10587	16,9
4	0,048484	7,738
5	0,043444	6,933
6	0,032611	5,205
7	0,0283	4,517
8	5,72E-07	9,13E-05

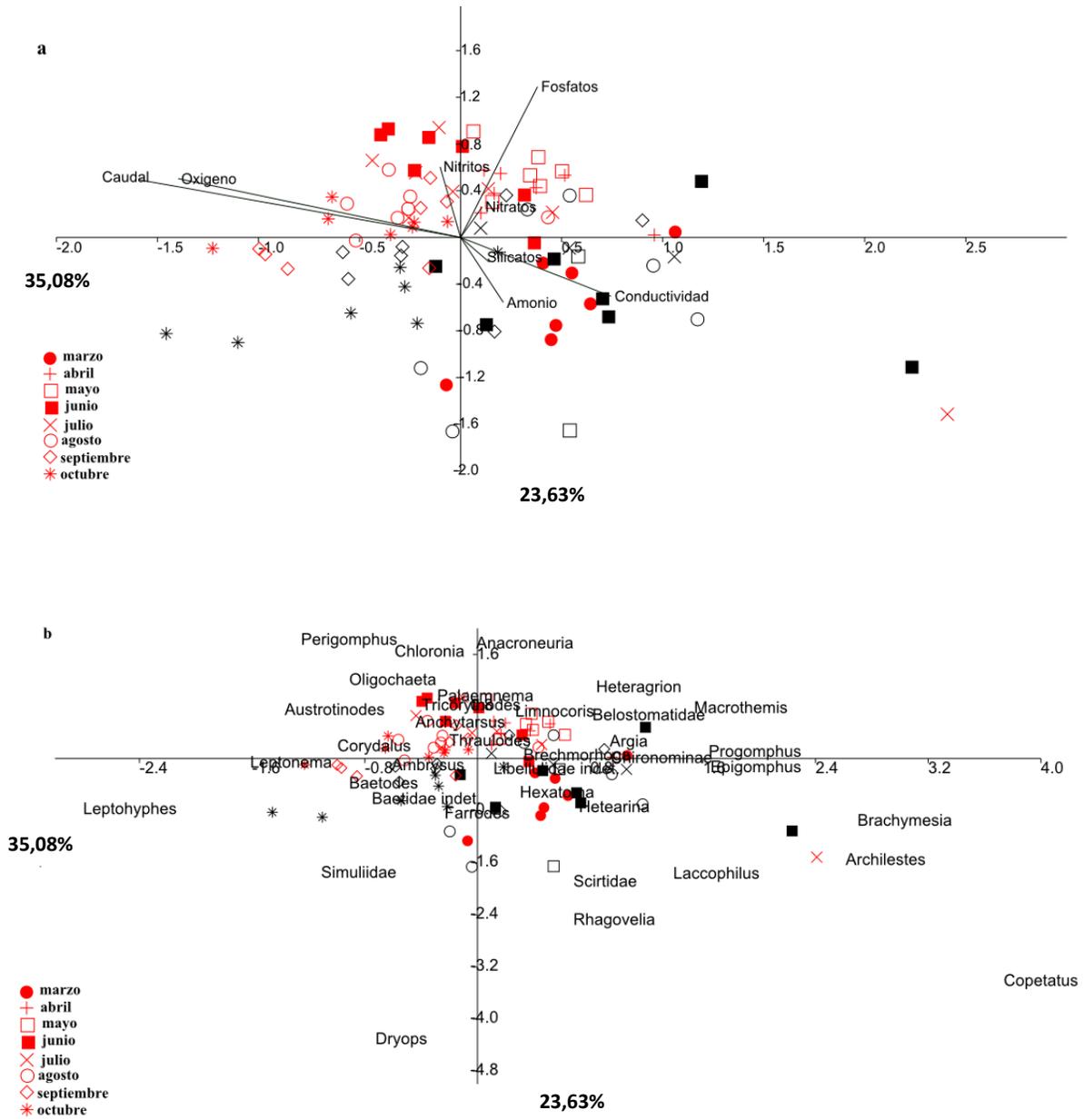


Figura 44. Resultado del Análisis de correspondencia canónica (ACC) en el ordenamiento de los sitios y meses muestreados. **a**= Relacionado con las variables ambientales **b** =Relacionado con la abundancia de la comunidad de macroinvertebrados. Los símbolos negros corresponden a los sitios intermitentes y los rojos a quebradas perennes.

5. DISCUSIÓN

5.1. Parámetros físico-químicos

La mayoría de las variables físico-químicas cambian a través de los meses de muestreo. En el caso del caudal se observa un aumento a través de la época lluviosa, con picos después de lluvias intensas. Estos picos se producen por la escorrentía y la recarga de las aguas subterráneas (Pielou 1998). Sin embargo en las quebradas intermitentes no se encontraron picos después de abundantes precipitaciones, en dichas quebradas el caudal creció de forma constante. Esto se puede relacionar con que en las quebradas perennes existía flujo antes de las lluvias, por lo tanto, el agua de la escorrentía se va a sumar al flujo ya existente. Mientras que las quebradas intermitentes estaban secas, con el suelo no saturado. Debido a esta situación, es de esperar que el acuífero de las quebradas intermitentes presente menor cantidad de agua y aunque comience a cargarse con las lluvias no tiene suficiente agua como para que el caudal aumente drásticamente. Existen quebradas intermitentes que únicamente reciben el agua de la escorrentía superficial (Roldán & Ramírez 2008). No obstante, no se sabe si las quebradas muestreadas presentan acuíferos, ni se conoce el tamaño de los mismos.

En el caso del oxígeno disuelto se observa cómo aumenta en el transcurso de los meses lluviosos, tanto para quebradas intermitentes como perennes. Las aguas superficiales no contaminadas contienen entre 7 y 14 mg/L, este rango es adecuado para la vida de la gran mayoría de especies de peces y otros organismos acuáticos (Arocena & Conde 1999). En el caso de las quebradas perennes, los valores se encuentran dentro del rango aceptable. A excepción de los muestreos realizados en marzo, abril y mayo, donde a pesar de presentar caudal en algunas quebradas se observó muy poco flujo y agua empozada por el bajo caudal, donde las condiciones no favorecen una buena oxigenación del agua. En general los valores medidos en las quebradas intermitentes fueron más bajos que en las quebradas perennes. Esto se debe al bajo caudal que presentaron estas quebradas al inicio del restablecimiento del flujo. Las dos réplicas de la quebrada Limón-abajo presenta los valores más bajos. Lo cual se explica porque la parte baja de esta atraviesa el pueblo de Río Grande

y recibe las aguas grises de las casas cercanas. La descomposición de desechos orgánicos disminuye los niveles de oxígeno por la presencia de bacterias (Roldán & Ramirez 2008; Arocena & Conde 1999). Sin embargo, en septiembre y octubre los niveles de oxígeno alcanzaron valores aceptables.

Por otro lado la conductividad se mantuvo constante entre 200 y 300 μS en la mayoría de los casos. Estos resultados se encuentran dentro del rango ideal de 150 a 500 μS para mantener la diversidad de la vida acuática (Behar 1997). Los valores más altos los obtuvo la quebrada Limón-abajo, se cree que esto sucede porque como se mencionó anteriormente la parte baja de esta quebrada recibe las aguas grises de las casas cercas, aun durante la época seca. Con el inicio de las lluvias en el mes de mayo los valores bajaron por el efecto de la dilución. Cuando se registra poco caudal, tanto en quebradas perennes como intermitentes, la concentración es mayor, como resultado del detrimento en la dilución y el aumento en la evaporación (Logo *et al.* 2010). Otra de las variables registradas es el pH, el cual presenta valores entre 6,45 y 7,56. La mayoría de los valores encontrados se encuentran dentro del rango de 6.5 a 8.0, el cual prefieren los organismos acuáticos para vivir (Behar 1997).

En el caso de los sólidos en suspensión se observan valores muy bajos, por lo que no intervienen en la sobrevivencia y desarrollo de los organismos. Esto concuerda con lo observado en las quebradas, ya que en la época seca y lluviosa el agua se observa limpia con visibilidad del fondo. Además son quebradas pequeñas que no reciben agua de otros tributarios y en la mayoría de los casos hay vegetación y gramíneas en las zonas cercanas. Se notó un comportamiento atípico e irregular en el caso de las quebradas perennes, ya que presentaron valores más altos en la época seca. Normalmente los valores más altos se observan en la época lluviosa por el arrastre de sedimentos. Sin embargo, como son valores bajos, menores a un gramo, esta irregularidad no presenta importancia y pudo ocurrir por errores técnicos y en la balanza utilizada. En el caso de que los sólidos en suspensión sean muy abundantes y aumenten drásticamente en la época lluviosa serían limitantes para el establecimiento de la fauna de macroinvertebrados, ya que este aumento contribuye a la disminución del oxígeno disuelto en el agua y por ende tiene como consecuencia la

disminución de la calidad del agua (García-Alzate *et al.* 2010). Esto no sucedió en estas quebradas, ya que en todos los casos el oxígeno aumentó en la época lluviosa

Los nitratos, nitritos, fosfatos y amonio presentan valores bajos, en la mayoría de los muestreos, por debajo de los rangos de eutrofización. El peligro de que en los ríos y lagos se encuentren valores altos de estos compuestos es que el crecimiento excesivo de algas provoca que los procesos de descomposición demanden alta cantidad de oxígeno, agotándolo por completo. En caso del fosfato las concentraciones críticas para una eutrofización incipiente se encuentran entre 1,5 - 2,15 $\mu\text{mol/l}$ en el agua corriente, por lo general la eutrofización se evitará si los niveles de fósforo total están por debajo de 5,26 $\mu\text{mol/l}$ (Dunne & Leopold 1978). En las quebradas muestreadas se observan valores menores a 0,7 $\mu\text{mol/l}$ en todos los puntos de muestreo, además presentan un comportamiento irregular, con los valores más bajos en septiembre y octubre, menores a 0,2 $\mu\text{mol/l}$. Con respecto a los compuestos nitrogenados se considera que los valores máximos permitidos de nitrógeno inorgánico disuelto es de 35-71 $\mu\text{mol/l}$, por debajo de este rango se previenen los procesos de acidificación y eutrofización en los ecosistemas acuáticos y, al mismo tiempo, se protege a los animales acuáticos de los efectos tóxicos de los compuestos nitrogenados (NH_3^+ , NH_4^+ , HNO_2^+ , NO_2^- , NO_3^-) (Camargo & Alonso 2007). Todos los datos de nitratos, nitritos y amonio obtenidos son menores a los valores máximos permitidos. Presentan un comportamiento irregular.

