



VARIABILIDAD HIDROLÓGICA POR CAMBIO DE COBERTURA DE SUELO EN LA CUENCA DEL RÍO WAWAYME DEBIDO A ACTIVIDADES MINERAS, ECUADOR

HYDROLOGICAL VARIABILITY DUE TO CHANGES IN LAND COVER IN THE WAWAYME RIVER BASIN CAUSED BY MINING ACTIVITIES, ECUADOR

Raúl Andrés Moreno Farfán¹ y María Z. Flores López²

¹Universidad Técnica Particular de Loja, Ecuador. [<https://ror.org/04dvbth24>]

²Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. [<https://ror.org/01046sm89>]

*Autor para correspondencia: ramoreno3@utpl.edu.ec

Manuscrito recibido el 1 de febrero de 2025. Aceptado, tras revisión el 11 de diciembre de 2025. [Acceso Anticipado]

Resumen

Este estudio evalúa los efectos hidrológicos derivados de cambios en el uso y cobertura del suelo en la cuenca del río Wawayme, Ecuador. La investigación se desarrolló mediante: 1) análisis multitemporal de cobertura vegetal entre 2013-2020 utilizando clasificación supervisada con el plug-in SCP en QGIS; y 2) modelación hidrológica comparativa de escenarios 2015-2020 empleando el modelo hidrológico distribuido TETIS. Los parámetros hidrológicos se estimaron a partir de datos meteorológicos, características del terreno y propiedades edáficas disponibles. Como resultado se obtuvo una disminución de áreas primariamente vegetadas de 14,35% y un aumento de áreas primariamente no vegetales de 13,86%; y un aumento del caudal y volumen simulado en la cuenca de $0,002 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $0,196 \text{ Hm}^3$ respectivamente, evidenciando una variabilidad en el comportamiento hidrológico de la cuenca. La limitada disponibilidad de datos meteorológicos e hidrológicos constituye un desafío recurrente en la región. No obstante, la metodología aplicada resalta la importancia de monitorear y gestionar de manera adecuada los recursos hídricos en zonas con actividades extractivas. Este estudio subraya la necesidad de implementar medidas de mitigación y conservación que minimicen los impactos ambientales y favorezcan la resiliencia de las comunidades locales.

Palabras clave: Cobertura y uso del suelo, modelación hidrológica, cuenca hidrográfica, minería, ambiente.

Abstract

This study evaluates the hydrological effects resulting from changes in land use and land cover in the Wawayme River basin, Ecuador. The research was conducted through: 1) multitemporal analysis of vegetation cover between 2013 and 2020, using supervised classification with the SCP plugin in QGIS; and 2) comparative hydrological modeling of scenarios for 2015–2020, using the TETIS distributed hydrological model. Hydrological parameters were estimated based on available meteorological data, terrain characteristics, and edaphic properties. As a result, we obtained a decrease of 14.35% in primary vegetated areas and an increase of 13.86% in primary non-vegetated areas; and an increase in simulated flow and volume in the basin of $0.002 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and 0.196 Hm^3 , respectively, evidencing a variability in the hydrological behavior of the basin. The limited availability of meteorological and hydrological data is a recurrent challenge in the region. However, the applied methodology highlights the importance of monitoring and managing water resources in areas with extractive activities. This study underlines the need to implement mitigation and conservation measures that minimize environmental impacts and favor the resilience of local communities.

Keywords: Land cover and land use, hydrologic modeling, watershed, mining, environment.

Forma sugerida de citar: Moreno, R. y Flores, M. (2026). Variabilidad hidrológica por cambio de cobertura de suelo en la cuenca del río Wawayme debido a actividades mineras, Ecuador. *La Granja: Revista de Ciencias de la Vida*. Vol. 44(2):1-20. <https://doi.org/10.17163/lgr.n44.2026.04>. [Acceso Anticipado]

Orcid IDs:

Raúl Andrés Moreno Farfán: <https://orcid.org/0000-0001-8194-8386>

María Z. Flores López: <https://orcid.org/0000-0002-8446-9951>

1 Introducción

El ciclo hidrológico global enfrenta modificaciones significativas debido a alteraciones en los ecosistemas terrestres. A nivel mundial, las cuencas hidrográficas experimentan crecientes problemas de disponibilidad hídrica como consecuencia de la degradación de sus condiciones naturales, siendo la explotación desmesurada de los recursos naturales, el cambio de cobertura del suelo y cambio climático, los causantes de disminuir la cantidad y disponibilidad del recurso hídrico, pudiendo generar mayores eventos de crecidas y un aumento del estrés hídrico (Angulo y Saavedra, 2018). Por otra parte, es difícil pensar en una actividad humana sobre el territorio que no implique mover tierra o realizar cambios sobre las primeras capas del suelo, reemplazando ecosistemas que una vez contribuyeron a generar suelos fértiles con otros que no lo hacen (Daily y Ehrlich, 1992).

Esta transformación ecosistémica tiene particular relevancia en regiones con alta biodiversidad y fragilidad ambiental, como es el caso de la Amazonía, donde la alteración de la cobertura vegetal puede tener impactos significativos en los regímenes hídricos regionales y locales (Nobre y cols., 2016). Estudios recientes demuestran que la modificación de coberturas naturales a áreas antropizadas puede alterar significativamente los patrones de escorrentía, infiltración y evapotranspiración, generando desequilibrios en el comportamiento hidrológico de las cuencas (Siswanto y Francés, 2019; Fang y Fan, 2021).

Bajo este contexto, es conocido que el desarrollo económico de un país lleva consigo la realización de algunas actividades económicas como la explotación de recursos no renovables, por ejemplo, la minería; en este ámbito podemos señalar que Ecuador ascendió un 26% como destino minero (Ministerio de Energía y Minas, 2022), donde nuevas estrategias y normas regulatorias, han resultado en un cambio de estrategia para una nación que tradicionalmente ha basado su economía en exportaciones petroleras y agrícolas. Destacando los grandes proyectos mineros como Mirador y Fruta del Norte actualmente en fase de explotación y eventualmente lo harán Loma Larga, Curipamba, La Plata y Cascabel, entre otros (Moreno Farfán, 2022).

Aunque todo lo anteriormente expuesto es correcto en términos del desarrollo económico, hay que tener en cuenta que la minería ha generado situaciones problemáticas en su entorno debido a sus impactos propios (Vásconez y Torres, 2018). Los grandes proyectos extractivos no han estado exentos de controversias, siendo cuestionados por el no respeto a los derechos humanos y de la naturaleza (Angelo y Sempere, 2018). Además, adquiere especial relevancia la ubicación de estos proyectos en ecosistemas de alto valor ecológico, y de gran diversidad biológica (por ejemplo, la región amazónica ecuatoriana), donde una inadecuada planificación y sobreexplotación de los recursos naturales pueden generar graves alteraciones e impactos sobre la zona, en especial sobre el recurso hídrico.

Por otro lado, en las últimas décadas la exacerbada degradación del suelo, causada por las actividades de origen antrópico han alterado gravemente la superficie terrestre (de Jong y cols., 2021), donde cerca de tres cuartas partes de esta ha sido modificada en el último milenio. Ahora, en la actualidad se habla mucho de abordar con éxito los retos de la sostenibilidad global, como: 1) la lucha contra el cambio climático, 2) la pérdida de la biodiversidad y 3) la soberanía alimentaria, los cuales dependen directamente del cambio en el uso y la cobertura del suelo, donde una inadecuada práctica sobre este recurso afectará en gran medida a las fuentes y sumideros de carbono, provocará la pérdida de hábitats y no será capaz de sostener de manera adecuada la producción de alimentos (Winkler y cols., 2021).

Por consiguiente, actividades económicas como la agricultura y la explotación petrolera y minera son las principales causantes de la deforestación en la Amazonía ecuatoriana, provocando pérdidas en la biodiversidad y tala indiscriminada de bosque que bordeó las 50,000 ha año⁻¹ y la degradación constante de los suelos (Custode y Sourdat, 1986; Bustamante y cols., 1993; Giraldo y cols., 2013). Por ejemplo, en Ecuador el sector agropecuario y de silvicultura se expandieron en un 45% en 37 años, mientras que las áreas transformadas por minería superaron las 7 mil ha al 2021 (Paz, 2024). Según menciona el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIAP), 2018) las pérdidas de suelo en el país varían entre 30 y 50 t ha⁻¹ año⁻¹ en áreas de estribaciones con pendien-

tes superiores al 25%. En zonas con pendientes que varían entre 12 y 25%, la erosión está comprendida entre 10 y 30 t ha⁻¹ año⁻¹ y en suelos con pendientes menores al 12% la erosión se estima entre 5 y 10 t ha⁻¹ año⁻¹ (mayor parte de la región Amazónica del Ecuador) (Suquilanda, 2008).

Ahora bien, antes de inmiscuirnos en la relevancia que tiene el uso y cobertura del suelo dentro del régimen hídrico, primeramente, partimos de la definición de cobertura de suelo (en inglés: *land cover*) que hace referencia a la cobertura biofísica que se observa sobre la superficie de la tierra, término enfocado a la descripción de la vegetación y elementos hechos por el hombre (antropogénicos). El uso de suelo (en inglés: *land use*), está caracterizado por los arreglos, actividades y entradas que el hombre emprende en una cierta cobertura de suelo para producir, cambiarla o mantenerla (FAO, 2005).

