

Artículo de investigación

Arreglos hidrogeomorfológicos del cauce de un río neotropical

Belkys J. Pérez-García ¹ , Samuel Segnini ² 

¹ Centro de Estudios en Zoología Aplicada (CEZA), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo (UC), Carabobo, Venezuela. ✉ belperezster@gmail.com

² Laboratorio de Ecología de Insectos, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela ✉

Resumen: Las variables hidráulicas y morfológicas se encuentran entre los principales factores que regulan la organización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los ecosistemas fluviales. Los factores hidráulicos son impulsados por la dinámica del caudal, mientras que los factores morfológicos derivan de las variaciones estructurales en el lecho del cauce a través del cual fluyen las aguas superficiales. En consecuencia, las comunidades acuáticas persisten en los ambientes lóticos gracias al flujo continuo de las aguas corrientes, no obstante, su persistencia depende de su capacidad adaptativa a las dinámicas espaciales y temporales que imponen las variables hidráulicas y morfológicas. Para poner a prueba esta hipótesis, se caracterizaron los cambios espacio-temporales en los atributos hidráulicos e hidrogeomorfológicos de dos arreglos jerárquicos del cauce dentro de un río neotropical: los tramos (reaches) como segmentos distintos del cauce, y los hábitats como áreas dentro de dichos tramos que mantienen una estructura y funcionamiento a través del espacio y el tiempo. Durante siete campañas de muestreo realizadas a lo largo de las estaciones seca y lluviosa de 2012, se midieron diversas variables morfométricas, fisicoquímicas y ambientales en el río Guáquira (Estado Yaracuy). El análisis de los datos permitió diferenciar cuatro tipos de tramos mediante la comparación de variables hidráulicas, conductividad, y el arreglo y heterogeneidad del sustrato; además, permitió la identificación de cuatro tipos de hábitats dentro de dichos tramos basándose en la velocidad de la corriente y la acumulación de materia orgánica.

Palabras clave: Dinámica de parches; Ecosistemas lóticos; Escala del tramo; Heterogeneidad de hábitats.

Recibido: 2025-09-22

Aceptado: 2025-12-18

Publicado: 2026-03-13

Contacto: belperezster@gmail.com

Editor: Luis Montilla 

Conflicto de interés: Los autores declaran no tener conflicto de intereses

Cita: Belkys J. Pérez-García; Samuel Segnini. 2026 Arreglos hidrogeomorfológicos del cauce de un río neotropical. *Ecotropicos*. <https://doi.org/10.53157/ecotropicos.cey3-06jq>.

Derechos de autor: © 2026 Los autores.

Licencia: Publicado por la Sociedad Venezolana de Ecología bajo licencia CC BY 4.0.

Introducción

Los sistemas lóticos conforman cuencas de drenaje, dependen de diversos factores entre los que destacan la topografía, la geología, el clima, la vegetación terrestre y la biota (Elosegi et al., 2010; Ferguson et al., 2022; Lane et al., 2021; Thorp et al., 2006). Estas características cambian en el espacio y el tiempo, de modo que las relaciones entre la conformación física de estos sistemas y sus procesos ecológicos y biológicos pueden analizarse en diferentes niveles de organización espacial y temporal (Bisson et al., 2017; Fisher et al., 2007; Meitzen et al., 2013; Thorp et al., 2006).

La organización jerárquica más utilizada es la de Frissell et al. (1986), la cual ordena las cuencas en tres niveles espaciales: a) un nivel regional, el cual comprende todas las corrientes fluviales a escala del paisaje; b) un nivel subregional que, identifica los segmentos de los diferentes ríos que confluyen en un cauce principal; y c) un nivel local, que considera los tramos y hábitats dentro de los segmentos de un cauce. Con el objetivo de sintetizar esta complejidad geomorfológica de los ríos, se han propuesto varios sistemas de clasificación especialmente a nivel de tramos (Montgomery & Buffington, 1997) y de hábitats (Hawkins et al., 1993).

En el caso de los tramos montañosos, Montgomery & Buffington (1997) Montgomery & Buffington (1997), los clasifica de acuerdo a la forma del lecho, la cual permite predecir la dinámica de la interacción física y biológica como respuesta al aporte y transporte de los sedimentos (Lane et al., 2021).

Por otra parte, Hawkins et al. (1993) definen los hábitats como áreas relativamente homogéneas dentro de los tramos, que difieren entre sí en cuanto a la profundidad, la velocidad y las características del sustrato, clasificándolos en hábitats de aguas lentas y de aguas rápidas. Esta clasificación, se ajusta a la utilizada en los estudios de ecología de comunidades acuáticas, donde los hábitats, se diferencian en rápidos (*riffle*), correderas (*runs*) y remansos (*pools*) (Logan & Brooker 1983, Jowett 1993). Esta última clasificación, se basa en la velocidad de la corriente, la cantidad de hojarasca acumulada, en conjunto con el predominio de un tamaño particular del sustrato inorgánico, su estabilidad y su ubicación en el cauce (Herbst et al., 2018; Jowett, 1993; Kobayashi & Kagaya, 2005; Palmer et al., 1991; Wang et al., 2023; Yule, 1996).

El objetivo de esta investigación fue describir en un río neotropical, las características hidrogeomorfológicas y fisicoquímicas de los tramos y hábitats propuestos en la clasificación de Montgomery & Buffington (1997) y Hawkins et al. (1993), respectivamente.

Métodos

Área de estudio:

El estudio se llevó a cabo en la microcuenca del Río Guáquira, tributario del río Yaracuy, Venezuela. Este río, nace en el cerro Zapatero a una altitud de 1000 msnm en el Macizo de Nirgua de la Cordillera de la Costa (MRNR 2001) (Fig. 1). El Guáquira es un río de tercer orden que fluye a través de la Hacienda Guáquira, y cubre una superficie de 500 Ha. El trecho estudiado se ubica dentro de las coordenadas 10°16'59"N y 68°39'33"O a una altitud 120 msnm. El patrón de precipitaciones de la zona es unimodal, con una época de sequía (diciembre-abril), con una precipitación media mensual aproximada de 62 mm y una época de lluvias (mayo-diciembre), con una precipitación media mensual aproximada de 168 mm.

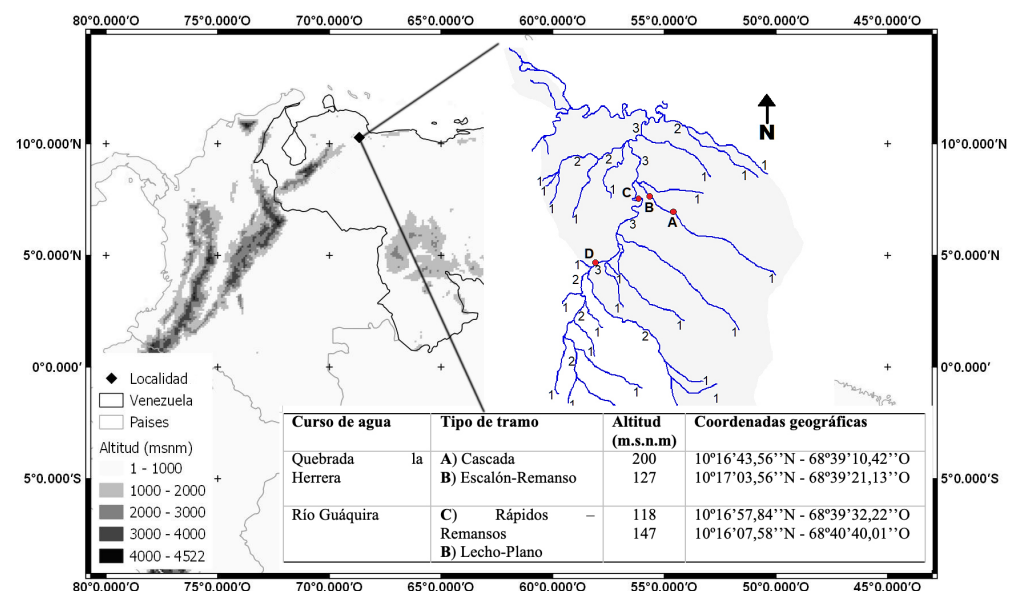


Figura 1: Mapa de Venezuela indicando ubicación del Estado Yaracuy (trapezio negro). Énfasis en la microcuenca del río Guáquira y perímetro de las Hacienda La Guáquira: los números indican los órdenes del río Guáquira y sus tributarios; los círculos rojos indican los sitios de muestreo: A y B tramos de la quebrada la Herrera, C y D tramos del río Guáquira.