Los silicatos bajan en quebradas perennes con las primeras lluvias por efecto de dilución, mientras que en quebradas intermitentes aumenta contantemente, en septiembre y agosto los valores de las quebradas intermitentes y perennes se igualan. Este comportamiento en las quebradas intermitentes se puede relacionar con el arrastre de materiales presente en las rocas cercanas por parte de la escorrentía y las perennes por dilución. El silicio disuelto en el agua (Si(OH)_4) tiene una concentración variable y normalmente se halla en exceso con respecto al nitrógeno y al fósforo, como en este caso, donde la concentración máxima fue cercana a 80 $\mu\text{mol/l}$. Este comportamiento es normal en zonas sin o con pocos vertidos domésticos y en grandes floraciones de diatomeas (Golterma 2011).

El caudal es una de las variables más significativas en este estudio, en las quebradas perennes se observa que tiene una fuerte correlación negativa con temperatura y silicatos, además de correlación positiva con oxígeno y nitritos. En las quebradas intermitentes el caudal presenta correlación negativa con conductividad y silicatos y correlación positiva muy significativa con oxígeno. En general el caudal influye en la dilución de los contaminantes y condiciona la calidad del agua de los ríos, por lo que las variables físico-químicas en este caso presentan una correlación negativa como silicatos y conductividad (Roldán & Ramírez, 2008). En el caso de la temperatura la correlación negativa obedece al hecho de que el agua presenta menor velocidad y movimiento cuando el caudal es menor por lo que el agua tiende a calentarse. Por otro lado el oxígeno disuelto está en función de varios factores como la temperatura, presión, composición físico-química, salinidad, materia orgánica y caudal, sin embargo en este caso específico se observa que el aumento del oxígeno se relaciona mayormente con el caudal. El aumento drástico del caudal provoca circulación del agua, turbulencia y movimiento que producen oxigenación (Cortés-Guzmán *et al.* 2014). Por otro lado la relación positiva de los nitritos con el caudal no se esperaba, ya que generalmente los valores más altos de nitratos se encuentran en la época seca, por efecto de la dilución. Sin embargo en algunos estudios se menciona que los nitritos y nitratos disminuyen en las épocas de menor flujo probablemente a causa del incremento en el florecimiento del perifiton (Logo *et al.* 2010 & Díaz *et al.* 2008).

5.2 Diversidad y abundancia de macroinvertebrados acuáticos

En quebradas intermitentes es notable la importancia del caudal en la diversidad de organismos. Esto se puede relacionar con el hecho de que el flujo es el mayor determinante de los hábitats físicos al afectar la forma y el tamaño del canal, la distribución de rápidos y pozas y la estabilidad del sustrato. (Vidal-Abarca *et al.* 1992). Además a medida que aumenta el caudal con los meses de lluvia hay mayor tiempo para la colonización de las especies. Por el contrario, en las quebradas perennes, el caudal no muestra correlación positiva con los parámetros de diversidad. En estas quebradas es evidente que a mayor caudal menor diversidad. Esta diferencia entre cuerpos intermitentes y perennes puede estar

relacionada con que en las quebradas perennes se observa caudales muy altos en la época lluviosa a diferencia de las quebradas intermitentes donde el caudal es siempre mucho menor. Los caudales altos provocados por fuertes lluvias repentinas e inundaciones causan una alta mortalidad, una mayor deriva de la fauna, que es arrastrada por la fuerte corriente, y pérdida del hábitat (Vidal-Abarca *et al.* 1992).

La diversidad fue menor en las quebradas intermitentes, se cree que esto es debido al impacto que el periodo seco tiene sobre muchos organismos que no logran sobrevivir a los periodos de sequía. No obstante, a pesar de que la abundancia y diversidad son mayores en quebradas perennes, lo cual provoca que se detectara que hay diferencias significativas en la composición de la fauna entre los dos tipos de quebradas, ambos comparten gran cantidad de taxa, principalmente a finales de la época lluviosa. Esto concuerda con Szoeker *et al.* (2015), el cual indica que la riqueza de taxa en la provincia de Guanacaste fue similar entre los arroyos intermitentes y perennes durante la estación húmeda. Otros estudios a nivel internacional indican lo mismo, donde resaltan una superposición entre la comunidad en los arroyos perennes e intermitentes: en Estados Unidos (Feminella 1996; Santos & Stevenson 2011; Delucchi 1989; Dieterich 1992; Banks 2005 & Beche *et al.* 2006), Australia (Clarke *et al.* 2010; Boulton & Lake 1992) y España (Casas 2008). Los organismos más abundantes que compartieron los dos tipos de quebradas son las Familias Baetidae y Chironomidae y los generos *Argia* sp., *Leptonema* sp., *Leptohyphes* sp., *Farrodes* sp., *Thraulodes* sp. y *Brechmorhoga* sp. Los organismos que se encuentran tanto en cuerpos de agua perennes como intermitentes se clasifican como facultativos. La literatura señala una semejanza en los cuerpos perennes e intermitentes, pero una diferencia marcada con las corrientes efímeras en cuanto a la abundancia y diversidad de macroinvertebrados. Ya que los cuerpos de agua de tipo efímero el flujo de agua dura muy pocos días y por lo tanto la mayoría de los organismos no logran completar el ciclo de vida antes de que desaparezca el flujo (Mazzacano & Black 2008).

Los grupos que comparten las quebradas perennes e intermitentes se deben en parte a la colonización, por el movimiento aéreo de los invertebrados que se encuentra en cuerpos de agua cercanos de tipo perenne o lénticos. Además algunas especies poseen diferentes mecanismos o estrategias que les permiten hacer frente a la naturaleza impredecible de estos sitios. Como por ejemplo un ciclo de vida multivoltino, tiempos de desarrollo más rápidos,

ciclos de vida asincrónicos, adultos de gran movilidad, colonizadores de cuerpo pequeño, un rápido crecimiento durante la época lluviosa, la deposición de huevos en el sustrato húmedo a principios de la época lluviosa y estado de dipausa (Mazzacano & Black 2008). Otras estrategias relacionadas con factores físicos y químicos son: refugios en la zona hiporreica, donde los macroinvertebrados pueden permanecer activos si esta permanece húmeda y piscinas aisladas al final de la época seca. En Guanacaste se analizó el papel indispensable que cumplen las pozas aisladas para la fauna en la época seca, ya que garantizan la sobrevivencia de peces y macroinvertebrados (Chapman & Kramer *et al.* 1991).

Los organismos facultativos que viven en ambos sitios pueden presentar diferencias intraespecíficas entre los individuos que habitan los sitios perennes y los intermitentes. Tales diferencias intraespecíficas en algunos casos se relacionan con la existencia de bancos de genes independientes o a respuestas fisiológicas ante los factores ambientales de las quebradas temporales y permanentes. Las respuestas fisiológicas de los insectos acuáticos a factores ambientales están bien documentadas. Por ejemplo se ha visto que los macroinvertebrados generalmente crecen más rápido a temperaturas más altas dentro de un rango no letal (Sweeney 1984) y además que la tasa de crecimiento varía según el flujo, la tasa de crecimiento puede ser más rápida a un flujo menor, ya que se gasta menos energía para mantener la posición (Delucchi 1989). Esto se confirma con observaciones relacionadas con el cambio climático, muchos organismos cambian su ciclo de vida y su fenología por la sensibilidad a los cambios térmicos, los cuales varían de univoltino a multivoltino (Contador *et al.* 2014). A pesar de lo mencionado anteriormente existen organismos que por su fisiología, adaptaciones e historia natural son propios de algún tipo de flujo. Los organismos que son estrictamente exclusivos de quebradas perennes, se caracteriza por requerir largo tiempo para desarrollar una sola generación y son de mayor tamaño, por lo tanto requieren un flujo constante para completar su ciclo de vida. Se señala con estas características los mejillones de agua dulce (Margaritiferidae, Unionidae), algunos odonatos (Aeshnidae, Corduligasteridae, Gomphidae), y algunas familias del orden Plecóptera (Pteronarcyidae, Perlidae) (Mazzacano & Black 2008). Esto concuerda con los datos obtenidos en esta investigación, donde uno de los macroinvertebrados más representativos de los cuerpos perennes es el plecóptero de la familia Perlidae, el cual no se registró en cuerpos de agua intermitentes. También esta característica la comparte algunos géneros de la

familia Gomphidae (*Epigomphus*, *Erpetogomphus*, *Perigomphus* y *Phyllogomphoides*) ya que solo se registraron en quebradas perennes. Otros macroinvertebrados encontrados únicamente en quebradas intermitentes con abundante representación son: *Chloronia*, *Heteragrion* y *Palaemnema*.

