ECOLOGÍA ACUÁTICA

REVISTA DE Biología Tropical

https://doi.org/10.15517/kvg56y84

Óptimo ecológico y tolerancia ambiental de macroinvertebrados bénticos y su distribución en cuatro regiones de Colombia

Lady Vargas-Porras[1]*; https://orcid.org/0000-0002-2351-1706
Esnedy Hernández-Atilano[2]; https://orcid.org/0000-0003-2380-1436
Diana María Agudelo-Echavarría[3]; https://orcid.org/0000-0003-2068-2902

1. Grupo de Investigación Conocimiento, manejo y conservación de los ecosistemas del Chocó Biogeográfico, Componente Ambiental, Subdirección de Investigaciones, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico, Quibdó, Chocó, Colombia; lvargas@iiap.org.co (*Correspondencia)
2. Grupo de ecología aplicada, Escuela Ambiental, Facultad de ingeniería, Universidad de Antioquia, Medellín, Antioquia, Colombia; esnedy.hernandez@udea.edu.co
3. Grupo de investigación en Ingeniería, ciencias ambientales e innovación. Fundación Universitaria Católica del Norte, Medellín, Antioquia. Colombia; diana.agudeloe@gmail.com

Recibido 15-IV-2026. Corregido 22-VI-2026. Aceptado 21-IX-2026.

ABSTRACT
Environmental optimum and tolerance of benthic macroinvertebrates and their distribution in four regions of Colombia

Introduction: Tolerance and distribution of benthic macroinvertebrates along environmental gradients are key elements for understanding how communities respond to changes in water quality and for developing robust bioindication schemes.
Objectives: To evaluate the tolerance of benthic macroinvertebrates in four regions of Colombia (Andean, Caribbean, Pacific, and Orinoquian) to identify ecoregional bioindicators of water quality.
Methods: We compiled environmental and biological datasets from fluvial systems monitored between 2015 and 2023, including 10 environmental variables and 132 taxa. Dominant environmental gradients were identified using Canonical Correspondence Analysis (CCA) or Redundancy Analysis (RDA), depending on the response pattern of the biological data. Ecological optima and environmental tolerance ranges for each taxon were estimated using the Weighted Averaging method. A cluster analysis was then applied to assess patterns of ecoregional affinity based on optima and tolerance values of taxa shared among ecoregions.
Results: Macroinvertebrate distributions were structured mainly by gradients in oxygen availability, nutrient enrichment, conductivity, suspended solids, and organic matter, with distinct patterns among ecoregions. Although several taxa were shared among ecoregions, they exhibited contrasting optima and tolerance values, indicating contextdependent ecological responses. The analysis revealed greater ecological similarity between the Andean and Orinoquian ecoregions, whereas the Pacific ecoregion was clearly differentiated by its highly dynamic hydrological and physicochemical conditions. Taxa with high optima and narrow tolerance ranges emerged as key ecoregional bioindicators (four in the Andes, eight in the Caribbean, six in the Pacific, and five in the Orinoquian region).
Conclusions: This approach shows that bioindication based on ecological optima and environmental tolerance must be interpreted at the ecoregional level, thereby improving the development of precise and comparable biomonitoring schemes in neotropical lotic ecosystems.

Key words: freshwater ecology; biomonitoring indices; indicator species; ecological assessment; riverine ecosystems; biological integrity; aquatic biodiversity.

RESUMEN

Introducción: La tolerancia y la distribución de los macroinvertebrados bentónicos a lo largo de gradientes ambientales son elementos clave para entender cómo responden las comunidades a los cambios en la calidad del agua y para desarrollar esquemas de bioindicación robustos.

Objetivos: Evaluar la tolerancia de los macroinvertebrados bentónicos en cuatro regiones de Colombia (Andina, Caribe, Pacífico y Orinoquía), con el fin de identificar bioindicadores regionales de calidad del agua.

Métodos: Se recopilaron conjuntos de datos ambientales y biológicos de sistemas fluviales monitoreados entre 2015 y 2023, incluyendo 10 variables ambientales y 132 taxones. Se identificaron gradientes ambientales dominantes mediante Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) o Análisis de Redundancia (RDA), según el patrón de respuesta de los datos biológicos. Los óptimos ecológicos y los rangos de tolerancia ambiental de cada taxón se estimaron mediante el método de Promedio Ponderado. Se aplicó un clúster para evaluar los patrones de afinidad regional basados en óptimos y tolerancia de los taxones compartidos entre regiones.

Resultados: Las distribuciones de macroinvertebrados se estructuraron principalmente por gradientes de disponibilidad de oxígeno, enriquecimiento de nutrientes, conductividad, sólidos en suspensión y materia orgánica, con patrones diferenciados entre regiones. Aunque varios taxones fueron comunes entre regiones, mostraron valores óptimos y de tolerancia contrastantes, indicando respuestas ecológicas dependientes del contexto. El análisis reveló mayor similitud ecológica, entre las regiones Andina y Orinoquía, mientras que Pacífico se diferenció por sus condiciones hidrológicas y fisicoquímicas altamente dinámicas. Los taxones con óptimos altos y rangos de tolerancia estrechos emergieron como bioindicadores regionales clave (cuatro en Andes, ocho en Caribe, seis en Pacífico y cinco en Orinoquía).

Conclusiones: Este enfoque demuestra que la bioindicación basada en óptimos y tolerancia ambiental debe interpretarse a nivel regional, lo que mejora el desarrollo de esquemas de biomonitoreo precisos y comparables en los ecosistemas lóticos neotropicales.

Palabras clave: ecología de agua dulce; índices de biomonitoreo; especies indicadoras; evaluación ecológica; ecosistemas fluviales; integridad biológica; biodiversidad acuática.

INTRODUCCIÓN

En el contexto global, los ecosistemas acuáticos continentales se encuentran entre los más vulnerables a las presiones antrópicas derivadas del crecimiento poblacional, la intensificación de los usos del suelo y la falta de planificación en el aprovechamiento de los recursos hídricos, lo que ha incrementado la contaminación, la alteración de la estructura del hábitat y la pérdida de servicios ecosistémicos (Albert et al., 2020; Comte & Olden, 2017; Häder et al., 2020; Reid et al., 2019). Estas transformaciones modifican los gradientes ambientales que estructuran las comunidades acuáticas y ponen en riesgo el funcionamiento de los sistemas hídricos como socioecosistemas, por lo que su evaluación, manejo y conservación se han convertido en una prioridad en las agendas ambientales a múltiples escalas territoriales (Cano-Barbacil et al., 2024; Comte & Olden, 2017; Reid et al., 2019).

La respuesta de los organismos acuáticos a estos cambios se sustenta en sus límites de tolerancia ambiental, que determinan su capacidad para persistir, crecer y reproducirse bajo condiciones físicas y químicas cambiantes. Desde los planteamientos clásicos sobre el concepto de tolerancia y la importancia de los factores limitantes (Odum, 1971; Shelford, 1913a; Shelford, 1913b), numerosos estudios han demostrado que la proximidad de los factores ambientales a los límites de tolerancia condiciona la distribución geográfica, la abundancia y el desempeño de las especies, diferenciando organismos euritópicos, con amplios rangos de tolerancia, de especies estenotópicas, restringidas a condiciones ambientales específicas (Baird et al., 2017; Bonada et al., 2006; Chessman, 2003; Hering et al., 2006; Hutchinson, 1957; ter Braak & van Dam, 1989; Verbitsky & Verbitskaya, 2007). Esta perspectiva ha cobrado renovada relevancia en escenarios de cambio climático y aumento de las perturbaciones antrópicas,

donde los rangos de tolerancia y los óptimos ecológicos se utilizan cada vez más para anticipar la vulnerabilidad biológica y los posibles desplazamientos de las especies (Cano-Barbacil et al., 2024; Comte & Olden, 2017).

Sobre esta base, el uso de organismos bioindicadores se ha consolidado como un enfoque central para la evaluación integrada de la calidad del agua, al combinar información fisicoquímica con la respuesta biológica de las comunidades (Baird et al., 2017; Hauer & Lamberti, 2007; Hering et al., 2006). Entre los grupos más empleados destacan los macroinvertebrados bénticos, ampliamente utilizados en programas de biomonitoreo por su elevada diversidad, su sensibilidad diferencial a los cambios en las condiciones ambientales, sus ciclos de vida relativamente largos y su papel clave en procesos como la descomposición, el reciclaje de nutrientes y la transferencia de energía en las redes tróficas (Bonada et al., 2006; Carrasco-Baquero et al., 2025; Hanson et al., 2008; Hauer & Lamberti, 2007; Rosenberg & Resh, 1993). Estudios recientes en diferentes contextos neotropicales han reforzado su utilidad como indicadores robustos tanto del estado ecológico como de la presión antrópica sobre los cuerpos de agua (Carrasco-Baquero et al., 2025).

Tradicionalmente, la evaluación biológica de la calidad del agua se ha apoyado en índices bióticos que sintetizan la composición taxonómica en métricas globales de calidad (Rosenberg & Resh, 1993; Hering et al., 2006; Baird et al., 2017). Aunque estas herramientas han demostrado ser valiosas y de fácil aplicación, presentan limitaciones para capturar la variabilidad espacial y funcional de las comunidades a lo largo de amplios gradientes ambientales o entre diferentes regiones (Bonada et al., 2006; Hering et al., 2006). En este contexto, han cobrado protagonismo enfoques que estiman de manera explícita los óptimos ecológicos y rangos de tolerancia de los taxones frente a múltiples variables ambientales, lo que permite caracterizar con mayor resolución la respuesta ecológica de las especies, identificar taxones centinela y derivar bioindicadores específicos para contextos regionales particulares (Hering et al., 2006; Cristóbal et al., 2014; ter Braak & van Dam, 1989; Verbitsky & Verbitskaya, 2007). Este tipo de aproximación ofrece, por tanto, un marco complementario y potencialmente más sensible que los índices bióticos convencionales para apoyar la gestión adaptativa de los ecosistemas fluviales (Cristóbal et al., 2014).

En Colombia, el uso de macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores de calidad del agua ha tenido un desarrollo sostenido durante las últimas cinco décadas, con un claro predominio de estudios en ríos andinos y un menor número de evaluaciones en regiones como Caribe, Orinoquia y Amazonia. La revisión sistemática de Castillo-Figueroa et al. (2018) evidenció que los índices Biological Monitoring Working Party para Colombia (BMWP/Col), riqueza de órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT) y de diversidad han sido las herramientas más empleadas en el país, y que los ecosistemas lóticos de la región Andina concentran la mayor parte de la información disponible, mientras que las demás regiones presentan importantes vacíos de conocimiento taxonómico y ecológico. De forma complementaria, Roldán-Pérez (2016) sintetizó cuatro décadas de experiencias en Colombia y Latinoamérica, resaltando tanto los avances en la adaptación de índices bióticos como la necesidad de refinar los valores de tolerancia y sensibilidad a escala regional para evitar interpretaciones erróneas en contextos hidroclimáticos contrastantes. En este escenario, las regiones naturales Andina, Caribe, Orinoquia y Pacífico de Colombia ofrecen un marco idóneo para explorar cómo varían la estructura de las comunidades y los rangos de tolerancia de los macroinvertebrados frente a gradientes ambientales diferenciados y para evaluar el potencial de desarrollar esquemas de bioindicación regionales.

En regiones megadiversas como la Neotrópica, donde convergen altos niveles de riqueza biológica, fuertes gradientes climáticos y presiones antropogénicas crecientes, resulta especialmente relevante integrar la dimensión regional en los estudios de tolerancia y respuesta biológica (Abell et al., 2008; Albert et

al., 2020; Cano-Barbacil et al., 2024; Comte & Olden, 2017). En este contexto, las regiones constituyen unidades espaciales que integran condiciones ambientales relativamente homogéneas, reflejando patrones específicos de clima, geomorfología, hidrología y biota, y proporcionando un marco operativo para el análisis ecológico y la planificación de la conservación en ecosistemas acuáticos (Abell et al., 2008; Loveland & Merchant, 2004; Moradi & Rahmati, 2023; Omernik, 1987). En el área neotropical considerada en este estudio destacan, entre otras, las regiones Andina, Caribe, Orinoquia y Pacífico, que difieren de manera marcada en sus regímenes hidrológicos, gradientes altitudinales, estructuras de hábitat y niveles de presión antrópica, y albergan una elevada diversidad de macroinvertebrados acuáticos aun insuficientemente caracterizada (Abell et al., 2008; Albert et al., 2020; Carrasco-Baquero et al., 2025).

