



UNIVERSITAT
POLITÈCNICA
DE VALÈNCIA

Departamento de Ingeniería Hidráulica y Medio Ambiente

**INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES HIDRÁULICAS E
HIDROLÓGICAS EN LA VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL
DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS
ACUÁTICOS EN RÍOS ALTOANDINOS DE CABECERA AL SUR
DE ECUADOR**

TESIS DOCTORAL

Autor:

Diego Vimos Lojano

Director:

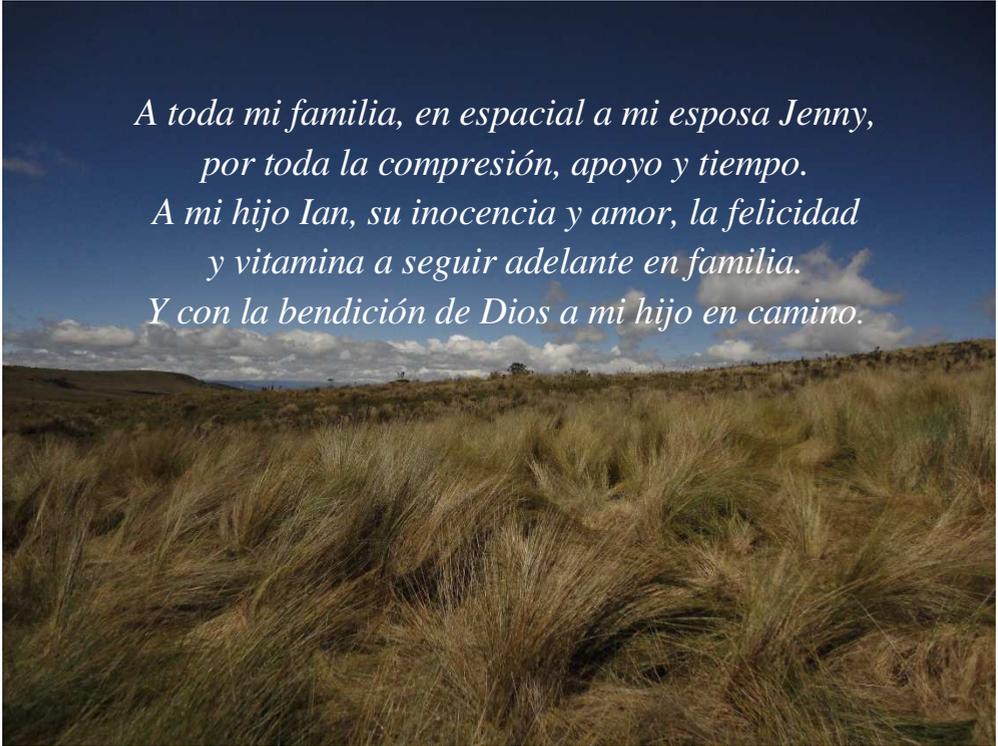
Dr. Francisco Martínez Capel

Co-Directora:

Dra. Henrietta Hampel

Valencia, Julio 2017

*A toda mi familia, en especial a mi esposa Jenny,
por toda la comprensión, apoyo y tiempo.
A mi hijo Ian, su inocencia y amor, la felicidad
y vitamina a seguir adelante en familia.
Y con la bendición de Dios a mi hijo en camino.*



AGRADECIMIENTOS

Durante estos cinco años en la realización de mi tesis doctoral debo agradecer a todas aquellas personas e instituciones que participaron de una u otra con su apoyo en su ejecución.

Debo agradecer principalmente a mis dos directores, a Henni quien me permitió formar parte del grupo de investigación del Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad de Cuenca desde su formación (2010), y de motivarme a realizar el doctorado con su co-dirección. De igual manera estoy muy agradecido con Paco, su entrega, dirección y conocimiento fueron de mucha importancia en esta tesis doctoral, sabiendo de las dificultades que se tiene en la recolección de datos en Sudamérica, con reuniones y análisis minuciosos que lograron plasmarse. Además, a la familia de Paco quienes lograron que todos estos viajes a Gandía, sean muy agradables.

Agradezco a todos los compañeros del Departamento de Recursos Hídricos y Ciencias Ambientales de la Universidad de Cuenca, al director Dr. Rolando Celleri y en especial a los colegas que participaron dentro del Laboratorio de Ecología Acuática: Jenny, Iván, Diana, Verónica, Wilson, Andres, y todos los pasantes.

Al Dr. Raúl Vazquez, por sus valiosos aportes en dos de los manuscritos escritos como coautor. Al Prof. Jan Feyen por la edición de pulido constructivo de uno de los manuscritos. Al Prometeo Raúl Acosta por la revisión taxonómica. A los profesores Carles Ibañez y Migue Alonso por los consejos en el análisis de datos.

Al Ing. Vicente Jaramillo y a todo el personal del Proyecto Quinsacocha por el apoyo logístico en los muestreos realizados en la microcuenca del río Zhurucay durante los años 2010 al 2013. A la Fundación Cordillera Tropical, por todo el apoyo logístico para las fases de campo.

A mis amigos Rafa, Virginia, Juan Diego, Javi, Julia, Isabel y Carlos quienes supieron dar sus conocimientos, experiencia, amistad y apoyo. También a mis amigos Daniel, Alexandra, Flor y Geovanni, con quienes fueron amenas los primeros años en Valencia.

Agradezco de manera especial a la Beca doctoral otorgada en el 2011 por la Secretaría de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) de la República del Ecuador. Además, parte de la investigación tuvo el financiamiento del Proyecto SENESCYTPIC 11-726 (Interpretación de procesos hidro-ecológicos como base para evaluar el flujo ecológico en la cuenca del Paute y Jubones), la hidroeléctrica CELECEP y la DIUC (Departamento de Investigación de la Universidad de Cuenca).

Al proyecto SENESCYT PIC 11-715 (Impacto del cambio de uso de la tierra en la hidrogeoquímica de las cuencas andinas) para proporcionar algunos datos hidrológicos. A la Corporación Nacional de Electricidad de Ecuador (CELEC EP-Hidropaute) y el Directorio de Investigación de la UC (DIUC).

Y por último, quiero agradecer a mis padres, hermanos y sobrinos que siempre me supieron dar todo su apoyo y fuerza, que en conjunto supimos superar las grandes dificultades presentadas. Además, a toda mi familia que vive en España, quienes siempre estuvieron prestos a ayudarme en cuanto fuera necesario.

Nuevamente muchas gracias a todos y que me disculpen de aquellos que no fueron nombrados.

RESUMEN

Hoy en día en el Ecuador existe un mayor interés por la conservación de los recursos naturales, y especialmente por los ecosistemas acuáticos por la alta biodiversidad que albergan y los servicios ambientales que proporcionan al hombre. Entre ellos están las cuencas hídricas de cabecera, sometidas a una creciente presión antropogénica y a posibles efectos negativos en la estructura, composición y funcionamiento del ecosistema fluvial, aún poco conocidos en la región Andina. La comprensión de dichos efectos requiere primero el estudio de condiciones prístinas de referencia, incluyendo los análisis de la variación espacial y temporal de las comunidades.

Por ello, se ejecutó esta investigación en arroyos cuasi-prístinos ubicados entre los 2,900 a 3730 metros de altitud en dos cuencas hidrográficas andinas al sur de Ecuador. Los objetivos fundamentales fueron: (1) Examinar los patrones de variación de la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos según el tipo de cobertura vegetal dominante en las riberas; (2) analizar la influencia de los principales factores ambientales en la estructura y densidad de las comunidades de EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) durante períodos sin eventos hidrológicos elevados; (3) conocer los principales indicadores hidrológicos determinantes de la dinámica temporal de las comunidades acuáticas a escala de mesohábitat; y (4) analizar la variación de los principales taxones dominantes de la comunidad durante los caudales bajos según distintos tipos de hábitats.

Para el cumplimiento los objetivos anteriores, se ejecutaron diferentes metodologías que implicaron la recolección de información sobre la vegetación de ribera, físico-química del agua, hidrología, hidráulica y macroinvertebrados acuáticos durante 40 meses. A nivel espacial, se encontró que estos arroyos de cabecera cuasi-prístinos con un buen estado de conservación comparten muchas

de las características ambientales y biológicas, las cuales condicionan la presencia de un bajo número de taxones y el dominio de pocos grupos en estos ecosistemas de montaña debido a factores de gran escala, tales como la altitud, y específicamente por el tipo de cobertura vegetal y geología de la cuenca. Posteriormente, a mayor detalle, los análisis mostraron diferencias a escala de mesohábitat y microhábitat. Específicamente, se demostró que las variables relacionadas con la fuerza del flujo (velocidad, número Froude y tensión cortante) influyen de modo decisivo en la presencia y densidad de algunos macroinvertebrados; dichas relaciones podrían explicarse por los rasgos hidromorfológicos de los organismos para resistir la fuerza de la corriente, o por otros rasgos relacionadas con sus hábitos alimenticios.

En cuanto a la variación en el tiempo, se observó que el patrón hidrológico es un factor clave en la dinámica temporal de las comunidades acuáticas. En concreto, la frecuencia y la magnitud de los caudales punta o picos actúan sobre la densidad de los taxones y métricas de la comunidad. Estos eventos altos de caudal causan un arrastre parcial sobre toda la comunidad, inclusive sobre los taxones adaptados a condiciones altas de flujo, dando como resultados un mejor equilibrio de la comunidad debido al descenso de los pocos taxones dominantes. Posteriormente, el análisis por separado en los períodos de caudal bajo indicó una recuperación de las proporciones de los taxones pioneros (familia Chironomidae) de estos ecosistemas. Sin embargo, se pudo detectar una cierta influencia negativa de estos niveles bajos de flujo y a su vez al incremento de la temperatura en la comunidad bentónica, tanto para los organismos habituales en estos arroyos (Chironomidae, *Girardia*, *Hyalella*) como otros más sensibles (*Ecuaphlebia*) a las condiciones mínimas de caudal. Concretamente el incremento de la temperatura afecta a organismos sensibles a esta variación, pero a su vez permite una mayor velocidad en el desarrollo de los estadios de taxones multivoltinos.

Finalmente, es importante continuar con estos estudios con el objeto de conocer mejor la respuesta de la comunidad a diversos escenarios de regímenes de flujo (períodos anuales secos y muy húmedos) en estos ecosistemas acuáticos de montaña, siendo la base para una gestión eco-hidrológica y sostenible, ante las amenazas que sufren estos sensibles ecosistemas, como el cambio climático y la regulación de caudales; son además la base para los estudios de caudales ecológicos. Por otro lado la biología y ecología de las especies es un importante campo aún en desarrollo para la región.

RESUM

Avui en dia a l'Equador existeix un major interès per la conservació dels recursos naturals, i especialment pels ecosistemes aquàtics, per l'alta biodiversitat que alberguen i els serveis ambientals que proporcionen a l'esser humà. Entre aquests estan les conques hídriques de capçalera, sotmeses a una creixent pressió antropogènica i a possibles efectes negatius en l'estructura, composició i funcionament de l'ecosistema fluvial, encara poc coneguts a la regió andina. La comprensió de tals efectes requereix, en primer lloc, l'estudi de les condicions primigènies de referència, incloent les anàlisis de la variació espacial i temporal de les comunitats.

Per això mateix, s'executà aquesta recerca en rierols quasi-primigenis ubicats entre els 2,900 i 3,730 metres d'altitud en dues conques hidrogràfiques andines, al sud d'Equador. Els objectius fonamentals foren: (1) examinar els patrons de variació de l'estructura i composició de les comunitats de macroinvertebrats aquàtics segons el tipus de cobertura vegetal dominant a les riberes; (2) analitzar la influència dels principals factors ambientals en l'estructura i densitat de les comunitats de EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) durant períodes sense esdeveniments hidrològics elevats; (3) conèixer els principals indicadors hidrològics determinants de la dinàmica temporal de les comunitats aquàtiques a escala de mesohàbitat; i (4) analitzar la variació dels principals taxons dominants de la comunitat durant els cabals baixos segons distints tipus d'hàbitats.

Per al compliment dels objectius anteriors, s'executaren diferents metodologies que implicaren la recol·lecció d'informació de vegetació de ribera, físico-química de l'aigua, hidrologia, hidràulica, i macroinvertebrats aquàtics durant 40 mesos. A nivell espacial, es va trobar que aquests rierols de capçalera quasi-primigenis amb un bon estat de conservació comparteixen moltes de les característiques ambientals i biològiques, les quals condicionen la presència d'un

baix nombre de taxons i el domini de pocs grups en aquests ecosistemes de muntanya degut a factors de gran escala, com ara l'altitud, i específicament el tipus de cobertura vegetal i geologia de la conca. Posteriorment, a un major detall, les anàlisis mostraren diferències a escala de mesohàbitat i microhàbitat. Específicament, es demostrà que les variables relacionades amb la força del flux (velocitat, número Froude i tensió tallant) influeixen de forma decisiva en la presència i densitat d'alguns macroinvertebrats; dites relacions podrien explicar-se pels trets hidromorfològics dels organismes per resistir la força del corrent; o per d'altres trets relacionats amb els seus hàbits alimentaris.

Pel que fa a la variació en el temps, es va observar que el patró hidrològic és un factor clau en la dinàmica temporal de les comunitats aquàtiques. En concret, la freqüència i la magnitud dels cabals punta o pics actuen sobre la densitat dels taxons i mètriques de la comunitat. Aquests esdeveniments d'alts cabals causen un arrossegament parcial sobre tota la comunitat, inclusivament sobre els taxons adaptats a condicions altes de flux, donant com a resultat un millor equilibri de la comunitat a causa del descens dels pocs taxons dominants. Posteriorment, l'anàlisi per separat en els períodes de cabal baix va indicar una recuperació de les proporcions dels taxons pioners (família Chironomidae) d'aquests ecosistemes. No obstant, es va poder detectar una certa influència negativa d'aquests nivells baixos de flux i al mateix temps a l'increment de la temperatura, en la comunitat bentònica, tant per als organismes habituals en aquests rierols (Chironomidae, *Girardia*, *Hyaella*) com d'altres més sensibles (*Ecuaphlebia*) a les condicions mínimes de cabal. Concretament, l'increment de la temperatura afecta a organismes sensibles a aquesta variació, però al mateix temps permet una major velocitat en el desenvolupament dels estadis de taxons multivoltins.

Finalment, és important continuar amb aquests estudis amb l'objectiu de conèixer millor la resposta de la comunitat a diversos escenaris de règims de flux (períodes anuals secs i molt humits) en aquests ecosistemes aquàtics de muntanya,

base per a la bona gestió eco-hidrològica i sostenible, davant les amenaces que pateixen aquests sensibles ecosistemes, com el canvi climàtic i la regulació de cabals; són, a més, la base per als estudis de cabals ecològics. D'altra banda, la biologia i l'ecologia de les espècies és encara un camp en desenvolupament per a la regió.

ABSTRACT

In Ecuador it has been recently noticed a relevant increase of interest on the conservation of natural resources, especially on the aquatic ecosystems, due to the high levels of biodiversity and ecosystem services that they provide. Among such ecosystems, the watersheds corresponding to headwaters are suffering increasing human pressures which exert negative effects on the ecosystem structure, composition and functioning, but the knowledge about such effects is still scarce.

This dissertation focused on natural and nearly pristine streams of two Andean watersheds in the Southern Ecuador, between 2,900 and 3,730 metres above sea level. The main objectives were; 1) to examine the patterns of the structure and composition of the aquatic macroinvertebrate communities and its relation with the dominant riparian vegetation; 2) to analyse the influence of the fundamental environmental factors on the structure and density of the EPT communities (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera), during periods without relevant hydrological disturbances; 3) to determine the main hydrological indices influencing the temporal dynamics of the aquatic communities at the mesohabitat scale; 4) to analyse the temporal variation of the main macroinvertebrate taxa during periods of maintained low flows in different types of habitat.

To achieve these goals, different sampling methods were implemented, involving data collection regarding riparian vegetation, physico-chemical properties of the water, hydrology, hydraulics and aquatic macroinvertebrates during 40 months. Concerning the spatial patterns, the target streams showed very similar environmental and biological characteristics which determine the presence of a low number of taxa and the dominance of very few of them; some of those large-scale factors were the type of riparian vegetation and geology. The analyses at lower spatial scale in four streams showed differences in the community at

mesohabitat and microhabitat scale. Specifically, it was demonstrated the critical influence of variables related with flow strength (velocity, Froude number, shear stress) on the presence and density of some taxa; such relations could be explained by the hydromorphological traits of the organisms to resist the flow, and other traits related with their feeding habits.

Concerning the variation in time, it was demonstrated the critical role of the hydrological patterns in the temporal dynamics of the community. Specifically, the frequency and magnitude of high flows exert important effects on the densities of some taxa as well as on community metrics. The high-flow events produce the dragging of part of the community, even of some taxa adapted to swift water, producing a balancing effect in the community due to the reduction of the few dominant taxa. The analyses focused on the low-flow periods only, indicated the recovery in the proportions of the pioneer taxa (familia Chironomidae). However, these low flows and the increase of water temperature exerted a negative influence on the community, both on very frequent taxa (Chironomidae, *Girardia*, *Hyaella*) and on other taxa with more sensitivity to low flows (*Ecuaphlebia*). The increase of temperature pose negative effects on some sensitive taxa but it allows a faster development of some organisms with a multivoltine life-history.

Finally, it is important to continue with these studies to get a better knowledge about the responses of the macroinvertebrate community to different scenarios of stream flow in the high mountain streams (annual cycles of extreme low or high flows). Such knowledge is fundamental for a eco-hydrological and sustainable management of these sensitive ecosystems, facing important threats such as climate change and flow regulation, and it is the base for environmental flows assessments. Besides, the biological characteristics and the ecology of many species is still a relevant field to be developed in this region.

CONTENIDO:

LISTADO DE TABLAS	IV
LISTADO DE FIGURAS	V
LISTADO DE ANEXOS	IX
CAPÍTULO 1:	1
1 INTRODUCCIÓN	1
REFERENCIAS	6
CAPÍTULO 2:	9
2 ESTADO DEL ARTE	9
2.1. <i>Las comunidades de macroinvertebrados: procesos y escalas que las controlan</i> 14	
2.1.1. <i>Procesos a macroescala.....</i>	15
2.1.2. <i>Procesos a escala intermedia o mesoescala</i>	18
2.1.3. <i>Procesos a microescala.....</i>	23
2.2. <i>Los rasgos biológicos y su relación con la ecohidrología:.....</i>	28
2.3. REFERENCIAS.....	31
CAPÍTULO 3:	39
3 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MACRO- INVERTEBRADOS BENTÓNICOS EN ARROYOS PRÍSTINOS DE LOS ANDES DEL SUR DE ECUADOR SEGÚN LA COBERTURA VEGETAL PREDOMINANTE.....	39
3.1. RESUMEN	41
3.2. INTRODUCCIÓN	43
3.3. Materiales y métodos	46
3.3.1. Área de estudio.....	46
3.3.2. Métodos.....	49
3.3.2.1. Medición de las variables ambientales	49
3.3.2.2. Muestreo biótico	50
3.3.3. Análisis estadístico.....	51
3.4. RESULTADOS	54
3.4.1. Características generales de las estaciones de muestreo	54
3.4.2. Relación entre la cobertura vegetal y las características ambientales..	58
3.4.3. Relación entre la cobertura vegetal y las comunidades acuáticas.....	59
3.4.4. Relación cobertura vegetal con la estructura de los grupos tróficos.....	67
3.5. DISCUSIÓN.....	68

3.5.1.	<i>Relación de la cobertura dominante con las características ambientales</i>	69
3.5.2.	<i>Relación de la cobertura dominante con las comunidades acuáticas</i>	70
3.6.	CONCLUSIONES	72
3.7.	REFERENCIAS	74
CAPÍTULO 4:		81
4 FACTORES DE RIBERA Y MICROHÁBITAT DETERMINANTES EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE EPT EN ARROYOS ALTOANDINOS DE CABECERA AL SUR DE ECUADOR.		81
4.1.	RESUMEN	83
4.2.	INTRODUCCIÓN	84
4.3.	MATERIALES Y MÉTODOS	87
4.3.1.	<i>Área de estudio</i>	87
4.3.2.	<i>Recolección de la información</i>	89
4.3.2.1.	<i>Muestreo de variables bióticas</i>	89
4.3.2.2.	<i>Muestreo de variables abióticas</i>	90
4.3.3.	<i>Pre-tratamiento de datos</i>	93
4.3.4.	<i>Análisis estadístico</i>	96
4.4.	RESULTADOS	98
4.5.	DISCUSIÓN	106
4.5.1.	<i>Relevancia de la vegetación de ribera</i>	107
4.5.2.	<i>Relevancia de la hidromorfología</i>	109
4.5.3.	<i>Relevancia de la calidad del agua</i>	111
4.6.	CONCLUSIONES	113
4.7.	REFERENCIAS	114
CAPÍTULO 5:		123
5 INFLUENCIA DE LA VARIACIÓN HIDROLÓGICA EN LA DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS A ESCALA DE MESOHÁBITAT EN ARROYOS ANDINOS AL SUR DE ECUADOR		123
5.1.	RESUMEN	125
5.2.	INTRODUCCIÓN	126
5.3.	MATERIALES Y MÉTODOS	128
5.3.1.	<i>Área de estudio</i>	128
5.3.2.	<i>Método de muestreo</i>	131
5.3.2.1.	<i>Datos abióticos</i>	131
5.3.2.2.	<i>Datos bióticos</i>	132
5.3.3.	<i>Tratamiento de datos hidrológicos y biológicos</i>	132

5.3.4.	<i>Análisis estadístico</i>	136
5.4.	RESULTADOS	138
5.4.1.	<i>Variables hidrológicas críticas</i>	139
5.4.2.	<i>Efecto de los eventos hidrológicos</i>	143
5.5.	DISCUSIÓN	149
5.5.1.	<i>Variables hidrológicas esenciales</i>	150
5.5.2.	<i>Efecto de los eventos hidrológicos</i>	153
5.6.	CONCLUSIONES	157
5.7.	REFERENCIAS	159
CAPÍTULO 6:		167
6 RESPUESTAS PROGRESIVAS DE LOS PRINCIPALES MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS A LOS CAUDALES BAJOS EN ARROYOS ALTOANDINOS DE CABECERA AL SUR DE ECUADOR		167
6.1.	RESUMEN	169
6.2.	INTRODUCCIÓN	170
6.3.	MATERIALES Y MÉTODOS	172
6.3.1.	<i>Área de estudio</i>	172
6.3.2.	<i>Métodos</i>	174
6.3.2.1.	<i>Muestreo biótico</i>	174
6.3.2.2.	<i>Muestreo abiótico</i>	175
6.3.3.	<i>Análisis hidrológico</i>	175
6.3.4.	<i>Análisis estadístico</i>	177
6.4.	RESULTADOS	179
6.5.	DISCUSIÓN	188
6.6.	CONCLUSIONES	193
6.7.	REFERENCIAS	193
CAPÍTULO 7:		201
7 DISCUSIÓN GENERAL		201
7.1.	DISCUSIÓN	203
7.2.	REFERENCIAS	207
CAPÍTULO 8:		213
8 CONCLUSIONES Y LINEAS FUTURAS DE INVESTIGACIÓN		213
8.1.	CONCLUSIONES	215
8.2.	LINEAS FUTURAS DE INVESTIGACIÓN	217
8.3.	REFERENCIAS	218
ANEXOS		221

LISTADO DE TABLAS

- Tabla 2.1.** Variables ecohidráulicas relacionadas con la biota acuática.....24
- Tabla 3.1.** Valores promedio (para $N = 5$) y error estándar (\pm ES) de las variables ambientales observadas en las 10 estaciones de monitoreo ubicadas en las microcuencas de los ríos Zhurucay and Pallcayacu (Ecuador) en función de las coberturas pajonal (TG), bosque de Quinua (QF) y bosque montano alto (HMF).56
- Tabla 3.2.** Macroinvertebrados encontrados en las 10 estaciones de muestreo ubicadas en las microcuencas de los ríos Zhurucay y Pallcayacu (Ecuador).....59
- Tabla 3.3.** Resultados del análisis de Redundancia (RDA) en relación a la selección de variables que explican en cierta medida la composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en función de la cobertura vegetal estudiada.66
- Tabla 4.1.** Valores promedios (\bar{x}) y desviación estándar (\pm SD) de las variables abióticas de los cuatro tramos de estudio (TG1, TG2, QF1, QF2, donde TG representa tussock grass y QF a Quinua forest) en la microcuenca alta del río Zhurucay. Los acrónimos de las variables se indican entre corchetes []. ^aVariable no incluida en el análisis. ^bLas seis categorías de sustrato analizadas se resume en tres grupos. Environmental factors (Fac-Amb. indicate the 3 groups of factors considered; e.g., riparian corridor and large-scale variables (1), hydromorphological variables (2), and physico-chemical variables (3).91
- Tabla 4.2.** Valores promedios (\bar{x}) y error estándar (\pm SD) de las abundancias absolutas de los taxones encontrados en cuatro tramos (TG1, TG2, QF1, y QF2, donde TG representa al pajona and QF representa al bosque de Quinua) en la microcuenca alta del Zhurucay. N = número de muestras en todo el estudio.100
- Tabla 5.1** Descripción de los índices hidrológicos calculados sobre caudales diarios medios. N_i se refiere al número total de índices hidrológicos obtenidos (de 1 a 6) en función del número de días (n) utilizados en el cálculo.134
- Tabla 5.2.** Coeficientes beta del análisis de regresión múltiple de las variables hidrológicas relevantes sobre (a) métricas de la comunidad y (b) los tres taxones más abundantes de macroinvertebrados en cada mesohábitat. La magnitud del valor indica su importancia en la ecuación de la regresión. El tamaño muestral fue, $N = 141$ en el mesohábitat poza (P^o), $N = 144$ en el mesohábitat tabla (T^a) y $N = 76$ en el mesohábitat corriente (C^o). Se listan las métricas y los taxones con $p \leq 0.05$142
- Tabla 5.3.** Efectos de los caudales pico, mayores (LPF) y menores (SPF), sobre las métricas de la comunidad y los taxones, según el tipo de mesohábitat, de acuerdo a la prueba estadística PERMANOVA. Se listan los valores del promedio (\bar{x}), desviación estándar (SD), estadístico (F) de las métricas y los

	taxones con $p \leq 0.05$, así como, los valores estimados del número de Froude (Fr) y la tensión cortante (SS) para cada mesohábitat y evento.....	147
Tabla 5.4.	Efectos de la duración (N, en días) de los caudales bajos (menores al percentil 25 %) sobre las métricas de la comunidad y los taxones, según el tipo de mesohábitat, de acuerdo a la prueba estadística PERMANOVA. Se listan los valores promedio de cambio en porcentaje (\bar{x}), desviación estándar (SD), estadístico (F) de las métricas y en el caso de los taxones las diferencias de las abundancias relativas entre dos campañas, solo cuando el test tiene significación $p \leq 0.05$	149
Tabla 6.1.	Listado de 14 índices hidrológicos calculados a partir de datos horarios de caudal y de la temperatura para cada campaña de muestreo.....	177
Tabla 6.2.	Resultados del análisis de similaridad (ANOSIM) entre las comunidades (disimilaridad de Bray-Curtis) por grupos de hábitats.	182
Tabla 6.3.	Coefficiente de correlación de Spearman entre las variable hidrológicas.....	184

LISTADO DE FIGURAS

Figura 2.1.	Mapa conceptual del funcionamiento de una cuenca hidrográfica y principales procesos que controlan a las comunidades biológicas. Los rectángulos representan los principales procesos en análisis y las líneas las interrelaciones generadas entre ellos.....	12
Figura 2.2.	Distribución y abundancia de las especies reflejado en los rasgos que pueden sobrepasar los filtros del hábitat (abióticos y bióticos) (representados en líneas verticales) en la jerarquía de dicho paisaje (óvalos) (Poff 1997).....	13
Figura 2.3.	Clasificación funcional de ríos en base a la escala tomado de Cortés et al. (2011): a) Hojarasca y detritos, b) piedras cubiertas con arena, c) musgo sobre rocas, d) depósito de arena y, e) barrera de rocas	14
Figura 2.4.	Hidrograma esquemático que describe la variación dentro, y sus interacciones entre los atributos ecológicamente importantes en flujos bajos y el conjunto de secuencias en eventos de flujo bajo dentro de un régimen de caudales. A) Antecedente hidrológico en un sistema con duraciones corta de eventos de caudal bajo intercaladas con frecuencia de eventos de flujo alto. B) Antecedente hidrológico en sistema con períodos largos de caudal bajo e inundaciones poco frecuentes. C1) Representación esquemática de la duración, magnitud y frecuencia de períodos con caudal bajo. C2) Representación esquemática de la estacionalidad y distribución de los períodos de caudal bajo y las tasas de cambio en el hidrograma.....	22
Figura 2.5.	Modelo teórico de α y β diversidad generados en redes de dos cuencas con un conjunto de especies regionales (γ diversidad) de 14 especies (A-N) con	

- diferentes capacidades de dispersión altitudinal y longitudinal, separadas por un rango de montañas.28
- Figura 3.1.** Ubicación de las microcuencas de estudio (a) Pallcayacu (cuenca del río Paute); y (b) Zhurucay (cuenca del río Jubones). Y la ubicación de las cuencas de los ríos Paute y Jubones en el contexto continental Ecuatoriano. HMF = bosque montano alto; TG = pajonal; QF = bosque de Quinua. Sistema de coordenadas: UTM PSAD 1956, Zona 17S.47
- Figura 3.2.** Análisis de componentes principales (PCA) de las variables ambientales en función del tipo de cobertura vegetal en las microcuencas de los ríos Zhurucay y Pallcayacu. La longitud y el ángulo de los vectores muestran el grado de correlación entre la variable ambiental y los ejes del PCA. Temp = temperatura; TDS = sólidos disueltos totales; AFDM = cantidad de materia orgánica; ORP = potencial de óxido-reducción; O₂ = oxígeno disuelto; IHF = índice del hábitat fluvial; QBR = índice de la calidad de la ribera.....58
- Figura 3.3.** Diagramas de caja con muesca de la mediana de (a) la riqueza total; (b) el índice de diversidad de Shannon-Winner; y la abundancia relativa de (c) plecoptera; y (d) no-insecta. TG = pajonal (N = 20), QF = bosque de Quinua (N = 15), HMF = bosque altoandino (N = 15).61
- Figura 3.4.** Diagramas de caja con muesca de la mediana de (a) la riqueza total; (b) el índice de diversidad de Shannon-Winner; y la abundancia relativa de (c) el taxón dominante; (d) plecoptera; (e) díptera; y (f) no-insecta. TG = pajona (N = 20), QF = bosque de Quinua (N = 15), HMF = bosque altoandino (N = 15).63
- Figura 3.5.** Resultados del análisis de redundancia (RDA), incluyendo, (a) la distribución espacial de las muestras dada por la composición de la comunidad en función de la cobertura vegetal: pajonal (TG), bosque de Quinua (QF) y bosque altoandino (HMF), y (b) las variables ambientales más influyentes (flechas en rojo), así como, los 16 taxones principales (flechas en color azul): materia orgánica (AFDM), nitritos nitratos (Nitri/Ni), *Allaudomyia* (Allaudom), *Anacroneuria* (Anacrone), *Anchytarsus* (Anchytar), *Austrolimnius* (Austrolm), Chironominae (Chironom), *Helobdella* (Helobdel), Heterelmis (Heterelm), Hydracarina (Hydracar), *Leptohyphes* (Leptohyp), Limneidae (Limneida), *Mortionella* (Mortionl), *Oxythira* (Oxythir), *Phylloecus* (Phylloec), *Simulium* (Simuliiu), *Smicridea* (Smicride), Sphaeriidae (Sphaerii), Tanypodinae (Tanypodn).65
- Figura 3.6.** Diagrama de cajas con muesca de la mediana de las abundancias relativas de raspadores (a), perforadores (b), predadores (c), y parásitos (d). TG = pajona (N = 20), QF = bosque de Quinua (N = 15), HMF = bosque altoandino (N = 15).68
- Figura 4.1.** Ubicación de la (a) cuenca del río Jubones en el Ecuador, (b) la microcuenca del río Zhurucay en la cuenca del Jubones y (c) los tramos de muestreo en la

	microcuenca alta del río Zhurucay. La vegetación es indicada como pajonal (TG) y bosque de Quinua (QF). En rectángulos las ciudades principales y en triángulo el área de estudio.	88
Figura 4.2.	Hidrogramas por unidad de área de los cuatro sitios de estudio ubicados en la microcuenca del río Zhurucay. Tussock grass (TG) y Quinua forest (QF). Los círculos en negro indican las campañas escogidas para el análisis, y los rombos en blanco las campañas descartadas. Entre corchetes se indica el área de cada microcuenca.....	95
Figura 4.3.	Análisis Parcial Canonico (pCCA) de los ocho taxones más representativos (a)(c)(e) usando como variables explicativas del (a)(b) gradiente corredor ribereño (grupo 1), (c)(d) hidromorfológicos (grupo 2) y de calidad de agua (grupo 3). Las variables significativas se resaltan con letra negrilla; otras variables fueron automáticamente graficadas para mejorar su visualización. La distribución espacial de las muestras se encuentran (b)(d)(f). TG: pajonal, QF: bosque de Quinua, Time: campaña de muestreo, AFDM: Materia orgánica del fondo del río. Número de Froude (Fr), Rugosidad relative (kv), relación ancho /profundidad (RWD), grava (Gra). Turbidez (Turb), Carbono Orgánico Total (TOC), fósforo total (TotalP).....	102
Figura 4.4.	Variación particional de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la microcuenca alta del río Zhurucay.	104
Figura 4.5.	Resultados del análisis de correlación canónica utilizando las métricas de la comunidad de acuerdo a las variables ambientales encontrados en la microcuenca alta de arroyos de Zhurucay. Vel_med: velocidad media, TOC: Carbono orgánico total, q: caudal por unidad de área, Shannon: Índice de diversidad de Shannon-Wiener.....	105
Figura 5.1.	Ubicación de (a) la cuenca del río Jubones en Ecuador; (b) la zona de estudio en la subcuenca del río Zhurucay; y (c) los cuatro puntos de muestreo en la zona de estudio.	129
Figura 5.2.	Diagramas de caja de la precipitación media mensual, definida en el período Enero de 2007 a Diciembre de 2012, en la subcuenca del río Zhurucay. En blanco se encuentra identificado la época de seca y en gris la época lluviosa.	130
Figura 5.3.	Comparación del régimen hidrológico de los cuatro tramos estudiados y del caudal promedio (Q_{aver}) según (a) la distribución del caudal diario; y (b) las curvas de duración de caudales (escala logarítmica).	139
Figura 5.4.	(a) Hidrograma de Q_{aver} ; y (b), (c), (d) y (e) variación temporal de las métricas de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de acuerdo al tipo de mesohábitat. La línea horizontal entrecortada de color gris en (a) representa el umbral de movimiento del sustrato. La abundancia relativa de EPT (d) se calculó con respecto al total de la comunidad.	144

Figura 5.5. Hidrograma del promedio de los caudales de los cuatro arroyos estudiados. Las campañas de muestreo se identifican mediante rombos en color azul; los períodos de caudal pico ($LPF > Q_2$) con flechas y caudal bajo ($\leq Q_{75}$) con línea del caudal en color rojo sólido. Los eventos de caudal pico de interés se encuentran identificados como LPF 6, LPF7 y LPF 8.	145
Figura 5.6. Secciones transversales reales seleccionadas en los mesohábitats poza, tabla y corriente, se muestran los valores medios de elevación de la superficie del agua a diferentes caudales; caudales muy altos (LF), caudales altos, (SPF), caudales bajo, promedio general (M, del 2011 a 2013), número de Froude (Fr) y la tensión cortante (SS, $N\ m^{-2}$).	151
Figura 6.1. Hidrograma promedio por unidad de área de los cuatro sitios de estudio ubicados en la microcuenca del río Zhurucay; se identifica los dos períodos estables del caudal (2012 y 2013). Las flechas indican las campañas con períodos de caudal base o bajo. Además se presente los valores promedios diarios de la temperatura del agua, y a su vez el rango de datos diarios.	173
Figura 6.2. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables físicas de los hábitats de 19 secciones transversales agrupados en función de sus similitudes. Los óvalos en azul entrecortado y en gris muestran la distancia Euclidiana asociada a los grupos (clusters) resultantes del análisis.	180
Figura 6.3. Variación temporal del caudal y la temperatura media registrada en los últimos 15 días hasta la fecha de muestreo. El caudal se encuentra identificado con rombos en color gris para el 2012 y negro para el 2013. La temperatura se identifica con círculos en color sin relleno para el 2012 y en negro para el 2013. Curvas de ajuste logarítmicas se encuentran visualizadas para las dos variables.	181
Figura 6.4. Ordenación de los grupos de hábitat, obtenidos mediante escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) de la composición de la comunidad según las características del hábitat (grupo).	183
Figura 6.5. Relaciones entre cuatro taxones y el índice de sequías, DWFI. Se muestra con línea discontinua el ajuste de los datos a una curva logarítmica o una recta.	186
Figura 6.6. Relaciones entre tres taxones y la variable temperatura media móvil de los últimos 15 días. Se muestra con línea discontinua el ajuste de los datos a una curva logarítmica o una recta.	187

LISTADO DE ANEXOS

- Anexo A.** Rasgos biológicos identificados para las comunidades de macroinvertebrados bentónicos tomando de Tomanova et al. (2007)..... 223
- Anexo B.** Resumen de los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales. 225
- Anexo C.** K-W de las variables biológicas comparadas en tres ecosistemas de muestreo (pajonal -TG, bosque de Quinoa -QF, bosque montano alto -HMF). Cob. Veg. = cobertura vegetal. SE = Error estándar..... 226
- Anexo D.** K-W de las los hábitos alimenticios comparadas en tres ecosistemas de muestreo (pajonal -TG, bosque de Quinoa -QF, bosque montano alto -HMF). Cob. Veg. = cobertura vegetal. SE = Error estándar..... 227
- Anexo E.** Variables ambientales que tuvieron efectos significativos en la riqueza total de especies, densidad de individuos, diversidad de Shannon Wiener y en las densidades de los grupos Ephemeroptera y Trichoptera en tres ecosistemas muestreados, mediante una análisis de regresión múltiple. Se indica el valor r^2 ajustado del mejor modelo..... 228
- Anexo F.** Resultados de la variación temporal obtenidos en el análisis de correlación canónica utilizando las métricas de la comunidad de acuerdo a las variables ambientales. En letras a), b) c) y d) se identifica cuatro diferentes campañas de muestreo. Vel_med: velocidad media, Boul: bloque, Cobb: canto rodado, Pebb: guijarro, Gra: grava, Kv: rugosidad relativa, RWD: relación ancho / profundidad, Alkal: Alcalinidad, TOC: Carbono Orgánico Total, TDS: Solidos Totales Disueltos, Shannon: Índice de diversidad de Shannon - Wiener. 229
- Anexo G.** Resultados de la variación temporal obtenidos en el análisis de correlación canónica utilizando las métricas de la comunidad de acuerdo a las variables ambientales. En letras f), g) h) y i) se identifica cuatro diferentes campañas de muestreo. Vel_med: velocidad media, Boul: bloque, Cobb: canto rodado, Pebb: guijarro, Gra: grava, Kv: rugosidad relativa, RWD: relación ancho/profundidad, v-d: velocidad por calado, Alkal: alcalinidad, TOC: Carbono Orgánico Total, TDS: Sólidos Totales Disueltos, O2: oxígeno disuelto, Shannon: índice de diversidad de Shannon – Wiener..... 230
- Anexo H.** Valores registrados de algunas características de las cuatro microcuencas de estudio. 231
- Anexo I.** Listado de especies por cada mesohábitat y tramo 232
- Anexo J.** Efecto de las variables hidrológicas en las métricas de la comunidad por cada mesohábitat. N = 141 en el mesohábitat poza, N = 144 en el mesohábitat tabla y N = 76 en el mesohábitat corriente. Se presenta las métricas con $p \leq 0.05$... 233
- Anexo K.** Efecto de las variables hidrológicas en los 10 taxones más abundantes analizados por cada mesohábitat. N = 141 en el mesohábitat poza, N = 144 en el

mesohábitat tabla y N = 76 en el mesohábitat corriente. Se presenta las métricas con $p \leq 0.05$. Se presentan los taxones con $p \leq 0.05$. En la tabla, el porcentaje de las abundancias relativas (% Abun. Rel.) fue calculado para cada tipo de mesohábitat.....	235
Anexo L. Resumen de los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales.	237
Anexo M. Diferencias de la composición de la comunidad obtenidos con la prueba SIMPER.....	238

Capítulo 1:

1 INTRODUCCIÓN

En la actualidad los recursos hídricos en la región Andina, y concretamente las cabeceras de los ríos, están sometidos a una fuerte presión antropogénica; desde el cambio de uso de suelo hasta la captación total del recurso agua (Célleri y Feyen, 2009; Roa-García *et al.*, 2011). Por tanto la importancia de comprender el efecto de estas actividades es mayor, basándose en el monitoreo integral de las comunidades acuáticas (peces, macroinvertebrados y diatomeas) y variables ambientales (Miserendino *et al.*, 2008; Miserendino, 2009; Villamarín *et al.*, 2013), ya que éstas muestran una clara respuesta ante los cambios producidos en su ambiente.

De ahí que uno de los grupos bióticos de mayor uso en ríos de montaña sean los macroinvertebrados acuáticos, por su fácil recolección y conocimiento taxonómico respecto a otros taxones (peces, macrófitas y diatomeas). Así, por ejemplo, varios estudios relacionaron la variación espacial de los insectos acuáticos respecto al tipo de uso de suelo, cobertura vegetal y altitud, entre otros (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen y Marín, 2008; Acosta *et al.*, 2009; Villamarín *et al.*, 2013). Sin embargo, los avances sobre la influencia de factores a una menor escala espacial (mesohábitat y microhábitat) en la comunidad han sido escasos; las características del hábitat a estas escalas son consideradas clave para la composición y estructura de una comunidad, pero sus estudios se han desarrollado en su mayoría en zonas de baja altitud (Wasson *et al.*, 2002; Blettler *et al.*, 2008; Rosales *et al.*, 2008; Melo, 2009; Mesa, 2010). Por tanto es necesario estudiar en cuencas de alta montaña los aspectos eco-hidrológicos (interacción entre las componentes biológicas e hidrológicas del ecosistema), analizando la influencia de las características físicas de los hábitats (geomorfología, hidrología e hidráulica) en las comunidades acuáticas, lo que permitirá comprender mejor estas interacciones a nivel espacial (Gordon *et al.*, 2013).

Aparte del efecto de distintos factores a distintas escalas espaciales, para comprender la dinámica de las comunidades acuáticas es necesario analizar la

variación temporal asociados a las condiciones flujo (inundaciones y sequías) (Bonada *et al.*, 2007; Woodward *et al.*, 2016). El bajo nivel de conocimiento de la ecología de las especies altoandinas es determinante en el estado actual de desarrollo en este campo. Esta tesis doctoral abarca varios capítulos de investigación que abordan la distribución espacial y temporal de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, conocimiento que ha resultado esencial para el desarrollo de herramientas para la gestión y conservación de los recursos naturales en otras latitudes (Heino *et al.*, 2003; Mondy y Schuwirth, 2017).

En el capítulo 2, se realiza una revisión del estado del arte y se presenta un mapa conceptual sobre conexiones causa-efecto entre variables ambientales a diferentes escalas y las comunidades de macroinvertebrados acuáticos.

Luego, cada uno de los capítulos 3, 4, 5, 6 se encuentran estructurados con un formato de artículo científico, esto permite dar una mayor compresión y fluidez al lector. Estos cuatro capítulos fueron desarrollados en base a las investigaciones realizadas por el autor (uno de ellos en revisión) en arroyos altoandinos al sur de Ecuador.

En el capítulo 3, se presenta la influencia del tipo de cobertura vegetal dominante sobre la variación de la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, y de los grupos tróficos. Dicho análisis se realizó sobre 10 tramos de estudio situados en dos microcuencas de cabecera que abarcan entre los 2,520 y 3,900 metros sobre el nivel del mar.

En el capítulo 4, se analiza la influencia de los diferentes factores ambientales en la distribución de las comunidades de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera, a una escala espacial de mesohábitat. Incluyen tres grupos de variables: corredor ribereño, hidromorfológicas y físico-químicas. Y se descartaron los períodos con relevantes perturbaciones ecológicas (crecidas). Este

estudio se realizó a una escala espacial menor, considerando cuatro tramos de estudio en una de las dos microcuencas consideradas en el capítulo anterior.

En el quinto capítulo, se analiza la dinámica temporal de las comunidades acuáticas a partir del estudio de eventos hidrológicos (caudales picos y bajos) y de diversos indicadores hidrológicos, a partir del análisis de 19 campañas de muestreo, en los cuatro tramos de estudio mencionados en el capítulo anterior.

En el capítulo 6, se evalúa la respuesta de los principales taxones de macroinvertebrados acuáticos respecto a las condiciones bajas de flujo. Los análisis de la temporalidad de las comunidades acuáticas incluyen datos de dos períodos de caudal bajo observados en los años 2012 y 2013.

En el capítulo 7, se realiza una discusión general integral de los capítulos 3, 4, 5, y 6 de los principales puntos relevantes e inter-relacionados; previos a las conclusiones.

Finalmente en el capítulo 8, se indica las conclusiones más relevantes de toda esta tesis doctoral. Además se presenta futuras líneas de investigación de gran interés para la región.