Periodos de muestreo

Se efectuaron siete campañas de muestreo repartidas de la siguiente forma, dos en el periodo de fin de lluvias (noviembre - diciembre 2011), dos en la época seca (febrero- marzo 2012), una en el inicio de la época de lluvias (mayo 2012) y dos en plena época de lluvias (agosto 2012).

Selección y caracterización hidrogeomorfológica de los tramos y hábitats

Cuatro tipos de tramos se categorizaron siguiendo la clasificación de Montgomery & Buffington (1997). En todas las fechas de muestreo y dentro de cada tramo, se delimitó un trayecto del curso de agua de aproximadamente 75 m de longitud y se dividió en 3 subsecciones de 25 m cada una, para llevar a cabo un muestreo estratificado y tipo haphazard, a nivel del hábitat. En tal sentido, dentro de cada subsección se seleccionaron tres hábitats que se identificaron como Rápidos (Ra), Correderas (Co) y Remansos (Re). La selección se realizó según la presencia de estos tipos de hábitats dentro de los tres subtramos que conformaban a cada tramo.

Una vez ubicado y seleccionado el tipo de habitat, se recolectaron aleatoriamente tres muestras de materia orgánica usando una red de Surber, con una manga de diámetro del poro de 300 μm y una cuadrícula de muestreo de área de $0,0961\text{cm}^2$. En el laboratorio, la materia orgánica de cada muestra se separó en dos fracciones: 1) Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOPG > 1mm) y 2) Materia Orgánica Particulada Fina ($0,5\mu\text{m} < \text{MOPF} < 1\text{mm}$). Seguidamente, ambas fracciones fueron secadas en una estufa a 60°C por 48 horas, pesadas para determinar su masa seca, y finalmente incineradas (550°C) y pesadas para obtener la masa libre de cenizas (Yule, 1996).

Caracterización fisicoquímica de los tramos

En todas las fechas de muestreo y dentro de cada tramo, en cada subsección, es decir cada 25 m aproximadamente, se midieron las variables hidromorfoométricas siguientes: profundidad del cauce (m), ancho del cauce húmedo (m), velocidad de la corriente (m/s) y caudal ($\frac{\text{m}^3}{\text{s}}$), con ayuda de cintas métricas y un correntímetro. Mas las variables fisicoquímicas: temperatura del aire y del agua (°C), turbidez (NTU), conductividad (μS), pH y oxígeno disuelto, fueron medidas con sensores electrónicos convencionales para cada variable. Se tomó una muestra de agua para estimar las concentraciones totales de carbono, nitrógeno y fósforo, se midieron en el laboratorio, siguiendo la metodología estándar de la American Public Health Association et al. (1995).

La calidad del hábitat ribereño y del cauce se describió aplicando el protocolo desarrollado por la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (Barbour, 1999) y modificado por Segnini et al. (2009) para ríos andinos neotropicales. Este protocolo se basa en el llenado de una planilla para la evaluación visual del cauce y sus riberas, considerando aspectos relacionados a la estructura del cauce y su sustrato y a la calidad de la zona ribereña y orillas; la sumatoria de cada aspecto evaluado puede arrojar desde condiciones óptimas (> 85 %), a condiciones subóptimas (65 - 84%), marginales (35 - 64 %) o pobres (< 34%).

Caracterización fisicoquímica de los hábitats

En cada hábitat junto con la materia orgánica fina y gruesa, se midió la velocidad de la corriente, la profundidad del agua y caracterizó la heterogeneidad del sustrato. Para esto último, se empleó una lámina plexiglás de 25 x 25 cm (dividida en 25 cuadrículas de 5 x 5 mm); la cual se dispuso sobre el sustrato, y se tomaron videos y/o fotos. Estas imágenes se usaron para estimar la proporción de arcilla, arena (0,125 - 2 mm), grava (2 - 16 mm), guijarros (16 - 64 mm) y rocas (64 - 256 mm).

Análisis estadísticos

Para la comparación de las características de los tramos, se aplicó como método de ordenamiento el Análisis de Componentes Principales (ACP), a fin de explorar que variables eran determinantes en el ordenamiento de los tramos. Los datos fueron previamente normalizados mediante la transformación BoxCox y posteriormente estandarizados.

Para la comprobación de la normalidad, homocedasticidad y multinormalidad de los datos se emplearon las pruebas de Jarque-Bera, Levene y Omnibus, respectivamente. Como método multivariado de contraste de hipótesis y de confirmación de la diferenciación entre tramos, se empleó un Análisis de Similitud ANOSIM (Clarke, 1993). Por último, las variables que evidenciaron mayor contribución a la diferenciación de los tramos y de los hábitats fueron comparadas mediante pruebas de Análisis de Varianza (Pérez López, 2004). Se usó el programa estadístico PAST versión 3.0 (Hammer et al., 2001).

Resultados

Tramos identificados en la microcuenca del Río Guáquira.

Siguiendo, la clasificación de Montgomery & Buffington (1997), se identificaron visualmente cuatro tipos de tramos en dos cuerpos de agua de la microcuenca del río Guáquira: a) en el cauce principal, se reconocieron los tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP), y b) en el río La Herrera, uno de sus tributarios, se identificaron los tramos Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C).

Caracterización de los tramos encontrados

El tramo Rápidos-Remansos (RR)

Este tramo se localizó a 10°16'57,84'' N y 68°39'32,22'' O y a una altitud de 118 msnm. Se caracterizó por presentar una secuencia regular de áreas de rápidos acompañadas de extensas áreas de remansos, con una longitud equivalente a 5 a 7 veces el ancho del canal del río, bordeadas por barras de arena y grava (Fig. 2a), una pendiente entre baja y moderada, de 0,5 %. La sección presentó un cauce libre de troncos y gran densidad de cantos rodados de pequeño a mediano tamaño (diámetro: 2-25 cm), concentrados en algunas áreas donde generaban gran turbulencia y corrientes rápidas. En la vertiente derecha del cauce, la ribera se encontraba delimitada por laderas escarpadas y dominada por aguas profundas y lentas, que abarcaban casi toda la sección escogida para el muestreo.

El índice de calidad ambiental arrojó un valor de 82%, estando principalmente asociado a la heterogeneidad del sustrato del lecho, en el cual predominaron las áreas de deposición de arena y grava; a pesar del valor del índice, las márgenes, predominantemente la derecha, estaban erosionadas y desforestadas con predominio de arbustos y gramíneas y la escasa presencia de vegetación nativa.

El tramo Rápidos-Remansos (RR)

Este tramo se localizó a 10°16'57,84'' N y 68°39'32,22'' O y a una altitud de 118 msnm. Se caracterizó por presentar una secuencia regular de áreas de rápidos acompañadas de extensas áreas de remansos, con una longitud equivalente a 5 a 7 veces el ancho del canal del río, bordeadas por barras de arena y grava (Fig. 2a), una pendiente entre baja y moderada, de 0,5 %. La sección presentó un cauce libre de troncos y gran densidad de cantos rodados de pequeño a mediano tamaño (diámetro: 2-25 cm), concentrados en algunas áreas donde generaban gran turbulencia y corrientes rápidas.

En la vertiente derecha del cauce, la ribera se encontraba delimitada por laderas escarpadas y dominada por aguas profundas y lentas, que abarcaban casi toda la sección escogida para el muestreo. El índice de calidad ambiental arrojó un valor de 82%, estando principalmente asociado a la heterogeneidad del sustrato del lecho, en el cual predominaron las áreas de deposición de arena y grava; a pesar del valor del índice, las márgenes, predominantemente la derecha, estaban erosionadas y desforestadas con predominio de arbustos y gramíneas y la escasa presencia de vegetación nativa.