También se pudo observar que existen organismos propios de sistemas intermitentes. A inicios de la época lluviosa en las pozas que se formaron con las primeras lluvias se encontraron 3 géneros de la familia Dytiscidae (*Copelatus*, *Laccodytes* y *Laccophilus*), además de la familia Scirtidae. Al igual que el orden Hemiptera (*Tachyguerris*) y la familia Notonectidae (no ident). Los representantes de Odonata fueron el género *Archilestes* de la familia Lestidae y el género *Macrothemis* de la familia Libellulidae. Por otro lado el género *Baetodes* y la familia Simuliidae no se registraron solamente en quebradas intermitentes pero fueron más abundantes en quebradas intermitentes, principalmente a medida que avanzaba la época lluviosa. Esto concuerda con la literatura, ya que cuando hay poco flujo a inicios o finales de la época lluviosa, las quebradas intermitentes registran principalmente Dytiscidae, Corixidae, Notonectidae, Odonata y Chironomidae (Boulton 2003), pues los adultos de estos organismos presentan fuerte capacidad de vuelo y alta capacidad de dispersión, especialmente Coleoptera y Hemiptera. Ejemplo de esto son los adultos de las familias Dytiscidae e Hydrophilidae, los cuales pueden volar desde cuerpos permanentes cercanos para alimentarse en los arroyos intermitentes a medida que la densidad de la presa se eleva, y abandonan el sitio cuando las condiciones se vuelven desfavorables para ellos por un aumento del flujo (Mazzacano & Black 2008). En las quebradas intermitentes en condiciones de alto flujo, Boulton (2003) reportó una gran abundancia de las familias Simuliidae, Chironomidae y Elmidae y los órdenes Plecoptera y Ephemeroptera. En el presente caso Plecoptera no se registró en quebradas intermitentes porque en nuestro país solo se registra una familia de este orden, la cual no está adaptada a estas condiciones.

Con respecto a los grupos funcionales se observa una tendencia de los cuerpos de agua perennes a presentar mayor cantidad de organismos depredadores, mientras que los cuerpos intermitentes se ven dominados por organismos colectores. Por otro lado los depredadores son más abundantes en época seca. Contrario a los resultados obtenidos en las quebradas perennes en los cuerpos de agua tropicales generalmente los colectores y los filtradores son más abundantes. Esto principalmente por la gran cantidad de materia

orgánica autóctona (Tomanova *et al.* 2006). Una explicación a los casos donde los depredadores son más abundantes es la presencia de presas con ciclos de vida cortos y con una gran rotación de especies, asegurando de esta manera que siempre existe una cantidad suficiente de presas para los depredadores (Cummins *et al.* 2005). En este caso también es importante tomar en cuenta que las quebradas perennes presentan disminución de área húmeda en la época seca, por lo tanto se puede suponer que los organismos se concentran y los depredadores se ven beneficiados. Por lo que en la época seca se presentaron condiciones que propician el incremento de la abundancia y la biomasa de los depredadores como *Anacroneturia* (Rodríguez-Barrios *et al.* 2011). La diferencia entre quebradas intermitentes y perennes también se debe principalmente a que los depredadores más importantes en los cuerpos de agua perennes (Odonata, Plecoptera y Megaloptera), se registran en menor cantidad o incluso no se presentan en sistemas intermitentes, como es el caso de la familia Perlidae.

5.3 Colonización de macroinvertebrados acuáticos

El tiempo de recuperación de la biota depende de muchos factores, uno de los más importantes es el tipo de sequía. En el caso de las sequías estacionales la recuperación se da en un periodo corto y sigue secuencias predecibles mientras que en las sequías supra estacionales la recuperación varía de un caso a otro (Lake 2003). Además la recuperación de la abundancia y diversidad depende de la severidad y la duración del estrés (Rincón 2010). Las quebradas estudiadas presentan sequías estacionales, pero desde apenas hace cuatro años, según los reportes de los vecinos, antes de esta fecha no se secaban. Además, el año del estudio se encontraban bajo la influencia del fenómeno del Niño, por lo que la sequía pudo haber sido más severa de lo habitual.

En este trabajo se observó cómo el inicio de la colonización se da en un tiempo corto una vez restablecido el flujo, aunque con poca diversidad y abundancia. Al avanzar la época lluviosa, la abundancia y diversidad aumentaron. El mes con mayor riqueza es septiembre y con mayor abundancia octubre. Por lo que se podría decir que hubo una colonización

considerable de la fauna en los seis meses de muestreo, pero con baja velocidad de recuperación (resiliencia) de los invertebrados en las quebradas de corriente intermitente.

A pesar de esto, en las curvas de acumulación de especies se observa que no se registraron todas las especies presentes en el sitio. Esta situación ocurrió a pesar de que los muestreos realizados fueron exhaustivos. Además en algunos meses, cuando se estaba muestreando, era evidente que por más esfuerzo de muestreo se encontraron muy pocos organismos. Este comportamiento se observó en el río Dos Novillos en nuestro país (Stein et al. 2008) posiblemente por la gran diversidad taxonómica y la baja abundancia de algunas especies, consideradas como especies raras. En las quebradas muestreadas el comportamiento de las curvas también puede estar relacionado con la reducción y ampliación del hábitat según el caudal y las perturbaciones que esto ocasione. Y lo que ocurre es que la biota se renueva constantemente según sus propias necesidades fisiológicas. En los sistemas intermitentes son abundantes los hábitats efímeros y esporádicos, específicos de especies con altas capacidades de colonización y emigración que conducen a una fuerte irregularidad de ocurrencia. La composición varía considerablemente entre temporadas, debido al alto reemplazo estacional de los taxones como resultado de cambios en el hábitat. Debido a esto algunos organismos desaparecen, ya que no cuentan con las adaptaciones para caudales muy grandes o muy reducidos. Mientras que otras especies aparecen y se pueden desarrollar mejor (Cortés-Guzmán *et al.* 2014; Rincón 2010; Flecker & Feifarek 1994). Por ejemplo en quebradas intermitentes cuando un nuevo colonizador es encontrado (familia Dysticidae), otros grupos que habían colonizado anteriormente pueden desaparecer (por ejemplo, Culicidae, Gerridae, Empididae, Ceratopogonidae, Tabanidae, e Hydrophilidae), ya sea por competencia o por depredación de la especie recién llegada, con lo cual se reduce considerablemente la riqueza (Rincón 2010).

Por otro lado, la riqueza y abundancia se ven afectadas por el momento de muestreo, ya que existe una correlación positiva entre el número de días de la última perturbación provocada por las lluvias y la abundancia de insectos acuáticos: cuanto mayor sea el número de días transcurridos desde la última perturbación, mayor será el tiempo disponible para la reestructuración de la fauna (Flecker & Feifarek 1994). Además algunas especies no se encuentran en el momento de muestreo, porque aunque cuentan con ciclos multivoltinos, puede ser que los adultos hayan emergido, observándose de nuevo en los

siguientes meses de nuevo. En esta investigación se observa un cambio en el ensamble de macroinvertebrados en la época lluviosa y seca como se mencionó anteriormente. En los meses más secos de marzo a junio los órdenes Odonata, Hemiptera y Plecoptera son más abundantes pero en los meses más lluviosos de julio a septiembre son remplazados en abundancia por Ephemeroptera, Trichoptera y Megaloptera.

Esta situación de cambio en el ensamble de macroinvertebrados según el periodo climático concuerda con lo encontrado por Cortés-Guzmán *et al.* (2014). Ellos señalan que durante el periodo de lluvias, aparecen taxones que no se encontraron durante los periodos más secos, y cambia la dominancia de los taxones. Lo mismo fue reportado por Logo *et al.* (2010), al inicio de la época lluviosa registraron un cambio en la diversidad y abundancia de organismos, con el inicio de las lluvias abundantes y la inundación del canal, la riqueza taxonómica se incrementó, esto debido a la colonización de *Leptonema*, *Simulium*, *Corydalis*, *Dythemis* y *Thraulodes*. Contrario a ellos Bispo *et al.* (2006) señalaron que el aumento en la velocidad del flujo durante la temporada de lluvias se puede considerar uno de los principales factores que determinan la variación temporal en la abundancia de los organismos bentónicos, ya que los aumentos repentinos de flujo causan eliminación de insectos y una reducción de su abundancia local

Los primeros organismos encontrados con el inicio de las lluvias son: Hemiptera (*Rhagovelia*, *Potamobates* y *Tachygerris*), Coleoptera (*Laccodytes*, *Laccophilus* y Hydrophilidae), Ephemeroptera (Baetidae indet.), Diptera (Chironomidae y *Culex*) y Odonata (*Archilestes*). Esto concuerda con la literatura (Lake 2003; Rincón 2010; Torres 2014). Una vez restablecido el flujo se observó la colonización de larvas de Dípteros, las cuales se consideran resistentes y tolerantes a contaminación y situaciones adversas, se caracterizan por habitar sistemas con condiciones ambientales extremas y variables (Rincón 2010). Especialmente la familia Chironomidae, ya que presenta varias adaptaciones que le permite una rápida colonización una vez iniciado el flujo y alta resistencia a la desecación, como lo son: la producción de huevos resistentes, altas tasas de desarrollo y generaciones multivoltinas. (Rincón 2010; Boulton 1989; Gray & Fisher 1981). Luego se observan adultos alados, como los órdenes Hemiptera y Coleoptera, ya que estos organismos son voladores fuertes, que llegan a las pozas aisladas atraídos por el aumento de la densidad de presas y organismos supervivientes que se hacían en el poco espacio mojado (Stanley *et al.*

1994; Boulton 2003; Bogan & Lytle 2007; Wood *et al.*, 2005). De estos adultos depredadores la familia Dytiscidae fue muy abundante; esta familia se reconoce como importante depredadora, puede llegar a consumir de 10 a 90 larvas diarias por individuos, con lo cual controlan las poblaciones de las familias Chironomidae, Culicidae y Simuliidae.

El orden Odonata no se cataloga como colonizador inicial, sin embargo el género *Archilestes* estuvo presente desde el inicio de las lluvias. Este género al igual que los dípteros pioneros se asocia con sitios contaminados (Esquivel 1997). Además podría ser uno de los primeros colonizadores de Odonata ya que las hembras de la familia Lestidae se caracterizan por insertar los huevos con el ovipositor en los tallos de la vegetación acuática emergente (Esquivel 1997), ayudando a que con las primeras lluvias colonicen el flujo. Además en algunas pocas especies de *Archilestes* las larvas pueden nadar libremente (Kennedy 1938). La especie más común en nuestro país es *Archilestes grandis* la cual se ha asociado con cuerpos de agua intermitentes (Moskowitz 2000).

