

SOBRE LOS FILTROS QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN Y LA ABUNDANCIA DE LOS MACROINVERTEBRADOS DIÁDROMOS Y NO-DIÁDROMOS EN CADA NIVEL JERARÁRQUICO DEL PAISAJE FLUVIAL EN ISLAS

ON THE FILTERS DETERMINING THE DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF DIADROMOUS AND NON-DIADROMOUS MACROINVERTEBRATES IN EACH HIERARCHICAL LEVEL OF THE FLUVIAL LANDSCAPE OF ISLANDS

Magnolia C. Longo-Sánchez^{1, 3} Juan F. Blanco^{2, 4}

Resumen

Los ecosistemas fluviales presentes en las islas son importantes ya que albergan especies con historias de vida particulares. Algunas de ellas son organismos diádromos como peces, camarones, cangrejos y caracoles que constantemente migran entre las cabeceras de los ríos y los estuarios o el océano para completar sus ciclos de vida. Otros, como los insectos, constituyen la fauna no-diádroma, la cual debido a su limitada capacidad de dispersión, a las altas tasas de especiación y al aislamiento propio de cada isla, podría encontrarse restringida a una región insular. Esta clara diferencia en las estrategias de vida, hace necesario el relevamiento de información acerca de los patrones de abundancia y distribución y de los procesos responsables en todos los niveles de la jerarquía espacial (regiones, microcuencas, segmentos, tramos, hábitats y microhábitats), con el fin de establecer medidas que garanticen un manejo adecuado tendiente a la conservación de estos ecosistemas. Por ello, este trabajo presenta una revisión sobre los principales factores que determinan la estructura de los ensambles diádromos y no-diádromos, y que operan en cada nivel jerárquico de las quebradas insulares.

Palabras clave: fauna diádroma y no-diádroma, filtros paisajísticos, isla, jerarquía del paisaje fluvial

Abstract

The fluvial ecosystems in islands are important because they shelter species with particular life histories. Diadromous organisms such as fishes, shrimps, crabs and snails migrate regularly between low-order streams and estuaries or the ocean to complete their life cycles, and therefore are broadly distributed across marine basins. Conversely, non-diadromous fauna, such as the insects, are restricted to particular insular regions due to their limited dispersal capability, relatively high speciation rates, and the island's isolation. As a consequence of the distinctive life histories coexisting in insular streams, it is necessary to provide information on the patterns of abundance and the driving processes throughout all levels within the spatial hierarchy (regions, segments, reach, habitats and microhabitats) in order to establish better management plans and conservation of these ecosystems. Therefore, this paper presents a review about the main processes structuring diadromous and non-diadromous assemblages operating at each hierarchical level in island streams.

Key words: diadromous and non-diadromous fauna, fluvial landscape hierarchy, island, landscape filters

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos de la ecología de comunidades es identificar y explicar los patrones no aleatorios de distribución y

diversidad de los ensambles y su variación a través de las escalas espaciales y temporales (Kadmon 1995). Este objetivo considera que las especies que coexisten difieren de alguna manera de lo que se esperaría si ellas

Recibido: mayo 2009; aceptado: noviembre 2009.

¹ 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.

Correos electrónicos: ³ <mc_longo@hotmail.com>; ⁴ <jfblanco73@yahoo.com>; <blanco@matematicas.udea.edu.co>;

se ensamblaran estocásticamente. Desde los sesentas, las islas han servido como pequeños laboratorios en los que se han adelantado estudios encaminados a entender los patrones de distribución, abundancia y coexistencia de las especies. Con este fin han sido propuestos diversos “modelos neutrales” en los que todos los componentes [especies en el modelo de MacArthur y Wilson (1967), o individuos en el de Hubbell (2001)] son iguales los unos a los otros en sus características de mortalidad, fertilidad y dispersión. No obstante, modelos tales como el de la biogeografía insular de MacArthur y Wilson (1967), la teoría neutral unificada de la biodiversidad y la biogeografía de Hubbell (2001), y el modelo neutral de He (2005) basado en mecanismos dinámicos de las poblaciones asumen de manera diferente y no siempre explícita [excepto el de He (2005)] los cuatro procesos fundamentales de la dinámica de las poblaciones, a saber nacimiento, muerte, inmigración y emigración, característicos de los sistemas abiertos.

El desarrollo reciente de estas teorías se ha concentrado en describir las abundancias relativas de especies de comunidades neutrales en dos escalas, metacomunidades (o comunidades regionales) y comunidades locales (Volkov et al. 2003, McKane et al. 2004). Se define metacomunidad como la unidad biogeográfica sistémicamente abierta y autocontenida evolutivamente dentro de la cual muchas especies se originan, persisten y se extinguen; o como el conjunto de especies simpátricas, tróficamente similares y que potencialmente compiten en un área local (Hubbell 2001). En contraste, la comunidad local está sujeta a un intercambio de migrantes dentro de la metacomunidad en la cual está anidada, o con comunidades locales externas, mediante inmigración y emigración. En la comunidad local, la especiación es el proceso

análogo a la inmigración. Desde el punto de vista de la inmigración, en el modelo clásico del sistema continente-isla, la abundancia de las especies locales depende de la distribución de abundancias de las especies en el interior de la metacomunidad. El anidamiento de las comunidades locales en las islas dentro de la metacomunidad regional, depende de la continuidad del paisaje (He 2005). De esta manera, se otorga al paisaje el papel de delineador principal de los ensamblajes locales.

Factores como el área y la insularidad relativa son determinantes de la riqueza de especies presentes en las islas (McArthur y Wilson 1967). Islas cercanas al continente tienen altas tasas de inmigración y bajas tasas de extinción, por lo cual la biota es relativamente rica pero poco endémica. En contraste, las islas remotas contienen menor riqueza de especies con representantes de grupos que poseen buena capacidad de dispersión, con la especiación como proceso preponderante y con alta endemividad. Además del aislamiento geográfico, el “efecto de distancia o aislamiento” puede ser explicado en términos de la habilidad de dispersión de las especies continentales y/o marinas (Dickerson y Robinson 1985).

Las aguas marinas imponen una barrera no solamente para las especies terrestres, sino también para las dulceacuícolas primarias. Se ha sugerido que la migración o diadromía de la fauna acuática de los sistemas lóticos insulares ha permitido la colonización de ambientes aislados. De acuerdo con Myers (1949) la diadromía es presentada por “peces con migraciones sincronizadas relacionadas con sus estadios de vida en aguas continentales y marinas”. La fauna diádroma se divide en tres grupos: **1. Anfidroma:** peces cuyo desove y desarrollo de huevos ocurre en aguas continentales (ríos y quebradas), mientras que el crecimiento y

la metamorfosis de las larvas tiene lugar en el mar o el estuario, hasta alcanzar un estadio juvenil propicio para iniciar la migración hacia los cuerpos de agua dulce, donde se genera el desarrollo gonadal y la reproducción; los individuos maduros nunca regresan al mar (McDowall 2004). **2. Anádroma:** peces que nacen y crecen en aguas continentales pero que migran durante los estadios juveniles al mar, donde permanecen hasta la adultez, para regresar posteriormente a aguas dulces donde se reproducen (e.g., el salmón: *Oncorhynchus* spp.). **3. Catádroma:** peces que nacen y crecen en el mar, pero que migran hacia los ríos y quebradas para adelantar su desarrollo gonadal; a continuación retornan al mar para reproducirse (e.g., la anguila: *Anguilla* spp.) (McDowall 1992).

