

CAMBIOS MULTIANUALES Y ESPACIALES DE LA COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DEL ENSAMBLAJE DE INSECTOS ACUÁTICOS EN LAS QUEBRADAS PERENNES DE LA ISLA GORGONA, COLOMBIA

MULTI-ANNUAL AND SPATIAL CHANGES IN COMPOSITION AND STRUCTURE OF AQUATIC INSECTS ASSEMBLAGE AT PERENNIAL STREAMS OF GORGONA ISLAND, COLOMBIA

Magnolia C. Longo-Sánchez^{1,4}, Ana M. Gómez-Aguirre^{1,5}, Juan F. Blanco^{2,6}, Hilddier Zamora-González^{3,7}

Resumen

Este estudio presenta un análisis del cambio multi-anual de los años 1986, 1993 y 2008, de la composición y estructura del ensamble de insectos acuáticos en cinco quebradas en las vertientes Este (Ilú, Iguapoga y Pizarro) y Oeste (Cocal Norte y La Camaronera o Cocal Sur) de Isla Gorgona, Colombia. Se compararon datos de estudios previos desarrollados por Calá en 1986 y Zamora et al. en 1993 y los obtenidos por el proyecto GIS-BIO en 2008. Se realizaron comparaciones en tres escalas espaciales: isla (diversidad γ), vertientes (β) y quebradas (α). El número de órdenes en 1986, 1993 y 2008 fue 8, 7 y 9, respectivamente. Entre 1993 y 2008 aumentaron el número de familias (de 17 a 27) y el de géneros (de 24 a 51). Debido al incremento en el número de taxones, la similitud (Sorensen) entre 1993 y 2008, fue 57,8% en términos de la composición de familias y 32,0% en relación de géneros. El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') aumentó en el tiempo, en 1993 el promedio para la isla fue 1,92 (1,67-2,12 nats/ind.) y en 2008 fue 2,54 (2,30-2,82 nats/ind.). La dominancia (D) ($< 0,19$) y la equidad (J') ($> 0,68$) en promedio fueron similares en ambos periodos. Al comparar las vertientes, la Este presentó mayor número de familias y géneros en ambos periodos. La similitud de la composición faunística entre ellas fue mayor para el año 2008 (74%) que 1993 (50%); por tanto, el recambio de géneros (diversidad β) entre vertientes fue inverso. La relación entre la diversidad local y regional fue de tipo I (insaturada) que para 1993 y 2008. Los patrones temporales y espaciales podrían ser explicados por la deforestación que sufrió el área "El Poblado" durante el funcionamiento de la penitenciaría entre 1960 y 1984. El bosque nativo a lo largo de varias quebradas fue reemplazado por cultivos de "pan-coger", o sometido a entresaca de madera. Adicionalmente, se construyó una microcentral eléctrica en una de las quebradas. Desde la declaración de Isla Gorgona como Parque Nacional Natural en 1984, las cuencas impactadas entraron en un proceso de recuperación natural. Los muestreos en 1993 y 2008 representaron trayectorias de sucesión de 10 y 24 años, respectivamente. Sin embargo, no se descarta en los resultados, un efecto por las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre años y la no disponibilidad para Suramérica de claves taxonómicas para la identificación de los organismos en los años 90s. Ésto se apoya en una mayor tasa de registros nuevos de familias y géneros en la vertiente Oeste, cuyo paisaje ha presentado mínima intervención humana.

Palabras clave: diversidad local y regional, diversidades α , β y γ , insectos acuáticos, Isla Gorgona, jerarquía del paisaje fluvial

Abstract

This study shows an analysis of multi-annual (1986, 1993, and 2008) change of composition and structure of aquatic insects assemblage at five streams at the Eastern (Ilú, Iguapoga, and Pizarro) and Western drainage (Cocal Norte and La Camaronera or Cocal Sur) at Gorgona Island. Were used data of Cala from 1986 and Zamora et al. from 1993, and the GIS-BIO project from 2008, in order to make comparisons at three spatial scales: island (γ diversity), drainages (β), and

Recibido: mayo 2009; aceptado: noviembre 2009.

¹ Grupo LimnoBase. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. A. A. 1226. Medellín (Antioquia), Colombia.

² Docente. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. A. A. 1226. Medellín (Antioquia), Colombia.

³ Grupo de Estudios en Recursos Hidrobiológicos Continentales. Instituto de Biología, Universidad del Cauca.

Correos electrónicos: ⁴ <mc_longo@hotmail.com>; ⁵ <anago35@gmail.com>; ⁶ <jfblanco73@yahoo.com>, <blanco@matematicas.udea.edu.co>; ⁷ <hilldier@unicauca.edu.co>.

streams (α). The number of orders in 1986, 1993, and 2008 was 8, 7, and 9, respectively. Between 1993 and 2008, the number of families increased from 17 to 29, while the number of genera increasing from 5 to 24. Because of that increase in the number of taxa, the similarity index (Sorensen) between 1993 and 2008 was 57.8% based on the family composition and 32.0% based on genus composition. The Shannon-Wiener's diversity index (H') also increased with time, in 1993 the island's average was 1.92 (range: 1.67-2.12 nats/ind.) and in 2008 was 2.54 (2.30-2.82). Both, dominance (D) (< 0.19) and evenness (J') (> 0.68), were similar in both periods. The Eastern drainage streams showed higher numbers of families and genera during both periods. The similarity of the compositions among drainages was higher for the year 2008 (74%) than for 1993 (50%), then genera turnover (β diversity) between drainages was inverse. The relationship between local and regional diversities followed the type I (unsaturated) during 1993 and 2008. The temporal and spatial patterns may be explained by the extensive deforestation at El Poblado area during the operation of the penitentiary between 1960 and 1984. Native riparian forests were replaced by subsistence crops or were exploited for fire wood. Additionally, a small hydropower central was constructed at a stream. Therefore, the impacted basins have naturally recovered since Gorgona Island was designated as a National Natural Park in 1984. Then, the samplings in 1993 and 2008, represent succession trajectories of at least 10 and 24 years, respectively. However, we do not overlook that the differences in sampling effort between years, and the limited availability of taxonomic keys for South America during the years 90 may have biased the temporal trends. This is supported by a higher rate of new families and genera records at the Western drainage, where the landscape was minimally impacted by human intervention.

Key words: alpha, beta and gamma diversity, aquatic insects, hierarchical fluvial landscape, Gorgona Island, local and regional diversity

INTRODUCCIÓN

Cuantificar la efectividad de las medidas de manejo es uno de los mayores desafíos en las reservas naturales. Dado que muchos bosques han sido deforestados antes de conferirles un estatus de protección legal, los ecosistemas naturales han entrado en un proceso de sucesión después de que las actividades humanas han cesado. Este es el caso del Parque Nacional Natural (PNN) Gorgona, ubicado en la costa Pacífica colombiana, el cual en la actualidad tiene un grado alto de conservación, preservación y sucesión natural en algunas de sus zonas, ya que antes de 1984 presentó una fuerte intervención humana (UAESPNN 2005). La isla, a pesar de su reducido tamaño, presenta un relieve muy variado, determinando la presencia de varios ecosistemas acuáticos y terrestres, favoreciendo un mosaico paisajístico y, por lo tanto, una alta biodiversidad, tal como ha sido observado en otras regiones (Noss 1983). Los objetivos de la conservación, protección y manejo de áreas como Isla Gorgona son la perpetuación de la composición de especies, la estructura de las comunidades y la función e integridad de sus ecosistemas.

Para cumplir dicho objetivo, teniendo en cuenta las recomendaciones de Wiens (1989, 2002), la mejor manera de estudiar y entender los procesos y patrones que determinan la biodiversidad en una región, es no considerar los ecosistemas (terrestres o acuáticos) como entidades aisladas, sino como sistemas *abiertos* que intercambian energía, nutrientes minerales y especies. De tal manera, en el caso de los ecosistemas lóticos, estos no deben ser tratados solo como una unidad más del paisaje terrestre, sino como una unidad independiente, el *paisaje acuático*, entendido éste como un área heterogénea (arreglo en *patches*), con un arreglo espacial en niveles jerárquicos, con un contexto, unos límites y una conectividad e interacción con otros sistemas acuáticos y terrestres. El patrón espacial de este paisaje es traducido en procesos paisajísticos dependientes de cada escala de observación, y se reflejan en las relaciones entre los patrones del paisaje y como los organismos responden a dicho patrón, lo cual es determinado por la ecología, la morfología, el comportamiento y las historias de vida de dichos organismos. Esta nueva visión del *paisaje acuático*, empezó desde finales de los años ochenta, a ser tímidamente aplicada en los estudios sobre la recuperación

de la fauna de los ríos después de un disturbio, cobrando cada vez más interés y aplicabilidad (Gore et al. 1990, Wiens 2002).