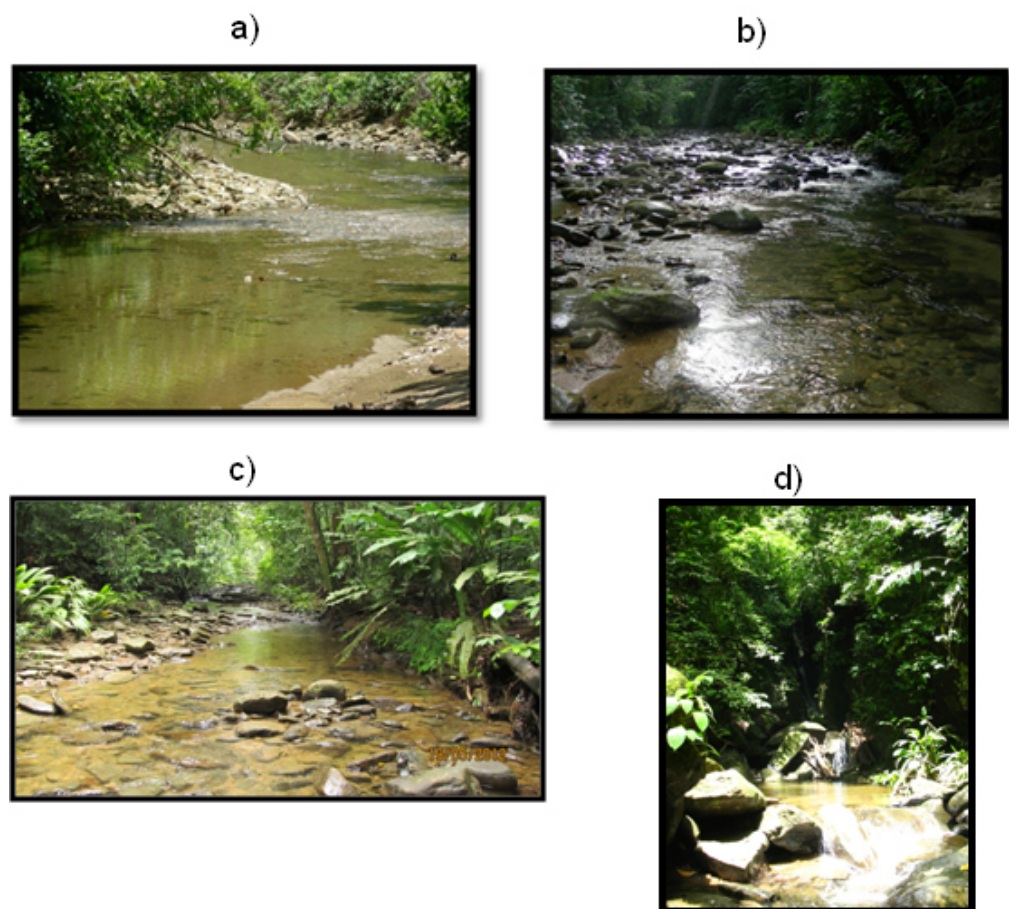


Figura 2: Fotografía de los tipos de Tramos estudiados. En el río Guáquire: a) Rápidos-Remansos b); Lecho-Plano y en el río La Herrera: c) Escalón-Remanso y d) Cascada.

El Tramo Lecho-Plano (LP)

Se ubicó en las coordenadas $10^{\circ}16'07,58''$ N y $68^{\circ}40'40,01''$ O y a una altitud de 147 msnm. Se identificó por ser un canal recto y largo, de profundidad uniforme y con grandes rocas sumergidas y 1% de pendiente (Fig. 2b). Es un tramo sin confinamiento en la vertiente izquierda y medianamente encajonado por el cerro Marimón en la vertiente derecha. A diferencia del tramo RR y de los otros tramos a describir, la distribución del sustrato inorgánico dentro del cauce fue prácticamente estocástica.

El índice de calidad ambiental fue de 82%, estando afectado principalmente por las áreas de deposición de sedimento dentro del cauce, las cuales afloraban cuando el caudal era muy bajo; la presencia de una batea para el paso de vehículos ubicada aguas abajo de la sección y la deforestación de la margen derecha; aunque, también destacó la presencia de un mayor número de árboles nativos en comparación con el tramo anterior.

El Tramo Escalón-Remanso (ER)

Se ubicó en las coordenadas $10^{\circ}17'03,56''$ N y $68^{\circ}39'21,13''$ O a 127 msnm y presentó una pendiente de 2,67%. Se caracterizó por un arreglo particular del sustrato, en el cual las rocas y cantos forman escalones que generaban turbulencia y pequeñas caídas de agua seguidas por áreas de correderas y remansos; este patrón se repitió con cierta regularidad a lo largo de la sección estudiada (Fig. 2c). Leve confinamiento por las laderas, poca cantidad de troncos caídos en el cauce y un sustrato heterogéneo, con mezcla de gran cantidad de cantos rodados de mediano tamaño junto a una menor cantidad de rocas de gran tamaño. El índice de calidad ambiental para este tramo fue de 94,5%, siendo afectado principalmente por el empotramiento del sustrato con sedimento fino.

El Tramo Cascada (C).

Ubicado en las coordenadas 10°16'43,56'' N y 68°39'10,42'' O y a una altitud de 200 msnm, con un cauce encajonado y fuerte pendiente (< 9%), delimitado por laderas escarpadas con afloramientos rocosos y material erosionado inestables. Remansos medianamente profundos y espaciados entre caídas de agua o cascadas debido a la presencia de rocas de gran tamaño (Fig. 2d). También se observó una mayor cantidad de troncos caídos dentro del cauce en comparación con el tramo escalón-remanso. Presentó el mayor índice de calidad ambiental con 97%, siendo afectado principalmente por el empotramiento de sustrato con sedimento fino y la inestabilidad de la margen izquierda debido al fuerte confinamiento.

Caracterización comparativa de los tramos

Bajo el supuesto que cada tramo presentaba un arreglo hidromorfológico particular, estos se compararon en función de sus variables fisicoquímicas e hidromorfométricas, mediante un análisis de componentes principales (ACP); un primer ACP reveló la redundancia entre ciertas variables, confirmada mediante sus valores de correlación significativa (Tabla 1); en consecuencia, se decidió eliminar las variables redundantes: el ancho, la profundidad en la mitad del cauce, la velocidad de la corriente y la velocidad en el medio del cauce; y aplicar nuevamente el ACP con el caudal, la profundidad, la materia orgánica particulada fina y gruesa y la conductividad (Fig. 3), encontrándose que estas parecen ser las que permiten diferenciar mejor a los tramos evaluados, según los valores de correlación obtenidos entre estas y los dos primeros componentes (Tabla 2). Finalmente, ANOSIM confirmó que los cuatro tramos diferían significativamente ($R=0,3294$; $p=0,0001$), en función de las variables evaluadas en el ACP.

Tabla 1: Correlaciones significativas entre algunas variables hidromorfométricas y entre la materia orgánica considerando los cuatro tramos evaluados en la microcuenca del río Guáquira.

Variab	R de Pearson	Valor de Probabilidad
MOTot vs. MOGRe	0,992	$6,463 \times 10^{-73}$
Velocidad vs. Vel.0,5	0,813	$3,250 \times 10^{-20}$
Profundidad vs. Prof. 0,5	0,879	$3,630 \times 10^{-27}$
Caudal vs. Velocidad	0,796	$6,530 \times 10^{-19}$
Caudal vs. Vel.0,5	0,650	$4,940 \times 10^{-11}$
Caudal vs. Ancho del cauce	0,595	$4,820 \times 10^{-09}$

(MOTot: Materia Orgánica Particulada Total en Remansos, MOG: Materia Orgánica Particulada Gruesa en Remansos, Vel. 0,5: Velocidad de la corriente de agua en el medio del cauce, Prof. 0,5 (Profundidad en el medio del cauce)).

A través de los métodos multivariados empleados quedó en evidencia la importancia de las variables hidromorfométricas en conjunto con la materia orgánica y la conductividad en la descripción y diferenciación de los tramos evaluados. Para verificar estas tendencias, los tramos se compararon en función de cada una de estas variables empleando Kruskal-Wallis (Tabla 3). En tal sentido, se evidenció que tanto el ancho del cauce como la conductividad fueron las variables que exhibieron diferencias significativas entre un mayor número de tramos; siendo diferentes entre RR y LP, los cuales a su vez difirieron de ER y C del río la Herrera (estos dos últimos fueron similares entre sí); simplificando con la siguiente notación se tendría: $RR \neq LP \neq (ER = C)$.

