

Artículo original

## Ephemeroptera (Insecta) en un gradiente altitudinal de la región andino-amazónica colombiana: validación de una regla de Rapoport

### Ephemeroptera (Insecta) in an altitudinal gradient in the Colombian Andean-Amazonian region, Caquetá: validating a Rapoport's rule

✉ Jhonatan Gutiérrez-Garaviz<sup>1,2,\*</sup>, ✉ Odete Rocha<sup>1</sup>, ✉ Marlon Peláez-Rodríguez<sup>2</sup>,  
✉ Oscar Agredo-Jiménez<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología e Biología Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Paulo – Brasil

<sup>2</sup>Calidad y Preservación de Ecosistemas Acuáticos, Universidad de la Amazonía, Florencia, Colombia

<sup>3</sup>Departamento de Biología, Universidad del Cauca, Popayán, Colombia

#### Resumen

La región andino-amazónica del departamento de Caquetá, Colombia, es reconocida por su alta biodiversidad de especies y gran variedad de ecosistemas acuáticos. Nuestro estudio se centró en el análisis de la distribución del orden Ephemeroptera a lo largo de un gradiente altitudinal en dicha región, con el objetivo de validar la regla Rapoport y determinar el recambio taxonómico. Para ello, se definieron tres regiones de estudio, Andes, Transición y Amazonas, donde se recolectaron muestras biológicas durante cuatro jornadas de campo entre el 2021 y el 2022. En el análisis de los datos se estimaron los números de Hill con base en la riqueza observada (q.0), la diversidad de Shannon-Wiener (q.1) y el índice de Gini-Simpson (q.2). Además, se utilizó un análisis de agrupamiento NMDS para explorar el recambio de especies, y un modelo de regresión lineal simple para corroborar una de las reglas de Rapoport. Los resultados revelaron tres rangos altitudinales: uno amplio en la región de los Andes, uno medio en zona de transición en los Andes, y uno restringido en Amazonas. Según el NMDS, se establecieron dos conjuntos que indicaron el recambio de especies entre la cordillera de los Andes y el Amazonas, con un valor de p de 0,001 en la ANOSIM. En cuanto a la regla Rapoport, se evidenció una relación negativa en los estimativos q.0, q.1 y q.2, pero su alcance se limitó a una escala regional, enfocado en los Andes y no en todo el gradiente altitudinal. Así, en la región de estudio se encontró una relación del gradiente altitudinal con el recambio de especies y los estimativos de diversidad del orden Ephemeroptera.

**Palabras claves:** Diversidad; Densidad; Recambio taxonómico; Composición.

#### Abstract

The Andino-Amazonian region of the department of Caquetá in Colombia is known for its high species biodiversity and wide variety of aquatic ecosystems. Our study analyzed the Ephemeroptera order distribution along an altitudinal gradient in the Caquetá region to validate the Rapoport rule and identify the probable taxonomic turnover. We defined three study regions: Andes, Transition, and Amazonas, where biological samples were collected during four field trips between 2021 and 2022. In the data analysis, we estimated the Hill numbers based on observed richness (q.0), the Shannon-Wiener diversity (q.1), and the Gini-Simpson index (q.2). Additionally, we used a non-metric multidimensional scaling (NMDS) cluster analysis to explore species turnover, and a simple linear regression model to corroborate the Rapoport rule. Our results revealed three altitudinal ranges: broad in the Andes region, medium in the Andes transition region, and restricted in Amazonas. The NMDS analysis distinguished two sets, indicating species turnover between the Andes mountain range and the Amazon, with an ANOSIM p-value = 0.001. The q.0, q.1, and

**Citación:** Gutiérrez-Garaviz J, Rocha O, Peláez-Rodríguez M, Agredo-Jiménez O. Ephemeroptera (Insecta) en un gradiente altitudinal de la región andino-amazónica colombiana: validación de una regla de Rapoport. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 48(187):383-395, abril-junio de 2024. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.2631>

**Editor:** Elizabeth Castañeda

**\*Correspondencia:**

Jhonatan Gutiérrez-Garaviz;  
[jggaraviz@estudiante.ufscar.br](mailto:jggaraviz@estudiante.ufscar.br)

**Recibido:** 22 de abril de 2024

**Aceptado:** 17 de junio de 2024

**Publicado en línea:** 19 de junio de 2024



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

q.2 estimates showed a negative relationship with the Rapoport rule. However, its scope limited to a regional scale on the Andes, not the entire altitudinal gradient. Thus, we found a relationship in the study region between the altitudinal gradient, species turnover, and the diversity of the Ephemeroptera order estimates.

**Keywords:** Diversity; Density; Taxonomic turnover; Composition.

## Introducción

La región andino-amazónica del Caquetá, situada entre la cordillera Oriental de los Andes y la extensa cuenca amazónica, es un corredor ecológico esencial que alberga una gran diversidad de formas de vida (Ramos-Pastrana *et al.*, 2023; Bogotá-Gregori *et al.*, 2024) en un amplio gradiente altitudinal. Sin embargo, la región enfrenta crecientes amenazas debido a la acelerada fragmentación vegetal que podría llevar a su desconexión ecológica, lo que aumenta su vulnerabilidad (Anderson *et al.*, 2018; Caldas *et al.*, 2023).

Por ello, el estudio de la relación entre el gradiente altitudinal, como una variable ambiental de escala regional, y la distribución de especies puede brindar información importante para un análisis de la desconexión de regiones proyectado al futuro. Ya se ha demostrado la influencia del gradiente altitudinal en el clima (Roldán & Ramírez, 2022), la vegetación (Bhat *et al.*, 2020), la composición del suelo (Ren *et al.*, 2018) o la hidrodinámica de los ríos (Guillén *et al.*, 2017) y, especialmente, de la pendiente (Jiménez-Robles *et al.*, 2016), factores que establecen las condiciones de hábitat para la colonización de los diversos organismos.

En estudios como el de Hoorn *et al.* (2010), la evidencia geológica y filogenética ha demostrado la importancia que tuvo el levantamiento de la cordillera de los Andes sobre la gran biodiversidad existente en la Amazonía occidental. Dicho fenómeno estableció, además, una barrera ambiental de gradiente altitudinal que incide sobre la distribución de las especies, como lo demostraron Shimabukuro *et al.* (2023) al analizar la distribución de macroinvertebrados acuáticos en la mata atlántica brasileña y las montañas amazónicas del Ecuador. Este tipo de análisis, sin embargo, aún no se ha abordado en la región andino-amazónica colombiana.

Los trabajos de Domínguez & Ballesteros (1992), Jacobsen (2004), Scheibler *et al.* (2014), Múrrria *et al.* (2014) y Kubendran *et al.* (2017) han evidenciado la relación existente entre el gradiente altitudinal y el establecimiento de macroinvertebrados acuáticos. En Colombia las investigaciones de Serna *et al.* (2022) y Tamaris-Turizo *et al.* (2023) han demostrado dicha relación, pero en el departamento de Caquetá, el estudio se ha enfocado en caracterizar la comunidad de macroinvertebrados acuáticos (Gutiérrez-Garaviz *et al.*, 2016; Chaux *et al.*, 2018; González *et al.*, 2020), sin profundizar en cómo el gradiente altitudinal influye específicamente en su distribución.