La biodiversidad fluvial, al igual que el paisaje puede jerarquizarse a lo largo de la dimensión espacial (Ward et al. 2002). Se ha establecido por ejemplo, que el paisaje fluvial consta de niveles superiores (e.g., región o cuenca hidrográfica) e inferiores anidados (e.g., segmentos, tramos y hábitats); de la misma manera la diversidad se ha clasificado, siguiendo un gradiente espacial decreciente, desde la diversidad de especies de una región, pasando por la diversidad de varios sitios dentro de una región, hasta la diversidad de un único lugar. Por lo anterior ha cobrado mucho interés establecer y entender el papel de los procesos regionales e históricos en la determinación de los patrones locales de la riqueza de las especies (e.g., Cornell y Lawton 1992, Ricklefs 1999).

Los procesos que operan a grandes escalas espaciales y temporales determinan las características del *pool* de especies regionales a partir del cual pueden ensamblarse las comunidades locales. Con base en lo anterior, se han establecido dos tipos de relaciones entre las diversidades local y regional, las comunidades “insaturadas” o “tipo I”, en las que la diversidad local es linealmente dependiente de la regional; y comunidades “saturadas” o “tipo II”, las cuales se presentan cuando, a pesar de incrementarse constantemente la riqueza regional, la riqueza local llega a un punto de saturación a partir del cual ya no aumenta (Cornell y Lawton 1992).

Para identificar las relaciones entre la diversidad local y la regional es necesario establecer los límites paisajísticos de muestreo que a su vez determinan los tipos de diversidad a estudiar (α , β y γ). De acuerdo con Halffter y Moreno

(2005), la *diversidad gama* (γ) es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje. Esta diversidad está asociada entonces, con una extensión espacial y con una historia geomorfológica y evolutiva común, no simplemente con un área grande que abarca muchos sitios. Es al nivel del paisaje donde la extinción de las especies representa una pérdida importante. La *diversidad beta* (β) mide las diferencias o el recambio entre las especies de dos puntos, dos tipos de comunidad o dos paisajes. La *diversidad alfa* (α) es la que mayor dificultad presenta a la hora de definirla ya que debido a la dimensionalidad del espacio en que se muestrea se puede tratar de la riqueza de una muestra territorial, o de una muestra de la comunidad (Gray 2000). Entonces, esta diversidad puede ser tratada como *diversidad α puntual*, *diversidad α promedio* o *diversidad α acumulada*.

Con base en lo anterior, nos formulamos dos preguntas: **i)** si en el PNN Isla Gorgona la composición y estructura del ensamblaje de insectos acuáticos varía con el tiempo (1993 y 2008) y en tres escalas espaciales de estudio (isla, vertientes y quebradas). **ii)** ¿Existe relación entre la diversidad local y la regional? Se predice respectivamente que **i)** si el ensamblaje al nivel de la Isla (*pool* regional) está bien estructurado (baja dominancia y alto número de especies raras), es estable en el tiempo, solo variará la estructura de los ensamblajes locales. **ii)** Debido al aislamiento de la Isla, la diversidad local depende de la regional. Además, considerando las zonas de manejo de la Isla, se espera mayor riqueza y diversidad en la vertiente Este. Para someter a prueba las dos hipótesis se evaluaron los cambios en la composición y estructura (riqueza, H' , abundancia) del ensamblaje tanto espacial como temporalmente y se relacionó la diversidad local con la diversidad regional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La Isla Gorgona (2° 55' 45" - 3° 00' 55" N, 78° 09' - 78° 14' 30" O) está cubierta por una selva húmeda tropical en una serranía aislada a más o menos 30 km del sur de la costa Pacífica colombiana. Biogeográficamente está ubicada en la región natural de la Provincia Chocoana o Pacífica (Zamora et al. 1996). Para mayor información acerca del área de estudio consultar Blanco (2009a, b), Blanco et al. (2009) y Valencia et al. (2009) en este volumen.

Este estudio se basa en la información suministrada por tres investigaciones sobre los macroinvertebrados acuáticos de la isla. Se tomaron solo los datos del ensamblaje de insectos acuáticos. El primero se llevó a cabo en 1986 por Cala (1990); el segundo se realizó entre 1992 y 1993 por Zamora et

al. (1996); y el tercero en 2008, enmarcado dentro del proyecto *Gorgona Island Stream Bio-assessment GIS-Bio* (ver Gómez 2009, Gómez et al. 2009 en este vol.). Para este trabajo se escogieron 5 quebradas comunes entre las investigaciones [vertiente Este (**E**): Ilú, Iguapoga y Pizarro; vertiente Oeste (**O**): Cocal Norte]. Para tener más representatividad en la vertiente Oeste, se analizaron también Cocal Sur (1993) y La Camaronera (2008). La tabla 1 muestra las características de los sitios de muestreo de cada estudio. Para una descripción más detallada de cada quebrada consultar Gómez-Aguirre (2009) y Gómez-Aguirre et al. (2009). Considerando la zonificación de manejo realizada por la administración del parque (UAESPNN 2005), Ilú e Iguapoga se encuentran en una zona de alta densidad de uso; Pizarro y La Camaronera dentro de un área de recuperación natural, Cocal Norte y Cocal Sur dentro de una franja

primitiva (figura 1).

Tabla 1. Altura sobre el nivel del mar, sustratos, métodos y áreas de muestreo empleados en estudios sobre la comunidad de macroinvertebrados en quebradas del Parque Nacional Natural Gorgona [**IL** = Ilú; **Ig** = Iguapoga; **Pi** = Pizarro; **CN** = Cocal Norte; **CS** = Cocal Sur; **LC** = La Camaronera. * Cala (1990); § Zamora et al. (1996); † GIS-BIO 2008]

Características	Año de muestreo	IL	Ig	Pi	CN	CS	LC
Puntos de muestreo (msnm)	1986*	0, 15 y 67	0 y 50	20 y 160	0 y 10	0 y 20	—
	1993§	5	5	15	0	0	—
	2008†	10 y 35	25	20 y 50	10	—	15 y 35
Sustratos (microhábitats)	1986-1993	Arena, cantos y sustratos vegetales en descomposición					
	2008	Gravas y cantos					
Método y área de muestreo	1986	Surber 0,09 m ²					
	1993	Red de bentos 2 m ²					
	2008	Surber 0,09 m ² . En cada tramo se muestrearon un rápido y un pozo, y en cada uno de estos se tomaron 3 réplicas de los microhábitats (gravas y cantos).					
Fechas de los muestreos	1986	Dos muestreos, el autor no especifica las fechas.					
	1993	Dos muestreos, uno en diciembre de 1992 y otro en mayo de 1993. En este trabajo para efectos prácticos se les llama 1993.					
	2008	Dos muestreos, uno en abril y otro en junio.					

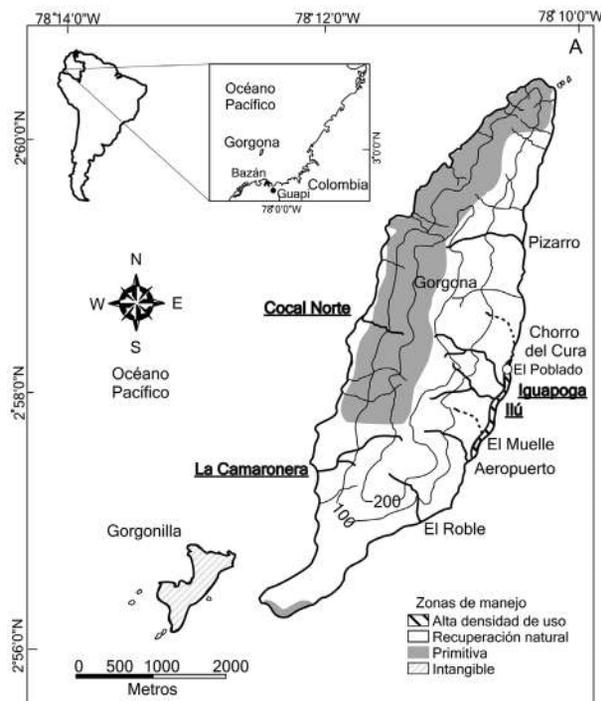


Figura 1. Ubicación geográfica y zonificación de las áreas de manejo del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano), y distribución de las quebradas en la isla [tomado y modificado de Díaz et al. (2001)]

Muestras de insectos acuáticos. No fue posible acceder al material biológico colectado en 1986 y 1993. Las muestras colectadas en el 2008 permanecen en la colección del *Laboratorio Alexander von Humboldt del Grupo LimnoBase* (Universidad de Antioquia), Medellín, Colombia. En 1986 las identificaciones se llevaron a cabo al nivel de orden, mientras que en los trabajos de 1993 y 2008 se realizaron hasta género y morfotipos, excepto, para algunos Diptera, cuya identificación se hizo hasta subfamilia. Entre las guías taxonómicas empleadas, fue común a 1993 y 2008 la de Roldán (1988). En 1993, se usó además la de Harper y Stewart (1984), y en 2008, se utilizaron las de Aristizábal-García (2002), Domínguez et al. (2006), Fernández y Domínguez (2001), Machado y Rincón (1989), Merritt y Cummins (1996), McCafferty (1981), Ospina-Torres et al. (2000), Pérez-Gutiérrez (2003) y Wiggins (1996).