Bajo este marco conceptual y a la luz de los avances recientes en el análisis de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia como base para la bioindicación, el presente estudio tuvo como objetivo evaluar la expresión de la tolerancia de macroinvertebrados bénticos en cuatro regiones de Colombia (Andes, Caribe, Orinoquia y Pacífico). Para ello, se identificaron las variables ambientales que explican en mayor medida la distribución de los taxones, se estimaron sus óptimos ecológicos y rangos de tolerancia y se analizaron los patrones de distribución regional asociados a dichos rangos, con el fin de identificar potenciales bioindicadores regionales de calidad del agua y demostrar cómo este enfoque aporta una resolución ecológica superior y complementaria a la de los índices bióticos tradicionales (Cristóbal et al., 2014; ter Braak & van Dam, 1989).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Las regiones de estudio (Andes, Caribe, Orinoquia y Pacífico) se ubican en Colombia (Fig. 1). La configuración orográfica del país, dominada por el sistema montañoso andino y sus cordilleras, es el principal factor que determina el clima en cada una de las regiones, las cuales presentan características contrastantes en cuanto al relieve, la altitud sobre el nivel del mar, el régimen de lluvias y las condiciones del suelo.

En la región Andina, que comprende los sistemas cordilleranos desde aproximadamente 1 000 hasta más de 4 000-5 000 m.s.n.m., se reconocen varios pisos térmicos: zonas cálidas por debajo de 1 000 m con temperaturas medias superiores a 24 °C, zonas templadas entre 1 000 y 2 000 m con promedios de 17-24 °C, zonas frías entre 2 000 y 3 000 m con temperaturas cercanas a 10-17 °C y zonas de páramo y alta montaña por encima de 3 000 m, donde las temperaturas medias suelen ser inferiores a 10 °C. En estos gradientes altitudinales la precipitación anual varía ampliamente, superando en muchos sectores de montaña los 2 000 mm anuales, con una marcada heterogeneidad espacial asociada a efectos orográficos y a la exposición de las cuencas (Latin America & Caribbean Geographic, 2025; Rangel-Ch & Arellano-Peña, 2008). En esta región, las principales fuentes de contaminación hídrica son los aportes difusos y puntuales derivados de las actividades agrícolas y ganaderas, los vertimientos industriales y la fragmentación hidrológica (Armijos-Arcos et al., 2025; Ruiz et al., 2017; Solís et al., 2025).

La región del Pacífico abarca aproximadamente 130 000 km² en la franja occidental de Colombia y se caracteriza por un clima cálido-húmedo durante todo el año, con temperaturas medias cercanas a 26-28 °C en las zonas bajas y una escasa amplitud térmica anual. Es una de las áreas más lluviosas del planeta, con precipitaciones anuales que en amplios sectores superan los 3 000-4 000 mm y que localmente pueden sobrepasar los 7 000 mm en la costa central, favoreciendo condiciones de humedad relativa persistentemente altas, generalmente por encima del 85-90 %. En esta región se desarrollan selvas pluviales desde el nivel del mar hasta altitudes de alrededor de 1 000-1 100 m, donde el relieve montañoso y la fuerte pluviosidad configuran una densa red de drenaje y hábitats fluviales de alta heterogeneidad

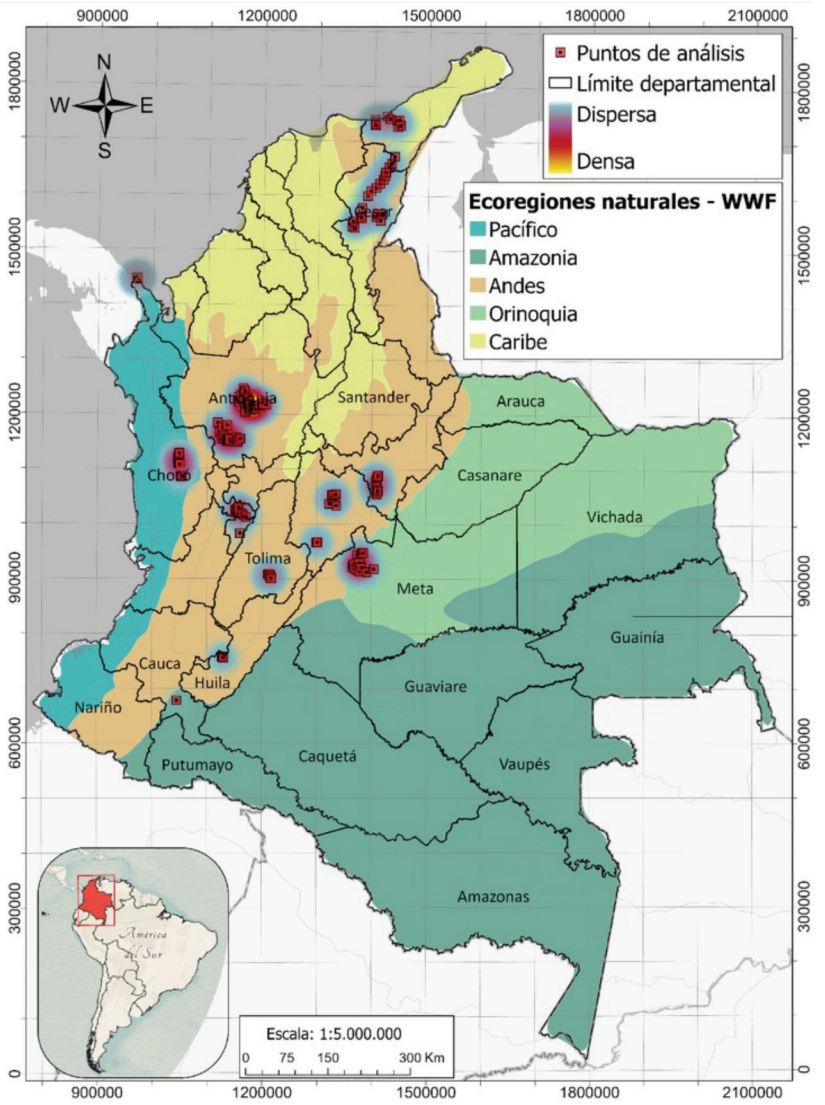

Fig. 1. Regiones de estudio en Colombia. Lo puntos rojos corresponden a las 81 estaciones de muestreo ubicadas en las regiones. / **Fig. 1.** Study regions in Colombia. The red dots correspond to the 81 sampling stations located within the regions.

(Rangel-Ch., 2004; Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, 2024). A nivel antrópico esta zona concentra como principales causas de contaminación hídrica, el desarrollo de minería artesanal y a gran escala en su mayoría de carácter ilegal a lo que se suma las descargas residuales urbanas y domésticas sin tratamiento por deficiente saneamiento básico (Moreno-Méndez, 2020; Vargas-Porras, 2019; Vargas-Porras et al., 2020).

La Orinoquía colombiana corresponde a una extensa llanura al oriente de los Andes, con altitudes generalmente entre 80 y 500 m.s.n.m., y un clima de sabana tropical caracterizado por una marcada estacionalidad entre periodos secos y lluviosos. Las temperaturas medias anuales son cálidas, en torno a 26-28 °C, con poca variación a lo largo del año, mientras que la precipitación anual suele superar los 1 500-2 000 mm en buena parte de los Llanos

Orientales, con máximos durante la estación húmeda que favorecen inundaciones estacionales extensas. En este contexto predominan sabanas secas, húmedas e inundables, intercaladas con bosques de galería y complejos de humedales que configuran una matriz de hábitats fuertemente controlada por el régimen de lluvias y el pulso de inundación (Arango et al., 2010; Rippstein et al., 2001; Latin America & Caribbean Geographic, 2025; Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014). En esta región las principales actividades que presionan el recurso hídrico son la extracción de hidrocarburos y la ganadería extensiva (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, 2023; Mariño-Martínez, 2023).

Por su parte, la región Caribe se extiende a lo largo de la costa norte de Colombia, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 800-900 m.s.n.m., con un área cercana a 130 000-140 000 km². Presenta un clima tropical cálido, con temperaturas medias anuales generalmente entre 26 y 29 °C en las zonas bajas costeras y una marcada estacionalidad entre una estación seca predominante de diciembre a abril y una estación lluviosa de mayo a noviembre. La precipitación anual suele ubicarse en torno a 1 000-2 500 mm en buena parte de la franja costera y de las planicies interiores, con gradientes hacia condiciones más secas en la península de La Guajira, y la humedad relativa se mantiene elevada, a menudo cercana o superior al 75-80 % en gran parte de la región (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, 2010; Latin America & Caribbean Geographic, 2025). En esta región se destacan la agroindustria, la ganadería extensiva y la minería de carbón como los principales factores antrópicos que afectan la integridad de los sistemas hídricos (Vega-Araújo et al., 2024, Gallego et al., 2024; Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andréis, 2022).

Recolección de información: Se consolidó un conjunto de datos provenientes de 81 estaciones de muestreo distribuidas en 18 sistemas o fuentes hídricas de las regiones Pacífico, Caribe, Orinoquía y Andina. 18 en la región Pacífico (8 en Higinia, 6 en Carolina y 1 en cada uno de los ríos Caraño, Cabí, Yesca y Quito), 26 en el Caribe (15 en el río Cesar, 5 en Cañas y 6 en Tapias), 10 en la Orinoquia (5 en Ocoa y 5 en Acacías) y 27 en la región Andina (5 en Dosquebradas, 9 en Otún, 4 en Chicamocha, 1 en Gameza, 2 en Monguí, 4 en Malisito y 2 en Nobsas). En total se realizaron 97 campañas de muestreo. Para cada estación y campaña se registraron inicialmente hasta 35 variables ambientales y se obtuvo la composición y abundancia de macroinvertebrados bénticos, consolidando una matriz biológica con 478 taxones registrados en el conjunto total de sitios y campañas.

Los registros provienen de bases de datos oficiales generadas en el marco de los Planes de Ordenamiento del Recurso Hídrico (PORH) y de programas de monitoreo ambientales desarrollados por autoridades ambientales regionales e instituciones de investigación entre 2015 y 2023. Para la componente biológica, se utilizaron listas de macroinvertebrados bénticos obtenidas mediante muestreos estandarizados con red Surber y/o draga en hábitats representativos de cada estación, identificados principalmente a nivel de género y cuando la información no lo permitía, a nivel de familia siguiendo claves taxonómicas regionales y nacionales. En todos los casos se trabajó con matrices de abundancia (número de individuos por taxón y campaña), a partir de las cuales se derivaron también matrices de presencia/ausencia para los análisis que así lo requerían. Como criterios generales de inclusión se consideraron únicamente campañas con información concurrente de macroinvertebrados y variables fisicoquímicas y se excluyeron registros taxonómicos dudosos y grupos identificados por encima de familia, con el fin de garantizar una resolución taxonómica suficientemente homogénea entre regiones.

A partir de la matriz general integrada para las cuatro regiones se aplicaron criterios de depuración de datos antes de los análisis estadísticos. En primer lugar, se eliminaron las variables ambientales con bajo número de registros por sistema y región, así como los

sistemas con vacíos importantes en dichas variables, procurando mantener la representación de las cuatro regiones. Posteriormente, se excluyeron los taxones registrados en menos de cinco sitios en el conjunto de datos y se retiraron las estaciones que presentaban vacíos en las 10 variables fisicoquímicas con mayor cobertura. Finalmente, se conservaron únicamente los taxones que en cada sistema aportaban en conjunto el 90 % de la abundancia o densidad total, lo que permitió consolidar una matriz general con 18 sistemas hídricos, 81 estaciones, 10 variables ambientales y 132 taxones. La información fue obtenida a partir de la revisión y compilación de bases de datos oficiales asociadas a los PORH. En cada sistema o fuente hídrica se establecieron al menos dos estaciones de muestreo, para las cuales se contó con registros de información durante las épocas seca y lluviosa, en un periodo comprendido entre los años 2015 y 2023. En las cuatro regiones se consideró un mismo conjunto de 10 variables ambientales (temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, sólidos suspendidos totales, nitratos, nitritos, fosfatos, *Escherichia coli* y demanda bioquímica de oxígeno). Sin embargo, en la región Orinoquia el pH fue excluido debido a la ausencia de registros para las fuentes hídricas de esta zona, la variable se excluyó para evitar sesgos asociados a la elevada proporción de datos ausentes y garantizar que los análisis se basarán únicamente en variables con series completas y comparables entre estaciones. Adicionalmente, para la caracterización biológica se utilizaron registros de presencia y abundancia de macroinvertebrados bénticos por estación y evento de muestreo.