Por otra parte, la profundidad promedio y la profundidad en el medio del cauce exhibieron diferencias entre los tramos de un mismo río ($RR \neq LP$ y $ER \neq C$), pero tendieron a ser similar entre aquellos ubicados en ríos diferentes. En tanto que, el caudal evidenció diferencias entre ríos más que entre tramos: ($RR=LP$) $\neq$ ($ER=C$). Por último, la velocidad de la corriente y la velocidad en el medio del cauce, solo exhibieron diferencias significativas entre los tramos más alejados en el gradiente altitudinal, esto es, entre RR y C. En resumen, aun cuando las

Tabla 2: Análisis de Componentes Principales. Valores de correlación de Pearson de las variables hidráulicas junto a la conductividad y la materia orgánica, con los primeros dos componentes. Negritas indica una correlación significativa $p \leq 0,005$ ($r = 0,283$; $n=80$)

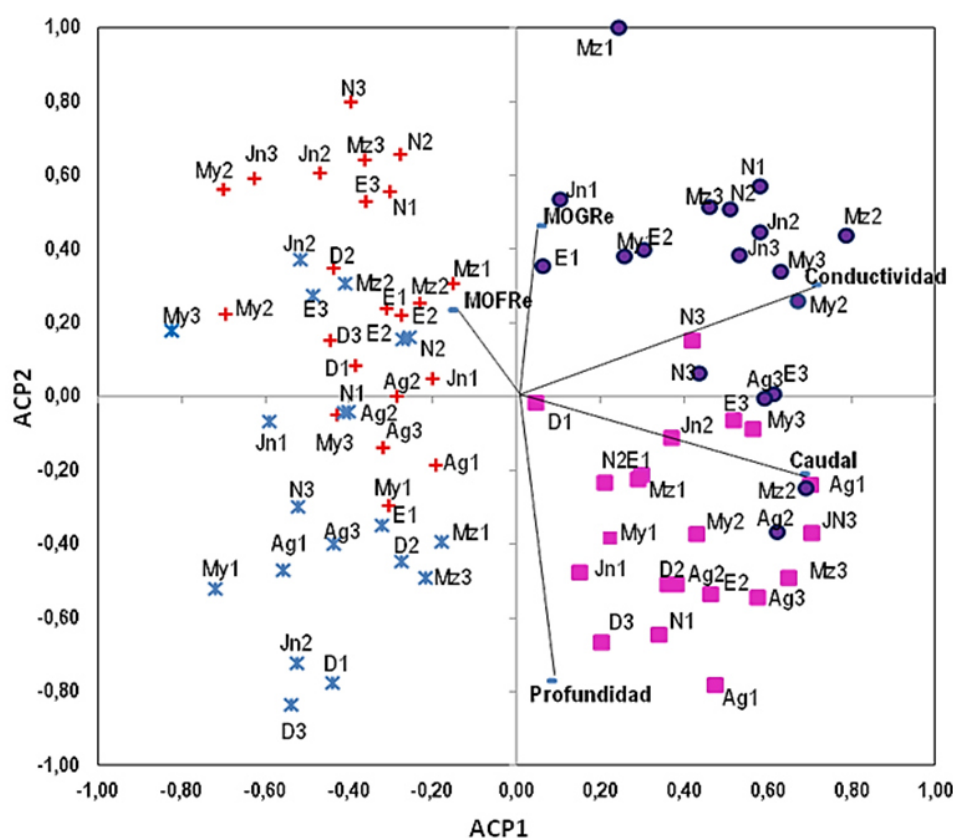


Tabla 3: Valores promedios, desviaciones estándares (entre paréntesis) junto al estadístico de contraste (Hc) y los valores de significancia correspondientes (p) del analisis de varianza Kruskal-Wallis, para las variables morfométricas y para la conductividad a escala del tramo en la microcuenca del río Guáquira.

Ríos Tramos	Guáquira		La Herrera		Hc	p
	RR	LP	ER	C		
Caudal (m3/s)	1,63 ^a ± 4,15	1,0 ^a ± 0,75	0,40 ^b ± 1,10	0,09 ^b ± 0,10	49,44	1,05 × 10 ⁻¹⁰
Profundidad promedio (cm)	24,89 ^a ± 10,84	11,87 ^b ± 4,98	15,57 ^b ± 28,85	22,29 ^a ± 11,32	25,94	9,85 × 10 ⁻¹⁰
Profundidad en medio del cauce (cm)	25,17 ^a ± 13,46	9,94 ^b ± 49,18	10,10 ^a ± 7,24	24,67 ^b ± 12,58	27,26	5,47 × 10 ⁻⁰⁶
Velocidad promedio (cm/s)	90,10 ^a ± 81,55	49,99 ^a ± 32,74	40,70 ^{ab} ± 32,67	20,88 ^b ± 34,25	18,1	4,2 × 10 ⁻⁴
Velocidad en medio del cauce (cm/s)	103,52 ^a ± 81,86	50,91 ^{ab} ± 48,56	64,33 ^{ab} ± 76,67	34,09 ^b ± 66,42	13,42	3,9 × 10 ⁻³
Ancho del cauce (cm)	813,19 ^a ± 185,1	1164,44 ^b ± 115,24	364,90 ^c ± 117,4	381,81 ^c ± 105,86	45,95	5,96 × 10 ⁻¹⁰
Conductividad (μS/cm)	213,8 ^a ± 4,15	260,83 ^b ± 4,15	171,43 ^c ± 4,15	163,33 ^c ± 4,15	56,95	3,20 × 10 ⁻¹²

Para cada variable: 1) la comparación se llevó a cabo entre los 4 tramos sin discriminar por ríos; 2) letras diferentes indican diferencias significativas entre tramos (Mann-Whitney a posteriori, $p < 0,01$). Tramos: RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remansos, C: Cascada. Número de muestras: n=21 para todos los tramos excepto, LP con n=17.

En cuanto a la Materia Orgánica Particulada Fina (MOF) y la Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOG), los datos fueron analizados en conjunto mediante el analisis de varianza de Kruskal-Wallis (Hc = 189,6; p(same) = 1,836 E-37). Los resultados mostraron que la MOG tendió a mostrar valores significativamente más altos que la MOF en la mayoría de los tramos, excepto en ER y que la MOF, no solo difería de la MOG dentro del tramo sino tambien entre los cuatro tramos (Mann-Whitney, $p < 0,00001$); mientras que, no se observaron diferencias significativas al comparar el mismo tipo de materia orgánica entre tramos (Fig. 4).

Caracterización de los hábitats dentro de cada tramo.

Como se indicó anteriormente, en cada hábitat se midieron la profundidad, la velocidad de la corriente, y la composición de la materia orgánica y del sustrato inorgánico (arena, grava y cantos rodados). Se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis, con el propósito de determinar si existían diferencias significativas entre los valores promedios de estas variables entre los tres tipos de hábitats dentro de los cuatro tipos de tramos (Tabla 4).

Las variables que mostraron diferencias significativas consistentes, a lo largo de los cuatro tramos fueron la velocidad y la MOF. Dentro de los tramos RR, LP y ER, la velocidad fue significativamente mayor en Ra; mientras que, en C fue significativamente mayor en las Co, observándose el valor promedio más bajo en Ra. Por otro lado, en LP y ER la velocidad fue significativamente diferente entre los tres hábitats. En cuanto a la MOF, esta fue significativa y consistentemente más abundante en Re; mientras, que Co y Ra exhibieron valores similares.

Tabla 4: Valores promedios, desviaciones estándar, junto al estadístico de contraste (Hc) y los valores de significancia correspondientes (p) del análisis de varianza Kruskal-Wallis, para las variables hidráulicas y del sustrato que describen a los hábitats en cada uno de los cuatro tramos de la microcuenca del río Guáquira.