En el mes de junio aumentó la diversidad considerablemente con 19 taxa nuevos. Esto se debe a que todas las quebradas presentaron caudal este mes, y que gran parte de organismos colonizan en un periodo de 24 horas a 32 días una vez restablecido el flujo (Rincón 2010). Por lo tanto el segundo mes de muestreo la fauna de macroinvertebrados está integrada por organismos normalmente encontrados en los sistemas lóticos. Representados por varios géneros de Odonata, Hemiptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera y Coleoptera. En julio la colonización fue menor, se registró seis nuevos taxones: Ephemeroptera (*Caenis* y *Camelobaetidius*), Megaloptera (*Corydalus*), Coleoptera (Elmidae ident. y *Psephenops*) y Hemiptera (Notonectidae). En este mes se registró por primera vez el orden Megaloptera representado por *Corydalus*. Esto puede ser porque el género *Colydalus* prefiere zonas de rápidos y aguas oxigenadas, a la vez que tolera muy poca contaminación (Contreras-Ramos *et al.* 2014). Con el aumento de lluvia mejora las condiciones físico-químicas, dándose mejores condiciones para este orden. Además para el mes de julio aumenta la abundancia de presas. En agosto se registraron 5 taxa: Trichoptera (*Centromacronema* y *Leptonema*), y Coleoptera (Staphylinidae), Isopoda y Platyhelminthes. En septiembre se registró ocho taxones nuevos: Ephemeroptera (*Baetodes*, *Vacupernius*, *Leptohiphes* y *Tikuna*). Hemiptera (*Microvelia*), Odonata (*Brechmorhoga* y *Hetaerina*) y Brachyura. En estos meses aumentan los taxa considerados como poco comunes. Finalmente

en octubre el único género nuevo es *Phylloicus*. Por lo tanto se observa que la incidencia de géneros nuevos baja en los últimos meses y se observan géneros raros y poco comunes.

La colonización se da en un primer momento principalmente por deriva y luego por ovoposición aérea por adultos. Ya que entre los primeros colonizadores estuvieron las familias de los órdenes Coleoptera y Hemiptera, posiblemente estas permanecieron en los pozos remanentes durante la sequía y con las primeras lluvias se produjo la deriva. Esto no se sabe con certeza pues no fue posible recorrer por completo el cauce aguas arriba de las quebradas, por lo que más cerca de la naciente podría haber quedado pozas aisladas que no se observaron. Luego comienzan a aparecer otros organismos por el proceso de ovoposición aérea por adultos. Como por ejemplo, los géneros , *Tricorythodes* y *Thraulodes* que presentan un tiempo de eclosión entre 19 a 18 días, por lo que se encontraron hasta el segundo mes de muestreo. Otro ejemplo es el género *Corydalis*, que se observó hasta el tercer mes de muestreo y los adultos tienen buena capacidad de dispersión por vuelo (Giacometti & Bersosa 2006).

La tasa de cambio de la fauna, tanto en quebradas perennes como intermitentes fue muy alta. Cerca o más de un 100% de un mes a otro. Esto significa que la comunidad de macroinvertebrados es muy dinámica y no se llega a estabilizar. En los dos primeros meses de colonización se observa el proceso tradicional de sucesión, pero al no llegar a estabilizarse las comunidades no se da un proceso de sucesión como tal, ya que la comunidad no llega a una composición estable. Una de las razones para explicar este comportamiento es que el caudal varía mucho en el tiempo.

5.4 Evaluación del índice BMWP-CR en quebradas intermitentes.

Los valores del BMWP-CR en general fueron bajos, el puntaje más alto corresponde a 84; este valor según el reglamento para la evaluación y clasificación de la calidad de cuerpos de agua superficiales se encuentra dentro de la categoría de “Aguas de calidad regular, eutrófica y contaminación moderada”. El puntaje más bajo corresponde a 13, el cual entra en la categoría de "Aguas de calidad muy mala extremadamente contaminadas" (MINAE-S. 2007) (Apéndice X). Estos valores no concuerdan con las variables físico-químicas medidas en los meses de muestreo, ya que en general como se mencionó

anteriormente presentan valores viables para el desarrollo de los organismos, pero dentro de los rangos normales que permiten la vida.

En las quebradas perennes no existe relación significativa de las variables físico-químicas con el índice BMWP-CR, solo se observa una baja relación con silicatos y amonio. Los silicatos presentan una relación positiva con el índice, estos son más abundantes en época seca, ya que en época lluviosa por efecto de la dilución baja la concentración, como se mencionó anteriormente, pero su presencia no es indispensable para el desarrollo de los macroinvertebrados. El amonio presenta un relación inversa con el índice, a menor amonio se encuentran valores más altos del índice, sin embargo los niveles de amonio encontrados son muy pequeños por lo que no intervienen en el desarrollo de los organismos. Por lo tanto, la correlación significativa se puede atribuir a un comportamiento que coincide entre las variables.

En el caso de las quebradas intermitentes la relación es significativa con oxígeno, caudal y conductividad. Esto se debe a la relación tan estrecha del caudal, el oxígeno y la colonización del caudal. Ya que el caudal aumenta mes a mes con el desarrollo de la época lluviosa y de manera paralela se da la colonización, por lo que aumenta la diversidad. Por otro lado el oxígeno sí es una de las variables más relacionada con el índice, pues es indispensable para que se establezcan las comunidades de organismos y es un factor de mucha influencia en la composición de organismos en ríos y lagos. Las especies tienen diferentes requerimientos y tolerancia, y sólo muy pocos organismos toleran niveles mínimos de oxígeno o de anoxia (Connolly *et al.* 2004). Cuando aumenta el nivel de oxígeno se encuentran especies con mayores requerimientos ambientales y con puntajes más altos en el índice BMWP-CR.

Algo similar se observa en el Análisis de correspondencia Canónica, es de notar que en aquellos sitios, en su mayoría perennes, con valores altos en oxígeno y caudal, predominan los grupos sensibles o intolerantes: Plecoptera (*Anacroneturia*), Odonata (*Heteragrion*, *Palaemnema*, *Epigomphus*, *Perigomphus*) y Megaloptera (*Chloronia*). Mientras que en los sitios con bajo caudal y valores altos de en amonio, silicatos y conductividad predominan coleópteros de la familia Dyticidae, Dryopidae y Scirtidae (*Scirtidae*, *Copelatus*, *Laccophilus* y *Dryops*) los odonatos (*Archilestes*, *Hetaerina*,

Brachymesia), los dípteros (*Hexatoma* y Chironomidae) y hemípteros (*Rhagovelia*). Estos organismos tienen mayores facilidades de adaptación y por lo tanto son los más tolerantes a efectos de condiciones extremas o de perturbación, como se mencionó anteriormente. De forma general, se observa una tendencia de separación entre sitios permanentes e intermitentes en función a la estructura de comunidades bentónicas y las características ambientales.

La falta de concordancia entre el índice y las variables físico-químicas se asemeja a los resultados obtenidos por Gasith & Resh (1999), Aguiar *et al.* (2002) y Vivas *et al.* (2002), donde mencionan que el alto grado de perturbaciones naturales producidas por las inundaciones y sequías ocasionan el predominio de taxones adaptados a estas condiciones y escasamente condicionados por las demás variables ambientales, típicamente consideradas como importantes en estos sistemas. Por otro lado Kay *et al.* (2001) añade que especialmente, la intermitencia suele acentuar de sobremanera la irregularidad en la distribución espacio-temporal de los macroinvertebrados, lo que puede acrecentar el ruido en la búsqueda de relaciones taxones-variables ambientales. La diferencia tan marcada en el índice BMWP-CR entre quebradas perennes e intermitentes, nos indica que aunque las quebradas que se catalogan como perennes también sufren fuertemente perturbaciones por la reducción y aumento del caudal la eliminación total del flujo afecta mayormente los cuerpos de agua.

En este caso específico en las quebradas perennes el índice se ve perjudicado en la época lluviosa, mientras que en las quebradas intermitentes los valores del índice mejoran conforme aumenta la época lluviosa. Se cree que esto sucede porque el aumento del caudal y las crecidas producen pérdida del hábitat y condiciones adversas para los organismos, por lo que tanto la biomasa como la diversidad de macrobentos están fuertemente influenciadas por la variación en el nivel de las aguas (García-Alzate *et al.* 2010). En las quebradas intermitentes el caudal es más reducido, además de que ocurre un proceso de colonización de especies a través de los meses lluviosos.

Por lo tanto, como se observa, los resultados físico-químicos no concuerdan con los resultados del índice BMWP-CR. Los resultados del índice biológico muestran un ambiente más deteriorado de lo que es en realidad. También esto se apoya con el hecho de que se

encontraron organismos muy poco tolerantes a la contaminación. Se puede decir que tanto los sistemas intermitentes como perennes se ven afectados por esta situación, aunque los valores del índice biológico más bajos se observan en sistemas intermitentes. Por lo que estos resultados se atribuyen al estrés al que están expuestos estos sistemas principalmente por la ampliación y reducción de hábitat y por lo desarrollado anteriormente y no tanto por los niveles de contaminación, que es lo que el índice trata de medir. Por lo tanto se concluye que la aplicación del índice BMWP-CR en quebradas de tipo intermitentes en esta región de nuestro país presenta limitaciones.

6. CONCLUSIONES

1-La mayoría de variables físico-químicas se ven influenciadas por el caudal, tanto en quebradas intermitentes como perennes. Por ejemplo, al aumentar el caudal el oxígeno aumenta considerablemente, mientras que la conductividad y los silicatos disminuyen. Por lo que el caudal condiciona la calidad de agua de las quebradas estudiadas al producir oxigenación y dilución de contaminantes.