La regla de Rapoport (Steven, 1992), también ofrece un marco explicativo para anticipar patrones de distribución de especies. Dicha regla plantea que a medida que aumentan la altitud y la latitud, la diversidad de organismos decrece, efecto demostrado en cuanto a la altitud en los trabajos de Bhatt *et al.* (2012) y Chen *et al.* (2022), aunque no así en las investigaciones de Shimabukuro *et al.* (2021) y Nogueira *et al.* (2021). Esta diferencia de resultados sustenta la necesidad de validar la regla de Rapoport en el rango altitudinal de la región andino-amazónica, para lo cual es importante definir el grupo taxonómico. En este caso, el orden Ephemeroptera se considera un buen bioindicador ecológico en los ecosistemas acuáticos (Savic *et al.*, 2011; Jacobus *et al.*, 2019; Pandiarajan *et al.*, 2019). En este sentido, ya se publicó la relación del efecto de interés con este grupo (Beketov, 2009a, 2009b), pero en muchas regiones como el corredor andino-amazónico del departamento de Caquetá, no se ha documentado.

En este contexto, el objetivo de nuestro estudio fue analizar la distribución altitudinal del orden Ephemeroptera, buscando validar la regla de Rapoport (Steven, 1992) en la región andino-amazónica colombiana a partir de la estimación de la abundancia, la riqueza observada, la diversidad de Shannon-Wiener, y el índice de Gini-Simpson, considerando

como hipótesis la existencia de una relación inversa entre los estimativos de diversidad y el gradiente altitudinal, así como de un recambio taxonómico entre la cordillera de los Andes y la planicie amazónica.

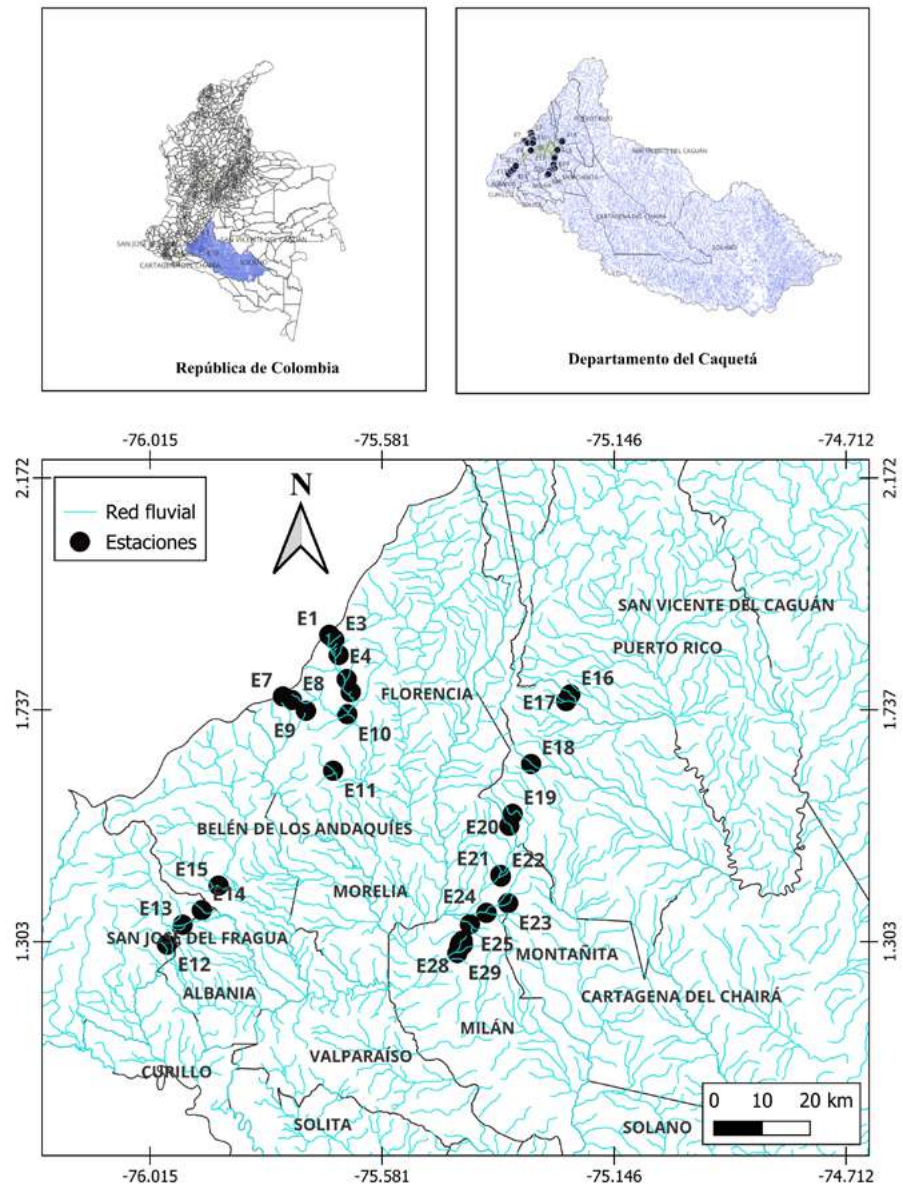
## Materiales y métodos

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la región andino-amazónica, flanco oriental de la cordillera de los Andes y las tierras bajas del departamento de Caquetá, incluidos los municipios de El Doncello, El Paujil, Montañita, Florencia, Belén de los Andaquíes, San José del Fragua y Milán (**Tabla 1, figura 1**). El área de estudio presentó una variación altitudinal que va desde los 231 m s.n.m hasta los 2.505. En las salidas de campo preliminares se establecieron tres regiones de estudio: Andes (1.697-2.205 m s.n.m), Transición (293-581 m s.n.m) y Amazonas (231-276 m s.n.m), y diez estaciones de muestreo en cada una. La forma de limitar cada región se hizo de manera visual, detectando cambios en los diferentes componentes del paisaje fluvial (sustrato, hidrodinámica del río, cobertura vegetal), contrastando esa información con la base de datos abiertos sobre coberturas del instituto SINCHI (**Datos Abiertos – Instituto SINCHI, 2023**).