Además de los peces, otros organismos como caracoles y camarones también realizan migraciones y deben afrontar barreras naturales y antropogénicas que operan a diversas escalas espaciales. Crecidas, cambios en la pendiente del terreno o quebrada, variaciones en la vegetación ribereña, discontinuidad hídrica, cascadas, puentes, vertimientos puntuales de aguas residuales y embalses, figuran entre los principales obstáculos que las especies migratorias deben superar a escalas gruesas. Esto no implica que otras variables que operan a escalas menores y más finas —velocidad, profundidad, química del agua, composición del sustrato y disponibilidad de alimento y refugio— dejen de ser determinantes en su estructura [e.g., peces y camarones en isla Guadeloupe, Antillas: Fièvet et al. (2001); peces y cangrejos en Nueva Zelanda: Joy et al. (2001); gasterópodos nerítidos en Puerto Rico: Blanco y Scatena (2006)].

Por otro lado, aunque son no-diádromos, los insectos acuáticos, que contribuyen en un

alto porcentaje a la diversidad y dinámica trófica de los ecosistemas lóticos, también se desplazan sobre largas distancias y en algunos casos realizan migraciones propiamente dichas (Dingle 1996). Taxones con estadios aéreos y amplios rangos de distribución pueden explorar diversos hábitats, los cuales están ubicados en diferentes escalas del paisaje, por lo que factores como los vientos y los niveles de precipitación, operando a escalas gruesas (región y cuenca) influyen en su movilidad y por tanto en su capacidad para colonizar nuevos hábitats (Townsend et al. 2003).

En las zonas templadas, aunque no están completamente esclarecidos los procesos y patrones que inciden en la estructura de las comunidades en cada nivel jerárquico de las quebradas insulares, se cuenta con más y mejor información que en las zonas tropicales. Por ello, la finalidad de este trabajo es discutir la importancia de los factores abióticos y bióticos que influyen en la distribución y diversidad de los ensambles locales y de la metacomunidad de macroinvertebrados acuáticos diádromos y no-diádromos y que operan en diferentes niveles de la organización jerárquica del paisaje fluvial. Se plantean dos hipótesis: 1) Los procesos que determinan la distribución y abundancia de la fauna diádroma (caracoles, camarones y cangrejos) están sujetos a variables que operan a gran escala; por ejemplo, las corrientes marinas a nivel de islas, la conectividad con el mar al nivel de la quebrada y las cascadas y pendientes pronunciadas a nivel del segmento. 2) Los procesos que ocasionan la distribución y diversidad de la fauna no-diádroma (insectos) dependen de variables que afectan escalas menores, tales como velocidad, profundidad y química del agua en el hábitat, composición y tamaño de las partículas en el microhábitat y procesos estocásticos inherentes a la deriva.

La concepción sistémica del paisaje fluvial como una entidad jerárquicamente organizada. La esencia del paisaje, sea terrestre o acuático, es su estructura espacial reflejada en la posibilidad de interacción entre los mosaicos y los gradientes que lo componen. Esta posibilidad (que opera y se expresa en múltiples niveles de la jerarquía espacial) afecta a los organismos y a los procesos ecológicos en diversas formas (Wiens 2002) y permite jerarquizar el paisaje con el fin de brindar un acercamiento a su comprensión como totalidad o sistema. En este sentido, en los paisajes la **jerarquía espacial** hace referencia a un anidamiento de **niveles** organizacionales, en cuyo seno se presentan una variedad de procesos que tienen sus propias escalas de espacio y tiempo (Wiens 1989, Turner et al. 2001). Sin embargo, aunque **nivel** y **escala** son conceptos diferentes, estos términos en la literatura anglosajona son utilizados como sinónimos, dada la connotación dimensional que ambos poseen. **Escala**, se refiere a la dimensión espacial o temporal de un objeto o proceso, mientras que **nivel de organización**, alude a la ubicación de un lugar, organismo o entidad dentro de una jerarquía abiótica o biótica. Por ejemplo, el microhábitat en el paisaje fluvial tiene una **escala** espacial de 10⁰

m y es a su vez uno de los **niveles** más bajos dentro de la jerarquía espacial. En concordancia con lo anterior, en este trabajo se usarán indistintamente **nivel** y **escala**.

Las primeras propuestas de organización jerárquica del paisaje fluvial para poder ser entendido como sistema o totalidad, las realizaron Allen y Starr (1982) y Frissell et al. (1986). Estos investigadores, al identificar que no existía una propuesta integradora y sistematizadora que permitiera entender la considerable variabilidad natural dentro y entre las corrientes y sus agrupaciones orgánicas, generaron un modelo de organización fundamentado en la Teoría General de Sistemas de Bertalanffy (1968), en el cual niveles de organización constituidos por escalas gruesas contienen múltiples niveles con escalas de resolución cada vez más finas.

Los niveles espaciales en el arreglo jerárquico parten de la cuenca, continuando con el segmento, el tramo, el hábitat (pozos/rápidos) hasta los subsistemas de microhábitats (figura 1). En cada nivel, los hábitats pueden desarrollarse y persistir predominantemente a una escala temporal específica. Eventos geológicos

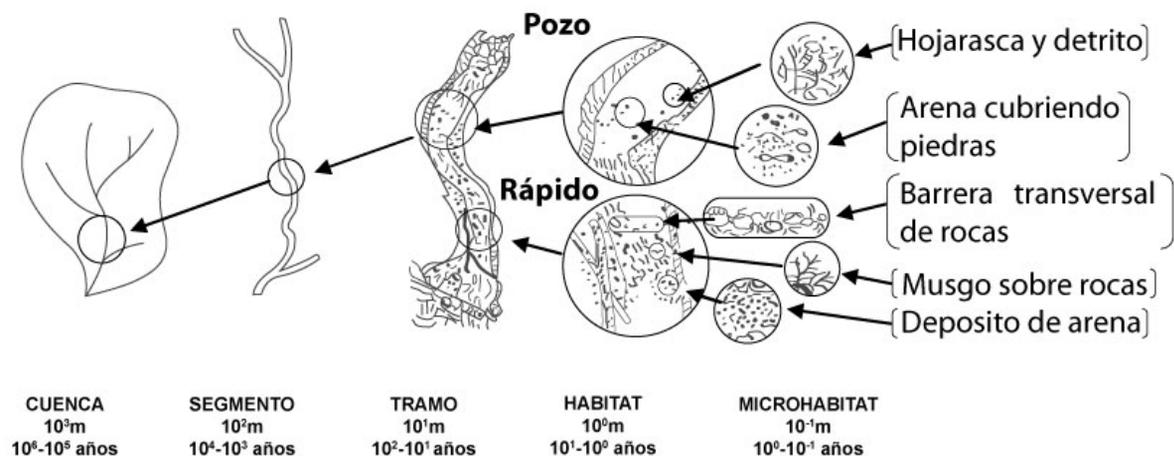


Figura 1. Organización jerárquica de una cuenca hidrográfica y sus subsistemas. Escala espacial apropiada para corrientes montañosas de segundo y tercer orden [tomado y adaptado de Frissell et al. (1986)]

de baja frecuencia y alta magnitud generan cambios evolutivos fundamentales en las cuencas y los segmentos, mientras que eventos geomórficos de alta frecuencia y baja magnitud pueden cambiar los procesos potenciales que ocurren en los tramos, los pozos/rápidos y los microhábitats; y causar así la evolución de los niveles con escalas más pequeñas.

Filtros en la jerarquía del paisaje fluvial.

