



# Estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos altoandinos del Ecuador y Perú. Diseño de un sistema de medida de la calidad del agua con índices multimétricos

Christian Patricio Villamarín Flores

**ADVERTIMENT.** La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

**ADVERTENCIA.** La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

**WARNING.** On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

TESIS DOCTORAL

Departamento de Ecología

Facultad de Biología



Programa de doctorado: Ecología Fundamental y Aplicada (RD56/2005 EEES)

Bienio 2006-2008

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE  
MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN RÍOS ALTOANDINOS  
DEL ECUADOR Y PERÚ. DISEÑO DE UN SISTEMA DE MEDIDA DE  
LA CALIDAD DEL AGUA CON ÍNDICES MULTIMÉTRICOS

Memoria presentada por

Christian Patricio Villamarín Flores

Para optar el grado de

Doctor por la Universidad de Barcelona

Barcelona,

Directores de tesis

Dr. Narcís Prat i Fornells

Catedrático de Ecología

Universidad de Barcelona

Dra. Maria Rieradevall i Sant

Profesora Titular de Ecología

Universidad de Barcelona



A mis padres



## CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS .....	5
Introducción General: LOS RÍOS ALTOANDINOS TROPICALES DEL ECUADOR Y PERÚ .....	9
Antecedentes y motivación de esta tesis .....	11
La zona de estudio y sus características.....	12
Los Andes: El gradiente latitudinal.....	12
La zona altoandina: El gradiente altitudinal.....	15
Los ríos altoandinos: ecología y presiones .....	18
Escala de estudio que influyen sobre las comunidades de organismos acuáticos de los ríos altoandinos .....	19
Herramientas de evaluación de la calidad del agua de los ríos altoandinos .....	22
Estructura general, objetivos e hipótesis de la tesis .....	23
Capítulo 1: CARACTERIZACIÓN FÍSICOQUÍMICA E HIDROMORFOLÓGICA DE LOS RÍOS ALTOANDINOS DE ECUADOR Y PERÚ .....	29
INTRODUCCIÓN .....	31
METODOLOGÍA .....	33
RESULTADOS .....	36
DISCUSIÓN .....	46
ANEXOS CAPÍTULO 1 .....	51
Capítulo 2: MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS DE LOS RÍOS ALTOANDINOS DE REFERENCIA: VARIABILIDAD DE LA COMUNIDAD Y CAMBIOS A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL Y LATITUDINAL .....	53
INTRODUCCIÓN .....	55
METODOLOGÍA.....	57
RESULTADOS .....	61
DISCUSIÓN .....	75
ANEXOS CAPÍTULO 2 .....	80
Capítulo 3: VARIABILIDAD, ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA FAMILIA CHIRONOMIDAE EN LOS RÍOS ALTOANDINOS DE ECUADOR Y PERÚ .....	81
INTRODUCCIÓN .....	83

METODOLOGÍA.....	85
RESULTADOS .....	89
DISCUSIÓN .....	102
ANEXOS CAPÍTULO 3 .....	106
Capítulo 4: PATRONES DE BIODIVERSIDAD EN RÍOS ALTOANDINOS TROPICALES. INFLUENCIA DE LA LATITUD Y LA ALTITUD .....	107
INTRODUCCIÓN .....	109
METODOLOGÍA.....	112
RESULTADOS .....	118
DISCUSIÓN .....	133
ANEXOS CAPÍTULO 4 .....	140
Capítulo 5: DESARROLLO DE UNA HERRAMIENTA DE EVALUACIÓN DEL ESTADO ECOLÓGICO DE LOS RÍOS ALTOANDINOS DE ECUADOR Y PERÚ: IMEERA (ÍNDICE MULTIMÉTRICO DEL ESTADO ECOLÓGICO DE RÍOS ALTOANDINOS) .....	147
INTRODUCCIÓN .....	149
METODOLOGÍA.....	151
RESULTADOS .....	158
DISCUSIÓN .....	167
ANEXOS CAPÍTULO 5 .....	171
CONCLUSIONES GENERALES .....	175
BIBLIOGRAFÍA .....	181

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que de una u otra manera fueron partícipes en el desarrollo de esta tesis, de igual manera a toda la gente que ha estado detrás de mí dándome ánimos y apoyo durante todo este tiempo.

En primer lugar a mis directores de tesis, el Dr. Narcís Prat y la Dra. Maria Rieradevall, por su paciencia, constante dedicación y ayuda a lo largo del desarrollo de la tesis. Por haber confiado en mí y por haberme transmitido su experiencia y pasión en el ámbito científico.

Al Ministerio de Educación y Ciencia de España por la dotación de una beca FPI (Formación de Personal Investigador) a este doctorando, y por el disfrute de una ayuda de movilidad para una estancia en el Center of Ecological Sciences de Tetra Tech Inc., Estados Unidos.

A la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona por la concesión de una ayuda para la finalización de tesis doctorales.

La financiación para la ejecución de esta tesis doctoral procedió fundamentalmente del proyecto '**CERA: Evaluación del estado ecológico de cuencas altoandinas de Ecuador y Perú. Herramientas de gestión.**'(CGL2006-04333) y del proyecto **FUCARA (Funcionalidad y calidad ecológica de los ríos altoandinos. Reforzamiento del laboratorio de ecología acuática de la USFQ (Universidad de San Francisco-Quito). D/011294/07- Acción Integrada-PCI Iberoamérica- AECI 2007.**

A las entidades gubernamentales de cada país donde se realizó el trabajo de campo (Ministerio del Ambiente del Ecuador e Instituto Nacional de Recursos Naturales del Perú) por las facilidades dadas para los muestreos.

A Clorinda Vergara del Museo de Entomología de la Universidad Nacional Agraria La Molina y a Andrea Encalada del Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco de Quito, por facilitarnos el espacio, apoyo técnico y buenos consejos durante el desarrollo de la fase de campo de esta tesis.



Al profesor Michael Barbour y al Dr. Michael Paul por su asesoramiento en el desarrollo de índice multimétrico. A Verónica Ordóñez y al Laboratorio de Ecología Acuática de la USFQ por proporcionar los datos de validación del índice IMEERA.

A todo el grupo de investigación FEM (Freshwater Ecology and Management) de la Universitat de Barcelona por su compañerismo y amistad: Núria Bonada, Mireia Vila-Escalé, Tura Puntí, Blanca Ríos, Raúl Acosta, Cesc Múrria, Núria Cid, Miguel Cañedo-Argüelles, Pau Fortuño, Iraima Verkaik, Laura Puértolas, Núria Sánchez, Mia Morante, Isabelle Perrée, Pablo Rodríguez, Caroline Carvacho, Filipa Filipe y Giorgio Pace.

A Miguel por estar siempre ahí cuando necesitaba una mano y a Núria S. por esos buenos momentos de amistad, que se fortalecieron cuando muestreábamos las lagunas costeras en mis inicios en el grupo, bueno a los dos por ser tan buenos amigos. A Núria S., Raúl, Carolina, Fernanda, Karla y Juan Manuel por todo el esfuerzo y trabajo de esas horas largas de campo y laboratorio.

Además a toda la gente del Departamento de Ecología, tanto profesores como estudiantes, que siempre tuvieron palabras de ánimo o simples conversaciones durante todos estos años.

A mis padres Patricio y Sandra por haberme incentivado y hacerme sentir todo el apoyo y cariño del mundo en todo momento, por todo eso y lo demás, Muchas Gracias. A mis abuelitos Julio+ y Aida+ y Anita y Fidel por haberme dado los padres que me han enseñado todo.

A mis hermanos Anita, Francisco y Fidel y a los postizos Miller, Pili, Mariu, Anderson, Anita María Santiago, Diego V., Diego R. y Edwin por estar siempre ahí dándome ánimos y fuerza a la distancia, y por el tiempo que no hemos podido compartir. A mis sobrinos Matthias y Julián por estar ahí y darme ánimos a pensar en el futuro.

A mi esposa Anita Cristina por todo el cariño durante todos estos años, por ser como eres y por lo que nos queda por vivir. A mi pequeña, la que viene, por ser mi razón.

A mis tíos, tías, primos, primas (Villamarines, Flores y Reinosos), cuñados (Santiago y José Luis), amigos que de una u otra manera han estado siempre pendientes de mi. A Andrea, a su esposo Hugo y a su hijo Anderson por compartir con nosotros estos últimos meses y darnos un poco de lo que más añoramos, la familia.

Y a todos los que no he mencionado pero que siempre están en mi mente y corazón...

***¡Gracias a todos!***



---

**Introducción General: LOS RÍOS  
ALTOANDINOS TROPICALES DEL  
ECUADOR Y PERÚ**

---

---

---

---



### **Antecedentes y motivación de esta tesis**

El crecimiento demográfico y el desarrollo industrial están en la actualidad ejerciendo grandes presiones a los ecosistemas naturales, en especial a los ecosistemas acuáticos (Allan, 2004; Sánchez *et al.*, 2007). A nivel mundial esta constante ha hecho que surja un interés por la conservación del estado ecológico de los ecosistemas acuáticos y de esta forma evitar los problemas sociales y ecológicos que conllevaría el deterioro del recurso hídrico. En Sudamérica la presión sobre los ecosistemas acuáticos también va en aumento (Carrera & Fierro, 2001; Jacobsen, 2008; Acosta, 2009; Acosta *et al.*, 2009; Encalada, 2010), y se ha visto agravado por la permisibilidad de la legislación existente y la escasez de herramientas de evaluación de la calidad del agua.

Actualmente, la difusión y publicación de literatura científica se ha ido incrementando paulatinamente en la zona. Roldán & Ramírez (2008) hacen un resumen detallado de los estudios limnológicos realizados en países neotropicales, así como su desarrollo y aporte en Sudamérica, en esta síntesis se puede constatar que los estudios limnológicos son recientes en el continente y más aún en la zona altoandina. Sin embargo, y a pesar del avance en el conocimiento de la ecología de los ríos andinos, todavía quedan por conocer aspectos de gran importancia que deben ser considerados e investigados. Así, Acosta (2009) menciona la falta de conocimiento taxonómico de las comunidades bentónicas, la complejidad geomorfológica y climática, la alta diversidad ecosistémica y la intervención de sucesos geológicos e históricos como los principales aspectos urgentes a estudiar y que en gran medida limitan el desarrollo del conocimiento general de los ecosistemas fluviales altoandinos.

Los ríos altoandinos son de reconocida importancia ecológica, económica y social, pero a pesar de ello han sido poco estudiados tanto a nivel ecológico como de las presiones que sufre por acción de las actividades humanas (Acosta *et al.*, 2009; Maldonado *et al.*, 2011). La poca información existente ha sido en su mayoría a nivel local y en gran medida ha quedado como literatura gris (Acosta, 2009; Prat *et al.*, 2009). Por otra parte, los estudios a escala regional son bastante escasos, por lo que los patrones ecológicos de la región altoandina aún no son bien conocidos (Maldonado *et al.*, 2011).

La constatación de esta falta de conocimiento de la ecología de los ríos altoandinos, el incremento de la degradación de estos ambientes acuáticos, y la falta de herramientas de gestión del recurso hídrico en la zona, fueron los motivos por los cuales se diseñó el

proyecto de investigación *Calidad Ecológica de los Ríos Altoandinos* (CERA), en el marco del cual se ha llevado a cabo esta tesis doctoral. Este proyecto propone el estudio de la ecología y el desarrollo de herramientas de evaluación ecológica de los ríos altoandinos (sobre los 2000 msnm) usando tanto las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, como el hábitat fluvial y los ecosistemas de ribera. El proyecto CERA se ha desarrollado con la experiencia obtenida del protocolo GUADALMED, que fue desarrollado en ríos mediterráneos para el cumplimiento de la Directiva Marco del Agua (DMA) (Prat, 2002). Los resultados obtenidos en este proyecto en los sistemas fluviales mediterráneos han permitido que la metodología sea trasladada y adecuada a la realidad de los ríos altoandinos.

El proyecto CERA ya ha proporcionado sus primeros resultados en forma de dos tesis doctorales, una en Ecuador (Ríos-Touma, 2008) y otra en Perú (Acosta, 2009), así como una propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de los ríos altoandinos (Acosta *et al.*, 2009), varias publicaciones en revistas científicas y presentaciones en congresos. La información y resultados obtenidos en el proyecto pueden verse más detalladamente en la página <http://www.ub.edu/riosandes>. El proyecto CERA, el cual en su fase inicial estudió una cuenca de cada país (Ecuador y Perú), consideró la necesidad de la ampliación del área de muestreo a cuatro cuencas en cada país. Con esta información más extensiva se pretende estudiar la influencia del gradiente tanto latitudinal como altitudinal, lo que nos permitirá mejorar el conocimiento de los patrones ecológicos que caracterizan a los ecosistemas fluviales altoandinos tanto a escala regional como local. Además, de forma más aplicada, el desarrollo de un índice multimétrico que se pueda usar en un área más extensa en la zona altoandina tropical.

## **La zona de estudio y sus características**

### **Los Andes: El gradiente latitudinal**

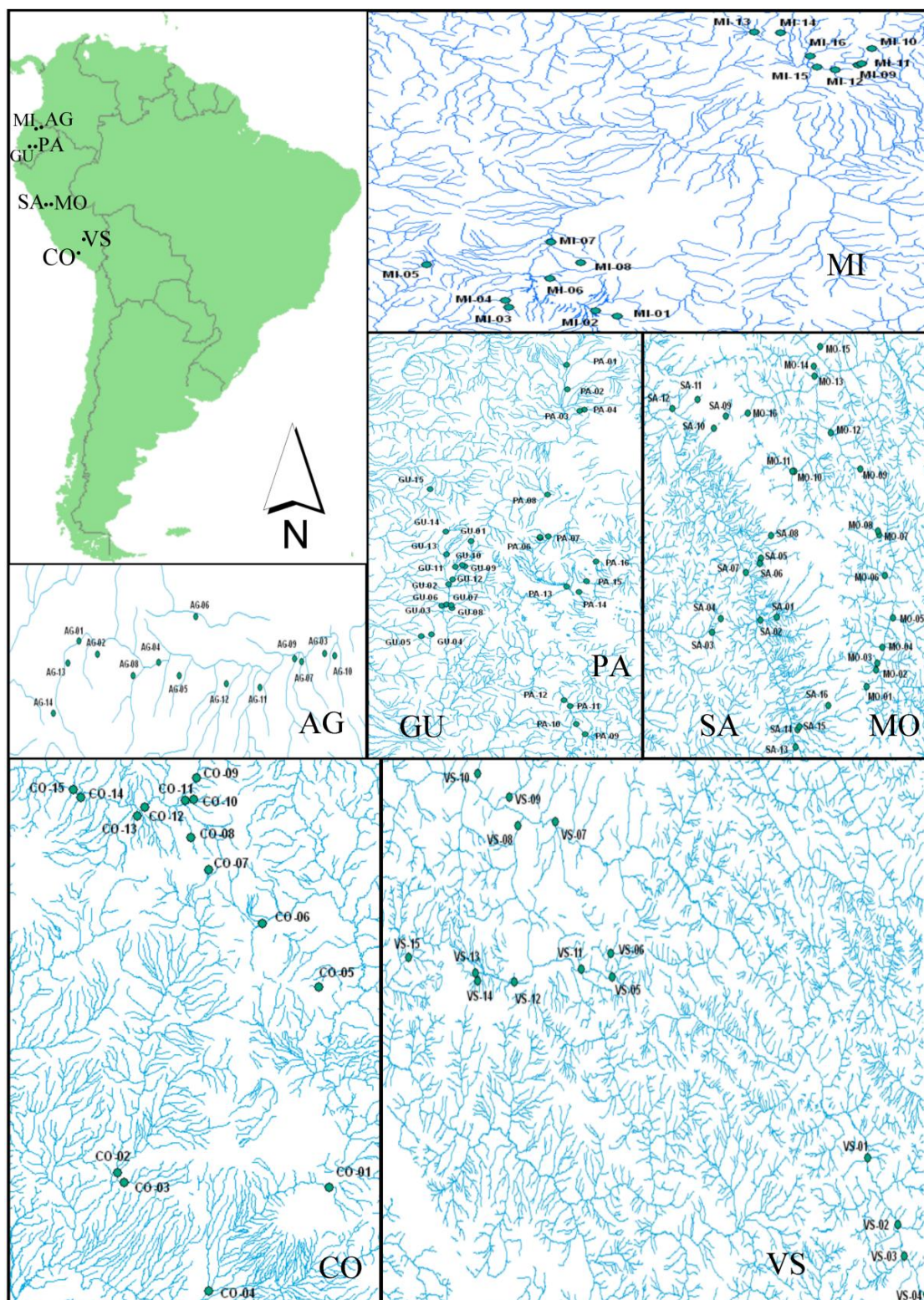
La zona de estudio se sitúa en los Andes de Perú y Ecuador, por lo que parece necesaria una pequeña introducción a algunas características de los diferentes segmentos que conforman la cordillera de los Andes que serán citados en esta tesis. El inicio del proceso de elevación de los Andes fue consecuencia de la colisión de la litosfera oceánica con la placa continental sudamericana en el Cretácico tardío después de la separación del continente Gondwana (Hall & Wood, 1985; Argollo, 2006). El desarrollo

de los Andes ha proporcionado a esta zona una amplia diversidad de ecosistemas (Aramayo *et al.*, 2004; Hoorn *et al.*, 2010), y es una barrera geográfica de tal importancia que ha influido en la diversidad tanto local como regional de flora y fauna en todo el continente sudamericano (Emck *et al.*, 2006; Hoorn *et al.*, 2010).

Latitudinalmente los Andes se extienden desde Venezuela (11° Norte) hasta la Patagonia (23° Sur) (Josse *et al.*, 2011), y a su paso atraviesan Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina. La zona andina se suele subdividir en tres regiones por sus características fisiográficas, geomorfológicas y climáticas (Argollo, 2006) (Figura 1). La región de los Andes del Norte (Venezuela, Colombia, Ecuador y norte del Perú) es el resultado de la interacción entre las placas Sudamericana, del Caribe y Nazca. Por su parte, la interacción entre la litosfera oceánica y la placa Sudamericana dió origen a las regiones de los Andes Centrales (Perú, Bolivia, Norte de Chile y Argentina) y de los Andes del Sur (Argentina y Chile) (Argollo, 2006; Hoorn *et al.*, 2010).

El presente estudio se realizó en la región de los Andes del Norte en Ecuador y en los Centrales del Perú. Las cuencas estudiadas se distribuyen en tres zonas o dominios morfotectónicos considerando la descripción de Argollo (2006). Las cuencas de los ríos Mira, Aguarico, Guayas y Pastaza (Ecuador) se encuentran en la región de los Andes del Norte, mientras que las cuencas de los ríos Santa y Mosna al norte del Perú en los Andes Centrales y las cuencas de los ríos Colca y Urubamba se hallan en la zona de Altiplano-Puna en el sur del Perú, las cuales también pertenecen a la región de los Andes Centrales (Figura 1). Estas zonas, que en la literatura se describen como geológica, climática y geográficamente diferentes, serán utilizadas en esta tesis para valorar los cambios biológicos y ecológicos a lo largo del gradiente latitudinal.





**Figura 1.** Mapa de Sudamérica con los las cuencas muestreadas. Localización geográfica de las cuencas estudiadas de Ecuador (MI: Mira, AG: Aguarico, GU: Guayas, PA: Pastaza), y de Perú (SA: Santa, MO: Mosna, CO: Colca, VS: Urubamba).

### La zona altoandina: El gradiente altitudinal

Como ya se mencionó anteriormente, la presencia de los Andes provee a esta zona de una diversidad amplia de climas que van desde las zonas cálidas tropicales presentes en las zonas bajas de la costa y de la selva sudamericana hasta zonas frías de los páramos y nevados andinos. En esta tesis hemos tomado a los 2000 msnm como límite inferior de la zona altoandina tropical estudiada, esto fue debido a las facilidades logísticas, de accesibilidad, además, por ser la altitud aproximada donde se produce la transición entre la zona andina y las zonas de litoral y amazónica (Pourrut, 1995; Jacobsen, 2008). Según las características climáticas en el gradiente altitudinal estudiado podríamos dividirlo en cuatro climas: templado subandino, templado interandino, frío andino y gélido andino (Pourrut, 1995; Winckell *et al.*, 1997), algunas características como la altitud y la temperatura de estos pisos climáticos se muestran en la tabla 1.

**Tabla 1.** Rango altitudinal y de temperatura de los diferentes climas de la zona altoandina (Winckell *et al.*, 1997).

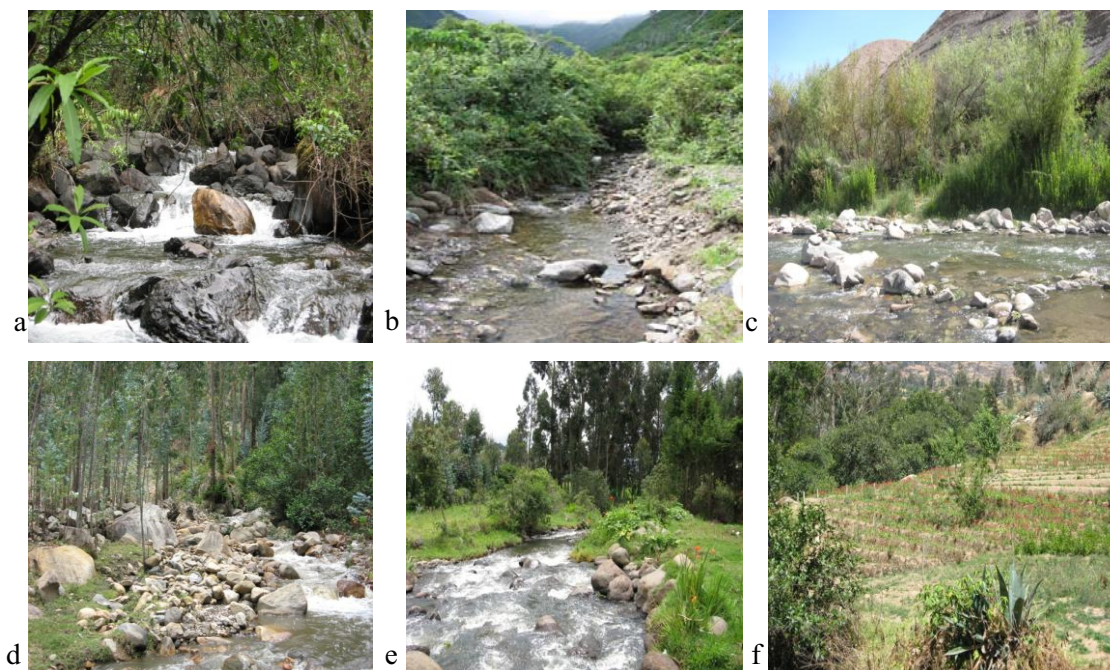
Clima	Altitud	Temperatura
<b>Templado</b>		
Templado Subandino	2000-2500 msnm	entre 18 y 15 C°
Templado Interandino	2500-3200 msnm	entre 15 y 10 C°
<b>Frío</b>		
Frío Andino	3200-4500 msnm	entre 10 y 3 C°
Gélido o frío de los nevados	4500-6300 msnm	entre 1 y -6 C°

Como se puede apreciar en la tabla 1 existe un decrecimiento térmico de los diferentes climas en los Andes, el cual influye en gran medida en las comunidades de flora y fauna. Sin embargo, los límites de un piso vegetativo a otro dependerán de la suma de otros factores locales, lo que hace que la línea divisoria entre las formaciones vegetales pueda variar de una zona a otra. En este caso nos interesa especialmente el posible efecto de la vegetación de la cuenca y la ribera sobre el río, por ello la diversidad de formaciones vegetales se ha resumido en dos tipos: bosque montano por una parte y páramos y punas por otra, cuyas características principales están descritas a continuación.

#### *Bosque montano*

El bosque montano se encuentra distribuido aproximadamente entre los 2000 y 3500 msnm (Pourrut, 1995; Winckell *et al.*, 1997; Emck *et al.*, 2006). La climatología de las

zonas donde se encuentra esta formación vegetal está caracterizada por temperaturas ligeramente cálidas durante el día, pero frías en la noche. En el verano existe una marcada diferencia entre la temperatura promedio mensual máxima y la mínima, especialmente cuando el cielo está despejado y existe una fuerte radiación diurna. La temperatura puede llegar a 18 ó 22°C durante el día y ésta disminuye en la madrugada a 0°C ó menos, provocando ocasionalmente heladas (Winckell *et al.*, 1997).



**Figura 2.** Localidades muestreadas pertenecientes a la formación vegetal de bosque montano: (a) Localidad del río Mosna en Perú; (b) Localidad del río Mira en Ecuador; (c) Localidad del río Colca en Perú; (d) Localidad alterada del río Mosna en Perú; (e) Localidad con bosque de ribera con *Eucalyptus sp* en el río Mira en Ecuador; (f) Localidad con cultivos cercanos a la ribera en el río Santa en Perú.

La composición del bosque montano cercano a la ribera de los ríos es muy variada (Figura 2a, b y c), e incluye arbustos y árboles como pumamaqui (*Oreopanax sp.*), chilcas (*Baccharis latifolia* y *Baccharis sp.*), escorpión (*Tournefortia fuliginosa*), mosqueras (*Croton wagneri* y *Croton coriaceus*), tocte (*Juglans neotropica*), colca (*Miconia crocea*) y zapatitos (*Calceolaria sp.*) que son los más comunes para la zona baja del bosque montano (Calles, 2007; ECOLAP & MAE, 2007). Por otro lado, en la zona de transición de bosque montano a páramos y punas, denominada también como ceja andina, las especies dominantes son *Gynoxys buxifolia* (Asteraceae), espuela de gallo (*Berberis lutea*), escorpión, guayusa de monte (*Hedyosmum scabrum*), paraguas (*Gunnera pilosa*), peralillo (*Vallea stipularis*), arrayán (*Myrcianthes halli*), especies de piper, *Hesperomeles ferruginia* (Rosaceae) y *Cervantesia tomentosa* (Santalaceae) (Winckell *et al.*, 1997; ECOLAP & MAE, 2007; Acosta *et al.*, 2009). Lamentablemente

la presión antrópica existente ha hecho que estas comunidades vegetales se hayan restringido a quebradas o zonas muy limitadas, y en su lugar se ha incrementado la plantación de pinos (*Pinus sp*), eucalipto (*Eucalyptus sp*), pastizales y plantaciones agrícolas (ECOLAP & MAE, 2007; Acosta *et al.*, 2009) (Figura 2d, e y f).

### ***Páramos, punas y bosques relictos de altitud***

Los páramos y las punas son dos ecosistemas andinos que se encuentran en la zona alta de los Andes. El límite inferior de altitud de estos ecosistemas depende en gran medida de las características ambientales y climatológicas de la zona en la que se encuentra (García & Beck, 2006; Mena & Hofstede, 2006), sin embargo en esta tesis tomaremos a los 3500 msnm como el límite inferior de esta formación vegetal, ya que en nuestro estudio a esta altitud promedio es donde los cambios en la formación vegetal eran evidentes. En esta zona la temperatura media bordea los 6° C y en la noche esta puede bajar de los 0° C. La humedad y la pluviosidad dependerán de la zona en la que se encuentre, siendo más húmedos los páramos en Ecuador y en la zona norte del Perú (Mena & Hofstede, 2006), mientras que los del sur del Perú (Punas) son mucho más secos (García & Beck, 2006).

Se pueden diferenciar varios tipos de páramos como: el herbáceo, el de almohadillas, el de frailejones (*Espeletia pycnophilla*), el arbustivo y el seco (Puna), (Figura 3a, b, c, d y e), aunque en todos los casos los géneros *Festuca*, *Calamagrostis*, *Stipa*, *Muhlenbergia* y *Agrostis* (Poaceae) y especies de baja altura son los dominantes (Winckell *et al.*, 1997; García & Beck, 2006; Kessler, 2006; Mena & Hofstede, 2006). Esta vegetación hace que los ríos que se encuentran a esta altitud tengan ecosistemas naturales de ribera casi sin cobertura.

En esta formación vegetal, además, podemos encontrar bosques relictos de vegetación arbustiva y árboles pequeños como el *Polylepis spp.* (Figura 3f) que generalmente están restringidas a quebradas o zonas de ladera donde la accesibilidad es limitada (García & Beck, 2006; Kessler, 2006; Mena & Hofstede, 2006; Acosta *et al.*, 2009). A pesar de ser *Polylepis* el género dominante de estos bosques también podemos encontrar géneros como *Baccharis*, *Mutisia*, *Weinmannia*, *Clethra*, *Escallonia*, *Vallea*, *Citharexylum*, *Clusia* y *Oreopanax* (Kessler, 2006). En estos bosques relictos la vegetación es de porte más bien bajo y en muchos casos compacta, estrategia que permite un mejor desarrollo de la vegetación en las condiciones adversas del páramo o puna.



**Figura 3.** Localidades muestreadas pertenecientes a la formación vegetal de páramos: (a) puna herbácea de la cuenca del río Mosna; (b) páramo de almohadillas de la cuenca del río Guayas; (c) páramo de frailejones de la cuenca del río Mira; (d) puna arbustiva de la cuenca del río Santa; (e) puna de la cuenca del río Colca; (f) bosque de *Polylepis* de la cuenca del río Mira.

Aunque el páramo y la puna son algo diferentes, ya que en estos últimos la estacionalidad es más marcada y la climatología más seca (García & Beck, 2006; Mena & Hofstede, 2006), para los análisis realizados en esta tesis se los agrupa en una sola formación vegetal a las que denominaremos páramos y punas, ya que para los ríos lo importante es la falta de cobertura de su canal por la ausencia de bosque de ribera más que formación vegetal.

### Los ríos altoandinos: ecología y presiones

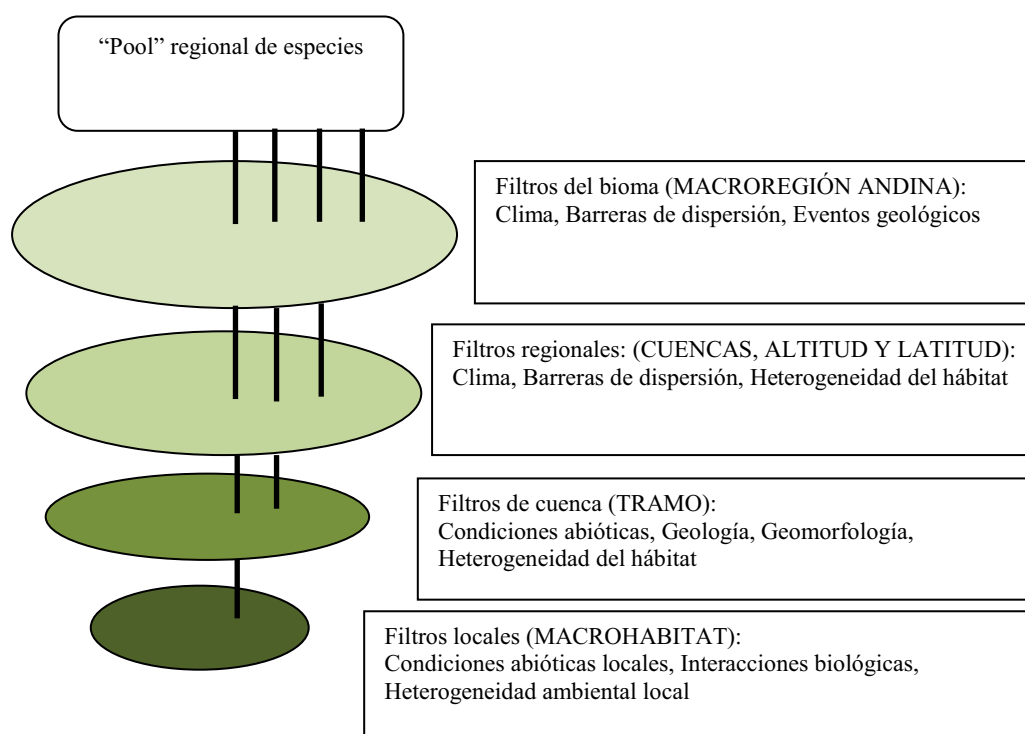
La gran importancia ecológica y económica de las zonas altas de montaña está cada vez más reconocida (Buytaert *et al.*, 2006; Anderson *et al.*, 2011), y, en especial, la de los ecosistemas acuáticos de montaña como son los ríos altoandinos, tanto por ser reservorio de recursos hídricos como por los servicios ecológicos que proveen. Entre estos servicios podemos incluir la mitigación de avenidas, el mantenimiento de una buena calidad y cantidad del agua, la recarga de acuíferos, la retención de sedimento, el reciclado de nutrientes, la disponibilidad de hábitat para la biota y el aporte de recursos tróficos para los ecosistemas que se encuentran aguas abajo en las cuencas hidrográficas

(Meyer *et al.*, 2003; Anderson *et al.*, 2011). Por otro lado, las zonas ecuatoriales y tropicales se han señalado como reservorios importantes de biodiversidad (Mittermeier *et al.*, 1998; Myers *et al.*, 2000). Este último autor señala a los Andes tropicales como una de las zonas prioritarias a conservar.

Los datos publicados indican que los ríos altoandinos se caracterizan por una variabilidad ambiental muy amplia y por estar sujetos a fluctuaciones importantes de sus características fisicoquímicas (Jacobsen, 2003, 2004; Ríos-Touma, 2004; Acosta, 2005; Tejerina-Garro *et al.*, 2005; Ríos-Touma, 2008; Roldán & Ramírez, 2008; Acosta, 2009). Estas variaciones suelen ser el resultado de la acción conjunta de causas naturales y antropogénicas, dado que la ocupación humana se hace sentir a gran altitud desde, al menos, la época preincaica (Mena & Hofstede, 2006; Buytaert *et al.*, 2007). Actualmente las alteraciones más frecuentes de los ecosistemas andinos son las que provienen de los efectos de la agricultura, la deforestación, la minería y la construcción de caminos (García & Beck, 2006; Mena & Hofstede, 2006; Sánchez-Vega & Dillon, 2006). Por lo que respecta a los ecosistemas fluviales, la reducción del caudal para uso humano y las alteraciones del régimen hidráulico o el aporte de aguas residuales al medio acuático, son los factores de perturbación que contribuyen de manera importante a la degradación de estos ecosistemas acuáticos (Ríos-Touma, 2008; Acosta, 2009; Anderson *et al.*, 2011). Estas presiones sobre el medio hacen necesaria la implementación de sistemas de evaluación de la calidad ecológica de los ríos altoandinos que puedan ser utilizados por las entidades gestoras del agua y que ayuden a la conservación del recurso hídrico, tal es el caso de las propuestas hechos por Acosta *et al.* (2009) y Encalada *et al.* (2011). Sin embargo este tipos de trabajos requiere como paso previo un mejor conocimiento de sus comunidades biológicas.

### **Escalas de estudio que influyen sobre las comunidades de organismos acuáticos de los ríos altoandinos**

A diferentes escalas de estudio existen filtros selectivos que determinan la ausencia o abundancia de las especies que conforman la comunidad (Frissell *et al.*, 1986; Tonn *et al.*, 1990; Poff, 1997; Gaston, 2000; Habersack, 2000). Esta interacción de las especies con las características ambientales son las que definen el “pool” regional de especies (Figura 4).



**Figura 4.** Representación de los procesos de limitación de las especies a diferentes escalas espaciales (Adaptada de Poff, 1997).

Así, los procesos históricos, climáticos y eventos geológicos hacen que algunas especies no se encuentren en un lugar determinado por la imposibilidad de superar barreras geológicas. A escala regional, el clima, las barreras de dispersión y la heterogeneidad del hábitat son también factores que excluyen la presencia de ciertas especies. A escala de cuenca intervienen la geología, condiciones abióticas, la geomorfología y la heterogeneidad de hábitat como factores determinantes de la comunidad. Finalmente las condiciones abióticas locales, las interacciones biológicas, la heterogeneidad ambiental local y el macrohábitat son también factores que explican las comunidades presentes en un lugar determinado (Poff, 1997; Sánchez *et al.*, 2007).

Los estudios realizados en la región andina coinciden en que la mineralización, la altitud y la conservación del hábitat ribereño determinan las características ambientales del medio y de la composición de las comunidades que en él habitan (Illies, 1969; Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen *et al.*, 2003; Moya *et al.*, 2003; Segnini, 2003; Días-Quirós, 2004; Acosta *et al.*, 2009). Jacobsen *et al.* (2003) y Jacobsen (2004, 2008) sintetizan los estudios realizados hasta el momento en los ríos altoandinos y señalan a las características regionales a gran escala, como la geología, la latitud, o la altitud, como

los factores determinantes en la composición y abundancia de los macroinvertebrados acuáticos en los Andes ecuatoriales. Jacobsen *et al.* (2003) apuntan al descenso gradual del oxígeno y la temperatura como los factores que más influyen a las comunidades en el gradiente altitudinal. El gradiente latitudinal en cambio, estaría determinado por la geomorfología y por la climatología, pero no ha sido tan estudiado (Jacobsen *et al.*, 1997).

Así mismo, la importancia de la variación de factores locales como el caudal (inundaciones y sequías) o la heterogeneidad y composición del sustrato han sido apuntadas y estudiadas en los Andes de forma preliminar por varios autores (Flecker & Feifarek, 1994; Jacobsen & Encalada, 1998) y, recientemente, Ríos-Touma (2004, 2008) y Acosta (2005, 2009), han realizado diversos estudios en cuencas de Ecuador y de Perú, con la idea de aportar datos que permitan obtener resultados generalizables de la ecología de los macroinvertebrados bentónicos de los ríos altoandinos.

¿Pero cuál es el patrón de distribución de la comunidad bentónica a nivel regional? y ¿La respuesta de la comunidad bentónica es la misma si la estudiamos a un nivel taxonómico menor? Para responder estas preguntas y mejorar el conocimiento actual de la ecología de los ríos altoandinos este estudio se ha desarrollado en una amplia zona altoandina, lo que nos permite trabajar a diferentes escalas de estudio. Así podremos determinar la variabilidad de los factores ambientales que caracterizan a los ríos altoandinos, además de explicar las relaciones entre los organismos acuáticos y los factores ambientales, así como las características que definen el “pool” de especies de los ríos altoandinos tropicales.

Con la visión del contexto geográfico, climático y biogeográfico presente en la zona alta de los Andes analizaremos los patrones de distribución de la comunidad bentónica de los ríos altoandinos y los factores que la determinan. Por una parte, definiremos la variabilidad de los factores y su influencia sobre la comunidad a escala de la región andina, así como en el gradiente latitudinal (cuencas hidrográficas y dominios morfotectónicos) y el cambio altitudinal (formación vegetal), los cuales serán los tres niveles a estudiar en la región altoandina. Los filtros en el nivel de cuenca son analizados con los datos de las estaciones de muestreo de cada cuenca lo que nos indicará la variabilidad dentro de una zona. Finalmente los factores que pueden ser determinantes como filtros locales se analizarán usando los datos recopilados de los



hábitats dominantes y marginales (ver metodología capítulo 2) que fueron muestreados en estos ríos altoandinos.

### **Herramientas de evaluación de la calidad del agua de los ríos altoandinos**

Junto a la mejora del conocimiento básico sobre la ecología de los ecosistemas fluviales andinos, cada vez se hace más urgente el desarrollo y aplicación de sistemas de diagnóstico del estado ecológico de los ríos que puedan ayudar a la gestión sostenible de los ecosistemas acuáticos, más aún cuando las actividades antrópicas y los asentamientos humanos en esta zona han tenido un crecimiento poco ordenado (Roldán, 1999; Jacobsen, 2008; Maldonado *et al.*, 2011). La mayor parte de los escasos estudios de determinación de la calidad del agua en Latinoamérica utilizan protocolos de valoración a partir de la fisicoquímica del agua solamente, a pesar de que es bien conocido el interés de una evaluación realizada a partir de las comunidades bióticas (Karr, 1981; Barbour *et al.*, 1999; Roldán, 1999; Carrera & Fierro, 2001; Domínguez & Fernández, 2009; Encalada *et al.*, 2011).

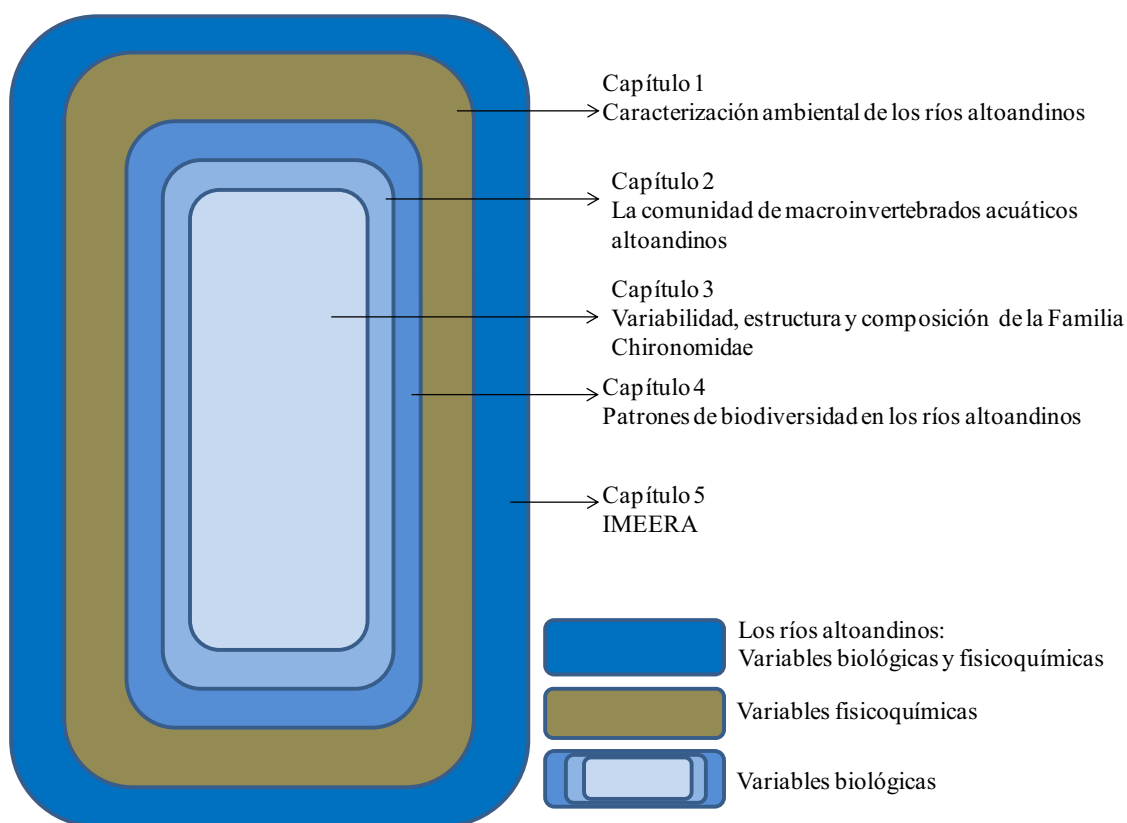
El estudio de la ecología y el desarrollo de herramientas de gestión de los ecosistemas acuáticos basados en las comunidades de macroinvertebrados han sido realizados y desarrollados mayoritariamente en Europa y Norteamérica (Roldán, 1996, 1999; Bonada *et al.*, 2004; Acosta *et al.*, 2009). Su aplicación en Sudamérica es poco generalizada, y si bien hay varios estudios que usan la bioevaluación y determinan su respuesta a los vertidos urbanos, sólidos en suspensión o actividades mineras (Prat *et al.*, 2009) en la zona altoandina son bastante escasos. Muy recientemente, el desarrollo de protocolos de evaluación del estado ecológico de los ríos altoandinos como el CERA (Acosta *et al.*, 2009), la simplificación del mismo (CERA-S) que fue desarrollado pensando en los gestores del recurso (Encalada *et al.*, 2011) o propuestas de bioindicación como el ABI (Ríos-Touma *et al.*, in prep.) han proporcionado las primeras herramientas para la gestión de los ríos altoandinos. En esta tesis se propone dar un paso más en esta dirección y se presenta el Índice Multimétrico del Estado Ecológico de los Ríos Altoandinos (IMEERA) para evaluar la calidad del agua en esta zona del Ecuador y Perú usando los macroinvertebrados acuáticos.

En la actualidad las propuestas de bioindicación aplicables a zonas altoandinas se caracterizan por usar datos de tipo semicuantitativo, como el ABI (Acosta *et al.*, 2009), el BMWP- Col (Roldán, 1999) o el índice EPT (Carrera & Fierro, 2001). Por su parte, el

índice IMEERA se desarrolla a partir de una base de datos cuantitativa obtenida en un muestreo extenso en ocho cuencas desde el norte de Ecuador al sur del Perú. La extensión geográfica de los datos da al IMEERA una ventaja adicional frente al ABI, ya que este necesita realizar correcciones al valor final del índice dependiendo de la zona a evaluar y en función del valor final del QBR-And, mientras que el IMEERA se pretende que pueda ser usado en zonas amplias lo que esperamos sea de gran ayuda a las entidades gestoras y de conservación del recurso hídrico.

### **Estructura general, objetivos e hipótesis de la tesis**

Como ya se ha indicado, esta tesis se llevó a cabo en la zona altoandina (sobre los 2000 msnm) del Ecuador y el Perú. Se muestrearon ocho cuencas distribuidas a lo largo de los Andes de estos dos países, además se consideró oportuno muestrear cuencas tanto de la vertiente del Pacífico como del Atlántico. En cada cuenca también se muestrearon tanto localidades de referencia (con una mínima o nula intervención antrópica) como localidades con diferentes grados de alteración. En estas cuencas hemos estudiado la estructura y variabilidad tanto de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos como de sus características fisicoquímicas e hidromorfológicas. Adicionalmente, analizamos como varían los factores ambientales a diferentes escalas de estudio, si bien los estudios de ecología de ríos se acostumbra a realizarlos desde los aspectos ecológicos más generales hacia el detalle, en esta tesis, hemos decidido dar un enfoque diferente. Primero analizamos las características ambientales de los ríos altoandinos, y definimos los factores de mayor importancia que caracterizan a estos ríos. Posteriormente estudiamos los factores ambientales y su influencia sobre la composición y abundancia a nivel de familia y género tanto de la familia Chironomidae como de la comunidad en su totalidad. Finalmente, y de carácter más general y aplicado, se estudiará la relación entre los factores ambientales, las alteraciones antropogénicas y la comunidad bentónica a nivel de familia, que derivará en una herramienta de evaluación de la calidad ecológica de los ríos altoandinos (Figura 5).



**Figura 5.** Representación esquemática del desarrollo de la tesis.

Para esclarecer el desarrollo de la tesis y de cada capítulo, en la tabla 2 se resumen las características y tipo de matrices usadas para cada uno de ellos y posteriormente se hace un resumen y se presentan las hipótesis de cada capítulo. Cabe indicar que el número de estaciones dependerá por un lado del nivel taxonómico, ya que por ejemplo si trabajamos a género únicamente trabajaremos con 6 cuencas (de las 8 muestreadas) ya que solo en estas se identifico a los quironómidos a este nivel taxonómico, o por otro lado, como es el caso del Capítulo 2, donde el número de las estaciones depende de las localidades de referencia, ya que en este caso no consideramos las estaciones con alteraciones antrópicas (Para más detalles ver Tabla 2).

**Tabla 2.** Tabla resumen de cada uno de los capítulos de la tesis con las variables, nivel taxonómico, estaciones, número de estaciones y número de cuencas.

	Variable	Nivel taxonómico	Estaciones	Número de estaciones	Número de cuencas
<b>Capítulo 1</b>	Fisicoquímica		Referencia e impactadas	123	8
<b>Capítulo 2</b>	Comunidad bentónica	Familia y género	Referencia	56	8
<b>Capítulo 3</b>	Chironomidae	Género	Referencia e impactadas	92	6
<b>Capítulo 4</b>	Comunidad bentónica	Género	Referencia e impactadas	92	6
<b>Capítulo 5</b>	Comunidad bentónica y fisicoquímica	Familia	Referencia e impactadas	123	8

En el **Capítulo 1** se analiza la variabilidad de las características fisicoquímicas, hidromorfológicas y de hábitat de los ríos altoandinos a nivel de macro-región

altoandina. Además se analiza la variabilidad en dos gradientes, por un lado el gradiente latitudinal, para el cual se analiza la variabilidad por niveles de estudios de cuencas hidrográficas y de dominios morfotectónicos, y por otro lado en el gradiente altitudinal, para el cual se asocian los ríos por formación vegetal. Así determinaremos los factores que podrían influir y determinar la composición de las comunidades de macroinvertebrados altoandinos. Para este capítulo se plantean las siguientes hipótesis: i) Las características fisicoquímicas e hidromorfológicas de los ríos de la región altoandina deberían estar muy influenciadas por la altitud siguiendo lo propuesto por Jacobsen (2008), cuando caracteriza a los ríos altoandinos. ii) Las características fisicoquímicas e hidromorfológicas en los distintos dominios morfotectónicos habrían de ser dependientes, en gran parte, de la composición geomorfológica de la cuenca, tal como Segnini (2005) y Jacobsen (2008) señalan al describir a los ríos andinos.

Tras caracterizar al ambiente de los ríos altoandinos, en los siguientes capítulos estudiaremos la comunidad de los macroinvertebrados acuáticos y su relación con los factores ambientales. En el **Capítulo 2** se analizará la composición y la variabilidad de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos a nivel de familia y género de las 8 cuencas en sus localidades de referencia. El cambio taxonómico nos permitirá establecer los patrones de distribución de la comunidad y su respuesta frente a los factores ambientales, que servirán para el desarrollo del índice multimétrico. En primer lugar se analizará la influencia del gradiente latitudinal y altitudinal sobre las comunidades altoandinas y se determinarán las familias que muestran un cierto patrón frente al gradiente. Posteriormente, se determinará la composición de la comunidad agrupando las localidades en las escalas de estudio propuestas. Por otro lado, se determinará cuales son los factores ambientales que influyen en la composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos a una escala espacial mayor (región altoandina) y si la variabilidad de la comunidad está determinada por dicha variabilidad ambiental. Las hipótesis planteadas para este capítulo son: i) Se esperaría que la comunidad de macroinvertebrados acuáticos a nivel de género y familia en las localidades de referencia esté fuertemente influenciada por la altitud (Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008; Jacobsen & Brodersen, 2008), en especial por variables como el oxígeno y temperatura que disminuyen a mayor altitud (Jacobsen *et al.*, 2003; Jacobsen & Marín, 2007; Jacobsen, 2008). ii) En el gradiente latitudinal la composición de la comunidad de las localidades de referencia parecería tener una influencia histórica y

podría estar altamente influenciada por la temperatura que tiende a disminuir hacia el sur (Emck *et al.*, 2006). iii) Los cambios en la heterogeneidad del hábitat y el bosque de ribera pensamos son variables que influirían en gran medida a la comunidad bentónica de las localidades de referencia en el gradiente altitudinal (Jacobsen, 2003; Lorion & Kennedy, 2009). Por su parte en el latitudinal la heterogeneidad de hábitat y el bosque de ribera disminuyen su influencia, mientras que la mineralización debería ser determinante por la importancia geomorfológica regional (Argollo, 2006).

A continuación, en el **Capítulo 3** estudiamos en seis cuencas a los componentes de la familia Chironomidae, que a pesar de ser una de las familias más abundantes en la comunidad de macroinvertebrados, está poco estudiada en la zona andina. En este capítulo se comprobará si las escalas de estudio latitudinal y altitudinal, influyen en la composición de esta familia. Las hipótesis planteadas para este capítulo son: i) Esperamos que la composición de la comunidad de los géneros y grupos de especies de quironómidos altoandinos presente diferencias importantes, las cuales estarían determinadas principalmente por la litografía, la climatología o la biogeografía propias de cada cuenca (García & Añón, 2007; Puntí, 2007; Ferrington, 2008; Acosta & Prat, 2010). Y por otro lado, ii) a nivel regional esperamos que la altitud tenga una influencia mayor por los cambio en las variables como el oxígeno, temperatura y heterogeneidad del hábitat, al igual que afecta al resto de la comunidad bentónica altoandina (Vannote *et al.*, 1980; Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008).

En el **Capítulo 4** se analizará la comunidad de macroinvertebrados acuáticos a nivel de género (incluyendo los quironómidos) de seis cuencas altoandinas. Este capítulo busca definir los patrones de distribución de toda la comunidad, así como determinar los patrones de diversidad en las diferentes escalas de estudio. Los patrones de distribución se estudiarán tanto a escala regional, como latitudinal y altitudinal. Además, a un nivel de escala local, se analizará la influencia de los hábitats muestreados (dominantes y marginales) sobre la variabilidad de la diversidad de los ríos altoandinos. Las hipótesis planteadas para este capítulo son: i) En la región andina estudiada la distribución espacial de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos debería mostrar un patrón claro de decrecimiento en la riqueza a medida que la latitud aumenta, (de 0,71° latitud norte a 16,52° latitud sur). ii) En el gradiente altitudinal (de 2000 msnm a 4800 msnm) esperamos que la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos tropicales muestre valores mayores de diversidad  $\alpha$  a menor altitud (Jacobsen, 2008).

iii) Los cambios a lo largo de los gradientes mencionados, no se deberían producir de forma gradual, sino que esperamos encontrar discontinuidades o puntos de inflexión en el reemplazo de especies medido como valor de  $\beta$  diversidad. Para la altitud el punto de cambio debería estar situado coincidiendo con el límite del bosque. Para la latitud, y en concordancia con resultados de otros grupos de organismos (Aramayo *et al.*, 2004) y nuestros resultados de los capítulos previos de esta tesis esperaríamos una diferenciación clara entre los Andes del Norte y los Andes centrales y la zona de Puna ya en el límite con Bolivia.

Finalmente, conociendo la variabilidad ambiental y de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, en el **Capítulo 5** se propondrá y testará un índice multimétrico (IMEERA) para la evaluación de la calidad ecológica de los ríos altoandinos. Usando la comunidad de macroinvertebrados acuáticos tanto de las localidades de referencia como de las localidades alteradas. Para este capítulo se calcularán 59 métricas usando la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, las cuales se correlacionarán con el gradiente de estrés. Posteriormente, usando metodologías de estadística y análisis gráficos se determinarán los índices finales. La hipótesis general de este capítulo es: i) El uso de las métricas que componen el IMEERA debería ser capaces de determinar la calidad ecológica de los ríos altoandinos mostrando una buena discriminación de las localidades impactadas de las de referencia.



---

**Capítulo 1: CARACTERIZACIÓN  
FISICOQUÍMICA E  
HIDROMORFOLÓGICA DE LOS  
RÍOS ALTOANDINOS DE ECUADOR  
Y PERÚ**

---

---

---





## INTRODUCCIÓN

La cordillera de los Andes atraviesa el continente sudamericano de norte a sur y es considerada como una zona donde se concentran una alta variabilidad tanto ambiental como de diversidad biológica (Young, 2011). La complejidad en la composición de sus estructuras geomorfológicas influye en la circulación del aire y condicionan los tipos de climas (Emck *et al.*, 2006; Young, 2011), y en consecuencia controla en gran medida los regímenes hidrológicos a través del continente (Montgomery *et al.*, 2001; Argollo, 2006). Estas particularidades de la zona andina conlleva a una elevada heterogeneidad ambiental y crea unas limitaciones biofísicas que determinan la complejidad ecosistémica existente (Hedin & Hetherington, 1996; Jacobsen *et al.*, 1997; Gaston, 2000; Jacobsen, 2003; Corigliano *et al.*, 2005; Argollo, 2006; Ellenrieder, 2007; Jacobsen & Brodersen, 2008; Palma & Figueroa, 2008).

La influencia de los Andes es determinante también sobre las características ambientales de los ríos altoandinos, que son un claro reflejo del lugar donde se encuentran. Si bien los estudios que se han realizado para caracterizar los ríos andinos son escasos, en especial en los ríos de orden menor (Domínguez-Granda *et al.*, 2005; Segnini & Chacón, 2005), los datos publicados indican que los ríos altoandinos son muy variables y presentan fluctuaciones importantes de sus características fisicoquímicas (caudal, temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad, etc.) (González *et al.*, 2004; Jacobsen, 2004; Jacobsen, 2008), incluso con una temporalidad diaria extrema. Varios autores atribuyen a la altitud como el factor más importante y responsable de determinar la variabilidad de las características fisicoquímicas de los ríos altoandinos (Jacobsen *et al.*, 1997; Carrera & Gunkel, 2003; Jacobsen, 2003, 2004). Así, diversos estudios muestran cómo cambian algunas características fisicoquímicas en el gradiente altitudinal, entre ellas la disminución de la concentración de oxígeno y la temperatura a medida que aumenta la altitud (Jacobsen *et al.*, 2003; Corigliano *et al.*, 2005; Ellenrieder, 2007; Jacobsen & Marín, 2007). Esta variabilidad natural puede estar adicionalmente modificada por la actividad humana que afecta en mayor medida al pH, la conductividad, el oxígeno disuelto, la concentración de fosfatos, nitritos, nitratos, amonio, metales pesados, etc., así como a las características hidromorfológicas de los ríos (Maddock, 1999; Buytaert *et al.*, 2006; Acosta, 2009; Prat *et al.*, 2009). Como se menciona, la mayoría de estudios se han centrado en la variación de los factores a los

largo del gradiente altitudinal, pero la variabilidad de los factores ambientales a lo largo del gradiente latitudinal no ha sido bien estudiada.

De momento los estudios que se han realizado sobre las características ambientales de los ríos altoandinos se han limitado a una sola cuenca o a pocas cuencas de un mismo país (Ribera & Vogler, 2000; Jacobsen, 2003; Moya *et al.*, 2003; Segnini, 2003; Días-Quirós, 2004; Jacobsen, 2004; Segnini & Chacón, 2005; Jacobsen, 2008). Por consiguiente, con los estudios actuales es difícil comparar datos entre ríos de diferentes países y latitudes, ya que muchas veces no se analizaron los mismos parámetros o los métodos no fueron los mismos, y no siempre se estudiaron a la vez los parámetros fisicoquímicos e hidromorfológicos, lo que dificulta en gran medida la interpretación de los patrones de las variables a nivel regional.

Esta insuficiencia es la que se pretende paliar en el presente estudio, en la medida de lo posible. Para ello, se ha trabajado en un área de estudio que abarca varias cuencas de dos países con localidades situadas en diferentes rangos latitudinales, altitudinales y con diferentes grados de perturbación, siempre usando la misma metodología. Se intenta así obtener una caracterización de los ríos altoandinos en su conjunto, a partir de una visión amplia de las características ambientales de los ríos de la región altoandina del Ecuador y Perú, que sirva de base para otros estudios y pueda ser útil para la gestión del recurso hídrico a nivel regional.

El objetivo concreto de este estudio es determinar la variabilidad ambiental de los ríos de la región altoandina, así como la influencia del gradiente latitudinal y altitudinal sobre sus características ambientales. Lo que nos ha llevado a plantearnos las siguientes hipótesis: i) Las características fisicoquímicas e hidromorfológicas de los ríos de la región altoandina deberían estar muy influenciadas por la altitud siguiendo lo propuesto por Jacobsen (2008), cuando caracteriza a los ríos altoandinos. ii) Las características fisicoquímicas e hidromorfológicas en los distintos dominios morfotectónicos habrían de ser dependientes, en gran parte, de la composición geomorfológica de la cuenca, tal como Segnini (2005) y Jacobsen (2008) señalan al describir a los ríos andinos.

## **METODOLOGÍA**

### **Área de estudio**

Entre octubre del 2007 y noviembre del 2008, se muestrearon 123 localidades en 4 cuencas del Ecuador y 4 cuencas del Perú (Figura 1 de la introducción general) de las cuales la mitad pertenecen a la vertiente del Pacífico y la otra mitad son afluentes del Amazonas. En cada cuenca se muestrearon entre 14 y 16 localidades situadas a lo largo de un gradiente altitudinal desde los 2000 a los 4800msnm. Además se procuró incluir tanto a localidades sin perturbación humana como a localidades con diferentes afectaciones antrópicas.