Siendo necesario indicar, que en poco tiempo el medio ambiente se ha visto gravemente afectado a escala global por los cambios en el uso y cobertura del suelo, convirtiéndose en un tema relevante y de interés para muchos investigadores a nivel mundial, ya que estos cambios suponen una amenaza significativa para la sostenibilidad de las cuencas hidrográficas, ya que se relaciona directamente a la exacerbación del aumento del estrés hídrico, la frecuencia de eventos de crecida (influencia en el suministro de agua a nivel de cuenca, donde, la deforestación tiende a aumentar el caudal de los cauces naturales debido a la disminución de la evapotranspiración), y cambios en las tasas de erosión y generación de sedimentos (Angulo y Saavedra, 2018; Siswanto y Francés, 2019).

Asimismo, Dingman (2014) menciona que la vegetación es un agente concluyente del ciclo hidrológico, ya que, condiciona tanto la evapotranspiración, la infiltración y la escorrentía como la interceptación y la transpiración del agua. Siendo la cubierta vegetal uno de los principales partícipes (conjuntamente con la precipitación, la topografía, entre otros) de la recarga hídrica de los suelos y la formación de escorrentía, ya que interviene de manera directa sobre: 1) la tasa de precipitación neta registrada en la superficie del suelo; 2) las tasas de infiltración del suelo; 3) la redistribución de la humedad de este componente; y 4) en las pérdidas por evapotranspiración (Pascual, 2002).

Pues bien, la vegetación, introduce un subciclo de doble dirección, debido a: 1) interfiere en el flujo descendente de la precipitación hacia la superficie, debido a pérdidas por evaporación que modifican la redistribución de la lluvia trascolada, en función de la capacidad de infiltración del suelo. Y, 2) aporta a las pérdidas por transpiración al utilizar el agua almacenada en las capas del suelo (flujo ascendente) que posteriormente se liberará a la atmósfera como vapor de agua (Pascual, 2002).

En síntesis, podemos indicar que: 1) la vegetación actúa de manera directa en el ciclo del agua, en especial en la mecánica de las superficies de almacenamiento del sistema, ya que, está directamente en contacto con la atmósfera y asociada con los suelos; y 2) como un sistema biológico, consumidor de agua, la cual, es necesaria para cumplir con sus funciones vitales, denominado por Barceló Coll y cols. (2000) como el sistema suelo – vegetación – atmósfera (Pascual, 2002).

Por otra parte, en relación a la importancia de los bosques (suelo forestal y cobertura arbolada) en el ciclo del agua, según Mintegui Aguirre y Robredo Sánchez (2008) estos condicionan el movimiento del agua dentro de la cuenca, ya que, regulan su velocidad de escorrentía e incrementan su infiltración, además de intervenir directamente en el componente horizontal del ciclo del agua (transpiración), y su intervención con las precipitaciones, interceptándolas con su cubierta aérea cuando se trata de precipitaciones verticales, y cediendo la misma para facilitarla en ella la formación de precipitaciones horizontales (condensaciones y formación de nieblas).

Además, Mintegui Aguirre y Robredo Sánchez (1994) mencionan que: 1) la cubierta vegetal representa un factor estabilizador de la cuenca ante los episodios extraordinarios de lluvia, amortiguando los efectos geotorrenciales que se desencadenan a nivel de cuenca, siendo de esta manera un regulador natural de los recursos hídricos. 2) Favorece la estabilidad biológica y los procesos de regeneración de los ecosistemas, teniendo de esta manera un rol conservador. Y 3) finalmente previene la pérdida de suelo disminuyendo el impacto de los distintos tipos de procesos erosivos.

En este sentido, los suelos con una cobertura vegetal desarrollada, mantienen un nivel suficiente de materia orgánica que favorece su estructura, aumentando de esta manera su capacidad de infiltración. Donde las raíces de las especies forestales presentan un medio preferente que genera una mayor capacidad de infiltración frente a suelos agrícolas, representando un mayor aporte a la fracción de escorrentía subterránea (Prats y cols., 2011).

Así pues, según la FAO actualmente se presenta una tasa de deforestación de 10 millones de ha de bosques entre 2015 y 2020 y según los datos más actualizados del Ministerio de Ambiente, Agua y Transición Ecológica del Ecuador que corresponden al año 2018, nos indican que cada año se pierde un promedio de 94,353 ha de bosque en el país, cifra considerable si la comparamos con otros países de la región (Montaño, 2021).

Donde, históricamente los cambios en el uso del suelo en la Amazonía se han debido a la creciente demanda de productos agrícolas y recursos no

renovables (Nobre y cols., 2016), no siendo la excepción Ecuador donde estas actividades han sido las promotoras de la deforestación y de una degradación y pérdida constante de los suelos (Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIAP), 2018).

Por lo antes expuesto, el presente estudio pretende determinar la variabilidad en el balance hidrológico derivado de un cambio en el uso y cobertura del suelo sobre la cuenca hidrográfica del río Wawayme (Figura 1), provincia de Zamora Chinchipe – Ecuador; mediante el análisis geoespacial (plug-in SCP y su método de pos procesamiento) y la modelación hidrológica (software TETIS). Los objetivos específicos incluyen: 1) cuantificar el cambio de cobertura vegetal entre 2013 y 2020 mediante técnicas de teledetección; 2) implementar un modelo hidrológico que permita simular escenarios comparativos; y 3) evaluar los cambios en los regímenes hidrológicos asociados a las alteraciones de cobertura vegetal identificadas.

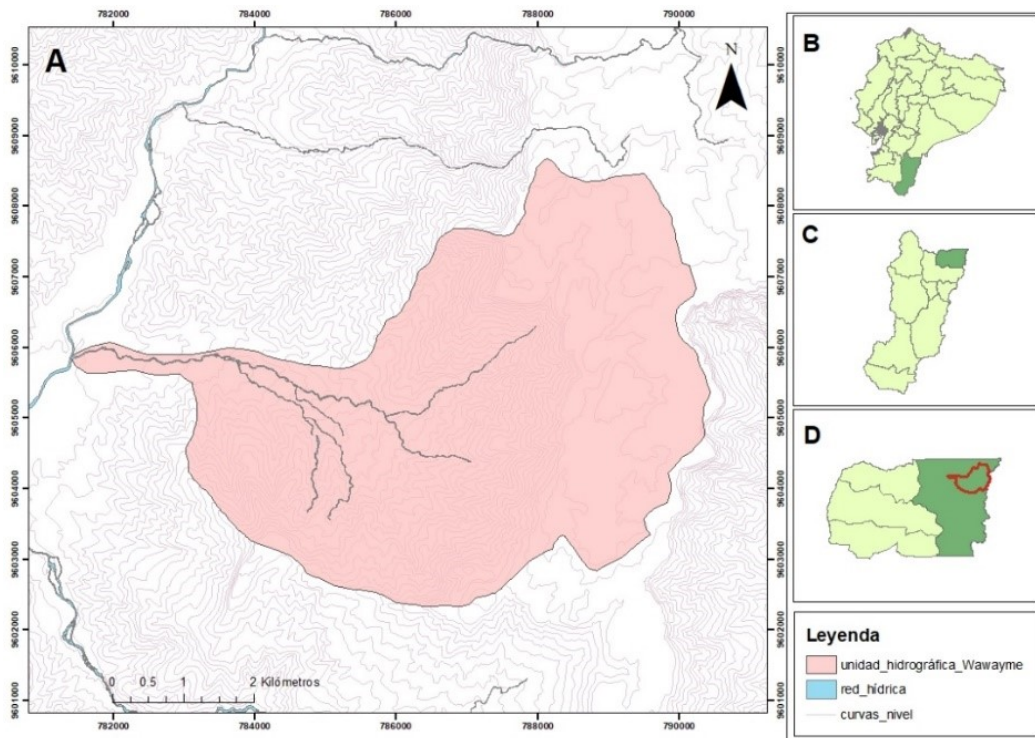


Figura 1. A (ubicación de la cuenca hidrográfica del río Wawayme), B (ubicación de la provincia de Zamora Chinchipe en la República del Ecuador), C (ubicación del cantón El Pangui en la provincia de Zamora Chinchipe) y D (ubicación de la cuenca hidrográfica en la parroquia Tundayme, cantón El Pangui).

2 Materiales y Métodos

El presente estudio adopta un enfoque metodológico que integra técnicas de análisis geoespacial y modelación hidrológica. La metodología se estructura en tres componentes principales. El primero aborda: 1) la caracterización climática y de cuenca hidrográfica sobre la zona de estudio, 2) las operaciones iniciales y metodología empleada para la clasificación de las imágenes satelitales, y 3) finalmente la estimación de los parámetros de TETIS, necesarios para la corrida del modelo hidrológico.

2.1 Caracterización climática y de cuenca hidrográfica

Previamente, se consideró importante realizar la caracterización climática del área de estudio, identificando tendencias climáticas y eventos extremos, con base en la información registrada de dos estaciones meteorológicas convencionales ubicadas cerca de la zona de estudio, operadas por el Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI). Indicando que estas dos últimas no están ubicadas dentro de la cuenca de estudio, pero son las más cercanas (60 km aproximadamente en línea recta), además que poseen una mayor cantidad de información a escala temporal.

La información pluviométrica recopilada se procesó en función de la escala temporal disponible (meses comprendidos entre 1990 y 2017), obteniendo valores de Precipitación Media Mensual para cada estación en los periodos disponibles. Teniendo un régimen de precipitaciones del tipo bimodal con picos máximos entre los meses de marzo a julio, siendo la precipitación menor el resto del año.

Ahora, analizándolo las precipitaciones máximas en 24 horas y la máxima promedio de cada periodo, se identificaron varios años en los cuales se supera el promedio (Figura 2), lo cual da a entender que la zona ha presentado eventos de crecida, los cuales podrían repetirse en periodos futuros. Por otro lado, el estudio de temperaturas evidencia,

una temperatura media anual de 23.2 °C, una temperatura máxima anual de 28.6 °C y una mínima anual de 18.11 °C, siendo los meses más calurosos de octubre a marzo. Por último, el análisis de ETP según Thornthwaite, arroja un valor promedio de 1,211.65 mm, siendo los meses de octubre a enero los que presentan valores mayores.