REFERENCIAS

- Acosta, R., Ríos-Touma, B.P., 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**, 35-64.
- Blettler, M., Amsler, M., de Drago, I.E., & Marchese, M. 2008. Effects of stream hydraulics and other environmental variables on density of *Narapa bonettoi* (Oligochaeta) in the Paraná River system. *River Research and Applications*, **24**, 1124-1140.
- Bonada, N., Rieradevall, M., & Prat, N. 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Célleri, R., & Feyen, J. 2009. The hydrology of tropical Andean ecosystems: importance, knowledge status, and perspectives. *Mountain Research and Development*, **29**, 350-355.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., Gippel, C.J., & Nathan, R.J. 2013. Stream hydrology: an introduction for ecologists: *John Wiley & Sons*, 448 pp
- Heino, J., Muotka, T., & Paavola, R. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 425-434.
- Jacobsen, D., & Marín, R. 2008. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology*, **42**, 643-656.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247-261.
- Melo, A.S. 2009. Explaining dissimilarities in macroinvertebrate assemblages among stream sites using environmental variables. *Zoologia (Curitiba)*, **26**, 79-84.
- Mesa, L.M. 2010. Hydraulic parameters and longitudinal distribution of macroinvertebrates in a subtropical Andean basin. *Interciencia*, **35**, 759-764.
- Miserendino, M., Brand, C., & Di Prinzio, C. 2008. Assessing urban impacts on water quality, benthic communities and fish in streams of the Andes Mountains, Patagonia (Argentina). *Water, air, and soil pollution*, **194**, 91-110.
- Miserendino, M.L. 2009. Effects of flow regulation, basin characteristics and land-use on macroinvertebrate communities in a large arid Patagonian river. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 1921-1943.
- Mondy, C.P., & Schuwirth, N. 2017. Integrating ecological theories and traits in process-based modeling of macroinvertebrate community dynamics in streams. *Ecological Application*, 1-13.
- Roa-García, M., Brown, S., Schreier, H., & Lavkulich, L. 2011. The role of land use and soils in regulating water flow in small headwater catchments of the Andes. *Water Resources Research*, **47**.
- Rosales, J., Blanco-Belmonte, L., & Bradley, C. 2008. Hydrogeomorphological and ecological interactions in tropical floodplains: the significance of confluence zones in the Orinoco Basin, Venezuela. *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future*, 295-316.

- Villamarín, C., Rieradevall, M., Paul, M.J., Barbour, M.T., & Prat, N. 2013. A tool to assess the ecological condition of tropical high Andean streams in Ecuador and Peru: The IMEERA index. *Ecological Indicators*, **29**, 79-92.
- Wasson, J.-G., Barrera, S., Barrère, B., Binet, D., Collomb, D., Gonzales, I., Gourdin, F., Guyot, J.-L., & Rocabado, G. 2002. Hydro-ecoregions of the Bolivian Amazon: a geographical framework for the functioning of river ecosystems. *The Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands. Wallingford (UK): International Association of Hydrological Sciences*, 69-91.
- Woodward, G., Bonada, N., Brown, L.E., Death, R.G., Durance, I., Gray, C., Hladyz, S., Ledger, M.E., Milner, A.M., & Ormerod, S.J. 2016. The effects of climatic fluctuations and extreme events on running water ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **371**, 20150274.

Capítulo 2:

2 ESTADO DEL ARTE

Una forma de comprender los procesos que intervienen en un ecosistema es el desarrollo de un mapa conceptual, el cual es una representación gráfica que permite organizar el conocimiento científico referente a una ciencia o área de estudio de interés. Este esquema representa diferentes procesos que confluyen en una relación de causa – efecto (Borsuk *et al.*, 2004; Marcot, 2007). No obstante, debido a que la representación de todos los factores que la componen pueden ser infinitas, se corre el riesgo de desviar el objeto de análisis (Bredeweg *et al.*, 2008).

Por ejemplo, en un ecosistema acuático varios procesos intervienen en el mantenimiento de las comunidades acuáticas a escala espacial y temporal. Para un mejor entendimiento de los procesos que se relacionan y controlan a las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, es necesario el desarrollo de un mapa conceptual para cada región o localidad en particular debido a la variación natural de los sistemas y la influencia humana. En este caso, se representa en la Fig. 2.1 una cuenca hidrográfica con énfasis de una zona andina de cabecera al sur de Ecuador (sobre los 2,800 m sobre el nivel del mar - s.n.m.).

Las zonas de cabecera son consideradas muy importantes para el mantenimiento de la biodiversidad, al proveer refugios ante condiciones extremas de temperatura, caudal, depredación e introducción de especies (Meyer *et al.*, 2007). Cabe indicar que estas regiones suelen presentar una alta presión antropogénica debido a diversos factores como el incremento de zonas de captación de agua, plantaciones de especies arbóreas exóticas, quemadas de pajonal y expansión del área agropecuaria (Spehn *et al.*, 2006). Diversos estudios con peces, invertebrados, macrófitas o diatomeas detectan cambios en el ecosistema acuático como consecuencia de este impacto humano en diferentes escalas de investigación (Bis *et al.*, 2000; Leprieur *et al.*, 2006; Alahuhta *et al.*, 2012)

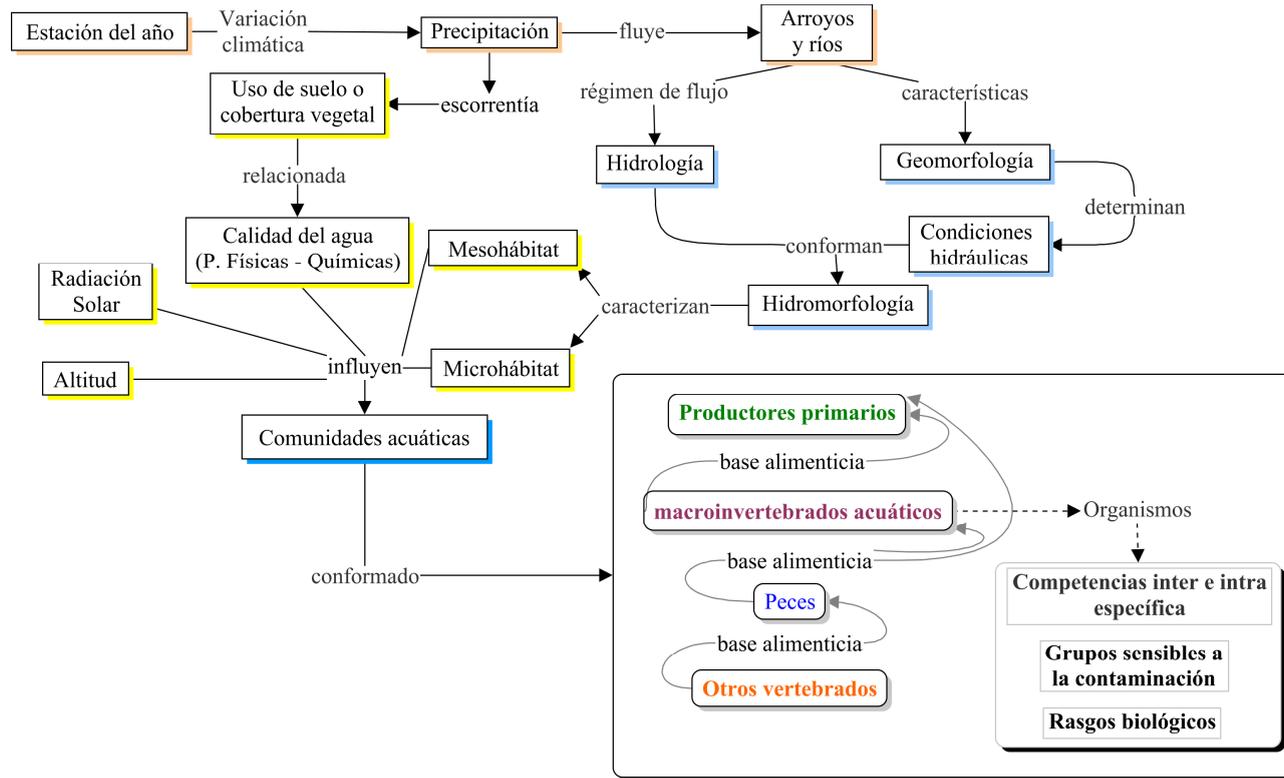


Figura 2.1. Mapa conceptual del funcionamiento de una cuenca hidrográfica y principales procesos que controlan a las comunidades biológicas. Los rectángulos representan los principales procesos en análisis y las líneas las interrelaciones generadas entre ellos.

Para la comprensión y predicción de las comunidades acuáticas, se tiene presente varios conceptos que intervienen en una escala espacio-temporal según el tipo de ecosistema (perenne, intermitente o efímero) en la ecología lítica, tenemos: al Concepto del Río Continuo (Vannote *et al.*, 1980); la Discontinuidad Serial (Ward y Stanford, 1983); el Pulso Hidrológico (Junk, 1989) y el Corredor Hiporreico (Stanford y Ward, 1993). Además, hay que considerar que las características paisajísticas restringen en la presencia de una especie, en donde cada individuo o comunidad debe superar diferentes niveles jerárquicos o filtros de paisaje para persistir a nivel local y regional (Fig. 2.2) (Poff, 1997). Mientras mayor sea la capacidad de presencia de una especie en un ambiente, menor será la probabilidad de extinción o distribución, generalmente su presencia están relacionados con el ciclo de vida y los rasgos funcionales de los individuos dentro del sistema. En resumen los individuos que se encuentren en un ambiente o hábitat específico, tienen rasgos propios de ese filtro selectivo.

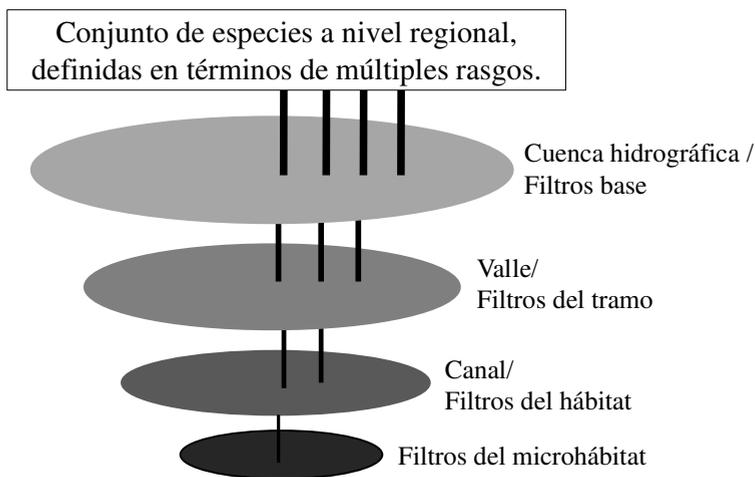


Figura 2.2. Distribución y abundancia de las especies reflejado en los rasgos que pueden sobrepasar los filtros del hábitat (abióticos y bióticos) (representados en líneas verticales) en la jerarquía de dicho paisaje (óvalos) (Poff 1997).

Por tanto, como primer paso al análisis, se recomienda establecer una escala de investigación, debido al grado de sensibilidad y recuperación en el tiempo que pueden tener las comunidades acuáticas (Fig. 2.3) (Maddock, 1999). Cortes *et al.* (2011) sugieren establecer escalas jerárquicas o filtros paisajísticos de evaluación debido a la variación de las características de los hábitat y al nivel de significancia de los resultados sobre la composición de las comunidades bentónicas. Por ello el análisis del funcionamiento se dividió en tres escalas espaciales: macro, meso y micro.

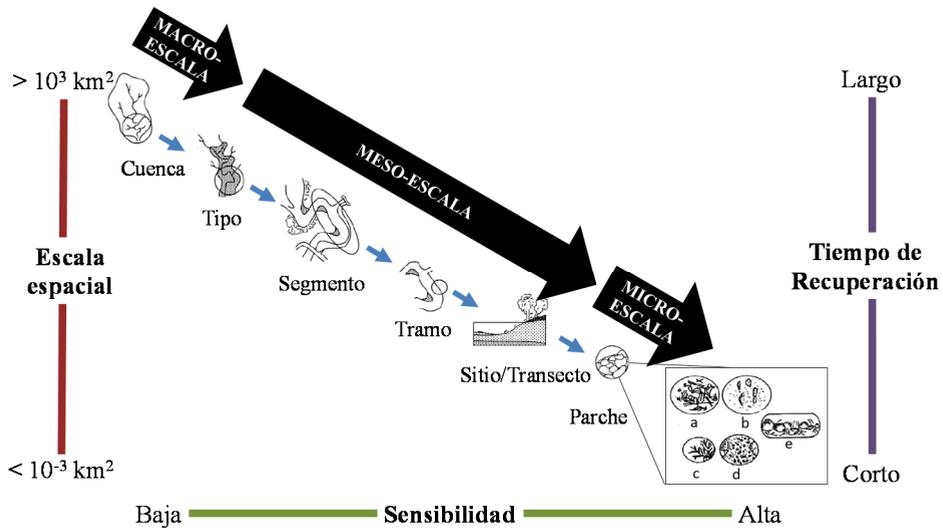


Figura 2.3. Clasificación funcional de ríos en base a la escala tomado de Cortés *et al.* (2011): a) Hojarasca y detritos, b) piedras cubiertas con arena, c) musgo sobre rocas, d) depósito de arena y, e) barrera de rocas

2.1. Las comunidades de macroinvertebrados: procesos y escalas que las controlan

A continuación se realiza un análisis de los principales procesos o filtros que controlan la presencia de las comunidades de macroinvertebrados acuáticas a diferentes escalas espaciales. Es posible que ciertos procesos influyan en más de una escala.

2.1.1. Procesos a macroescala

En una cuenca hidrográfica los factores que condicionan la disponibilidad del agua pueden ser por eventos naturales o alteraciones antropogénicas (Milly *et al.*, 2005). Por ejemplo, la estacionalidad climática, muy marcada en las zonas templadas (invierno, verano, otoño y primavera), se presenta en las zonas de cabecera ríos permanentes en épocas húmedas y ríos temporales en épocas seca con una clara separación de las comunidades acuáticas en composición y estructura (Belmar *et al.*, 2012). Sin embargo, en el trópico sudamericano, los períodos seco y lluvioso difieren en cada localidad o región debido a la presencia de la cordillera de los Andes. Hay que considerar que los ríos de orden pequeño se caracterizan por una complejidad espacial muy alta (Allan, 2004). De esta manera Buytaert *et al.* (2006) hallaron una estacionalidad poco diferenciada en la zona andina, debido a factores como la cordillera andina, el viento, las zonas de transición de ecosistemas, entre otros que modifican la frecuencia, intensidad y magnitud de las precipitaciones y el volumen de agua que llega a los ríos.

A partir de resultados preliminares de estaciones meteorológicas ubicadas en zonas de cabecera al sur del Ecuador, las condiciones climáticas presentan períodos secos cortos y épocas lluviosas y muy lluviosas que varían anualmente. Los mayores cambios en el ensamblaje de las comunidades acuáticas a nivel de cuenca hidrográfica son, la disminución del número de individuos y grupos taxonómicos observados a nivel estacional y anual originado por el arrastre durante las fuertes crecidas (eventos catastróficos) en la estación lluviosa en relación a la estación seca (Boulton *et al.*, 1992; Pérez y Segnini, 2005; Ríos-Touma *et al.*, 2011). Sin embargo, esto contrasta con los resultados hallados por Moya *et al.* (2009) en ríos andinos superiores a los 3,000 m s.n.m. en Bolivia, donde la estacionalidad no fue determinante en la riqueza ni en la densidad de macroinvertebrados. Probablemente las comunidades acuáticas en estas altitudes tienen factores adicionales que las controlan y se deban investigar como: 1)

susceptibilidad de las taxa a los disturbios, 2) habilidad de recolonización, 3) número de colonizadores por cada estación (Boulton *et al.*, 1992), y 4) ciclos de vida cortos o multivoltismo.

Así mismo, el tipo de uso de suelo o la cobertura vegetal de ribera en una cuenca hidrográfica, son también determinantes en la variación de las comunidades acuáticas. Por ejemplo, el grado de cobertura de la vegetación de ribera sobre el río influye en la cantidad de radiación solar que llega al fondo del canal, favoreciendo o no la presencia de determinados grupos de invertebrados asociados a los recursos tróficos derivados de esa condición de la ribera (Mesa, 2010). Así mismo, los regímenes de precipitación en una cuenca hidrográfica generan un flujo natural que circula por la zona de ribera hacia quebradas, arroyos o ríos y adquiere propiedades físicas y químicas con una calidad de agua determinada (Sophocleous, 2002). Leung *et al.* (2012) observaron en ríos no contaminados una variación espacial y temporal natural de las comunidades acuáticas con diferentes tipos de vegetación de ribera. Por el contrario, en ríos con un gradiente de contaminación orgánica, parámetros como el oxígeno disuelto, conductividad, nitrógeno total, DBO y temperatura, restringen la distribución temporal y espacial de las comunidades acuáticas, debido al nivel de sensibilidad que tienen algunos grupos bentónicos como Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (Allan *et al.*, 2006).

En el mismo contexto, los sólidos disueltos y suspendidos en el agua se relacionan con el arrastre de partículas al río por la alta precipitación existente en áreas con un bajo porcentaje de cobertura vegetal y de pendiente considerable (Trimble, 1997). La presencia de sólidos en el agua afecta a especies con agallas para la respiración (Ephemeroptera) (Buendia *et al.*, 2011), por la obstrucción o rotura de sus estructuras. Además disminuye el crecimiento de la producción primaria, fuente principal de alimento de herbívoros, y la capacidad de captura de los predadores por la obstrucción por partículas suspendidas en la columna de agua y la sedimentación en el fondo.

Otro de los factores que influye a una macroescala sobre las comunidades acuáticas es la altitud. Estudios señalan que hay un decrecimiento lineal de la riqueza de individuos de macroinvertebrados con el incremento de la altura (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen, 2004) (Fig. 2.1). La solubilidad del oxígeno en el agua incrementa con el decrecimiento de la temperatura (Jacobsen *et al.*, 2003). A pesar de encontrarse el oxígeno cerca a la saturación, su disponibilidad para los organismos es baja; siendo los grupos sensibles a esta disminución los más afectados (Jacobsen *et al.*, 2003). Algunas de las adaptaciones adquiridas por los organismos andinos a la falta de oxígeno incluyen: adaptaciones morfológicas (presencia de branquias grandes), de comportamiento (ventilación) y de desarrollo (crecimiento reducido) (Jacobsen *et al.*, 2003).

El estado actual de conservación de los ecosistemas acuáticos andinos ubicados sobre los 2,800 m s.n.m. es bueno (Rodríguez *et al.*, 2009) o tienen una ligera intervención humana que se incrementa al descender en la cuenca debido a la actividad agropecuaria, zonas pobladas, entre otros (Brandt y Townsend, 2006). Sin embargo, Allan et al. (2006) indican que el uso de suelo en ríos andinos es un factor poco relevante para la riqueza de especies acuáticas. Nuestra zona de estudio presenta áreas adyacentes con i) vegetación herbácea (pajonal) dominante con algunos parches de bosques de “Quinua” (*Polylepis incana* y *Polylepis reticulata*), ii) plantaciones mixtas con especies autóctonas y exóticas, y iii) áreas de uso ganadero y piscícola. Estas últimas áreas pueden tener un desbalance en el equilibrio del sistema por el aporte de nutrientes del abono colocado en suelos aledaños o proveniente del agua de las piscícolas, las cuales causan un crecimiento de la producción primaria y la disminución de los niveles tróficos superiores, efecto conocido como bottom-up (Binkley *et al.*, 1999; Arango *et al.*, 2007). Como consecuencia hay un incremento en la presencia de grupos resistentes a la contaminación orgánica y grupos alimenticios forrajeros o raspadores de algas (Thorp y DeLong, 1994).

Usos a nivel de macroescala

A nivel de cuenca, gran parte de los estudios son de gestión, a partir del biomonitoreo de la calidad del agua con el propósito de determinar la influencia de la cobertura vegetal, una población o poblado, u otra actividad sobre las comunidades acuáticas. En este sentido, existen en la actualidad varios protocolos de calidad de agua a nivel mundial a partir del uso de macroinvertebrados desarrollados desde la década de los 70 hasta la actualidad, con alcances globales, regionales y locales (Extence y Ferguson, 1989; Riss *et al.*, 2002; Acosta Rivas *et al.*, 2008).

En esta misma escala, investigaciones relacionadas a la vegetación de ribera enfatizan la importancia de tener un ancho de bosque suficiente para contrarrestar la contaminación de las zonas adyacentes, además de generar sombra sobre el lecho del río y mantener una temperatura constante, así como una productividad primaria y secundaria equilibradas.

2.1.2. *Procesos a escala intermedia o mesoescala*

En los últimos años la reducción del volumen de agua en los sistemas lóticos por la demanda actual del agua ha tomado un mayor interés por conocer el caudal ambiental idóneo a preservar en los ecosistemas acuáticos para el mantenimiento del funcionamiento ecológico. Varios métodos de evaluación del caudal ambiental se han desarrollado a partir del uso de una especie o grupo biológico determinado (Sun *et al.*, 2008), según la prioridad del gestor en detectar los impactos y presiones a una escala mayor o menor (Naura *et al.*, 2011). Sin embargo, algunos inconvenientes provienen de las diferentes jerarquías y clasificaciones de los hábitats (Hawkins *et al.*, 1993) y muchas veces depende de la experticia del investigador para encontrar la respuesta adecuada de una perturbación con la comunidad o especie en particular.

En sistemas no alterados la variabilidad del flujo podría explicar la estructura de las comunidades acuáticas. Sin embargo el conocimiento de los efectos específicos de la duración y magnitud de los eventos de caudal y las implicaciones de la variación a diferentes escalas temporales es aún escaso (Biggs *et al.*, 2005). Por ejemplo los disturbios generados por la variación del flujo entre las inundaciones y sequías interrumpen periódicamente las condiciones estables de los hábitats de las especies, pero a su vez se crean otros nuevos que son colonizados y repoblados por la biota al regreso de las condiciones estables de flujo (Lake, 2003).

Los hábitats se asocian a diferentes escalas espaciales (Maddock, 1999) y se caracterizan por condiciones hidromorfológicas particulares que condicionan la presencia y/o ausencia de las especies acuáticas (Beisel *et al.*, 2000; Tickner *et al.*, 2000; Wyzga *et al.*, 2012). Así por ejemplo, Principe *et al.* (2007) encontraron que hábitats con flujos rápidos y corrientes son determinantes en la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, diferenciados por una gran densidad y biomasa de organismos en relación a zonas de pozas con arena (Brand *et al.*, 2012).

Las condiciones hidromorfológicas de cada hábitat dependen del tipo de régimen de flujo (hidrología) y de la geomorfología del canal (Bredeweg *et al.* 2008) (Fig. 2.1). El régimen de flujo incluye tanto a la estacionalidad como a las variaciones alta, media y baja del caudal (Richter *et al.*, 1996; Poff *et al.*, 1997), mientras la geomorfología incluye al tipo de sustrato, pendiente, ancho del canal entre otros factores (Gooseff *et al.*, 2007). Algunos autores consideran a las unidades hidromorfológicas (UHM) o mesohábitat analizar a escala de macrohábitat (Burk y Kennedy, 2013), donde la composición y estructura de las comunidades acuáticas cambian (Naura *et al.*, 2011; Brand *et al.*, 2012).

Rolls et al. (2012) realizaron un análisis del efecto de los caudales bajos sobre las comunidades acuáticas (Fig. 2.4), atribuidos a varios mecanismos: las condiciones anteriores del flujo, la duración, la magnitud, la frecuencia, la distribución y estacionalidad, y la tasa de cambio.

- a) *Las condiciones anteriores del flujo*: El ensamblaje de las comunidades acuáticas depende del pasado hidrológico del río, ya que se relaciona a la historia de vida, comportamiento, y adaptaciones morfológicas de las especies en respuesta a ciertos regímenes de flujo. Cuando las condiciones no son las adecuadas, grupos tolerantes y resistentes a ese cambio se presentan. El régimen observado a partir de resultados preliminares en los ríos de cabecera de las zonas andinas, se caracterizan por eventos de caudal bajo de corta duración (Fig. 2.4A), en comparación a los presentados en ríos de regiones templadas que son de larga duración (Fig. 2.4B).
- b) *Duración*: Los eventos con caudales bajos de larga duración son ecológicamente más importantes que los de corta duración por las consecuencias que pueden acarrear a nivel de hábitats (disminución y pérdida de hábitat), y con ello en el ensamblaje de las comunidades acuáticas. Los arroyos andinos de cabecera presentan períodos de corta duración de caudales bajos por las precipitaciones constantes y las aportaciones de la lluvia horizontal.
- c) *Magnitud*: El autor recalca al tipo de paisaje o área circundante como un factor importante de este mecanismo. La magnitud de los caudales bajos son determinantes en la respuesta ecológica que puedan presentar las comunidades de gran tamaño (peces) en relación a los macroinvertebrados. En el caso de arroyos andinos la magnitud de los caudales altos pueden tener grandes efectos catastróficos sobre las comunidades de invertebrados.

- d) *Frecuencia*: Hace referencia a los posibles efectos de la frecuencia de los caudales bajos (evidentes en ríos de zonas templadas), sobre la presencia de ríos efímeros. Sin embargo, en las zonas andinas dicha frecuencia sería poco relevante.
- e) *Distribución y estacionalidad de los caudales altos y bajos*: La estacionalidad y sus períodos en las zonas templadas se encuentran bien identificadas y las comunidades acuáticas están sincronizadas a estos ritmos. Al existir un cambio en el régimen de flujo por la presencia de infraestructuras o la extracción del recurso, causa grandes efectos a especies migratorias. Sin embargo, esto no es evidente para los arroyos andinos, debido al vacío de conocimiento de la ecología de poblaciones de los macroinvertebrados.
- f) *Tasa de cambio*: Hace referencia a la recesión que tienen el flujo de agua luego de un período de caudal alto. En este sentido, tienen importancia los eventos de recesión corta, al no tener tiempo suficiente para que las comunidades se recuperen. Hacen falta mayores estudios de la capacidad de recuperación de las comunidades acuáticas en arroyos andinos posteriores a periodos de caudales altos.

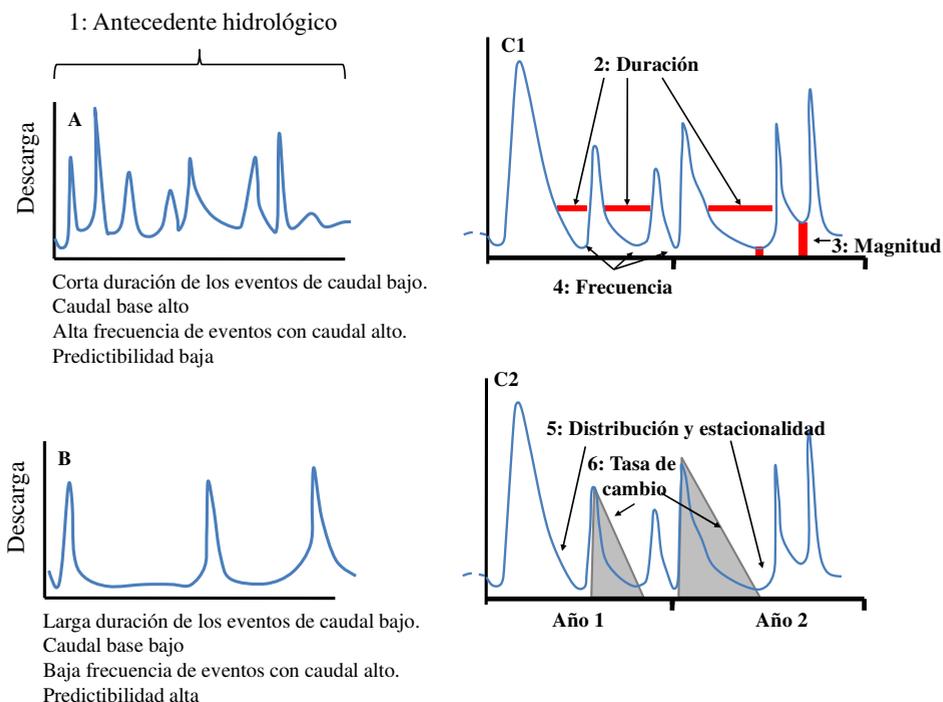


Figura 2.4. Hidrograma esquemático que describe la variación dentro, y sus interacciones entre los atributos ecológicamente importantes en flujos bajos y el conjunto de secuencias en eventos de flujo bajo dentro de un régimen de caudales. A) Antecedente hidrológico en un sistema con duraciones corta de eventos de caudal bajo intercaladas con frecuencia de eventos de flujo alto. B) Antecedente hidrológico en sistema con períodos largos de caudal bajo e inundaciones poco frecuentes. C1) Representación esquemática de la duración, magnitud y frecuencia de períodos con caudal bajo. C2) Representación esquemática de la estacionalidad y distribución de los períodos de caudal bajo y las tasas de cambio en el hidrograma.

Usos a nivel de meso-escala

Este tipo de escala es utilizada en la evaluación y predicción de los efectos de las alteraciones hidromorfológicas de ríos por la construcción de represas, extracción del recurso, caudales ambientales, sequías, restauración de hábitats, etc. (Brunke *et al.*, 2001; Belmar *et al.*, 2012) sobre las condiciones de los

mesohábitats. Para ello, modelos hidrodinámicos de una, dos y tres dimensiones se tienen desarrollados para los hábitats de los ríos.

Estudios de una dimensión (1D) son utilizados en la representación de una variable hidráulica (profundidad, velocidad o sustrato) a la variabilidad del flujo, tienen una desventaja al no incluir a los organismos en el análisis, en relación a estudios en dos o tres dimensiones. El desarrollo de la hidrodinámica en dos y tres dimensiones requiere un mayor trabajo en el levantamiento de la información biológica e hidromorfológica con exhaustivos muestreos en el campo y caracterización de los hábitats. Por ejemplo, Beisel *et al.* (2000) encontraron una mayor biodiversidad en las comunidades acuáticas en relación a la heterogeneidad del sustrato existente en un mesohabitat. Así mismo el número de individuos tiene una relación positiva con la velocidad del flujo del agua o contraria con la profundidad (Collier, 1993).

2.1.3. *Procesos a microescala*

Estudios de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos a una escala de microhábitat engloban análisis muy puntuales de las características de los nichos ecológicos. El tipo de sustrato y/o variables hidráulicas producidas en el fondo del lecho del río (velocidad, profundidad, tensión cortante, etc.) son las mejores predictoras de la composición y estructura de las comunidades acuáticas (Brooks *et al.*, 2005; Allen y Vaughn, 2010; Naura *et al.*, 2011). En la Tabla 2.1, se encuentra las principales variables utilizadas y/o combinadas en estudios ecohidrológicos con macroinvertebrados a microescala

Tabla 2.1. Variables ecohidráulicas relacionadas con la biota acuática

Variab	Descripción	Especie / Comunidad / Procesos de influencia por variable
<i>h</i>	Profundidad del flujo	Un incremento del calado disminuye la abundancia de macroinvertebrados (Brooks <i>et al.</i> , 2005). Profundidad cercanas a los 28 cm son ideales para mantener niveles altos de diversidad (Gore, 1978).
<i>P</i>	Perímetro mojado	Se relaciona con la disminución del número de individuos al disminuir en períodos secos (Suren <i>et al.</i> , 2003; Muehlbauer <i>et al.</i> , 2011).
<i>R</i>	Radio hidráulico	Esta medida se utiliza para grandes ríos (Amsler <i>et al.</i> , 2009). Favorece un radio hidráulico mayor la presencia de individuos pertenecientes al orden Coleoptera (Suren <i>et al.</i> , 2003).
<i>k</i>	Rugosidad del sustrato	Influye en el ensamblaje de las comunidades acuáticas (Lamouroux <i>et al.</i> , 2004), con la disminución del número de taxas (Brooks <i>et al.</i> , 2005) a una menor rugosidad.
<i>U</i>	Velocidad media de la columna de agua.	Se relaciona negativamente con el número de individuos, número de taxas (Brooks <i>et al.</i> , 2005), y grupo alimenticio (Habdija <i>et al.</i> , 2004).
<i>Fr</i>	Número de Froude	Correlacionado con los sitios disponible para la ovoposición para Trichoptera (Deutsch, 1984) y negativamente con la densidad de individuos (McIntosh <i>et al.</i> , 2002; Brooks <i>et al.</i> , 2005)
<i>Re</i>	Número de Reynolds de la masa de agua	Relación negativa con el número de individuos y taxas (Brooks <i>et al.</i> , 2005; Pastuchová <i>et al.</i> , 2008).
<i>T</i>	Tensión cortante (sección promedio de extensión)	Relación negativa con el número de individuos y taxas (Brooks <i>et al.</i> , 2005).
<i>U*</i>	Velocidad cortante o fricción	Relación negativa con el número de individuos y taxas (Brooks <i>et al.</i> , 2005).

Referente al sustrato, se calculan índices y/o se determina el tipo o sus proporciones para relacionarlos con la biota acuática. Por ejemplo, valores altos del índice del sustrato favorece la presencia de individuos pertenecientes al orden

Ephemeroptera, en relación a Chironomidae, Oligochaetas, Bivalvia y Gasterópoda (Weatherhead y James, 2001), característicos de zonas lentas, con un sustrato fino. Hábitats con un sustrato fino reportan una riqueza y diversidad baja por las condiciones pobres en la disponibilidad de alimento (Pringle y Hamazaki, 1998) y las altas tasas por depredación de los insectos acuáticos por peces y camarones de agua dulce en estos ambientes (Pringle, 1996). Pero se incrementan los valores de riqueza y diversidad en ambientes más heterogéneos (Beisel *et al.*, 2000; Principe y del Corigliano, 2006), al disponer de un mayor número de refugios. Hay que resaltar que en los ríos de montaña, las zonas de remansos con sustratos de arena, grava y canto rodado de diverso tamaño hacen hábitats más heterogéneos (Statzner *et al.*, 1988). En esta misma línea, la rugosidad del sustrato está relacionada directamente con la heterogeneidad y es un factor de mucha influencia sobre la distribución de los invertebrados (Mesa, 2012). Por tanto, los ecosistemas acuáticos con hábitats heterogéneos juegan un papel importante en la disponibilidad de refugios y el mantenimiento de la biodiversidad.

Los refugios son lugares o sincronismos temporales entre la heterogeneidad de flujo y el ciclo de vida de los organismos, historia de vida o hábito que reducen la mortalidad ante una perturbación (Lancaster y Belyea, 1997). En un sistema heterogéneo estos refugios pueden estar representados por obstáculos, hoyos, intersticios, o piezas de detritos que ofrecen protección ante eventos extremos (Lake, 2003). En el caso de individuos de tamaño pequeño tienen una menor resistencia al flujo, también tienen una mayor probabilidad de encontrar refugios en ambientes heterogéneos (Townsend y Hildrew, 1994).

El principal mecanismo de declinación de las comunidades acuáticas a esta escala, es la movilización catastrófica del sustrato y el ingreso continuo de sedimento por erosión de las orillas o zonas contiguas en períodos de tormentas, lo cual modifica los hábitats y refugios. Una de las variables hidráulicas medibles al incrementar el caudal es la tensión cortante, definida como la fuerza ejercida del

agua sobre los invertebrados y del sustrato para ser movilizados hacia la columna de agua, esta es el principal causante de las derivas catastróficas de los individuos (Mesa, 2012).

Para suplir las diferentes condiciones hidráulicas e hidrológicas de los hábitats, los organismos acuáticos presentan ciertos rasgos biológicos (alimenticios, de forma, ciclo de vida, locomoción, etc.) que les permite una resistencia y resiliencia. Por ejemplo, grupos con formas hidrodinámicas prevalecen en condiciones de velocidad y caudales altos (Blanckaert *et al.*, 2012). Otro rasgo importante podría ser el tamaño del cuerpo, que influye en los requerimientos energéticos de los organismos, su recurso potencial de explotación, y su éxito en la depredación (Schmid *et al.*, 2000). Además, podemos afirmar que mientras en hábitats inestables individuos de un tamaño relativamente pequeño son favorecidos (Brooks *et al.*, 2005); en ambientes estables estos son menos abundantes y competitivamente inferiores (Gibbins *et al.*, 2001).

El conocimiento de los rasgos biológicos de los macroinvertebrados bentónicos en la región Neotropical es aún incipiente (Reynaga y Dos Santos, 2012). Rasgos biológicos específicos como la sincronización de los ciclos de vida, movilidad, entre otros son desconocidos para la mayoría de especies tropicales (Tomanová *et al.*, 2006). En donde por otro lado, una tasa alta de renovación en la composición de especies puede ocurrir en taxa con una dispersión pobre o un gradiente espacial y temporal muy fuerte (Harrison *et al.*, 1992). Griffith *et al.* (1998) estudio la dispersión de Plecóptera y Trichoptera encontró que muchas especies tienen una capacidad intermedia de dispersión entre ríos de cabecera, sugiriendo además la dispersión lateral como la menos común.

Podríamos hipotetizar que la composición y estructura de las comunidades acuáticas de sitios prístinos estaría dada por características particulares de cada ecosistema, establecidos con una diversidad beta. En la Fig. 2.5 se puede observar un diagrama adaptado de Clarke *et al.* (2008). Las especies A tienen una habilidad

alta de dispersión, son aéreas y tienen la capacidad de cruzar montañas que separan dos redes hidrográficas de cabecera y un amplio rango de diseminación altitudinal. Se puede tener especies tipo B, H, L, M que no son capaces de cruzar montañas, pero si puede distribuirse a otras zonas de la red hidrográfica cercana. Especies tipo G, tienen la capacidad de dispersarse a otras cuencas, pero están limitadas a ciertos rangos altitudinales. Las especies C, D, E, G, I, K tienen limitadas áreas de dispersión pero pueden colonizar zonas adyacentes inmediatamente a la deriva. Especies F, J, N no tienen la capacidad de dispersión aérea y por lo tanto están más limitadas para colonizar otros sitios.

Por último la presencia de especies exóticas (peces) son la principal causa de desplazamiento y depredación de las comunidades de macroinvertebrados (Mcintosh *et al.*, 2002; Alexiades *et al.*, 2017) en ríos altoandinos (Vimos *et al.*, 2015). Así, se ha reconocido que la trucha (*Oncorhynchus mykiss*) es una especie agresiva que puede influir tanto en la riqueza de especies como en la abundancia de individuos en estos ambientes.

Usos a una microescala:

Estudios a una microescala tiene una importancia en el entendimiento de la ecológica de poblaciones que es una de los campos de mayor interés en adquirir un mayor conocimiento de las preferencias de taxones a una particular característica hidráulica de su hábitat. Algunos taxa pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera son utilizados en ensayos y trabajos experimentales de laboratorio en la búsqueda de encontrar preferencias de los organismos a una particular velocidad, profundidad, tensión cortante, etc., con el objeto de controlar, monitorear o evaluar proyectos de investigación básica y aplicada (Gore y Judy Jr, 1981; Jowett y Richardson, 1990).

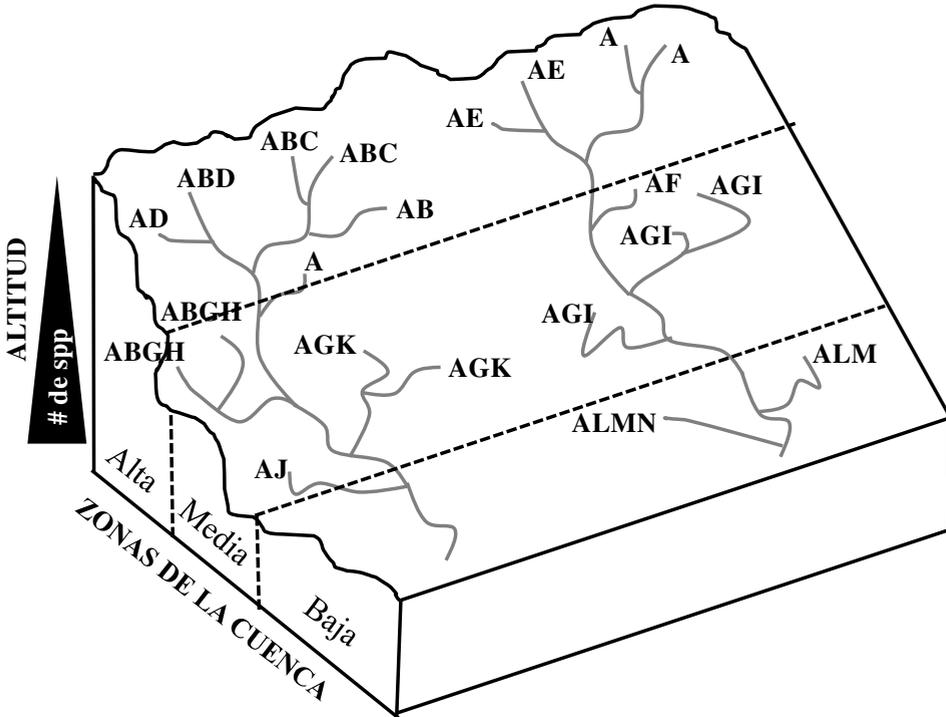


Figura 2.5. Modelo teórico de α y β diversidad generados en redes de dos cuencas con un conjunto de especies regionales (γ diversidad) de 14 especies (A-N) con diferentes capacidades de dispersión altitudinal y longitudinal, separadas por un rango de montañas.

2.2. Los rasgos biológicos y su relación con la ecohidrología:

En la actualidad, el uso de los macroinvertebrados no es exclusivo en estudios de calidad del agua asociados al incremento o disminución de la abundancia o riqueza de varios grupos taxonómicos. Las diferentes formas y preferencias de hábitats que tienen los organismos son utilizados en un campo en desarrollo y son relacionados a cambios de la diversidad funcional o rasgos biológicos de las comunidades acuáticas ante la alteración del ecosistema (ejemplo: presencia de infraestructuras, contaminación, extracción de agua, transvase de ríos, etc.) (Charvet *et al.*, 2000), la cual es poco conocida en sistemas tropicales (Tomanová *et al.*, 2006).

Los rasgos biológicos, son tácticas o combinaciones de adaptaciones de los organismos (peces, macroinvertebrados, plantas acuáticas, etc.) en respuesta a ciertas condiciones ambientales (Resh *et al.*, 1994; Townsend y Hildrew, 1994; Reynaga y Dos Santos, 2012). Teóricamente se asume que las especies que viven en un hábitat o nicho ecológico semejante, presentan rasgos con características similares que les permite vivir y reproducirse en un entorno determinado (Mérigoux *et al.*, 2001) . Lamouroux *et al.* (2004) refutan esta afirmación debido a la dificultad de encontrar una relación del hábitat y los rasgos de las especies por la variación a nivel espacial y temporal de los organismos. En el estudio de Bonada *et al.* (2007) observaron que las características locales de los hábitats afectan a algunos rasgos y otros son influenciados por las características regionales relacionadas a la predictibilidad de una inundación o sequía en sitios acontecido en el Mediterraneo.

Varios modelos se han desarrollado entorno al uso de los rasgos biológicos para relacionarlos con su ambiente, pero su comprensión es poco conocida sobre la interacción con los diferentes filtros ambientales (Richards *et al.*, 1997). Por el momento se han determinado 20 categorías de rasgos biológicos (ver Anexo A) relacionados a la morfología de cuerpo, comportamiento, características de reproducción, modo de dispersión y ciclo de vida, utilizados principalmente en zonas templadas (Dolédec *et al.*, 1999; Usseglio-Polatera *et al.*, 2000; Lamouroux *et al.*, 2004; Beche *et al.*, 2006; Tomanová *et al.*, 2006) las cuales nos provee información sobre la estructura y el funcionamiento de la comunidad (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000).

Entre los resultados relevantes en cuanto al uso de los rasgos biológicos en la predicción del funcionamiento de un ecosistema se tiene:

- a) *Morfología del cuerpo*: Lamouroux *et al.* (2004) observaron un predominio de individuos pequeños en condiciones extremas del flujo en

el fondo del río (valores altos en la tensión cortante y número de Froude). Hay grupos o especies particulares que tienen preferencias de valores altos de la tensión de velocidad, como es el caso de *Hydropsychida exocellata* y *Blepharicera fasciata* (Sagnes *et al.*, 2008)

- b) *Estrategia alimenticia*: Tomanova *et al.* (2006) encuentran que invertebrados raspadores, predador y colectores son grupos propensos a la deriva, al estar expuestos al flujo en el momento de buscar alimento. Para ríos con constantes disturbios (variación del caudal) esta estrategia es inadecuada, por tanto las especies en estos ambientes pertenecen a más de un grupo alimenticio como estrategia de sobrevivencia. Otro de los impactos sobre los grupos alimenticios es la presencia de infraestructuras o presas con un incremento de colectores-filtradores, raspadores y predadores, y la disminución de los colectores-raspadores y trituradores (Vallania y Corigliano, 2007) al cambiar las condiciones de flujo y material suspendido.
- c) *Tipo de reproducción*: una frecuencia significativa de las modalidades ovovivípara y reproducción asexual es común en sitios perturbados de acuerdo Bis y Usseglio-Polatera (2004).
- d) *Adaptación a la corriente*: grupos que se fijan al sustrato o fondo del ríos con garras fueron significativamente menores en los sitios impactados (Bis y Usseglio-Polatera, 2004).
- e) *Tipo de la respiración*: se observa una disminución de la respiración por branquias y un incremento de organismos con plastrón en ambientes perturbados (Bis y Usseglio-Polatera, 2004).
- f) *Ciclo de vida*: es una de las categorías en desarrollo en el trópico (Jackson y Sweeney, 1995; Tomanová *et al.*, 2006) respecto a zonas templadas. Se

ha observado a una fauna adaptada respecto a las inundaciones y sequías (Bonada *et al.*, 2007).

La variación natural extrema (picos altos) del flujo que se presenta en los arroyos andinos de cabecera probablemente juegan un papel importante sobre las comunidades acuáticas en sus adaptaciones funcionales en el ecosistema, aún desconocidos en la actualidad para la región; en donde cada grupo taxonómico tiene una estrategia de recuperación y resistencia ante la heterogeneidad del caudal observado por Bonada *et al.* (2007).

2.3. REFERENCIAS

- Acosta Rivas, C.R., Ríos-Touma, B.P., Rieradevall i Sant, M., & Prat i Fornells, N. 2008. Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos andinos (CERA) y su aplicación a dos cuencas en Ecuador y Peru. *Limnetica*, **27**, 195-210.
- Alahuhta, J., Kanninen, A., & Vuori, K.-M. 2012. Response of macrophyte communities and status metrics to natural gradients and land use in boreal lakes. *Aquatic Botany*, **103**, 106-114.
- Alexiades, A.V., Flecker, A.S., & Kraft, C.E. 2017. Non-native fish stocking alters stream ecosystem nutrient dynamics. *Ecological Applications*.
- Allan, J.D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 257-284.
- Allan, J.D., Flecker, A.S., Segnini, S., Taphorn, D.C., Sokol, E., & Kling, G.W. 2006. Limnology of Andean piedmont rivers of Venezuela. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 66-81.
- Allen, D.C., & Vaughn, C.C. 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 383-394.
- Amsler, M.L., Blettler, M., & Ezcurra de Drago, I. 2009. Influence of hydraulic conditions over dunes on the distribution of the benthic macroinvertebrates in a large sand bed river. *Water Resources Research*, **45**.
- Arango, C.P., Tank, J.L., Schaller, J.L., Royer, T.V., Bernot, M.J., & David, M.B. 2007. Benthic organic carbon influences denitrification in streams with high nitrate concentration. *Freshwater Biology*, **52**, 1210-1222.
- Beche, L.A., Mcelravy, E.P., & Resh, V.H. 2006. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, USA. *Freshwater Biology*, **51**, 56-75.
- Beisel, J.-N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J.-C. 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities: *Springer Netherlands*, 163-171.

