

INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES EN LA COMPOSICIÓN DE MACROFITAS ACUÁTICAS EN LAGOS (COCHAS) DE LA AMAZONÍA SUR DEL PERÚ

Manuel J. Marca-Zevallos^{1,2} , Washington Galiano² , Rodrigo Chevarría² ,
Germán Sebastián³, Keyly Huamani³, José A. Ochoa²  & Joel Mendoza⁴ 

¹ Instituto de Ciencias de la Naturaleza, Territorio y Energías Renovables (INTE), Pontificia Universidad Católica del Perú, Av. Universitaria 1801, San miguel, Lima, Perú; manuelj.marca@gmail.com (autor corresponsal)

² Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco, Av. De la Cultura 733, Cusco, Perú.

³ Frankfurt Zoological Society, Jr. Cusco 499, Tambopata, Puerto Maldonado, Madre de Dios, Perú.

⁴ Parque Nacional del Manu, Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP), Urb. Santa Martha E-12 Aprovechamientos, San Jerónimo, Cusco, Perú.

Abstract. Marca-Zevallos, M. J.; W. Galiano, R. Chevarría, G. Sebastián, K. Huamani, J. A. Ochoa & J. Mendoza. 2024. Influence of environmental factors on aquatic macrophytes composition in oxbow lakes in the Southern Peruvian Amazon. *Darwiniana*, nueva serie 12(1): 170-191.

Species richness and composition of aquatic macrophytes are influenced by morphometry and physical and chemical conditions of the aquatic body. However, the influence of these variables has not been confirmed for oxbow lakes or commonly called “cochas” in the Peruvian Amazon. 10 cochas disconnected from the main course of the river were investigated in the Southern Amazon of Peru to know 1) the species richness of aquatic macrophytes, 2) their life form, and 3) the influence of area and depth of the water body and, transparency, pH, dissolved oxygen, total dissolved solids, and temperature of the water on species richness and composition changes of aquatic macrophytes. 68 taxa were reported, where Cyperaceae and Poaceae were the most diverse families. Moreover, the predominant life forms were emergent (47,1 %) and amphibian (36,8 %). Finally, *cochas* with greater area, pH, and dissolved oxygen, at the same time, with lower temperature, shelter a higher species richness and favour strictly aquatic species establishment, indicating that exists a species turnover along the conformed gradient by the association of these variables. These results demonstrate that southern Amazon of Peru has an important aquatic macrophytes richness that is associated with area, pH, dissolved oxygen, and temperature of the aquatic body.

Keywords. Aquatic plants; life form; plant ecology; Principal Component Analysis; species diversity.

Resumen. Marca-Zevallos, M. J.; W. Galiano, R. Chevarría, G. Sebastián, K. Huamani, J. A. Ochoa & J. Mendoza. 2024. Influencia de factores ambientales en la composición de macrofitas acuáticas en lagos (cochas) de la Amazonía sur del Perú. *Darwiniana*, nueva serie 12(1): 170-191.

La riqueza y composición de macrofitas acuáticas está influenciada por la morfometría y las condiciones físicas y químicas del cuerpo acuático. Sin embargo, el efecto de estos factores en las comunidades vegetales no ha sido corroborado para los lagos con forma de herradura o comúnmente llamados como “cochas” de la Amazonía peruana. En el presente estudio se evaluó 10 cochas desconectadas del curso principal del río en la Amazonia Sur del Perú para conocer 1) la riqueza de macrofitas acuáticas, 2) su forma de vida y 3) la influencia del área y la profundidad del cuerpo acuático, la transparencia, pH, oxígeno disuelto, sólidos totales disueltos y la temperatura del agua en la riqueza y en los cambios de la composición de especies. Se reportó 68 taxones, donde Cyperaceae y Poaceae fueron las familias más diversas. Además, las formas de vida predominantes fueron las emergentes (47,1 %) y anfíbias (36,8 %). Finalmente, se encontró que cochas con mayor área, pH y oxígeno disuelto, a la vez, con menor temperatura, abrigan una mayor riqueza de especies y favorecen el establecimiento de especies estrictamente acuáticas, indicando que existe un recambio de especies a

lo largo de la gradiente conformada por la asociación de estas variables. Estos resultados demuestran que la Amazonía sur del Perú posee una importante riqueza de macrofitas acuáticas que está asociada al área, pH, oxígeno disuelto y temperatura del cuerpo acuático.

Palabras clave. Análisis de Componentes Principales; diversidad de especies; formas de vida; ecología de plantas; plantas acuáticas.

INTRODUCCIÓN

Las macrofitas acuáticas son plantas que pueden ser observadas a simple vista y se desarrollan temporal o permanentemente en ambientes acuáticos o saturados de agua (Weaver & Clements, 1938; Chambers et al., 2008). Estas plantas pueden adoptar diferentes formas de vida como: sumergidas, emergentes, flotantes o anfibias (Pedralli, 1990) con variaciones de acuerdo con la posición de la estructura de la planta en la columna de agua (Piedade et al., 2018). La riqueza y composición de especies de macrofitas acuáticas está influenciada por la morfometría del cuerpo acuático, las condiciones físico-químicas del agua, como el pH, oxígeno disuelto, temperatura, turbidez, etc. (Rorslett, 1991; Lacoul & Freedman, 2006; Schneider et al., 2015; Fares et al., 2020), así como por las fluctuaciones del nivel de agua (Rial, 2006; Thomaz et al., 2009; Ferreira et al., 2010; Terborgh et al., 2018). Sin embargo, el efecto de estos factores en las comunidades de macrofitas acuáticas en lagos con forma de herradura no ha sido explorada en la Amazonia peruana, considerando que estos ecosistemas pueden albergar una alta riqueza de especies debido a que son alimentados con aguas con alta concentración de nutrientes por su proximidad con los Andes.

Los lagos con forma de herradura o comúnmente llamados “cochas”, se forman después del rompimiento del curso de agua que corta un meandro con cuello estrecho, dejándolo aislado del curso principal del río (Terborgh & Davenport, 2013). Estos ecosistemas albergan una diversidad biológica muy particular y son altamente productivos (Terborgh & Davenport, 2013). Además, las cochas tienen importancia socioeconómica, debido a que pueden aportar a la seguridad alimentaria de las comunidades aledañas, así como pueden ser usados para actividades ecoturísticas en la región (Janovec et al., 2013). Sin embargo, a la fecha, estos ecosistemas no han recibido tanto interés a nivel científico a pesar de la enorme importancia ecológica que poseen (Terborgh & Davenport, 2013). Uno de los componentes principales de la ecología de estos ecosistemas, son las macrofitas acuáticas que intervienen en el ciclo de nutrientes y en los procesos de sedimentación del sistema

(Schulz et al., 2003; Piedade et al., 2010; Terborgh et al., 2018), además de servir como refugio y alimento para la fauna presente (Thomaz et al., 2008; Prado et al., 2009; Piedade et al., 2010). A pesar de ello, se conoce poco sobre sus patrones de riqueza y los cambios en la composición de especies.

Dentro de la región neotropical, el Perú es uno de los países con más estudios de inventario y ecología de macrofitas acuáticas, sin embargo, estos se concentraron principalmente en las regiones costeras y andinas (Machado-Filho et al., 2014) y no en la región amazónica donde la diversidad de estos organismos es mayor (Kahn et al., 1993). En la Amazonia, la mayor diversidad de macrofitas acuáticas se encuentra en aguas poco profundas (Puhakka & Kalliola 1993; Terneus, 2007; Gamarra et al., 2012), pero características como el área del cuerpo acuático, pueden generar heterogeneidad ambiental e influenciar directamente en la riqueza de especies (Arrhenius, 1921; Kadmon & Allouche, 2007). Además, es importante considerar factores que afectan la fisiología de las plantas, como es el caso del pH, el oxígeno disuelto, la temperatura y la disponibilidad de luz que pueden limitar el establecimiento de las especies, afectando sus patrones de ocurrencia y abundancia (Kadono, 1982; Rorslett, 1991; Lacoul & Freedman, 2006; Schneider et al., 2015). Por tanto, se espera que las variables mencionadas también tengan efecto en los cambios de la composición de especies entre los cuerpos acuáticos. El estudio de estos factores permitirá tener un mejor entendimiento sobre los patrones de riqueza y composición de especies de macrofitas acuáticas en escala local y regional para las cochas de la Amazonia Sur del Perú.

Los objetivos del presente estudio fueron: a) reportar la riqueza de macrofitas acuáticas, b) describir sus formas de vida y c) determinar la influencia de las variables ambientales (área, pH, oxígeno disuelto, sólidos totales disueltos, transparencia y profundidad) de las cochas sobre la riqueza y en los patrones de cambios de la composición de especies. La hipótesis para el tercer objetivo es que las variables ambientales consideradas estarán asociadas con la riqueza y los cambios en la composición de especies. Específicamente, se predice que cochas con mayor

área tendrán mejores condiciones de pH, oxígeno disuelto, sólidos totales disueltos, transparencia y profundidad que favorecerán una mayor riqueza de especies, así como un recambio de especies en función a las variables mencionadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El presente trabajo se realizó en las cochas aledañas al río Tambopata y sus afluentes, La Torre y Chunchu, localizadas en el Sur de la Amazonia del Perú (Fig. 1). Estas cochas se encuentran dentro de un bosque tropical húmedo, con una temperatura media anual de 26 °C y una precipitación anual superior a 2000 mm (SERNANP, 2012). Las cochas evaluadas corresponden a cuerpos acuáticos desconectados del curso principal de los ríos mencionados. A diferencia de las cochas conectadas al curso principal de los ríos que poseen fluctuaciones abruptas de profundidad, las cochas desconectadas poseen fluctuaciones lentas y niveles de agua persistentes (Terborgh et al., 2018). Es por ello que las cochas desconectadas poseen una dinámica y composición de especies muy diferente de las que aún se mantienen conectadas a los ríos principales (Thomaz et al., 2009; Schneider et al., 2015; Terborgh et al., 2018). En el área de estudio, las cochas desconectadas son las más frecuentes, con una densidad de 2,47, 1,17 y 0,18 cochas por 10 km, en los ríos Chunchu, La Torre y Tambopata, respectivamente (Mendoza et al., 2017). Para este trabajo, se evaluaron 10 cochas, dos de ellas aledañas al río Tambopata (Tres Chimbadas y Cocococha), cuatro aledañas al río La Torre (T4, T5, T18 y T19) y otras cuatro al río Chunchu (Ch1, Ch2, Ch5 y Ch6). La cocha Tres Chimbadas está localizada en la Zona de Amortiguamiento de la Reserva Nacional de Tambopata. Las cochas Cocococha, T4 y T5 se encuentran dentro del territorio de la Reserva Nacional de Tambopata. Finalmente, las cochas Ch1, Ch2, Ch5, Ch6, T18 y T19 se encuentran dentro del territorio del Parque Nacional de Bahuaja Sonene (Fig. 1, Tabla 1). Las cochas de los ríos Tambopata y La Torre fueron evaluadas en julio de 2014, mientras que las cochas del río Chunchu fueron evaluadas en julio de 2015.

Datos de la vegetación

Los datos de la vegetación fueron recopilados a través de colectas intensivas con la ayuda de un bote inflable alrededor de todo perímetro del espejo de agua de la cocha. Se tomaron datos de hábito y características fenotípicas como estado de fertilidad y presencia de exudados de cada espécimen colectado para determinar la identidad y

forma de vida de las especies registradas (Fig. 2A, B). Las muestras fueron secadas y procesadas en la Facultad de Ciencias de la Universidad de San Antonio Abad del Cusco. La determinación de las especies fue realizada en el Herbario Vargas de la Universidad de San Antonio Abad del Cusco (CUZ; Thiers); además, se usaron herbarios virtuales como Field Museum Herbarium (<https://plantidtools.fieldmuseum.org/es/rrc/5581>), Tropicos (<https://www.tropicos.org/home>), Plant of the World Online (<https://powo.science.kew.org>) y el libro de Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú de Kahn et al. (1993). Para estandarizar los nombres taxonómicos, fue usada la plataforma en línea Taxonomic Name Resolution Service (TNRS; <https://tnrs.biendata.org/>).