	Variables	Re	Co	Ra	Hc	p
Guáquira	n	21	21	7		
	Profundidad (cm)	26,03 ^a ± 8,73	27,27 ^a ± 10,3	19,20 ^a ± 4,16	5,7	0,06
	Velocidad (cm/s)	57,04 ^a ± 51,81	169,41 ^b ± 78,99	270,34 ^a ± 85,58	22,55	1,27 × 10 ⁻⁵
	RR MOF (g/m ²)	0,45 ^a ± 0,25	0,15 ^b ± 0,09	0,27 ^b ± 0,34	14,04	8,94 × 10 ⁻⁴
	MOG (g/m ²)	3,30 ^{ab} ± 3,30	1,34 ^a ± 1,21	3,31 ^b ± 2,23	4,92	0,09
	Arena-Grava (%)	57,20 ^b ± 40,44	26,22 ^{ab} ± 29,12	10,14 ^a ± 16,35	7,91	0,02
	Cantos rodados (%)	42,80 ^a ± 40,44	73,78 ^{ab} ± 29,12	89,86 ^b ± 16,35	7,91	0,02
	n	18	18	18		
	Profundidad (cm)	12,33 ^a ± 4,09	17,05 ^b ± 3,80	16,03 ^b ± 7,04	9,98	0,01
	Velocidad (cm/s)	59,97 ^a ± 65,23	214,59 ^b ± 291,6	270,36 ^c ± 277,87	33,47	5,40 × 10 ⁻⁸
	LP MOF (g/m ²)	0,85 ^a ± 0,68	0,31 ^b ± 0,26	0,52 ^b ± 1,04	15,79	3,74 × 10 ⁻⁴
	MOG (g/m ²)	7,30 ^a ± 6,49	2,10 ^b ± 1,96	4,75 ^{ab} ± 4,73	11,04	4,01 × 10 ⁻³
Herrera	Arena-grava	27,29 ^a ± 31,95	35,25 ^a ± 30,20	35,20 ^a ± 33,33	0,86	0,65
	Cantos rodados	72,71 ^a ± 31,95	67,75 ^a ± 30,20	60,82 ^a ± 34,92	0,32	0,85
	n	21	20	20		
	Profundidad (cm)	17,46 ^a ± 6,27	14,27 ^a ± 4,91	12,65 ^a ± 4,74	3,47	0,18
	Velocidad (cm/s)	7,11 ^a ± 19,50	68,69 ^b ± 46,10	154,74 ^c ± 84,89	36,29	1,35 × 10 ⁻⁸
	ER MOF (g/m ²)	0,92 ^a ± 0,83	0,38 ^{ab} ± 0,42	0,60 ^b ± 0,93	12,25	0,01
	MOG (g/m ²)	8,40 ^a ± 11,51	2,34 ^b ± 1,80	5,00 ^{ab} ± 6,37	6,01	0,05
	Arena-grava (%)	29,25 ^a ± 35,86	20,76 ^a ± 327,47	18,56 ^a ± 25,87	0,44	0,81
	Cantos rodados (%)	70,75 ^a ± 35,86	78,93 ^a ± 27,25	79,86 ^a ± 25,65	0,18	0,91
	n	21	16	19		
	Profundidad (cm)	21,73 ^a ± 7,56	17,41 ^a ± 4,68	16,00 ^a ± 5,95	4,82	0,09
	Velocidad (cm/s)	12,57 ^b ± 15,56	20,19 ^b ± 35,25	2,82 ^a ± 0,90	33,66	4,9 × 10 ⁻⁸
C	MOF (g/m ²)	1,11 ^a ± 1,00	1,53 ^b ± 3,51	0,31 ^b ± 0,16	13,18	1,37 × 10 ⁻³
	MOG (g/m ²)	3,64 ^a ± 4,80	2,98 ^a ± 2,71	5,00 ^a ± 4,14	3,6	0,17
	Arena-grava (%)	28,91 ^a ± 38,23	28,74 ^a ± 34,77	17,85 ^a ± 29,44	0,91	0,64
	Cantos rodados (%)	71,09 ^a ± 35,86	71,26 ^a ± 34,77	82,15 ^a ± 29,44	0,91	0,64

n: número de muestras por hábitats. Hábitats: Re: Remansos. Co: Correderas, Ra: Rápidos Tramos: RR: Rápidos-Remansos, LP: Lecho-Plano, ER: Escalón-Remansos, C: Cascada. Letras diferentes indican diferencias significativas (Prueba a posteriori de Mann-Whitney corregido por Bonferroni).

Por su parte, la MOG exhibió diferencias entre hábitats en todos los tramos excepto en C; estas diferencias fueron observadas entre Re y Co para los tramos LP y ER, siendo Re los

que presentaban los mayores valores. Por último, el sustrato inorgánico solo exhibió diferencias significativas entre hábitats en RR, tanto para el porcentaje de arena-grava como para cantos rodados. Ambos tipos de sustratos difirieron significativamente entre Ra y Re, siendo el porcentaje de arena-grava mayor en Re y el porcentaje de cantos rodados mayor en Ra, mientras que Co mantuvieron una composición intermedia (Tabla 4).

Discusión

Sobre los tramos

El reconocimiento visual de los tramos identificados en la microcuenca del río Guáquira con base en los atributos considerados por Montgomery & Buffington (1997), pareció mantener concordancia con los resultados arrojados por los análisis estadísticos, al evidenciarse diferencias espaciotemporales entre los cuatro tipos de tramo (RR, LP, EP y C), siendo las variables hidromorfométricas, junto con la conductividad, los atributos claves en la diferenciación.

Los resultados parecen avalar el enfoque teórico denominado Jerarquía de los Parches Dinámicos (Hierarchical Patch Dynamics), según el cual los ecosistemas lóticos están conformados por parches hidrogeomorfológicos discontinuos a diferentes escalas temporales y espaciales, definidos por la geomorfología de la cuenca y las características del flujo (Benda et al., 2004; Meitzen et al., 2013; Poole, 2010; Pringle et al., 1988; Thorp et al., 2006; Winemiller et al., 2010).

Este enfoque se sustenta en la posibilidad de discriminar conformaciones hidrogeomorfológicas particulares en las tres dimensiones de un cauce, longitudinal, vertical y lateralmente (Poole, 2010; Thorp et al., 2013; Ward et al., 2002); la diferenciación en estas conformaciones parece ser mayor donde la heterogeneidad ambiental también lo es, definiendo la heterogeneidad como la variabilidad en un patrón o proceso en el tiempo y/o espacio (Palmer & Poff, 1997). Por lo general, es a una escala local de observación donde las diferencias son más evidentes (Newson & Newson, 2000; Thorp et al., 2006). En este estudio las variables hidromorfométricas evidenciaron una gran dispersión a escala de los tramos, y por ende una mayor heterogeneidad ambiental, por lo que se puede inferir que los procesos hidrogeomorfológicos son determinantes en la discriminación de estas unidades físicas (Rosgen, 1994).

La posibilidad de reconocer los tramos y los hábitats fue consistente en la escala temporal del estudio; en los análisis estadísticos se manejaron en conjunto los datos tomados en ambas épocas de lluvia y sequía; aun así, bajo este manejo de datos, la tendencia a reconocer ambas escalas espaciales, de tramos y hábitats, tendió a mantenerse en el tiempo; lo cual parece indicar que las variaciones en la descarga, producto de las precipitaciones y sus efectos derivados sobre el arreglo y composición del sustrato orgánico e inorgánico y sobre otros atributos del ecosistema lótico, no parecen enmascarar la diferenciación entre los arreglos hidrogeomorfológicos evaluados.