- Belmar, O., Velasco, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Mellado-Díaz, A., Millán, A., & Wood, P. 2012. The influence of natural flow regimes on macroinvertebrate assemblages in a semiarid Mediterranean basin. *Ecohydrology*, **6**, 363-379.
- Biggs, B.J., Nikora, V.I., & Snelder, T.H. 2005. Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications*, **21**, 283-298.
- Binkley, D., Burnham, H., & Lee Allen, H. 1999. Water quality impacts of forest fertilization with nitrogen and phosphorus. *Forest Ecology and Management*, **121**, 191-213.
- Bis, B., & Usseglio-Polatera, P. 2004. Species traits analysis. *European Commission, STAR (Standardisation of river classifications), Deliverable N*, **2**, 134.
- Bis, B., Zdanowicz, A., & Zalewski, M. 2000. Effects of catchment properties on hydrochemistry, habitat complexity and invertebrate community structure in a lowland river. *Hydrobiologia*, **422**, 369-387.
- Blanckaert, K., Garcia, X.F., Ricardo, A.M., Chen, Q., & Pusch, M. 2012. The role of turbulence in the hydraulic environment of benthic invertebrates. *Ecohydrology*, **6**, 700-712.
- Bonada, N., Rieradevall, M., & Prat, N. 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Borsuk, M.E., Stow, C.A., & Reckhow, K.H. 2004. A Bayesian network of eutrophication models for synthesis, prediction, and uncertainty analysis. *Ecological Modelling*, **173**, 219-239.
- Boulton, A.J., Peterson, C.G., Grimm, N.B., & Fisher, S.G. 1992. Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime. *Ecology*, 2192-2207.
- Brand, C., Miserendino, M.L., & Epele, L.B. 2012. Spatial and Temporal Pattern of Caddisfly Distribution at a Mesohabitat Scale in two Patagonian Mountain Streams Subjected to Pastoral Use. *International Review of Hydrobiology*, **97**, 83-99.
- Brandt, J.S., & Townsend, P.A. 2006. Land use–land cover conversion, regeneration and degradation in the high elevation Bolivian Andes. *Landscape Ecology*, **21**, 607-623.
- Bredeweg, B., Salles, P., Bouwer, A., Liem, J., Nuttle, T., Cioaca, E., Nakova, E., Noble, R., Caldas, A.L.R., & Uzunov, Y. 2008. Towards a structured approach to building qualitative reasoning models and simulations. *Ecological Informatics*, **3**, 1-12.
- Brooks, A.J., Haeusler, T., Reinfelds, I., & Williams, S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, **50**, 331-344.
- Brunke, M., Hoffmann, A., & Pusch, M. 2001. Use of mesohabitat-specific relationships between flow velocity and river discharge to assess invertebrate minimum flow requirements. *Regulated Rivers: Research & Management*, **17**, 667-676.
- Buendia, C., Gibbins, C.N., Vericat, D., Lopez-Tarazon, J.A., & Batalla, R.J. 2011. Influence of naturally high fine sediment loads on aquatic insect larvae in a montane river. *Scottish Geographical Journal*, **127**, 315-334.

- Burk, R.A., & Kennedy, J.H. 2013. Invertebrate communities of groundwater-dependent refugia with varying hydrology and riparian cover during a suprasedasonal drought. *Journal of Freshwater Ecology*, **28**, 251-270.
- Buytaert, W., Celleri, R., Willems, P., Bièvre, B.D., & Wyseure, G. 2006. Spatial and temporal rainfall variability in mountainous areas: A case study from the south Ecuadorian Andes. *Journal of hydrology*, **329**, 413-421.
- Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N., & Lake, P. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, **53**, 1707-1721.
- Collier, K.J. 1993. Flow preferences of larval Chironomidae (Diptera) in Tongariro River, New Zealand. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, **27**, 219-226.
- Cortes, R., Varandas, S., Teixeira, A., Hughes, S., Magalhaes, M., Barquín, J., Alvarez-Cabria, M., & Fernández, D. 2011. Effects of landscape metrics and land use variables on macroinvertebrate communities and habitat characteristics. *Limnetica*, 347-362.
- Charvet, S., Statzner, B., Usseglio-Polatera, P., & Dumont, B. 2000. Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology*, **43**, 277-296.
- Deutsch, W.G. 1984. Oviposition of Hydropsychidae (Trichoptera) in a large river. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 1988-1994.
- Dolédec, S., Statzner, B., & Bournard, M. 1999. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology*, **42**, 737-758.
- Extence, C., & Ferguson, A. 1989. Aquatic invertebrate surveys as a water quality management tool in the Anglian Water region. *Regulated Rivers: Research & Management*, **4**, 139-146.
- Gibbins, C., Dilks, C., Malcolm, R., Soulsby, C., & Juggins, S. 2001. Invertebrate communities and hydrological variation in Cairngorm mountain streams. *Hydrobiologia*, **462**, 205-219.
- Gooseff, M.N., Hall, R.O., & Tank, J.L. 2007. Relating transient storage to channel complexity in streams of varying land use in Jackson Hole, Wyoming. *Water Resources Research*, **43**.
- Gore, J.A. 1978. A technique for predicting in-stream flow requirements of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **8**, 141-151.
- Gore, J.A., & Judy Jr, R.D. 1981. Predictive models of benthic macroinvertebrate density for use in instream flow studies and regulated flow management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**, 1363-1370.
- Griffith, M.B., Barrows, E.M., & Perry, S.A. 1998. Lateral dispersal of adult aquatic insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**, 195-201.
- Habdija, I., Primc Habdija, B., Matonickin, R., Kucinic, M., Radanovic, I., Milisa, M., & Mihaljevic, Z. 2004. Current velocity and food supply as factors affecting the composition of macroinvertebrates in bryophyte habitats in karst running water. *Biologia-Bratislava-*, **59**, 577-594.

- Harrison, S., Ross, S.J., & Lawton, J.H. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 151-158.
- Hawkins, C.P., Kershner, J.L., Bisson, P.A., Bryant, M.D., Decker, L.M., Gregory, S.V., McCullough, D.A., Overton, C., Reeves, G.H., & Steedman, R.J. 1993. A hierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries*, **18**, 3-12.
- Jackson, J.K., & Sweeney, B.W. 1995. Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of the North American Benthological Society*, 115-130.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, **49**, 1293-1305.
- Jacobsen, D., Rostgaard, S., & Vásconez, J.J. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency? *Freshwater Biology*, **48**, 2025-2032.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247-261.
- Jowett, I.G., & Richardson, J. 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New Zealand river and the development of in-stream flow-habitat models for *Deleatidium* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **24**, 19-30.
- Junk, W. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*, 47-64.
- Lake, P. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, **48**, 1161-1172.
- Lamouroux, N., Dolédec, S., & Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449-466.
- Lancaster, J., & Belyea, L.R. 1997. Nested hierarchies and scale-dependence of mechanisms of flow refugium use. *Journal of the North American Benthological Society*, 221-238.
- Leprieur, F., Hickey, M., Arbuckle, C., Closs, G., Brosse, S., & Townsend, C. 2006. Hydrological disturbance benefits a native fish at the expense of an exotic fish. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 930-939.
- Leung, A.S., Li, A.O., & Dudgeon, D. 2012. Scales of spatiotemporal variation in macroinvertebrate assemblage structure in monsoonal streams: the importance of season. *Freshwater Biology*, **57**, 218-231.
- Maddock, I. 1999. The importance of physical habitat assessment for evaluating river health. *Freshwater Biology*, **41**, 373-391.
- Marcot, B.G. 2007. Biodiversity and the lexicon zoo. *Forest Ecology and Management*, **246**, 4-13.
- McIntosh, A.R., Peckarsky, B.L., & Taylor, B.W. 2002. The influence of predatory fish on mayfly drift: extrapolating from experiments to nature. *Freshwater Biology*, **47**, 1497-1513.
- McIntosh, M.D., Benbow, M.E., & Burky, A.J. 2002b. Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, stream. *River Research and Applications*, **18**, 569-581.

- Mérigoux, S., Dolédec, S., & Statzner, B. 2001. Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshwater Biology*, **46**, 1251-1267.
- Mesa, L.M. 2010. Effect of spates and land use on macroinvertebrate community in Neotropical Andean streams. *Hydrobiologia*, **641**, 85-95.
- Mesa, L.M. 2012. Interannual and seasonal variability of macroinvertebrates in monsoonal climate streams. *Brazilian Archives of biology and technology*, **55**, 403-410.
- Meyer, J.L., Strayer, D.L., Wallace, J.B., Eggert, S.L., Helfman, G.S., & Leonard, N.E. 2007. The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks1: *Wiley Online Library*.
- Milly, P.C., Dunne, K.A., & Vecchia, A.V. 2005. Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature*, **438**, 347-350.
- Moya, N., Gibon, F.-M., Oberdorff, T., Rosales, C., & Domínguez, E. 2009. Comparación de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos intermitentes y permanentes del altiplano boliviano: implicaciones para el futuro cambio climático. *Ecología aplicada*, **8**, 105-114.
- Muehlbauer, J.D., Doyle, M.W., & Bernhardt, E.S. 2011. Macroinvertebrate community responses to a dewatering disturbance gradient in a restored stream. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, **7**, 9599-9630.
- Naura, M., Sear, D.R., Álvarez Cabria, M., Peñas Silva, F., Fernández Cortes, D., & Barquín Ortiz, J. 2011. Integrating monitoring, expert knowledge and habitat management within conservation organisations for the delivery of the water framework directive: A proposed approach. *Limnetica*, **2**, 427-446.
- Pastuchová, Z., Lehotský, M., & Grešková, A. 2008. Influence of morphohydraulic habitat structure on invertebrate communities (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). *Biologia*, **63**, 720-729.
- Pérez, B., & Segnini, S. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino. *Entomotropica*, **20**, 49-57.
- Poff, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 391-409.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., & Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime. *BioScience*, 769-784.
- Principe, R.E., & del Corigliano, M.C. 2006. Benthic, drifting and marginal macroinvertebrate assemblages in a lowland river: temporal and spatial variations and size structure. *Hydrobiologia*, **553**, 303-317.
- Principe, R.E., Raffaini, G.B., Gualdoni, C.M., Oberto, A.M., & Corigliano, M.C. 2007. Do hydraulic units define macroinvertebrate assemblages in mountain streams of central Argentina? *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, **37**, 323-336.
- Pringle, C. 1996. Atyid shrimps (Decapoda: Atyidae) influence the spatial heterogeneity of algal communities over different scales in tropical montane streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology*, **35**, 125-140.
- Pringle, C.M., & Hamazaki, T. 1998. The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology*, **79**, 269-280.

- Resh, V.H., Hildrew, A.G., Statzner, B., & Townsend, C.R. 1994. Theoretical habitat templets, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology*, **31**, 539-554.
- Reynaga, M.C., & Dos Santos, D.A. 2012. Rasgos biológicos de macroinvertebrados de ríos subtropicales: patrones de variación a lo largo de gradientes ambientales espacio-temporales. *Ecología austral*, **22**, 112-120.
- Richards, C., HARO, R., JOHNSON, L., & HOST, G. 1997. Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology*, **37**, 219-230.
- Richter, B.D., Baumgartner, J.V., Powell, J., & Braun, D.P. 1996. A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems. *Conservation biology*, **10**, 1163-1174.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A.C., & Prat Fornells, N. 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International Review of Hydrobiology*, **96**, 667-685.
- Riss, W., Ospina, R., & Gutiérrez, J.D. 2002. Establecimiento de valores de bioindicación para macroinvertebrados acuáticos de la sabana de Bogotá. *Caldasia*, **24**, 135-156.
- Rodríguez, F., Murillo, I., Mejía, L., Narváez, N., Día, G., & Lasso, R. 2009. Plan de Manejo del Sector de Paluguillo. *Programa de Saneamiento Ambiental PSA, Fundación Antisana, Quito*.
- Rolls, R.J., Leigh, C., & Sheldon, F. 2012. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration. *Freshwater Science*, **31**, 1163-1186.
- Sagnes, P., Merigoux, S., & Péru, N. 2008. Hydraulic habitat use with respect to body size of aquatic insect larvae: Case of six species from a French Mediterranean type stream. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, **38**, 23-33.
- Schmid, P., Tokeshi, M., & Schmid-Araya, J. 2000. Relation between population density and body size in stream communities. *Science*, **289**, 1557-1560.
- Sophocleous, M. 2002. Interactions between groundwater and surface water: the state of the science. *Hydrogeology journal*, **10**, 52-67.
- Spehn, E.M., Liberman, M., & Korner, C. 2006. Land use change and mountain biodiversity: *CRC Press* pp
- Stanford, J.A., & Ward, J. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, 48-60.
- Statzner, B., Gore, J.A., & Resh, V.H. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 307-360.
- Sun, T., Yang, Z., & Cui, B. 2008. Critical environmental flows to support integrated ecological objectives for the Yellow River Estuary, China. *Water resources management*, **22**, 973-989.
- Suren, A.M., Biggs, B.J., Duncan, M.J., Bergey, L., & Lambert, P. 2003. Benthic community dynamics during summer low-flows in two rivers of contrasting enrichment 2. Invertebrates. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **37**, 71-83.

- Thorp, J.H., & DeLong, M.D. 1994. The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos*, 305-308.
- Tickner, D., Armitage, P.D., Bickerton, M.A., & Hall, K.A. 2000. Assessing stream quality using information on mesohabitat distribution and character. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **10**, 179-196.
- Tomanová, S., Goitia, E., & Helešic, J. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264.
- Townsend, C.R., & Hildrew, A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.
- Trimble, S.W. 1997. Stream channel erosion and change resulting from riparian forests. *Geology*, **25**, 467-469.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., & Tachet, H. 2000. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases?
- 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.
- Vallania, A., & Corigliano, M.D.C. 2007. The effect of regulation caused by a dam on the distribution of the functional feeding groups of the benthos in the sub basin of the Grande River (San Luis, Argentina). *Environmental monitoring and assessment*, **124**, 201-209.
- 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**, 130-137.
- Vimos, D., Encalada, A., Ríos-Touma, B., Suárez, E., & Prat, N. 2015. Effects of exotic trout on benthic communities in high-Andean tropical streams. *Freshwater Science*, **34**, 770-783.
- Ward, J.V., & Stanford, J. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. *Dynamics of lotic ecosystems*, **10**, 29-42.
- Weatherhead, M.A., & James, M.R. 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, **462**, 115-129.
- Wyżga, B., Oglęcki, P., Radecki-Pawlik, A., Skalski, T., & Zawiejska, J. 2012. Hydromorphological complexity as a driver of the diversity of benthic invertebrate communities in the Czarny Dunajec River, Polish Carpathians. *Hydrobiologia*, **696**, 29-46.

Capítulo 3:

3 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MACRO-INVERTEBRADOS BENTÓNICOS EN ARROYOS PRÍSTINOS DE LOS ANDES DEL SUR DE ECUADOR SEGÚN LA COBERTURA VEGETAL PREDOMINANTE

3.1. RESUMEN

Este estudio se efectuó en arroyos cuasi-prístinos ubicados sobre los 2,900 m de altitud en dos cuencas andinas del sur de Ecuador, con el objeto de examinar los patrones de variación de la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, y de los grupos tróficos, según las características de los hábitats determinados por el tipo de cobertura dominante. Esto, con la intención de contar con una línea base para investigaciones futuras que estudien el impacto de los cambios antrópicos tanto locales como globales (p.ej., uso del suelo, clima, etc.). Así, se instalaron diez tramos de muestreo en arroyos con diferentes tipos de cobertura: pajonal (TG), bosque de Quinoa (QF) y bosque de alta montaña (HMF). En cada tramo se recolectaron muestras ambientales y biológicas y la información resultante se analizó estadísticamente buscando posibles relaciones entre variables biológicas y ambientales. Se encontró que estos arroyos comparten muchas de las características físicas y biológicas. Diez variables biológicas relacionadas con la estructura y con los grupos tróficos de la comunidad resultaron estadísticamente relevantes según el tipo de cobertura vegetal, específicamente del bosque de alta montaña. Estos bosques presentaron valores bajos de diversidad, riqueza, abundancias de dípteros, insectos perforadores y parásitos, los cuales se caracterizan por una mayor dureza, turbidez, y concentración de nitritos/nitratos del agua. Aparentemente, la velocidad de la corriente explica la mayor abundancia de Plecoptera (predadores). Por otro lado, la composición de la comunidad de macroinvertebrados mostró cierta similitud en el TG y en el QF. En conclusión, los arroyos altoandinos de cabecera comparten gran parte de las características ambientales y biológicas a pesar de su distanciamiento geográfico, sin embargo se detectaron algunas variables específicas en la presencia de algunos taxones acuáticos, generalmente poco abundantes en estos ecosistemas lóticos.

Palabras clave: Arroyos altoandinos, macroinvertebrados, ecosistemas prístinos, condición de referencia, cobertura, variables físico-químicas.

3.2. INTRODUCCIÓN

Actualmente, la fuerte dependencia en términos ecológicos e hidrológicos de los sistemas lóticos sobre el medio terrestre circundante es muy reconocida (Wallace *et al.*, 1997; Feyen y Zambrano, 2015; Soininen *et al.*, 2015). Por ejemplo, los bosque de ribera juegan un rol importante de amortiguación o filtro entre el río y las zonas adyacentes alteradas (Miserendino *et al.*, 2011; Shi *et al.*, 2017), además de ser la principal fuente de materia orgánica para las comunidades acuáticas. Así, la composición bentónica puede cambiar en función de esta cobertura (Sponseller *et al.*, 2010; Iñiguez–Armijos *et al.*, 2014). La vegetación ribereña afecta principalmente a dinámica de la calidad y cantidad de alimento disponible para ciertos invertebrados (Romaniszyn *et al.*, 2007) y peces (Bilby y Bisson, 1992), directamente a través del aporte alóctono (hojas, tierra, madera) e indirectamente por los procesos de descomposición microbiana a través de la modificación de los niveles de carbono y nutrientes orgánicos disueltos (Collins *et al.*, 2016). Además del aporte alóctono de la vegetación de ribera, el porcentaje de sombra de dosel arbóreo influye en la cantidad de radiación solar en el río, el cual es un factor determinante en los niveles de productividad primaria, que a su vez influyen en las comunidades de macroinvertebrados (Noel *et al.*, 1986; Kiffney *et al.*, 2004). Sin embargo, la relación de la cobertura vegetal nativa con las comunidades acuáticas en ríos pequeños de zonas de alta montaña en Sudamérica (Miserendino y Pizzolon, 2004; Giraldo *et al.*, 2014), y en Ecuador en particular (Bücker *et al.*, 2010), ha sido poco estudiada hasta el momento.

Otro de los factores relevantes en la estructura, densidad y diversidad de las comunidades acuáticas en la región Andina es la altitud (Jacobsen, 2003, 2004; Lujan *et al.*, 2013), de modo que el el número de especies aumenta al disminuir la misma; esta tendencia es constante en relación a la densidad de varios taxones (Jacobsen, 2003; Madsen *et al.*, 2015). Por tanto, la riqueza de especies tiene una

fuerte respuesta a la elevación en los ríos a nivel mundial (Albert *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011). Por otro lado, se puede observar un aumento de los diferentes grupos de organismos como las diatomeas (Wang *et al.*, 2011), los macroinvertebrados (Jacobsen, 2003, 2004) y los peces (Albert *et al.*, 2011) con la disminución de la altitud.

En cuanto a la utilidad de los invertebrados para la evaluación de las condiciones ambientales de los ecosistemas acuáticos, éstos se han considerado desde hace varios años (Hodkinson y Jackson, 2005; Resh, 2008; Naura *et al.*, 2011). Así, en vista de que las comunidades de macroinvertebrados bentónicos realizan gran parte de su ciclo de vida en los sistemas lóticos (Rice *et al.*, 2001), en donde se pueden presentar múltiples factores de estrés para estos organismos tales como el exceso de nutrientes, la presencia de productos tóxicos, el aumento de la temperatura, la excesiva carga de sedimentos, etc., la presencia o no de macroinvertebrados bentónicos en sus dominios permite obtener una medida general del estado ambiental de estos ecosistemas (Acosta *et al.*, 2009; Villamarín *et al.*, 2013). Por tanto, las comunidades de macroinvertebrados lóticos aparentemente están estructuradas por factores a nivel de paisaje, tales como el uso del suelo/cobertura vegetal, la geología superficial y factores geográficos de la cuenca, tales como la distancia a la fuente del río (Ding *et al.*, 2017). Sin embargo, las variables a escala local, e.g. el flujo hidráulico, los tipos de sustrato, la química del agua, la vegetación de ribera, entre otros, son al parecer las que juegan un papel más preponderante en la estructuración de las comunidades de macroinvertebrados antes que los factores a nivel de paisaje (Statzner y Beche, 2010; Rezende *et al.*, 2014).

Aproximadamente el 80 % de la superficie terrestre del planeta está modificada por actividades antrópicas (Bidwell y Goering, 2004), las cuales se han incrementado drásticamente en las últimas décadas (Sanderson *et al.*, 2002), resultando en impactos cada vez más significativos sobre una amplia gama de

servicios ecosistémicos, sobre todo los acuáticos (Naiman *et al.*, 1995), a diferentes escalas (IPCC, 2001; Barnett *et al.*, 2008). Así, hoy en día los ecosistemas prístinos son realmente escasos a nivel mundial, por lo que conocer el funcionamiento de los mismos es realmente esencial, ya que ello proporcionaría información base de referencia que podría emplearse en estudios comparativos que contemplen ecosistemas modificados o alterados (Hodkinson y Jackson, 2005; Bailey *et al.*, 2014); por este motivo son considerados verdaderos "laboratorios naturales" para la detección de cambios ambientales (Hannah *et al.*, 2007; Hampel *et al.*, 2010). En este contexto, algunos estudios se han realizado para evaluar los efectos del cambio climático en sistemas de agua dulce de montaña en el hemisferio norte (Hauer *et al.*, 1997). Sin embargo, en el Ecuador la falta de datos biológicos a largo plazo en ambientes prístinos impide este tipo de investigaciones, lo cual es una consecuencia directa del conocimiento limitado de estos ecosistemas prístinos de montaña, debido en gran parte al difícil acceso a estos lugares remotos y a la escasa financiación. Ante ello, se hace muy difícil lograr una planificación adecuada, basada en principios científicos, del uso de suelo y de la explotación sostenible asociada a la construcción y operación de las centrales hidroeléctricas y proyectos mineros que se pretenden desarrollar en estos ecosistemas (CONELEC, 2009; Espinosa y Rivera, 2016).

En este contexto, el objetivo principal de esta investigación, llevada a cabo en arroyos andinos de cabecera cuasi-prístinos, fue el de examinar los patrones de variación de la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos; y los grupos tróficos de dichas comunidades según las características de los hábitats determinados por el tipo de cobertura vegetal nativa en las riberas. Así, se procuró responder a las siguientes preguntas de investigación: (i) ¿cuán similares son las características ambientales de arroyos cuasi-prístinos con diferente cobertura vegetal?; (ii) ¿resulta posible discernir si las

condiciones locales o las de gran escala, son responsables de los patrones observados en los macroinvertebrados?; (iii) ¿es posible encontrar variaciones en la estructura en las comunidades y/o en los grupos tróficos, según el tipo de cobertura nativa?; y (iv) ¿se pueden asociar ciertos taxones al tipo de cobertura dominante o a variables ambientales?. Con esta investigación se pretendió colaborar con el objetivo de establecer una línea base para investigaciones futuras que se centren en el estudio del impacto de los cambios antrópicos tanto locales como globales (p.ej., uso del suelo, clima, etc.) en los ecosistemas andinos en general.

3.3. Materiales y métodos

3.3.1. Área de estudio

La cuenca Andina del río Jubones, con una superficie aproximada de 4,354 km², es la sexta cuenca más grande del lado suroeste del Ecuador (Vázquez, 2010; Mosquera et al., 2015), está dividida en nueve subcuencas y su río tiene una longitud aproximada de 123.8 km. Su elevación varía entre los 4,120 m s.n.m. en la cordillera occidental hasta los 0.0 m s.n.m., junto al océano Pacífico, y en su interior se encuentra la primera microcuenca de estudio, la del río Zhurucay, que tiene un área de drenaje de 7.97 km² (Fig. 3.1) y su rango altitudinal varía entre los 3,200 y los 3,900 m s.n.m. El uso principal del suelo (año 2010) en la microcuenca del Zhurucay es de pajonal (58.6 %), pastos y vegetación de almohadilla (19.4 %), bosque de ribera (17.7 %), y pino introducido (4.3 %); adicionalmente existen zonas aisladas de (Quichimbo *et al.*, 2012) pastizales (pastoreo no intensivo del orden de 2 cabezas ha⁻¹) y agricultura (pastos y patata).

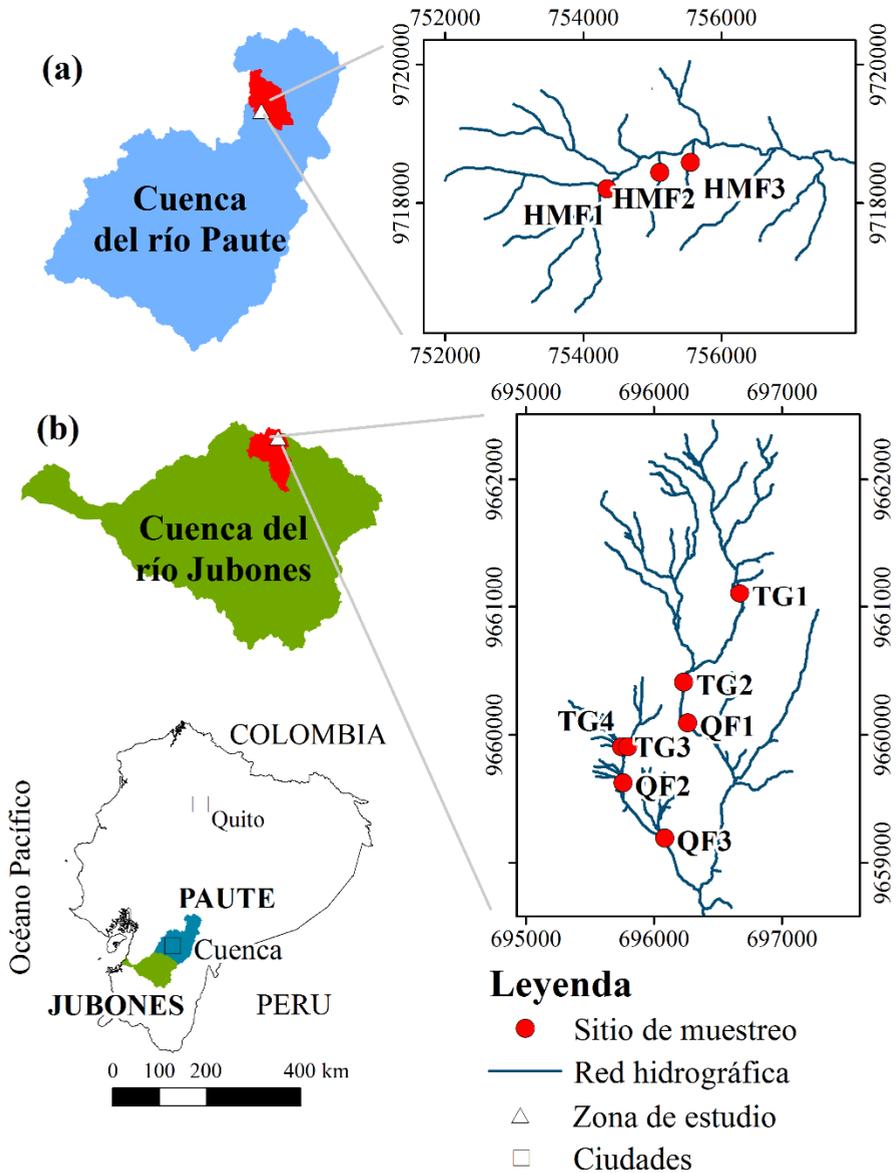


Figura 3.1. Ubicación de las microcuencas de estudio (a) Pallcayacu (cuenca del río Paute); y (b) Zhurucay (cuenca del río Jubones). Y la ubicación de las cuencas de los ríos Paute y Jubones en el contexto continental Ecuatoriano. HMF = bosque montano alto; TG = pajonal; QF = bosque de Quinua. Sistema de coordenadas: UTM PSAD 1956, Zona 17S.

Por otro lado, la cuenca del río Paute con una extensión de 6,439 km² (Salgado et al., 2007), un rango altitudinal entre 1,824 y 4,680 m s.n.m., cuenta con 18 subcuencas y su río principal se extiende en una longitud aproximada de 150 km, desde la cabecera Andina hasta la Amazonía. En esta se encuentra la segunda microcuenca de estudio, la del río Pallcayacu, que se sitúa en la cuenca alta (Fig. 3.1), tiene una superficie aproximada de 19.2 km², y un rango de elevación que varía entre los 2,520 y los 3,620 m s.n.m. El uso del suelo (año 2001) consiste de bosque altoandino (58 %), zonas agrícolas (18 %), pajonal (15 %), pastos (4 %), humedales (3 %) y otros usos (2 %).

Los períodos de mayor precipitación son de enero a mayo en la microcuenca del Zhurucay, (Vázquez, 2010; Padrón et al., 2015) y de mayo a junio en la microcuenca del Pallcayacu (Jokisch & Lair, 2002; Mora et al., 2014). Estas microcuencas se seleccionaron como representativas de las condiciones que se suceden en las cabeceras de las cuencas del Paute y del Jubones por su buen estado de conservación. Se establecieron siete estaciones de muestreo en la microcuenca del Zhurucay y tres estaciones en la microcuenca del Pallcayacu (Fig. 3.1), en arroyos similares rodeados por tres tipos diferentes de cobertura: pajonal (TG), bosque de Quinua (QF; *Polylepis* sp) y bosque montano alto (HMF) sin influencia humana directa. En promedio, las estaciones de TG se sitúan sobre los 3,700 m s.n.m., las de QF a los 3,643 m s.n.m. y las de HMF a los 2,742 m s.n.m. En la cobertura TG la flora dominante es *Calamagrostis intermedia*, mientras que el QF está dominado por *Polylepis incana* Kunth y *Polylepis reticulata* Kunth, concentrados en las riberas de los arroyos; cabe señalar que los arroyos de esta zona tienen un cierto encajonamiento, con secciones cortas que pueden ir inclusive por el subsuelo. Los HMF albergan una alta variedad de especies de árboles y arbustos, entre las cuales destacan: *Styloceras laurifolia* (Buxaceae), *Hedyosmum cumbalense* (Cloranthaceae), *Clusia multiflora* (Clusaiceae), *Cyathea* sp. (Cyatheaceae), *Palicourea* sp. (Rubiaceae) y *Asteraceae* sp. En cada arroyo se

establecieron tramos de 50 m de longitud para la recolección de muestras biológicas y abióticas. Las muestras consideradas para este estudio se recolectaron mensualmente en el período que va de agosto a diciembre de 2010, que incluye los intervalos más estables en términos del caudal en las zonas de estudio, particularmente con el objetivo de evitar al máximo la influencia de otro tipo de variable sobre la estructura y densidad de las comunidades de macroinvertebrados (p.ej., eventos extremos). Además por restricciones de tipo logístico (financiamiento, acceso y movilidad en las zonas de estudio) solo se pudo efectuar un muestreo espacial.

3.3.2. *Métodos*

3.3.2.1. *Medición de las variables ambientales*

La calidad de la vegetación de ribera se determinó mediante el índice QBR-And (Acosta *et al.*, 2009); según el tipo de vegetación natural arbórea o herbácea (pajonal). Adicionalmente, se evaluó la calidad del hábitat fluvial (IHF) de cada tramo según el protocolo CERA desarrollado para Ecuador y Perú (Acosta *et al.*, 2009). Las variables físico-químicas se registraron *in situ* con el uso de un sensor múltiple de calidad del agua (serie U-50, <http://www.horiba.com>), e incluyen: la temperatura del agua (T, °C), la conductividad eléctrica (EC, $\mu\text{S cm}^{-1}$), el pH, los sólidos disueltos totales (TDS, g l^{-1}), la turbidez (NTU), el oxígeno disuelto (DO, mg l^{-1}), y el potencial redox (mV). Además, se recogieron muestras de agua para el análisis de las siguientes variables utilizando métodos estándar (APHA, 2005): alcalinidad ($\text{mg CaCO}_3 \text{l}^{-1}$), dureza total (TH, $\text{mg CaCO}_3 \text{l}^{-1}$), y la concentración de nitritos/nitratos ($\mu\text{g N l}^{-1}$). La velocidad del agua se midió con un correntímetro de tipo hélice (Hydromate - CMC3, <http://www.hydrologicalservices.com>). El caudal del río se calculó utilizando el método de integración (Boiten, 2008): en cada estación de muestreo se estableció una sección transversal y la velocidad del agua se registró a dos profundidades

diferentes (estándar), en varios puntos a lo largo de esta sección; el caudal se estimó en gabinete mediante la integración a lo largo de la sección transversal. Por otro lado, se determinó el tipo de sustrato dominante del lecho del río en cada punto de muestreo considerando la siguiente clasificación simplificada: roca, canto rodado, guijarro, grava, arena, limo, vegetación acuática o la combinación de estos tipos siguiendo las directrices proporcionadas por Elozegi (2009).

3.3.2.2. *Muestreo biótico*

En cada estación de muestreo y en cada una de las cinco campañas, seis muestras (repeticiones) de macroinvertebrados se recolectaron con el uso de un cilindro Hess (con un diámetro de 15.5 cm y un tamaño de malla de 250 micras). Las seis réplicas se distribuyeron uniformemente a lo largo de cada tramo longitudinal de 50 m. Los tramos longitudinales de muestreo se emplazaron de tal forma que se abarcaron los hábitats más representativos, asociados a cada estación de muestreo. Se excluyeron del muestreo sitios con un sustrato grueso (> 250 mm), el cual aproximadamente y en términos generales, cubriría el 15% de la longitud de un tramo de río, y puede albergar una composición y una estructura de la comunidad muy diferentes, por lo que es un sustrato poco representativo de todo el lecho del río. Las muestras capturadas se conservaron en solución de formaldehído al 10% y se transfirieron al laboratorio, donde se lavaron y se estudiaron. Los macroinvertebrados fueron separados e identificados al nivel taxonómico más bajo posible utilizando claves taxonómicas de Merritt y Cummins (1996), Springer (2006), Manzo y Archangelsky (2008) y Domínguez *et al.* (2009). El sedimento remanente (materia orgánica e inorgánica), después de retirar los organismos, se usó para medir la concentración de materia orgánica (AFDM, en seco libre de cenizas expresado en g m^{-2}) de acuerdo a Steinman *et al.* (2011).

Para determinar el contenido de clorofila *a*, se recolectaron tres piedras del lecho del río y con un cuadrante estándar (2 x 2 cm), se extrajo de la superficie de

las piedras el material orgánico, mediante el uso de un cepillo y la aplicación de agua destilada; la solución resultante se filtró *in situ* usando un filtro de Whatman GF / F (con un diámetro de 47 mm y un tamaño de malla de 0.7 micras) y una bomba de vacío (manual). El filtro se almacenó en frascos individuales cubiertos con papel de aluminio y se transportó a un laboratorio certificado para el análisis de la clorofila *a* en presencia de feofitina, según el método descrito en Steinman *et al.* (2011).

3.3.3. Análisis estadístico

Antes de los análisis, las variables ambientales que se correlacionaban (valor de r de Spearman > 0.7) se descartaron para las pruebas posteriores. Las densidades de los taxones fueron promediadas entre las seis muestras de cada tramo y por cada campaña. Luego estas densidades se transformaron $\ln(x+1)$ y estandarizaron dividiendo por la media; y las variables ambientales con excepción del pH se transformaron $\ln(x)$ o $\ln(x+1)$ con la intención de aumentar la homogeneidad de varianzas y aproximar al modelo normal de las variables analizadas (Quinn y Keough, 2002).

Se calcularon algunas variables biológicas en base a la información recogida, para lo cual se utilizó el software Primer 6.1.13 (<http://www.primer-e.com>). Las variables calculadas son: la riqueza de especies (S , número de taxones), densidad total (N , ind. m^{-2}), equitatividad de Pielou (J' ; Pielous, 1966), el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H' ; Shannon, 1949), el contenido de clorofila *a* (Clo_a , $mg\ cm^{-2}$), la abundancia relativa de los organismos sensibles a la contaminación (%Sen), y la abundancia relativa de los individuos pertenecientes a los órdenes (i) Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (%EPT), (ii) Ephemeroptera (%Ephe), (iii) Plecoptera (%Plec), (iv) Trichoptera (%Tric), y (v) NO-insecta (%No-insec). Por otro lado, se calcularon las siguientes proporciones

de los grupos tróficos principales, según la categorización de hábitos alimenticios de Tomanová (2007), siguiendo el principio del código Fuzzy (Chevene *et al.*, 1994) en base a la combinación de las matrices de las abundancias de macroinvertebrados y sus correspondiente rasgos tróficos: absorción a través del tegumento (A), ingestión de sedimentos finos/colectores (CG), desmenuzador (SH), raspador (SC), filtrador (CF), perforador –vegetal o animal – (PI), depredador (PR) y parásito (PA). Previamente, las especies que tuvieron una presencia menor al 5% del total de las muestras se consideraron como raras y se eliminaron del conjunto de datos para evitar un efecto de distorsión. Al final se generó una matriz de variables biológicas a ser empleada en el análisis de correlación entre variables ambientales y abióticas.

Para los análisis multivariantes, se utilizaron 50 observaciones (10 tramos visitados en 5 campañas) para todas las variables. Para identificar un gradiente ambiental adicional al de la cobertura vegetal que contribuya a caracterizar los arroyos andinos de alta montaña, se efectuó un análisis de componentes principales (PCA) de las variables ambientales (T, pH, TDS, turbidez, DO, el potencial redox, TH, la concentración de nitritos y nitratos, IHF, QBR-And, AFDM y el calado del agua). Estos análisis se efectuaron con la ayuda del programa estadístico PRIMER (Clarke y Gorley, 2006).

Los nuevos ejes que resumen la variabilidad espacial de las muestras, se usaron para determinar las variaciones de las variables biológicas en función de cobertura vegetal. Para ello se siguieron tres pasos a fin de determinar las diferencias en las variables biológicas, en función de los tres sistemas estudiados y de su respectiva cobertura vegetal (TG, QF, HMF), e identificar las posibles variables ambientales (variables del PCA) que son aparentemente las responsables de esas diferencias detectadas. En primer lugar, para comparar las variables biológicas y los rasgos tróficos, antes citados, en función de la cobertura vegetal, se usó la prueba Kruskal-Wallis (K-W). Los resultados de las diferencias se

presentan en gráficas de cajas con muescas. Para cada caja, la línea horizontal central de las cajas representa la mediana del conjunto de la muestra. Los límites superior e inferior de la caja representan el primer y tercer cuartil y las barras exteriores, o bigotes, indican las observaciones mínimas y máximas. Los bordes de las secciones angulares muestran el rango intercuartílico completo desde la mediana. Un borde plegado de la caja significa que el primer o el tercer cuartil se encuentran dentro del rango intercuartil, reflejado a menudo en conjuntos de datos más pequeños. Finalmente, si las muescas de dos cajas no se superponen, la diferencia en las medianas de los dos conjuntos de muestras es estadísticamente significativa. En segundo lugar, para cada variable biológica considerada (Y_j) se construyó un modelo de regresión múltiple lineal de Y_j en función de m variables ambientales X_i (es decir, $Y_j = \beta_0 + \sum_{i=1}^{i=m} (\beta_i X_i)$), usando el procedimiento de selección de pasos hacia adelante (Quinn y Keough, 2002). Para la comparación entre los modelos estadísticos generados automáticamente para cada una de las 20 variables biológicas estudiadas se consideró el valor de r^2 ajustado (Hieber *et al.*, 2005), asociado a la correlación entre las variables dependientes e independientes. Se identificó el porcentaje de contribución de cada variable independiente en el modelo estadístico mediante el valor del coeficiente de regresión estandarizado beta. Por último, mediante las pruebas K-W (Kruskal y Wallis, 1952) y gráficas de cajas con muescas se analizaron las diferencias en las variables ambientales, seleccionadas en los modelos regresión, en función del tipo de cobertura vegetal predominante. Además se comprobó la diferencia del gradiente altitudinal, según los diferentes tipos de cobertura vegetal (mediante las pruebas K-W), gradiente que influye sobre ciertas variables ambientales y biológicas. Estos análisis estadísticos se ejecutaron con la ayuda del programa SPSS, versión 20 (www.ibm.com).

Para estudiar la relación de ciertos taxones acuáticos al tipo de cobertura vegetal dominantes (de gran escala) o las variables ambientales (condiciones locales) se aplicó el análisis de correspondencia sin tendencia (DCA), el cual reconoció una longitud del gradiente estimada de la desviación estándar < 1.5 (Leps y Smilauer, 2003). Así, se seleccionó un modelo de respuesta lineal para identificar la relación de las comunidades de macroinvertebrados con las variables ambientales. De este modo, la prueba que mejor se ajusta es el análisis de redundancia (RDA; Leps y Smilauer, 2003). Se utilizó el método de selección automática hacia adelante para elegir las variables ambientales que tienen un efecto significativo sobre la composición de la comunidad (Šmilauer y Lepš, 2014). Se prepararon gráficas de los 18 taxones con mayor relación con las variables ambientales. Estos análisis estadísticos se ejecutaron con la ayuda del programa CANOCO 5 (Šmilauer y Lepš, 2014).

Por último, se comparó las diferencias de la composición de las comunidades en función de los tres tipos de cobertura vegetal a través de un análisis de similitud (ANOSIM) con la asistencia del software Primer v6 (Clarke y Gorley, 2006). En esta prueba, a partir del índice de similitud de Bray-Curtis, se obtendrá un valor R estadístico global, que varía entre -1 a 1 (Clarke y Gorley, 2006). Este análisis fue realizado mediante el programa PRIMER (Clarke y Gorley, 2006).

3.4.RESULTADOS

3.4.1. Características generales de las estaciones de muestreo

Los resultados mostraron valores promedio similares de T en todas las estaciones de muestreo, con valores entre 12.6 °C (HFM3) y 9.3 °C (QF2). Los valores máximos de turbidez se obtuvieron en las estaciones en HMF (53.9 NTU en HMF1) en relación a los registrados en otras estaciones (2.9 NTU en TG1 y 4.6

NTU en QF1). La EC y el caudal (Q) mostraron el mismo patrón con los valores más altos en HMF (136 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y 61.4 l s^{-1} en HMF1) en relación a los observados en otras estaciones de muestreo (78 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y 24.7 l s^{-1} en TG1, y 63 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y 11.4 l s^{-1} en QF1). Los valores máximos de nitritos y nitratos se midieron en el HMF (104.2 $\mu\text{gN l}^{-1}$ en HMF1). Los valores máximos de la AFDM por cada tipo de uso de suelo fueron de 426.9 g m^{-2} en el sistema TG, 519.1 g m^{-2} en QF, 198.4 g m^{-2} en HMF. Con respecto a la clorofila *a*, con excepción de un solo valor (6.3 $\mu\text{g cm}^{-2}$) registrado en QF, todos los valores medidos resultaron inferiores a 2.5 $\mu\text{g cm}^{-2}$ (ver Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Valores promedio (para N = 5) y error estándar (\pm ES) de las variables ambientales observadas en las 10 estaciones de monitoreo ubicadas en las microcuencas de los ríos Zhurucay and Pallcayacu (Ecuador) en función de las coberturas pajonal (TG), bosque de Quinua (QF) y bosque montano alto (HMF).

Variables ambientales [] (U)	TG1	TG2	TG3	TG4	QF1	QF2	QF3	HMF1	HMF2	HMF3
Altitud (m s.n.m.)	3,729	3,697	3,656	3,657	3,677	3,630	3,590	2,994	2,988	2,979
Temperatura del agua (Temp, °C)	10.5 (\pm 1.4)	11.0 (\pm 0.7)	9.8 (\pm 1.1)	10.3 (\pm 0.9)	11.5 (\pm 1.1)	9.3 (\pm 0.9)	10.1 (\pm 0.3)	12.1 (\pm 0.9)	12.1 (\pm 0.5)	12.6 (\pm 0.6)
Oxígeno disuelto (O ₂ , mg l ⁻¹)	8.9 (\pm 0.8)	8.5 (\pm 1)	9.7 (\pm 0.7)	8.9 (\pm 1.1)	9.4 (\pm 0.9)	9.8 (\pm 0.8)	9.5 (\pm 1.2)	9.5 (\pm 0.5)	10.1 (\pm 0.9)	8.8 (\pm 0.7)
Turbidez (NTU)	1.81 (\pm 0.5)	1.70 (\pm 0.3)	1.16 (\pm 0.2)	0.85 (\pm 0.3)	2.15 (\pm 0.8)	1.22 (\pm 0.3)	1.20 (\pm 0.3)	13.20 (\pm 10.3)	9.10 (\pm 2.3)	12.54 (\pm 7.7)
pH	7.00 (\pm 0.3)	6.90 (\pm 0.1)	7.10 (\pm 0.1)	7.40 (\pm 0.1)	7.00 (\pm 0.1)	7.30 (\pm 0.1)	7.50 (\pm 0.1)	7.30 (\pm 0.5)	7.30 (\pm 0.6)	7.3 (\pm 0.6)
Conductividad eléctrica (μ S cm ⁻¹)	63.2 (\pm 4.7)	55.8 (\pm 3.4)	51.2 (\pm 5.7)	41 (\pm 2.8)	55 (\pm 2.9)	52 (\pm 3.6)	48.6 (\pm 2.4)	99.6 (\pm 10.3)	76.8 (\pm 2.6)	91.6 (\pm 1.5)
Potencial de óxido-reducción (ORP, mV)	217 (\pm 16)	228 (\pm 21)	141 (\pm 29)	212 (\pm 28)	239 (\pm 33)	225 (\pm 29)	225 (\pm 27)	204 (\pm 8)	207 (\pm 11)	185 (\pm 16)
Sólidos totales disueltos (TDS, g l ⁻¹)	0.042 (\pm 0.003)	0.035 (\pm 0.001)	0.029 (\pm 0.001)	0.026 (\pm 0.001)	0.036 (\pm 0.002)	0.033 (\pm 0.002)	0.032 (\pm 0.002)	0.064 (\pm 0.007)	0.05 (\pm 0.002)	0.059 (\pm 0.001)

Estructura y composición de las comunidades de macro-invertebrados bentónicos en arroyos prístinos de los andes del sur de Ecuador según la cobertura vegetal predominante

Continuación Tabla 3.1.