2-Se observa una relación directa e inmediata entre las precipitaciones y el caudal en las quebradas intermitentes, por lo que la pérdida de flujo en los últimos años se relaciona con la disminución de las lluvias.

3-Existe mayor abundancia y diversidad de macroinvertebrados en quebradas perennes. Esto se relaciona con la pérdida de caudal de las quebradas intermitentes, ya que el secado de una corriente resulta en la eliminación de gran parte del hábitat de los macroinvertebrados que habitan el sitio.

4- La intermitencia del flujo presenta un efecto directo sobre el ensamble de macroinvertebrados en los sistemas estudiados. La ausencia de un flujo constante se vuelve una limitante para el establecimiento de muchos taxa que presentan mayor requerimientos ecológicos y fisiológicos.

5- El inicio de la colonización en quebradas que perdieron por completo el flujo se da en un tiempo corto una vez restablecido el mismo, pero con baja abundancia y diversidad. En el transcurso de la época lluviosa aumenta la diversidad y abundancia de organismos. La

mayor riqueza se observa en el mes de septiembre y la mayor abundancia en octubre. Por lo tanto se puede decir que la recuperación de la biota se da en un periodo de cinco a seis meses.

6- En el primer mes, una vez restablecido el flujo, la riqueza de organismos es muy pobre. Los primeros organismos en colonizar corresponden a larvas de la familia Chironomidae consideradas como resistentes a contaminación y situaciones adversas, además de depredadores alados como los adultos de la familia Dytiscidae atraídos por las poblaciones de dípteros. El segundo mes aumentó considerablemente la riqueza, ya que como se menciona en la literatura gran parte de los organismos colonizan en un periodo de 24 horas a 32 días una vez restablecido el flujo. Los siguientes meses colonizan poco a poco las taxa menos comunes.

7- Se recomienda tener cuidado al aplicar el índice BMWP-CR en sistemas intermitentes en nuestro país, ya que la diversidad puede ser menor, y por ende el índice muestra sistemas más contaminados de lo que realmente están. Es importante ajustar el índice para cuerpos de agua intermitentes o aquellos que se ven influenciados por sequías e inundaciones drásticas.

8- Con la disminución de precipitaciones el aumento del número de quebradas que se volverán intermitentes en nuestro país es evidente. Por lo que es necesario implementar acciones que permitan la identificación, el monitoreo y la conservación de estos sistemas. Para esto se debe iniciar con el desarrollo de un protocolo que ayude a la clasificación de estos cuerpos de agua.

7-REFERENCIAS

- Aguiar, F., Ferreira, M. & Pinto, P. (2002). Relative influence of environmental variables on macroinvertebrate assemblages from an Iberian basin. *Journal of the North American Benthological Society*. 21(1), 43-53.
- Alba-Tercedor, J., & Sánchez-Ortega, A. (1988). Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basado en el de Hellawell (1978). *Limnetica*. 4, 51-56.
- Alonso-EguíaLis, P., Mora, J.M., Campbell, B. y M. Springer (ed.). (2014). Diversidad, conservación y uso de los macroinvertebrados dulceacuícolas de México, Centroamérica, Colombia, Cuba y Puerto Rico. Jiutepec: Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- Alvarez, M., & Pardo, I. (2006). Comparison of resource and consumer dynamics in Atlantic and Mediterranean streams. *Limnetica*, 25(1), 271-286.
- Álvares, R. (1994). Estadística multivariante y no paramétrica con SPSS: aplicación a las ciencias de la salud. Madrid: Ediciones Díaz de Santos.
- Arocena, R. & Conde, D. (1999). Métodos en ecología de aguas continentales con ejemplos de Limnología en Uruguay. *Montevideo: Universidad de la República, Facultad de Ciencias. DIRAC*.
- Banks, J. L. (2005). Influences of clearcut logging on macroinvertebrates in perennial and intermittent headwaters of the Central Oregon Coast Range. M. S. Thesis, Oregon State University, Corvallis OR.
- Beche L. A., McElravy E. P., & Resh, V. H. (2006). Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean climate streams in California, U.S.A. *Freshwater Biology*, 51(1), 56-75.
- Behar, S. (1997). Testing the Water: Chemical and Physical Vital Signs of a River. Montpelier: River Watch Network.
- Bispo, P. C., Oliveira, L. G., Bini, L. M. & Sousa, K. G. (2006). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2B), 611-622.

- Bogan, M. T. & Lytle, D. A. (2007). Seasonal flow variation allows ‘time-sharing’ by disparate aquatic insect communities in montane desert streams. *Freshwater Biology*, 52(2), 290–304.
- Bolaños, R., Watson, V., & Tosi, J. (2005). Mapa ecológico de Costa Rica (Zonas de Vida), según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge), Escala 1:750 000. San José: Centro Científico Tropical.
- Bonada, N., Dole, S. & Tatzner, B. (2007). Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between Mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13(8), 1658–1671.
- Bonada, N., Rieradevall, M. & Prat, N. (2006). Benthic macroinvertebrate assemblages and macrohabitat connectivity in Mediterranean-climate streams of northern California. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 32–43.
- Boulton, A. (2003). Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48(7), 1173–1185.
- Boulton, A.J. & Lake, P.S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology*, 27(1), 123–138.
- Camargo, J. A. & Alonso, A. (2007). Contaminación por nitrógeno inorgánico en los ecosistemas acuáticos: problemas medioambientales, criterios de calidad del agua, e implicaciones del cambio climático. *Revista Ecosistemas*, 16(2):98-110.
- Casas J.J. (2008). Chironomids species richness of a permanent and temporary Mediterranean stream: a long-term comparative study. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(3), 746-759.
- Chapman, L. J., & Kramer, D. L. (1991). The consequences of flooding for the dispersal and fate of poeciliid fish in an intermittent tropical stream. *Oecologia*, 87(2), 299-306.
- Clarke, A., R. MacNally, N. Bond & P.S. Lake. (2010). Flow permanence affects aquatic macroinvertebrate diversity and community structure in three headwater streams in a forested catchment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(3), 1649-1657.

- Connolly, N., Crossland, M., & Pearson, R. (2004). Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(2), 251–270
- Contador, T., Kennedy, J., Ojeda, J., Feinsinger, P., & Rozzi, R. (2014). Ciclos de vida de insectos dulceacuícolas y cambio climático global en la ecorregión subantártica de Magallanes: investigaciones ecológicas a largo plazo en el Parque Etnobotánico Omora, Reserva de Biosfera Cabo de Hornos (55° S). *Bosque*, 35(3), 429-437.
- Contreras-Ramos, A., & Rosas, M. (2014). Biodiversidad de Megaloptera y Raphidioptera en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 257-263.
- Cortés-Guzmán, D., & Ospina-Torres, R. (2014). Comunidades de macroinvertebrados acuáticos en quebradas de la Isla de Providencia, Mar Caribe Colombiano. *INTROPICA*, 9, 9-22.
- Cummins, K. W., Merritt, R. W., & Andrade, P. C. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69-89.
- Del Rosario, R. B., & Resh, V. H. (2000). Invertebrates in intermittent and perennial streams: is the hyporheic zone a refuge from drying?. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(4), 680-696.
- Delucchi, C. M. (1989). Movement patterns of invertebrates in temporary and permanent streams. *Oecologia* 78(2), 199-207.
- Díaz, J. Ortiz, G. & Naundorf, G. (2008). Caracterización de la comunidad de algas perifíticas en la quebrada “Potrerillos”, río intermitente en el municipio del Patía, Departamento del Cauca. Memorias VIII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional de Cuencas Bajas y Zonas Estuarinas. Santiago de Cali, Colombia: 16. F
- Dieterich, M. (1992). Insect community composition and physico-chemical processes in summerdry streams of western Oregon. Ph. D. thesis, Oregon State University, Corvallis OR.
- Dudley-Williams, D. 2006. *The Biology of Temporary Waters*. Oxford: University Press.
- Dunne, T, & Leopold, L. B. (1978). *Water in Environmental Planning*. San Francisco: W. H. Freeman and Co.