El modelo de jerarquías espaciales es ampliamente utilizado para inspeccionar atributos fundamentales de los ecosistemas lóticos, tales como: heterogeneidad, jerarquía, direccionalidad y procesos de retroalimentación que ocurren a través de las escalas espaciales (Poole 2002). En adición, este modelo se utiliza para ilustrar uniones espacio-temporales propuestas por conceptos dispares en la ecología lótica, como por ejemplo: el Concepto del Río Continuo (Vannote et al. 1980); la Discontinuidad Serial (Ward y Stanford 1983); el Pulso Hidrológico (Junk et al. 1989) y el Corredor Hiporreico (Stanford y Ward 1993). Sin embargo, debe considerarse que los procesos y patrones en cada modelo operan de manera diferente dependiendo del tipo de ecosistema (perenne, intermitente o efímero), ya que cada uno presenta características paisajísticas propias que intervienen diferencialmente en los procesos que operan al interior de cada nivel jerárquico y en sus comunidades (Poole 2002). También es importante considerar las historias de vida y los atributos funcionales de los individuos, ya que de ellos depende en buena parte, su capacidad de respuesta ante las barreras o “filtros” imperantes en cada nivel jerárquico (Poff 1997).

En concordancia con lo expresado en la última parte del párrafo anterior, las condiciones locales (e.g., en cada uno de los niveles) pueden

ser vistas como “filtros” (*sensu* Poff 1997) que las especies de la metacomunidad deben superar, incrementando así la probabilidad de persistencia en las comunidades locales al nivel local y regional y para superar así la tasas de extinción a estos mismos niveles. Estos “filtros” son esencialmente rasgos del hábitat o fenómenos ecológicos y ambientales que actúan como factores selectivos moldeando a las comunidades, son reales y pueden ser definidos en cualquier escala. Se asume que, potencialmente todas las especies son capaces de moverse hacia todos los puntos locales (microhábitats) de una región, por lo que la ausencia o la baja abundancia de una especie en una localidad reflejarían la acción selectiva de los filtros. Las especies presentes en un nivel del paisaje específico, poseen rasgos propios que les han permitido resistir las características selectivas (en contra) del filtro(s) predominante (Poff 1997) (figura 2).

No sólo las variables abióticas son *filtros*, las interacciones bióticas también pueden serlo. Estas interacciones operan a escala local y usualmente pueden definirse por las “relaciones claves” (Helfield y

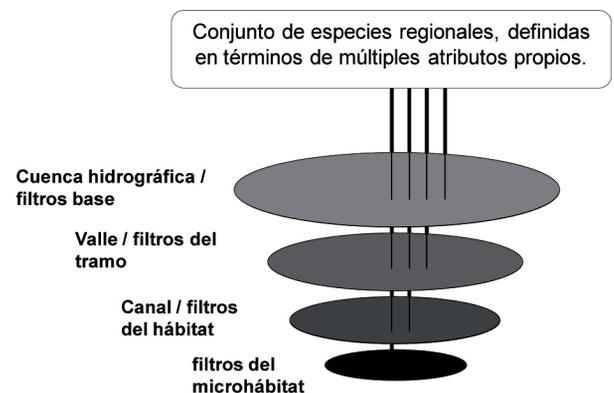


Figura 2. Distribución y abundancia de las especies a través del sistema de anidamiento de los niveles jerárquicos del paisaje fluvial. Las líneas verticales representan la proporción de especies que debido a sus atributos pueden sobrepasar los *filtros* del hábitat (abióticos y bióticos) en la jerarquía de dicho paisaje (ovalos) [tomado y adaptado de Poff (1997)]

Naiman 2006) más que por las especies claves y dominantes (Power et al. 1996) o por los ‘ingenieros ecosistémicos’ (Jones et al. 1994). No obstante, algunas interacciones también pueden operar a múltiples escalas, incluyendo las gruesas. Helfield y Naiman (2006) encontraron que los salmones al migrar hacia las partes altas de los ríos establecen una “relación clave” con los osos, quienes al comerlos y dejar los residuos en las riberas, propician una red trófica (soportada en una alta oferta de nitrógeno), que envuelve a microorganismos descomponedores, plantas y macroinvertebrados terrestres y acuáticos. Este proceso conlleva múltiples escalas, dentro de las cuales las más gruesas ejercen restricciones sobre las más finas, con *filtros* tanto bióticos como abióticos.

Procesos y patrones que determinan la estructura y composición de los macroinvertebrados acuáticos en cada nivel jerárquico del paisaje fluvial.

En esta sección se describirán los *filtros* ambientales que son determinantes en la composición, diversidad y distribución de los macroinvertebrados diádromos y no-diádromos en cada uno de los niveles jerárquicos de las islas tropicales. Todos los *filtros* citados se encuentran representados en la figura 3.

Al nivel de la isla, los procesos ligados con la composición y estructura de los macroinvertebrados diádromos y no diádromos son los mismos. Se ha identificado que procesos intrínsecos, como el origen, la insularidad, el tamaño y las corrientes marinas, además del cambio climático, son los *filtros* principales que determinan el arribo, establecimiento y persistencia de las poblaciones. Sumado a lo

anterior, la capacidad de dispersión de cada población también es un factor limitante.

Con respecto a la edad y a la insularidad en relación con la riqueza de especies, Covich (2006) plantea que se pueden tener cuatro tipos de islas: **1)** Las geológicamente más jóvenes (< 10 000 años de formación) y muy distantes de los recursos de colonizadores, en cuyo caso se espera encontrar una dispersión limitada y baja diversidad de las comunidades. **2)** Islas longevas (> 10 000 años) y cercanas al continente, que presentarán comunidades más diversas pero limitadas por la competencia y la depredación. **3)** Islas más longevas y aisladas, en las que se podrá encontrar una alta diversidad, resultante de la combinación de especies endémicas y de especies de amplia distribución. **4)** Islas de origen continental en las que se presentará la más alta diversidad de especies, reflejando así sus historias únicas.

Como ejemplos, March et al. (2003) y Benstead et al. (2009) en arroyos de la Isla Kosrae (Micronesia) encontraron una baja diversidad de insectos, decápodos y gastrópodos, lo cual se relacionó más con la edad de la isla (entre 1,2 y 2,6 millones de años) y con su extremo aislamiento que con las características de los hábitats. De la misma manera, Craig (2003) en un estudio sobre la historia biogeográfica del simuliido *Inselliellum*, reporta que los estados del desarrollo geomorfológico fluvial asociados a la edad de la isla, determinan en gran medida la composición de las especies del simuliido. En arroyos de la Isla Gorgona (Colombia), Gómez-Aguirre et al. (2009, en este número) encontraron una relativa alta diversidad de insectos y decápodos, relacionada más con el origen continental de la isla y con su corta distancia al continente (< 54 km) que con su tamaño (9 x 2,5 km).

En cuanto a la dispersión, ésta opera como *filtro* aun si es activa o pasiva. Las poblaciones con dispersión activa solo podrán moverse entre distancias relativamente cortas, esto es, entre archipiélagos, quebradas o ríos de una misma isla, o entre el continente y una isla próxima a él. Por el contrario, las poblaciones con dispersión pasiva pueden moverse entre grandes distancias ya que son transportadas por las corrientes marinas y aéreas o por otros animales o sustratos flotantes (e.g., troncos).

Generalmente, estas últimas poblaciones presentan ciclos de vida complejos con

prolongados estadios de inactividad (Covich 2006, Covich y McDowell 1996). Se ha identificado que para algunas poblaciones nectónicas y bentónicas marinas, el tiempo de vida de las larvas es un rasgo determinante para los patrones de dispersión (e.g., Grantham et al. 2003, Kyle y Boulding 2000). Por ejemplo, *Xiphocaris elongata* (Guérin-Méneville 1955) tiene una alta tasa de flujo genético entre las islas de las Antillas Mayores (Reuschel 2008), lo que indica que el tiempo de duración de sus estadios larvarios es lo suficientemente largo como para permitir la dispersión entre las islas.