VARIABLES ambientales [] (U)	TG1	TG2	TG3	TG4	QF1	QF2	QF3	HMF1	HMF2	HMF3
Caudal (Q, l s ⁻¹)	1.00 (± 0.39)	9.53 (± 4.11)	0.96 (± 0.16)	0.52 (± 0.13)	5.73 (± 1.84)	1.97 (± 0.34)	4.58 (± 0.99)	26.89 (± 10.76)	9.49 (± 1.33)	18.55 (± 8.5)
Calado (H, cm)	16.7 (± 0.5)	15.2 (± 3.7)	14.1 (± 1.0)	10.8 (± 1.0)	13.3 (± 0.6)	11.5 (± 0.9)	11.6 (± 1.5)	12.4 (± 3.4)	7.8 (± 1.2)	10.3 (± 3.1)
Velocidad (v, cm s ⁻¹)	8.8 (± 3.5)	19.5 (± 3.3)	3.4 (± 0.6)	30.0 (± 0.9)	12.9 (± 3.6)	7.7 (± 0.6)	11.8 (± 1.1)	71.8 (± 36.6)	106.3 (± 57.8)	96.7 (± 47.8)
Dureza (mg CaCO ₃ l ⁻¹)	23.3 (± 1.6)	23.8 (± 2.1)	16.6 (± 2.4)	18.5 (± 3)	25.2 (± 5)	18.8 (± 3.5)	19.2 (± 1.6)	42.6 (± 3.2)	36.0 (± 4.6)	40.0 (± 4.8)
Nitritos /Nitratos (µg l ⁻¹)	44.6 (± 6.6)	13.6 (± 2.5)	21.4 (± 6.8)	12.0 (± 0.6)	27.9 (± 12.5)	25.2 (± 13.4)	13.8 (± 3.2)	72.4 (± 13.2)	67.3 (± 4.6)	54.2 (± 4.9)
Materia orgánica (AFDM, g m ⁻²)	67.5 (± 16.2)	183.2 (± 70.3)	61.0 (± 13.0)	63.6 (± 11.3)	300.8 (± 78.8)	153.6 (± 55.1)	62.6 (± 23.2)	85.4 (± 17.9)	82.7 (± 6.9)	85.0 (± 30.9)
Clorofila <i>a</i> (µg cm ²)	0.14 (± 0.14)	0.33 (± 0.16)	0.71 (± 0.46)	1.29 (± 0.59)	0.39 (± 0.2)	0.55 (± 0.23)	2.06 (± 1.16)	0.41 (± 0.15)	0.38 (± 0.12)	0.49 (± 0.16)

3.4.2. Relación entre la cobertura vegetal y las características ambientales

El análisis de componentes principales (PCA) mostró una explicación del 49% de la variación espacial de las muestras con respecto a las variables ambientales, con dos ejes asociados a los tres tipos de cobertura vegetal preponderantes (Fig. 3.2). En el primer componente consta la velocidad del agua con valores altos en HMF (Anexo B), ecosistema que además presenta valores altos de turbidez y concentración de nitritos y nitratos. En el segundo componente, en orden de importancia, consta el O₂, el ORP y la Temp los cuales influyen en la dispersión de las muestras de TG y QF.

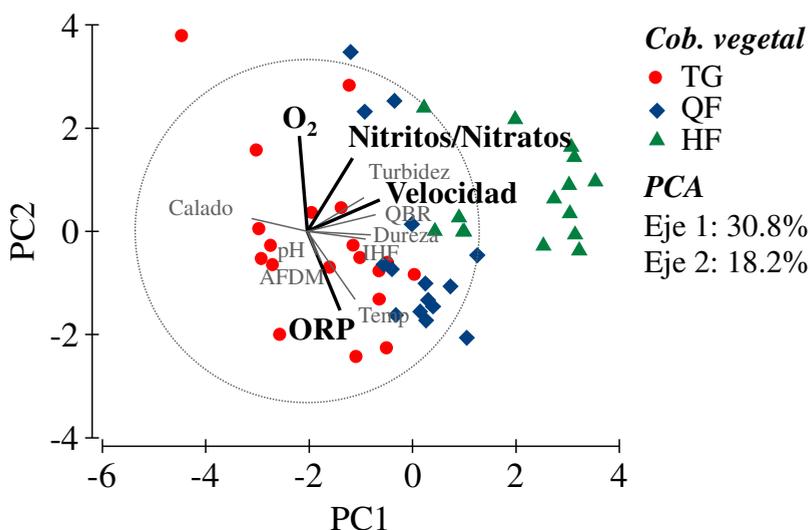


Figura 3.2. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables ambientales en función del tipo de cobertura vegetal en las microcuencas de los ríos Zhuruca y Pallcayacu. La longitud y el ángulo de los vectores muestran el grado de correlación entre la variable ambiental y los ejes del PCA. Temp = temperatura; TDS = sólidos disueltos totales; AFDM = cantidad de materia orgánica; ORP = potencial de óxido-reducción; O₂ = oxígeno disuelto; IHF = índice del hábitat fluvial; QBR = índice de la calidad de la ribera.

3.4.3. Relación entre la cobertura vegetal y las comunidades acuáticas

A nivel de la estructura de la comunidad, un total de 57 taxones de macroinvertebrados pertenecientes en su mayoría a la clase insecta se recolectaron en todas las estaciones de muestreo (Tabla 3.2). El número de taxones por estación de muestreo osciló entre 24 y 31 y la densidad media entre 937 y 21,383 ind. m⁻².

Tabla 3.2. Macroinvertebrados encontrados en las 10 estaciones de muestreo ubicadas en las microcuencas de los ríos Zhuruca y Pallcayacu (Ecuador).

Clase	Orden	Familia	Taxón			
Acari	Acariformes		Hydracarina			
Crustacea	Amphipoda	Hyalellidae	<i>Hyalella</i>			
Insecta	Coleoptera	Elmidae	<i>Austrelmis</i>			
			<i>Austrolimnius</i>			
			<i>Heterelmis</i>			
			<i>Hexacylloepus</i>			
			<i>Hexanchorus</i>			
			Psephenidae	<i>Pheneps</i>		
			Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>		
			Scirtidae	<i>Cyphon</i>		
			Diptera		Athericidae	<i>Atherix</i>
					Cerapogonidae	<i>Allaudomyia</i>
					Chironomidae	Chironominae
						Orthocladiinae
						Podominae
	Tanypodinae					
	Tanytarsini					
	Dixidae	<i>Dixella</i>				
	Dolichopodidae					
	Empididae	<i>Neoplasta</i>				
	Ephydriidae					
	Limoniidae	<i>Hexatoma</i>				
<i>Orimarga</i>						
Muscidae	<i>Limnophora</i>					
	<i>Lispe</i>					
Psychodidae	<i>Pericoma</i>					
Simuliidae	<i>Simulium</i>					
	<i>Gygantodax</i>					

Continuación Tabla 3.2.

Clase	Orden	Familia	Taxón		
Insecta	Diptera	Tabanidae	<i>Tabanus</i>		
		Tipulidae	<i>Tipula</i>		
Ephemeroptera		Baetidae	<i>Andesiops</i> <i>Baetodes</i>		
		Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i> <i>Haplohyphes</i>		
		Leptophlebiidae	<i>Ecuaphlebia</i>		
		Plecoptera	Gryopterygidae	<i>Claudioperla</i>	
Plecoptera		Perlidae	<i>Anacroneuria</i>		
		Trichoptera	Calamoceratidae	<i>Phylloecus</i>	
Trichoptera		Glossosomatidae	<i>Mortionella</i>		
		Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>		
		Hydrobiosidae	<i>Cailloma</i>		
		Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i> <i>Oxyethira</i>		
		Hydrophychidae	<i>Smicridea</i>		
		Hydroptilidae	<i>Metrichia</i> <i>Neotrichia</i>		
		Limnephilidae	<i>Contulma</i>		
		Xiphocentronidae			
		Gasteropoda	Basommatophora	Lymnaeidae	
		Hirudinea		Glossiphoniidae	<i>Helobdella</i>
Nematomorpha		Gordioidea			
Oligochaeta					
Tricladida		Dugesiiidae	<i>Girardia</i>		
Planorbidae					
Veneroidea		Sphaeriidae			

La prueba K-W arrojó diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la riqueza y diversidad. El número de taxones promedio (riqueza de especies) fue menor en HMF con 23 taxones en relación a QF con 27 taxones en promedio, sin diferir de TG con 25 taxones en promedio (Fig. 3.3a). Luego al ejecutar el modelo de regresión múltiple usando la riqueza como variable dependiente se seleccionó con un r^2 ajustado mayor a 0.3 en orden de importancia a las variables turbidez ($\beta = -0.394$) y la dureza ($\beta = -0.279$) como las variables determinantes en el número de taxones en cada uno de los ecosistemas estudiados (Anexo C). Estas dos variables ambientales determinantes del número de taxones, presentaron valores mayores en HMF que las asociadas a TG y a QF (Fig. 3.4). Se obtuvieron valores menores del índice de diversidad de Shannon-Wiener en HMF en relación a los obtenidos en TG y en QF (Fig. 3.3b).

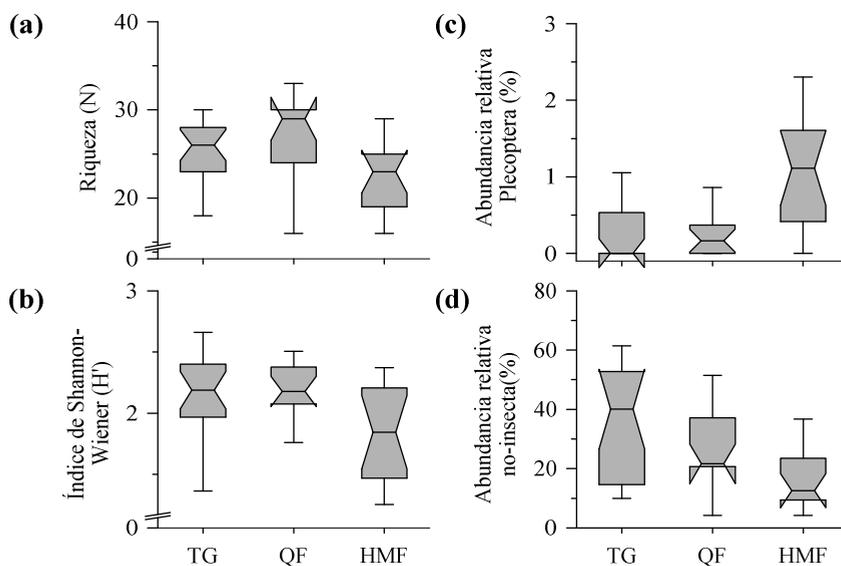


Figura 3.3. Diagramas de caja con muesca de la mediana de (a) la riqueza total; (b) el índice de diversidad de Shannon-Wiener; y la abundancia relativa de (c) plecoptera; y (d) no-insecta. TG = pajonal (N = 20), QF = bosque de Quinoa (N = 15), HMF = bosque altoandino (N = 15).

La abundancia de Plecoptera también fue mayor en HMF que en TG y en QF; la velocidad del agua influye positivamente sobre esta variable biológica (r^2 ajustado = 0.439; beta = 0.671, $p < 0.001$). Por el contrario, la abundancia relativa de no-insecta (Fig. 3.3d), resultó inferior en HMF en relación a TG y a QF; esta variable biológica está determinada por la calidad de la vegetación de ribera - QBR (r^2 ajustado = 0.342; beta = -0.511). Resultados de las pruebas K-W se encuentran en el Anexo C. Por otro lado, la altitud es significativamente menor en HMF que en QF y en TG.

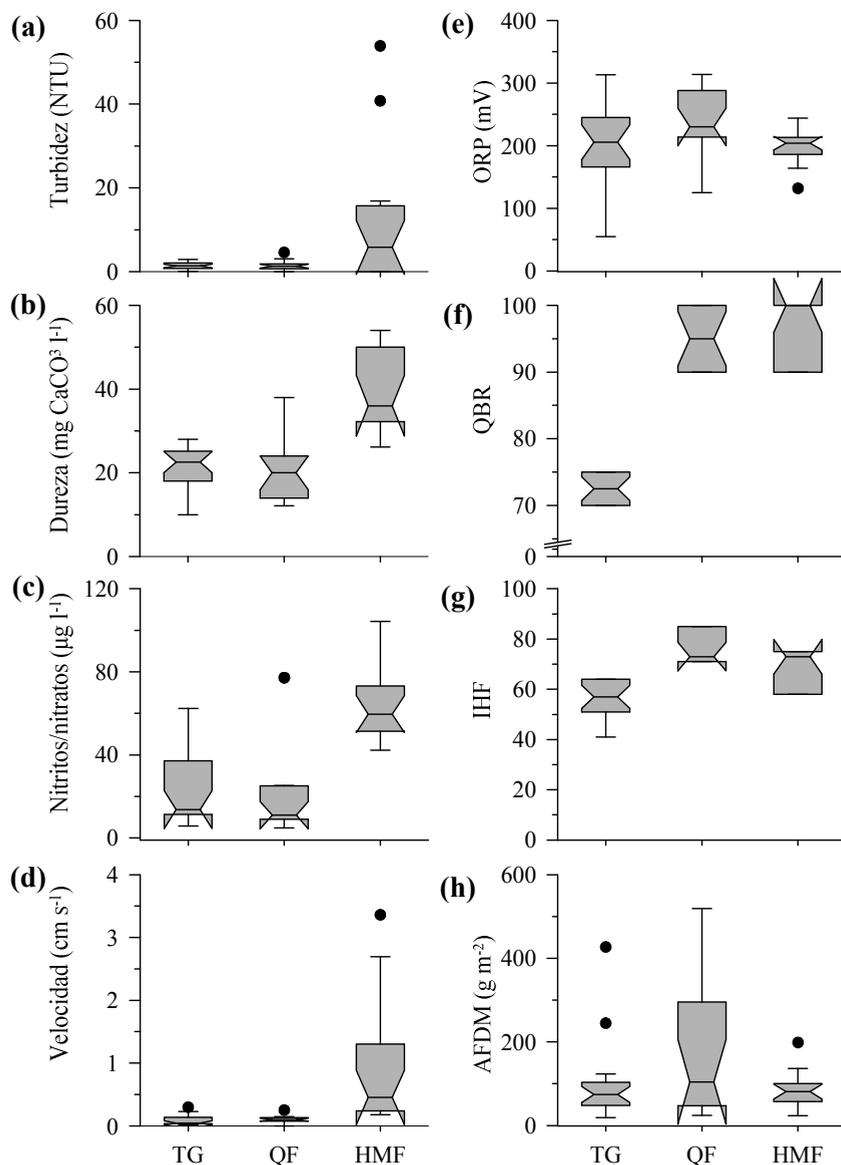


Figura 3.4. Diagramas de caja con muesca de la mediana de (a) la riqueza total; (b) el índice de diversidad de Shannon-Winner; y la abundancia relativa de (c) el taxón dominante; (d) plecoptera; (e) díptera; y (f) no-insecta. TG = pajona (N = 20), QF = bosque de Quinoa (N = 15), HMF = bosque altoandino (N = 15).

Los resultados del análisis RDA se presentan en la Fig. 3.5, la misma que ilustra cierta diferencia en la composición de la comunidad de macroinvertebrados entre los sitios. Esto fue corroborado con la prueba ANOSIM (Global $R = 0.641$, $p = 0.001$). La mayor diferencia se presentó entre HMF respecto a TG ($R = 0.927$, $p = 0.001$) y QF ($R = 0.811$, $p = 0.001$). Se evidencia una superposición de la composición de la comunidad entre los ecosistemas TG y QF según de RDA, pero aún son diferentes (ANOSIM, $R = 0.261$, $p = 0.001$). La selección automática hacia adelante en las variables explicativas reveló que los siguientes cinco variables afectan a las comunidades de macroinvertebrados: velocidad, nitritos/nitratos, turbidez, calado y AFDM (Tabla 3.3).

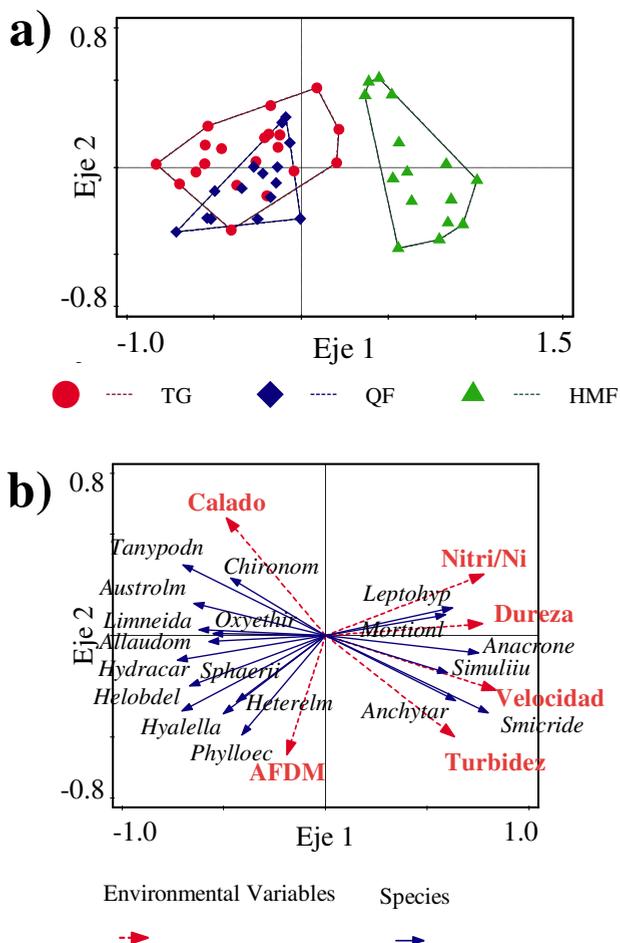


Figura 3.5. Resultados del análisis de redundancia (RDA), incluyendo, (a) la distribución espacial de las muestras dada por la composición de la comunidad en función de la cobertura vegetal: pajonal (TG), bosque de Quinoa (QF) y bosque altoandino (HMF), y (b) las variables ambientales más influyentes (flechas en rojo), así como, los 16 taxones principales (flechas en color azul): materia orgánica (AFDM), nitritos nitratos (Nitri/Ni), *Allaudomyia* (Allaudom), *Anacroneuria* (Anacrone), *Anchyatarsus* (Anchytar), *Austrolimnius* (Austrolm), Chironominae (Chironom), *Helobdella* (Helobdel), *Heterelmis* (Heterelm), Hydracarina (Hydracar), *Leptohyphes* (Leptohyp), Limneidae (Limneida), *Mortionella* (Mortionl), *Oxythira* (Oxythir), *Phylloecus* (Phylloec), *Simulium* (Simuliiu), *Smicridea* (Smicride), Sphaeriidae (Sphaerii), Tanypodinae (Tanypodn).

El primer eje de ordenamiento refleja un mayor gradiente relacionado con la concentración de nitritos/nitratos y la dureza. Estas variables tienen valores altos en las estaciones de muestreo de HMF frente a las estaciones de TG y QF. El primer eje explicó 18.1 % de la variación del conjunto de datos. El segundo eje, la ordenación indica un gradiente en relación con la presencia de materia orgánica en el sedimento (Tabla 3.3); este eje explicó 6.7 % de la variación en el conjunto de datos. El calado fue importante en lugares con TG y QF, se asociaron los taxones *Austrolimnius*, Tanypodinae, Limneidae, Chironominae y *Orchrotrichia*. En el otro cuadrante se tuvo a la materia orgánica (AFDM), se presentaron los taxones Hydracarina, *Allaudomya*, Sphariidae, *Hyaella*, *Helobdella*, *Phylloecus* y *Heterelmis*. En HMF, alberga a comunidades acuáticas distintas de macroinvertebrados, los taxones que se caracterizan en estos ecosistemas son: *Mortoniella*, *Leptohyphes*, *Simulium*, *Anacroneuria*, *Smicridea*, y *Anchytarsus*.

Tabla 3.3. Resultados del análisis de Redundancia (RDA) en relación a la selección de variables que explican en cierta medida la composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en función de la cobertura vegetal estudiada.

Estadístico	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Valores propios	0.24	0.06	0.04	0.03
Explicación de la variación (acumulada)	24.13	30.19	34.40	37.14
Correlación Pseudo-canónica	0.92	0.82	0.72	0.65
Explicación de la variación ajustada (acumulada)	60.36	75.50	86.03	92.89

Variable	Explicación (%)	Contribución (%)	pseudo-F	p	P (adj)
Velocidad	18.1	39.3	10.6	0.002	0.02
Nitritos/Nitratos	6.7	14.5	4.2	0.002	0.02
Turbidez	4.9	10.6	3.2	0.002	0.02
Dureza	4.2	9.1	2.9	0.004	0.04
Calado	3.1	6.7	2.1	0.02	0.2
AFDM	3	6.6	2.2	0.01	0.1

3.4.4. Relación cobertura vegetal con la estructura de los grupos tróficos

A nivel de los hábitos alimenticios, cuatro grupos varían según el tipo de cobertura vegetal. Las proporciones de los raspadores (SC) y perforadores (PI) fueron mayores y menores, respectivamente, en HMF que en QF, sin diferir estadísticamente de TG (Fig. 3.6). Estos grupos alimenticios se relacionan con la concentración de nitritos/nitratos (SC, $\beta = 0.49$; $p < 0.001$; PI, $\beta = -0.33$ $p < 0.05$), según el modelo de regresión múltiple correspondiente (Anexo D). La concentración de los nitritos/nitratos fue significativamente mayor en HMF que en TG y QF (Fig. 3.5; Anexo E). La abundancia relativa de los predadores fue más alta en HMF que en TG y QF (Fig. 3.6). La velocidad del agua fue seleccionada por regresión múltiple como la variable ambiental que influye positivamente en la abundancia de los predadores; los valores mayores de la velocidad se presentaron en HMF (Fig. 3.5; Anexo E). Por último la abundancia relativa de los parásitos fueron menores en HMF que en los otros sitios TG y QF (Fig. 3.6); esta variable parece estar definida por la cantidad de materia orgánica ($\beta = 0.45$), que es tiene un cierto valor mayor en QF con respecto a los otros tramos.

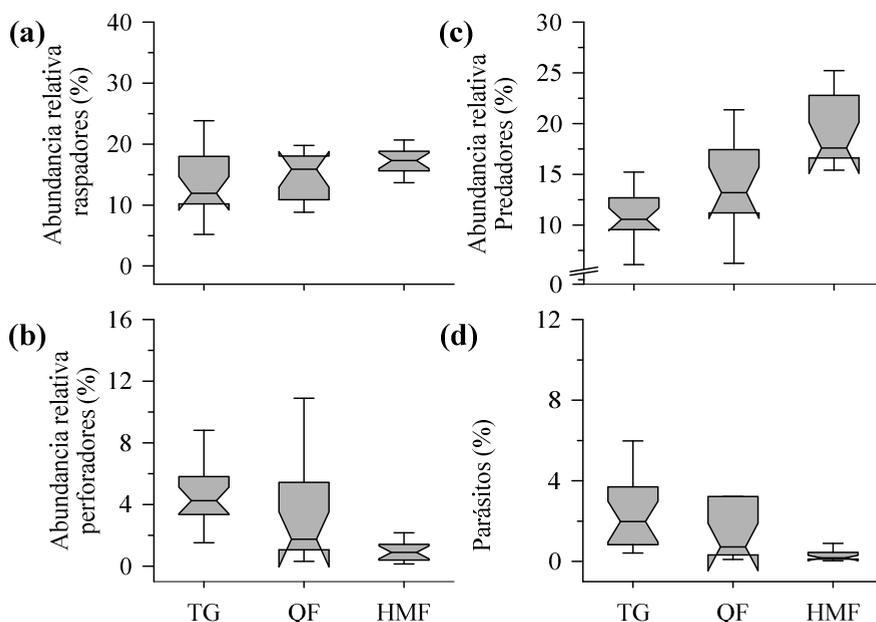


Figura 3.6. Diagrama de cajas con muesca de la mediana de las abundancias relativas de raspadores (a), perforadores (b), predadores (c), y parásitos (d). TG = pajona (N = 20), QF = bosque de Quinua (N = 15), HMF = bosque altoandino (N = 15).

3.5.DISCUSIÓN

La distribución espacial a escala de cuenca de las comunidades acuáticas en gran parte se debe a las condiciones ambientales de los hábitats, asociadas al tipo de cobertura vegetal y a la geología de la cuenca (Sponseller *et al.*, 2001; Robinson *et al.*, 2014). Sin embargo, los factores que intervienen en el control de la comunidad exclusivamente en ecosistemas acuáticos altoandinos, aún son relativamente desconocidos (Bücker *et al.*, 2010; Ríos-Touma *et al.*, 2011; Iñiguez-Armijos *et al.*, 2014). Los presentes resultados de este trabajo sugieren que las características de una cuenca y la zona de influencia (vegetación de ribera), así como las características físico-químicas del agua, relevantes para la estructura de la comunidad y de los grupos tróficos.

3.5.1. Relación de la cobertura dominante con las características ambientales

La predominancia de los suelos Histosoles y la cobertura vegetal de pajonal en la cuenca (Mosquera *et al.*, 2015) influyeron en la homogeneidad y en las características físico-químicas del agua de los hábitats en TG y en QF, características que difieren respecto a HMF. Dichas características físico-químicas fueron similares a las observadas por Ríos-Touma *et al.* (2011) en el río Piburja (zona de páramo), aproximadamente a 315 km (de esta investigación) al norte del país, sobre los 3,300 m s.n.m., durante los períodos de caudal bajo.

Entre las variables físico-químicas se pueden destacar a las temperaturas bajas del agua, típicas de alta montaña (Kasangaki *et al.*, 2008), las cuales presentan un aumento conforme la altitud es menor (Jacobsen, 2003, 2004), tal como sucede en el ecosistema HMF. Sin embargo, la temperatura entre las zonas de ribera con una cobertura vegetal arbórea (QF) y herbácea (TG) fue similar; es posible que el porcentaje de cobertura vegetal sea poco relevante en estos arroyos de cabecera, lo cual les hace diferentes de los ecosistemas ubicados a menor altitud (Kiffney *et al.*, 2003; Bücken *et al.*, 2010; Groom *et al.*, 2011). El efecto que tiene el dosel de los árboles en los ríos por la obstaculización de la radiación solar es la disminución de la temperatura y a su vez de la productividad primaria (Kiffney *et al.*, 2003; Bücken *et al.*, 2010; Groom *et al.*, 2011).

Es posible que las características hidromorfológicas de los arroyos con TG y QF de cabecera en esta zona (encajonados) influyeron a que no exista tal diferenciación de la temperatura tampoco con la clorofila *a*. Por otra parte, el caudal y la velocidad del agua son variables que pueden tener un efecto indirecto cuando estos son altos, a través del aumento de la turbidez y TDS, el cual fue detectado en el HMF. Estas dos variables (caudal y velocidad) son el resultado de la precipitación y la pendiente de la cuenca. Por tanto, todas estas observaciones

se relacionan con la mayor precipitación acumulada (cinco meses) en la microcuenca del río Pallcayacu (450.0 mm) respecto a la microcuenca de río Zhurucay (319.8 mm) durante el periodo de muestreo; y la pendiente en un orden aproximado de dos veces más en la microcuenca Pallcayacu respecto a la microcuenca Zhurucay.

3.5.2. *Relación de la cobertura dominante con las comunidades acuáticas*

Este estudio reveló que algunas características físico-químicas e hidrológicas (velocidad y calado) de los hábitats (condiciones ambientales) afectan directamente a la composición y estructura de la comunidad bentónica, y a su vez a los grupos funcionales; dichas condiciones ambientales están relacionadas con el tipo de cobertura vegetal (Bücker *et al.*, 2010; Iñiguez–Armijos *et al.*, 2014), y las características hidromorfológicas de la cuenca. Es reconocido globalmente que el régimen de caudales es un componente crítico que determinan para las comunidades acuáticas (Bunn y Arthington, 2002). Korte (2010) mostró que la velocidad del agua es una de las principales variables que define a las comunidades de macroinvertebrados en los ríos de la región Kush-Himalaya junto con las características del sustrato. El estudio actual sugiere que la microcuenca con una velocidad mayor del agua disminuyen la diversidad de macroinvertebrados en los arroyos con alta pendiente (HMF), al presentar un mayor estrés hidráulico. Es por esto que los organismos poco adaptados a la corriente se vean impactados como los de la clase no-insecta, específicamente los Oligochaeta (James *et al.*, 2008), al contrario que los del orden Plecoptera (*Anacroneuria*). El orden Plecoptera, agrupa a diversos predadores que se caracterizan por ser relativamente grandes y robustos (Tamaris-Turizo *et al.*, 2007), rasgos que le permiten estar adherido con fuerza al sustrato ante condiciones altas de velocidad (Tomanova y Tedesco, 2007; Mesa, 2010). Es por ello que encontramos un mayor número en los arroyos ubicados en HMF debido a la capacidad de adaptación de *Anacroneuria* a las condiciones de

velocidad allí encontradas, tal como ya se ha reportado anteriormente para condiciones similares en arroyos tropicales andinos (Mesa, 2010).

Adicionalmente, otras características ambientales importantes en la estructura y composición de la comunidad acuática fueron la dureza, la turbidez, y los nitritos/nitratos. Generalmente gran parte de los estudios en ecología acuática relacionan este tipo de variables de la calidad del agua con el impacto del cambio de uso de suelo sobre la comunidad de macroinvertebrados (Bücker *et al.*, 2010; Miserendino *et al.*, 2011; Knee y Encalada, 2012; Robinson *et al.*, 2014). Sin embargo la variación biótica en zonas prístinas aún es poco conocida (Miserendino *et al.*, 2011). Entre los taxones relevantes está el dominio del orden Diptera y la clase no-insecta (oligoquetos y *Hyaella*), aunque estos dos grupos son característicos de zonas de pasto (James *et al.*, 2008). Sin embargo, el alto porcentaje de Diptera y la clase no-insecta son similares a la dominancia encontrada en arroyos prístinos de montaña en Nueva Zelanda (Adkins y Winterbourn, 1999; Olsen *et al.*, 2001). Por consiguiente, la altitud pudo influir en estos resultados, ya que restringe la variabilidad del ecosistema a un cierto número de taxones, principalmente resistentes a la disponibilidad de oxígeno disuelto (Jacobsen, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003) y a las condiciones de variación del flujo circulante (Mosquera *et al.*, 2015). Dentro del orden Diptera, la familia Chironomidae, que representa el 47.7 % del total de las muestras recolectadas, es valorada con una puntuación baja de sensibilidad a la contaminación (Acosta *et al.*, 2009), presenta multivoltinismo (Boothroyd, 1999) y una alta movilidad en estado adulto (Robinson *et al.*, 2003), todo lo cual le permite prevalecer en estos ambientes. Curiosamente los organismos de esta familia, en su mayoría raspadores, también son abundantes en otros arroyos neotropicales de cabecera de las zonas bajas en Costa Rica (Lorion y Kennedy, 2009). Sin embargo, la disponibilidad encontrada de perifiton es baja en los arroyos altoandinos, por lo que la abundancia

de Chironomidae podría estar más relacionada con su posible plasticidad, ya que sus taxones se caracterizan por una amplia variedad de adaptaciones de las especies de esta familia a la disponibilidad de alimento y condiciones hidráulicas (Vescovi-Rosa *et al.*, 2011).

Por otra parte, la entrada de hojarasca de la vegetación de ribera representa una fuente importante de energía y nutrientes para los macroinvertebrados, especialmente para los detritívoros que son muy abundantes en ambientes con un dosel arbóreo (Graça, 2001; Jonsson *et al.*, 2001). Así, por ejemplo, Lidman *et al.* (2017) en base a un estudio en 20 ríos de Suecia encontró que este grupo trófico juega un rol importante en las tasas de descomposición de la hojarasca en cuencas con una vegetación arbórea. En el presente estudio, la cantidad de materia orgánica en el lecho de los arroyos no forma relación significativa con la presencia de detritívoros en función de la cobertura vegetal predominante. Entre los factores que posiblemente influyeron en estos resultados, están las condiciones hidromorfológicas tales como la velocidad y la pendiente de los arroyos, que ejercen una fuerza de arrastre que disminuye la disponibilidad de este recurso, así como la variación hidrológica encontrada por Ríos-Touma *et al.* (2009). Sin embargo, el género *Phylloecus*, representante de este grupo trófico, tuvo una asociación con la cantidad de materia orgánica, recurso base para este taxón y clave en la descomposición en ríos andinos de menor altitud (< 1,300 m s.n.m.) (Encalada *et al.*, 2010); en dichos ríos cabe suponer una menor pendiente y por tanto menor fuerza de arrastre en los tramos analizados en el presente estudio.

3.6.CONCLUSIONES

Los resultados del presente estudio sugieren que los arroyos de cabecera altoandinos comparten muchas de las características ambientales a pesar de las distancias significativas entre ellos, pero difieren en cierta manera en relación a la estructura y composición de la comunidad, y los grupos funcionales. En este caso,

están restringidos a cierto número de taxones debido a la altitud, aspecto que no fue evidente a nivel local, pues, al parecer, gobernaron otras variables distintas a la altitud. Las variables más influyentes de la distribución espacial de las comunidades acuáticas resultaron ser la dureza, la turbidez, y los nitritos/nitratos, que al mismo tiempo se mostraron positivamente asociados a la vegetación HMF. Simultáneamente, se observó la influencia por parte de las características hidromorfológicas (velocidad y caudal) de la cuenca. La similitud en estos ambientes altoandinos fue detectada en la dominancia de organismos generalmente tolerantes a altas concentraciones de nutrientes o disponibilidad de oxígeno (Chironomidae y la clase no-insecta). A pesar de la similitud en la presencia de estos taxones se encontraron algunos taxones, asociados al tipo de vegetación, ya sea porque utilizan de forma directa los recursos alloctonos (*Phylloecus*) o por la resistencia a las condiciones de flujo (predador: Plecoptera). Por tanto, hace falta estudios complementarios que comparen los grupos tróficos en las comunidades acuáticas en los ecosistemas QF y TG debido a sus similitudes, y que evalúen cuán importante es la vegetación ribereña tanto arbórea como herbácea a estas altitudes. Cabe destacar que no se encontraron diferencias relevantes entre tramos QF y TG en las variables físico-químicas relevantes, así como la mayoría de variables descriptoras de la comunidad.

Por último, las áreas seleccionadas para el presente estudio representan aún ecosistemas prístinos y como tal podrían proporcionar una base de referencia para comparar la información correspondiente de otros ecosistemas impactados y futuras investigaciones que podrían examinar el impacto de los cambios antropogénicos locales o regionales. Adicionalmente, se debería profundizar que variables ambientales determinan la variabilidad de la comunidad en un ecosistema tan homogéneo como es el páramo, las cuales son críticas en el control de las comunidades acuáticas en sus diferentes escalas de influencia.

3.7.REFERENCIAS

- Acosta, R., Ríos-Touma, B.P., 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**, 35-64.
- Adkins, S., & Winterbourn, M. 1999. Vertical distribution and abundance of invertebrates in two New Zealand stream beds: a freeze coring study. *Hydrobiologia*, **400**, 55-62.
- Albert, J.S., Petry, P., & Reis, R.E. 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*, 21-57.
- APHA, A. 2005. Standard Methods for examination of water and wastewater. Washington: American Public Health Association (C. L.S., G.A. E., and E.A. D. Eds. 20th ed.). Washington, DC: *American Public Health Association*. 1220 pp
- Bailey, R.C., Linke, S., & Yates, A.G. 2014. Bioassessment of freshwater ecosystems using the Reference Condition Approach: comparing established and new methods with common data sets. *Freshwater Science*, **33**, 1204-1211.
- Barnett, T.P., Pierce, D.W., Hidalgo, H.G., Bonfils, C., Santer, B.D., Das, T., Bala, G., Wood, A.W., Nozawa, T., & Mirin, A.A. 2008. Human-induced changes in the hydrology of the western United States. *Science*, **319**, 1080-1083.
- Bilby, R.E., & Bisson, P.A. 1992. Allochthonous versus autochthonous organic matter contributions to the trophic support of fish populations in clear-cut and old-growth forested streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 540-551.
- Boiten, W. 2008. Hydrometry: IHE Delft lecture note series: *CRC Press*. 244 pp
- Boothroyd, I. 1999. Life history of *Kaniwhaniwhanus chapmani* Boothroyd (Chironomidae: Orthocladiinae): population dynamics, emergence, and drift. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **33**, 351-359.
- 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. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, **177**, 267-282.
- Bunn, S.E., & Arthington, A.H. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, **30**, 492-507.
- Clarke, K., & Gorley, R. 2006. PRIMER v6, 2006: User Manual/Tutorial. 190 pp
- Collins, S.M., Sparks, J.P., Thomas, S.A., Wheatley, S.A., & Flecker, A.S. 2016. Increased light availability reduces the importance of bacterial carbon in headwater stream food webs. *Ecosystems*, **19**, 396-410.
- CONELEC. 2009. Plan Maestro de Electrificación 2009 - 2020. In C.N.d.E. (CONELEC) (Ed.). Quito.
- Chevène, F., Dolédec, S., & Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, **31**, 295-309.
- Ding, N., Yang, W., Zhou, Y., González-Bergonzoni, I., Zhang, J., Chen, K., Vidal, N., Jeppesen, E., Liu, Z., & Wang, B. 2017. Different responses of functional traits and diversity of stream macroinvertebrates to environmental and spatial factors in

- the Xishuangbanna watershed of the upper Mekong River Basin, China. *Science of the Total Environment*, **574**, 288-299.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., & Lillo, F.M. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología: *Fundación Miguel Lillo Tucumán*. 656 pp
- Elosegi, A. 2009. La estructura física de los cauces fluviales. In A. Elosegui and S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 71-84). Bilbao, España: *Fundacion BBVA*.
- Encalada, A.C., Calles, J., Ferreira, V., Canhoto, C.M., & Graca, M.A. 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biology*, **55**, 1719-1733.
- Espinosa, J., & Rivera, D. 2016. Variations in water resources availability at the Ecuadorian páramo due to land-use changes. *Environmental Earth Sciences*, **75**, 1173.
- Feyen, J., & Zambrano, R.F.V. 2015. Modeling hydrological consequences of climate and land use change-Progress and Challenges. *MASKANA*, **2**, 83-100.
- Giraldo, L.P., Chará, J., del Carmen Zuñiga, M., Chará-Sema, A.M., & Pedraza, G. 2014. Agricultural land use impacts on aquatic macroinvertebrates in small streams from La Vieja river (Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation*, **62**, 203-219.
- Graça, M.A. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams-a review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.
- Groom, J.D., Dent, L., & Madsen, L.J. 2011. Stream temperature change detection for state and private forests in the Oregon Coast Range. *Water Resources Research*, **47**.
- Hampel, H., Cocha, J., & Vimos, D. 2010. Incorporation of aquatic ecology to the hydrological investigation of ecosystems in the high Andes. *MASKANA*, **1**, 91-100.
- Hannah, D.M., Brown, L.E., Milner, A.M., Gurnell, A.M., McGregor, G.R., Petts, G.E., Smith, B.P., & Snook, D.L. 2007. Integrating climate-hydrology-ecology for alpine river systems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **17**, 636-656.
- Hauer, F.R., Baron, J.S., Campbell, D.H., Fausch, K.D., Hostetler, S.W., Leavesley, G.H., Leavitt, P.R., McKnight, D.M., & Stanford, J.A. 1997. Assessment of climate change and freshwater ecosystems of the Rocky Mountains, USA and Canada. *Hydrological Processes*, **11**, 903-924.
- Hieber, M., Robinson, C.T., Uehlinger, U., & Ward, J. 2005. A comparison of benthic macroinvertebrate assemblages among different types of alpine streams. *Freshwater Biology*, **50**, 2087-2100.
- Hodkinson, I.D., & Jackson, J.K. 2005. Terrestrial and aquatic invertebrates as bioindicators for environmental monitoring, with particular reference to mountain ecosystems. *Environmental Management*, **35**, 649-666.
- Iñiguez-Armijos, C., Leiva, A., Frede, H.G., Hampel, H., & Breuer, L. 2014. Deforestation and benthic indicators: how much vegetation cover is needed to sustain healthy Andean streams? *Plos one*, **9**, e105869.

- IPCC. 2001. Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Contribución del Grupo de trabajo II al Tercer informe de evaluación del IPCC Cambio Climático 2001. Ginebra: OMM, PNUMA.
- Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, **158**, 145-167.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, **49**, 1293-1305.
- Jacobsen, D., Rostgaard, S., & Vásconez, J.J. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency? *Freshwater Biology*, **48**, 2025-2032.
- James, A., Dewson, Z., & Death, R. 2008. The effect of experimental flow reductions on macroinvertebrate drift in natural and streamside channels. *River Research and Applications*, **24**, 22-35.
- Jonsson, M., Malmqvist, B., & Hoffsten, P.O. 2001. Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter? *Freshwater Biology*, **46**, 161-171.
- Kasangaki, A., Chapman, L., & Balirwa, J. 2008. Land use and the ecology of benthic macroinvertebrate assemblages of high-altitude rainforest streams in Uganda. *Freshwater Biology*, **53**, 681-697.
- Kiffney, P.M., Richardson, J.S., & Bull, J.P. 2003. Responses of periphyton and insects to experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 1060-1076.
- Kiffney, P.M., Richardson, J.S., & Bull, J.P. 2004. Establishing light as a causal mechanism structuring stream communities in response to experimental manipulation of riparian buffer width. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 542-555.
- Knee, K., & Encalada, A. 2012. Land use and water quality in a rural cloud forest region (Intag, Ecuador). *River Research and Applications*.
- Korte, T. 2010. Current and substrate preferences of benthic invertebrates in the rivers of the Hindu Kush-Himalayan region as indicators of hydromorphological degradation. *Hydrobiologia*, **651**, 77-91.
- Kruskal, W.H., & Wallis, W.A. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, **47**, 583-621.
- Lidman, J., Jonsson, M., Burrows, R.M., Bundschuh, M., & Sponseller, R.A. 2017. Composition of riparian litter input regulates organic matter decomposition: Implications for headwater stream functioning in a managed forest landscape. *Ecology and Evolution*, **7**, 1068-1077.
- Lorion, C., & Kennedy, B. 2009. Relationships between deforestation, riparian forest buffers and benthic macroinvertebrates in neotropical headwater streams. *Freshwater Biology*, **54**, 165-180.
- Lujan, N.K., Roach, K.A., Jacobsen, D., Winemiller, K.O., Vargas, V.M., Ching, V.R., & Maestre, J.A. 2013. Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography*, **40**, 1715-1728.
- Madsen, P.B., Morabowen, A., Andino, P., Espinosa, R., Cauvy-Fraunié, S., Dangles, O., & Jacobsen, D. 2015. Altitudinal distribution limits of aquatic macroinvertebrates: an experimental test in a tropical alpine stream. *Ecological Entomology*, **40**, 629-638.

- Manzo, V., & Archangelsky, M. 2008. A key to the known larvae of South American Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea), with a description of the mature larva of *Macrelmis saltensis* Manzo. Paper presented at the *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*.
- Merritt, R.W., & Cummins, K.W. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America: *Kendall Hunt* pp
- Mesa, L.M. 2010. Hydraulic parameters and longitudinal distribution of macroinvertebrates in a subtropical Andean basin. *Interciencia*, **35**, 759-764.
- Miserendino, M.L., Casaux, R., Archangelsky, M., Di Prinzio, C.Y., Brand, C., & Kutschker, A.M. 2011. Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams. *Science of the Total Environment*, **409**, 612-624.
- Miserendino, M.L., & Pizzolon, L.A. 2004. Interactive effects of basin features and land-use change on macroinvertebrate communities of headwater streams in the Patagonian Andes. *River Research and Applications*, **20**, 967-983.
- Mosquera, G.M., Lazo, P.X., Célleri, R., Wilcox, B.P., & Crespo, P. 2015. Runoff from tropical alpine grasslands increases with areal extent of wetlands. *Catena*, **125**, 120-128.
- Naiman, R., Magnuson, J.J., McKnight, D.M., & Stanford, J. 1995. The freshwater imperative. A research agenda: *Island Press, Washington, DC*.
- Naura, M., Sear, D.R., Álvarez Cabria, M., Peñas Silva, F., Fernández Cortes, D., & Barquín Ortiz, J. 2011. Integrating monitoring, expert knowledge and habitat management within conservation organisations for the delivery of the water framework directive: A proposed approach. *Limnetica*, **2**, 427-446.
- Noel, D.S., Martin, C.W., & Federer, C.A. 1986. Effects of forest clearcutting in New England on stream macroinvertebrates and periphyton. *Environmental Management*, **10**, 661-670.
- Olsen, D., Townsend, C., & Matthaei, C. 2001. Influence of reach geomorphology on hyporheic communities in a gravel-bed stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.*, **35**, 181-190.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of theoretical biology*, **13**, 131-144.
- Quichimbo, P., Tenorio, G., Borja, P., Cárdenas, I., Crespo, P., & Célleri, R. 2012. Efectos sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos por el cambio de la cobertura vegetal y uso del suelo: Páramo de Quimsacocha al sur del Ecuador. *Suelos Ecuatoriales*, **42**, 138-153.
- Quinn, G.P., & Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists: *Cambridge University Press*. 537 pp
- Resh, V.H. 2008. Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environmental monitoring and assessment*, **138**, 131-138.
- Rezende, R.S., Santos, A.M., Henke-Oliveira, C., & Gonçalves Jr, J.F. 2014. Effects of spatial and environmental factors on benthic a macroinvertebrate community. *Zoologia (Curitiba)*, **31**, 426-434.