Tratamiento de los datos. Dado que en el estudio de Cala (1990) se reportan únicamente los órdenes de los insectos, esta información solo se usó en el análisis de la diversidad β . Los análisis sobre las diversidades α y γ se basan en los trabajos de Zamora et al. (1996) y de GIS-BIO (2008).

Diversidad gama (γ). Al nivel de la isla se evaluó la eficiencia de los muestreos de 1993 y 2008 a partir del estimador Jackknife de primer orden o Jackknife 1. Se empleó el *software* EstimateS 8.2.0 (Colwell 2009). Este índice reduce la subestimación del número de especies ocasionada por la valoración de la riqueza a partir de una única muestra (Colwell y Coddington 1994). A manera de comparación, se elaboró una figura donde se muestran las curvas para la riqueza esperada (Jackknife 1) y la riqueza promedio observada (S Obs.) para cada año. Además, como referente de lo que podría esperarse al contar con más muestras (quebradas), se incluye una curva adicional con el total de 9 quebradas estudiadas en el proyecto GIS-Bio 2008 (4 sistemas más que los 5 objeto de este estudio).

Para analizar los cambios en la composición y estructura del ensamblaje, se calcularon para cada año los siguientes estimativos de diversidad (Magurran 1988, 2004; Moreno 2001):

Riqueza. Con base en la serie de números de Hill se estableció la riqueza total de géneros y/o morfotipos (N_0), el número de géneros moderadamente abundantes (N_1) y el número de géneros abundantes (N_2). Restando a N_0 la sumatoria de N_1 y N_2 , se obtuvo el número de géneros raros. Al nivel de familia, dado que los registros no se ajustaron a la Serie de Hill, se empleó la razón varianza-media para establecer las familias abundantes (razón > 10),

moderadamente abundantes (2,00 a 9,99) y las raras (< 1,99).

Dominancia. Se calculó al nivel de género; se empleó el índice de Berger-Parker (**D**), porque enfatiza la proporción del taxón más abundante.

Diversidad de Shannon-Wiener (H'). Se calculó para los géneros, con base en el logaritmo natural, por tanto sus unidades son nats·individuo⁻¹. La significancia de los cambios interanuales se estableció con la variante de la prueba 't' de Student diseñada por Hutcheson (1970) para comparar valores de H' . El cálculo de t se realizó en el programa Divert.

Equidad. Se empleó el índice de Pielou (**J'**).

Sorensen. Para establecer la similitud en la composición de las familias y de los géneros de insectos encontrados entre 1993 y 2008 se aplicó el índice cualitativo de Sorensen.

Curvas de rango – abundancia de géneros (transformada con \log_{10}). Dichas curvas fueron realizadas con el fin de establecer si la distribución de frecuencias observada se ajustaba a alguna de las distribuciones teóricas (serie geométrica, serie log, serie log-normal, modelo de la vara partida).

Diversidad beta (β). La comparación entre vertientes se hizo en función de los órdenes, las familias y los géneros. En el caso de los órdenes se utilizaron los datos de las colectas efectuadas en los años 1986, 1993 y 2008; para las familias y géneros se emplearon los datos de 1993 y 2008. Para cada año y para cada vertiente, se calculó la riqueza de familias y géneros; y la abundancia, diversidad (H') y equidad sólo para los géneros. Para conocer si existían familias y géneros exclusivos a una de las vertientes en la isla, se identificaron los taxones que se encontraron únicamente en cada una de ellas. Para medir la diversidad beta entendida como el recambio

de especies entre vertientes de la isla en los años 1993 y 2008, se usó el complemento del índice de Sorensen (1 – Sorensen). El resultado se interpretó considerando que a mayor valor del complemento, mayor es la diversidad beta (Magurran 1988, 2004).

Diversidad alpha (α) acumulada. Para la comparación entre quebradas y entre años, se estimó para cada una de ellas la riqueza, la abundancia y la diversidad de Shannon-Wiener. Como cada período de estudio tuvo dos muestreos, la abundancia por taxón fue acumulada.

Relación entre diversidad local y regional.

La diversidad regional (isla) de los géneros, se estimó considerando cuántos de los géneros presentes en cada quebrada se encontraban en el total de géneros presentes en cada uno de los órdenes en la isla. La diversidad local, es decir, la diversidad de cada quebrada, se obtuvo a partir de la riqueza de géneros por cada orden. Para establecer la relación entre las diversidades local y regional, se realizaron regresiones lineales simples entre la riqueza de cada quebrada y la riqueza regional. Para efectos prácticos de la comparación y teniendo en cuenta que si la diversidad regional es cero, la local también lo sería, todas las pendientes de las regresiones tienen cero como punto de origen. No obstante, deben tenerse precauciones a la hora de analizar los resultados, pues este tipo de regresiones pueden sobreestimar la curvatura (Caley y Schluter 1997). Estas regresiones se realizaron con el programa STATGRAPHICS Plus v. 5.0.

RESULTADOS

A pesar de que los métodos y los tramos de muestreo en las quebradas no fueron iguales en las tres épocas analizadas, es interesante encontrar que los patrones de distribución de las abundancias y de la diversidad de los insectos acuáticos fueron consistente en el tiempo y en el espacio (diversidades α , β , γ).

Diversidad γ – escala regional (Isla). *Eficiencia de los muestreos.* De acuerdo con el estimativo Jack 1, al nivel de la isla se esperaba encontrar en 1993, 31 géneros y se observaron 24. En 2008, se esperaban 62 y se colectaron 51. Sin embargo, a pesar de las diferencias entre observados y esperados la forma semi-cóncava de las curvas indicó una baja auto-similitud, lo que significa que al aumentar una unidad de área posiblemente se incrementa el número de géneros pero en baja

proporción. Este comportamiento se observó al incluir la curva de acumulación con las nueve quebradas estudiadas en 2008, en el que a pesar de haberse incrementado el número de muestras solo se obtuvieron 5 géneros más (figura 2). Como se observa en la figura 2, la eficiencia muestral de las dos investigaciones fue superior al 75%, por lo que se consideró que los datos podían ser usados para las comparaciones que a continuación se presentan.

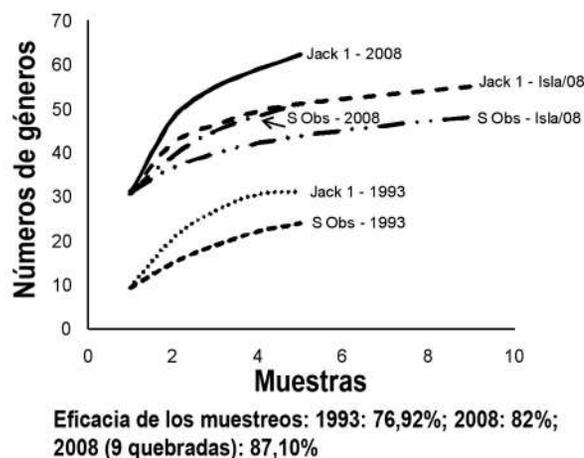


Figura 2. Acumulación de la riqueza de los géneros observados (S Obs.) y esperados (Jackknife 1) en el Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano), considerando las quebradas como muestras. Como curvas comparativas de una posible saturación de especies se presentan los datos de los muestreos en 9 quebradas realizados en 2008 (Isla/08)

Diversidad y curvas rango-abundancia. La cantidad de órdenes de insectos acuáticos al nivel de la isla varió poco con el paso del tiempo, pues del total de 9 órdenes reportados se encontraron 8 en 1986, 7 en 1993 y 9 en 2008 (tabla 2). Los órdenes más diversos en géneros fueron Coleoptera, Trichoptera, Ephemeroptera y Diptera.

En cuanto a las familias, en 1993 y en el 2008 se hallaron 17 y 27 respectivamente (tabla 2); con 13 de ellas comunes a las dos épocas siendo, por tanto 57,8% similares (Sorensen). De estas 13 familias, las de mayor abundancia (> 13 ind.) fueron Perlidae, Hidropsychidae,

Psephenidae y Leptophlebiidae. En el 2008 resaltaron por su alta abundancia (> 30 ind.) Leptophlebiidae (637), Chironomidae (139), Elmidae (134), Ptilodactylidae (95), Coenagrionidae (74), Baetidae (73), Leptohiphidae (35) y Tipulidae (32).

De la riqueza total de familias hallada en 1993, 58,8% (10 taxones) se consideraron raras, el 32,3% fueron medianamente abundantes (6) y el 5,9% (1) fueron abundantes. En el 2008, además de presentarse mayor abundancia por taxón, se encontró también menor diferencia entre las proporciones de familias abundantes y raras; por ello el 59,3% fueron

raras (16), el 22,2% de las familias fueron moderadamente abundantes (6 taxones); y este mismo porcentaje correspondió a las familias abundantes. De las familias raras

identificadas en cada período fueron comunes a ambas fechas Gomphidae, Simuliidae y Corydalidae.