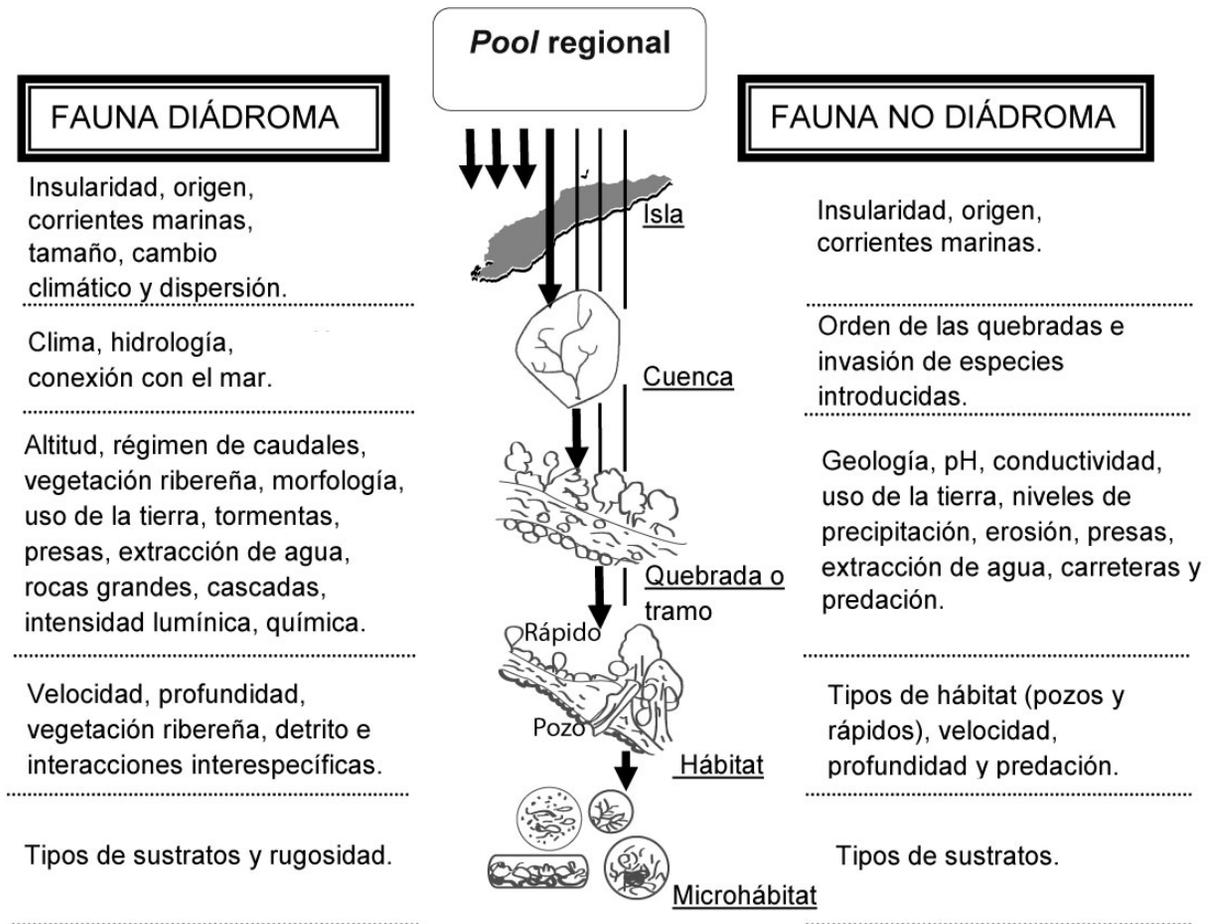


Figura 3. *Filtros* considerados factores de tensión y controladores de la distribución y abundancia de la fauna diádroma y no-diádroma en quebradas insulares (Modelo basado en Poff 1997 y Covich 2006). Las variables mencionadas son las reportadas en la bibliografía consultada

Sin embargo, a pesar de las adaptaciones de cada especie para migrar, se desconoce el efecto cabal del cambio climático global sobre la estructura de las poblaciones en los sistemas lóticos, los estuarios y el mar. Covich et al. (1991, 1996) encontraron que las abundancias de los camarones atyidos en los pozos del tramo alto de un arroyo en Puerto Rico, disminuyeron drásticamente después del paso del Huracán Hugo en 1989 y durante sequías severas en 1994. Posterior al paso del huracán, el retorno a las abundancias promedio fue rápido (semanas), pero el retorno ulterior a la sequía fue más prolongado. En la isla Maui (Hawaii), Benbow et al. (2005) también reportaron que durante una sequía se presentó una disminución significativa en la densidad de un chironómido nativo, *Telmatogetan torrenticola* (Wirth 1947), lo cual le sugirió al autor que estos eventos climáticos y la reducción del flujo por actividades antropogénicas, podrían ser factores críticos para la presencia y abundancia de especies de insectos reofilicos.

Macroinvertebrados diádromos (decápodos y gasterópodos). Los *filtros* que inciden en la distribución y abundancia de camarones y caracoles al **nivel de la cuenca** son el clima, la hidrología y la conectividad con el mar. Relacionado con ello, Benstead et al. (2000) encontraron en Puerto Rico que los picos de deriva de larvas de camarones se asociaban con picos de descarga generados durante las tormentas. Al respecto, Iguchi (2007) considera que la relación entre dichos picos y la alta velocidad de la corriente aseguran el transporte de las larvas anfídromas. Además, considera que este comportamiento es una posible explicación para la escases relativa de dichas especies en ríos continentales grandes y con flujos bajos.

La conectividad de los sistemas lóticos con el mar es reconocida como un *filtro* de importancia capital para la migración de las especies anfídromas. Entre las estrategias recomendadas para garantizar este proceso figuran: conservar las rutas de desplazamiento sobre los vertederos de las presas (Greathouse et al. 2006), mantener los pasajes subterráneos (Fièvet y Eppe 2002), conservar en buen estado los estuarios y su conexión con el mar (Blanco y Scatena 2006), e implementar prácticas adecuadas para la extracción de agua y la pesca que minimicen las muertes masivas de las larvas derivantes y de las poblaciones adultas (Benstead et al. 1999, Greathouse et al. 2005).

La altitud, el régimen de caudales, la vegetación ribereña, la morfología, el uso de la tierra, las tormentas, las represas, la extracción de agua, las grandes rocas, las cascadas, la intensidad lumínica, la química del agua, la competencia y la predación, son los *filtros* que se han identificado y que operan al **nivel de la quebrada o tramo**.

Iwata et al. (2003) en un arroyo en Sarawak, Malaysia, identificaron como primer *filtro* para la distribución longitudinal de *Atyopsis moluccensis* (De Haan 1849), *Macrobrachium pilimanus* (De Man 1879), *Macrobrachium trompii* (De Man 1898) y *Macrobrachium neglectum* (De Man 1905), el tipo de bosque ribereño. Los tramos del arroyo con bosque primario presentaron dominancia de sustratos rocosos, guijarros y cantos y por tanto, mayor abundancia de cada uno de los taxones mencionados, mientras que los tramos con bosque secundario estuvieron cubiertos por arena, presentando baja abundancia de especies. Esto sugiere que la pérdida de hábitats fue el resultado de la deforestación en las riberas del canal lo cual influyó en la estructura del ensamble.