- Rice, S.P., Greenwood, M.T., & Joyce, C. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 824-840.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A., & Prat Fornells, N. 2009. Leaf Litter Dynamics and Its Use by Invertebrates in a High-Altitude Tropical Andean Stream. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, **94**, 357-371.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A.C., & Prat Fornells, N. 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International Review of Hydrobiology*, **96**, 667-685.
- Robinson, C., Schuwirth, N., Baumgartner, S., & Stamm, C. 2014. Spatial relationships between land-use, habitat, water quality and lotic macroinvertebrates in two Swiss catchments. *Aquatic Sciences*, **76**, 375-392.
- Robinson, C.T., Uehlinger, U., & Monaghan, M.T. 2003. Effects of a multi-year experimental flood regime on macroinvertebrates downstream of a reservoir. *Aquatic Sciences*, **65**, 210-222.
- Romaniszyn, E.D., Hutchens, J.J., & Bruce Wallace, J. 2007. Aquatic and terrestrial invertebrate drift in southern Appalachian Mountain streams: implications for trout food resources. *Freshwater Biology*, **52**, 1-11.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V., & Woolmer, G. 2002. The human footprint and the last of the wild: the human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not. *BioScience*, **52**, 891-904.
- Shannon, C.E. 1949. W. Weaver The mathematical theory of communication. *Urbana: University of Illinois Press*, **29**.
- Shi, P., Zhang, Y., Li, Z., Li, P., & Xu, G. 2017. Influence of land use and land cover patterns on seasonal water quality at multi-spatial scales. *Catena*, **151**, 182-190.
- Šmilauer, P., & Lepš, J. 2014. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5: *Cambridge university press*. 362 pp
- Soininen, J., Bartels, P., Heino, J., Luoto, M., & Hillebrand, H. 2015. Toward more integrated ecosystem research in aquatic and terrestrial environments. *BioScience*, **biu216**.
- Sponseller, R., Benfield, E., & Valett, H. 2001. Relationships between land use, spatial scale and stream macroinvertebrate communities. *Freshwater Biology*, **46**, 1409-1424.
- Sponseller, R.A., Grimm, N.B., Boulton, A.J., & Sabo, J.L. 2010. Responses of macroinvertebrate communities to long-term flow variability in a Sonoran Desert stream. *Global Change Biology*, **16**, 2891-2900.
- Springer, M. 2006. Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Revista de biología tropical*, **54**, 273-286.
- Statzner, B., & Beche, L.A. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, **55**, 80-119.
- Steinman, A.D., Lamberti, G.A., & Leavitt, P. 2011. Biomass and pigments of benthic algae. In F.R. Hauer and G.A. Lamberti (Eds.), *Methods in Stream Ecology* (Vol. **2**, pp. 357-379): *Elsevier Inc*.
- Tamaris-Turizo, C.E., Turizo-Correa, R., & Zúñiga, M. 2007. Distribución espacio-temporal y hábitos alimentarios de ninfas de Anacroneuria (Insecta: Plecoptera):

- Perlidae) en el río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia*, **29**, 375-385.
- Tomanová, S. 2007. Functional aspect of macroinvertebrate communities in tropical and temperate running waters. PhD thesis (in czech), Masaryk University, Brno.
- Tomanova, S., & Tedesco, P.A. 2007. Tamaño corporal, tolerancia ecológica y potencial de bioindicación de la calidad del agua de *Anacroneuria* spp.(Plecoptera: Perlidae) en América del Sur. *Revista de biología tropical*, **55**, 67-81.
- Vescovi-Rosa, B., Oliveira, V., & Alves, R. 2011. Structure and spatial distribution of the Chironomidae community in mesohabitats in a first order stream at the Poço D'Anta Municipal Biological Reserve in Brazil. *Journal of Insect Science*, **11**, 1-13.
- Villamarín, C., Rieradevall, M., Paul, M.J., Barbour, M.T., & Prat, N. 2013. A tool to assess the ecological condition of tropical high Andean streams in Ecuador and Peru: The IMEERA index. *Ecological Indicators*, **29**, 79-92.
- Wallace, J.B., Eggert, S.L., Meyer, J.L., & Webster, J.R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, **277**, 102-104.
- Wang, J., Soininen, J., Zhang, Y., Wang, B., Yang, X., & Shen, J. 2011. Contrasting patterns in elevational diversity between microorganisms and macroorganisms. *Journal of Biogeography*, **38**, 595-603.

Capítulo 4:

4 FACTORES DE RIBERA Y MICROHÁBITAT DETERMINANTES EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE EPT EN ARROYOS ALTOANDINOS DE CABECERA AL SUR DE ECUADOR.

4.1. RESUMEN

La presente investigación se realizó en la cuenca altoandina del río Zhurucay al sur del Ecuador. Para ello, en cuatro tramos de río, 19 campañas de muestreo se realizaron en un período de 35 meses. Muestras bióticas se seleccionaron en los períodos con mayor estabilidad del caudal. De forma paralela a cada muestreo, 37 variables ambientales agrupadas en tres factores (corredor ribereño, hidromorfología y calidad del agua) se registraron. El objeto principal de este estudio fue analizar durante los períodos de mayor estabilidad del caudal la influencia de los factores ambientales en la estructura y densidad de las comunidades de EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera), en ecosistemas acuáticos cuasi-prístinos. Para el análisis estadístico se aplicaron pruebas multivariadas, que sugieren que el número de Froude (Fr), la grava, y la relación ancho / profundidad son las variables hidromorfológicas más relevantes de la variación de los EPT. Xiphocentronidae, *Contulma* y *Helicopsyche* tuvieron una afinidad con el orden de río, y *Ochrotrichia*, *Nectopsyche* y *Phylloicus* con el tipo de vegetación ribereña. *Phylloicus*, *Ochrotrichia* y *Nectopsyche* fueron habituales en sitios lénticos, en tanto que las proporciones de grava y los valores de la relación anchura/profundidad limitaron al género *Helicopsyche*. El fósforo total fue la única variable relevante del factor calidad del agua, que actúa restrictivamente sobre dos taxones. En conclusión, aunque los macroinvertebrados en la actualidad son empleados en estudios de calidad de agua, los factores de la vegetación de ribera e hidromorfológicos son determinantes para las comunidades de arroyos andinos prístinos. Dichos factores son esenciales en el estudio de caudales ecológicos y en la evaluación de integridad ecológica de ríos.

Palabras Clave Arroyos andinos, cabecera, corredor ribereño, hidromorfología, macroinvertebrados, ETP.

4.2.INTRODUCCIÓN

Una de las preocupaciones actuales en la ecología acuática es identificar factores ambientales (i.e., el hábitat físico o la calidad del agua) que condicionen la distribución espacial de las comunidades acuáticas (Allan *et al.*, 1997; Poff, 1997; Parsons *et al.*, 2003). Aunque, las comunidades de macroinvertebrados se estudian en un amplio rango de condiciones ambientales en las regiones templadas del hemisferio norte, poco son los estudios realizados en ríos andinos (Jacobsen y Encalada, 1998; Mesa, 2010; Ríos-Touma *et al.*, 2011). Así por ejemplo, diversos estudios documentan que el cambio de uso de suelo, además de afectar los caudales (Buytaert *et al.*, 2006) y la producción de sedimentos (Restrepo y Restrepo, 2005) puede disminuir la calidad física, química (Trimble, 1997) y biológica del agua (Miserendino *et al.*, 2011). Por tanto, el uso de suelo adyacente al río es uno de los factores determinantes de la calidad del agua y el estado de las comunidades acuáticas (Mesa, 2010; Miserendino *et al.*, 2011) que generalmente están asociadas a los recursos tróficos derivados de esa condición de ribera (Mesa, 2010).

De igual manera existen otros componentes importantes que intervienen sobre las comunidades acuáticas, tales como la geomorfología del fondo del río (Wilcox *et al.*, 2008; Smits *et al.*, 2015), las características hidráulicas (Statzner *et al.*, 1988) y las interacciones biológicas (Holomuzki *et al.*, 2010). Durante varias décadas se ha investigado la influencia de las condiciones físicas en la biota acuática (Statzner, 1981; Danehy *et al.*, 1999; Gibbins *et al.*, 2001; McIntosh *et al.*, 2002; Allen y Vaughn, 2010); específicamente, se ha avanzado en como las condiciones hidráulicas en interacción con el sustrato influyen en las comunidades de macroinvertebrados acuáticos (Gibbins *et al.*, 2001; Allen y Vaughn, 2010). Estos incluyen un análisis del régimen de flujo, que varía en la velocidad de la corriente y en la composición del sustrato, ofreciendo diferentes hábitats para la colonización de los organismos bentónicos (Ward, 1992). Por ejemplo, el número

de Froude (Fr) y el sustrato son características interrelacionadas del hábitat físico de los ríos. El primero asociado a las condiciones de velocidad y turbulencia (Beschta y Jackson, 1979), y el segundo al tamaño y diversidad del material (Boyero, 2003). Beisel *et al.* (2000) observó que las condiciones de los hábitats asociadas con un sustrato grueso o heterogéneo son más estables, aun cuando existe condiciones de velocidad altas del flujo del agua. Como resultado, estos hábitats permiten albergar un mayor número de taxones en comparación con los de sustrato fino, propensos a ser arrastrados o perturbados por la corriente (Erman y Erman, 1984; Beisel *et al.*, 2000). Concretamente en zonas de montaña los ríos pueden tener una alta capacidad de arrastre de sedimentos, lo cual ejerce un impacto sobre las comunidades bentónicas (Statzner *et al.*, 1988).

Mientras los estudios mencionados son relativamente abundantes en las zonas geográficas templadas, en la región Andina o zonas altitudinales altas dichos estudios sobre la hidráulica y los macroinvertebrados acuáticos son escasos (Jacobsen *et al.*, 2013; Cauvy-Fraunié *et al.*, 2014a; Cauvy-Fraunié *et al.*, 2014b; Jacobsen *et al.*, 2014). Dichos estudios en general tratan la influencia del deshielo (onda de inundación) sobre las comunidades acuáticas y relacionan dicha influencia con la distancia desde el glaciar en arroyos ubicados sobre los 4,000 m sobre el nivel del mar (s.n.m), sin tomar en cuenta variables puntuales, tales como Fr, velocidad, profundidad, entre otros. Una limitación de éstos es que el rango altitudinal de los ríos restringe la presencia de algunos grupos bentónicos importantes como los EPT (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera), por las condiciones extremas de estos ambientes y el bajo contenido de oxígeno disuelto en el agua (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen *et al.*, 2003). No obstante, el estudio de Ríos-Touma *et al.* (2011) alcanzó menores altitudes, y encontraron que la estacionalidad y la velocidad del flujo eran críticos para la composición de las comunidades acuáticas.

Una forma de comprender los procesos ambientales que controlan la estructura y comportamiento de las comunidades acuáticas es mediante el análisis en ecosistemas o cuasi-prístinos. En la actualidad, el incremento de zonas de captación de agua, plantaciones con especies exóticas, quemadas de pajonal y expansión del área agropecuaria, son acciones que limitan la presencia de ecosistemas totalmente prístinos en países montañosos, especialmente en el Ecuador (Spehn *et al.*, 2006). Concretamente las cuencas de cabecera están sujetas cada vez más a grandes presiones antropogénicas (Jacobsen y Marín, 2008), y susceptibles ante cualquier tipo de perturbación (Meyer *et al.*, 2001). En efecto, son utilizados estos puntos de cabecera de las cuencas como estaciones de referencia o de control en estudios de la calidad biológica del agua en la evaluación de los efectos del cambio de uso de suelo o actividades antropogénicas (Acosta *et al.*, 2009; Villamarín *et al.*, 2013). Tendiendo en cuenta la vulnerabilidad de las cabeceras de montaña, la presente investigación se concentra en una zona de cabecera, al proveer refugios a organismos sujetos a condiciones extremas de temperatura, caudal, depredación e introducción de especies (Meyer *et al.*, 2007b). Específicamente se han utilizado los macroinvertebrados acuáticos de los órdenes EPT, dada su abundancia y diversidad a nivel mundial utilizados en estudios ecohidráulicos (McIntosh *et al.*, 2002; Mérigoux *et al.*, 2009; Gibbins *et al.*, 2010) y de calidad de agua (Bonada *et al.*, 2002; Miserendino *et al.*, 2011; López-López y Sedeño-Díaz, 2015). Las razones concretas para el estudio de EPT fueron: i) el adecuado estado actual de conocimiento taxonómico de los invertebrados y su facilidad de muestreo, ii) su naturaleza sedentaria (en relación a los peces) que proporciona una buena señal espacial de lo que ocurre en cada hábitat muestreado (Johnson *et al.*, 1993), iii) el rápido cambio en la estructura trófica, composición y abundancia de la comunidad bentónica como consecuencia de diversos tipos de perturbación natural y antropogénica (Rice *et al.*, 2001), y iv) la ausencia de otros taxones acuáticos que pudieran servir como bioindicadores autóctonos (e.g.

Astroblepus; Vimos-Lojano datos no publicados) a estas altitudes. No se usaron otros taxones como el orden Diptera, generalmente dominantes en ríos andinos (Scheibler *et al.*, 2014), por ser oportunistas y de rápida adaptación a condiciones fluctuantes (Ladle *et al.*, 1985), los cuales no son apropiados para los objetivos del estudio.

El objetivo principal de este trabajo fue analizar la influencia de tres factores ambientales (corredor ribereño, hidromorfología, calidad del agua) sobre la estructura y densidad de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, específicamente sobre los taxones EPT, en ecosistemas acuáticos altoandinos cuasi-prístinos durante períodos cortos de caudal estable de eventos de caudal alto, correspondiente básicamente a las condiciones de caudal base. En resumen, el estudio se dirigió a responder las siguientes preguntas: i) ¿Cuáles son las variables ambientales principales que determinan la estructura de la comunidad de EPT durante el caudal base en sistemas de arroyos de montaña cuasi-prístinos?, y ii) ¿Cómo las comunidades de EPT responden a estas variables ambientales?

4.3.MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la microcuenca andina del río Zhurucay (superficie de 7.53 km²), ubicada al sur del Ecuador (entre las coordenadas 9,662,500 m N, 9,658,750 m S, 694,630 m O y 698,010 m E, PSAD56 - UTM Zona 17S), perteneciente al río Rircay que drena una cuenca de 826.16 km² y desemboca a su vez en el océano Pacífico a través del río Jubones (Fig. 4.1).

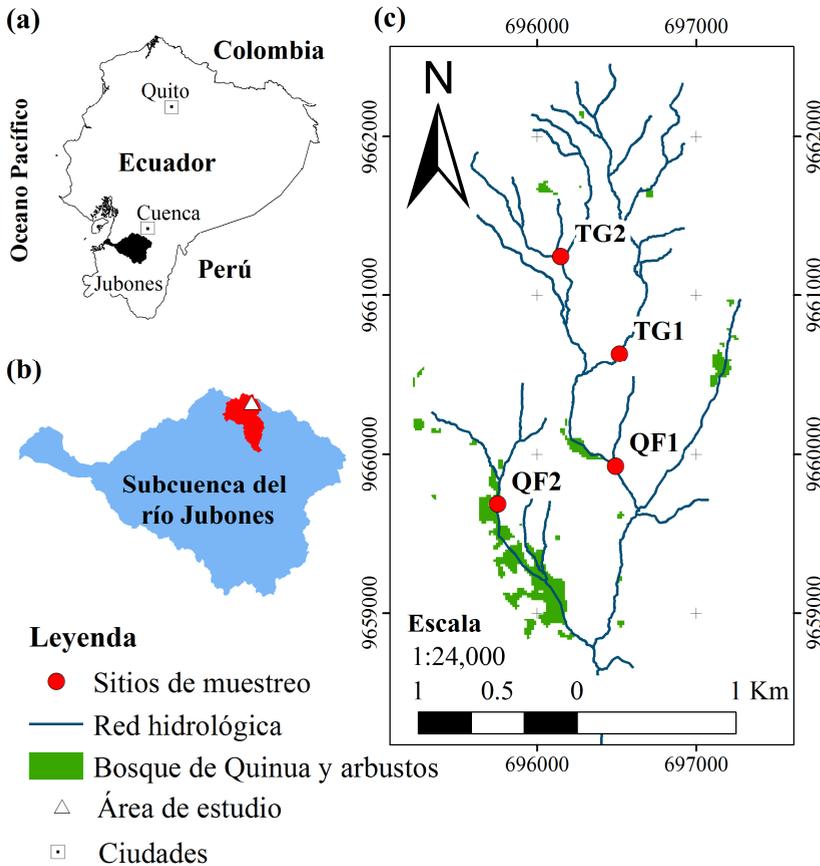


Figura 4.1. Ubicación de la (a) cuenca del río Jubones en el Ecuador, (b) la microcuenca del río Zhurucay en la cuenca del Jubones y (c) los tramos de muestreo en la microcuenca alta del río Zhurucay. La vegetación es indicada como pajonal (TG) y bosque de Quinua (QF). En rectángulos las ciudades principales y en triángulo el área de estudio.

El área de estudio se caracteriza por una condición geológica inalterada y una intervención antropogénica casi inexistente (Hampel *et al.*, 2010), dominada por una vegetación herbácea (pajonal) con algunos escasos parches de árboles de Quinua (e.g. *Polylepis incana* Kunth y *Polylepis reticulata* Kunth) y arbustos nativos. La única actividad humana que en el área de estudio puede afectar al

ecosistema son las quemadas esporádicas del pajonal en preparación de la extensión de pastizales, una actividad típica en la región Andina (Matson y Bart, 2013). Cuatro tramos (segmentos de 50 metros de longitud) fueron seleccionados a lo largo de la cuenca (sobre los 3,600 m s.n.m.) con coberturas vegetales de ribera de pajonal (TG1 y TG2) y bosques de Quinoa (QF1 y QF2) a los puntos de muestreo (Fig. 4.1). Se caracterizan por una precipitación media anual de $1,289 \pm 142.3$ mm año⁻¹ y un rango de temperatura media diaria entre 4.8°C y 5.9°C (Padrón, 2013).

4.3.2. *Recolección de la información*

En cada uno de los cuatro tramos, cinco secciones transversales para el muestreo fueron establecidas en los mesohábitats más representativos y abundantes (pozas, tablas y corrientes). Muestreo biótico y abiótico fueron colectados durante las 19 campañas de campo realizadas entre diciembre de 2011 y octubre de 2013. Las secciones transversales seleccionadas fueron muestreadas durante cada campaña de muestreo, independientemente a cambios en las condiciones hidráulicas.

4.3.2.1. *Muestreo de variables bióticas*

Las muestras de macroinvertebrados se recolectaron con el uso de una red Surber (area of 625 cm², 250 μm net mesh, esfuerzo de muestreo de 30 segundos) en el centro de cada sección transversal. El sustrato dentro del área de muestreo fue removido y lavado manualmente hasta una profundidad de 6 cm para que todos los organismos fuesen arrastrados hacia la red. El material colectado en el campo fue colocado en frascos individuales con agua y una proporción de formol al 4% para la preservación. En el laboratorio las muestras fueron lavadas con agua de grifo en una malla de 250 μm para eliminar el exceso de formaldehído, limo y arena. Los individuos fueron identificados mediante claves taxonómicas especializadas, usando un estereomicroscopio (Olympus SZ-6145TR) al nivel

taxonómico más detallado posible (usualmente género) con excepción de la familia Xiphocentronidae, porque las larvas son indistinguibles a nivel de género (Domínguez *et al.*, 2009). Además, se determinó el contenido de materia seca libre de cenizas (AFDM) en el sedimento del fondo del cauce como estimador del contenido de materia orgánica, según el protocolo de Steinman *et al.* (2011).

4.3.2.2. Muestreo de variables abióticas

Un total de 37 variables ambientales fueron incluidas en este estudio (Tabla 4.1); entre éstas, el tipo de cobertura vegetal de la ribera. El tramo QF1 se caracteriza por una ribera de bosque de Quinua y arbustos con un área de cobertura de 300 m de longitud y franjas laterales de 30 m en promedio; de igual manera con bosque de Quinua y arbustos en la ribera en el tramo QF2 en una longitud de 250 m con franjas laterales de 27 m en promedio a cada lado del afluente. En los tramos TG1 y TG2, el tipo de vegetación junto a los cauces fue pajonal con algunos matorrales pequeños. Respecto al orden de río, se identificó a partir de la clasificación de Strahler (1957) con el uso del programa ArcGis 10.1 (version 10.1; ESRI Inc, Redlands, CA, USA).

Las características hidromorfológicas fueron determinadas en cada una de las cinco secciones transversales de cada sitio donde se habían tomado muestras biológicas. La profundidad (m) y el ancho de lámina de agua (m) se midieron en cm; la velocidad promedio ($m\ s^{-1}$) medida al 60% de la profundidad del agua (Wyżga *et al.*, 2012) con el uso de un caudalímetro de hélice (HydroMate CMC3, Sydney, Australia). La composición del sustrato se estimó visualmente en cada hábitat (cobertura del área de la red Surber, area 25 cm x 25 cm) mediante la proporción de cada clase de sustrato, aplicando la clasificación simplificada de Elosegí (2009); limo (< 0.006 mm), arena (entre 0.006 a 0.2 mm), grava (entre 0.2 a 20 mm), guijarro (entre 20 a 60 mm), canto rodado (entre 60 a 250 mm) y bloque (>250 mm).

Tabla 4.1. Valores promedios (\bar{x}) y desviación estándar (\pm SD) de las variables abióticas de los cuatro tramos de estudio (TG1, TG2, QF1, QF2, donde TG representa tussock grass y QF a Quinoa forest) en la microcuenca alta del río Zhuruca. Los acrónimos de las variables se indican entre corchetes []. ^aVariable no incluida en el análisis. ^bLas seis categorías de sustrato analizadas se resume en tres grupos. Environmental factors (Fac-Amb. indicate the 3 groups of factors considered; e.g., riparian corridor and large-scale variables (1), hydromorphological variables (2), and physico-chemical variables (3).

Variables (Unidades)	TG1	QF1	TG2	QF2	Fac- Amb.
Número de muestras [N]	36	34	25	38	
Caudal (l s ⁻¹) ^a [q]	32.8 (\pm 41.1)	36.96 (\pm 31.1)	8.36 (\pm 9.7)	7.31 (\pm 6.3)	-
Vegetación de ribera	TG	QF	TG	QF	1
Área de la cuenca (km ²)	1.40	3.28	0.38	1.65	1
Orden de río - Strahler	3	4	2	2	1
Número ordinal de la campañas de muestreo (rango) (equivalente al tiempo) [Time]	1 - 8	1 - 8	1 - 8	1 - 8	1
Temperatura del agua [T] (°C)	8.4 (\pm 1.5)	8.7 (\pm 1.5)	8.9 (\pm 1.4)	9.5 (\pm 1.5)	1
Materia orgánica [AFDM](g m ⁻²)	25.6 (\pm 63.2)	28.8 (\pm 38.3)	42 (\pm 46.1)	22.4 (\pm 30.1)	1
Velocidad del caudal por la profundidad [v·d] (m ² s ⁻¹)	0.049 (\pm 0.05)	0.075 (\pm 0.09)	0.034 (\pm 0.05)	0.013 (\pm 0.01)	2
Velocidad promedio (m s ⁻¹)	0.186 (\pm 0.19)	0.337 (\pm 0.27)	0.128 (\pm 0.31)	0.019 (\pm 0.05)	2
Calado (m)	0.18 (\pm 0.08)	0.18 (\pm 0.07)	0.10 (\pm 0.05)	0.11 (\pm 0.06)	2
Ancho lámina de agua (m)	1.11 (\pm 0.28)	0.95 (\pm 0.33)	0.58 (\pm 0.29)	1.18 (\pm 0.22)	2
Sustrato grueso (%) ^b	71.8 (\pm 37.3)	47.2 (\pm 44.4)	19.0 (\pm 32.2)	50.1 (\pm 37.2)	-
S. medio (%) ^b	27.4 (\pm 37.5)	52.1 (\pm 45.0)	79.4 (\pm 31.6)	49.3 (\pm 37.0)	-
S. fino (%) ^b	0.83 (\pm 2.54)	0.74 (\pm 2.5)	1.6 (\pm 4.7)	0.53 (\pm 2.3)	-
I. Diversidad Shannon – Wiener del sustrato [SuD]	0.37 (\pm 0.356)	0.385 (\pm 0.326)	0.555 (\pm 0.263)	0.481 (\pm 0.335)	2

Continuación

Variables (Unidades)	TG1	QF1	TG2	QF2	Fac- Amb.
Froude number [Fr]	0.20 (± 0.11)	0.27 (± 0.14)	0.38 (± 0.31)	0.15 (± 0.15)	2
Rugosidad relative[k _v] (cm)	4.58 (± 0.88)	4.67 (± 0.86)	4.89 (± 0.42)	4.69 (± 0.59)	2
Relación ancho / profundidad [RWD]	7.8 (± 5.4)	5.8 (± 2.2)	6.9 (± 4.1)	12.8 (± 5.6)	2
Tensión cortante [SS] (m s ⁻¹)	45.1 (± 66.2)	98.9 (± 138.6)	174.8 (± 293.2)	33.7 (± 66.9)	2
Número de Reynolds [Re]	24450.0 (± 24321.8)	38101.8 (± 41076.2)	24169.5 (± 28935.6)	9551.4 (± 9406.4)	2
pH	5.8 (± 0.8)	6.1 (± 0.9)	6.1 (± 0.7)	6 (± 0.5)	3
Potencial de Oxido-Reducción [ORP] (mV)	305.2 (± 64.2)	264.9 (± 76.6)	243.3 (± 95.0)	302.3 (± 48.5)	3
Conductividad Eléctrica (μS cm ⁻¹)	52.3 (± 31.9)	53.0 (± 30.6)	78.8 (± 53.4)	50.0 (± 26.9)	3
Turbidez (NTU)	4.5 (± 10.4)	1.0 (± 1.2)	2.7 (± 3.0)	1.8 (± 2.4)	3
Oxígeno disuelto (mg l ⁻¹)	9.4 (± 1.4)	8.9 (± 1.6)	9.8 (± 1.5)	7.9 (± 0.6)	3
Sólidos totales disueltos [TDS] (g l ⁻¹)	0.03 (± 0.02)	0.03 (± 0.02)	0.05 (± 0.03)	0.03 (± 0.02)	3
Nitrito (mg l ⁻¹)	0.003 (± 0.003)	0.001 (± 0.001)	0.005 (± 0.005)	0.003 (± 0.002)	3
Carbono Orgánico Total [TOC] (mg l ⁻¹)	4.1 (± 2.6)	3.5 (± 2.2)	3.2 (± 2.6)	3.1 (± 1.8)	3
Amonio (mg l ⁻¹)	0.034 (± 0.068)	0.013 (± 0.014)	0.01 (± 0.008)	0.017 (± 0.018)	3
Fósforo Total (mg l ⁻¹)	0.265 (± 0.258)	0.221 (± 0.145)	0.236 (± 0.267)	0.105 (± 0.085)	3
Cloro Total (mg l ⁻¹)	0.025 (± 0.03)	0.016 (± 0.01)	0.028 (± 0.021)	0.018 (± 0.009)	3
Dureza (mg CaCO ₃ l ⁻¹)	15.5 (± 7.3)	17.3 (± 7.0)	18.7 (± 3.6)	12.1 (± 6.5)	3
Alcalinidad (mg CaCO ₃ l ⁻¹)	13.2 (± 7.1)	16.6 (± 9.5)	21.9 (± 7.5)	15.7 (± 11.4)	3
Hierro [Fe](mg l ⁻¹)	0.214 (± 0.093)	0.289 (± 0.091)	0.272 (± 0.08)	0.319 (± 0.112)	3

Las variables físico-químicas fueron medidas en cada río mediante un equipo multisensor portátil (Horiba U-52, USA, 2010) e incluye la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), pH, Potencial de oxido-reducción (ORP; mV), conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$), turbiedad (NTU), oxígeno disuelto (mg l^{-1}), y sólidos totales disueltos (TDS; g l^{-1}) (Tabla 4.1). Adicionalmente se recolectaron muestras de agua en envases de vidrio ámbar (100 cm^3) y plástico (500 cm^3) para ser analizadas en el laboratorio mediante sets de calidad de agua medidos con el uso de un colorímetro (HACH, DR/890, USA, 2011) de los siguientes parámetros: nitritos (mg l^{-1}), carbono orgánico total (TOC, mg l^{-1}), amonio (mg l^{-1}), fósforo total (mg l^{-1}), cloro total (mg l^{-1}), la dureza total ($\text{mg CaCO}_3 \text{ l}^{-1}$), alcalinidad ($\text{mg CaCO}_3 \text{ l}^{-1}$) y el hierro (mg l^{-1}). Un apreciable número de variables físico-químicas de calidad de agua medidas en éste estudio, es una excepción con respecto a las variables de calidad de agua que son usualmente colectadas en estudios típicos multimétricos por encima de 3,000 m s.n.m. (Acosta *et al.*, 2009; Villamarín *et al.*, 2013).

4.3.3. *Pre-tratamiento de datos*

Para determinar el efecto de los diferentes factores ambientales en los taxones de EPT, resulta fundamental eliminar en lo posible el ruido (e interacciones) producido por otros factores no estudiados (variaciones hidrológicas; Poff, 1997; Rolls *et al.*, 2012). Para prevenir el ruido producido por los eventos hidrológicos, que marcan la presencia/ausencia de ciertos taxones sensibles a las crecidas, se consideraron para el análisis las muestras biológicas recolectadas bajo las condiciones de un régimen de caudal estable de al menos 30 días antes del muestreo. Los meses de septiembre, octubre y noviembre de 2012, y en abril, julio, agosto y septiembre de 2013 tuvieron la mayor estabilidad en este estudio (Fig. 4.2), con un promedio mensual de la precipitación de $67.1 \pm 28.9 \text{ mm}$. Las condiciones estables del régimen de flujo fueron identificadas usando estaciones de aforo mediante sensores de medición Mini-Diver DI1501 y Baro-

Diver DI500 (Schlumberger Water Services) localizadas junto a cada sitio de muestreo. Las mediciones tuvieron un intervalo de medición de 5 min, cuyos datos se analizaron mediante medias diarias. Gran parte del año, esta zona andinas sobre los 3,000 m es caracterizado por niveles constantes de caudales bajos y una alta frecuencia de pulsos hidrológicos de diversa magnitud, por las precipitaciones heterogéneas (Mosquera *et al.*, 2015). Consideramos que la ausencia de perturbaciones hidrológicas (pulsos) en un rango de cuatro semanas es importante para la recuperación de las comunidades (Flecker y Feifarek, 1994; Suren y Jowett, 2006). Períodos mayores (> cuatro semanas) presentaron flujos inestables, los cuales causan disminuciones considerables del número de individuos de macroinvertebrados por la fuerza de arrastre del flujo (Flecker y Feifarek, 1994; Ríos-Touma *et al.*, 2011).

Con respecto a la información de los hábitats, tres tipos de mesohábitat se establecieron con el uso del número de Froude (Jowett, 1993); respectivamente en poza ($Fr < 0.18$), tabla ($0.18 < Fr < 0.41$) y corriente ($Fr > 0.41$). El número de pozas, tablas y corrientes fue usado para calcular la proporción de mesohábitat existente en cada tramo del río.

Para garantizar la robustez de los análisis, se descartaron muestras basadas en estos criterios: a) con un solo taxón de riqueza, b) con una abundancia menor a cuatro individuos, c) cuya abundancia estaba fuera del intervalo de confianza 95%. Adicionalmente, se eliminaron los datos correspondientes a taxones raros (<1% de la abundancia total de ETP), detectándose mediante la prueba Grubb ($p < 0.05$) en el programa Statgraphics Centurion XVI (Version 16.1.17; StatPoint Technologies, Inc. Warrenton, Virginia) con la revisión de la media y la desviación estándar.

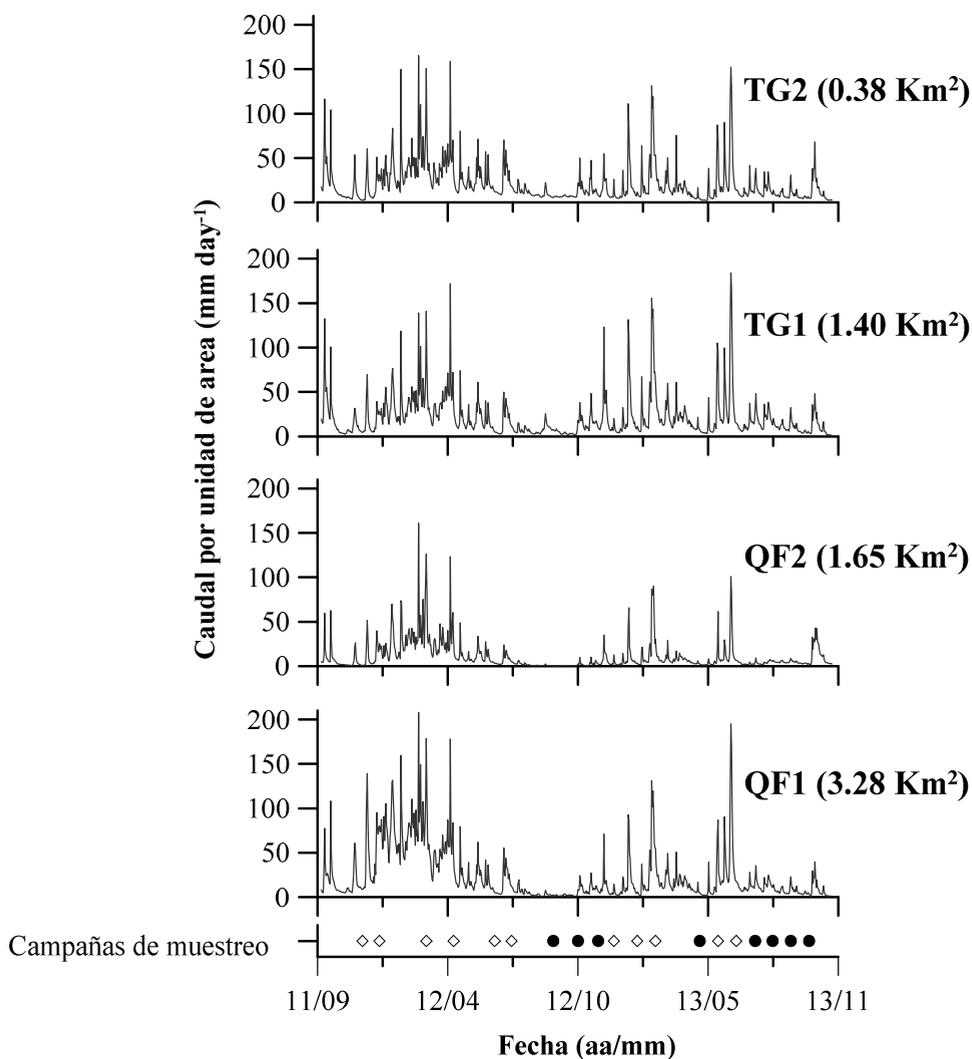


Figura 4.2. Hidrogramas por unidad de área de los cuatro sitios de estudio ubicados en la microcuenca del río Zhurucaiy. Tussock grass (TG) y Quinua forest (QF). Los círculos en negro indican las campañas escogidas para el análisis, y los rombos en blanco las campañas descartadas. Entre corchetes se indica el área de cada microcuenca.

Por último, variables hidráulicas adicionales fueron calculadas a partir de mediciones directas, siguiendo estudios previos que demostraron su importancia; número de Froude (Fr) (Jowett, 1993), número de Reynolds (Re) (Rempel *et al.*,

2000), velocidad del agua por ancho ($v \cdot d$), relación ancho - profundidad (RWD) (Weigel *et al.*, 2003), rugosidad relativa del lecho (k_v) (Statzner *et al.*, 1988; Lamouroux *et al.*, 2004), y Tensión cortante (SS) (Almeida *et al.*, 2013; Cauvy-Fraunié *et al.*, 2014a). El índice de diversidad de Shannon – Wiener del sustrato (SuD) fue calculado según Demars *et al.* (2012) con las proporciones encontradas en el campo, que fueron transformados (arcsin). Se utilizó la transformación $\log(x+1)$ para variables hidráulicas y físico-químicas, exceptuando valores ordinales y el pH.

4.3.4. *Análisis estadístico*

Las 37 variables ambientales se agruparon en tres factores ambientales: corredor ribereño, hidromorfología y calidad del agua (Tabla 4.1). Las densidades de los taxones se transformaron con $\log(x+1)$ y se estandarizaron dividiendo por la media. Antes de los análisis se descartaron las variables correlacionadas entre sí para evitar redundancia, por cada factor ambiental independientemente (Spearman $r > 0.8$); igualmente se hizo con las métricas de la comunidad. Se estableció el tiempo como variable de control de la variación temporal de los resultados (número ordinal de la campaña de muestreo), según se indica específicamente para cada prueba estadística.

En un primer paso, se evaluó que variable ambientales son las que controlan principalmente la estructura de la comunidad de los órdenes EPT, se usó un Análisis Parcial de Correspondencia Canónica (pCCA) en el programa CANOCO (version 5.02; Biometric, Plant Research International, The Netherlands, and P. Smilauer, Czech Republic) (Ter Braak, 1986). Éste tipo de análisis permite cuantificar la contribución relativa por cada grupo de factor ambiental sobre la variación total explicada en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados (Šmilauer y Lepš, 2014). En el pCCA, las variables que tuvieron interés directo de su influencia se establecieron como covariables

(variables concomitantes). Por ejemplo, si es de interés las variables agrupadas en el factor corredor ribereño, se establece como covariables a las variables de los factores hidromorfológicos y de calidad de agua; de igual forma se procede para cada grupo de variables en los dos factores restantes. Además, para evitar un aumento artificial de la variación explicada, las variables ambientales significativas ($p < 0.05$) fueron elegidas mediante el test de selección automática hacia adelante y la corrección de Bonferroni, con el objeto de evitar falsos positivos de cada grupo de variables. Por último, en base a la variación global obtenida de las pruebas pCCA (suma de todos los valores propios canónicos) se realizó un análisis de partición de la variación de cada grupo o factor. Éste procedimiento permitió la distinción entre efectos únicos; es decir la varianza explicada por un solo grupo de variables, y los efectos conjuntos que es la varianza explicada conjuntamente por los tres factores (Borcard *et al.*, 1992).

En la segunda fase de análisis, varias métricas de la comunidad EPT fueron calculadas para cada sección transversal y fecha de muestreo; riqueza de taxa (S), densidad total de individuos (ind. m⁻²), índice de equitatividad (J), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), y densidad de individuos de cada grupo de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera. Respeto a la independencia temporal de los datos de cada métrica de la comunidad fue analizado a partir del análisis de autocorrelación funcional (ACF) en el programa Statistica (Version 8.0; StatSoft, Inc, USA). La respuesta de las métricas a las variables ambientales se realizó mediante el análisis de correlación canónica (CCorA) con el uso de todas las muestras y de forma temporal (por cada campaña de muestreo). Este tipo de análisis permite analizar dos conjuntos de variables compuestas (variables aleatorias canónicas) y maximiza la correlación entre todos los posibles pares de variables aleatorias canónicas (Quinn y Keough, 2002). Fueron incluidos en los análisis las variables ambientales que mayor proporción tuvieron en la explicación

de la varianza a nivel global y temporal en el Análisis de Componentes Principales (PCA) (Chester *et al.*, 1983) para realizar el análisis CCorA. Los análisis fueron realizados en el programa estadístico PRIMER (Version 6; PRIMER-E, Ivybridge, UK) y XLSTAT (Version 03.313; Addinsoft, NY, USA).

4.4.RESULTADOS

Las principales características abióticas de las 133 muestras analizadas de los subsecuentes tramos están resumidas en la Tabla 4.1. El caudal promedio es de similar orden en los arroyos TG1 y QF1, con un caudal promedio en QF1 mayor en 12.7%. El caudal promedio en TG2 y QF2 fue de 4 a 5 veces más pequeñas. Existe una cierta similitud del caudal entre tramos por pares, por ejemplo los de mayor tamaño y caudal, TG1 (orden 3) y QF1 (orden 4), y el otro par, TG2 y QF2. No obstante los valores mayores del caudal por unidad de área se presentaron en el tramo QF1, donde también se estimó el valor máximo de velocidad media del agua. El calado fue muy pequeño en todos los tramos, tanto en TG1 y QF1 (18 cm) como en TG2 y QF2 (~ 10 cm). La anchura media de la lámina de agua de las secciones de los tramos se encuentra entre 0.60 m y 1.2 m. La cantidad de materia orgánica (AFDM) en el sustrato de los arroyos era pequeña y variaba en un rango entre 22 y 42 g m⁻². Respecto a la composición del sustrato se encontraron proporciones parecidas de los sustratos gruesos ($\sim 50\%$) y pequeños ($\sim 50\%$) en zonas de bosque de Quinoa (QF1 y QF2), mientras que en los tramos con una ribera de pajonal las proporciones fueron distintas entre sí. Respecto a las variables hidráulicas, en el tramo TG2 se obtuvieron los valores más altos del número de Froude y la tensión cortante (SS). En cuanto a la calidad del agua, las cuatro microcuencas presentaron valores promedio similares de temperatura (8.9 °C), pH (6.0), turbiedad (2.5 NTU), oxígeno disuelto (9.0 mg l⁻¹), sólidos totales disueltos (0.035 g l⁻¹), carbono orgánico total (TOC, 3.5 mg l⁻¹), amonio (0.019 mg l⁻¹), cloro total (0.022 mg l⁻¹), dureza (15.9 mg CaCO₃ l⁻¹) e hierro (0.274 mg l⁻¹). Finalmente,

con respecto a la temporalidad, todas las pruebas estadísticas indican que el tiempo no es un factor determinante de los resultados; los resultados de la autocorrelación funcional de las métricas de la comunidad presentan independencia temporal.

Un total de 3,820 individuos de macroinvertebrados acuáticos de los órdenes EPT pertenecientes a 14 géneros y 12 familias fueron colectados; y la densidad promedio fue de 483 individuos por metro cuadrado (ind m⁻²). Los géneros *Metrichia* y *Contulma* fueron dominantes en el mesohábitat poza, seguido por *Helipsyche* y *Ecuaphlebia* en el mesohábitat tabla (Tabla 4.2). En contraste, un menor número de individuos se obtuvo de los géneros *Andesiops* y *Mortionella* generalmente ubicados en áreas con vegetación arbórea (QF, Tabla 4.2). En la primera fase de análisis, para el factor corredor ribereño se obtuvo una explicación de la varianza del 53% del primer eje y el 36% en el segundo (Fig. 4.3a,b) de acuerdo a la prueba pCCA. Por el bajo número de variables significativas (Strahler y TG) se incluyó de forma manual en el pCCA a variables adicionales (Time y AFDM) para una mejor visualización. La variable orden de río (Strahler) fue escogida mediante la prueba de selección hacia adelante con una explicación bajo (6%, F: 5.5, *p*: 0.01), observándose una cierta relación de la familia Xiphocentronidae y el género *Contulma* con sitios de estudio de orden mayor, mientras que el género *Helicopsyche* (Trichoptera) se relacionó con sitios de orden menor. La ribera de pajonal (TG) tuvo una contribución del 6.8% (F: 7.5, *p*: 0.01) y se relacionó con el género *Ochrotrichia*, mientras que los géneros *Nectopsyche* y *Phylloicus* tuvieron una clara relación cuando existía una disminución de este tipo de cobertura en la ribera, generalmente por la presencia de vegetación FQ, variable previamente descartada por su colinearidad (Fig. 4.3a).

Tabla 4.2. Valores promedios (\bar{x}) y error estándar (\pm SD) de las abundancias absolutas de los taxones encontrados en cuatro tramos (TG1, TG2, QF1, y QF2, donde TG representa al pajona and QF representa al bosque de Quinoa) en la microcuenca alta del Zhurucay. N = número de muestras en todo el estudio.