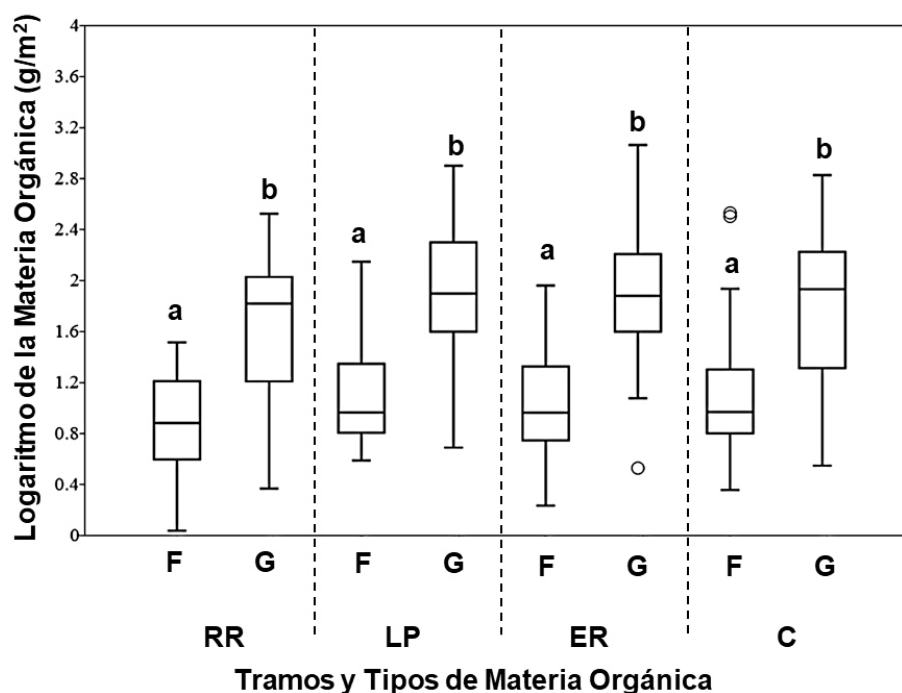


Figura 4: Materia Orgánica Particulada Fina (F) y la Materia Orgánica Particulada Gruesa (G) en los tramos estudiados en la microcuenca del río Guáquira. Rápidos-Remansos (RR), Lecho-Plano (LP), Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C). Dentro de cada tramo, letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas (Mann-Whitney corregido por Bonferroni; $p \leq 0,01$). En el boxplot, las cajas muestran el promedio, los valores máximos y mínimos y los bigotes de la desviación estándar.

Algunas propiedades fisicoquímicas como la conductividad y la materia orgánica también fueron determinantes en la estructuración organizativa de los tramos; no obstante, los valores de los restantes descriptores de la química del agua, incluidos los nutrientes, no se diferenciaron entre tramos. En cuanto a la conductividad, sus valores más altos se observaron en ambos tramos del río Guáquira; debido posiblemente, a la variación en la composición geológica de los cerros Marimón y Zapatero, los cuales conforman respectivamente las vertientes izquierda y derecha del cauce de dicho cuerpo de agua. Ambas elevaciones presentan historias geológicas diferentes (Bellizzia et al., 1969). También es notable que dentro del río Guáquira la conductividad disminuyó con la altitud; de una conductividad promedio igual a $260,8 \mu\text{S}/\text{cm}$ en el tramo Lecho-Plano (147 msnm) a una conductividad promedio de $213,8 \mu\text{S}/\text{cm}$ en el tramo Rápidos-Remansos (118 msnm); es probable que este hecho sea consecuencia del efecto de dilución que sufre la concentración de iones en el agua por la llegada de cuatro afluentes que confluyen en el cauce principal del río Guáquira, a lo largo de su recorrido entre los tramos considerados, y cuyos valores no superaban los $200 \mu\text{S}/\text{cm}$.

Esta relación entre la composición geológica y la mineralización del agua ha sido observada por Segnini & Chacón (2005) y Segnini et al. (2009), quienes evidenciaron la relevancia de la variación de la conductividad junto a la dureza y la alcalinidad, en la cuenca del río Chama (Mérida), como variables químicas que reflejan un gradiente de mineralización del agua y cuyas diferencias entre sitios pueden ser el producto de los diversos orígenes litológicos que se manifiestan en la cuenca.

Otro factor a considerar como influyente en las variaciones de la conductividad dentro del río Guáquira, es el uso de la tierra. No se descarta que pueda ser el responsable de las diferencias en la conductividad que presentan los dos tramos Rápidos-Remansos (RR) y Lecho-Plano (LP) del río Guáquira, se requerirían investigaciones enfocadas en este aspecto, ya que, si bien el río Guáquira y el cerro Zapatero son áreas poco intervenidas, persisten diversos usos agropecuarios, especialmente en la ribera izquierda donde predomina el pastoreo. Tales

actividades potencialmente pudieran estar afectando la calidad del agua del río en la medida que los nutrientes y demás residuos orgánicos derivados de la actividad agropecuaria, son aportados al cauce, afectando en consecuencia a la conductividad.

En contraste, en los tramos de La Herrera, Escalón-Remanso (ER) y Cascada (C), no se observaron diferencias en la conductividad, pues este tributario no recibe efluentes y discurre a través de una zona poco perturbada, dominada por una vegetación boscosa primaria y sin evidencia de pastoreo o de cultivos agrícolas.

En cuanto a la materia orgánica, los resultados de este estudio concuerdan con los de Kobayashi & Kagaya (2005), quienes compararon la materia orgánica entre diferentes tramos de ríos de cabecera del centro de Japón, obteniendo valores de Materia Orgánica Particulada Gruesa significativamente altos en todos los tramos evaluados. Premisa que se espera ocurra en los ríos caracterizados por drenar a través de áreas boscosas las cuales aportan la principal fuente de material vegetal y que están poco intervenidas. En este estudio, la excepción se observó en el tramo Escalón-Remanso, en el cual la cantidad de Materia Orgánica Particulada Fina acumulada fue mayor que la cantidad de Materia Orgánica Particulada Gruesa. Una posible explicación a esta excepción radica en la conformación física del tramo, la cual promueve la retención de la materia orgánica en áreas de deposición, como lo son los remansos. Estos hábitats actúan como pozos con muy poca velocidad de la corriente (Montgomery & Buffington, 1997; Hoover et al., 2010). Adicionalmente, la presencia de guijarros y rocas de mediano a gran tamaño favorece la generación de remansos con sustrato heterogéneo, que promueven una mayor acumulación y retención de materia orgánica tanto fina como gruesa (Gomi et al., 2002; Hawkins et al., 1993; Montgomery & Buffington, 1997).

Sobre los hábitats

En este estudio, por razones prácticas y operativas las unidades de aguas lentas y rápidas descritas por Hawkins et al. (1993) se identificaron como remansos (Re), correderas (Co) y rápidos (Ra), independientemente de las categorías establecidas en los sucesivos niveles de resolución de dicha clasificación.

Los resultados mostraron que los hábitats tienden a diferenciarse dentro de cada tramo en función de la hidráulica, siendo la variable determinante común a todos, la velocidad de la corriente, tal como ha sido evidenciado en ríos no tropicales (Brooks et al., 2005; Brussock & Brown, 1991; Carter & Fend, 2001; Gallo et al., 2009; Herbst et al., 2018; Rempel et al., 2000; Wang et al., 2023; Yule, 1996); y en ríos tropicales (Baker et al., 2016; Buss et al., 2004; Fenoglio et al., 2004; Pérez & Segnini, 2005).

En el caso del tramo RR, los tres tipos de hábitats estudiados se distinguieron entre sí en términos de la velocidad de la corriente y la composición del sustrato, lo cual puede ser el reflejo del arreglo hidrogeomorfológico característico del tramo, cuyas áreas de Ra se generan por arrastre, deposición y acumulación de cantos rodados a lo largo de una sección transversal o en zonas específicas (Montgomery & Buffington, 1997). Esta acumulación de cantos rodados los hace hábitats poco profundos, con mayor pendiente, con aguas turbulentas y mayor velocidad; en tanto que, en los Re, dispuestos después de los Ra, se deposita una mayor cantidad de partículas inorgánicas de menor tamaño como arena y arcilla, lo cual genera un flujo laminar de poca velocidad (Allan & Castillo, 2007). La heterogeneidad del sustrato observada en los Re del tramo RR, le confiere gran inestabilidad ante los aumentos repentinos del caudal como consecuencia del aumento de las precipitaciones durante la estación de lluvias, época en la que el sustrato en estos hábitats tiende a ser removido con mayor intensidad (Brussock & Brown, 1991; Jowett, 1993).