En la isla Guadeloupe (Antillas Menores, Caribe), Fiévet et al. (1999a, 1999b, 2001) encontraron como *filtros* para la distribución de juveniles y adultos de decápodos y peces, a la elevación, la vegetación ribereña, las represas y el uso de la tierra en los estuarios. Con respecto a los decápodos, Fiévet (1999a) reporta con base en estudios previos, que antes de la construcción de una presa en el río Gran-Carbert, los Atyidae se distribuían en un rango altitudinal amplio, desde partes bajas (0-20 msnm) hasta altas (800 msnm); igualmente los Palaemonidae (entre 0 y 600 m); y los Xiphocariidae en sitios bajos y medios (0 y 300 m). Con la construcción y puesta en funcionamiento de la presa, se identificó un cambio en la estructura de los gremios, en la distribución y en la diversidad de los taxones en el eje longitudinal del río, debido probablemente a los cambios físicos generados aguas abajo de la presa y a las distancias desde ésta hasta las partes más altas del canal. También se reconoció un cambio en la distribución por tallas de los organismos, siendo de menor longitud los encontrados en los tramos altos. Esto se atribuyó a las actividades de pesca artesanal, a los claros en las riberas y a la contaminación por pesticidas.

March et al. (1998) en ríos de Puerto Rico, encontraron en un rango altitudinal entre 10 y 335 msnm, un aumento progresivo de la deriva de los decápodos en los tramos bajos y una relación exponencialmente positiva y significativa con la longitud del canal. El *filtro* que ocasionó la disminución de organismos derivando, se relacionó con la depredación por peces durante las horas nocturnas, especialmente en el tramo más cercano al estuario.

Estudios sobre la distribución espacial de *Atyoida pilipes* (Newport 1847) y *Caridina weberi* (De Mann 1892) en Tahití y Moorea,

mostraron una amplia distribución en todas las elevaciones estudiadas (Resh et al. 1990, Marquet 1991), aunque en Tahití, *C. weberi* fue abundante por debajo de los 400 msnm y *A. pilipes* por debajo de los 200 msnm. En Nuku-Hiva (Polinesia Francesa), ambas especies se encontraron desde el nivel del mar hasta 650 m de elevación, sin embargo fueron más abundantes en tramos muestreados aguas abajo (Fossati et al. 1998). Las diferencias en las anteriores distribuciones han sido atribuidas a las capacidades de estos organismos para escalar río arriba, a las diferencias en la pendiente y a la presencia de cascadas (Fossati et al. 2002).

Tres especies de *Macrobrachium* fueron estudiadas en Nuku-Hiva, de las cuales *M. australe* (Guérin-Méneville, 1838) y *M. lar* (J. C. Fabricius, 1798) se observaron aguas abajo de las cascadas, mientras que *M. latimanus* (Von Martens, 1868) se ubicó aguas arriba. Estos palaemonidos al igual que varias especies de Gobiidae son potencialmente competidores y depredadores (*filtros*) de los filtradores pasivos atyidos, en este caso de *A. pilipes* y *C. weberi*; por lo cual la abundancia y la presencia de algunos Atyidae han sido relacionadas con la ausencia de estos camarones y peces (Fossati y Marquet 1998).

Igualmente, en Puerto Rico, Covich et al. (2008) y Pyron et al. (1999) atribuyeron como principal *filtro* para la presencia y alta densidad de *Atya lanipes* (Holthuis 1963) y *X. elongata*, la presencia de peces depredadores. Como adaptación contra dicha depredación, los individuos de *X. elongata* que habitaban tramos donde estaban presentes los peces, presentaron mayores longitudes del rostro.

En cuanto a los gastrópodos, Blanco y Scatena (2006) asociaron la presencia de *Neritina*

virginea (Linnaeus 1758) a la conexión de las quebradas con el mar. Estos individuos solo se encontraron en una tercera parte (13 quebradas de 32) del total de quebradas estudiadas, las cuales presentaban conexiones permanentes o estacionales. Las quebradas con piedras calizas también tuvieron ausencia de *Neritina*, probablemente debido a la elevada conductividad y a las altas concentraciones de iones disueltos (Na^+ , Cl^- , K^+ , Mg^{+2} y SO_2^-). Las presas y las cascadas también fueron *filtros* para la migración aguas arriba de los *Neritina*.

Los *filtros* al **nivel del hábitat** se han relacionado con la velocidad del agua, la profundidad, la vegetación ribereña, las grandes rocas, el detrito y las interacciones entre las especies.

Benbow et al. (2002), identificaron que las post-larvas de *Atyoida bisulcata* (Randall 1840) a pesar de tener alta capacidad para escalar cascadas en los ríos de Hawaiki ($0,30-3,06 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$), presentaban una disminución en el número de individuos moviéndose cuando ocurrían fluctuaciones en la profundidad y la velocidad del agua durante pulsos impredecibles. Los atributos físicos de los individuos identificados con la capacidad para escalar fueron: tamaño pequeño, masa corporal disminuida y fuertes uñas tarsales para agarrarse.

En Nuku-Hiva, Fossati et al. (2002) encontraron preferencias de hábitat en relación con el estadio de vida para *A. pilipes* y *C. weberi*. Las hembras de *A. pilipes* se ubicaron en rápidos con cantos grandes, los machos adultos fueron más frecuentes en las márgenes del canal con poca vegetación, mientras que los juveniles se situaron en hábitats poco profundos. Los individuos *C. weberi* prefirieron hábitats más lentos; las hembras toleraron altas concentraciones de turbidez; los adultos evitaron las rocas, prefiriendo la hojarasca; y

los juveniles fueron más abundantes en flujos rápidos y sobre sustratos rocosos. El contraste entre las dos especies también fue observado en Tahití (Keith y Vigneux 1997). La presencia de *A. pilipes* en flujos rápidos se ha registrado también en islas del Pacífico y del Océano Indico (Chace 1983); a su vez, en Fiji, la especie fue observada en sitios con velocidades moderadas, entre la vegetación acuática y el detrito (Choy 1991). Los ejemplos descritos brindan evidencia que soporta la ausencia de competencia directa entre las dos especies.

Pyron et al. (1999), para tres arroyos de Puerto Rico, hallaron correlaciones significativas entre la abundancia de las especies de *Atya*, *Xiphocaris*, *Macrobrachium crenulatum* (Holthuis 1950) y *M. carcinus* (Linnaeus 1758) con el área, la profundidad y la velocidad del agua en pozos ubicados aguas arriba. La disminución de la abundancia de *Atya* y *Xiphocaris* en uno de los arroyos, se asoció con la presencia de un alto número de peces depredadores.

Iwata et al. (2003) relacionaron la alta abundancia de *A. moluccensis* a corrientes relativamente rápidas, la de *Macrobrachium trompii* a márgenes con corrientes bajas; y para *M. neglectum* no encontraron ninguna preferencia de hábitat por lo que esta especie se encontró distribuida en todo el canal. Fiévet (1999a) encontró que los Atyidae prefieren hábitats con flujos rápidos y tramos escalonados; los Palaemonidae eligen aguas moderadamente rápidas, tramos de pendientes bajas, áreas rocosas poco profundas, y manglares; y los Xiphocarididae habitan especialmente en pozos.

Igualmente, los *filtros* relacionados con *N. virginea* al nivel del hábitat se relacionaron con la profundidad y la velocidad de los rápidos y pozos. La densidad de los individuos incrementó con la profundidad y con los flujos

rápidos y turbulentos; los individuos de menor tamaño se encontraron en los flujos rápidos, mientras que los de mayor tamaño en los flujos lentos. Este tipo de control sobre la densidad y el tamaño de los caracoles se ha asociado con los depredadores y competidores (Blanco y Scatena 2006).