Formas de vida

Para describir las formas de vida de las especies registradas se utilizó la clasificación de Pedralli (1990) que incluye siete categorías: sumergidas fijas para plantas sumergidas fijas al sustrato; sumergidas libres para plantas sumergidas no fijas al sustrato; flotantes fijas para plantas fijas al sustrato pero con todas o algunas de sus partes flotando en la superficie; flotantes libres para plantas flotantes no fijas al sustrato; anfibias para plantas de los márgenes que toleran periodos de sequía; emergentes para plantas fijas, con las partes aéreas sobresaliendo gran parte o parcialmente a la lámina de agua; por último las epifitas para plantas que se desarrollan sobre otras.

Variables ambientales

Las variables consideradas en este estudio para describir a los cuerpos de agua fueron: área, pH, oxígeno disuelto, temperatura, sólidos totales disueltos, profundidad y transparencia de los cuerpos acuáticos. El área fue obtenida a través de trayectos mediante el uso de un GPS Navegador Garmin Map 64s por todo el perímetro del cuerpo acuático. Con esta información se estimó el área de los cuerpos acuáticos utilizando el Software ArcGis 1.3 (Tabla 2).

La profundidad fue medida usando una cuerda metrada con una pesa en el extremo y la transparencia fue medida usando un disco Secchi. Las mediciones de ambas variables fueron realizadas en tres puntos (laterales y medio) y, los datos obtenidos fueron promediados para tener un único valor por cuerpo acuático evaluado (Fig. 2C; Tabla 2).

Los sólidos totales disueltos, la temperatura, el pH y el oxígeno disuelto fueron medidos con la ayuda de un medidor multiparamétrico HANNA 9828 entre las 10 y 14 horas del día. Los datos de estas variables fueron obtenidos en los mismos puntos donde fueron medidas la profundidad y la transparencia, pero también, en tres estratos de la

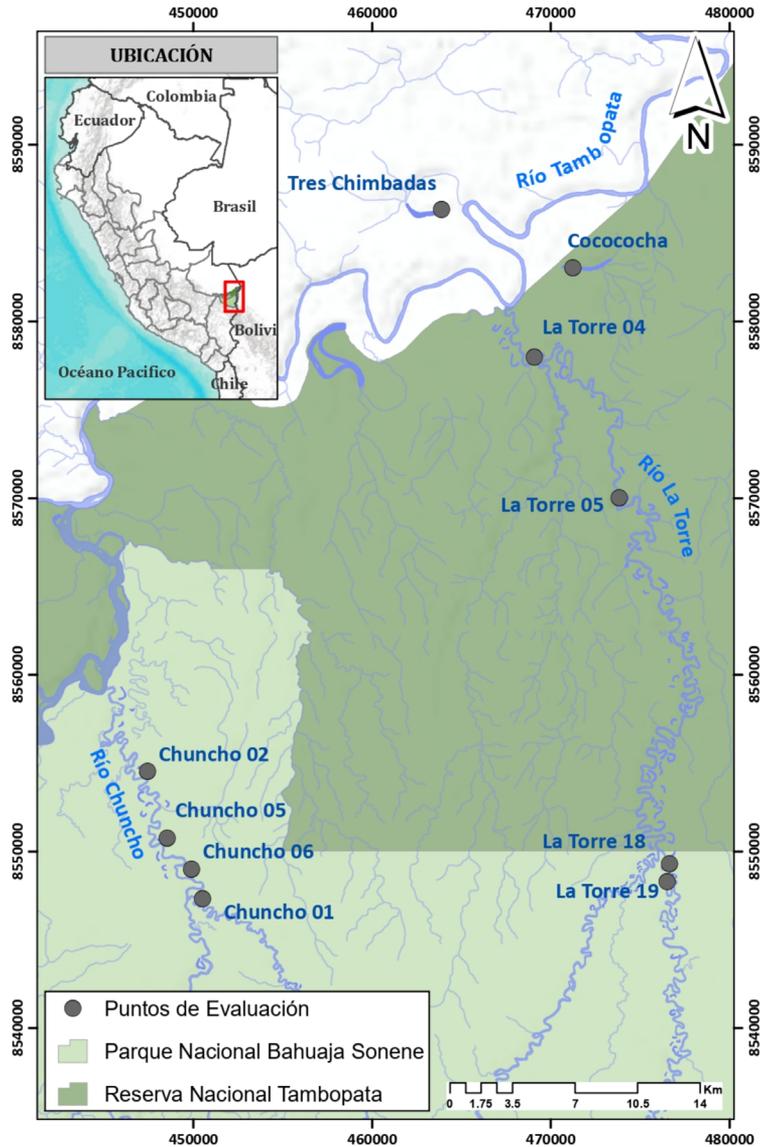


Fig. 1. Ubicación geográfica de las cochas evaluadas en la Amazonia sur del Perú.

columna de agua (profundo, medio y superficial). Debido a la variación de las medidas de la profundidad de la columna de agua (Tabla 2), el estrato medio fue diferente para cada cocha. Los datos de todas estas variables fueron promediados para tener una información representativa de los cuerpos acuáticos (Tabla 2).

Análisis de datos

Todos los análisis fueron realizados en la plataforma R versión 4.0.2. En primer lugar, se

evaluó la multicolinealidad entre las variables a través de una matriz de correlaciones (Zuur et al., 2010). Esta matriz fue generada usando la función *rcorr* del paquete *Hmisc* (Harrell & Harrell, 2019). La matriz de correlaciones mostró una fuerte relación entre el área, pH y oxígeno disuelto ($r > 0,80$) y entre temperatura y pH ($r = -0,70$). Además, hubo una correlación moderada de la temperatura con oxígeno disuelto ($r = -0,59$) y la transparencia ($r = -0,47$) y entre pH y profundidad ($r = 0,42$) (Tabla 3).

Tabla 1. Localización y coordenadas geográficas de las cochas evaluadas en el Sur de la Amazonia del Perú, ubicadas en la Zona de Amortiguamiento de la Reserva Nacional de Tambopata (ZARNT), Reserva Nacional de Tambopata (RNT) y Parque Nacional de Bahuaja Sonene (PNBS), respectivamente.

Cocha	Localidad	Latitud	Longitud	Elevación (m s.m.)
Tres Chimbadas (TCh)	ZARNT	-12°47'13,98"S	-69°19'57,46"O	195
Cocococha (Coco)	RNT	-12°49'2,82"S	-69°15'55,44"O	192
La Torre 04 (T4)	RNT	-12°51'46,50"S	-69°17'6,25"O	206
La Torre 05 (T5)	RNT	-12°56'7,20"S	-69°14'29,48"O	215
La Torre 18 (T18)	PNBS	-13° 7'21,80"S	-69°12'56,40"O	233
La Torre 19 (T19)	PNBS	-13° 7'54,00"S	-69°13'0,80"O	236
Chuncho 02 (Ch2)	PNBS	-13° 4'30,12"S	-69°29'5,67"O	225
Chuncho 05 (Ch5)	PNBS	-13° 6'33,52"S	-69°28'29,51"O	227
Chuncho 06 (Ch6)	PNBS	-13° 7'30,75"S	-69°27'44,16"O	235
Chuncho 01 (Ch1)	PNBS	-13° 8'24,72"S	-69°27'24,55"O	238

Debido a las correlaciones observadas entre las variables, se aplicó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para resumir la dimensionalidad del conjunto de datos. Para esto, se estandarizaron todas las variables (desviación estándar = 1, media = 0) con el objetivo de tornarlas comparables. Esta estandarización es recomendable cuando las variables son medidas en diferentes escalas (Kassambara, 2017). Los componentes del ACP de mayor importancia ecológica fueron identificados de acuerdo con el valor de los autovalores. Un autovalor > 1, indica que un determinado componente representa una mayor varianza de la que considera una de las variables originales en datos estandarizados (Kassambara, 2017). El ACP fue aplicado usando la función *PCA* del paquete *FactoMineR* (Husson et al., 2020).

Para saber si existe una asociación entre las variables ambientales y la riqueza de especies (número de especies por cocha), en primer lugar, se verificó la presencia de autocorrelación espacial. Para ello, se ha generado una matriz de ponderaciones de distancia inversa usando las coordenadas de las cochas evaluadas, donde los valores de pares de puntos que están próximos entre sí son más altos que los pares de puntos que están alejados (Lu & Wong, 2008). Luego, se ha aplicado la función *Moran.I* del paquete *ape* (Paradis, 2009) sobre la matriz inversa generada y la variable respuesta conjuntamente. Finalmente, debido a que no se observó una posible influencia de autocorrelación espacial ($p = 0,25$), se realizaron modelos de regresión usando los componentes principales (CPs) de mayor importancia ecológica (autovalor > 1) como variables explicativas y la riqueza de especies como variable respuesta. Los

modelos de regresión fueron realizados usando la función *lm* del paquete *STAT* (Bolar et al., 2019).

Para conocer la influencia de las variables en los cambios de la composición de especies, la matriz de composición de especies fue resumida aplicando un Escalonamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), empleando la distancia de similaridad de Jaccard que considera la presencia y ausencia de las especies entre las cochas (McCune & Grace, 2002). La calidad del NMDS fue verificada de acuerdo al valor de stress < 0,2 (McCune & Grace, 2002). La composición de especies fue resumida en una dimensión ya que se observó un valor de stress confiable (0,14) y una alta congruencia entre la disimilaridad observada entre las cochas y las distancias de la ordenación (ajuste no métrico, $r^2 = 0,98$; ajuste linear, $r^2 = 0,93$). Para aplicar el método NMDS, se utilizó la función *metaMDS* del paquete *Vegan* (Oksanen et al., 2020). Para conocer la asociación de las variables ambientales con la composición de especies, se usaron modelos de regresión, donde se consideró a la dimensión del NMDS (NMDS-1) como variable respuesta y a los CPs con mayor importancia ecológica como variables explicativas. Para visualizar y reportar la influencia de las variables explicativas (CPs) sobre las variables respuesta (riqueza de especies y composición de especies - NMDS-1) se ha verificado los coeficientes y el valor de las probabilidades (p) asociados. Así mismo, se ha reportado el coeficiente de determinación (R^2) asociado a los modelos de regresión.

Además, se han cuantificado los componentes de la diversidad beta usando el paquete *betapart* (Baselga & Orme, 2012). Estos componentes son: recambio o turnover (reemplazo de especies entre sitios) y anidamiento (pérdida de especies de un

Tabla 2. Variables ambientales de las cochas evaluadas en el Sur de la Amazonia del Perú. Temp, temperatura; OD, oxígeno disuelto; STD, sólidos totales disueltos; Transp, transparencia; Prof, profundidad. Los valores corresponden a los promedios y desvíos estándar (entre paréntesis).