**Tabla 1.** Información geográfica relacionada con el área de estudio. Las campañas de muestreo comprenden los meses de octubre a diciembre del 2021 y de febrero a abril del 2022. Altitud expresada en metros sobre el nivel del mar (m s.n.m)

Estación	Altitud	XCOORD	YCOORD
E1	2205	-75,6796	1,8781
E2	2202	-75,6786	1,8773
E3	2070	-75,6700	1,8690
E4	1540	-75,6618	1,8404
E5	1000	-75,6470	1,7951
E6	957	-75,6394	1,7708
E7	2168	-75,7663	1,7627
E8	2041	-75,7496	1,7562
E9	1697	-75,7231	1,7359
E10	581	-75,6456	1,7294
E11	396	-75,6723	1,6236
E12	492	-75,9832	1,2977
E13	321	-75,9538	1,3350
E14	300	-75,9181	1,3622
E15	308	-75,8866	1,4083
E16	285	-75,2284	1,7665
E17	285	-75,2361	1,7539
E18	378	-75,3017	1,6362
E19	293	-75,3363	1,5427
E20	276	-75,3426	1,5205
E21	247	-75,3594	1,4283
E22	252	-75,3582	1,4253
E23	231	-75,3448	1,3754
E24	237	-75,3853	1,3572
E25	245	-75,4162	1,3358
E26	243	-75,4346	1,2999
E27	233	-75,4300	1,3052
E28	235	-75,4356	1,2954
E29	266	-75,4396	1,2821
E30	234	-75,4295	1,2973



**Figura 1.** Localización y distribución de las 30 estaciones de muestreo asociadas a diferentes ecosistemas lóticos de la región andino-amazónica del departamento de Caquetá. (E): estación

### *Fase de campo y laboratorio*

Se llevaron a cabo cuatro campañas bimensuales de muestreo entre octubre y diciembre del 2021 y febrero y abril del 2022. El material biológico se recolectó con el método de muestreo multihábitat según las recomendaciones de **Rodríguez-Capítulo *et al.*, (2009), Roldán & Ramírez (2022)** y **Wantzen & Rueda-Delgado (2009)**. En cada estación de muestreo, se hicieron diez arrastres de forma aleatoria utilizando una red Surber de 0,3 x 0,3 m y malla de 250 micras de poro para abarcar la mayoría de los microhábitats disponibles. Posteriormente se homogeneizó la muestra y se preservó en etanol al 75 %.

En laboratorio se separaron los individuos del orden Ephemeroptera con la ayuda de un estereoscopio Zeiss Stemi DV4 y un microscopio Zeiss Primo Star para luego identificar el material utilizando las guías y claves taxonómicas de **Domínguez *et al.* (2006, 2009)** y **Salles *et al.* (2018)**.

### **Análisis de datos**

Todos los análisis de datos se llevaron a cabo utilizando el programa estadístico RStudio, versión 2023.03.1 Build 446. Se elaboró un gráfico de distribución altitudinal a partir de la presencia de cada uno de los taxones encontrados, utilizando la librería ggplot2 (Wickham, 2016), la cual permite ordenarlos de acuerdo con su amplitud (amplia= aquellos taxones con un rango altitudinal mayor a 1.000 m s.n.m.; media= entre 500 y 1000 m s.n.m, y baja= menor a 500 m s.n.m). Posteriormente, las abundancias de cada taxón de Ephemeroptera se convirtieron a valores de densidad ( $n/m^2$ ).

Para identificar el recambio de taxones entre las regiones a lo largo del gradiente altitudinal, se aplicó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS) con distancia de Bray-Curtis, utilizando la librería vegan 2.6-4 y definiendo el número de grupos a partir del método del codo (*Elbow method*). El NMDS es una herramienta utilizada ampliamente en ecología para determinar la similitud o disimilitud entre muestras en una representación espacial ajustada (Palacio *et al.*, 2020). Además, se aplicó una ANOSIM, también con distancia de Bray-Curtis, para validar significativamente las diferencias entre los grupos formados teniendo en cuenta la composición taxonómica asociada y las altitudes.

Con la librería “hillR” se estimaron los números de Hill, o diversidad verdadera, teniendo en cuenta las recomendaciones de Jost (2006). Se calculó la riqueza observada (q.0), la diversidad de Shannon-Wiener (q.1) y el índice de Gini-Simpson (q.2). Se sumaron la densidad de cada taxón y el gradiente altitudinal a los estimativos de diversidad y se transformaron en una escala  $\log(x-1)$ . Esto permitió determinar correlaciones a partir del método de Pearson, que evalúa la relación entre dos variables cuantitativas, expresada como la relación de la covarianza con el producto de la desviación estándar de cada variable (Palacio *et al.*, 2020), mediante la librería “ggcorrplot”.

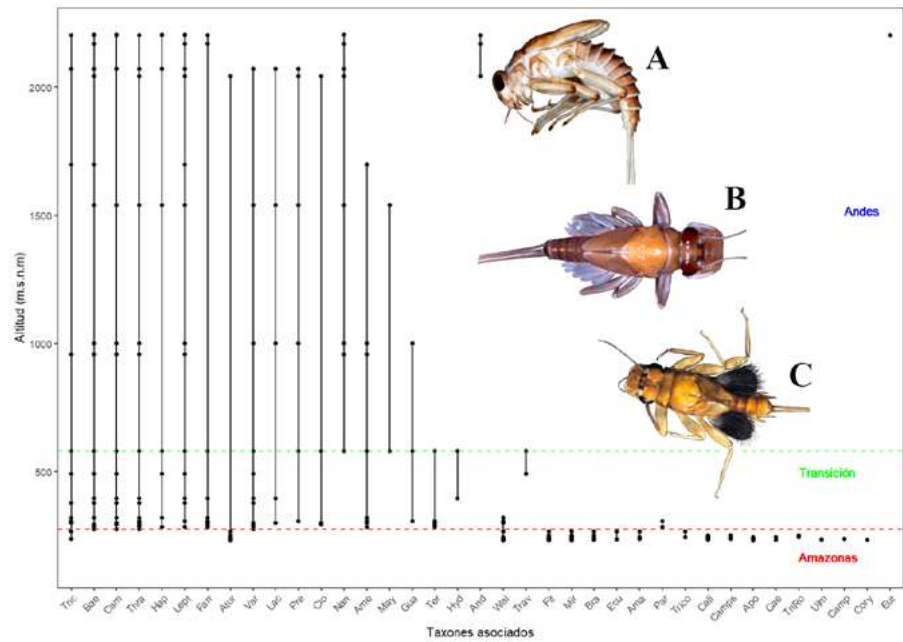
Después se hizo un análisis de regresión lineal simple, el cual se usa para predecir o explicar una variable de interés en relación con otra conocida como predictor (Guisande *et al.*, 2011). Mediante varios modelos, se estableció qué variables pueden depender de la altitud, buscando corroborar la regla de Rapoport en la región andino-amazónica del Caquetá. Posteriormente, se aplicó una prueba de normalidad de Shapiro-Wilk y una prueba de heterocedasticidad de varianzas no constantes (NCV) a cada uno de los modelos de regresión lineal utilizando las bibliotecas “ggplot2” y “car”.