- Durance, I., & Ormerod, S. J. (2007). Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25- year period. *Global change biology*,13(5), 942-957.
- Esquivel, C. (1997). Familia Lestidae (Pipilachas, Gallitos). Recuperado de <http://www.inbio.ac.cr/papers/insectoscr/Texto225.html>
- Feminella J.W. (1996) Comparison of benthic macroinvertebrates assemblages in small streams along a gradient of flow permanence. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4),651-669.
- Figuroa, R., Valdovinos, C., Araya, E. & Parra, O. (2003). Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76 (2), 275-285.
- Flecker, A. S. & Feifarek B. P.. (1994). Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, 31(2), 131-142.
- García-Alzate, C. A., Román-Valencia, C., González, M. I., & Barrero, A. M. (2010). Composición y variación temporal de la comunidad de insectos acuáticos (Insecta) en la quebrada Sardineros, afluente Rio Verde, Alto Cauca, Colombia. *Revista de Investigaciones de la Universidad de Quindío*, 21, 21-28.
- Gasith, A. & Resh, V. (1999). Streams in Mediterranean Climate Regions: Abiotic Influences and Biotic Responses to Predictable Seasonal Events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 51-81.
- Giacometti, J. & Bersosa, F. (2006). Macroinvertebrados acuáticos y su importancia como bioindicadores de calidad del agua en el río Alambi. *Boletín Técnico*, 6, 17-32.
- Golterma, E. (2011). *Physiological limnology: An approach to the physiology of lake ecosystems*. Elsevier.
- Gray, L. & Fisher, S. (1981). Postflood recolonization pathways of macroinvertebrates in a lowland Sonoran Desert stream. *American Midland Naturalist*, 106(2), 249–257.
- Greenacre, M. (2017). *Correspondence Analysis in Practice*, Third Edition. Florida: CRC Press.
- Gutiérrez, M. R. V. A., Alonso, M. L. S., Soler, A. G., & del Olmo, C. M. (2007). Un modelo conceptual sobre el funcionamiento de los ríos mediterráneos sometidos a perturbaciones naturales (riadas y sequías). *Limnetica*, 26(2), 277-292.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Hynes, H. (1970). *The ecology of running waters*. Canada: University of Toronto press.
- Instituto Meteorológico Nacional (IMN). Departamento de información. Promedios mensuales de datos climáticos. Estación ECAG Río Grande. San José, Costa Rica. Información brindada el 4 de agosto, vía correo electrónico.
- Jackson, J.K. & Sweeney, B.W. (1995). Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of the North American Benthological Society*, 14(1), 115-130.
- Jáimez-Cuéllar, P., Vivas S., Bonada, N. *et al.* (2002). Protocolo GUADALMED (PRECE). *Limnetica*, 21(3-4), 187-204.
- Jiménez, M. (2009). Resiliencia de los ecosistemas naturales terrestres de Costa Rica al cambio climático. (Tesis inédita de maestría). Turrialba: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Kay, W.R., Halse, S. A., Scanlon M. D. & Smith, M. J. (2001). Distribution and environmental tolerances of aquatic macroinvertebrate families in the agricultural zone of southwestern Australia. *Journal of the North American Benthological Society*, 20(2), 182-199.
- Kennedy, C. H. (1938). The present status of work on the ecology of aquatic insects as shown by the work on the Odonata. *Ohio Journal of Science*, 38(6): 267-276.
- Kramer, D. L. (1978). Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5), 976-985.
- Lake, P. S. (2003). Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater biology*, 48(7), 1161-1172.
- Lewis, W. M., Jr., (1978). Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *The American Naturalist*, 112(984), 401-414.
- Likens, G. (2010). *River ecosystem ecology: a global perspective*. China: Elsevier.
- Longo, M., Zamora, H., Guisande, C. & Ramírez, J. (2010). Dinámica de la comunidad de macroinvertebrados en la quebrada Potrerillos (Colombia): Respuesta a los cambios estacionales de caudal. *Limnetica*, 29(2), 195-210.

- Magoulik, D. & Kobza, R. (2003). The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology*, 48(7), 1186-1198.
- Mazzacano, C. & Black, S. H. (2008). Using aquatic macroinvertebrates as indicators of stream flow duration. Portland, OR: The Xerces Society,
- MINAE-S. 2007. Reglamento para la evaluación y clasificación de la calidad de cuerpos de agua superficiales. Decreto, No. 33903, La Gaceta No. 178. San José, Costa Rica.
- Moskowitz, D. P. (2000). A new county record for *Archilestes grandis* in New York with notes on hábitat and wáter quality. *Argia*, 12(4), 7-8.
- Moya, N., Gibon, F., Oberdorff, T., Rosales, C. & Domínguez, E. (2009). Comparación de las comunidades de Macroinvertebrados acuáticos en ríos intermitentes y permanentes del altiplano Boliviano: Implicaciones para el futuro cambio climático. *Ecología Aplicada*, 8(2), 105-114.
- NC Division of Water Quality. (2010). Methodology for Identification of Intermittent and Perennial Streams and their Origins, Version 4.11. North Carolina Department of Environment and Natural Resources, Division of Water Quality. Raleigh, NC.
- Pielou, E.C. 1998. Fresh Water. Chicago: The University of Chicago Press.
- Poole, G. (2002). Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, 47(4), 641-660.
- Rayner, T., Jenkins, K. & Kingsford, R. (2009). Small environmental flows, drought and the role of refugia for freshwater fish in the Macquarie Marshes, arid Australia. *Ecohydrology*, 2(4), 440-453.
- Rincón, J. E. (2010). Recolonización de macroinvertebrados bentónicos en una corriente intermitente del noroeste de Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, 44(1),63-82.
- Roldán, G. & Ramirez, J. (2008). Fundamentos de Limnología Neotropical. Colombia: Universidad de Antioquia.
- Rougés, M. (2008). Principios de estadística multivariada y su aplicación a ecología del paisaje. Recuperado de <https://sites.google.com/site/ecologiadelpaisaje/ecologiadelpaisaje>.
- Sadava, D. & Purves, W. 2009. The Science of Biology. Médica Panamericana.

- Santos, A.N. & Stevenson, R.D. (2011). Comparison of macroinvertebrate diversity and community structure among perennial and non-perennial headwater streams. *Northeastern Naturalist*, 18(1),7-26.
- Springer, M. (2010). Capítulo 3: Biomonitoring acuático. *Revista de Biología Tropical*, 58(4),53-59.
- Springer, M., Ramírez, A. & Hanson, P. (2010). Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 58 (4), 97-136.
- Stanley, E. H., Buschman, D. L., Boulton, A. J., Grimm, N. B., & Fisher, S. G. (1994). Invertebrate resistance and resilience to intermittency in a desert stream. *American Midland Naturalist*, 131(2), 288-300.
- Stein, H., Springer, M., & Kohlmann, B. (2008). Comparison of two sampling methods for biomonitoring using aquatic macroinvertebrates in the Dos Novillos River, Costa Rica. *Ecological Engineering*, 34(4), 267-275.
- Sweeney, B.W., Vannote, R. L. & Dodds, P. J. (1986). The relative importance of temperature and diet to larval development and adult size of the winter stonefly, *Soyedina carolinensis* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology*, 16(1): 39-48.
- Szoeké, S. M., Crisman, T. L., & Thurman, P. E. (2015). Comparison of macroinvertebrate communities of intermittent and perennial streams in the dry forest of Guanacaste, Costa Rica. *Ecohydrology*.(In Press).
- Tomanova, S., Goitia, E., & Helešic, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556(1), 251-264.
- Torres, U. (2014). Diversidad de coleópteros acuáticos en cauces permanentes e intermitentes de la cuenca de Xichú, Guanajuato, México. Tesis para optar por el grado de Master en Ciencias. Universidad de Querétaro. Facultad de Ciencias Naturales, Querétaro.
- Vannucchi, P., López-Rodríguez, M., Tierno de Figueroa, J. & Gaino, E. (2013). Structure and dynamics of a benthic trophic web in a Mediterranean seasonal stream. *Journal of Limnology*, 72(3), 606-615.

- Vidal, M. & Suarez, M. (2007). Un modelo conceptual sobre el funcionamiento de los ríos mediterráneos sometidos a perturbaciones naturales (riadas y sequías). *Limnetica*, 26(2), 277-292.
- Vidal-Abarca, M. R., Gómez, R., & Suárez, M. L. (2004). Los ríos de las regiones semiáridas. *Revista Ecosistemas*, 13(1), 16-28..
- Vidal-Abarca, M. R., Suárez, M. L., & Ramírez-Díaz, L. (1992). Ecology of Spanish semiarid streams. *Limnetica*, 8, 152-160.
- Vidal-Abarca, M., Gómez, R. & Suárez, L. (2004). Los ríos de las regiones semiáridas. *Ecosistemas*, 13 (1), 16-28.
- Vivas, S., Casa, J., Pardo, I., Robles, S. *et al.* (2002). Aproximación multivariante en la exploración de la tolerancia ambiental de las familias de macroinvertebrados de los ríos. *Limnetica*, 21(3-4), 149-173.
- Wood, P. J., Gunn, J., Smith, H. & Abas-Kutty, A. (2005). Flow permanence and macroinvertebrate community diversity within groundwater dominated headwater streams and springs. *Hydrobiologia* 545(1), 55-64.

8. APÉNDICES

Apéndice 1. Abundancia de familias y géneros por sitio. Las familias están marcadas en negrita. M1=Máquina arriba (réplica 1), M2=Máquina arriba (réplica2), Z1=Zopilota arriba (réplica 1), Z2=Zopilota arriba (réplica 2), M3=Máquina Abajo (réplica 3), M4=Máquina Abajo (réplica 3), Z3=Zopilota abajo, L3=Limón Abajo (réplica 3), L4=Limón Abajo (réplica 4), L1=Limón Arriba (réplica 1), L2=Limón Arriba (réplica 2), C1=Cachilo (réplica1), C2=Cachilo (réplica2), SN= Sin nombre.

Taxon	Sitios Intermitentes							Sitios perennes							Tota 1	Genera		
	L 3	L4	L1	L2	C 1	C2	S N	Tota 1	M 1	M 2	Z1	Z2	M 3	M 4		Z3	1	1
Baetidae	6	15	11	20	6	10	4	72	8	3	3	9	17	7	3	50	122	
<i>Baetodes</i>	2	9	2	7	4	6	1	31	1				6	1		8	39	1.6%
<i>Camelobaetidius</i>	1							1									1	0.0%
Gen.indet	3	6	9	13	2	4	3	40	7	3	3	9	11	6	3	42	82	3.4%
Belostomatidae	6	1		1				8							2	2	10	
Gen. indet.	6	1		1				8							2	2	10	0.4%
Blattodea										2	1					3	3	
Gen. Indet.										2	1					3	3	0.1%
Caenidae	1			1	1	1		4							2	2	6	
<i>Caenis</i>	1			1	1	1		4							2	2	6	0.2%
Calamoceratidae							1	1			1			1		2	3	
<i>Phylloicus</i>							1	1			1			1		2	3	0.1%
Calopterygidae	1	2					2	5	2	1	8	12	1	4	2	30	35	
<i>Hetaerina</i>	1	2					2	5	2	1	8	12	1	4	2	30	35	1.4%
Chironomidae	12	24	2		2	4		44		2	6	1	6	1	6	22	66	
Chironominae indet.	9	24	2		1	3		39		2		1	6	1	6	16	56	2.3%
Tanypodinae	3				1			4			6					6	10	0.4%
Coenagrionidae	7	6	20	16	10	7	9	75	10	17	17	7	41	47	70	209	284	
<i>Argia</i>	7	6	20	16	10	7	9	75	10	17	17	7	41	47	70	209	284	11.6%
Coleoptera						1		1									1	
Indet.						1		1									1	0.0%
Corydalidae	1		7	4	6	7	3	28	28	6	21	16	12	24	13	120	148	
<i>Chloronia</i>									8	2	4	1		6		21	21	0.9%
<i>Corydalus</i>	1		7	4	6	7	3	28	20	4	17	15	12	18	13	99	127	5.2%
Culicidae	1							1									1	
<i>Culex</i>	1							1									1	0.0%
Decapoda			3	2				5	2	4	1	4	1	3		15	20	
<i>Brachyura</i>			3	2				5	2	4	1	4	1	3		15	20	0.8%
Dryopidae									9				1			10	10	
<i>Dryops</i>									9				1			10	10	0.4%
Dytiscidae	12	6	4		5	1	1	29									29	
<i>Copelatus</i>	5	2					1	8									8	0.3%
<i>Laccodytes</i>	2	2	1					5									5	0.2%