En relación a la caracterización de la cuenca hidrográfica del río Wawayme, parte de la obtención del Modelo Digital del Terreno (MED) (resolución 30x30m) descargado del servidor Earth Data de la NASA (Figura 3), esto a través del software QGIS y su plug in SRTM DOWNLOADER; utilizando los Sistemas de Información Geográfica como herramienta de cálculo y procesamiento.

Los parámetros morfométricos de la cuenca evidencian características asociadas a una respuesta hidrológica moderadamente torrencial. En particular, los índices de forma ($Kc = 1.43$; $Ff = 0.34$) indican una tendencia a la generación de crecidas sostenidas, más que a respuestas abruptas. En términos de relieve, la pendiente media ($S = 32.12\%$) y la altitud media ($Hm = 1,648.22$ m.s.n.m.) permiten clasificar la cuenca como de carácter montañoso, lo cual influye directamente en la dinámica de escorrentía y en los procesos erosivos. Por su parte, el sistema de drenaje presenta un orden de corrientes de 5 y un tiempo de concentración ($t_c = 25.12$ min), lo que sugiere que la totalidad de la cuenca contribuye relativamente rápido al proceso de escorrentía, favoreciendo la ocurrencia de caudales máximos en eventos de precipitación intensa.

Finalmente, el análisis de la curva hipsométrica indica que la cuenca se encuentra en una fase de transición entre los estados juvenil y maduro. Este comportamiento se evidencia en la distribución altitudinal, donde aproximadamente el 35% del área se localiza por encima de los 1,900 m s.n.m., lo que sugiere la persistencia de procesos erosivos activos. Esta interpretación se refuerza mediante el histograma de frecuencias altimétricas, en el cual se observa que la mayor proporción del área de la cuenca se concentra en el rango altitudinal entre 1,900 y 2,080 m.s.n.m.

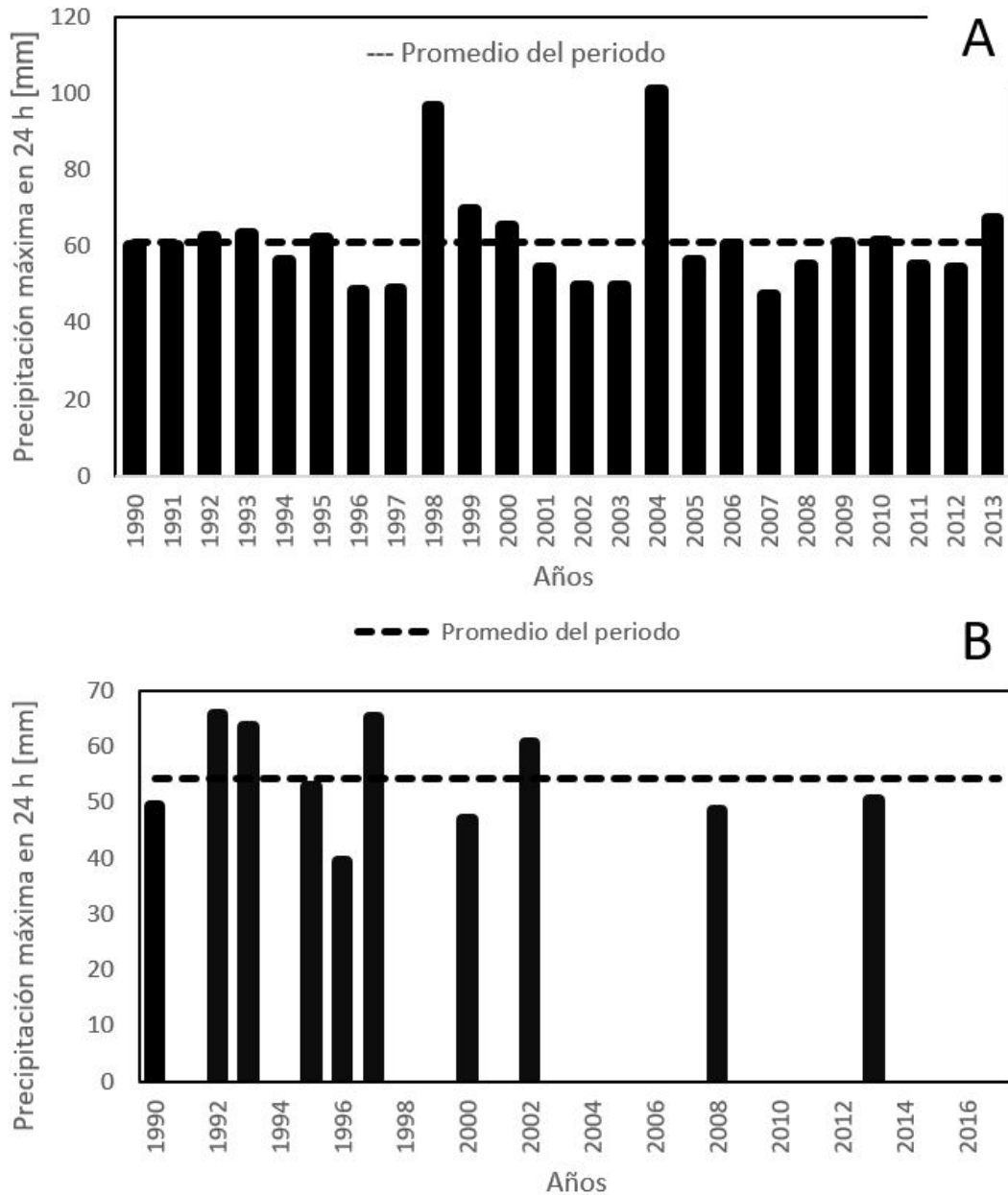


Figura 2. Figura 2. A (Precipitación máxima en 24 horas registrada anualmente en la estación Gualaquiza – INAMHI, para el período 1990–2013. La línea discontinua representa el promedio del período. Los años sin barra corresponden a períodos sin registro disponible por ausencia de datos en la base del INAMHI), B (Precipitación máxima en 24 horas registrada anualmente en la estación El Pangui – INAMHI, para el período 1990–2016. La línea discontinua representa el promedio del período. Los años 2006 y 2016 no presentan barra debido a la ausencia de datos registrados para dichos períodos). Fuente: Elaboración propia.

2.2 Metodología de clasificación de imágenes

Para el análisis de los cambios en la cobertura vegetal, se empleó una metodología de clasificación supervisada utilizando el complemento Semi-Automatic Classification Plugin (SCP) en QGIS. Este enfoque permite identificar y cuantificar las transformaciones en la cobertura del suelo a partir de imágenes satelitales multitemporales. Primeramente se emplearon dos imágenes completas Landsat 8 con fecha 27 de abril de 2013 y 12 de septiembre de 2020 correspondientes a la parte sur del Ecua-

dor y norte del Perú, las imágenes fueron descargadas del portal Earth Explorer del Servicio Geológico de Estados Unidos (USGS, por sus siglas en inglés), las cuales cuentan con nueve bandas del sensor OLI (Operational Land Imager, en español: Sensor Operacional Terrestre) y dos bandas tomadas por el sensor TIRS (Thermal Infrared Sensor, en español: Sensor Termal Infrarrojo). Es relevante indicar que la imagen tiene un proceso L1T, lo que significa que el producto tiene una corrección radiométrica sistemática, además de estar ortorectificadas y corregidas por el relieve topográfico.

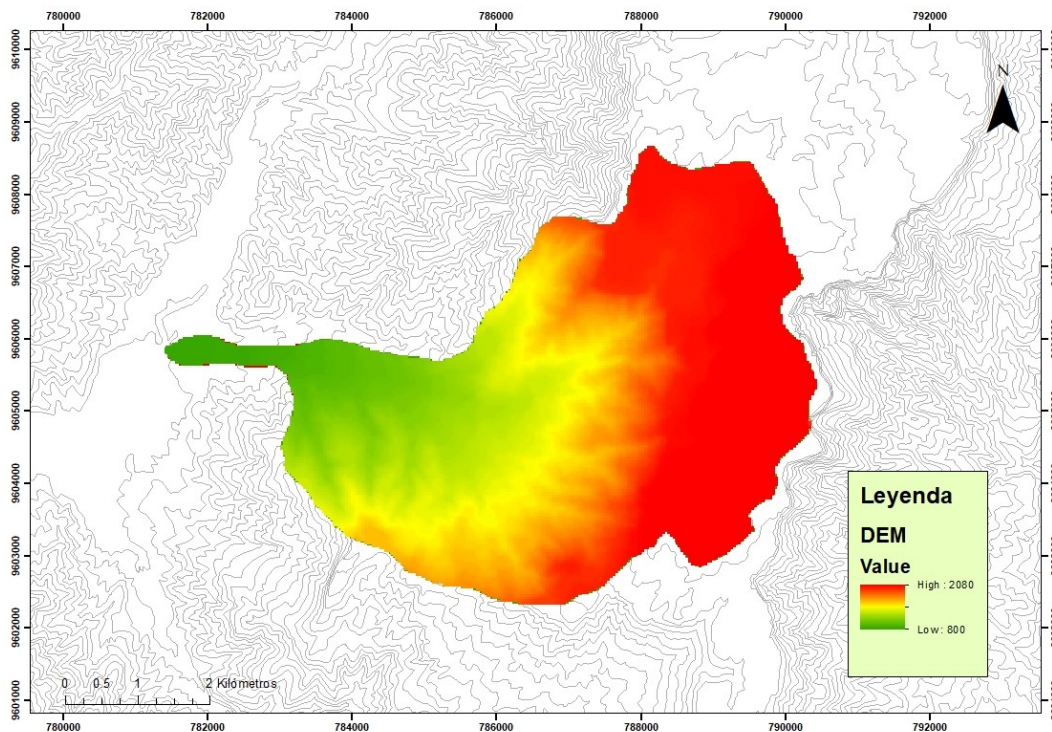


Figura 3. Elevación Digital del Terreno, cuenca del río Wawayme.