Cocha	Río	Temp (°C)	pH	OD (ppm)	STD (ppm)	Área (ha)	Transp (m)	Prof (m)
Coco	Tambopata	23,50 (±1,01)	7,11 (±0,32)	5,66 (±1,55)	10,40 (±0,88)	57,06	0,73	1,93
TCh	Tambopata	25,90 (±2,30)	6,67 (±0,34)	7,21 (±1,60)	14,40 (±1,13)	59,04	0,58	1,83
T19	La Torre	24,40 (±2,64)	6,25 (±0,32)	1,74 (±1,27)	9,33 (±1,22)	1,56	0,60	1,93
T18	La Torre	23,30 (±0,97)	6,05 (±0,28)	2,88 (±0,79)	10,90 (±4,01)	1,00	0,72	1,56
T5	La Torre	24,20 (±0,33)	6,23 (±0,39)	3,70 (±0,45)	9,88 (±0,35)	3,54	0,63	1,37
T4	La Torre	25,40 (±1,54)	6,46 (±0,29)	4,10 (±0,85)	20,30 (±0,5)	2,32	0,67	2,01
Ch1	Chuncho	28,00 (±0,82)	5,80 (±0,09)	0,50 (±0,25)	19,40 (±1,59)	0,51	0,67	1,72
Ch6	Chuncho	28,20 (±0,73)	5,74 (±0,12)	1,18 (±0,58)	10,30 (±4,36)	1,43	0,70	0,99
Ch5	Chuncho	28,30 (±0,75)	5,81 (±0,24)	1,03 (±0,59)	10,40 (±2,41)	3,12	0,55	2,27
Ch2	Chuncho	28,00 (±1,27)	5,69 (±0,07)	0,85 (±0,36)	10,30 (±3,91)	0,86	0,52	1,30

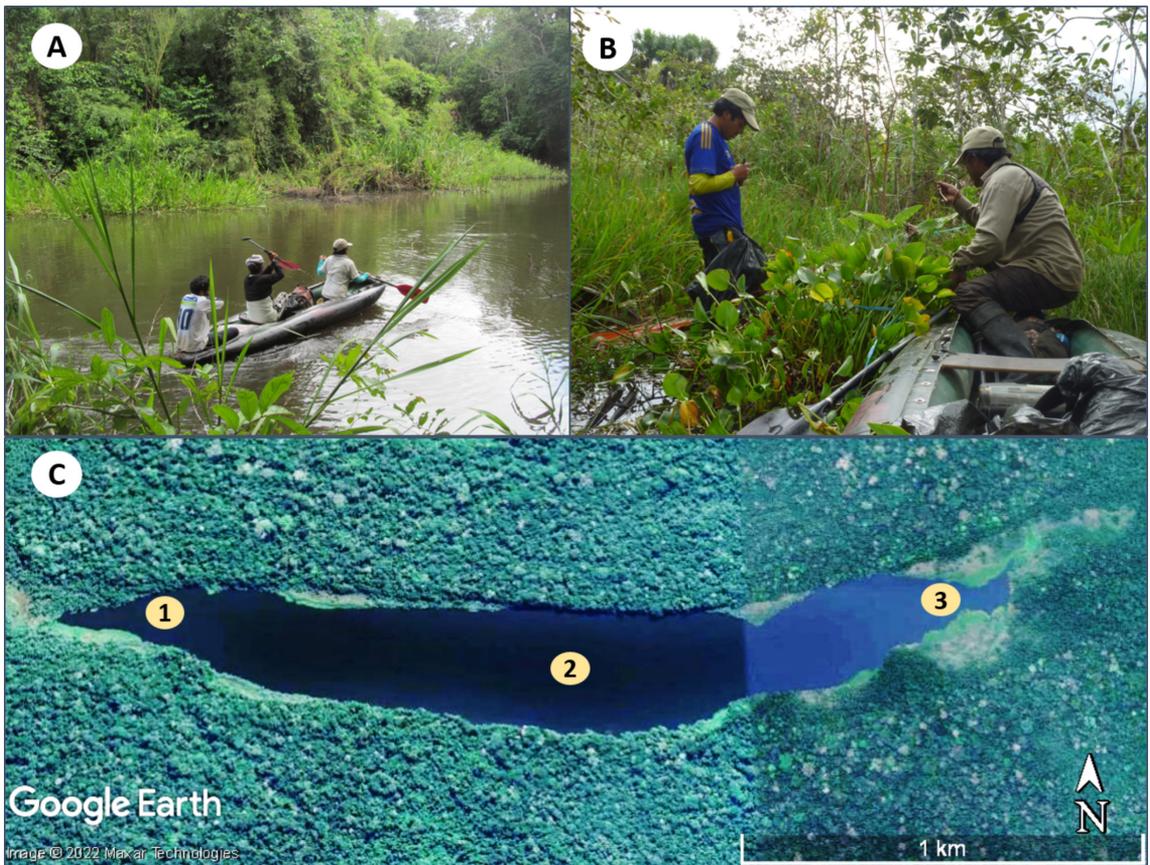


Fig. 2. A y B, muestran el uso de un bote inflable para la colecta de plantas y de datos ambientales. C, localización referencial de los puntos de muestreo de datos de profundidad, transparencia y variables medidas con HANNA 9828 en las cochas evaluadas.

Tabla 3. Matriz de correlaciones de Pearson (r) entre las variables ambientales de las cochas. Temp, temperatura; OD, oxígeno disuelto; STD, sólidos totales disueltos; Transp, transparencia; Prof, profundidad.

	Temp	pH	OD	STD	Área	Transp	Prof
Temp	1	-0,70	-0,59	0,19	-0,32	-0,47	-0,17
pH		1	0,89	-0,07	0,81	0,34	0,42
OD			1	0,11	0,84	0,20	0,25
STD				1	-0,02	0,18	0,28
Área					1	0,11	0,27
Transp						1	-0,16
Prof							1

sitio a otro). La diversidad beta total (recambio y anidamiento) fue representada por la dissimilaridad de Sorensen (β_{sor}). El recambio de especies fue representado por el índice de dissimilaridad de Simpson (β_{sim}) y, el anidamiento de especies fue representado por el índice de anidamiento (β_{ani}). Valores próximos a 1 demuestran mayor dissimilaridad de la composición de especies entre dos cochas y valores son próximos a 0 indican menor dissimilaridad. Las fórmulas que se consideraron son las siguientes:

$$\beta_{sor} = b + c / (2a + b + c)$$

$$\beta_{sim} = \min(b, c) / [a + \min(b, c)]$$

$$\beta_{ani} = \{[\max(b, c) - \min(b, c)] / [2a + \min(b, c) + \max(b, c)]\} \times \{a / [a + \min(b, c)]\}$$

Donde a es el número de especies en ambas cochas, b es el número de especies exclusivas de una cocha y c es el número de especies exclusivas de la cocha adyacente.

Finalmente, para observar la distribución de las especies a lo largo de los gradientes ambientales (representados por los CPs), se generó un gráfico genérico apenas para los CPs con una asociación significativa con la composición de especies, resultado de las regresiones simples. Este gráfico ordena las cochas en relación a un gradiente ambiental y a las especies de acuerdo a su ocurrencia a lo largo de esta gradiente (Costa et al., 2005).

RESULTADOS

Riqueza de macrofitas acuáticas

Se registraron 68 taxones distribuidos en 32 familias, de los cuales 50 fueron identificados a nivel de especie, 15 a nivel de género y 3 a nivel

de familia. Las familias más representativas fueron Cyperaceae (10 especies), Poaceae (9), seguida por Onagraceae (6) y Asteraceae (4). Los géneros más diversos fueron *Ludwigia* (Onagraceae) con 6 especies, seguido por *Cyperus* (Cyperaceae) con 4 y *Scleria* (Cyperaceae), *Persicaria* (Polygonaceae) e *Hymenachne* (Poaceae) con 3 especies cada uno (Tabla 4). La mayor riqueza de especies fue reportada para las cochas Cococha y Tres Chimbadas (aledañas al río Tambopata) con 34 y 29 especies, respectivamente. Por otro lado, las cochas Ch1 y Ch6 (aledañas al río Chuncho) fueron las que presentaron la menor riqueza con 10 y 9 especies, respectivamente (Tabla 4).

Formas de vida

La mayoría de las especies reportadas fueron emergentes (47,1 %, 31 especies), seguida por las anfibias (36,8 %, 25). Las flotantes libres (7,4 %, 5), sumergidas fijas (5,9 %, 4), sumergidas libres (1,5 %, 1) y, flotantes fijas (1,5 %, 1) fueron las menos diversas (Tabla 4).

Influencia de las variables ambientales en la riqueza y la composición de especies

El ACP aplicado resumió la información de datos en siete componentes principales (CPs), sin embargo, apenas los primeros tres CPs presentaron un autovalor mayor que 1 (Tabla 5), indicando que estos componentes representan una mayor variancia de la que considera una de las variables originales en datos estandarizados. Por tanto, estos componentes son los que presentaron una mayor importancia ecológica.

El CP1 representa el 47,98 % de la variancia y está relacionado principalmente con el pH, oxígeno disuelto, área y temperatura (Tabla 5). Los valores de pH, oxígeno disuelto y área aumentan en dirección a los valores más positivos del CP1 y estuvieron asociados a las cochas aledañas al río Tambopata (Fig. 3). La temperatura aumenta en dirección a los valores más negativos

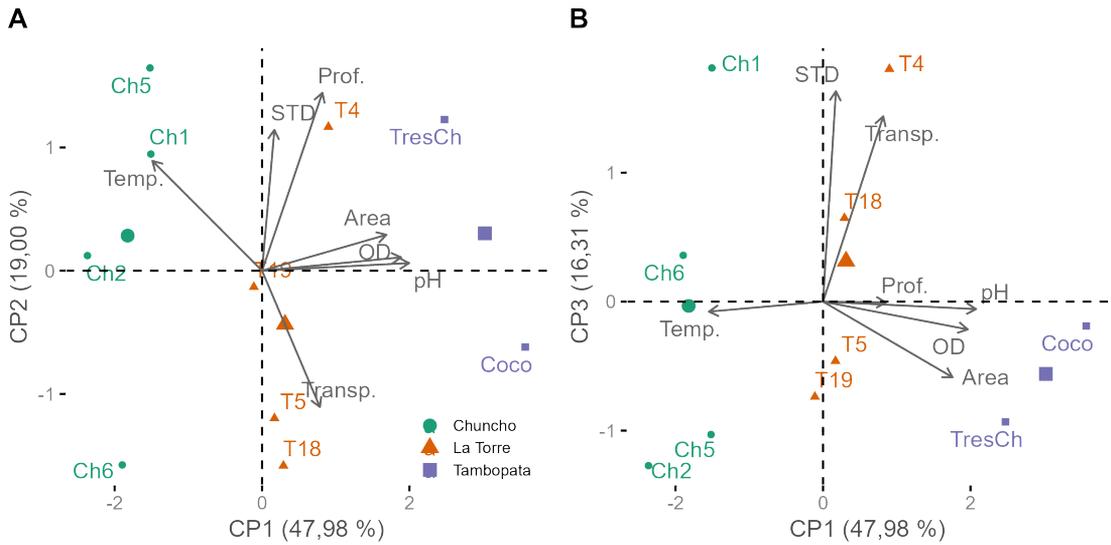


Fig. 3. A, Biplot de los dos primeros componentes del ACP para las variables ambientales de las cochas en el Sur de la Amazonia del Perú. **B,** Biplot del primer y tercer componente del ACP para las variables ambientales de las cochas en el Sur de la Amazonia del Perú.

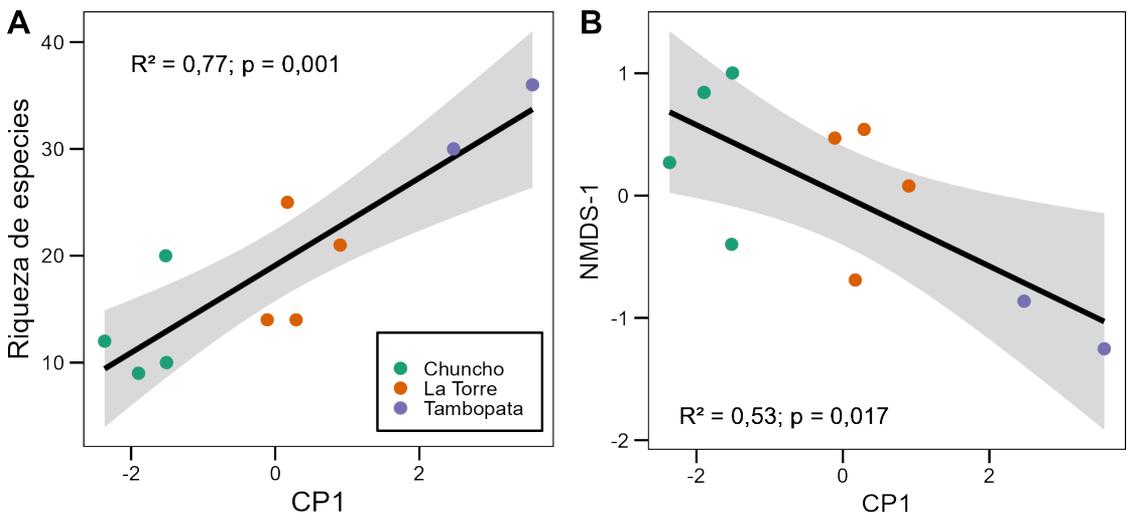


Fig. 4. Influencia del CP1 en la riqueza (A) y la composición de especies (B), resultado de las regresiones lineales.

de este componente y estuvo asociado con las cochas aledañas al río Chuncho (Fig. 3). El CP2 representa el 19 % de la variancia y está relacionado principalmente con la profundidad (Tabla 5). Los valores más positivos del CP2 están asociados con cochas con mayor profundidad. Los valores del CP2 permitieron diferenciar a las cochas dentro de los ríos La Torre y Chuncho (Fig. 3). Finalmente, el CP3 representa el 16,31 % de la variancia y estuvo asociado positivamente

con los Sólidos totales disueltos y la transparencia (Fig. 3, Tabla 5).