Estimación de óptimos ecológicos y tolerancias de macroinvertebrados: La estimación de los óptimos ecológicos y los rangos de tolerancia de los macroinvertebrados acuáticos se realizó mediante el método de Promedios Ponderados (Weighted Averaging, WA), siguiendo el enfoque propuesto por Haase y Nolte (2008) y adaptado por Chalar et al. (2011). Previamente, se identificó la longitud del gradiente ambiental dominante mediante un Análisis de Correspondencias Detrendido (DCA), expresada en unidades de desviación estándar de recambio de especies; valores cercanos o superiores a 4 de Desviación Estándar (SD) indican un fuerte recambio en la composición de la comunidad y, por tanto, una respuesta unimodal de los taxones frente al gradiente ambiental, criterio utilizado para decidir entre el uso de la respuesta aproximadamente lineal (Análisis de Redundancia: RDA) o respuesta unimodal (Análisis de Correspondencia Canónica: CCA) en cada región, evaluada conforme a ter Braak y Šmilauer (2002). Los modelos de ordenación se ajustaron de manera independiente para cada región, ya que el objetivo del estudio es caracterizar los gradientes ambientales y la respuesta de los macroinvertebrados dentro de cada marco regional y no derivar un único gradiente ambiental global. En consecuencia, los valores de óptimo y tolerancia se interpretan principalmente en términos relativos dentro de cada región, como medidas de la posición y amplitud del nicho de los taxones frente al gradiente dominante regional. A partir de dichos análisis se extrajeron los puntajes de las estaciones correspondientes en el primer eje canónico, el cual representó el principal gradiente ambiental que estructura la comunidad de macroinvertebrados.

Antes de los análisis de ordenación, la matriz biológica de macroinvertebrados se transformó mediante la estandarización de Hellinger, con el fin de reducir la influencia de las abundancias absolutas y del doble cero en las distancias entre sitios, tal como se recomienda para datos de comunidad en ordenaciones canónicas. La matriz de variables ambientales se centró y estandarizó (media 0, desviación estándar 1) para eliminar las diferencias de escala entre variables fisicoquímicas y asegurar que ninguna de ellas dominará artificialmente la construcción de los ejes canónicos. A partir de los modelos CCA/RDA ajustados para cada región se extrajeron las puntuaciones de los sitios en el primer eje canónico y, en un paso posterior, dichas puntuaciones se reescalaron linealmente al intervalo 0-10 mediante una transformación afín del tipo $y^{\star} = ax + b$, donde

el valor mínimo observado se asignó a 1 y el máximo a 10, distribuyéndose los valores intermedios de forma proporcional. De este modo se obtuvo, para cada región, un gradiente ambiental estandarizado y comparable en términos relativos, que sirvió como variable explicativa continua en la estimación de óptimos y tolerancias mediante promedios ponderados.

En los modelos de ordenación canónica el signo de los ejes es arbitrario, de modo que invertir su orientación no modifica las relaciones entre sitios, especies y variables ambientales ni la varianza explicada. Con el fin de facilitar dicha interpretación, el eje canónico seleccionado como gradiente dominante se reescaló linealmente a un rango común como se mencionó y cuando fue necesario, se invirtió su signo de manera que los valores altos del gradiente correspondieran de forma consistente a condiciones de mayor impacto antrópico (por ejemplo, mayores concentraciones de nutrientes, sólidos suspendidos o materia orgánica). Este procedimiento es frecuentemente empleado en estudios de ordenación y análisis de nicho para alinear la dirección de los gradientes con un significado ecológico claro y no altera la estructura relativa de las puntuaciones ni los valores de inercia. Este se aplicó de forma sistemática en todas las regiones antes de estimar los óptimos y rangos de tolerancia mediante promedios ponderados (Lepš & Šmilauer, 2003; Ter Braak & Šmilauer, 2002). El óptimo ecológico de cada taxón $k(\mu_k)$ se estimó como la media ponderada de los valores del gradiente ambiental estandarizado (x_i), utilizando como factores de ponderación las abundancias del taxón en cada estación (y_{ik}), de acuerdo con la ecuación (1):

(1)

$$u_k = \frac{\sum_{i=1}^{n} y_{ik}\, x_i}{\sum_{i=1}^{n} y_{ik}}$$

Donde n es el número total de estaciones de muestreo, y_{ik} corresponde a la abundancia del taxón k en la estación, i y x_i es el valor del gradiente ambiental estandarizado en la estación i.

La tolerancia ecológica del taxón $k(t_k)$ se calculó como la desviación estándar ponderada alrededor del óptimo ecológico, según la ecuación (2):

(2)

$$t_k = \left(\frac{\sum_{i=1}^{n} y_{ik}(x_i - u_k)^2}{\sum_{i=1}^{n} y_{ik}} \right)^{1/2}$$

Este valor representa la amplitud del rango ambiental asociado a la presencia del taxón a lo largo del gradiente analizado.

Es importante mencionar que los datos por estación integran campañas realizadas en época seca y lluviosa a lo largo del periodo 2015-2023, de modo que las puntuaciones canónicas y el gradiente reescalado representan condiciones medias de cada sitio a lo largo de distintos estados hidrológicos. El factor de estacionalidad (seca/lluvia) y el año de muestreo no se incluyeron como covariables explícitas en los modelos, ya que el objetivo del estudio fue caracterizar el gradiente ambiental dominante asociado a la calidad del agua y la respuesta promedio de los taxones frente a ese gradiente, más que separar efectos interanuales o hidrológicos. Este enfoque implica asumir que las variaciones interanuales se expresan principalmente como cambios en los valores de las variables fisicoquímicas, que quedan integrados en la construcción del eje canónico y, por tanto, en la estimación de los óptimos y tolerancias.

Identificación de patrones de distribución regional: Para identificar patrones de distribución regional asociados a la tolerancia ecológica de los macroinvertebrados bénticos, se aplicó un análisis de conglomerados considerando como unidad de agrupamiento las regiones evaluadas. El análisis se basó en los valores de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia estimados previamente mediante el WA, siguiendo enfoques similares a los propuestos para la obtención de óptimos y tolerancias de indicadores biológicos en gradientes ambientales (Cristóbal et al., 2014; ter Braak & van Dam, 1989; Verbitsky & Verbitskaya, 2007). Para garantizar la comparabilidad entre regiones y

evitar sesgos asociados a la ocurrencia restringida de determinados taxones.

Para cada región se construyó una matriz resumen, integrada por los valores de óptimo ecológico y tolerancia ecológica de los taxones compartidos, representando así el perfil ecológico regional frente al gradiente ambiental dominante. La similitud ecológica entre regiones se evaluó a partir de una matriz de distancias euclidianas, calculada sobre las variables estandarizadas. A partir de esta matriz se aplicó un método de agrupamiento jerárquico, que permite identificar regiones con perfiles ecológicos similares en términos de tolerancia y afinidad ambiental de sus comunidades de macroinvertebrados (Legendre & Legendre, 2012; Oksanen et al., 2022).

Los conglomerados obtenidos se interpretaron como agrupamientos regionales caracterizados por patrones similares de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia de los macroinvertebrados bénticos. Este enfoque permitió evaluar la estructura regional de la tolerancia ecológica, identificar similitudes y contrastes entre regiones, y aportar evidencia cuantitativa para la selección de potenciales bioindicadores regionales aplicables a procesos de biomonitoreo de la calidad del agua. Todos los análisis estadísticos se realizaron en R versión 4.3.0 (R Core Team, 2023), utilizando principalmente las funciones de los paquetes analogue y/o rioja para el cálculo de óptimos y tolerancias por WA, y de vegan y cluster para el cálculo de distancias y el análisis de conglomerados jerárquicos (Oksanen et al., 2022; Maechler et al., 2023).

RESULTADOS

Óptimos ecológicos y tolerancia de macroinvertebrados por región: En la región de Orinoquía La longitud del gradiente en el primer eje del DCA fue de 3.96 unidades de desviación estándar de recambio de especies, lo que indica un recambio relativamente alto en la composición de macroinvertebrados a lo largo del gradiente ambiental. De acuerdo con los criterios de Lepš & Šmilauer (2003), valores de longitud de gradiente cercanos o superiores a 4 SD son consistentes con una respuesta unimodal de las especies, por lo que se seleccionó un CCA, el cual explicó el 57.7 % de la variación total en la matriz de taxones (inercia total = 2.24, inercia explicada por el modelo = 1.29), evidenciando una fuerte relación entre las variables ambientales incluidas en el análisis y la distribución de los taxones (Fig. 2).

El primer eje canónico explicó el 47.7 % de la variación total de la matriz de taxones y representó el principal gradiente ambiental, concentrando altas cargas canónicas (coeficientes de biplot) para fosfatos (-0.79), conductividad eléctrica (-0.63) y nitritos (-0.45), mostrando que dicho gradiente se encuentra fuertemente influenciado por la presencia de iones que asociaron negativamente a este eje, mientras que la temperatura mostró una correlación positiva sugiriendo un comportamiento inverso. En ese sentido, estas variables constituyen los principales factores ambientales que de manera sinérgica estructuran la comunidad biológica en la región (Fig. 3). Se observa que a excepción de *Chironomus* sp., todos los taxones presentaron bajos valores de óptimos (< 4) y de tolerancia (0-1), indicando en general un rango muy estrecho de condiciones ambientales, donde se resaltan taxones de *Chimarra* sp., *Smicridea* sp., *Leptonema* sp., *Thraulodes* sp. y *Anacroneuria* sp., que de acuerdo con el gradiente ambiental obtenido se asocian con ambientes enriquecidos con iones.

El análisis estadístico de los datos para la región Caribe arrojó gradiente largo (7.72) que sugiere una relación no lineal entre las especies y las variables ambientales, por lo cual se aplicó un CCA que explicó el 29.22 % de la variabilidad en los datos, lo que sugiere que las variables ambientales incluidas explican una fracción significativa de la variabilidad en la distribución de las especies.

La inercia total fue de 7.16, y la explicada de 2.09 mostrando un efecto moderado de las variables ambientales consideradas en el modelo. El primer eje es el más importante, ya que explica aproximadamente el 34.4 % de la variabilidad en la relación entre las especies y

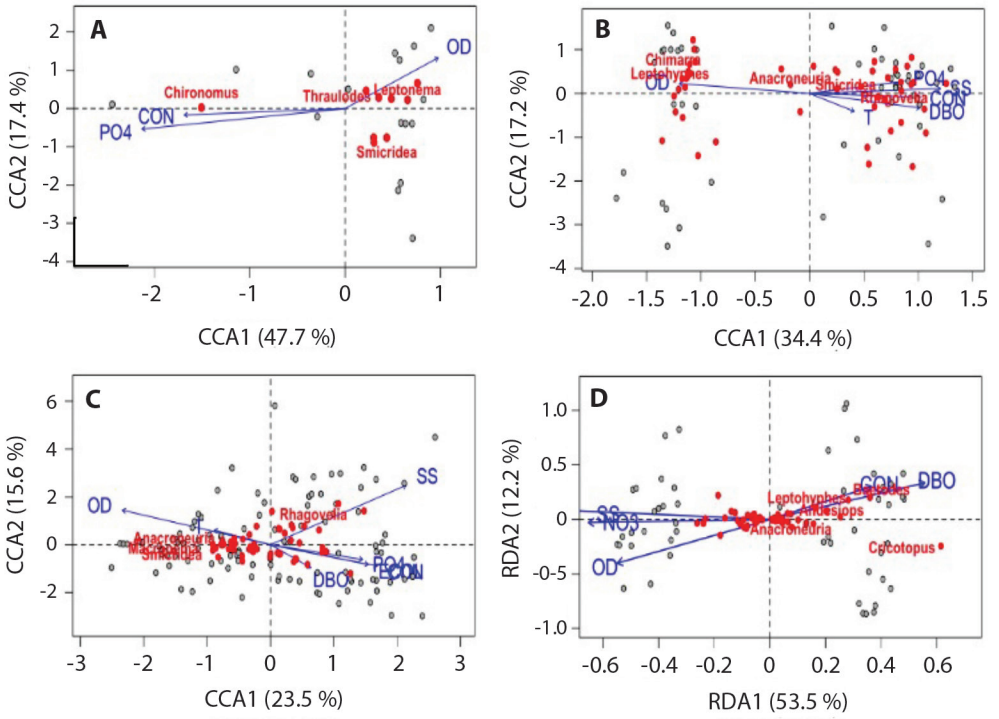

Fig. 2. Triplot modelos de respuesta por región. **A.** Triplot CCA región Orinoquía. **B.** Triplot CCA región Caribe. **C.** Triplot CCA región Pacífico. **D.** Triplot CCA región Caribe. Vectores azules: variables ambientales, puntos rojos: taxas, texto rojo: taxas más importantes y puntos verdes: estaciones de muestreo. / **Fig. 2.** Triplot of response models by region. **A.** Triplot CCA Orinoquía region. **B.** Triplot CCA Caribbean region. **C.** Triplot CCA Pacific region. **D.** Triplot CCA Caribbean region. Blue vectors: environmental variables, red points: taxa, red text: most important taxa, and green points: sampling stations.