Posteriormente, utilizando la Clasificación Semiautomática de QGIS (SCP), mediante la combinación de bandas espectrales, se pudo cuantificar el cambio de cobertura de suelo en la zona de estudio, además de pretratamientos previos a la clasificación. Para el presente estudio se emplea el sistema de clasificación de la FAO (2005), que incluye distinciones en tres niveles (inicial, segundo y tercero), siendo relevante para este estudio el nivel inicial, el cual realiza una distinción dicotómica entre

clasificadores para determinar la presencia o no de vegetación (Tabla 1).

2.3 Modelación hidrológica

Para evaluar la influencia de los cambios en la cobertura del suelo sobre la respuesta hidrológica, se implementó el modelo TETIS, un modelo conceptual distribuido que permite simular el comportamiento de cuencas bajo distintos escenarios de uso

del suelo. El proceso de modelación incluyó las etapas de parametrización, calibración y validación de resultados. El modelo TETIS, desarrollado por el Departamento de Ingeniería Hidráulica y Medio Ambiente de la Universidad Politécnica de Valencia, corresponde a un modelo lluvia–escorrentía de tipo tanque que mantiene el balance hídrico en cada una de las celdas del sistema. Su estructura permite representar de manera integrada procesos hidrológicos como la interceptación, almacenamiento superficial, infiltración, evapotranspiración, percolación y recarga de acuíferos, entre otros (Instituto de Ingeniería del Agua y Medio Ambiente (IIAMA), 2021). Además, este modelo puede aplicarse tanto en el análisis de eventos extremos, como crecidas y procesos erosivos, mediante discretizaciones temporales de minutos u horas, como en estudios de disponibilidad de recursos hídricos a escala diaria, lo que lo convierte en una herramienta versátil para la simulación hidrológica en cuencas.

Según menciona Barrientos y cols. (2020) el modelo es capaz de analizar los cambios en la escorrentía de cuencas considerando efectos derivados de la silvicultura intensiva y/o al cambio climático, mediante la simulación de distintos usos de suelos y escenarios climáticos, donde se concluye que la escorrentía puede ser influenciada, en gran medida, por la disminución de las lluvias y el aumento de la evapotranspiración.

En este sentido, como señala Rodríguez-Lloveras y cols. (2015) este método estima las tasas de escorrentía y producción de sedimentos en función a los cambios históricos en el uso del suelo y la vegetación, donde se concluye que la gestión y los usos del suelo resultaron ser un factor decisivo en el comportamiento hidrológico de una cuenca, donde cobra relevancia la erosión y el rendimiento de sedimentos. Además, es relevante señalar que una adecuada gestión del uso del suelo puede mitigar el impacto adverso del cambio climático sobre el ciclo hidrológico (Fang y Fan, 2021).

Asimismo, TETIS requiere de ciertos parámetros iniciales, los cuales se los pueden dividir en: 1) derivados del DEM (modelo de elevación digital del terreno, pendientes, direcciones de flujo, celdas acumuladas y velocidad de ladera); 2) derivados de las propiedades edáficas, hidrogeológicas y geomorfológicas (almacenamiento estático, capacidad

de infiltración, capacidad de percolación, etc.; y 3) derivados del uso y cobertura del suelo.

Como primer fichero o mapa raster para la elaboración del modelo hidrológico, partimos del Modelo de Elevación Digital (*Digital Elevation Model* o DEM por sus siglas en inglés). Para el presente estudio se empleó el DEM (resolución 30x30) previamente descargado del servidor Earth Explorer de la NASA (Figura 3). Es necesario mencionar que posterior a su obtención se rellenaron las imperfecciones existentes en la superficie del DEM por medio de la herramienta *Fill sinks*. A partir de este parámetro, se obtuvieron los ficheros de pendientes, direcciones de flujo, celdas acumuladas, velocidad de ladera.

Ahora, los parámetros derivados de las propiedades edáficas, hidrogeológicas y geomorfológicas, como: 1) el almacenamiento estático, que hace referencia al agua que transita por la cuenca y que se pierde por evapotranspiración (no forma parte de la escorrentía); 2) capacidad de infiltración, proceso de entrada al suelo a través de su superficie, y que se encuentra en función de los distintos tipos de suelos presentes en una cuenca); 3) capacidad de percolación, que hace referencia al flujo descendente de agua en el suelo hacia el acuífero a través de la zona no saturada, asociado al tipo de subsuelo y su estructura (características geológicas y geomorfológicas de las capas inferiores del suelo). Se estimaron, en función de la altitud (relación empírica), es decir, por ejemplo, para el almacenamiento estático, para una altitud de 5.000 m.s.n.m. se tiene un valor referencial de almacenamiento estático de 200 mm, y a unos 2.000 m.s.n.m., tenemos aproximadamente unos 350 mm. Esto al no contar con información observada para la cuenca de estudio, y optando por seguir la metodología utilizada por Terán (2017).

El fichero correspondiente a la cobertura del suelo, parte de evaluar la información obtenida de la base de datos geopedológica del proyecto “Levantamiento de Cartografía Temática a Escala 1:25.000, Lotes 1 y 2” ejecutado por el Ministerio de Ganadería y Agricultura (MAG), a través de la Unidad Ejecutora MAGAP-PRAT, dentro del programa denominado como SIGTIERRAS del año 2015 (Figura 4, A) y de la imagen Landsat 8 con fecha del 12 de septiembre de 2020 (Figura 4, B). Teniendo de esta manera cuatro tipos de cobertura de suelo presen-

tes en la cuenca, los cuales son: 1) bosque nativo; 2) vegetación arbustiva; 3) pastizales y 4) infraestructura antrópica.

Tabla 1. Fichero correspondiente a la variación mensual de evapotranspiración en cuatro coberturas vegetales.

Código	Uso de suelo	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Intercepción
1	Bosque nativo	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	4.00
2	Vegetación arbustiva	0.70	0.70	0.75	0.88	0.98	0.95	0.75	0.70	0.70	0.70	0.70	0.70	0.00
3	Pastizales	0.40	0.40	0.50	0.75	0.95	0.90	0.50	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40	5.00
4	Infraestructura antrópica	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	1.00

Ahora, otro fichero requerido por el modelo TETIS es el referido a la variación temporal de la evapotranspiración, el cual, incluye la variación mes a mes de cada una de las coberturas vegetales que se presentan en la cuenca, el mismo consta de trece columnas, a modo explicativo podemos señalar que en la primera columna se encuentran los valores del mes de enero y en la doceava columna los de diciembre, y cada fila corresponde al tipo de cobertura vegetal identificada para la cuenca.

En lo referido al fichero del evento, este input hace referencia a la información de precipitación, evaporación y afloramientos, que representa un evento de lluvia en un tiempo determinado, para el presente estudio se consideró la información mensual derivada de las estaciones meteorológicas e hidrológicas detalladas en el apartado correspondiente a la caracterización climática y de la cuenca hidrográfica en el periodo comprendido entre febrero de 2012 hasta junio de 2015.

Por último, dentro del proceso de modelación es necesario realizar una calibración (emplea los ficheros de datos descritos anteriormente), la cual, pretende una mejor aproximación a la realidad al variar y combinar parámetros. En este apartado se buscó obtener valores adecuados para cada criterio (RMSE y Nash-Sutcliffe) además, de tener un mejor ajuste entre los picos máximos del hidrograma.

3 Resultados y discusión

Esta sección muestra los resultados de: 1) evaluar el cambio de cobertura de suelo para la cuenca hidrográfica del río Wawayme y 2) la modelación hidrológica donde se obtienen los caudales observados y simulados en función de los cambios de uso y cobertura de suelo, y 3) finalmente la discusión del presente estudio.

3.1 Resultados de evaluar el cambio de cobertura de suelo

Partimos de realizar dos clasificaciones en base a imágenes satelitales correspondientes a los años 2013 y 2020, teniendo como imagen de referencia la clasificación de 2013 y como nueva clasificación la imagen del 2020, esto mediante el plug-in SCP y su método de post procesamiento (cobertura de suelo), lo cual permitió calcular el número de píxeles que cambia de una clase a otra, teniendo una disminución de áreas primariamente vegetadas (APV) de 28,43 km² en 2013 a 24,34 km² en 2020, lo que significa que se perdió un 14,35%, y un aumento de las áreas primariamente no vegetales (APNV) de 1 km² en 2013 a 5,08 km² en 2020 equivalente a un aumento del 13,86% (Tabla 2, Tabla 5).

Adicionalmente, en la Figura 7, se muestra una comparación multitemporal que evidencia de una manera más clara el cambio de uso y cobertura del suelo suscitado en la cuenca.