### **Muestreo**

La velocidad del agua se midió con un correntímetro modelo MiniAir, mientras que el ancho del río y la profundidad se midieron en varios transectos para posteriormente calcular el caudal. Desde el punto superior del tramo se midió la pendiente con un clinómetro, intentando estar lo más cerca del suelo. Se consideró como punto de referencia al punto inferior del tramo y se calculó el porcentaje de la pendiente del mismo. El pH y la conductividad se midieron “in situ” con una sonda multimétrica modelo YSI-63, mientras que el oxígeno disuelto (en mg/l y % de saturación) y la temperatura lo fueron con un oxímetro modelo YSI 550.

Por otra parte se tomaron dos muestras de agua para ser procesadas en el laboratorio. Una muestra de 500 ml de agua fue refrigerada; durante un máximo de 48 horas para el análisis de amonio, nitritos, nitratos, fosfatos, cobre, plata, zinc y hierro, con un espectrofotómetro portátil Hach Lange modelo DR2800. La segunda toma de muestra de agua (50ml) se congeló y fue usada para los análisis de los cationes (sodio, magnesio, calcio y potasio) y aniones (cloruros y sulfatos) que se realizaron en los Servicios Científico-Técnicos de la Universidad de Barcelona.

Para la evaluación de las características de hábitat fluvial se aplicó el índice IHF que ha sido recientemente adaptado a zonas andinas (Acosta *et al.*, 2009). Este índice evalúa el estado general del hábitat fluvial en las localidades muestreadas especialmente en los aspectos que pueden influir en la composición de las comunidades bióticas (Pardo *et al.*, 2002), mediante 7 apartados: 1) Inclusión en los rápidos, 2) Frecuencia de rápidos, 3) Composición del sustrato, 4) Régimen de velocidad/profundidad, 5) Porcentaje de

sombra, 6) Elementos de heterogeneidad, 7) Cobertura de vegetación acuática. Para este índice se han establecido 3 categorías para definir el estado del hábitat fluvial (Pardo *et al.*, 2002; Acosta *et al.*, 2009).

Las características y la calidad de la zona riparia de los ecosistemas fluviales se ha medido con el índice QBR-And (Acosta *et al.*, 2009) que es una modificación del QBR de Munné *et al.* (2003). Este índice evalúa el bosque de ribera en cuatro apartados: 1) Grado de cubierta de zona de ribera, 2) Estructura de la cubierta, 3) Calidad de la cubierta y 4) Grado de naturalidad del canal fluvial. Cada uno de los apartados tendrá un valor máximo de 25 puntos y la sumatoria del valor de cada apartado dará el valor total del índice. Los valores permiten establecer cinco rangos de calidad de la zona de ribera (>95: estado natural; 90-75: calidad buena; 70-55: calidad aceptable; 30-50: calidad mala; < 25: calidad pésima) (Munné *et al.*, 2003). Este índice fue modificado y adaptado para su uso en los Andes (QBR-And) (Acosta *et al.*, 2009) y ha sido aplicado en este estudio con estas modificaciones. El QBR-And difiere del QBR (Munné *et al.*, 2003) original en algunos aspectos. Por una parte el apartado de Calidad de la Cubierta ha sido modificado completamente para los lugares donde existe bosque (<3500 msnm), debido a las diferencias de las formaciones vegetales neotropicales altoandinas con las comunidades de ribera para las cuales fue desarrollado el índice. En las localidades de muestreo que superan los 3500 metros de altitud la vegetación consiste en puna o páramo. Dado que en estas formaciones vegetales el bosque de ribera no tiene cobertura arbórea de forma natural, Acosta *et al.* (2009) propusieron excluir el apartado de Estructura de la Cubierta, por lo que el valor máximo del índice en estas áreas es de 75 puntos. Para que fuera posible la comparación entre datos de QBR-And de los páramos y punas con el resto de formaciones vegetales se aplica una corrección y se estandarizan todos los valores obtenidos del índice a una escala de 0 a 1 (Acosta *et al.*, 2009).

### **Análisis de datos**

En primer lugar, para tener una visión amplia de las variables fisicoquímicas e hidromorfológicas, estas fueron tratadas con estadística descriptiva (máximos, mínimos y medias), los valores de todas las variables ambientales se detallan en el anexo 1.

Con el fin de entender mejor la variabilidad ambiental en diferentes escalas los análisis se realizaron agrupando a las localidades, a los cuales llamaremos niveles de estudio. El

primer nivel de estudio se realizó agrupando a las distintas localidades según a la cuenca hidrográfica a la que pertenecen, esto nos ayudara a entender la variabilidad ambiental comparando las diferentes cuencas muestreadas. Por otro lado, y de carácter latitudinal se agrupa a las localidades según al dominio morfotectónico al que pertenecen según la descripción de Argollo (2006). Y finalmente, agrupamos las localidades según a la formación vegetal a la que pertenecen, refiriéndonos como bosques montanos a las localidades bajo los 3500 msnm con bosque de ribera bien desarrollado, y a páramos y punas a las localidades sobre los 3500 msnm con vegetación ribereña poco desarrollada o carente de ella.

Para determinar si existen diferencias significativas de las características ambientales entre los grupos de las escalas de estudio, se realizó un Análisis de Similaridades Anidado (ANOSIM) usando todas las variables ambientales (fiscoquímica e hidromorfológicas) mediante el programa PRIMER versión 6 (Clarke & Warwick, 1994).

Seguidamente, ya que varios autores señalan que las características fiscoquímicas de los ríos están en gran medida establecidas por la composición litográfica (Rivera *et al.*, 2002; Moya *et al.*, 2003; Segnini & Chacón, 2005; Jacobsen, 2008) queremos comprobar si a nivel regional sucede lo mismo. Para determinar si la composición geomorfológica define la fiscoquímica de los ríos altoandinos independientemente de la hidromorfología, se realizó un Análisis Cluster (AC) únicamente con las variables fiscoquímicas usando el programa PRIMER versión 6 (Clarke & Warwick, 1994).

Para definir cuáles de todos los parámetros ambientales analizados (tanto fiscoquímicos como hidromorfológicos) son los que presentan una mayor variabilidad en los ríos altoandinos estudiados se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis agrupa las variables según la longitud del gradiente ambiental dando una idea de la heterogeneidad ambiental presente, y ordena las variables por su importancia (Cáceres *et al.*, 2003). Previo al desarrollo del ACP, se realizó una correlación de Pearson con las variables ambientales, para de esta forma identificar las variables redundantes ( $r > 0,8$ ) y así reducir su número. Posteriormente, para analizar las tendencias presentes en los datos de las variables seleccionadas se realizó el ACP con las variables no redundantes. Este análisis fue realizado con el programa Ginkgo (Cáceres *et al.*, 2003). En el caso de las variables hidromorfológicas, siguiendo el

ejemplo de trabajos anteriores (Acosta, 2009), se ha usado tanto el valor global de los índices aplicados como el valor parcial de cada uno de sus apartados, por la información que aportan sobre el cauce y la ribera.

Posteriormente e independientemente de los resultados del ACP, se analizó la importancia de las variables en relación a los niveles estudiados en el filtro regional. Esto se hizo para intentar conocer de forma más clara la importancia de los diferentes factores dentro de los niveles estudiados del filtro regional altoandino. Para esto se evaluaron las variables ambientales medidas agrupadas de acuerdo a los tres niveles de estudio; por un lado la cuenca hidrográfica y los dominios morfotectónicos que reflejan el gradiente latitudinal y por otro lado la formación vegetal que expresan el gradiente altitudinal. Previamente se analizó la normalidad (test de Shapiro-Wilks) de las variables ambientales. En este análisis la distribución de las variables ambientales no mostraron ser normales, por lo que se aplicó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para determinar las variables significativas en cada factor ( $p < 0,05$ ) usando el programa Statgraphics Plus 5.0 (Statgraphics, 1994–2000).

## **RESULTADOS**

### **Características ambientales de los ríos altoandinos**

Las variables fisicoquímicas así como hidromorfológicas analizadas presentan valores muy diferentes entre unos ríos y otros, mostrando la heterogeneidad de los ríos altoandinos estudiados (Anexo 1). Las características hidromorfológicas muestran valores que diferencian en especial a los ríos de cabecera con los de altitudes menores, y, como es de esperar, el caudal, el ancho del río y la profundidad muestran valores mayores en las localidades de menor altitud.

Entre las variables fisicoquímicas, el oxígeno muestra una tendencia a ser bajo en las localidades que muestran contaminación orgánica y en localidades que se encuentran a mayor altitud. El pH muestra valores cerca de la neutralidad o ligeramente alcalinos en todas las cuencas a excepción de dos localidades de la cuenca del río Santa en Perú que fueron bajos. La mineralización muestra sus valores más altos en la cuenca del Urubamba, cuatro localidades de la cuenca del Colca ambas en Perú y una localidad de la cuenca del Pastaza y otra localidad en la cuenca del Mira en Ecuador.

Los datos de nitritos y nitratos presentan en general valores bajos, que van de 0 a 0,23 mg/l y de 0 a 3,30 mg/l respectivamente. El nitrógeno en su forma amoniacal presentó valores entre 0 y 3,76 mg/l. Los valores de fosfatos oscilaron entre los 0 y 4,06 mg/l. Los datos de metales pesados disueltos muestran concentraciones que variaron de 0 a 4,66 mg/l para cobre, de 0 a 0,52 mg/l para la plata, de 0 a 0,9 mg/l para el zinc, de 0 a 2,14 mg/l para el hierro y de 0 a 0,3 mg/l para el plomo.

Los apartados del índice IHF mostraron que un 60,9% de las localidades tienen una inclusión de rápidos entre el 30-60%, seguido por 25,2% de localidades que mostraban una inclusión baja entre el 0-30%, el resto de localidades casi un 13,8% mostraban una inclusión superior al 60%. En el apartado de frecuencia de rápidos el 80,6% de las localidades presentan una alta frecuencia de rápidos en relación al ancho del río, el resto de ítems se determinaron en pocas localidades entre el 9 y 1% de las localidades. La composición del sustrato fue mayoritariamente de cantos y gravas, seguido por bloques y piedras en la mayoría de localidades, los sustratos restantes (arenas, limo y arcilla) se localizaron en pocas localidades. Los regímenes de velocidad en relación a la profundidad muestran que el 67,4% de las localidades tienen las 4 categorías (lento-profundo, lento-somero, rápido-profundo y rápido-somero), 21,14% de las localidades tienen 2 de las 4 categorías, el 9,7% de las localidades tienen 3 de las 4 categorías y solo un 1,6% presentan 1 de las 4 categorías. En cuanto al apartado de porcentaje de sombra en el cauce el 47,1% de localidades se encuentra expuesto, el 30,8% muestra grandes claros y el 21,9% de localidades se encuentra en el ítem sombreado con ventanas. Los elementos de heterogeneidad dominantes en todas las localidades fueron la presencia de troncos y ramas, seguidos por la hojarasca. Por último en cuanto a la cobertura de la vegetación acuática el plocon y los briófitos fueron los dominantes, mientras que el pecten y las fanerógamas fueron raras. El valor global del índice de hábitat fluvial muestra un 35,77% de localidades con un hábitat fluvial adecuado (> 60 puntos), un 59,35% con hábitat con algunas limitaciones (entre 40 y 59 puntos) y un 4,88% de localidades con hábitat que pueden limitar la presencia de algunos taxa de macroinvertebrados (< 40 puntos) (Tabla 1).

Por lo que respecta a la calidad del bosque de ribera (QBR), en las zonas de páramo el 48,1% de las localidades tienen un alto grado de cubierta vegetal de la ribera (entendiéndose como cobertura vegetal de páramo a las gramíneas, matorral, almohadillas o arbustos), el 11,1% presentan una cubierta vegetal de ribera menor al



10% y el 3,7% de localidades muestra más del 51% de la cubierta vegetal de ribera. El 85,2% de las localidades tienen una buena calidad de bosque de ribera con especies autóctonas, el 11,1% presentan algunas especies introducidas y apenas el 3,7% muestran un alto porcentaje de especies introducidas. El 77,8% de los ríos no muestran ninguna modificación en el grado de naturalidad del canal fluvial, el resto de localidades muestran algún tipo de modificación.

En las zonas de menor altitud que, deberían tener un bosque de ribera bien desarrollado, solo el 23,96% de localidades tienen un alto porcentaje de cubierta de árboles, mientras que un 39,6% de localidades tienen menos del 10% de cobertura. Por lo que se refiere a la estructura de la cubierta, el 25% de las localidades tienen un bosque de ribera con coberturas inferiores al 10%, mientras que en el 19,8% el recubrimiento de árboles es superior al 75%. En cuanto a la calidad de la cubierta, el 23,9% de las localidades tienen comunidades de árboles de ribera autóctonos y el 19,8% de localidades muestra más del 51% de especies introducidas. Por último, el 62,5% no muestran ninguna modificación en el canal fluvial, el resto de localidades muestran algún tipo de modificación.

La valoración general de la calidad del bosque de ribera es de 23,5% de la localidades muestreadas con una calidad muy buena, un 17,8% con una calidad buena, un 21,9% con una calidad intermedia, un 19,5% con una calidad mala y un 17% con una calidad pésima (Tabla 1).

**Tabla 1.** Número de estaciones de cada una de las categorías de calidad de los índices del QBR e IHF. Los valores de QBR son los estandarizados según la propuesta QBR-And (Acosta *et al.*, 2009).

	Rangos de calificación	Calificación	Formación vegetal	
			Bosque montano	Páramo y Puna
<b>IHF</b>	≥ 60	Adecuado	35	9
	40-60	Con limitaciones	57	16
	≤ 40	Limitado	4	2
<b>QBR</b>	≥ 0,95	Muy Buena	18	11
	0,75-0,9	Buena	13	9
	0,55-0,7	Intermedia	22	5
	0,3-0,5	Mala	22	2
	≤ 0,25	Pésima	21	0

### **Características ambientales de los ríos altoandinos en los diferentes niveles de estudio del filtro regional**

Los resultados del análisis de similaridad muestran que los niveles de estudio del filtro regional analizados, son significativamente diferentes entre ellos (Tabla 2). De los cuales, la formación vegetal en relación a la cuenca hidrográfica y los Dominios morfotectónicos es la que muestra un valor estadístico global mayor ( $R\ 0,358$  y  $R\ 0,314$  respectivamente) lo que nos indicaría que a nivel regional la presencia o no de vegetación de ribera tiene un mayor peso sobre las características fisicoquímicas e hidromorfológicas de los ríos altoandinos, mientras que en el nivel de cuenca hidrográfica y en los dominios morfotectónicos la variabilidad local de los factores ambientales y la distancia de las cuencas o dominios entre sí parece ser más importante.

Los valores de significación entre los diferentes componentes de los grupos de los niveles estudiados en el filtro regional muestran datos interesantes. Por una parte, el nivel de estudio de cuenca hidrográfica, muestra a los ríos que pertenecen a la cuenca del Aguarico y Colca como los que tienen una mayores diferencias en sus características ambientales ( $R\ 0,37$ ;  $p\ 0,001$ ) y estos son los que tienen una mayor distancia geográfica entre ellos. Por otro lado las que menos diferencias estadísticas muestran son las cuencas de los ríos Mira y Aguarico ( $R\ 0,08$ ;  $p\ 0,047$ ) situadas al norte del Ecuador. Mientras que, al sur del Ecuador las cuencas de los ríos Guayas y Pastaza ( $R\ 0,04$   $p\ 0,069$ ), en el norte del Perú las cuencas de los ríos Santa y Mosna ( $R\ 0,05$ ;  $p\ 0,102$ ) y al sur del Perú las cuencas de los ríos Colca y Urubamba ( $R\ 0,13$ ;  $p\ 0,002$ ) no muestran diferencias entre ellos.

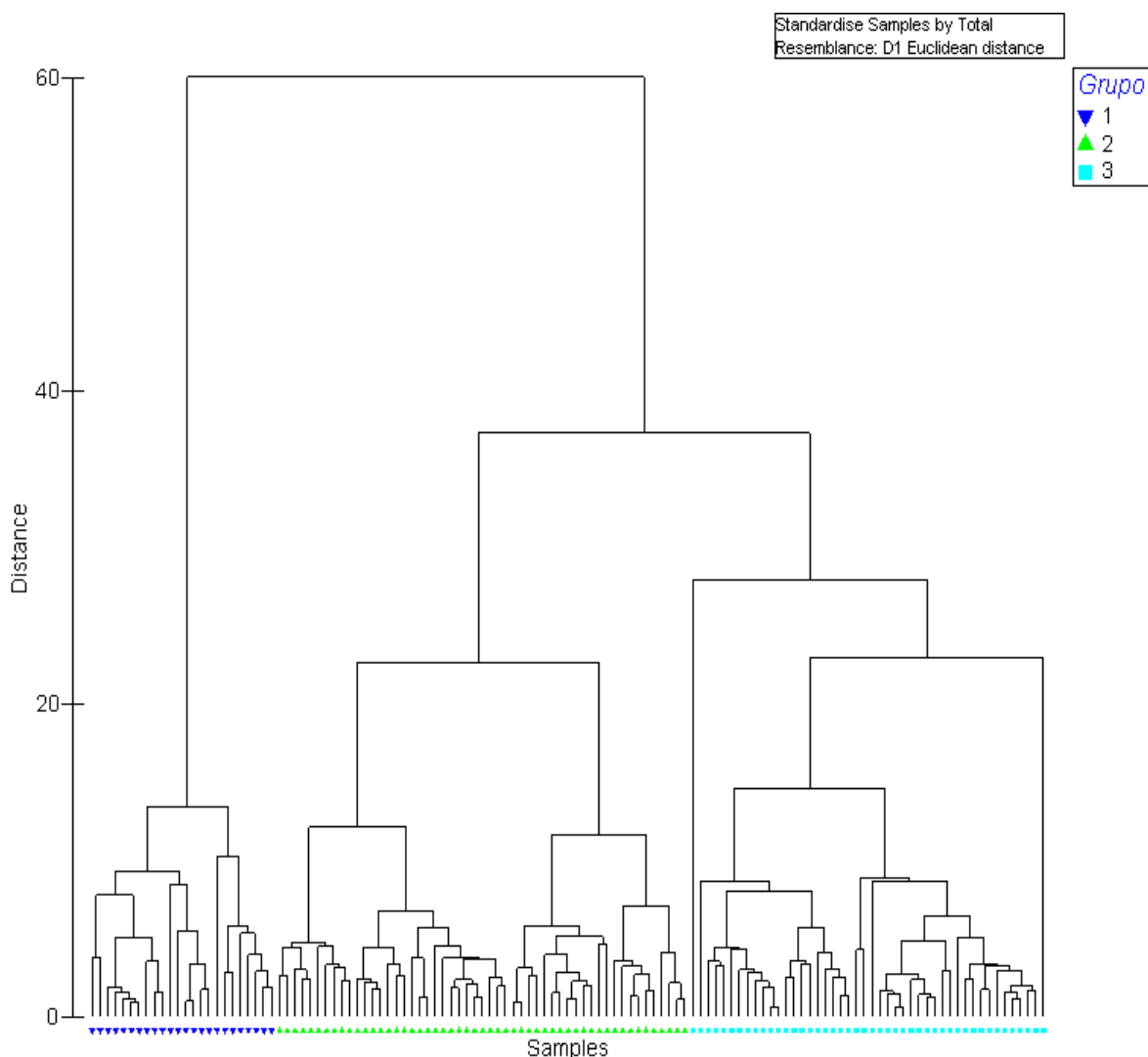
De igual manera, a escala de dominios morfotectónicos los Andes del Norte y los Andes Centrales son los que muestran una mayor similaridad ( $R\ 0,063$ ;  $p\ 0,102$ ), mientras que los Andes del Norte y el Altiplano-Puna son los que mayores diferencias ( $R\ 0,465$ ;  $p\ 0,001$ ) en sus características ambientales presentan. Estos valores muestran la misma tendencia que a escala de cuenca, donde también la cercanía geográfica y la variabilidad ambiental local tienen influencia. Si bien las escalas de estudio latitudinales muestran diferencias significativas, a nivel regional la altitud tiene un mayor peso sobre las variables ambientales.

**Tabla 2.** Tabla con los valores de R global y p resultantes del ANOSIM Anidado para los grupos y entre los componentes de cada grupo estudiados.

<b>Escala de estudio</b>	<b>R</b>	<b>p</b>	
<b>Factor A: Cuenca</b>	0,194	0,001	*
<b>Factor B: Formación vegetal</b>			
<b>Factor A: Dominios morfotectónicos</b>	0,278	0,001	*
<b>Factor B: Formación vegetal</b>			
<b>Factor A: Formación vegetal</b>	0,358	0,001	**
<b>Factor B: Cuenca</b>			
<b>Factor A: Formación vegetal</b>	0,314	0,001	**
<b>Factor B: Dominios morfotectónicos</b>			

### **Características fisicoquímicas de los ríos altoandinos y su relación con la geomorfología**

El Análisis Cluster (AC) se realizó solo con los datos fisicoquímicos, de esta forma se intenta analizar si los grupos obtenidos están definidos por la composición litográfica, así como ver si los valores de algunos parámetros que muestran la influencia humana en los ríos (como fosfatos, nitritos y nitratos) eran importantes en la generación de grupos de estos ríos. El dendrograma mostró tres grupos (Figura 1) los cuales están determinados esencialmente por las diferencias en los valores de conductividad de las localidades que los conforman.



**Figura 1.** Análisis de Cluster de las localidades según sus características fisicoquímicas.

En el Grupo 1 se encuentran las localidades que presentan los valores de conductividad más altos, en el Grupo 2 se encuentran localidades con una mineralización media-baja y en el Grupo 3 se encuentran las localidades con una mineralización baja y que en su mayoría son ríos de cabecera (Tabla 3 y 4). Los valores de amonio, fosfatos, nitritos y nitratos no determinan ninguno de los grupos, por lo que parece que la mineralización, que en gran medida está definida por la composición litográfica, tiene mayor peso que la contaminación orgánica o la eutrofización en el conjunto de las estaciones estudiadas.

**Tabla 3.** Valores de la media, mínimo y máximo de algunas variables ambientales para cada uno de los grupos definidos por el análisis cluster.

	<b>Grupo 1 (n=24)</b>	<b>Grupo 2 (n=53)</b>	<b>Grupo 3 (n=46)</b>
	<b>Media</b>	<b>Media</b>	<b>Media</b>
	<b>(Min-Max)</b>	<b>(Min-Max)</b>	<b>(Min-Max)</b>
<b>Orden</b>	3,17 (1-6)	2,68 (1-6)	1,89 (1-3)
<b>Altitud (msnm)</b>	3144,83 (2298-3752)	3074,96 (2356-4392)	3389,96 (2281-4800)
<b>Temperatura</b>	16,64 (9,5-16,64)	11,87 (6,1-17,5)	10,58 (2-18,1)
<b>Conductividad</b>	803,99 (198,5-1864)	123,18 (52,5-282,7)	26,63 (0,33-50,5)
<b>Oxígeno (%)</b>	78,41 (0,24-116,9)	80,62 (67,5-116,4)	76,50 (57,8-84,3)
<b>Nitrato (mg/l)</b>	0,40 (0-3,3)	0,21 (0-0,8)	0,17 (0-0,7)
<b>Nitritos (mg/l)</b>	0,03 (0-0,228)	0,01 (0-0,028)	0,01 (0-0,1)
<b>Amonio (mg/l)</b>	0,38 (0-1,43)	0,24 (0-3,76)	0,06 (0-1,12)
<b>Fosfatos (mg/l)</b>	0,46 (0-4,06)	0,35 (0-3,65)	0,22 (0,2,31)

**Tabla 4.** Tabla con el número de localidades pertenecientes a los grupos del AC en relación con los tres niveles de estudio.

<b>Factor</b>		<b>Grupo 1</b>	<b>Grupo 2</b>	<b>Grupo 3</b>
<b>Cuenca</b>	Mira	1	7	6
	Aguarico	0	1	11
	Guayas	0	11	1
	Pastaza	2	7	4
	Santa	1	6	7
	Mosna	1	7	6
	Colca	6	2	4
	Urubamba	10	2	0
<b>Dominios Morfotectónicos</b>	Andes Norte	2	26	21
	Andes Central	2	12	12
	Altiplano-Puna	15	5	4
<b>Formación Vegetal</b>	Bosque montano	17	37	26
	Páramo o Puna	2	7	11

Las características fisicoquímicas no parecen tener un patrón claro en las diferentes escalas de estudio, así a nivel de cuenca, dominios morfotectónicos y formación vegetal las distintas localidades están repartidas en todos los grupos resultantes del análisis (Tabla 4). Esto nos indica que las características fisicoquímicas de los ríos altoandinos

están definidas tanto por la geomorfología o composición litográfica como por factores ambientales locales.

### Clasificación y ordenación de las localidades

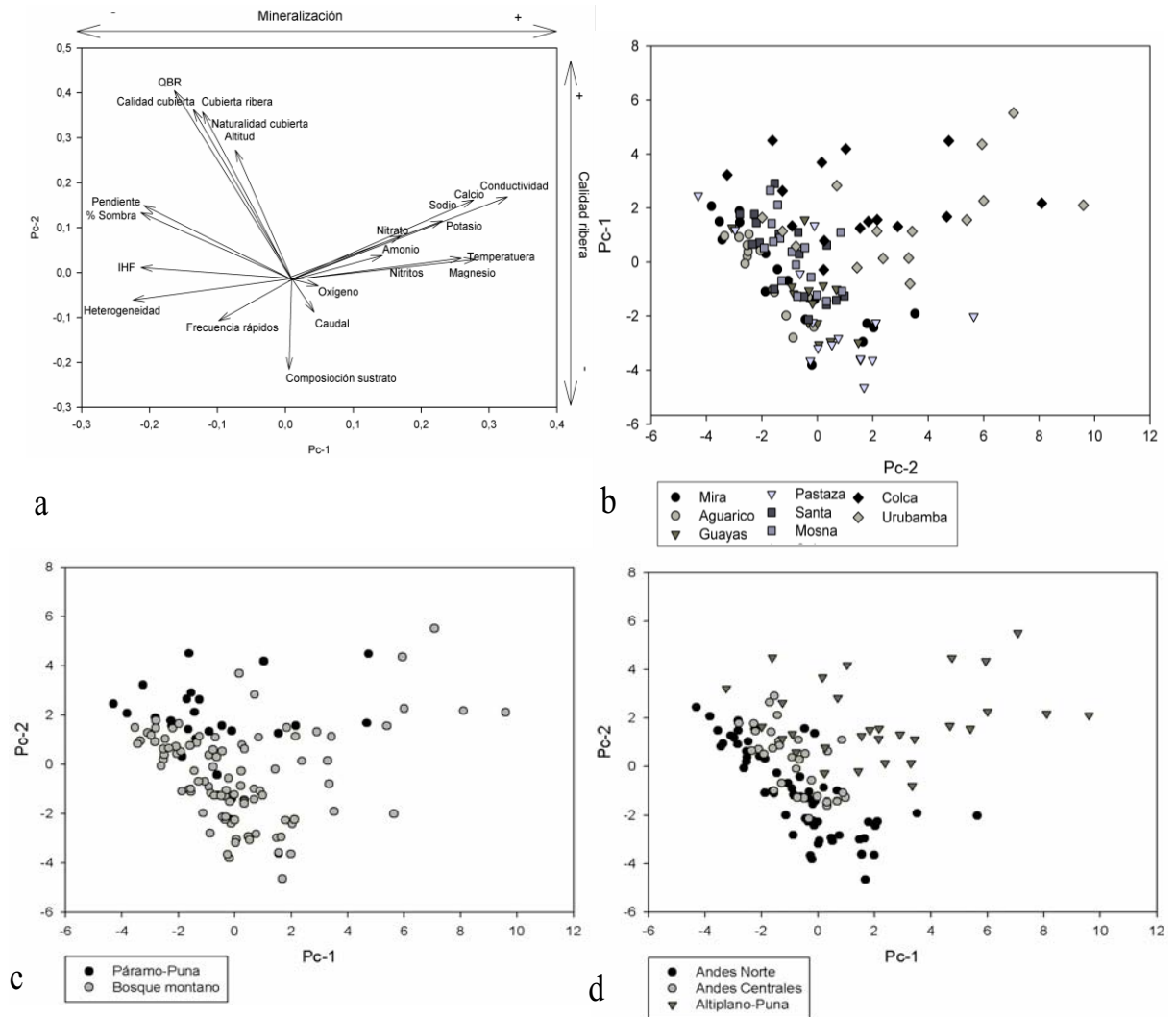
El Análisis de Componentes Principales (ACP) se desarrolló con las variables ambientales y las hidromorfológicas usando tanto los valores de cada uno de los apartados como los totales del QBR e IHF (Fig. 2). Los tres primeros ejes (Tabla 5) explicaron un 37,2% del total de la varianza acumulada. Así, el análisis muestra a la mineralización como el componente más significativo en el primer eje y al QBR, el IHF y la hidromorfología como variables principales en el segundo eje, siendo los apartados del QBR, el grado de la cubierta, la calidad de la cubierta y el grado de la naturalidad del canal las variables más importantes; mientras que en el caso de los apartados del IHF, la frecuencia de rápidos, los regímenes de velocidad/profundidad, el porcentaje de sombra y los elementos de heterogeneidad son los que muestran un mayor peso (Tabla 5).

**Tabla 5.** Tabla con los pesos de las variables del Análisis de Componentes Principales.

Variables	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Variables	Eje 1	Eje 2	Eje 3
<b>Caudal</b>	0,05	-0,10	-0,05	<b>Mg (mg/l)</b>	0,27	0,03	0,07
<b>Ancho del río (m)</b>	0,18	0,00	-0,06	<b>Ca (mg/l)</b>	0,29	0,17	0,22
<b>Pendiente (%)</b>	-0,21	0,15	0,08	<b>Na (mg/l)</b>	0,28	0,16	0,07
<b>Altitud (msnm)</b>	-0,07	0,28	-0,27	<b>K (mg/l)</b>	0,24	0,12	-0,06
<b>O (%)</b>	0,06	-0,03	0,04	<b>Cubierta ribera</b>	-0,13	0,37	-0,02
<b>O (mg/l)</b>	0,03	0,02	0,00	<b>Estructura cubierta</b>	-0,09	0,11	0,39
<b>T °</b>	0,29	0,03	0,10	<b>Calidad cubierta</b>	-0,12	0,36	-0,09
<b>pH</b>	0,08	-0,12	0,19	<b>Naturalidad canal</b>	-0,11	0,33	-0,16
<b>Conductividad</b>	0,34	0,17	0,16	<b>Índice QBR</b>	-0,16	0,41	0,03
<b>Amonio (mg/l)</b>	0,15	0,04	-0,01	<b>Inclusión rápidos</b>	-0,04	0,14	0,18
<b>Fosfatos (mg/l)</b>	0,01	-0,07	0,16	<b>Frecuencia rápidos</b>	-0,10	-0,11	0,24
<b>Nitritos (mg/l)</b>	0,18	0,01	0,06	<b>Composición sustrato</b>	0,01	-0,23	0,11
<b>Nitrato (mg/l)</b>	0,18	0,09	0,07	<b>Velocidad/profundidad</b>	-0,08	-0,18	0,18
<b>Cobre (mg/l)</b>	0,24	0,18	0,23	<b>% Sombra</b>	-0,21	0,14	0,32
<b>Plata (mg/l)</b>	-0,01	-0,04	0,00	<b>Heterogeneidad</b>	-0,23	-0,07	0,25
<b>Plomo (mg/l)</b>	0,03	-0,06	-0,12	<b>Vegetación acuática</b>	-0,10	0,10	0,12
<b>Zinc (mg/l)</b>	-0,06	-0,08	-0,16	<b>Índice IHF</b>	-0,21	0,01	0,37
<b>Hierro (mg/l)</b>	-0,13	-0,07	-0,11				

Las localidades del Urubamba y diversas del Colca se muestran en la parte derecha del primer eje (más mineralizadas) (VS-01, VS-06, VS-07, VS-08, VS-11, CO-03, CO-09, etc.), mientras que en la parte izquierda se sitúan las localidades de mineralización

débil, habitualmente de cabecera (PA-06, MI-13, CO-10, AG-05, AG-06, etc.). En el segundo eje; en la parte negativa se encuentran las localidades más alteradas en su bosque de ribera o en el hábitat fluvial, lo que indica una perturbación antropogénica importante (PA-08, PA-13, MI-15, PA-04, AG-05, MI-06). En la parte positiva del segundo eje se encuentran localidades tanto de páramo como de zonas con bosque con un alto grado de conservación del bosque de ribera (Figura 2b).



**Figura 2.** Resultados en las dos primeras dimensiones del Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales de los ríos altoandinos del Ecuador y Perú (a). Distribución de las localidades en el espacio bidimensional agrupados según Cuenca hidrográfica (b), Dominios morfotectónicos (c) y Formación vegetal (d).

En el ACP las localidades se graficaron también según los diferentes niveles de estudio del filtro regional propuestas: latitud (Cuenca hidrográfica y Dominios morfotectónicos) y altitud (Formación vegetal). En el gráfico del ACP de la distribución de las

localidades agrupadas por Cuenca hidrográfica (Figura 2b) las localidades de las cuencas del Urubamba y Colca muestran cierta discriminación del resto de localidades, lo cual está explicado por los valores altos de conductividad que presentaron las localidades de estas dos cuencas hidrográficas. El gráfico de la distribución de las localidades agrupada por dominios morfotectónicos (Figura 2d), al igual que el gráfico anterior, discrimina al dominio morfotectónico de Altiplano-Puna donde se localizan las localidades con una alta mineralización.

Al analizar las variables ambientales agrupadas por la Formación vegetal (Figura 2c) se nota cierta agrupación de las localidades de Páramo y Puna hacia la parte superior del gráfico, mientras que las localidades de Bosque montano hacia la parte inferior. Sin embargo la discriminación de las localidades no es muy clara.

### **Variabilidad de los factores ambientales en los gradientes latitudinal y altitudinal**

En este análisis se evaluó la significancia de las variables fisicoquímicas según los niveles de estudio regional, tanto latitudinal (cuencas hidromorfológicas y dominios morfotectónicos) como altitudinal (formación vegetal). Mientras en los análisis anteriores estos niveles de estudio se interpretaban según los resultados obtenidos, ahora proponemos estos tres factores como medidas del análisis. Los resultados muestran que a nivel de cuenca hidrográfica 16 de las 17 variables evaluadas mostraron ser significativamente diferentes, mientras que cuando el gradiente amplía su escala espacial, como la formación vegetal, las diferencias significativas en las variables fisicoquímicas se reducen a solo 5 (Tabla 6).

A nivel de cuenca hidrográfica la mayoría de las variables fueron significativas a excepción de los nitritos, esta diferencia posiblemente se dé por la variabilidad de los factores ambientales propia de cada cuenca, así como las que provee la vertiente (Pacífico y Atlántico) o latitud (Norte a Sur) a la cual pertenece. Los dominios morfotectónicos muestran a las variables como el amonio, el cobre y el plomo como no significativas. Por su parte, el factor de formación vegetal mostró a las variables temperatura, oxígeno %, amonio, cobre y calcio como significativas, mientras que el resto de variables no fueron significativas.



**Tabla 6.** Análisis Kruskal-Wallis de las variables ambientales agrupados en los descriptores que caracterizan a los ríos altoandinos frente a la altitud y latitud. Significación \*(<0,05).

	Gradiente Latitudinal						Gradiente Altitudinal		
	Cuencas hidrológicas			Dominios morfotectónicos			Formació vegetal		
	Test estadístico	valor p	Sig.	Test estadístico	valor p	Sig.	Test estadístico	valor p	Sig.
Temperatura	31,8	0,000	*	27,9	0,000	*	9,0	0,003	*
pH	33,0	0,000	*	18,4	0,000	*	0,1	0,713	ns
Conductividad	52,1	0,000	*	23,8	0,000	*	2,8	0,096	ns
Conductancia	47,0	0,000	*	22,2	0,000	*	1,5	0,219	ns
Oxígeno (%)	19,5	0,007	*	7,1	0,028	*	11,1	0,001	*
Oxígeno (mg/l)	22,2	0,002	*	11,3	0,004	*	0,0	0,980	ns
Amonio	17,9	0,007	*	3,9	0,141	ns	3,8	0,052	*
Fosfatos	40,4	0,000	*	31,9	0,000	*	0,3	0,568	ns
Nitritos	16,9	0,018	*	9,9	0,007	*	1,1	0,284	ns
Nitrato	7,2	0,406	ns	0,6	0,737	ns	0,8	0,386	ns
Cobre	34,0	0,000	*	13,0	0,002	*	9,7	0,002	*
Plata				11,0	0,004	*	0,0	0,899	ns
Plomo				2,1	0,358	ns	0,0	0,886	ns
Zinc	47,1	0,000	*	29,7	0,000	*	0,1	0,717	ns
Hierro	49,7	0,000	*	45,8	0,000	*	0,0	0,865	ns
Magnesio	55,5	0,000	*	21,3	0,000	*	2,6	0,108	ns
Calcio	57,3	0,000	*	24,4	0,000	*	4,7	0,029	*
Sodio	55,4	0,000	*	38,2	0,000	*	2,0	0,154	ns
Potasio	53,1	0,000	*	29,2	0,000	*	3,1	0,078	ns

## DISCUSIÓN

En los últimos años los estudios realizados sobre los ríos altoandinos se han incrementado (Segnini & Chacón, 2005; Jacobsen, 2008) pero todavía quedan muchos aspectos por estudiar. Uno de esos aspectos es conocer la importancia de los factores fisicoquímicos a escala regional y su relevancia para la organización de las comunidades que habitan en estos ríos. La mayoría de los estudios realizados en la zona altoandina se han centrado en el análisis de las características ambientales de zonas poco extensas que se localizan a diferentes latitudes y altitudes (Rivera et al. 2002, Jacobsen 2003, Moya et al. 2003, Segnini 2003, Díaz-Quiros 2004). La mayoría de los estudios coinciden en que la mineralización, la altitud y la conservación del hábitat ribereño determinan las características ambientales del medio y de la composición de las comunidades que en él habitan (Ribera & Vogler, 2000; Jacobsen, 2003; Moya *et al.*, 2003; Segnini, 2003; Días-Quirós, 2004; Jacobsen, 2004; Segnini & Chacón, 2005; Jacobsen, 2008). En nuestro estudio los factores significativos que caracterizan a los ríos altoandinos a nivel regional fueron esencialmente la mineralización, las características hidromorfológicas y la heterogeneidad del hábitat.

En el gradiente altitudinal estudiado la temperatura, el oxígeno y el calcio fueron los factores más relevantes como era de esperar, y como ya concluyera Jacobsen (2008) en

su revisión de las características de los ríos tropicales de altitud. El gradiente latitudinal no mostró en ningún caso un patrón muy claro en sus factores ambientales que nos haga suponer una relevancia importante. Las diferencias entre los distintos niveles estudiados en la región andina y la falta de un gradiente ambiental latitudinal se deben a la amplitud del muestreo, ya que los patrones y procesos ecológicos son dependientes de la escala espacial estudiada (Klijn & Udo de Haes, 1994; Cueto, 2006; García & Beck, 2006). Análisis posteriores de las variables ambientales con las comunidades de macroinvertebrados deberían confirmar si los factores más relevantes determinados en este estudio son también los más importantes para los organismos bentónicos (Ver capítulos 2, 3 y 4).

Como hemos dicho, los factores que han resultado relevantes en nuestro estudio y que caracterizan a los ríos en la región altoandina estudiada son la mineralización, la calidad del bosque de ribera y el estado del hábitat fluvial, lo cual se ve de forma más clara en el ACP (Figura 2). La mineralización del agua de los ríos está dada principalmente por el clima y la geología del terreno (Segnini & Chacón, 2005) así como por las actividades antrópicas. En nuestro estudio la conductividad muestra una amplia variabilidad, tanto en el gradiente latitudinal como altitudinal, el cual depende de la complejidad y la tipología litográfica de la cuenca. Las localidades con valores medios o bajos de conductividad presentan una composición litológica mayoritaria de granitos, andesitas y rocas duras que son resistentes a la erosión (Toro *et al.*, 2002; Segnini & Chacón, 2005). Por otro lado tenemos algunas localidades de la cuenca del Colca y todas las localidades de la cuenca del Urubamba que muestran valores altos de conductividad. La composición litográfica de la zona donde están estas localidades está constituida principalmente por calizas, areniscas rojas, limonitas, conglomerados, etc., en los cuales predominan los carbonatos (Segnini & Chacón, 2005), que son sustratos más solubles y que incrementan la concentración de iones que determinan los valores de la conductividad. Asimismo, dentro de las localidades con valores altos de conductividad hay dos localidades en Ecuador que se sitúan en cuencas donde a pesar de que el sustrato era granítico mostraban valores altos de conductividad. Las dos ciudades cercanas a las localidades muestreadas basan su economía en la curtiembre y manufactura del cuero, por lo que estas actividades son el origen de este incremento en la conductividad por los vertidos realizados por esta industria en ríos de caudal mediano (Alzate & Tobón, 2004; Lalanne & Carsen, 2005; Kato, 2006).

Nuestro estudio muestra que los parámetros relacionados con el hábitat y ribera son muy importantes en la diferenciación de los ríos independientemente de la latitud y la altitud. Es seguramente el resultado más interesante de nuestro estudio y que no había sido reportado por estudios anteriores, incluyendo la revisión de Jacobsen (2008). Así, el QBR-And aplicado en la zona de estudio muestra grandes cambios en la calidad del bosque de ribera, tanto en los ecosistemas de altura (páramos y punas) como en los de zonas bajas usando la adaptación de Acosta et al. (2009). Las localidades de la zona alta (páramos y punas) muestran una mayor proporción de lugares con valores altos de calidad del bosque de ribera. La amplia variabilidad de las características ambientales de esta zona se produce con una temporalidad diaria (temperatura, alta humedad, alta radiación solar, alta pluviosidad, etc.), esto ha hecho que la explotación agrícola se haya limitado a zonas de características ambientales más estables como los bosques montanos, y que las zonas de páramo y puna estén mejor conservadas, además que se está tomando mayor conciencia de la importancia de captación de agua de las zonas altoandinas y la mayoría de estas zonas se localizan dentro de los sistemas de áreas protegidas de cada país. Por otra parte, los valores del índice del hábitat fluvial indican que la mayoría de localidades de la zona alta poseen un hábitat con alguna limitación, esto se debe a las características propias de este tipo de ecosistema, con una composición del lecho del río poco diversa, lo que hace que la heterogeneidad del hábitat sea menor y por ello el IHF tiene valores bajos.

Por otro lado, las zonas de menor altitud muestran peores valores de calidad del bosque de ribera que los que se determinaron para la zona alta, esto se debe a la explotación agrícola y ganadera existente en esta zona (con acceso directo del ganado a las vertientes), la cual produce una alta presión al recurso hídrico y las riberas (Buytaert *et al.*, 2006). El QBR en los análisis realizados en nuestro estudio, muestran al porcentaje de la cubierta, la calidad de la cubierta y a la naturalidad del canal como los aspectos de la ribera más modificados lo que provoca que los valores obtenidos de la calidad del bosque de ribera sean bajos. La degradación del bosque de ribera en la zona andina se ha producido principalmente por cambios de la vegetación natural por la presencia de cultivos, de árboles exóticos (eucalipto o pino), de ganado o la ausencia de bosque de ribera por actividades humanas (ECOLAP & MAE, 2007; Acosta, 2009; Acosta *et al.*, 2009). Al contrario, los valores del índice del hábitat fluvial son mayores ya que en estas localidades la diversidad en la composición del lecho del río, así como la presencia

de hojarasca, ramas y raíces expuestas es mayor. Esto ayuda a que las puntuaciones del índice del hábitat fluvial sean mayores a pesar de que la calidad del bosque de ribera sea menor.

De forma general se puede concluir que: en las localidades de la zona alta la calidad de la ribera es mayor y la calidad del hábitat es menor. Al contrario en las zonas bajas de los ríos altoandinos, donde la calidad del bosque de ribera se ve influenciado por las actividades antrópicas y por ende es bajo, pero, la calidad del hábitat fluvial mejora por su diversidad. De todas maneras hay valores altos y bajos, tanto en zonas altas como bajas así como en la vertiente pacífica y atlántica o en la latitud cero o más al sur en Perú (Anexo 1), por lo que la relación del QBR y el IHF con la altitud y la latitud no es significativa. Como los cambios en el QBR y el IHF son a escala local, esto nos hace pensar que esta escala será importante para la definición de las comunidades de macroinvertebrados (Capítulos 2, 3 y 4).

El gradiente altitudinal ha sido invocado como el más importante en la determinación de las características ambientales de los ríos andino y se ha demostrado repetidamente que la presión atmosférica, el oxígeno y la temperatura decrecen cuando la altitud incrementa (Illies, 1964; Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003; Jacobsen & Brodersen, 2008). Estos cambios definen la distribución de las comunidades de plantas y animales en el gradiente altitudinal (Kessler, 2001; Sanders, 2002), tal es el caso de zonas de bosque montano y de páramos y punas de la zona altoandina. Sin embargo, si bien en los estudios ecológicos a la altitud se le ha dado una gran importancia como factor determinante, este factor es probablemente el resultado de la influencia de diversas variables ambientales que actúan en conjunto (Carrera & Gunkel, 2003; Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003; Molina *et al.*, 2008; Jacobsen, 2009). Tal es el caso de nuestro estudio, donde se determinaron diferencias significativas en la temperatura y oxígeno en el gradiente altitudinal, registrándose los valores más bajos en localidades de mayor altitud (Anexo 2).

En nuestro estudio el gradiente latitudinal no muestra ningún patrón claro en sus factores ambientales, no reflejando las diferencias en la topografía presentes en los dominios morfotectónicos descritos por Argollo (2006) y los cambios en las características climáticas de los Andes a lo largo del gradiente latitudinal (Emck *et al.* 2006) que supuestamente deberían influir sobre los ríos altoandinos. Así mismo, la

orografía y las diferencias de humedad de los dominios morfotectónicos influirá en la variación térmica ambiental (Emck et al. 2006, Buytaert et al. 2006; 2007) y del agua. Sin embargo excepto por los valores de conductividad, debido a la geología, no parece que haya muchas diferencias entre los ríos estudiados a nivel fisicoquímico en el gradiente latitudinal, por lo que su influencia sobre las comunidades biológicas de los ríos estará más relacionada con aspectos biogeográficos que por los cambios en las variables ambientales de estos.

En conclusión, los ríos altoandinos muestran una amplia variabilidad en sus factores ambientales tanto fisicoquímicos como hidromorfológicos. Dicha variabilidad está principalmente descrita por la mineralización, los cambios en sus riberas y la heterogeneidad del hábitat tanto de forma natural como por las causadas por el hombre. Si bien el gradiente latitudinal donde se sitúan los ríos altoandinos es importante, no parece que tenga relación con las características ambientales de los ríos, excepto por los cambios en la geología que hace que los ríos del sur del Perú tengan una mayor mineralización. Aún cuando la altitud tiene un mayor peso a nivel regional, en especial los factores ambientales que describen al gradiente altitudinal (temperatura y oxígeno), los cambios en el hábitat del río y en las riberas tiene mayor importancia en nuestros análisis, mostrando que para las características ambientales de los ríos altoandinos la escala local es más importante que los de cuenca o regionales. A su vez los de cuenca (especialmente la mineralización) serían a su vez más importantes que los regionales. Comprobar si esto es así para las comunidades de macroinvertebrados acuáticos es objetivo de los siguientes capítulos de esta tesis.

## ANEXOS CAPÍTULO 1

**Anexo 1.** Tabla con los valores de la media, mínimo y máximo de las variables químicas, físicas e hidromorfológicas de cada cuenca estudiada, las cuencas del Mira, Aguarico Guayas y Pastaza se localizan en Ecuador y las cuencas del Santa, Mosna, Colca y Urubamba se localizan en Perú

Variables	ECUADOR					PERÚ			
	MIRA (n=16)	AGUARICO (n=14)	GUAYAS (n=15)	PASTAZA (n=16)	SANTA (n=16)	MOSNA (n=16)	COLCA (n=15)	URUBAMBA (n=15)	
	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	
Temperatura	11.37	10.62	12.19	10.83	11.70	11.23	14.52	16.26	
(°C)	(7,7-17,3)	(8-12,6)	(8,6-16,2)	(6,1-16,6)	(6,6-18,10)	(7,4-15)	(2-20,8)	(10,1-22,9)	
pH	8.40	7.80	8.06	7.90	7.13	7.51	6.93	7.69	
	(7,35-9,5)	(6,54-8,72)	(7,3-8,5)	(6,9-8,5)	(3,2-8,43)	(4,5-8,3)	(5-9)	(6-9)	
Conductividad	97.01	21.45	127.84	150.33	109.86	86.56	438.30	743.81	
(µS/cm)	(15,2-437,7)	(10,70-52,5)	(22,1-198,6)	(22-881)	(21,1-455)	(17,3-429,8)	(0,33-1554)	(68,3-1864)	
Oxígeno	76.74	79.31	81.55	79.29	74.88	77.21	78.22	82.45	
(%)	(71,6-81,5)	(77-82,6)	(68,7-87)	(69,3-86,6)	(66,2-81,5)	(57,8-85,1)	(0,24-116,4)	(70,7-116,9)	
Oxígeno	8.43	8.83	8.75	8.80	8.18	8.44	8.01	12.58	
(mg/l)	(7,6-9,04)	(8,5-9,2)	(8,04-9,31)	(6,9-9,6)	(6,42-9,4)	(6,5-9,5)	(0,05-12,23)	(6,5-76,5)	
Amonio (N-NH4)	0.20	0.00	0.07	0.19	0.07	0.31	0.34	0.42	
(mg/l)	(0-1,42)	(0-0)	(0-0,23)	(0-1,07)	(0-23)	(0-1,4)	(0-3,76)	(0-1,34)	
Fosfatos (P-PO4)	0.94	0.17	0.51	0.32	0.01	0.02	0.21	0.41	
(mg/l)	(0,01-2,31)	(0-0,58)	(0-3,7)	(0,-2,4)	(0-0,04)	(0-0,09)	(0-0,8)	(0-4,06)	
Nitritos (N-NO2)	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.02	
(mg/l)	(0-0,15)	(0-0,1)	(0-0,03)	(0-0,03)	(0-0,02)	(0-0,01)	(0-0,03)	(0-0,23)	
Nitrato (N-NO2)	0.24	0.10	0.22	0.22	0.18	0.19	0.19	0.51	
(mg/l)	(0,1-0,6)	(0-0,2)	(0-0,8)	(0-0,7)	(0-0,4)	(0-0,6)	(0,1-0,7)	(0-3,3)	
Cobre	0.07	0.07	0.05	0.06	0.04	0.07	0.10	1.48	
(mg/l)	(0-0,23)	(0-0,13)	(0-0,4)	(0-0,34)	(0-0,15)	(0-0,14)	(0-0,9)	(0,04-4,7)	
Plata	0.00	0.00	0.00	0.04	0.03	0.08	0.00	0.00	
(mg/l)	(0-0,01)	(0-0)	(0-0)	(0-0,28)	(0-0,11)	(0-0,52)	(0-0,02)	(0-0)	
Plomo	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
(mg/l)	(0-0,03)	(0-0,3)	(0-0,01)	(0-0,03)	(0-0,01)	(0-0,02)	(0-0)	(0-0,03)	
Zinc	0.07	0.11	0.18	0.20	0.12	0.06	0.06	0.03	
(mg/l)	(0-0,15)	(0,03-0,2)	(0,06-0,4)	(0,01-0,9)	(0-0,3)	(0-0,14)	(0-0,21)	(0-0,09)	
Hierro	0.44	0.32	0.30	0.48	0.26	0.29	0.07	0.04	
(mg/l)	(0,03-1,47)	(0,14-0,8)	(0,01-1,02)	(0,11-2,14)	(0-1,05)	(0,03-1,2)	(0,01-0,23)	(0-0,11)	
Magnesio	3.82	0.84	6.18	13.63	3.40	4.95	12.28	18.30	
(mg/l)	(0-23,78)	(0-2,8)	(3,56-9,26)	(1,4-86)	(0,38-17,37)	(0,4-36,8)	(0,64-84,9)	(0,2-56,32)	
Calcio	10.01	2.99	17.35	18.29	18.35	12.97	28.70	123.60	
(mg/l)	(2,47-29,2)	(0,01-7,4)	(10,22-32,5)	(2,6-66,6)	(3,71-75,6)	(1,83-61,14)	(1,5-120,8)	(9,9-282,8)	
Sodio	10.20	3.59	11.61	14.84	5.92	1.91	75.40	57.67	
(mg/l)	(3,2-36,3)	(0-5,8)	(6,38-25,2)	(1,1-93,6)	(1,26-21,83)	(0,37-5,94)	(1,08-343,5)	(1,3-185,2)	
Potasio	2.96	1.94	4.59	4.76	2.23	2.28	10.64	5.06	
(mg/l)	(1,5-5,3)	(1,3-3,4)	(1,7-12,8)	(0,4-11,08)	(2-3,59)	(2-4,62)	(3,12-27,5)	(0-18,6)	

**Anexo 2.** Tabla con los valores de la media, mínimo y máximo de las variables hidromorfológicas de los ríos altoandinos estudiados. IHF 1 Inclusión de rápidos. IHF2 Frecuencia de rápidos. IHF3 Composición del sustrato. IHF4 Regímenes de velocidad/profundidad. IHF5 Porcentaje de sombra en el cauce. IHF6 Elementos de heterogeneidad. IHF 7 Cobertura de vegetación acuática. QBR1 Grado de cubierta de la zonas de ribera. QBR2 Estructura de la cubierta. QBR3 Calidad de la cubierta. QBR4 Grado de naturalidad del canal fluvial. QBR Índice de calidad del bosque de ribera.

Variables	ECUADOR					PERÚ			
	MIRA (n=16)	AGUARICO (n=14)	GUAYAS (n=15)	PASTAZA (n=16)	SANTA (n=16)	MOSNA (n=16)	COLCA (n=15)	URUBAMBA (n=15)	
	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	
IHF 1	5.94 (0-10)	5.36 (0-10)	5.67 (0-10)	4.94 (4-5)	5.94 (0-10)	4.06 (0-10)	7.00 (5-10)	6.00 (0-10)	
IHF 2	9.63 (6-10)	9.86 (8-10)	9.60 (6-10)	9.63 (6-10)	9.75 (8-10)	10.00 (10-10)	8.80 (4-10)	9.60 (8-10)	
IHF 3	13.31 (5-17)	14.64 (11-17)	15.33 (12-20)	16.50 (11-20)	12.69 (10-14)	11.56 (11-14)	11.73 (7-14)	11.80 (5-15)	
IHF 4	8.75 (6-10)	10.00 (10-10)	9.47 (6-10)	9.63 (8-10)	8.25 (6-10)	8.88 (6-10)	7.87 (4-10)	8.13 (6-10)	
IHF 5	6.00 (3-10)	6.71 (3-10)	4.80 (3-10)	4.13 (3-10)	5.69 (3-10)	4.94 (3-10)	3.27 (3-5)	5.80 (3-10)	
IHF 6	5.75 (2-10)	8.43 (4-10)	6.13 (2-10)	3.50 (2-8)	6.50 (2-8)	5.69 (4-11)	2.13 (0-6)	3.87 (0-8)	
IHF 7	11.88 (0-20)	6.79 (0-20)	6.33 (0-15)	9.38 (0-20)	10.00 (0-25)	5.63 (0-15)	12.00 (5-20)	6.67 (0-20)	
IHF	61.25 (47-82)	61.79 (48-87)	57.33 (35-80)	57.69 (43-73)	58.81 (39-85)	50.75 (38-67)	52.80 (33-67)	51.87 (35-73)	
QBR 1	0.11 (0-0,27)	0.13 (0-0,25)	0.10 (0-0,33)	0.11 (0-0,33)	0.11 (0-0,33)	0.18 (0-0,33)	0.21 (0-0,33)	0.15 (0-0,25)	
QBR 2	0.07 (0-0,25)	0.14 (0-0,25)	0.09 (0-0,25)	0.04 (0-0,25)	0.10 (0-0,25)	0.12 (0-0,25)	0.04 (0-0,2)	0.14 (0-0,25)	
QBR 3	0.16 (0-0,33)	0.23 (0,05-0,25)	0.09 (0-0,33)	0.12 (0-0,33)	0.18 (0-0,33)	0.18 (0-0,33)	0.27 (0,1-0,33)	0.17 (0-0,25)	
QBR 4	0.19 (0,0,33)	0.23 (0,15-0,25)	0.21 (0-0,33)	0.17 (0-0,33)	0.26 (0,15-0,33)	0.26 (0,1-0,33)	0.29 (0,2-0,3)	0.21 (0-0,25)	
QBR	0.53 (0-1)	0.73 (0,3-1)	0.49 (0,15-1)	0.44 (0,05-1)	0.65 (0,25-1)	0.73 (0,45-1)	0.81 (0,5-1)	0.67 (0,25-0,95)	

---

**Capítulo 2:**  
**MACROINVERTEBRADOS**  
**ACUÁTICOS DE LOS RÍOS**  
**ALTOANDINOS DE REFERENCIA:**  
**VARIABILIDAD DE LA**  
**COMUNIDAD Y CAMBIOS A LO**  
**LARGO DE UN GRADIENTE**  
**ALTITUDINAL Y LATITUDINAL**

---

---

---





## INTRODUCCIÓN

Los estudios de biodiversidad vegetal y animal muestran un claro patrón de cambios en las comunidades bióticas con el gradiente altitudinal (Rahbek, 1995; Márquez *et al.*, 2004; Körner, 2007) y latitudinal (Pianka, 1966; Stevens, 1989; Lyons & Willig, 1999; Gaston, 2000; Hillebrand, 2004; Mittelbach *et al.*, 2007). Este patrón de la riqueza de especies depende de la comunidad estudiada y de sus requerimientos específicos, así como de la variabilidad de los factores ambientales a lo largo del gradiente estudiado (Gaston, 2000; Körner, 2007). Sin embargo, la variabilidad tanto en la comunidad como en los factores ambientales serán más evidentes dependiendo de la amplitud del rango latitudinal o altitudinal estudiado (Stevens, 1989). Los ríos ofrecen una buena oportunidad para el estudio de patrones de distribución de estos gradientes, donde se ha demostrado que la distribución de las comunidades bentónicas y las características ambientales varían a lo largo del gradiente altitudinal (Vannote *et al.*, 1980; Palmer *et al.*, 1994; Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003; Tomanova *et al.*, 2007; Jacobsen & Brodersen, 2008; Henriques-Oliveira *et al.*, 2010) o latitudinal (Jacobsen *et al.*, 1997; Castella *et al.*, 2001; Palma & Figueroa, 2008).

Este tipo de estudios a gran escala son muy importantes para determinar cómo varía la biodiversidad y como es influenciada por los diversos factores que actúan a diferentes escalas geográficas (bioma, cuenca, tramo, microhábitat) (Poff, 1997; Jacobsen, 2008; Larsen *et al.*, 2011; Maldonado *et al.*, 2011), en nuestro estudio usaremos como escalas a los diferentes niveles de estudio que pensamos influyen sobre la comunidad bentónica de los ríos de la región altoandina (cuenca hidrográfica, dominios morfotectónicos y formación vegetal). Así a una escala más amplia, como podría ser una región, la influencia de la geología, el relieve y el clima son determinantes. A un nivel menor, en el tramo por ejemplo, la heterogeneidad de hábitats, la morfología y las condiciones geológicas e hidromorfológicas son los factores clave, y a menor escala, escala local, lo serán el microhábitat que provee al organismo de alimento, refugio y protección. Estos son los factores que determinan la composición de la comunidad (Poff, 1997) y los cuales hay que estudiar para poder entender la ecología de los ecosistemas acuáticos, más aún de los ríos altoandinos de los cuales falta mucho por entender en materia de funcionamiento ecológico

En Sudamérica son escasos los estudios de las relaciones entre las comunidades bentónicas y su variabilidad a diferentes niveles de una misma región, menos aún usando una misma metodología. Jacobsen (2008) hizo una revisión donde sintetizó el conocimiento general que se tiene de los ríos andinos tanto a nivel biológico como en sus características ambientales. La información existente nos indica que la variabilidad de las comunidades en los gradientes altitudinal y latitudinal no son más que el reflejo de la influencia de diversos factores ambientales que actúan a diferentes niveles (Mykrä *et al.*, 2007; Jacobsen, 2008) y que determinan la estructura de la biota acuática (Turcotte & Harper, 1982; Modenutti *et al.*, 1998; Baptista *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2007; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007; Acosta, 2009; Maldonado *et al.*, 2011). La importancia de estos factores varía con la escala espacial, y como la mayoría de estos estudios fueron a escala local o regional, es necesario realizar estudios a un nivel geográfico similar en los ríos altoandinos, que nos ayude a entender los cambios estructurales que se producen en las comunidades de macroinvertebrados acuáticos de los ríos a diferentes niveles espaciales.