La riqueza de especies estuvo fuertemente asociada con el CP1 ($R^2 = 0,77, p = 0,001$), indicando que el número de especies aumenta en dirección a los valores más positivos del CP1 (Fig. 4A). En otras palabras, una mayor riqueza de especies está asociada con cochas con mayor área, pH menos ácido, más oxígeno disuelto y menor temperatura. Además, el CP1 estuvo asociado

Tabla 4. Lista de especies de macrofitas acuáticas en las cochas evaluadas en la Amazonia sur del Perú. FV = forma de vida.

Familia / Especie	Coco	TCh	T19	T18	T5	T4	Ch1	Ch6	Ch5	Ch2	FV
ALISMATACEAE											
<i>Aquarius grandiflorus</i> (Cham. & Schldl.) Christenh. & Byng	X	X			X						Emergente
<i>Helanthium tenellum</i> (Mart. ex Schult.f.) J.G. Sm.	X										Sumergida fija
<i>Limnocharis flava</i> (L.) Buchenau	X										Emergente
APOCYNACEAE											
<i>Mandevilla</i> sp.		X									Anfibia
ASPLENIACEAE											
<i>Thelypteris</i> cf. <i>arborescens</i> (Willd.) C.V. Morton		X			X					X	Emergente
<i>Thelypteris interrupta</i> (Willd.) K. Iwats.	X	X			X				X		Emergente
ARACEAE											
<i>Philodendron brevispathum</i> Schott	X										Anfibia
<i>Pistia stratiotes</i> L.		X									Flotante libre
<i>Xanthosoma</i> aff. <i>poepigii</i> Schott.	X	X			X						Emergente
ASTERACEAE											
<i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.									X		Emergente
<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.		X									Anfibia
<i>Mikania</i> sp.	X	X			X						Anfibia
Asteraceae sp.	X	X									Anfibia
BEGONIACEAE											
<i>Begonia fischeri</i> Schrank			X								Emergente
CABOMBACEAE											
<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult. f.	X										Sumergida fija
CAMPANULACEAE											
<i>Centropogon cornutus</i> (L.) Druce.	X								X		Anfibia
CHARACEAE											
<i>Chara</i> sp.				X							Sumergida fija
CONVOLVULACEAE											
<i>Ipomoea</i> sp.	X										Emergente
COSTACEAE											
<i>Costus</i> sp.					X						Anfibia
CYCLANTHACEAE											
<i>Cyclanthus</i> sp.	X										Emergente
CYPERACEAE											
<i>Cyperus blepharoleptos</i> Steud.	X	X	X	X	X				X	X	Emergente
<i>Cyperus odoratus</i> L.		X		X		X	X		X		Anfibia
<i>Cyperus</i> sp.1	X			X							Anfibia

MARCA-ZEVALLOS ET AL. Macrofitas acuáticas de la Amazonía sur del Perú

<i>Cyperus</i> sp.2		X								Anfibia
<i>Eleocharis</i> sp.	X			X	X			X		Emergente
<i>Fuirena umbellata</i> Rottb.				X						Emergente
<i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton	X	X		X						Emergente
<i>Scleria macrophylla</i> J. Presl & C. Presl		X		X	X	X		X	X	Anfibia
<i>Scleria microcarpa</i> Nees ex Kunth							X	X		Emergente
<i>Scleria secans</i> (L.) Urb.					X					Anfibia
FABACEAE										
<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	X	X		X						Emergente
<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.			X							Anfibia
<i>Vigna luteola</i> (Jacq.) Benth.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Emergente
GENTIANACEAE										
<i>Helia alata</i> (Aubl.) Kuntze	X									Emergente
HELICONIACEAE										
<i>Heliconia marginata</i> (Griggs) Pittier			X	X	X		X		X	Emergente
HYDROCHARITACEAE										
<i>Hydrocharis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Byng & Christenh.		X								Flotante libre
<i>Najas</i> sp.	X	X								Sumergida fija
LAMIACEAE										
<i>Hyptis lacustris</i> St.-Hil ex Benth				X					X	Emergente
LENTIBULARIACEAE										
<i>Utricularia</i> sp.								X		Sumergida libre
LYTHRACEAE										
<i>Cuphea melvilla</i> Lindl.	X	X	X	X	X			X		Anfibia
MALVACEAE										
<i>Hibiscus sororius</i> L.	X	X		X	X			X		Anfibia
NYMPHAEACEAE										
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	X			X	X					Flotante fija
ONAGRACEAE										
<i>Ludwigia</i> sp.1				X						Anfibia
<i>Ludwigia</i> sp.2					X					Emergente
<i>Ludwigia affinis</i> (DC.) H. Hara.	X			X	X				X	Anfibia
<i>Ludwigia latifolia</i> (Benth.) H. Hara.						X				Anfibia
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H. Hara.						X	X	X	X	Emergente
<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) H. Hara	X	X								Emergente
ORCHIDACEAE										
<i>Habenaria</i> sp.	X		X	X						Emergente
POACEAE										
<i>Andropogon bicornis</i> L.	X							X		Anfibia

<i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) Hitchc.			X	X	X						Anfibia
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees.	X				X	X	X	X			Emergente
<i>Hymenachne donacifolia</i> (Raddi) Chase		X	X	X	X		X	X	X		Emergente
<i>Hymenachne grandis</i> (Hitchc. & Chase) Zuloaga	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Emergente
<i>Isachne polygonoides</i> (Lam.) Döll	X	X							X		Emergente
<i>Rugoloa cf. polygonata</i> (Schrad.) Zuloaga				X							Anfibia
<i>Stephostachys mertensii</i> (Roth) Zuloaga & Morrone				X		X				X	Anfibia
Poaceae sp.	X								X		Emergente
POLYGONACEAE											
<i>Persicaria acuminata</i> (Kunth) M. Gómez							X				Emergente
<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre		X	X	X		X	X	X			Emergente
<i>Persicaria aff. meisneriana</i> (Cham. & Schltld.) M. Gómez		X			X	X					Emergente
POLYPODIACEAE											
Polypodiaceae sp.		X									Emergente
PONTEDERIACEAE											
<i>Pontederia crassipes</i> Mart.	X										Flotante libre
PTERIDACEAE											
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link			X	X							Anfibia
RUBIACEAE											
<i>Sabicea calycina</i> Benth.									X		Anfibia
SALVINACEAE											
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	X	X							X	X	Flotante libre
<i>Salvinia minima</i> Baker	X										Flotante libre
VITACEAE											
<i>Cissus</i> sp.		X	X						X		Anfibia

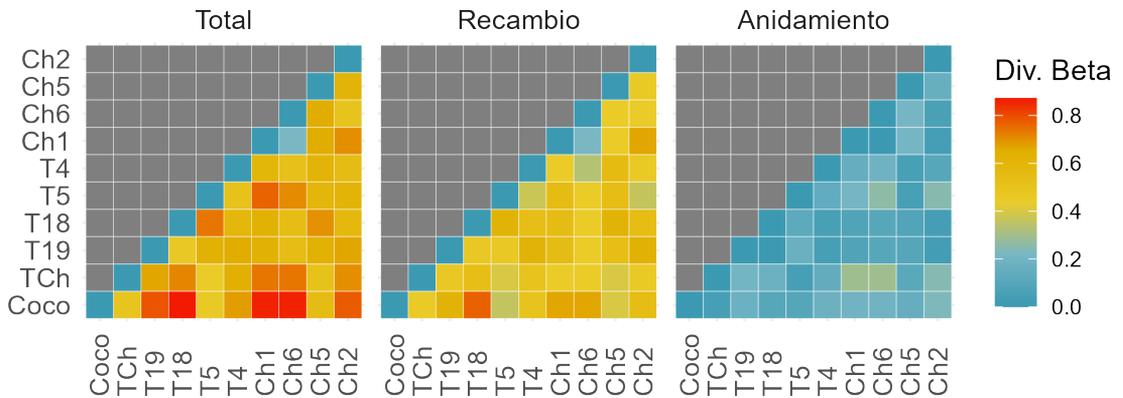


Fig. 5. Componentes de la diversidad beta entre las comunidades de las cochas evaluadas en el Sur de la Amazonía del Perú.

Tabla 5. Resumen de los resultados del Análisis de Componentes Principales para las variables ambientales de las cochas evaluadas. Valores en negrita indican variables que tuvieron una relación significativa ($p < 0,05$) con los componentes principales con valores de autovalor > 1 . * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Importancia de los componentes							
	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7
Autovalor	3,36	1,33	1,14	0,74	0,33	0,06	0,04
Proporción de variancia explicada (%)	47,98	19,00	16,31	10,50	4,76	0,85	0,58
Proporción acumulada (%)	47,98	66,99	83,30	93,81	98,57	99,42	100
Contribución de las variables a los componentes							
	CP1		CP2		CP3		
	%	R	%	R	%	R	
Temperatura	15,91	-0,73*	14,41	0,44	0,11	-0,04	
pH	28,61	0,98***	0,07	0,03	0,07	-0,03	
Oxígeno Disuelto	25,56	0,93***	0,21	0,05	0,90	-0,10	
Sólidos Totales Disueltos	0,20	-0,08	23,72	0,56	51,92	0,77**	
Área	20,47	0,83**	1,54	0,14	6,71	-0,28	
Transparencia	4,43	0,38	22,19	-0,54	40,29	0,68*	
Profundidad	4,82	0,40	37,85	0,71*	0,01	-0,003	

Tabla 6. Resumen de los modelos de regresión entre los componentes más importantes del ACP (CP1, CP2, CP3) y la riqueza y composición de especies (NMDS-1). Valores de p - value $< 0,05$ indican una asociación significativa.

Variables respuesta	Variables predictoras	Coeficientes		Error estándar	Valor de t	p
Riqueza de especies	CP1	Intercepto	19,10	1,45	13,15	< 0,001
		Pendiente	4,09	0,79	5,16	< 0,001
	CP2	Intercepto	19,10	2,99	6,39	< 0,001
		Pendiente	1,11	2,59	0,43	0,681
	CP3	Intercepto	19,10	2,92	6,55	< 0,001
		Pendiente	-2.12	2,73	-0,78	0,460
Composición de especies	CP1	Intercepto	-2.809e-16	0.18	0.00	1.000
		Pendiente	-0.2885	0.09	-3,01	0.017
	CP2	Intercepto	-1.214e-16	0.25	0.00	1.000
		Pendiente	-0.09664	0.22	-0,44	0.672
	CP3	Intercepto	-6.119e-20	0.23	0.000	1.000
		Pendiente	0.3232	0.21	1.532	0.164

significativamente ($R^2 = 0,53$, $p = 0,017$) con los cambios de la composición de especies (NMDS-1) (Fig. 4B), indicando que la composición de especies de macrofitas acuáticas cambia en función del pH, oxígeno disuelto, área y temperatura de las cochas. El CP2 y CP3 no tuvieron una asociación significativa con la riqueza ni con los cambios de la composición de especies (Tabla 6).

La diversidad beta total fue de 0,82, donde el patrón de recambio de especies entre las comunidades fue más predominante (0,72) respecto al patrón de anidamiento (0,10). La mayor tasa de cambios en la composición de especies se observó entre las cochas aledañas al río Tambopata y las cochas de las cochas del río La Torre y Chuncho (Fig. 5).