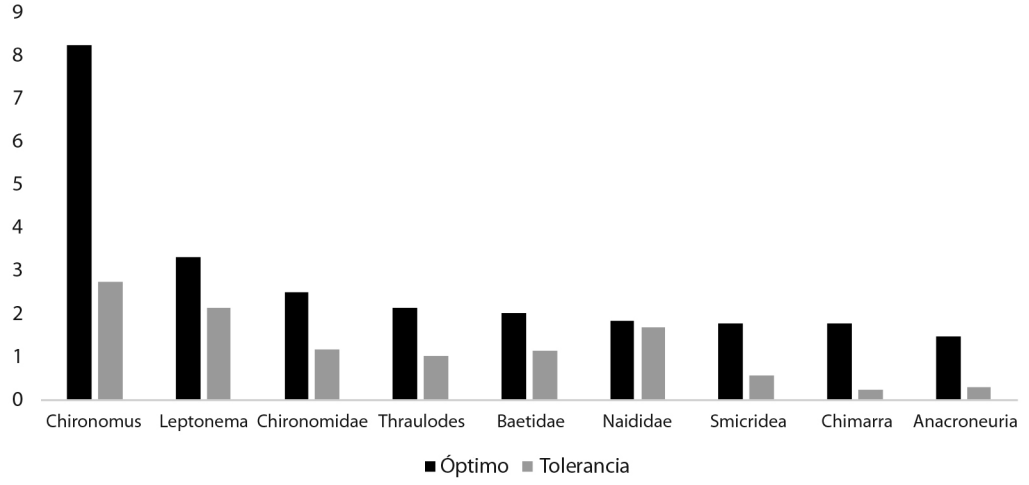

Fig. 3. Óptimos y tolerancias de los taxones registrados en la región Orinoquía. / **Fig. 3.** Optima and tolerances of the taxa recorded in the Orinoquía region.

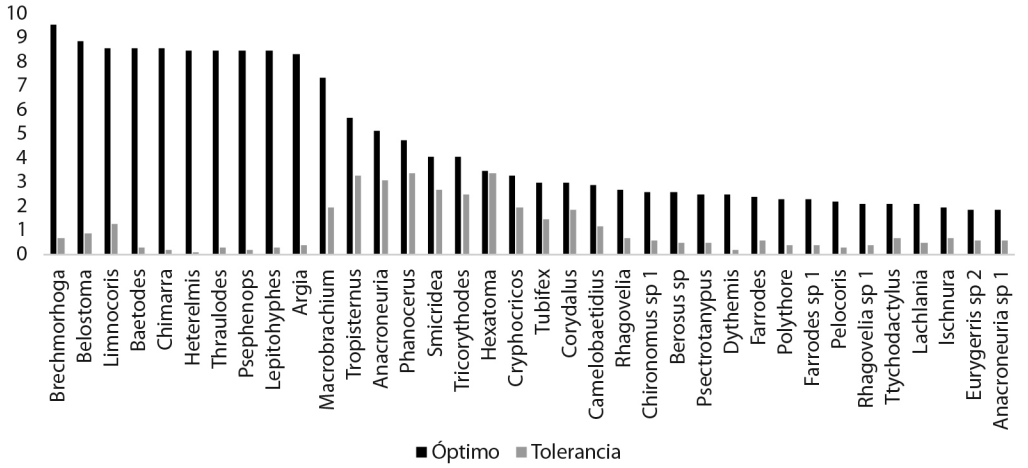

Fig. 4. Óptimos y tolerancias de los taxones registrados en la región Caribe. / **Fig. 4.** Optima and tolerances of the taxa recorded in the Caribbean region.

las variables ambientales (Fig. 2). Los sólidos suspendidos (0.89), la conductividad (0.76), la demanda bioquímica de oxígeno (DBO) (0.74) y el oxígeno disuelto (-0.89) se asocian fuertemente con este eje, y se configuran como las variables determinantes del gradiente para la estimación de óptimos y tolerancias de los macroinvertebrados en esta región, cuyos valores se muestran en la Fig. 4. Se distinguen tres grupos con altas, medias y bajas tolerancias ambientales.

En el primer caso, un grupo pequeño de taxones de *Hexatoma* sp., *Phanocerus* sp., *Tropisternus* sp. y *Anacroneuria* sp. que presentaron altas tolerancias (> 3) y valores medios en sus óptimos ecológicos (3.5-5.2), mostrando afinidad por condiciones intermedias y capacidad de persistir en distintos niveles de calidad ambiental. Un segundo grupo con tolerancias medias (1-2.7) y con valores medios y bajos en sus óptimos ecológicos (2.9-4.1) que incluye a *Smicridea* sp., *Tricorythodes* sp., *Cryphocricos* sp., *Corydalus* sp., *Tubifex* sp. y *Camelobaetidius* sp. El tercer grupo presentó en general bajas tolerancias (< 1) y dentro de este sobresalen *Belostoma* sp., *Leptohyphes* sp., *Thraulodes* sp., *Baetodes* sp., *Psephenops* sp., *Chimarra* sp., *Heterelmis* sp. y *Limnocoris* sp., quienes a su vez presentaron alto óptimos ecológicos (> 8), indicando su preferencia por sitios con alta disponibilidad de oxígeno y niveles moderados de nutrientes dentro del gradiente ambiental. Finalmente se observó un grupo que incluye a taxones como *Corydalus* sp., *Farrodes* sp., *Rhagovelia* sp., *Pelocoris* sp. y *Chironomus* sp., los cuales presentaron bajos óptimos (< 3) y bajas tolerancias (< 1) que son indicativas de una fuerte preferencia por mantenerse en un rango muy estrecho de condiciones ambientales.

En la región Pacífico se obtuvo un gradiente ambiental largo (8.71), lo cual indica que la respuesta de las especies es unimodal y se aplicó un CCA para correlacionarlas con las variables ambientales. El modelo explicó el 9.24 % de la variación total del comportamiento de las especies en la región de estudio. La inercia total es de 16.68, mientras que la inercia explicada por las variables ambientales es de 1.54, lo que indica que la variación restante está influida por factores no incluidos en el modelo como estructura del hábitat o procesos ecológicos no lineales.

A pesar de que el porcentaje de varianza explicada es relativamente bajo, esto no invalida el modelo, teniendo en cuenta que, en estudios de ecología comunitaria, en ambientes naturales, es frecuente que las variables ambientales expliquen menos del 20 % de la variación. El

primer eje canónico fue el más importante y respondió por el 23.5 % de la variación explicada por el modelo y corresponde al principal gradiente ambiental de la región, donde las variables determinantes son oxígeno disuelto (-0.62), sólidos suspendidos (0.53), conductividad (0.45), *E. coli* (0.41) y fosfatos (0.39), indicando un gradiente de turbidez, contaminación orgánica y microbiológica, para el cual se obtuvieron los óptimos y tolerancias de los taxones (Fig. 2).

Se encontró que la mayoría (65 %) de los taxones registrados en esta región presentaron altas tolerancias (1-2.4), mayoritariamente combinadas con valores bajos e intermedios de óptimos ecológicos (2.6-6), dentro de las cuales se destacan *Tabanus* sp., *Rhagovelia* sp., *Chironomus* sp., *Dythemis* sp., *Pelocoris* sp., *Pelonomus* sp., *Baetodes* sp. y *Tubifex* sp., mientras que taxones de *Elasmothemis* sp., *Cryphocricos* sp., *Psephenops* sp., *Smicridea* sp., *Agriogomphus* sp., *Anacroneuria* sp. y *Cloeodes* sp. presentaron altas tolerancias combinadas con altos óptimos ecológicos (7-8.6), evidenciando un dominio de taxones con baja sensibilidad a cambios en las condiciones ambientes pero distribuidos en diferentes puntos de rendimiento ecológico dentro del gradiente ambiental identificado (Fig. 5).

En un segundo grupo se destacan los taxones de Farrodes sp., *Nectopsyche* sp., *Argia* sp., *Corydalus* sp., *Leptohyphes* sp., *Macronema* sp., *Thraulodes* sp. y *Macrostemum* sp. que en contraste presentaron bajas tolerancias (< 1) y altas óptimos ecológicos (7.6-8.7) evidenciando que tiene un nicho estrecho y una alta capacidad de respuesta frente a las alteraciones del hábitat. De otro lado, se presenta un reducido grupo que presentó baja tolerancia (< 1) y bajos óptimos ecológicos (2-4), lo que podría ser indicativo de preferencias por ambientes de muy baja contaminación, lo que sugiere que, aunque la región está dominada por taxones con nichos amplios, hay una coexistencia con organismos de alta sensibilidad ambiental.

Los datos en la región Andina arrojaron una longitud de gradiente corta (< 2) en el primer eje, por lo cual se ejecutó un RDA para evaluar la relación de los taxones de macroinvertebrados y las variables ambientales. Los

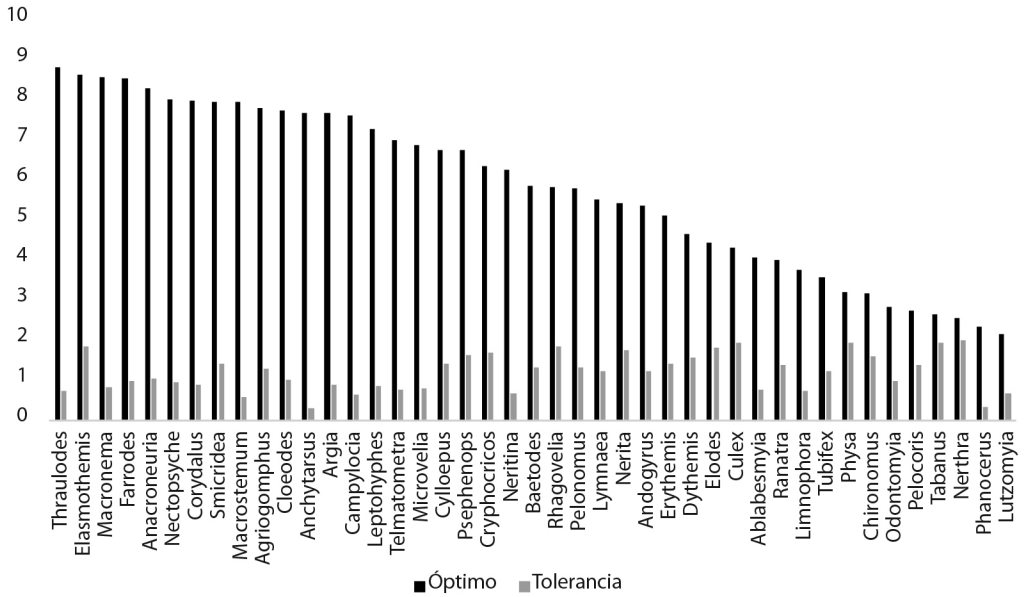

Fig. 5. Óptimos y tolerancias de los taxones registrados en la región Pacífico. / **Fig. 5.** Optima and tolerances of the taxa recorded in the Pacific region.

resultados del modelo indican que el 35 % de la variabilidad fue explicada por las variables ambientales incluidas en el análisis, lo que representó una inercia explicada de 0.28 del valor total de la inercia que fue 0.82.