Las hipótesis planteadas para este capítulo son: i) Se esperaría que la comunidad de macroinvertebrados acuáticos a nivel de género y familia en las localidades de referencia esté fuertemente influenciada por la altitud (Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008; Jacobsen & Brodersen, 2008), en especial por variables como el oxígeno y temperatura que disminuyen a mayor altitud (Jacobsen *et al.*, 2003; Jacobsen & Marín, 2007; Jacobsen, 2008). ii) En el gradiente latitudinal la composición de la comunidad de las localidades de referencia parecería tener una influencia histórica y podría estar altamente influenciada por la temperatura que tiende a disminuir hacia el sur (Emck *et al.*, 2006). iii) Los cambios en la heterogeneidad del hábitat y el bosque de ribera pensamos son variables que influirían en gran medida a la comunidad bentónica de las localidades de referencia en el gradiente altitudinal. Por su parte en el latitudinal la heterogeneidad de hábitat y el bosque de ribera disminuyen su influencia, mientras que la mineralización debería ser determinante por la importancia geomorfológica regional (Argollo, 2006).

El objetivo de este capítulo de la tesis es determinar cómo varía la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos de referencia de Ecuador y Perú tanto en el gradiente altitudinal como en el latitudinal, así como cuáles son los factores

ambientales que determinan su composición en los diferentes niveles de estudio del filtro regional.

## **METODOLOGÍA**

### **Lugar de estudio**

El presente estudio se realizó en los Andes del norte y centrales del Ecuador y Perú entre octubre del 2007 y noviembre del 2008 en época seca. Para el estudio de los macroinvertebrados se muestrearon 123 localidades distribuidas a lo largo de un rango altitudinal entre los 2000 y 4800 msnm y un rango latitudinal entre los 0,71° latitud norte a 16,52° de latitud sur, y con diferentes grados de alteraciones antrópicas (desde localidades de referencia hasta localidades muy alteradas) (Figura 1 de la Introducción general). Para este capítulo se utilizarán únicamente los datos de las localidades de referencia, ya que lo que queremos saber es si los cambios producidos por la latitud y la altitud tienen influencia sobre los macroinvertebrados sin tener en cuenta los cambios producidos por el hombre.

### **Muestreo**

#### **Selección de las localidades de referencia**

En total se analizaron 56 localidades que muestran un mínimo de alteración, seleccionadas mediante el protocolo CERA (Acosta *et al.*, 2009). La selección de las localidades de referencia (sin o con una mínima intervención antropogénica) se hizo usando la metodología propuesta por Acosta *et al.* (2009) para ríos altoandinos. Esta considera 24 apartados que se distribuyen en 4 bloques: cuenca, hidrología, tramo y lecho del río (Acosta *et al.*, 2009), con los cuales se determinarán la inclusión o exclusión de una localidad como sitio de referencia. Los apartados de cuenca e hidrología fueron calificados con ayudas de herramientas como mapas cartográficos, herramientas GIS y el resto de apartados (tramo y lecho) se evaluaron *in situ*.

#### **Factores ambientales analizados**

Para cada una de las 56 localidades muestreadas se determinaron 38 variables ambientales fisicoquímicas, hidromorfológicas y de hábitat, que se usaron para

caracterizar a los ríos altoandinos en condiciones naturales, es decir sin intervención antropogénica, y establecer cómo estos factores determinan a las comunidades de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos. Las metodologías y características de los parámetros medidos, se describen con más detalle en el capítulo 1 de esta tesis. Aquí se hace solo un breve recordatorio de las variables físicoquímicas tomadas para cada localidad: altitud, caudal, ancho del río, oxígeno, temperatura, pH, amonio, fosfatos, nitritos, nitratos, cobre, plata, plomo, zinc, hierro, sodio, cationes (sodio, magnesio, calcio y potasio) y aniones (cloruros y sulfatos).

Para las variables hidromorfológicas y de hábitat se utilizaron los datos tomados para la valoración de la calidad del bosque de ribera (QBR-And) y el índice de hábitat fluvial (IHF). El QBR-And (Acosta *et al.*, 2009) es un índice de evaluación rápida del estado general de la vegetación de ribera andina, el cual fue adaptado del índice QBR de Munné *et al.* (2003). Este índice evalúa la calidad del bosque de ribera usando cuatro bloques (Grado de la cubierta de la zona de ribera, Estructura de la cubierta, Calidad de la cubierta y Grado de naturalidad del canal fluvial) (Munné *et al.*, 2003; Acosta *et al.*, 2009). Acosta *et al.* (2009) han adaptado el apartado de Calidad de la Cubierta a las formaciones vegetales neotropicales altoandinas, por las diferencias que existe entre las comunidades vegetales andinas y las comunidades para las cuales fue desarrollado el índice QBR original. Por otra parte, en este estudio se incluyen localidades de muestreo que superan los 4000 metros de altitud donde se encuentran amplias zonas de puna o páramo, en las que, la zona de ribera no tiene cobertura arbórea. Por ello en estas zonas se excluye el apartado de Estructura de la Cubierta, con lo que el índice QBR-And tendrá un valor máximo de 75 puntos. En este estudio para poder comparar los valores de QBR-And de las zonas altas (valor máximo 75) con los de las zonas bajas (valor máximo de 100), se normalizaron los valores en un rango de 0 a 1. Los valores de cada uno de los apartados de este índice se usaron para los análisis posteriores.

Finalmente, se aplicó el índice de evaluación del hábitat fluvial (IHF) para determinar la calidad de hábitats existentes en las localidades muestreadas y ver cómo influyen en la composición de la comunidad (Pardo *et al.*, 2002). Este índice al igual que el QBR-And se ha adaptado a las características particulares de la zona altoandina. El IHF usa siete apartados que son: Inclusión en rápidos, Frecuencia de rápidos, Composición del sustrato, Régimen de velocidad/profundidad, Porcentaje de sombra, Elementos de

heterogeneidad y Cobertura de vegetación acuática (Acosta *et al.*, 2009). La puntuación del IHF en cada uno de sus apartados es el que se usó en los análisis posteriores.

### **Muestreo de la comunidad bentónica**

Se estudiaron ocho cuencas distribuidas en Ecuador y Perú, de las cuales se tomaron muestras de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos utilizando el método cuantitativo MIQU (Núñez & Prat, 2009) que es una adaptación del protocolo de AFNOR (2009). En nuestro estudio la longitud de las localidades de muestreo dependió especialmente de la accesibilidad al tramo del río, pero la extensión muestreada nunca fue inferior a los 25 metros, ni superiores a 100 metros. El protocolo MIQU propone el muestreo de los hábitats existentes en cada localidad muestreada (AFNOR, 2009; Núñez & Prat, 2009) usando como unidad de muestreo una red Surber con un área de muestreo de 0,1023 m<sup>2</sup> y 250 micras de luz de malla. Para el muestreo de los diferentes hábitats, se procedió al reconocimiento en cada localidad del porcentaje de recubrimiento de cada sustrato, identificándolos como dominantes (superficie > al 5 %) o como marginales (≤ al 5 %). En cada localidad se tomaron un total de 12 muestras Surber, de las cuales 4 pertenecen a los hábitats dominantes y 4 a los hábitats marginales que fueron muestreados siguiendo el orden propuesto en el protocolo MIQU según una tabla de definición de sustratos la cual prioriza su habitabilidad. Finalmente se tomaron 4 muestras Surber que pertenecen a los hábitats dominantes según su representatividad en el tramo muestreado, del más al menos representativo. Las muestras de los macroinvertebrados acuáticos fueron preservadas en formol al 4% en botes diferentes, uno de hábitats dominantes y otro de marginales.

En el laboratorio se separó y preservó los macroinvertebrados en alcohol al 70%. Posteriormente, se contabilizó e identificó los macroinvertebrados acuáticos. La identificación de los macroinvertebrados se realizó usando bibliografía especializada (Holzenthall, 1988; Angrisano, 1995; Merritt & Cummins, 1996; Roldán, 1996; Domínguez & Fernández, 2009), siendo género la resolución taxonómica menor, a excepción de la familia Chironomidae (que se identificó a nivel de género solo en seis cuencas) y unos pocos grupos como hidracarinos, nematodos y oligoquetos en los que se llegó a nivel de orden o suborden.

Si bien en los capítulos 3 y 4 se analizarán 6 cuencas hidrográficas debido a que la familia Chironomidae se identificó a género únicamente en estas cuencas hidrográficas (Mira, Aguarico, Santa, Mosna, Colca y Urubamba), para este capítulo se analizaron un total de 8 cuencas (las cuencas antes mencionadas más Guayas y Pastaza). Por lo cual, para este capítulo se usaron todas las cuencas pero únicamente la localidades de referencia. En el capítulo final se usaran todas las localidades muestreadas, y este capítulo nos servirá para determinar la tipificación de los ríos altoandinos sin intervención antrópica, análisis que son necesarios para el desarrollo del índice multimétrico.

### **Análisis de datos**

Para tener una idea global de la composición de la macrofauna de los ríos altoandinos se obtuvo primero la riqueza de familias y de géneros, su abundancia relativa y su frecuencia de aparición, determinándose los grupos más representativos dentro de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos altoandinos.

Para analizar la distribución espacial en el gradiente altitudinal y latitudinal de las familias y algunos géneros de macroinvertebrados acuáticos se utilizó un GAM (Generalized Additive Model) que es una suma de contribuciones independientes de los predictores individuales de cada taxa frente al efecto de la variable (Leps & Smilauer, 2003). Este análisis se realizó mediante el programa CANOCO (Ter Braak & Šmilauer, 1998). Ya que nos interesaban especialmente los gradientes altitudinal y latitudinal se realizó un análisis INDVAL para cada uno de ellos para poder establecer las familias significativas de las dos formaciones vegetales (Bosque vs. Páramo-Puna) y del dominio morfotectónico (Andes norte, Andes centrales y Altiplano-Puna). Para determinar las familias estadísticamente significativa ( $p > 0,05$ ) para el estrato de carácter altitudinal y los de carácter latitudinal se realizó un análisis del valor de indicación (INDVAL) usando el programa estadístico PCORD4 (McCune & Mefford, 1999).

Posteriormente, para determinar los taxa más influyentes ( $>70\%$  del porcentaje acumulativo) que constituyen a las comunidades de macroinvertebrados en cada uno de los gradientes espaciales analizados (Cuenca hidrográfica, Dominios morfotectónicos y Formación vegetal) se realizó un análisis de los porcentajes de similaridad (SIMPER), a partir de una matriz de similaridad (Bray Curtis) la cual fue construida usando la matriz

de macroinvertebrados transformada ( $\log x+1$ ). Este análisis se realizó usando el programa PRIMER6 (Clarke & Warwick, 1994).

Por otro lado, para determinar si existe alguna discriminación de las localidades usando la composición de las comunidades de macroinvertebrados a nivel de familia y a nivel de género, se realizó por separado un análisis MDS usando matrices a diferente nivel taxonómico. Este análisis se desarrolló usando el programa PRIMER6 (Clarke & Warwick, 1994). Para lo cual, previamente las variables biológicas fueron transformadas ( $\log x+1$ ), con las cuales se construyó una matriz de similaridad de Bray-Curtis.

Finalmente, para determinar las variables que influyen sobre la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos se realizó un RDA usando el programa CANOCO (Ter Braak & Šmilauer, 1998). Previamente se realizó un análisis DCCA con el cual se obtuvo una longitud de gradiente 1,62 para el primer eje y 1,34 para el segundo eje, lo cual permitió escoger al RDA como el análisis más adecuado para este estudio. En el RDA únicamente se incluyeron las variables significativas ( $p < 0,05$ ) determinadas usando el Test de Monte Carlo.

## **RESULTADOS**

### **Biodiversidad de macroinvertebrados acuáticos altoandinos**

En la comunidad de macroinvertebrados altoandinos muestreados en las localidades de referencia se identificaron 16 grupos taxonómicos mayores (clase u orden), 58 familias y 147 géneros (sin incluir a los quironómidos). De los cuales, los insectos son claramente los dominantes en la composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos altoandinos.

Los ordenes Diptera, Trichoptera, Coleoptera y Ephemeroptera fueron los mejor representados con 15, 11, 8 y 4 familias respectivamente. Las familias Chironomidae, Leptoceridae, Elmidae y Baetidae fueron los más abundantes para cada orden (Tabla 1).

El orden Diptera es el que registró la riqueza más alta a nivel de familia, pero es la segunda a nivel género. Sin embargo, hay que señalar que en este capítulo no se contabilizaron los 41 géneros de la familia Chironomidae (Ver capítulo 3) por no tener la información de las 8 cuencas analizadas. Los ordenes Coleoptera, Trichoptera y



Ephemeroptera fueron los que mas riqueza mostraron después de Díptera con 29, 23 y 13 géneros respectivamente.

**Tabla 1.** Ordenes de macroinvertebrados acuáticos con el número familias, géneros y % de taxones representativos de los ríos altoandinos, así como las familias más abundantes de cada orden.

Orden	Familias	% S Familias	Familias más abundantes	Géneros	% S Géneros	Géneros más abundantes
Diptera	15	27,78	Chironomidae	25 (+41)	24,75	
Trichoptera	11	20,37	Leptoceridae	23	22,77	<i>Nectopsyche sp</i>
Coleoptera	8	14,81	Elmidae	29	28,71	<i>Austrelmis sp</i>
Ephemeroptera	4	7,41	Baetidae	13	12,87	<i>Andesiops sp</i>
Gasteropoda	3	5,56	Planorbiidae	3	2,97	<i>Planorbiidae sp</i>
Odonata	2	3,70	Aeshnidae	2	1,98	<i>Aeshna sp</i>
Plecoptera	2	3,70	Grypopterygidae	2	1,98	<i>Claudioperla</i>

En nuestro estudio Diptera y Ephemeroptera son los órdenes más abundantes, a pesar de que este último en términos de riqueza solo tiene 4 familias, siendo bajo en relación a la riqueza de otros órdenes. El dominio numérico de estos dos órdenes es debido a las familias Chironomidae (Diptera) y Baetidae (Ephemeroptera), los cuales destacan sobre el resto de taxones de la comunidad con un 42 y 17,11% de la abundancia total respectivamente. Estas dos familias mantienen la dominancia a lo largo de todo el muestreo siendo Chironomidae registrada en todas las localidades y Baetidae en 53 localidades (Tabla 2).

**Tabla 2.** Familias y géneros de macroinvertebrados acuáticos con frecuencias  $\geq$  a 16 localidades y con % de abundancia  $\geq$  1%.

Orden	Familia	Localidades	% Abundancia	Orden	Familia	Género	Localidades	% Abundancia
Diptera	Chironomidae	56	42,75	Ephemeroptera	Baetidae	Andesiops	49	15,58
Ephemeroptera	Baetidae	53	17,11	Crustacea	Hyalellidae	Hyalella	35	5,67
Coleoptera	Elmidae	46	6,08	Coleoptera	Elmidae	Austrelmis	33	4,80
Crustacea	Hyalellidae	35	5,67	Trichoptera	Leptoceridae	Nectopsyche	24	3,71
Oligochaeta		53	5,55	Trichoptera	Leptoceridae	Nectopsyche	24	3,71
Trichoptera	Leptoceridae	24	3,78	Diptera	Simuliidae	Simulium	38	1,99
Diptera	Simuliidae	47	3,32	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae	26	1,75
Trichoptera	Hydroptilidae	26	1,79	Trichoptera	Hydroptilidae	Ochrotrichia	24	1,60
Coleoptera	Scirtidae	27	1,75	Diptera	Simuliidae	Gigantodax	35	1,34
Plecoptera	Grypopterygidae	22	1,30	Plecoptera	Grypopterygidae	Claudioperla	22	1,30
Diptera	Empididae	45	1,17	Ephemeroptera	Baetidae	Baetodes	25	1,30
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	16	1,12	Diptera	Empididae	Neoplasta	44	1,13
Trichoptera	Hydropsychidae	16	1,10					
Trichoptera	Hydrobiosidae	43	1,03					

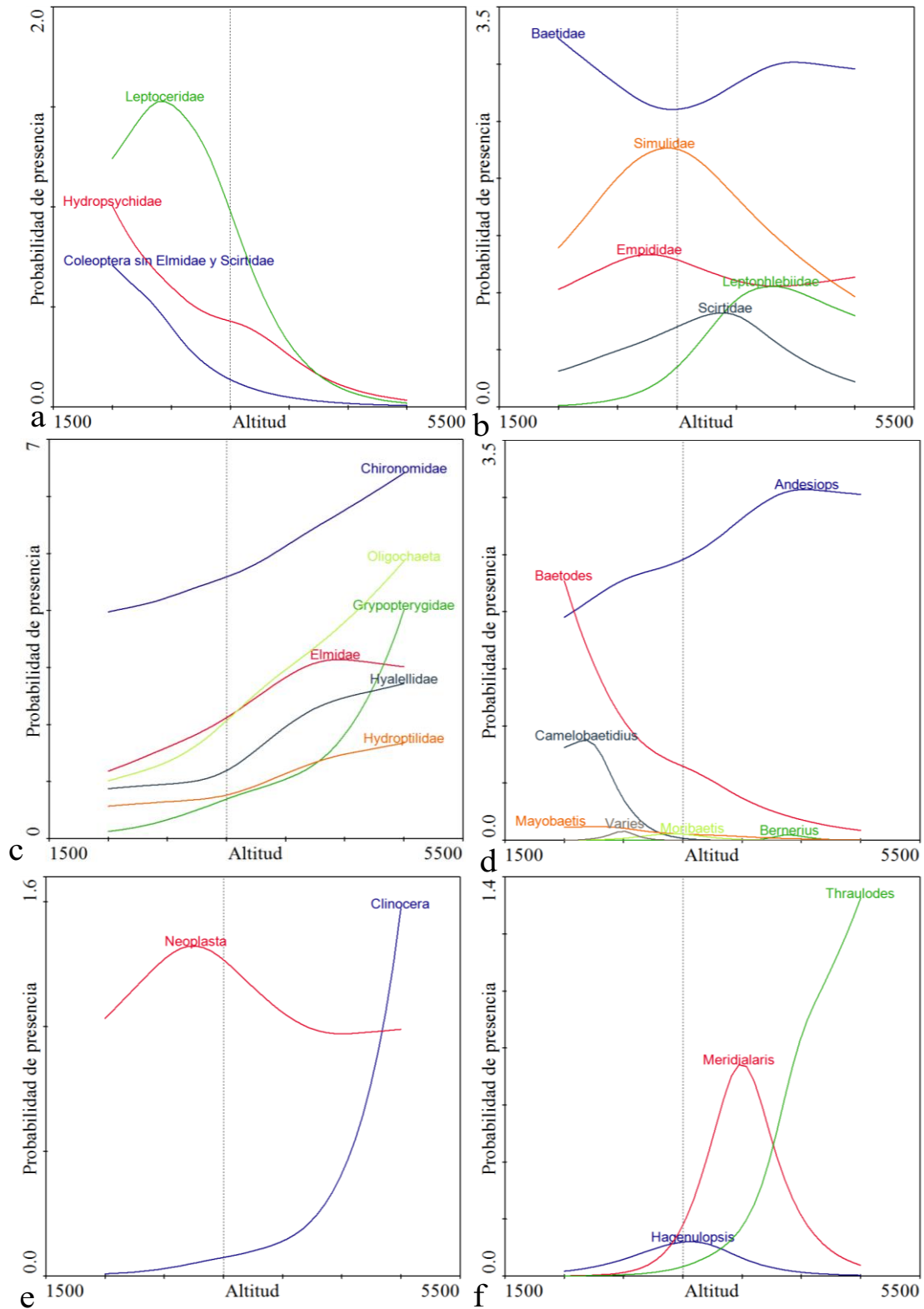
Si bien Trichoptera es el segundo orden con mayor riqueza de familias de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos altoandinos, no es uno de los más abundantes y únicamente Leptoceridae supera el 3% de la abundancia total, mientras que Hydroptilidae, Hydropsychidae e Hydrobiosidae apenas superan el 1% cada una. Los plecópteros están representados solo por la familia Grypopterygidae entre las taxa con baja abundancia pero relativamente frecuente. Mientras que, a nivel de género,

*Andesiops* (Baetidae), *Hyaella* (Hyaellidae), *Austrelmis* (Elmidae) y *Nectopsyche* (Leptoceridae) son los que presentaron mayor abundancia.

## **Distribución espacial de la comunidad de macroinvertebrados altoandinos**

### **Distribución altitudinal**

En los resultados del GAM se pueden observar las diferentes respuestas de las familias de macroinvertebrados acuáticos respecto a la altitud, por una parte Leptoceridae, Hydropsychidae y varias familias de coleópteros (excluyendo a Elmidae y Scirtidae) mostraron una respuesta a decrecer en su abundancia a medida que la altitud aumenta (Figura 1a). Por el contrario, familias como Chironomidae, Grypopterygidae, Elmidae, Hyaellidae e Hydroptilidae tienden a incrementar su abundancia con la altitud (Figura 1c). Por otra parte Baetidae, Simuliidae, Empididae, Scirtidae y Leptophlebiidae al parecer tienen cambios de abundancia sin una tendencia clara con la altitud a lo largo del gradiente medido (Figura 1b).



**Figura 1.** Modelo Aditivo Generalizado (GAM) de la respuesta de las familias de macroinvertebrados altoandinos. (a) familias que tienden a ser abundantes en zonas de menor altitud; (b) familias que tienden a ser abundantes a cualquier altitud; (c) familias que tienden a ser abundantes en zonas de mayor altitud; (d) respuesta frente a la altitud de los géneros de las familias Baetidae, (e) Empididae y (f) Leptophlebiidae.

En el momento de analizar la respuesta de los géneros de algunas familias podemos ver como varía la respuesta de estos dependiendo de los rasgos ecológicos propios de cada género. Así los géneros de la familia Baetidae como *Baetodes*, *Camelobaetidius*, *Mayobaetis* y *Varipes* son más abundantes en zonas de menor altitud, mientras que *Andesiops* y *Vernerius* lo son en zonas de mayor altitud (Figura 1d). Por su parte, los dos géneros de la familia Empididae muestran dos respuestas diferentes, mientras que *Neoplasta* es más abundante en zonas de menor altitud, *Clinocera* lo es para zonas altas (Figura 1e). Los géneros de la familia Leptophlebiidae muestran una respuesta interesante que podría ser un claro ejemplo de remplazo de especies. Así, *Hagenulopsis* es el género más abundante en la zona de menor altitud que luego es remplazada por *Meridialaris* en zonas de altitud media, y, finalmente estos dos géneros son remplazados por *Thraulodes* en las zonas más altas (Figura 1f).

El análisis INDVAL de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos usando la formación vegetal como filtro regional mostró que la familia Perlidae se identifica como significativa para las localidades de bosque montano. Por su parte, familias como Hyalellidae, Chironomidae, Elmidae, Planariidae, Limnephilidae, Grypopterygidae y Ephyridae se señalan en nuestros análisis como significativas en las localidades de páramo y puna. Los taxa tolerantes como, Baetidae, Oligochaeta, etc., no mostraron tener diferencias en su abundancia en ninguno de las dos formaciones vegetales (Tabla 3).

A nivel del género, el plecópetero *Anacroneuria* (Perlidae) fue el único taxa que resulto significativo para la formación vegetal de bosque montano. Por su parte *Hyaella* (Hyalellidae), *Austrelmis* (Elmidae), *Anomalocosmoecus* (Limnephilidae) y *Claudioperla* (Grypopterygidae) fueron los géneros representativos de zonas de páramos y punas (Tabla 3).

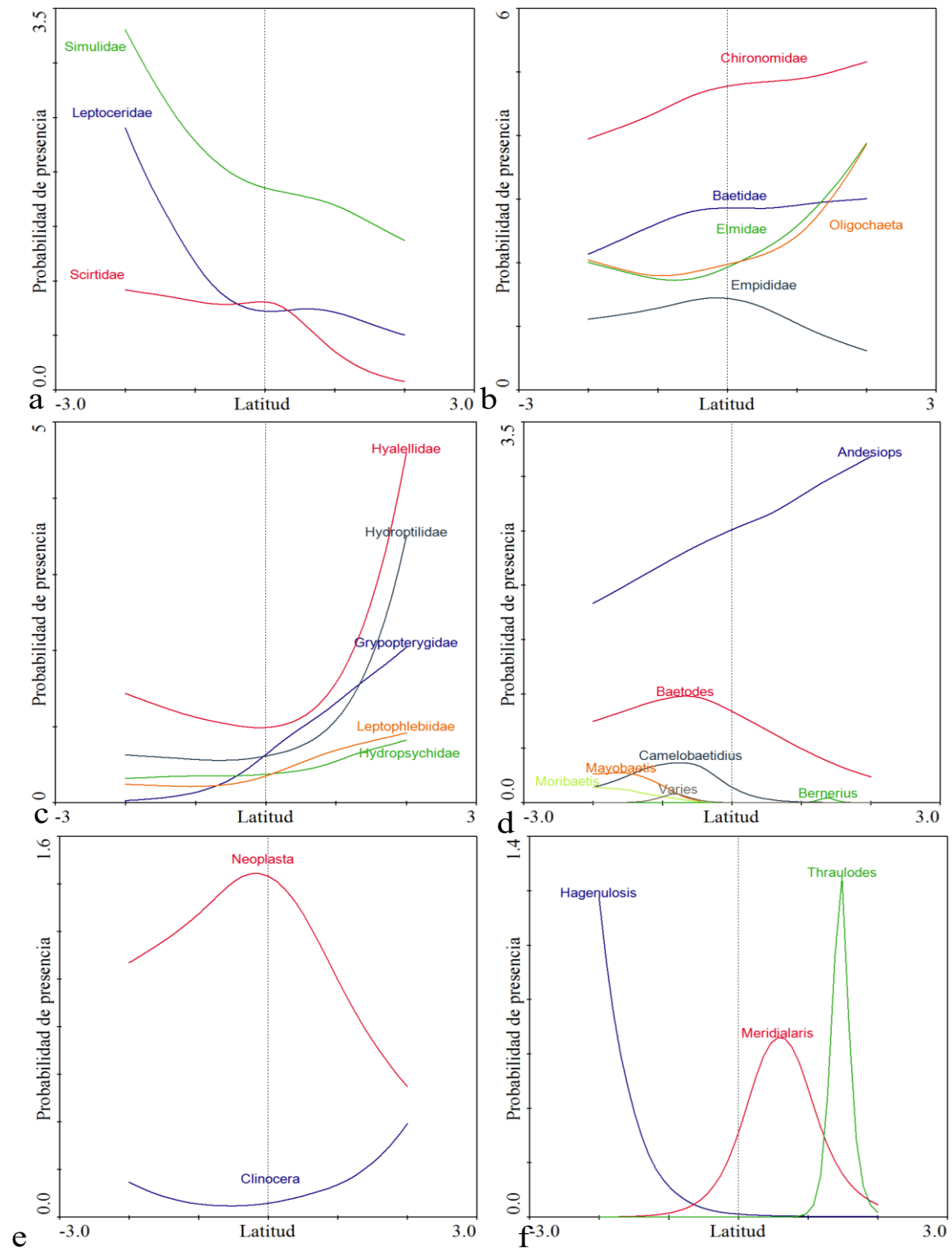
**Tabla 3.** Valores del análisis INDVAL de las familias y géneros determinados como significativos del gradiente altitudinal.

Familia	Grupo max	Valor indicador	p	Sig	Género	Grupo max	Valor indicador	p	Sig
Perlidae	Bosque montano	27,6	0,049	**	Anacroneuria	Bosque montano	27,6	0,049	*
Hyaellidae	Páramo-Puna	82,1	0,001	**	Hyaella	Páramo-Puna	82,1	0,001	**
Chironomidae	Páramo-Puna	68,2	0,044	**	Austrelmis	Páramo-Puna	69,1	0,002	**
Elmidae	Páramo-Puna	64,6	0,04	**	Chironomidae	Páramo-Puna	68,2	0,044	*
Planariidae	Páramo-Puna	56,5	0,034	**	Planariidae	Páramo-Puna	56,5	0,034	*
Limnephilidae	Páramo-Puna	50,5	0,001	**	Anomalocosmoecus	Páramo-Puna	50,5	0,001	**
Grypopterygidae	Páramo-Puna	46,1	0,03	**	Claudioperla	Páramo-Puna	46,1	0,03	*
Ephydriidae	Páramo-Puna	28,5	0,041	**					

### Distribución latitudinal

Las familias Simuliidae, Leptoceridae y Scirtidae mostraron una tendencia a ser más abundantes en latitudes menores y decrecen a medida que la latitud aumenta (Figura 2a). Por su parte las familias Hyaellidae, Hydroptilidae, Grypopterygidae Leptophlebiidae e Hydropsychidae tienden a ser más abundantes hacia el sur (Figura 2c). Finalmente, las familias que no mostraron respuesta al gradiente latitudinal fueron Chironomidae, Baetidae, Elmidae, Oligochaeta y Empididae (Figura 2b).

Los géneros de la familia Baetidae muestran respuestas diferentes, por un lado *Andesiops* y *Bernerius* son más abundantes en zonas del sur, mientras *Baetodes*, *Camelobaetidius*, *Mayobaetis*, *Moribaetis* y *Varipes* lo son en latitudes menores (Figura 2d). Por su parte, el género de la familia Empididae, *Neoplasta* tiende a ser menos abundante con el aumento de la latitud, al contrario que *Clinocera* que tiende a ser más abundante al sur (Figura 2e). Finalmente, los géneros de la familia Leptophlebiidae como *Meridialaris* y *Thraulodes* son más abundantes al sur mientras que *Hagenulopsis* lo es al norte (Figura 2f).



**Figura 2.** Modelo Aditivo Generalizado (GAM) de la respuesta de las familias de macroinvertebrados altoandinos. (a) familias que tienden a ser abundantes en zonas de menor latitud; (b) familias que tienden a ser abundantes a cualquier latitud; (c) familias que tienden a ser abundantes en zonas de mayor latitud; (d) respuesta frente a la latitud de los géneros de las familias Baetidae, (e) Empididae y (f) Leptophlebiidae.

La comunidad de macroinvertebrados acuáticos altoandinos se ven influenciados por cambios en las variables ambientales a lo largo del gradiente latitudinal. Así, las familias que resultaron ser estadísticamente significativas en el INDVAL indican una

tendencia de diferenciación según al dominio morfotectónico al que pertenece. Llama la atención las familias altamente significativas en localidades de los Andes Centrales como es el caso de Limnephilidae, Tipulidae, Ceratopogonidae, Scirtidae e Hydraenidae, así como Grypopterygidae en la zona más al sur del área de estudio, ya que es bien conocido que esta familia desaparece hacia el ecuador (Tabla 4).

Usando el dominio morfotectónico como representativo del gradiente latitudinal en los Andes norte el género *Gigantodax* resulto ser el más significativo. En los Andes centrales los taxa Scirtidae sp1 y Ceratopogonidae sp1 fueron los que mostraron valores de indicación mayores, seguidos de *Anomalocosmoecus* (Limnephilidae), *Tipula* (Tipulidae) y *Meridialaris* (Leptophlebiidae). Por su parte, *Claudioperla* (Grypopterygidae), *Austrelmis* (Elmidae) y *Smicridea* (Hydropsychidae) fueron los géneros representativos de la zona del altiplano-puna (Tabla 4).

**Tabla 4.** Valores del análisis INDVAL de las familias y géneros determinados como significativos del gradiente latitudinal.

Familias	Grupo max	Valores indicador	p	Sig	Géneros	Grupo max	Valores indicador	p	Sig
Calamoceratidae	Andes Norte	22,2	0,043	*	Gigantodax	Andes Norte	67,2	0,001	**
Ptilodactylidae	Andes Norte	22,2	0,034	*	Scirtidae sp1	Andes Centrales	62,5	0,03	**
Scirtidae	Andes Centrales	62,5	0,035	*	Ceratopogonidae sp1	Andes Centrales	57,2	0,04	*
Ceratopogonidae	Andes Centrales	60,5	0,023	*	Anomalocosmoecus	Andes Centrales	46,4	0,008	**
Limnephilidae	Andes Centrales	46,4	0,005	**	Tipula	Andes Centrales	46,3	0,003	**
Tipulidae	Andes Centrales	44,3	0,005	**	Meridialaris	Andes Centrales	38,9	0,001	**
Hydraenidae	Andes Centrales	21,6	0,040	*	Claudioperla	Altiplano-Puna	59,2	0,001	**
Grypopterygidae	Altiplano-Puna	59,2	0,002	**	Austrelmis	Altiplano-Puna	50,6	0,033	*
Ephydriidae	Altiplano-Puna	55	0,001	**	Smicridea	Altiplano-Puna	40,1	0,026	*
Hydropsychidae	Altiplano-Puna	39,6	0,036	*					
Viviparidae	Altiplano-Puna	18,2	0,033	*					

### Composición de la comunidad de macroinvertebrados altoandinos en los diferentes niveles de estudio del filtro regional

El análisis SIMPER realizado para analizar la composición de la comunidad en el filtro regional a nivel de cuenca hidrográfica, determinó un promedio de 6 familias por cuenca que mostraban más del 70% de contribución en el análisis. De las cuales las familias Baetidae, Chironomidae, Elmidae, Oligochaeta, y Simuliidae son las que muestran una mayor contribución y están presentes en, por lo menos, seis de las ocho cuencas estudiadas. Adicionalmente, la cuenca del río Aguarico muestra a la familia Leptoceridae con un 9,41% de contribución, en la cuenca del Mosna la familia Empididae muestra el 6,43% de contribución y finalmente en la cuenca del Río

Urubamba, Grypopterygidae presenta un 12,1% de contribución. Estas familias solo se determinaron en dichas cuencas (Tabla 5).

El análisis SIMPER a nivel de género de las cuencas hidrográficas estableció un promedio de 5 taxones que conforman el 70% de contribución de las cuencas estudiadas. El género *Andesiops* se determinó como uno de los más importantes en todas las cuencas hidrográficas. Sin embargo, hay que tener en cuenta que los géneros de la familia Chironomidae no se incluyen en el análisis, los cuales podrían tener una mayor relevancia (Tabla 5). Nuestros resultados sobre la abundancia y riqueza de los quironómidos en los ríos altoandinos nos hacen suponer que los ríos altoandinos están dominados por quironómidos del género *Cricotopus spp* (Ver capítulo 3). La abundancia del resto de géneros varía de distinta forma dependiendo de la cuenca.

**Tabla 5.** Promedio de abundancia y porcentaje de contribución (entre paréntesis) de las familias y géneros de macroinvertebrados acuáticos según el factor de Cuenca hidrográfica en el análisis SIMPER. Las familias y géneros que muestran un \* estaban presentes pero no se encontraban dentro del 70% de contribución.

	CUENCA HIDROGRÁFICA							
	Mira	Aguarico	Guayas	Pastaza	Santa	Mosna	Colca	Urubamba
<b>Familia</b>								
Baetidae	1,79 (11,31)	2,7 (13,8)	2,53 (8,62)	3,65 (20,29)	3,34 (12,74)	2,64 (11,24)	*	3,26 (11,81)
Ceratopogonidae	1,26 (6,63)	*	1,06 (4,7)			*		
Chironomidae	4,3 (30,75)	3,58 (20,96)	6,02 (33,5)	4,7 (37,21)	5,59 (30,49)	4,31 (27,29)	5,27 (24,69)	3,9 (25,31)
Elmidae	1,76 (6,98)	1,87 (9,92)	*	*	2,17 (7,61)	2,62 (10,34)	3,03 (7,38)	3,23 (14,71)
Empididae		*	*	*	*	1,41 (6,43)	*	
Grypopterygidae					*			2,39 (12,1)
Hyaletellidae	*		2,73 (5,02)		*	*	3,31 (12,04)	*
Hydracarina			1,12 (5,96)		*			
Leptoceridae		2,63 (9,41)						
Limoniidae	*	*	*		1,01 (3,6)	1,29 (6,26)		
Oligochaeta		1,26 (5,83)	3,36 (14,54)	1,8 (9,39)	2,64 (12,06)	1,46 (6,46)	4,32 (21,6)	*
Planariidae				*	*		1,96 (7,63)	
Simuliidae	2,88 (16,71)	2,18 (10,66)	*	1,8 (7,82)	2,05 (5,69)	2,05 (7,24)		2,21 (10,05)
<b>Género</b>								
<i>Gigantodax</i>	2,63 (15,29)	2,11 (11,01)	*	*	*	*		
<i>Andesiops</i>	1,52 (9,54)	2,36 (13,23)	2,21 (8,22)	2,78 (9,25)	3,27 (13,14)	2,47 (10,32)	*	3,25 (11,93)
Oligochaeta	1,95 (7,02)	1,26 (6,43)	3,36 (15,15)	1,8 (10,73)	2,64 (12,75)	1,46 (6,85)	4,32(22,8)	
<i>Nectopsyche</i>		2,61 (10,1)						
<i>Hyalpella</i>		1,22 (4,03)	2,73 (5,21)		*		3,31 (12,75)	
Hydracarina			1,12 (6,21)		*	*	*	
<i>Neoplasta</i>	*	*	*	1,49 (5,9)	*	1,37 (6,8)		
<i>Austrelmis</i>			*		1,76 (5,08)	2,04 (7,04)	*	3,17 (14,41)
<i>Planariidae sp</i>				*	1,25 (3,59)	*	1,96 (8,09)	
<i>Simulium</i>			*	*	*	1,86 (6,28)		
<i>Ceratopogonidae sp</i>	*	*	*		*	1,39 (5,1)		
<i>Claudioperla</i>					*	*	*	2,39 (12,46)

En el análisis SIMPER del filtro regional a nivel de dominios morfotectónicos las familias que muestra una mayor contribución fueron Chironomidae, Baetidae y Oligochaeta de las ocho taxa que representan el 70% de la contribución. Estas familias se encuentra en todas los dominios morfotectónicos estudiados (Andes Norte, Andes Centrales y Altiplano Puna). Las familias Grypopterygidae y Hyaletellidae fueron



representativas en el Altiplano-Puna con un 5,95% y 11,5% de contribución respectivamente. Por otro lado, la familia Empididae fue determinada para los Andes Centrales con un 5,08% de la contribución (Tabla 6).

El análisis definió a los géneros *Andesiops*, *Gigantodax* y *Neoplasta* como taxones dominantes en los Andes norte y centrales, mientras que *Austrelmis*, *Hyaella* y *Simulium* lo fueron en los Andes centrales y en el Altiplano-Puna (Tabla 6).

**Tabla 6.** Promedio de abundancia y porcentaje de contribución (entre paréntesis) de las familias y géneros de macroinvertebrados acuáticos según el factor de dominios morfotectónicos en el análisis SIMPER. Las familias y géneros que muestran un \* estaban presentes pero no se encontraban dentro del 70% de contribución.

DOMINIOS MORFOTECTÓNICOS			
	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna
<b>Familia</b>			
Baetidae	2,69 (14,42)	2,95 (11,82)	2,91 (8,9)
Chironomidae	4,49 (31,24)	4,88 (28,38)	4,64 (27,03)
Elmidae	1,59 (5,97)	2,42 (9,16)	3,12 (11,78)
Empididae	*	1,37 (5,08)	
Gryptopterygidae		*	1,78 (5,95)
Hyaellidae		*	2,68 (11,5)
Oligochaeta	1,93 (8,61)	1,98 (8,77)	2,76 (10,78)
Simuliidae	2,17 (10,99)	2,05 (6,75)	*
<b>Género</b>			
<i>Andesiops</i>	2,21 (10,63)	2,83 (11,58)	
Oligochaeta	1,93(9,57)	1,98 (9,34)	2,76 (11,27)
<i>Gigantodax</i>	1,87 (9,13)	1,37 (5,08)	
<i>Neoplasta</i>	1,3 (4,61)	1,35 (5,34)	
<i>Austrelmis</i>	*	1,91 (6,3)	3,09 (12,04)
<i>Simulium</i>	*	1,81 (5,16)	
<i>Hyaella</i>			2,68 (11,99)

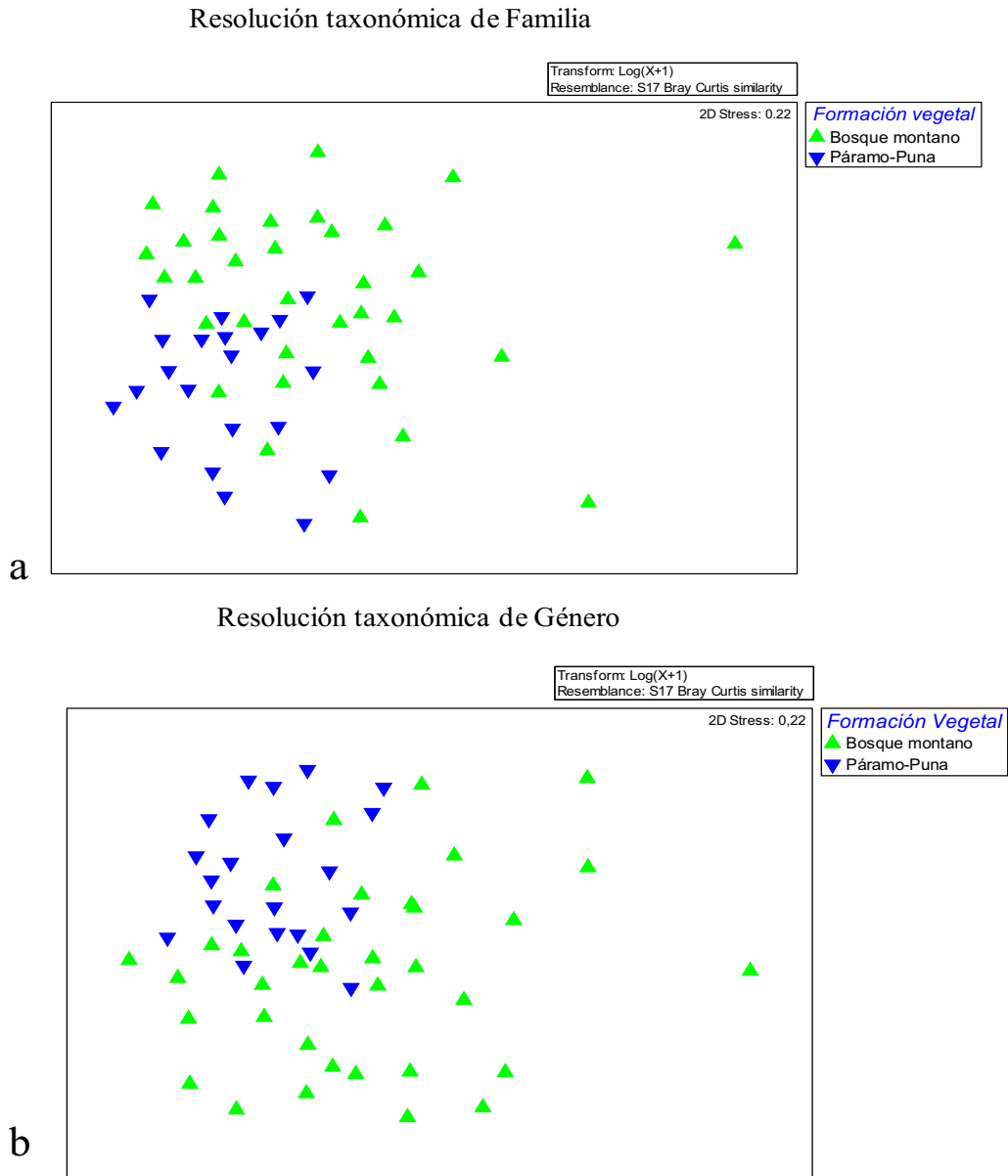
Seis familias fueron determinadas como las que caracterizan en el filtro regional a nivel de formación vegetal, de las cuales Chironomidae, Baetidae, Oligochaeta son las más representativas. Únicamente la familia Hyalellidae con un 6,45% de contribución se determino representativa de la Zona alta (páramo y puna) (Tabla 7).

En el análisis el género *Andesiops* no muestra preferencia por ninguno de las formaciones vegetales, sin embargo, *Austrelmis* y *Hyaella* son más abundantes en zonas de páramo y puna mientras que *Gigantodax* y *Neoplasta* lo son en zonas de bosque montano (Tabla 7).

**Tabla 7.** Promedio de abundancia y porcentaje de contribución de las familias y géneros de macroinvertebrados acuáticos según el factor de Formación vegetal en el análisis SIMPER. Las familias y géneros que muestran un \* presentaron valores bajos de contribución.

<b>FORMACIÓN VEGETAL</b>		
	<b>Bosque montano</b>	<b>Páramo-Puna</b>
<b>Familia</b>		
Baetidae	2,71 (14,25)	2,98 (10,27)
Chironomidae	4,4 (32,93)	5,02 (25,9)
Elmidae	1,73 (6,6)	2,82 (10,12)
Hyaellidae	*	2,18 (6,45)
Oligochaeta	1,58 (7,4)	2,93 (12,94)
Simuliidae	2,06 (10,31)	1,89 (5,6)
<b>Género</b>		
<i>Andesiops</i>	2,32 (11,21)	2,9 (10,49)
Oligochaeta	1,58 (8,36)	2,93 (13,79)
<i>Gigantodax</i>	1,3 (5,31)	*
<i>Neoplasta</i>	1,33 (5,3)	*
<i>Austrelmis</i>	*	1,89 (9,34)
<i>Hyallega</i>	*	2,18 (6,79)

Como era de esperar las familias más abundantes fueron determinadas como significativas en el análisis en todos los factores. Posiblemente por la capacidad que tienen estas familias de colonizar después de cualquier alteración natural o por tener requerimientos de hábitat más generales lo que permite a estas taxa tener una amplia distribución. Sin embargo, la importancia de las familias poco frecuentes pero que se determinaron como significativas dan buena indicación de ciertos factores. Por ejemplo Grypopterygidae que muestra una distribución latitudinal, Hyaellidae que muestra una predominancia en localidades de mayor altitud, así como Leptoceridae en las de menor altitud.



**Figura 3.** Análisis MDS (Multidimensional Scaling) de la comunidades de macroinvertebrados acuáticos: nivel de género (a); nivel de familia (b).

Por otra parte, como se puede observar en los análisis MDS de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos tanto a nivel de familia como de género las disposición de las localidades en los ejes muestran la misma respuesta a nivel de formación vegetal. Lo que nos confirma la importancia que tiene la cobertura vegetal y los factores ambientales relacionados con la altitud sobre las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en general. Sin embargo, la separación de las localidades tanto de bosque montano como de páramo y punas es gradual. Este análisis nos servirá posteriormente para realizar la tipificación de los ríos altoandinos en el desarrollo de la propuesta de un

índice multimétrico aplicable para la zona altoandina de Ecuador y Perú (ver capítulo 5).

El gradiente latitudinal en ninguno de los MDS a nivel de cuenca hidrográfica y dominios morfotectónicos mostraron una buena discriminación. En el gradiente altitudinal a nivel de formación vegetal las diferencias son más evidentes (Figura 3 a y b).

### **Variabilidad de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos de referencia frente a los factores y variables que determinan su estructura y composición**

El resultado del análisis de redundancia de las variables ambientales y de las abundancias relativas de la comunidad de macroinvertebrados se presenta en la tabla 8 y en la figura 4, y nos ayuda a interpretar cuales son los factores ambientales que pueden ser relevantes en condiciones de referencia. El primer eje del análisis de redundancia explica un 31,5% (Tabla 8) de la varianza total, este eje está correlacionado positivamente por la altitud y negativamente por el orden del río, oxígeno y la heterogeneidad del hábitat (Figura 4c). El segundo eje explica un 27,5% (Tabla 8) de la varianza total y está correlacionado positivamente con el caudal y negativamente con la temperatura (Figura 4c). Los dos ejes del análisis de redundancia explican el 59% de la varianza acumulada (Tabla 8).

**Tabla 8.** Resultados del análisis de redundancia (RDA) de las abundancias de los macroinvertebrados acuáticos y de las variables ambientales de los ríos altoandinos. Se muestra la varianza explicada por cada eje y la varianza acumulada.

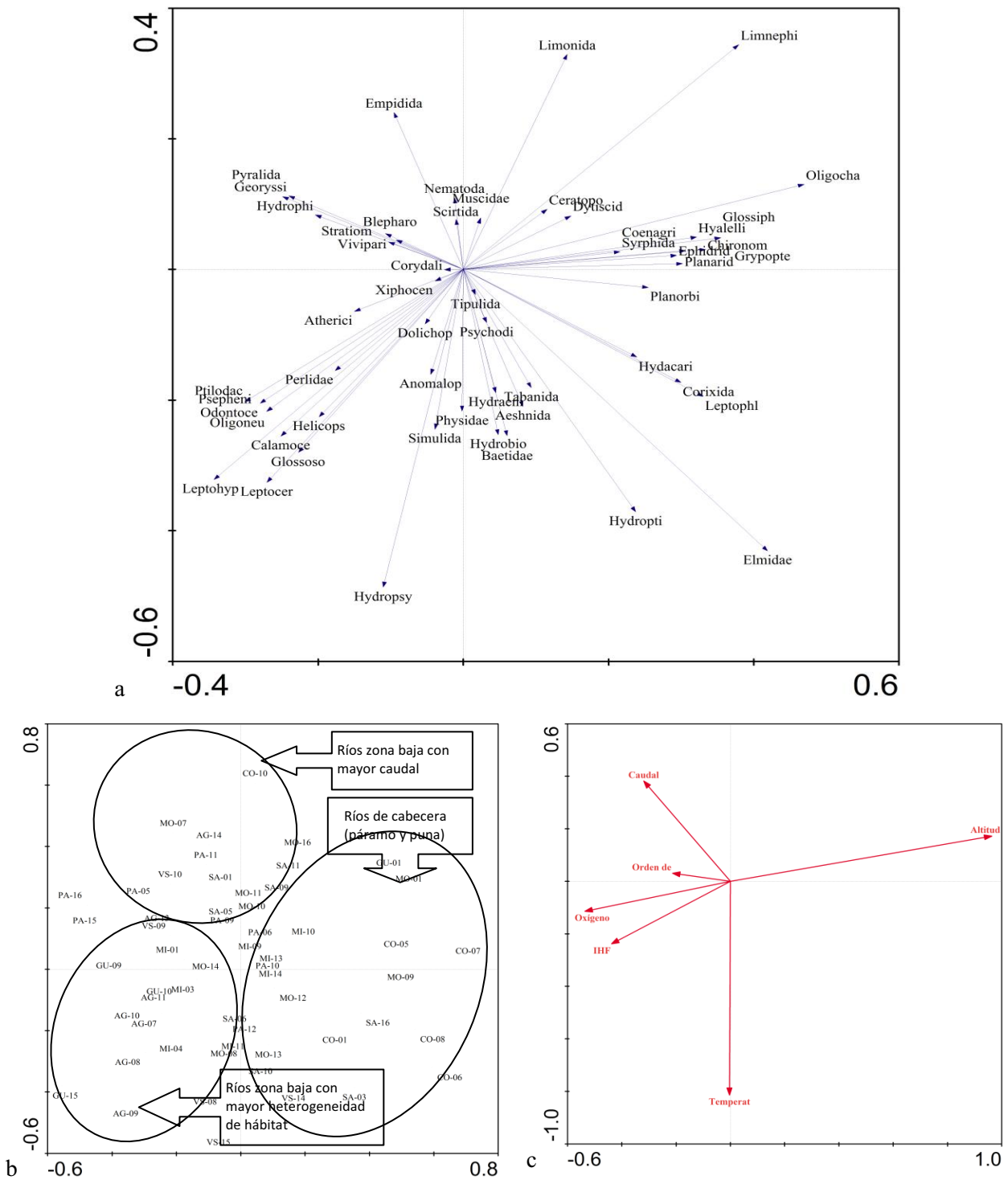
<b>Ejes</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
Eigenvalues	0,071	0,062	0,034	0,027
Porcentaje de la varianza explicada	31,5	27,5	14,8	12,0
Porcentaje de la varianza acumulada	31,5	59,0	73,8	85,8

La distribución de las localidades en el RDA está determinada principalmente por la altitud, el caudal y la heterogeneidad del hábitat. Por un lado, a la izquierda del gráfico están las localidades de zonas bajas (entre 2000 a 3500 msnm), de las cuales en la parte superior están las localidades que tienen mayor caudal, mientras que en la parte inferior están las localidades con menor caudal y mayor heterogeneidad de hábitats. Por otro lado, las localidades distribuidas en la parte derecha del gráfico del RDA son aquellas

que se encuentran en la zona alta (entre 3500 a 4800 msnm) del área de estudio (Figura 4b).

Como era de esperar por los resultados anteriores, los taxa de los ríos altoandinos muestran una distribución en el análisis en relación a los ejes determinados en el RDA, los cuales están ampliamente influenciados con aspectos altitudinales que definen dos grandes tipos de ríos. Así la mayoría de los taxa muestran hábitos de comportamiento propios de ríos de menor altitud con bosque de ribera y con caudales mayores (excavadores, aferradores, reptadores, trepadores) representados por las familias Empididae, Limoniidae, Blepharoceridae, Stratiomyidae, Ceratopogonidae, Perlidae, Oligoneuriidae, Ptilodactylidae, Odontoceridae, Leptoceridae, Leptohiphidae, Psephenidae, etc. y no se encuentran taxa con hábitos de sistemas lénticos como los nadadores. Por su parte, en la parte izquierda de la figura los taxa son más característicos de zonas altas (Hyaellidae, Planariidae, Grypterygidae, Elmidae, Limnephilidae, etc.) y con hábitos que corresponden a ríos con un caudal de régimen menos torrencial y con una velocidad del agua menor, como por ejemplo los nadadores (Corixidae, Baetidae, Hyaellidae, etc.) (Figura 4a). La temperatura y la heterogeneidad del hábitat también juega un papel importante sobre la composición de la comunidad de los ríos altoandinos en nuestro estudio, lo cual está positivamente correlacionado con las localidades de menor altitud. Las familias Psephenidae, Odontoceridae, Oligoneuriidae, Helicopsychidae, Calamoceratidae, Glossosomatidae, Leptoceridae, Hydropsychidae, etc., están positivamente correlacionadas con localidades con una alta heterogeneidad de hábitats así como con la temperatura; mientras que los taxa como Hyaellidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Ephydriidae, Planariidae, Oligochaeta, etc. están negativamente correlacionadas con la heterogeneidad lo que indica que son organismos con requerimientos más generales en cuanto al hábitat (Figura 4a).

De forma general el RDA reafirma los resultados obtenidos con los análisis, lo que nos hace pensar en que la altitud es el factor que más influye en las comunidades independientemente de la latitud, sin embargo hay que tomar en cuenta que en nuestro caso el nivel que representa al gradiente altitudinal es la formación vegetal (diferencias entre bosque montano y los páramos y punas), lo que implica la importancia de la presencia de bosque de ribera para las comunidades bentónicas.



**Figura 4.** Análisis RDA de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos (a); localidades (b) y variables ambientales significativas (c) de las localidades de referencia..

## DISCUSIÓN

Como se ha mencionado la altitud es considerada como una de las variables con mayor importancia para la biota de los ríos (algas, peces, macroinvertebrados acuáticos, etc.) (Vannote *et al.*, 1980; Rahbek, 1995; Jacobsen *et al.*, 1997; Vinson & Hawkins, 1998; Jacobsen, 2003; Jacobsen & Marín, 2007; Jacobsen & Brodersen, 2008). La altitud en

realidad refleja la variabilidad de factores como la temperatura del agua, presión atmosférica, concentración del oxígeno, la vegetación riparia, los hábitats existentes dentro del río y la calidad y cantidad de la materia orgánica (Vinson & Hawkins, 1998; Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003). En nuestro estudio la hipótesis de la influencia de la altitud fue confirmada con los resultados obtenidos, ya que la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de las localidades de referencia está determinada principalmente por el gradiente altitudinal, el cual tiene un mayor peso que el latitudinal en los ríos de la región altoandina tropical sin intervención antrópica. Como ya se había mencionado en la hipótesis los factores que describen la composición de la comunidad bentónica fueron el oxígeno, la heterogeneidad del hábitat, la temperatura y la altitud (Figura 4).

Las diferencias en el gradiente altitudinal están definidas por la presencia de los Andes, y su influencia regional sobre las características climáticas y fisicoquímicas, que en gran medida determinan la diversidad biológica de la región (Emck *et al.*, 2006; Hoorn *et al.*, 2010), así en las zonas más altas, sobre los 3500 msnm, a lo largo de nuestra área de estudios en los Andes, los ríos no tienen cobertura vegetal de ribera, mientras que en las zonas bajas los ríos en condiciones naturales generalmente si lo tienen. Si bien, nuestros resultados corroboran lo expuesto por Jacobsen (2003, 2008) y Jacobsen *et al.* (2008), que señalan a la temperatura y al oxígeno como los factores que determinan la riqueza y la composición de las comunidades de macroinvertebrados de los ríos andinos, a nivel regional, nuestros resultados señalan además a la heterogeneidad de hábitats como un factor trascendente. Esto se debe a que un río con una alta diversidad de hábitats provee los requerimientos específicos a los componentes de la comunidad (Beisel *et al.*, 2000; Carrera & Gunkel, 2003; Heino *et al.*, 2003) como alimento o refugio (Modenutti *et al.*, 1998; Miserendino, 2001; Acosta, 2009), los cuales son más frecuentes y abundantes en zonas donde el boque de la ribera está bien desarrollado. Esto explica que en nuestro estudio la composición de la comunidad de los macroinvertebrados acuáticos muestre una alta influencia por la presencia o no de la cobertura vegetal, la cual tiene mucha relación con la altitud y los cambios ambientales que se producen en el gradiente. Así, los resultados obtenidos en los MDS muestran que la discriminación tanto a nivel de familia como a nivel de género está determinada por la presencia (bosque montano) o ausencia natural (páramos y puna) de bosque de ribera.

Nuestros resultados indican a Oligoneuriidae, Ptilodactylidae, Calamoceratidae, Leptohephyphidae, Glossosomatidae y Helicopsychidae como familias representativas de localidades de menor altitud, mientras que Hyalellidae, Limnephilidae, Elmidae y Grypopterygidae lo son en localidades de mayor altitud. Los trabajos previos a nivel de familia (Jacobsen, 2003; Jacobsen & Marín, 2007) o a nivel de género (Jacobsen & Brodersen, 2008; Acosta, 2009) mostraron patrones de distribución altitudinal similares que en nuestro estudio, donde algunos géneros se ven restringidos a zonas de mayor altitud como *Hyalella* (Hyalellidae), *Claudioperla* (Grypopterygidae) o *Andesiops* (Baetidae), otros a zonas de menor altitud *Baetodes*, *Camelobaetidius* (Baetidae), mientras que otras están ampliamente distribuidos.

Obsérvese que en nuestro caso el filtro altitudinal, que es un filtro que hemos considerado a nivel regional, parece tener una alta incidencia sobre la comunidad bentónica. Sin embargo, en los capítulos siguientes veremos la importancia de la variabilidad ambiental local y su influencia sobre los patrones de distribución en la región altoandina tropical. Así, el hábitat es relevante para el análisis de las comunidades ya que de forma natural su heterogeneidad es mayor en las zonas de menor altitud respecto a las de mayor por la estructura de la vegetación de la cuenca y de la zona ribereña. Este factor que no había sido notado como importante en estudios anteriores, aparece en nuestro caso como uno de los más importantes en la determinación de las comunidades de los ríos altoandinos ligado al filtro regional.