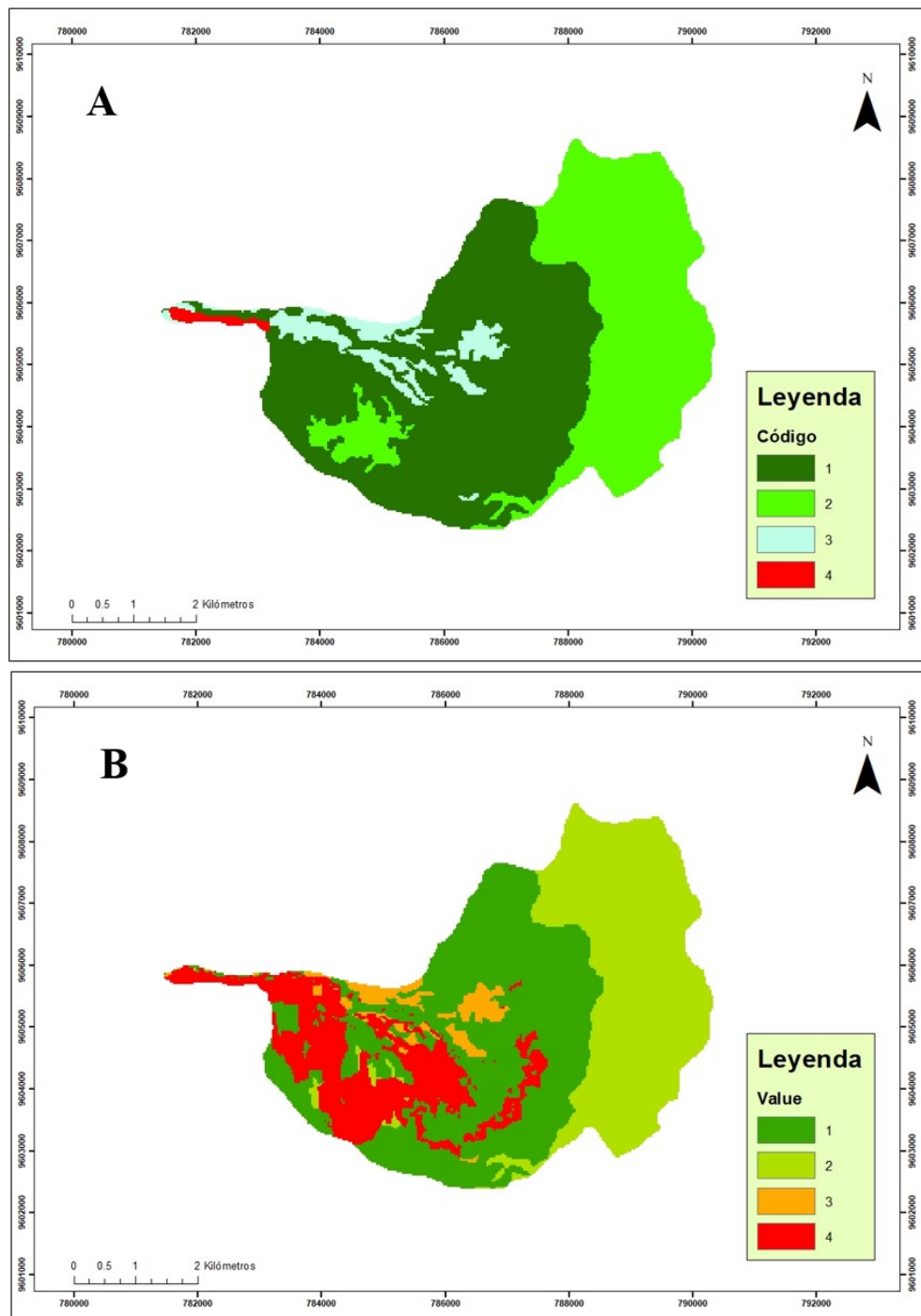


Figura 4. A (Mapa de cobertura de suelo correspondiente al año 2015, obtenido a partir de la base de datos geopedológica del proyecto SIGTIERRAS – MAG, 2015). B (Mapa de cobertura de suelo correspondiente al año 2020, obtenido mediante clasificación supervisada de imagen Landsat 8). En ambos mapas, los colores representan los siguientes tipos de cobertura: código 1 (verde oscuro) = bosque nativo; código 2 (verde claro) = vegetación arbustiva; código 3 (naranja/celeste) = pastizales; código 4 (rojo) = infraestructura antrópica. Al no contar con valores mensuales para el factor de vegetación, se tomaron valores de coberturas vegetales similares según la metodología de la FAO y del estudio realizado por Tejada Espinoza (2016) en la implementación del modelo TETIS en la cuenca del barranco del Carraixet (Tabla 1).

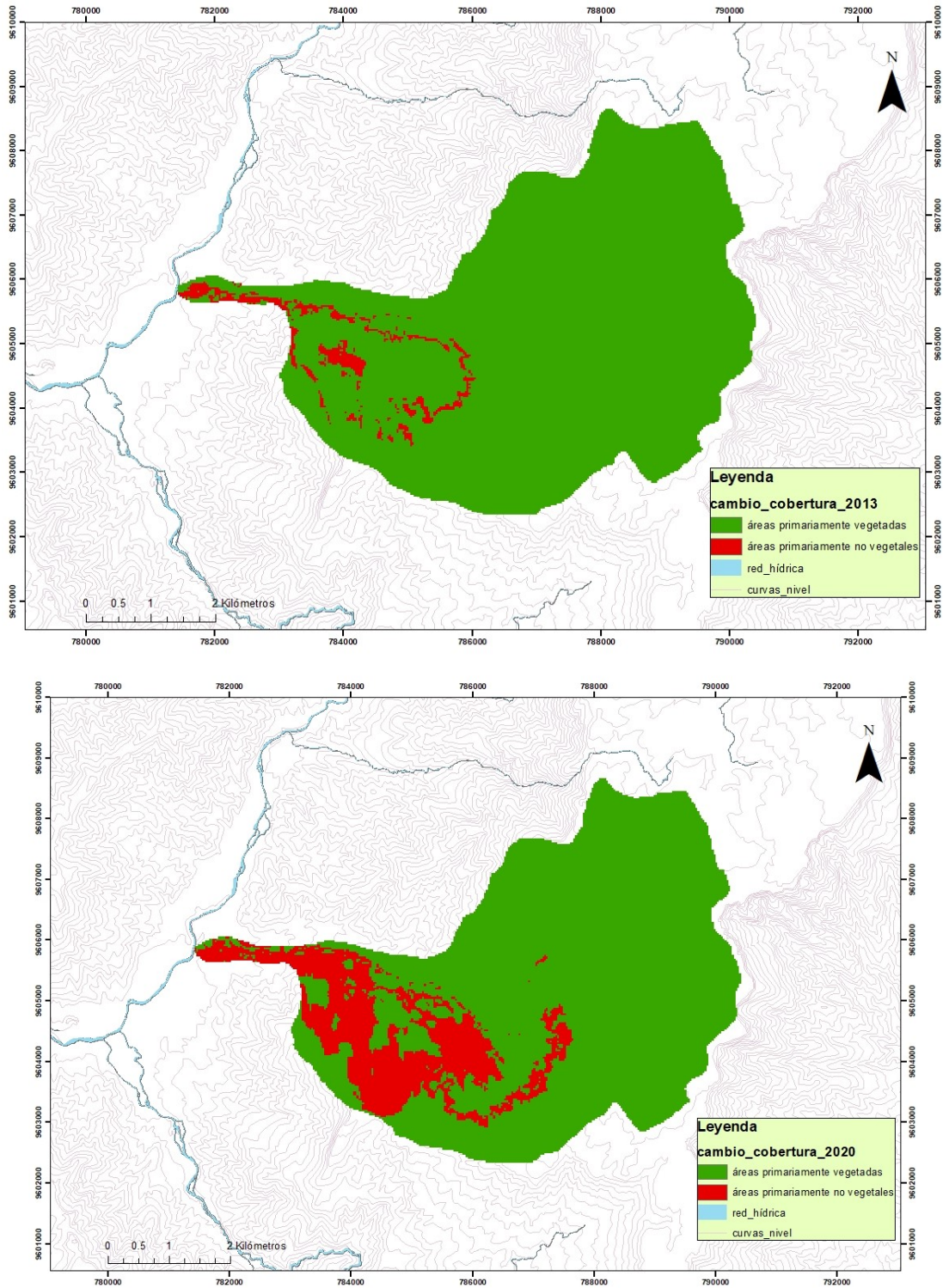


Figura 5. Clasificación de cobertura de suelo, años 2013 y 2020.

Tabla 2. Análisis de cambio y cobertura de suelo, cuenca hidrográfica del río Wawayme, años 2013 y 2020

Nueva \ Referencia	Áreas primariamente vegetadas (APV)	Áreas primariamente no vegetales (APNV)	TOTAL 2013
Áreas primariamente vegetadas (APV)	24.21	4.22	28.43
Áreas primariamente no vegetales (APNV)	0.14	0.86	1.00
TOTAL 2020	24.34	5.08	29.42

El análisis de los cambios de cobertura muestra una transformación significativa del paisaje, donde las áreas con vegetación nativa están siendo reemplazadas principalmente por infraestructura minera y áreas degradadas. Esta transición representa un patrón preocupante desde la perspectiva ecológica, ya que la vegetación primaria cumple funciones hidrológicas críticas que están siendo comprometidas.

3.2 Modelación hidrológica

Es conocido que los modelos hidrológicos distribuidos son útiles al momento de simular escenarios, los cuales, determinan la influencia de ciertos parámetros; para el presente estudio la prioridad es

determinar la influencia del cambio de uso y cobertura de suelo sobre el caudal en punto de aforo. Los hidrogramas resultantes de las simulaciones correspondientes a los años 2015 y 2020 nos muestran una variación en el caudal simulado en $m^3 s^{-1}$ y volumen simulado en Hm^3 , para un periodo de tiempo de 43.800 min (información mensual) (Figura 6), teniendo: 1) caudal máximo observado de $5.6 m^3 s^{-1}$ y volumen observado de $217.4 Hm^3$ (para los dos escenarios); 2) caudal máximo simulado de $5.7 m^3 s^{-1}$ (escenario 2015) y $5.7 m^3 s^{-1}$ (escenario 2020); 3) volumen simulado de 186.5 (escenario 2015) y 186.7 (escenario 2020); y 4) valor del RMSE de 1.01 e índice de Nash-Sutcliffe de 0.03 (para los dos escenarios) (3).