## **Resultados**

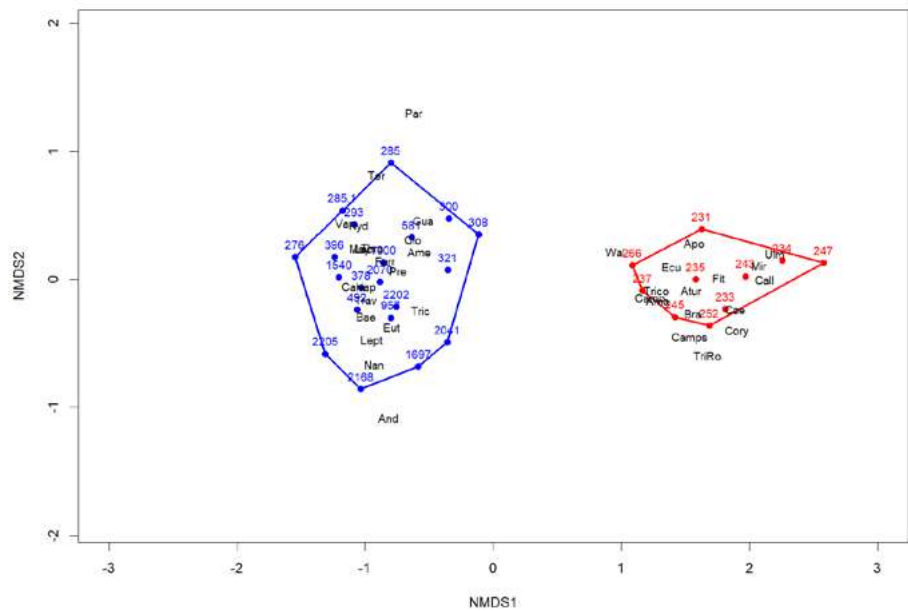
### **Distribución altitudinal y recambio taxonómico**

Según los rangos de distribución altitudinal referencia (Figura 2), se establecieron las siguientes agrupaciones: 1) taxones con amplia distribución altitudinal: *Baetodes* spp., *Trichorythodes* spp., *Thraulodes* spp., *Leptohyphes* spp., *Farrodes* spp., *Haplohyphes* spp., *Aturbina* spp., *Camelobaetidius* spp., *Varipes* spp., *Lachlania* spp., *Prebaetodes* spp., *Cloeodes* spp., *Nanomis* spp. y *Americabaetis* spp.; 2) taxones con amplitud de distribución altitudinal media: *Mayobaetis* spp., *Guajirolos* spp., *Terpides* spp. e *Hydrosmilodon* spp., y 3) taxones con distribución altitudinal baja: *Andesiops peruvianus*, *Waltzoyphius* spp., *Traverhyphes* spp., *Fittkaulus amazonicus*, *Miroculis* spp., *Brasilocaenis* spp., *Ecuaphlebia* spp., *Amanahyphes* spp., *Paracloeodes* spp., *Tricorythopsis* spp., *Callibaetis* spp., *Campsurus* spp., *Apobaetis* spp., *Caenis* spp., *Tricorythopsis rondoniense*, *Ulmeritoides* spp., *Campylocia* spp., *Coryphorus aquilus* y *Euthyplocia* spp. En la Tabla 1S del material suplementario se relaciona la información sobre la composición del orden Ephemeroptera en la región andino-amazónica del departamento de Caquetá.

El resultado al aplicar el método del codo (*elbow*), sugiere un  $k=2$  para el agrupamiento en el análisis multivariado NMDS (Figura 3). El modelo presentó un valor de stress de 0,081 y un  $R^2$  no paramétrico de 0,993 en las dos agrupaciones establecidas. En el primer grupo se asociaron los taxones de distribución amplia y media según el resultado de distribución altitudinal y en el segundo grupo, los taxones con distribución restringida. El resultado de la ANOSIM indicó una diferencia significativa ( $p=0,001$ ;  $R=0,814$ ).



**Figura 2.** Distribución altitudinal de los diferentes taxones de Ephemeroptera presentes en la región andino-amazónica, departamento de Caquetá, Colombia, recolectados en el periodo octubre-diciembre del 2021 a febrero-abril del 2022. Se detallan tres géneros representativos: *Baetodes* spp. (A) con amplia distribución; *Hydrosmilodon* spp. (B), asociado principalmente a la región Transición; *Ulmeriotoides* spp. (C) con distribución baja, presente en Amazonas. En la **tabla S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/2631/4026> se detallan las abreviaturas de cada taxón



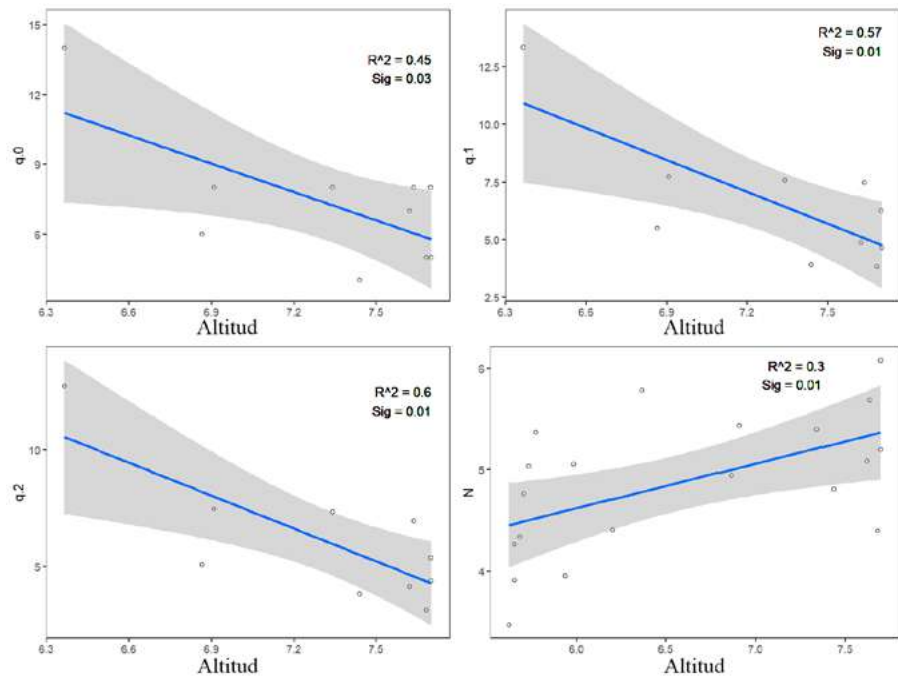
**Figura 3.** Resultados del análisis multidimensional de escalamiento no métrico (NMDS) aplicado a los datos de distribución altitudinal de los taxones de Ephemeroptera asociados a ríos de la región andino-amazónica en el departamento de Caquetá, Colombia, recolectados entre octubre a diciembre de 2021 y febrero-abril de 2022. En azul se relacionan las altitudes de las regiones de Andes y Transición. En rojo la región Amazonas. En negro las abreviaturas de los taxones de Ephemeroptera, las cuales pueden ser consultadas en la **tabla S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/2631/4026> del material suplementario

**La diversidad taxonómica y la regla de Rapoport**

En la **tabla 2** se presentan los resultados de varios modelos que examinan la relación entre el gradiente altitudinal, los números de Hill y los valores de densidad. Entre los modelos analizados solo cuatro se ajustaron a una regresión lineal simple. Los números de Hill q.0 (CORR=-0,67; p=0,033; R<sup>2</sup>=0,451), q.1 (CORR=-0,75; p=0,011; R<sup>2</sup>=0,569), y q.2 (CORR=-0,78; p=0,008; R<sup>2</sup>=0,601) revelaron una correlación negativa en la región de los Andes, en tanto que la densidad en la interacción en la zona de transición de los Andes presentó una correlación positiva (CORR=0,55; p=0,011; R<sup>2</sup>=0,303). Los resultados de los modelos significativos se muestran en la **figura 4**.