La variabilidad de la comunidad en el gradiente latitudinal analizado no es significativa en el conjunto de muestras de las localidades de referencia estudiadas (Figura 4), de igual manera no se registró una reducción en la temperatura hacia el sur (Ver anexo 1 del capítulo 1), lo que nos hace rechazar nuestra hipótesis. Si bien nuestro estudio tiene una amplia área de estudio, que va desde los de 0,71° latitud norte a 16,52° latitud sur, la escala del área podría ser insuficiente para ver los cambios a nivel de familia de la comunidad en su conjunto (Jacobsen *et al.*, 1997; Vinson & Hawkins, 1998; Sites *et al.*, 2003; Hillebrand, 2004; Hoorn *et al.*, 2010), ya que nuestra área de estudio no alcanza a zonas altoandinas subtropicales o templadas. Por lo que las diferencias entre cuencas hidrográficas y dominios morfotectónicos no fueron significativas. Sin embargo, analizando algunos de los taxones y su distribución en el gradiente latitudinal se detectó cierto patrón, donde varias familias mostraron cierta correlación con la latitud. En nuestro estudio Ephydriidae, Grypopterygidae, Viviparidae, Hydropsychidae,



Oligoneuriidae, Ptilodactylidae, Stratiomyidae, Calamoceratidae, etc. se correlacionaron con el gradiente latitudinal. Otros estudios, como Palma & Figueroa (2008), ya han descrito la variabilidad latitudinal de Plecópteros en Sudamérica, siendo más diversas a latitudes mayores. Estos autores ya mencionan la ausencia de Perlidae en Chile y por otro lado describe el incremento de Grypopterygidae en latitudes mayores, lo cual confirma nuestros resultados en ambas familias siendo Grypopterygidae con el género *Claudioperla* uno de las taxones significativos para la latitud sur y el género *Anacroneria* (Perlidae) fue mucho más frecuente en las localidades de latitud norte.

Los resultados presentados en esta investigación, nos señala la importancia de la resolución taxonómica para identificar patrones de distribución espacial. La distribución de algunas familias pueden ocultar patrones que solo son evidentes si se trabaja a nivel taxonómica menor (Figura 1d, e, f y 2 d, e, f), un ejemplo interesante es el que muestran los géneros de la familia Leptophlebiidae, donde se evidencia la reposición de especies en el gradiente altitudinal, así el género *Hagenulopsis* parece tener su óptimo en zonas de menor altitud, luego su abundancia disminuye, mientras que *Meridialaris* es más abundante en zonas de altitud media, y, finalmente *Thraulodes* lo es en zonas de mayor altitud (Figura 1f). Estos géneros también muestran una distribución latitudinal, siendo *Hagenulopsis* más abundante en latitudes menores o ecuatoriales, mientras que *Meridialaris* y *Thraulodes* lo son hacia el sur. Patrones que se pudieron visualizar trabajando a menor resolución taxonómica, en caso contrario (a nivel de familia) este patrón estaría determinado por el taxón más abundante y más frecuente, perdiendo mucha información de gran importancia para entender al funcionamiento ecológico de la comunidad de macroinvertebrados.

En resumen, las comunidades bentónicas de los ríos altoandinos de referencia están fuertemente influenciadas por el gradiente altitudinal. Como se mencionó anteriormente la altitud refleja la variabilidad de otros factores que son los que actúan como filtros en el pool regional de especies. En nuestro estudio los factores más importantes fueron el oxígeno y la temperatura, que como se demostró en nuestros resultados tienden a disminuir a medida que aumenta la altitud. Por su parte, el gradiente latitudinal no mostró ser influyente sobre la comunidad en su conjunto, sin embargo, al analizar la tendencia de ciertas familias y géneros si se pudo observar una disminución o aumento en el gradiente latitudinal. El QBR (Calidad del bosque de ribera) y el IHF (Índice del hábitat fluvial) fueron dos factores de gran importancia en los análisis globales de las

variables fisicoquímicas de los ríos altoandinos (Capítulo 1), sin embargo en este capítulo únicamente el IHF mostró ser de mayor importancia para la comunidad, esto es debido a que en los ríos altoandinos se registró un aumento de la diversidad de hábitats en las zonas de menor altitud debido al aporte de hábitats que da el bosque de ribera bien desarrollado. Por su parte el QBR no fue significativo debido a que en general los valores de QBR fueron altos ya que únicamente se usaron las localidades de referencia. Finalmente, a pesar de que la mineralización es uno de los factores que describen una cierta influencia latitudinal, ya que los valores más altos de mineralización se registraron en las localidades ubicadas más al sur, en este capítulo parece pasar a un segundo plano, ya que la altitud y los factores que la componen mostraron ser mucho más importantes para la comunidad bentónica de las localidades de referencia de la región altoandina de Ecuador y Perú.

## ANEXOS CAPÍTULO 2

**Anexo 1.** Riqueza taxonómica, abundancia, porcentaje de abundancia y frecuencia la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos de referencia.

<i>Orden</i>	<i>Familia</i>	<i>Abundancia</i>	<i>% Abundancia</i>	<i>Frecuencia</i>
<i>Acari</i>	<i>Hydacarina</i>	84,92	0,28	25
<i>Tricladia</i>	<i>Planariidae</i>	200,45	0,66	33
<i>Nematoda</i>		31,04	0,10	5
<i>Oligochaeta</i>		1674,93	5,55	53
<i>Hyrudinea</i>	<i>Glossiphonidae</i>	50,10	0,17	10
<i>Gasteropoda</i>	<i>Physidae</i>	4,58	0,02	4
<i>Gasteropoda</i>	<i>Planorbidae</i>	22,54	0,07	5
<i>Gasteropoda</i>	<i>Viviparidae</i>	3,60	0,01	2
<i>Crustacea</i>	<i>Hyalellidae</i>	1712,00	5,67	35
<i>Ephemeroptera</i>	<i>Baetidae</i>	5161,62	17,11	53
<i>Ephemeroptera</i>	<i>Leptohyphidae</i>	46,74	0,15	8
<i>Ephemeroptera</i>	<i>Leptophlebiidae</i>	337,85	1,12	16
<i>Ephemeroptera</i>	<i>Oligoneuriidae</i>	4,09	0,01	4
<i>Plecoptera</i>	<i>Gryopterigidae</i>	393,15	1,30	22
<i>Plecoptera</i>	<i>Perlidae</i>	28,23	0,09	12
<i>Odonata</i>	<i>Aeshnidae</i>	1,16	0,0038	1
<i>Odonata</i>	<i>Coenagrionidae</i>	4,64	0,02	1
<i>Heteroptera</i>	<i>Corixidae</i>	9,41	0,03	1
<i>Lepidoptera</i>	<i>Pyalidae</i>	2,02	0,01	5
<i>Megaloptera</i>	<i>Corydalidae</i>	2,32	0,01	1
<i>Coleoptera</i>	<i>Dytiscidae</i>	0,61	0,0020	4
<i>Coleoptera</i>	<i>Elmidae</i>	1835,47	6,08	46
<i>Coleoptera</i>	<i>Georyssidae</i>	0,12	0,0004	1
<i>Coleoptera</i>	<i>Hydraenidae</i>	3,05	0,01	5
<i>Coleoptera</i>	<i>Hydrophilidae</i>	2,93	0,01	7
<i>Coleoptera</i>	<i>Psephenidae</i>	0,12	0,0004	1
<i>Coleoptera</i>	<i>Scirtidae</i>	528,53	1,75	27
<i>Coleoptera</i>	<i>Ptilodactylidae</i>	14,48	0,05	6
<i>Trichoptera</i>	<i>Anomalopsychidae</i>	119,38	0,40	7
<i>Trichoptera</i>	<i>Calamoceratidae</i>	16,50	0,05	6
<i>Trichoptera</i>	<i>Glossosomatidae</i>	220,67	0,73	12
<i>Trichoptera</i>	<i>Helicopsychidae</i>	31,28	0,10	6
<i>Trichoptera</i>	<i>Hydrobiosidae</i>	311,83	1,03	43
<i>Trichoptera</i>	<i>Hydropsychidae</i>	331,56	1,10	16
<i>Trichoptera</i>	<i>Hydroptilidae</i>	541,48	1,79	26
<i>Trichoptera</i>	<i>Leptoceridae</i>	1141,07	3,78	24
<i>Trichoptera</i>	<i>Limnephilidae</i>	252,08	0,84	20
<i>Trichoptera</i>	<i>Odontoceridae</i>	0,37	0,0012	1
<i>Trichoptera</i>	<i>Xiphocentronidae</i>	0,37	0,0012	3
<i>Diptera</i>	<i>Athericidae</i>	0,12	0,0004	1
<i>Diptera</i>	<i>Blepharoceridae</i>	267,23	0,89	25
<i>Diptera</i>	<i>Ceratopogonidae</i>	220,25	0,73	41
<i>Diptera</i>	<i>Chironomidae</i>	12899,83	42,75	56
<i>Diptera</i>	<i>Dolichopodidae</i>	7,58	0,03	7
<i>Diptera</i>	<i>Empididae</i>	353,07	1,17	45
<i>Diptera</i>	<i>Ephidridae</i>	47,90	0,16	13
<i>Diptera</i>	<i>Limoniidae</i>	146,69	0,49	45
<i>Diptera</i>	<i>Muscidae</i>	22,24	0,07	11
<i>Diptera</i>	<i>Psychodidae</i>	35,98	0,12	13
<i>Diptera</i>	<i>Simuliidae</i>	1003,24	3,32	47
<i>Diptera</i>	<i>Stratiomyidae</i>	16,62	0,06	5
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	0,12	0,0004	1
<i>Diptera</i>	<i>Tabanidae</i>	10,02	0,03	9
<i>Diptera</i>	<i>Tipulidae</i>	17,47	0,06	19

---

**Capítulo 3: VARIABILIDAD,  
ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN  
DE LA FAMILIA  
CHIRONOMIDAE EN LOS RÍOS  
ALTOANDINOS DE ECUADOR Y  
PERÚ**

---

---

---

---



## INTRODUCCIÓN

La familia Chironomidae es uno de los grupos más abundantes de los dípteros acuáticos y es el único nematocero que está distribuido en todas las zonas zoogeográficas del mundo (Ashe *et al.*, 1987; Lencioni *et al.*, 2007), pudiendo habitar diferentes tipos de ecosistemas acuáticos (Merrit & Cummins, 1996). De hecho los quironómidos son uno de los organismos dominantes de la fauna béntica tanto en sus densidades así como en la riqueza de especies (Coffman & Ferrington, 1996), lo que hace que tengan un papel importante en la cadena alimentaria y en el flujo de energía en los ecosistemas acuáticos (Epler, 2001; Rabeni & Wang, 2001; García & Añón, 2007).

A pesar de la importancia ecológica de los quironómidos este grupo ha sido poco estudiado en muchas partes del mundo e incluso en la mayoría de trabajos limnológicos normalmente se identifica solo a nivel de familia o subfamilia (Prat *et al.*, 2011b), perdiéndose gran parte de la información ecológica que se podría obtener de y con este grupo (Coffman & Ferrington, 1996; Ferrington, 2008). Esto se debe posiblemente al complejo trabajo que conlleva hacer las preparaciones microscópicas y a la dificultad de la determinación taxonómica de este grupo a partir de larvas, pupas o imagos. A pesar de estas dificultades los quironómidos han sido razonablemente estudiados en la zona zoogeográfica Paleártica donde la bibliografía es extensa, seguido de la zona Neártica, luego de la Afrotropical y finalmente de la Australasia, mientras que en otras zonas como la Oriental y la Neotropical son muy escasos los estudios realizados (Wiederholm, 1983; Ashe *et al.*, 1987; Cranston, 1995; García & Añón, 2007; Ferrington, 2008; Acosta, 2009; Acosta & Prat, 2010).

En Sudamérica, al igual que en el resto del neotrópico, el conocimiento de este grupo es escaso (Montalto & Paggi, 2009) y de momento parece que se han listado menos del 50% de los géneros y especies esperados (Ashe *et al.*, 1987). Sin embargo en los últimos años los estudios en taxonomía y ecología de los quironómidos se han ido incrementando, en especial al sur del continente (Paggi, 2003; Medina & Paggi, 2004; García & Añón, 2007; Puntí, 2007; Medina *et al.*, 2008; Príncipe *et al.*, 2008; Donato *et al.*, 2009; Paggi, 2009; Príncipe *et al.*, 2010). No obstante en la zona altoandina son contados los trabajos realizados, tal como muestran Acosta & Prat (2010) en una revisión de los trabajos tanto taxonómicos como ecológicos de la familia Chironomidae en la región Andina. Tomando en cuenta la falta del conocimiento de este grupo y a la

cantidad de trabajos dispersos en cuanto a la taxonomía y ecología de los quironómidos de la zona altoandina, en el marco del proyecto CERA se ha considerado importante estudiar más a fondo a este grupo. En su tesis doctoral también Acosta (2009) dedicó un capítulo a estudiar de manera específica este grupo en la cuenca altoandina del río Cañete en Perú. Por otra parte Prat et al. (2011a, 2011b) han desarrollado una guía de identificación de larvas de actualización constante que permite la determinación a nivel de género de los principales taxa de la familia Chironomidae de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú. Estos trabajos son un paso importante para el conocimiento de este grupo en la zona, ya que permite desarrollar trabajos de ecología de los quironómidos y conocer la influencia de los factores ambientales sobre este grupo con un mayor detalle. Por otra parte, también permite una mejora de los trabajos de las comunidades bentónicas a nivel de género o grupos de especies aportando información más detallada de la ecología de los ecosistemas acuáticos altoandinos.

Los estudios realizados muestran que al igual que a la comunidad bentónica la composición y densidad de los quironómidos varía según la temperatura, altitud, geología o factores hidrológicos (García & Añón, 2007; Puntí, 2007; Tejerina & Molineri, 2007; Scheibler *et al.*, 2008; Acosta & Prat, 2010; Hamerlík & Brodersen, 2010). Entre los pocos estudios realizados en las montañas andinas Tejerina & Molineri (2007) mencionan la variabilidad climática, biológica y biogeográfica como los factores determinantes de la composición de los quironómidos, siendo más frecuentes y abundantes en la localidades de mayor altitud taxones estenotermos fríos los cuales están ausentes en zonas bajas y viceversa. De igual manera Acosta & Prat (2010) determinan que la composición de los quironómidos está determinada en gran medida por la estacionalidad y el gradiente altitudinal siendo las subfamilias Podonominae y Orthocladiinae las dominantes a mayor altitud. Por otro lado, en relación al gradiente latitudinal, Puntí (2007) determina que la zona mediterránea de Chile tiene mayor similitud con su homóloga de Australia que con la cuenca mediterránea en el noreste de España, atribuyendo esta similitud a eventos geológicos pasados.

Los tres estudios mencionados son de los pocos que analizan la variabilidad de los quironómidos a lo largo del gradiente. En el capítulo 1 de esta tesis, se estudió la variabilidad de los factores ambientales tanto en una escala altitudinal como latitudinal. Pero, ¿Cómo influyen los niveles de estudio del filtro regional de especies a la familia

Chironomidae a nivel taxonómico de género?, ¿Cómo varía la composición de la comunidad? y ¿Cuáles son los factores que influyen en mayor medida sobre esta?

Estas preguntas nos llevan a plantearnos las siguientes hipótesis: i) Esperamos que la composición de la comunidad de los géneros y grupos de especies de quironómidos altoandinos presente diferencias importantes, las cuales estarían determinadas principalmente por la litografía, la climatología o la biogeografía propias de cada cuenca (García & Añón, 2007; Puntí, 2007; Ferrington, 2008; Acosta & Prat, 2010). Y por otro lado, ii) a nivel regional esperamos que la altitud tenga una influencia mayor por los cambios en las variables como el oxígeno, temperatura y heterogeneidad del hábitat, al igual que afecta al resto de la comunidad bentónica altoandina (Vannote *et al.*, 1980; Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008).

Para responder estas preguntas y corroborar las hipótesis, en este capítulo se analizará la composición, la estructura y la riqueza genérica de la familia de quironómidos y se determinará cómo influyen los factores ambientales en la variabilidad de este grupo. Por otro lado, se estudiará cómo varía la composición de los quironómidos a diferentes niveles del filtro regional, los mismos que fueron usados en el capítulo 1 y 2. Y finalmente se establecerá cómo varía la comunidad en las localidades de referencia respecto a las impactadas, así como los factores que explican la composición de los quironómidos en cada una de ellas. Recordemos que de las ocho cuencas estudiadas en esta tesis, solo en seis se pudieron identificar los quironómidos.

## **METODOLOGÍA**

### **Lugar de estudio**

Se muestrearon 92 ríos altoandinos (>2000 msnm) en 6 cuencas (Mira, Aguarico, Santa, Mosna, Colca y Urubamba; ver Figura 1 de la Introducción general), los cuales se distribuyen desde el norte del Ecuador al sur del Perú (entre los 0,71° latitud norte a 16,52° latitud sur) entre octubre del 2007 y noviembre del 2008 en época seca. Se tomó en consideración tanto a localidades sin intervención antrópica como a localidades con diferentes grados de alteración.



## **Muestreo**

### **Selección de las estaciones y factores ambientales analizados**

La selección de las estaciones de referencia se realizó usando la metodología propuesta por Acosta et al. (2009) que analiza 4 grandes apartados (Cuenca, Hidrología, Tramo y Lecho), la puntuación máxima del protocolo de evaluación de localidades de referencia será de 120 y un mínimo de 24 y las localidades con valores de calificación inferiores a 100 no se considerarán como localidades de referencia (Acosta, 2009) (Véase capítulo 2 para más detalles).

Tanto en las localidades de referencia como en las impactadas se analizaron 38 variables fisicoquímicas e hidromorfológicas. Las variables fisicoquímicas medidas en cada localidad son: altitud, caudal, profundidad, ancho del río, oxígeno (mg/l), oxígeno (%), temperatura, pH, amonio, fosfatos, nitritos, nitratos, cobre, plata, plomo, zinc, hierro, calcio, sodio potasio, cloruros y sulfatos. Por otro lado para evaluar la calidad del bosque de ribera y la heterogeneidad del hábitat se usó el QBR-And y el IHF propuesto en el protocolo CERA (Acosta et al., 2009), así como sus apartados. Para más detalles sobre estos factores y la forma en que se analizan ver el apartado de metodología del capítulo 1 de esta tesis.

### **Muestreo de las larvas de quironómidos**

El muestreo de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos se realizó usando la metodología MIQU (Núñez & Prat, 2009) con algunas modificaciones (ver metodología Capítulo 2). Posteriormente, en el laboratorio y con ayuda de una lupa estereoscópica se procedió a la separación de los macroinvertebrados por familias. Los especímenes de la familia Chironomidae fueron identificados a nivel de subfamilias y posteriormente agrupados en morfotipos larvarios. Para la separación de morfotipos nos hemos basado en la clave de distinción de morfotipos larvarios de quironómidos de los ríos altoandinos a la lupa binocular (Prat *et al.*, 2011a).

Las preparaciones microscópicas de cada uno de los morfotipos determinados se realizó usando la metodología más adecuada para montajes de larvas de quironómidos (Pinder, 1983; Epler, 2001). Primeramente la masa muscular de las larvas fue digerida, en hidróxido de potasio al 10% (KOH) en un baño seco a 85°C, durante 5 ó 10 minutos (el

tiempo varía dependiendo del tamaño de la larva y la dureza de las estructuras), posteriormente las larvas ya digeridas fueron lavadas durante 5 minutos en agua destilada. Luego se procedió a hacer la deshidratación de los tejidos, primero en alcohol de 70% y luego en alcohol de 96% (3 minutos en cada solución). Finalmente, con unos fórceps se separó la cabeza del cuerpo de la larva, los cuales se colocaron en sendos portaobjetos en una gota de Euparal como medio de montaje y de fijación permanente de la preparación. Los cubreobjetos fueron colocados sobre la cabeza y sobre el cuerpo del quironómido y se ejerció un poco de presión para que las estructuras quedaran extendidas y permitieran una mejor visibilidad de las mismas. Cada preparación se etiquetó con los datos de la localidad y un código para facilitar su localización. El material se ha incorporado a la colección de quironómidos de Maria Rieradevall y Narcís Prat (Universidad de Barcelona).

### **Identificación de los quironómidos**

La información bibliográfica de los quironómidos en Sudamérica es muy escasa con pocos trabajos que permitan una adecuada identificación a nivel de género. Los manuales de identificación para las larvas de Chironomidae de Wiederholm (1983) y Epler (2001), fueron usados para la determinación de algunos géneros de amplia distribución. Complementariamente, para la identificación de la familia Tanypodinae se usó la guía de identificación que usa las inserciones de las sedas en la cápsula cefálica larvaria (Rieradevall & Brooks, 2001). Por otro lado también se usó bibliografía desarrollada con datos del Neotrópico, como es el caso de las guías desarrolladas para la sabana de Bogotá (Ruíz-Moreno *et al.*, 2000a; Ruíz-Moreno *et al.*, 2000b), además se usó la clave para la identificación genérica de la familia Chironomidae de los sistemas acuáticos sudamericanos (Paggi, 2009), y la información obtenida para los altiplanos del Perú y Bolivia (Roback & Coffman, 1983), siendo esta publicación muy importante en especial para los géneros que aún no han sido determinados taxonómicamente y que están descritos en este trabajo. Finalmente, la guía propuesta para los ríos altoandinos (Prat *et al.*, 2011b) es la que mayormente fue usada para el trabajo rutinario de determinación de los géneros ya que condensa los trabajos anteriores e incluye más géneros y morfotipos.

## **Análisis de datos**

Para analizar los patrones de distribución altitudinal y latitudinal se establecieron tres niveles de estudio que pensamos controlan el pool regional de especies, estos niveles fueron los mismos que se usaron para analizar las variables ambientales en el capítulo 1 y 2, por un lado la latitud representada por dos niveles: las cuencas hidrográficas y los dominios morfotectónicos, y por otro lado la formación vegetal que está determinada por la altitud. Los análisis se realizaron en dos bloques, el primer bloque de análisis se realizó usando únicamente las localidades de referencia, para de esta forma identificar los patrones de distribución en las escalas de estudio que sean significativos sin intervención antrópica. El segundo bloque se realizó con la matriz de quironómidos al completo, con las localidades de referencia e impactadas.

En las localidades de referencia, en primer lugar y para determinar las diferencias en la composición de las comunidades de macroinvertebrados en los diferentes niveles de estudio se realizó un Análisis de Similaridad Anidado (ANOSIM Anidado) usando el programa PRIMER6 (Clarke & Warwick, 1994). Para lo cual, previamente las variables biológicas fueron transformadas ( $\log x+1$ ), con las cuales se construyó una matriz de similaridad de Bray-Curtis. En segundo lugar se analizó la tendencia estimada de la familia Chironomidae y de los diferentes taxa de quironómidos altoandinos frente al gradiente latitudinal y altitudinal mediante un GAM (Generalized Additive Model) que es una suma de contribuciones independientes de los predictores individuales de cada taxa frente al efecto de la variable (Leps & Smilauer, 2003). Con este método se graficó la respuesta de los diferentes taxa mediante el programa CANOCO (Ter Braak & Smilauer, 1998). Para este análisis se asignaron códigos para cada uno de los taxa determinados (Ver anexo 1) siguiendo la metodología apropiada (Schnell *et al.*, 1999). Finalmente, para detallar los taxones estadísticamente significativos ( $p > 0,05$ ) en cada uno de los niveles de estudio de carácter latitudinal (cuenca hidrográfica y dominios morfotectónicos) y de carácter altitudinal (formación vegetal), se realizó un INDVAL (Análisis del Valor de Indicación) usando el programa estadístico PCORD v4 (McCune & Mefford, 1999).

Una vez estudiados los quironómidos de las estaciones de referencia se realizó un análisis de los porcentajes de similaridad y contribución (SIMPER), a partir de una matriz de similaridad (Bray Curtis) la cual fue construida usando la matriz de

abundancias de los quironómidos transformada ( $\log x+1$ ) y con todas las estaciones (Referencia e Impactadas). Este análisis se realizó mediante el programa Primer 6 (Clarke & Warwick, 1994). Con estos datos y para definir los factores de mayor influencia sobre la composición de los quironómidos de los ríos altoandinos se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) lo que nos debería permitir comprender la influencia de los factores antropogénicos sobre la estructura de la comunidad. Previamente, para eliminar el ruido en el análisis se excluyeron todas las taxa poco frecuentes ( $< 10\%$  localidades). Se realizó un análisis DCCA lo cual permitió escoger al Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) como el análisis más adecuado para este estudio. En el ACC únicamente se incluyeron las variables significativas ( $p < 0,05$ ) seleccionadas a través del Test de Monte Carlo. Estos análisis se realizaron mediante el programa CANOCO (Ter Braak & Šmilauer, 1998). Para este análisis se asignaron códigos a cada uno de los taxa de quironómidos determinados (Ver anexo 1) siguiendo la propuesta de Schnell *et al.* (1999), a la que se añaden códigos nuevos para los taxa no incluidos en dicho trabajo.

## RESULTADOS

### Composición regional de la familia Chironomidae de los ríos altoandinos

Después de analizar las 92 muestras de quironómidos de las 6 cuencas de los ríos altoandinos estudiados, en el presente estudio se determinaron 50 taxones distribuidos en 41 géneros pertenecientes a la familia Chironomidae (Anexo 1).

A nivel de subfamilia los Orthoclaadiinae son los que presentan un mayor número de géneros (22), seguida de las subfamilias Chironominae (8), Tanypodinae (5), Podonominae (3), Diamesinae (2) y finalmente Prodiamesinae (1). Con el fin de obtener una visión general del estado de conocimiento de los quironómidos en la región se comparan nuestros resultados con los obtenidos en otros estudios realizados en la zona altoandina (Ruíz-Moreno *et al.*, 2000a; Ruíz-Moreno *et al.*, 2000b; Acosta & Prat, 2010) así como el número de géneros reportados para la zona zoogeográfica neotropical (Ashe *et al.*, 1987) que incluye tanto la zona altoandina como amazónica (Tabla 1).

En el neotrópico la subfamilia Chironominae es la que tiene un mayor número de taxones reportados (43), por el contrario, en la zona altoandina la subfamilia dominante es Orthoclaadiinae y en todos los casos la subfamilia Chironominae es la segunda con

más riqueza genérica, a excepción de la zona alta del Ecuador, en el río Saltana, con apenas un género (Tabla 1).

**Tabla 1.** Número de géneros de las subfamilias reportadas en la zona zoogeográfica neotropical, así como en otros estudios realizados en la zona altoandina.

Subfamilia	Neotrópico		Zona altoandina		
	(Ashe et al., 1987)	(Ruiz-Moreno et al. 2000a, 2000b)	(Prat, datos no publicados)	(Acosta & Prat, 2010)	(este estudio)
		Sabana de Bogotá 2500-3300 msnm Colombia	Río Saltana 3348 msnm Ecuador	Río Cañete 2553-4425 msnm Perú	Ríos altoandinos 2281-4800msnm Ecuador y Perú
Podonominae	5	2	2	3	3
Prodiamesinae	2	-	-	-	1
Diamesinae	5	1	2	4	2
Tanypodinae	15	10	-	4	5
Orthoclaudiinae	34	17	8	21	22
Chironominae	43	10	1	7	8
Taxa total	104	40	13	39	41
n= número estaciones (muestras)	-	-	01 (12)	35 (70)	92 (92)
Temporalidad del muestreo	-	-	mensual	estacional	única

Hay que resaltar que las diferencias de los taxones reportados para los diferentes estudios y subfamilias depende mucho de la metodología, extensión de los muestreos y tipo de muestreo. Siendo considerablemente diferentes los resultados obtenidos en un estudio de una sola localidad con una frecuencia mensual, que un muestreo estacional o un muestreo único pero extensivo (Tabla 1).

### Patrones de distribución de los quironómidos altoandinos de los ríos de referencia en los diferentes niveles de estudio

El análisis ANOSIM Anidado realizado solo con las estaciones de referencia muestra diferencias significativas entre los grupos de los tres niveles de estudio propuestos (cuenca hidrográfica, dominios morfotectónicos y formación vegetal). Si bien las comunidades de estos niveles son diferentes, formación vegetal en relación a las cuencas hidrográficas ( $R\ 0,111; p\ 0,022$ ) y formación vegetal en relación a los dominios morfotectónicos ( $R\ 0,114; p\ 0,049$ ) son los niveles que muestran valores estadísticos mayores (Tabla 2).

**Tabla 2.** Resultados del ANOSIM de los quironómidos altoandinos a diferentes niveles de estudio y entre los grupos de cada nivel.

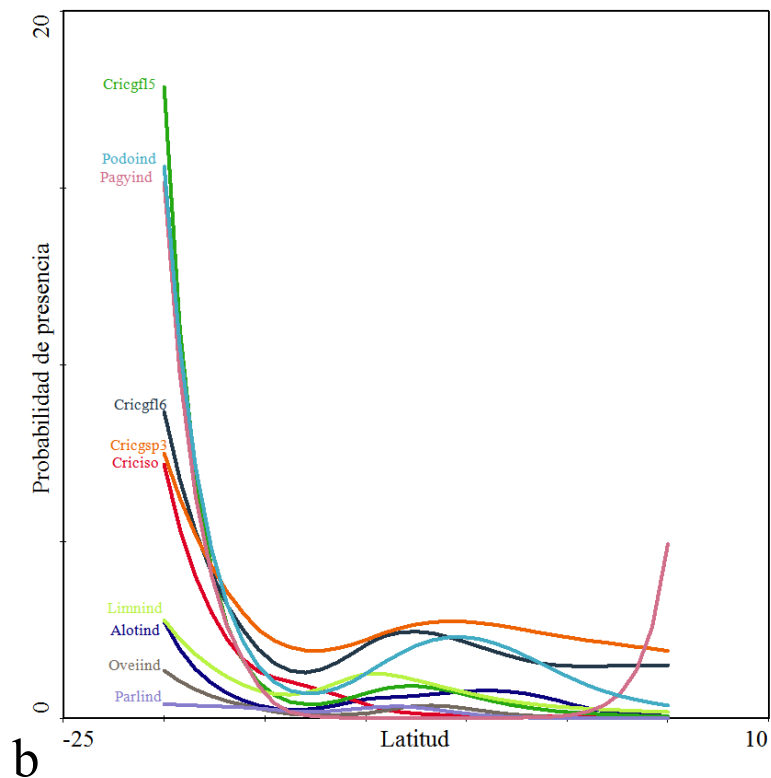
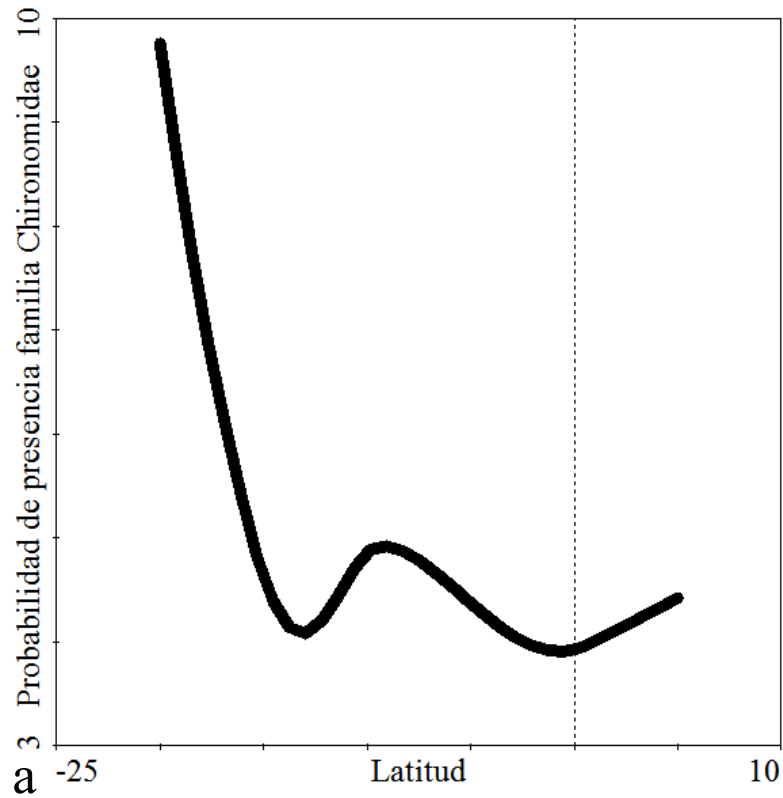
<b>Escala de estudio</b>	<b>R</b>	<b>p</b>	
<b>Factor A: Cuenca</b>	0,054	0,324	ns
<b>Factor B: Formación vegetal</b>			
<b>Factor A: Dominios morfotectónicos</b>	0,087	0,155	ns
<b>Factor B: Formación vegetal</b>			
<b>Factor A: Formación vegetal</b>	0,111	0,022	*
<b>Factor B: Cuenca</b>			
<b>Factor A: Formación vegetal</b>	0,114	0,049	*
<b>Factor B: Dominios morfotectónicos</b>			

En el ANOSIM Anidado a nivel de cuenca hidrográfica se evidencian diferencias significativas entre sus grupos (R 0,111;  $p$  0,022), incluso, se determinaron diferencias significativas entre las cuencas que se encuentran en la misma latitud pero vertiente diferente, como es el caso de las cuencas Mira y Aguarico (R 0,233;  $p$  0,031) o Colca y Urubamba (R 0,477;  $p$  0,006). Por otro lado la escala de dominios morfotectónicos muestra que las diferencias entre los Andes del norte y Altiplano puna son mayores (R 0,221;  $p$  0,003).

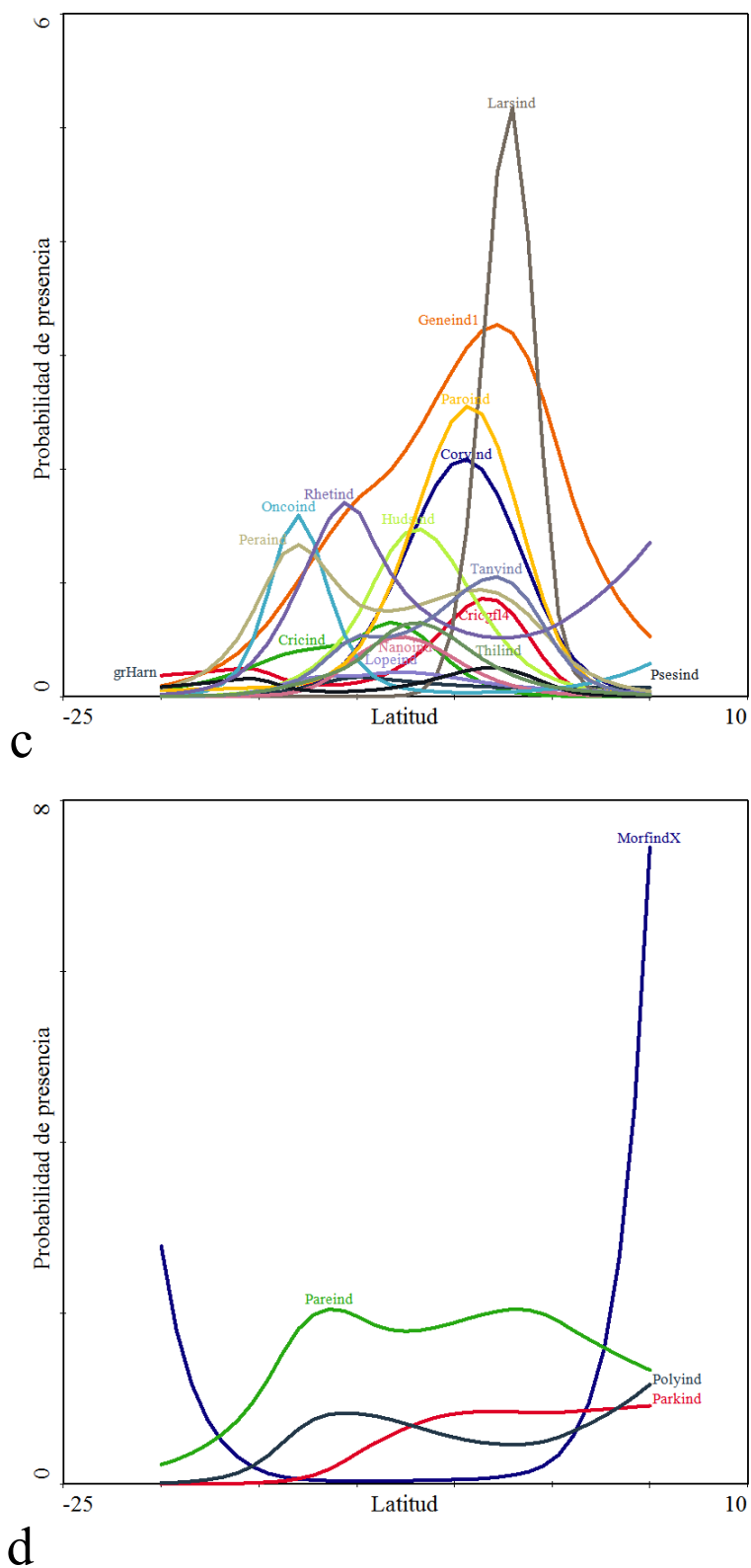
### **Variabilidad y taxones representativos de los quironómidos en el gradiente latitudinal**

La respuesta de la abundancia de la familia Chironomidae de forma global en el gradiente latitudinal muestra una tendencia de aumento hacia el sur (Figura 1a). Sin embargo, a nivel de género se pueden observar tres tipos diferentes de respuestas (Figura b, c, d).

En la figura 1d se muestra como taxones como *Morfo X*, *Parakiefferiella*, *Parametriocnemus* y *Polypedilum* muestran una tendencia a ser más abundantes hacia latitudes menores (cercas a 0°), mientras que *Corynoneura*, *Cricotopus (Isocladius)*, *Cricotopus fl5*, *Cricotopus fl6*, *Cricotopus sp3*, *Oliveiriella*, *Paracladius*, *Paraheptagyia* y *Podonomus* lo son para latitudes mayores (hacia el sur, Figura 1b). Por otro lado, varios géneros muestran una respuesta intermedia (Figura 1c).



**Figura 1.** Respuesta de los diferentes taxa frente a la latitud en el GAM. a) Línea de tendencia de la familia Chironomidae frente al gradiente b) Quironómidos con aumento de abundancia hacia la latitud Sur c) Taxa de quironómidos sin respuesta al gradiente latitudinal. d) Quironómidos con tendencia a aumentar hacia la latitud 0°.



**Continuación Figura 1.** Respuesta de los diferentes taxa frente a la latitud en el GAM. a) Línea de tendencia de la familia Chironomidae frente al gradiente b) Quironómidos con aumento de abundancia hacia la latitud Sur c) Taxa de quironómidos sin respuesta al gradiente latitudinal. d) Quironómidos con tendencia a aumentar hacia la latitud 0°.



El análisis INDVAL para la latitud, señala los taxones significativos para los dos niveles de estudio que representan la escala latitudinal (dominios morfotectónicos) (Tabla 3). Por un lado el INDVAL determinó a escala de cuenca hidrográfica, en la cuenca del río Mira a los géneros *Parakiefferiella* y *Larsia* como significativos (IV: 45,9;  $p$  0,003 y IV: 44,4;  $p$  0,006 respectivamente), en la cuenca del río Aguarico a *Morfo X* (IV: 38,9;  $p$  0,013), en la cuenca del río Santa a *Nanocladius*, grupo *Harnischia*, *Limnophyes* y *Hudsonimyia*, en la cuenca del río Colca lo fue *Paraheptagyia* (IV: 42;  $p$  0,013) y, finalmente, en la cuenca del río Urubamba lo fueron los géneros *Onconeura* y *Pentaneura* (IV: 55,5;  $p$  0,001 y IV: 38,6;  $p$  0,02). Sin embargo se determinó que a nivel de dominios morfotectónicos los resultados tenían mayor coherencia con las tendencias del GAM (Tabla 3).

Cuando consideramos los dominios morfotectónicos también se muestran algunas diferencias en las abundancias de los taxa mediante el análisis INDVAL. Los géneros *Larsia* y *Parakiefferiella* fueron significativamente más abundantes para los Andes del norte, mientras que *Limnophyes* y *Hudsonimyia* lo fueron para los andes centrales y, finalmente, para el altiplano-puna lo fueron *Cricotopus (Isocladius)*, *Onconeura* y *Paraheptagyia* (Tabla 3).

Tanto el GAM como el INDVAL mostraron tanto similitudes como diferencias en sus resultados. En los Andes del norte *Parakiefferiella* resultó ser significativa tanto en el INDVAL como en el GAM. Por su parte, *Larsia* mostró ser significativa en el INDVAL en los Andes del norte, mientras que en el GAM mostró una tendencia intermedia. Sin embargo el pico de la tendencia mostrada en el GAM es mayor en latitudes menores. En los Andes centrales el INDVAL señala a *Limnophyes* y *Hudsonimyia* como los géneros indicativos para este dominio, sin embargo, en el GAM solo *Hudsonimyia* mostró una tendencia a las latitudes intermedias, mientras que *Limnophyes* lo fue para el sur. Finalmente, en el Altiplano-Puna los géneros *Cricotopus (Isocladius)*, *Onconeura* y *Paraheptagyia* mostraron ser significativos en el INDVAL y en el GAM revelaron la misma tendencia siendo más abundantes en latitudes mayores.

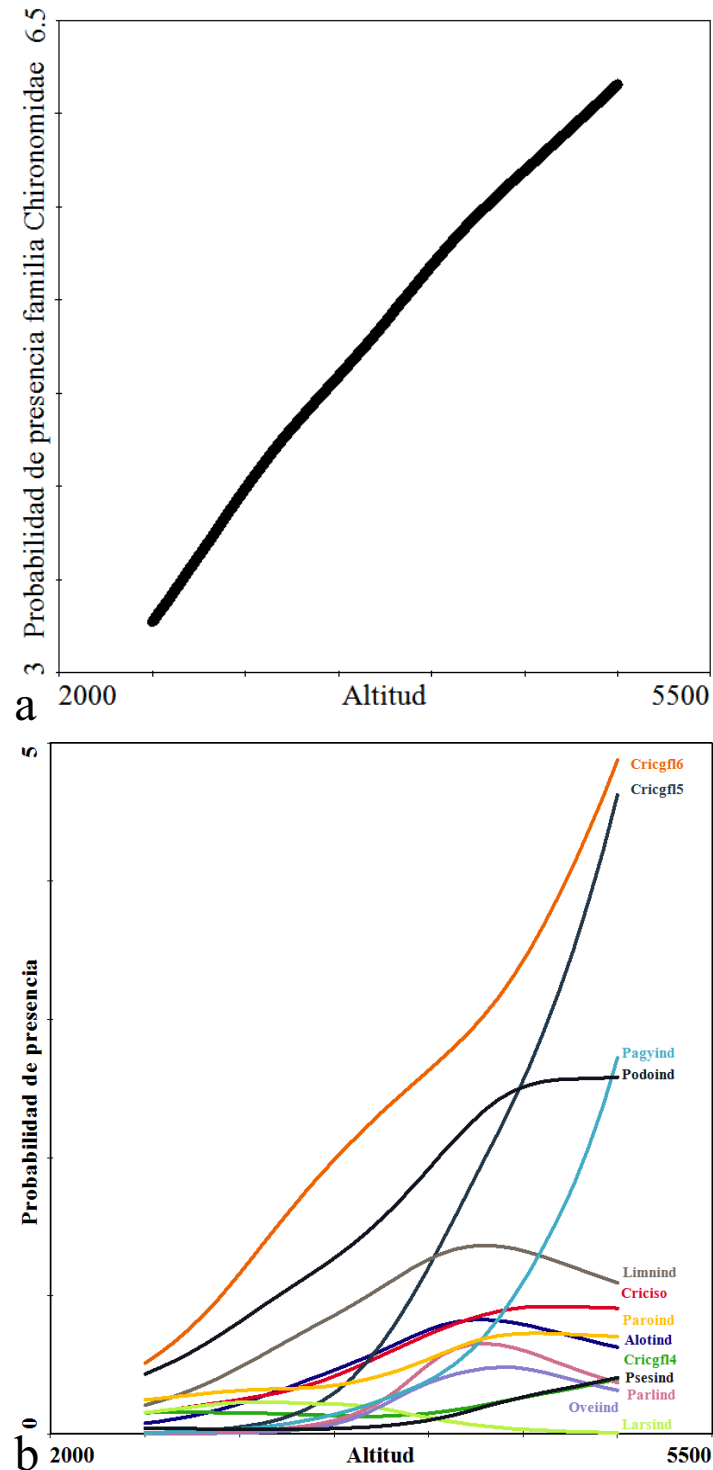
**Tabla 3.** Lista de los taxa representativos de dominios morfotectónicos. En la tabla se pueden ver el grupo, el valor indicador (IV), la significación y la tendencia en el GAM de cada taxa.

Dominios morfotectónicos					
Taxa	Grupo	IV	p*	Sig	Tendencia GAM
Geneind1	Andes Norte	39,3	0,146	ns	Intermedio
Pareind	Andes Norte	37,9	0,247	ns	Norte
Parkind	Andes Norte	34,3	<b>0,029</b>	*	Norte
Larsind	Andes Norte	33,3	<b>0,003</b>	**	Intermedio
MorfindX	Andes Norte	17,2	0,174	ns	Norte
Limmind	Andes Centrales	50,9	<b>0,004</b>	**	Sur
Hudsin	Andes Centrales	50	<b>0,005</b>	**	Intermedio
Rhetind	Andes Centrales	41,3	0,058	ns	Intermedio
Coryind	Andes Centrales	37,3	0,099	ns	Intermedio
Cricgfl6	Andes Centrales	35,9	0,151	ns	Sur
Cricgsp3	Andes Centrales	32,3	0,931	ns	Sur
Podcind	Andes Centrales	29,6	0,32	ns	Sur
Polyind	Andes Centrales	27,8	0,357	ns	Norte
Parcind	Andes Centrales	27,4	0,364	ns	Intermedio
Cricgfl5	Andes Centrales	22,7	0,32	ns	Sur
Alotind	Andes Centrales	21,7	0,349	ns	Sur
Nanoind	Andes Centrales	21,2	0,097	ns	Intermedio
Thilind	Andes Centrales	20,8	0,224	ns	Intermedio
Tanyind	Andes Centrales	19,2	0,532	ns	Intermedio
Cricind	Andes Centrales	17,9	0,42	ns	Intermedio
Parlind	Andes Centrales	16,4	0,425	ns	Intermedio
grHarn	Andes Centrales	13,9	0,399	ns	Intermedio
Lopeind	Andes Centrales	9,2	0,677	ns	Intermedio
Cricgfl4	Andes Centrales	5	0,99	ns	Intermedio
Criciso	Altiplano Puna	43,1	<b>0,004</b>	**	Sur
Oncoind	Altiplano Puna	42,8	<b>0,004</b>	**	Sur
Pagyind	Altiplano Puna	31,5	<b>0,02</b>	*	Sur
Peraind	Altiplano Puna	30,1	0,295	ns	Intermedio
Oveiind	Altiplano Puna	9,4	0,572	ns	Sur
Psesind	Altiplano Puna	4,5	0,971	ns	Intermedio

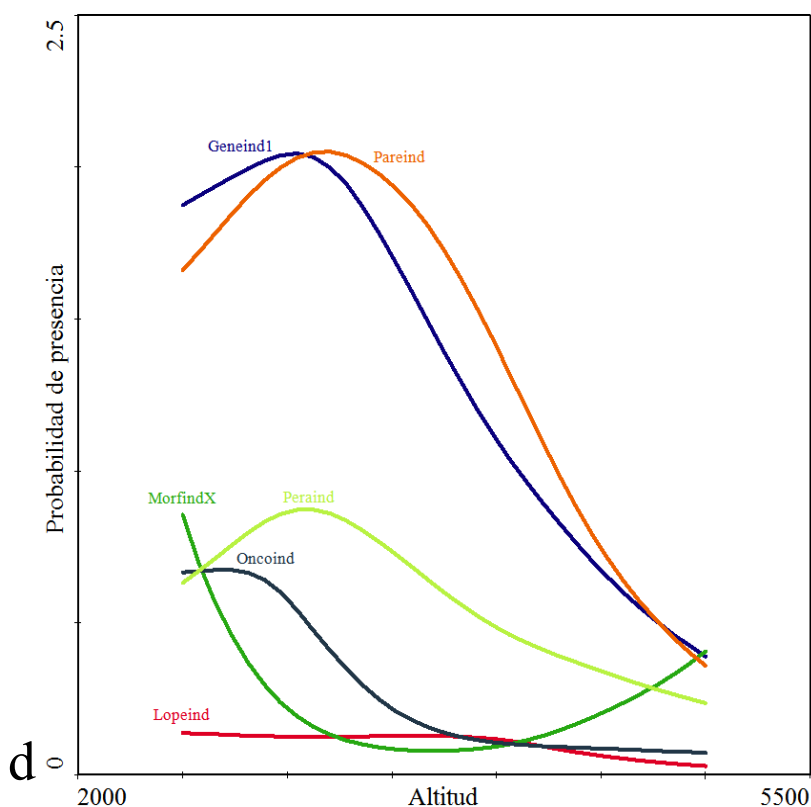
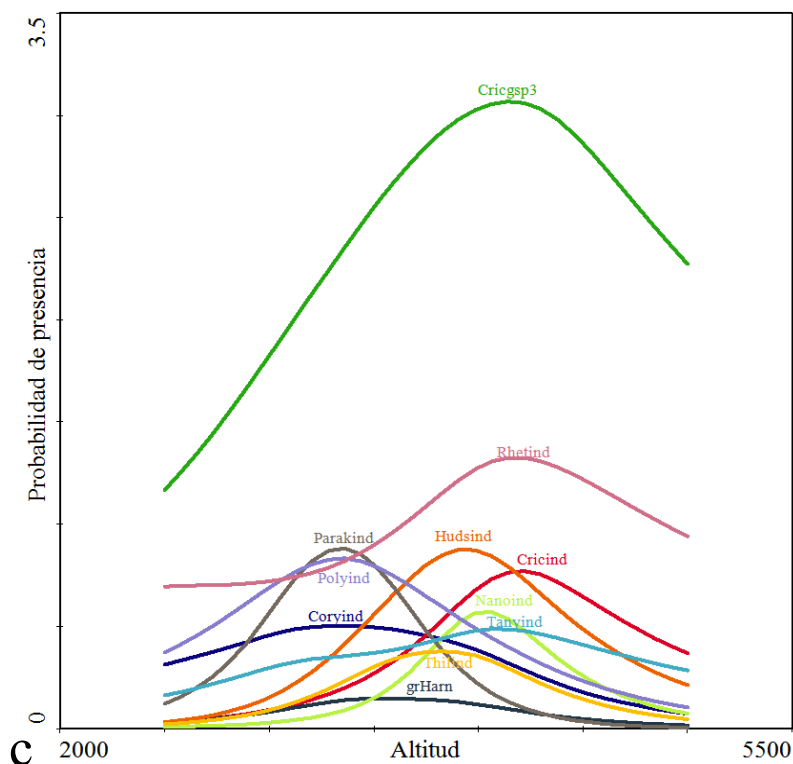
### Variabilidad y taxones representativos de los quironómidos en el gradiente altitudinal

La respuesta de la abundancia de la familia Chironomidae frente al gradiente altitudinal muestra una tendencia positiva (Figura 2a) debido esencialmente a que este es el patrón que siguen los taxa más abundantes. En la figura 2d vemos a taxones como *Género 1*, *Lopescladius*, *Morfo X*, *Onconeura*, *Parametriocnemus* y *Pentaneura* que decrece su abundancia con la altitud. Por su parte *Cricotopus (Isocladius)*, *Cricotopus fl4*, *Cricotopus fl5*, *Cricotopus fl6*, *Parochlus*, *Podonomus*, *Paraheptagyia*, *Limnophyes*, *Alotanypus*, *Oliveiriella* y *Cricotopus fl4* incrementan su abundancia con la altitud

(Figura 2b). En la figura 1c se pueden ver los taxones que muestran una tendencia intermedia respecto a la altitud.



**Figura 2.** Respuesta de los diferentes taxa frente a la altitud en el GAM. a) Línea de tendencia de la familia Chironomidae frente al gradiente altitudinal b) Quironómidos con respuesta de aumento de abundancia con la altitud. c) Taxa de quironómidos sin respuesta al gradiente altitudinal. d) Quironómidos con mayor abundancia en zonas de menor altitud.



**Continuación Figura 2.** Respuesta de los diferentes taxa frente a la altitud en el GAM. a) Línea de tendencia de la familia Chironomidae frente al gradiente altitudinal b) Quironómidos con respuesta de aumento de abundancia con la altitud. c) Taxa de quironómidos sin respuesta al gradiente altitudinal. d) Quironómidos con mayor abundancia en zonas de menor altitud.

En la tabla 4 se muestran los resultados del análisis INDVAL para la altitud, en el cual se determinó a los taxa representativos para lo que se refiere a la formación vegetal. Para el bosque montano se localizaron siete taxones con un valor indicador (IV) mayor a 25, pero sin embargo, únicamente *Onconeura* resultó ser estadísticamente significativo. Por otro lado, en las localidades de páramo y puna se encuentran a ocho taxa con valores indicadores altos, de los cuales solo *Cricotopus fl5*, *Cricotopus fl6* y *Podonomus* resultaron ser significativamente abundantes.

**Tabla 4.** Lista de los taxa representativos del nivel de formación vegetal (filtro altitudinal). En la tabla se pueden ver el grupo, el valor indicador (IV), la significación y la tendencia en el GAM de cada taxa.

Formación vegetal					
Taxa	Grupo	IV	p*	Sig	Tendencia GAM
Pareind	Bosque montano	52,8	0,139	ns	Zona baja
Geneind1	Bosque montano	52,2	0,096	ns	Zona baja
Peraind	Bosque montano	35,9	0,257	ns	Zona baja
Oncoind	Bosque montano	33,5	<b>0,042</b>	*	Zona baja
Polyind	Bosque montano	33,3	0,356	ns	Intermedio
Parkind	Bosque montano	27,1	0,215	ns	Intermedio
Coryind	Bosque montano	27,1	0,898	ns	Intermedio
Lopeind	Bosque montano	14	0,311	ns	Zona baja
grHarn	Bosque montano	12,8	0,465	ns	Intermedio
MorfindX	Bosque montano	10,8	0,516	ns	Zona baja
Cricgfl4	Bosque montano	10,4	0,563	ns	Zona alta
Larsind	Bosque montano	5,7	1	ns	Zona alta
Cricgfl5	Páramo-Puna	56,8	<b>0,001</b>	**	Zona alta
Cricgsp3	Páramo-Puna	56,4	0,131	ns	Intermedio
Cricgfl6	Páramo-Puna	53,4	<b>0,024</b>	*	Zona alta
Podoid	Páramo-Puna	52,4	<b>0,017</b>	*	Zona alta
Limnind	Páramo-Puna	44,7	0,27	ns	Zona alta
Hudsin	Páramo-Puna	37,4	0,087	ns	Intermedio
Rhetind	Páramo-Puna	36,7	0,393	ns	Intermedio
Criciso	Páramo-Puna	31,9	0,084	ns	Zona alta
Alotind	Páramo-Puna	27,9	0,175	ns	Zona alta
Paroid	Páramo-Puna	25,5	0,595	ns	Zona alta
Parlind	Páramo-Puna	23,4	0,155	ns	Zona alta
Cricind	Páramo-Puna	21,3	0,27	ns	Intermedio
Oveiind	Páramo-Puna	19,4	0,072	ns	Zona alta
Tanyind	Páramo-Puna	18,8	0,737	ns	Intermedio
Pagyind	Páramo-Puna	18	0,152	ns	Zona alta
Psesind	Páramo-Puna	15,9	0,156	ns	Zona alta
Nanoind	Páramo-Puna	14,3	0,308	ns	Intermedio
Thilind	Páramo-Puna	13,6	0,693	ns	Intermedio

### Caracterización de la comunidad de la familia Chironomidae en tramos fluviales altoandinos y los factores ambientales que lo definen

Con todos los datos disponibles (todas las estaciones fueran o no de referencia), se realizó el análisis SIMPER en el cual se determinó que los taxa *Cricotopus sp3*, *Parametriocnemus* y *Género 1* eran los más abundantes tanto en las localidades de referencia como en las localidades impactadas (Tabla 5). Por otra parte dentro de los taxa que contribuyen al 70% de la composición de la comunidad, para las localidades de referencia podemos incluir como abundante a *Cricotopus fl6* mientras que los taxa *Cricotopus (Isocladius)* y *Polypedilum* lo fueron en las localidades impactadas (Tabla 5). En el análisis SIMPER, dentro de los taxa con baja contribución, destacamos la ausencia de *Cricotopus (Isocladius)* y *Onconeura* en las localidades de referencia, así como la ausencia de *Limnophyes*, *Corynoneura* y *Parakiefferiella* en las localidades impactadas (Tabla 5).

**Tabla 5.** Lista de los taxones de quironómidos y su contribución en las localidades impactadas y de referencia en el análisis SIMPER. Se indica también la respuesta de la abundancia promedio del análisis SIMPER de cada taxa: + aumenta, - disminuye en las localidades de referencia.

Familia	Género	SIMPER Impactados		SIMPER Referencia		Respuesta
		Abund prom.	Cum.%	Abund prom.	Cum.%	
<b>Podonominae</b>	<i>Podonomus</i>	0,79	90,47	1,32	72,84	+
<b>Tanypodinae</b>	<i>Pentaneura</i>	1,04	84,4	0,67	87,77	-
<b>Orthocladiinae</b>	<i>Corynoneura</i>	-	-	0,41	89,43	+
	<i>Cricotopus (Isocladius)</i>	1,75	61,21	-	-	-
	<i>Cricotopus sp3 (R&amp;C)</i>	2,56	23,38	2,34	20,74	-
	<i>Cricotopus fl6</i>	1,23	74,85	1,89	65,58	+
	<i>Género 1</i>	1,84	51,73	1,59	52,67	-
	<i>Limnophyes</i>	-	-	0,81	82,28	+
	<i>Onconeura</i>	1,21	80,49	-	-	-
	<i>Parakiefferiella</i>	-	-	0,48	91,02	+
	<i>Parametriocnemus</i>	2,1	40,41	1,71	39,22	-
<b>Chironominae</b>	<i>Polypedilum</i>	1,16	68,4	0,61	85,2	-
	<i>Rheotanytarsus</i>	0,85	87,81	0,93	77,73	+

En el análisis de correspondencia canónica (ACC), el primer y segundo eje explican un 64,7% de la varianza total. El análisis muestra una alta correlación de los taxa con las variables ambientales en el primer y segundo eje con un 0,84 y 0,82 respectivamente (Tabla 6). El primer eje está explicado por la conductividad en la parte positiva del gráfico y por los elementos de heterogeneidad en la parte negativa. El segundo eje está explicado por la altitud, la cual está correlacionada negativamente con el oxígeno y pH.

**Tabla 6.** Eigenvalues, correlación entre los taxa de quironómidos y variables ambientales y varianza acumulada del primer y segundo eje del análisis de correspondencia canónica (ACC).