Los hábitats del tramo LP parecen diferenciarse en función de la velocidad de la corriente y la profundidad, dado que presentan un sustrato inorgánico homogéneo, lo cual también puede ser un reflejo de la forma en que se distribuye el sustrato en el tramo. En este tipo de tramo nunca se observó un patrón particular en la distribución del sustrato, el arreglo era estocástico con una gran cantidad de rocas mayores a 25 cm. Tal arreglo azaroso debe promover

también la distribución aleatoria de los hábitats, siendo posible encontrar Ra profundos en lugar de superficiales. En este caso particular, en la vertiente izquierda que exhibía cierto confinamiento producido por el cerro Marimón, era común observar Ra profundos; mientras que, en la vertiente derecha era común observar Re más bien superficiales, con una mayor deposición de grava y arena acompañadas de rocas de mediano a gran tamaño, las cuales generaban retención del flujo; en tanto que, en el medio del cauce era común observar áreas de flujo laminar con profundidad intermedia y sustrato heterogéneo, que correspondían a las Co.

Por último, los hábitats de los tramos ER y C los cuales se localizaron en el río La Herrera, se diferenciaron solo por las variaciones de la velocidad de la corriente, puesto que la profundidad y composición del sustrato eran similares. Ambos tramos se caracterizaron por presentar cauces estrechos y un arreglo del sustrato tipo ER, que en el caso de la cascada estaba maximizado por la fuerte pendiente y el marcado confinamiento del cauce. Ambos tramos presentaron profundidades similares en las áreas de Re, producto de pendientes mínimas en dichas áreas, además del predominio de rocas de gran tamaño y la roca madre expuesta. Según la literatura, en estos tramos la hojarasca y el detritus leñoso tienden a ser retenidos y mantenidos en el tiempo en las áreas de Re con poca pendiente (Gomi et al., 2002) y tienen a presentar un sustrato inorgánico más bien heterogéneo con gujarros y rocas además de arena y grava, que acumulan la materia orgánica en sus intersticios (Hoover et al., 2010). No obstante, es importante resaltar que, en el tramo C, la mayoría de los Re se caracterizaron por el predominio de arena y arcilla, y no de un sustrato más heterogéneo, como era esperado.

Este estudio evidenció el valor utilitario de las clasificaciones de Montgomery & Buffington (1997) para el reconocimiento de tramos y de Hawkins et al. (1993) para hábitats, en ríos neotropicales. En este sentido, Lane et al. (2021) expusieron que este tipo de clasificaciones hidrogeomorfológicas para los sistemas naturales de drenaje, actualmente siguen siendo una herramienta crítica y fundamental para la comprensión de los procesos geomórficos-fluviales; ya que, facilitan la comunicación de resultados derivados de investigaciones en ecosistemas lóticos y la comprensión simplificada del complejo espacio-temporal que representan las cuencas hidrográficas; no obstante, los autores también apuntan que, la mayoría de los sistemas de clasificaciones, incluidos los considerados en este estudio, son deficientes en cuanto a: 1) que dependen en gran medida del juicio de expertos y 2) han sido propuestos con base en un número limitado de observaciones a escala local (segmentos y/o tramos); por lo cual, cuestionan su utilidad en cuencas diferentes a las que fueron utilizadas para su formulación. A pesar de lo expresado por estos autores, los resultados mostrados parecen validar el reconocimiento visual y “a priori” de los tipos de tramos y hábitats que conforman el cauce de un río neotropical. Resta entonces, indagar si la organización y/o estructura de las comunidades acuáticas y en particular los macroinvertebrados bentónicos responden a las conformaciones hidrogeomorfológicas presentes en la microcuenca del río Guáquira. La información base extraída de este tipo de estudios basado en sistemas de clasificación hidrogeomorfológica será útil para futuros proyectos de restauración de la cuenca, dada la presión agropecuaria a la que está siendo sometida.

Conclusiones

La estructuración hidrogeomorfológica de los tramos debe ser considerada al momento de desarrollar estudios de evaluación de calidad del agua o de caracterización de comunidades que involucren la comparación de dos o más cuerpos de agua, pues sí las comunidades acuáticas responden a las características hidrogeomorfológicas de los tramos en que habitan, es de esperarse que las características del tipo de tramo contribuyan de manera importante en la organización de las comunidades bentónicas.

Queda entonces indagar si la variabilidad física evidenciada y descrita a través de la evaluación hidrogeomorfológica de los ríos evaluados en la microcuenca del Guáquira, afecta la distribución espacio-temporal de las comunidades de organismos acuáticos y en especial de

los macroinvertebrados bentónicos. Si esta premisa se valida, entonces la caracterización hidrogeomorfológica de los tramos y hábitats debe ser un elemento importante a considerar en las investigaciones sobre la interacción de la biota bentónica con su ambiente, en los ríos neotropicales. Estos estudios son relevantes como información base para su aplicación en el manejo de cuencas y/o biomonitoreo de la calidad biológica de las aguas corrientes.

Agradecimientos

A Liliana Nieto, Hector Silva, Franger García, Anakarina Bello, Carlos Moreno, Antonio Perez por la asistencia en el campo. La investigación fue financiada por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad de Carabobo, Venezuela (CDCH-UC No. 134-2014).

Disponibilidad de datos

Los datos crudos asociados a este estudio se encuentran en la comunidad de la Sociedad Venezolana de Ecología del repositorio Zenodo, desde el enlace: <https://doi.org/10.53157/ecotropicos.mj7rx-np555>

Financiamiento

- Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad de Carabobo, Venezuela:
 - CDCH-UC No. 134-2014

Disponibilidad de datos

Contribuciones de los autores

- Conceptualización: BP.
- Curación de datos: BP.
- Análisis formal: BP y SS.
- Adquisición de fondos: SS.
- Investigación: BP.
- Metodología: BP.
- Administración del proyecto: BP.
- Recursos: SS.
- Software: BP.
- Supervisión: SS.
- Validación: BP y SS.
- Visualización: BP.
- Redacción: borrador original: BP.
- Redacción: revisión y edición: SS.

Abstract: Hydrogeomorphological patterns of a neotropical mountain stream channel

Hydraulic and morphological variables are among the primary factors regulating the organization of benthic macroinvertebrate communities in fluvial systems. Hydraulic factors are driven by discharge dynamics, whereas morphological factors stem from structural variations in the channel through which streamflow moves. Consequently, lotic environments exist in a state of continuous flux, determining that the persistence of aquatic communities depends on their adaptive capacity to these ongoing spatial and temporal dynamics. To test this hypothesis, we characterized the spatio-temporal shifts in the hydraulic and hydromorphological attributes of two hierarchical channel arrangements within a Neotropical river: reaches, defined as distinct channel segments, and habitats, which are areas within these reaches that maintain homogeneous structure and function across space and time. Over seven sampling campaigns spanning the dry and wet seasons of 2012, several morphometric, physicochemical, and environmental variables were measured in the Guáquira River (Yaracuy State). Data analysis allowed for the differentiation of four reach types by comparing hydraulic variables,

conductivity, and substrate arrangement and heterogeneity; furthermore, it enabled the identification of four habitat types within those reaches based on current velocity and organic matter accumulation

Keywords:

Habitat heterogeneity, lotic ecosystems, patch dynamics, reach scale

Referencias

- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream Ecology: Structure and function of running waters*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6>
- American Public Health Association, American Water Works Association, & others. (1995). Standard methods for the examination of water and wastewater. In *Standard methods for the examination of water and wastewater: Standard methods for the examination of water and wastewater* (19th ed.).
- Baker, K., Chadwick, M. A., Kahar, R., Sulaiman, Z. H., & Wahab, R. A. (2016). Fluvial biotopes influence macroinvertebrate biodiversity in South-East Asian tropical streams. *Ecosphere*, 7(12). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1479>
- Barbour, M. T. (1999). *Rapid bioassessment protocols for use in wadeable streams and rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish*. US Environmental Protection Agency, Office of Water.
- Bellizzia, A., Rodríguez, D., Zambrano, E., & Vivas, R. (1969,). Mapa Geológico del estado Yaracuy. *IV Congreso Geológico Venezolano*.
- Benda, L., Poff, N. L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., & Pollock, M. (2004). The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. *Bioscience*, 54(5), 413. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0413:tndhnc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0413:tndhnc]2.0.co;2)
- Bisson, P. A., Montgomery, D. R., & Buffington, J. M. (2017). Valley segments, stream reaches, and channel units. In *Methods in Stream Ecology, Volume 1: Methods in Stream Ecology, Volume 1* (pp. 21–47). Elsevier.
- Brooks, A. J., Haeusler, T., Reinfelds, I., & Williams, S. (2005). Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, 50(2), 331–344. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01322.x>
- Brussock, P. P., & Brown, A. V. (1991). Riffle-pool geomorphology disrupts longitudinal patterns of stream benthos. *Hydrobiologia*, 220(2), 109–117. <https://doi.org/10.1007/bf00006543>
- Buss, D. F., Baptista, D. F., Nessimian, J. L., & Egler, M. (2004). Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 518(1–3), 179–188. <https://doi.org/10.1023/b:hydr.0000025067.66126.1c>
- Carter, J. L., & Fend, S. V. (2001). Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. *Hydrobiologia*, 459(1–3), 187–200. <https://doi.org/10.1023/a:1012535013043>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Elosegi, A., Díez, J., & Mutz, M. (2010). Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*, 657(1), 199–215. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-0083-4>