El primer eje explicó el 53.5 % de la varianza, cuyo gradiente está definido principalmente por sólidos suspendidos (-0.82), nitratos (-0.71), oxígeno disuelto (-0.53) y DBO (0.56), mostrando condiciones de turbidez, alto contenido de nutrientes, materia orgánica y baja oxigenación (Fig. 2). En la Fig. 6 se muestran los óptimos y tolerancia de los taxones registrados. El 79 % de los taxones registrados presentaron baja tolerancia (< 1) la mitad de ellos con altos óptimos (8.26-9.8) y la otra mitad con valores bajos de este parámetro (1.45-2.92) destacando taxones de *Psephenops* sp., *Thraulodes* sp., *Corydalus* sp. y *Macrelmis* sp., los cuales mostraron que presentan un nicho estrecho en niveles bajos del gradiente dominante en la región. El resto de la comunidad corresponde a un grupo reducido con altas tolerancias (1-1.5) y bajos óptimos ecológicos (2.2-3.1), donde se destacan *Physa* sp., *Leptonema* sp., *Baetodes* sp. y *Smicridea* sp. (Fig. 6).

Patrones de agrupamiento regional de óptimos ecológicos y tolerancias de macroinvertebrados: El análisis clúster, aplicado a las cuatro regiones a partir de los valores de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia de los taxones comunes, permitió identificar patrones regionales diferenciados en función de la forma en que estos taxones ocupan su nicho a lo largo del gradiente ambiental dominante definido en cada región. En este análisis, los óptimos y tolerancias se interpretan como posiciones y amplitudes relativas dentro de cada gradiente regional; por tanto, el dendrograma refleja la similitud en los perfiles de respuesta de las especies entre regiones, más que una comparación directa de valores absolutos de un mismo gradiente ambiental o fisicoquímico.

El dendrograma resultante mostró una estructura jerárquica definida, en la cual las regiones se agruparon y diferenciaron según la configuración de sus perfiles de óptimos

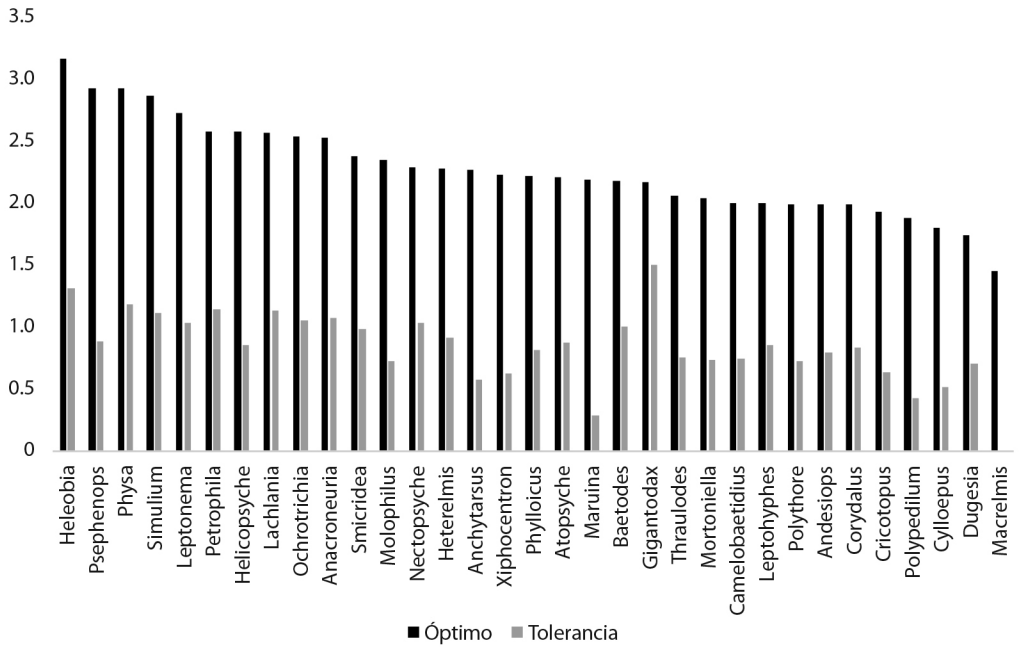

Fig. 6. Óptimos y tolerancias de los taxones registrados en la región Andina. / **Fig. 6.** Optima and tolerances of the taxa recorded in the Andean region.

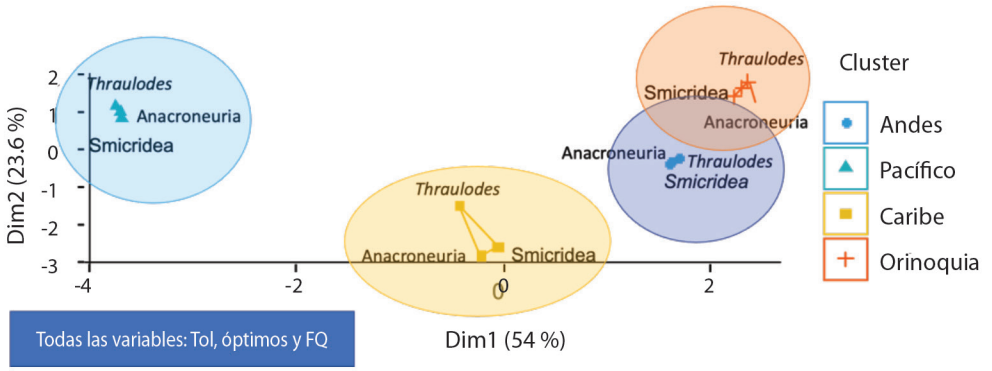

Fig. 7. Patrones regionales relativos de óptimos y tolerancias de especies comunes de macroinvertebrados. / **Fig. 7.** Relative regional patterns of optima and tolerances of common macroinvertebrate species.

y tolerancias de las especies compartidas. Se observó una mayor afinidad ecológica entre Andes y Orinoquia, indicando que, en estas regiones, los taxones comunes tienden a ocupar rangos de nicho y posiciones relativas similares, mientras que Caribe y, especialmente, Pacífico se separan progresivamente de este grupo, evidenciando patrones de respuesta y amplitudes de tolerancia distintos (Fig. 7).

En general se observa que, aunque los tres taxones incluidos en el análisis se repiten entre las cuatro regiones, presentan marcadas diferencias en sus óptimos ecológicos y amplitudes de tolerancia a escala relativa, evidenciando una respuesta diferencial frente a los gradientes ambientales regionales identificados y respalda la idea de una persistencia geográfica condicionada por la relación entre la tolerancia y la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bénticos, es decir que la forma de organización comunitaria está asociada a las tolerancias y su relación puede mantenerse entre regiones pero condicionadas por el contexto ambiental propio de cada región.

Bioindicadores clave por región: En la tabla 1, se muestran los gradientes dominantes y los taxones clave para evaluar la calidad ecológica en sistemas hídricos tropicales a escala regional, los cuales serán útiles para detectar incrementos incipientes en nutrientes y conductividad, integridad funcional de los sistemas, seguimiento de impactos asociados al uso del suelo y a la carga orgánica en sistemas de montaña, lo que en términos de gestión permite priorizar acciones de conservación.

DISCUSIÓN

Determinantes ambientales, óptimos ecológicos y tolerancia de macroinvertebrados: Los análisis realizados muestran que la distribución de los macroinvertebrados en las cuatro regiones evaluadas está fuertemente influenciada por gradientes ambientales asociados de manera general a la disponibilidad de oxígeno, la carga de nutrientes, la conductividad, los sólidos suspendidos y la materia orgánica, lo cual concuerda con los principios de la ecología de gradientes (Lewinsohn & Ré Jorge, 2024) y la ley de tolerancia de Shelford (1913a), donde se aborda cómo la variación espacial o temporal de factores abióticos bien sea por condiciones naturales o estrés, influye en la estructura, diversidad, adaptación y distribución de los organismos, dado que su presencia y abundancia ocurre dentro de unos límites óptimos, mínimos y máximos de dichos factores.

Pese a que estas variables dominaron de manera general los gradientes ambientales evaluados, presentaron arreglos diferenciales entre regiones, lo cual está asociado a la combinación de factores naturales intrínsecos en los sistemas

Tabla 1
Bioindicadores clave por región en función de los valores de óptimos ecológicos y tolerancias frente a los gradientes ambientales dominantes. / **Table 1.** Key bioindicators by region based on ecological optima and tolerance values along the dominant environmental gradients.

Región	Gradiente ambiental dominante	Taxones bioindicadores clave	Características ecológicas	Significado bioindicador
Orinoquía	Enriquecimiento iónico (fosfatos, conductividad, nitritos)	*Chimarra* sp., *Smicridea* sp., *Leptonema* sp., *Thraulodes* sp., *Anacroneuria* sp.	Óptimos bajos (< 4) y tolerancias estrechas (0-1)	Indicadores sensibles de incrementos en carga iónica y nutrientes; detección temprana de deterioro fisicoquímico.
Caribe	Carga orgánica, sólidos suspendidos y oxígeno disuelto	*Belostoma* sp., *Leptohyphes* sp., *Thraulodes* sp., *Baetodes* sp., *Psephenops* sp., *Chimarra* sp., *Heterelmis* sp., *Limnocoris* sp.	Óptimos altos (> 8) y bajas tolerancias (< 1)	Indicadores de alta calidad ecológica y buena oxigenación.
Pacífico	Turbidez, contaminación orgánica y microbiológica	*Farrodes* sp., *Nectopsyche* sp., *Argia* sp., *Macronema* sp., *Macrostemum* sp., *Thraulodes* sp.	Óptimos altos (7.6-8.7) y tolerancias bajas (< 1)	Indicadores de microhábitats conservados dentro de una región altamente dinámica.
Andina	Nutrientes, materia orgánica y déficit de oxígeno	*Psephenops* sp., *Thraulodes* sp., *Corydalus* sp., *Macrelmis* sp.	Óptimos altos (8.3-9.8) y tolerancias estrechas (< 1)	Indicadores prioritarios de aguas bien oxigenadas y baja alteración antrópica.

hídricos y las dinámicas de uso del suelo predominantes en cada región. La aplicación diferenciada de modelos CCA y RDA permitió evaluar las respuestas tanto unimodales y lineales de los taxones frente a dichos gradientes, mostrando que existen patrones regionales particulares en términos de óptimos ecológicos, tolerancias y ensamblaje comunitario. Es importante señalar que Los modelos de respuesta (RDA/CCA) se ajustaron de manera independiente para cada región y no se empleó un único modelo global, buscando analizar cómo se estructura la tolerancia y la distribución de nichos de los macroinvertebrados bénticos frente a los gradientes ambientales característicos de cada contexto regional.

La literatura ha mostrado que las relaciones especie-ambiente y la posición del nicho pueden variar espacialmente entre regiones que difieren en clima, geología, uso del suelo y composición regional de especies, de modo que un único modelo de ordenación a gran escala tiende a mezclar gradientes ecológicos heterogéneos y a ocultar patrones locales relevantes que permiten la toma de decisiones a nivel regional (Legendre & Legendre, 2012; Ohmann & Spies, 1998; Prinzing et al., 2002). En este trabajo las regiones representan unidades ecológicas discretas, dentro de las cuales se espera una mayor homogeneidad de procesos y condicionantes ambientales; por lo cual, el ajuste de modelos independientes permite maximizar la varianza explicada a escala regional y describir con mayor fidelidad los gradientes que realmente estructuran las comunidades en cada región.

En el CCA la región Orinoquía mostró una fuerte dependencia de la estructura comunitaria respecto a variables relacionadas con el enriquecimiento de iones, particularmente fosfatos, conductividad y nitritos, los cuales dominaron el primer eje canónico. La alta tolerancia (2.74) de *Chironomus* sp. a estos gradientes confirma su carácter euritópico y su preferencia por ambientes enriquecidos y con mayor presión antrópica (Procel-Vidal et al., 2025).

La dominancia generalizada de taxones con bajos valores de óptimos ecológicos (< 4) y estrechos rangos de tolerancia (0-1) indica que

la comunidad de macroinvertebrados está conformada mayoritariamente por organismos con requerimientos ambientales restrictivos, sensibles a variaciones en la calidad del agua. Este patrón sugiere que la región presenta un conjunto de condiciones ambientales relativamente homogéneas (Smith & Smith, 2012; Peterson et al., 2011), donde pequeñas alteraciones en la carga iónica pueden generar respuestas biológicas importantes. La presencia de géneros como *Chimarra* sp., *Smicridea* sp. y *Leptonema* sp. (Trichoptera), así como *Thraulodes* sp. (Ephemeroptera) y *Anacroneuria* sp. (Plecoptera), refuerza esta interpretación.