Tabla 3. Resultados. A (simulación correspondiente al año 2015 y B (simulación correspondiente al año 2020).

A			B		
Descripción	Cantidad	Unidad	Descripción	Cantidad	Unidad
Caudal máximo observado	5.6	$m^3 s^{-1}$	Caudal máximo observado	5.6	$m^3 s^{-1}$
Caudal máximo simulado	5.7	$m^3 s^{-1}$	Caudal máximo simulado	5.7	$m^3 s^{-1}$
RMSE	1.010		RMSE	1.010	
Volumen observado	217.4	Hm^3	Volumen observado	217.4	Hm^3
Volumen simulado	186.5	Hm^3	Volumen simulado	186.7	Hm^3
índice Nash y Sut. (NSE)	0.035		índice Nash y Sut. (NSE)	0.035	
Área acumulada	23.909	km^2	Área acumulada	23.909	km^2

El error cuadrático medio (RMSE) permite cuantificar la magnitud de la desviación entre los valores simulados y los observados, con un rango que va de

cero al infinito positivo. Un valor de cero indica un ajuste perfecto, mientras que los valores más altos reflejan un peor rendimiento del modelo. En ambas

simulaciones se obtuvo un valor de RMSE de 1.009, lo que representa un nivel adecuado de concordancia (Cabrera, 2012).

En cuanto al criterio de eficiencia de Nash-Sutcliffe— una de las métricas más utilizadas en hidrología—, se mide en qué medida la simulación capta la variabilidad de los datos observados. En

ambos escenarios se obtuvo un valor de 0.0350, cercano al valor de referencia medio ($E = 0$). Además, durante la calibración del modelo se realizaron esfuerzos para mejorar el ajuste de los caudales máximos en el hidrograma, lo que influyó en el valor de eficiencia de Nash-Sutcliffe resultante (Cabrera, 2012).

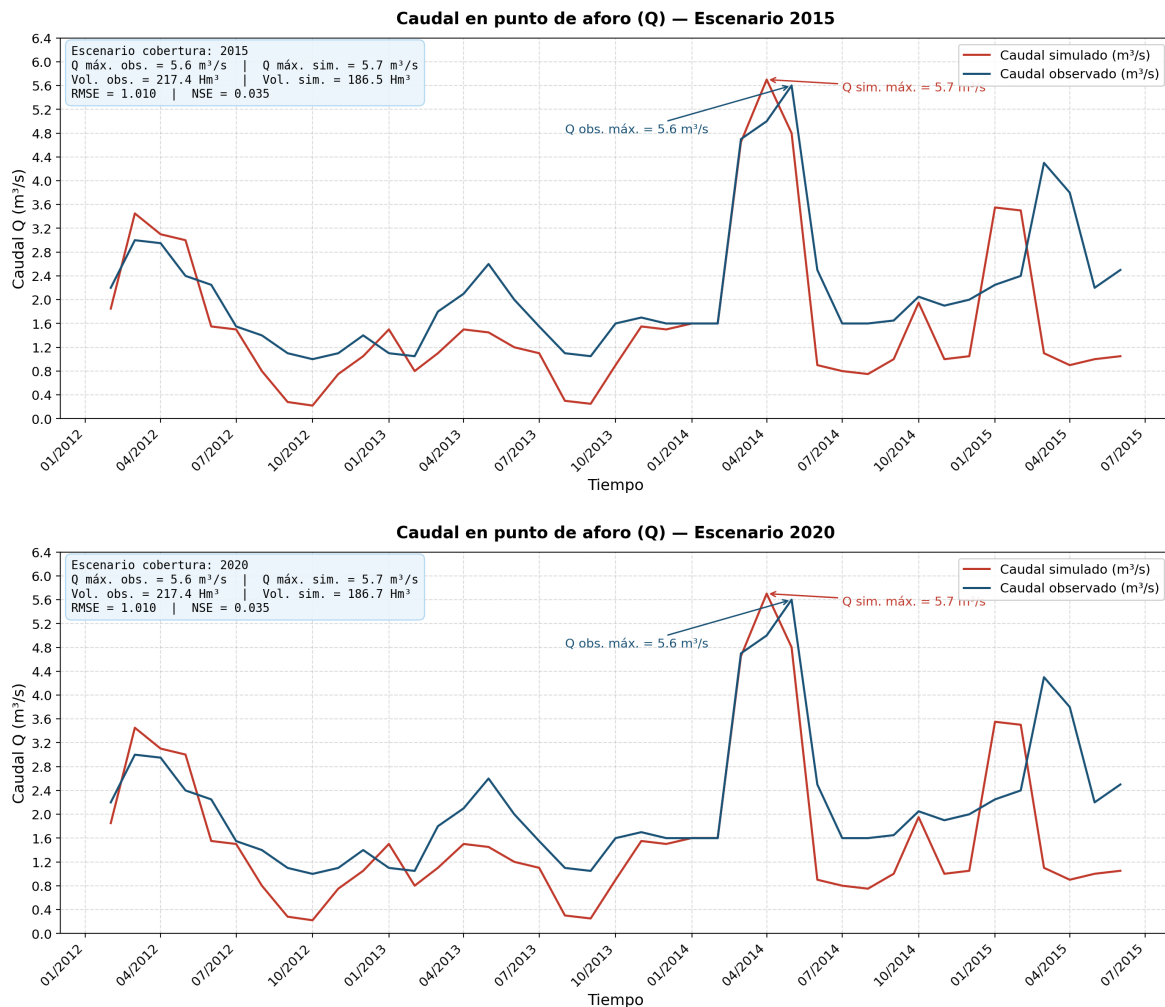


Figura 6. Gráficos hidrológicos resultantes de las simulaciones para los años 2015 y 2020.

Una de las condiciones que destacan los resultados en relación con la determinación de una mayor variabilidad en el balance hidrológico debido a los cambios en el uso y la cobertura del suelo es la disponibilidad limitada de datos meteorológicos e hidrológicos, un problema recurrente en Ecuador, especialmente en las cuencas hidrográficas ama-

zónicas. Para el presente estudio, se implementó un diseño en el que se observa variabilidad en los caudales y volúmenes simulados, mostrando un aumento en el caudal máximo simulado de 0.002 m³ s⁻¹ y de 0.196 Hm³ en el volumen simulado al comparar el escenario de 2020 con el de 2015.

En el caso de un estudio hidrológico aplicado se requeriría una mayor cantidad de datos hidrológicos y una mayor resolución temporal (por ejemplo, valores diarios) a lo largo de al menos un ciclo hidrológico completo. Esto debería incluir información sobre precipitaciones, mediciones del caudal de los arroyos y evapotranspiración, entre otros, para determinar con mayor precisión el comportamiento hidrológico de la cuenca. Además, se necesitan datos de campo sobre los parámetros iniciales requeridos por el modelo, tales como el almacenamiento estático, la capacidad de infiltración y la percolación.

3.3 Discusión

Dadas las diferencias observadas entre los aumentos de caudal y volumen obtenidos a partir de las respectivas simulaciones del modelo, es evidente que la cuenca hidrográfica presenta variabilidad en sus características hidrológicas, derivada de los cambios espaciales en el uso y la cobertura del suelo (Figura 4). Esta información es relevante debido a: (1) el riesgo ambiental asociado a la reducción de las áreas con vegetación y el consiguiente aumento del caudal en los cauces naturales debido a la disminución de la evapotranspiración; (2) la ocurrencia de eventos de inundación marcados; (3) la intensificación del déficit hídrico; y (4) la necesidad de conservación de los ecosistemas y control de la erosión.