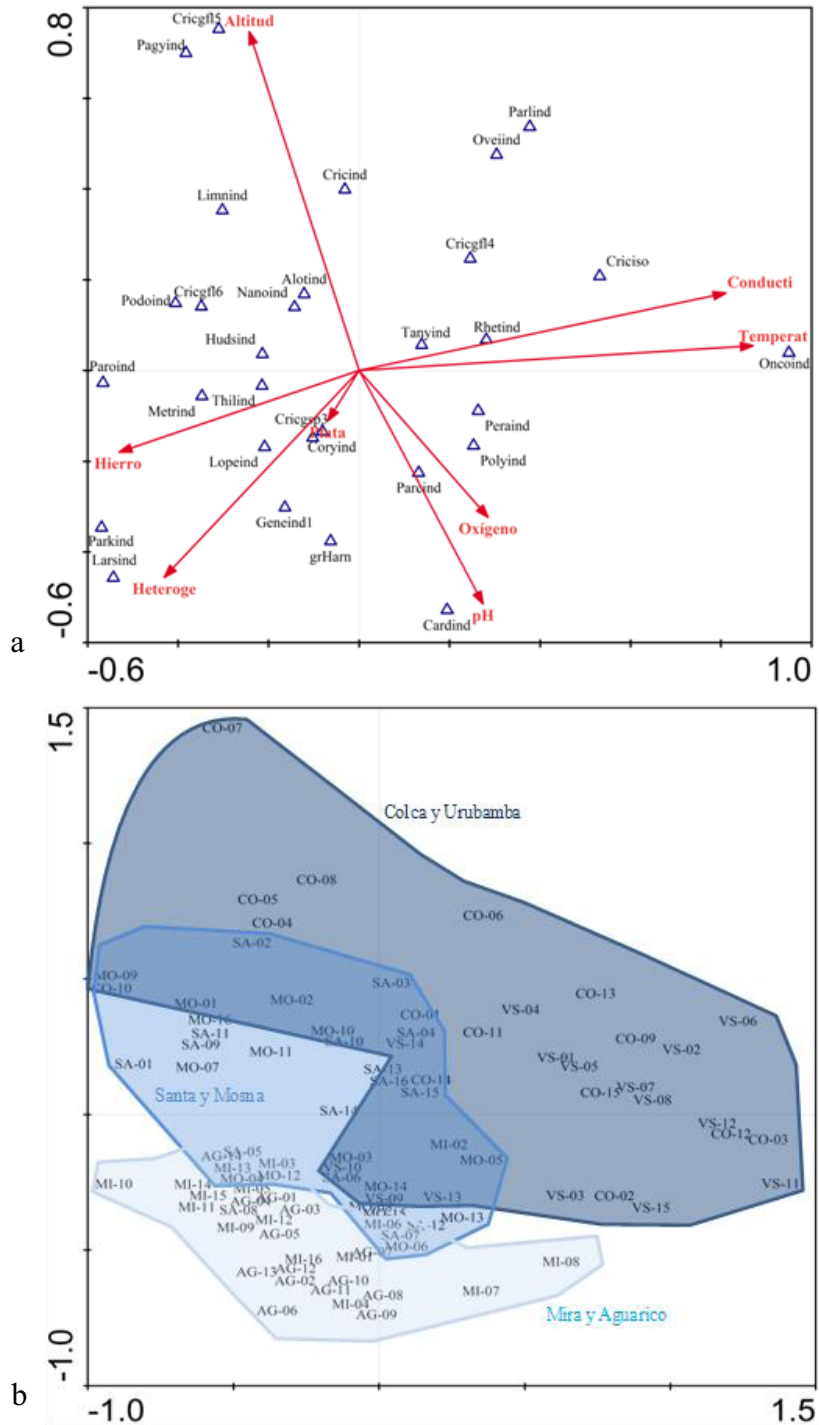
ACC	Eje 1	Eje 2
Eigenvalues	0,22	0,12
Correlación taxa y variables	0,84	0,82
% Varianza acumulada	42,50	64,70

La distribución de los taxa en el gráfico bidimensional del ACC está determinada en su primer eje por la conductividad y por la presencia de elementos de heterogeneidad en el cauce (Figura 3a). Los taxa que se distribuyen en el cuadrante derecho del gráfico presentan abundancias mayores principalmente en las cuencas del Colca y Urubamba (Figura 3b). El reparto de los taxa relacionadas con estas cuencas está correlacionado con la alta mineralización de las localidades. *Cricotopus (Isocladius)* y *Onconeura* fueron los dos taxa con mayor frecuencia y abundancia en localidades con valores altos de conductividad pero altitudes medias. Por su parte *Paracladius* y *Oliveiriella* se correlacionan con valores menores de mineralización aun que altitudes mayores, y *Cricotopus fl5* y *Paraheptagyia* se correlacionan a las mayores altitudes y valores medios de conductividad. Los taxa *Pentaneura*, *Polypedilum*, *Parametriocnemus* y *Cardiocladius* están correlacionados positivamente con el oxígeno y el pH y, como era de esperar, se correlacionan negativamente con la altitud. Por otra parte *Parakiefferiella*, *Larsia*, *Género 1* y el grupo *Harnischia* fueron los más abundantes en localidades con una alta heterogeneidad de hábitats (Figura 3a).

El resto de taxones se distribuyeron en la parte central del gráfico (Figura 3a) mostrando que los factores analizados tienen poca influencia sobre estos géneros o grupo de especies, o sencillamente son taxa con una alta tolerancia a la variabilidad ambiental natural y por la provocada por las actividades humanas en los ríos altoandinos.

Por otro lado la distribución de las localidades en el espacio bidimensional muestra que estas se agrupan por cuencas de una misma latitud (Figura 3b), así las cuencas de Aguarico y Mira se agrupan hacia la parte inferior izquierda del gráfico y se correlacionan con la heterogeneidad de hábitats y se encuentran a menor altitud, las localidades del Santa y Mosna se distribuyen en la parte media del gráfico, mientras que las localidades del Colca y el Urubamba se distribuyen hacia la parte superior del gráfico, lo que nos indica que estas localidades se encuentran a mayor altitud (Figura 3b). Esta distribución indica que las diferencias entre las cuencas de los Andes norte y

sur son que los ríos de las cuencas del Mira y el Aguarico tienen mayor heterogeneidad de hábitats y se encuentran a menor altitud, mientras que las localidades de las cuencas del Colca y del Urubamba tiene una menor cobertura vegetal y se encuentran a mayor altitud.



**Figura 3.** CCA de la familia Chironomidae de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú. (a) Distribución bidimensional de los taxa de los quironómidos altoandinos y las variables ambientales (b) Distribución bidimensional de las localidades.



## DISCUSIÓN

La fauna de quironómidos de la zona neotropical ecuatorial está influenciada por factores ambientales que la hacen diferente de las de otras zonas geográficas, incluso de la zonas adyacentes del continente (Paggi, 2003). En Sudamérica se han registrado 111 géneros de quironómidos (Donato *et al.*, 2009), de los cuales en nuestro estudio registramos 41 géneros y 50 morfoespecies para la zona altoandina del Ecuador y Perú (Ver anexo 1). Se ha descrito que la estructura y composición de los quironómidos está delimitada por factores ambientales como la heterogeneidad de hábitats, tamaño del río, altitud, latitud y potencial biogeográfico (Ferrington, 2008), de los cuales la latitud, la altitud y la heterogeneidad de hábitats han sido abordados en este trabajo.

Tal como planteamos en nuestra primera hipótesis los factores regionales como la latitud son importantes. Así, los resultados obtenidos muestran que la composición de los quironómidos en las cuencas estudiadas es diferente, incluso siendo significativamente diferentes algunas de las cuencas de la misma latitud pero vertiente distinta (Pacífico o Atlántico), como es el caso por un lado de las cuencas de los ríos Mira y Aguarico y por otro de las cuencas del Colca y Urubamba. Estas diferencias entre vertientes son debido a la influencia de los Andes como barrera geográfica que no permiten una adecuada dispersión de los organismos, así como por la distancia geográfica, ya que a estas cuencas las separa valles o cadenas montañosas, a diferencia de las cuencas del Santa y Mosna que no mostraron diferencias significativas y que son más próximas (ver disposición geográfica de las cuencas en la Figura 1 de la introducción general). De ahí nuestra deducción de la importancia de las barreras geográficas y del gradiente latitudinal para las comunidades de quironómidos, que en gran medida está definida por la importancia de las características ambientales y geomorfológicas locales, que también afecta a la frecuencia y abundancia de ciertos organismos (Sites *et al.*, 2003).

Tal como se planteaba en la segunda hipótesis, quedó evidenciado en nuestro estudio que uno de los factores más influyentes de los ecosistemas acuáticos es la altitud, hecho ya señalado por otros estudios que determinaron cambios en la comunidad betónica a lo largo del gradiente altitudinal (Vannote *et al.*, 1980; Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008). La importancia de la altitud es debido principalmente a la variabilidad de factores como el oxígeno y la temperatura a lo largo de este gradiente, los cuales controlan en gran

medida la distribución y composición de la comunidad bentónica (Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008). En el caso de los quironómidos esto se ve incluso en la abundancia relativa de las subfamilias Orthoclaadiinae y Chironominae que tienden a disminuir a medida que la altitud aumenta, mientras que las subfamilias Podonominae, Diamesinae y Tanypodinae tienden a ser más abundantes con la altitud. Al igual que en los ríos altoandinos de nuestro estudio, la influencia de la temperatura ha sido una constante en los diversos trabajos que describen la ecología de los quironómidos (Cranston, 1995; Medina & Paggi, 2004; Tejerina & Molineri, 2007; Ferrington, 2008; Medina *et al.*, 2008; Príncipe *et al.*, 2008; Acosta & Prat, 2010) siendo, como era de esperar, más abundantes los taxones estenotermos fríos en zonas altas y los taxones estenotermos cálidos en zonas bajas (Ashe *et al.*, 1987; Cranston, 1995; Paggi, 2003).

Finalmente, los factores locales también explican parte de la variabilidad de la comunidad. Las diferencias ambientales locales como la estructura del canal y la composición del bosque de ribera de las formaciones vegetales estudiadas cumplen también un rol importante en determinar la composición de los quironómidos de los ríos altoandinos. Factores como la heterogeneidad de hábitats y el tipo de sustrato han sido apuntados por otros autores como de gran trascendencia en la composición de los quironómidos (Scheibler *et al.*, 2008; Acosta & Prat, 2010). En nuestro estudio este factor sin embargo está ligado a la altitud, ya que por un lado la diversidad de sustrato en las zonas altas es menor y por otro la composición y tipo de formación vegetal es diferente entre la zona alta (Páramos y punas: sobre los 3500 msnm) y la zona baja de nuestra área de estudio (Bosque montano: entre los 2000 y 3500 msnm). Así en Ecuador y Perú las formaciones vegetales de páramo y puna naturalmente son menos diversas en términos de hábitat, debido a la escases de bosque de ribera, a diferencia de las zonas por debajo de los 3500 msnm donde podemos encontrar zonas de ribera con vegetación arbórea y arbustiva bien desarrolladas. Esto permite que las zonas bajas posean una mayor frecuencia de hojarasca, raíces expuestas, presencia de troncos y ramas que incrementan la diversidad de hábitats, los cuales son claves para la diversidad y composición de la comunidad de quironómidos.

El ACC permite ver la discriminación de las localidades en función de la latitud y la altitud. Los cambios graduales en las características ambientales en su conjunto con el gradiente latitudinal en los Andes (Emck *et al.*, 2006) está influenciado por la

variabilidad ambiental en el gradiente altitudinal (Jacobsen, 2003; Jacobsen, 2008). Los quironómidos altoandinos están pues, como era de esperar, influenciados por las diferencias de altitud, climáticas, biológicas, biogeográficas, además de las locales del lugar donde habitan (Brundin, 1966; Ashe *et al.*, 1987; Puntí, 2007; Tejerina & Molineri, 2007), mostrando la importancia tanto de la variabilidad local como de la variabilidad regional de los factores ambientales sobre la comunidad bentónica (Heino *et al.*, 2003). Por su parte, las perturbaciones antrópicas no mostraron ser significativas en el análisis, a pesar de que es bien conocido que los quironómidos muestran abundancias elevadas en los ríos alterados con contaminación orgánica (Rae, 1989; Paggi, 2003; Takahashi *et al.*, 2008; Simião-Ferreira *et al.*, 2009; Al-Shami *et al.*, 2010; Marziali *et al.*, 2010; Morais *et al.*, 2010; Cortelezzi *et al.*, 2011). Esto sucede por la amplia variabilidad de caudal que poseen los ríos altoandinos (Jacobsen, 2008), a causa de las lluvias que son relativamente frecuentes, lo que produce una mayor dilución de la materia orgánica que en gran medida aportan las zonas urbanizadas que se encuentran en diferentes sectores del recorrido fluvial.

Si bien la contaminación no fue evidente, nuestros resultados sugieren a la mineralización como una variable que podría considerarse como indicativa de algún tipo de alteración en el medio y que actúa sobre la abundancia y composición de los quironómidos. Sin embargo, al momento de interpretar los resultados hay que verificar las causas de los cambios en la mineralización, ya que es susceptible de ser un cambio natural por la composición litográfica (Segnini & Chacón, 2005) o un cambio provocado por actividades antrópicas (Alzate & Tobón, 2004; Lalanne & Carsen, 2005; Kato, 2006). Así, géneros como *Cricotopus (Isocladius)* y *Onconeura* se correlacionan con la mineralización indicando ser organismos tolerantes a concentraciones de mineralización elevadas. Por otro lado géneros como *Cricotopus fl5*, *Paraheptagyia*, *Limnophyes* y *Podonomus* están correlacionados con las localidades a mayor altitud, temperaturas menores y con una menor diversidad de hábitats, mientras que *Larsia*, *Parakiefferiella*, grupo *Harnischia* y Género 1 tiene una mayor preferencia por localidades con una mayor heterogeneidad de hábitats, menor altitud y mayor temperatura.

En síntesis, si bien la variabilidad local es muy importante, a nivel de región los ríos altoandinos tienen una influencia significativa de la latitud y la altitud, aun que la altitud

parece ser más influyente como se planteó en nuestra hipótesis. Por un lado los cambios ambientales en el gradiente latitudinal esta principalmente descrito por la climatología, biogeografía y litografía, y, por otro el gradiente altitudinal lo está por la temperatura, el oxígeno y la heterogeneidad de hábitats, aun que la influencia de este último gradiente es mucho más evidente. Por su parte, los quironómidos también mostraron ser susceptibles a cambios ambientales que pueden ser de origen natural y antrópico. Estas diferentes respuestas de los quironómidos en las escalas de estudio y frente a la contaminación indican la necesidad de estudios en áreas geográficas amplias, así como la necesidad de mejorar el refinamiento taxonómico que permita una mejora en la interpretación de los patrones ecológicos y de respuesta a alteraciones en los ríos altoandinos.

### ANEXOS CAPÍTULO 3

**Anexo 1.** Lista de taxones identificados, grupo funcional y códigos usados en los análisis de la familia Chironomidae para los ríos altoandinos del Ecuador y Perú.

<i>Subfamilia</i>	<i>Género</i>	<i>Grupo Funcional</i>	<i>Código de taxa</i>
Podonominae	<i>Podonomus</i> (Philippi, 1865)	Colector/Filtrador	Podoin
	<i>Parochlus</i> (Enderlein, 1912)	Colector/Filtrador	Paroin
	<i>Podonomopsis</i> (Brundin, 1966)	Colector/Filtrador	Podpind
Prodiamesinae	<i>Prodiamesa</i> (Kieffer, 1906)	Colector/Filtrador	Prodind
Diamesinae	<i>Paraheptagyia</i> (Brundin, 1966)	Colector/Filtrador	Pagyind
	<i>Limaya</i> (Brundin, 1966)	Colector/Filtrador	Liyaind
Tanypodinae	<i>Alotanypus</i> (Roback, 1971)	Depredador	Alotind
	<i>Larsia</i> (Fittkau, 1962)	Depredador	Larsind
	<i>Hudsonimyia</i> (Roback, 1979)	Depredador	Hudsind
	<i>Pentaneura</i> (Philippi, 1865)	Depredador	Peraind
	<i>?Thienemannimyia</i>	Depredador	Thiyind?
Orthoclaadiinae	<i>Barbadocladus</i> (Cranston & Krosch, en prep)		Barbind
	<i>Bryophaenocladus</i> (Thienemann, 1934)		Bryoin
	<i>Cardiocladus</i> (Kieffer, 1912)	Depredador	Cardind
	<i>Corynoneura</i> (Winnertz, 1846)	Colector/Filtrador	Coryind
	<i>Cricotopus indet.</i> (van der Wulp, 1874)	Triturador	Cricind
	<i>Cricotopus bicinctus-type</i>	Omnivoro	Cricgbic
	<i>Cricotopus (Isocladus)</i> (Kieffer, 1909)	Triturador	Criciso
	<i>Cricotopus fl4</i> (Prat et al., 2011)	Triturador	Cricgfl4
	<i>Cricotopus fl5</i> (Prat et al., 2011)	Triturador	Cricgfl5
	<i>Cricotopus fl6</i> (Prat et al., 2011)	Triturador	Cricgfl6
	<i>Cricotopus sp3</i> (Roback & Coffman, 1983)	Triturador	Cricgsp3
	<i>Onconeura</i> (Andersen and Sæther, 2005)	Colector/Filtrador	Oncoind
	<i>Género 1</i> (Roback & Coffman, 1983)		Geneind1
	<i>Gymmetriocnemus</i> (Goetghebeur, 1932)	Colector	Gymind
	<i>Limnophyes</i> (Eaton, 1875)	Colector	Limind
	<i>Lopescladius</i> (Oliveira, 1967)	Colector	Lopeind
	<i>Mesosmittia</i> (Brundin, 1956)		Messind
	<i>Metriocnemus</i> (van der Wulp, 1874)	Omnivoro	Metrind
	<i>Morfo X</i> (Prat et al., 2011)		MorfindX
	<i>Nanocladus</i> (Kieffer, 1913)	Colector	Nanoind
	<i>Oliveiriella</i> (Wiedenbrug & Fittkau, 1997)		Oveind
	<i>Orthoclaadiinae sp2</i>	Colector	sfOrth2
	<i>Orthoclaadiinae sp3</i>	Colector	sfOrth3
	<i>Paracladius</i> (Hirvenoja, 1973)		Parlind
	<i>Parakiefferiella</i> (Thienemann, 1936)	Colector	Parkind
	<i>Parametriocnemus</i> (Goetghebuer, 1932)	Colector	Pareind
	<i>Paraphaenocladus</i> (Spärck & Thienemann, 1924)	Colector	Parhind
<i>Pseudosmittia</i> (Edwards, 1932)	Colector	Psesind	
<i>Stictocladus</i> (Edwards, 1931)	Colector	Stcaind	
<i>Thienemanniella</i> (Kieffer, 1911)	Colector	Thilind	
Chironominae	<i>Chironomus</i> (Meigen, 1803)	Colector	Chirind
	<i>Dicrotendipes</i> (Kieffer, 1913)	Colector/Filtrador	Dicrind
	<i>grupo Harnischia</i>	Colector	grHarn
	<i>Polypedilum</i> (Kieffer, 1912)	Triturador	Polyind
	<i>Pseudochironomini</i>	Colector/Filtrador	trpseud
	<i>Rheotanytarsus</i> (Thienemann & Bause, 1913)	Filtrador	Rhetind
	<i>Stenochironomus</i> (Kieffer, 1919)	Triturador	Stenind
<i>Tanytarsus</i> (van der Wulp, 1874)	Filtrador	Tanyind	
	<i>Chironomidae indet.</i>	Colector	fchiron

---

**Capítulo 4: PATRONES DE  
BIODIVERSIDAD EN RÍOS  
ALTOANDINOS TROPICALES.  
INFLUENCIA DE LA LATITUD Y  
LA ALTITUD**

---

---

---

---



## INTRODUCCIÓN

La composición y distribución de las comunidades de los organismos está definida por diversos factores que actúan como filtros, los cuales limitan o promueven la presencia de unas u otras especies, lo que dará como resultado una composición de fauna o flora característica de una región, una cuenca, una localidad o de un hábitat (Poff, 1997; Poff & Allan, 2011). Muchos de estos factores pueden variar conjuntamente, especialmente a lo largo de gradientes amplios, entre los que se han reconocido como muy influyentes al latitudinal y al altitudinal. Por lo tanto, los cambios en estos gradientes se pueden interpretar como factores a gran escala que determinan la estructura de las comunidades biológicas (Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003) y que afectan a los patrones de distribución, que dependiendo del organismo estudiado, tendrá una tendencia u otra (Gaston, 2000; Begon *et al.*, 2005). De ahí el interés de estudiar la variabilidad y los cambios que se producen en las comunidades biológicas los cuales ayudan a entender los patrones de distribución de las especies, dado que la historia evolutiva de las especies se ha apuntado como una de las causas explicativas de esos patrones (Sanders & Rahbek, 2012).

El gradiente latitudinal es uno de los patrones de distribución de especies que han sido más ampliamente estudiados, en el cual la riqueza aumenta desde los polos al ecuador (Pianka, 1966; Gaston, 2000; Whittaker *et al.*, 2001; Willig *et al.*, 2003). Este patrón se ha podido identificar en diferentes grupos vegetales y animales tanto en hábitats terrestres como acuáticos (Pianka, 1966; Flessa & Jablonski, 1995; Begon *et al.*, 2005; Cardillo *et al.*, 2005). Los estudios realizados mencionan que si analizamos las características ambientales desde los polos hacia zonas más ecuatoriales, los cambios en la biodiversidad podrían estar relacionados con el aumento de la productividad, temperatura y mayor incidencia de la luz, así como una reducción en la estacionalidad (Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003).

Por su parte, la variabilidad de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal también ha sido ampliamente estudiado, en diversos grupos tanto animales como vegetales (Lobo & Halffter, 2000; Brehm *et al.*, 2003; Bachman *et al.*, 2004; Berner *et al.*, 2004; Escobar *et al.*, 2007). Los resultados obtenidos muestran que los cambios de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal no solo dependen de los factores ambientales relacionados con la altitud, sino también de otros factores como los



antropogénicos, la biogeografía o la topografía (Rahbek, 1995; Brown, 2001; Bachman *et al.*, 2004). Así, el patrón de disminución de la riqueza en este gradiente ha sido explicada en términos de decrecimiento con la productividad (Gaston, 2000), asociada a reducción de la temperatura y del oxígeno o estrés fisiológico debido a la diferencias climáticas (Gaston, 2000; Begon *et al.*, 2005; Jacobsen & Marín, 2007; Jacobsen, 2008; Jacobsen & Brodersen, 2008).

Lobo y Halffter (2000) realizaron un estudio con escarabajos coprófagos en la zona de transición mejicana y proponen dos procesos biológicos que podrán explicar la distribución y riqueza de especies de la biota en las montañas. El primer proceso habla de la colonización horizontal por parte de elementos procedentes de comunidades que habitan en altitudes mayores, y el segundo habla de la colonización vertical de comunidades que rodean las tierras bajas en la misma latitud. Sin embargo estos procesos biológicos dependerán de la localización de la zona estudiada así como del origen biogeográfico de las especies implicadas (Lobo & Halffter, 2000). Si bien estos procesos son aplicables a diferentes ecosistemas, no se sabe con certeza que sucede en los ecosistemas acuáticos altoandinos, en especial por la capacidad de dispersión que tienen los macroinvertebrados acuáticos, así como la influencia de los Andes y de la latitud en dicha dispersión.

Se han realizado varias investigaciones sobre la diversidad local y la reposición de especies con diversos grupos y su relación con la altitud y la latitud (Koleff *et al.*, 2003; Leprieur *et al.*, 2011; Oberdorff *et al.*, 2011), las cuales usan a los diferentes valores de diversidad, tanto la  $\alpha$  diversidad (riqueza taxonómica local), como la  $\gamma$  diversidad (riqueza taxonómica regional) o la diversidad de reposición de especies, la  $\beta$  diversidad (Magurran, 1989; Halfter & Moreno, 2005). En la zona neotropical estos estudios se han enfocado principalmente a las zonas de baja altitud, mientras que las zonas altas han sido poco estudiadas (Brehm *et al.*, 2003), y latitudinalmente se han comparado zonas biogeográficas diferentes y muy distantes entre ellas (Bonada *et al.*, 2006a; Escobar *et al.*, 2007; Puntí, 2007; Jacobsen, 2008). Pero no hay estudios que determinen la variabilidad de la diversidad y los patrones de distribución de la comunidad bentónica en los ríos de la zona altoandina y los posibles efectos de la latitud y la altitud.

Por otra parte, a nivel local los hábitats existentes han sido considerados determinantes para el desarrollo y mantenimiento de las comunidades bentónicas (Buffagni *et al.*,

2000; Carter & Fend, 2001; Buss *et al.*, 2004; Bonada *et al.*, 2006b; Ríos-Touma, 2008), la cual varía ampliamente con la heterogeneidad y la calidad de los hábitats existentes en el río (Buss *et al.*, 2004). Varios autores mencionan que la composición y distribución de la comunidad está definida por la relación especies-área, heterogeneidad del hábitat y los regímenes de perturbaciones (Johnson & Host, 2010). De ello se deduce que factores locales (variedad de sustratos) pueden ser importantes para explicar diferencias de diversidad de especies a diversas escalas regionales o de diferentes biomas, en nuestro estudio cuencas hidrográficas, vertiente, formación vegetal o región andina.

La importancia de los hábitats dentro de los ríos se ha estudiado ya hace algunos años, ya en los años 80s se destaca la relación entre la complejidad y heterogeneidad de los ríos y su vínculo con los procesos físicos, las interacciones biológicas asociadas a hábitats particulares y las implicaciones ecológicas que tiene sobre ella (Johnson *et al.*, 2004; Johnson & Host, 2010). Sin embargo, menos se sabe sobre la influencia de los microhábitats sobre los patrones de distribución espacial de las comunidades bentónicas.

Por otra parte, los ríos altoandinos se ven sujetos a perturbaciones naturales frecuentes, las cuales forman parte de la dinámica hidromorfológica del río (Jacobsen, 2008; Ríos-Touma, 2008; Acosta, 2009; Acosta *et al.*, 2009; Ríos-Touma *et al.*, 2011). Dichas perturbaciones, como es el caso de las avenidas, dotan al río de espacios nuevos que son rápidamente colonizados por los organismos bentónicos, lo que hace que la distribución de la comunidad bentónica dentro del río sea muy variable (Lancaster, 2000; Ríos-Touma, 2008). Además, la existencia de refugios conceden al organismo la resiliencia necesaria que permite la continuidad y mantenimiento de la estructura de la comunidad en el tiempo y espacio (Lancaster, 2000; Crosa *et al.*, 2002; Buss *et al.*, 2004), aunque siempre ligada a la dinámica del río. Si a estas perturbaciones naturales sumamos los cambios provocados por el hombre la variabilidad de la comunidad en los ríos se incrementará considerablemente. Ríos-Touma (2011) en un estudio realizado en el río Piburja menciona que la heterogeneidad de hábitats y su importancia como refugio hacen que la estructura de la comunidad se mantenga, incluso después de impactos provocados por perturbaciones con una duración prolongada, como en la época lluviosa donde las avenidas son bastante frecuentes en los ríos altoandinos.

En este capítulo de la tesis explicamos los patrones de distribución latitudinal y altitudinal de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos a nivel de género en los niveles de estudio del filtro regional, así como analizamos la importancia relativa de los hábitats presentes en los ríos altoandinos a nivel local y cómo influyen sobre los patrones de distribución en la región altoandina.

Las hipótesis planteadas para este capítulo son: i) En la región andina estudiada la distribución espacial de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos debería mostrar un patrón claro de decrecimiento en la riqueza a medida que la latitud aumenta (de 0,71° latitud norte a 16,52° latitud sur). ii) En el gradiente altitudinal (de 2000 msnm a 4800 msnm) esperamos que la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos tropicales muestre valores mayores de diversidad  $\alpha$  a menor altitud (Jacobsen, 2008). iii) Los cambios a lo largo de los gradientes mencionados, no se deberían producir de forma gradual, sino que esperamos encontrar discontinuidades o puntos de inflexión en el reemplazo de especies medido como valor de  $\beta$  diversidad. Para la altitud el punto de cambio debería estar situado coincidiendo con el límite del bosque. Para la latitud, y en concordancia con resultados de otros grupos de organismos (Aramayo *et al.*, 2004) y nuestros resultados de los capítulos previos de esta tesis esperaríamos una diferenciación clara entre los Andes del Norte y los Andes centrales y la zona del Altiplano-Puna ya en el límite con Bolivia.

## **METODOLOGÍA**

### **Área y época de estudio**

Este estudio se realizó entre octubre del 2007 y noviembre del 2008 en época seca. Se muestrearon entre 14 y 16 estaciones en seis cuencas distribuidas desde el norte del Ecuador (Mira y Aguarico), al centro y sur del Perú (Santa, Mosna, Colca y Urubamba) (Ver figura 1 de la introducción general de esta tesis). La cuenca del Aguarico fue la única que solo tuvo 14 localidades debido al menor tamaño de la cuenca y por la dificultad de acceso.

Todas las localidades se encuentran entre los 2000 msnm hasta los 4800 msnm. Las localidades de menor y mayor altitud se muestrearon en la cuenca del río Colca a los 2298 msnm y 4800 msnm respectivamente. La cuenca del ríos Aguarico fue la única donde no se registraron localidades sobre los 3500 msnm, mientras que en la cuenca del

río Santa se muestreó el mayor número de ríos sobre esta altitud con 10 localidades (Tabla 1).

**Tabla 1.** Caracterización de las cuencas estudiadas. Distribución altitudinal, formación vegetal y puntos de referencia de las localidades por cuenca hidrográfica, vertiente y dominios morfotectónicos.

	Cuencas hidrográficas										Vertiente				Dominios morfotectónicos			Total
	Mira	Aguarico	Santa	Mosna	Colca	Urubamba	Pacífico	Atlántico	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	Región altoandina						
Puntos de muestreo	16	14	16	16	15	15	47	45	30	32	30	92						
Total de individuos/nivel de agrupación (N)	194,1	196,3	184,9	212,1	138,9	147,1	314,3	356,0	293,7	273,0	207,0	450,9						
Altitud mínima	2308	2602	2746	2780	2298	2804	2308	2602	2308	2746	2298	2308						
Altitud máxima	3755	3387	4039	4446	4800	3535	4800	4446	3735	4446	4800	4800						
Puntos de muestreo <3500 msnm	13	14	6	10	6	13	25	37	27	16	19	62						
Puntos de muestreo >3500 msnm	3	0	10	6	9	2	22	8	3	16	11	30						
Puntos de muestreo bosque	14	14	10	12	10	13	34	39	28	22	23	73						
Puntos de muestreo páramo o puna	2	0	6	4	5	2	13	6	2	10	7	19						

### **Muestreo de la comunidad bentónica**

Las muestras de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos se tomaron utilizando el método cuantitativo MIQU (Núñez & Prat, 2009) que es una adaptación para muestrear ríos del protocolo de AFNOR (2009). En nuestro estudio la longitud de las localidades de muestreo dependió esencialmente de la accesibilidad al tramo del río y su tamaño, pero la extensión muestreada nunca fue inferior a los 25 metros en los más pequeños, ni superiores a 100 metros en los más grandes. El protocolo MIQU propone el muestreo previo una caracterización de los hábitats existentes en cada localidad en 12 clases (Ver Habitabilidad y Sustratos en la Tabla 2) (AFNOR, 2009; Núñez & Prat, 2009) usando como unidad de muestreo una red Surber con un área de muestreo de 0,1023 m<sup>2</sup> y 250 micras de luz de malla. El orden de los sustratos se define en el método original (AFNOR, 2009) como “grado de habitabilidad” que significa que el primer sustrato es mucho más favorable para albergar una mayor riqueza de taxa que el segundo, y este que el tercero (y así sucesivamente).

Para el muestreo de los diferentes hábitats, se procedió al reconocimiento en cada localidad del porcentaje de recubrimiento de cada sustrato, identificándolos como dominantes (superficie > al 5 %) o como marginales ( $\leq$  al 5 %). En cada localidad se tomaron un total de 12 muestras Surber, de las cuales 4 pertenecen a los hábitats dominantes y 4 a los hábitats marginales que fueron muestreados siguiendo el orden propuesto en el protocolo MIQU (Tabla 2) y finalmente 4 muestras Surber que pertenecen a los hábitats dominantes según su representatividad en el tramo muestreado. Las muestras de los macroinvertebrados acuáticos fueron preservadas en formol al 4% en botes diferentes, uno para los hábitats dominantes y otro para los marginales.

En el laboratorio se separó y preservó los macroinvertebrados en etanol al 70%. Posteriormente, se contabilizó e identificó los macroinvertebrados acuáticos. La identificación de los macroinvertebrados se realizó usando bibliografía especializada (Holzenthal, 1988; Angrisano, 1995; Merrit & Cummins, 1996; Domínguez & Fernández, 2009), siendo género la resolución taxonómica menor. Para la identificación de la familia Chironomidae fue necesaria primero la preparación de los especímenes y montaje en preparaciones microscópicas (ver metodología del capítulo 2) para su posterior identificación usando bibliografía especializada, en primer lugar se usó bibliografía de carácter general (Wiederholm, 1983; Epler, 2001; Rieradevall & Brooks,

2001) así como otra bibliografía más adecuada a la zona de estudio (Roback & Coffman, 1983; Ruíz-Moreno *et al.*, 2000a; Ruíz-Moreno *et al.*, 2000b; Paggi, 2009; Prat *et al.*, 2011a; Prat *et al.*, 2011b). Al final se confeccionó una clave propia para la zona que permite reconocer los morfotipos de los géneros presentes en el área (Prat *et al.*, 2011b) y que se encuentra disponible en la página web del proyecto ([www.ub.edu/riosandes](http://www.ub.edu/riosandes)). En los grupos como hidracarinos, nematodos y oligoquetos (poco abundantes en nuestras muestras) solo se llegó a nivel de orden o suborden.

A pesar de que se tiene datos a nivel de familia de 8 cuencas, solo se han estudiado los patrones de diversidad de 6, ya que solo de estas es posible tener datos a nivel de género de todos los taxones incluyendo los quironómidos, grupo que supera a veces el 50% de los taxa. Cabe resaltar que es la primera vez que se aborda el estudio de la comunidad a nivel de género de un grupo amplio de muestras en los ríos altoandinos.

## **Análisis de datos**

### **Biodiversidad**

Al existir un gradiente espacial amplio tanto en la latitud como en la altitud, con diferentes niveles de agrupación (cuena, dominio morfotectónico, vertiente y formación vegetal) resulta de especial interés el estudio de los patrones de diversidad, más aún siendo este estudio uno de los pocos en los que los quironómidos, que dominan la comunidad, han sido identificados a nivel de género. Por ello se presta especial atención a este aspecto en este capítulo.

Para estimar la riqueza potencial se realizaron curvas de acumulación de taxa rarefractada. La rarefracción de los valores se realizó utilizando el programa Primer 6.0 (Clarke & Warwick, 1994) usando el menor número de individuos de los niveles analizados como corte de la curva. Con los valores rarefractados estimados se procedió a construir la curva de acumulación de taxa de la zona altoandina y de los diferentes niveles analizados.

Posteriormente, se midió la diversidad local y regional, así como el reemplazo de taxones (diversidad  $\alpha$ ,  $\gamma$  y  $\beta$ ). Así, la riqueza de taxones de cada una de las localidades de los niveles de estudio de la región altoandina fue usada como la diversidad  $\alpha$ , mientras que la riqueza total de las cuencas hidrográficas, las vertientes, los dominios

morfotectónicos, la formación vegetal y del global de la región altoandina estudiada se usó como diversos valores de la diversidad  $\gamma$ .

La  $\beta$  diversidad, entendida como el reemplazo de taxones de la comunidad a nivel de género en los gradientes latitudinal (desde los 0,7124° Norte a los 16,5242° Sur) y altitudinal (desde los 2200 a los 4800 msnm) se calculó usando el índice de Whittaker (Magurran, 1989; Koleff *et al.*, 2003; Cañedo-Argüelles & Rieradevall, 2011) que usa la riqueza de taxones de las localidades estudiadas, sin tener en cuenta su abundancia.

$$\beta \text{ diversidad Whittaker} = \left(\frac{S}{a}\right) - 1$$

, donde  $S$  es la riqueza total en cada localidad y  $a$  es el número de taxones compartidos entre dos muestras consecutivas.

Previamente, para eliminar la variabilidad de la  $\beta$  diversidad que producen las diferencias locales o las perturbaciones debidas al hombre, se realizó el análisis únicamente con las localidades de referencia y a diferentes escalas.

En el gradiente latitudinal se ordenaron las localidades desde las que se localiza más al norte (0,71°N) a la que se encuentra más al sur (16,52°S). Luego se calculó la  $\beta$  diversidad comparando una localidad con la consecutiva. Algunos autores han puesto de manifiesto la relevancia de la escala espacial de análisis en el estudio de la variación de la riqueza de especies (Nogués-Bravo *et al.*, 2008). Por lo cual, la  $\beta$  diversidad se recalculó para distintas combinaciones de escalas espaciales agrupando las localidades en grupos de 3 y 5 localidades, lo que permite suavizar las diferencias locales en la reposición de especies y reconocer mejor el patrón latitudinal.

En el gradiente altitudinal de toda la región altoandina se observó después de los primeros análisis una gran variabilidad en los valores de  $\beta$  diversidad sin un patrón claro cuando se analizaba para todas las localidades debido a la influencia de la latitud, por lo que se decidió analizar por separado los cambios en la  $\beta$  diversidad a lo largo de tres transectos con las localidades de las cuencas situadas a la misma latitud (Mira y Aguarico, Santa y Mosna, Colca y Urubamba). Para este análisis se ordenaron ascendientemente las localidades de la vertiente del Pacífico seguido de las localidades de la vertiente del Atlántico en orden descendente, de esta forma se resaltarían los cambios en la transición entre bosque y páramo-puna que podrían existir entre

vertientes. Esto nos debería permitir reconocer dos cambios en la  $\beta$  diversidad, uno que se localizaría en el paso de bosque a páramo de la vertiente Pacífica y otra en el cambio de páramo a bosque en la vertiente Atlántica. Posteriormente se calculó la  $\beta$  diversidad determinando el recambio de especies de una a otra localidad, y se agruparon las localidades en grupos de 2, 3 y 4 localidades, lo que permite analizar el recambio de especies a diferentes escalas y reducir la variabilidad que provocan las diferencias entre estaciones debidas a las características locales.

### **Importancia del hábitat en la composición de las comunidades**

La relación de las comunidades de macroinvertebrados en general y los quironómidos en particular con los datos fisicoquímicos, el hábitat fluvial y el bosque de ribera ya se abordó en varios capítulos de esta tesis. Aquí analizamos la importancia de los diferentes hábitats disponibles para toda la comunidad por el efecto que puede tener sobre la biodiversidad local.

Para determinar si existen diferencias en la riqueza de los 12 hábitats presentes en las localidades muestreadas usando el protocolo MIQU (Núñez & Prat, 2009), se realizó un análisis ANOSIM. Este análisis se implementó usando el programa PRIMER 6 (Clarke & Warwick, 1994). Para este análisis se usó los valores de cobertura de los diferentes sustratos de cada localidad, con los cuales se calculó los porcentajes de los mismos, y a partir del cual se construyó una matriz de las distancias euclídeas, con la cual se realizó finalmente el ANOSIM.

Para definir cuáles son los hábitats que tienen mayor influencia sobre la composición de la comunidad bentónica de los ríos altoandinos se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) usando como variables físicas el área de los hábitats muestreados en cada localidad. Este análisis nos permitirá determinar la distribución de la comunidad en los diferentes hábitats muestreados según la propuesta de la metodología MIQU (Núñez & Prat, 2009). Con el objeto de reducir la influencia de los taxones poco frecuentes se incluyeron únicamente los géneros con una frecuencia igual o superior al 10% de las localidades muestreadas (Puntí, 2007; Acosta, 2009; Marziali *et al.*, 2010), de esta forma se eliminarían las especies raras (Cao *et al.*, 1998; Cao *et al.*, 2001). Se realizó un análisis DCCA lo cual permitió escoger al Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) como el análisis más adecuado para este estudio.



Estos análisis se realizaron mediante el programa CANOCO (Ter Braak & Šmilauer, 1998).

## **RESULTADOS**

### **Patrones de biodiversidad**

#### **Biodiversidad local y regional**

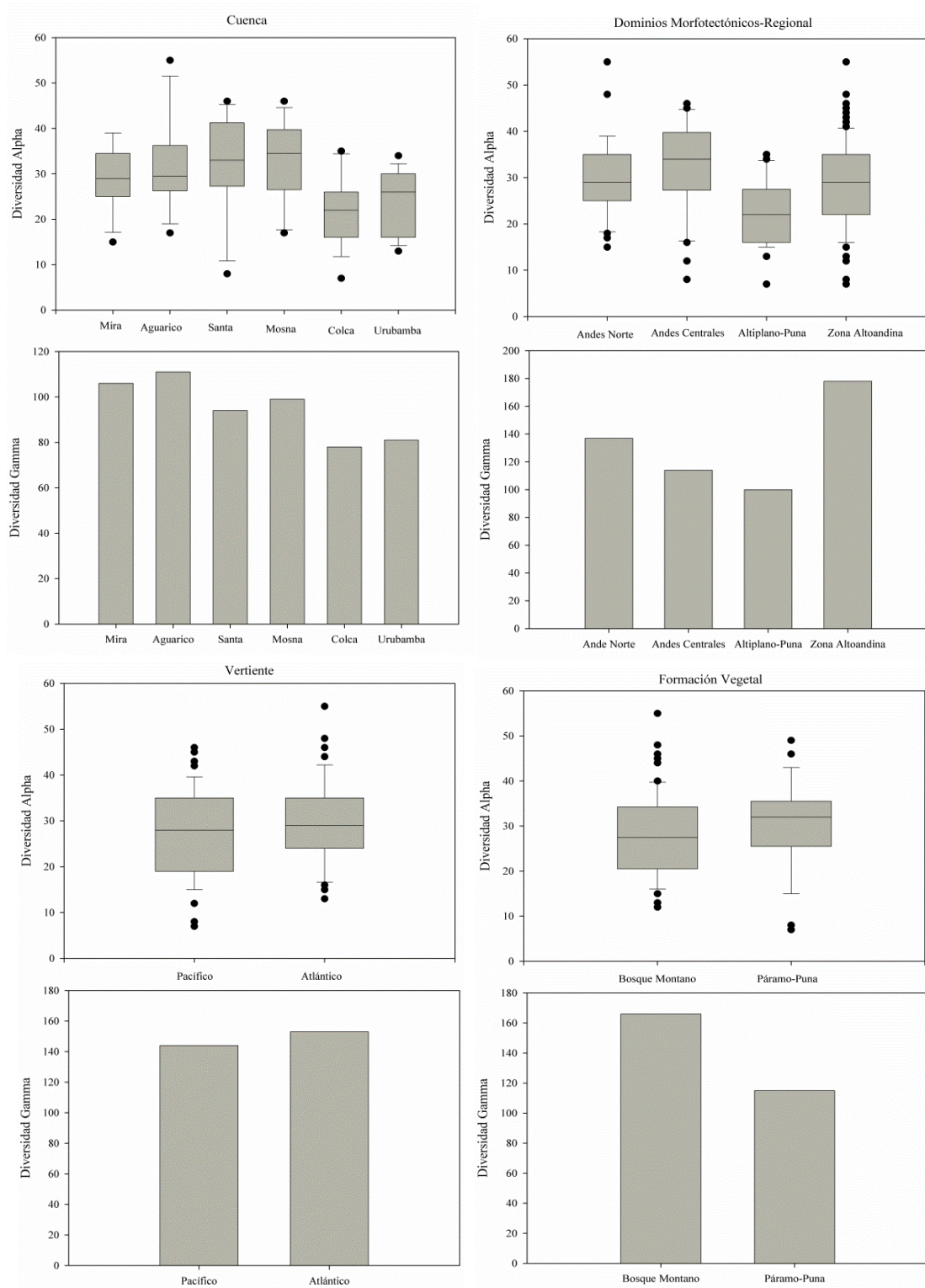
Los valores de la diversidad  $\alpha$  mostraron ser ampliamente variables en todos los niveles de estudio (Figura 1). Así a nivel de cuenca hidrográfica se encontraron valores mínimos de 7 taxones y máximo de 55 taxones en las estaciones de muestreo de las cuencas del Colca y del Aguarico respectivamente. Por su parte, los valores promedio de la diversidad  $\alpha$  mostraron ser mayores en las cuencas localizadas en la zona más ecuatorial del área de estudio, siendo en promedio las cuencas del Mosna y el Aguarico las que mayor riqueza mostraron, mientras que las cuencas del Colca y el Urubamba mostraron los valores promedio menores. Por tanto, la diversidad  $\alpha$  mostró una tendencia a disminuir hacia el sur cuando las cuencas se agrupaban en dominios morfotectónicos, con una diferencia de aproximadamente 10 taxones. En los Andes del norte y los Andes centrales se registraron en promedio 30 y 32 taxones respectivamente, mientras que hacia el sur, en el altiplano puna, se registró en promedio solo 22 taxones.

A nivel de vertiente (Pacífico-Atlántico) la diversidad  $\alpha$  no mostró ser diferente, con una diferencia en los valores promedio de 2 taxones, siendo mayor en la vertiente atlántica. Por otra parte, a nivel de formación vegetal los valores promedio de la diversidad  $\alpha$  tampoco fueron tan diferentes, con un promedio de 28 y 30 taxones en el bosque montano y páramo-puna respectivamente. El valor mínimo de las localidades situadas en el bosque montano fue de 12 taxones mientras que el máximo fue de 55, mientras que en el páramo-puna el valor mínimo fue de 7 taxones y el máximo de 49.

Tal como se muestra en la figura 1 las vertientes pacífica y atlántica mostraron una diferencia leve en la diversidad  $\gamma$ , siendo esta de apenas 9 taxones entre ellas. Mientras que la diversidad  $\gamma$  en las cuencas hidrográficas se reduce de 106 y 111 taxones en las cuencas del Mira y Aguarico respectivamente (norte de Ecuador), a 78 y 81 en las cuencas de los ríos Colca y Urubamba (sur del Perú). Se observó la misma tendencia de la diversidad  $\gamma$  en los dominios morfotectónicos siendo los Andes norte el que mostró mayor riqueza con 137 taxones, seguido por los Andes centrales con 114 taxones y

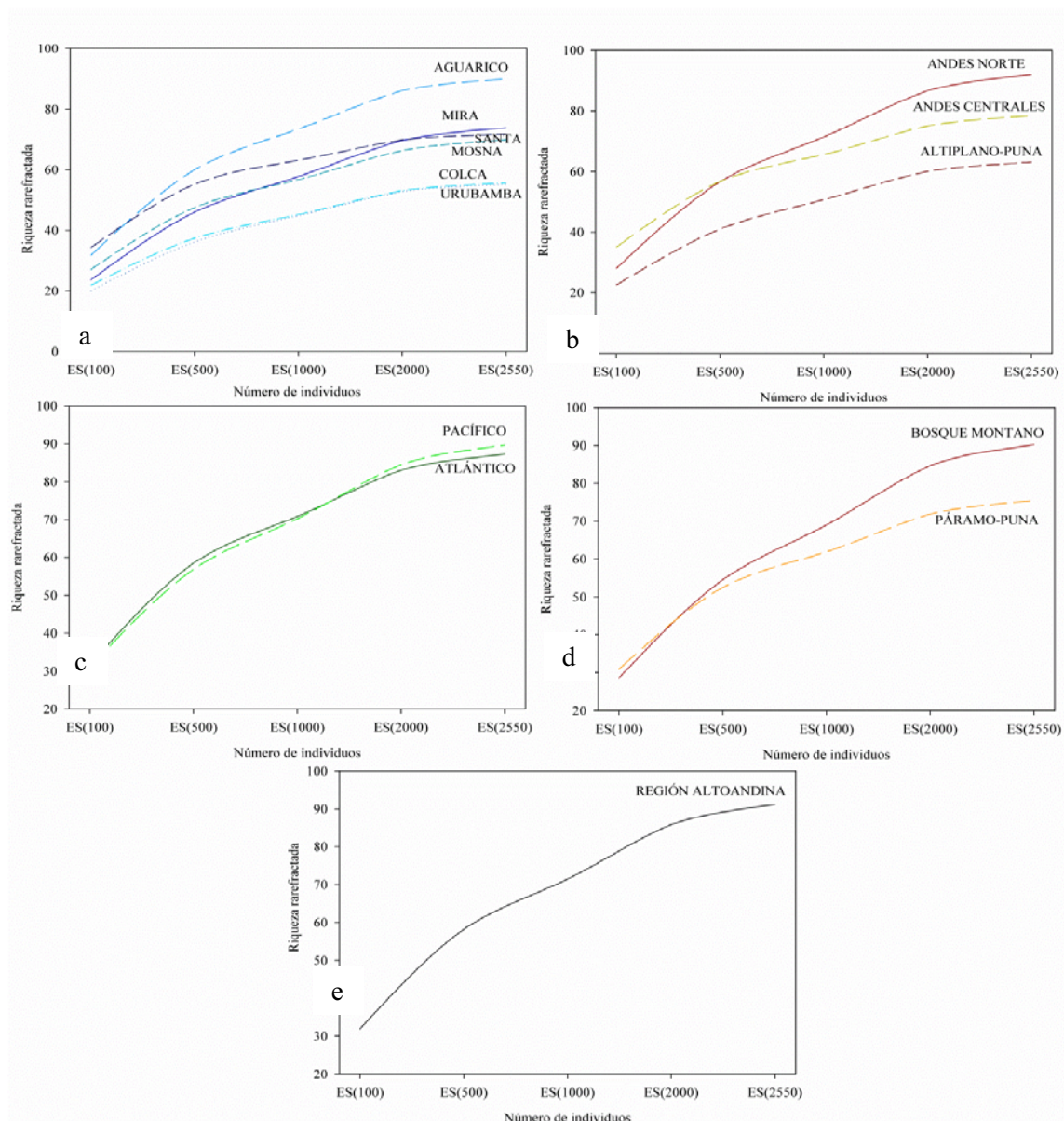
finalmente en el Altiplano-Puna con 100 taxones (Figura 1). Por otra parte en la zona de páramo-puna la riqueza total de taxones fue menor (115 taxa en total) respecto a la zona con bosque (166 taxa).

En total en la región altoandina tropical de Ecuador y Perú se ha registrado una riqueza de 178 taxones de macroinvertebrados que se distribuyen desde el norte del Ecuador al sur del Perú en las dos vertientes y desde los 2000 msnm hasta los 4800 msnm (Figura 1).



**Figura 1.** Variabilidad de la Diversidad  $\alpha$  y Diversidad  $\gamma$  de cada uno de los niveles de estudios cuenca hidrográfica, dominios morfotectónicos, vertiente, formación vegetal y global de la región andina estudiada.

Las curvas de acumulación de taxones muestran que en todos los casos no se llega a una saturación total lo que resalta la heterogeneidad de las comunidades en la zona altoandina tropical. Sin embargo aproximadamente a los 500 individuos se obtiene un cierto suavizado de la pendiente de la curva en todos los niveles estudiados (Figura 2 a, b, c, d, e), que es más acusada a partir de los 2000 individuos.



**Figura 2.** Gráfico de acumulación de taxones estimados por: (a) cuenca hidrográfica, (b) dominios morfotectónicos, (c) vertiente, (d) formación vegetal y (e) global de la región andina estudiada.

Las curvas de acumulación de los taxones estimados muestran las diferencias en la riqueza en todos los niveles analizados. A nivel de cuenca hidrográfica la del río Aguarico es la que mayor riqueza estimada presenta. Por su parte, la riqueza estimada de las cuencas de los ríos Mira, Santa y Mosna son más parecidas, y finalmente, las

cuencas de los ríos Colca y Urubamba son las que menor riqueza estimada acumulan (Figura 2a).

Como era de esperar, las curvas de acumulación de taxones estimados a nivel de dominio morfotectónico muestran una discriminación latitudinal. Las localidades que se encuentran en los Andes norte son la que mayor número de riqueza estimada acumula, seguida de los Andes centrales y del Altiplano-Puna (Figura 2b).

A nivel de vertiente, las curvas de acumulación de taxa estimada no muestran diferencias, siendo la riqueza estimada similar entre el Pacífico y Atlántico (Figura 2c). Por su parte, a nivel de formación vegetal la curva de acumulación de taxa estimada mostró una tendencia altitudinal, ya que la riqueza estimada del bosque montano fue mayor que en el páramo-puna (Figura 1 y 2d).

La riqueza específica global de los ríos altoandinos muestreados fue de 178 taxones. Las familias Chironomidae y Elmidae fueron las que mayor riqueza mostraron con 50 y 16 géneros respectivamente. Por su parte Baetidae, Hydroptilidae y Ephydriidae acumularon una riqueza entre 6 y 7 taxones. Para el resto de familias se registró menos de 5 taxones y 31 familias tienen un solo taxón (Anexo 1).

La riqueza de las familias de los macroinvertebrados acuáticos dominantes (Baetidae, Elmidae, Hydroptilidae y Chironomidae) muestra un patrón con tendencia a disminuir a medida que aumenta la latitud en los dominios morfotectónicos, al igual que a nivel de las cuencas hidrográficas (Anexo 3) tal como muestran los patrones de diversidad  $\gamma$  de todos los niveles de estudio (Figura 1 y 2). En cambio no hay diferencias entre vertientes, por lo que estas ya no se analizan con detalle a partir de este momento. Dado que cada uno de los dominios morfotectónicos está representado en este estudio por dos cuencas que se encuentran a la misma latitud pero en diferente vertiente, la descripción latitudinal de los taxa de las familias con más riqueza se realiza a continuación a nivel de dominios morfotectónicos.

Los valores de riqueza de la familia Baetidae fueron más altos en los Andes Norte y se reduce a 2 y 3 géneros en los Andes Centrales y Altiplano-Puna respectivamente. Los géneros *Andesiops* y *Baetodes* se distribuyeron a lo largo de toda el área de estudio, mientras que *Camelobaetidius*, *Mayobaetis*, *Moribaetis* y *Varipes* se encontraron solo en los Andes del norte, y, únicamente *Bernerius* lo fue solo en el altiplano-puna.

En el caso de la familia Elmidae los géneros *Austrelmis*, *Austrolimnius*, *Heterelmis*, *Macrelmis* y *Neelmis* fueron los géneros con mayor distribución, ya que se encontraron en todos los dominios morfotectónicos. Por su parte, en los Andes norte se encontró el mayor número de taxones de elmidos que no se repiten en otro dominio (*Notelmis*, *Cylloepus*, *Hexanchorus*, *Huleechius*, *Microcylloepus*, *Onychelmis*, *Phanocerus*, *Xenelmis*, *Elmidae sp1* y *Elmidae sp3*). En los Andes centrales no hubo ningún taxón propio de esta zona, mientras que en el Altiplano-Puna únicamente lo fue *Neocylloepus*.

La familia Hydroptilidae está representada por 4 taxones en los Andes norte, mientras que en los Andes centrales y en el altiplano-puna únicamente lo estuvo por 2 taxones en cada una. El género *Ochrotrichia* fue el único género que se encontró en todos los dominios morfotectónicos, mientras que *Hydroptila*, *Neotrichia* y *Rhyacopsyche* lo fueron en los Andes del norte. En los dos restantes dominios únicamente se registró un solo género que no se encuentra en otro dominio, en los Andes centrales lo fue *Oxyethira*, mientras que en el altiplano-puna lo fue *Alisotrichia*.

Finalmente, la familia Chironomidae fue la que mostró mayor riqueza con 50 taxones en la región altoandina estudiada, de los cuales 43 taxones estaban presentes en los Andes norte, 46 en los Andes centrales y 33 en el Altiplano-Puna. Los géneros *Podonomus*, *Parochlus*, *Paraheptagyia*, *Alotanypus*, *Hudsonimyia*, *Pentaneura*, *Cardiocladius*, *Corynoneura*, *Cricotopus*, *Onconeura*, *Género 1*, *Limnophyes*, *Lopescladius*, *Mesosmittia*, *Metriocnemus*, *Morfo X*, *Oliveiriella*, *Parametriocnemus*, *Pseudosmittia*, *Thienemanniella*, *grupo Harnischia*, *Polypedilum*, *Pseudochironomus*, *Rheotanytarsus* y *Tanytarsus* mostraron un patrón de amplia distribución, siendo identificados en todos los dominios morfotectónicos. En los Andes norte 3 géneros fueron los que no se registraron en otros dominios (*Dicrotendipes*, *Bryophaenocladus* y *Paraphaenocladus*), mientras que en los Andes centrales lo fueron 6 taxa (*Podonomopsis*, *Limaya*, *grupo Thienemannimyia*, *Orthoclaadiinae sp2* y *Orthoclaadiinae sp3*).

A nivel de vertientes, como hemos dicho, no se registraron grandes diferencias. Sin embargo la familia Baetidae mostró cierta diferencia, en el Pacífico se registraron 7 taxones mientras que en el Atlántico fueron 4. Los géneros *Andesiops*, *Baetodes*, *Camelobaetidius* y *Mayobaetis* se distribuyen en las dos vertientes, mientras que

*Bernerius*, *Moribaetis* y *Varipes* lo fueron solo en la vertiente del Pacífico. Por su parte, la vertiente atlántica no mostró ningún género propio de esta zona.

En las formaciones vegetales muestreadas también se encontraron diferencias en la riqueza. En el bosque montano se reconocieron 166 taxa de los cuales 52 taxa fueron propios de esta formación vegetal. Por su parte, en los páramos y punas fueron determinados 115 taxa, de las cuales solo se encontró 10 taxa propios de esta formación vegetal (Anexo 3). Al igual que en el resto de niveles del filtro regional, las familias con mayor riqueza y en las cuales el patrón de diversidad es evidente fueron Baetidae, Elmidae, Hydroptilidae y Chironomidae.

Los géneros *Andesiops* y *Baetodes* de la familia Baetidae fueron de amplia distribución altitudinal, ya que se las encontró en las dos formaciones vegetales. A menor altitud los géneros propios de las localidades con bosque de ribera fueron *Camelobaetidius*, *Moribaetis* y *Varipes*, mientras que *Bernerius* se registró únicamente en la formación vegetal de páramo y puna.

Como era de esperar los coleópteros fueron mayormente registrados en las zonas de menor altitud (Anexo 3). Solo la familia Elmidae mostró una amplia distribución, ya que se encontraron tanto en la zona de mayor altitud como en la de menor altitud. Sin embargo, en las localidades sin cobertura vegetal (páramo y puna) no se determinaron taxones que se encuentran solo en esta formación vegetal. Por su parte en las localidades de menor altitud (bosque montano) se identificaron a *Macrelmis*, *Notelmis*, *Cylloepus*, *Hexanchorus*, *Huleechius*, *Neocylloepus*, *Onychelmis*, *Phanocerus*, *Xenelmis* y *Elmidae sp1*, como géneros que se encontraron solo en el páramo y la puna.

Para la familia Hydroptilidae se registraron tres géneros (*Hydroptila*, *Neotrichia* y *Rhyacopsyche*) que están presentes únicamente en la zona baja, mientras que en el páramo y la puna lo fueron 2 géneros (*Alisotrichia* y *Oxyethira*).

Para la familia Chironomidae en las localidades de menor altitud los géneros *Prodiamesa*, grupo *Thienemannimyia*, *Barbadocladius*, *Bryophaenocladus*, *Mesosmittia*, *Orthoclaadiinae sp2*, *Paraphaenocladus*, *Stictocladus*, *Chironomus*, *Dicrotendipes* y *Stenochironomus* fueron propios del bosque montano. Mientras que los géneros *Podonomopsis*, *Limaya* y *Orthoclaadiinae sp3* lo fueron únicamente en las zonas de mayor altitud.

Hay que tener en cuenta que en muchos casos los taxa encontrados en un solo sector, altitud o formación vegetal fueron poco frecuentes y poco abundantes, por lo que en estos casos probablemente hay que poner en cuestión la exclusividad de la presencia de estos géneros en estas zonas.