Estos taxones han sido consistentemente reportados como sensibles al enriquecimiento por nutrientes, al aumento de la conductividad y a la degradación fisicoquímica del hábitat, en sistemas lóticos tropicales (Baptista et al., 2007; Domínguez & Fernández, 2009).

Sus bajos óptimos reflejan afinidad por condiciones de baja concentración iónica, mientras que sus tolerancias estrechas evidencian una reducida capacidad de soportar cambios, lo que sugiere que son especialistas y pueden considerarse bioindicadores adecuados para detectar impactos tempranos asociados al enriquecimiento por nutrientes, descargas domésticas o modificaciones en el uso del suelo que incrementan la conductividad y los compuestos nitrogenados (Bonada et al., 2006; Hering et al., 2006). En el contexto regional, este ensamblaje de taxones tolerantes y sensibles sugiere que los procesos ecológicos que estructuran la comunidad aún mantienen un grado de integridad funcional, pero también evidencia una alta vulnerabilidad frente a incrementos adicionales de presión antrópica.

En la región Caribe el gradiente ambiental que estructuró la distribución de los macroinvertebrados estuvo dominado por variables asociadas a la carga orgánica, la disponibilidad de oxígeno y la presencia de iones, particularmente los sólidos suspendidos, la conductividad, la DBO y el oxígeno disuelto. La distribución de los óptimos ecológicos y rangos de tolerancia permitió distinguir tres grupos funcionales de taxones que reflejan diferentes estrategias ecológicas frente al gradiente ambiental. El grupo integrado por *Hexatoma* sp., *Phanocerus* sp., *Tropisternus* sp. y *Anacroneuria* sp., que presentó altas tolerancias y óptimos ecológicos intermedios, puede considerarse generalista, cuya presencia se mantiene estable a lo largo de gradientes amplios, lo que limita su utilidad como bioindicadores de condiciones extremas, pero los hace relevantes para caracterizar estados intermedios de perturbación o ambientes de transición ecológica como lo han reportado autores como Domínguez & Fernández (2009), Roldán-Pérez (2003), Prat et al. (2009) y quienes han reportado que estos géneros presentan una distribución cosmopolita por su tolerancia y capacidad de colonizar en diversas condiciones ambientales.

Por su parte los taxones con tolerancias medias y óptimos bajos a intermedios, como *Smicridea* sp., *Tricorythodes* sp., *Cryphocricos* sp., *Corydalus* sp., *Tubifex* sp. y *Camelobaetidius* sp., muestran mayor sensibilidad a incrementos en la carga orgánica y disminuciones del oxígeno disuelto, evidenciando una respuesta ecológica intermedia, que puede estar asociada a condiciones de impacto moderado, y resulta especialmente útil para diferenciar entre sitios con alteración incipiente y aquellos con degradación más avanzada (Baptista et al., 2007; Domínguez & Fernández, 2009).

El tercer grupo de esta región se caracterizó por bajas tolerancias y altos valores de óptimo ecológico, destacándose taxones como *Belostoma* sp., *Leptohyphes* sp., *Thraulodes* sp., *Baetodes* sp., *Psephenops* sp., *Chimarra* sp., *Heterelmis* sp. y *Limnocoris* sp. Esta combinación indica una alta especialización ecológica y una preferencia por condiciones de alta disponibilidad de oxígeno disuelto y baja carga orgánica, incluso dentro de un gradiente donde la conductividad y los sólidos suspendidos ejercen una influencia importante. La estrechez de sus rangos de tolerancia sugiere una respuesta rápida ante cambios ambientales, lo que los posiciona como bioindicadores de alta calidad ecológica (Bonada et al., 2006; Buss et al., 2015).

Adicionalmente, se identificó un conjunto de taxones, entre los que se incluyen *Corydalus*

sp., *Farrodes* sp., *Rhagovelia* sp., *Pelocoris* sp. y *Chironomus* sp., que presentaron bajos óptimos y bajas tolerancias, evidenciando una preferencia por un rango ambiental estrecho, lo que sugiere que además de su afinidad por valores bajos del gradiente, pueden responder rápidamente a cambios dentro de ambientes ya condicionados por cargas orgánicas o disminución del oxígeno disuelto. En particular, la presencia de *Chironomus* sp. bajo estas características, refuerza la necesidad de interpretar su valor bioindicador de manera más amplia, sin generalizaciones basadas solo en su asociación histórica con ambientes degradados (Carew et al., 2007).

En general, el dominio de especies con baja tolerancia ecológica en la región Caribe indica que la comunidad de macroinvertebrados está estructurada principalmente por taxones especialistas, lo que puede sugerir una alta sensibilidad ambiental de los sistemas, dado que estos grupos denotan una integridad ecológica considerable y una baja capacidad para amortiguar las perturbaciones antrópicas.

El gradiente ambiental que definió la comunidad biológica Pacífico estuvo definido principalmente por variables asociadas a turbidez, contaminación orgánica y presión microbiológica, lo cual está asociado a las dinámicas de uso del suelo reportadas que incluyen minería y actividad urbana con deficiencias de saneamiento básico.

El patrón dominante observado en la región, que está caracterizado por una alta proporción de taxones con tolerancias elevadas distribuidos a lo largo de un amplio rango de óptimos ecológicos, sugiere que la comunidad está mayoritariamente conformada por organismos con nichos amplios y elevada plasticidad ambiental. La presencia de taxones con altas tolerancias y óptimos bajos a intermedios, como *Tabanus* sp., *Rhagovelia* sp., *Chironomus* sp., *Dythemis* sp., *Pelocoris* sp., *Pelonomus* sp., *Baetodes* sp. y *Tubifex* sp., indica su preferencia por ambientes con calidad ambiental variable, que incluye turbidez, enriquecimiento orgánico y reducción de oxígeno disuelto.

Estos taxa han sido reportados como generalistas ambientales, de alta plasticidad ecológica y tolerancia ante la sedimentación, capaces de persistir bajo fluctuaciones importantes del gradiente (Domínguez & Fernández, 2009; Roldán-Pérez, 2003; Hanson et al., 2010). Esto, aunque limita su uso como indicadores de buena calidad ambiental los hace representativos del estado funcional dominante de la región. En contraste, un subconjunto de taxones con altas tolerancias combinadas con altos óptimos ecológicos, entre los que se incluyen *Elasmothemis* sp., *Cryphocricos* sp., *Psephenops* sp., *Smicridea* sp., *Agriogomphus* sp., *Anacroneuria* sp. y *Cloeodes* sp., refleja la capacidad de ciertos organismos de mantener una amplia amplitud ecológica, pero con mayor afinidad por condiciones de mejor calidad ambiental.

La coexistencia dentro de este ensamblaje con un grupo claramente diferenciado de taxones que presentaron altos óptimos y bajas tolerancias, como *Farrodes* sp., *Nectopsyche* sp., *Argia* sp., *Corydalus* sp., *Leptohyphes* sp., *Macronema* sp., *Thraulodes* sp. y *Macrostemum* sp., resulta relevante desde una perspectiva de bioindicación, ya que estos organismos presentan nichos estrechos y una marcada afinidad por condiciones de alta calidad ecológica, mostrando que tienen una respuesta rápida frente a incrementos en la turbidez, la carga orgánica o la contaminación microbiológica, lo que sugiere que, aunque la región está dominada por presiones antrópicas, persisten microhábitats o tramos con condiciones relativamente favorables, capaces de sostener taxones con mayores requerimientos ambientales (Bonada et al., 2006; Buss et al., 2015).

Adicionalmente, su presencia y abundancia se configuran como una señal robusta de integridad ecológica local (Resh et al., 1995; Domínguez & Fernández, 2009), es decir que la ocurrencia simultánea con este grupo reducido de taxones sugiere no solo la presencia de organismos especializados asociados a condiciones particulares dentro del gradiente, con baja contaminación sino que también permite inferir que, la región mantiene una heterogeneidad ambiental suficiente para sostener

organismos de alta sensibilidad, lo que incrementa el valor ecológico del sistema y su potencial como referencia.

El gradiente ambiental que modeló la comunidad de macroinvertebrados en la región Andina integró condiciones de enriquecimiento por nutrientes, carga orgánica y déficit de oxígeno, el cual se asocia a condiciones naturales y antrópicas de la zona como mayor altitud y uso del suelo con predominancia de agricultura y ganadería extensiva.

El dominio de taxones con baja tolerancia (79 %) indica que la región está estructurada por organismos con nichos estrechos y alta sensibilidad a las variaciones del gradiente dominante. La presencia simultánea de taxones de bajas tolerancias con óptimos altos y bajos permite inferir sobre grupos que se adaptan en distintos puntos del gradiente, evidenciando una heterogeneidad ambiental que soporta tanto organismos especialistas tanto de condiciones favorables como de condiciones más degradadas.

En contraste, el grupo de taxones con baja tolerancia y óptimos bajos, representado por *Psephenops* sp., *Thraulodes* sp., *Corydalus* sp. y *Macrelmis* sp. evidencia una especialización hacia condiciones bajas del gradiente, asociadas a menor turbidez, enriquecimiento por nutrientes y mayor oxigenación. La baja tolerancia de estos organismos indica que su capacidad de persistir fuera de estas condiciones es limitada, lo que los convierte en indicadores sensibles a condiciones de degradación, como lo han reportado autores como Forero-Céspedes et al. (2016), Sánchez et al. (2024), Prat et al. (2010), quienes han indicado que estos grupos son indicadores de aguas oligotróficas y bien oxigenadas.

La presencia de un grupo reducido con altas tolerancias y bajos óptimos ecológicos, donde se destacan: *Physa* sp., *Leptonema* sp., *Baetodes* sp., *Smicridea* sp., refleja la existencia de taxones generalistas con capacidad de persistir bajo un amplio rango de condiciones, pero con afinidad por sectores del gradiente caracterizados por impacto moderado (Springer, 2010). Pese a su limitada utilidad como bioindicadores de condiciones extremas, su abundancia relativa puede ser indicativa de estados intermedios de calidad.

Patrones regionales de afinidad ecológica y tolerancia de macroinvertebrados: El análisis clúster basado en los valores de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia de los taxones comunes reflejó diferencias en la respuesta ecológica de los organismos frente a los gradientes ambientales dominantes de cada región. Aunque los tres taxones incluidos (*Smicridea* sp., *Thraulodes* sp. y *Anacroneuria* sp.) en el análisis estuvieron presentes en las cuatro regiones, la variabilidad observada en sus óptimos y tolerancias indica que su respuesta ecológica no es estática, sino que responde a la combinación de condiciones ambientales y presiones que caracterizan a cada región.

Los valores de óptimo y tolerancia obtenidos se interpretan principalmente en términos relativos dentro de cada región, es decir, como una medida de la posición y amplitud del nicho de cada taxón frente al gradiente dominante regional, más que como valores absolutos estrictamente comparables entre regiones. En ese sentido, el análisis se basa en los patrones de distribución de los óptimos y rangos (conformación de grupos de especies con respuestas similares) y no en la igualdad numérica del eje ambiental entre modelos. Esta aproximación es coherente con estudios que analizan desplazamientos regionales de nicho y cambios en la amplitud de los rangos de tolerancia entre regiones o unidades biogeográficas, poniendo énfasis en la estructura y variación relativa del nicho más que en un único valor absoluto del gradiente (Cano-Barbacil et al., 2024; Prinzing et al., 2002; Karasiewicz et al., 2017). Bajo este enfoque, las diferencias entre regiones se interpretan comparando la forma de los perfiles de tolerancia y la configuración de los conglomerados regionales, más que contrastando directamente los valores numéricos del eje canónico, buscando que los resultados aporten al análisis de información para la toma de decisiones en la gestión de cuerpos de agua tropicales dentro de marcos regionales bien definidos, sin asumir

la existencia de un único gradiente ambiental uniforme para toda el área de estudio (Abell et al., 2008; Omernik, 2004).

Las diferencias en los valores de óptimos ecológicos y tolerancias para los mismos taxones entre regiones pueden explicarse por la heterogeneidad ambiental regional, que define tanto la posición del nicho como la amplitud de la tolerancia de los taxones. Esto es explicado por Forero-Céspedes et al., (2016) quien indica que factores como el régimen hidrológico, la geología, la altitud, la conectividad y la intensidad de las presiones antrópicas influyen en la disponibilidad de hábitats y en la expresión funcional de los organismos, generando respuestas diferenciadas incluso en taxones ampliamente distribuidos. Esta explicación concuerda a su vez con el concepto de plasticidad ecológica, según el cual las especies pueden modificar su rango de afinidad y tolerancia a lo largo de gradientes ambientales contrastantes sin perder su identidad taxonómica (Cullum, 2019).