Taxa	Poza				Tabla				Corriente				
	TG1	TG2	QF1	QF2	TG1	TG2	QF1	QF2	TG1	TG2	QF1	QF2	
	N	17	8	10	22	16	10	17	10	1	11	8	3
<i>Andesiops</i>	\bar{x}	0	0	0	4.4	0	0	2.8	10.5	0	2.9	0	0
	\pm SE	0	0	0	2.2	0	0	2.8	6.2	0	2	0	0
<i>Ecuaphlebia</i>	\bar{x}	140.2	46	27.2	85.1	158.3	301.2	32.9	193.7	16	107.8	9.1	128
	\pm SE	35.2	28.6	12.6	25	38.7	226.5	10.3	62.1	0	53.3	7.1	60.6
<i>Claudioperla</i>	\bar{x}	14.1	0	3.2	0	7	0	27.3	3.2	16	1.5	11.1	5.3
	\pm SE	4.5	0	2.1	0	3.6	0	27.3	2.1	0	1.5	7.7	5.3
<i>Anacroneuria</i>	\bar{x}	0	28	0	5.1	0	40	0	12.1	0	27	0	0
	\pm SE	0	14.1	0	1.9	0	15.1	0	6.9	0	9.9	0	0
<i>Contulma</i>	\bar{x}	86.6	2	40.9	2.9	258	14.5	79.1	3.2	832	32.8	231	5.3
	\pm SE	21.3	2	9.7	1.3	71.9	11.1	22.7	3.2	0	15.5	131	5.3
<i>Phylloicus</i>	\bar{x}	1.9	2	16	21.8	0	0	0.9	57.2	0	0	0	16
	\pm SE	1.3	2	14.3	6.3	0	0	0.9	38.5	0	0	0	16
<i>Mortoniella</i>	\bar{x}	0	0	0	9.5	0	0	0.9	14.4	0	0	0	32
	\pm SE	0	0	0	4.8	0	0	0.9	5.6	0	0	0	16
<i>Helicopsyche</i>	\bar{x}	235.9	128	8	92.4	227.6	222.4	4.7	205	32	68.5	2	101.3
	\pm SE	53.3	42.9	2.7	16.4	51.6	73.5	2.3	76.3	0	24.2	2	45.6
<i>Atopsyche</i>	\bar{x}	0.9	0	3.2	3.6	1	22.6	18.8	10.5	16	1.5	22	16
	\pm SE	0.9	0	2.1	1.8	1	22.6	5.5	7	0	1.5	10	9.2

Factores de ribera y microhábitat determinantes en la estructura de la comunidad de EPT en ríos alto Andinos de cabecera al sur de Ecuador

Continuación Tabla 4.2

Taxa		Poza				Tabla				Corriente			
		TG1	TG2	QF1	QF2	TG1	TG2	QF1	QF2	TG1	TG2	QF1	QF2
<i>Smicridea</i>	\bar{x}	0	0	0	0	0	140.6	0	0	0	135.5	0	0
	\pm SE	0	0	0	0	0	135.3	0	0	0	54	0	0
<i>Metrichia</i>	\bar{x}	137	12	25.6	13.8	453.6	55.5	62.6	11.2	2240	370.8	202.4	26.7
	\pm SE	29	5.9	9	3.4	145.6	28.4	18.5	5.4	0	244.5	90.3	5.3
<i>Ochrotrichia</i>	\bar{x}	47.1	0	6.4	9.5	54.1	0	4.7	1.6	32	0	16.1	0
	\pm SE	10.8	0	2.6	5.1	13.6	0	2.3	1.6	0	0	14	0
<i>Atanatolica</i>	\bar{x}	0	0	0	0	25	100.1	6.6	0	96	183.6	0	0
	\pm SE	0	0	0	0	19.8	89.8	6.6	0	0	102.1	0	0
<i>Nectopsyche</i>	\bar{x}	0	0	33.6	90.9	1	1.6	24.1	89.2	0	1.5	13.1	80
	\pm SE	0	0	26.7	19.6	1	1.6	6	44	0	1.5	7.5	27.7
Xiphocentronidae	\bar{x}	8.5	0	9.6	0	18	0	30.2	1.6	0	0	66.5	0
	\pm SE	3.4	0	4.3	0	4.6	0	9.6	1.6	0	0	32.4	0

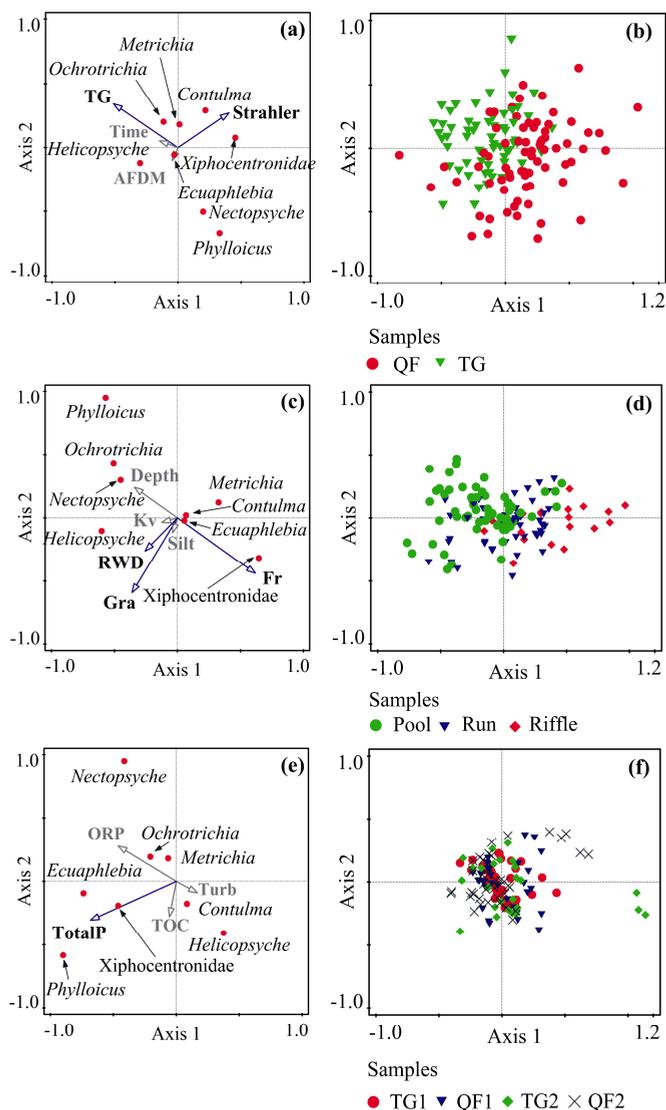


Figura 4.3. Análisis Parcial Canonico (pCCA) de los ocho taxones más representativos (a)(c)(e) usando como variables explicativas del (a)(b) gradiente corredor ribereño (grupo 1), (c)(d) hidromorfológicos (grupo 2) y de calidad de agua (grupo 3). Las variables significativas se resaltan con letra negra; otras variables fueron automáticamente graficadas para mejorar su visualización. La distribución espacial de las muestras se encuentran (b)(d)(f). TG: pajonal, QF: bosque de Quinua, Time: campaña de muestreo, AFDM: Materia orgánica del fondo del río. Número de Froude (Fr), Rugosidad relative (kv), relación ancho /profundidad (RWD), grava (Gra). Turbidez (Turb), Carbono Orgánico Total (TOC), fósforo total (TotalP).

Respecto a la influencia de las variables hidromorfológicas, se tuvo una explicación de la varianza del 55% del primer eje y del 15% del segundo eje (Fig. 4.3c, d). Entre las variables relevantes se obtuvo a Fr con una contribución baja en el análisis (4.8%, $F: 5.7, p: 0.03$) pero se relacionó con varios taxones. Los géneros *Phylloicus*, *Ochrotrichia* y *Nectopsyche* se asociaron con el mesohábitat de tipo poza ($Fr < 0.18$), y la familia Xiphocentronidae con el mesohábitat tipo corriente ($Fr > 0.41$). Las variables grava (Gra) y relación ancho-profundidad (RWD) contribuyeron en la variación de la comunidad en un 2.3% ($F: 2.7, p: 0.03$) y 2.2% ($F: 2.7, p: 0.05$) respectivamente, y el único género relacionado de forma positiva a estas dos variables fue *Helicopsyche*. El pCCA incluyó a variables adicionales (Depth, Kv and Silt) para una mejor visualización.

Para la calidad del agua, a pesar de encontrar una explicación de la varianza del 54% del primer eje y del 26% del segundo eje, la única variable importante en el pCCA según el análisis de selección fue el fósforo total (TotalP). Claramente observamos una relación negativa con los grupos *Phylloicus* y Xiphocentronidae con dicha variable; se incluyeron variables adicionales (ORP, Turb and TOC) para una mejor visualización. (Fig. 4.3e,f). Los análisis parcial de la variación de las comunidades de macroinvertebrados acuático (Fig. 4.4), se obtuvo una explicación baja por cada factor ambiental, expresado en la suma de sus eigenvalues canónicos, con el 18.9% para el corredor ribereño, 17.0% por la hidromorfología y 10.5% por la calidad de agua. Y el porcentaje no explicado por la variación fue del 20.1%.

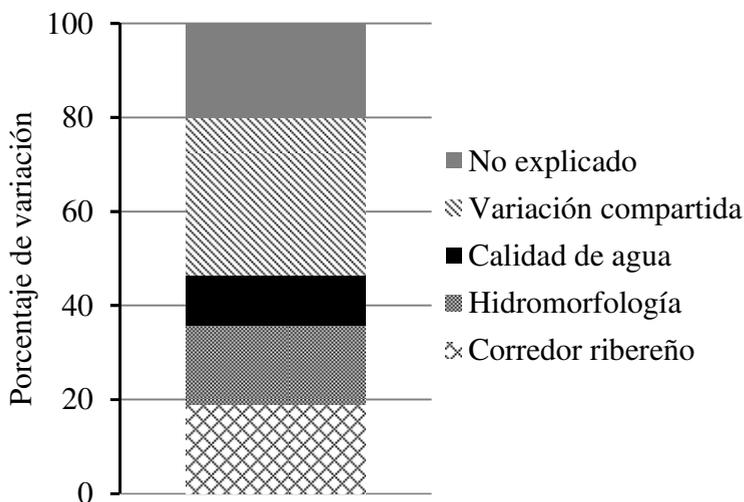


Figura 4.4. Variación particional de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la microcuenca alta del río Zhurucay.

Finalmente, en la segunda fase de análisis, el análisis de correlación canónica mostró una correlación positiva de la velocidad media de la corriente con la densidad de individuos de Plecoptera, mientras que aquella variable se relacionó negativamente con la equitatividad (Fig. 4.5, Tabla 4.3). También se obtuvo una relación positiva de la densidad de individuos con el sustrato canto rodado.

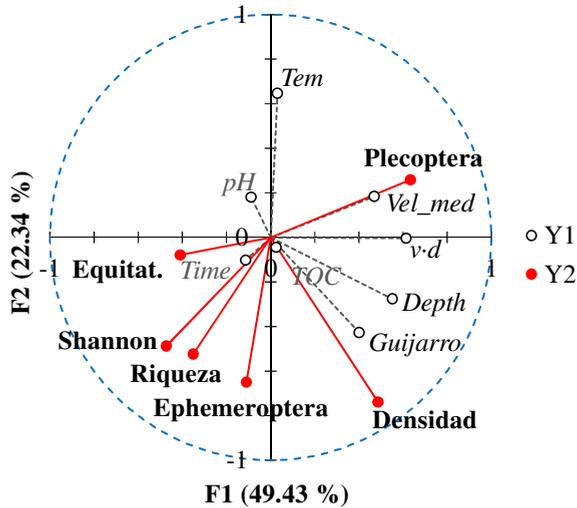


Figura 4.5. Resultados del análisis de correlación canónica utilizando las métricas de la comunidad de acuerdo a las variables ambientales encontrados en la microcuenca alta de arroyos de Zhurucay. *Vel_med*: velocidad media, TOC: Carbono orgánico total, *q*: caudal por unidad de área, Shannon: Índice de diversidad de Shannon-Wiener.

Las métricas diversidad de Shannon-Wiener y riqueza tuvieron una relación negativa con la velocidad de agua y la temperatura; y la densidad de individuos Ephemeroptera se relacionó similarmente de forma negativa con la temperatura del agua. A escala temporal (Anexo F, G), no se obtuvieron resultados significativos de la influencia de las variables ambientales sobre las métricas de la comunidad, aunque de forma general los resultados mantienen un mismo patrón de respuesta a las observadas a nivel globales.

Tabla 4.3. Resumen del análisis de correlación canónica de 133 observaciones. Significancia <0.05 se presentan en negrilla. n.s = not significant.

Factores Canonicos	Valor propio	Correlación canonica	Wilks's lambda	F	GL1	GL2	Pr > F
F1	0.244	0.494	0.582	1.429	48	589.6	0.034
F2	0.110	0.332	0.770	0.930	35	507.2	n.s.
F3	0.090	0.300	0.865	0.747	24	423.3	n.s.
F4	0.038	0.196	0.951	0.413	15	337.2	n.s.
F5	0.010	0.102	0.989	0.174	8	246.0	n.s.
F6	0.001	0.027	0.999	0.030	3	124.0	n.s.

4.5.DISCUSIÓN

Más allá de estudios previos en ríos altoandinos, ésta investigación es uno de los pocos trabajos realizados en el campo de la ecología de los macroinvertebrados acuáticos y su relación con el corredor ribereño, hidromorfología y calidad del agua. En base a los primeros análisis exploratorios, la matriz de datos tuvo una alta variabilidad de la abundancia de macroinvertebrados pertenecientes a períodos de caudal algo y bajo. Por tanto, este estudio cubre análisis en condiciones estables con cierta variabilidad hidrológica (caudal promedio, $SD = 8.5 \pm 7.3$ mm, caudal pico promedio = 36.5 mm), caracterizado por precipitaciones menores y regulares, en el que se descarta la época de lluvia intensa. De ahí que la comunidad es representativa de toda la taxa encontrada en estos arroyos (Vimos-Lojano datos no publicados). Por tanto se considera que el diseño muestral representa a toda la comunidad sin efecto de filtro ecológico que limita a algunos taxones en los períodos de caudal punto. Además, pre-selección de datos no autocorrelacionados y análisis estadísticos permitieron detectar la influencia de factores abióticos en la composición y estructura de las comunidades de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera. Los análisis confirmaron que los datos no están autocorrelacionados y que el tiempo no es un factor relevante en la comunidad, lo que apoya la robustez

de los resultados. La falta de un efecto temporal está relacionada con las perturbaciones de las crecidas, que suponen una re-configuración de las comunidades (Flecker y Feifarek, 1994; Suren y Jowett, 2006).

4.5.1. Relevancia de la vegetación de ribera

Los ecosistemas de cabecera suelen presentar una vegetación de ribera que sombrea gran parte del cauce, donde existe una productividad primaria autóctona reducida (Vannote *et al.*, 1980). La capacidad de retención de las hojas en el fondo del río depende de las características hidráulicas y geomorfológicas del cauce, y en menor grado de las características intrínsecas de las hojas, tal como el tamaño, textura y forma (Canhoto y Graça, 1998). Todo el material alóctono en el río es importante para algunos organismos acuáticos (Bastian *et al.*, 2008), por ello la densidad de taxones de descomponedores respondió positivamente ante la vegetación arbórea de ribera, que es una fuente de energía importante para dichos grupos tróficos (Li y Dudgeon, 2008).

En este estudio, *Ochrotrichia* fue el único taxón vinculado a la vegetación de TG. Esto se puede relacionar con el bajo porcentaje de sombreado producido por dicha planta herbácea sobre el cauce, lo que hace que los tramos de TG tengan una alta producción primaria. Este efecto detectado principalmente cuando la vegetación de ribera es eliminada por el hombre, es muy frecuente en áreas de mediana altitud (Scarsbrook y Halliday, 1999; Miserendino y Masi, 2010). Concretamente, esto afecta positivamente al perifiton, fuente principal de alimento de *Ochrotrichia* (Tomanová *et al.*, 2006). En los tramos de bosque de Quinoa en la ribera, única formación vegetal arbórea nativa a estas altitudes (superiores a los 3,000 m s.n.m.) (Cázares-Martínez *et al.*, 2010), los resultados indican el aporte alóctono que llega al río es relevante. Hay que recalcar que la cobertura arbórea en la región altoandina difiere de otras latitudes de montaña, las cuales predominan

el bosque de pino, (Scarsbrook y Halliday, 1999). Por ello, el QF se relacionó con la presencia de los géneros *Nectopsyche* y *Phylloicus*, organismos característicos (casi exclusivo) de sitios con una cobertura vegetal de bosque (QF), que utilizan el material acumulado del fondo del río (Bispo *et al.*, 2006). A pesar de que en el sitio TG2 duplica el contenido de AFDM al resto de puntos estudiados, ésta variable no presenta relevancia, lo que sugiere que el tipo cobertura vegetal de dosel sobre el río favoreció la presencia de grupos asociados a este recurso y no la cantidad de materia orgánica (Graça, 2001; Albariño y Balseiro, 2002; Encalada *et al.*, 2010).

Adicionalmente se observaron cambios taxonómicos que se reflejan según el tamaño del río, siendo este cambio de la comunidad el esperado según el concepto de río continuo (Vannote *et al.*, 1980). Esto se contrasta con el estudio realizado por Haggerty *et al.* (2002) en ríos de cabecera de montaña en Appalachian and Cascade, donde la abundancia y riqueza de la comunidad no presentaron variación, esto puede estar influido por el bajo número de individuos (< 134 ind. m^{-2}) respecto a la presente investigación. Adicionalmente, la escala espacial pequeña en este estudio nos permitió observar una sustitución de los taxones con el aumento del orden de río. Específicamente se observó la presencia del género *Helicopsyche* en sitios de menor orden, poco favorecido por su forma hemisférica convexa para reducir la resistencia a la fuerza de agua (Vaughn, 1985). Esta especie fue sustituida por *Contulma* en cauces de mayor tamaño, siendo este último taxón habitual en ríos de cabecera con alta velocidad (Holzenthal y Ríos-Touma, 2012). Por ello formulamos la hipótesis que el tamaño relativamente grande de *Contulma* en relación al resto de taxones, influyó directamente en la capacidad de resistencia y en su presencia en arroyos de mayor tamaño y por ende de orden. Seguramente la complejidad de estos ambientes dada por los recursos tróficos y las condiciones físicas de los hábitats de los arroyos de cabecera refleja este tipo de resultado (Allan, 2004).

4.5.2. *Relevancia de la hidromorfología*

Otro de los factores ambientales importantes en la distribución espacial de las comunidades acuáticas son las condiciones hidromorfológicas del río, que varían según el régimen de flujo (hidrología) y la geomorfología del canal (Wilcox *et al.*, 2008). Durante los periodos de caudal base los arroyos altoandinos tienen una variación moderada del flujo, que contribuye al mantenimiento de la calidad de los hábitats, a través del lavado constantes del limo y perifiton acumulado, quedando un sedimento grueso dominante como puede ocurrir en otras latitudes (e.g. Biggs *et al.* 2008). Esto confirma el uso del número de Froude como un buen predictor de la comunidad, obteniendo una respuesta similar de esta investigación a las encontradas en arroyos de montaña de otras latitudes (Wyżga *et al.*, 2012). En esta investigación, encontramos a las variables Fr y al sustrato grave determinantes de la composición de la comunidad de EPT.

El Fr es un índice numérico estandarizado (Shoffner y Royall, 2008). Individuos con cuerpos hidrodinámicos (aplanados) o con estructuras para sujetarse al fondo (uña anales o tarsales y ventosas) persisten en sitios con valores altos de Fr (Tomanová y Usseglio-Polatera, 2007; Statzner y Beche, 2010). Así por ejemplo, los géneros *Nectopsyche* y *Phylloicus* fueron los más representativos en hábitats de flujo lento (pozas) o con un número de Fr menor, al presentar los organismos estructuras tubulares de piedras y hojas poco adaptadas a la corriente (Tomanova *et al.*, 2008), dichas estructuras son creadas con el material acumulado en el fondo de estos hábitats (Houghton *et al.*, 2011). Por el contrario, la familia Xiphocentronidae presentó una mayor densidad en hábitats con Fr alto. La razón más probable es que las estructuras para adherirse al fondo (estuches, uñas anales y uñas tarsales) aporten una mayor resistencia al flujo (Thirion, 2016) con respecto a otros taxones.

Una de las asociaciones negativas encontradas fue entre el género *Metrichia* y el sustrato grava y a los valores altos de la relación ancho – profundidad. Adicionalmente, la relación positiva entre este taxón y el sustrato de gran tamaño (Spearman ρ : 0.247, $p < 0.01$), i.e., los mismos que proporcionan estabilidad (Erman y Erman, 1984). Todo lo contrario se encontró para el género *Helicopsyche*, porque este taxón está asociado a la presencia de sustrato fino en zona de flujo lento en arroyos de alta-montaña. Cabe recalcar que este taxón puede pertenecer a la especie *Helicopsyche cotopaxi*, única registrada sobre los 3,000 m s.n.m. al norte del Ecuador (Johanson, 2002; Ríos-Touma *et al.*, 2017), sin presentar información de la biología o ecología. Estudios previos asociaron a este género con la presencia de sustrato fino, material base para la construcción de las estructuras helicoidales que fabrican (Vaughn, 1985). Sin embargo, la pendiente alta y flujo irregular de los arroyos altoandinos es posible que influyan en la presencia de material fino (arena) en baja proporción, el cual es constantemente lavado de las zonas lénticas. Por tanto, estos resultados para *Helicopsyche* refutan las especulaciones observadas por Schwendel *et al.* (2011), quienes consideran que este género es un buen indicador de sustratos estables en arroyos de Nueva Zelanda.

Nuestros resultados confirman que el Fr es un predictor válido y bueno de las asociaciones acuáticas (Gibbins *et al.*, 2016), ya que la respuesta de la comunidad de macroinvertebrados puede considerarse como la de los arroyos templados (Lamouroux *et al.*, 2004; Wyżga *et al.*, 2012; Almeida *et al.*, 2013). El efecto positivo del sustrato grava en la composición de la comunidad acuática es análogo a otros arroyos, a pesar de la inestabilidad de este tipo de sustrato frente a perturbaciones hidrológicas (Rice *et al.*, 2007).

4.5.3. *Relevancia de la calidad del agua*

Uno de los factores determinantes de la calidad físico-química del agua y de las comunidades acuáticas de un río es el tipo de uso de suelo o cobertura vegetal de la ribera predominante en la cuenca (Burt *et al.*, 2010; Miserendino *et al.*, 2011). Éste es uno de los pocos estudios realizado en arroyos altoandinos por encima de los 3,000 m s.n.m. que relaciona variables de calidad del agua con las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, más allá de un análisis resumido multimétrico (Acosta *et al.*, 2009; Villamarín *et al.*, 2013). En esta investigación la única variable físico-química decisiva en la distribución espacial de algunos taxones (*Xiphocentronidae* y *Phylloicus*) fue la concentración del fósforo total, con un rango entre 0 y 0.880 mg l⁻¹. El fósforo total es utilizado como un buen indicador de posibles alteraciones antropogénicas en la biodiversidad (Niyogi *et al.*, 2003; Villamarín *et al.*, 2013), aunque en algunos casos esta variable podría no presentar diferencias significativas entre usos de suelo (e.g. pasto, pino, bosque nativo, urbano, etc., Miserendino y Masi, 2010). De los pocos estudios realizados a estas altitudes, Villamarín *et al.* (2013) relacionaron fósforo con áreas contaminadas, pero no demostraron respuesta taxonómica. En la presente investigación las concentraciones naturales del fósforo están determinadas por el alto contenido de materia orgánica y a su vez de nutrientes que tienen estos suelos (Andisoles) (Quichimbo *et al.*, 2012). Por tanto, esta investigación aporta información nueva sobre la influencia de las variables de calidad de agua en arroyos cuasi-prístinos por encima de los 3,000 m a.s.l.

Los tres factores ambientales analizados explican en conjunto un alto porcentaje (~80%) de la variación espacial de las comunidades acuáticas. Sin embargo, otras variables (hidrológicas) no tomadas en cuenta pueden tener una influencia importante en la temporalidad de algunos organismos (Flecker y

Feifarek, 1994; Gibbins *et al.*, 2001; Hannah *et al.*, 2007). La influencia en las comunidades altoandinas merecería ser objeto de estudio.

Finalmente, las características físicas e hidrológicas, en estos arroyos de orden pequeño o de cabecera se caracterizan por una complejidad espacial muy alta (Allan, 2004; Meyer *et al.*, 2007), que incluyen variaciones en el calado, la anchura de la lámina de agua, Fr, SS y AFDM entre secciones y sitios. Al mismo tiempo, los cauces presentan sustratos homogéneos y un flujo variable que a su vez se vinculan con comunidades acuáticas abundantes en zonas andinas (Principe *et al.*, 2007), pero su diversidad es limitada en otras localidades de montaña (Jacobsen y Marín, 2008). Estas condiciones de variabilidad espacial y temporal de los arroyos altoandinos (Mosquera *et al.*, 2015), hacen que las comunidades acuáticas busquen ambientes estables, caracterizados por un sustrato grueso y heterogéneo (Beisel *et al.*, 2000; Duan *et al.*, 2008). Dadas las condiciones de estabilidad del sustrato canto rodado (60 – 250 mm) observamos su relación positiva con la densidad de individuos de los órdenes EPT, lo cual fue detectado en otros estudios realizado en zonas de montaña en Asia, con la predominancia del orden Ephemeroptera (Duan *et al.*, 2008). Por otro lado, la diversidad y la riqueza de taxones de EPT se ven disminuidas de forma directa al aumentar la velocidad; dicha reducción se debió a la disminución de las agrupaciones más representativas (i.e. orden Trichoptera) con rasgos biológicos poco resistentes al flujo (Tomanova *et al.*, 2008). Adicionalmente, un bajo número de individuos y taxones de otros grupos (Ephemeroptera y Plecoptera) se observó en forma general. Por el contrario, Plecoptera fue el único orden asociado a condiciones de velocidad alta, ya que su presencia se ve favorecida por su gran tamaño y fuerza para adherirse al fondo del río (Peters, 1986; Tomanova y Tedesco, 2007).

En este mismo contexto, el bajo número de taxones pertenecientes al orden Ephemeroptera en arroyos altoandinos está restringido de forma altitudinal (Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen, 2003; Jacobsen y Marín, 2008). La preferencia

de algunas especies de efemerópteros por las condiciones de baja temperatura se ha demostrado en estudios de los Andes en Patagonia (Miserendino y Pizzolán, 2001). Para explorar esta potencial relación, se hizo una gráfica de la densidad de individuos del orden Ephemeroptera representado por el género *Ecuaphlebia* (abundancia relativa 98%) en función de la temperatura. Esta gráfica indicó abundancias máximas en un rango de temperatura entre 7.5 y 9.5 °C, pero no se encontró una correlación clara (Spearman ρ : - 0.143, $p > 0.05$). No obstante la exploración sugirió que a temperaturas mayores a 9.5 °C podría tener lugar una disminución drástica de las densidades de estos grupos (Vimos-Lojano, datos no publicados). Por supuesto, para confirmar esto es necesario bases de datos detalladas de temperatura y caudal con el objeto de conocer sus efectos fenológicos, de comportamiento y ecológicos, entre otros (Dallas y Ross-Gillespie, 2015). Aunque en un monitoreo pormenorizado de la temperatura durante dos días (intervalo de 15 min) en un río del Altiplano, se encontró una influencia negativa de esta variable en la diversidad, sin dar detalle de los taxones afectados, procesos que debería ser monitoreado desde la finalización de los caudales punta hasta la terminación del período de los caudales bajos.

4.6. CONCLUSIONES

Nuestros resultados indican que los ecosistemas acuáticos altoandinos presentan hábitats con una heterogeneidad natural muy alta en tramos de cabecera, típico de los arroyos de montaña, los cuales juegan un papel importante en la disponibilidad de refugios y el mantenimiento de la biodiversidad. Inclusive existe otros factores abióticos adicionales que restringe la presencia de ciertos taxones, tal como la altitud y la vegetación arbórea ausentes en otras latitudes de montaña, además de presentar una mayor radiación solar, este último influye en productividad primaria del río (Jacobsen, 2004; Boyero *et al.*, 2009) y podría resultar en estas latitudes en un cambio de la composición de las comunidades. Los

macroinvertebrados pertenecientes a los órdenes EPT mostraron asociaciones con el tipo de vegetación natural circundante al ecosistema acuático. Las zonas lénticas en los arroyos de montaña se caracterizaron por tener sustratos de arena, grava y canto rodado de diverso tamaño que hace a los hábitats sean más heterogéneos que las zonas lénticas observadas en arroyos de altitudes bajas. Consecuentemente, esto facilita la presencia y disponibilidad de refugios, propicios para reducir la mortalidad ante las perturbaciones (Lancaster y Belyea, 1997) por las condiciones muy fluctuantes de los regímenes de caudal en esta región. Este trabajo, mediante el análisis de distintos factores que operan a distintas escalas (corredor ribereño, hidromorfológico, calidad del agua), demostró una clara influencia de algunas variables (velocidad media, sustrato canto rodado y temperatura del agua) en la distribución de las comunidades acuáticas de EPT; específicamente de la densidad, riqueza, diversidad, equitatividad, densidad de Ephemeroptera. Como se esperaba, las interacciones complejas (competencia inter e intra-específica de las especies, el efecto de la introducción de especies, la variedad de preferencias de hábitats de los diferentes estadios larvarios, la variabilidad hidrológica, etc.) aún poco conocidas de esos sistemas dificulta el entendimiento de los procesos de los ecosistemas acuáticos andinos, los cuales debería ser analizados en futuras investigaciones con el objeto de determinar la tolerancia relativa de los organismos a las perturbaciones hidrológicas o a ciertas variables físicas en particular.

4.7. REFERENCIAS

- Acosta, R., Ríos-Touma, B.P., 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**, 35-64.
- Albariño, R., & Balseiro, E. 2002. Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **12**, 181-192.
- Almeida, D., Merino-Aguirre, R., & Angeler, D.G. 2013. Benthic invertebrate communities in regulated Mediterranean streams and least-impacted tributaries. *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters*, **43**, 34-42.

- Allan, D., Erickson, D., & Fay, J. 1997. The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, **37**, 149-161.
- Allan, J.D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **b35**, 257-284.
- Allen, D.C., & Vaughn, C.C. 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 383-394.
- Bastian, M., Pearson, R.G., & Boyero, L. 2008. Effects of diversity loss on ecosystem function across trophic levels and ecosystems: A test in a detritus-based tropical food web. *Austral Ecology*, **33**, 301-306.
- Beisel, J.-N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J.-C. 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities: *Springer Netherlands* pp
- Beschta, R.L., & Jackson, W.L. 1979. The intrusion of fine sediments into a stable gravel bed. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, **36**, 204-210.
- Biggs, B.J., Ibbitt, R.P., & Jowett, I.G. 2008. Determination of flow regimes for protection of in-river values in New Zealand: an overview. *Ecohydrology & Hydrobiology*, **8**, 17-29.
- Bispo, P., Oliveira, L., Bini, L., & Sousa, K. 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, **66**, 611-622.
- Bonada, N., Prat, N., Munné, A., Rieradevall, M., Alba-Tercedor, J., Álvarez, M., Avilés, J., Casas, J., Jáimez-Cuéllar, P., Mellado, A., Moyá, G., Pardo, I., Robles, S., Ramón, G., Suárez, M.L., Toro, M., Vidal-Abarca, M.R., Vivas, S., & Zamora-Muñoz, C. 2002. Criterios para la selección de condiciones de referencia en los ríos mediterráneos. Resultados del proyecto GUADALMED. *Limnetica*, **21**, 99-114.
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Boyero, L. 2003. The quantification of local substrate heterogeneity in streams and its significance for macroinvertebrate assemblages. *Hydrobiologia*, **499**, 161-168.
- Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D., & Pearson, R.G. 2009. Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society*, **28**, 397-403.
- Burt, T., Pinay, G., & Sabater, S. 2010. What do we still need to know about the ecohydrology of riparian zones? *Ecohydrology*, **3**, 373-377.
- Buytaert, W., Celleri, R., Willems, P., Bièvre, B.D., & Wyseure, G. 2006. Spatial and temporal rainfall variability in mountainous areas: A case study from the south Ecuadorian Andes. *Journal of hydrology*, **329**, 413-421.
- Canhoto, C., & Graça, M. 1998. Leaf retention: a comparative study between two stream categories and leaf types. *Verhandlungen-Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **26**, 990-993.

- Cauvy-Fraunié, S., Andino, P., Espinosa, R., Calvez, R., Anthelme, F., Jacobsen, D., & Dangles, O. 2014a. Glacial flood pulse effects on benthic fauna in equatorial high-Andean streams. *Hydrological Processes*, **28**, 3008-3017.
- Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Dangles, O., & Jacobsen, D. 2014b. Relationships between stream macroinvertebrate communities and new flood-based indices of glacial influence. *Freshwater Biology*, **59**, 1916-1925.
- Cázares-Martínez, J., Montaña, C., & Franco, M. 2010. The role of pollen limitation on the coexistence of two dioecious, wind-pollinated, closely related shrubs in a fluctuating environment. *Oecologia*, **164**, 679-687.
- Chester, A.J., Ferguson, R.L., & Thayer, G.W. 1983. Environmental gradients and benthic macroinvertebrate distributions in a shallow North Carolina estuary. *Bulletin of Marine Science*, **33**, 282-295.
- Dallas, H., & Ross-Gillespie, V. 2015. Sublethal effects of temperature on freshwater organisms, with special reference to aquatic insects. *Water SA*, **41**, 712-726.
- Danehy, R., Ringler, N., & Ruby, R. 1999. Hydraulic and geomorphic influence on macroinvertebrate distribution in the headwaters of a small watershed. *Journal of Freshwater Ecology*, **14**, 79-91.
- Demars, B.O., Kemp, J.L., Friberg, N., Usseglio-Polatera, P., & Harper, D.M. 2012. Linking biotopes to invertebrates in rivers: biological traits, taxonomic composition and diversity. *Ecological Indicators*, **23**, 301-311.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., & Lillo, F.M. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología: *Fundación Miguel Lillo Tucumán*. 656 pp
- Duan, X., Wang, Z., & Tian, S. 2008. Effect of streambed substrate on macroinvertebrate biodiversity. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China*, **2**, 122-128.
- Elosegi, A. 2009. La estructura física de los cauces fluviales. In A. Elosegui and S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 71-84). Bilbao, España: *Fundacion BBVA*.
- Encalada, A.C., Calles, J., Ferreira, V., Canhoto, C.M., & Graca, M.A. 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biology*, **55**, 1719-1733.
- Erman, D.C., & Erman, N.A. 1984. The response of stream macroinvertebrates to substrate size and heterogeneity. *Hydrobiologia*, **108**, 75-82.
- Flecker, A.S., & Feifarek, B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, **31**, 131-142.
- Gibbins, C., Batalla, R.J., & Vericat, D. 2010. Invertebrate drift and benthic exhaustion during disturbance: Response of mayflies (Ephemeroptera) to increasing shear stress and river-bed instability. *River Research and Applications*, **26**, 499-511.
- Gibbins, C., Dilks, C., Malcolm, R., Soulsby, C., & Juggins, S. 2001. Invertebrate communities and hydrological variation in Cairngorm mountain streams. *Hydrobiologia*, **462**, 205-219.
- Gibbins, C., Vericat, D., Batalla, R., & Buendia, C. 2016. Which variables should be used to link invertebrate drift to river hydraulic conditions? *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, **187**, 191-205.
- Graça, M.A. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams—a review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.

- Haggerty, S.M., Batzer, D.P., & Jackson, C.R. 2002. Macroinvertebrate assemblages in perennial headwater streams of the Coastal Mountain range of Washington, USA. *Hydrobiologia*, **479**, 143-154.
- Hampel, H., Cocha, J., & Vimos, D. 2010. Incorporation of aquatic ecology to the hydrological investigation of ecosystems in the high Andes. *MASKANA*, **1**, 91-100.
- Hannah, D.M., Brown, L.E., Milner, A.M., Gurnell, A.M., McGregor, G.R., Petts, G.E., Smith, B.P., & Snook, D.L. 2007. Integrating climate–hydrology–ecology for alpine river systems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **17**, 636-656.
- Holomuzki, J.R., Feminella, J.W., & Power, M.E. 2010. Biotic interactions in freshwater benthic habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 220-244.
- Holzenthal, R.W., & Ríos-Touma, B. 2012. *Contulma paluguillensis* (Trichoptera: Anomalopsychidae), a new caddisfly from the high Andes of Ecuador, and its natural history. *Freshwater Science*, **31**, 442-450.
- Houghton, D.C., Rogers, S.E., Hocquard, K., & Wolfe, C.I. 2011. Case-building behavior, persistence, and emergence success of *Pycnopsyche guttifer* (Walker)(Trichoptera: Limnephilidae) in laboratory and in situ stream environments: potential trade-offs of material preference. *Great Lake Entomologist*, **44**, 103-116.
- Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, **158**, 145-167.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, **49**, 1293-1305.
- Jacobsen, D., Andino, P., Calvez, R., Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., & Dangles, O. 2013. Temporal variability in discharge and benthic macroinvertebrate assemblages in a tropical glacier-fed stream. *Freshwater Science*, **33**, 32-45.
- Jacobsen, D., Cauvy-Fraunie, S., Andino, P., Espinosa, R., Cueva, D., & Dangles, O. 2014. Runoff and the longitudinal distribution of macroinvertebrates in a glacier-fed stream: implications for the effects of global warming. *Freshwater Biology*, **59**, 2038-2050.
- Jacobsen, D., & Encalada, A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie*, **142**, 53-70.
- Jacobsen, D., & Marín, R. 2008. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology*, **42**, 643-656.
- Jacobsen, D., Rostgaard, S., & Vásconez, J.J. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency? *Freshwater Biology*, **48**, 2025-2032.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247-261.

- Johanson, K.A. 2002. Systematic revision of American Helicopsyche of the subgenus Feropsyche (Trichoptera, Helicopsychidae). *Insect Systematics & Evolution*, 3-147.
- Johnson, R.K., Wiederholm, T., & Rosenberg, D.M. 1993. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*, 40-158.
- Jowett, I.G. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 27, 241-248.
- Ladle, M., Cooling, D., Welton, J., & Bass, J. 1985. Studies on Chironomidae in experimental recirculating stream systems. II. The growth, development and production of a spring generation of *Orthocladius* (Euorthodadius) calvus Pinder. *Freshwater Biology*, 15, 243-255.
- Lamouroux, N., Dolédec, S., & Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, 23, 449-466.
- Lancaster, J., & Belyea, L.R. 1997. Nested hierarchies and scale-dependence of mechanisms of flow refugium use. *Journal of the North American Benthological Society*, 221-238.
- Li, A.O., & Dudgeon, D. 2008. Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams. *Freshwater Biology*, 53, 2011-2025.
- López-López, E., & Sedeño-Díaz, J.E. 2015. Biological Indicators of Water Quality: The Role of Fish and Macroinvertebrates as Indicators of Water Quality. In R.H. Armon and O. Hänninen (Eds.), *Environmental Indicators* (pp. 643-661): Springer.
- Matson, E., & Bart, D. 2013. Interactions among fire legacies, grazing and topography predict shrub encroachment in post-agricultural páramo. *Landscape Ecology*, 28, 1829-1840.
- McIntosh, M.D., Benbow, M.E., & Burky, A.J. 2002. Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, stream. *River Research and Applications*, 18, 569-581.
- Mérigoux, S., Lamouroux, N., Olivier, J.-M., & Dolédec, S. 2009. Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology*, 54, 1343-1356.
- Mesa, L.M. 2010. Effect of spates and land use on macroinvertebrate community in Neotropical Andean streams. *Hydrobiologia*, 641, 85-95.
- Meyer, J., Wallace, J., Press, M., Huntly, N., & Levin, S. 2001. Lost linkages and lotic ecology: rediscovering small streams. Paper presented at the *Ecology: achievement and challenge: the 41st Symposium of the British Ecological Society sponsored by the Ecological Society of America held at Orlando, Florida, USA, 10-13 April 2000*.
- Meyer, J.L., Strayer, D.L., Wallace, J.B., Eggert, S.L., Helfman, G.S., & Leonard, N.E. 2007. *The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks*: Wiley Online Library.

- Miserendino, M.L., Casaux, R., Archangelsky, M., Di Prinzio, C.Y., Brand, C., & Kutschker, A.M. 2011. Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams. *Science of the Total Environment*, **409**, 612-624.
- Miserendino, M.L., & Masi, C.I. 2010. The effects of land use on environmental features and functional organization of macroinvertebrate communities in Patagonian low order streams. *Ecological Indicators*, **10**, 311-319.
- Miserendino, M.L., & Pizzolán, L.A. 2001. Abundance and altitudinal distribution of Ephemeroptera in an Andean-Patagonean River system (Argentina). In E. Domínguez (Ed.), Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera (pp. 135-142): *Springer*.
- Mosquera, G.M., Lazo, P.X., Célleri, R., Wilcox, B.P., & Crespo, P. 2015. Runoff from tropical alpine grasslands increases with areal extent of wetlands. *Catena*, **125**, 120-128.
- Niyogi, D.K., Simon, K.S., & Townsend, C.R. 2003. Breakdown of tussock grass in streams along a gradient of agricultural development in New Zealand. *Freshwater Biology*, **48**, 1698-1708.
- Padrón, R.S. 2013. Análisis de la estructura de la lluvia del páramo. Universidad de Cuenca, Cuenca, Ecuador. pp
- Parsons, M., Thoms, M.C., & Norris, R.H. 2003. Scales of macroinvertebrate distribution in relation to the hierarchical organization of river systems. *Journal of the North American Benthological Society*, **22**, 105-122.
- Peters, R.H. 1986. The ecological implications of body size (Vol. 2): *Cambridge University Press* pp
- Poff, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 391-409.
- Principe, R.E., Raffaini, G.B., Gualdoni, C.M., Oberto, A.M., & Corigliano, M.C. 2007. Do hydraulic units define macroinvertebrate assemblages in mountain streams of central Argentina? *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, **37**, 323-336.
- Quichimbo, P., Tenorio, G., Borja, P., Cárdenas, I., Crespo, P., & Célleri, R. 2012. Efectos sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos por el cambio de la cobertura vegetal y uso del suelo: Páramo de Quimsacocha al sur del Ecuador. *Suelos Ecuador*, **42**, 138-153.
- Quinn, G.P., & Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists: *Cambridge University Press* pp
- Rempel, L.L., Richardson, J.S., & Healey, M.C. 2000. Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology*, **45**, 57-73.
- Restrepo, J.C., & Restrepo, J.D. 2005. Efectos Naturales y antrópicos en la producción de sedimentos de la cuenca del río Magdalena. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **29**, 239-254.
- Rice, S.P., Buffin-Bélanger, T., Lancaster, J., & Reid, I. 2007. 24 Movements of a macroinvertebrate (*Potamophylax latipennis*) across a gravel-bed substrate:

- effects of local hydraulics and micro-topography under increasing discharge. *Developments in Earth Surface Processes*, **11**, 637-659.
- Rice, S.P., Greenwood, M.T., & Joyce, C. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 824-840.
- Ríos-Touma, B., Holzenthal, R.W., Huisman, J., Thomson, R., & Rázuri-Gonzales, E. 2017. Diversity and distribution of the Caddisflies (Insecta: Trichoptera) of Ecuador. *PeerJ*, **5**, e2851.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A.C., & Prat Fornells, N. 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International Review of Hydrobiology*, **96**, 667-685.
- Rolls, R.J., Leigh, C., & Sheldon, F. 2012. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration. *Freshwater Science*, **31**, 1163-1186.
- Scarsbrook, M.R., & Halliday, J. 1999. Transition from pasture to native forest land-use along stream continua: Effects on stream ecosystems and implications for restoration. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **33**, 293-310.
- Scheibler, E.E., Roig Juñent, S.A., & Claps, M.C. 2014. Chironomid (Insecta: Diptera) assemblages along an Andean altitudinal gradient. *Aquatic Biology*, **20**, 169-184.
- Schwendel, A.C., Joy, M.K., Death, R.G., & Fuller, I.C. 2011. A macroinvertebrate index to assess stream-bed stability. *Marine and Freshwater Research*, **62**, 30-37.
- Shoffner, D., & Royall, D. 2008. Hydraulic habitat composition and diversity in rural and urban stream reaches of the North Carolina Piedmont (USA). *River Research and Applications*, **24**, 1082-1103.
- Šmilauer, P., & Lepš, J. 2014. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5: *Cambridge university press* pp
- Smits, A.P., Schindler, D.E., & Brett, M.T. 2015. Geomorphology controls the trophic base of stream food webs in a boreal watershed. *Ecology*, **96**, 1775-1782.
- Spehn, E.M., Liberman, M., & Korner, C. 2006. Land use change and mountain biodiversity: *CRC Press* pp
- Statzner, B. 1981. A method to estimate the population size of benthic macroinvertebrates in streams. *Oecologia*, **51**, 157-161.
- Statzner, B., & Beche, L.A. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, **55**, 80-119.
- Statzner, B., Gore, J.A., & Resh, V.H. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 307-360.
- Steinman, A.D., Lamberti, G.A., & Leavitt, P. 2011. Biomass and pigments of benthic algae. In F.R. Hauer and G.A. Lamberti (Eds.), *Methods in Stream Ecology* (Vol. **2**, pp. 357-379): *Elsevier Inc.*
- Strahler, A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Civ. Eng*, **101**, 1258-1262.
- Suren, A.M., & Jowett, I.G. 2006. Effects of floods versus low flows on invertebrates in a New Zealand gravel-bed river. *Freshwater Biology*, **51**, 2207-2227.

- Ter Braak, C.J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**, 1167-1179.
- Thirion, C. 2016. The determination of flow and habitat requirements for selected riverine macroinvertebrates. North-West University. pp
- Tomanová, S., Goitia, E., & Helešic, J. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264.
- Tomanova, S., Moya, N., & Oberdorff, T. 2008. Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River Research and Applications*, **24**, 1230-1239.
- Tomanova, S., & Tedesco, P.A. 2007. Tamaño corporal, tolerancia ecológica y potencial de bioindicación de la calidad del agua de *Anacroneuria* spp. (Plecoptera: Perlidae) en América del Sur. *Revista de biología tropical*, **55**, 67-81.
- Tomanová, 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**, 243-255.
- Trimble, S.W. 1997. Stream channel erosion and change resulting from riparian forests. *Geology*, **25**, 467-469.
- 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**, 130-137.
- Vaughn, C.C. 1985. Evolutionary ecology of case architecture in the snailcase caddisfly, *Helicopsyche borealis*. *Freshwater Invertebrate Biology*, **4**, 178-186.
- Villamarín, C., Rieradevall, M., Paul, M.J., Barbour, M.T., & Prat, N. 2013. A tool to assess the ecological condition of tropical high Andean streams in Ecuador and Peru: The IMEERA index. *Ecological Indicators*, **29**, 79-92.
- Ward, J.V. 1992. Aquatic insect ecology. 1. Ecology and habitat: *John Wiley & Sons, Inc.* pp
- Weigel, B.M., Wang, L., Rasmussen, P.W., Butcher, J.T., Stewart, P.M., Simon, T.P., & Wiley, M.J. 2003. Relative influence of variables at multiple spatial scales on stream macroinvertebrates in the Northern Lakes and Forest ecoregion, USA. *Freshwater Biology*, **48**, 1440-1461.
- Wilcox, A.C., Peckarsky, B.L., Taylor, B.W., & Encalada, A.C. 2008. Hydraulic and geomorphic effects on mayfly drift in high-gradient streams at moderate discharges. *Ecohydrology*, **1**, 176-186.
- Wyżga, B., Oglęcki, P., Radecki-Pawlik, A., Skalski, T., & Zawiejska, J. 2012. Hydromorphological complexity as a driver of the diversity of benthic invertebrate communities in the Czarny Dunajec River, Polish Carpathians. *Hydrobiologia*, **696**, 29-46.

Capítulo 5:

5 INFLUENCIA DE LA VARIACIÓN HIDROLÓGICA EN LA DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS A ESCALA DE MESOHÁBITAT EN ARROYOS ANDINOS AL SUR DE ECUADOR

5.1. RESUMEN

El escaso conocimiento de la dinámica ecohidrológica de las comunidades acuática en arroyos andinos de cabecera necesitan ser tomados en consideración; por esta razón, nuestro objetivo fue analizar los procesos hidrológicos que controlan la dinámica temporal de las comunidades acuáticas, a escala de mesohábitat en arroyos andinos al sur de Ecuador. Cuatro microcuencas con una elevación aproximada de 3,600 m fueron seleccionadas en la subcuenca del río Zhurucay, y en cada una se estableció un tramo de 50 m de longitud. Cada tramo incluyó 5 secciones transversales; en cada una de ellas se efectuaron 19 campañas de muestreo entre diciembre de 2011 y octubre de 2013, consistentes en mediciones hidráulicas y recolección de macroinvertebrados. Los caudales diarios de cada microcuenca se analizaron para calcular 24 índices hidrológicos y definir umbrales hidrológicos ecológicamente relevantes: caudal pico muy alto (LPF), caudal pico alto (SPF) y caudales bajos (LF). Las muestras bióticas se agruparon según el tipo de mesohábitat y el número de Froude, en “poza”, “tabla”, y “corriente”. Los análisis estadísticos multivariados sugieren 15 variables hidrológicas determinantes en las comunidades de macroinvertebrados. Los caudales muy altos influyeron negativamente en la riqueza y positivamente en la proporción de EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) en los mesohábitats poza, tabla y corriente; en algunos casos con algún rasgo biológico específico. Con caudales bajos aumentó significativamente la densidad de individuos, pero se redujeron la riqueza de EPT, equitatividad y diversidad. Algunos taxones dominantes se asocian con los caudales estables y otros a los caudales altos (EPT). Estos resultados, sin duda, aumenta el conjunto de conocimiento disponible para evaluar el caudal ambiental en la región.