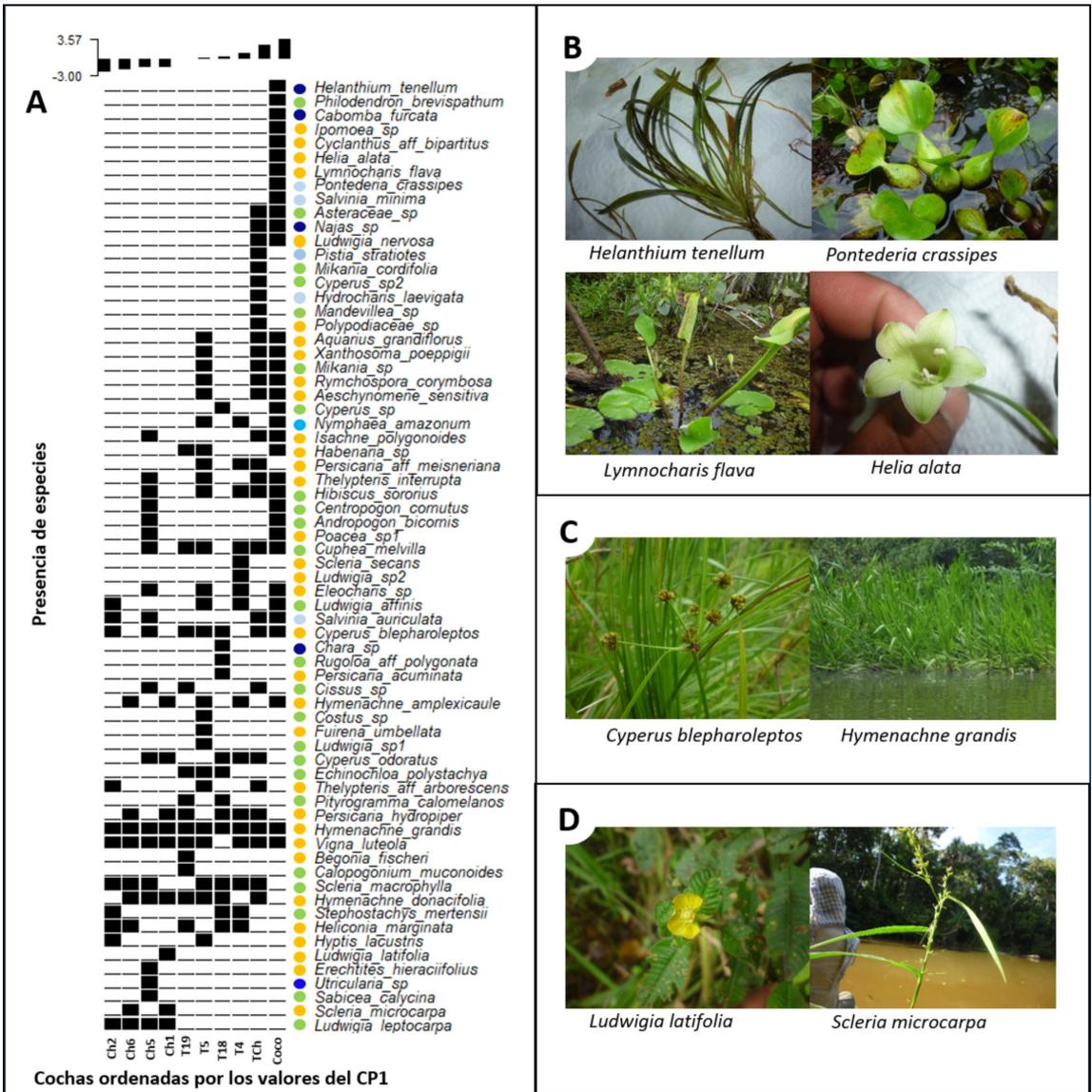


Fig. 6. A, Distribución de especies de macrofitas acuáticas a lo largo del gradiente de CP1. Valores mayores de CP1 (derecha) indican cochas con mayor área, pH menos ácido, mayor oxígeno disuelto y menor temperatura y, valores menores de CP1 indican cochas con condiciones opuestas. En la parte superior derecha se observa el intervalo de variación de los valores del CP1 (3,57 / -3,0). Las barras negras indican la presencia de las especies en las cochas evaluadas. Los diferentes colores indican la forma de vida de las especies; sumergidas fijas (azul oscuro), sumergidas libres (azul), flotantes fijas (celeste), flotantes libres (celeste claro), emergentes (naranja) y anfibias (verde). **B**, Ejemplos de especies distribuidas en ambientes con valores mayores de CP1. **C**, Especies con amplia tolerancia ambiental. **D**, Especies distribuidas en ambientes con menores valores de CP1.

De los 18 taxones que únicamente fueron encontrados en cochas con mayor área, pH menos ácido y menor temperatura (mayores valores del CP1), 13 son estrictamente acuáticas (Fig. 6). Por otro

lado, de los 6 taxones que fueron encontrados en cochas con condiciones opuestas (menores valores de CP1), 4 son estrictamente acuáticas y 2 anfibias (Fig. 6). Además, 11 especies fueron registrados en ambos extremos de las

condiciones ambientales mencionadas; entre ellas, *Hymenachne donacifolia*, *Hymenachne grandis* (Poaceae) *Cyperus blepharoleptos*, *Scleria macrophylla* (Cyperaceae), *Persicaria hydropiper* (Polygonaceae) y *Vigna luteola* (Fabaceae) se encontraron en al menos 6 de las 10 cochas evaluadas (Fig. 6). La Fig. 6 también muestra que existe una mayor similaridad de la composición de especies entre las cochas de acuerdo a su cercanía con el río más próximo. Así, la composición de especies de las cochas aledañas al río Tambopata es más similar a la de las cochas del río La Torre, pero menos similar a la de las cochas del río Chunchu.

DISCUSIONES

Riqueza de especies

De las 85 especies de plantas acuáticas reportadas para la Amazonia peruana, 32 especies (26 %) fueron encontradas en el presente estudio. Además, se reportaron 9 especies que han sido catalogadas como anfibias por Kahn et al. (1993) para esta región. La riqueza de macrofitas registrada en este estudio supera a la reportada para la selva alta del centro del Perú (39 especies, Gamarra et al., 2012). Esta riqueza también fue superior a la reportada por estudios realizados en otras partes de la cuenca amazónica (29: Terneus, 2007; 49: Mormul et al., 2013; 24: Pinheiro & Jardim, 2015; 49: Fares et al., 2020; 50: Fares et al., 2021) y planicies inundadas (29: Medeiros & Thomaz, 2007; 50: Thomaz et al., 2009). Esta diferencia puede deberse a que en el presente estudio el esfuerzo muestral fue mayor comparado con estudios indicados previamente (7 lagos, Medeiros & Thomaz, 2007; 6 lagos, Thomaz et al., 2009; 3 lagos, Pinheiro & Jardim, 2015; 1 lago, Gamarra et al., 2012; 4 lagos, Mormul et al., 2013). Sin embargo, la riqueza reportada también fue superior a otros estudios con mayor esfuerzo muestral [18 transectos en lagos y 10 en ríos, Terneus, 2007; 30 sitios (20 arroyos, 6 lagos y 4 estanques), Fares et al., 2020; 36 sitios (23 arroyos, 7 lagos y 6 estanques), Fares et al., 2021]. Por lo tanto, es posible que la riqueza observada en este estudio pueda deberse a factores geográficos, como la cercanía de los cuerpos acuáticos evaluados con los Andes. Las aguas provenientes de los Andes proveen de nutrientes a los ecosistemas acuáticos aledaños incrementando su productividad (Maco, 2006), de esta manera, favorecen la colonización y desarrollo de macrofitas acuáticas. Esto está en línea con estudios realizados en la Amazonia brasileña, donde los cuerpos acuáticos con mayor concentración de nutrientes (aguas blancas), proporcionados por aguas proveniente

de los Andes, albergan una mayor diversidad de macrofitas acuáticas que los ecosistemas de aguas pobres en nutrientes (aguas negras) (Junk & Piedade, 1993; Piedade et al., 2010; Lopes et al., 2014; Lopes & Piedade, 2015).

Por otro lado, la riqueza observada en este estudio fue bastante inferior a otros estudios realizados en la Amazonía brasileña (189 especies, Abe et al., 2015; 539, Moura-Júnior et al., 2015; 106, Medeiros et al., 2015; 207, Costa et al., 2016; 174, Lopes et al., 2019; 709, Córdova et al., 2022). Sin embargo, comparado a las diez cochas evaluadas en el presente trabajo, estos estudios además de contar con un esfuerzo muestral superior (49 puntos muestrales, Abe et al., 2015; 39 puntos muestrales, Medeiros et al., 2015; 148 parcelas de 100 m x 1 m distribuidas en 6 puntos muestrales, Lopes et al., 2019), consideraron tanto la temporada de sequía y de lluvias (Abe et al., 2015; Medeiros et al., 2015; Costa et al., 2016). Además, estos estudios no solamente se enfocaron en lagos, sino también en estanques, bosques inundables y ambientes lóticos como ríos y arroyos (Abe et al., 2015; Medeiros et al., 2015; Moura-Júnior et al., 2015; Costa et al., 2016; Córdova et al., 2022). Por lo tanto, es esperado que estudios con mayor esfuerzo muestral y mayor variabilidad de ambientes reporten una alta riqueza de especies. Así, es probable que la riqueza de macrofitas acuáticas en la Amazonía sur del Perú incremente significativamente con la evaluación de ambientes lóticos y estacionalmente inundados.

Las familias Cyperaceae y Poaceae fueron las más representadas con 10 y 9 especies, respectivamente. La mayor diversidad de estas familias en ecosistemas acuáticos fue reportada por estudios anteriores (Terneus, 2007; Moura-Júnior et al., 2009; Ferreira et al., 2010; Gamarra et al., 2012; Mormul et al., 2013; Pinheiro & Jardim, 2015; Fares et al., 2021; Córdova et al., 2022). De estas familias, taxones como *Cyperus blepharoleptos*, *Eleocharis* sp. (Cyperaceae), *Echinochloa polystachya*, *Hymenachne donacifolia*, *H. amplexicaulis*, *H. grandis* (Poaceae), junto con las especies del género *Persicaria* (Polygonaceae) son capaces de generar estolones que facilitan su propagación vegetativa y, comúnmente forman grandes asociaciones monodominantes (Kahn et al., 1993; Puhakka & Kalliola, 1993; Terneus, 2007; Terborgh, 2013). Frecuentemente, *Persicaria* se desarrolla en zonas cercanas a la orilla; *Hymenachne* ocupa la zona intermedia y *C. blepharoleptos* ocupa la zona más profunda formando el límite exterior de una masa flotante continua (Terborgh & Davenport, 2013). Estas asociaciones crean espacios donde la fauna puede encontrar refugio y alimento (Prado et al., 2009; Perea-Saavedra, 2011; Lopes &

Piedade, 2015). Sin embargo, estas asociaciones monodominantes, al extenderse desde la orilla hacia el centro de la cocha, pueden reducir la superficie potencial del cuerpo acuático y limitar el ingreso de luz y, por tanto, la fotosíntesis en los estratos profundos en gran parte de la cocha (Terborgh & Davenport, 2013), pudiendo afectar negativamente el establecimiento de otras macrofitas acuáticas.

Formas de vida

En el presente estudio, las formas de vida emergente y anfibia fueron las más diversas. Estos resultados están en línea con lo registrado por Kahn et al. (1993) para la flora acuática de la Amazonia del Perú. Estos resultados también son congruentes con varios estudios en cuerpos acuáticos neotropicales (Matias et al., 2003; Moura-Júnior et al., 2009; Araújo et al., 2012; Machado-Filho et al., 2014; Abe et al., 2015; Pinheiro & Jardim, 2015). La predominancia de especies emergentes y anfibias puede deberse a que, durante la estación seca (junio, julio, agosto), las cochas experimentan descensos del nivel de agua, permitiendo la formación de zonas de escasa profundidad que son aprovechados y colonizados por diversas especies tolerantes a la inundación, esta condición hace que una especie presente más de una forma biológica (Pinheiro & Jardim, 2015). Además, la mayoría de las especies emergentes son muy resistentes a estas variaciones de la columna de agua (Matias et al., 2003), por tanto, la mayor riqueza de especies se concentra en espacios poco profundos (Puhakka & Kalliola 1993; Terneus, 2007; Moura-Júnior et al., 2009).