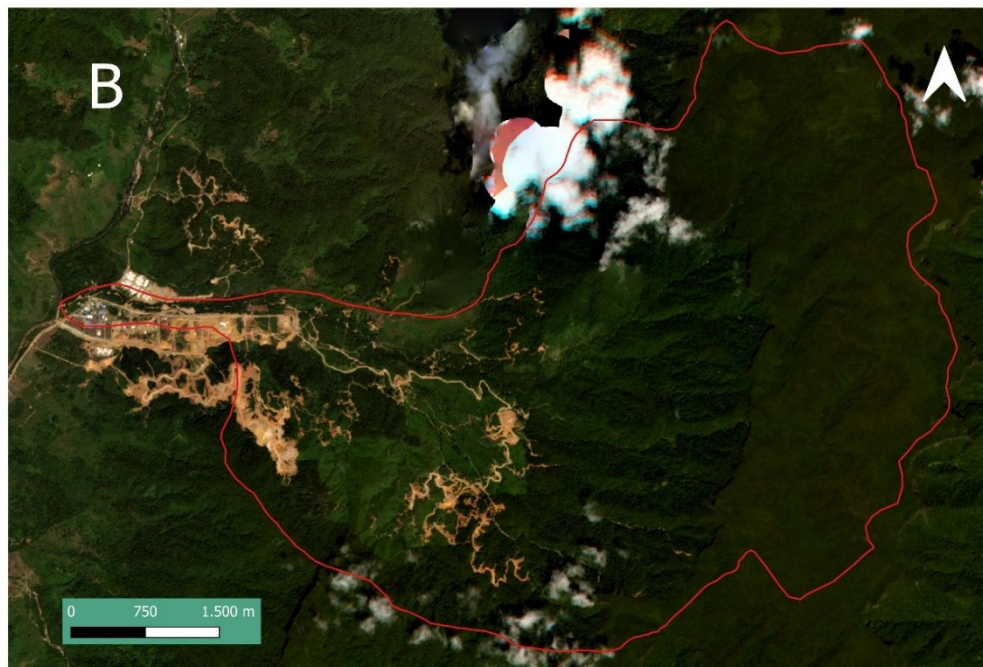
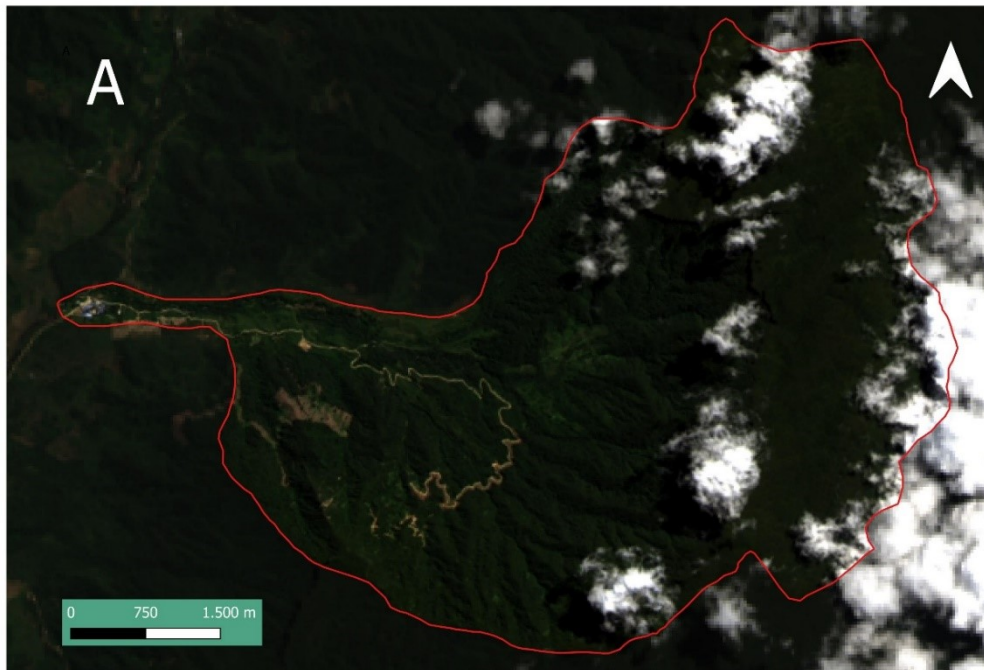
En este contexto, basándose en los resultados del presente estudio y en las disposiciones esbozadas en el Plan Nacional de Adaptación al Cambio Climático del Ecuador (2023-2027) (MAATE, 2023), es imperativo mejorar el monitoreo, la gestión de datos y el acceso a la información hidrológica y relacionada con el agua. Esto mejoraría la resiliencia de las poblaciones ubicadas en las zonas de influencia directa e indirecta de los proyectos extractivos, además de reducir el riesgo de pérdidas económicas asociadas a la variabilidad climática. El poder comprender y predecir los factores que modulan dichas variaciones requiere fortalecer, ampliar y mejorar

el monitoreo hidrológico y meteorológico, así como la gestión y accesibilidad de los datos. Esto puede lograrse mediante acciones como la adquisición de equipos, la implementación de planes de acción estratégicos y el desarrollo de políticas relacionadas con la recopilación, gestión e intercambio de información climática a corto, mediano y largo plazo.

Además, es esencial establecer una gobernanza inclusiva y transparente en la gestión de los recursos hídricos, involucrando todas las partes interesadas para implementar medidas de mitigación y conservación que aborden los riesgos ambientales asociados a dichas actividades, al tiempo que se refuerza la resiliencia de las comunidades.

Es importante señalar que, dadas las limitaciones de los datos de entrada (registros mensuales, estaciones meteorológicas distantes y parámetros edafológicos estimados), los valores absolutos de caudal deben interpretarse con cautela. La incertidumbre asociada se estima en $\pm 20\text{--}30\%$ (Beven, 2012). Por lo tanto, la principal contribución de este estudio radica en la comparación relativa entre escenarios (un cambio de $+0.02\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ entre 2015 y 2020), más que en los valores absolutos modelizados. Aunque esta diferencia es pequeña en términos absolutos, representa un aumento que podría amplificarse durante los periodos de mayor precipitación.

Por último, si bien el análisis del cambio en la cobertura vegetal mediante teledetección constituye el componente más sólido de este estudio (debido a su objetividad y replicabilidad), la modelización hidrológica —a pesar de sus limitaciones— sirve para traducir estos cambios espaciales en consecuencias hidrológicas proyectadas. Los resultados del modelo deben interpretarse como indicadores de tendencias (es decir, la dirección del cambio) más que como predicciones precisas. No obstante, la metodología presentada es replicable y puede mejorarse a medida que se disponga de datos de entrada de mayor calidad.



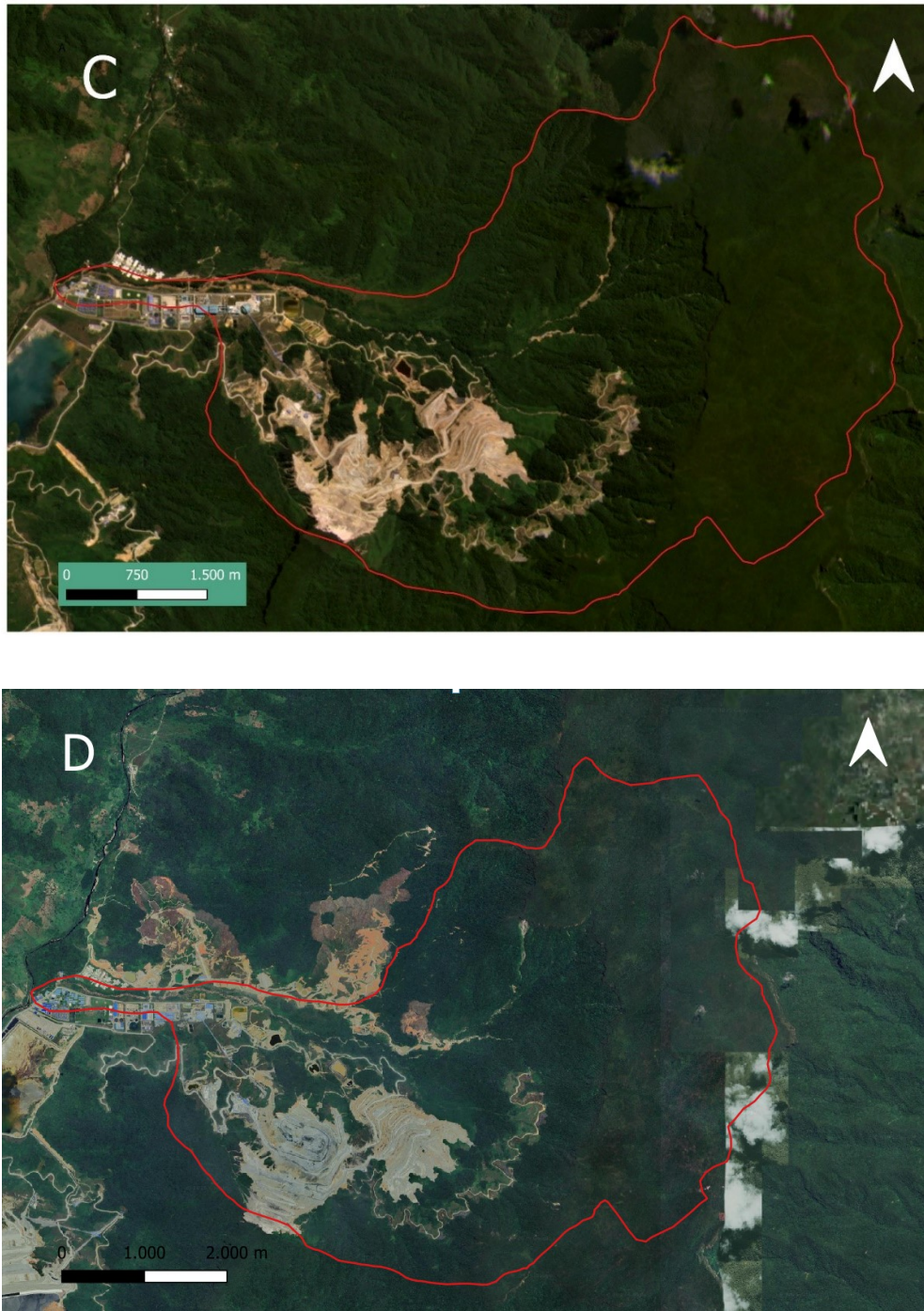


Figura 7. A (2013): Cuenca predominantemente cubierta de vegetación densa y una mínima intervención en el extremo oeste. B (2015): Aparecen claramente áreas de suelo desnudo en la zona central-oeste. Infraestructura minera visible en el margen izquierdo, inicio de evidente intervención. C (2020): Expansión significativa de la zona intervenida. Tajo abierto claramente visible en la parte central con suelo expuesto. Infraestructura minera consolidada en el margen oeste. La cobertura verde persiste en el sector oriental. D (2025): El tajo a cielo abierto domina la zona central-sur con terrazas de extracción bien definidas. Las áreas degradadas se extienden hacia el norte de la cuenca. El sector oriental mantiene cobertura forestal, pero con presión creciente.

4 Conclusiones

La implementación del modelo conceptual de simulación hidrológica distribuida TETIS permite identificar la variabilidad en el balance hidrológico en función de los cambios en el uso y la cobertura del suelo. Concretamente, se determinó un aumento en el caudal máximo y el volumen simulado de $0.002 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ y 0.196 Hm^3 , respectivamente, al comparar los escenarios para los años 2015 y 2020. Además, la calibración del modelo permitió un mejor ajuste entre las series de datos observados y simulados —en particular al lograr un ajuste adecuado de los caudales máximos en los hidrogramas—, lo que arrojó resultados satisfactorios para las funciones objetivo RMSE y Nash–Sutcliffe.