<i>Laccophilus</i>	5	2	3		5	1		16									16	0.7%	
Ecnomidae											1	1	1	1			4	4	
<i>Austrotinodes</i>											1	1	1	1			4	4	0.2%
Elmidae		2	2					4	1	4	2		1	1			9	13	
<i>Heterelmis</i>										2			1				3	3	0.1%
<i>Macrelmis</i>										2							2	2	0.1%
Elmidae Gen. indet.		2	2					4	1		2			1			4	8	0.3%
Euthyplociidae											1						1	1	
<i>Euthyplocia</i>											1						1	1	0.0%
Gomphidae					1			1	5	17	19	20	2	7	20		90	91	
<i>Epigomphus</i>									1	3	2			1	5		12	12	0.5%
<i>Erpetogomphus</i>										1				1			2	2	0.1%
Gomphidae indet.											1						1	1	0.0%
<i>Perigomphus</i>									2	10	2			3	3		20	20	0.8%
<i>Phyllogomphoides</i>										1							1	1	0.0%
<i>Progomphus</i>					1			1	2	2	14	20	2	2	12		54	55	2.3%
Gerridae		2	4		1	1		8	1	2	1			1			5	13	
Gen. indet.									1	1	1						3	3	0.1%
<i>Potamobates</i>		1						1		1				1			2	3	0.1%
<i>Tachygerris</i>		1	4		1	1		7									7	7	0.3%
Hebridae	2			4		1		7					2				2	9	
<i>Hebrus</i>	2			4		1		7					2				2	9	0.4%
Hydrobiidae													1				1	1	
Gen. indet.													1				1	1	0.0%
Hydrophilidae		2	1					3			2		1				3	6	
Gen. indet.		2	1					3			2		1				3	6	0.2%
Hydropsychidae	1	1	4	2	6	8	1	23	6	1	6	6	31	25			75	98	
<i>Centromacronema</i>				1				1			1						1	2	0.1%
<i>Leptonema</i>	1	1	3	2	6	8	1	22	6	1	5	6	31	25			74	96	3.9%
Isopoda					1	2		3										3	
Gen. indet.					1	2		3										3	0.1%
Leptohiphidae	7	28	8	8	20	27	4	102	13	8		2	6	34	26		189	291	
<i>Leptohiphes</i>	3			3	10	10		26	8	1			20	15	1		45	68	2.9%
<i>Tricorythodes</i>	4	28	8	4	9	14	4	71	4	7		2	79	16	24		132	203	8.3%
<i>Vacupernius</i>				1	1	3		5	1				7	3	1		12	17	0.7%
Leptophlebiidae	1	1	46	44	3	3	8	106	29	36	32	41	5	19	20		182	288	
<i>Farrodes</i>	1	1	23	24	3	3	7	62	8	9	6	6	1	7	5		42	104	4.3%
<i>Thraulodes</i>			21	19			1	41	21	27	26	35	4	11	15		139	180	7.4%
<i>Tikuna</i>			2	1				3						1			1	4	0.2%
Lestidae	16	4		4				24										24	
<i>Archilestes</i>	16	4		4				24										24	1.0%
Libellulidae	9	12	1	9	3	2	4	40	3	5	3	4	3	7	15		40	80	

<i>Brachymesia</i>														2	7	9	9	0.4%
<i>Brechmorhoga</i>	2	3	1		3		4	13	3	3	2	3	3	4	4	22	35	1.4%
<i>Macrothemis</i>	5	7			3			15									15	0.6%
Gen. indet.	2	2			6		2	12		2	1	1		1	4	9	21	0.9%
Limnichidae										2						2	2	
Gen.indet.										2						2	2	0.1%
Megapodagrionida										8	12	16	9	1	5	2	53	53
<i>Heteragrion</i>									8	11	15	9	1	5	2	51	51	2.1%
<i>Philogenia</i>										1	1					2	2	0.1%
Naucoridae			9	11	2	1	1	24	27	52	21	15	8	35	21	179	203	
<i>Ambrysus</i>			8	4	1	1	1	15	9	23	2	5		5	3	47	62	2.5%
<i>Limnocoris</i>			1	7	1			9	18	29	19	10	8	30	18	132	141	5.8%
Notonectidae	1		2	1				4									4	
Gen.indet.	1		2	1				4									4	0.2%
Oligochaeta		1					1	2	1	1		2	5	1	1	11	13	
Oligochaeta		1					1	2	1	1		2	5	1	1	11	13	0.5%
Perlidae									37	22	16	16		20	2	113	113	
<i>Anacroneuria</i>									37	22	16	16		20	2	113	113	4.6%
Philopotamidae			1				1	1	1		3	3	2	1	10	11		
<i>Chimarra</i>			1				1	1			3	3	2	1	10	11	0.5%	
Physidae														1		1	1	
Gen. indet.														1		1	1	0.0%
Planorbidae															1	1	1	
Planorbidae															1	1	1	0.0%
Platyhelminthes	1	3		1	2			7					1	1		2	9	
Gen. indet.	1	3		1	2			7					1	1		2	9	0.4%
Platystictidae				1				1	4	1	11	2	11	4		33	34	
<i>Palaemnema</i>				1				1	4	1	11	2	11	4		33	34	1.4%
Polycentropodidae				1				1									1	
<i>Polycentropus</i>				1				1									1	0.0%
Psephenidae			1					1	1							1	2	
<i>Psephenops</i>			1					1	1							1	2	0.1%
Ptilodactylidae			7	5				12	15	3	29	28	1	9	4	89	101	
<i>Anchytarsus</i>			7	5				12	15	3	29	28	1	9	4	89	101	4.1%
Scirtidae	2	1		11	9	7		30							1	1	31	
Scirtidae	2	1		11	9	7		30							1	1	31	1.3%
Simuliidae	4	4	4	7	16	25	2	62			3	2	1	1	1	8	70	
Gen.indet.	4	4	4	7	16	25	2	62			3	2	1	1	1	8	70	2.9%
Staphylinidae				1				1	1				2			3	4	
Gen. indet.				1				1	1				2			3	4	0.2%
Stratiomyidae									1							1	1	
Gen.indet.									1							1	1	0.0%

Tipulidae	1	1	1	1	1	2	3	10	1	3	3	7		1	15	25	
<i>Hexatoma</i>	1	1	1	1	1	2	3	10	1	3	3	7		1	15	25 1.0%	
Veliidae	2	8	7	3	1	3		24	8	19	12	14	8	16	3	104	
<i>Microvelia</i>	2	1	3					6		1	1	1		2	5	11 0.5%	
<i>Rhagovelia</i>		7	4	3	1	3		18	8	18	11	13	8	14	3	75 93 3.8%	
Total	94	12	14	14	11	7	48	774	22	22	23	22	27	27	21	1669	2443

Apéndice II. Clasificación de los diferentes géneros encontrados, según el grupo funcional.

Grupo Funcional	Taxa	Total de individuos
Colectores	<i>Baetodes</i>	39
	<i>Caenis</i>	6
	<i>Camelobaetidius</i>	1
	<i>Euthyplocia</i>	1
	<i>Farrodes</i>	104
	<i>Heterelmis</i>	3
	<i>Leptohyphes</i>	71
	<i>Macrelmis</i>	2
	<i>Microvelia</i>	11
	Baetidae indet.	82
	Elmidae indet	8
	<i>Rhagovelia</i>	93
	Stratiomyidae	1
	<i>Thraulodes</i>	180
	Colector de deposito	Oligochaeta indet.
Colector-filtrador	<i>Centromacronema</i>	2
	<i>Chimarra</i>	11
	Chironominae	56
	<i>Polycentropus</i>	1
	Simuliidae	70
	Tanypodinae	3
Colector-fragmentador	Scirtidae	31
Depredador	<i>Ambrysus</i>	62
	<i>Anacroneuria</i>	113
	<i>Archilestes</i>	24
	<i>Argia</i>	284
	<i>Belostomatidae</i>	10
	<i>Brachymesia</i>	9
	<i>Brechmorhoga</i>	35
	<i>Chloronia</i>	21
	<i>Copelatus</i>	8
	<i>Corydalus</i>	127
	<i>Epigomphus</i>	12
	<i>Erpetogomphus</i>	2
	<i>Hebrus</i>	9
	<i>Hetaerina</i>	35
	<i>Heteragrion</i>	51
	<i>Hexatoma</i>	25
	<i>Laccodytes</i>	5
<i>Laccophilus</i>	16	