La mayor afinidad observada entre las regiones Andina y Orinoquia sugiere (a pesar de sus diferencias fisiográficas), que comparten gradientes ambientales en relación con las variables que estructuran la comunidad béntica. En ese sentido, se puede indicar que ambas regiones presentan sistemas fluviales influenciados por aportes continentales, con gradientes marcados de nutrientes, sólidos y oxigenación, asociados a dinámicas de uso de suelo similares donde predomina el uso extensivo agrícola y ganadero que pueden ser comparables a escala regional.

Esta similitud se traduce en valores de óptimos y tolerancias más cercanas para los taxones comunes, lo que explica su agrupamiento en un mismo clúster. Autores como Carscadden et al. (2020) han señalado que regiones con gradientes ambientales compartidas tienden a mostrar respuestas biológicas similares, incluso cuando difieren en aspectos climáticos o biogeográficos más amplios.

En contraste, la separación marcada de la región Pacífico refleja la singularidad de sus condiciones ambientales y de los gradientes que influyen en la distribución de los macroinvertebrados. Los sistemas lóticos del Pacífico se caracterizan por altas precipitaciones, caudales elevados, fuerte influencia de sedimentos finos y condiciones fisicoquímicas altamente dinámicas (Quesada-Martínez, 2016; Vargas-Porras et al., 2020), lo que genera un escenario ambiental significativamente distinto al de las demás regiones.

Estas particularidades influyen en la expresión de los óptimos ecológicos y en la amplitud de tolerancia de los taxones, haciendo que sus valores se desplacen hacia posiciones distintas que están relacionas con adaptación a condiciones más variables y extremas, de ahí que comparta taxones con las otras regiones, su respuesta ecológica sea considerablemente distinta. Por su parte la posición intermedia de la región Caribe, separada progresivamente del clúster Andes-Orinoquia pero más cerca que con respecto a Pacífico, sugiere un gradiente de transición en términos de condiciones ambientales y presiones antrópicas.

Bioindicadores regionales clave derivados de óptimos ecológicos y tolerancias: La identificación de bioindicadores regionales a partir de los valores de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia permitió reconocer taxones con alta capacidad diagnóstica frente a los gradientes ambientales dominantes en cada región. A diferencia de enfoques basados exclusivamente en presencia o abundancia, este método integró la posición del nicho ecológico y la amplitud de respuesta ambiental, proporcionando una interpretación ecológica más ajustada al estado de los sistemas acuáticos.

Los resultados obtenidos reflejan que la bioindicación debe partir de un enfoque regional, y que los valores de óptimos y tolerancias deben interpretarse dentro del contexto ambiental específico de cada región. Este enfoque fortalece el desarrollo de esquemas de biomonitoreo más precisos y comparables, orientados tanto a la evaluación del estado ecológico como a la gestión y restauración de los ecosistemas acuáticos. En general, los resultados confirman que los macroinvertebrados presentan patrones regionales diferenciados en

su respuesta a los gradientes ambientales, y que la combinación de análisis canónicos con la estimación de óptimos y tolerancias permite identificar con mayor precisión taxones bioindicadores de buena y mala calidad del agua.

En este sentido, estudios recientes con insectos terrestres han mostrado patrones similares como los de Montoya et al. (2021) analizaron la estructura y diversidad de sírfidos (Diptera: Syrphidae) en páramos del noroeste de Colombia y propusieron especies bioindicadoras asociadas a gradientes de intervención antrópica y heterogeneidad de coberturas, evidenciando que la respuesta de estos dípteros a los cambios ambientales también es fuertemente dependiente del contexto regional y del tipo de gradiente evaluado. Estos resultados, junto con la evidencia disponible para Odonata y otros grupos, refuerzan la idea de que los esquemas de bioindicación más robustos son aquellos que combinan información de distintos grupos taxonómicos y que calibran sus umbrales de respuesta a escalas regionales bien definidas.

En el contexto colombiano, la evaluación biológica de la calidad del agua se ha basado predominantemente en índices bióticos derivados de macroinvertebrados, en particular el BMWP/Col y sus adaptaciones regionales, así como en índices EPT, Average Score Per Taxon (ASPT) y variantes multimétricas que operan principalmente a nivel de familia y emplean valores de sensibilidad preasignados. Diversos estudios y revisiones como los de Castillo-Figueroa et al. (2018), Forero-Céspedes et al. (2016), Roldán-Perez & Ramírez-Restrepo (2016), Ríos-Touma et al. (2014), y Vega-Araújo et al. (2024), han mostrado que estos índices son herramientas útiles para clasificar el estado ecológico de ríos andinos y de otras regiones, pero también han evidenciado una fuerte concentración de esfuerzos en la región Andina y una menor representación de regiones como Orinoquia, Caribe o Amazonia, donde la información de tolerancia es aún incipiente.

Los resultados de este estudio indican que la incorporación de óptimos ecológicos y rangos de tolerancia específicos por región puede complementar y refinar la bioindicación actualmente utilizada en Colombia. La estimación cuantitativa de la posición y amplitud del nicho de los taxones frente a gradientes ambientales permite: identificar bioindicadores regionales con respuestas bien definidas, detectar casos donde un mismo taxón presenta tolerancias distintas entre regiones, y aportar criterios objetivos para revisar y ajustar los puntajes de sensibilidad empleados en índices como el BMWP/Col y el Índice Biótico Andino (ABI) en diferentes contextos regionales.

Resultados similares han sido documentados por autores como Garzón-Salamanca et al. (2020) quienes exploraron la ecología y el valor bioindicador de larvas de Odonata en sistemas lóticos colombianos, mostrando que distintos géneros presentan rangos de afinidad bien delimitados frente a gradientes de calidad de agua y que la integración de métricas de respuesta ecológica mejora la capacidad diagnóstica de este grupo como bioindicador. Dichos hallazgos son coherentes con nuestro enfoque basado en óptimos ecológicos y tolerancias, en el que la posición del nicho y la amplitud del rango ambiental permiten discriminar de manera más fina entre condiciones de buena y mala calidad del agua.

Este enfoque integrado constituye una herramienta robusta para el diseño de programas de biomonitoreo regional y para la gestión ambiental de los ecosistemas hídricos. La consistencia de estos resultados con estudios previos (Chalar et al., 2011; Haase & Nolte, 2008), respalda el uso de óptimos y tolerancias ecológicas como una herramienta robusta para la identificación de bioindicadores regionales. Adicionalmente esta orientación permite superar las limitaciones de los índices bióticos tradicionales basados únicamente en presencia/ausencia o en asignaciones de sensibilidad prestablecidas, al incorporar de manera directa la respuesta cuantitativa de los taxones frente a gradientes ambientales, evidenciando además que la bioindicación basada en estos parámetros debe interpretarse en un marco regional, ya que los valores derivados para un mismo taxón

no son estáticos entre regiones a pesar de que se presente patrones claros.

En ese sentido, la variabilidad observada pone en evidencia la necesidad de desarrollar referencias de bioindicación regional para mejorar la resolución de los análisis, limitando el uso generalizado de valores promedio a gran escala. Desde una perspectiva aplicada, los taxones comunes analizados emergen como indicadores sensibles de diferenciación regional, no por su sola presencia, sino por la forma en que ajustan sus nichos ecológicos frente a gradientes ambientales contrastantes, lo que refuerza la utilidad del análisis clúster como herramienta integradora para la evaluación comparativa del estado ecológico entre regiones.

Declaración de ética: Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento al Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico por el apoyo brindado en términos de tiempo y recursos financieros para el desarrollo de la presente investigación. Asimismo, se reconoce de manera especial la contribución de Mayra Becerra por su apoyo en la revisión y organización taxonómica de los macroinvertebrados, cuyo aporte fue fundamental para la consolidación de la base biológica del estudio y a Juan Esteban Rendón Villada por la edición de las gráficas.

REFERENCIAS

Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Contreras-Balderas, S., Bussing, W., Stiassny, M. L. J., Skelton, P., Allen, G. R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., ... Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience, 58*(5), 403–414. https://doi.org/10.1641/B580507

Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2020). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio, 50*(1), 85–94. https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8

Arango, C., Dorado, C., & Ruiz, F. (2010). *Climatología trimestral de Colombia*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.

Armijos-Arcos, F., Salazar, C., Beltrán-Dávalos, A. A., Kurbatova, A. I., & Savenkova, E. V. (2025). Assessment of water quality and ecological integrity in an Andean watershed. *Sustainability, 17*(8), 3684. https://doi.org/10.3390/su17083684

Baird, R. B., Eaton, A. D., & Rice, E. W. (Eds.). (2017). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (23rd ed.). American Public Health Association, American Water Works Association, & Water Environment Federation.

Baptista, D. F., Buss, D. F., Egler, M., Giovanelli, A., Silveira, M. P., & Nessimian, J. L. (2007). A multimetric index based on benthic macroinvertebrates for evaluation of Atlantic Forest streams at Rio de Janeiro State, Brazil. *Hydrobiologia, 575*(1), 83–94. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0286-x

Bonada, N., Prat, N., Resh, V. H., & Statzner, B. (2006). Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology, 51*(1), 495–523. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124

Buss, D. F., Carlisle, D. M., Chon, T. S., Culp, J., Harding, J. S., Keizer-Vlek, H. E., Robinson, W. A., Strachan, S., Thirion, C., & Hughes, R. M. (2015). Stream biomonitoring using macroinvertebrates around the globe: A comparison of large-scale programs. *Environmental Monitoring and Assessment, 187*, 4132. https://doi.org/10.1007/s10661-014-4132-8

Cano-Barbacil, C., Olden, J. D., & García-Berthou, E. (2024). Myers' divisions revisited: Contemporary evidence for distinct trait differences among global inland fishes. *Fish and Fisheries, 25*(4), 672–685. https://doi.org/10.1111/faf.12832

Carew, M. E., Pettigrove, V., Cox, R. L., & Hoffmann, A. A. (2007). The response of Chironomidae to sediment pollution and other environmental characteristics in urban wetlands. *Freshwater Biology, 52*(12), 2444–2462. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01844.x

Carrasco-Baquero, J. C., Caballero-Serrano, V., Carrasco-López, D. C., Romero-Cañizares, F., León-Gualán, D. A., Córdova-Lliquin, J. D., Vieira-Lanero, R., & Cobo-Gradín, F. (2025). Aquatic macroinvertebrates as indicators of water quality in the wetlands of the Chimborazo Wildlife Reserve – Ecuador. *Limnologica, 112*, 126234. https://doi.org/10.1016/j.limno.2025.126234

Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., Cadotte, M. W., Afkhami, M. E., Gravel, D., Livingstone, S. W., & Wiens, J. (2020). Niche breadth: Causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology, 95*(3), 179–214. https://doi.org/10.1086/710388

Castillo-Figueroa, D., Garzón-Salamanca, L. L., & Albarracín-Caro, J. F. (2018). Aquatic macroinvertebrates as water quality bioindicators in Colombia: A systematic review. *Neotropical Biology and Conservation, 13*(3), 235–248. https://doi.org/10.4013/nbc.2018.133.06

Chalar, G., Arocena, R., Pacheco, J. P., & Fabián, D. (2011). Trophic assessment of streams in Uruguay: A Trophic State Index for Benthic Invertebrates (TSI-BI). *Ecological Indicators, 11*(2), 362–369. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.004

Chessman, B. C. (2003). New sensitivity grades for Australian river macroinvertebrates. *Marine and Freshwater Research, 54*, 95–103. https://doi.org/10.1071/MF02114

Comte, L., & Olden, J. D. (2017). Climatic vulnerability of the world's freshwater and marine fishes. *Nature Climate Change, 7*(10), 718–722. https://doi.org/10.1038/nclimate3382

Cristóbal, E., Velasco-Ayuso, S., Justel, A., & Toro, M. (2014). Robust optima and tolerance ranges of biological indicators: A new method to identify sentinels of global warming. *Ecological Research, 29*(1), 55–68. https://doi.org/10.1007/s11284-013-1105-z

Cullum, A. J. (2019). Tolerance range. In B. Fath (Ed.), *Encyclopedia of ecology* (2nd ed., pp. 640–646). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63768-0.00556-4

Domínguez, E., & Fernández, H. R. (Eds.). (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo.