Los anteriores estudios revelan que los *filtros* que afectan la abundancia y presencia de los decápodos son más de carácter hidráulico, seguidos por la depredación y la ausencia de vegetación ribereña. También muestran que tanto los procesos longitudinales en las quebradas como los presentes en los estuarios contribuyen a la estructuración de los ensamblajes.

Al **nivel de microhábitat**, los *filtros* identificados se relacionan más con los tipos de sustrato y con la rugosidad de los mismos. Pyron et al. (1999) definieron que las preferencias de microhábitat para *Atya*, *Macrobrachium* y *Xiphocaris*, tenían que ver con la disponibilidad en los pozos de hojarasca, con el tamaño de los sustratos (arena, cantos, gravas y bloques) y sobre todo, con la disponibilidad de grietas en las rocas. Iwata et al. (2003) establecieron que la abundancia de *A. moluccensis*, *M. pilimanus* y *M. trompii* estaba controlada por la presencia y abundancia de cantos, guijarros y materia orgánica particulada, respectivamente.

A su vez, los *Neritina*, prefieren también rocas medianas y rugosas, del tipo de los cantos y guijarros. Sin embargo, microhábitats en donde se combinan dichos sustratos con la gravas son sus “preferidos” (Blanco y Scatena 2006). El estudio de Blanco y Scatena, al presentar claramente los *filtros* que operan en cada nivel espacial, permite pronosticar los efectos que tendrían las alteraciones en el lecho de las quebradas sobre la población de *N. virginea*.

Macroinvertebrados no-diádromos (insectos). Los *filtros* identificados que afectan la distribución y diversidad de los insectos acuáticos al **nivel de las cuencas** en las islas tropicales, están constituidos por el orden de las quebradas y la invasión por especies introducidas. En un estudio conducido en quince sistemas loticos (incluyendo estuarios) en Pearl Harbor (Hawaii), Englund (2002) encontró que de la riqueza total de especies, la mayor proporción correspondía a insectos introducidos (55%), seguida por las especies nativas (25%) y las criptogénicas (20%). Este estudio ilustra como organismos no nativos, fácilmente pueden establecerse en las islas tropicales, compitiendo y desplazando a las especies nativas. En el nivel de las **quebradas y tramos**, los *filtros* reconocidos se relacionan con los procesos que generan: la geología, el pH, la conductividad, el uso de la tierra, los niveles de precipitación, la erosión, las presas, la extracción de agua, las carreteras y la depredación.

Polhemus (1996) al establecer la presencia y las preferencias de hábitat del odonato *Megalagrion xanthomelas* (Sélys-Longchamps 1876) en las quebradas de las islas de Hawaii, determinó hasta 1996, que la especie había desaparecido de dos islas y estaba en riesgo de extinción en una más. Esto se atribuyó a (*filtros*): la depredación por peces, por hemípteros notonéctidos y por odonatos introducidos y a la pérdida de hábitats (pozos con velocidad del agua baja) debido a la agricultura y a la invasión del pasto *Brachiaria* sp., que forma densas y altas capas que eliminan las aguas abiertas. Aunque esto se generalizó al nivel de las islas (debido a su poca extensión), lo mismo puede ocurrir al nivel de las cuencas o quebradas en islas más grandes.

Además, entre las actividades antropogénicas que afectan la estructura y diversidad de los insectos acuáticos en quebradas de las islas

de Hawaii, se han identificado: las carreteras, que generan sedimentación; los acueductos con demandas que superan las descargas hídricas y que, sobre todo en épocas de sequía, interrumpen la conexión de las quebradas con el mar, las presas para fines de diversión y para producción de hidroenergía y las industriales. Con estas actividades se alteró el caudal en los tramos bajos de los ríos y arroyos y con ello, la velocidad del agua y la profundidad en los rápidos y pozos. Se generaron además cambios en la abundancia y disponibilidad de los sustratos y se alteraron las propiedades químicas del agua. Las quebradas de estas islas son dominadas principalmente por dípteros, algunos odonatos y pocos coleópteros y hemípteros, sin contar los decápodos y caracoles (Craig 2003, McIntosh et al. 2002).

En Puerto Rico, los principales *filtros* naturales que imponen restricciones a la abundancia de los insectos han sido la depredación por camarones (e.g., March et al. 2002, Ramírez y Hernández-Cruz 2004) y la competencia por alimentos, ya que estos organismos también son filtradores, recolectores y raspadores (Greathouse y Pringle 2006).

Con respecto a la disponibilidad de alimento como otro *filtro* natural importante, Yule (1996) en la isla Bougainville, Nueva Guinea y Greathouse y Pringle (2006) en Puerto Rico, encontraron una disminución de organismos filtradores-recolectores aguas abajo de las quebradas. Este comportamiento se atribuyó a las altas tasas de descomposición terrestre en los tramos altos, las cuales generaron una mayor disponibilidad de materia orgánica particulada fina en relación con la materia orgánica particulada gruesa. Estos investigadores encontraron además, baja abundancia y riqueza de organismos fragmentadores, por lo que se planteó que la calidad alimenticia de la hojarasca en estos ambientes podría ser similar a la de los

sistemas continentales tropicales, donde se ha identificado que las altas concentraciones de componentes secundarios en las hojas limitan la biomasa de dichos organismos (Stout 1989).

Greathouse y Pringle (2006) y Gómez-Aguirre et al. (2009, en este volumen) también atribuyen las diferencias en la distribución entre quebradas, a *filtros* dependientes de la geología propia de cada terreno, ya que ésta influye en cierta medida en la conductividad, el pH y en la concentración de algunos nutrientes como calcio y magnesio, los cuales pueden ser limitantes para la presencia y abundancia de algunas poblaciones de insectos.

Los tipos de hábitat (rápidos y pozos), la velocidad del agua, la profundidad y la predación han sido propuestos como los *filtros* principales que operan al **nivel del hábitat**. Ramírez y Hernández-Cruz (2004) en dos arroyos de Puerto Rico identificaron que la riqueza y la abundancia de los insectos dependían de la velocidad del agua, la profundidad y la depredación. Los insectos prefirieron rápidos poco profundos con sustrato rocoso. Este tipo de hábitat les servía como refugio ante los camarones, los peces y las inundaciones; además, el flujo rápido proveía un suplemento continuo de partículas, aprovechadas principalmente por los insectos filtradores.

Aunque es complicado establecer sustratos preferenciales para la comunidad de insectos acuáticos, en general se ha establecido que los tipos de sustrato conforman los *filtros* que actúan al **nivel del microhábitat**. Los insectos se distribuyen en los sustratos rocosos, arenosos, fangosos y en la hojarasca y troncos de acuerdo con sus requerimientos tróficos y sus hábitos de vida. En Puerto Rico, Ramírez y Hernández-Cruz (2004) identificaron los sustratos rocosos ubicados en aguas poco profundas como

preferenciales, Greathouse y Pringle (2006), también en Puerto Rico, establecieron una relación entre la presencia y abundancia de insectos por sustratos con los requerimientos tróficos; de esta forma, los raspadores se ubicaron tanto en macrófitas como en sustratos rocosos, siempre y cuando proveyeran buena disponibilidad de perifiton y los colectores-recolectores, los colectores-filtradores y algunos raspadores se hallaron sobre la arena en pozos de tramos altos.

En Isla Gorgona, Colombia, Gómez-Aguirre et al. (2009 en este volumen) encontraron diferencias en la composición y abundancia de los insectos entre cantos y gravas correlacionadas con los niveles de precipitación, presentándose mayores diferencias durante la época de transición entre las lluvias bajas y las altas. Al igual que en Puerto Rico, Longo (obs. personal) en Gorgona, ha encontrado una distribución particular por sustratos de larvas de coleópteros —tales como *Phanocerus*, dos morfotipos de Scirtidae, adultos de un morfotipo de Staphylinidae y los dípteros minadores *Stenochironomus*— que han sido colectados sólo en la hojarasca.