La baja riqueza de especies sumergidas y flotantes concuerda con estudios anteriores (Moura-Júnior et al., 2009; Machado-Filho et al., 2014; Pinheiro & Jardim, 2015). En el caso de las sumergidas, la menor riqueza puede deberse al efecto negativo de las alfombras monodominantes explicadas en la sección anterior. Sin embargo, tanto el número de especies sumergidas y flotantes no tuvieron una relación significativa con el CP3 ($p = 0,40$, $p = 0,36$, respectivamente) el cual estuvo asociado con la transparencia y los sólidos totales disueltos de la cocha. Esto puede indicar que la riqueza de estas especies probablemente responda a otros factores que pueden ser más importantes como es el caso de la exposición de luz directa del cuerpo acuático. En este sentido, Fares et al. (2020) reportaron que los ecosistemas acuáticos con las zonas ribereñas con mayor perturbación tuvieron una mayor riqueza de especies. La pérdida de la cobertura forestal de las áreas ribereñas puede aumentar la disponibilidad de luz en el cuerpo acuático, favoreciendo una mayor productividad primaria del ecosistema y

el establecimiento de especies sumergidas (Fares et al., 2020). La cobertura forestal ribereña de todos los cuerpos acuáticos evaluados se encontró en estado preservado al estar dentro de áreas naturales protegidas. No obstante, la superficie de las cochas aledañas al río Tambopata (Cocococha y Tres Chimbas) fue muy superior al resto de los cuerpos acuáticos, por tanto, una mayor incidencia y disponibilidad de luz. Resultado de ello, Cocococha y Tres Chimbas tuvieron un mayor número de especies sumergidas y flotantes. Además, la riqueza de estas especies estuvo asociado positivamente con el CP1 ($R^2 = 0,81$, $p = 0,0003$; $R^2 = 0,79$, $p = 0,0006$, respectivamente) (Fig. S1), indicando que su riqueza es mayor en cuerpos acuáticos con mayor superficie, alta concentración de oxígeno disuelto, pH menos ácido y menor temperatura.

Por otro lado, el desarrollo acelerado de especies flotantes como *Pontederia* sp., *Pistia* sp. y *Salvinia* sp. puede disminuir de manera significativa la productividad de la cocha, llevándolo a estados anóxicos (Terborgh & Davenport, 2013). Así mismo, la presencia y abundancia de especies sumergidas y flotantes pueden brindar información relevante sobre el estado y funcionamiento de los cuerpos acuáticos, por tanto, pueden ser usados como indicadores de la condición del sistema (Terborgh et al., 2018). Por ejemplo, *Utricularia* sp. (sumergida libre; Lentibulariaceae) es una indicadora de bajos niveles de luminosidad y de nutrientes por tener características carnívoras y menor capacidad competitiva por recursos como luz y nutrientes (Pott & Pott, 2000; Raynal-Roques & Jérémie, 2005). En el presente estudio, esta especie fue reportada para la cocha Ch5 que registró uno de los valores más bajos de transparencia. Así mismo, *Pistia stratiotes* (flotante libre; Araceae) es una especie indicadora de aguas con pH menos ácido (Pott & Pott, 2000) y fue encontrada en la cocha Tres Chimbas que tuvo el pH menos ácido de los cuerpos acuáticos evaluados.

Influencia de las variables ambientales en la riqueza y en los cambios de la composición de especies

El pH, oxígeno disuelto, área y temperatura fueron las principales variables que estuvieron asociadas con la riqueza y los cambios de la composición de especies de macrofitas acuáticas y, consiguieron caracterizar las cochas evaluadas de acuerdo a la cuenca a la que pertenecen. Condiciones ácidas de pH disminuyen el oxígeno disuelto en los cuerpos acuáticos (Rorslett, 1991; Lacoul & Freedman, 2006). Esta condición puede estar relacionada con un aumento en la temperatura, acelerando los procesos de eutrofización de los cuerpos acuáticos (Rorslett,

1991; Lacoul & Freedman, 2006). Resultado de ello, pueden generarse condiciones adecuadas para la proliferación de unas pocas especies, disminuyendo así la riqueza de especies. Así mismo, cuerpos acuáticos con mayor área pueden presentar mayor variabilidad ambiental, favoreciendo el establecimiento de una mayor diversidad de especies (Arrhenius, 1921; Kadmon & Allouche, 2007). Si bien, el efecto de estas variables sobre la riqueza de macrofitas ha sido bien explicada en estudios previos (Kadono, 1982; Rorslett, 1991; Lacoul & Freedman, 2006; Terneus, 2007; Sakurai et al., 2017), es importante resaltar que es la primera vez que se reporta para lagos con forma de herradura en la Amazonia del Perú. Así, en la Amazonia sur del Perú, las cochas con mayor área, pH menos ácido, mayor concentración de oxígeno disuelto y menor temperatura, tienen mayor riqueza de especies de macrofitas acuáticas. Además, la asociación de las comunidades de macrofitas acuáticas con el pH, oxígeno disuelto, área y temperatura, indica que existe un cambio en la composición de especies a lo largo de la gradiente conformada por estas variables. La predominancia de un patrón de recambio de especies entre las cochas puede ser un indicativo de que la heterogeneidad de los ambientes evaluados reúne condiciones variadas para abrigar una mayor diversidad de macrofitas acuáticas en la región. Esta heterogeneidad ambiental puede ser resultado de la particularidad en la historia evolutiva y ecológica de las cuencas a la que pertenecen las cochas evaluadas.

Cochas con mayor área, pH menos ácido, mayor oxígeno disuelto y menor temperatura pueden reunir condiciones adecuadas para el establecimiento de especies estrictamente acuáticas, como es el caso de plantas emergentes, sumergidas y flotantes (Figs. S1-S3). Así mismo, las cochas con condiciones opuestas pueden albergar una menor diversidad de estas especies (Fig. S1). Las especies distribuidas en los extremos del gradiente conformado por las variables mencionadas, pueden potencialmente ser usadas como indicadoras de niveles de oxígeno disuelto, pH, temperatura y superficie de cuerpo acuáticos en la región. Por otro lado, las especies distribuidas a lo largo de todo el gradiente ambiental, pueden ser consideradas en estudios o proyectos de restauración de ecosistemas acuáticos debido a su amplia tolerancia ambiental.

Medeiros & Thomaz (2007) reportaron la influencia de la profundidad de la columna de agua sobre los cambios de la composición de especies y un aumento de la riqueza de especies de macrofitas acuáticas con el incremento de la profundidad. Sin embargo, esos hallazgos fueron realizados en lagos conectados y no para lagos desconectados

como los que se evaluaron en el presente trabajo. La ausencia de la influencia de la profundidad del cuerpo acuático sobre la riqueza y los cambios de la composición de especies en el presente estudio puede deberse a que esta variable es similar y no presenta fluctuaciones significativas entre las cochas desconectadas, comparado con aquellas que están conectadas con el curso principal del río (Medeiros & Thomaz, 2007; Terborgh et al., 2018). Por otro lado, si bien, el presente trabajo sólo aborda la temporada de sequía, es importante que futuros estudios se enfoquen también en la temporada de lluvias para tener una información más completa de los cambios de la riqueza y la composición de especies influenciada por la estacionalidad y las fluctuaciones de la columna de agua.

Los hallazgos de este trabajo refuerzan la importancia de los ecosistemas acuáticos, especialmente de aquellos que cuentan con un tamaño considerable, que no sólo mantienen una gran diversidad de plantas, sino también, son refugio para especies de fauna amenazadas en la región, como es el caso de la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) (Groenendijk et al., 2014). Sin embargo, la creciente actividad minera fluvial en la región, es una de las principales amenazas para la diversidad biológica de estos ecosistemas (Asner & Tupayachi, 2017; Gerson et al., 2022). Por tanto, es importante que las acciones sociopolíticas por parte de los tomadores de decisión sean más profundas y severas en contra de actividades que destruyen los ecosistemas y desequilibran su funcionalidad. Todo ello, puede poner en riesgo no sólo la diversidad biológica, sino también las condiciones de vida de las poblaciones humanas aledañas.

CONCLUSIONES

Para los lagos con forma de herradura de la Amazonía sur del Perú, se reporta una considerable riqueza de macrofitas acuáticas, donde gran parte de ellas son emergentes y anfibias. Además, se demuestra que existe una asociación del pH, área, oxígeno disuelto y la temperatura con la riqueza y los cambios de la composición de especies. Esta asociación indica que lagos con mayor superficie, mayor concentración de oxígeno disuelto, pH menos ácido y, menor temperatura, abrigan una mayor riqueza de especies y particularmente, especies estrictamente acuáticas. Finalmente, se espera que estos resultados sirvan de base para futuros proyectos de investigación que incluyan también ambientes lóticos y otros ecosistemas inundables para tener una mejor comprensión de los patrones de riqueza y composición de macrofitas acuáticas en la Amazonía peruana.

AGRADECIMIENTOS

Al “Programa de Conservación de lobo de río”, financiado por Frankfurt Zoological Society – Perú, al proyecto “Conservando las cabeceras del corredor de Conservación Purús-Manu”, financiado por ICCA II-USAID, al proyecto “Conservación de Lobo de Río (*Pteronura brasiliensis*) en la región de Madre de Dios”, financiado por el Consorcio Loreto Manu Tambopata de ICAA – USAID y a la Asociación para la Investigación y Desarrollo Integral – AIDER, que permitieron realizar las evaluaciones de las cochas en la cuenca de los ríos Tambopata, La Torre y Chunchu. De la misma forma, agradecer al Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado – SERNANP, del Parque Nacional de Bahuaja Sonene y la Reserva Nacional de Tambopata por facilitar los permisos correspondientes para el presente estudio. Así mismo, agradecer Yohamir Casaña y Shirley Espinoza por la ayuda en la colecta de datos, a Isau Huamantupa por la ayuda en la identificación de las especies, a Darcy Galiano por despejar algunas dudas durante el proceso de análisis de datos, a William Farfán por facilitar el uso del secadero de muestras de la casa ABERG. Finalmente, agradecer a Julissa Barrios, Shirley Pila y Marielena Estofanero por el apoyo en el montaje de las muestras.