Forero-Céspedes, A. M., Gutiérrez, C., & Reinoso-Flórez, G. (2016). Composición y estructura de la familia Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) en una cuenca andina colombiana. *Hidrobiológica, 26*(3), 459–474.

Gallego, J. L., Shipley, E. R., Vlahos, P., & Olivero-Verbel, J. (2024). Occurrence and toxicological relevance of pesticides and trace metals in agricultural soils, sediments, and water of the Sogamoso River basin, Colombia. *Chemosphere, 354*, 141713. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.141713

Garzón-Salamanca, L. L., Rivera-Rondón, C. A., Aristizábal, H., & Forero, D. (2020). Exploring the ecology and indicator value of some larvae of Odonata genera in Colombia. *Environmental Entomology, 49*(4), 829–837. https://doi.org/10.1093/ee/nvaa059

Haase, P., & Nolte, U. (2008). The Invertebrate Species Index (ISI) for streams in southeast Queensland, Australia. *Ecological Indicators, 8*(5), 599–613. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.08.005

Häder, D.-P., Banaszak, A. T., Villafañe, V. E., Narvarte, M. A., González, R. A., & Helbling, E. W. (2020). Anthropogenic pollution of aquatic ecosystems: Emerging problems with global implications. *Science of the Total Environment, 713*, 136586. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136586

Hanson, P. C., Carpenter, S. R., Kimura, N., Wu, C., Cornelius, S. P., & Kratz, T. K. (2008). Evaluation of metabolism models for free-water dissolved oxygen methods in lakes. *Limnology and Oceanography: Methods, 6*(9), 454–465. https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.454

Hanson, P., Springer, M., & Ramírez, A. (2010). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical, 58*(Suppl. 4), 3–37.

Hauer, F. R., & Lamberti, G. A. (Eds.). (2007). *Methods in stream ecology* (2nd ed.). Academic Press.

Hering, D., Johnson, R. K., Kramm, S., Schmutz, S., Szoszkiewicz, K., & Verdonschot, P. F. M. (2006). Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: A comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater Biology*, *51*(9), 1757–1785. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01610.x

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*, 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2024). *Normales climáticas estándar de Colombia 1991–2020*. https://visualizador.ideam.gov.co/portal/apps/storymaps/stories/4e4711bf76274a51a3c8282c2d73f4d6

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2023). *Resumen Estudio Nacional del Agua 2022*. https://www.ideam.gov.co/sites/default/files/prensa/boletines/2024-08-23/resumen_ejecutivo_estudio_nacional_del_agua_2022_0.pdf

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2010). *Segunda comunicación nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático: Tomo II. Clima y escenarios de cambio climático en Colombia*. https://unfccc.int/sites/default/files/resource/Segunda%20comunicacion%20nacional%20Espanol%20Colombia.pdf

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andréis. (2022). *Informe del estado de los ambientes hídricos y costeros en Colombia (IERAC 2022)*. https://www.invemar.org.co/documents/37438/104826/Informe+del+estado+de+los+ambientes+marinos+y+costeros+2022.pdf/86dfa486-5ec0-bfa5-2fb1-494174254829?t=1702910296710

Karasiewicz, S., Dolédec, S., & Lefebvre, S. (2017). Within outlying mean indexes: Refining the OMI analysis for the realized niche decomposition. *PeerJ, 5*, e3364. https://doi.org/10.7717/peerj.3364

Latin America & Caribbean Geographic. (2025, July 17). *The geography of Colombia: A land where Andes meet Amazon*. https://lacgeo.com/geography-colombia

Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (Vol. 24, 3rd ed.). Elsevier.

Lepš, J., & Šmilauer, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press.

Lewinsohn, T., & Ré-Jorge, L. (2024). Species diversity: Overview. In S. M. Scheiner (Ed.), *Encyclopedia of biodiversity* (3rd ed., Vol. 5, pp. 275–286). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00345-5

Loveland, T. R., & Merchant, J. M. (2004). Ecoregions and ecoregionalization: Geographical and ecological perspectives. *Environmental Management, 34*(Suppl. 1), S1–S13. https://doi.org/10.1007/s00267-003-5181-x

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2023). *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions* (R package version 2.1.6) [Software]. CRAN. https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html

Mariño-Martínez, J. E. (2023). El agua y la minería (petróleo, gas y otros minerales). En J. E. Mariño-Martínez (Ed.), *Las aguas de la Orinoquía Colombiana y el cambio climático* (pp. 137–147). Editorial UPTC. https://doi.org/10.19053/9789586607827

Minorta-Cely, V., & Rangel-Ch, J. O. (2014). La riqueza y diversidad de las plantas con flores de la Orinoquia colombiana. En J. O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica XIV: La región de la Orinoquia de Colombia* (pp. 237–418). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Montoya, A. L., Parra, J. L., & Wolff, M. (2021). Structure and diversity of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in northwestern Colombian paramos: Towards the identification of bioindicator species in the Tropical Andes. *Journal of Insect Conservation, 25*, 809–828. https://doi.org/10.1007/s10841-021-00346-3

Moradi, A., & Rahmati, S. (2023). Ecoregional planning: An overview of concepts and approaches. *Current Urban Studies, 11*(4), 682–707. https://doi.org/10.4236/cus.2023.114035

Moreno-Méndez, J. O. (2020). Los retos del acceso a agua potable y saneamiento básico de las zonas rurales en Colombia. *Revista de Ingeniería*, (49), 28–37. https://doi.org/10.16924/revinge.49.5

Odum, E. P. (1971). *Fundamentals of ecology* (3rd ed.). W. B. Saunders Company.

Ohmann, J. L., & Spies, T. A. (1998). Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. *Ecological Monographs, 68*(2), 151–182. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0151:rgaasp]2.0.co;2

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Sólymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2022). *vegan: Community Ecology Package* (Version 2.6-2) [Software]. CRAN. https://CRAN.R-project.org/package=vegan

Omernik, J. M. (1987). Ecoregions of the conterminous United States. *Annals of the Association of American Geographers, 77*(1), 118–125. https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1987.tb00149.x

Omernik, J. M. (2004). Perspectives on the nature and definition of ecological regions. *Environmental Management, 34*(Suppl. 1), S27–S38. https://doi.org/10.1007/s00267-003-5197-2

Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49). Princeton University Press. https://doi.org/10.1515/9781400840670

Prat, N., Acosta, R., & Villamarín, C. (2010). *Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Diptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú: Clave para la determinación de los géneros*. Universidad de Barcelona. https://www.fehm.cat/wp-content/uploads/2025/04/CLAVE_LARVAS_PERU_ECUADORvfoto3_3_peq.pdf

Prat, N., Ríos, B., Acosta, R., & Rieradevall, M. (2009). Los macroinvertebrados como indicadores de calidad de las aguas. En E. Domínguez & H. R. Fernández (Eds.), *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología* (pp. 631–654). Fundación Miguel Lillo.

Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2002). Which species become aliens? *Evolutionary Ecology Research, 4*(6), 385–405.

Procel-Vidal, K., Vasconez-Zambrano, J. P., Luna-Florin, A. D., & Paredes-Moran, J. G. (2025). Macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores de calidad del agua en el ecosistema manglar del Archipiélago de Jambelí, Ecuador. *Revista Ciencia y Tecnología, 12*(1), 10–22. https://doi.org/10.26423/rctu.v12i1.867

Quesada-Martínez, Z. (2016). Características fisicoquímicas de la zona baja de cuatro afluentes urbanos del río Atrato, como una aproximación al análisis de sus aportes contaminantes. *Revista Bioetnia, 13*(1), 16–27. https://doi.org/10.51641/bioetnia.v13i1.151

R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Rangel-Ch., J. O. (2004). Clima de la región Pacífica colombiana. En J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica* (pp. 39–82). Universidad Nacional de Colombia.

Rangel-Ch., J. O., & Arellano-Peñas, H. (2008). El clima en el área del transecto Sumapaz (cordillera Oriental). En T. Van der Hammen, J. O. Rangel-Ch., & A. M. Cleef (Eds.), *Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes* (Vol. 7, pp. 143–184). J. Cramer.

Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T. J., Kidd, K. A., MacCormack, T. J., Olden, J. D., Ormerod, S. J., Smol, J. P., Taylor, W. W., Tockner, K., Vermaire, J. C., Dudgeon, D., & Cooke, S. J. (2019). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews, 94*(3), 849–873. https://doi.org/10.1111/brv.12480

Resh, V. H., Norris, R. H., & Barbour, M. T. (1995). Design and implementation of rapid assessment approaches for water resource monitoring using benthic macroinvertebrates. *Australian Journal of Ecology, 20*(1), 108–121. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1995.tb00525.x

Ríos-Touma, B., Acosta, R., & Prat, N. (2014). The Andean Biotic Index (ABI): Revised tolerance to pollution values for macroinvertebrate families and index performance evaluation. *Revista de Biología Tropical, 62*(Suppl. 2), 249–273. https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15791

Rippstein, G., Escobar, G., & Motta, F. (Eds.). (2001). *Agroecología y biodiversidad de las sabanas en los Llanos Orientales de Colombia*. Centro Internacional de Agricultura Tropical.

Roldán-Pérez, G. (2016). Los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua: Cuatro décadas de desarrollo en Colombia y Latinoamérica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 40*(155), 254–274. https://doi.org/10.18257/raccefyn.335

Roldán-Pérez, G. A. (2003). *Bioindicación de la calidad del agua en Colombia: Uso del método BMWP/Col*. Universidad de Antioquia.

Roldán-Pérez, G., & Ramírez-Restrepo, J. J. (2016). *Fundamentos de limnología neotropical* (2nd ed.). Universidad de Antioquia.

Rosenberg, D. M., & Resh, V. H. (1993). *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall.

Ruiz, D. M., Martínez-Idrobo, J. P., Otero-Sarmiento, J. D., & Figueroa-Casas, A. (2017). Effects of productive activities on the water quality for human consumption in an Andean basin: A case study. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental, 33*(3), 361–375. https://doi.org/10.20937/RICA.2017.33.03.01

Sánchez, Y. N., Vásquez, J. M., & Caro, C. I. (2024). Larvas de Trichoptera: Diversidad y distribución en el río Quenane, piedemonte orinocense colombiano. *Entre Ciencia e Ingeniería, 18*(36), 17–23. https://doi.org/10.31908/19098367.2861

Shelford, V. E. (1913a). *Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: A study in animal ecology*. University of Chicago Press.

Shelford, V. E. (1913b). *Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: A study in animal ecology*. The University of Chicago Press. https://doi.org/10.5962/bhl.title.7231

Smith, T. M., & Smith, R. L. (2012). *Elements of ecology* (8th ed.). Pearson Educación.

Solís, H., Moreno, L., & García-Noguera, L. (2025). La contaminación del recurso hídrico en Colombia y sus mecanismos sociales de intervención y recuperación: Una revisión de la literatura. *Ciencia Latina Revista Científica Multidisciplinar, 8*(6), 6464–6493. https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v8i6.15338

Springer, M. (2010). Biomonitoreo acuático. *Revista de Biología Tropical, 58*(Suppl. 4), 53–59.

ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, P. (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5)* [Software]. Microcomputer Power.

ter Braak, C. J. F., & van Dam, H. (1989). Inferring pH from diatoms: A comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia, 178*(1), 209–223. https://doi.org/10.1007/BF00006028

Vargas-Porras, L. Y. (2019). Análisis de la variación fisicoquímica del agua en fuentes hídricas con diferente temporalidad de post-aprovechamiento minero a cielo abierto en Jigualito, Condoto, Chocó, Colombia. *Revista Bioetnia, 16*(1), 54–70. https://doi.org/10.51641/bioetnia.v16i1.217

Vargas-Porras, L. Y., Ramírez-Moreno, G., Hernández-Atilano, E., & Rangel-Ch., J. O. (2020). Algas perifíticas en cuatro fuentes hídricas con diferente temporalidad post aprovechamiento minero a cielo abierto en Jigualito, Condoto, Chocó, Colombia. *Hidrobiológica, 30*(3), 189–202. https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2020v30n3/Vargas

Vega-Araújo, J., Peña Niño, J., Arond, E., & Patzy, F. (2024). *Carbón y transiciones justas en el Caribe colombiano*. Stockholm Environment Institute. https://doi.org/10.51414/sei2024.021

Verbitsky, V. B., & Verbitskaya, T. I. (2007). Ecological optimum of ectothermic organisms: Static–dynamical approach. *Nature Precedings, 2*, 1–9. https://doi.org/10.1038/npre.2007.1324.1