**Tabla 2.** Modelos de regresión lineal simple aplicados a los estimativos de diversidad y la densidad del orden Ephemeroptera de muestras recolectadas durante las campañas de muestreo de 2021 y 2022. Riqueza observada de especies (q0), diversidad de Shannon-Wiener (q1), índice de Gini-Simpson (q2); correlación de Pearson (CORR)

MODELO	CORR.	P	R <sup>2</sup>	SHAPIRO_T	ncvTest
N~ALTITUD_TOTAL	0,310	0,099	0,094	(-)	(-)
q.0~ALTITUD_TOTAL	0,210	0,276	0,042	(-)	(-)
q.1~ALTITUD_TOTAL	0,230	0,221	0,053	(-)	(-)
q.2~ALTITUD_TOTAL	0,250	0,179	0,063	(-)	(-)
N~ALTITUD_ANDES	<b>-0,202</b>	0,574	0,040	(-)	(-)
q.0~ALTITUD_ANDES	<b>-0,678</b>	<b>0,031*</b>	<b>0,459</b>	<b>0,512</b>	<b>0,294</b>
q.1~ALTITUD_ANDES	<b>-0,750</b>	<b>0,011*</b>	<b>0,569</b>	<b>0,723</b>	<b>0,252</b>
q.2~ALTITUD_ANDES	<b>-0,780</b>	<b>0,008**</b>	<b>0,601</b>	<b>0,837</b>	<b>0,273</b>
N~ALTITUD_TRANSICIÓN	0,230	0,530	0,051	(-)	(-)
q.0~ALTITUD_TRANSICIÓN	0,340	0,344	0,112	(-)	(-)
q.1~ALTITUD_TRANSICIÓN	0,360	0,310	0,128	(-)	(-)
q.2~ALTITUD_TRANSICIÓN	0,370	0,294	0,136	(-)	(-)
N~ALTITUD_AMAZONAS	0,060	0,881	0,002	(-)	(-)
q.0~ALTITUD_AMAZONAS	0,220	0,538	0,049	(-)	(-)
q.1~ALTITUD_AMAZONAS	0,100	0,791	0,009	(-)	(-)
q.2~ALTITUD_AMAZONAS	-0,010	0,982	6,89X10 <sup>-05</sup>	(-)	(-)
N~ALTITUD_ANDES_TRANSICIÓN	<b>0,550</b>	<b>0,011*</b>	<b>0,303</b>	<b>0,830</b>	<b>0,716</b>
q.0~ALTITUD_ANDES_TRANSICIÓN	0,160	0,504	0,025	(-)	(-)
q.1~ALTITUD_ANDES_TRANSICIÓN	0,090	0,711	0,007	(-)	(-)
q.2~ALTITUD_ANDES_TRANSICIÓN	0,060	0,788	0,004	(-)	(-)
N~ALTITUD_ANDES_AMAZONAS	0,200	0,403	0,039	(-)	(-)
q.0~ALTITUD_ANDES_AMAZONAS	0,160	0,493	0,026	(-)	(-)
q.1~ALTITUD_ANDES_AMAZONAS	0,220	0,364	0,046	(-)	(-)
q.2~ALTITUD_ANDES_AMAZONAS	0,250	0,280	0,064	(-)	(-)
N~ALTITUD_TRANSICIÓN_AMAZONAS	-0,190	0,431	0,034	(-)	(-)
q.0~ALTITUD_TRANSICIÓN_AMAZONAS	0,150	0,538	0,021	(-)	(-)
q.1~ALTITUD_TRANSICIÓN_AMAZONAS	0,290	0,222	0,081	(-)	(-)
q.2~ALTITUD_TRANSICIÓN_AMAZONAS	0,380	0,095	0,146	(-)	(-)



**Figura 4.** Modelos de regresión lineal simple donde se relaciona la altitud con la riqueza observada (q.0) en la región Andes, índice de diversidad de Shannon-Wiener (q.1) en la región Andes, índice de Gini-Simpson (q.2) en la región Andes, y densidad (N) en la interacción Andes-Transición. Los modelos se basan en el material biológico recolectado entre octubre-diciembre de 2021 a febrero-abril de 2022

## Discusión

Según los resultados de distribución altitudinal, la mayoría de los taxones coinciden con la información disponible en la literatura consultada sobre Colombia (Gutiérrez & Reinoso-Flórez, 2010; Hoyos *et al.*, 2014; Gutiérrez & Dias, 2015; Rúa *et al.*, 2015; Forero-Céspedes *et al.*, 2016; Mosquera *et al.*, 2022). Sin embargo, existen algunos taxones, por ejemplo *Mayobaetis* spp. o *Traveryphe* spp., que presentan un rango altitudinal más amplio, por lo que es necesario recolectar muestras en otras áreas de Caquetá cercanas al municipio de San Vicente del Caguán para validar con mayor exactitud los rangos altitudinales asociados especialmente con los taxones de distribución baja.

Además de los datos de distribución altitudinal, la composición a nivel taxonómico de género, arrojó que la región de estudio alberga el 65,4 % de lo reportado por Hincapié-Montoya *et al.* (2022) para el país, lo que convierte el corredor andino-amazónico de Caquetá en un área de referencia para el estudio de Ephemeroptera, con la existencia de una taxocenosis de alta riqueza en los ecosistemas acuáticos evaluados en el gradiente ambiental.

La separación regional en los dos conjuntos establecidos en el NMDS, evidencian un reemplazo taxonómico y validan la hipótesis planteada. Al revisar los datos, la mayoría de los géneros asociados al primer conjunto (azul) son característicos de ríos de alta montaña, con una mayor variabilidad altitudinal (Gutiérrez & Dias, 2015; Forero-Céspedes *et al.*, 2016; Molineri *et al.*, 2020; Hincapié-Montolla *et al.*, 2022), en tanto que los géneros asociados a la región Amazonas (conjunto rojo) son comunes de tierras bajas, con poca variación altitudinal (Domínguez *et al.*, 2002; Zúñiga *et al.*, 2004; González *et al.*, 2020; Hincapié-Montolla *et al.*, 2022; González, 2022; Barros *et al.*, 2024).