BIBLIOGRAFÍA

- Abe, D. S.; C. Sidagis-Galli, T. Matsumura-Tundisi, J. E. M. Tundisi, F. P. Blanco, C. R. L. Faria & J. G. Tundisi. 2015. Additional list of species of aquatic macrophytes in the lower basin of the Xingu River. *Brazilian Journal of Biology* 75: 70-77. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.03714BM>
- Araújo, E. S.; J. H. F. Sabino, V. M. Cotarelli, J. A. S. Filho & M. J. A. Campelo. 2012. Riqueza e diversidade de macrófitas aquáticas em mananciais da Caatinga. *Diálogos & Ciência* 32: 229-233. DOI: <https://doi.org/10.7447/dc.2012.027>
- Arrhenius, O. 1921. Species and Area. *Journal of Ecology* 9(1): 95-99.
- Asner, G. P. & R. Tupayachi. 2017. Accelerated losses of protected forests from gold mining in the Peruvian Amazon. *Environmental Research Letters* 12(9): 094004. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa7dab>
- Baselga, A. & C. D. L. Orme. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in ecology and evolution* 3(5): 808-812. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Bolar, K.; M. K. Bolar & T. R. U. E. LazyData. 2019. Package STAT. *R Package Version* 2-5.
- Chambers, P. A.; P. Lacoul, K. J. Murphy & S. M. Thomaz. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595(1): 9-26. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9154-6>
- Córdova, M. O.; J. Fernandes, D. R. Giacoppini, V. J. Pott, A. Pott, E. Gomes de Moura Júnior & C. B. Rodrigues Munhoz. 2022. Aquatic macrophytes in southern Amazonia, Brazil: richness, endemism, and comparative floristics. *Wetlands* 42(4): 27. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13157-022-01545-7>
- Costa, S. M.; T. D. M. Barbosa, V. Bittrich & M. D. C. E. do Amaral. 2016. Floristic survey of herbaceous and subshrubby aquatic and palustrine angiosperms of Viruá National Park, Roraima, Brazil. *PhytoKeys* 58: 21-48. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.58.5178>
- Costa, F. R. C.; W. E. Magnusson & R. C. Luizao. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93(5): 863-878. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01020.x>
- Fares, A. L. B.; L. B. Calvao, N. R. Torres, E. S. C. Gurgel & T. S. Michelan. 2020. Environmental factors affect macrophyte diversity on Amazonian aquatic ecosystems inserted in an anthropogenic landscape. *Ecological Indicators* 113: 106231. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106231>
- Fares, A. L. B.; R. L. M. D Sousa, E. S. C. Gurgel, A. D. S. B. Gil, C. A. S. D. Silva & T. S. Michelan. 2021. Diversity of macrophytes in the Amazon deforestation arc: information on their distribution, life-forms and habits. *Rodriguésia* 72: p.e00312020. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202172117>
- Ferreira, F. A.; R. P. Mormul, G. Pedralli, V. Joana & A. Pott. 2010. Estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em três lagoas do Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 37(1): 43-52.
- Gamarra, O.; H. Montoya, A. Eneque, E. Chuquilín & M. Ñique. 2012. Composición florística, descripción fisonómica - estructura y distribución geográfica de macrofitas del humedal laguna Los Milagros, Huánuco - Perú. *Investigación y Amazonia* 2: 12-19.
- Gerson, J. R.; N. Szponar, A. A. Zambrano, B. Bergquist, E. Broadbent, C. T. Driscoll, G. Erkenwick, D. C. Evers, L. E. Fernandez, H. Hsu-Kim, G. Inga, K. N. Lansdale, M. J. Marchese, A. Martinez, C. Moore, W. K. Pan, R. P. Purizaca, V. Sánchez, M. Silman, E. A. Ury, C. Vega, M. Watsa & E. S. Bernhardt. 2022. Amazon forests capture high levels of atmospheric mercury pollution from artisanal gold mining. *Nature Communications* 13(1): 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-022-27997-3>

- Groenendijk, J.; F. Hajek, P. J. Johnson, D. W. Macdonald, J. Calvimontes, E. Staib & C. Schenck. 2014. Demography of the giant otter (*Pteronura brasiliensis*) in Manu National Park, south-eastern Peru: Implications for conservation. *PLoS ONE* 9(8): e106202. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106202>
- Harrell Jr., F. 2024. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 5.1-2, <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>
- Husson, A. F.; J. Josse, S. Le, J. Mazet & M. F. Husson. 2020. Package FactoMineR. *An R package* 96: 698
- Janovec, J. P.; E. Householder, M. Tobler, R. Valega, R. Von May, J. Araujo, S. Zelski, C. Shearer, M. Jiménez, J. Wells & B. Chambi. 2013. Evaluación de los actuales impactos y amenazas inminentes en aguajales y cochás de Madre de Dios. *WWF*, Lima, Perú.
- Junk, W. J. & M. T. Piedade. 1993. Herbaceous plants in the floodplain near Manaus: species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 12(3/4): 467-484.
- Kadmon, R. & O. Allouche. 2007. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: A unification of island biogeography and niche theory. *American Naturalist* 170(3): 443-454. DOI: <https://doi.org/10.1086/519853>
- Kadono, Y. 1982. Occurrence of aquatic macrophytes in relation to pH, alkalinity, Ca⁺⁺, Cl⁻ and conductivity. *Japanese Journal of Ecology* 32(1): 39-44. DOI: <https://doi.org/10.18960/seitai.32.1>
- Kahn, F.; B. León & K. R. Young. 1993. Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú. Lima, IFEA - Instituto Francés de Estudios Andinos.
- Kassambara, A. 2017. Practical Guide To Principal Component Methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra. *Shda* 2: 1-155.
- Lacoul, P. & B. Freedman. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14(2): 89-136. DOI: <https://doi.org/10.1139/A06-001>
- Lopes, A.; L. C. Crema, L. O. Demarchi, A. B. Ferreira, I. N. Santiago, E. A. Ríos-Villamizar & M. T. F. Piedade. 2019. Herbáceas acuáticas em igapós de água preta dentro e fora de Unidades de Conservação no Estado do Amazonas. *Biodiversidade Brasileira* 9(2): 45-62.
- Lopes, A. & M. T. F. Piedade. 2015. Conhecendo as áreas úmidas amazônicas: Uma viagem pelas várzeas e igapós. Editora INPA.
- Lopes, A.; F. Wittmann, J. Schöngart & M. T. F. Piedade. 2014. Herbáceas aquáticas em seis igapós na Amazônia Central: composição e diversidade de gêneros. *Revista Geográfica Acadêmica* 8(1): 5-17.
- Lu, G. Y. & D. W. Wong. 2008. An adaptive inverse-distance weighting spatial interpolation technique. *Computers & geosciences*, 34(9): 1044-1055. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2007.07.010>
- Machado-Filho, H.; L. Cabral, J. De-Mello, C. Zickel & A. Moura. 2014. Macrófitas aquáticas da região neotropical: uma abordagem cientométrica. *Revista Biociências* 20(2): 90-106.
- Maco, J. 2006. Tipos De Ambientes Acuáticos De La Amazonía Peruana. *Folia Amazónica* 15(1-2): 131-140. DOI: <https://doi.org/10.24841/fa.v15i1-2.231>
- Matias, L. Q.; E. R. Amado & E. P. Nunes. 2003. Macrófitas aquáticas da lagoa de Jijoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17(4): 623-631. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062003000400015>
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon.
- Medeiros, G. R.; J. L. Rodrigues-Filho, T. Matsmura-Tundisi, J. E. M. Tundisi, D. S. Abe, H. A. Oliveira, R. M. Degani, F. P. Blanco, C. R. L. Faria, L. Campanelli, F. S. Soares, C. V. Sidagis-Galli, V. Teixeira-Silva, P. Gatti-Junior & J. G. Tundisi. 2015. Occurrence of Macrophytes species in the lower basin of the Xingu River. *Brazilian Journal of Biology* 75: 65-69. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.03114BM>
- Medeiros, A. & S. M. Thomaz. 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32: 177-190. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01665.x>
- Mendoza, J. A.; K. Huamani, G. Sebastián & J. A. Ochoa. 2017. Distribución y estado poblacional del lobo de río (*Pteronura brasiliensis*) en la cuenca del río Madre de Dios, sureste del Perú. *Revista Peruana de Biología* 24(2): 155-162. DOI: <https://doi.org/10.15381/rpb.v24i2.13493>
- Mormul, R. P.; S. M. Thomaz & L. J. S. Vieira. 2013. Riqueza e composição da assembleia de macrófitas em quatro lagos amazônicos. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 35(3): 343-350. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v35i3.11602>
- Moura-Júnior, E. G. De; R. M. S. de Paiva, A. C. Ferreira, L. D. Pacopahyba, Aldalea S. Tavares, F. A. Ferreira & A. Pott. 2015. Updated checklist of aquatic macrophytes from Northern Brazil. *Acta Amazonica* 45: 111-132. DOI: <https://doi.org/10.1590/1809-4392201402662>
- Moura-Júnior, E. G. De; S. Santos, L. Silva, L. F. Lima, F. S. Santos-filho, D. Portela, W. De. Medeiros & C. S. Zickel. 2009. Diversidade de plantas aquáticas vasculares em açudes do Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI), Recife-PE. *Revista de Geografia* 26(3): 278-293.

- Oksanen, A. J.; F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. Mcglinn, P. R. Minchin, R. B. O. Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs & H. Wagner. 2020. *vegan: Community Ecology Package*.
- Paradis, Emmanuel. "Moran's autocorrelation coefficient in comparative methods." *R Foundation for Statistical Computing, Vienna* (2009).
- Pedralli, G. 1990. Macrófitas acuáticas: técnicas e métodos de estudos. *Estudos de Biologia* 26: 5-24.
- Perea-Saavedra, Z.; I. B. Chung & M. A. Aguilar. 2011. Evaluación de comunidades de macroinvertebrados asociados a tres especies de macrófitas acuáticas en la laguna de Moronacocha, Iquitos. *Ciencia Amazónica* 1(2): 96-103. DOI: <https://dx.doi.org/10.22386/ca.v1i2.10>
- Piedade, M. T.; W. Junk, S. A. D'Ángelo, F. Wittmann, J. Schöngart, K. M. do N. Barbosa & A. Lopes. 2010. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22(2): 165-178. DOI: <https://doi.org/10.4322/actalb.02202006>
- Piedade, M. T. F.; A. Lopes, L. O. Demarchi, W. Junk, F. Wittmann, J. Schöngart & J. da Cruz. 2018. Guia de campo de herbáceas acuáticas: várzea Amazônica. Manaus: Editora INPA.
- Pinheiro, M. das N. M. & M. A. G. Jardim. 2015. Composição florística e formas biológicas de macrófitas acuáticas em lagos da Amazônia. *Biota Amazônia* 5(3): 23-27.
- Pott, V. J. & A. Pott. 2000. Plantas Acuáticas do Pantanal, 1st ed. Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, Brasília.
- Prado, K.; C. Freitas & A. Oliveira 2009. Assembléias de peixes associadas às macrófitas acuáticas em lagos de várzea do baixo rio Solimões. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 1(2): 185-201. DOI: <https://doi.org/10.24188/recia.v1.n2.2009.354>
- Puhakka, M. & R. Kalliola. 1993. La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la Amazonia Peruana. Amazonia Peruana. Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino. Universidad de Turku, Finlan, 113-138.
- Raynal-Roques, A. & J. Jérémie. 2005. Biologic diversity in the genus *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Acta Botanica Gallica* 152: 177-186. DOI: <https://doi.org/10.1080/12538078.2005.10515468>.
- Rial, A. 2006. Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 54(2): 403-413. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i2.13882>
- Rorslett, B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. *Aquatic Botany* 39: 173-193.
- Sakurai, Y.; K. Yabe & K. Katagiri. 2017. Factors controlling changes in the aquatic macrophyte communities from 1984 to 2009 in a pond in the cool-temperate zone of Japan. *Limnology* 18(2): 153-166. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10201-016-0498-3>
- Schneider, B.; E. R. Cunha, M. Marchese & S. M. Thomaz. 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquatic Botany* 121: 67-75. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.11.003>
- Schulz, M.; H. P. Kozerski, T. Pluntke & K. Rinke. 2003. The influence of macrophytes on sedimentation and nutrient retention in the lower River Spree (Germany). *Water Research* 37(3): 569-578. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(02\)00276-2](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(02)00276-2)
- SERNANP. 2012. Reserva Nacional Tambopata, Diagnóstico del Proceso de elaboración del Plan Maestro, Madre de Dios (2011-2016). p 128.
- Terborgh, J.; L. C. Davenport, A. U. Belcon, G. Katul, J. J. Swenson, S. C. Fritz & P. A. Baker. 2018. Twenty-three-year timeline of ecological stable states and regime shifts in upper Amazon oxbow lakes. *Hydrobiologia* 807(1): 99-111. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3384-z>
- Terborgh, J. W. & L. C. Davenport. 2013. Cochass del río Manu: causas y consecuencias de estados alternativos. En: Groenendijk, J.; A. Tovar & W. Wust. *Reporte Manu 2013: Pasión por la Investigación en la Amazonia Peruana* San Diego Zoo Global Peru, Lima, p.322-338.
- Terneus, E. 2007. Las plantas acuáticas en el Sistema Lacustre-Riverino Lagartococha, Reserva de producción faunística Cuyabeno, Ecuador. *Actualidades Biológicas* 29(86): 97-106.
- Thomaz, S.; P. Carvalho, A. Padial & J. Kobayashi. 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69(2 suppl.): 617-625. DOI: <https://doi.org/10.1590/s1519-69842009000300016>
- Thomaz, S. M.; E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti & L. M. Bini, L. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53(2): 358-367. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x>
- Weaver, J. E. & F. E. Clements. 1938. Plant ecology. 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Zuur, A. F.; E. N. Ieno & C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1(1): 3-14. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