Tabla 2. Sinopsis taxonómica de los insectos acuáticos colectados en seis quebradas del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano) en los años 1986 (Cala 1990), 1993 (Zamora et al. 1996) y 2008 (GIS-BIO 2008). [1 = Cocal Norte, 2 = Camaronera, 3 = Cocal Sur, 4 = Pizarro, 5 = Iguapoga, 6 = Ilú. § = Órdenes reportados en 1986 (Cala, 1990). En 1993 (☐) se muestreo la quebrada Cocal Sur y en 2008 (x) La Camaronera, el resto de quebradas fueron muestreadas en ambos períodos]

Taxones			Quebradas					
Orden	Familia	Género	1	2	3	4	5	6
Ephemeroptera [§]	Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	x, ☐	x		x, ☐	x, ☐	x, ☐
		<i>Hagenulopsis</i>	x	x		x	x	x
		Morfotipo 1					☐	
	Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	x			x	x	x
		<i>Leptohyphes</i>					x	x
	Baetidae	<i>Baetodes</i>		x		x, ☐	x, ☐	x
		<i>Baetis</i>	☐					☐
<i>Cloeodes</i>		x	x		x	x	x	
Trichoptera [§]	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>			☐	x		x, ☐
		<i>Leptonema</i>	x	x		x, ☐	☐	x, ☐
		<i>Macronema</i>	x	x		x	x	x
		Morfotipo 1	☐					
	Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>	x	x			x	x
		<i>Mortoniella</i>					☐	☐
	Philopotamidae	<i>Chimarra</i>				x		x
	Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>						x
	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	x				x	x
	Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>		x				
	Polycentropodidae	<i>Polyplectropus</i>				x	x	
	Hidroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>		x				
	Plecoptera [§]	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	x, ☐	x	☐	x, ☐	x, ☐
Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalus</i>		x		x, ☐	x	x, ☐
		<i>Archichauliodes</i>		x				
Odonata [§]	Coenagrionidae	<i>Argia</i>	x, ☐	x	☐	x	x, ☐	x, ☐
		<i>Enallagma</i> ?	☐				☐	
	Gomphidae	<i>Progomphus</i>	x	x		x	x	x
		<i>Lanthus</i> ?			☐	☐		

(Continuación de *Tabla 2*)

Taxones			Quebradas					
Orden	Familia	Género	1	2	3	4	5	6
	Platystictidae	<i>Palaemnema</i>		x		x	x	x
	Megapodagrionidae	Morfotipo 1	x			x		x
	Polythoridae	<i>Polythore</i> ?			□			
	Morfotipo 1	Morfotipo 1				□		
	Morfotipo 2	Morfotipo 1				□		□
		Morfotipo 2						□
Coleoptera [§]	Psephenidae	<i>Psephenops</i>	x, □	x		x, □	x, □	x, □
	Ptilodactylidae	<i>Tetraglossa</i>					x	
		<i>Anchytarsus</i>	x	x		x, □	x	x, □
	Elmidae	<i>Heterelmis</i>				x	x	x, □
		<i>Macrelmis</i>				x		x
		<i>Microcylloepus</i>	x	x		x	x	x
		<i>Hexacylloepus</i>	x	x			x	x
		<i>Disersus</i>						x
		<i>Phanocerus</i>	x	x				x
		<i>Cylloepus</i>						□
	Staphylinidae	Morfotipo 1						x
		Morfotipo 2						x
		Morfotipo 3				x		
	Scirtidae	<i>Elodes</i>			□			
Hemiptera [§]	Veliidae	<i>Rhagovelia</i>		x		x		x
		<i>Trochopus</i>	x			x	x	x
	Gerridae	<i>Metrobates</i>		x		x		
		<i>Potamobates</i>						x
Lepidoptera [§]	Pyralidae	<i>Parargyractis</i>	x	x				
Diptera	Tipulidae	<i>Hexatoma</i>	x	x	□	x, □	x	x
		Morfotipo 1	x			x	x	
		Morfotipo 2						x
		Morfotipo 3					x	
		Morfotipo 4	x					
	Simuliidae	<i>Simulium</i>	x	x		x, □	x	x
	Chironomidae	Morfotipo 1	x	x		x	x	x
		Morfotipo 2	x	x		x	x	x
		<i>Tanypodinae</i>	x	x		x	x	x
		<i>Orthoclaudiinae</i>	x	x				x
	Ceratopogonidae	<i>Alluaudomyia</i>				x		

En relación con la riqueza de géneros, se registraron 24 taxones en 1993 y 51 en 2008; 12 de ellos se colectaron en ambos períodos (tabla 2) (Sorensen 32,0%). De estos, 4 figuraron entre los más abundantes (entre 12 y 408 individuos: *Anacroeuria*, *Leptonema*, *Psephenops* y *Thraulodes*). En el 2008 resaltaron además, por su alta abundancia los géneros: *Hagenulopsis* (229), *Anchytarsus* (94), *Argia* (74), *Microcyллоepus* (60), Chironomidae mf. 1 (58), *Hexacyллоepus* (50), Tanypodinae (43) y *Cloeodes* (41).

Aunque en el año 2008 se detectaron géneros con abundancias muy superiores al promedio general, tales como *Thraulodes* (408 ind.), *Hagenulopsis* (209) y *Psephenops* (101), éstos no presentaron ningún tipo de dominancia. Lo anterior se refleja en los valores de los números de Hill, los cuales muestran que en la isla la mayor proporción de géneros estuvo siempre entre los géneros abundantes y moderadamente abundantes (tabla 3). Los géneros moderadamente abundantes sobrepasaron la cantidad de géneros abundantes y raros solo en 1993 (6,38), puesto que en 2008 los géneros raros (24,37) conformaron aproximadamente la mitad del total de géneros hallados (51) (tabla 3).

A pesar de las diferencias en la riqueza de géneros entre 1993 y 2008, la forma de la distribución de las abundancias acumuladas fue similar, ajustándose a las series logarítmica (1993: $\chi^2_5 = 11,1$; 2008: $\chi^2_8 = 15,5$) y log-normal (1993: $\chi^2_3 = 7,8$; 2008: $\chi^2_6 = 12,6$), todas con una $p = 0,005$. No obstante, considerando las diferencias entre los datos observados y esperados y los grados de libertad de la prueba χ^2 , los dos muestreos se ajustaron más a la distribución log-normal (figura 3). Este resultado es corroborado

por lo encontrado con los números de Hill para los géneros; con los cuales se determinó que existe un mayor número de géneros moderadamente abundantes y raros y un mínimo de géneros dominantes (tabla 3). Además, dicha distribución concuerda con los cambios estructurales ya descritos para el ensamblaje de insectos hallados en 1993 y 2008. Como la riqueza de géneros se duplicó durante dicho período y la abundancia aumentó de 142 ind. a 1.615, la diversidad presentó un aumento significativo ($t_{(29)} = -3,58$, $p < 0,001$) pasando de 2,48 nats/ind. a 2,85. La dominancia, que en ambos períodos fue muy baja, tuvo una leve disminución en 2008 (de 0,14 a 0,10). La equidad fue mayor en 1993 (tabla 3).

Tabla 3. Diversidad y distribución de las abundancias de los géneros (g.) de insectos acuáticos en el Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano) en 1993 y 2008. El valor crítico de p en la prueba χ^2 es = 0,05

Parámetro	1993	2008
Diversidad: Abundancia absoluta	142	1615
Riqueza (# total de g.) (N0)	24	51
Berger-Parquer (1/D)	0,14	0,10
Shannon H' (nats/ind.)	2,48	2,85
Shannon H' max	3,18	3,93
Equidad (J')	0,78	0,72
# g. moderadamente abundantes (N1)	10,93	16,97
# g. abundantes (N2)	7,69	9,66
# g. raros	6,38	24,37
Ajuste de modelos		
Serie log	Sí	Sí
Serie log- normal	Sí	Sí

Diversidad β (entre vertientes). Tanto en 1993 como en 2008 se registraron mayores valores de riqueza, abundancia total y diversidad (H') de familias y géneros del ensamblaje en la vertiente Este de la Isla. Las familias que se encontraron exclusivamente en alguna de las vertientes, pertenecieron principalmente a los órdenes Odonata, Coleoptera, Trichoptera y Lepidoptera (tabla 4).

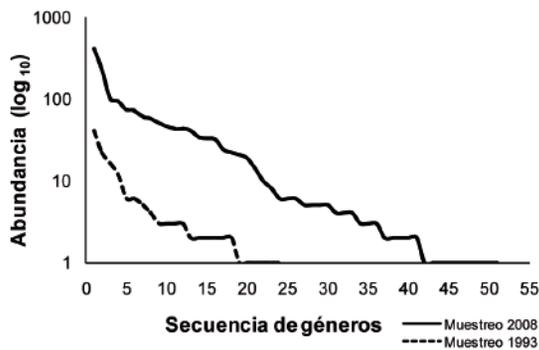


Figura 3. Distribución log-normal de las abundancias de los géneros de insectos acuáticos en el Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano) en los períodos 1993 y 2008

Dicha vertiente también presentó mayor número de géneros exclusivos en ambos muestreos, pertenecientes a los órdenes Coleoptera (8 géneros), Trichoptera (5) y Ephemeroptera (2). Los géneros con distribución restringida a la vertiente Oeste en 1993 fueron *Polythore* y *Elodes*; y en 2008 fueron *Xiphocentron*, *Ochrotrichia* y *Archichauliodes* (tabla 2); todos ellos fueron considerados taxones raros.