- Fenoglio, S., Bo, T., Cucco, M., & others. (2004). Small-scale macroinvertebrate distribution in a riffle of a neotropical rainforest stream (Rio Bartola, Nicaragua). *Caribbean Journal of Science*, 40(2), 253–256.
- Ferguson, R. I., Lewin, J., & Hardy, R. J. (2022). Fluvial processes and landforms. *Geological Society, London, Memoirs*, 58(1), 257–270. <https://doi.org/10.1144/m58-2021-18>
- Fisher, S. G., Heffernan, J. B., Sponseller, R. A., & Welter, J. R. (2007). Functional ecomorphology: Feedbacks between form and function in fluvial landscape ecosystems. *Geomorphology*, 89(1–2), 84–96. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.07.013>
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E., & Hurley, M. D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10(2), 199–214. <https://doi.org/10.1007/bf01867358>
- Gallo, L., De Filippis, A., Mezzotero, A., Voelz, N. J., & Lucadamo, L. (2009). Assessment of the effect of hydrological variations on macrobenthic communities in pools and riffles of a Mediterranean stream. *Environmental Monitoring and Assessment*, 166(1–4), 125–137. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0989-3>
- Gomi, T., Sidle, R. C., & Richardson, J. S. (2002). Understanding Processes and Downstream Linkages of Headwater Systems. *Bioscience*, 52(10), 905. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0905:upadlo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0905:upadlo]2.0.co;2)
- Hammer, Ø., Harper, D. A., Ryan, P. D., & others. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Hawkins, C. P., Kershner, J. L., Bisson, P. A., Bryant, M. D., Decker, L. M., Gregory, S. V., McCullough, D. A., Overton, C. K., Reeves, G. H., Steedman, R. J., & Young, M. K. (1993). A Hierarchical Approach to Classifying Stream Habitat Features. *Fisheries*, 18(6), 3–12. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1993\)018<0003:ahatcs>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1993)018<0003:ahatcs>2.0.co;2)
- Herbst, D. B., Cooper, S. D., Medhurst, R. B., Wiseman, S. W., & Hunsaker, C. T. (2018). A comparison of the taxonomic and trait structure of macroinvertebrate communities between the riffles and pools of montane headwater streams. *Hydrobiologia*, 820(1), 115–133. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3646-4>
- Hoover, T. M., Marczak, L. B., Richardson, J. S., & Yonemitsu, N. (2010). Transport and settlement of organic matter in small streams. *Freshwater Biology*, 55(2), 436–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02292.x>
- Jowett, I. G. (1993). A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27(2), 241–248. <https://doi.org/10.1080/00288330.1993.9516563>
- Kobayashi, S., & Kagaya, T. (2005). Across-reach consistency in macroinvertebrate distributions among litter patch types in Japanese headwater streams. *Hydrobiologia*, 543(1), 135–145. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-6951-z>
- Lane, B., Guillon, H., Byrne, C., Pasternack, G. B., Kasprak, A., & Sandoval-Solis, S. (2021). Channel-reach morphology and landscape properties are linked across a large heterogeneous region. *Earth Surface Processes and Landforms*, 47(1), 257–274. <https://doi.org/10.1002/esp.5246>
- Meitzen, K. M., Doyle, M. W., Thoms, M. C., & Burns, C. E. (2013). Geomorphology within the interdisciplinary science of environmental flows. *Geomorphology*, 200, 143–154. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.03.013>
- Montgomery, D. R., & Buffington, J. M. (1997). Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *Geological Society of America Bulletin*, 109(5), 596–611. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1997\)109<0596:crmimd>2.3.co;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1997)109<0596:crmimd>2.3.co;2)

- Newson, M. D., & Newson, C. L. (2000). Geomorphology, ecology and river channel habitat: mesoscale approaches to basin-scale challenges. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 24(2), 195–217. <https://doi.org/10.1177/030913330002400203>
- Palmer, C. G., O’Keeffe, J. H., & Palmer, A. R. (1991). Are Macroinvertebrate Assemblages in the Buffalo River, Southern Africa, Associated with Particular Biotopes?. *Journal of the North American Benthological Society*, 10(4), 349–357. <https://doi.org/10.2307/1467662>
- Palmer, M. A., & Poff, N. L. (1997). The Influence of Environmental Heterogeneity on Patterns and Processes in Streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(1), 169–173. <https://doi.org/10.2307/1468249>
- Poole, G. C. (2010). Stream hydrogeomorphology as a physical science basis for advances in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 12–25. <https://doi.org/10.1899/08-070.1>
- Pringle, C. M., Naiman, R. J., Bretschko, G., Karr, J. R., Oswood, M. W., Webster, J. R., Welcomme, R. L., & Winterbourn, M. J. (1988). Patch Dynamics in Lotic Systems: The Stream as a Mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 503–524. <https://doi.org/10.2307/1467303>
- Pérez López, C. (2004). *Técnicas De Analisis Multivariante De Datos*. Pearson, Prentice Hall.
- Pérez, B., & Segnini, S. (2005). Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altandino. *Entomotropica*, 20(1), 49–57.
- Rempel, L. L., Richardson, J. S., & Healey, M. C. (2000). Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology*, 45(1), 57–73. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00617.x>
- Rosgen, D. L. (1994). A classification of natural rivers. *CATENA*, 22(3), 169–199. [https://doi.org/10.1016/0341-8162\(94\)90001-9](https://doi.org/10.1016/0341-8162(94)90001-9)
- Segnini, S., & Chacón, M. (2005,). *Caracterización fisicoquímica del hábitat interno y ribereño de ríos andinos en la Cordillera de Mérida, Venezuela*. (Vol. 18, pp. 38–61). Sociedad Venezolana de Ecología.
- Segnini, S., Correa, I., & Chacón, M. (2009). Evaluación de la calidad del agua de ríos en los Andes venezolanos usando el índice biótico BMWP. In J. Arrivillaga, M. El Souki, & B. Herrera (Eds.), *Enfoques y Temáticas en Entomología: Enfoques y Temáticas en Entomología* (pp. 217–254). Ediciones Astro-Data.
- Thorp, J. H., Flotemersch, J. E., Williams, B. S., & Gabanski, L. A. (2013). Critical Role for hierarchical geospatial analyses in the design of fluvial research, assessment, and management. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185(9), 7165–7180. <https://doi.org/10.1007/s10661-013-3091-9>
- Thorp, J. H., Thoms, M. C., & DeLong, M. D. (2006). The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, 22(2), 123–147. <https://doi.org/10.1002/rra.901>
- Wang, L., Xia, L., Li, J., Wan, L., & Yang, H. (2023). Winter dynamics of functional diversity and redundancy of riffle and pool macroinvertebrates after defoliation in a temperate forest stream. *Frontiers in Microbiology*, 14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1105323>
- Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D. B., & Claret, C. (2002). Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47(4), 517–539. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x>
- Winemiller, K. O., Flecker, A. S., & Hoeinghaus, D. J. (2010). Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 84–99. <https://doi.org/10.1899/08-048.1>

Yule, C. M. (1996). Spatial distribution of the invertebrate fauna of an aseasonal tropical stream on Bougainville Island, Papua New Guinea. *Archiv Für Hydrobiologie*, 137(2), 227–249. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/137/1996/227>