Además, el resultado del NMDS es consistente con un estudio previo de González *et al.* (2020) en el sendero Andakí en Caquetá, en el que se indica la influencia altitudinal en el reemplazo de taxones de macroinvertebrados acuáticos. Asimismo, los trabajos de

**Domínguez & Ballesteros (1992), Ramírez et al. (2004), Chaves et al. (2008), Scheibler et al. (2014), y Múrria et al. (2014)** también resaltan esa relación, siendo el gradiente altitudinal una variable determinante en el establecimiento de los grupos biológicos acuáticos.

Así, la determinación de un recambio taxonómico en el área de estudio es base fundamental para analizar posteriormente la capacidad de dispersión de cada uno de estos taxones (p. ej., *Andesiops peruvianus*, *Coryphorus aquilus*, *Tricorythopsis rondoniensis*, *Fittkaulus amazonicus*), y cómo puede verse afectada por el aumento progresivo de la desconexión entre los Andes y la Amazonía, como se documenta en los trabajos de **Anderson et al. (2018), Clerici et al. (2019)** y **Murillo-Sandoval et al. (2022)**.

En cuanto a los estimativos de diversidad verdadera (números de Hill), se validó la hipótesis planteada que indicaba una relación inversa con el gradiente altitudinal, con excepción de la densidad. Tal como se observó en los gráficos del modelo de regresión lineal, la disminución de la riqueza (q.0) con respecto a la altitud concuerda con las investigaciones realizadas por **Jacobsen (2004), Kubendran et al. (2017)**, y **Tyufekchieva et al. (2022)** al analizar la riqueza de diferentes grupos de macroinvertebrados acuáticos. Asimismo, los resultados muestran que el índice de Shannon-Wiener (q.1) también puede ser un estimativo de esa relación inversa.

En cuanto a la densidad, no se cumpliría con lo planteado en la hipótesis, al encontrarse una relación positiva. Sin embargo, en la región de los Andes se evidenció una correlación negativa (-0,202), lo que sugiere que, al estudiar estaciones con mayores altitudes, se cumpliría con la hipótesis, como fue corroborado por **Maltchik et al. (2009)**. Por último, el índice de Gini-Simpson (q.2) es el modelo con mejor ajuste en el presente estudio al evidenciar esa relación inversa con el gradiente altitudinal, algo que ya fue comprobado en tierras altas en el trabajo de **Farooq et al. (2021)**.

La validación de la regla de Rapoport propuesta por **Steven (1992)**, es decir, el aumento del gradiente altitudinal y latitudinal frente a una disminución de la riqueza de especies, su alcance en la región andino-amazónica estaría limitado a una diferenciación regional, cuyos efectos son evidentes principalmente en la región de los Andes, y no en todo el gradiente altitudinal. Los estudios de **Beketov (2009a; 2009b)** demuestran la regla de Rapoport (**Steven, 1992**) en efimeras asociadas con diferentes hábitats en Siberia. Sin embargo, este efecto macroecológico no es evidente en todos los ecosistemas fluviales, como se demuestra en el trabajo de **Shimabukuro & Trivinho-Trivinho (2021)**, quienes analizaron macroinvertebrados acuáticos asociados a un gradiente altitudinal desde los 200 m s.n.m hasta los 2.700 en montañas del bosque atlántico en el sureste de Brasil.

## Conclusiones

El corredor andino-amazónico de Caquetá alberga una importante riqueza taxonómica del orden Ephemeroptera, abarcando géneros o especies de distribución amplia y media en la cordillera de los Andes, y una distribución más restringida en la región Amazonas, lo que indica, además, un recambio de especies dentro del gradiente altitudinal evaluado.

En cuanto a la regla de Rapoport para lo altitudinal (**Steven, 1992**), en el área de estudio se evidenció principalmente en los Andes. La riqueza observada (q.0), la diversidad de Shannon-Wiener (q.1) y el índice de Gini-Simpson (q.2) validaron este concepto ecológico en el departamento de Caquetá.

## Información suplementaria

Ver la información suplementaria en: <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/2631/4026>

## Agradecimientos

Un especial agradecimiento al Consejo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (CNPq) de Brasil por financiar parte del proyecto, con tasa bancaria asociada a la beca doctoral, proceso 141626/2020-8.

## Contribución de los autores

JGG: conceptualización, investigación, análisis formal, redacción del borrador original; OR: conceptualización, redacción, revisión y edición; MPR: revisión y edición; OAJ: investigación, revisión y edición.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

## Referencias

- Anderson, E.P., Jenkins, C.N., Heilpern, S., Maldonado-Ocampo, J.A., Carvajal-Vallejos, F.M., Encalada, A.C., Rivadeneira, J.F., Hidalgo, M., Cañas, C.M., Ortega, H., Salcedo, N., Maldonado, A., Tedesco, P.A. (2018). Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. *Science advances*, 4(1), eaa01642.
- Barros Santos, N. B., Martins Cruz, G., Sampaio Monteles, J., Justino de Faria, A. P., Caetano Firmino, V., Shimano, Y., Santos Ferreira, V.R., Luiza-Andrade, A., Salles, F.F., Castro, D.M.P., Quintero, F.B., Lima, L.R.C., Gomez Dias, L., O. Pes, A.M., Hamada, N., Juen, L. (2024). Database of immature stage traits of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera (EPT) genera for the Amazon. *Aquatic Sciences*, 86(2), 35. <https://doi.org/10.1007/s00027-024-01051-4>
- Beketov, M.A. (2009a). The Rapoport effect is detected in a river system and is based on nested organization. *Global Ecology and Biogeography*, 18(4), 498-506. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00466.x>
- Beketov, M.A. (2009b). Cross-Eurasian and altitudinal distribution of lotic mayflies—species with wider altitudinal ranges have narrower geographical distribution. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 45(4), 209-218. <https://doi.org/10.1051/limn/2009024>
- Bhatt, J.P., Manish, K., Pandit, M.K. (2012). Elevational gradients in fish diversity in the Himalaya: water discharge is the key driver of distribution patterns. *PLOS ONE*, 7(9), e46237. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046237>
- Bhat, J.A., Kumar, M., Negi, A.K., Todaria, N.P., Malik, Z.A., Pala, N.A., Kumar, A., Shukla, G. (2020). Species diversity of woody vegetation along altitudinal gradient of the Western Himalayas. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01302. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01302>
- Bogotá-Gregory, J.D., Jenkins, D.G., Acosta-Santos, A., Agudelo-Córdoba, E. (2024). Fish diversity of Colombian Andes-Amazon streams at the end of conflict is a reference for conservation before increased land use. *Ecology and Evolution*, 14(3), e11046. <https://doi.org/10.1002/ece3.11046>
- Caldas, B., Thieme, M.L., Shahbol, N., Coelho, M.E., Grill, G., Van Damme, P.A., Aranha, R., Cañas, C., Fagundes, C.K., Franco-León, N., Herrera-Collazos, E.E., Jézequel, C., Montoya, M., Mosquera-Guerra, F., Oliveira-da-Costa, M., Paschoalini, M., Petry, P., Oberdorff, T., Trujillo, F., Tedesco, P. A., de Brito Ribeiro, M. C. L. (2023). Identifying the current and future status of freshwater connectivity corridors in the Amazon Basin. *Conservation Science and Practice*, 5(1), e12853. <https://doi.org/10.1111/csp2.12853>
- Chaux, J.P., Pimentel-Parra, G.A., Murcia-Ordóñez, B., Chaves-Moreno, L.C., Acosta, L.C., Suárez, L.F. (2018). Biodiversidad de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados al Río Fragua Chorroso y su papel como bioindicador de calidad de agua. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 14(2), 130-137. <https://doi.org/10.18359/rfcb.3222>
- Chaves, M.L., Rieradevall, M., Chainho, P., Costa, J.L., Costa, M.J., Prat, N. (2008). Macroinvertebrate communities of non-glacial high altitude intermittent streams. *Freshwater Biology*, 53(1), 55-76. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01867.x>
- Chen, A., Li, Z., Zheng, Y., Zhan, J., Yang, B., Yang, Z. (2022). Decreasing Species Richness with Increase in Elevation and Positive Rapoport Effects of Crambidae (Lepidoptera) on Mount Taibai. *Insects*, 13, 1125. <https://doi.org/10.3390/insects13121125>
- Clerici, N., Salazar, C., Pardo-Díaz, C., Jiggins, C.D., Richardson J.E., Linares, M. (2019). Peace in Colombia is a critical moment for Neotropical connectivity and conservation: Save the northern Andes–Amazon biodiversity bridge. *Conservation Letters*, 12(1), e12594. <https://doi.org/10.1111/conl.12594>