CONCLUSIONES

Lo encontrado en los anteriores estudios permite dilucidar la respuesta de los organismos diádromos y no diádromos a la heterogeneidad espacial del paisaje fluvial. Se deduce no sólo que la diversidad de especies y la distribución de los individuos está sujeta a los cuatro procesos fundamentales de la dinámica de las poblaciones propuestos por las diversas “teorías neutrales”: nacimiento, muerte, inmigración y emigración (He 2005, Hubbell 2001, MacArthur y Wilson 1967), sino que existen fuertes interacciones intra e inter-específicas que operando en diferentes escalas actúan en la estructuración de los ensamblajes presentes en cada nivel jerárquico.

Sin embargo, el que dichas interacciones operen o no, lo cual sí es determinado por las dinámicas poblacionales, está sujeto a la presencia de los organismos. Sumado a lo anterior, los *filtros* en cada nivel paisajístico son otro determinante de la estructuración de las comunidades.

En concordancia con lo predicho en la primera hipótesis, se confirma que los organismos anfídromos, especialmente los camarones —debido a su locomoción, a su estructura corporal y a sus hábitos de vida— están limitados en su distribución longitudinal por *filtros* que operan efectivamente en escalas gruesas. No obstante, obstáculos demasiado grandes como cascadas muy pronunciadas, presas altas con paredes lisas, o sustratos demasiado gruesos, impiden su ascenso hacia las partes altas de las quebradas, con lo cual también se afecta la ecología general de los hábitats. Este aspecto es muy importante de considerar para los planes de manejo y/o para la identificación de tensores ambientales de la fauna acuática, producidos por obstáculos generados a partir de actividades antrópicas.

En relación con los procesos planteados en la segunda hipótesis como los responsables de la distribución y diversidad de los insectos, puede decirse que efectivamente operan en escalas menores, pero que una vez que estos organismos han logrado sortear los *filtros* propios de la insularidad (e.g., vientos, corrientes marinas, distancia isla-continente), los *filtros* que influyen en el establecimiento y desarrollo de sus poblaciones dentro de las islas a niveles paisajísticos menores son los mismos que operan en dichos niveles en los continentes. La heterogeneidad de los hábitats y microhábitats, la velocidad del agua, la geomorfología de las quebradas, la profundidad, la depredación por peces y otros organismos y las actividades antropogénicas que alteran las propiedades

físicas y químicas hídricas, son algunos de los *filtros* ampliamente estudiados en el continente y que operan también en las islas en los niveles intermedios y bajos de la jerarquía paisajística.

Sin embargo, es importante tener en cuenta que los patrones y procesos inherentes a la distribución y diversidad de la fauna diádroma y no-diádroma tal vez no puedan generalizarse a todas las islas. Éstas, dependiendo de su tamaño, edad y geología pueden ser más o menos vulnerables a las corrientes marinas, a cambios bruscos por intervención antrópica y al mismo cambio climático, los cuales pueden afectar en algunos casos a la región completa o a una buena porción de ella en concordancia con el tipo de escala a la que actúan.

Entender las relaciones entre la diversidad local y regional, entre los ensamblajes reales y el *pool* de posibilidades y entre la diversidad y los *filtros* ambientales y ecológicos, es una buena aproximación para comprender por qué la riqueza y abundancia de las especies y por qué unas especies están en un lugar y no en otro aparentemente similar.

Finalmente, puede decirse que el objetivo final de los estudios a nivel direccional, es decir, enfocados en un tiempo y espacio puntuales, deben tener como meta indagar acerca de la magnitud y de los efectos *a-posteriori* que las acciones humanas y la naturaleza ejercen sobre los ecosistemas naturales para prevenir la ocurrencia de daños futuros en ecosistemas frágiles y relativamente aislados como los presentes en las islas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de los estudios subvencionados por el Comité para el Desarrollo de la Investigación (CODI) de la Universidad

de Antioquia, para el proyecto “Gorgona Island Stream Bio-Assessment”. MLS agradece a Michat M, Torres P, Bachmann A, Mazzucconi S, Tejerina E y a Paggi A, por su colaboración en la identificación de los Coleptera y Diptera del PNN Isla Gorgona. Agradecemos también los comentarios de Ramírez, J. y de dos revisores anónimos quienes contribuyeron en el mejoramiento del manuscrito.

REFERENCIAS

- Allen TFH, Starr TB. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago (Illinois): The University of Chicago Press. p. 310.
- Benbow ME, Orzetti LL, McIntosh MD, Burky AJ. 2002. A note on cascade climbing of migrating goby and shrimp postlarvae in two Maui streams. *Micronesica*, 34 (2): 243-248.
- Benbow ME, McIntosh MD, Burky AJ, Way CM. 2005. The influence of stream flow reduction on the energetic of endemic Hawaiian torrenticolous aquatic insects, *Telmatogeton schiner* and *Procanace hendel*. *Journal of Insect Conservation*, 9: 175-185.
- Benstead JP, March JG, Pringle CM, Scatena FN. 1999. Effects of a low head dam and water abstraction on migratory stream fauna. *Ecological Applications*, 9: 656-668.
- Benstead JP, March JG, Pringle CM. 2000. Estuarine larval development and Upstream post-larval migration of freshwater shrimps in two tropical rivers of Puerto Rico. *Biotropica*, 32 (3): 545-548.
- Benstead JP, March JG, Pringle CM, Ewel KC, Shorts JW. 2009. Biodiversity and ecosystem function in species-poor communities: community structure and leaf litter breakdown in a Pacific island stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 28 (2): 454-465.
- Bertalanffy LV. 1968. General System Theory: Foundations, Development, Applications. Revised edition. New York: George Braziller. p. 285.
- Blanco JF, Scatena FN. 2006. Hierarchical contribution of river-ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromous snails in Puerto Rican streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 82-98.
- Chace FA. 1983. The *Atya*-like shrimps of the Indo-Pacific Region (Decapoda: Atyidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 384: 1-54.