La similitud de la composición faunística entre vertientes fue mayor para el año 2008 que para 1993; por tanto, el recambio de géneros (diversidad β) entre ellas fue inverso (tabla 4).

Diversidad α – escala local (quebradas). Temporalmente, las quebradas más ricas en géneros fueron las de la vertiente Este de la Isla, especialmente Ilú (1993: 14; 2008: 38) y Pizarro (13; 32) seguidas por Iguapoga (8; 30) (tabla 2). En el Oeste La Camaronera presentó mayor riqueza (2008: 29) con respecto a Cocal Norte (7; 27) y Cocal Sur (1993: 7).

Tabla 4. Estimadores de diversidad para órdenes, familias y géneros de insectos acuáticos entre las vertientes Este y Oeste del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano) en 1993 y 2008; y valores de diversidad β para la Isla en cada año. Se mencionan además las familias exclusivas de cada vertiente para cada período de estudio

Taxón/ Parámetro de diversidad	1986		1993		2008	
	Oeste	Este	Oeste	Este	Oeste	Este
Órdenes	5	8	6	7	9	8
Familias: Riqueza			10	16	23	25
			Exclusivas: Polythoridae y Scirtidae	Exclusivas: Glossosomatidae Ptilodactylidae y Corydalidae	Exclusivas: Xiphocentronidae Hydroptilidae y Pyralidae	Exclusivas: Staphylinidae Calamoceratidae Polycentropodidae Philopotamidae y Ceratopogonidae
Géneros						
Riqueza			12	21	35	46
Abundancia			22	120	704	911
Diversidad (H')			2,15	2,39	2,54	2,86
Equidad (J')			0,86	0,78	0,71	0,75
Similitud de Sorensen (%)			50%		74%	
Diversidad β			50%		26%	

No obstante, en el 2008, los registros de abundancia no fueron consistentes con los de riqueza ya que en La Camaronera se contabilizaron 449 individuos, en Ilú 390, en Pizarro 342, en Cocal Norte 225 y 179 en Iguapoga. Así la quebrada más diversa en 1993 fue Pizarro (2,12 nats/ind.), seguida por Ilú (2,10), Iguapoga (1,85), Cocal Norte (1,85) y Cocal Sur (1,67). Por el contrario, en el 2008 la más diversa fue Iguapoga (2,82 nats/ind.), seguida por Ilú (2,72), Cocal Norte (2,50), Pizarro (2,38) y La Camaronera (2,30).

Dadas las diferencias entre el número de géneros reportados en 1993 y 2008 la similitud faunística para cada quebrada entre los períodos fue baja, siendo Pizarro la que presentó mayor similitud entre las dos fechas (28,6%) y Cocal Norte la que mostró menor similitud (13,3%).

Relación entre diversidad local y regional.

La relación entre la diversidad local y la diversidad regional se ajustó al modelo tipo I, en el que, en 1993, la riqueza regional explicó entre el 18,5 y el 71,1% de la diversidad local. En el 2008, el rango osciló entre 82,0 y 92,4%.

La diversidad local constituyó también una importante proporción de la regional: en 1993 osciló entre 30 y 40%, y en 2008 estuvo entre 50 y 85% (tabla 5).

Sobre las relaciones lineales de la diversidad local con respecto a la regional (figura 4), a pesar de las diferencias entre 1993 y 2008, se encontró que en ambos períodos la quebrada Ilú presentó la mayor tasa de cambio a medida que aumentó la riqueza regional; por eso su pendiente fue la mayor (tabla 5). Se halló además que, en el 2008, las tres quebradas de la vertiente Este (Ilú, Iguapoga y Pizarro) tuvieron tasas (pendientes) relativamente más altas con respecto a las quebradas de la vertiente Oeste. Aunque La Camaronera (vertiente Oeste) presentó en el 2008 una menor pendiente, la tasa de cambio de la diversidad local fue altamente dependiente de la diversidad regional (figura 4). En términos generales, puede decirse que en casi todas las quebradas, excepto en Iguapoga en 1993, hubo una relación estadísticamente significativa entre la riqueza local y la regional; y que, la tasa de acumulación de especies aumentó en 2008 y estuvo más cerca de la riqueza regional que en 1993.

Tabla 5. Valores de significancia, ecuaciones de regresión lineal y coeficientes de determinación para la relación entre la riqueza de géneros local (quebradas) y la regional (isla) del ensamble de insectos bentónicos del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico colombiano). Todas las regresiones tienen 0 como punto de origen (ER = Ecuación de la regresión)

Quebrada	año de muestreo	p	ER	R ²
Ilú	1993	0,0085	$y = 0,525x$	0,711
	2008	0,0001	$y = 0,732x$	0,924
Iguapoga	1993	0,335	$y = 0,190x$	0,185
	2008	0,008	$y = 0,545x$	0,821
Pizarro	1993	0,007	$y = 0,425x$	0,731
	2008	0,0002	$y = 0,513x$	0,875
Cocal Sur	1993	0,089	$y = 0,282x$	0,470
La Camaronera	2008	0,0000	$y = 0,437x$	0,924
Cocal Norte	1993	0,049	$y = 0,254x$	0,571
	2008	0,0006	$y = 0,516x$	0,792

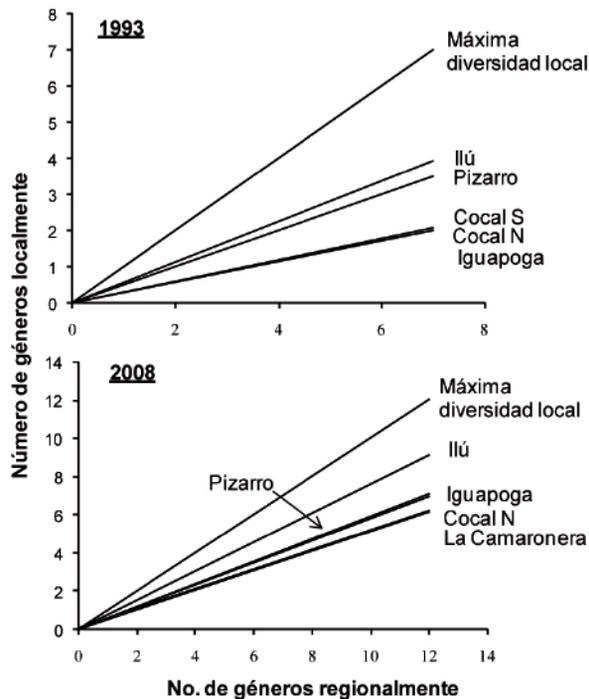


Figura 4. Relaciones lineales entre la riqueza de géneros observados en los niveles local (representados por las quebradas) y regional (representados por la isla) del Parque Nacional Gorgona (Pacífico colombiano). Las regresiones se ajustaron a un mismo punto de origen (0), y están basadas en la relación entre el número de géneros/orden de cada localidad con base en el total de géneros/orden de la región. Estas relaciones son contrastadas con la curva para la máxima diversidad local esperada (CN = Cocal Norte, CS = Cocal Sur, Ig = Iguapoga, IL = Ilú, LC = La Camaronera, Pi = Pizarro)

DISCUSIÓN

Diversidad gama. ¿Por qué la distribución de las abundancias se ajustó a las series logarítmica y log-normal? Este resultado puede ser un artificio matemático, obtenido porque para este análisis no se dividió en dos grupos el ensamblaje de insectos como lo sugieren Magurran y Henderson (2003). Estos autores plantean que para entender mejor la distribución de las abundancias en las comunidades, estas deben dividirse en dos grupos, uno compuesto por las especies persistentes y abundantes, las cuales generalmente presentan distribución

log-normal; y otro grupo compuesto por las especies raras, cuya distribución pertenece a la serie logarítmica. Hubbell (2001) y Southwood (1996) también concluyeron que la distribución de las abundancias es una función de la tasa de inmigración; y Magurran y Henderson (2003) afirman que, el sesgo o inclinación que permanece en la serie log-normal se debe a los procesos biológicos ocurridos sobre extensas escalas de tiempo, en las cuales los individuos pueden pasar de ser abundantes y frecuentes a raros. Además, Magurran (1988) considera que una comunidad se ajusta más fácilmente a la distribución log-normal en la medida en que se incrementa el número de factores que influyan en su estructura, como puede ocurrir en la isla estudiada.