	<i>Limnoco</i>	141
	<i>Macrothemis</i>	15
	Gomphidae indet.	1
	Gerridae indet.	3
	Libellulidae indet.	21
	Notonectidae	4
	<i>Palaemnema</i>	34
	<i>Perigomphus</i>	20
	<i>Philogenia</i>	2
	<i>Phyllogomphoides</i>	1
	<i>Potamobates</i>	3
	<i>Progomphus</i>	55
	Staphylinidae	4
	<i>Tachyguerris</i>	7
	Tanypodinae	7
Filtrador	<i>Culex</i>	1
Fragmetador	<i>Anchytarsus</i>	101
	<i>Leptonema</i>	96
	<i>Phylloicus</i>	3
	<i>Tricorythodes</i>	203
No asignado	<i>Austrotinodes</i>	4
	Blattodea	3
	<i>Dryops</i>	10
	Hydrophilidae	6
	Limnichidae indet.	2
	Platyhelminthes	9
	<i>Tikuna</i>	4
	Vacupernius	17
Omnivoro	Brachyura	20
Raspador	Hydrobiidae	1
	Physidae	1
	Planorbidae	1
	<i>Psephenops</i>	2
Triturador	Isopoda	4

Apéndice III. Colonización de taxones en la quebrada Limón arriba (réplica 1) todos los meses de muestreo.
 O rojo=nuevos taxones

Taxones	Meses				
	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
<i>Ambrysus</i>		O	X		
<i>Anchytarsus</i>		O	X		X
<i>Argia</i>	O	X	X		X
<i>Baetodes</i>					O
<i>Brachyura</i>					O
<i>Brechmorhoga</i>					O
<i>Centromacronema</i>			O		
Chironominae					O
<i>Corydalus</i>		O			X
<i>Farrodes</i>	O	X			X
<i>Hexatoma</i>					O
Hydrophilidae					O
<i>Laccodytes</i>		O			
<i>Laccophilus</i>		O			X
<i>Leptonema</i>					O
<i>Limnocois</i>					O
<i>Microvelia</i>					O
Baetidae indet					O
Elmidae indet		O			X
Notonectidae		O	X		
<i>Psephenops</i>		O			
<i>Rhagovelia</i>	O				
Simuliidae					O
<i>Tachygerris</i>			O		
<i>Thraulodes</i>	O	X			X
<i>Tikuna</i>					O
<i>Tricorythodes</i>	O	X	X		X

Apéndice IV. Colonización de taxones en la quebrada Limón arriba (réplica 2), todos los meses de muestreo.
 O rojo=nuevos taxones

Taxones	Mes				
	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
<i>Ambrysus</i>	O	X			X
<i>Anchytarsus</i>	O		X		X
<i>Archilestes</i>		O			X
<i>Argia</i>	O	X	X	X	X
<i>Baetodes</i>				O	X
Belostomatidae					O
Brachyura				O	X
<i>Caenis</i>				O	
<i>Chimarra</i>	O				
<i>Corydalus</i>				O	X
<i>Farrodes</i>	O	X	X	X	X
<i>Hebrus</i>			O		
<i>Hexatoma</i>	O				
<i>Leptohyphes</i>					O
<i>Leptonema</i>					O
<i>Limnocoris</i>		O	X	X	
<i>Macrothemis</i>			O		
Baetidae					
indet.	O			X	X
Libellulidae indet		O			X
Notonectidae					O
<i>Palaemnema</i>	O				
Platyhelminthes					O
<i>Polycentropus</i>	O				
<i>Progomphus</i>	O				
<i>Rhagovelia</i>					O
Simuliidae	O				X
<i>Thraulodes</i>	O	X		X	X
<i>Tikuna</i>				O	
<i>Tricorythodes</i>	O	X	X		X
<i>Vacupernius</i>					O

Apéndice V. Colonización de taxones en la quebrada Limón abajo (réplica 3), todos los meses de muestreo. O rojo=nuevos taxones

Taxas	Meses					
	mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
<i>Archilestes</i>		O	X	X	X	X
<i>Argia</i>			O	X	X	
<i>Baetodes</i>						X
Belostomatidae		O			X	
<i>Brechmorhoga</i>					O	
<i>Caenis</i>			O			
<i>Camelobaetidius</i>			O			
Chironominae	O			X	X	X
<i>Copelatus</i>			O			
<i>Corydalus</i>						X
<i>Culex</i>	O					
<i>Farrodes</i>						X
<i>Hebrus</i>					O	
<i>Hetaerina</i>						X
<i>Hexatoma</i>					O	
<i>Laccodytes</i>	O					
<i>Laccophilus</i>				O		X
<i>Lepthohyphes</i>						X
<i>Leptonema</i>						X
<i>Macrothemis</i>			O	X	X	
<i>Microvelia</i>					O	
Baetidae indet	O			X		
Dytiscidae	O		X			
Larva indet						
Libellulidae indet.					O	X
Notonectidae					O	
Platyhelminthes					O	
Scirtidae				O	X	
Simuliidae						X
Tanypodinae		O				
<i>Tricorythodes</i>			O		X	X

Apéndice VI. Colonización de taxones en la quebrada Limón abajo (réplica 4).

Color rojo=nuevos taxones.

Taxones	Meses					
	mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
<i>Archilestes</i>	○	X	X			
<i>Argia</i>		○	X			X
<i>Baetodes</i>						○
Belostomatidae					○	
<i>Brechmorhoga</i>						○
Chironominae	○		X	X	X	X
<i>Copelatus</i>			○			X
<i>Farrodes</i>					○	
<i>Hebrus</i>						
<i>Hetaerina</i>					○	X
<i>Hexatoma</i>				○		
Hydrophilidae	○		X			
<i>Laccodytes</i>			○			
<i>Laccophilus</i>	○					
<i>Leptonema</i>						○
<i>Macrothemis</i>		○				
<i>Microvelia</i>						○
Baetidae indet.	○					X
Dytiscidae	○					
larva Indet						
Elmidae indet			○			
Libellulidae indet.		○	X	X		X
Oligochaeta					○	
Platyhelminthes				○	X	
<i>Potamobates</i>	○					
<i>Rhagovelia</i>	○					
Scirtidae				○		
Simuliidae						○
<i>Tachygerris</i>	○					
<i>Tricorythodes</i>		○	X		X	X

Apéndice VII. Colonización de taxones en la quebrada Cachilo (réplica 1). Todos los meses de muestreo.
Color rojo=nuevos taxones.

Taxones	Meses			
	Junio	Agosto	Septiembre	Octubre
<i>Ambrysus</i>	○			
<i>Argia</i>	○		X	
<i>Baetodes</i>			○	X
<i>Brechmorhoga</i>			○	X
<i>Caenis</i>			○	
Chironominae			○	
<i>Corydalus</i>			○	X
<i>Farrodes</i>			○	X
<i>Hexatoma</i>	○			
Isopoda			○	
<i>Laccophilus</i>	○			
<i>Leptohyphes</i>			○	X
<i>Leptonema</i>			○	X
<i>Limnocoris</i>	○			
Baetidae indet.				X
Dytiscidaindet.	○			
Indet.			○	
Platyhelminthes				○
<i>Rhagovelia</i>		○		
Scirtidae	○	X		
Simuliidae		○	X	X
Staphylinidae		○		
<i>Tachygerris</i>		○		
Tanypodinae				○
<i>Tricorythodes</i>	○	X	X	X
<i>Vacupernius</i>			○	

Apéndice VIII. Colonización de taxones en la quebrada Cachilo (réplica 2). Todos los meses de muestreo.
Color rojo=nuevos taxones.

Taxones	Meses			
	Junio	Agosto	Septiembre	Octubre
<i>Ambrysus</i>				O
<i>Argia</i>	O			
<i>Baetodes</i>			O	X
<i>Caenis</i>				O
Chironominae		O	X	X
<i>Copelatus</i>				
<i>Corydalus</i>		O	X	
<i>Farrodes</i>			O	X
<i>Hebrus</i>		O		
<i>Hetaerina</i>			O	
<i>Hexatoma</i>	O	X		X
Isopoda		O	X	
<i>Laccophilus</i>				
<i>Leptohyphes</i>			O	O
<i>Leptonema</i>			O	X
Baetidae	O		X	X
indet.				
Libellulidae indet.			O	X
<i>Phylloicus</i>				
<i>Rhagovelia</i>		O		O
Scirtidae	O	X		X
Simuliidae	O	X	X	
<i>Tachygerris</i>			O	X
<i>Tricorythodes</i>	O	X	X	
<i>Vacupernius</i>			O	X

Apéndice IX. Colonización de taxones en la quebrada Sin Nombre, todos los meses de muestreo.
Color rojo=nuevos taxones.

Taxones	Meses		
	Junio	Septiembre	Octubre
<i>Ambrysus</i>			O
<i>Argia</i>	O		X
<i>Baetodes</i>			O
<i>Brechmorhoga</i>		O	X
<i>Copetatus</i>	O		
<i>Corydalis</i>			O
<i>Farrodes</i>	O	X	X
<i>Hexatoma</i>	O	X	X
<i>Leptonema</i>			O
Baetidae indet.		O	X
Oligochaeta	O		
Scirtidae	O	X	
Simuliidae			O
<i>Thraulodes</i>			O
<i>Tricorythodes</i>	O		X

Apéndice X. Clasificación de la Calidad del Agua en Función del Puntaje Total Obtenido

NIVEL DE CALIDAD	BMW P'	Color Representativo
Aguas de calidad excelente.	>120	Azul
Aguas de calidad buena, no contaminadas o no alteradas de manera sensible.	101- 120	Azul
Aguas de calidad regular, eutrófia, contaminación moderada.	61-100	Verde
Aguas de calidad mala, contaminadas.	36-60	Amarillo
Aguas de calidad mala, muy contaminadas.	16-35	Naranja
Aguas de calidad muy mala extremadamente contaminadas.	<15	Rojo

Apéndice XI: Fórmula de la tasa de cambio sucesional de Lewis (1978)

$$\sigma_S = \frac{\sum_{i=1}^S |[b_i(t_1)/B(t_1)] - [b_i(t_2)/B(t_2)]|}{t_2 - t_1}$$

donde:

$B_i(t_1)$ es la abundancia total en el tiempo 1.

$b_i(t_1)$ es la abundancia de la especie i en el tiempo 1.

$B_i(t_2)$ es la abundancia total en el tiempo 2.

$b_i(t_2)$ es la abundancia de la especie i en el tiempo 2.