- Correa-Ayram, C.A., Etter, A., Díaz-Timoté, J., Rodríguez-Buriticá, S., Ramírez, W., Corzo, G.** (2020). Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecological Indicators*, 117, 106630. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>
- Datos abiertos – Instituto SINCHI.** (11 de julio de 2023). Coberturas de la tierra SIMCOBA. <https://datos.siatac.co/pages/coberturas>.
- Domínguez, E. & Ballesteros-Valdéz, J.M.** (1992). Altitudinal replacement of Ephemeroptera in a subtropical river. *Hydrobiologia*, 246, 83-88.
- Domínguez, E., Zúñiga, M.C., Molineri, C.** (2002). Estado actual del conocimiento del orden Ephemeroptera (Insecta) en la región Amazónica. *Caldasia*, 24(2), 459-469.
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M., Hubbard, M.D., Nieto, C.** (2006). Ephemeroptera of South America, Vol. 2. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow.
- Domínguez, E., Molineri, C., Nieto, C.** (2009). Ephemeroptera, capítulo 3. En: Domínguez, E., Fernández, H.R. (eds.). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología* (55-93). Fundación Miguel Lillo.
- Farooq, M., Li, X., Tan, L., Fornacca, D., Li, Y., Cili, N., Tian, Z., Yang, L., Deng, X., Liu, S., Xiao, W.** (2021). Ephemeroptera (Mayflies) Assemblages and Environmental Variation along Three Streams Located in the Dry-Hot Valleys of Baima Snow Mountain, Yunnan, Southwest China. *Insects*, 12(9), 775. <https://doi.org/10.3390/insects12090775>
- Forero-Céspedes, A.M., Gutiérrez, C., Reinoso-Flórez, G.** (2016). Composición y estructura de la familia Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) en una cuenca andina colombiana. *Hidrobiológica* 26(3), 459-474.
- González, I.G., Núñez-Avellaneda, M., Zúñiga, M.C.** (2020). Los macroinvertebrados acuáticos de la región andino-amazónica colombiana: Camino Andakí, departamento de Caquetá. *Revista Colombiana Amazónica*, 12, 191-202.
- González I, Núñez-Avellaneda M, Castro-Pulido, W.** (2022). Colección de Macroinvertebrados Acuáticos de la Amazonia Colombiana. Version 2.1. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/j75tor> <https://www.gbif.org/occurrence/3805035772>
- Guillén-Ludeña, S., Cheng, Z., Constantinescu, G., Franca, M.J.** (2017). Hydrodynamics of mountain river confluences and its relationship to sediment transport. *JGR Earth Surf.*, 122, 901-924. <https://doi.org/10.1002/2016JF004122>
- Guisande-González, C., Vaamonde-Liste, A., Barreiro-Felpeto, A.** (2011). Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS. Editorial Díaz de Santos, Universidad de Vigo.
- Gutiérrez, C. & Reinoso-Flórez, G.** (2010). Géneros de ninfas del orden Ephemeroptera (Insecta) del departamento del Tolima, Colombia: listado preliminar. *Biota Colombiana* 11(1,2): 23-32.
- Gutiérrez, Y. & Dias, L.G.** (2015). Ephemeroptera (Insecta) de Caldas-Colombia, claves taxonómicas para los géneros y notas sobre su distribución. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 55(2), 13-46. <https://doi.org/10.1590/0031-1049.2015.55.02>
- Gutiérrez-Garaviz, J., Peláez-Rodríguez, M., Ovalle-Serrano, H.** (2016). Macroinvertebrados acuáticos presentes en dietas de peces de la cuenca del río Hacha (Caquetá, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(156), 420-432. <https://doi.org/10.18257/raccefy.n.344>
- Hincapié-Montoya, D.M, Posada-García, J.A, Álvarez-Arango, L.F, Velásquez, C., Serna-Arbeláez, J.D.** (2022). Lista de macroinvertebrados acuáticos continentales de Colombia. v3.3. Grupo Taxón-MIA. Dataset/Checklist. <https://doi.org/10.15472/hmyvdl>
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter-Steege, H., Bermúdez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sánchez-Meseguer, A.C., Anderson, L., Antonelli, A.** (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330(6006): 927-931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Hoyos, D.C., Rivera-P, F. A., López-G, G.A., Zúñiga, M.C., Gomes Dias, L.** (2014). Contribución al conocimiento de las especies de *Haplohyphes* Allen (Insecta: Ephemeroptera: Leptohiphidae) en Colombia. *Caldasia* 36(1), 125-138.
- Jacobus, L.M., Macadam, C.R., Sartori, M.** (2019). Mayflies (Ephemeroptera) and their contributions to ecosystem services. *Insects*, 10(6), 170. <https://doi.org/10.3390/insects10060170>
- Jacobsen, D.** (2004). Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49, 1293-1305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01274.x>