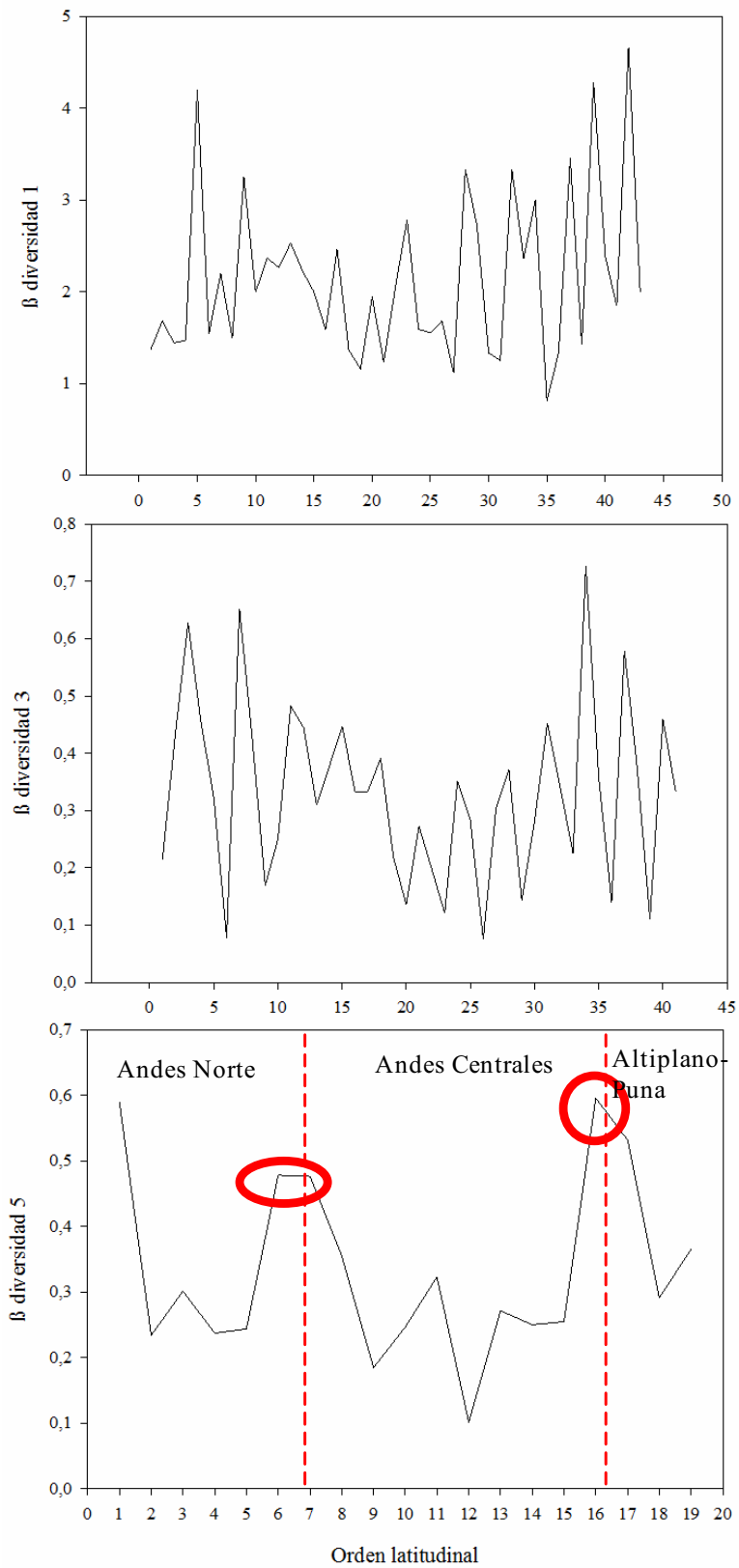
### **Patrones de diversidad en el gradiente latitudinal**

En el apartado anterior hemos descrito las tendencias y la variabilidad en la riqueza específica global y en la composición de la comunidad de los macroinvertebrados acuáticos andinos tropicales. Los resultados sugieren la importancia de estudiar con detalle esta variabilidad de la biodiversidad a lo largo de los gradientes latitudinal y altitudinal.

El estudio del recambio de especies ( $\beta$  diversidad) en las localidades ordenadas a lo largo del gradiente latitudinal a gran escala muestra un claro patrón entre las localidades de los diferentes dominios morfotectónicos. Así, se observa claramente en el análisis que hay un aumento en el recambio de especies justo en el punto donde cambia de un dominio morfotectónico a otro, reflejando un patrón latitudinal evidente (Figura 3).

El análisis a menor escala (o a mayor detalle) muestra una gran variabilidad, puesto que hay un efecto añadido de la altitud y del tipo de formación vegetal, que se autocorrelacionan. Sin embargo, a medida que aumenta el grano (agrupando 3 y 5 localidades) en el análisis la variabilidad se reduce considerablemente. Y no es hasta el análisis de la  $\beta$  diversidad cada 5 localidades que los patrones son claramente diferenciados ( $\beta$  diversidad 5, Figura 3).



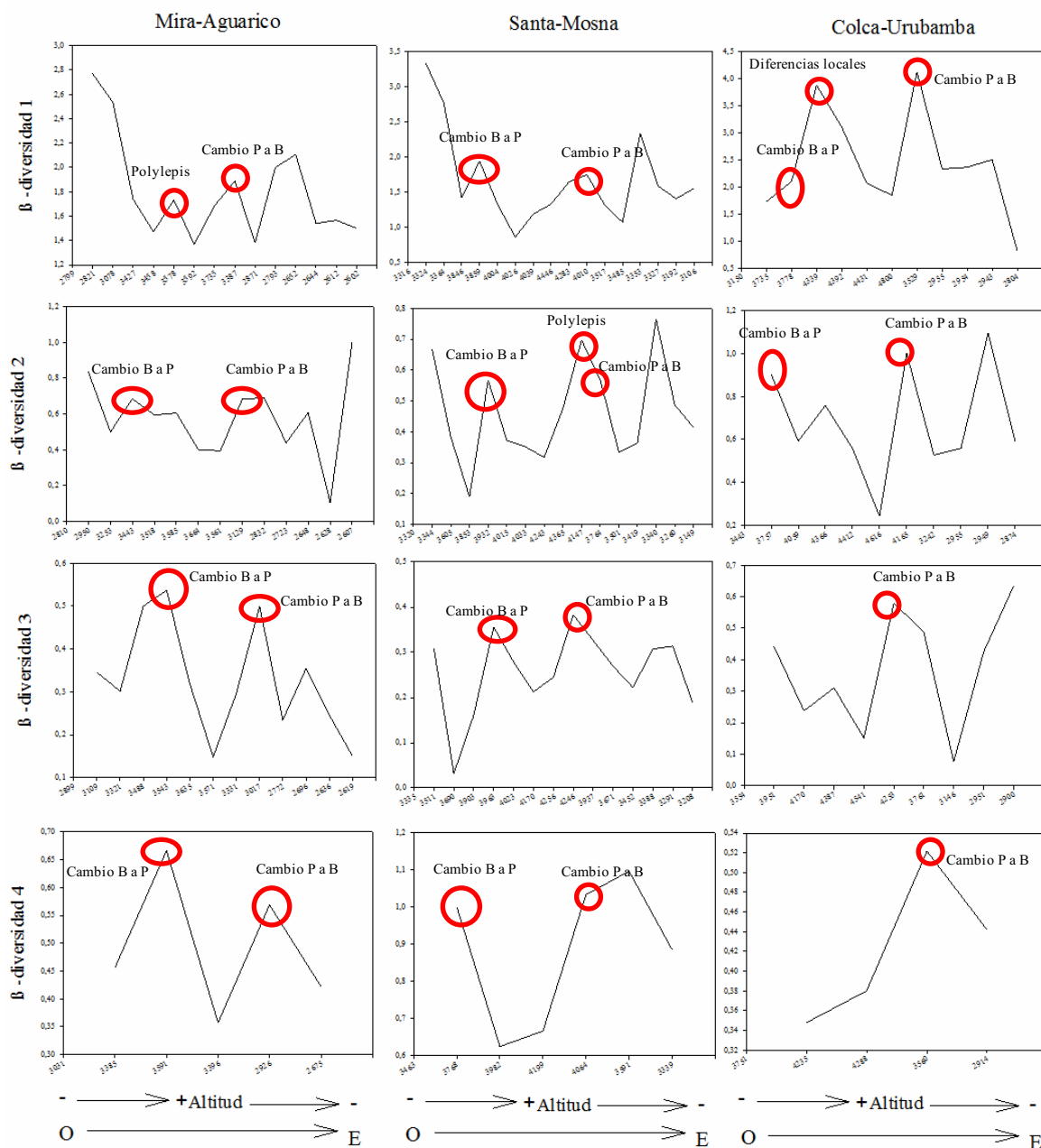


**Figura 3.** Cambio de la composición de la comunidad asociada al gradiente latitudinal en ríos altoandinos tropicales, las localidades en este análisis están ordenadas según su posición latitudinal.  $\beta$  diversidad de Whittaker (cualitativo), el número junto a  $\beta$  diversidad corresponde a la escala utilizada para el análisis (ver metodología).

### **Patrones de diversidad en el gradiente altitudinal**

Los análisis realizados a lo largo de esta tesis muestran que la composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos está altamente relacionada con las características del bosque de ribera (Capítulos 2, 3 y 5). Este hecho queda corroborado al analizar la beta diversidad en el gradiente altitudinal. Así, la  $\beta$  diversidad analizada localidad a localidad ( $\beta$  diversidad 1) refleja una gran heterogeneidad y variabilidad espacial en todas las cuencas (Mira-Aguarico, Santa-Mosna y Colca-Valle Sagrado) (Figura 4). Esto se debe a que en las localidades de menor altitud, con bosque de ribera, existen diferencias de caudal, porcentaje de cobertura vegetal o en las características físico-químicas las cuales identificamos como diferencias locales. Por su parte en las localidades de mayor altitud a pesar de pertenecer mayoritariamente a la formación vegetal de páramo-puna, hay algunas localidades en las cuales la presencia de bosques relictos de *Polylepis* o arbustos parece generar también gran variabilidad en la composición de la comunidad (Figura 4).

El análisis del patrón de  $\beta$  diversidad a escalas espaciales de mayor grano (2, 3 y 4) absorbe bien la mencionada variabilidad local, de modo que se pone de manifiesto en los tres transectos (Mira-Aguarico, Santa-Mosna, Colca-Urubamba) que el recambio de especies es mayor coincidiendo con el cambio de formación vegetal en el gradiente altitudinal cuando se usa una escala espacial adecuada ( $\beta$ -diversidad 4, Figura 4).



**Figura 4.** Cambio en la composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociada al gradiente altitudinal en ríos altoandinos tropicales.  $\beta$ -diversidad de Whittaker (cualitativo), el número junto a  $\beta$ -diversidad corresponde a la escala utilizada para el análisis (ver metodología). Las muestras están ordenadas según su altitud y su longitud de Oeste a Este (de vertiente Pacífica a vertiente Atlántica). P: Páramo; B: Bosque; Polylepis: indica la presencia local de este tipo de bosque relictual dentro del paisaje de Páramo-Puna.

La amplia variabilidad de la  $\beta$  diversidad tanto en el gradiente altitudinal como latitudinal y el hecho que se necesiten varias muestras conjuntas para evidenciar algún patrón, nos hace pensar en la importancia de las características locales y las de sustrato, y en su influencia sobre la presencia o ausencia de ciertos taxa. Lo que nos lleva a analizar la importancia de los sustratos muestreados en las diferentes localidades.

## Importancia de los filtros locales en la composición de la comunidad de macroinvertebrados de los ríos altoandinos tropicales

Los ríos altoandinos tropicales estudiados mostraron una alta diversidad de sustratos que explican la mayor o menor biodiversidad y pueden ser cruciales en la composición de la comunidad. Aunque los sustratos dominantes suelen ser los mismos, hay diferencias importantes en el porcentaje de algunos sustratos (especialmente de los orgánicos) en los diferentes niveles de estudio (Tabla 2).

**Tabla 2.** Hábitats muestreados, ordenados por su habitabilidad según el protocolo MIQU (Núñez & Prat, 2009). Porcentaje de hábitats muestreados por cuenca hidrográfica, vertiente, dominios morfotectónicos, formación vegetal y región altoandina.

Habitabilidad	Codigo de la estacion	Cuencas hidrográficas						Vertiente		Dominios morfotectónicos			Formación vegetal		Región altoandina
		Mira	Aguarico	Santa	Mosna	Colca	Urubamba	Pacífico	Atlántico	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	Bosque montano	Páramo-puna	
11	Bríofitos	5,7	5,9	4,7	2,1	1,7	0,6	4,1	2,8	5,8	3,4	1,1	3,4	3,2	3,4
10	Espematofitos sumergidos	1,0	0,0	2,1	0,5	6,7	2,8	3,2	1,1	0,6	1,3	4,7	1,7	3,0	2,2
9	Materia orgánica gruesa	9,4	10,6	7,8	9,4	2,8	4,4	6,7	8,1	9,9	8,6	3,6	7,3	7,3	7,4
8	Soportes leñosos	1,6	10,0	3,6	3,7	1,7	1,7	2,3	5,0	5,5	3,7	1,7	4,0	3,2	3,6
7	Piedras y guijarros	17,2	17,6	21,9	19,9	20,0	30,0	19,7	22,6	17,4	20,9	25,0	21,1	20,4	21,1
6	Bloques	13,0	15,3	26,0	27,2	19,4	22,2	19,5	21,8	14,1	26,6	20,8	20,5	21,2	20,6
5	Gravas	16,7	15,3	17,2	16,8	15,0	13,9	16,3	15,3	16,0	17,0	14,4	16,1	15,3	15,8
4	Espematofitas emergentes	2,1	0,0	2,6	1,6	5,0	3,3	3,2	1,7	1,1	2,1	4,2	2,2	4,0	2,4
3	Limos	13,0	8,2	8,9	7,3	7,8	7,8	9,9	7,8	10,8	8,1	7,8	8,9	8,6	8,9
2	Arenas	13,0	11,8	1,6	9,4	6,7	5,0	7,1	8,7	12,4	5,5	5,8	8,7	5,9	7,9
1	Algas	2,6	0,0	3,6	0,5	12,2	7,8	6,0	2,8	1,4	2,1	10,0	3,3	7,0	4,4
0	Superficies duras	4,7	5,3	0,0	1,6	1,1	0,6	2,0	2,4	5,0	0,8	0,8	2,8	0,8	2,2

En el área muestreada de los 12 posibles tipos de sustratos identificados los cantos, los bloques y las gravas fueron los más representativos, tanto en el total de la zona estudiada (21,1%; 20,9% y 15,8% respectivamente) como en los diferentes niveles de estudio adaptados en este trabajo en la región altoandina (Tabla 2).

**Tabla 3.** Análisis de Similaridad de la composición de hábitats de los diferentes niveles de estudio de la región altoandina tropical y entre los grupos. MI: Mira, AG: Aguarico, SA: Santa, MO: Mosna, CO: Colca, VS: Urubamba; AN: Andes Norte, AC: Andes Centrales, A-P: Altiplano-Puna.

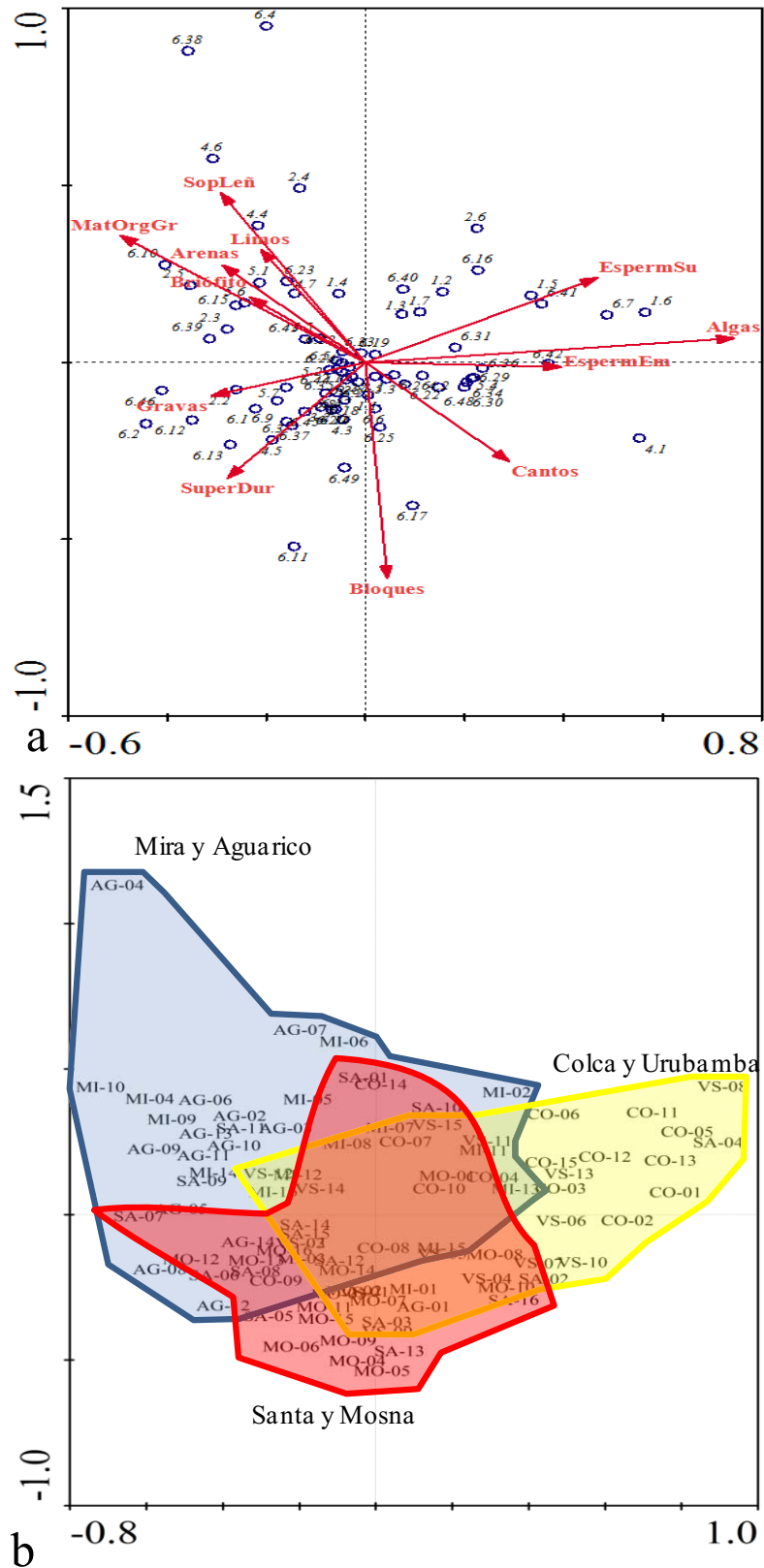
Cuencas hidrográficas	R		p	
	0,244		0,001	
Vertientes	R		p	
	0,012		0,163	
Dominios morfotectónicos	R		p	
	0,277		0,001	
Formación vegetal	R		p	
	0,095		0,028	

A pesar de esta mayor abundancia relativa de 3 sustratos el ANOSIM muestra que la composición de los hábitats entre las cuencas hidrográficas estudiadas son significativamente diferentes ( $R\ 0,244$ ;  $p\ 0,001$ ), mientras que las localidades de las diferentes vertientes en la región altoandina no muestran diferencias significativas ( $R\ 0,012$ ;  $p\ 0,163$ ). Lo mismo sucede en las cuencas que están en la misma latitud pero vertiente diferente, tal es el caso de las cuencas de los ríos Mira y Aguarico; Santa y Mosna; Colca y Urubamba que presentan valores de  $R$  global bajos (Tabla 3).

Por su parte, los dominios morfotectónicos son los que muestran mayores diferencias entre sus grupos ( $R\ 0,277$ ;  $p\ 0,001$ ), siendo los Andes Norte y el Altiplano-Puna los que mayores diferencias muestran en el análisis ( $R\ 0,364$ ;  $p\ 0,001$ ).

La composición de sustratos en los ríos de cuencas con distintas formaciones vegetales no mostraron ser significativamente diferentes ( $R\ 0,095$ ;  $p\ 0,028$ ), esto se debe a que los hábitats con mayor porcentaje es la misma tanto entre el bosque montano y páramo y puna así como en el resto de niveles de estudio del filtro regional. Sin embargo, los hábitats que tienen menor porcentaje como son los espermatofitos sumergidos, los espermatofitos emergentes, arenas, algas y superficies duras, mostraron diferencias en sus porcentajes para las dos formaciones vegetales (Tabla 2).

El análisis ACC permite obtener una imagen más global de la importancia de los sustratos en su conjunto y explica un 42,2% de la varianza en sus dos primeros ejes. El análisis muestra una alta correlación entre algunos sustratos. Por una parte se agrupan en la parte inferior del gráfico los sustratos minerales (que son los más abundantes) como lo son: gravas, superficies duras, bloques y cantos. En segundo lugar, en la parte superior a la derecha se agrupan los soportes vegetales de mayor tamaño como son: espermatofitos sumergidos, espermatofitos emergentes y algas. Y, finalmente (parte superior izquierda), agrupa a diversos sustratos como son la materia orgánica particulada gruesa, briófitos, soportes leñosos, arenas y limos (Figura 5a).



**Figura 5.** Análisis CCA de los hábitats dominantes y marginales presentes en los ríos altoandinos tropicales. (a) Distribución de los hábitats y géneros presentes en los ríos altoandinos estudiados en relación a los vectores del CCA (Ver códigos de los géneros en el Anexo 3). (b) Distribución de las localidades en relación a los vectores del CCA.

La distribución espacial de los géneros en los vectores en el ACC, se relacionan con el sustrato en el que se encuentran preferentemente (Figura 5b). Los géneros que se correlacionan con los diferentes grupos de sustratos identificados en el ACC muestran cierta dominancia de algunos grupos funcionales o de modos de vida dependiendo del sustrato (Tabla 4).

**Tabla 4.** Géneros representativos del análisis ACC para cada uno de los grupos de hábitats muestreados, con indicación de su grupo funcional y modo de vida según (Merrit & Cummins, 1996; Barbour *et al.*, 1999), entre paréntesis se indican las abreviaturas en inglés usadas por dichos autores.

Sustrato	Orden	Género	Grupo funcional	Modo de vida
Soportes minerales	Ephemeroptera	<i>Baetodes</i>	omnivoro (OM)	fijador (cn)
	Coleoptera	<i>Neoelmis</i>	raspador (SC)	fijador (cn)
		<i>Rhantus</i>	depredador (PR)	epibentónico (sp)
	Trichoptera	<i>Anomalocosmoecus</i>	recolector (GC)	fijador (cn)
	Diptera	<i>Morfo X</i>	?	fijador (cn)
		<i>Tanytarsus</i>	recolector (GC)	epibentónico (sp)
		<i>Lopescladius</i>	recolector (GC)	endobentónico (bu)
		<i>Paltostoma</i>	raspador (SC)	fijador (cn)
	<i>Maruina</i>	raspador (SC)	fijador (cn)	
Soportes vegetales	Gasteropoda	<i>Physa</i>	raspador (SC)	epibentónico (sp)
		<i>Planorbidae</i>	raspador (SC)	epibentónico (sp)
	Ephemeroptera	<i>Hagenulopsis</i>	recolector (GC)	trepador
	Diptera	<i>Oliveiriella</i>	recolector (GC)	epibentónico (sp)
		<i>Paracladius</i>	recolector (GC)	epibentónico (sp)
		<i>Ephidridae</i>	recolector (GC)	trepador (cb)
	<i>Stratiomyidae</i>	recolector (GC)	epibentónico (sp)	
Soportes finos	Ephemeroptera	<i>Mayobaetis</i>	raspador (SC)	fijador (cn)
		<i>Leptohyphes</i>	raspador (SC)	trepador (cb)
	Coleoptera	<i>Anchytarsus</i>	omnivoro (OM)	trepador (cb)
		<i>Heterelmis</i>	omnivoro (OM)	fijador (cn)
	Trichoptera	<i>Mortionella</i>	raspador (SC)	fijador (cn)
	Diptera	<i>Atrichopogon</i>	depredador (PR)	epibentónico (sp)
<i>Metriocnemus</i>		omnivoro (OM)	epibentónico (sp)	

La distribución de los sustratos en el ACC está relacionada con su mayor o menor abundancia relativa en cada una de las cuencas y podría ser motivo de las diferencias en la diversidad local medida anteriormente. En las cuencas de los ríos Mira y Aguarico (al Norte) hay varias localidades con alta frecuencia de materia orgánica gruesa y de soportes leñosos (Figura 5 y 6a), mientras que en las localidades del Colca y del Urubamba los sustratos dominantes fueron los espermatofitos sumergidos, las algas y los espermatofitos emergentes (Figura 5 y 6c). Los soportes minerales fueron dominantes en la mayoría de localidades muestreadas, aunque son relativamente mucho más importantes en las cuencas de los ríos Santa y el Mosna (Figura 5 y 6b). Por lo tanto, como los sustratos influyen en la presencia o abundancia relativa de diversos taxa, la estructura y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos puede estar

muy influenciada por los factores locales, lo cual coincide con lo obtenido con la  $\beta$  diversidad.



**Figura 6.** Imágenes de ríos altoandinos tropicales que muestran distintas combinaciones de sustratos dominantes. (a) ríos con predominancia de materia orgánica gruesa y de soportes leñosos. (b) ríos con predominancia de gravas, superficies duras, bloques y cantos. (c) ríos con predominancia de espermatofitos sumergidos, espermatofitos emergentes y algas.

## DISCUSIÓN

Tal como habíamos predicho en las hipótesis i) y ii) las diversidades  $\alpha$  y  $\gamma$  de macroinvertebrados acuáticos decrecen a medida que la latitud y la altitud aumentan. Este patrón ha sido señalado en estudios en diversas partes del mundo y en diferentes grupos animales (Lobo & Halffter, 2000; Berner *et al.*, 2004; Barber-James *et al.*, 2008; Axmacher *et al.*, 2011; Oberdorff *et al.*, 2011; Wiens *et al.*, 2011) y vegetales (Jones *et al.*, 2003; Bachman *et al.*, 2004; López & Duque, 2010), y los macroinvertebrados de los ríos altoandinos tropicales, a nivel de género, no parecen ser la excepción. Por su parte, la  $\beta$  diversidad también mostró cambios en los dos gradientes que confirman (como habíamos predicho en la hipótesis iii) la importancia de la transición entre el bosque y el páramo-puna para la altitud y entre la zona de los Andes del Norte y la del Andes Centro y el Altiplano-Puna para la latitud. En este caso no hay estudios que determinen en la zona altoandina el punto exacto donde se producen los cambios de



otras comunidades de organismos pues la  $\beta$  diversidad no parece haber sido usada en la zona para calcular tasas de recambio.

Hay una amplia información en la zona Neotropical de los cambios altitudinales y latitudinales que existen, tanto en el clima (Emck *et al.*, 2006), la geomorfología (Argollo, 2006), la vegetación (Winckell *et al.*, 1997; Emck *et al.*, 2006; García & Beck, 2006; Mena & Hofstede, 2006), las cuales podrían ser responsables de los cambios en la estructura y composición de las comunidades bentónicas de los ríos tropicales altoandinos y por ende de la biodiversidad que hemos estudiado en este capítulo de la tesis (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen, 2003, 2004; Jacobsen *et al.*, 2007; Jacobsen, 2008; Larsen *et al.*, 2011). De los diferentes factores mencionados, uno de los que emerge como más importante para la biodiversidad de la comunidad bentónica de los ríos andinos tropicales es la presencia o no de vegetación en la cuenca y en especial en la zona riparia cercana al río (Jacobsen, 2008). Tanto en el gradiente altitudinal como latitudinal la vegetación cambia debido tanto a factores locales como regionales (Emck *et al.*, 2006), por lo que aparece también en otros estudios como un factor de gran importancia para la estructura, composición y densidad de las comunidades bentónicas (Bojsen & Jacobsen, 2003; Milner & Gloyne-Phillips, 2005; Rios & Bailey, 2006; Walsh *et al.*, 2007; Lorion & Kennedy, 2009). Si bien, la importancia de la vegetación de ribera para el ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos es bien conocida (Bojsen & Jacobsen, 2003), en la zona altoandina no se ha estudiado extensamente y menos aún en relación a los dos principales gradientes de la latitud y la altitud.

Por lo que respecta a la altitud, la explicación de la disminución de la diversidad  $\alpha$  y  $\gamma$  con ella (hipótesis ii) y las diferencias significativas de la zona con bosque de la que está desprovista del mismo debería poder explicarse por la acción de varios factores. Por una parte, la altitud influye negativamente sobre la diversidad, por la disminución, en el agua de los ríos, de la concentración de oxígeno, la presión atmosférica y la temperatura (Jacobsen & Marín, 2007; Jacobsen, 2008; Jacobsen & Brodersen, 2008; Acosta & Prat, 2010) mientras que la radiación y la precipitación aumentan (Gaston, 2000; Axmacher *et al.*, 2011). Ello origina no solo una disminución de especies sino también un recambio de las mismas como se ha visto en capítulos anteriores de esta tesis con más detalle. Así, *Hyalella*, *Claudioperla*, *Podonomopsis*, *Podonomus*, *Anomalocosmoecus* y *Limnophyes* son algunos de los géneros que se registraron y mostraron preferencia por la zona alta donde la temperatura y oxígeno son menores. Por su parte los géneros que

mostraron tener predilección por las zonas bajas, donde la temperatura y el oxígeno aumentan, fueron *Polypedilum*, *Rheotanytarsus*, *Cochliopsyche*, *Helicopsyche*, *Parametriocnemus*, *Camelobaetidius* y *Lachlania*. Ello coincide con trabajos anteriores como el estudio de Jacobsen & Brodersen (2008) que señalan a *Claudioperla*, *Anomalocosmoecus* y *Lachlania* como géneros con tendencia similar a la obtenida en nuestro estudio. En referencia a los quironómidos, Acosta & Prat (2010) señalan a *Podonomopsis*, *Podonomus* y *Limnophyes* como géneros con mayor tendencia a zonas altas, mientras que *Rheotanytarsus* lo fue para zonas bajas.

Si la disminución de la biodiversidad en altura va acompañada por un cambio en la composición, este cambio se podía producir de forma gradual o bien de forma más discontinua. El estudio de la  $\beta$  diversidad a diferentes escalas ha dado respuesta a como es este cambio. A escala de detalle, la variabilidad en la biodiversidad entre dos puntos muy cercanos puede ser muy grande, por ello la tasa de recambio varía de forma importante entre puntos tanto en la zona de bosque como en la de páramo, por lo que no aparece ningún punto de inflexión en la  $\beta$  diversidad. En la zona de menor altitud, a ambos lados de la cordillera, esto es debido en gran parte a la heterogeneidad de hábitats que provee el bosque de ribera (Maddock, 1999; Elosegi *et al.*, 2010). En nuestro estudio se observó que las zonas bajas tenían una mayor cantidad de materia orgánica, lo cual podría favorecer la presencia de más especies, pero que existía a la vez una gran variabilidad entre cuencas y estaciones. Ello influye sin duda en la biodiversidad local y regional de la comunidad bentónica como se ha visto en otros estudios (Southwood, 1977; Willig *et al.*, 2003; Ríos-Touma, 2008; Kraft *et al.*, 2011) y explica la variabilidad de la  $\beta$  diversidad a escala detallada en el presente estudio. Cuando aumentamos la escala (agrupaciones de cinco muestras consecutivas) las características diferenciales locales desaparecen al compensarse las de un punto con las de la siguiente agrupación, por ello la  $\beta$  diversidad es baja entre dos grupos de muestras consecutivas de bosque y aumenta cuando hay una mezcla de muestras de bosque y de páramo. Con esta escala solo aparecen las diferencias importantes de biodiversidad en el tránsito entre la zona de bosque y la de páramo puna, que en los tres transectos estudiados se da alrededor de los 3500 metros en ambas vertientes de los Andes tropicales. Que el recambio de especies se produce de forma preferente a esta altitud se confirma cuando vemos que a la misma escala las muestras de páramo son más similares entre ellas que cuando están agrupadas con algunas de bosque.

Es interesante mencionar que a escala de detalle, la zona de Páramo Puna también presenta importantes fluctuaciones en la  $\beta$  diversidad, aunque la disimilaridad entre muestras es menor que en la zona de bosque, lo que estaría de acuerdo con la menor variabilidad en los sustratos presentes (especialmente la cantidad y variedad de sustratos orgánicos que no aporta la vegetación de ribera por estar ausente). Es interesante también ver que en algunos casos en el Páramo-Puna se dan valores de  $\beta$  diversidad elevados en la agrupación de estaciones a mayor escala ( $\beta$  diversidad 5) lo cual atribuimos a las diferencias en la vegetación (páramo sin arbustos frente a páramo con relictos arbustivos o de *Polylepis*) que se encuentran sobre los 3500 msnm. La presencia de *Polylepis* aportaría mayor cantidad de materia orgánica al río proporcionando sustratos y recursos tróficos para más especies, lo cual incrementaría la  $\beta$  diversidad de forma importante.

Las razones por las cuales existen diferencias latitudinales en la biodiversidad de la comunidad bentónica de los ríos altoandinos tropicales pueden ser diversas, incluyendo cambios de las características ambientales a medida que aumenta la latitud (Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003; Emck *et al.*, 2006), como diferencias en la composición debido a eventos históricos pasados o a la existencia de barreras a la dispersión hacia el norte o hacia el sur de las diferentes especies. En los ríos tropicales altoandinos hay un conjunto de organismos (como los quironómidos *Barbadocladius*, *Podomonopsis* o *Stictocladius*) que se consideran elementos gondwánicos, con especies de estos géneros viviendo en Australia, Nueva Zelanda o Sudáfrica, relictos de la antigua Pangea. Estos géneros tienen varias especies en Chile mientras que en los ríos tropicales de los Andes hay pocas especies y confinadas en las partes más altas. *Barbadocladius* por ejemplo no llega más allá del Sur de Perú. Hay diversos géneros de Elmidae que por el contrario solo se han encontrado en Ecuador y nunca más al sur, como es el caso de los géneros *Notelmis*, *Cylloepus*, *Hexanchorus*, *Huleechius*, *Microcylloepus*, *Onychelmis*, *Phanocerus* y *Xenelmis*. Es pues de esperar que, independientemente de que la biodiversidad sea alta o baja, haya un cambio importante en la  $\beta$  diversidad entre las cuencas del Norte y las del Sur como ocurre en otros grupos de organismos (Pianka, 1966; Gaston, 2000; Buzas *et al.*, 2002; Willig *et al.*, 2003). Como hemos visto en los ríos tropicales altoandinos la diversidad  $\alpha$  y  $\gamma$  de macroinvertebrados tiende a reducirse a medida que aumenta la latitud (se cumple la Hipótesis i), patrón que ha sido ampliamente descrito en varios grupos (Pianka, 1966; Gaston, 2000).

De nuevo solo aparece claramente un patrón de  $\beta$  diversidad con discontinuidades entre latitudes cuando se agrupan las muestras ya que a pequeña escala, las diferencias locales (que aquí incluyen muestras de páramo o puna y bosque conjuntamente, ya que la altitud es indiferente en el orden) generan grandes cambios en la  $\beta$  diversidad, por lo que no aparece patrón alguno. La discontinuidad entre las tres zonas es bien aparente, con valores mas bajos y uniformes en la  $\beta$  diversidad de los conjuntos de 5 muestras situadas totalmente dentro de una de las franjas latitudinales. Sin embargo, a pesar de ser un gradiente reconocible la interpretación de los factores que controlan la dinámica espacial de diversidad latitudinal puede ser muy compleja (Willig *et al.*, 2003) y difícil de encontrar la relación causa-efecto. Este último autor señala varios estudios que analizan el gradiente latitudinal y menciona como aspectos relevantes la disponibilidad de energía, la variabilidad de la temperatura, la climatología, e incluso, al tamaño del área estudiada como los factores que en gran medida son los responsables de los cambios en la diversidad (Willig *et al.*, 2003). Con el aumento de latitud esperaríamos que la temperatura debería tener valores menores (Emck *et al.*, 2006), lo que no se corrobora en nuestro estudio y nunca aparece como un factor trascendental. Quizás la razón es que estamos siempre en zona tropical y los cambios no son tan drásticos como las que se dan entre esta zona y la zonas templadas de mas al sur, o bien que dado que los registros de temperatura del agua se realizaron una sola vez en cada localidad a diferentes horas del día el patrón no queda muy claro. Aunque las características climáticas a lo largo de los Andes varían (Morrone, 2001; Aramayo *et al.*, 2004; Emck *et al.*, 2006), dentro de la zona tropical sus variaciones son mas limitadas por lo que no creemos que los cambios de biodiversidad se deban a este factor y además como integramos muestras entre 2500 y 4500 metros en las tres zonas la gran variabilidad de temperatura en todas las áreas no permitiría ver estos cambios. Por otra parte, se registraron valores de mineralización alta al sur del área de estudio, en nuestro caso determinadas por la geomorfología de la zona pero no parece que este sea un factor importante en los cambios de la comunidad. Creemos mas bien que las diferencias entre áreas tienen que ver con diferencias biogeográficas, por la diferente distribución de especies del sur que no llegan al norte y viceversa. Se encontró que el número de especies de la zona de Ecuador que no está presente en Perú es mayor que la viceversa, esto explica tanto la menor diversidad de la zona de Páramo-Puna del sur del área de estudio como las diferencias claras en  $\beta$  diversidad en la frontera de las tres áreas.

Finalmente en la franja de latitud analizada podríamos suponer que el cambio de la diversidad se produciría a menor altitud a medida que la latitud aumenta. Sin embargo, esta hipótesis no fue sustentada claramente con nuestros resultados. El patrón de diversidad en el gradiente altitudinal es casi constante a lo largo del gradiente latitudinal, produciéndose aproximadamente a los 3500 msnm. Esto coincide en gran parte con lo sugerido por Argollo (2006), que agrupa a la zona alta de los Andes Norte, los Andes Centrales y al Altiplano-Puna como una sola provincia que denomina Páramos puneños, ya que según él a pesar de pequeñas diferencias locales en los factores ambientales, en especial en la humedad, el cambio del paisaje vegetal es muy parecido en dicha provincia (Morrone, 2001; Aramayo *et al.*, 2004). Por lo tanto las diferencias en  $\beta$  diversidad en los ríos altoandinos tropicales serían debidas al patrón de distribución de las diferentes especies y por ello mas relacionado con factores biogeográficos que con cambios ambientales. Este autor menciona que el cambio de altitud a la que se da un cambio de paisaje (de bosque a Páramo) en el gradiente latitudinal estudiado apenas varía entre Andes Norte y la zona del Páramo-Puna y que solo sucede a menor altitud a latitudes mucho mas altas correspondientes a los Andes Sur (Argollo, 2006), que no se incluyeron en este estudio, lo que explicaría que los cambios de  $\beta$  diversidad en altitud a las tres diferentes latitudes sean similares.

En conclusión, la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de los ríos altoandinos tropicales estudiados muestran un patrón claro en los cambios de biodiversidad en el gradiente latitudinal y en el altitudinal, que solo manifiesta la importancia de las discontinuidades en las comunidades presentes ( $\beta$  diversidad) cuando la muestra es suficientemente grande (acumulación de muestras) ya que la variabilidad de las características ambientales locales y de la cobertura vegetal hacen que a escala de detalle dos muestras cercanas puedan ser muy diferentes. En el gradiente latitudinal la diversidad  $\alpha$  y  $\gamma$  se reduce, mientras que se evidencian diferencias en la composición de la comunidad entre los Andes norte, Andes centrales y el Altiplano-Puna. Por su parte, el gradiente altitudinal muestra que los cambios en la composición de la comunidad bentónica dependen en gran medida de las características locales, pero que para el área de nuestro estudio, se da un cambio importante alrededor de los 3500 msnm que se corrobora con los valores de la  $\beta$  diversidad. La utilización de una escala adecuada (que uniformice las muestras de un área determinada) permite conocer los grandes cambios

entre altitud y/o latitud lo que demuestra otra vez la importancia de la escala en los estudios ecológicos.

## ANEXOS CAPÍTULO 4

Anexo 1. Riqueza de especies de las familias registradas en los ríos muestreados de los ríos altoandinos en los diferentes niveles de estudio del filtro regional.

Orden	Familia	Cuencas hidrográficas						Vertiente		Dominios morfotectónicos			Formación vegetal		Región altoandina
		Mira	Aguarico	Santa	Mosna	Colca	Urubamba	Pacífico	Atlántico	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	Bosque montano	Parámo-puna	
Acarí	Acarí	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tricladida	Planariidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nematoda	Nematoda	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Oligochaeta	Oligochaeta	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hirudinea	Glossiphoniidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Gastropoda	Physidae	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Planorbidae	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Viviparidae	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1
	Gastropoda	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
Decapoda	Hyalellidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ephemeroptera	Baetidae	6	4	2	2	3	2	7	4	6	2	3	6	4	7
	Leptophlebiidae	1	2	1	1	1	0	3	2	2	2	1	3	2	3
	Leptophlebiidae	1	1	1	1	2	2	3	3	1	1	2	3	3	3
	Oligoneuridae	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
Plecoptera	Gryopterygidae	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Pellidae	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Odonata	Aeshnidae	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
	Coenagrionidae	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1
Heteroptera	Corixidae	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lepidoptera	Pyralidae	1	1	1	1	0	1	1	2	1	2	1	2	1	2
Megaloptera	Corydalidae	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
Coleoptera	Dytiscidae	0	2	2	3	0	1	2	4	2	3	1	4	2	4
	Elmidae	9	12	6	6	3	5	11	12	7	6	7	16	6	16
	Gyrinidae	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
	Halipidae	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
	Heteroceridae	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
	Hydraenidae	1	0	2	2	0	1	2	2	1	2	1	2	2	2
	Hydrophilidae	1	1	0	0	0	1	1	2	2	0	1	3	0	3
	Ptilodactylidae	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
	Sciirtidae	1	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	2	1	2
	Sthaphylinidae	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
Trichoptera	Anomalopsychidae	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
	Calamoceratidae	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
	Glossosomatidae	2	1	0	1	1	1	2	2	2	1	2	1	2	2
	Helicopsychidae	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	2	0	2
	Hydrobiosidae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Hydroptilidae	2	4	2	1	2	1	4	4	2	2	4	3	6	6
	Hydropsychidae	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2
	Leptoceeridae	2	2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2
	Limnephilidae	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
	Xiphocentronidae	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1
Diptera	Athericidae	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
	Blepharoceridae	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
	Ceratopogonidae	3	2	3	3	2	2	4	3	3	2	4	3	4	4
	Chironomidae	34	36	41	39	28	26	44	48	42	46	33	46	38	50
	Diptera sp	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
	Dolichopodidae	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
	Empididae	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Ephydriidae	1	1	1	0	5	2	2	2	1	5	3	4	5	5
	Limoniidae	3	3	4	6	4	5	5	7	3	6	5	7	7	7
	Muscidae	2	3	1	2	0	0	2	3	4	2	4	4	1	4
	Phoridae	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1
	Psychodidae	2	1	2	4	0	2	4	4	3	4	2	4	4	5
	Simuliidae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Stratiomyidae	2	3	0	0	2	2	3	3	4	0	2	3	1	4
	Syrphidae	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
	Tabanidae	1	1	1	0	1	1	2	1	2	1	1	2	1	2
	Tipulidae	1	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	2	1	2
	Riqueza	106	111	94	99	78	81	144	153	137	114	100	166	115	178

Anexo 2. Densidad rarefactada (individuos/m<sup>2</sup>) de las familias registradas en los ríos altoandinos en los diferentes niveles estudiados del filtro regional.

Orden	Familia	Cuencas hidrográficas						Vertiente		Dominios morfoestructónicos			Región altoandina
		Mira	Aguarico	Santa	Mosna	Colca	Urubamba	Pacífico	Atlántico	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	
Acari	Acari	3,5	3,0	3,8	3,1	3,3	3,2	4,7	3,7	3,9	4,3	4,0	4,9
Tricladida	Planariidae	3,9	2,0	3,4	3,9	3,6	2,5	4,9	3,5	3,9	3,7	4,2	5,1
Nematoda	Nematoda	3,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	3,0	2,0	3,7	1,0	0,0	4,0
Oligochaeta	Oligochaeta	3,9	3,5	2,9	4,5	4,2	3,3	5,0	4,9	4,3	3,5	4,5	5,2
Hirudinea	Glossiphonidae	1,7	1,9	0,0	1,0	4,0	2,3	2,1	2,7	2,1	1,0	2,6	3,4
Gasteropoda	Physidae	1,5	0,0	0,0	1,0	2,3	3,3	2,7	3,4	1,5	1,0	4,0	4,0
	Planorbidae	0,0	1,0	0,0	1,0	2,7	1,0	2,7	2,7	1,0	1,0	3,1	3,4
	Viviparidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	2,4	0,0	0,0	2,4	2,4
	Gasteropoda	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,0	1,0
Decapoda	Hyalellidae	2,8	3,2	2,8	2,6	2,7	3,0	3,6	3,2	3,2	3,6	3,9	4,3
Ephemeroptera	Baetidae	14,8	12,3	5,6	5,5	3,6	5,2	14,7	13,0	17,8	6,6	6,6	18,4
	Leptohyphidae	1,0	4,2	1,0	2,0	1,0	0,0	3,0	4,7	4,5	3,0	1,0	6,9
	Leptophlebiidae	2,7	0,0	1,9	3,3	2,0	2,5	6,0	5,8	2,6	2,2	4,0	7,9
	Oligoneuridae	1,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	3,0	4,0	0,0	0,0	4,0
Plecoptera	Gryopterygidae	1,0	0,0	2,3	1,3	1,4	2,8	2,9	3,2	1,0	2,3	3,3	3,8
	Perlidae	0,0	3,3	3,1	3,7	0,0	1,0	3,1	4,6	3,2	4,4	1,0	4,8
Odonata	Aeshnidae	0,0	0,0	1,0	0,0	1,6	4,0	1,9	4,0	0,0	1,0	2,7	2,8
	Coenagrionidae	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0
Heteroptera	Corixidae	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	2,6	1,5	2,6	0,0	1,0	2,9	3,1
Lepidoptera	Pyrallidae	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	2,0	1,0	1,0	0,0	2,0
Megaloptera	Corydalidae	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	2,0	0,0	2,0
Coleoptera	Dytiscidae	0,0	1,0	1,9	2,0	0,0	1,0	1,9	4,0	1,0	3,9	1,0	5,2
	Elmidae	12,5	15,4	13,7	12,2	3,8	9,4	21,2	20,2	21,0	18,8	10,9	29,3
	Gyrinidae	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0
	Hydraenidae	0,0	0,0	1,0	3,0	0,0	0,0	1,0	3,0	0,0	3,2	0,0	3,2
	Ptilodactylidae	1,3	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	4,1	3,6	0,0	0,0	3,6
	Scirtidae	1,9	5,1	1,2	3,7	0,0	0,0	2,0	5,4	3,5	1,7	0,0	3,5
Trichoptera	Anomalopsyphidae	1,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,1	1,0	2,0	1,0	0,0	1,2
	Calamoceratidae	1,0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	3,3	3,5	0,0	0,0	3,5
	Glossosomatidae	3,0	2,1	0,0	1,0	1,0	2,3	4,0	4,0	3,3	1,0	2,5	4,5
	Helicopsychidae	1,0	1,6	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	2,6	2,0	1,0	0,0	3,0
	Hydrobiosidae	5,2	4,0	4,6	5,6	6,0	5,1	8,5	7,5	7,3	7,0	7,8	9,3
	Hydroptilidae	5,1	6,0	2,3	3,2	4,9	3,4	6,3	9,3	6,6	2,9	5,3	10,5
	Hydropsychidae	2,7	2,1	1,2	1,9	0,0	2,9	2,0	3,5	2,7	2,2	2,9	3,8
	Leptoceridae	3,3	5,4	3,3	1,0	0,0	2,9	4,0	4,8	6,6	1,2	2,9	5,7
	Limnephilidae	2,8	3,0	2,6	2,8	2,0	0,0	3,4	3,0	3,8	3,8	2,0	4,2
	Xiphocentronidae	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	2,0	0,0	0,0	2,0
Diptera	Blepharoceridae	2,0	3,6	5,9	4,4	2,0	1,0	7,2	6,0	5,1	7,5	2,3	8,4
	Ceratopogonidae	7,4	4,8	3,0	10,0	2,7	2,8	7,2	11,9	8,8	10,5	4,2	14,6
	Chironomidae	75,0	65,8	80,8	74,9	52,4	53,5	116,3	116,8	111,8	106,1	75,6	149,1
	Diptera sp	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	1,0
	Dolichopodidae	1,0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,0	2,0	1,0	1,0	2,0	0,0	3,0
	Empididae	5,3	3,5	5,8	7,3	6,3	6,5	8,1	8,9	5,6	7,7	7,4	9,2
	Ephidridae	1,0	1,0	1,0	0,0	10,5	4,4	10,9	5,4	2,0	1,0	11,5	11,7
	Limoniidae	6,0	7,5	10,1	18,5	6,0	2,0	13,8	20,3	9,2	21,4	6,7	24,3
	Muscidae	2,0	4,0	4,2	2,0	0,0	0,0	5,0	5,4	5,7	4,2	0,0	7,9
	Psychodidae	2,0	0,0	1,0	8,1	0,0	1,0	3,0	8,6	2,0	8,3	1,0	10,7
	Simuliidae	7,0	6,6	3,6	6,4	2,3	3,0	6,1	7,4	8,0	5,1	3,0	7,4
	Stratiomyidae	2,0	1,0	0,0	0,0	1,0	2,0	3,0	3,0	3,0	0,0	3,0	5,4
	Syrphidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	1,0
	Tabanidae	0,0	1,0	2,9	0,0	3,6	2,9	4,0	3,0	1,0	2,9	3,7	4,3
	Tipulidae	1,0	1,0	4,3	4,1	0,0	1,0	4,3	4,2	2,0	4,9	1,0	4,9
Densidades rarefactadas		194,1	196,3	184,9	212,1	138,9	147,1	314,3	356,0	293,7	273,0	207,0	450,9



**Anexo 3.** Presencia de los taxones registrados en los diferentes niveles estudiados del filtro regional.

Orden	Familia	Género	Cuenca Hidrográfica					Dominio morfotectónico			Vertiente		Formación vegetal	
			Mira	Aguarico	Santa Mosna	Colca	Urubamba	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	Pacífico	Atlántico	Bosque montano	Páramo-puna
Acari		<i>Hydracarina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tricladia	Planariidae	<i>Planariidae sp1</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nematoda		<i>Nematoda</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Oligochaeta		<i>Oligochaeta</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydrudinea	Glossiphonidae	<i>Glossiphonidae sp1</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Gasteropoda	Physidae	<i>Physa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Gasteropoda	Planorbidae	<i>Planorbidae sp1</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Gasteropoda	Viviparidae	<i>Campeloma sp</i>					1			1		1		1
Gasteropoda		<i>Gasteropoda sp1</i>		1				1			1		1	
Crustacea	Hyalellidae	<i>Hyalella</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Andesiops</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetodes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Bernerius</i>					1			1		1		1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	1	1				1			1	1		1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Mayobaetis</i>	1	1				1			1	1		1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Moribaetis</i>	1					1			1		1	
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Varies sp</i>	1					1			1		1	
Ephemeroptera	Leptohiphidae	<i>Leptohiphes sp</i>	1	1		1		1		1		1	1	1
Ephemeroptera	Leptohiphidae	<i>Tricorythodes</i>		1	1			1		1		1	1	1
Ephemeroptera	Leptohiphidae	<i>Haplohiphes sp</i>					1			1		1		1
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	<i>Hagenulopsis sp</i>	1	1			1	1			1	1		1
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	<i>Meridialaris</i>			1	1				1		1	1	1
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	<i>Thraulodes sp</i>					1	1			1	1		1
Ephemeroptera	Oligoneuriidae	<i>Lachlania sp</i>	1	1				1			1	1		1
Plecoptera	Gryopterigidae	<i>Claudioperla</i>	1		1	1	1	1		1		1	1	1
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1
Odonata	Aeshnidae	<i>Aeshna</i>			1	1	1	1		1		1	1	1
Odonata	Coenagrionidae	<i>Telebasia sp</i>					1				1		1	
Heteroptera	Corixidae	<i>Ectemnostegella</i>			1		1	1		1		1	1	1
Lepidoptera	Pyralidae	<i>Nymphulla</i>	1	1	1		1	1		1		1	1	1
Lepidoptera	Pyralidae	<i>Nymphuliella</i>			1			1			1		1	
Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalis</i>			1			1			1		1	
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Agametrus</i>			1			1			1		1	
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Rhantus</i>		1	1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Liodessus</i>			1	1		1			1		1	
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscidae sp1</i>		1				1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Austrelmis</i>	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Austrolimnius</i>	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Heterelmis</i>	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Macrelmis</i>		1	1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Neoelmis</i>	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Notelmis</i>		1				1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Cylloepus</i>	1	1	1	1		1		1		1	1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Hexanchorus sp</i>		1				1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Huleechius sp</i>		1				1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Microcylloepus</i>	1				1	1			1		1	1
Coleoptera	Elmidae	<i>Neocylloepus</i>					1			1		1		
Coleoptera	Elmidae	<i>Onychelmis</i>		1				1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Phanocerus sp</i>		1				1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Xenelmis</i>	1					1			1		1	
Coleoptera	Elmidae	<i>Elmidea sp1</i>	1	1				1			1	1		
Coleoptera	Elmidae	<i>Elmidea sp3</i>	1					1			1		1	
Coleoptera	Gyrinidae	<i>Gyrinus sp</i>	1					1			1		1	1
Coleoptera	Haliphidae	<i>Haliphidae sp1</i>		1				1				1		
Coleoptera	Heteroceridae	<i>Heteroceridae sp</i>					1				1		1	
Coleoptera	Hydraenidae	<i>Octhebius</i>	1		1	1	1	1		1		1	1	1
Coleoptera	Hydraenidae	<i>Hydraena</i>			1	1				1		1	1	1

Continuación Anexo 3. Presencia de los taxones registrados en los diferentes niveles estudiados del filtro regional.

Orden	Familia	Género	Cuenca Hidrográfica					Dominio morfotectónico			Vertiente		Formación vegetal	
			Mira	Aguarico	Santa Mosna	Colca	Urubamba	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	Pacífico	Atlántico	Bosque montano	Páramo-puna
Coleoptera	Hydrophilidae	<i>Hydrocus sp</i>												
Coleoptera	Hydrophilidae	<i>Hydrophilidae sp1</i>	1						1					1
Coleoptera	Hydrophilidae	<i>Hydrophilidae sp2</i>							1					1
Coleoptera	Prilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	1	1							1	1		1
Coleoptera	Scirtidae	<i>Prionocyphon sp</i>		1					1			1		1
Coleoptera	Scirtidae	<i>Scirtidae</i>	1	1	1	1			1		1	1		1
Coleoptera	Sthaphylinidae	<i>Stenus sp</i>	1						1			1		1
Trichoptera	Anomalopsychidae	<i>Anomalopsyche</i>	1	1	1				1	1		1		1
Trichoptera	Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>	1	1					1			1		1
Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Culoptila</i>	1		1				1	1		1		1
Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Mortionela</i>	1	1		1	1				1	1		1
Trichoptera	Helicopsychidae	<i>Cochliopsyche sp</i>	1	1					1			1		1
Trichoptera	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>				1				1		1		1
Trichoptera	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	1	1	1	1	1	1			1	1		1
Trichoptera	Hydrobiosidae	<i>Cailloma</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Alisotrichia sp</i>				1					1			1
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Hydroptila sp</i>		1					1			1		1
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Neotrichia</i>	1	1					1			1		1
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i>			1					1		1		1
Trichoptera	Hydroptilidae	<i>Ryacopsyche</i>		1					1			1		1
Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	1	1	1	1	1	1			1	1		1
Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	1	1					1			1		1
Trichoptera	Leptoceridae	<i>Atanatotica sp</i>	1	1					1			1		1
Trichoptera	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Trichoptera	Limnephilidae	<i>Anomalocosmoecus</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Trichoptera	Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron sp</i>	1	1					1			1		1
Diptera	Athericidae	<i>Athericidae sp1</i>		1					1			1		1
Diptera	Blepharoceridae	<i>Limnicola</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Blepharoceridae	<i>Paltostoma</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Ceratopogonidae	<i>Ceratopogonidae</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Ceratopogonidae	<i>Allaudomyia</i>	1						1			1		1
Diptera	Ceratopogonidae	<i>Forcipomyia</i>			1	1				1		1		1
Diptera	Podonominae	<i>Podonomus</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Podonominae	<i>Parochlus</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Podonominae	<i>Podonomopsis</i>			1	1				1		1		1
Diptera	Prodiamesinae	<i>Prodiamesa</i>		1	1				1			1		1
Diptera	Diamesinae	<i>Paraheptagya</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Diamesinae	<i>Limaya</i>			1	1				1		1		1
Diptera	Tanypodinae	<i>Alotanypus</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Tanypodinae	<i>Larsia</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Tanypodinae	<i>Hudsonimyia</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Tanypodinae	<i>Pentaneura</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Tanypodinae	<i>gr Thienemannimyia</i>										1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Barbadocladius</i>		1	1					1		1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Bryophaenocladius</i>		1						1		1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cardiocladius</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Corynoneura</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus sp</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus (bicinctus)</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus (Isocladus)</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus fl4</i>	1		1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus fl5</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus fl6</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Cricotopus sp3 (R&amp;C)</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Onconeura</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Género 1</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Gymnometriocnemus</i>		1	1					1		1		1
Diptera	Orthocladinae	<i>Limnophyes</i>	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1

Continuación Anexo 3. Presencia de los taxones registrados en los diferentes niveles estudiados del filtro regional.

Orden	Familia	Género	Cuenca Hidrográfica					Dominio morfotectónico			Vertiente		Formación vegetal		
			Mira	Aguarico	Santa	Mosna	Colca	Urubamba	Andes Norte	Andes Centrales	Altiplano-Puna	Pacífico	Atlántico	Bosque montano	Páramo-puna
Diptera	Orthocladiinae	<i>Lopescladius</i>													
Diptera	Orthocladiinae	<i>Mesosmittia</i>	1												
Diptera	Orthocladiinae	<i>Metriocnemus</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Morfo X</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Nanocladius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Oliveriella</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Orthocladiinae sp2</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Orthocladiinae sp3</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Paracladius</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Parakiefferiella</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Parametriocnemus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Paraphaenocladus</i>		1											
Diptera	Orthocladiinae	<i>Pseudosmittia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Stictocladius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Orthocladiinae	<i>Thienemanniella</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Chironomus</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Dicrotendipes</i>		1											
Diptera	Chironominae	<i>G. Harnischia</i>	1	1				1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Polypedilum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Pseudochironomii</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Rheotanytarsus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Stenochironomus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Tanytarsus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Chironominae	<i>Chironomidae Indet.</i>													
Diptera		<i>Diptera sp1</i>				1				1			1		1
Diptera	Dolichopodidae	<i>Dolichopodidae sp1</i>	1		1	1			1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Empididae	<i>Neoplasta</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Empididae	<i>Clinocera</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Ephidridae	<i>Allotricoma sp</i>													
Diptera	Ephidridae	<i>Discocerina sp</i>													
Diptera	Ephidridae	<i>Ephidridae sp1</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Ephidridae	<i>Ephidridae sp2</i>	1	1					1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Ephidridae	<i>Ephidridae sp3</i>													
Diptera	Limoniidae	<i>Hexatoma sp1</i>													
Diptera	Limoniidae	<i>Limonia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp1</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp2</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp3</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp4</i>													
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp5</i>													
Diptera	Muscidae	<i>Limnophora sp</i>	1						1			1		1	
Diptera	Muscidae	<i>Muscidae sp1</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Muscidae	<i>Muscidae sp2</i>				1			1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Muscidae	<i>Muscidae sp3</i>			1				1			1		1	
Diptera	Phoridae	<i>Megaselia sp</i>													
Diptera	Psychodidae	<i>Clognia sp</i>	1						1			1		1	
Diptera	Psychodidae	<i>Maruina</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Psychodidae	<i>Psychodidae sp1</i>	1						1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Psychodidae	<i>Psychodidae sp2</i>													
Diptera	Psychodidae	<i>Psychodidae sp3</i>													
Diptera	Simuliidae	<i>Simulium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Simuliidae	<i>Gigantodax</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae sp1</i>	1	1					1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae sp2</i>													
Diptera	Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae sp3</i>													
Diptera	Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae sp4</i>	1						1			1		1	
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphidae sp</i>													
Diptera	Tabanidae	<i>Dasybasis</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Tabanidae	<i>Telebasis</i>	1						1			1		1	
Diptera	Tipulidae	<i>Tipula</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Diptera	Tipulidae	<i>Tipulidae sp1</i>		1					1			1		1	

Anexo 4. Código de taxones del análisis de correspondencia canónica (ACC).