Mediante la aplicación del sistema de clasificación de la FAO (2005) a través del complemento SCP y su metodología de posprocesamiento, se evaluaron los cambios en la cobertura del suelo en la cuenca hidrográfica. Los resultados indican una disminución del 14.35% en las áreas principalmente vegetadas y un aumento del 13.86% en las áreas principalmente no vegetadas entre 2013 y 2020, como lo evidencia la comparación multitemporal correspondiente.

En consecuencia, teniendo en cuenta que la cuenca se encuentra dentro de ecosistemas únicos de alta diversidad biológica (región amazónica ecuatoriana), es esencial implementar prácticas adecuadas de gestión extractiva. La falta de planificación y la sobreexplotación de los recursos naturales pueden conducir a graves alteraciones ambientales, que afectan particularmente a los recursos hídricos. Por lo tanto, la metodología aplicada pone de relieve los problemas asociados a la reducción de la cobertura vegetal, reflejados en parte a través de la variabilidad hidrológica.

Asimismo, es importante evaluar la eficacia de los marcos normativos actuales para la protección de las cuencas hidrográficas en las zonas mineras de Ecuador, y proponer mejoras basadas en la evidencia científica como parte de las estrategias de política pública en la región. En este sentido, la presente investigación sirve como punto de partida a partir del cual deben desarrollarse medidas adecuadas para minimizar los riesgos asociados a los eventos de inundación y sus impactos ambientales.

Por último, se proponen las siguientes líneas de investigación futuras: (1) la implementación de redes de monitoreo hidrometeorológico de alta resolución temporal dentro de la cuenca; (2) la evaluación de la eficacia de las medidas de mitigación implementadas por el proyecto minero; (3) el desarrollo de estudios de calidad del agua para complementar el análisis cuantitativo; (4) la extensión del análisis a otras cuencas amazónicas con actividades mineras similares; y (5) el desarrollo de modelos predictivos que incorporen escenarios de cambio climático.

Declaración de uso de inteligencia artificial

Los autores DECLARAN que, durante la preparación del artículo titulado «Variabilidad hidrológica por cambio de cobertura de suelo en la cuenca del río Wawayme debido a actividades mineras, Ecuador», no se utilizaron herramientas de inteligencia artificial generativa ni sistemas automatizados de asistencia para la redacción, análisis, interpretación de datos, generación de contenido, traducción o edición del manuscrito.

Los autores asumen plena responsabilidad por el contenido, la originalidad, la integridad y la versión final del artículo.

Contribución de los autores

R.A.M.F.: Conceptualización, análisis formal, investigación, metodología, recursos, software, visualización, escritura – borrador original. **M.Z.F.L.:** Investigación, supervisión, validación, escritura – revisión y edición.

Referencias

- Angelo, J., y Sempere, F. (2018). Extracción minera y derechos humanos: Impactos adversos y caminos hacia un desarrollo sostenible. *Revista Internacional de Cooperación y Desarrollo*, 5, 105–123. Online: <https://doi.org/10.21500/23825014.3598>
- Angulo, M. A., y Saavedra, O. C. (2018). Modelación hidrológica de la cuenca maylanko utilizando hec-hms. *Investigación y Desarrollo*, 18, 53–

67. Online: <https://doi.org/10.23881/idupbo.018.1-4i>
- Barceló Coll, J., Nicolás Rodrigo, G., Sabater García, B., y Sánchez Tamés, R. (2000). *Fisiología vegetal* (9.^a ed.). Ediciones Pirámide. Online: <https://n9.cl/kqk4d0>
- Barrientos, G., y cols. (2020). *Evaluación de cambios en la escorrentía bajo escenarios de uso de suelo*. Online: <https://www.researchgate.net> (Disponible en ResearchGate)
- Bustamante, T., Espinoza, M., Ruiz, L., Trujillo, J., y Uquillas, J. (1993). *Retos de la amazonía*. Quito, Ecuador: Abya-Yala. Online: <https://n9.cl/d32rk>
- Cabrera, J. (2012). Calibración de modelos hidrológicos. *Instituto para la Mitigación de los Efectos del Fenómeno El Niño, Universidad Nacional de Ingeniería, Facultad de Ingeniería Civil, Perú*, 1(1).
- Custode, E., y Sourdat, M. (1986). Paisajes y suelos de la amazonía ecuatoriana: entre la conservación y la explotación. *Revista del Banco Central del Ecuador*, 8, 325–337.
- Daily, G. C., y Ehrlich, P. R. (1992). Population, sustainability, and earth's carrying capacity. *BioScience*, 42, 761–771. Online: <https://doi.org/10.2307/1311995>
- de Jong, L., De Bruin, S., Knoop, J., y van Vliet, J. (2021). Understanding land-use change conflict: a systematic review of case studies. *Journal of Land Use Science*, 16, 223–239. Online: <https://doi.org/10.1080/1747423X.2021.1933226>
- Dingman, S. L. (2014). *Physical hydrology* (3.^a ed.). Waveland Press. Online: <https://www.waveland.com/browse.php?t=382>
- Fang, H., y Fan, Z. (2021). Effects of land use/cover change on hydrological processes. *Environmental Earth Sciences*, 80, 1–15. Online: <https://doi.org/10.1007/s12665-021-09574-0>
- FAO. (2005). *Land cover classification system - classification concepts and user manual* (Inf. Téc.). Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Giraldo, M., Ramírez, J., y Galán, A. (2013). *Amazonia posible y sostenible* (Naciones Unidas, Ed.). Bogotá: Naciones Unidas.
- Instituto de Ingeniería del Agua y Medio Ambiente (IIAMA). (2021). *Modelo hidrológico tetis: Manual técnico* (Inf. Téc.). Valencia: Universidad Politécnica de Valencia. Online: <https://www.iiama.upv.es>
- Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIAP). (2018). *Agroforestería sostenible en la amazonía ecuatoriana, no 2. fragilidad de los suelos en la amazonía ecuatoriana y potenciales alternativas agroforestales para el manejo sostenible* (Inf. Téc.). INIAP.
- Mintegui Aguirre, J. , y Robredo Sánchez, J. C. (1994). Caracterización de las cuencas hidrográficas, objeto de restauración higrológico-forestal, mediante modelos hidrológicos. *Ingeniería del Agua*, 1. Online: <https://doi.org/10.4995/ia.1994.2637>
- Mintegui Aguirre, J. , y Robredo Sánchez, J. C. (2008). *Estrategias para el control de los fenómenos torrenciales y la ordenación sustentable de las aguas, suelos y bosques de las cuencas de montaña*. (Documento técnico/Libro)
- Montaño, D. (2021). *Nuevo estudio: en los últimos 26 años Ecuador ha perdido más de 2 millones de hectáreas de bosque*. (Reporte de prensa/Artículo)
- Moreno Farfán, R. A. (2022). Restauración geomorfológica sobre depósitos de relaves: caso de estudio aplicado a la concesión minera río blanco, Ecuador. *La Granja: Revista de Ciencias de la Vida*, 37. Online: <https://doi.org/10.17163/lgr.n37.2023.10>
- Nobre, C. A., Sampaio, G., Borma, L. S., Castilla-Rubio, J. C., Silva, J. S., y Cardoso, M. (2016). Land-use and climate change risks in the amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 10759–10768. Online: <https://doi.org/10.1073/pnas.1605516113>
- Pascual, J. (2002). *Cambios del suelo y régimen hídrico en la rambla de poyo y el barranc de carraixet*. (Tesis/Informe de investigación)
- Paz, A. (2024). *Ecuador perdió poco más de un millón de hectáreas de formación boscosas en 38 años*. Online: <https://n9.cl/nuqhv>

- Prats, A., Torrent, J., López, M., y del Campo García, A. (2011). Influencia de la vegetación en el ciclo hidrológico, factores escorrentía e infiltración. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*(32), 137–143.
- Rodríguez-Lloveras, X., y cols. (2015). Hydrological response to land-use changes. *Hydrological Processes*, 29(7), 1625–1637. Online: <https://doi.org/10.1002/hyp.10215>
- Siswanto, S. Y., y Francés, F. (2019). How land use/land cover changes can affect water, flooding and sedimentation in a tropical watershed: a case study using distributed modeling in the upper citarum watershed, indonesia. *Environmental Earth Sciences*, 78, 550. Online: <https://doi.org/10.1007/s12665-019-8561-0>
- Suquilanda, M. (2008). El deterioro de los suelos en el ecuador y la producción agrícola. En *Memorias del xi congreso ecuatoriano de la ciencia del suelo* (p. 12). Quito, Ecuador: Sociedad Ecuatoriana de la Ciencia del Suelo. Online: <https://n9.cl/ay5i8o>
- Tejada Espinoza, H. (2016). *Caracterización del régimen de crecidas mediante la implementación del modelo hidrológico tetis en la cuenca del barranco del carraxet - valencia*. (Trabajo de investigación / Tesis)
- Terán, C. (2017). *Curso virtual de modelamiento hidrológico distribuido con tetis v. 8.3.1*.
- Vásconez, M., y Torres, L. (2018). Minería en el ecuador: sostenibilidad y licitud. *Revista Estudio Desarrollo Social: Cuba y América Latina*, 6, 83–103. Online: <https://n9.cl/g5fjq>
- Winkler, K., Fuchs, R., Rounsevell, M., y Herold, M. (2021). Global land use changes are four times greater than previously estimated. *Nature Communications*, 12, 2501. Online: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22702-2>