Con base en lo anterior y considerando los números de Hill, especialmente para el 2008, donde se aprecia una alta proporción de géneros raros (tabla 3), se establece que el ensamblaje de insectos acuáticos en la isla se ajusta al modelo log-normal. Sin embargo, debido a los pocos muestreos realizados (cuatro en total, dos en 1993 y dos en 2008), quizás los taxones considerados raros en este trabajo no lo sean y su hallazgo se deba más al efecto ocasionado por el patrón de lluvias durante el cual se llevaron a cabo los muestreos (en el 2008, un muestreo se efectuó durante la época de lluvias bajas y el otro durante la transición entre lluvias bajas y altas), el cual está relacionado con muchos ciclos biológicos, con las emergencias de los adultos, con la distribución a lo largo de las quebradas, con las fluctuaciones de las variables físicas y químicas y con la estabilidad y disponibilidad de los hábitats, entre otros. Lo anterior, y los procesos y patrones de distribución de las abundancias, sólo será posible corroborarlos con estudios taxonómicos y de diversidad a largo plazo; con ellos, se podría establecer el valor de las especies endémicas y su estado de conservación.

A partir de las proporciones de géneros moderadamente abundantes y abundantes hallados en 1993 y 2008 (tabla 3), se puede inferir la relación entre las diversidades local y regional, ya que al existir una buena proporción de géneros abundantes y permanentes en la Isla, los cambios de la riqueza y de la diversidad de cada quebrada probablemente estarán sujetas a las inmigraciones y colonizaciones de los individuos entre estos ambientes acuáticos.

Aunque la riqueza y la diversidad en la Isla fueron relativamente altas (tabla 3), algunos de los ensamblajes y gremios son más simples en su composición que los de sus contrapartes en el continente, como lo encontrado en los archipiélagos de Macronesia en el Atlántico Norte (Hughes 2005). En ambos sitios (Gorgona y Macronesia), se encontró que la mayoría de las familias contenían un solo género con unas pocas especies o aun con una sola (Macronesia). Esta menor diversidad y riqueza de ciertos ensamblajes en las islas, puede ser debido entre otras causas, a las dificultades inherentes a los procesos de colonización. Entre los factores biogeográficos que influyen sobre los colonizadores potenciales se encuentran la capacidad de dispersión sobre barreras oceánicas, la distancia al continente, la dirección predominante del viento, la edad y el tamaño de la isla; y condiciones locales tales como la disponibilidad de agua, el régimen hidrológico y los tipos y la calidad de los hábitats [ver Longo-Sánchez y Blanco (2009), en este vol.]. Por ejemplo, en Gorgona en el 2008, en la quebrada Cocal Norte, cuya riqueza de géneros fue la más baja, de un total de 18 familias, nueve estuvieron representadas por un solo género.

Por otro lado, la riqueza sobresaliente de familias y géneros de Ephemeroptera y Trichoptera respalda la teoría sobre el origen continental de

la Isla Gorgona, en la que se plantea que ésta se fusionó al margen paleocontinental del noroeste de Sur América en el Eoceno (Kerr 2005, Kerr y Tarney 2005). Los adultos de Ephemeroptera, en especial, por sus cortos períodos de vida, no vuelan largas distancias, y es de suponer que los estadios ninfales por sus necesidades de buena condición hídrica no sobreviven al transporte pasivo por otros organismos. Aunque existen algunas etapas larvales de Ephemeroptera (e.g., *Cloeodes hydatation*) que sobreviven a la desecación y a la exposición directa al aire por nueve horas (Nolte et al. 1996), no se ha comprobado su sobrevivencia al transporte pasivo. Lo anterior también puede ser compartido por los Trichoptera; sin embargo, la falta de evidencias en la literatura consultada no permitió confirmar esta presunción.

Lo anterior es contrario para organismos de mayor capacidad de vuelo y de ciclos de vida más largos como los Diptera, a quienes se atribuye una dispersión de los adultos por vuelo activo y por las corrientes de viento (Craig 2003, Hughes 2005). La diversidad de este grupo y la de otros buenos voladores como Coleoptera y Odonata en la Isla, también puede ser beneficiada por la relativa cercanía de Gorgona al Continente (30 km a Bazán y 54 km a Guapi, municipios más cercanos).

Diversidades alpha y beta. A pesar de las diferencias significativas en la riqueza de géneros entre 1993 y 2008, es evidente que las quebradas de la vertiente Este de la Isla aparentemente han presentado mayor riqueza con respecto a la vertiente Oeste. Teniendo en cuenta solo los datos para el 2008 (por contar en este año con un mayor número de claves taxonómicas para Suramérica), los 51 taxones identificados presuponen que la Isla Gorgona contiene una diversidad relativamente alta de insectos acuáticos en comparación con toda la

provincia Pacífica, en la cual se han reportado más de 191 géneros (Zamora 2002). Además, considerando que la riqueza promedio de dichos taxones en las quebradas del Valle del Cauca y de Cauca oscila entre 47 y 56 géneros (e.g., García et al. 2008, Longo-Sánchez 2007, Longo-Sánchez et al. 2006, Mosquera et al. 2008, Ramos et al. 2008), se considera que la Isla es un ecosistema potencial para la colonización y el establecimiento de los insectos acuáticos.

Los resultados correspondientes a las familias más ricas y abundantes concuerdan con los encontrados por Boyero y Bailey (2001) en la quebrada Juncal de Isla Coiba (Pacífico panameño); allí sobresalieron por su frecuencia (presentes en más del 50% del total de las muestras) y abundancia (de 42 a 574 ind. en total), Baetidae, Leptophlebiidae, Leptohiphidae, Elmidae, Psephenidae, Chironomidae y Ceratopogonidae. Los bajos promedios de abundancia y densidad también se corresponden con los hallazgos para Coiba y otras islas tropicales (e.g., Haynes 1987). Cabe resaltar que la quebrada Juncal también hace parte de una zona en proceso de recuperación natural después de la intervención antropogénica que sufrió Coiba por actividades penitenciarias (1919-2004).

La mayor riqueza de la vertiente Este en la Isla Gorgona, en términos de familias y géneros (tabla 4), se puede relacionar con la alteración que dicha área sufrió durante la época de la prisión (1960-1982), durante la que se realizaron actividades tales como entresaca de madera, cultivos de pancoger e introducción de especies vegetales y deforestación; además de los servicios que quebradas como Pizarro (microcentral eléctrica) e Ilú (acueducto) prestan desde entonces al pequeño poblado (promedio de pobladores permanentes 30). Estas actividades

favorecieron la diversidad de hábitats, puesto que al encontrarse especies vegetales nativas, endémicas y foráneas, la disponibilidad de hojarasca en el lecho, potencialmente utilizada como alimento, refugio y hábitat es más diversa. Además de lo anterior, variables intrínsecas de cada cuerpo de agua también son determinantes para la diversidad; por ejemplo, la permanencia del flujo en Pizarro, Ilú e Iguapoga, permiten que aun durante las épocas de lluvia escasa funcione una microcentral y un acueducto, y se favorezca también la permanencia de los individuos durante dicho evento (Gómez-Aguirre 2009). Lo anterior es apoyado por estudios de amplia escala donde se ha observado que los taxones de macroinvertebrados han aumentado en relación directa con el tamaño de las quebradas, la heterogeneidad del sustrato y la cantidad de macrófitas, indicando por tanto que existe una tendencia a encontrar mayor riqueza a medida que la heterogeneidad ambiental se incrementa (e.g., Vinson y Hawkins 1998).

Adicionalmente, si se considera el carácter bioindicador de los insectos acuáticos y las clasificaciones con base en el BMWP realizadas para el Valle del Cauca (Zuñiga 2009) y Cauca (Zamora 2007), en las que las familias son categorizadas en una escala de 1 a 10 de acuerdo con su tolerancia a cambios ambientales, siendo las de mayor puntaje las más sensibles, las familias encontradas exclusivamente en la vertiente Este de Gorgona presentan puntuaciones de 4 (Ceratopogonidae), 6 (Staphylinidae, Elmidae con los géneros *Heterelmis*, *Macrelmis* y *Disersus*) y 7 (Leptohiphidae, Polycentropodidae), contrario a lo que se reporta para la vertiente Oeste, donde los taxones exclusivos presentan puntuaciones de 9 y 10 (Xiphocentronidae e Hidroptilidae) reflejando posiblemente un mayor nivel de

conservación las quebradas de esta vertiente.

Diversidad local y diversidad regional. La curva tipo I que muestra la relación entre la riqueza local y regional encontrada en la Isla Gorgona (figura 4), se ajusta a la hallada para diversos grupos taxonómicos tales como aves, mamíferos, reptiles y peces (e.g., Caley y Schluter 1997, Cornell y Lawton 1992, Lawton 1999). En estos grupos, la riqueza regional explicó en la mayoría de los casos más del 75% de la varianza de la riqueza local, y la riqueza local más del 50% de la riqueza regional (Gaston 2000). En Gorgona, la riqueza regional explicó en 1993 entre el 18,5 y el 73,1% de la varianza de la riqueza local, y en 2008 entre el 82,0 y el 92,4% (tabla 5). La linealidad de la relación riqueza local–riqueza regional implica un valor constante para la diversidad beta y una alta diversidad local (alfa) (Cornell y Lawton 1992). Sin embargo, se ha reportado para algunas comunidades de peces que el control sobre la diversidad local es ejercido por procesos que ocurren a ese mismo nivel (Tonn et al. 1990); no obstante, existe supremacía del control de la diversidad regional sobre la local tanto para peces de ambientes leníticos (Griffiths 1997) como lóticos (Hugueny y Paugy 1995, Oberdorff et al. 1998).