Orden	CodOrden	Género	CodGénero	Cod final	Orden	CodOrden	Género	CodGénero	Cod final
No insectos	1	<i>Hydracarina</i>	1	1.1	Diptera	6	<i>Limoniidae sp3</i>	11	6.11
	1	<i>Planariidae sp1</i>	2	1.2		6	<i>Musidae sp1</i>	12	6.12
	1	<i>Oligochaeta</i>	3	1.3		6	<i>Maruina</i>	13	6.13
	1	<i>Glossiphonidae sp1</i>	4	1.4		6	<i>Simulium</i>	14	6.14
	1	<i>Physa</i>	5	1.5		6	<i>Gigantodax</i>	15	6.15
	1	<i>Planorbiidae sp1</i>	6	1.6		6	<i>Stratiomyidae sp1</i>	16	6.16
	1	<i>Hyallela</i>	7	1.7		6	<i>Dasybasis</i>	17	6.17
Ephemeroptera	2	<i>Andesiops</i>	1	2.1		6	<i>Tipula</i>	18	6.18
	2	<i>Baetodes</i>	2	2.2		6	<i>Podonomus</i>	19	6.19
	2	<i>Camelobaetidius</i>	3	2.3		6	<i>Parochlus</i>	20	6.20
	2	<i>Mayobaetis</i>	4	2.4		6	<i>Paraheptagyia</i>	21	6.21
	2	<i>Leptohyphes</i>	5	2.5		6	<i>Alotanypus</i>	22	6.22
	2	<i>Hagenulopsis</i>	6	2.6		6	<i>Larsia</i>	23	6.23
Plecoptera	3	<i>Claudioperla</i>	1	3.1		6	<i>Hudsonimyia</i>	24	6.24
	3	<i>Anacroneuria</i>	2	3.2		6	<i>Pentaneura</i>	25	6.25
Coleoptera	4	<i>Rhantus</i>	1	4.1		6	<i>Cardiocladius</i>	26	6.26
	4	<i>Austrelmis</i>	2	4.2		6	<i>Corynoneura</i>	27	6.27
	4	<i>Austrolimnius</i>	3	4.3		6	<i>Cricotopus sp</i>	28	6.28
	4	<i>Heterelmis</i>	4	4.4		6	<i>Cricotopus (Isocladius)</i>	29	6.29
	4	<i>Neoelmis</i>	5	4.5		6	<i>Cricotopus fl4</i>	30	6.30
	4	<i>Anchytarsus</i>	6	4.6		6	<i>Cricotopus fl5</i>	31	6.31
	4	<i>Scirtidae</i>	7	4.7		6	<i>Cricotopus fl6</i>	32	6.32
Trichoptera	5	<i>Mortionela</i>	1	5.1		6	<i>Cricotopus sp3</i>	33	6.33
	5	<i>Atopsyche</i>	2	5.2		6	<i>Onconeura</i>	34	6.34
	5	<i>Cailloma</i>	3	5.3		6	<i>Género 1</i>	35	6.35
	5	<i>Ochrotrichia</i>	4	5.4		6	<i>Limmophyes</i>	36	6.36
	5	<i>Smicridea</i>	5	5.5		6	<i>Lopescladius</i>	37	6.37
	5	<i>Nectopsyche</i>	6	5.6		6	<i>Metriocnemus</i>	38	6.38
	5	<i>Anomalocosmoecus</i>	7	5.7		6	<i>Morfo X</i>	39	6.39
Diptera	6	<i>Limonicola</i>	1	6.1		6	<i>Nanocladius</i>	40	6.40
	6	<i>Paltostoma</i>	2	6.2		6	<i>Oliveiriella</i>	41	6.41
	6	<i>Ceratopogonidae</i>	3	6.3		6	<i>Paracladius</i>	42	6.42
	6	<i>Atrichopogon</i>	4	6.4		6	<i>Parakiefferiella</i>	43	6.43
	6	<i>Neoplasta</i>	5	6.5		6	<i>Parametriocnemus</i>	44	6.44
	6	<i>Clinocera</i>	6	6.6		6	<i>Thienemanniella</i>	45	6.45
	6	<i>Ephidridae sp1</i>	7	6.7		6	<i>grupo Harnischia</i>	46	6.46
	6	<i>Limonia</i>	8	6.8		6	<i>Polypedilum</i>	47	6.47
	6	<i>Limoniidae sp1</i>	9	6.9		6	<i>Rheotanytarsus</i>	48	6.48
	6	<i>Limoniidae sp2</i>	10	6.10		6	<i>Tanytarsus</i>	49	6.49



---

**Capítulo 5: DESARROLLO DE UNA  
HERRAMIENTA DE EVALUACIÓN  
DEL ESTADO ECOLÓGICO DE  
LOS RÍOS ALTOANDINOS DE  
ECUADOR Y PERÚ: IMEERA  
(ÍNDICE MULTIMÉTRICO DEL  
ESTADO ECOLÓGICO DE RÍOS  
ALTOANDINOS)**

---

---

---



## INTRODUCCIÓN

Los ríos altoandinos están siendo sujetos a una fuerte presión por parte de las actividades humanas (Roldán, 1999; Sarmiento & Frolich, 2002; Carrera & Gunkel, 2003; Jacobsen *et al.*, 2007), que se han ido incrementando paulatinamente desde la época preincaica (Buytaert *et al.*, 2006; Mena & Hofstede, 2006). Las actividades que afectan con mayor frecuencia a los ríos en la zona altoandina son la agricultura, la ganadería, la deforestación, la apertura de caminos y la contaminación proveniente de las zonas urbanas e industriales (Sarmiento & Frolich, 2002; Carrera & Gunkel, 2003; Mena & Hofstede, 2006; Prat *et al.*, 2009).

Si bien la literatura referente a la variabilidad de la comunidad de macroinvertebrados altoandinos es escasa, hay algunos estudios repartidos por la geografía andina (Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Chile) que tratan tanto las características ambientales propias de la zona altoandina como el incremento de la materia orgánica proveniente de ciudades y su influencia en la composición de las comunidades bentónicas (Jacobsen, 1998; Roldán, 1999; Carrera & Gunkel, 2003; Figueroa *et al.*, 2003; Moya *et al.*, 2007; Acosta *et al.*, 2009; Prat *et al.*, 2009). Sin embargo, la información existente por su carácter local, no es suficiente para un manejo adecuado del recurso hídrico. Hasta el momento las entidades gestoras del recurso disponen de herramientas de evaluación de la calidad del agua y del estado ecológico fluvial poco efectivas, por lo que es de suma importancia el desarrollo de sistemas de evaluación para dicha zona (Acosta *et al.*, 2009).

Las herramientas de evaluación ecológica de los ríos han sido mayormente desarrolladas y aplicadas en ríos de América del Norte y Europa (Prat *et al.*, 2009), gracias a la cantidad de información generada en cuanto a la ecología y taxonomía de la biota. En Sudamérica, básicamente se ha procedido a la adaptación más o menos elaborada de estos métodos a algunas realidades locales (Roldán, 1999). Los métodos de evaluación de la calidad ecológica de los ríos, utilizan desde métricas únicas (% Diptera, % EPT, % Chironomidae, etc.) a métodos multivariantes (eg: RIVPACS, AUSRIVAS, etc.), pasando por índices bióticos (BMWP/Colombia, ABI, etc.) o multimétricos (Bonada *et al.*, 2006a). Algunos de estos métodos de evaluación ecológica han sido usados y probados en los ríos andinos (Roldán, 1999; Carrera &



Gunkel, 2003; Moya *et al.*, 2007; Acosta *et al.*, 2009; Prat *et al.*, 2009; Bücker *et al.*, 2010). Sin embargo, para la aplicación rutinaria de estos métodos a cualquier río es necesaria una validación a mayor escala geográfica y de gradiente ambiental, ya que la mayoría de estos trabajos se han realizado en una sola cuenca o un solo río, lo que limita su aplicación en otras zonas con características diferentes.

Uno de los métodos más efectivos y que proponemos para la evaluación biológica de la calidad del agua de los ríos altoandinos es el del índice multimétrico, denominado así por que combina varias métricas simples o índices bióticos, los cuales evalúan diferentes aspectos biológicos como la riqueza taxonómica, la composición taxonómica, los grupos tróficos, el hábitat, el hábito, la tolerancia/intolerancia, etc. (Barbour *et al.*, 1999; Green & Swietlik, 2000; Baptista *et al.*, 2006; Barbour *et al.*, 2006; Bonada *et al.*, 2006a; Prat *et al.*, 2009). Este tipo de índice proporciona una mayor información del estado ecológico del río, ya que cada métrica que compone el índice evaluará y caracterizará un componente diferente de la comunidad (Green & Swietlik, 2000; Bonada *et al.*, 2006a; Prat *et al.*, 2009). En Sudamérica el diseño de este tipo de métodos de evaluación son escasos. Así, el estudio realizado en Brasil donde se definió el Serra dos Órgãos Multimetric Index (SOMI) (Baptista *et al.*, 2006) y otro en la cuenca del río Isiboro-Sécure en Bolivia (Moya *et al.*, 2007), se desarrollaron en zonas tropicales de baja altitud, lo que limita su aplicabilidad si queremos extrapolarlos a las zonas altoandinas. Por consiguiente, el desarrollo de una herramienta de bioevaluación aplicable a la zona altoandina es en este momento necesario y esperamos que ayude y permita una mejor gestión del recurso del agua.

Para este capítulo nos planteamos la siguiente hipótesis: i) El uso de las métricas que componen el IMEERA debería ser capaces de determinar la calidad ecológica de los ríos altoandinos mostrando una buena discriminación de las localidades impactadas de las de referencia.

El objeto del presente estudio es proponer y testar un índice multimétrico para la evaluación de la integridad biológica de los ríos de la zona altoandinas (entre los 2000 a los 4800 msnm) de Ecuador y Perú que sea aplicable en un rango geográfico amplio.

## METODOLOGÍA

### Distribución espacial y temporal del estudio

El presente estudio se realizó en la región de los Andes del Norte y Centrales, entre octubre del 2007 y noviembre del 2008 en época seca. Se escogió esta época de muestreo por varios motivos, 1) por las facilidades de accesibilidad ya que los ríos altoandinos son más vadeables, 2) porque la concentración de contaminantes es presumiblemente mayor por la reducción de caudal, y finalmente, 3) por la estabilidad de la comunidad debido a la reducción de perturbaciones naturales como las avenidas (Jacobsen & Encalada, 1998; Jacobsen *et al.*, 2007; Maldonado *et al.*, 2011). Se muestrearon 123 localidades situadas en un rango altitudinal entre los 2000 y los 4800 msnm, las cuales se distribuyen en 4 cuencas del Ecuador y 4 cuencas del Perú (Figura 1 de la introducción general), en cada cuenca se muestrearon entre 14 y 16 localidades.

Dada la amplitud del gradiente altitudinal y latitudinal la vegetación tiene diferentes estados potenciales. Por un lado, las localidades de zonas menos altas (entre los 2000 a 3500 msnm) se caracterizan por tener formaciones vegetales boscosas de ribera. La precipitación en esta zona puede ser muy variable, pudiendo tener promedios de entre 1000 a 1800 mm al año dependiendo de la cuenca y vertiente. La temperatura puede variar entre los 16 a los 10°C y la humedad relativa es del 80% (Winckell *et al.*, 1997).

Por otra parte las localidades de zonas más altas (entre los 3500 y 4800 msnm) se encuentran caracterizadas por formaciones vegetales de estepas (páramo o puna) sin ningún tipo de bosque. La vegetación natural de este ecosistema es herbácea perenne con algunos pequeños remanentes arbustivos o de árboles pequeños como el *Polylepis* (Yarupait & Albán, 2003; García & Beck, 2006; Mena & Hofstede, 2006). La precipitación puede ser muy variable, siendo mayor en las localidades de páramo (norte del área estudiada), donde la precipitación media anual es de 1000 mm (Mena & Hofstede, 2006) y menor en las localidades de la puna (sur del área estudiada) con una precipitación media anual de 700 mm (Yarupait & Albán, 2003; García & Beck, 2006). La temperatura es muy parecida tanto en la puna como en el páramo, la cual puede oscilar diariamente entre los 10°C en el día y alcanzar los 0°C en la noche, su temperatura media anual es cercano a los 6°C (García & Beck, 2006; Mena & Hofstede,

2006). La humedad relativa puede ser incluso mayor que en las zonas bajas debido a la baja temperatura y a la nubosidad.

### **Selección de las estaciones y establecimiento de las condiciones de referencia**

En cada cuenca se procuró incluir tanto localidades sin perturbación, como localidades con diferentes gradientes de perturbación de origen antrópico. De las 14-16 localidades muestreadas en cada cuenca, 4-6 localidades fueron de referencia, es decir, sin o con poca intervención antrópica (EPA, 1990; Barbour *et al.*, 1999; Acosta *et al.*, 2009). La selección de las localidades de referencia se hizo usando la metodología propuesta por Acosta *et al.* (2009) para ríos altoandinos. Esta considera 24 parámetros que se refieren a condiciones ambientales que operan a diferentes escalas: cuenca, hidrología, tramo y lecho del río (Acosta *et al.*, 2009), con los cuales se determinarán la inclusión o exclusión de una localidad como sitio de referencia. Los apartados de cuenca e hidrología fueron calificados con ayuda de herramientas como mapas cartográficos, herramientas GIS y el resto de apartados (tramo y lecho) se evaluaron *in situ*.

### **Muestreo de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos**

Para el muestreo de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos se utilizó un método cuantitativo (protocolo MIQU, ver Núñez & Prat, 2010) adaptado del protocolo de AFNOR (2009). La adaptación del protocolo únicamente difiere del original en la determinación de la longitud del tramo del río a estudiar, esta adaptación se realizó porque al aplicar la metodología original la longitud del tramo era muy extensa, dadas las características orográficas de los Andes y la difícil accesibilidad en algunas de las localidades. En nuestro estudio la longitud de las localidades de muestreo dependió especialmente de la accesibilidad pero nunca fueron inferiores a los 25 m o mayores de 100 m.

El protocolo propone el muestreo de los hábitats existentes en cada localidad muestreada (AFNOR, 2009) usando como unidad de muestreo una red Surber con un área de muestreo de 0,1023 m<sup>2</sup> y 250 micras de luz de malla. Para el muestreo de los diferentes hábitats, se dividió en porcentajes los sustratos, separando dominantes (superficie ocupada en el tramo > 5 %) y marginales ( $\leq 5$  %) (Núñez & Prat, 2009), que fueron preservados en botes diferentes. En cada localidad se tomaron un total de 12

Surber, de los cuales 4 pertenecen a los hábitats dominantes y 4 a los hábitats marginales que fueron muestreados siguiendo el orden propuesto en el protocolo AFNOR según una tabla de definición de sustratos, priorizando su habitabilidad (Anexo 2) y finalmente 4 Surber que pertenecen a los hábitats dominantes según su representatividad en el tramo muestreado. Las muestras fueron preservadas en formol al 4%.

En el laboratorio se separó y preservó los macroinvertebrados en alcohol al 70%. Posteriormente, se contabilizó e identificó los macroinvertebrados acuáticos. La identificación de los macroinvertebrados se realizó usando bibliografía especializada y la metodología de observación adecuada para cada grupo (Holzenthall, 1988; Angrisano, 1995; Merritt & Cummins, 1996; Roldán, 1996; Domínguez & Fernández, 2009), siendo género la resolución taxonómica menor, a excepción de algunos dípteros (eg. Chironomidae, Ephydriidae, Limoniidae, etc.) y coleópteros (eg. Elmidae) que se llegó a nivel de familia y otros grupos como hidracarinos, nematodos y oligoquetos que se llegó a nivel de orden o suborden.

### **Uso de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos para definir los tipos de ríos**

La composición y diversidad de la biota refleja en gran medida las características del medio en el cual se desarrolla (Barbour *et al.*, 1999; Green & Swietlik, 2000). Esta variabilidad que posee la comunidad de los macroinvertebrados frente a las características naturales del medio permite su uso para la tipificación de los ríos (Barbour *et al.*, 1999; Gerritsen *et al.*, 2000). Siendo la tipificación de los ecosistemas acuáticos una parte importante y previa al desarrollo de estudios de gestión y evaluación del estado ecológico de ríos donde sea necesario el uso de localidades de referencia (Bonada *et al.*, 2004). Esta clasificación ayudará a la mejor interpretación de la variación de las métricas usadas.

En este estudio, la tipificación de los ríos altoandinos se realizó utilizando las comunidades de macroinvertebrados acuáticos usando el programa PRIMER6 (Clarke & Warwick, 1994), con el cual se realizó un MDS usando a las comunidades de macroinvertebrados de las localidades determinadas como de referencia. Previamente para dicho análisis se construyó una matriz de similitud (Bray-Curtis) con las

abundancias transformadas ( $\log x+1$ ). El método de ordenación MDS ha mostrado ser más robusto y producir mejores separaciones que otros métodos (Barbour *et al.*, 1996). Además, para determinar si las diferencias entre las comunidades de las localidades de la zona alta y baja son significativas se realizó un ANOSIM (Analysis of Similarities) entre grupos de localidades.

### **Variables ambientales y gradiente de estrés**

Para cada una de las 123 localidades muestreadas se determinaron 25 variables ambientales físico-químicas, hidromorfológicas y de hábitat (Anexo 1). Estas variables se usaron para determinar el gradiente de estrés que afecta a las comunidades de los ríos altoandinos. Las variables como el oxígeno, temperatura, pH, amonio, fosfatos, nitritos y nitratos se tomaron para identificar los posibles cambios que produciría el incremento de la materia orgánica en zonas urbanas o por la agricultura. Las variables como el cobre, plata, plomo, zinc y el hierro pretenden determinar los aportes de estos metales por parte de la minería.

Para la evaluación de la calidad del bosque de ribera se utilizó el índice de calidad de la vegetación riparia andina (QBR-And) (Acosta *et al.*, 2009), que es un índice de evaluación rápida del estado general de la vegetación de ribera andina usando cuatro bloques (Grado de la cubierta de la zona de ribera, Estructura de la cubierta, Calidad de la cubierta y Grado de naturalidad del canal fluvial). El QBR-And es una adaptación del índice QBR (Munné *et al.*, 2003). El QBR-And difiere del original en el apartado de Calidad de la Cubierta que fue adaptado a las formaciones vegetales neotropicales altoandinas. Además en las localidades de este estudio que superan los 4000 metros de altitud se ha excluido el apartado de Calidad de la Cubierta debido a que la zona de ribera no tiene cobertura arbórea (puna o páramo), en este caso el índice QBR-And tendrá un valor máximo de 75 puntos. Para poder comparar los valores de QBR-And de la zona alta (valor máximo 75) con los de la zona baja (valor máximo de 100), se normalizó los valores en un rango de 0 a 1.

También se aplicó el índice de evaluación del hábitat fluvial (IHF) para determinar la calidad de hábitats existentes en las localidades muestreadas y ver cómo influyen en la composición de la comunidad (Pardo *et al.*, 2002). Este índice al igual que el QBR-And

se ha adaptado a las características particulares de la zona altoandina usando siete apartados (Inclusión de rápidos, Frecuencia de rápidos, Composición del sustrato, Régimen de velocidad/profundidad, Porcentaje de sombra, Elementos de heterogeneidad, Cobertura de vegetación acuática) (Acosta *et al.*, 2009).

Para determinar el gradiente de estrés que afectan a los ríos altoandinos, para cada zona se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) usando las variables ambientales con el programa Ginkgo (Cáceres *et al.*, 2003). Previamente, las variables fueron estandarizadas para lograr la distribución normal de cada variable. Se realizó una correlación de Spearman para identificar las variables fuertemente correlacionadas ( $>0,8$ ), las cuales fueron removidas para eliminar la información redundante en el análisis. El primer y segundo eje fueron seleccionados como gradientes de estrés. Los valores de ubicación de las localidades en el ACP fueron normalizados en un rango entre 0-1 (Sánchez-Montoya *et al.*, 2010) y fueron usadas como gradiente de estrés, siendo los valores más cercanos a 1 los que indican una mayor alteración.

### **Desarrollo del índice multimétrico**

Los datos de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos obtenidos se utilizaron para calcular 69 métricas (Anexo 3), las cuales nos deberían indicar la respuesta de la comunidad frente a los cambios producidos por la actividad humana (Carter *et al.*, 1996; Barbour *et al.*, 1999; Wiseman, 2003; Boonsoong *et al.*, 2009). Estas métricas se agrupan en diferentes categorías que se refieren a diferentes atributos de la comunidad de macroinvertebrados (Green & Swietlik, 2000). Las categorías de las métricas incluidas en este estudio son: riqueza taxonómica, composición taxonómica, grupo funcional, hábito preferente y valores de tolerancia/intolerancia al incremento de la contaminación. Para determinar las métricas que mejor se correlacionan con el gradiente de estrés se realizó una correlación de Spearman entre las 69 métricas calculadas y los gradientes de presión. Posteriormente se seleccionaron las métricas que muestran una correlación (Spearman  $r \geq 0,4$ ) al cambio en el gradiente de estrés determinado con los parámetros ambientales estudiados.

A continuación, se calculó la correlación entre las métricas que fueron significativas con el gradiente de estrés ambiental. Este procedimiento se realiza para minimizar la

redundancia y simplificar la información obtenida usando únicamente las métricas. Las métricas altamente correlacionadas ( $\text{Spearman} \geq 0,8$ ) fueron excluidas para los siguientes análisis.

Posteriormente, se testó y se determinó la Eficiencia Discriminativa (ED) (Barbour *et al.*, 1996; Green & Swietlik, 2000) de las métricas que muestran una baja redundancia y una mayor correlación con el gradiente de estrés. Con este análisis se seleccionaron las métricas finales para el índice multimétrico. La eficiencia discriminativa es un valor importante para la selección de las métricas, ya que es la capacidad que tiene una métrica de discriminar las localidades de referencia de las localidades perturbadas (Barbour *et al.*, 1996; Green & Swietlik, 2000). La ED se calcula usando la siguiente fórmula:

$$ED=(100*(a/b)) \quad (1)$$

Siendo  $b$  el número total de las localidades con intervención. El valor de  $a$  para las métricas que decrecen con el estrés (ej. EPT, taxa total), corresponde al número de localidades impactadas con valores inferiores al percentil 25 de la distribución de las localidades de referencia; y para las métricas que incrementan con el estrés (ej. % Diptera, taxa tolerantes), al número de localidades impactadas con valores superiores al percentil 75 de la distribución de las localidades de referencia.

Los criterios para seleccionar las métricas finales fueron: i) una correlación de Spearman sobre el 0,4 y ii) una eficiencia discriminativa sobre 50. Posteriormente, para la obtención del valor final del índice se realizó una normalización de las métricas finales seleccionadas (entre 0-100) (Green & Swietlik, 2000). Para las métricas en las que se espera un decrecimiento frente al gradiente se usó la fórmula:

$$\text{Score} = ((X / (X95 - X_{\min})) * 100) \quad (2)$$

Donde,  $X$ = valor de la métrica;  $X95$ = valor del percentil 95;  $X_{\min}$ = valor mínimo posible.

Por otra parte, para métricas de las que se espera un incremento frente al gradiente se utiliza la fórmula:

$$\text{Score} = \left( \frac{X_{\text{max}} - X}{X_{\text{max}} - X_5} \right) * 100 \quad (3)$$

Donde, X= valor de la métrica; X<sub>5</sub>= valor del percentil 5; X<sub>max</sub>= valor máximo posible

Finalmente se realizó un promedio de los valores normalizados de las métricas de cada localidad (Fórmula 4), esto nos da el valor final de calificación del índice entre 0 y 100 (Barbour *et al.*, 1999; Green & Swietlik, 2000; Barbour *et al.*, 2006), siendo 0 el valor que indica mala calidad y 100 buena calidad.

$$\text{Valor Índice} = \left( \frac{\text{Score 1} + \text{Score 2} + \dots + \text{Score n}}{N} \right) \quad (4)$$

Donde, Score 1, 2, ..., n= valor obtenido para cada métrica en el score de 0 a 100; N= número de métricas calculadas.

Para determinar la capacidad de discriminación del índice multimétrico entre localidades de referencia y perturbadas se calculó la ED usando la misma formulación anterior (Fórmula 1).

La validación del índice se realizó sobre una base de datos distinta a la base de datos original usada para el desarrollo del índice. La base de datos de validación fue tomada del proyecto Funcionalidad y Calidad Ecológica de los Ríos Altoandinos (FUCARA) que en la actualidad se está desarrollando en Ecuador de forma conjunta entre la Universidad de Barcelona y la Universidad San Francisco de Quito (USFQ) con el financiamiento del Ministerio de Educación y Ciencia de España. El proyecto FUCARA ha permitido el desarrollo de tesis de maestría, de una de las cuales se ha utilizado la base de datos para la validación del índice usando la base de datos de 20 ríos muestreados en el Ecuador (Ordóñez, 2011), 10 de los cuales pertenecen a la zona alta (páramo) y los otros 10 a zona más baja entre los 2000 y 3500 msnm (Ordóñez, 2011). La toma de datos físico-químicos y la aplicación de los índices de calidad del hábitat, establecimiento de los sitios de referencia, la evaluación del bosque de ribera y todo el trabajo de laboratorio se llevaron a cabo por parte del personal investigador del Laboratorio de ecología acuática de la USFQ, quienes tomaron las muestras siguiendo el protocolo propuesto por Acosta et al. (2009).

El método de validación consistió en la aplicación del índice multimétrico a la base de datos independiente. Se usaron las fórmulas de normalización obtenidas para cada



métrica y posteriormente se obtuvo el valor de calificación final del índice para cada localidad de la base de datos independiente. Para determinar si el índice es aplicable o no, se calculó el valor de ED de las localidades de referencia (EDref) y de las localidades impactadas (EDimp) (Green & Swietlik, 2000). El cálculo del ED de la validación usa la misma ecuación (Fórmula 1) pero con los siguientes criterios: Para las localidades de referencia (EDref),  $a$  será el número de las localidades de referencia de la base de datos independiente que muestren el valor final del índice sobre el percentil 25 de los datos originales; y  $b$  el número total de los sitios de referencia de las localidades de la base de dato independiente. Siendo, para las localidades intervenidas (EDimp),  $a$  el número de las localidades perturbadas que muestren el valor final del índice menor que el percentil 25 de los datos originales; y  $b$  el número total de los sitios perturbados de las localidades usadas como test.

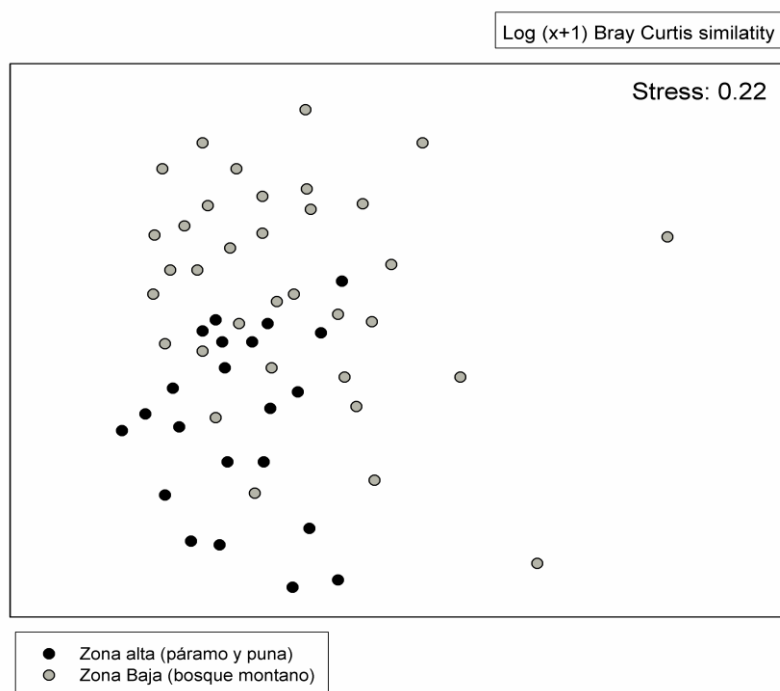
Después de haber validado el índice y haber confirmado su efectividad se procedió a realizar los cortes para la categorización de la calidad de los ríos altoandinos. Con los valores obtenidos en las dos zonas se determinó los rangos de calificación para los ríos altoandinos usando la metodología propuesta para la Directiva Marco del Agua (5 categorías) (Wallin *et al.*, 2003). Los cortes de clase entre *Bueno* y *Moderado* se realizó usando el percentil 25 de las localidades de referencia (Barbour *et al.*, 1999). El corte de categoría entre *Muy bueno* y *Bueno* se realizó usando el percentil 75 de las localidades de referencia. Posteriormente, se determinó un rango de valores usando como referencia el valor del percentil 25 de las localidades de referencia y el valor mínimo de las localidades impactadas, el rango de estos dos valores fue dividido en tres partes que determinaron las categorías de *Moderado*, *Malo* y *Pésimo*.

## RESULTADOS

### **Variabilidad de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos y determinación de la tipología de los ríos altoandinos**

El análisis MDS con los datos de las localidades de referencia mostraron diferencias importantes entre las comunidades de las zonas más altas (3500 a 4800 msnm) y las comunidades de las zonas más bajas (2000 a 3500 msnm) (Figura 1). A pesar de que las diferencias son graduales, el ANOSIM muestra que las diferencias entre las comunidades de la zona alta y baja fueron significativas (R global 0,029; p 0,02). Por

ello se decidió agrupar las localidades en dos subconjuntos y realizar los análisis del gradiente de presión por separado, ya que estas diferencias podrían enmascarar los cambios por efecto de las actividades humanas. Por lo tanto, el desarrollo de los índices se realizará de forma independiente para cada una de las zonas determinadas en el MDS.



**Figura 1.** Análisis MDS de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en las estaciones de referencia de los ríos altoandinos en Ecuador y Perú. Se indican las comunidades de los ríos altoandinos de la zona alta y la zona baja.

### Determinación de los gradientes de presión

En vista de los resultados anteriores, la determinación de los gradientes de presión se realizó mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP) de las variables ambientales para cada grupo de ríos independientemente (zonas alta y baja).

En la zona baja (2000 a 3000 msnm), los dos primeros ejes del ACP explican un 37,7% de la varianza total y se determinaron 2 gradientes de presión, por un lado la contaminación orgánica y por otro la degradación hidromorfológica (Figura 2). El ACP de los ríos de esta zona muestra que el primer eje del análisis está directamente relacionado con la calidad del bosque de ribera y la degradación hidromorfológica que fueron evaluados con el QBR y sus apartados. Así, el grado de la cubierta, estructura de

la cubierta y la calidad de la cubierta del bosque de ribera, así como naturalidad del canal del río y el valor final del QBR son las variables con mayor peso en el primer eje del análisis ( $>0,25$ ) (Tabla 1). El segundo eje del ACP muestra las variables temperatura, amonio, nitritos y cobre como las de mayor peso ( $>0,25$ ) (Tabla 1).

En la zona baja el gradiente de presión distribuye a las localidades en el primer eje según la perturbación de bosque de ribera, situando a las localidades con valores que indican una buena calidad de bosque de ribera a la izquierda del gradiente y situando a las localidades con valores menores al lado derecho del gráfico. De la misma manera, las localidades con valores menores de nitritos, nitratos y amonio se encuentran localizadas a la izquierda del gráfico y aumentan paulatinamente en las localidades de la derecha. Estos resultados concuerdan y se complementan, ya que relacionamos una pérdida de la calidad del bosque de ribera con el aumento de la agricultura o de zonas pobladas que determinan el incremento de contaminantes orgánicos al medio.

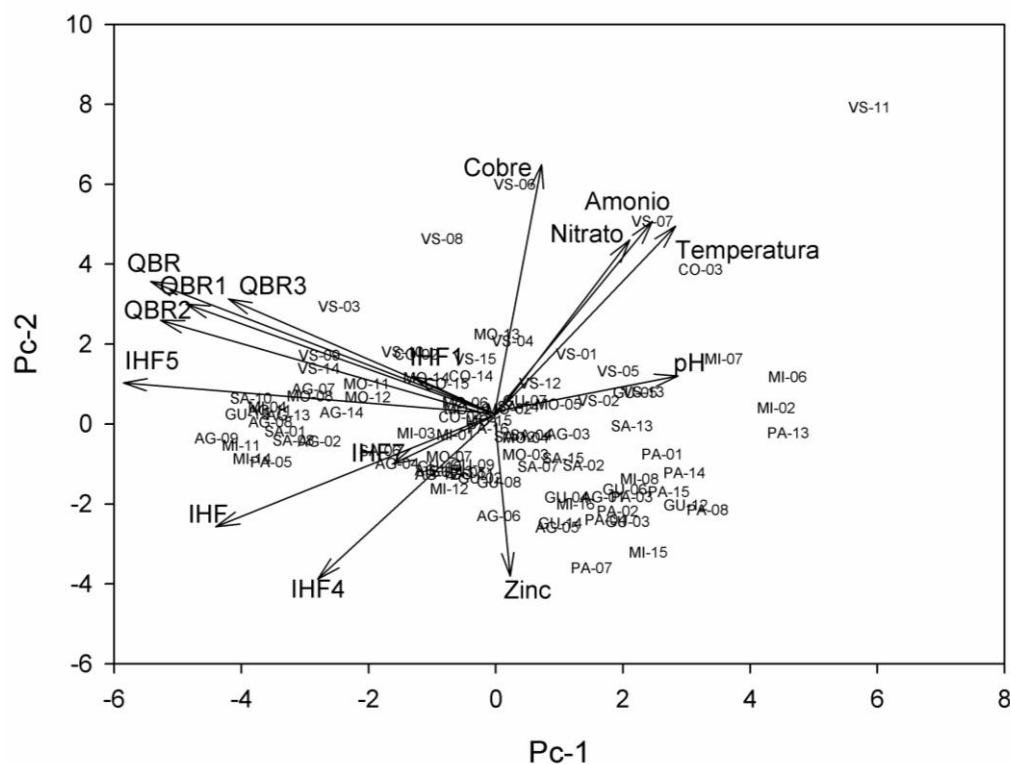


Figura 2. Vectores y gradiente de estrés de los ríos de tipo B (con bosque).

En los ríos de zonas altas (Puna y Páramo  $>3500$  msnm), los dos primeros ejes del ACP explican un 32,08% de la varianza total. Los ríos de la zona alta están influenciados por

dos gradientes de presión diferentes de los de la zona baja, por un lado la contaminación orgánica, y por otro, el cambio en la heterogeneidad del hábitat (Figura 3). Las variables del primer eje del ACP con mayor peso ( $>0,25$ ) son la temperatura, los fosfatos, así como varios apartados del IHF como son la frecuencia de rápidos, el porcentaje de sombra en el cauce, los elementos de heterogeneidad y el valor total del índice. El segundo eje del ACP muestra al oxígeno, nitrato, plomo, inclusión de rápidos y cobertura de la vegetación acuática como las variables con mayor peso ( $>0,25$ ) (Tabla 1). La calidad del bosque de ribera (QBR) pierde aquí importancia y tiene poco peso en el análisis (Tabla 1).

Las localidades del primer eje de la zona alta se disponen en el ACP según la heterogeneidad de los ríos, así, a la derecha se encuentran las localidades con una mayor cantidad de hábitats, como piedras, cantos rodados, vegetación acuática, hojarasca, raíces expuestas, etc., que proveen a la comunidad de mayor protección y recursos que permitan su desarrollo. Las localidades que se encuentran a la izquierda del análisis muestran una menor heterogeneidad de hábitats. Por otro lado, el segundo eje distribuye las localidades con mayores concentraciones de fosfatos.

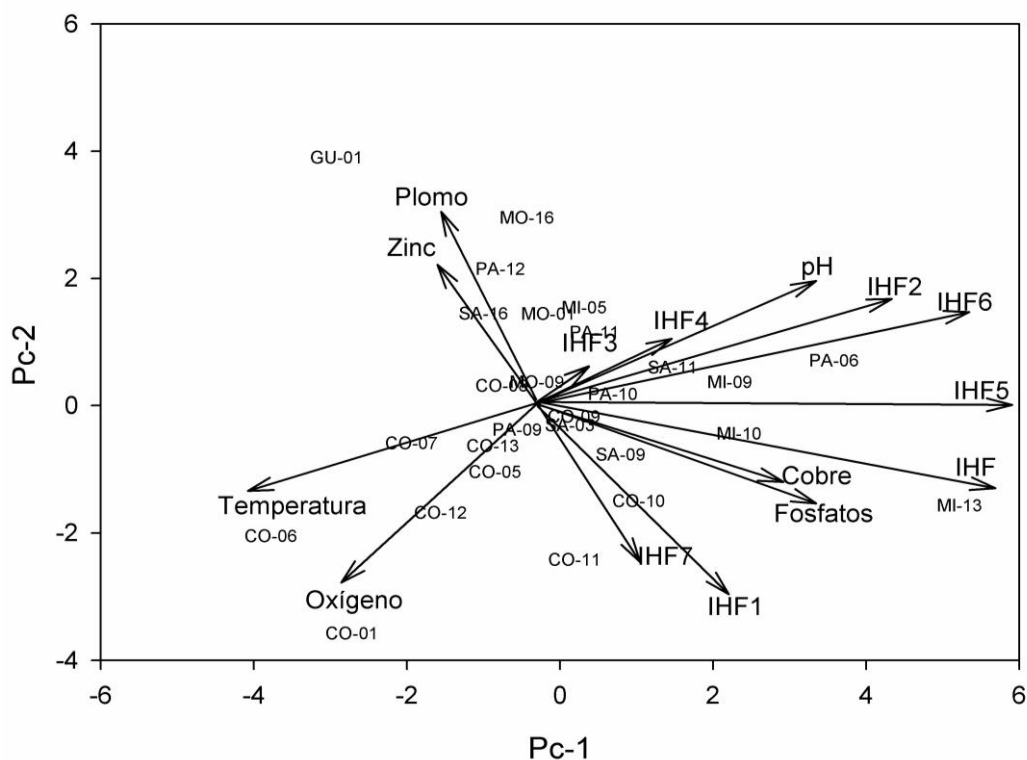


Figura 3. Vectores y gradiente de estrés de los ríos de tipo P (con páramo y puna).

**Tabla 1.** Variables con mayor influencia en el ACP, con los respectivos pesos, ejes y zona al cual pertenecen.

	Factor	ACP Zona baja		ACP Zona alta	
		eje-1	eje-2	eje-1	eje-2
Físico-química	Oxígeno				-0,4
	Temperatura		0,3	-0,3	
	Amonio		0,3		
	Fosfatos			0,3	
	Nitrato		0,3		0,2
	Cobre		0,4		
	Plomo				0,4
Hidromorfología	Grado de la cubierta (QBR 1)	-0,3			
	Estructura de la cubierta (QBR 2)	-0,4			
	Calidad de la cubierta (QBR 3)	-0,3			
	Naturalidad del canal (QBR4)	-0,2			
	QBR	-0,4			
Hábitat	Inclusión de rápidos (IHF 1)				-0,4
	Frecuencia de rápidos (IHF 2)			0,3	
	Velocidad/profundidad (IHF 4)		-0,3		
	% sombra en el cauce (IHF 5)	-0,4		0,4	
	Elemento de heterogeneidad (IHF 6)			0,4	
	Cobertura vegetación acuática (IHF 7)				-0,3
	IHF			0,4	

### Selección de las métricas de calidad

De las 69 métricas calculadas para las localidades de cada zona (Anexo 3), 20 métricas se correlacionan ( $> 0,4$ ) con los gradientes de contaminación determinados para los ríos de la zona alta y baja. Las métricas se muestran en la tabla 2.

La combinación de métodos gráficos y estadísticos de evaluación de las métricas (correlaciones, box plots y eficiencia discriminativa) ayudó a determinar las métricas que dan mayor información de la comunidad. Sin embargo, este no fue el único criterio para seleccionar las métricas que posteriormente conformarán el índice multimétrico, ya que también se consideró si las métricas ya estaban incluidas en índices o métricas más generales y de esta forma simplificar el número de métricas y sintetizar el índice multimétrico. La razón para incluir o excluir las diferentes métricas en el índice multimétrico final se explica en la tabla 2.

**Tabla 2.** Métricas candidatas para el desarrollo del índice multimétrico para cada zona con su respectivo valor de Eficiencia Discriminativa (ED). Se indica las métricas que fueron seleccionadas en el apartado Métrica final para Zona Baja y/o Alta.

Metric	Respuesta de la comunidad	Correlación Spearman B	Eficiencia discriminativa (ED) B	Métricas seleccionadas río tipo B	Correlación Spearman P	Eficiencia discriminativa (ED) P	Métricas seleccionadas río tipo P	Razón para incluir o excluir la métrica del índice final
<b>Riqueza taxonómica</b>								
Taxa Coleoptera	?	0,2			0,6			Respuesta desconocida
Taxa Diptera	?	0,2			0,5			Respuesta desconocida
Taxa Ephemeroptera	Decrece	0,4	50		0,5	77,7		Incluido en el EPT
Taxa Plecoptera	Decrece	0,4	73		0,1	61,1		Incluido en el EPT
Taxa Trichoptera	Decrece	0,5	51,6		0,3	33,3		Incluido en el EPT
Taxa EPT	Decrece	0,4	51,6	x	0,2	22		Correlacionado con el gradiente y ED aceptable
Total taxa	Decrece	0,4			0,7	88,8	x	Correlacionado con el gradiente y ED aceptable
<b>Composición taxonómica</b>								
% Baetidae/Ephemeroptera	Incrementa	0,2	40		0,5	22,2		Sin una buena respuesta
% Trichoptera	Decrece	0,4			0,1			Sin una buena respuesta
% Amphipoda	Decrece	0,1			0,1			Sin una buena respuesta
Equitatividad	Decrece	0,2			0,3			Sin una buena respuesta
<b>Grupo funcional</b>								
% Filtradores	Incrementa	0,1			0,2			Without a good response
% Raspadores	Decrece	0,1	40		0,2	55,5		Without a good response
<b>Designación de hábito</b>								
% Trepadores	Decrece	0,5	51,6	x	0,3	33,3		Correlacionado con el gradiente y ED aceptable
% Fijadores	Decrece	0,5	75	x	0,1	22,2		Correlacionado con el gradiente y ED aceptable
<b>Tolerancia</b>								
Taxa intolerante	Incrementa	0,4	80	x	0,4	66,6	x	Correlacionado con el gradiente y ED aceptable
% Taxa tolerante	Decrece	0,5	93,3	x	0,6	72,2	x	Correlacionado con el gradiente y ED aceptable
<b>Índices</b>								
Diversidad de Margalef	Decrece	0,5			0,7			Altamente correlacionado con el ABI
BMWP	Decrece	0,4			0,5			Altamente correlacionado con el ABI
ABI	Decrece	0,5	90	x	0,5	83,3	x	Correlacionado con el gradiente y ED aceptable

De esta manera, de las 20 métricas correlacionadas se seleccionaron 6 métricas para las localidades de la zona baja (número de taxa de EPT, % trepadores, % fijadores, número de taxa de familias tolerantes, % de familias intolerantes y el índice ABI) y 4 para las

localidades de la zona alta (número de taxa total, número de taxa de familias tolerantes, % de familias intolerantes y el índice ABI), estas métricas mostraron una buena discriminación de las localidades de referencia de las localidades con algún tipo de intervención.

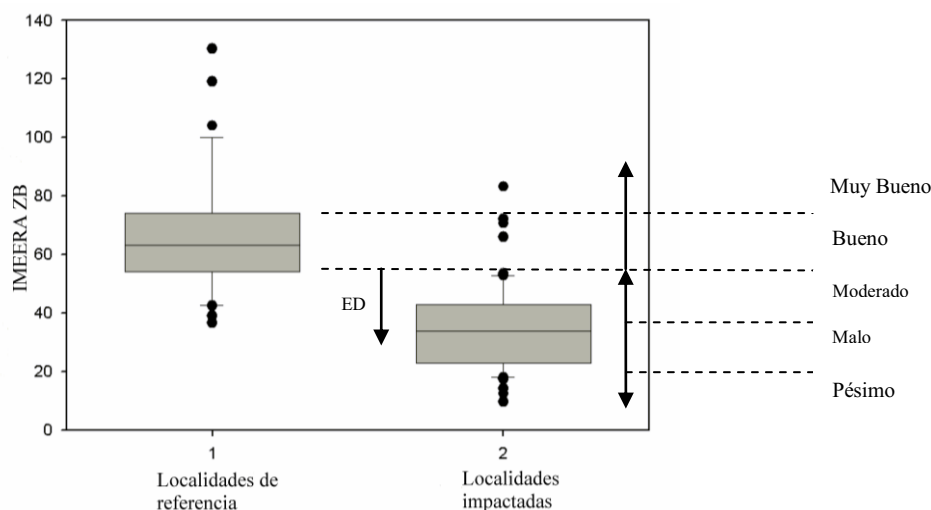
### Propuesta de Índice Multimétrico de Ríos Altoandinos (IMEERA)

#### Índice Multimétrico de Ríos Altoandinos con Bosque de ribera (IMEERA B) entre los 2000 msnm y los 3500 msnm

Con las 6 métricas seleccionadas para la zona baja y una vez normalizados todos los valores se obtuvo el valor final del índice dando el mismo peso a las 6 métricas. En la tabla 3 se presentan las fórmulas de estandarización de las métricas. La ED para las localidades de la zona baja y la categorización del índice se muestra en la figura 4.

**Tabla 3.** Métricas ríos tipo B con sus respectivos percentil 5 ó 95, valor máximo o mínimo y la fórmula a aplicar para el índice multimétrico.

Métricas que decrecen con el gradiente	Percentil 95	Min	Fórmula de estandarización
Taxa EPT	6	0	Score=(100*(X/6))
% Trepadores	22,03	0	Score=(100*(X/22,03))
% Fijadores	35,68	0	Score=(100*(X/35,68))
Taxa Familias Intolerantes	7	0	Score=(100*(X/7))
ABI	120	14	Score=(100*(X/106))
Métricas que incrementan con el gradiente	Percentil 5	Max	Fórmula de estandarización
% Familias Tolerantes	12,5	71,4	Score=(100*(71,4-X)/(58,9))



**Figura 4.** Eficiencia Discriminativa, expresada como el porcentaje de localidades que muestran valores menores al percentil 25 de las localidades de referencia para las métricas que decrecen con el gradiente de estrés, y superiores al percentil 75 para métricas que incrementan con el estrés. Box Plot de los valores del índice multimétrico y categorización de los sitios de referencia y sitios impactados de ríos altoandinos tipo B.

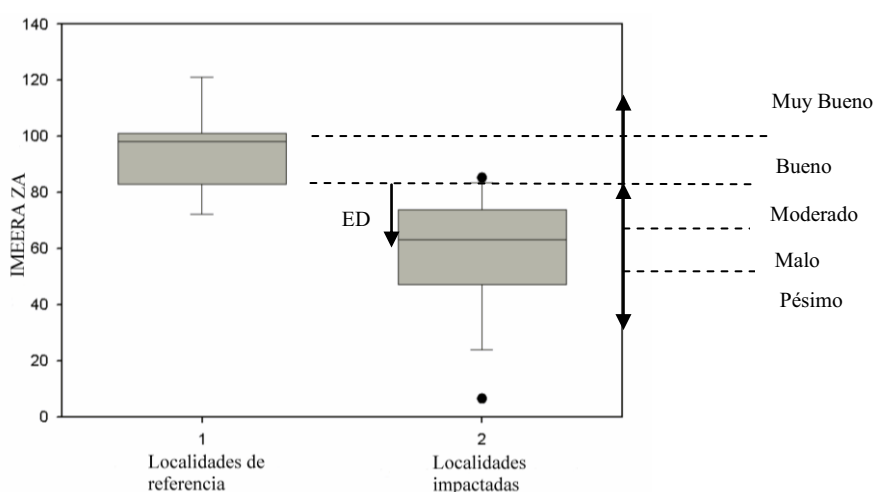
El box plot muestra una buena discriminación de los sitios de referencia y los sitios perturbados, el índice tiene una ED 72,97 siendo aplicable a ríos altoandinos en un rango altitudinal entre los 2000 msnm y los 3500 msnm. El rango de valores y la calificación se encuentran en la tabla 5.

### Índice Multimétrico de Ríos Altoandinos de páramo o puna (IMEERA P) entre los 3500 msnm y los 4800 msnm

Para desarrollar el índice de los ríos altoandinos de las zonas de páramo y puna se usaron las 4 métricas seleccionadas (Tabla 2), primero se normalizaron los valores y posteriormente se obtuvo el valor final del índice. La discriminación (ED) de los sitios de referencia de los perturbados y la categorización del índice se muestra en el box plot (Figura 5). El índice desarrollado para la zona alta de los Andes muestra una ED de 66,66, las fórmulas de estandarización del índice se muestran en la tabla 4.

**Tabla 4.** Métricas de ríos tipo P con sus respectivos percentil 95, valor máximo o mínimo y la fórmula a aplicar para el índice multimétrico.

Métricas que decrecen con el gradiente	Percentil 95	Min	Fórmula de estandarización
Taxa Total	23	3	Score=(100*(X/20))
Taxa Familias Intolerantes	5	0	Score=(100*(X/5))
ABI	91,8	9	Score=(100*(X/82,8))
Métricas que incrementan con el gradiente	Percentil 5	Max	Fórmula de estandarización
% Familias Tolerantes	14,6	66,6	Score= (100*(66,6-X)/(52))



**Figura 5.** Eficiencia Discriminativa, expresada como el porcentaje de localidades que muestran valores menores al percentil 25 de las localidades de referencia para las métricas que decrecen con el gradiente de estrés, y superiores al percentil 75 para métricas que incrementan con el estrés. Box Plot de los valores del índice multimétrico y categorización de los sitios de referencia y sitios impactados de ríos altoandinos tipo P.



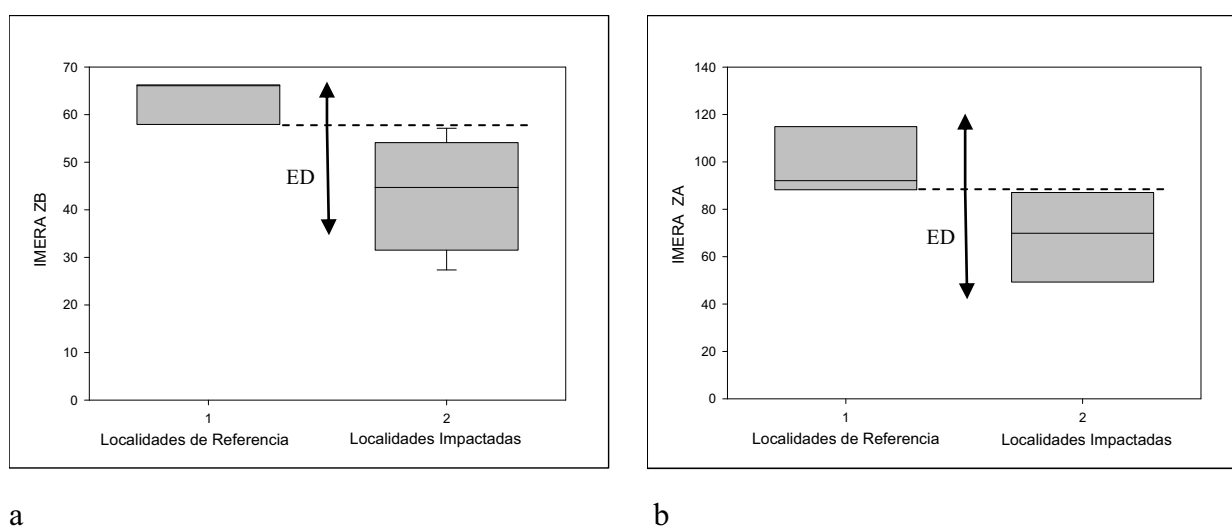
Los valores de calificación para cada zona están indicados en la tabla 5.

**Tabla 5.** Valores de calificación y rangos para las zonas baja y alta de los ríos altoandinos.

Calificación	Rango de Valores	
	Zona baja	Zona alta
Muy Bueno	$\geq 73$	$\geq 99$
Bueno	72-56	98-86
Moderado	55-40	85-59
Malo	39-24	58-32
Pésimo	$< 24$	$< 32$

### Validación del Índice Multimétrico

Como se explicó en la metodología, la validación del índice multimétrico (IMEERA) se hizo usando una base de datos independiente de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos de los tributarios de la microcuenca del río Chiche (Cuenca del río Guayllabamba) situado en Ecuador, colectado dentro del marco del proyecto FUCARA en la tesis de maestría de Ordóñez (2011). Dicho estudio tiene localidades tanto en la zona alta (ríos tipo P) como en la zona baja (río tipo B). Las localidades de la zona baja mostraron una EDref de 100 y una EDimp de 77,7. El box plot también muestra una buena discriminación entre las localidades perturbadas y las localidades de referencia (Figura 6a). Las localidades de la zona alta muestran una EDref de 100 y una EDimp de 80. El box plot muestra una buena discriminación entre las localidades de referencia y las localidades perturbadas (Figura 6b).



**Figura 6.** Box Plot de los valores de validación del índice multimétrico de los sitios de referencia y sitios impactados de ríos altoandinos tipo B (a) y de tipo P (b).

## DISCUSIÓN

La composición y diversidad de la fauna de los macroinvertebrados acuáticos puede mostrar una gran variabilidad en condiciones naturales y esto dependerá de las características físicas, climáticas y geomorfológicas en las cuales reside (Barbour *et al.*, 1999; Green & Swietlik, 2000). Estos cambios en la comunidad son aún más evidentes en los ríos altoandinos debido a las características que provee la presencia de los Andes (Carrera & Gunkel, 2003; Jacobsen, 2003, 2005) y esto queda demostrado con los resultados obtenidos en nuestro estudio.

La variabilidad natural de los ríos, dificulta el proceso de establecimiento y clasificación de los sitios de referencia (Barbour *et al.*, 1996), los cuales, son parte importante e imprescindible en el desarrollo de los índices multimétricos. Por ello, la metodología aplicada para el desarrollo del índice debe estar encaminada a la minimización de esta variabilidad, asegurando de esta manera, el desarrollo, aplicabilidad y replicación del índice (Smith *et al.*, 2005). En nuestro estudio se evidenciaron diferencias en la composición de las comunidades de los macroinvertebrados acuáticos de la zona altoandina en condiciones naturales, en especial en el gradiente altitudinal. Este cambio de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal ha sido descrito por varios autores (Vannote *et al.*, 1980; Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003) y, en el desarrollo del IMEERA, ha sido usado como factor importante para minimizar la variabilidad, demostrando la necesidad del desarrollo y aplicación de índices para cada zona (IMEERA B e IMEERA P).

Estas diferencias quedan evidenciadas también en las características de hábitat y calidad del bosque de ribera. Por lo cual hay que tomar en cuenta las diferencias entre los ecosistemas de la zona baja (ríos tipo B de los 2000 a los 3500 msnm) y zona alta (ríos tipos P de los 3500 a los 4800 msnm) determinadas en nuestro estudio. En la zona baja la ausencia de bosque de ribera podría estar asociado al impacto causado por las actividades humanas, al contrario que en la zona alta donde es una condición natural especialmente en los páramos y punas andinas (Sarmiento & Frolich, 2002; Mena &

Hofstede, 2006). En este caso sería importante tomar en cuenta la calidad de la vegetación y naturalidad de la zona de ribera, criterios que incluye el QBR.

Acosta *et al.* (2009) propusieron el protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos altoandinos (CERA) considerando las diferencias en las características particulares de la zona alta de los Andes, por tal motivo hemos utilizado este protocolo en nuestro estudio. Siendo esta separación importante, ya que otros estudios han demostrado la importancia del uso de métodos de evaluación del hábitat o del bosque de ribera, como el IHF y el QBR-And propuesto en el protocolo CERA (Acosta *et al.*, 2009), por la importancia del hábitat para la comunidad (Pardo *et al.*, 2002; Munné *et al.*, 2003; Boonsoong *et al.*, 2009). Así, varios estudios manifiestan la relación que existe entre evaluación del hábitat y los resultados de la bioevaluación basado en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos (Rabeni, 2000; Munné *et al.*, 2003; Acosta *et al.*, 2009). La calidad del hábitat de la zona riparia y la cobertura arbórea puede influir en el incremento de la riqueza de taxa de EPT, de la riqueza total y de la diversidad (Rios & Bailey, 2006).

Por otro lado e independientemente de las diferencias de carácter natural, el incremento de zonas urbanas, la intensificación de la práctica agrícola y el aumento de la industria han intensificado la presión sobre los ríos tropicales (Jacobsen, 1998). Se ha determinado a la pérdida del bosque de ribera, al incremento de materia orgánica y a la pérdida de hábitats como los problemas más frecuentes en los ecosistemas acuáticos altoandinos. Estas presiones producen cambios en la comunidad de macroinvertebrados en todos sus atributos, como es el caso de la composición, la riqueza de especies y la abundancia o densidad relativa de individuos (Cao *et al.*, 1997). Estos cambios en la comunidad son correctamente interpretados por el índice IMEERA con las métricas que lo conforman y tanto en la zona alta como baja es capaz de discriminar las localidades alteradas de las de referencia, indicando ser un buen indicador del estado ecológico de los ríos altoandinos tropicales.

Los ríos altoandinos están también sujetos a una degradación dada principalmente por el cambio de usos del suelo para la agricultura. Estos cambios producen normalmente alteraciones en la cobertura vegetal natural de la ribera (páramo, puna o formaciones boscosas como las presentes en la zona baja). Al carecer de la protección del bosque de

ribera, los ríos están expuestos a incrementos en la exposición lumínica, la temperatura del agua, los sedimentos y la materia orgánica, siendo estos parámetros los que influirán en el incremento de la producción de biomasa de los productores primarios (Jacobsen, 1998; Allan, 2004; Buytaert *et al.*, 2007). Dichos cambios afectan directamente a la composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos y se reflejan en el valor del IMEERA.

Se ha demostrado que el uso de la estadística descriptiva y el análisis gráfico son métodos que tienen una buena solidez para determinar las métricas que componen el índice multimétrico. La efectividad de esta metodología ha sido evidenciada en estudios que usan los criterios biológicos de las comunidades bentónicas para la evaluación del estado ecológica de los ríos (Barbour *et al.*, 1999; Green & Swietlik, 2000; Baptista *et al.*, 2006; Barbour *et al.*, 2006; Boonsoong *et al.*, 2009). Esta metodología fue usada para la discriminación de las métricas que conforman el IMEERA, los cuales han de representar y dar mayor información sobre diversos aspectos de la estructura, composición y de salud del medio (Karr, 1999; Green & Swietlik, 2000; Baptista *et al.*, 2006; Barbour *et al.*, 2006; Solimini *et al.*, 2008; Barbour & Paul, 2010). Las 6 métricas seleccionadas para la zona baja (IMEERA B) y las 4 métricas seleccionadas para la zona alta (IMEERA P) se agregaron en los índices finales, las cuales representan la riqueza, el hábito y la tolerancia a la contaminación, con las cuales se realizó la validación del índice multimétrico, donde se demostró la efectividad en el método y pudo ser aplicado en zonas altoandinas como una herramienta de evaluación de la integridad biológica de los ríos altoandinos.

El IMEERA se caracteriza por ser una herramienta de evaluación de los ríos limitado al rango altitudinal sobre los 2000 msnm, sin embargo, con una amplia aplicación latitudinal para zonas de los Andes del Norte y Centrales. Dentro del área de aplicabilidad tanto altitudinal como latitudinal se han separando en dos zonas de aplicación determinada por los análisis estadísticos. Para la primera zona, que corresponde a la formación vegetal montana en un rango altitudinal entre los 2000 a 3500 msnm, se propone el uso del IMEERA B, que recoge información sobre la riqueza, el hábito y la tolerancia. Para la segunda zona, que corresponde a las formaciones vegetales de páramo en Ecuador y puna en Perú en un rango altitudinal

entre los 3500 a 4800 msnm, se propone la aplicación el IMEERA P, la cual incluye información sobre la riqueza y la tolerancia. La diferencia en la composición de métricas de cada uno de los índices esta determinado, como ya se ha demostrado en este estudio, por las diferencias entre las formaciones vegetales y las características ambientales, de hábitat y de bosque de ribera que los caracteriza. Las diferencias entre los índices, como era de esperar, están influenciadas por los cambios en la formación vegetal y los hábitats que esta provee, además, de la variabilidad en los factores físicos y químicos de estos ríos. De hecho la ausencia de métricas que interpreten al hábitat en el IMEERA P, podría estar determinado por la ausencia de bosque de ribera que determine el hábitat existente.