- Choy S. 1991. The atyid shrimps of Fiji with description of a new species. *Zoologische Mededelingen*, 65: 343-362.
- Covich PA. 2006. Dispersal – limited biodiversity of tropical insular streams. *Polish Journal of Ecology*, 54 (4): 523-547.
- Covich PA, McDowell WH. 1996. The stream community. In: Reagan DP, Waide RB, editors. *The food web of a tropical rain forest*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. p. 434-459.
- Covich AP, Crowl TA, Johnson SL, Varza D, Certain DL. 1991. Post-hurricane Hugo increases in Atyid shrimp abundances in a Puerto Rican montane stream. *Biotropica*, 23: 448-454.
- Covich AP, Crowl TA, Johnson SL, Pyron M. 1996. Distribution and abundance of tropical freshwater shrimp along a stream corridor: spatial and temporal responses to disturbance and habitat discontinuity (Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico). *Biotropica*, 28: 484-492.
- Covich AP, Crowl TA, Hein CL, Townsend MJ, McDowell WH. 2008. Predator–prey interactions in river networks: comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins. *Freshwater Biology*, 54 (3): 450-465.
- Craig DA. 2003. Geomorphology, Development of Running Water Habitats, and Evolution of Black Flies on Polynesian Islands. *BioScience*, 53 (11): 1079-1093.
- Dickerson JE Jr., Robinson JV. 1985. Microcosms as Islands: A Test of the MacArthur-Wilson Equilibrium Theory. *Ecology*, 66 (3): 966-980.
- Dingle H. 1996. *Migration. The biology of life on the move*. New York: Oxford University Press, Inc. p. 474.
- Englund RA. 2002. The loss of native biodiversity and continuing nonindigenous species introductions in freshwater, estuarine, and wetland communities of Pearl Harbor, Oahu, Hawaiian Islands. *Estuaries and Coasts*, 25 (3): 418-430.
- Fièvet E. 1999a. An experimental survey of freshwater shrimp upstream migration in an impounded stream of Guadalupe Island, Lesser Antilles. *Archiv für Hydrobiologie*, 144: 339-355.
- Fièvet E. 1999b. Daylight migration of freshwater shrimp (Decapoda, Caridea) over a weir during water release from the impoundment. *Crustaceana*, 72 (3): 351-356.
- Fièvet E, Dolédec S, Lim P. 2001. Distribution of migratory fishes and shrimps along multivariate gradients in tropical island streams. *Journal of Fish Biology*, 59: 390-402.
- Fièvet E, Eppe R. 2002. Genetic differentiation among populations of the amphidromous shrimp *Atya innocuous* (Herbst) and obstacles to their upstream migration. *Archiv für Hydrobiologie*, 153: 287-300.
- Fossati O, Marquet G. 1998. *Faune des eaux douces des îles Marquises: cle des macroinvertébrés et des Poissons*. Paris (France): Museum National D'Histoire Naturelle, Institute d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité Service du Patrimoine Naturel. p. 50.
- Fossati O, Vallier P, Mosseron M. 1998. Macroinvertebrate assemblages in rivers of Nuku-Hiva, French Polynesia, before and after antisimuliid treatments. *Archiv für Hydrobiologie*, 142: 229-240.
- Fossati O, Mosseron M, Keith P. 2002. Distribution and habitat utilization in two atyid shrimps (Crustacea: Decapoda) in rivers of Nuku-Hiva Island (French Polynesia). *Hydrobiologia*, 472: 197-206.
- Frissell CA, Liss WJ, Warren CE, Hurley MD. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10: 199-214.
- Gómez-Aguirre AM, Longo-Sánchez MC, Blanco JF. 2009. Macroinvertebrate assemblages in Gorgona Island streams: spatial patterns during two contrasting hydrologic periods. *Actualidades Biológicas*, 31(91): 161-178.
- Grantham BA, Eckert GL, Shanks AL. 2003. Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecological Applications (Supplement)*, 13: S108-S116.
- Greathouse EA, Pringle CM. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 63: 134-152.
- Greathouse EA, March JG, Pringle CM. 2005. Recovery of a tropical stream after a harvest-related chlorine poisoning event. *Freshwater Biology*, 50: 603-615.
- Greathouse EA, Pringle CM, McDowell WH, Holmquist JG. 2006. Indirect upstream effects of dams: consequences of migratory consumer extirpation in Puerto Rico. *Ecological Applications*, 16: 339-352.
- He F. 2005. Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology*, 19: 187-193.
- Helfield J, Naiman R. 2006. Keystone interactions: Salmon and bear in riparian forests of Alaska. *Ecosystems*, 9:167-180.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press. p. 382.
- Iguchi K. 2007. Limitations of early seaward migration success in amphidromous fishes. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies*, 3: 75-80.
- Iwata T, Inoue M, Nakano S, Miyasaka H, Doi A, Covich AP. 2003. Shrimp abundance and habitat relationships in tropical rain-forest streams, Sarawak, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 387-395.

- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**: 373-386.
- Joy MK, Death RG. 2001. Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranaki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? *Freshwater Biology*, **46**: 417-429.
- Junk WJ. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. Pp: 47-64. En: Holm-Nielsen LB, Nielsen IC, Balslev H, editores. *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. London: Academic Press. p. 47-64.
- Kadmon R. 1995. Nested species subsets and geographic isolation: A case study. *Ecology*, **76** (2): 458-465.
- Keith P, Vigneux E. 1997. Inventaire des poissons et crustacés d'eau douce de Polynésie française. Report MNHN/EPHE/CSP. Paris.
- Kyle CJ, Boulding EG. 2000. Comparative population genetic structure of marine gastropods (*Littorina* spp.) with and without pelagic larval dispersal. *Marine Biology*, **137**: 835-845.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The theory of island biogeography*. New Jersey: Princeton University Press. p. 224.
- March JG, Benstead JP, Pringle CM, Scatena FN. 1998. Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology*, **40**: 261-273.
- March JG, Pringle CM, Townsend MJ, Wilson AI. 2002. Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, **47**: 377-390.
- March JG, Benstead JP, Pringle CM, Luckymis M. 2003. Benthic community structure and invertebrate drift in a Pacific Island stream, Kosrae, Micronesia. *Biotropica*, **35** (1): 125-130.
- Marquet G. 1991. Freshwater crustaceans of French Polynesia: taxonomy, distribution and biomass (Decapoda). *Crustaceana*, **61**: 125-140.
- McDowall RM. 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater fish faunas. *Fish and Fisheries*, **5**: 75-85.
- McDowall RM. 1992. Diadromy: Origins and definitions of terminology. *Copeia*, **1**: 248-251.
- McIntosh MD, Benbow ME, Burky AJ. 2002. Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, stream. *River Research and Applications*, **18**: 569-581.
- McKane AJ, Alonso D, Solé R. 2004. Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology*, **65**: 67-73.
- Myers GS. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, **89**-97.
- Poff NL. 1997. Landscape filters and species traits: toward mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**: 391-409.
- Polhemus DA. 1996. The orangeblack Hawaiian damselfly *Megalagrion xanthomelas* (Odonata: Coenagrionidae): Clarifying the current range of a threatened species. *Bishop Museum Occasional Papers*, **45**: 30-53.
- Poole GC. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, **47**: 641-660.
- Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Daily G, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, **46**: 609-620.
- Pyron M, Covich AP, Black RW. 1999. On the relative importance of pool morphology and woody debris to distributions of shrimp in a Puerto Rican headwater stream. *Hydrobiologia*, **405**: 207-215.
- Ramírez A, Hernández-Cruz LR. 2004. Aquatic insect assemblages in Shrimp-dominated Tropical Streams Puerto Rico. *Biotropica*, **36** (2): 259-266.
- Resh VH, Barnes JR, Craig DA. 1990. Distribution and ecology of benthic macroinvertebrates in the Opunohu River catchment, Moorea, French Polynesia. *Annals de Limnologie*, **26**: 195-214.
- Reuschel S. 2008. Comparative phylogeographic studies of three marine and one amphidromous species clarifying the mechanisms of generation and maintenance of genetic diversity and identifying cryptic species. (PhD Thesis), (Regensburg, Germany). Regensburg University. p. 133.
- Stanford JA, Ward JV. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, **12** (1): 48-60.
- Stout RJ. 1989. Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams: a theoretical approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**: 1097-1106.
- Townsend CR, Dolédec S, Norris R, Peacock K, Arbuttle C. 2003. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. *Freshwater Biology*, **48**: 768-785.
- Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice. Pattern and process*. New York: Springer-Verlag. p. 415.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**: 130-137.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, **424**: 1035-1037.

- Ward JV, Stanford JA. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. En: Fontaine TE, Bartell SM, editors. Dynamics of lotic ecosystem. Michigan: Ann Arbor Science Publishing. p. 29-42.
- 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: 501-515.
- Yule CM. 1996. Trophic relationships and food webs of the benthic invertebrate fauna of two aseasonal tropical streams on Bougainville Island, Papua, New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 517-534.