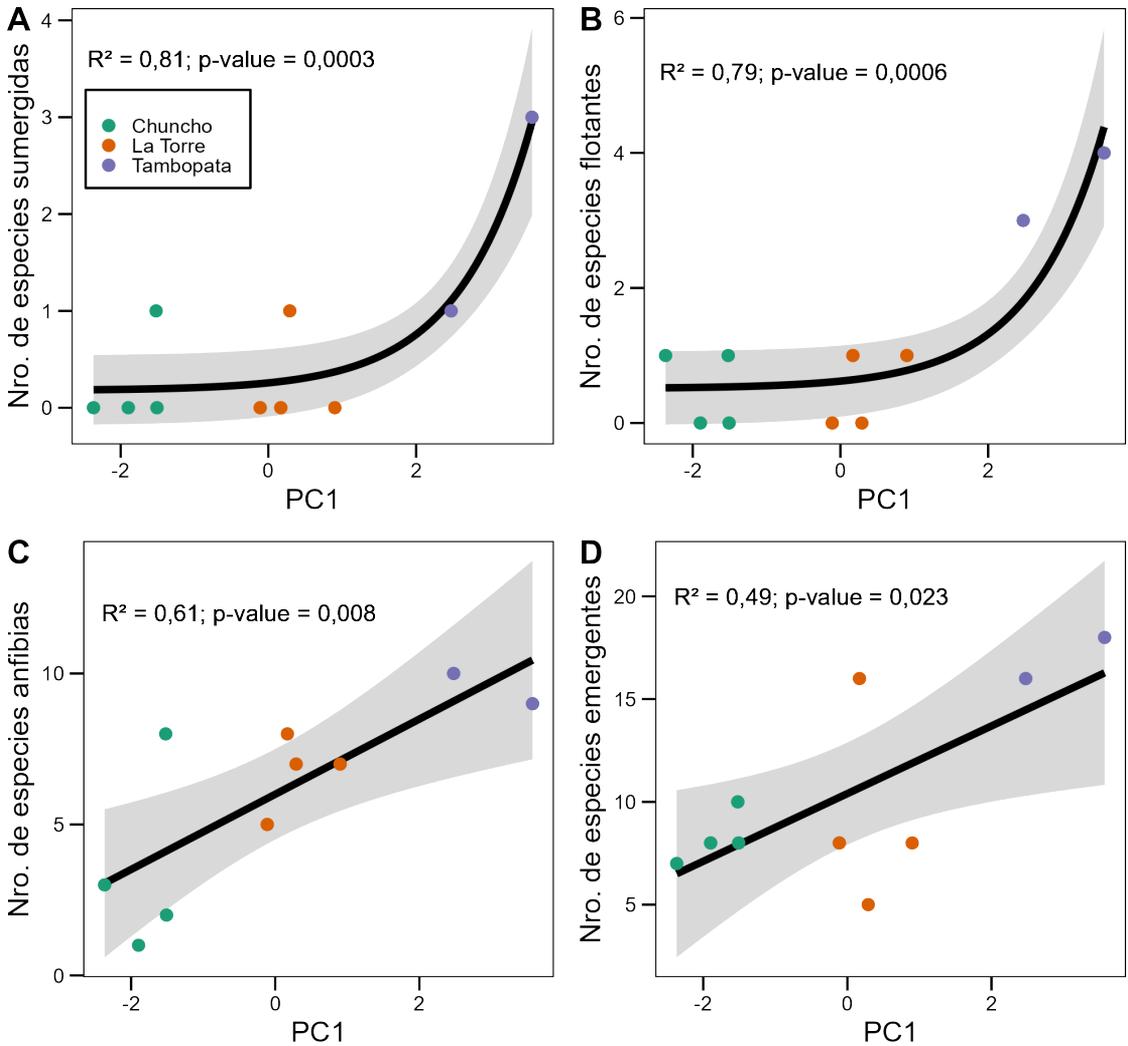


Fig. S1. Relación del CP1 con el número de especies sumergidas (A), flotantes (B), anfibias (C) y emergentes (D). Para especies sumergidas y flotantes, la regresión exponencial presentó un mejor ajuste, mientras que para especies anfibias y emergentes la regresión lineal simple presentó un mejor ajuste.

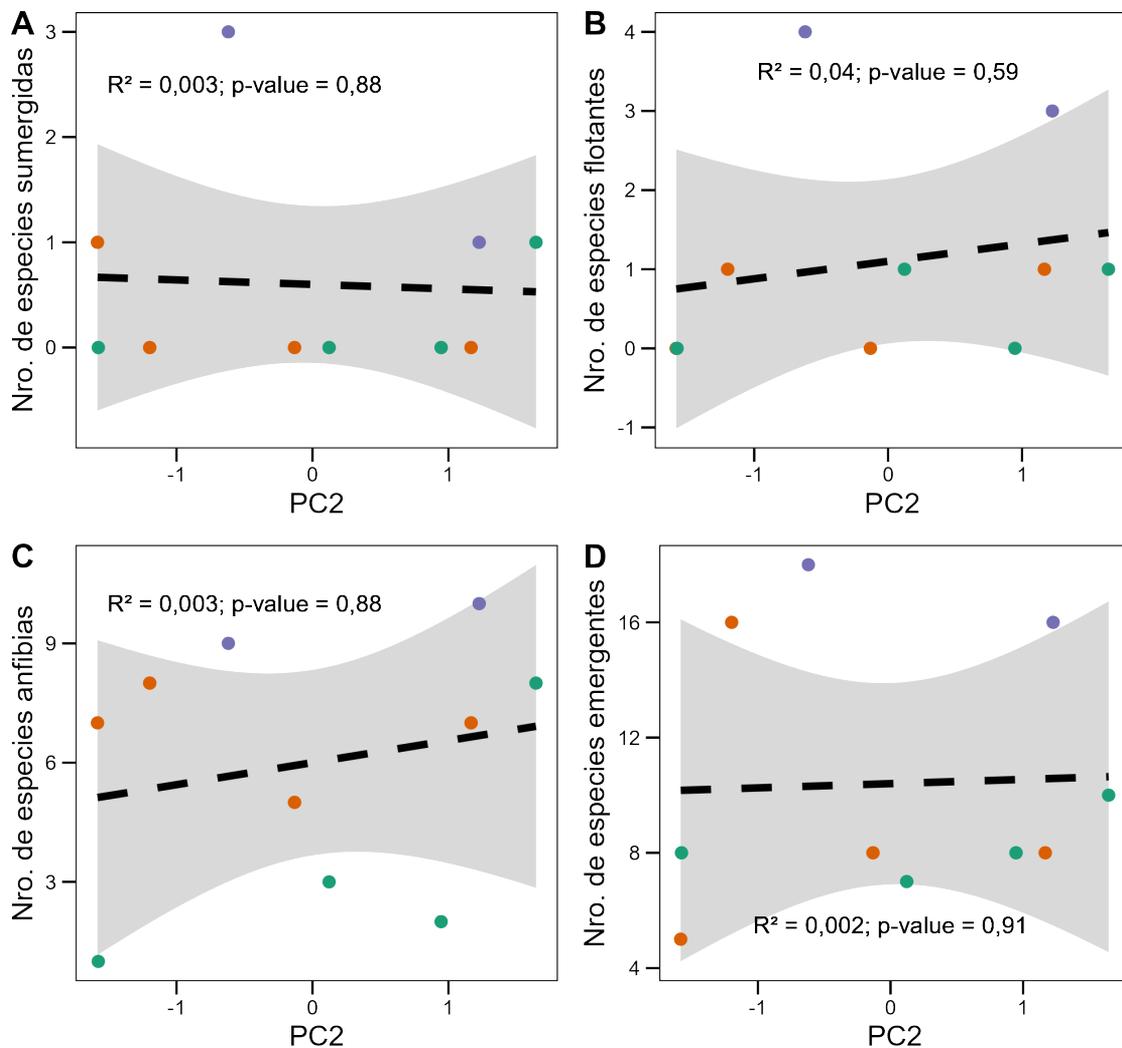


Fig. S2. Relación del CP2 con el número de especies sumergidas (A), flotantes (B), anfibias (C) y emergentes (D).

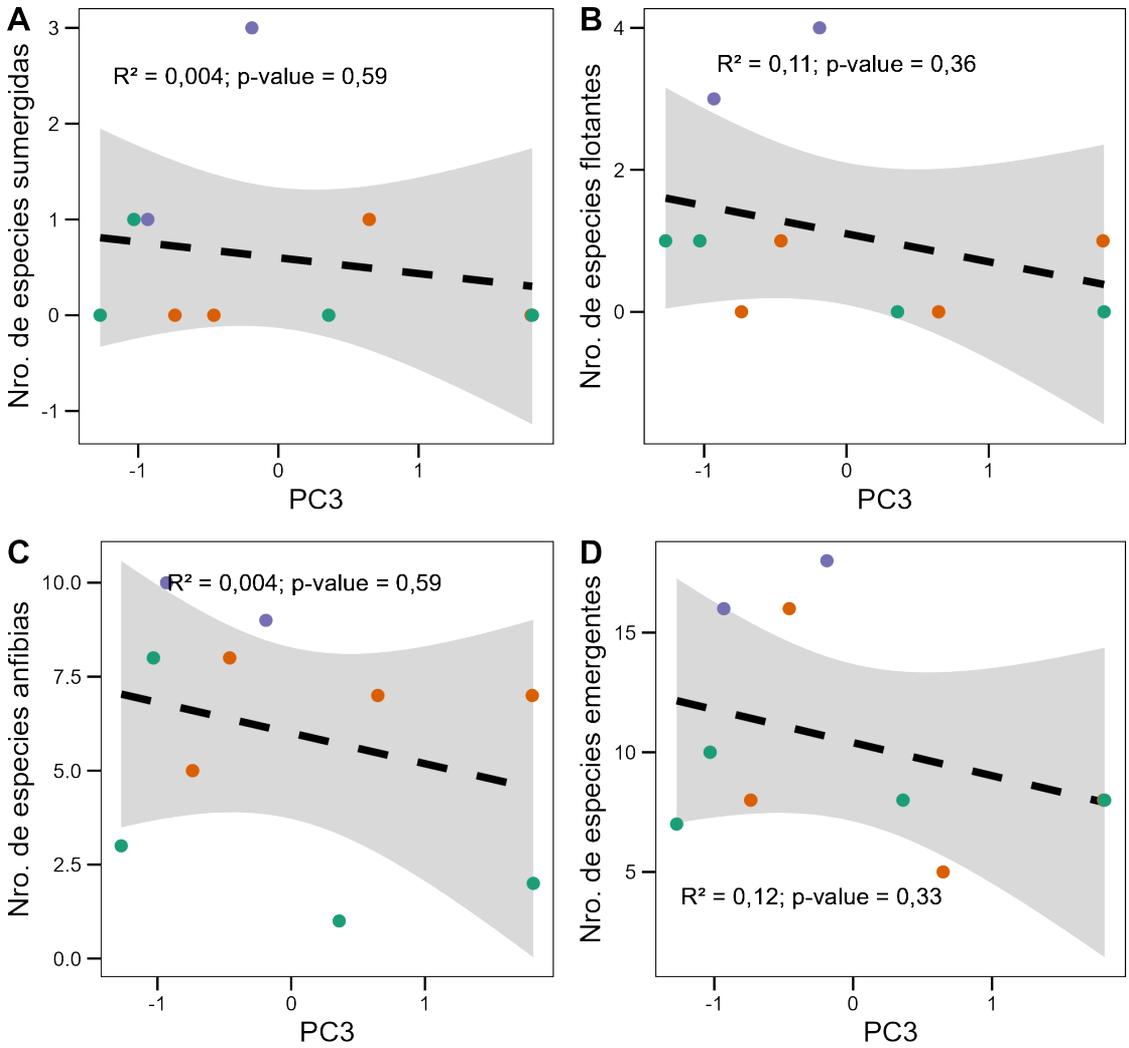


Fig. S3. Relación del CP3 con el número de especies sumergidas (A), flotantes (B), anfibias (C) y emergentes (D).