Palabras clave: Arroyos andinos, respuesta ecológica, índices hidrológicos, EPT, ecohidrología

5.2.INTRODUCCIÓN

La influencia de los factores hidrológicos en las comunidades de macroinvertebrados bentónicos ha recibido una creciente atención en la última década (Chang *et al.*, 2008; Belmar *et al.*, 2012; Mesa, 2012). Por ejemplo, uno de los principales factores que influye en la temporalidad de los hábitats, y en la distribución de la flora y fauna acuática son las condiciones hidrológicas anteriores del flujo (Poff *et al.*, 1997; Kennen *et al.*, 2010; Rolls *et al.*, 2012). Se sabe que los cambios producidos por las variaciones del flujo causan interrupciones periódicas de las condiciones estables de los hábitats de las especies; y que, al regreso de las condiciones estables de flujo, se crean otros nuevos hábitats que son colonizados y repoblados por la biota (Lake, 2003).

Comúnmente, la influencia de la variabilidad hidrológica se analiza mediante índices hidrológicos y las características físicas del fondo del cauce, los cuales se relacionan con las respuestas de las comunidades de macroinvertebrados (Lancaster y Hildrew, 1993; Suren y Lambert, 2010). En este sentido, estudios previos se concentran en las zonas templadas, en donde el incremento del flujo por inundaciones (pulsos hidrológicos) o sequías están claramente diferenciados (Rolls *et al.*, 2012; Leigh, 2013; Calapez *et al.*, 2014). Por ejemplo, Suren y Jowett (2006) describen variaciones muy evidentes en la composición y estructura de las comunidades acuáticas entre muestras anteriores y posteriores a los eventos de inundación o sequía. Después de eventos de inundación de diversa magnitud, se tiene disminuciones significativas en la densidad y riqueza de especies de las comunidades acuáticas (Suren y Jowett, 2006; Robinson, 2012). Por otro lado, el efecto de las sequías sobre las comunidades bentónicas depende de la duración de dichos eventos. Una mayor duración de este tipo de eventos, disminuye el área disponible para las comunidades de macroinvertebrados, con un declive drástico en la densidad y riqueza (Jowett y Biggs, 2006; Leigh y Sheldon, 2009). De ahí la

dificultad de definir un umbral científicamente establecido para las comunidades o taxones por la falta de conocimiento de los efectos específicos de la duración y magnitud de los eventos de caudal y las implicaciones de la variación del caudal a diferentes escalas temporales (Biggs *et al.*, 2005).

En la región tropical, la estacionalidad es marcada entre época húmeda y seca (Flecker y Feifarek, 1994); sin embargo no lo es en la zona Andina por el efecto de la cordillera de los Andes (Nouvelot *et al.*, 1995; Buytaert *et al.*, 2006b). Esta cadena montañosa influye en las características particulares de cada red hidrográfica (caudal, cobertura vegetal, pendiente y tipo de sustrato), el viento y las zonas de transición de ecosistemas, lo cual afecta a la frecuencia, intensidad y magnitud de las precipitaciones y, por tanto, al volumen de agua que llega a los ríos y que discurre por éstos (Nouvelot *et al.*, 1995; Bispo *et al.*, 2006; Buytaert *et al.*, 2006b). Estudios a mediana altitud en la región Andina reportan una disminución en densidad y riqueza a nivel estacional y anual, originado por el arrastre durante las fuertes crecidas en la estación lluviosa (eventos catastróficos) en relación a la estación seca (Jacobsen y Encalada, 1998; Ríos-Touma *et al.*, 2011; Mesa, 2012). Sin embargo, en arroyos andinos superiores a los 3,000 m sobre el nivel del mar (s.n.m.), Moya *et al.* (2009) observó que la estacionalidad en hábitats con flujo rápido no es un factor determinante ni en la densidad ni en la riqueza total de los macroinvertebrados en zonas de corriente rápida, excepto para la riqueza de EPT. Así, las comunidades acuáticas en estas altitudes parecen estar controladas por diversos rasgos que se deberían investigar ante la falta de estudios específicos, tales como: (1) la susceptibilidad de los taxones a las perturbaciones; (2) su habilidad de recolonización de hábitats; (3) el número de taxones colonizadores en función de la estación del año; y (4) el número de ciclos de vida de los colonizadores.

Este estudio abarca por primera vez en una cuenca Andina un monitoreo a mediano plazo de la comunidad de macroinvertebrados y del caudal durante 24 meses, lo que ofreció la oportunidad de relacionar los cambios en la comunidad con diversas variables hidrológicas. La escala espacial de mesohábitat fue seleccionada para este estudio, al considerar un estudio previo en la misma cuenca (Vimos et al., *en revisión*), que demostró que la distribución de las comunidades acuáticas está directamente relacionada con el hábitat físico a una escala de mesohábitat. Dicha escala permite tener un mejor enfoque para el estudio de la composición y estructura de la comunidad con el variación del flujos (Brunke *et al.*, 2001). El objetivo principal fue determinar los efectos de los pulsos de caudal alto y bajo en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos. Concretamente, nuestro objetivo era responder a las siguientes preguntas: i) ¿Cuáles son los indicadores hidrológicos relativos a los pulsos de caudal alto y bajo que principalmente explican la estructura y composición de la comunidad?; (ii) ¿Qué métricas comunitarias muestran una respuesta directa después de eventos de caudal bajo o caudales altos?; y (iii) ¿Qué taxones explican tales cambios en la comunidad?

5.3.MATERIALES Y MÉTODOS

5.3.1. Área de estudio

Se seleccionaron cuatro microcuencas o sitios de estudio en la cabecera de la subcuenca del río Zhurucay, que pertenece a la cuenca del río Jubones y que tiene una extensión de 7.53 km². Estas zonas de estudio se ubican al sur del Ecuador (9,662,500 m N, 9,658,750 m S, 694,630 m O y 698,010 m E; sistema de coordenadas UTM, Zona 17S, geoide PSAD56), sobre los 3,600 m sobre el nivel de mar (s.n.m.; Fig. 5.1), y se caracterizan por tener una cobertura vegetal herbácea (pajonal 58.6%, *Calamagrostis intermedia*,) dominante, con algunos parches ribereños de bosque de Quinoa (17.7%; *Polylepis incana* Kunth and *Polylepis*

reticulate Kunth) y arbustos, y con una intervención humana baja principalmente a través de actividades ganaderas no intensivas (Hampel *et al.*, 2010).

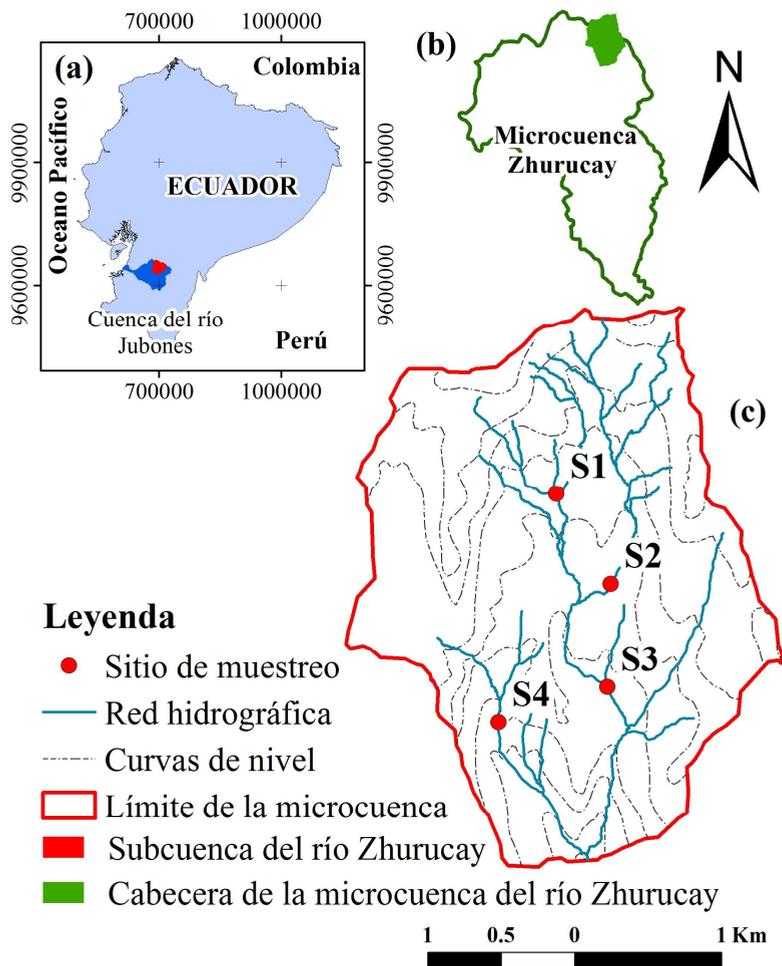


Figura 5.1. Ubicación de (a) la cuenca del río Jubones en Ecuador; (b) la zona de estudio en la subcuenca del río Zhurucay; y (c) los cuatro puntos de muestreo en la zona de estudio.

Las condiciones climáticas en la región se caracterizan por la presencia constante de neblina y llovizna, y una precipitación (bimodal) media anual de aproximadamente 1,289 mm. En los seis años de registros históricos de la

precipitación, el período de menor precipitación ocurre de junio a septiembre y la época de lluvia de octubre a mayo (Fig. 5.2). Febrero fue el mes con mayor fluctuación inter-anual de la precipitación, con valores mensuales máximos de 257.0 mm y mínimos de 40.2 mm (Fig. 5.2). La temperatura media diaria varió entre 4.8 °C y 5.9 °C, y la humedad relativa entre el 82 % y el 91 % (Padrón, 2013).

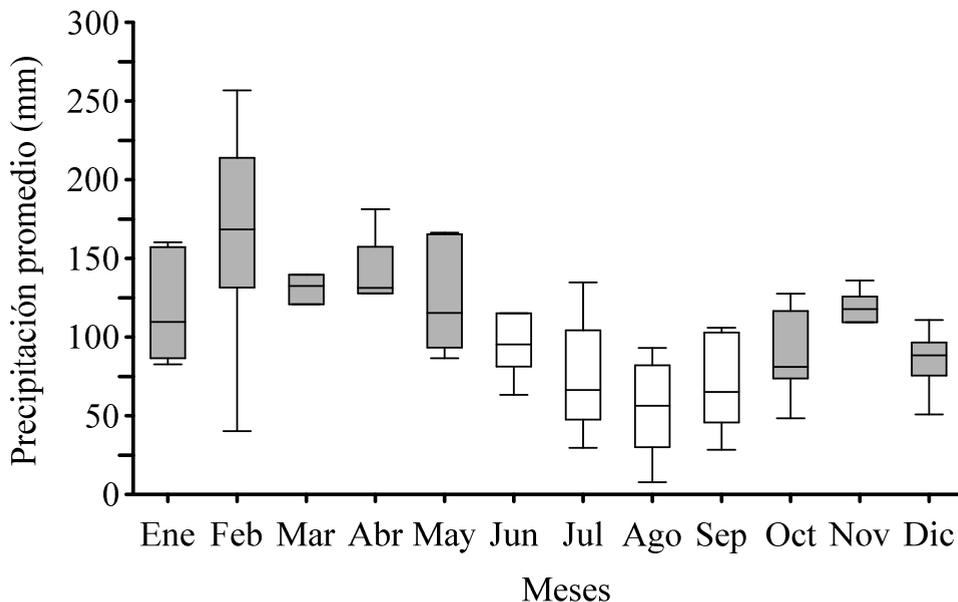


Figura 5.2. Diagramas de caja de la precipitación media mensual, definida en el período Enero de 2007 a Diciembre de 2012, en la subcuenca del río Zhurucay. En blanco se encuentra identificado la época de seca y en gris la época lluviosa.

Con respecto a las condiciones hidráulicas, la velocidad máxima del flujo registrada durante los muestreos en el período de estudio fue de 1.51 m s^{-1} con un promedio de $0.31 \pm 0.012 \text{ m s}^{-1}$; y el número de Froude (Fr) máximo fue de 1.35 con un promedio de 0.27 ± 0.011 . El calado máximo fue de 0.49 m con un promedio de $0.16 \pm 0.004 \text{ m}$. El caudal máximo registrado fue de 352.1 l s^{-1} y el caudal promedio fue de 33.9 l s^{-1} . El sustrato fue caracterizado visualmente en seis grupos según la clasificación simplificada de Elosegi (2009) en cada hábitat

(cobertura del área de la red Surber: 25 x 25 cm²). En cuanto a la heterogeneidad de sustrato en los cuatro arroyos, se caracterizan principalmente por canto rodado (> 50%) y guijarros (25%), en una matriz de grava (fina y gruesa, 18%) y arena (5%). Una caracterización adicional en términos de hidrología e hidráulica por cada tramo es presentado en el Anexo H.

5.3.2. *Método de muestreo*

Se establecen cinco secciones transversales, en cada uno de los cuatro tramos de 50 m de longitud, y se realizaron un total de 19 campañas de muestreo, las mismas que fueron recolectadas de forma mensual de acuerdo a las condiciones climáticas imperantes (extremas) u otras limitaciones logísticas en cada sección de muestreo, en el período de estudio comprendido entre diciembre de 2011 y octubre de 2013. En dicho espacio de tiempo se abarcaron una amplia variedad de condiciones hidrológicas (invierno y verano).

5.3.2.1. *Datos abióticos*

En cada campaña de muestreo, se realizaron mediciones hidráulicas coincidiendo con los puntos de muestreo biológico ubicados en el centro de cada una de las cinco secciones transversales. Se midieron la profundidad (m), ancho de la lámina de agua (m) y la velocidad media (m s⁻¹) registrada al 60% del calado (Wyżga *et al.*, 2012), con el uso de un aforador de caudal de hélice (HydroMate CMC3, Sydney, Australia). Adicionalmente, se obtuvieron registros de los caudales de las estaciones de aforo localizadas en cada una de las microcuencas de estudio, con un intervalo de medición de 5 min, y determinados mediante el empleo de sensores Mini-Diver DI1501 and Baro-Diver DI500 (Schlumberger Water Services, Francia) para obtener los niveles del flujo. Dichos datos de nivel se convirtieron a caudal de acuerdo a las expresiones hidráulicas correspondientes a vertederos de aforo de sección constante y conocida (Chow *et al.*, 1988), proceso

que fue validado mediante el uso del aforador de hélice referido. Estos caudales a escala subdiaria se promediaron a valores diarios mediante un simple promedio aritmético.

5.3.2.2. *Datos bióticos*

Se recolectaron muestras de macroinvertebrados en 19 campañas. El muestreo se llevó a cabo mediante el uso de una red Surber modificada (área: 625 cm²; 250 µm net mesh; esfuerzo de muestreo: 30 s) ubicada en el centro de cada sección transversal, removiendo manualmente y de forma vigorosa el fondo del sustrato del área de muestreo. Los organismos capturados en la red se colocaron en frascos independientes con una solución de formol al 4% para su preservación y traslado al laboratorio. En laboratorio se realizó la separación e identificación de los organismos, hasta el nivel de género, empleando para ello un estereomicroscopio (Olympus SZ-6145TR, Japón) conjuntamente con claves de identificación. Sin embargo algunos organismos de la clase no insecta (Hydrachnidiae, Gasteropoda, Oligochaeta, y Sphaeriidae) se dejaron a un nivel taxonómico alto, de igual manera las subfamilias de Chironomidae muy complejas taxonómicamente (Acosta y Prat, 2010), y larvas indistinguibles de la familia Xiphocentronidae (Domínguez *et al.*, 2009).

5.3.3. *Tratamiento de datos hidrológicos y biológicos*

Los valores de caudal diario se transformaron a unidades de volumen por unidad de área y día, l m⁻² día⁻¹ (litro por metro cuadrado y día), con el objeto de obtener una escala única de comparación del caudal (de cada uno de los cuatro arroyos estudiados) (Chow *et al.*, 1988). Luego, se promediaron aritméticamente (Q_{aver}) los valores diarios de los caudales de los cuatro tramos de muestreo (Q_{S1} , Q_{S2} , Q_{S3} y Q_{S4}) con la intención de obtener una serie única de caudales representativa de las cuatro microcuencas, y consecuentemente base para el cálculo

de los índices hidrológicos. Para ello, se realizó un análisis comparativo de los caudales medios diarios entre los hidrogramas individuales de los cuatro arroyos estudiados y el hidrograma promedio (Q_{aver}) siguiendo tres procedimientos complementarios: (i) por un lado, se evaluaron las correlaciones entre las magnitudes de los caudales de las cuatro estaciones de monitoreo y Q_{aver} ; (ii) por otro lado, con la intención de valorar la similitud tanto de la magnitud como de la variabilidad temporal de los caudales monitoreados en las cuatro microcuencas, se evaluó de manera diaria el coeficiente de variación (CV) considerando los cuatro caudales monitoreados en el día de interés. El promedio de toda la serie temporal de CV (CV_{aver}) se consideró como un índice de similitud entre las distintas series monitoreadas; y finalmente (iii) se efectuó el análisis de las curvas de duración del caudal medio diario en las cuatro microcuencas de estudio con el fin de examinar la similitud de las series de caudal observado en las distintas microcuencas de estudio.

En consecuencia, el Q_{aver} se utilizó en el presente estudio para el cálculo de 24 índices hidrológicos (Tabla 5.1), para cada campaña de muestreo, adaptados según los estudio de Monk *et al.* (2006) y Chang *et al.* (2008). No se incluyeron explícitamente indicadores de la duración de las variables hidrológicas (e.g. del caudal pico, del caudal base, etc.), porque fueron prácticamente iguales en los eventos de caudal pico muy alto (LPH) y caudal pico menor (SPH) (1 día de duración). En los caudales bajos (LF), la duración resultó diferente según el tamaño de la cuenca de estudio y por tanto un valor promedio no sería representativo de los cuatro sitios de estudio en un evento dado; es decir, dicha variable no es homogénea y se necesitaría un tamaño muestral mucho mayor para obtener resultados representativos en cada uno de los puntos de estudio.

Tabla 5.1 Descripción de los índices hidrológicos calculados sobre caudales diarios medios. N_i se refiere al número total de índices hidrológicos obtenidos (de 1 a 6) en función del número de días (n) utilizados en el cálculo.

Índice	N_i	Descripción
Qsample	1	Caudal promedio diario asociado a la fecha de muestreo
MAXDAYQ(n)	4	Caudal máximo observado en $n = 7, 15, 30, 60$ días antes del muestreo.
COMAXDAY	1	Coefficiente de variación del caudal máximo (utilizando los valores obtenidos en MAXDAYQ = 7, 15, 30, 60)
FHA	1	Número de pulsos de LPF por año antes de cada campaña.
QMAX(n)	1	Último caudal máximo (LPF) observado antes del muestreo.
FH(n)	5	Número de pulsos de LPF y SPF antes del muestreo durante distintos periodos en meses (donde $n = 1, 2, 3, 4, 5$ meses)
MINDAYQ(n)	4	Caudal mínimo observado en $n = 7, 15, 30, 60$ días antes del muestreo.
COMINDAY	1	Coefficiente de variación del caudal mínimo (utilizando los valores obtenidos en MINDAYQ = 3, 7, 15, 30, 60)
QMIN(n)	1	Caudal mínimo entre el último caudal pico (LPF o SPF) y la fecha de muestreo.
FL(n)	5	Número de pulsos de caudales bajos previo al muestreo durante distintos periodos en meses (donde $n: 1, 2, 3, 4, 5$)

Para la identificación de los picos hidrológicos de interés para el presente estudio, los umbrales se definieron en base a los cambios hidromorfológicos observados en las secciones transversales muestreadas y el respectivo análisis en gabinete de la serie de eventos significativos antecedentes a las fechas de muestreo. Se asume en este estudio que este proceso es apropiado para integrar las observaciones biológicas en campo y los análisis hidrológicos posteriores en gabinete con el fin de identificar los umbrales de caudal. Estos umbrales resultaron mayores al umbral mínimo necesario para obtener un ajuste óptimo de la serie temporal de picos diarios a una distribución Pareto Generalizado (GPD; Pickands, 134

1975; Vázquez *et al.*, 2009); dicho ajuste se llevó a cabo mediante la metodología “Peak Over Threshold-POT”. Para ello se generaron series de valores extremos a escala diaria usando la metodología conocida como “Partial Duration Time Series-PDS” (Vázquez y Feyen, 2003; Vázquez *et al.*, 2008). Este análisis de valores extremos se llevó a cabo para valorar la congruencia de los umbrales de caudal definidos en este estudio.

Así, para Q_{aver} , se consideró como LPF a los valores mayores al percentil 98% ($Q_2 = 130 \text{ mm día}^{-1}$), SPF a los valores entre el percentil 95% ($Q_5 = 70 \text{ mm día}^{-1}$) y el Q_2 , y LF a los valores inferiores al percentil 25% ($Q_{75} = 8 \text{ mm día}^{-1}$). Para establecer el efecto de un LPF, si el tiempo transcurrido entre dos, tres o más caudales extremos (LPF y/o SPF) resultó inferior a 20 días, todo este conjunto de caudales pico se estableció como un solo evento extremo, ya que se consideró que la capacidad de recuperación de las comunidades acuáticas en un período inferior a 20 días no es significativa como para encontrar cambios en la comunidad; la fecha del evento se asignó al último de dichos picos. Respecto al efecto de LF, si el caudal estaba por debajo del Q_{75} o caudal base (Yulianti y Burn, 1998) durante un lapso de al menos 7 días, éste período de caudales se consideró como de LF. Dicho período se caracteriza por la ausencia de picos o pulsos hidrológicos; en el caso de que se presentase un pulso hidrológico superior al Q_{70} entre dos períodos de LFs, estos se separaron como dos eventos de caudal bajo independientes.

Para cada uno de los cuatro arroyos estudiados, el promedio de los umbrales altos, LPF y SPF, establecidos como influyentes en la composición y estructura de las comunidades, se comparó a los umbrales definidos mediante un método alternativo basado en la ecuación del movimiento del sustrato, que considera la relación entre el radio hidráulico (función del caudal circulante), la pendiente del lecho, las propiedades físicas del material del lecho y la tensión cortante necesaria para que el sustrato comience a moverse (Milhous, 1998). En este último método,

se consideró como umbral adimensional de la tensión cortante al valor de 0.050 (Milhous y Bradley, 1986; Olsen *et al.*, 2014). Los valores individuales de los umbrales arrojados por este método, para cada una de las cuatro microcuencas estudiadas, se encuentran representados en la Fig. 5.3a (línea entrecortada); su mediana es de $119.8 \pm 6.6 \text{ mm día}^{-1}$. El análisis comparativo reveló que estos umbrales son menores a los empleados en este estudio que se definieron en base a Q_2 . Esto sugiere que los eventos definidos como muy altos en este estudio tendrían un efecto significativo sobre la comunidad debido a la movilización del sustrato bentónico.

Con respecto a los datos biológicos, se descartaron los análisis de los grupos taxonómicos raros (abundancia relativa menor al 0.01 %; Kennen *et al.*, 2010). Se calcularon varias métricas de la comunidad tales como: densidad de individuos por m^2 , riqueza, equitatividad (J') y el índice de diversidad de Shannon Wiener (H'), usando el programa estadístico PRIMER (versión 6; Ivybridge, UK). Adicionalmente, se calcularon las abundancias relativas de EPT (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera), la riqueza de EPT, y la riqueza de grupos de la clase no-insecta. Así, las muestras se agruparon según el tipo de mesohábitat, definido en base al F_r , obtenido según el régimen de caudal del día de muestreo en cada río y las condiciones hidráulicas de cada sección. Según Jowett (1993), los mesohábitats son “pool” se ha traducido como poza ($F_r < 0.18$), “run” se ha traducido como tabla ($0.18 \leq F_r \leq 0.41$) y “riffle” se ha traducido como corriente ($F_r > 0.41$). Aunque el concepto de tabla en español suele ser asimilable a “glide”, este es más lento que run, pero es equivalente (Martínez Capel *et al.*, 2016).

5.3.4. Análisis estadístico

Para responder a la primera pregunta del estudio, sobre que indicadores hidrológicos son primordiales para interpretar la dinámica de las comunidades de macroinvertebrados altoandinos, se realizó un análisis de regresión múltiple de

selección hacia adelante entre las variables hidrológicas y las variables respuesta. Este análisis se realizó para las variables de abundancia de los taxones (para los 10 taxones más relevantes), y de por otro lado para las métricas de la comunidad; dichos análisis se realizaron de forma independiente para cada tipo de mesohábitat. El valor de r^2 ajustado con un nivel de significación $p < 0.05$ fue utilizado para la comparación entre los modelos con diferente número de variables (Hieber *et al.*, 2005). Además la contribución relativa de cada variable independiente incluida en el modelo, se indica con el valor del coeficiente de regresión estandarizado beta. Previamente, se descartaron del análisis las variables hidrológicas redundantes de cada mesohábitat (Spearman's $\rho > 0.7$, $p \leq 0.05$) mediante el programa SPSS (versión 20; IBM/SPSS, Inc., Armonk, New York).

Con respecto a las demás preguntas del estudio, para relacionar los eventos hidrológicos con la variación de la composición y las métricas de la comunidad, se analizaron las relaciones entre los eventos hidrológicos (LPF, SPF y LF) y los taxones (o bien las métricas de la comunidad), considerando solo los taxones más representativos (10) de cada mesohábitat. Para evaluar los cambios en la comunidad, se estimaron las diferencias en las abundancias relativas y en las métricas de la comunidad en un grupo de campañas antes y después de cada evento extremo (alto o bajo). En el caso de LPF la comparativa se realizó para cada evento (antes/después); en el caso de LF, se analizaron cambios a lo largo de varias campañas sucesivas ocurridas en períodos de caudal bajo. Estas diferencias se analizaron estadísticamente mediante la prueba PERMANOVA, basada en el análisis de similitud de Bray-Curtis (Anderson, 2001; Suren y Jowett, 2006), mediante el programa PAST (versión 3.08; Øyvind Hammer, Natural History Museum, University of Oslo).

5.4.RESULTADOS

Un total de 361 muestras biológicas se analizaron entre los meses de diciembre de 2011 y octubre de 2013. El número de especímenes identificados de macroinvertebrados acuáticos fue de 106,996, que pertenecen a 38 grupos taxonómicos diferentes (densidad promedio de aproximadamente 5,604 ind. m⁻²). La subfamilia Orthocladiinae fue el taxón dominante con el 31.3 % de los individuos seguido por el género *Girardia* con el 24.0 %, la subfamilia Chironominae con el 7.2 % e *Hyalella* con el 7.1 %. El resto de grupos cuentan con individuos en porcentajes inferiores al 5.0 %. En tanto que los taxones más frecuentes (presentes en más del 80 % de las muestras) fueron Orthocladiinae, *Hyalella*, *Girardia*, Hydrachnidae y *Austrolimnius*. Entre los taxones ausentes en al menos uno de los mesohábitats fueron Orthocladiinae, *Ecuaphlebia*, *Mortionella* y *Atopsyche* (Anexo I).

Respecto a los caudales registrados en los distintos sitios de estudio presentaron correlaciones significativas; en relación a la correlación entre Q_{aver} y cada una de las cuatro series de tiempo aforadas, el rango de los valores del coeficiente de correlación de Pearson varía entre 0.95 (Q_{S4}) y 0.97 (Q_{S1}) (Fig. 5.3a). Adicionalmente, el segundo procedimiento sugiere una similitud aceptable ($CV_{aver} = 0.39$) de la magnitud y la variabilidad temporal de las series de caudal diario observadas en los cuatro sitios de monitoreo durante el periodo de estudio. Por otro lado, el análisis de las curvas de duración del caudal medio diario en las cuatro microcuencas de estudio sugiere una alta similitud entre los regímenes de flujo de las microcuencas y de estas con el régimen promedio Q_{aver} (Fig. 5.3b). La similitud entre las microcuencas permitió agrupar y analizar en un tamaño representativo para el estudio.

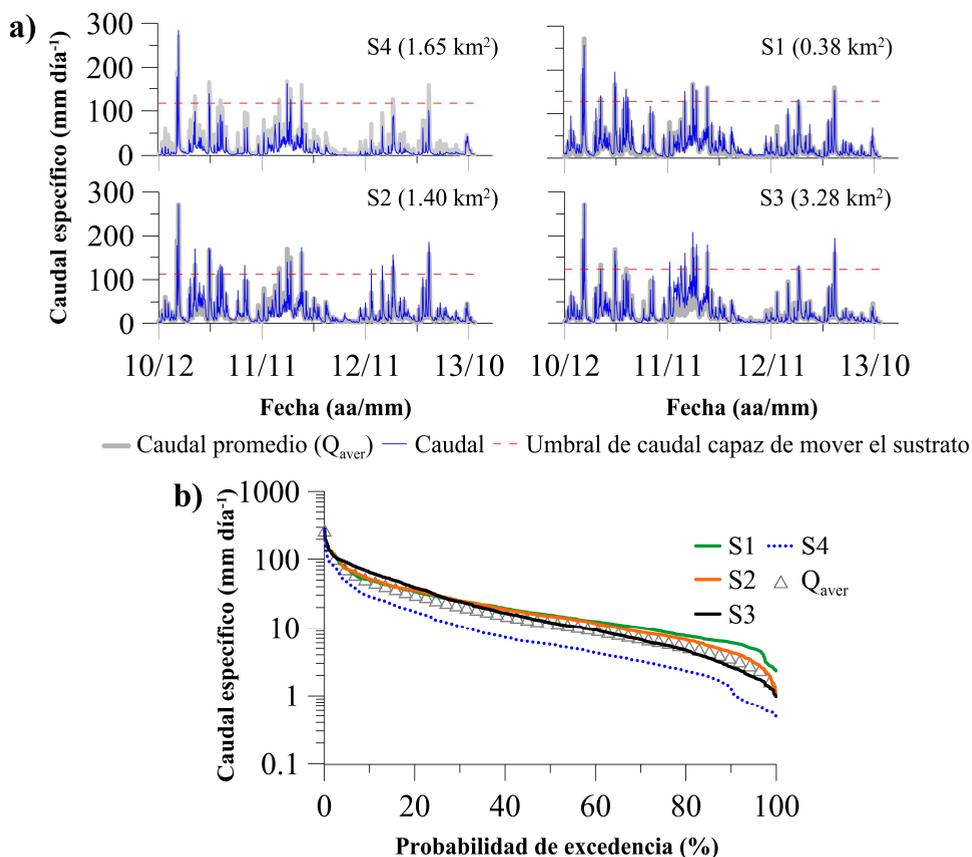


Figura 5.3. Comparación del régimen hidrológico de los cuatro tramos estudiados y del caudal promedio (Q_{aver}) según (a) la distribución del caudal diario; y (b) las curvas de duración de caudales (escala logarítmica).

5.4.1. Variables hidrológicas críticas

En los análisis de regresión múltiple se incluyeron un total de 16, 13 y 15 variables respectivamente para los mesohábitats poza, tabla y corriente. Se identificaron un total de 15 variables hidrológicas entre las más influyentes en las métricas de la comunidad y las densidades de los taxones. A continuación se presentan algunas respuestas importantes explicadas según los valores de los coeficientes de regresión beta. Un total de siete variables se identificaron en el

mesohábitat poza, 10 en el mesohábitat tabla y siete en el mesohábitat corriente; al fin resultaron 15 diferentes variables hidrológicas influyentes en total.

Con respecto a caudales altos, en el mesohábitat tipo poza se obtuvieron tres correlaciones con valores superiores a 0.35 del coeficiente beta; las tres variables se relacionaron de forma negativa con la densidad (MAXDAYQ7), con la riqueza total (FH1) y con la riqueza de EPT (FH1; Tabla 5.2, Anexo J).

A nivel taxonómico, se registraron dos taxones dominantes de la clase no-insecta en el mesohábitat poza; el género *Helobdella* (42.6 %) y la familia Lymnidae (15.9 %), que se correlacionaron negativamente con dos indicadores de caudales alto, COMAXDAY y MAXDAYQ7, respectivamente (Tabla 5.2, Anexos K). Dichos indicadores tiene coeficientes betas menores a 0.3.

En el mesohábitat tabla, se obtuvieron tres correlaciones mayores a un coeficiente beta de 0.4 relacionadas con caudales altos. Todas influyeron negativamente sobre las métricas: riqueza total (FH2), riqueza NO-insecta (FH3) y diversidad de Shannon-Wiener (FH3). Contrariamente, los indicadores de caudal bajo con un coeficiente beta mayor a 0.3 se correlacionaron positivamente con la densidad (QMIN1, FL1), equitatividad (COMINDAY) y diversidad de Shannon-Wiener (COMINDAY, Tabla 5.2, Anexo J).

El género *Girardia* fue segundo grupo dominante con el 29.6 % del mesohábitat tabla, seguido por Chironominae (6.10 %). Se tuvo correlaciones negativas con los indicadores de caudal alto (coeficiente beta <0.3) para *Girardia* (FH1) y Chironominae (FH3; Tabla 5.2, Anexo K).

Para el mesohábitat corriente, se destaca la influencia negativa respecto a indicadores de caudales altos en la riqueza total (FH2), riqueza NO-insecta (FH2, FH4) y la diversidad de Shannon-Wiener (COMAXDAY). Por el contrario, el indicador QMIN1 de los caudales bajos influyó de forma negativa a la densidad de

individuos, dicho indicador tuvo un coeficiente beta mayor a 0.35 (Tabla 5.2, Anexo J).

A nivel taxonómico, se obtuvo la influencia negativa de un indicador de caudal alto (FH2) sobre el género *Hyaella*, taxón dominante del mesohábitat corriente con el 10.1 %. En cambio, un indicador de los caudales bajos influyó de forma negativa en *Metrichia* (FL1), taxón con el 9.8 % de dominancia (Tabla 5.2, Anexo K). Dichos indicadores presentaron valores inferiores a 0.3 del coeficiente beta.

Tabla 5.2. Coeficientes beta del análisis de regresión múltiple de las variables hidrológicas relevantes sobre (a) métricas de la comunidad y (b) los tres taxones más abundantes de macroinvertebrados en cada mesohábitat. La magnitud del valor indica su importancia en la ecuación de la regresión. El tamaño muestral fue, N = 141 en el mesohábitat poza (^{Po}), N = 144 en el mesohábitat tabla (^{Ta}) y N = 76 en el mesohábitat corriente (^{Co}). Se listan las métricas y los taxones con $p \leq 0.05$.

	COMAXDAY	FH1	FH2	FH3	FH4	FHA	MAXDAYQ7	MAXDAYQ15	MAXDAYQ60	QMAX1	COMINDAY	FL1	FL3	MINDAYQ30	QMIN1
METRICAS															
Densidad			-0.211 ^{Ta}				-0.405 ^{Po}					0.306 ^{Ta}			0.454 ^{Ta}
							-0.496 ^{Ta}								-0.377 ^{Co}
Ab. Rel. EPT	-0.172 ^{Po}											-0.287 ^{Co}		0.178 ^{Po}	
Ab. Rel. NO insecta		-0.231 ^{Ta}								-0.231 ^{Co}					
Riqueza total		-0.396 ^{Po}	-0.441 ^{Ta}			0.298 ^{Co}				0.259 ^{Ta}			-0.177 ^{Po}		
Riqueza EPT		-0.420 ^{Po}								0.181 ^{Po}			-0.332 ^{Po}		
Riqueza NO insecta	-0.29 ^{Co}	-0.240 ^{Po}		-0.589 ^{Ta}	-0.301 ^{Co}					0.19 ^{Ta}		-0.191 ^{Ta}			
			-0.364 ^{Co}												
Equitatividad								0.323 ^{Po}			0.342 ^{Ta}				
Shannon Wiener	-0.377 ^{Co}			-0.441 ^{Ta}						0.333 ^{Ta}	0.561 ^{Ta}				
TAXONES															
Chironominae	-0.217 ^{Ta}			-0.453 ^{Ta}	-0.298 ^{Co}										
Girardia		-0.29 ^{Ta}								-0.18 ^{Ta}					
Helobdella	0.226 ^{Po}														
Hyaella			-0.232 ^{Co}												
Lymnaeidae					-0.25 ^{Po}			-0.255 ^{Po}							
Metrichia		0.257 ^{Ta}										-0.264 ^{Co}			

* Grupos de taxones pertenecientes a los órdenes EPT.

5.4.2. Efecto de los eventos hidrológicos

La Fig. 5.4 muestra la variación temporal de las métricas de la comunidad respecto al caudal en los mesohábitats poza, tabla y corriente. La tendencia general de densidad indicó un incremento en mesohábitat tabla con los períodos de caudal bajo; en el resto de fechas y mesohábitats (poza y corriente) los valores fueron inferiores a 10,000 ind m⁻². En la riqueza total de taxones existió un aumento claro en los tres tipos de mesohábitat con caudales bajos; por el contrario, esto no se observó para la riqueza de EPT donde los valores son muy irregulares y distinto según el mesohábitat. Sin embargo si se obtiene que la abundancia relativa de EPT aumentó con los caudales altos en tabla y corriente, mientras que descienden durante los caudales bajos; este efecto apenas se apreció en el mesohábitat poza.

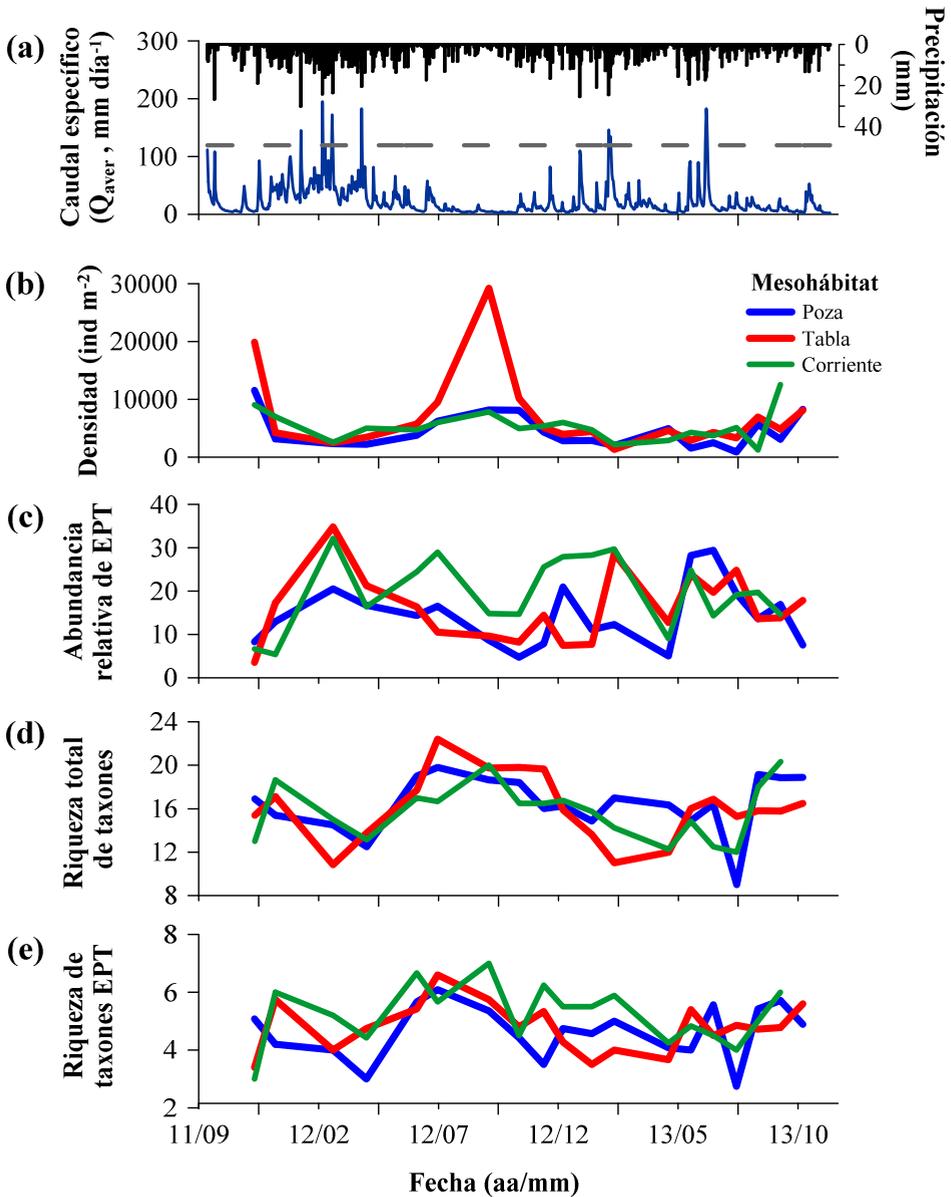


Figura 5.4. (a) Hidrograma de Q_{aver} ; y (b), (c), (d) y (e) variación temporal de las métricas de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de acuerdo al tipo de mesohábitat. La línea horizontal entrecortada de color gris en (a) representa el umbral de movimiento del sustrato. La abundancia relativa de EPT (d) se calculó con respecto al total de la comunidad.

Para analizar el efecto sobre los taxones, las campañas de muestreo aparecen numeradas en orden cronológico en la Fig. 5.5. Las muestras de las campañas con un caudal pico (LPF 6: 3 y 4; LPF 7: 12; LPF 8: 15), se compararon respectivamente con las muestras de las campañas previas a cada evento (pre-LPF 6: 1 y 2; pre-LPF 7: 11; pre-LPF 8: 14). Además, la campaña 14 coincidió con caudales de picos pequeños (SPF) y se comparó con las campañas 13 (pre-SPF; Fig. 5.5). Para descartar cualquier influencia de eventos cercanos a un SPF, se analizaron muestras de las campañas 2, 6, y 10 con las campañas 1, 5, y 9, respectivamente, sin obtener resultados significativos.

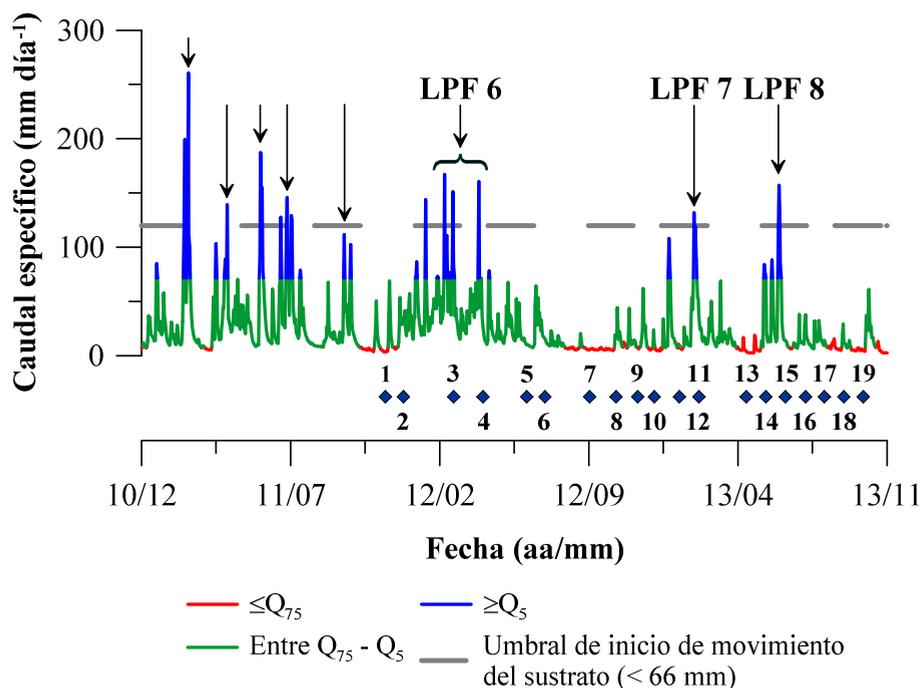


Figura 5.5. Hidrograma del promedio de los caudales de los cuatro arroyos estudiados. Las campañas de muestreo se identifican mediante rombos en color azul; los períodos de caudal pico (LPF $\geq Q_2$) con flechas y caudal bajo ($\leq Q_{75}$) con línea del caudal en color rojo sólido. Los eventos de caudal pico de interés se encuentran identificados como LPF 6, LPF 7 y LPF 8.

El efecto de los LPF (160.4 mm día⁻¹) sobre las métricas de la comunidad fue una disminución significativa en la densidad de individuos en los tres tipos de mesohábitat estudiados (Tabla 5.3). Sin embargo, un LPF de 131.7 mm día⁻¹ tuvo un efecto negativo sobre la densidad de individuos solo en corriente. Además, se observó la influencia negativa de los LPF (160.4 mm día⁻¹) en la riqueza total taxones en los mesohábitats poza y tabla.

Por el contrario, se observó un efecto positivo de los LPF en equitatividad en el mesohábitat poza y en corriente. También se produjo este efecto en la abundancia relativa de EPT en los mesohábitats tabla y corriente (Tabla 5.3).

El efecto de los LPF ($\geq Q_2$; 160.4 mm día⁻¹) sobre los taxones se evidenció en un incremento en la abundancia relativa para *Metrichia* (7.5 %), y una disminución significativa en las proporciones para *Girardia* (16.1 %), y para la subfamilia Chironominae (9.2 %) en el mesohábitat tabla. En el mesohábitat corriente se obtuvo una fuerte disminución de la proporción para *Girardia* (21.1 %). Dos respuestas distintas se presentaron con un LPF en el mesohábitat tabla, por un lado un incremento en la proporción de la abundancia relativa para *Oligochaeta* (7.8 %) con una descarga de 131.7 mm día⁻¹ y por otro lado una disminución para Chironominae (6.3 %) con una descarga de 160.4 mm día⁻¹.

Influencia de la variación hidrológica en la dinámica de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos a escala de mesohábitat en arroyos Andinos al sur de Ecuador

Tabla 5.3. Efectos de los caudales pico, mayores (LPF) y menores (SPF), sobre las métricas de la comunidad y los taxones, según el tipo de mesohábitat, de acuerdo a la prueba estadística PERMANOVA. Se listan los valores del promedio (\bar{x}), desviación estándar (SD), estadístico (F) de las métricas y los taxones con $p \leq 0.05$, así como, los valores estimados del número de Froude (Fr) y la tensión cortante (SS) para cada mesohábitat y evento.