Hasta el momento, la mayoría de los métodos de evaluación ecológica usando la comunidad de macroinvertebrados acuáticos que se aplican a los ríos altoandinos son cualitativos, tal es el caso del ABI propuesto en el mismo protocolo CERA (Acosta *et al.*, 2009; Ríos-Touma *et al.*, in prep.) o el BMWP-Col (Roldán, 1999). Así, la implementación de un índice que se desarrolla a partir de una base de datos cuantitativa de un muestreo extenso, como es el caso del IMEERA, proporciona al índice una mayor robustez y efectividad en la evaluación de la calidad ecológica de los ríos altoandinos (Figuroa *et al.*, 2005; Prat *et al.*, 2009).

El aporte más significativo de este estudio en relación a otros trabajos realizados en la zona altoandina es la amplitud del área muestreada, que va desde el Norte del Ecuador al Sur del Perú, usando una misma metodología. Este tipo de estudios permite el uso de esta herramienta de evaluación en zonas amplias y son necesarios para obtener la mayor cantidad de información que mejora la gestión de los recursos hídricos (Acosta *et al.*, 2009; Prat *et al.*, 2009; Ríos-Touma *et al.*, in prep.). Por lo cual se espera que la aplicación del IMEERA se extienda a los países que tengan altitudes sobre los 2000 msnm en los Andes del Norte y Centrales.

## ANEXOS CAPÍTULO 5

**ANEXO 1.** Estadística descriptiva de las variables ambientales de cada cuenca usadas para determinar el gradiente de presión que afecta a los ríos altoandinos. QBR1 Grado de cubierta de la zonas de ribera. QBR2 Estructura de la cubierta. QBR3 Calidad de la cubierta. QBR4 Grado de naturalidad del canal fluvial. QBR Índice de calidad del bosque de ribera. IHF 1 Inclusión de rápidos. IHF2 Frecuencia de rápidos. IHF3 Composición del sustrato. IHF4 Regímenes de velocidad/profundidad. IHF5 Porcentaje de sombra en el cauce. IHF6 Elementos de heterogeneidad. IHF 7 Cobertura de vegetación acuática.

Variables	ECUADOR				PERÚ			
	MIRA (n=16)	AGUARICO (n=14)	GUAYAS (n=15)	PASTAZA (n=16)	SANTA (n=16)	MOSNA (n=16)	COLCA (n=15)	URUBAMBA (n=15)
	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)	Media (Min-Max)
Oxígeno	76,74	79,31	81,55	79,29	74,88	77,21	78,22	82,45
(%)	(71,6-81,5)	(77-82,6)	(68,7-87)	(69,3-86,6)	(66,2-81,5)	(57,8-85,1)	(0,24-116,4)	(70,7-116,9)
Temperatura	11,37	10,62	12,19	10,83	11,70	11,23	14,52	16,26
(°c)	(7,7-17,3)	(8-12,6)	(8,6-16,2)	(6,1-16,6)	(6,6-18,10)	(7,4-15)	(2-20,8)	(10,1-22,9)
pH	8,40	7,80	8,06	7,90	7,13	7,51	6,93	7,69
	(7,35-9,5)	(6,54-8,72)	(7,3-8,5)	(6,9-8,5)	(3,2-8,43)	(4,5-8,3)	(5-9)	(6-9)
Amonio	0,20	0,00	0,07	0,19	0,07	0,31	0,34	0,42
(mg/l)	(0-1,42)	(0-0)	(0-0,23)	(0-1,07)	(0-23)	(0-1,4)	(0-3,76)	(0-1,34)
Fosfatos	0,94	0,17	0,51	0,32	0,01	0,02	0,21	0,41
(mg/l)	(0,01-2,31)	(0-0,58)	(0-3,7)	(0-2,4)	(0-0,04)	(0-0,09)	(0-0,8)	(0-4,06)
Nitritos	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,02
(mg/l)	(0-0,15)	(0-0,1)	(0-0,03)	(0-0,03)	(0-0,02)	(0-0,01)	(0-0,03)	(0-0,23)
Nitrato	0,24	0,10	0,22	0,22	0,18	0,19	0,19	0,51
(mg/l)	(0,1-0,6)	(0-0,2)	(0-0,8)	(0-0,7)	(0-0,4)	(0-0,6)	(0,1-0,7)	(0-3,3)
Cobre	0,07	0,07	0,05	0,06	0,04	0,07	0,10	1,48
(mg/l)	(0-0,23)	(0-0,13)	(0-0,4)	(0-0,34)	(0-0,15)	(0-0,14)	(0-0,9)	(0,04-4,7)
Plata	0,00	0,00	0,00	0,04	0,03	0,08	0,00	0,00
(mg/l)	(0-0,01)	(0-0)	(0-0)	(0-0,28)	(0-0,11)	(0-0,52)	(0-0,02)	(0-0)
Plomo	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
(mg/l)	(0-0,03)	(0-0,3)	(0-0,01)	(0-0,03)	(0-0,01)	(0-0,02)	(0-0)	(0-0,03)
Zinc	0,07	0,11	0,18	0,20	0,12	0,06	0,06	0,03
(mg/l)	(0-0,15)	(0,03-0,2)	(0,06-0,4)	(0,01-0,9)	(0-0,3)	(0-0,14)	(0-0,21)	(0-0,09)
Hierro	0,44	0,32	0,30	0,48	0,26	0,29	0,07	0,04
(mg/l)	(0,03-1,47)	(0,14-0,8)	(0,01-1,02)	(0,11-2,14)	(0-1,05)	(0,03-1,2)	(0,01-0,23)	(0-0,11)
QBR 1	0,11	0,13	0,10	0,11	0,11	0,18	0,21	0,15
	(0-0,27)	(0-0,25)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0-0,25)
QBR 2	0,07	0,14	0,09	0,04	0,10	0,12	0,04	0,14
	(0-0,25)	(0-0,25)	(0-0,25)	(0-0,25)	(0-0,25)	(0-0,25)	(0-0,2)	(0-0,25)
QBR 3	0,16	0,23	0,09	0,12	0,18	0,18	0,27	0,17
	(0-0,33)	(0,05-0,25)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0,1-0,33)	(0-0,25)
QBR 4	0,19	0,23	0,21	0,17	0,26	0,26	0,29	0,21
	(0,0,33)	(0,15-0,25)	(0-0,33)	(0-0,33)	(0,15-0,33)	(0,1-0,33)	(0,2-0,3)	(0-0,25)
QBR	0,53	0,73	0,49	0,44	0,65	0,73	0,81	0,67
	(0-1)	(0,3-1)	(0,15-1)	(0,05-1)	(0,25-1)	(0,45-1)	(0,5-1)	(0,25-0,95)
IHF 1	5,94	5,36	5,67	4,94	5,94	4,06	7,00	6,00
	(0-10)	(0-10)	(0-10)	(4-5)	(0-10)	(0-10)	(5-10)	(0-10)
IHF 2	9,63	9,86	9,60	9,63	9,75	10,00	8,80	9,60
	(6-10)	(8-10)	(6-10)	(6-10)	(8-10)	(10-10)	(4-10)	(8-10)
IHF 3	13,31	14,64	15,33	16,50	12,69	11,56	11,73	11,80
	(5-17)	(11-17)	(12-20)	(11-20)	(10-14)	(11-14)	(7-14)	(5-15)
IHF 4	8,75	10,00	9,47	9,63	8,25	8,88	7,87	8,13
	(6-10)	(10-10)	(6-10)	(8-10)	(6-10)	(6-10)	(4-10)	(6-10)
IHF 5	6,00	6,71	4,80	4,13	5,69	4,94	3,27	5,80
	(3-10)	(3-10)	(3-10)	(3-10)	(3-10)	(3-10)	(3-5)	(3-10)
IHF 6	5,75	8,43	6,13	3,50	6,50	5,69	2,13	3,87
	(2-10)	(4-10)	(2-10)	(2-8)	(2-8)	(4-11)	(0-6)	(0-8)
IHF 7	11,88	6,79	6,33	9,38	10,00	5,63	12,00	6,67
	(0-20)	(0-20)	(0-15)	(0-20)	(0-25)	(0-15)	(5-20)	(0-20)
IHF	61,25	61,79	57,33	57,69	58,81	50,75	52,80	51,87
	(47-82)	(48-87)	(35-80)	(43-73)	(39-85)	(38-67)	(33-67)	(35-73)

**ANEXO 2.** Definición y orden de toma de muestras de los sustratos acuáticos.

<b>DEFINICIÓN DEL SUBSTRATO</b>	<b>HABITABILIDAD</b>	<b>OBSERVACIONES</b>
Briófitos	11	Hepáticas, musgos y antoceras
Hidrófitos sumergidos	10	Muestrear solo la planta
Materia orgánica particulada gruesa	9	Tomar sedimento con Surber
Raíces sumergidas	8	Tomar solo la raíz
Bloques (> 250 mm) incluye la matriz de cantos y piedras (25 a 250 mm)	7	Rascar la fauna asociada
Cantos (piedras y guijarros) (25 a 250 mm)	6	Rascar la fauna asociada
Gravas (2 a 25 mm).	5	Remover bien
Esparmatófitas emergentes (helófitos)	4	Incluir la parte superficial del sedimento
Limos: sedimentos muy finos (<0,1 mm) con restos orgánicos finos	3	Capa superficial del sedimento (<3cm)
Arenas y limos (<2mm)	2	Capa superficial del sedimento (<3cm)
Algas	1	Incluye los elementos minerales de soporte
Superficies uniformes duras naturales y artificiales (rocas, baldosas, margas y arcillas compactas)	0	Raspado de superficie

**ANEXO 3.** Métricas usadas para la construcción del índice multimétrico y respuesta esperada. Las métricas del hábito de las taxa se tradujeron según estudios que describen rasgos y categorías biológicas (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007; Prat *et al.*, 2009).

CATEGORÍA	NOMBRE DE LA MÉTRICA	RESPUESTA ESPERADA
Métricas de riqueza	Taxa Amphipoda	Decrece
	Taxa Gasteropoda	Decrece
	Taxa Coleoptera	Decrece
	Taxa Diptera	Incrementa
	Taxa Ephemeroptera	Decrece
	Taxa Trichoptera	Decrece
	Taxa EPT	Decrece
	Número de taxa total	Decrece
	Número de familias	Decrece
	Número de individuos total	Incrementa
Métricas de composición	Porcentaje de no-insectos	Incrementa
	Porcentaje Gasteropoda	Decrece
	Porcentaje Mollusca	Decrece
	Porcentaje Amphipoda	Decrece
	Porcentaje Diptera	Incrementa
	Porcentaje Trichoptera	Decrece
	Porcentaje Ephemeroptera	Decrece
	Porcentaje Coleoptera	Decrece
	Porcentaje de Chironimidae	Incrementa
	Porcentaje de Odonata	Decrece
	Porcentaje EPT	Decrece
	Porcentaje Hydropsychidae de EPT	Decrece
	Porcentaje Hydropsychidae de Trichoptera	Decrece
	Porcentaje Baetidae de Ephemeroptera	Incrementa
	Porcentaje taxa Gasteropoda	Decrece
	Porcentaje Taxa Amphipoda	Decrece
Porcentaje taxa Diptera	Incrementa	
Métricas de grupos funcionales	Porcentaje depredadores	Decrece
	Porcentaje raspadores	Decrece
	Porcentaje trituradores	Decrece
	Porcentaje colectores	Decrece
	Porcentaje filtradores	Decrece
	Taxa depredadores	Decrece
	Taxa raspadores	Decrece
	Taxa trituradores	Decrece
	Taxa filtradores	Incrementa
	Taxa colectores	Decrece
	Métricas de hábito	Taxa trepadores
Taxa fijadores		Decrece
Taxa nadadores		Decrece
Taxa excavadores (endobéntico)		Decrece
Taxa reptadores (epibéntico)		Decrece
Porcentaje trepadores		Decrece
Porcentaje nadadores		Decrece
Porcentaje fijadores		Decrece
Porcentaje excavadores (endobéntico)		Decrece
Porcentaje reptadores (epibéntico)		Decrece
Métricas de tolerancia/intolerancia	Porcentaje de individuos tolerantes	Incrementa
	Porcentaje de individuos intolerantes	Decrece
	Porcentaje de taxón dominante	Incrementa
	Porcentaje taxa intolerantes	Decrece
	Taxa tolerantes	Incrementa
	Taxa intolerantes	Decrece
	BMWP adaptación Colombia	Decrece
	Average Score Per Taxon de BMWP adaptación Colombia	Decrece
	Andean Biotic Index	Decrece
	Average Score Per Taxon de Andean Biotic Index	Decrece
Relación Tolerantes /Intolerantes Andean Biotic Index	Decrece	
Índices de diversidad	Índice de Simpson	Decrece
	Equitatividad taxonómica	Decrece
	Índice Pielou	Decrece
	Índice de Margalef	Decrece
	Índice Shannon-Wiener (log e)	Decrece
	Índice Shannon-Wiener (log 2)	Decrece
Índice Shannon-Wiener (log 10)	Decrece	





---

## **CONCLUSIONES GENERALES**

---

---

---

---



- ✓ En esta tesis se presentan datos de tipo ambiental y de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos a nivel de género para 8 cuencas de ríos altoandinos situados entre los 2000 msnm y 3500 msnm, con un total de 123 localidades.
- ✓ En conjunto, la biodiversidad de la zona altoandina es de 196 taxa con lo que se amplía considerablemente el conocimiento de la riqueza, composición y distribución de la comunidad bentónica de los ríos altoandinos tropicales.
- ✓ Por lo que respecta a las características fisicoquímicas e hidromorfológicas de los ríos altoandinos tropicales estudiados, nuestra primera hipótesis era que, de acuerdo con lo conocido hasta ahora, estas tendrían una variación importante en el rango de altitudes estudiado (2500 a 4500 msnm). El gradiente altitudinal se manifiesta claramente para la hidrogeomorfología, con el cambio que se produce de los ríos a menor altitud (que tienen bosque de ribera y vegetación en la cuenca) a los de la zona de páramo y puna (que carecen de cobertura vegetal de ribera). Los cambios esperados de temperatura y oxígeno disuelto fueron apreciados, pero por el hecho de tomar muestras puntuales y a horas diferentes del día no resultaron ser significativamente importantes en los análisis estadísticos realizados.
- ✓ Asimismo pensábamos que podrían haber diferencias importantes en los factores fisicoquímicos en el gradiente latitudinal, dada la amplia zona abarcada. Lo que más se destacó en nuestro análisis fue un cambio importante en la mineralización del agua entre las cuencas del sur y las del norte que dominó totalmente los análisis estadísticos realizados. Aunque esperábamos encontrar diferencias de temperatura entre las cuencas del Sur y las del Norte a la misma altitud esto no fue así.
- ✓ La altitud tuvo un efecto importante en los atributos estructurales de las comunidades bentónicas de los ríos altoandinos tropicales de referencia, que se tradujo en una disminución del número de taxones y la desaparición de algunas familias de macroinvertebrados en las estaciones de muestreo más altas. Así mismo se apreciaron cambios en las abundancias, de modo que algunos

claramente disminuían su abundancia con la altitud (e.g. *Nectopsyche*, *Paltostoma*, *Rheotanytarsus*, *Polypedilum*, *Camelobaetidius*, *Helicopsyche*, etc.) y otros que la aumentaban (e.g.: *Hyaella*, *Podonomopsis*, *Podonomus*, *Limnophyes*, *Claudioperla*, *Anacroneuria*, *Paraheptagyia*, *Anomalopsyche*, etc.).

- ✓ Por otra parte, los cambios estructurales de las comunidades de los macroinvertebrados de las estaciones de referencia también mostraron patrones claros en el gradiente latitudinal, con taxones que desaparecen o disminuyen su abundancia hacia el sur (e.g. *Anacroneuria*, *Camelobaetidius*, *Anchytarsus*, *Hagenulopsis*, etc.) y otros que la aumentan (e.g. *Claudioperla*, *Austrelmis*, *Smicridea*, *Paraheptagyia*, *Thraulodes*, *Onconeura*, *Cricotopus (Isocladius)*, etc.).
- ✓ Los factores ambientales que se relacionan con la variabilidad en la composición de las comunidades de las estaciones de referencia en el gradiente latitudinal fueron la mineralización, la heterogeneidad del hábitat y la calidad de la ribera.
- ✓ La composición de la familia Chironomidae en los ríos altoandinos tropicales está influenciada por factores como la litografía y la biogeografía, con la presencia de especies de origen Gondwánico (Hipótesis i, Capítulo 3).
- ✓ El estudio de los quironómidos que se hace en esta tesis significa una aportación importante al conocimiento de las comunidades de los ríos altoandinos tropicales, ya que hay muy pocos datos sobre los mismos en esta zona para este grupo que es casi siempre el de mayor abundancia y riqueza genérica de los macroinvertebrados. La riqueza de taxa y los cambios de abundancia mostraron patrones de distribución similares a los otros grupos taxonómicos, en los gradientes altitudinal y latitudinal.
- ✓ La base de datos generada para seis cuencas situadas en los dos gradientes (altitudinal y latitudinal) y distribuidos por dos vertientes (pacífica y atlántica) nos ha permitido estudiar tanto la diversidad  $\alpha$  y  $\gamma$  como el cambio de esta diversidad en los gradientes (diversidad  $\beta$ ). En el gradiente latitudinal la diversidad  $\alpha$  y  $\gamma$  a nivel de género se reduce hacia el sur, por lo que se

evidencian diferencias claras en la composición de la comunidad entre los diferentes dominios morfotectónicos (Andes norte, Andes centrales y el Altiplano-Puna), tal como se formuló en una de las hipótesis del capítulo 4, poniendo de manifiesto la relevancia de los factores biogeográficos para los macroinvertebrados fluviales en los Andes.

- ✓ Tal como se preveía y de acuerdo con los datos de los anteriores capítulos, en el gradiente altitudinal la diversidad  $\alpha$  mostró ser mayor en las zonas de menor altitud. Por otra parte no se encontraron diferencias entre las cuencas del Pacífico y el Atlántico en las dos medidas de biodiversidad ( $\alpha$  y  $\gamma$ ).
- ✓ Como habíamos predicho, la mayor tasa de cambio de géneros ( $\beta$  diversidad) a lo largo del gradiente altitudinal coincide con el cambio del tipo de vegetación, y en el gradiente latitudinal lo hace con los dominios morfotectónicos estudiados. Esto se hace evidente cuando en el análisis se agrupan las estaciones, ya que si no la heterogeneidad de hábitat local entre estaciones consecutivas muestra cambios muy acusados de la diversidad  $\beta$ .
- ✓ Por lo que respecta al estudio de la calidad ecológica de los ríos altoandinos tropicales, se ha conseguido el objetivo de diseñar una herramienta para su evaluación que puede ser usado por las entidades que gestionan el recurso en toda la zona. El índice IMEERA utiliza los macroinvertebrados y discrimina satisfactoriamente las localidades impactadas de las de referencia (Hipótesis i, Capítulo 5). Como aspecto interesante del índice hay que resaltar que no solo es sensible a cambios en las características fisicoquímicas sino también a la condición hidromorfológica. El índice se ha desarrollado de forma independiente para los ríos de la zona de puna-páramo y los de bosque, ya que las comunidades de macroinvertebrados de ambas zonas son distintas.



---

## **BIBLIOGRAFÍA**

---

---

---

---





- Acosta, R. 2005. *Caracterización Biológica de la Comunidad de Macroinvertebrados Bentónicos de la Cuenca Altoandina del río Cañete (Lima, Perú)*. Departament d'Ecologia. Trabajo de Diplomado en Estudios Avanzados, Universitat de Barcelona, España. 93 pp.
- Acosta, R. 2009. *Estudio de la cuenca altoandina del río Cañete (Perú): Distribución altitudinal de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y caracterización hidroquímica de sus cabeceras cársticas*. Departament d'Ecologia. Programa de Doctorado en Ecología Fundamental y Aplicada. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, España. 153 pp.
- Acosta, R., Ríos, B., Rieradevall, M., & Prat, N. 2009. Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos andinos (CERA) y su aplicación a dos cuencas en Ecuador y Perú. *Limnetica*, 28(1): 35-64.
- Acosta, R., & Prat, N. 2010. Chironomid assemblages in high altitude streams of the Andean region of Peru. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 177: 57-79.
- AFNOR. 2009. Qualité écologique des milieux aquatiques – Prélèvement des macro-invertébrés aquatiques en rivières peu profondes: 22 pp.
- Al-Shami, S., Rawi, C. S. M., Ahmad, A. H., & Nor, S. A. M. 2010. Distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera) in polluted rivers of the Juru River Basin, Penang, Malaysia. *Journal of Environmental Sciences*, 22: 1718-1727.
- Alzate, A., & Tobón, O. 2004. *Proyecto gestión ambiental en industria de curtiembre en Colombia*. Centro Nacional de Producción Más Limpia. 59 pp.
- Allan, J. D. 2004. Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 257-284.
- Anderson, E. P., Encalada, A. C., Maldonado-Ocampo, J. A., McClain, M. E., Ortega, H., & Wilcox, B. P. 2011. Environmental Flows: a Concept for Addressing Effects of River Alterations and Climate Change in the Andes. En: S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*, Vol. 326-338 pp. Inter-American Institute

- for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE)
- Angrisano, E. B. 1995. Trichoptera, *Ediciones SUR*. 1200-1236 pp.
- Aramayo, C., Fontúrbel, F., Palomeque, S., & Rocha, R. 2004. La región Altoandina de Bolivia. En: F. Fontúrbel, C. Ibañez, S. Palomeque, & C. Aramayo (Eds.), *Ecología, Medio Ambiente y Desarrollo sostenible: Algunos ejemplos básicos*. La Paz Publicaciones Integrales. 1-37 pp.
- Argollo, J. 2006. Aspectos geológicos. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz Universidad Mayor de San Andrés. 1-10 pp.
- Ashe, P., Murray, D. A., & Reiss, F. 1987. The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta : Diptera). *Annales de Limnologie*, 23: 27-60.
- Axmacher, J. C., Liu, Y., Wang, C., Li, L., & Yu, Z. 2011. Spatial  $\alpha$ -diversity patterns of diverse insect taxa in Northern China: Lessons for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 144: 2362–2368.
- Bachman, S., Baker, W. J., Brummitt, N., Dransfield, J., & Moat, J. 2004. Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography*, 27: 299-310.
- Baptista, D. F., Dorvillé, L. F., Buss, D. F., & Nessimian, J. L. 2001. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Brazilian journal of biology = Revista brasileira de biologia*, 61(2): 295-304.
- Baptista, D. F., Buss, D. F., Egler, M., Giovanelli, A., Silveira, M. P., & Nessimian, J. L. 2006. A multimetric index based on benthic macroinvertebrates for evaluation of Atlantic Forest streams at Rio de Janeiro State, Brazil. *Hydrobiologia*, 575: 83-94.
- Barber-James, H. M., Gattolliat, J. L., Sartori, M., & Hubbard, M. D. 2008. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 339–350.
- Barbour, M. T., Gerritsen, J., Griffith, G. E., Frydenborg, R., McCarron, E., White, J. S., & Bastian, M. L. 1996. A Framework for Biological Criteria for Florida Streams Using Benthic Macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 15: 185-211.

- Barbour, M. T., Gerritsen, J., Snyder, B., & James, S. 1999. *Rapid Bioassessment Protocols For Use in Streams and Wadeable Rivers : Periphyton, Benthic Macroinvertebrates, and Fish* (Second ed.). Washington, DC 20460. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water.
- Barbour, M. T., Stribling, J. B., & Verdonschot, P. F. M. 2006. The Multihabitat Approach of USEPA's Rapid Bioassessment Protocols: Benthic Macroinvertebrates. *Limnetica*, 25: 839-850.
- Barbour, M. T., & Paul, M. J. 2010. Adding value to water resource management through biological assessment of rivers. *Hydrobiologia*, 651: 17-24.
- Begon, M., Townsend, C., & Harper, J. 2005. *ECOLOGY: From Individuals to Ecosystems* (4th ed.). United Kingdom. 738 pp.
- Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J.-C. 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 422/423: 163-171.
- Berner, D., Körner, C., & Blanckenhorn, W. U. 2004. Grasshopper populations across 2000 m of altitude: is there life history adaptation? *Ecography* 27: 733-740.
- Bojsen, B. H., & Jacobsen, D. 2003. Effects of deforestation on macroinvertebrate diversity and assemblage structure in Ecuadorian Amazon streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 158: 317-342.
- Bonada, N., Prat, N., Munné, A., Rieradevall, M., Alba-Tercedor, J., Álvarez, M., Avilés, J., Casas, J., Jáimez-Cuellar, P., Mellado, A., Moyà, G., Pardo, I., Robles, S., Ramón, G., Suárez, M. L., Toro, M., Vidal-Abarca, M. R., & Vivas, S. 2004. Ensayo de una tipología de las cuencas mediterráneas del proyecto GUADALMED siguiendo las directrices de la directiva marco del agua. *Limnetica*, 21: 77-98.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V., & Statzner, B. 2006a. Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology*, 51: 495-523.
- Bonada, N., Rieradevall, M., & Prat, N. 2006b. Benthic macroinvertebrate assemblages and macrohabitat connectivity in Mediterranean-climate streams of northern California. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1): 32-43.

- Boonsoong, B., Sangpradub, N., & Barbour, M. T. 2009. Development of rapid bioassessment approaches using benthic macroinvertebrates for Thai streams. *Environmental Monitoring and Assessment*, 155(1-4): 129-147.
- Brehm, G., Süßenbach, D., & Fiedler, K. 2003. Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. *Ecography*, 26: 456-466.
- Brown, J. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 101–109.
- Brundin, L. 1966. Transantartic relationship and their significance, evidence by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonomiinae and Aphroteniinae and the austral Heptagytiae. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, 11: 1-472.
- Bücker, A., Sondermann, M., Frede, H.-G., & Breuer, L. 2010. The influence of land-use on macroinvertebrate communities in montane tropical streams – a case study from Ecuador. *Fundam. Appl. Limnol.*, 177(4): 267–282.
- Buffagni, A., Crosa, G. A., Harper, D. M., & Kemp, J. L. 2000. Using macroinvertebrate species assemblages to identify river channel habitat units: an application of the functional habitats concept to a large, unpolluted Italian river (River Ticino, northern Italy). *Hydrobiologia*, 435: 213-225.
- Buss, D. F., Baptista, D. F., Nessimian, J. L., & Egler, M. 2004. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 518(1-3): 179-188.
- Buytaert, W., Celleri, R., Debievre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J., & Hofstede, R. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1-2): 53-72.
- Buytaert, W., Iñiguez, V., & Bievre, B. 2007. The effects of afforestation and cultivation on water yield in the Andean páramo. *Forest Ecology and Management*, 251(1-2): 22-30.
- Buzas, M. A., Collins, L. S., & Culver, S. J. 2002. Latitudinal difference in biodiversity caused by higher tropical rate of increase. *PNAS*, 99(12): 7841-7843.
- Cáceres, M. D., Oliva, F., & Font, X. 2003. GINKGO, un programa de análisis multivariante orientado a la clasificación basada en distancias, *27 Congreso Nacional de Estadística e Investigación Operativa*: 9pp. Lleida.

- Calles, J. A. 2007. *Bioindicadores terrestres y acuáticos para las microcuencas de los ríos Illangama y Alumbre, provincia Bolívar*. Quito, Ecuador. ECOCIENCIA. 29 pp.
- Cañedo-Argüelles, M., & Rieradevall, M. 2011. Early succession of the macroinvertebrate community in a shallow lake: Response to changes in the habitat condition. *Limnologia*, 41(4): 363-370.
- Cao, Y., Bark, A., & Williams, P. 1997. Analysing benthic macroinvertebrate community changes along a pollution gradient: a framework for the development of biotic indices. *Water Research*, 31: 884-892.
- Cao, Y., Williams, D., & Williams, N. 1998. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography*, 43(7): 1403-1409.
- Cao, Y., Larsen, D. P., & Thorne, R. S. 2001. Rare species in multivariate analysis for bioassessment: some considerations. *Journal of the North American Benthological Society*, 20: 144-153.
- Cardillo, M., Orme, C. D. L., & Owens, I. P. F. 2005. Testing for Latitudinal Bias in Diversification Rates: An Example Using New World Birds. *Ecology*, 86(9): 2278-2287.
- Carrera, C., & Fierro, K. 2001. *Manual de monitoreo: los macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua*. Quito-Ecuador. EcoCiencia. 67 pp.
- Carrera, P., & Gunkel, G. 2003. Ecology of a high Andean stream, Rio Itambi, Otavalo, Ecuador. *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters*, 33: 29-43.
- Carter, J. L., Fend, S. V., & Kennelly, S. S. 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biology*, 35: 109-124.
- Carter, J. L., & Fend, S. V. 2001. Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. *Hydrobiologia*, 459: 187-200.
- Castella, E., Adalsteinsson, H., Brittain, J. E., Gislason, G. M., Lehmann, A., Lencioni, V., Lods-Crozet, B., Maiolini, B., Milner, A. M., Olafsson, J. S., Saltveit, S. J., & Snook, D. L. 2001. Macroinvertebrate richness and composition along

- a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, 46(12): 1811-1831.
- Clarke, R., & Warwick, R. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, Reino Unido.
- Coffman, W., & Ferrington, L. 1996. Chironomidae. En: R. W. Meritt, & K. W. Cummins (Eds.), *Introduction to the Aquatic Insects of North America*, Third ed. Dubuque, Iowa Kendall/Hunt Publishing Company. 635-643 pp.
- Corigliano, M., Gualdoni, C., Oberto, A., & Raffaini, G. 2005. Distribución altitudinal de macroinvertebrados en paisajes fluviales rurales y urbanos en subcuencas del río Carcañá, Pcia Córdoba. *Revista Universidad Nacional Río Cuarto*, 25(2): 125-142.
- Cortelezzi, A., Paggi, A. C., Rodríguez, M., & Capítulo, A. R. 2011. Taxonomic and nontaxonomic responses to ecological changes in an urban lowland stream through the use of Chironomidae (Diptera) larvae. *Science of the Total Environment*, 409: 1344–1350.
- Cranston, P. S. 1995. Biogeography. En: P. D. Armitage, P. S. Cranston, & L. C. Pinder (Eds.), *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. London Chapman & Hall. 62-84.
- Crosa, G., Villa, S., & Cotta-Ramusino, M. 2002. Local versus longitudinal biological variability in a high gradient stream. *Hydrobiologia*, 477: 107-114.
- Cueto, V. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero*, 21(1): 1-13.
- Días-Quirós, C. 2004. Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadores de condiciones ambientales. *Caldasia*, 26(2): 381-394.
- Domínguez-Granda, L., M. Goethals, & Pauw, N. D. 2005. Aspectos del ambiente físico-químico del río Chaguana: un primer paso en el uso de los macroinvertebrados bentónicos en la evaluación de su calidad de agua. *Revista Tecnológica ESPOL*, 18(1): 127-134.
- Domínguez, E., & Fernández, H. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos* (Primera ed.). Tucumán-Argentina. 654 pp.
- Donato, M., Massaferró, J., & Brooks, S. J. 2009. Estado del conocimiento taxonómico de la fauna de Chironomidae (Diptera: Nematocera) de la Patagonia. *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, 68: 187-192.

- ECOLAP, & MAE. 2007. *Guía del patrimonio de áreas naturales protegidas del Ecuador*. Quito, Ecuador. ECOFUND, FAN, DarwinNet, IGM.
- Elosegi, A., Díez, J., & Mutz, M. 2010. Effects of hydromorphological integrity on biodiversity and functioning of river ecosystems. *Hydrobiologia*, 657: 199–215.
- Ellenrieder, N. V. 2007. Composition and structure of aquatic insect assemblages of Yungas mountain cloud forest streams in NW Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 66(3-4): 57-76.
- Emck, P., Moreira-Muñoz, A., & Richter, M. 2006. El clima y sus efectos en la vegetación. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales* La Paz Universidad Mayor de San Andrés. 11-36 pp.
- Encalada, A. C. 2010. Funciones ecosistémicas y diversidad de los ríos Reflexiones sobre el concepto de caudal ecológico y su aplicación en el Ecuador. *Polémika*, 2(3): 40-47.
- Encalada, A. C., Rieradevall, M., Ríos-Touma, B., García, N., & Prat, N. 2011. *Procolo simplificado y guía de evaluación de la calidad ecológica de los ríos andinos (CERA-S)*. Quito. USFQ, UB, AECID, FONAG. 83 pp.
- EPA. 1990. *Biological criteria: National program guidance for surface waters*. Washington DC. Environmental Protection Agency, Office of water regulation and standards. 68 pp.
- Epler, J. H. 2001. *Identification Manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida*. Palatka, FL. Special Publication SJ2001-SP13. North Carolina Department of Environment and Natural Resources. 526 pp.
- Escobar, F., Halfpeter, G., & Arellano, L. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30: 193-208.
- Ferrington, L. C. 2008. Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 447-455.
- Figuroa, R., Valdovinos, C., Araya, E., & Parra, O. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile Benthic



- macroinvertebrates as indicators of water quality of southern Chile rivers. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 275-285.
- Figuerola, R., Ruíz, V., Encina-Montoya, F., & Palma, A. 2005. Simplificación en el uso de macroinvertebrados en la evaluación de la calidad de las aguas en sistemas fluviales. *Interciencia*, 30(12): 770-774.
- Flecker, A., & Feifarek, B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, 31: 131-142.
- Flessa, K. W., & Jablonski, D. 1995. Biogeography of recent marine bivalve molluscs and its implications for paleobiogeography and the geography of extinction: A progress report. *Historical Biology*, 10: 25-47.
- Frissell, C., Liss, W., Warren, C., & Hurley, M. 1986. A hierarchical framework for streams habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10(2): 199-214.
- García, E., & Beck, S. 2006. Puna. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz Universidad Mayor de San Andrés. 51-76 pp.
- García, P., & Añón, D. 2007. Community structure and phenology of chironomids (Insecta: Chironomidae) in a Patagonian Andean stream. *Limnological - Ecology and Management of Inland Waters*, 37: 109-117.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783): 220-227.
- Gerritsen, J., Barbour, M. T., & King, K. 2000. Apples, oranges and ecoregions: on determining pattern in aquatic assemblages. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 19: 487-496.
- González, E. J., Carrillo, V., & Peñaherrera, C. 2004. Características físicas y químicas del embalse agua fría (Parque Nacional Macarao, estado Miranda, Venezuela). *Acta Científica Venezolana*, 55: 225-236.
- Green, J., & Swietlik, W. 2000. A Stream Condition Index (SCI) for west Virginia wadeables streams. Tetra Tech: 24 pp.
- Habersack, H. 2000. The river-scaling concept (RCS): a basis for ecological assesments. *Hydrobiologia*, 422/423: 49-60.
- Halfter, G., & Moreno, C. 2005. Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, & A.

- Melic (Eds.), *Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma*, Vol. 4. Zaragoza-España. 246 pp.
- Hall, M., & Wood, C. A. 1985. Volcano-tectonic segmentation of the Northern Andes. *Geology*, 13: 203-207.
- Hamerlík, L., & Brodersen, K. P. 2010. Non-biting midges (Diptera: Chironomidae) from fountains of two European cities: micro-scale island biogeography. *Aquatic Insects*, 32(1): 67-79.
- Hedin, L., & Hetherington, E. 1996. Atmospheric and geologic constraints on the biogeochemistry of north and south american temperate rainforest. En: R. Lawford, P. Alaback, & E. Fuentes (Eds.), *High-latitude rainforests and associated ecosystems of the West Coast of the Americas*. New York Springer
- Heino, J., Moutka, T., & Paavola, R. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwaters streams: Regional and local influences. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 425-434.
- Henriques-Oliveira, A. L., Nessimian, J. L., & Janeiro, R. D. 2010. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Diversity*, 10(3): 115-128.
- Hillebrand, H. 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist*, 163(2): 192-211.
- Holzenthal, R. 1988. *Neotropical Trichoptera*. Universidade Federal do Paraná.
- Hoorn, C., Wessenlingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Mesenguier, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330: 927-931.
- Illies, J. 1964. The invertebrate fauna of the Huallaga, a Peruvian tributary of the Amazon River, from the sources down to Tingo Maria. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15: 1077-1083.
- Illies, J. 1969. Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects, especially those from running waters. En: E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schabe, & H. Sioli (Eds.), *Biogeography and ecology in South America*. The Hague W. Junk. 946 pp.

- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. C. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38(2): 247-261.
- Jacobsen, D. 1998. The Effect of Organic Pollution on the Macroinvertebrate Fauna of Ecuadorian Highland Streams. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 143: 179-195.
- Jacobsen, D., & Encalada, A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 142(1): 53-70.
- Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, 158(2): 145-167.
- Jacobsen, D., Rostgaard, S., & Vasconez, J. J. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency? *Freshwater Biology*, 48(11): 2025-2032.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49(10): 1293-1305.
- Jacobsen, D. 2005. Temporally variable macroinvertebrate stone relationships in streams. *Hydrobiologia*, 544(1): 201-214.
- Jacobsen, D., Cressa, C., Mathooko, J., & Dudgeon, D. 2007. Macroinvertebrates: Composition, Life Histories and Production. En: D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Stream Ecology* Primera ed. Londres, UK Elsevier. 370-105.
- Jacobsen, D., & Marín, R. 2007. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology*, 42(4): 643-656.
- Jacobsen, D. 2008. Tropical High-Altitud Streams. En: D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Streams Ecology*. San Diego Elsevier Inc. Academic Press. 219-256 pp.
- Jacobsen, D., & Brodersen, K. P. 2008. Are altitudinal limits of equatorial stream insects reflected in their respiratory performance? *Freshwater Biology*, 53: 2295–2308.
- Jacobsen, D. 2009. Classical alpine stream types on equator: are they different? *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 30(8): 1245-1250.
- Johnson, L. B., & Host, G. E. 2010. Recent developments in landscape approaches for the study of aquatic ecosystems Recent developments in landscape approaches

- for the study of aquatic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1): 41-66.
- Johnson, R. K., Goedkoop, W., & Sandin, L. 2004. Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes. *Freshwater Biology*, 49(9): 1179-1194.
- Jones, J. I., Li, W., & Maberly, S. C. 2003. Area, altitude and aquatic plant diversity. *Ecography*, 26: 411-420.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Becerra, M. T., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J., Tovar, A., & Naranjo, L. G. 2011. Physical Geography and Ecosystems in the Tropical Andes. En: S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). 152-169 pp.
- Karr, J. R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, 6(6): 21-27.
- Karr, J. R. 1999. Defining and measuring river health. *Freshwater Biology*, 41: 221-234.
- Kato, E. 2006. Manual de Buenas Prácticas Ambientales para la Curtiembre en Centroamérica: 76: Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (EPA) y CIATEC, A.C.
- Kessler, M. 2001. Patterns of diversity and range size of select plant group along an elevation transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1897-1921.
- Kessler, M. 2006. Bosques de Polylepis. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz Universidad Mayor de San Andrés. 110-120 pp.
- Klijn, F., & Udo de Haes, H. 1994. A herarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. *Landscape Ecology*, 9(2): 89-104.
- Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 367-382.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution* 22(11): 569-574.

- Kraft, N. J. B., Comita, L. S., Chase, J. M., Sanders, N. J., Swenson, N. G., Crist, T. O., Stegen, J. C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M. J., Cornell, H. V., Davies, K. F., Freestone, A. L., Inouye, B. D., Harrison, S. P., & Myers, J. A. 2011. Disentangling the Drivers of  $\beta$  Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science*, 333: 1755-1758.
- Lalanne, A., & Carsen, A. 2005. Proyecto piloto de producción más limpia y reducción de la contaminación por efluentes industriales. Desarrollo de casos demostrativos en Uruguay.: 51: FREAPLATA.
- Lancaster, J. 2000. Geometric scaling of microhabitat patches and their efficacy as refugia during disturbance. *Journal of Animal Ecology*, 69(3): 442-457.
- Larsen, T. H., Escobar, F., & Armbrrecht, I. 2011. Insects of the Tropical Andes: Diversity Patterns, Processes and Global Change. En: S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). 228-244 pp.
- Lencioni, V., Marziali, L., & Rossaro, B. 2007. *I Ditteri Chironomidi morfologia, tassonomia, ecologia, fisiologia e zoogeografia*. Trento. Quaderni del Museo Tridentino di Scienze Naturali. 172 pp.
- Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., & Oberdorff, T. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14: 325-334.
- Leps, J., & Smilauer, P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge, New York. Cambridge University Press. 269 pp.
- Lobo, J., & Halffter, G. 2000. Biogeographical and Ecological Factors Affecting the Altitudinal Variation of Mountainous Communities of Coprophagous Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a Comparative Study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1): 115-126.
- López, W., & Duque, Á. 2010. Patrones de diversidad alfa en tres fragmentos de bosques montanos en la región norte de los Andes, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 58(1): 483-498.

- Lorion, C. M., & Kennedy, B. P. 2009. Relationships between deforestation, riparian forest buffers and benthic macroinvertebrates in neotropical headwater streams. *Freshwater Biology* 54: 165–180.
- Lyons, S. K., & Willig, M. R. 1999. A Hemispheric Assessment of Scale Dependence in Latitudinal Gradients of Species Richness. *Ecology*, 80(8): 2483-2491.
- Maddock, I. 1999. The importance of physical habitat assessment for evaluating river health. *Freshwater Biology*, 41(2): 373-391.
- Magurran, A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición* (Primera ed.). Barcelona. Ediciones Vedral. 200 pp.
- Maldonado, M., Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega, H., Encalada, A. C., Carvajal-Vallejos, F. M., Rivadeneira, J. F., Acosta, F., Jacobsen, D., Crespo, Á., & Rivera-Rondón, C. A. 2011. Biodiversity in Aquatic Systems of the Tropical Andes. En: S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). 276-294 pp.
- Márquez, E. J., Fariñas, M. R., Briceño, B., & Rada, F. J. 2004. Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan paramo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 649-660.
- Marziali, L., Armanini, D., Cazzola, M., Erba, S., Toppi, E., Buffagni, A., & Rossaro, B. 2010. Responses of Chironomidae larvae (Insecta, Diptera) to ecological quality in mediterranean river mesohabitats (South Italy). *River Research and Applications*, 26: 1036-1051.
- McCune, B., & Mefford, F. 1999. Multivariate Analysis of Ecological Data V 4.2. In M. Software (Ed.). Glenden Beach, Oregon, USA.
- Medina, A., & Paggi, A. C. 2004. Composición y abundancia de Chironomidae (Diptera) en un río serrano de zona semiárida (San Luis , Argentina). *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, 63: 107-118.
- Medina, A., Scheibler, E. E., & Paggi, A. C. 2008. Distribución de Chironomidae (Diptera) en dos sistemas fluviales ritrónicos (Andino-serrano) de Argentina. *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, 67: 69-79.
- Mena, P., & Hofstede, R. 2006. Los páramos ecuatorianos. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz Universidad Mayor de San Andrés. 91-109 pp.

- Merritt, R., & Cummins, K. W. 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America* (3th ed.). Iowa, USA. Kendall Hunt Publishing. 862 pp.
- Meyer, J., Kaplan, L., Newbold, D., Strayer, D., Woltemade, C., Zedler, J., Beilfuss, R., Carpenter, Q., Semlitsch, R., Watzin, M., & Zedler, P. 2003. *WHERE RIVERS ARE BORN : The Scientific Imperative for Defending Small Streams and Wetlands*. Washigton, D.C. Sierra Club and American Rivers. 26 pp.
- Milner, A. M., & Gloyne-Phillips, I. T. 2005. The role of riparian vegetation and woody debris in the development of macroinvertebrate assemblages in streams. *River Research Applications*, 21: 403–420.
- Miserendino, M. L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia*, 444: 147-158.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Rocklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., & Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient : speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315-331.
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., da Fonseca, G. a. B., & Olivieri, S. 1998. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology*, 12(3): 516-520.
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., Queimaliños, C. P., Añón Suárez, D. A., Diéguez, M. C., & Albariño, R. J. 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 3: 179-186.
- Molina, C., Gibon, F., Pinto, J., & Rosales, C. 2008. Estructura de macroinvertebrados acuáticos en un río altoandino de la cordillera real, Bolivia: variación anual y longitudinal en relación a factores ambientales. *Ecología Aplicada*, 7(1,2): 105-116.
- Montalto, L., & Paggi, A. C. 2009. Diversity of chironomid larvae in a marginal fluvial wetland of the Middle Paraná River floodplain, Argentina. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 42: 289-300.
- Montgomery, D., Balco, G., & Willett, S. 2001. Climate, tectonics, and the morphology of the Andes. *Geology*, 29(7): 579–582.
- Morais, S. S., Molozzi, J., Viana, A., Viana, T. H., & Callisto, M. 2010. Diversity of larvae of littoral Chironomidae (Diptera: Insecta) and their role as bioindicators

- in urban reservoirs of different trophic levels. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 70: 995-1004.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. CYTED- UNESCO-SAE. México D.F. 103-115 pp.
- Moya, N., Goitia, E., & Siles, M. 2003. Tipología de ríos de la región piedemonte andino en Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 13: 95 -115.
- Moya, N., Tomanova, S., & Oberdorff, T. 2007. Initial development of a multi-metric index based on aquatic macroinvertebrates to assess streams condition in the Upper Isiboro-Sécure Basin, Bolivian Amazon. *Hydrobiologia*: 107-116.
- Munné, A., Prat, N., Solá, C., Bonada, N., & Rieradevall, M. 2003. A simple field method for assessing the ecological quality of riparian habitat in rivers and streams: QBR index. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13: 147-163.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Mykrä, H., Heino, J., & Muotka, T. 2007. Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2): 149-159.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T., & Rahbek, C. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453: 216-219.
- Núñez, M., & Prat, N. 2009. *Efectes de la sequera i les crescudes en els índexs biològics al riu Llobregat*. Departament d'Ecologia. Master d'Ecologia Fundamental i Aplicada. Treball de Máster, Universitat de Barcelona, Barcelona. 36 pp.
- Oberdorff, T., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Leprieur, F., Beauchard, O., Brosse, S., & Dürr, H. H. 2011. Global and regional patterns in riverine fish species richness: A review. *International Journal of Ecology*, 2011: 1-12.
- Ordóñez, V. 2011. *Influencia del uso del suelo y la cobertura vegetal natural en la integridad ecológica de los ríos altoandinos al noreste del Ecuador*. Colegio de Postgrados Maestría en Ecología con mención en Manejo de Recursos Naturales Universidad San Francisco de Quito, Quito. 49 pp.



- Paggi, A. 2003. Los quironómidos (Diptera) y su empleo como bioindicadores. *Biología Acuática*, 21: 50-57.
- Paggi, A. 2009. Diptera Chironomidae. En: E. Domínguez, & H. Fernández (Eds.), *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*, 1a ed. Tucumán-Argentina Fundación Miguel Lillo. 383-409 pp.
- Palma, A., & Figueroa, R. 2008. Latitudinal Diversity of Plecoptera (INSECTA) on Local and Global Scales. *Illiesia*, 4(8): 81-90.
- Palmer, C., Palmer, A., O'Keeffe, J., & Palmer, R. 1994. Macroinvertebrate community structure and altitudinal changes in the upper reaches of a warm temperate southern African river. *Freshwater Biology*, 32: 337-347.
- Pardo, I., Álvarez, M., Casas, J., Moreno, J. L., Vivas, S., Bonada, N., Alba-Tercedor, J., Jáimez-Cuéllar, P., Moyà, G., Prat, N., Robles, S., Suárez, M. L., Toro, M., & Vidal-Abarca, M. R. 2002. El hábitat de los ríos mediterráneos. Diseño de un índice de diversidad de hábitat. *Limnetica*, 21(3-4): 115-133.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, 100(910): 33-46.
- Pinder, L. C. V. 1983. The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holartic region- Introduction. *Entomologica Scandinavica Supplement*, 19: 7-10.
- Poff, N. L. 1997. Landscape filters and species traits: toward mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, 16(2): 391-409.
- Poff, N. L., & Allan, J. D. 2011. Functional Organization of Stream Fish Assemblages in Relation to Hydrological Variability. *Ecological Society of America*, 76(2): 606-627.
- Pourrut, P. 1995. *El agua en el Ecuador: Clima, precipitaciones, escorrentía*. Quito-Ecuador. Corporación Editorial Nacional. 118 pp.
- Prat, N. 2002. El proyecto GUADALMED. *Limnetica*, 21(3-4): 1-3.
- Prat, N., Ríos, B., Acosta, R., & Rieradevall, M. 2009. Los macroinvertebrados como indicadores de calidad de las aguas. En: E. Domínguez, & H. Fernández (Eds.), *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*, Primera ed. San Miguel de Tucumán Fundación Miguel Lillo. 631-654 pp.
- Prat, N., Acosta, R., Villamarín, C., & Rieradevall, M. 2011a. *Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Diptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú. Clave para la determinación de los principales*

- morfortipos larvarios*. Barcelona. Grupo de Investigación F.E.M., Departamento de Ecología Universidad de Barcelona. [www.ub.edu/riosandes](http://www.ub.edu/riosandes). 37 pp.
- Prat, N., Rieradevall, M., Acosta, R., & Villamarín, C. 2011b. *Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Diptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú. Clave para la determinación de los géneros*. Grupo de Investigación F.E.M., Departamento de Ecología Universidad de Barcelona. [www.ub.edu/riosandes](http://www.ub.edu/riosandes). 78 pp.
- Príncipe, R. E., Boccolini, M. F., & Corigliano, M. C. 2008. Structure and Spatial-Temporal Dynamics of Chironomidae Fauna (Diptera) in Upland and Lowland Fluvial Habitats of the Chocancharava River Basin (Argentina). *International Review of Hydrobiology*, 93: 342-357.
- Príncipe, R. E., Gualdoni, C. M., Oberto, A. M., Raffaini, G. B., & Corigliano, M. C. 2010. Spatial-temporal patterns of functional feeding groups in mountain streams of Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 20: 257-268.
- Puntí, T. 2007. *Ecology of Chironomidae communities in mediterranean reference streams*. Departamento de Ecología Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona. 151 pp.
- Rabeni, C. F. 2000. Evaluating physical habitat integrity in relation to the biological potential of streams. *Environmental Protection*, 422/423: 245-256.
- Rabeni, C. F., & Wang, N. 2001. Bioassessment of streams using macroinvertebrates: are the chironomidae necessary? *Environmental monitoring and assessment*, 71: 177-185.
- Rae, J. G. 1989. Chironomid Midges as Indicators of Organic Pollution in the Scioto River Basin, Ohio. *Ohio J. SCI.*, 89: 5-9.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2): 200-205.
- Ribera, I., & Vogler, A. P. 2000. Habitat type as a determinant of species range sizes: the example of lotic-lentic differences in aquatic Coleoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71(1): 33-52.
- Rieradevall, M., & Brooks, S. J. 2001. An identification guide to subfossil Tanypodinae larvae (Insecta : Diptera : Chironomidae) based on cephalic setation. *Journal of Paleolimnology*, 25: 81-99.

- Ríos-Touma, B. 2004. *Estudio de las condiciones de referencia de las cuencas de los ríos Pita, San Pedro y Machangara*. Departament d'Ecologia. Trabajo de Diplomado en Estudios Avanzados, Universitat de Barcelona, Barcelona. 51 pp.
- Ríos-Touma, B. 2008. *Comunidades de macroinvertebrados en un río altoandino: Importancia del microhábitat, dinámica de la deriva, papel de la materia orgánica y relevancia de la ovoposición*. Departament d'Ecologia. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona. 184 pp.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A. C., & Prat, N. 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International Review of Hydrobiology*, 96(6): 667-685.
- Ríos-Touma, B., Acosta, R., & Prat, N. in prep. Distribution of macroinvertebrate communities in the high Andes and their tolerance to pollution. A review and proposal of a biotic index for high Andean streams (Andean Biotic Index, ABI).
- Rios, S. L., & Bailey, R. C. 2006. Relationship between Riparian Vegetation and Stream Benthic Communities at Three Spatial Scales. *Hydrobiologia*, 553: 153-160.
- Rivera, N. R., Muñoz-Pedrerros, A., & Encina, F. 2002. La calidad físico química de las aguas en la reserva nacional Malleco en la IX región de Chile. *Información Tecnológica*, 13(6): 37-45.
- Roback, S. S., & Coffman, W. P. 1983. Results of the Catherwood Bolivian- Peruvian Altiplano Expedition Part II. Aquatic Diptera including Montane Diamesinae and Orthoclaadiinae (Chironomidae) from Venezuela. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 135: 9-79.
- Roldán, G. 1996. *Guía para el estudio de macroinvertebrados del departamento de Antioquia Universidad de Antioquia* (Primera ed.). Bogotá-Colombia. Universidad de Antioquia. 217 pp.
- Roldán, G. 1999. Los macroinvertebrados y su valor como indicadores de la calidad del agua. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(88): 375-397.
- Roldán, G., & Ramírez, J. J. 2008. *Fundamentos de la limnología neotropical* (Segunda ed.). Bogotá-Colombia. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales; Universidad Católica de Oriente. 442 pp.
- Ruíz-Moreno, J., Ospina-Torres, R., Gómez-Sierra, H., & Riss, W. 2000a. Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae) de la

- sabana de Bogotá. III. Subfamilias Tanypodinae y Diamesinae. *Caldasia*, 22: 34-60.
- Ruíz-Moreno, J. L., Ospina-Torres, R., & Riss, W. 2000b. Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae) de la sabana de Bogotá. II. Subfamilia Chironominae. *Caldasia*, 22: 15-33.
- Sánchez-Montoya, M., Vidal-Abarca, M., & Suárez, M. 2010. Comparing the sensitivity of diverse macroinvertebrate metrics to a multiple stressor gradient in Mediterranean streams and its influence on the assessment of ecological status. *Ecological Indicators*, 10: 896-904.
- Sánchez-Vega, I., & Dillon, M. O. 2006. Jalcas. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. Kvist, F. Borchsenius, & H. Balslev (Eds.), *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz Universidad Mayor de San Andrés. 77-90 pp.
- Sánchez, Ó., Mónica Herzig, Peters, E., Márquez-Huitzil, R., & Zambrano, L. 2007. *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México* (Primera ed.). México D.F. Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat). Impresora y Encuadernadora Progreso, S.A. de C.V. 293 pp.
- Sanders, N. 2002. Elavation gradients in ant species richness: area, geometry an Rapoport's rule. *Ecography*, 25(25-32).
- Sanders, N. J., & Rahbek, C. 2012. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35: 1-3.
- Sarmiento, F. O., & Frolich, L. M. 2002. Andean Cloud Forest Tree Lines. Naturalness, Agriculture and the Human Dimension. *Mountain Research and Development*, 22: 278-287.
- Scheibler, E., Pozo, V., & Paggi, A. 2008. Distribución espacio-temporal de larvas de Chironomidae (Diptera) en un arroyo andino (Uspallata, Mendoza, Argentina). *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, 67: 45-58.
- Schnell, Ø., Rieradevall, M., Granados, I., & Hanssen, O. 1999. A chironomid taxa coding system for use in ecological and palaeoecological databases, *NIVA REPORT*: 19 pp No. 3710-97: Molar Lake Researc (MOLAR) Project Manual, Annex B. ISBN: 82-577-3276-1.
- Segnini, S. 2003. El uso de los macroinvertebrados bentónicos como indicadores de la condición ecológica de los cuerpos de agua corriente. *Ecotropicos*, 16(2): 45-63.

- Segnini, S., & Chacón, M. M. 2005. Caracterización fisicoquímica del hábitat interno y ribereño de los ríos andinos en la cordillera de Merida, Venezuela. *Ecotropicos*, 18(1): 38-61.
- Simião-Ferreira, J., De Marco, P., Mazão, G. R., & Carvalho, A. R. 2009. Chironomidae assemblage structure in relation to organic enrichment of an aquatic environment. *Neotropical entomology*, 38: 464-471.
- Sites, R. W., Willig, M. R., & Linit, M. J. 2003. Macroecology of Aquatic Insects: A Quantitative Analysis of Taxonomic Richness and Composition in the Andes Mountains of Northern Ecuador. *Biotropica*, 35(2): 226-239.
- Smith, J. G., Beauchamp, J. J., & Stewart, A. J. 2005. Alternative approach for establishing acceptable thresholds on macroinvertebrate community metrics. *Journal of North American Benthological Society*, 24(2): 428–440.
- Solimini, A., Bazzanti, M., Ruggiero, A., & Carchini, G. 2008. Developing a multimetric index of ecological integrity based on macroinvertebrates of mountain ponds in central Italy. *Hydrobiologia*, 597: 109-123.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *The Journal of Animal Ecology*, 46(2): 337-365.
- Statgraphics. 1994–2000. Statgraphics Plus 5.0: Statistical Graphics Corporation © 1994–2000.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2): 240-256.
- Takahashi, M. A., Higuti, J., Bagatini, Y. M., Zviejkovski, I. P., & Velho, L. F. M. 2008. Composition and biomass of larval chironomid (Insecta , Diptera) as potential indicator of trophic conditions in southern Brazil reservoirs. *Acta Limnol. Bras.*, 20: 5-13.
- Tejerina-Garro, F. L., Maldonado, M., Ibáñez, C., Pont, D., Roset, N., & Oberdorff, T. 2005. Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(1): 91-108.
- Tejerina, E., & Molineri, C. 2007. Comunidades de Chironomidae (Diptera) en arroyos de montaña del NOA: comparación entre Yungas y Monte Chironomidae (Diptera) communities from Northwestern Argentinean mountain streams: comparison between Yungas and Monte. *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, 66: 169-177.

- Ter Braak, C., & Šmilauer, P. 1998. Canoco for Windows. V. 4.5. Microcomputer Power. Ithaca, New York.
- Tomanova, S., Tedesco, P. A., Campero, M., Van Damme, P. A., Moya, N., & Oberdorff, T. 2007. Longitudinal and altitudinal changes of macro-invertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology*, 170(3): 233-241.
- Tomanova, S., & Usseglio-Polatera, P. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology. Archiv für Hydrobiologie*, 170(3): 243–255.
- Tonn, W., Magnuson, J., Rask, M., & Toivonen, J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *The American Naturalist*, 136(3): 345-375.
- Toro, M., Robles, S., Avilés, J., Nuño, C., Vivas, S., Bonada, N., Prat, N., Alba-Tercedor, J., Casas, J., Guerrero, C., Jáimez-Cuéllar, P., Moreno, J. L., Moyá, G., Ramon, G., Suárez, M. L., Vidal-Abarca, M. R., Álvarez, M., & Pardo, I. 2002. Calidad de las aguas de los ríos mediterráneos del proyecto GUADALMED. Características físico-químicas. *Limnetica*, 21(3-4): 63-75.
- Turcotte, P., & Harper, P. P. 1982. The macro-invertebrate fauna of a small Andean stream. *Freshwater Biology*, 12: 411-419.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., & Tachet, H. 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 43: 175-205.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1): 130-137.
- Vinson, M. R., & Hawkins, C. P. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual review of entomology*, 43: 271-293.
- Walsh, C. J., Waller, K. A., Gehling, J., & Mac Nally, R. 2007. Riverine invertebrate assemblages are degraded more by catchment urbanisation than by riparian deforestation. *Freshwater Biology*, 52: 574–587.
- Wallin, M., Wiederholm, T., & Johnson, K. 2003. Guidance on establishing reference conditions and ecological status class boundaries for inland surface waters 93 pp: CIS-WFD Strategic Co-ordination Group.

- Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiederholm, T. 1983. *Chironomidae of the Holarctic region*. Borgströms Tryckeri, Montala. Entomologica Scandinavica Supplement. Supplement No. 19. 455 pp.
- Wiens, J. J., Pyron, R. A., & Moen, D. S. 2011. Phylogenetic origins of local scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14: 643-652.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 273-309.
- Winckell, A., Zebrowski, C., & Sourdat, M. 1997. *Los Paisajes Naturales del Ecuador*. Quito-Ecuador. Centro Ecuatoriano de Investigación Geográfica. 417 pp.
- Wiseman, C. D. 2003. Multi-Metric Index Development for Biological Monitoring in Washington State Streams. *Washington State Department of Ecology, Environmental Assessment Program*: 29 pp.
- Yarupait, G., & Albán, J. 2003. Flora silvestre de los Andes centrales del Perú : un estudio en la zona de Quilcas , Junín. *Revista Peruana de Biología*, 10: 155-162.
- Young, K. 2011. Introduction to Andean Geographies. En: S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). 276-294 pp.