No es sorprendente este tipo de relación en los macroinvertebrados acuáticos (Heino et al. 2003, Palmer et al. 1996) ya que debido al ambiente dinámico en que habitan con disturbios frecuentes e impredecibles, los organismos generalmente tienen altas tasas de dispersión y deriva, re-colonizando de esta manera los hábitats desnudos después de un disturbio (Malmqvist et al. 1991). Dicha dispersión y deriva favorecen también la baja tasa de exclusión espacial entre los organismos, la cual ocurre en los niveles inferiores de la jerarquía del paisaje (Kohler

1992). Sumado a lo anterior, el carácter agregado de los insectos, como consecuencia de la distribución en parches de los hábitats, beneficia la colonización y el reemplazo constante de los organismos, la coexistencia de los mismos y por tanto una alta diversidad (Addicott et al. 1987, Townsend 1989, Wiens 1989) o su constancia. Esto refleja un control de la diversidad regional sobre la local y sugiere que los ensamblajes de macroinvertebrados raramente alcanzan la saturación, aun en regiones altamente diversas (Heino et al. 2003).

En Isla Gorgona pueden presentarse ambos controles: el de la diversidad regional sobre la local y el de los factores ambientales locales sobre la diversidad local. En esta Isla, debido a las diferencias en riqueza tanto de familias como de géneros de insectos entre las dos vertientes, se puede pensar que existen factores a nivel local (vertientes y quebradas) influyendo sobre la riqueza local. En la vertiente Este las quebradas se encuentran entre zonas de alta densidad de uso y de recuperación natural (figura 1) por lo que el grado o tipo de intervención antrópica es mayor. Por el contrario, en la vertiente Oeste la quebrada La Camaronera está ubicada en una zona de recuperación natural, mientras que Cocal Sur y Cocal Norte se hallan en zonas primitivas. Sin embargo, en ambas vertientes, son frecuentes los derrumbes tanto de tierra como de árboles que alteran tramos en cada quebrada. Considerando lo anterior, puede esperarse que en la vertiente Oeste, dado el menor grado de intervención de las quebradas, la diversidad local este más sujeta al control de la diversidad regional que al de los factores locales. Lo contrario, se esperaría en la vertiente Este. Sin embargo, no puede desconsiderarse el efecto del esfuerzo muestral de las dos investigaciones

analizadas en este trabajo, sobre los resultados descritos anteriormente. Por otro lado, se ha encontrado una relación directa entre la riqueza y el área, en la cual, áreas pequeñas (prom. 36 km²) tienden a tener curvas tipo I y áreas más grandes (prom. 900 km²) curvas tipo II. Esto se fundamenta en el supuesto de que en áreas grandes existe mayor heterogeneidad de hábitats y refugios que incrementan las posibilidades de colonización y establecimiento de nuevas especies (Koleff y Gaston 2002). Lo anterior respalda el tipo de curva encontrada en Gorgona (figura 4), cuya extensión es de 15,68 km². Si además se tiene en cuenta que en un muestreo aleatorio realizado en áreas grandes, se espera obtener una pendiente aproximadamente de 1, en Gorgona, el valor considerablemente menor de las pendientes obtenidas [1993: entre 0,19 y 0,52; 2008: entre 0,44 y 0,73 (tabla 5)] respalda también lo afirmado al comienzo de este párrafo.

Las diferencias intra-anales entre las relaciones esperadas y observadas de la riqueza de insectos pueden explicarse de dos maneras: 1) la influencia de la variación espacial de las condiciones físicas y químicas y del entorno de cada cuerpo de agua (ver Gómez-Aguirre et al. 2009 y Blanco 2009 en este vol.) sobre la diversidad local, considerando lo local como lo referente a cada quebrada. Con esto se esperaría que aunque se aumente una especie a la diversidad regional no necesariamente se incrementa la riqueza local en todos los sistemas, debido al control ejercido por las características ambientales propias de cada quebrada. En dicho caso la tasa de acumulación de especies local es menor que la esperada (Caley y Schluter 1997). 2) Las historias de vida de cada taxón —entre ellas la capacidad de vuelo, la especialización en un rol trófico o los hábitos generalistas, los modos de vida, los requerimientos de refugio

y hábitat— y las relaciones intra e inter-específicas, las cuales, según el caso, limitan o favorecen su distribución entre las diversas localidades en una región (Cornell y Lawton 1992).

CONCLUSIÓN

Con respecto a la primera previsión puede decirse que efectivamente se presentaron diferencias en la composición y estructura del ensamblaje de insectos acuáticos de isla Gorgona, tanto en el espacio como en el tiempo. Sin embargo, debido a la escasez de guías taxonómicas para macroinvertebrados de Suramérica en los años 80 y 90, se recomienda realizar estudios más exhaustivos en tiempo y espacio (aumentar el número de quebradas) encaminados a establecer por un lado, la composición faunística al nivel de especies, y por otro, los procesos y los patrones que determinan la biodiversidad de los macroinvertebrados de una manera más certera.

Para la segunda hipótesis, con base en los resultados se confirma que la diversidad local depende en gran medida de la diversidad regional, sobre todo en el costado Oeste de la Isla donde se encuentra el área de vegetación primitiva, ya que al no existir disturbios antropogénicos en este sector, los ecosistemas ofrecen condiciones altamente similares para la colonización y el establecimiento de los individuos. Esto no sucede en la vertiente Este donde, al parecer, los factores abióticos locales influyen más que la diversidad regional sobre la diversidad de cada quebrada.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto de Biología y al Comité para el Desarrollo de la Investigación CODI de la Universidad de Antioquia por la financiación del proyecto GIS-BIO 2007-2010.

Agradecemos a Parques Nacionales Naturales de Colombia el permiso para adelantar los muestreos de 2008 y 2009. A los funcionarios de Parque Nacional Natural Gorgona y de la Estación Científica Henry von Prahll por su apoyo, acompañamiento y por los gratos momentos. A los Drs. Fernando J. Muñoz Q. (U. de Antioquia, Colombia) y Eduardo Domínguez (U. de Tucumán, Argentina) por su colaboración en las identificaciones taxonómicas. A Juan Carlos Arias, Edison Parra, Santiago Duque, John Jairo Ramírez y a los integrantes del grupo *LimnoBasE* por su apoyo incondicional. Finalmente, agradecemos los comentarios de dos evaluadores anónimos quienes contribuyeron en el mejoramiento del manuscrito.

REFERENCIAS

- Addicott JF, Aho JM, Antolin MF, Padilla OK, Richardson JS, Soluk OA. 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos*, 49: 340-346.
- Aristizábal-García H. 2002. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. Parte 1: familia Gerridae. Bogotá, Colombia: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. p. 239.
- Blanco JF. 2009a. The hydroclimatology of Gorgona Island: seasonal and ENSO-related patterns. *Actualidades Biológicas*, 31 (91): 111-121.
- Blanco JF. 2009b. Características físico-químicas de las quebradas del Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico colombiano. *Actualidades Biológicas*, 31 (91): 123-140.
- Blanco JF, Ramírez A, Scatena FN. 2009. The streams of Gorgona Island Natural National Park within the global context: An introduction to the special issue. *Actualidades Biológicas*, 31 (91): 105-110.
- Boyero L, Bailey RC. 2001. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. *Hidrobiología*, 464: 219-225.
- Cala P. 1990. Biodiversidad en aguas dulces de la isla. En: Aguirre J, Rangel O, editores. *Biota y ecosistemas de Gorgona*. Bogotá (Colombia): Fondo FEN. p. 261-274.
- Caley MJ, Schluter D. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Colwell RK. 2009. *Estimates, Version 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide)*. Freeware for Windows and Mac OS. Fecha de acceso: 2009 Diciembre 16. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateSPages/AboutEstimateS.htm>
- Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)*, 345: 101-118.
- Cornell HV, Lawton JH. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1-12.
- Craig DA. 2003. Geomorphology, development of running water habitats, and evolution of black flies on Polynesian Islands. *BioScience*, 53 (11): 1079-1093.
- Domínguez E, Molineri C, Pescador ML, Hubbard MD, Nieto C. 2006. *Ephemeroptera of South America. Aquatic biodiversity of Latin America*. Vol. 2. Moscow-Sofia: Pensoft Publishers. p. 646.
- Fernández H, Domínguez E. 2001. Guía para la determinación de artrópodos bentónicos sudamericanos. Tucumán (Argentina): Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo. p. 282.
- García PJ, Cantera J, Zuñiga M del C, Montoya J. 2008. Estructura y diversidad de macroinvertebrados acuáticos de la cuenca baja del río Dagua (Valle del Cauca-Colombia). En: *Neolimnos 2008*, editores. Resúmenes VIII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional de Cuencas Bajas y Zonas Estuarinas. Santiago de Cali (Colombia): Asociación Colombiana de Limnología. p. 103.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Gómez-Aguirre AM. 2009. Variación de la estructura y composición de los ensamblajes de macroinvertebrados bénticos en la jerarquía espacial de los sistemas lóticos del Parque Nacional Natural Gorgona. [Tesis de pregrado]. [Medellín (Colombia)]: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia. p. 75.
- Gómez-Aguirre AM, Blanco JF, Longo-Sánchez MC. 2009. Macroinvertebrate assemblages in Gorgona Island streams: spatial patterns during two contrasting hydrologic periods. *Actualidades Biológicas*, 31 (91): 161-178.
- Gore JA, Kelly JR, Yount JD. 1990. Application of ecological theory to determining recovery potential of disturbed lotic ecosystems: research needs and priorities. *Environmental Management*, 14 (5): 755-762.
- Gray JS. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 23-49.
- Griffiths D. 1997. Local and regional species richness in North American lacustrine fish. *Journal of Animal Ecology*, 66: 49-56.