- Jiménez-Robles, A.M., Ortega-Sánchez, M., Losada, M.A.** (2016). Effects of basin bottom slope on jet hydrodynamics and river mouth bar formation, *JGR Earth Surf.*, 121, 1110-1133. <https://doi.org/10.1002/2016JF003871>
- Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kubendran, T., Selvakumar, C., Sidhu, A., Murali Krishnan, S., Nair, A.** (2017). Diversity and distribution of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) larvae of streams and Rivers of the southern Western Ghats, India. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(3), 613-625.
- Maltchik, L., Stenert, C., Spies, M.R., Siegloch, E.** (2009). Diversity and Distribution of Ephemeroptera and Trichoptera in Southern Brazil Wetlands. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 82(2), 160-173. <https://doi.org/10.2317/JKES808.04.1>
- Molineri, C., Nieto, C., Dos Santos, D.A., Emmerich, D., Zúñiga, M.C., Fierro, P., Pessacq, P., Gómez, D., Márquez, J.A., Domínguez, E.** (2020). Do mayflies (Ephemeroptera) support a biogeographic transition zone in South America? *Journal of Biogeography*, 00, 1-14. <https://doi.org/10.1111/jbi.13868>
- Mosquera-Murillo, Z., Córdoba-Aragón, K.E., Mosquera-Mosquera, M.M.** (2022). Riqueza genérica y distribución de los efemerópteros (Insecta: Ephemeroptera) de la Colección Limnológica del Chocó. *Biota Colombiana*, 23(2), 1-12. <https://doi.org/10.21068/2539200X.1049>
- Murillo-Sandoval, P. J., Clerici, N., Correa-Ayram, C.** (2022). Dense satellite data reveals landscape connectivity decline in the Andes-Amazon region. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.02.17.480775>
- Múrria, C., Morante, M., Rieradevall, M., Ribera, C., Prat, N.** (2014). Genetic diversity and species richness patterns in Baetidae (Ephemeroptera) in the Montseny Mountain range (North-East Iberian Peninsula). *Limnetica*, 33(2), 313-326. <http://doi.org/10.23818/limn.33.24>
- Nogueira, A.D.A., Brescovit, A.D., Perbiche-Neves, G., Venticinque, E.M.** (2021). Spider (Arachnida-Araneae) diversity in an amazonian altitudinal gradient: are the patterns congruent with mid-domain and rapoport effect predictions? *Biota Neotropica*, 21, e20211210. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2021-1210>
- Palacio, F.X., Apodaca, M.J., Crisci, J.V.** (2020). Análisis multivariados para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Fundación Historia Natural Feliz de Azara.
- Pandiarajan, S., Thambiratnam, S., Sivaruban, I.R.B.** (2019). Bio-monitoring and detection of water quality using Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT) complex in Karanthamalai Stream of Eastern Ghats. *Indian journal of Ecology*, 46(4), 818-822.
- Ramírez, J.J., Roldán-Pérez, G., Yepes, G.A.** (2004). Altitudinal variation of the numerical structure and biodiversity of the taxocenosis of ephemeroptera in the South, North, and Central Regions of the Department of Antioquia, Colombia. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 16(4), 329-339.
- Ramos-Pastrana, Y., Córdoba-Suarez, E., Lopera-Toro, A.** (2023). Sex ratio of the coprophagous beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the Andean Amazon, Caquetá, Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*, 27(2), 227-243. <https://doi.org/10.17151/bccm.2023.27.2.13>
- Ren, C., Zhang, W., Zhong, Z., Han, X., Yang, G., Feng, Y., Ren, G.** (2018). Differential responses of soil microbial biomass, diversity, and compositions to altitudinal gradients depend on plant and soil characteristics. *Science of the Total Environment*, 610, 750-758. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.110>
- Rodríguez-Capítulo, A., Muñoz, I., Bonada, N., Gaudes, A., Tomanova, S.** (2009). La biota de los ríos: los invertebrados, capítulo 14. En: Elosegui, A. & Sabater, S. (Eds). *Conceptos y técnicas en Ecología Fluvial* (pp. 253-270). Fundación BBVA, Rubes Editorial.
- Roldán-Pérez, G., Ramírez-Ramírez, J.J.** (2022). *Fundamentos de Limnología Neotropical*, 3 edición. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Salles, F., Domínguez, E., Molineri, C., Boldrini, R., Nieto, C., Gomes Dias, L.** (2018). Order Ephemeroptera, Chapter 3. En: Hamada, N., Thorp, J.H., & Rogers, D.C. (eds). *Keys to Neotropical Hexapoda, fourth edition*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804223-6.00003-2>
- Savić, A., Randelović, V., Branković, S., Krpo-Četković, J.** (2011). Mayfly (Insecta: Ephemeroptera) community structure as an indicator of the ecological status of the Nišava river (Central Balkan Peninsula). *Aquatic ecosystem health & management*, 14(3), 276-284. <https://doi.org/10.1080/14634988.2011.602595>
- Scheibler, E.E., Claps, M.C., Roig-Juñent, S.A.** (2014). Temporal and altitudinal variations in benthic macroinvertebrate assemblages in an Andean River basin of Argentina. *J. Limnol.*, 73 (1), 76-92. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.789>

- Serna, J.P., Fernández, D., Vélez, F., Ruiz, J., Breckling, B., Aguirre, N.** (2022). Altitudinal distribution of the functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates using an ecological network in Andean Streams. *Revista de Biología Tropical*, 70, 82-95. <https://doi.org/10.15517/rbt.v70i0.46904>
- Shimabukuro, E.M., Trivinho-Strixino, S.** (2021). Elevational boundaries influence richness patterns at large spatial scales evinced by malcolous insects of the Brazilian Atlantic Forest. *Ecological Entomology*, 46(5), 1036-1046. <https://doi.org/10.1111/een.13039>
- Shimabukuro, E.M., Gómez-Rodríguez, C., Lamas, C.J.E., Baselga, A.** (2023). Mountain passes are higher at low latitudes for malcolous insect communities of the Neotropical region. *Diversity and Distributions*, 29(9), 1118-1128. <https://doi.org/10.1111/ddi.13747>
- Stevens, G.C.** (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140, 893-911.
- Tamaris-Turizo, C.E., Pinilla-A., G.A., González-Trujillo, J.D.** (2023). Diversity of aquatic macroinvertebrates along altitudinal gradients in Colombia, chapter 5. En: Myster, R.W. (ed.). *Neotropical gradients and their analysis*. (pp. 151-164). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-22848-3\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-031-22848-3_5)
- Tyufekchieva, V., Vidinova, Y., Evtimova, V., Varadinova, E., Botev, I.** (2022). Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (Insecta) of Mountain Tributaries of the Struma River: Diversity in Relation to Environmental Parameters and Zoogeographic Features. *Acta Zool. Bulg.*, 16, 35-48. [http://www.acta-zoologica-bulgarica.eu/2022/Suppl\\_16\\_04](http://www.acta-zoologica-bulgarica.eu/2022/Suppl_16_04)
- Wantzen, K.M., Rueda-Delgado, G.** (2009). Técnicas de muestreo de macroinvertebrados acuáticos bentónicos, capítulo 1. En: Domínguez, E. & Fernández, H.R. (eds.). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología* (pp. 17-45). Fundación Miguel Lillo.
- Wickham, H.** (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Zúñiga, M.C., Molineri, C., Domínguez, E.** (2004). El Orden Ephemeroptera (Insecta) en Colombia. En: Fernández, F., Andrade, G., Amat, G. (eds.). *Insectos de Colombia*, 3(17-42). Universidad Nacional de Colombia.