- Halfpeter G, Moreno CE. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gama. En: Halfpeter G, Soberón J, Koleff P, Melic A, editores. Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gama. Monografías Tercer Milenio. Zaragoza (España): SEA-CONABIO, Diversitas, CONACYT. p. 5-18.
- Harper PP, Stewart KW. 1984. Plecoptera. In: Merritt RW, Cummins KW, editores. An introduction to the aquatic insects of North America. 2 ed. Iowa: Kendall/Hunt. p. 182-230.
- Haynes A. 1987. Species richness, abundance and biomass of benthic invertebrates in a lowland tropical stream on the island of Viti Levu, Fiji. *Archiv Hydrobiologie*, 110: 451-459.
- Heino J, Muotka T, Paavola R. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology*, 72 (3): 425-434.
- Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press. p. 448.
- Hugueny B, Paugy D. 1995. Unsaturated fish communities in African rivers. *American Naturalist*, 146: 162-169.
- Hughes SJ. 2005. Application of the water framework directive to Macaronesian freshwater systems. *Biology and Environment*, 105: 185-193.
- Kerr AC. 2005. La Isla de Gorgona, Colombia: A petrological enigma? *Lithos*, 84: 77-101.
- Kerr AC, Tarney J. 2005. Tectonic evolution of the Caribbean and Northwestern South America: The case for accretion of two Late Cretaceous oceanic plateaus. *Geology*, 33: 269-272.
- Koleff P, Gaston KJ. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 363-375.
- Lawton JH. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
- Longo-Sánchez MC, Blanco JF. 2009. Sobre los filtros que determinan la distribución y la abundancia de los macroinvertebrados diádromos y no-diádromos en cada nivel jerárquico del paisaje fluvial en islas. *Actualidades Biológicas*, 31(91): 179-195.
- Longo MC, Zamora H, Tobar JM, Andrade CE, Ceballos VE. 2006. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos y su relación con la calidad del agua en un sector del río Grande (sur-occidente Colombiano). En: Villa FA, Rivera CA, Reinoso G, Nuñez M, editores. Resúmenes VII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre Ríos y Humedales Neotropicales. Ibagué - Colombia. p. 54.
- Longo-Sánchez MC. 2007. Composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos y determinación de las características físicas y químicas durante el ciclo anual en un río intermitente. (Tesis de maestría) (Popayán, Colombia). Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación. Universidad del Cauca. p. 116.
- Machado TA, Rincón J. 1989. Distribución ecológica e identificación de los coleópteros acuáticos en diferentes pisos altitudinales del departamento de Antioquia. [Tesis de pregrado]. [Medellín (Colombia)]: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biología, Universidad de Antioquia. p. 324.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. p. 192.
- Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Science Ltd. p. 256.
- Magurran AE, Henderson PA. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422: 714-716.
- Malmqvist B, Rundle S, Bronmark C, Erlandsson A. 1991. Invertebrate colonization of a new man-made stream in southern Sweden. *Freshwater Biology*, 26: 307-324.
- McCafferty W. 1981. *Aquatic Entomology. The fishermen's and ecologists' illustrated guide to insects and their relatives*. Boston: Jones and Bartlett Publishers. p. 448.
- Merritt R, Cummins K. 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America. Third edition*. Dubuque: Kendall/Hunt Publishing Company. p. 862.
- Moreno CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: MyT Manuales y Tesis SEA. p. 84.
- Mosquera RD, Palacios ML, Soto A. 2008. Bioindicación de la calidad del agua del río Cali usando macroinvertebrados acuáticos. En: Neolimnos 2008, editores. Resúmenes VIII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional de Cuencas Bajas y Zonas Estuarinas. Asociación Colombiana de Limnología. Santiago de Cali. p. 117.
- Nolte U, Tietbohl RS, McCafferty WP. 1996. A Mayfly from Tropical Brazil Capable of Tolerating Short-Term Dehydration. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(1): 87-94.
- Noss RF. 1983. A Regional Landscape Approach to Maintain Diversity. *BioScience*, 33 (11): 700-706.
- Oberdorff T, Hugueny B, Compin A, Belkessam D. 1998. Non-interactive fish communities in the coastal streams of north-western France. *Journal of Animal Ecology*, 67: 472-484.
- Ospina-Torres R, Riss W, Ruiz L. 2000. Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae) de la sabana de Bogotá II. Subfamilia Chironominae. *Caldasia*, 22(1): 15-33.
- Palmer MA, Allan JD, Butman CA 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 322-326.
- Pérez-Gutiérrez LA. 2003. Estudio biotaxonomico de los odonatos (Insecta: Odonata Fabricius, 1793) del

- distrito de Santa Marta (Magdalena-Colombia). [Tesis de pregrado]. [Santa Marta (Colombia)]. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad del Magdalena. p. 176.
- Ramos BC, Zuñiga M del C, Armbrrecht I. 2008. Impacto de efluentes de minas de carbón sobre los macroinvertebrados bentónicos y la calidad del agua en la quebrada el Chocho (Valle del Cauca). En: Neolimnos, editores. Resúmenes VIII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional de Cuencas Bajas y Zonas Estuarinas. Asociación Colombiana de Limnología. Santiago de Cali. p. 121.
- Ricklefs RE, Lovette IJ. 1999. The Roles of Island Area per se and Habitat Diversity in the Species-Area Relationships of Four Lesser Antillean Faunal Groups. *Journal of Animal Ecology*, 68(6): 1142-1160.
- Roldán G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Medellín (Antioquia): Fondo FEN-COLCIENCIAS. p. 176.
- Southwood TRE. 1996. The croonian Lecture 1995. Natural communities: structure and dynamics. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351: 1113-1129.
- Tonn WM, Magnuson JJ, Rask M, Toivonen J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *American Naturalist*, 136: 345-375.
- Townsend CR. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 36-50.
- UAESPNN. 2005. Plan de Manejo Parque Nacional Natural Gorgona. Resumen Ejecutivo. Cali: Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia Dirección Territorial Suroccidental. SUT 021105.
- Valencia S, Pérez GA, Lizarazo P, Blanco JF. 2009. Patrones espacio-temporales de la estructura y composición de la hojarasca en las quebradas del Parque Nacional Natural Gorgona. *Actualidades Biológicas*, 31(91): 197-211.
- Vinson MR, Hawkins CP. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional spatial scales. *Annual Review of Entomology*, 43: 271-293.
- Ward JV, Tockner K, Arscott DB, Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47: 517-539.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- Wiens JA. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, 47(4): 501-515.
- Wiggins GB. 1996. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera). Second edition. Toronto: University of Toronto Press. p. 457.
- Zamora H, Vásquez GL, Naundorf GI. 1996. Macroinvertebrados dulceacuicolas del Parque Nacional Isla Gorgona, Cauca. *Unicauca Ciencia (Universidad del Cauca, Popayán, Colombia)*, 1: 12-18.
- Zamora H. 2002. Análisis biogeográfico de los macroinvertebrados acuáticos epicontinentales (MAE) en el departamento del Cauca, Colombia. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 14(1): 37-51.
- Zamora H. 2007. El índice BMWP y la evaluación biológica de la calidad del agua en los ecosistemas acuáticos epicontinentales naturales de Colombia. *Memorias XL Congreso Nacional de Ciencias Biológicas, Santiago de Cali. Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 19: 73-81.
- Zuñiga M del C. 2009. Bioindicadores de calidad de agua y caudal ambiental. En: "Caudal ambiental: conceptos, experiencias y desafíos". Compiladores: Cantera J, Carvajal Y, Castro L. Editorial Universidad del Valle, Santiago de Cali. En proceso de publicación.