	Tipo de evento	Métrica de la comunidad /taxones	\bar{x}	SD	F	P	
POZA	LPF 6 (160.4 mm día ⁻¹)	Densidad	-3,972	1,609	5.49	0.04	
	Fr = 1.93; SS = 140.4	Equitatividad	0.13	0.02	12.07	0.02	
		Riqueza total de taxones	-5.3	3.45	5.24	0.05	
	SPF (108.0 mm día ⁻¹) Fr 1.25; SS = 90.9	Oligochaeta	-1.2	0.42	8.02	0.03	
TABLA	LPF 6 (160.4 mm día ⁻¹)	Densidad	-6,602.1	3,260.07	7.93	0.00	
	Fr = 1.22; SS = 542.9	Riqueza total taxones	-5.6	2.04	11.84	0.00	
		Abund. Rel. EPT	20.5	4.79	4.77	0.02	
		<i>Metrichia</i> *	7.5	3.9	3.82	0.03	
		<i>Girardia</i>	-16.1	5.91	6.53	0.01	
		Chironominae	-9.2	3.71	16.69	0.00	
	LPF 7 (131.7 mm día ⁻¹)	Oligochaeta	-2.9	1.85	4.21	0.02	
		Fr = 0.96; SS = 428.4	Abund. Rel. EPT	15.1	3.34	8.03	0.02
			Oligochaeta	7.9	4.73	2.74	0.05
	SPF (108.0 mm día ⁻¹)	Equitatividad	-0.1	0.02	8.83	0.02	
Fr = 0.79; SS = 351.2	Diver. Shannon	-0.4	0.13	7.69	0.02		
	<i>Helobdella</i>	-0.6	0.2	3.88	0.04		
CORRIENTE	LPF 6 (160.4 mm día ⁻¹)	Densidad	-5,021.8	1,866.27	4.57	0.01	
	Fr = 3.91; SS = 1,980.5	Abund. Rel. EPT	26	8.06	4.52	0.03	
		<i>Girardia</i>	-21.1	11.32	4.33	0.04	
		Chironominae	-6.3	4.15	15.73	0.01	
	LPF 7 (131.7 mm día ⁻¹)	Densidad	-2,560	582.56	6.63	0.01	
	Fr = 3.09; SS = 1,561.6	Equitatividad.	0.13	0.04	5.77	0.05	

*Grupos taxonómicos pertenecientes a los órdenes EPT.

Respecto a los períodos de duración máxima de LF, estos coincidieron con las campañas 9 (LF 1) y 19 (LF 2) (Fig. 5.5). Para observar los cambios de la comunidad hasta llegar al período de duración máxima se compararon las muestras de la campaña 9 y 19 respectivamente con las muestras previas de las campañas (pre LF1: 8, 7, 6, 5; preLF2: 18, 17, 16) (Fig. 5.5).

En el mesohábitat poza se observó un incremento muy importante de la densidad de individuos en los primeros 90 días de caudales bajos (Tabla 5.4); el efecto contrario se observó en la equitatividad y la diversidad. Cuando el período se extiende a 115 días, se mantiene un incremento de la densidad de individuos y la recuperación de la riqueza de taxones; en cambio la abundancia relativa de EPT se reduce en un 12.7 %. La pérdida de la riqueza de EPT se mantiene para una duración de 160 días, aunque en una proporción muy pequeña.

A nivel de taxones, en el mesohábitat tipo poza la duración de los LF indicaron una pérdida de la proporción de individuos del género *Psychoda* en los primeros 115 días; sin embargo esta tendencia se invirtió ligeramente tras un mayor número de días con caudales bajos (130). Además se obtuvo una disminución de la proporción de individuos para Hydrachnidiae (5.2 %) en el transcurso de 115 días (Tabla 5.4).

En el mesohábitat Tabla, se observó un efecto negativo de LF durante 90 y 130 días sobre la densidad y riqueza total, respectivamente. Además se observó un incremento significativo de la proporción de individuos de la subfamilia Orthoclaadiinae en un período de 130 días de caudales bajos (8.6 %) (Tabla 5.4). En el mesohábitat corriente no se observaron tendencias significativas.

Tabla 5.4. Efectos de la duración (N, en días) de los caudales bajos (menores al percentil 25 %) sobre las métricas de la comunidad y los taxones, según el tipo de mesohábitat, de acuerdo a la prueba estadística PERMANOVA. Se listan los valores promedio de cambio en porcentaje (\bar{x}), desviación estándar (SD), estadístico (F) de las métricas y en el caso de los taxones las diferencias de las abundancias relativas entre dos campañas, solo cuando el test tiene significación $p \leq 0.05$.

	N	Métrica de la comunidad /taxones	\bar{x}	SD	F	P
POZA	90	Densidad	3,515.4	749.20	5.10	0.030
	115		6,393.3	1,543.32	11.44	0.030
	90	Equitatividad	-0.1	0.04	6.95	0.020
	115		-0.2	0.06	17.52	0.030
	30	Riqueza total taxones	-3.5	1.12	6.12	0.020
	115		11.8	3.71	8.18	0.030
	90	Diversidad de Shannon	-0.4	0.09	8.74	0.010
	115	Abund. Rel. EPT	-12.7	2.78	15.96	0.030
	30	Riqueza de taxones EPT	-2.7	0.33	7.07	0.020
	160		-1.0	0.71	6.01	0.050
	115	Hydrachnidae	-5.2	5.85	4.50	0.030
	115	<i>Psychoda</i>	-4.7	6.74	4.35	0.030
	130		1.6	1.21	2.77	0.040
	90	<i>Claudioperla</i> *	-1.3	0.51	3.87	0.030
TABLA	90	Densidad	-21,997.8	11,671.41	9.42	0.030
	130		-7,403.3	3,228.87	14.37	0.000
	130	Riqueza total de taxones	-2.8	1.19	7.75	0.030
	130	Orthocladiinae	8.6	6.49	5.27	0.030

*Grupos taxonómicos pertenecientes a los órdenes EPT.

5.5.DISCUSIÓN

De acuerdo a Greenwood y Booker (2015) las condiciones hidrológicas anteriores del flujo influyen directamente en la diversidad, abundancia y composición de las comunidades acuáticas concretamente en ríos de Nueva Zelanda. En estos arroyos andinos con características peculiares como las condiciones inestables del régimen del flujo (Mosquera *et al.*, 2015), y la débil definición de la estacionalidad climática (Buytaert *et al.*, 2006b), fue posible

identificar las variables hidrológicas más relevantes para las comunidades de macroinvertebrados. Así, se detectaron ciertos cambios temporales de la comunidad en respuesta a algunas variables hidrológicas y eventos extremos.

5.5.1. *Variables hidrológicas esenciales*

Este estudio es uno de los primeros que relaciona a las comunidades acuáticas con indicadores hidrológicos en la región Andina. La generación y uso de este tipo de indicadores con comunidades acuáticas se ha incrementado en la última década (Wood *et al.*, 2000; Belmar *et al.*, 2012; Greenwood y Booker, 2015) con diversas respuestas de la comunidad ante la variación del caudal. En este trabajo la mayoría de las variables significativas relacionan con eventos de caudales altos, los mismos que presentaron ajustes de los modelos relativamente bajos ($r^2 < 0.3$); concretamente se observó el efecto de LPFs en la densidad de individuos en los mesohábitats poza y tabla. Esto se debe a la fuerza de arrastre del flujo sobre ciertos taxones bentónicos (Ríos-Touma *et al.*, 2011; Rocha *et al.*, 2012) principalmente de la clase no insecta (e.g. Lymneidae, *Girardia*) (Ríos-Touma *et al.*, 2012), los cuales presentan rasgos poco adaptados a condiciones del flujo (Tomanová y Usseglio-Polatera, 2007). Desde el punto de vista hidráulico, dos variables que se relacionan con los macroinvertebrados bentónicos son Fr y SS (Allen y Vaughn, 2010; Gibbins *et al.*, 2016); éstas se incrementan en los mesohábitats tabla y corriente entre tres y cinco veces aproximadamente durante eventos de SPF, y en pozas aumentaron tres veces (Fig. 5.6). El aumento de la fuerza del flujo influyó positivamente en la equitatividad en los mesohábitats poza y tabla, al registrarse una disminución de taxones dominantes. Es probable que estas tendencias se mantenga respecto al tamaño muestral en la estructura la comunidad, el cual se centró en 141 muestras en pozas, 144 en tablas y 76 en corrientes.

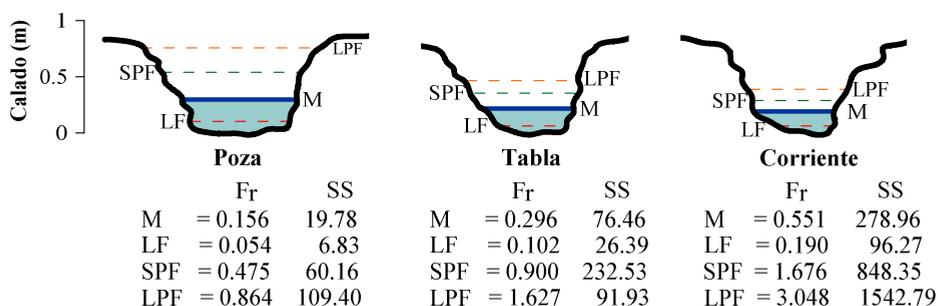


Figura 5.6. Secciones transversales reales seleccionadas en los mesohábitats poza, tabla y corriente, se muestran los valores medios de elevación de la superficie del agua a diferentes caudales; caudales muy altos (LF), caudales altos, (SPF), caudales bajo, promedio general (M, del 2011 a 2013), número de Froude (Fr) y la tensión cortante (SS, $N\ m^{-2}$).

Además, algunas variables hidrológicas indicaron el efecto transitorio de dichos eventos en la estructura de la comunidad (MAXDAYQ7, FH1, FH2, FH3), concretamente tal como la abundancia relativa NO insecta y las diferentes métricas de la riqueza (total, EPT, NO-insecta), donde la mayoría de variables muestran efectos entre siete y 60 días después de los eventos altos (LPFs). Mientras que en pozas las variables más importantes demostraron un efecto entre 7 y 30 días (MAXDAYQ7, FH1), en tabla el efecto resulta tener un plazo temporal mayor, hasta 90 días (MAXDAYQ7, FH2, FH3) y mayor aún en corrientes (COMAXDAY, FH2, FH4). Por tanto podemos plantear la hipótesis de que la duración de los efectos de una crecida pueden relacionarse con el número de Fr y la SS sufrida en dichos hábitats, que aumenta igualmente en dicho orden, de menor a mayor de poza a corriente.

Todas estas observaciones se relacionan con el efecto de los indicadores LPFs en la composición de la comunidad. Por ejemplo, las variables MAXDAYQ60 y FH4 en hábitats lénticos – poza –, se relacionan con la disminución en las proporciones de grupos dominantes (e.g. Hydracarina, Lymneidae), con rasgos biológicos poco favorables para resistir eventos de crecidas (Lam y Calow, 1988; Rios-Touma *et al.*, 2012) ya que su hidromorfología

redonda o las estructuras de soportes (patas o pie) les provoca una desventaja con el incremento de la fuerza de arrastre. No fue así en los mesohábitats tabla y corriente, donde la fuerza del flujo redujo de forma consistente a todos los grupos taxonómicos, y como consecuencia se observó una disminución de la diversidad. Por consiguiente, es posible que los mesohábitats poza, caracterizados por un estrés hidráulico menor (Sueyoshi *et al.*, 2014), jueguen un rol importante en la dinámica de las poblaciones como refugio de ciertos taxones arrastrados por la fuerza del flujo desde los otros hábitats tabla y corriente, durante eventos de caudal alto en los que hemos estimado valores de $Fr > 0.90$ y $SS > 232.5 \text{ N m}^{-2}$ en tablas y corrientes.

Las pozas como refugio en esta área de estudio son favorables para el uso de las comunidades acuáticas ante condiciones extremas de caudal, al proporcionar estabilidad de las condiciones físicas de los hábitat, debido a la heterogeneidad en el tamaño de los sustratos y a la complejidad geomorfológica (Dole-Olivier *et al.*, 1997; Gibbins *et al.*, 2007). En este sentido la recolonización posterior a los eventos extremos en estos ambientes varía en función de la conectividad entre los distintos mesohábitats (Pringle, 2001). Por tanto, estos aspectos sugieren que la importancia de la conectividad y estabilidad posterior a eventos pico para el inicio de la re-colonización de ciertos taxones dominantes (Ladle *et al.*, 1980), específicamente de *Girardia*, Chironominae e *Hyaella*. Es probable que la persistencia de estos taxones en ambientes perturbados por eventos hidrológicos, esté ligado a rasgos ecológicos relacionados a la morfología, comportamiento, formas de vida (huevos), ciclo de vida (Wallace y Webster, 1996; Lytle y Poff, 2004), y a la capacidad de buscar refugio (Matthaei *et al.*, 2000; Negishi y Richardson, 2006), características que fueron observados por Mesa (2010) en ríos de la cuenca Lules en Argentina.

Respecto al género *Girardia*, segundo grupo dominante en el mesohábitat tabla, se vio afectado a la inestabilidad del caudal en los primeros 30 días, respuesta

que es esperada al presentar este taxón ninguna adaptación a la corriente, (Tomanová y Usseglio-Polatera, 2007), a pesar de su forma aplanada, influyó la baja capacidad de adherirse al fondo. Por tanto, los resultados ecológicos obtenidos del género *Girardia*, aportan nueva información a la escasa documentación actual (Muñoz y Vélez, 2007). Por otra parte, en el caso de la subfamilia Orthoclaadiinae (35.3 %), principal grupo dominante en tablas; su amplia preferencia por velocidades (Collier, 1993), su multivoltinismo (Boothroyd, 1999), y su movilidad en estado adulto (Robinson *et al.*, 2003), pueden ser factores clave que inhiban o mitiguen los caudales altos y bajos, ante la alta capacidad de recuperación y colonización en períodos de tiempo cortos.

Otro invertebrado importante, esta vez en corriente, es el género *Metrichia* que se relacionó de forma negativa con los indicadores de caudales mínimo, probablemente la disminución de la fuerza del flujo en este mesohábitat influyó a que otros organismos diferentes a este taxón (*Hyalella*, Chironominae) lleguen por la deriva de forma paulatina a colonizar estos hábitats (Townsend y Hildrew, 1976).

5.5.2. Efecto de los eventos hidrológicos

En ecología acuática los LPFs se conocen como eventos catastróficos (Melo y Froehlich, 2004; Snyder y Johnson, 2006), al producir por su fuerza de arrastre graves repercusiones en la biodiversidad bentónica, e incluso modificar las condiciones hidromorfológicas de un río (Belmar *et al.*, 2012; Mesa, 2012; Worrall *et al.*, 2014). En el presente estudio, el umbral del movimiento del sustrato fino se produce con un caudal promedio de 119.8 mm día⁻¹ (velocidad media = 0.987 m s⁻¹); dicho umbral se supera con eventos LPFs, por tanto los cálculos hidráulicos corroboran que estos eventos son importantes para las comunidades acuáticas en períodos de tormentas, como se observó en estudios en distintas latitudes (Cobb *et*

al., 1992). Cabe recalcar que el umbral mínimo de los caudales punta (Q_2) establecidos, superan aproximadamente cuatro veces a los valores definidos con el Q_{75} , usados en la evaluación con peces (Knight *et al.*, 2014) o en el cálculo de otros índices (Monk *et al.*, 2006) en otras latitudes, los cuales no se ajustan para nuestra región. Dichos umbrales según Knight *et al.* (2014), para el presente estudio se encuentra 29.3 mm día^{-1} incluso por debajo de la capacidad que movilizar al sustrato fino ($SS = 0.021$) (Milhous, 1998).

Dichos eventos, LPFs en arroyos alto andinos son equivalentes a las perturbaciones descritas por Lake (2000); según dicho autor, los eventos de gran magnitud y de muy poca duración corresponden a una perturbación de tipo pulso, el cual disminuye drásticamente la biodiversidad de la comunidad. Por otro lado, la continua variación del flujo y la presencia de picos altos a lo largo del tiempo reduce la capacidad de recolonización de todos los taxones, perturbación que se conoce como de tipo ramp (Lake, 2000). En este estudio, los LPFs ($> Q_2$) provocaron la disminución de más del 60 % de la densidad de individuos en los tres tipos de mesohábitats; efectos similares, aunque en distinto grado, se han observado en varios estudios después de grandes crecidas (Suren y Jowett, 2006; Worrall *et al.*, 2014). Dichos efectos fue evidente con la disminución de la riqueza total y densidad en los mesohábitats poza y tabla; lo cual influyó en el incremento de los valores de equitatividad en los hábitats lénticos. Sin embargo en los hábitats de corrientes, este efecto fue mayor para todas las métricas.

Por tanto, la disminución e incremento de ciertas métricas de la comunidad estaría relacionado con la persistencia de ciertos taxones en ambientes con perturbaciones hidrológicas. Consecuentemente, para suplir las diferentes condiciones hidráulicas e hidrológicas extremas de los ríos, como ya se nombró los organismos acuáticos presentan ciertos rasgos biológicos (alimenticios, de forma, ciclo de vida, locomoción, entre otros) que les permite mantenerse dentro de un hábitat con un umbral de resistencia determinado (Poff, 1997; Lamouroux

et al., 2004; Bonada *et al.*, 2007). Por ejemplo, grupos con formas hidrodinámicas prevalecen en sitios con altas velocidades de flujo (Blanckaert *et al.*, 2012). Es por ello que se obtiene una disminución de las proporciones de individuos de *Girardia* y Chironominae en los mesohábitats tabla y corriente, respectivamente, los cuales presentan formas y estructuras poco adaptadas a la corriente, principalmente por su baja capacidad de adherirse al fondo según los rasgos biológicos descritos por Tomanová (2007), dando lugar a una baja resistencia a los caudales punta. Esto confirma la influencia negativa de la fuerza de arrastre ($SS > 351.2$) de este tipo de eventos sobre las comunidades bentónicas estudiadas. De ahí el efecto negativo en las abundancias de *Girardia* y Chironominae provocó un incremento significativo de la proporción de individuos del género *Metrichia* en el mesohábitat tabla, favorecido además por su tamaño relativamente pequeño y la preferencia de estar sujetos a sitios con un sustrato grueso (Barbero *et al.*, 2013), lo cual les hace ser tolerantes a ambientes inestables de caudal (Brooks *et al.*, 2005). Es decir, puede ser que el arrastre de organismos diferentes a *Metrichia* debido al incremento del caudal en este hábitat de lugar a una mayor velocidad de recolonización de este taxón, en relación a organismos recién llegados por la deriva, los cuales colonizan de forma paulatina (Townsend y Hildrew, 1976). Habitualmente, en ambientes estables el género *Metrichia* es menos abundante y competitivamente inferior a otros organismos con rasgos biológicos adaptados a condiciones de flujo bajo (Gibbins *et al.*, 2001). Por otro lado, los caudales pico LPF 7 y LPF 6 tuvieron distintos efectos en las proporciones de Oligochaeta; el primero de forma positiva y el segundo de forma negativa. Este tipo de respuesta confirma los conceptos formulados por Lake (2000); LPF1 tuvo previamente varias perturbaciones continuas de caudales altos que conllevaron a una pérdida de la zona intersticial del cauce (Bruno *et al.*, 2010), y a su vez a la disminución sostenida de la comunidad. En cambio, el segundo evento (LPF2) fue aislado en el tiempo así como el arrastre producido, permitiendo a aquellos organismos

refugiados en la zona intersticial (Bruno *et al.*, 2010) permanecer y mantener su proporción en relación a otros grupos.

Por otro lado, los efectos de los caudales de los LFs evaluados fueron menores al de otras latitudes (Leigh, 2013), en donde el volumen y la duración puede provocar grandes cambios en las comunidades acuáticas (Rolls *et al.*, 2012). Este hecho contrasta con los arroyos altoandinos, los cuales mantienen un flujo permanente en los períodos de caudal bajo, debido a la capacidad de regulación del flujo por las características de absorción y retención de los suelos, permitiendo un aporte de flujo importante para el cauce (Crespo *et al.*, 2012). De ahí que la respuesta observada ante los caudales bajos (Q_{75}) solo es válida para arroyos altoandinos, ya que en otras latitudes de montaña, los arroyos de cabecera o pequeños se reducen a pequeñas pozas intermitentes, único refugio para la biota acuática en la época de verano (e.g. Boston Mountains; Dekar y Magoulick, 2007).

La respuesta observada en el mesohábitat poza después de 90 días con caudales bajos fue un incremento de la densidad total de individuos, que incluso llegaron a duplicarse en lapsos de tiempo mayores (115 días). Este incremento fue acompañado por un aumento de riqueza cuando los caudales bajos duraron 115 días; esto no ocurre en los primeros 30 días, ya que aún persiste sobre la comunidad la influencia de las condiciones anteriores del flujo, en este caso los caudales inestables (Leigh, 2013) y la heterogeneidad de los hábitats. Según algunos estudios en las zonas templadas se observan en las pozas efectos contrarios sobre la riqueza conforme aumenta el período de LF en un lapso de 115 días, según estudios en zonas templadas para períodos mayores de caudal muy bajo o precipitaciones nulas (Suren y Jowett, 2006; Datry, 2012). Además, la influencia de los caudales bajos puede darse con una disminución de las proporciones de individuos y taxones EPT. Este efecto puede deberse a la sensibilidad que tienen los EPT a las disminuciones del caudal, observado en varios ríos de Nueva Zelanda por Dewson *et al.* (2007), quienes encontraron una disminución de la riqueza y la

proporción de este grupo. Otro de los factores que pudo influir en la disminución de la proporción de EPT, fue el incremento y dominio de ciertos grupos taxonómicos habituales a estas condiciones, generalmente pertenecientes al orden Diptera, debido a su tolerancia y al presentar ciclos de vida cortos (Ledger *et al.*, 2011).

Por el contrario, en el mesohábitat tabla las condiciones de caudales bajos no favorecieron a la densidad de individuos y a la riqueza; se produjo una pérdida importante de individuos con períodos prolongados de LF (> 90 días) semejante a lo reportado por McIntosh *et al.* (2002) en hábitats con corriente, quienes observaron en el río Iao (Hawái) un declive de la comunidad (densidad y riqueza) al incrementar el período de caudal bajo a más de 100 días. Entre los factores que posiblemente influyeron en este mesohábitat, están la reducción del calado y el volumen, que son variables hidráulicas relevantes, e influyen directamente en el área de los hábitats en épocas de caudales bajos (Rolls *et al.*, 2012). Al contrario, no se observó una respuesta sobre las métricas de la comunidad o los grupos taxonómicos para niveles bajos de caudal en el mesohábitat corriente, efecto que difiere de sitios con un flujo permanente como los encontrados por McIntosh *et al.* (2002) en hábitats de corriente; lo cual sugiere que este tipo de eventos caracterizados por velocidades bajas son de poca importancia para las comunidades acuáticas en este tipo de hábitat.

5.6.CONCLUSIONES

Este estudio sugiere un conjunto de variables ecohidrológicas elaboradas mediante análisis hidrológicos controlan la biodiversidad de las comunidades acuáticas en ecosistemas altoandinos. Además, otro de los factores que influyó en los resultados, fue la alta heterogeneidad del hábitat físico en estos arroyos (sustrato de diverso tamaño), ya que ciertos hábitats puedan ofrecer un refugio

intersticial a algunas especies ante eventos extremos de sequía o de inundación comparable al de otras latitudes (Matthaei *et al.*, 2000; Chester y Robson, 2011). Por tanto en estos arroyos andinos con una alta variabilidad hidrológica, las pozas parecen ser un refugio crucial para el mantenimiento de la estructura de la comunidad, tanto en periodos de caudales altos como de caudales bajos, a partir de los cuales se puede producir una recolonización de hábitats de corriente dependiendo de la disponibilidad (y conectividad) de estos hábitats en periodos no lluviosos.

Adicionalmente, las condiciones hidrológicas extremas, no impide el dominio de larvas pertenecientes al orden díptero y la clase no insecta, generalmente pioneros en la re-colonización en ríos de montaña (Hammock y Bogan, 2014) . Sin embargo, algunos taxones pertenecientes a los grupos EPT fueron los que mejor se adaptaron a las condiciones inestables de caudal, pues sus rasgos biológicos parecen ser importantes para la permanencia en estos ambientes cambiantes; pero sus proporciones se ven disminuidas en períodos estables de caudal. Sin embargo, la falta de conocimiento de la ecología de muchas especies ha contribuido a que en este estudio, no se haya podido profundizar considerando otros rasgos biológicos importantes (i.e., duración del ciclo de vida, voltinismo, etc.) u otras interacciones biológicas para estos ambientes acuáticos.

Finalmente, los resultados alcanzados permiten sin duda avanzar en el conocimiento necesario para afrontar la futura determinación de caudales ambientes en la región, una tarea aún pendiente en el Austro Ecuatoriano. Para ello es esencial profundizar en los efectos de caudales bajos persistentes en la dinámica de la comunidad. Además, generar nuevos indicadores hidrológicos dirigidos a analizar en mejor detalle el proceso de recuperación de las comunidades después de picos superiores a Q_5 , considerando el tiempo y otros factores ambientales como por ejemplo la temperatura del agua. Asimismo, son necesarias futuras investigaciones a mediano o largo plazo que permitan detectar la estacionalidad de

las comunidades acuáticas según el régimen de flujo, con el objeto de determinar grupos taxonómicos indicadores de la variación del caudal, debido a los problemas que se tienen a nivel global (i.e., cambio climático, etc.) y de presión debidos a la creciente extracción del recurso hídrico de estos ecosistemas.

5.7. REFERENCIAS

- 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.
- Allen, D.C., & Vaughn, C.C. 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 383-394.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32-46.
- Barbero, M.D., Oberto, A.M., & Gualdoni, C.M. 2013. Spatial and temporal patterns of macroinvertebrates in drift and on substrate of a mountain stream (Cordoba, Central Argentina). *Acta Limnologica Brasiliensia*, **25**, 375-386.
- Belmar, O., Velasco, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Mellado-Díaz, A., Millán, A., & Wood, P. 2012. The influence of natural flow regimes on macroinvertebrate assemblages in a semiarid Mediterranean basin. *Ecohydrology*, **6**, 363-379.
- Biggs, B.J., Nikora, V.I., & Snelder, T.H. 2005. Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications*, **21**, 283-298.
- Bispo, P., Oliveira, L., Bini, L., & Sousa, K. 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, **66**, 611-622.
- Blanckaert, K., Garcia, X.F., Ricardo, A.M., Chen, Q., & Pusch, M. 2012. The role of turbulence in the hydraulic environment of benthic invertebrates. *Ecohydrology*, **6**, 700-712.
- Bonada, N., Rieradevall, M., & Prat, N. 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Boothroyd, I. 1999. Life history of *Kaniwhaniwhanus chapmani* Boothroyd (Chironomidae: Orthocladiinae): population dynamics, emergence, and drift. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **33**, 351-359.
- Brooks, A.J., Haeusler, T., Reinfelds, I., & Williams, S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, **50**, 331-344.
- Brunke, M., Hoffmann, A., & Pusch, M. 2001. Use of mesohabitat-specific relationships between flow velocity and river discharge to assess invertebrate minimum flow requirements. *Regulated Rivers: Research & Management*, **17**, 667-676.

- Bruno, M.C., Maiolini, B., Carolli, M., & Silveri, L. 2010. Short time-scale impacts of hydropeaking on benthic invertebrates in an Alpine stream (Trentino, Italy). *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, **40**, 281-290.
- Buytaert, W., Celleri, R., Willems, P., Bièvre, B.D., & Wyseure, G. 2006. Spatial and temporal rainfall variability in mountainous areas: A case study from the south Ecuadorian Andes. *Journal of hydrology*, **329**, 413-421.
- Calapez, A.R., Elias, C.L., Almeida, S.F., & Feio, M.J. 2014. Extreme drought effects and recovery patterns in the benthic communities of temperate streams. *Limnetica*, **33**, 281-296.
- Cobb, D., Galloway, T., & Flannagan, J. 1992. Effects of discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 1788-1795.
- Collier, K.J. 1993. Flow preferences of larval Chironomidae (Diptera) in Tongariro River, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **27**, 219-226.
- Crespo, P., Feyen, J., Buytaert, W., Céleri, R., Frede, H.-G., Ramírez, M., & Breuer, L. 2012. Development of a conceptual model of the hydrologic response of tropical Andean micro-catchments in Southern Ecuador. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, **9**, 2475-2510.
- Chang, F.-J., Tsai, M.-J., Tsai, W.-P., & Herricks, E.E. 2008. Assessing the ecological hydrology of natural flow conditions in Taiwan. *Journal of hydrology*, **354**, 75-89.
- Chester, E., & Robson, B. 2011. Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non-perennial streams. *Freshwater Biology*, **56**, 2094-2104.
- Chow, V.T., Maidment, D.R., & Mays, L.W. 1988. Applied hydrology: *McGraw-Hill*. 572 pp
- Datry, T. 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology*, **57**, 563-574.
- Dekar, M., & Magoulick, D. 2007. Factors affecting fish assemblage structure during seasonal stream drying. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 335-342.
- Dewson, Z.S., James, A.B., & Death, R.G. 2007. Invertebrate responses to short-term water abstraction in small New Zealand streams. *Freshwater Biology*, **52**, 357-369.
- Dole-Olivier, M.J., Marmonier, P., & Beffy, J.L. 1997. Response of invertebrates to lotic disturbance: is the hyporheic zone a patchy refugium? *Freshwater Biology*, **37**, 257-276.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., & Lillo, F.M. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología: *Fundación Miguel Lillo Tucumán*. 656 pp
- Elosegi, A. 2009. La estructura física de los cauces fluviales. In A. Elosegui and S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 71-84). Bilbao, España: *Fundacion BBVA*.
- Flecker, A.S., & Feifarek, B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, **31**, 131-142.
- Gibbins, C., Dilks, C., Malcolm, R., Soulsby, C., & Juggins, S. 2001. Invertebrate communities and hydrological variation in Cairngorm mountain streams. *Hydrobiologia*, **462**, 205-219.

- Gibbins, C., Vericat, D., Batalla, R., & Buendia, C. 2016. Which variables should be used to link invertebrate drift to river hydraulic conditions? *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, **187**, 191-205.
- Gibbins, C., Vericat, D., & Batalla, R.J. 2007. When is stream invertebrate drift catastrophic? The role of hydraulics and sediment transport in initiating drift during flood events. *Freshwater Biology*, **52**, 2369-2384.
- Greenwood, M., & Booker, D. 2015. The influence of antecedent floods on aquatic invertebrate diversity, abundance and community composition. *Ecohydrology*, **8**, 188-203.
- Hammock, B.G., & Bogan, M.T. 2014. Black fly larvae facilitate community recovery in a mountain stream. *Freshwater Biology*, **59**, 2162-2171.
- Hampel, H., Cocha, J., & Vimos, D. 2010. Incorporation of aquatic ecology to the hydrological investigation of ecosystems in the high Andes. *MASKANA*, **1**, 91-100.
- Hieber, M., Robinson, C.T., Uehlinger, U., & Ward, J. 2005. A comparison of benthic macroinvertebrate assemblages among different types of alpine streams. *Freshwater Biology*, **50**, 2087-2100.
- Jacobsen, D., & Encalada, A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie*, **142**, 53-70.
- Jowett, I.G. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, **27**, 241-248.
- Jowett, I.G., & Biggs, B.J. 2006. Flow regime requirements and the biological effectiveness of habitat-based minimum flow assessments for six rivers. *International Journal of River Basin Management*, **4**, 179-189.
- Kennen, J.G., Riva-Murray, K., & Beaulieu, K.M. 2010. Determining hydrologic factors that influence stream macroinvertebrate assemblages in the northeastern US. *Ecohydrology*, **3**, 88-106.
- Knight, R., Murphy, J., Wolfe, W., Saylor, C., & AK., W. 2014. Ecological limit functions relating fish community response to hydrologic departures of the ecological flow regime in the Tennessee River basin, United States. *Ecohydrology*, **7**.
- Ladle, M., Welton, J., & Bass, J. 1980. Invertebrate colonisation of the gravel substratum of an experimental recirculating channel. *Ecography*, **3**, 116-123.
- Lake, P. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 573-592.
- Lake, P. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, **48**, 1161-1172.
- Lam, P., & Calow, P. 1988. Differences in the shell shape of *Lymnaea peregra* (Müller)(Gastropoda: Pulmonata) from lotic and lentic habitats; environmental or genetic variance? *Journal of Molluscan Studies*, **54**, 197-207.
- Lamouroux, N., Dolédec, S., & Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449-466.

- Lancaster, J., & Hildrew, A.G. 1993. Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**, 385-393.
- Ledger, M.E., Edwards, F.K., Brown, L.E., Milner, A.M., & Woodward, G. 2011. Impact of simulated drought on ecosystem biomass production: an experimental test in stream mesocosms. *Global Change Biology*, **17**, 2288-2297.
- Leigh, C. 2013. Dry-season changes in macroinvertebrate assemblages of highly seasonal rivers: responses to low flow, no flow and antecedent hydrology. *Hydrobiologia*, **703**, 95-112.
- Leigh, C., & Sheldon, F. 2009. Hydrological connectivity drives patterns of macroinvertebrate biodiversity in floodplain rivers of the Australian wet/dry tropics. *Freshwater Biology*, **54**, 549-571.
- Lytle, D.A., & Poff, N.L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in ecology & evolution*, **19**, 94-100.
- Martínez Capel, F., Wipplinger, B., Muñoz Mas, R., & Hauer, C. 2016. Calibration of the mesohabitat evaluation model (MEM) in Austrian and Iberic Rivers. Paper presented at the *Proceedings of the 11th International Symposium on Ecohydraulics*, Melbourne, Australia.
- Matthaei, C.D., Arbuckle, C.J., & Townsend, C.R. 2000. Stable surface stones as refugia for invertebrates during disturbance in a New Zealand stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 82-93.
- McIntosh, M.D., Benbow, M.E., & Burky, A.J. 2002. Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, stream. *River Research and Applications*, **18**, 569-581.
- Melo, A., & Froehlich, C. 2004. Substrate stability in streams: effects of stream size, particle size, and rainfall on frequency of movement and burial of particles. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **16**, 381-390.
- Mesa, L.M. 2010. Effect of spates and land use on macroinvertebrate community in Neotropical Andean streams. *Hydrobiologia*, **641**, 85-95.
- Mesa, L.M. 2012. Interannual and seasonal variability of macroinvertebrates in monsoonal climate streams. *Brazilian Archives of biology and technology*, **55**, 403-410.
- Milhous, R., & Bradley, J. 1986. Physical habitat simulation and the moveable bed. Paper presented at the *Water Forum'86: World Water Issues in Evolution, 1976-1983*, New York, USA.
- Milhous, R.T. 1998. Modelling of instream flow needs: the link between sediment and aquatic habitat. *Regulated Rivers: Research & Management*, **14**, 79-94.
- Monk, W.A., Wood, P.J., Hannah, D.M., Wilson, D.A., Extence, C.A., & Chadd, R.P. 2006. Flow variability and macroinvertebrate community response within riverine systems. *River Research and Applications*, **22**, 595-615.
- Mosquera, G.M., Lazo, P.X., Célleri, R., Wilcox, B.P., & Crespo, P. 2015. Runoff from tropical alpine grasslands increases with areal extent of wetlands. *Catena*, **125**, 120-128.
- Moya, N., Gibon, F.-M., Oberdorff, T., Rosales, C., & Domínguez, E. 2009. Comparación de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos intermitentes y permanentes del altiplano boliviano: implicaciones para el futuro cambio climático. *Ecología aplicada*, **8**, 105-114.

- Muñoz, M.A., & Vélez, I. 2007. Redescripción y algunos aspectos ecológicos de *Girardia tigrina*, *G. cameliae* y *G. paramensis* (DugesIIDae, Tricladida) en Antioquia, Colombia. *Revista mexicana de biodiversidad*, **78**, 291-301.
- Negishi, J.N., & Richardson, J.S. 2006. An experimental test of the effects of food resources and hydraulic refuge on patch colonization by stream macroinvertebrates during spates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 118-129.
- Nouvelot, J.-F., Le Goulven, P., Alemán, M., & Pourrut, P. 1995. Análisis estadístico y regionalización de las precipitaciones en el Ecuador. *El agua en el Ecuador: Clima, precipitaciones, escorrentía. Estudios de Geografía*, **7**, 27-66.
- Olsen, D., Hayes, J., Booker, D., & Barter, P. 2014. A model incorporating disturbance and recovery processes in benthic invertebrate habitat—flow time series. *River Research and Applications*, **30**, 413-426.
- Padrón, R.S. 2013. Análisis de la estructura de la lluvia del páramo. Universidad de Cuenca, Cuenca, Ecuador. 81 pp
- Pickands, J. 1975. Statistical inference using extreme order statistics. *the Annals of Statistics*, **3**, 119-131.
- Poff, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 391-409.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., & Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime. *BioScience*, **47**, 769-784.
- Pringle, C.M. 2001. Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: a global perspective. *Ecological Applications*, **11**, 981-998.
- Rios-Touma, B., Prat, N., & Encalada, A.C. 2012. Invertebrate drift and colonization processes in a tropical Andean stream. *Aquatic Biology*, **14**, 233-246.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A.C., & Prat Fornells, N. 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International Review of Hydrobiology*, **96**, 667-685.
- Robinson, C.T. 2012. Long-term changes in community assembly, resistance, and resilience following experimental floods. *Ecological Applications*, **22**, 1949-1961.
- Robinson, C.T., Uehlinger, U., & Monaghan, M.T. 2003. Effects of a multi-year experimental flood regime on macroinvertebrates downstream of a reservoir. *Aquatic Sciences*, **65**, 210-222.
- Rocha, L., Medeiros, E., & Andrade, H. 2012. Influence of flow variability on macroinvertebrate assemblages in an intermittent stream of semi-arid Brazil. *Journal of Arid Environments*, **85**, 33-40.
- Rolls, R.J., Leigh, C., & Sheldon, F. 2012. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration. *Freshwater Science*, **31**, 1163-1186.
- Snyder, C., & Johnson, Z. 2006. Macroinvertebrate assemblage recovery following a catastrophic flood and debris flows in an Appalachian mountain stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 825-840.

- Sueyoshi, M., Nakano, D., & Nakamura, F. 2014. The relative contributions of refugium types to the persistence of benthic invertebrates in a seasonal snowmelt flood. *Freshwater Biology*, **59**, 257-271.
- Suren, A., & Lambert, P. 2010. Temporal variation of invertebrate communities in perennial wetlands. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **44**, 229-246.
- Suren, A.M., & Jowett, I.G. 2006. Effects of floods versus low flows on invertebrates in a New Zealand gravel-bed river. *Freshwater Biology*, **51**, 2207-2227.
- Tomanová, S. 2007. Functional aspect of macroinvertebrate communities in tropical and temperate running waters. PhD thesis (in czech), Masaryk University, Brno. pp
- Tomanová, 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**, 243-255.
- Townsend, C.R., & Hildrew, A.G. 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *The Journal of Animal Ecology*, **45**, 759-772.
- Vázquez, R., Beven, K., & Feyen, J. 2009. GLUE based assessment on the overall predictions of a MIKE SHE application. *Water resources management*, **23**, 1325-1349.
- Vázquez, R., & Feyen, J. 2003. Effect of potential evapotranspiration estimates on effective parameters and performance of the MIKE SHE-code applied to a medium-size catchment. *Journal of hydrology*, **270**, 309-327.
- Vázquez, R., Willems, P., & Feyen, J. 2008. Improving the predictions of a MIKE SHE catchment-scale application by using a multi-criteria approach. *Hydrological Processes*, **22**, 2159-2179.
- Wallace, J.B., & Webster, J.R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology*, **41**, 115-139.
- Wood, P., Agnew, M., & Petts, G.E. 2000. Flow variations and macroinvertebrate community responses in a small groundwater-dominated stream in south-east England. *Hydrological Processes*, **14**, 3133-3147.
- Worrall, T.P., Dunbar, M.J., Extence, C.A., Laize, C.L., Monk, W.A., & Wood, P.J. 2014. The identification of hydrological indices for the characterization of macroinvertebrate community response to flow regime variability. *Hydrological Sciences Journal*, **59**, 645-658.
- Wyżga, B., Oglęcki, P., Radecki-Pawlik, A., Skalski, T., & Zawiejska, J. 2012. Hydromorphological complexity as a driver of the diversity of benthic invertebrate communities in the Czarny Dunajec River, Polish Carpathians. *Hydrobiologia*, **696**, 29-46.
- Yulianti, J.S., & Burn, D.H. 1998. Investigating links between climatic warming and low streamflow in the Prairies region of Canada. *Canadian Water Resources Journal*, **23**, 45-60.

Capítulo 6:

**6 RESPUESTAS PROGRESIVAS DE LOS
PRINCIPALES MACROINVERTEBRADOS
BENTÓNICOS A LOS CAUDALES BAJOS EN
ARROYOS ALTOANDINOS DE CABECERA AL
SUR DE ECUADOR**

6.1. RESUMEN

Esta investigación se realizó en la microcuenca alta del río Zhurucay al sur del Ecuador. Un total de 19 campañas de muestreo fueron ejecutadas en cuatro tramos, cada uno con cinco secciones transversales desde noviembre de 2011 hasta octubre de 2013. Se tuvo como objetivo principal evaluar la respuesta temporal de los principales taxones de macroinvertebrados acuáticos a los caudales bajos. Se seleccionaron un total de nueve campañas distribuidas en dos períodos (2012 y 2013) a partir de datos horarios de caudal y temperatura. Las secciones transversales se agruparon de acuerdo con las características físicas de los hábitats, para realizar análisis independientes de la relación entre indicadores de caudal y temperatura y los taxones más representativos. Los grupos de hábitat mostraron diferencias significativas relacionadas con dos ejes principales, relacionados con el porcentaje de sustrato fino y con los de grava y canto rodado. Un total de cinco taxones se relacionaron con los dos indicadores principales, el índice de sequía y la temperatura media de 15 días previos al muestreo. Las subfamilias Orthocladiinae y Chironominae, considerados como taxones colonizadores o pioneros, mostraron una relación negativa consistente con dichos indicadores en los tres grupos de hábitats analizados. *Ecuaphlebia* fue el único grupo de los EPT (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera) con una clara relación con la temperatura. *Girardia* se relacionó negativamente con el índice de sequías, así como *Hyalella* con la temperatura. En conclusión, la disminución de los caudales influye directamente sobre los principales grupos de macroinvertebrados en arroyos altoandinos. Este tipo de respuesta debe continuar en estudio, dada su importancia clave para conocer el efecto de la regulación en los ríos y para la determinación de caudales ecológicos, aún pendiente en la región Andina.

Palabras clave: Caudales bajo, arroyos andinos, indicadores hidrológicos, macroinvertebrados

6.2.INTRODUCCIÓN

Las sequías son un fenómeno natural que causan graves repercusiones en las comunidades bentónicas (Lake, 2008; Zhang *et al.*, 2013), siendo capaces de eliminarlas o reducirlas a niveles mínimos en abundancia o biodiversidad por la desconexión o disminución del hábitat disponible para las comunidades (Jowett y Biggs, 2006). Estas incluso pueden ser prolongadas por los diversos problemas que aquejan a los ríos a nivel global, como es el cambio climático (IPCC, 2001) o fenómenos naturales como La Niña en Sudamérica (Grimm *et al.*, 2000). Así, la influencia de los caudales bajos depende de la frecuencia, distribución y duración de dichos eventos de régimen bajo (Lake, 2000; Boulton y Lake, 2008), y además del aporte de las aguas subterráneas (Wood y Armitage, 2004). Entre los principales efectos detectados por la reducción de los caudales podemos mencionar los cambios progresivos de la calidad del agua, incluyendo el posible incremento de la temperatura, la disminución del oxígeno (Boulton, 2003) y la proliferación de perifiton detectados en otras latitudes (Suren *et al.*, 2003; Biggs *et al.*, 2005).

Los estudios sobre el efecto de los caudales bajos se concentran en las zonas templadas (Boulton, 2003; Wood y Armitage, 2004; Bae *et al.*, 2014; Calapez *et al.*, 2014). Por ejemplo, en sistemas intermitentes del Mediterráneo se ha observado que los hábitats lénticos-profundos llegan a desconectarse entre sí en los períodos de caudal bajo, y la comunidad se reduce a taxones exclusivos de estos hábitats (Boulton y Lake, 1992; Bonada *et al.*, 2006). Esto no ocurre así en ríos permanentes, donde se tiene un mayor balance de las abundancias de la comunidad, caracterizados por una alta concentración de la biodiversidad de macroinvertebrados en hábitats lénticos por el refugio que estos ofrecen en los períodos de sequía (Chessman *et al.*, 2010; Imberger *et al.*, 2016), si bien con niveles reducidos de biomasa (Walters y Post, 2011). Sin embargo, la baja predictibilidad de las sequías en sistemas acuáticos tropicales influye en el bajo

número de estudios reportados en ríos de montaña (Flecker y Feifarek, 1994), respecto a zonas de menor altitud (Chapman y Kramer, 1991; Rincon y Cressa, 2000; Covich *et al.*, 2003; Rincón, 2010). Específicamente la región altoandina, existe una variabilidad hidrológica por la presencia de la cordillera de los Andes, tanto de forma espacial y temporal de los caudales (Nouvelot *et al.*, 1995; Buytaert *et al.*, 2006). Esta variabilidad hidrológica, también se ve reflejada en arroyos de cabecera (Mosquera *et al.*, 2015), los cuales presentan un flujo permanente por los aportes de la lluvia horizontal y las aguas subterráneas, y las características de almacenamiento de estos suelo (Crespo *et al.*, 2012).

No obstante, dentro de la capacidad de las comunidades acuáticas para resistir a las condiciones de caudales bajos, se encuentran diferencias en el nivel de resistencia para cada grupo taxonómico (Rolls *et al.*, 2012; Olsen *et al.*, 2014), los mismos que están asociados al tipo rasgos biológicos para persistir estas condiciones extremas (Poff *et al.*, 1991; Poff, 1997; Bonada *et al.*, 2007b). Aunque, esto está ligado a la disponibilidad de refugios, caracterizados por la presencia de parches de sedimento estable o piedras de gran tamaño, la estabilidad de los márgenes de los ríos (Matthaei *et al.*, 2000), y el grado de afectación de la zona del hiporreico (Mathers y Wood, 2016).

En este mismo contexto, el estudio de Flecker y Feifarek (1994) es una de las pocas investigaciones que analizan la influencia temporal de los caudales bajos en los ríos de Sudamérica. Algunos estudios comparan los cambios de las comunidades acuáticas de acuerdo a los períodos de caudal lluvioso y seco. Por ejemplo, Jacobsen y Encalada (1998), Ríos-Touma *et al.* (2011) y Mesa (2012) observaron en ríos de las zonas media y baja de los Andes, un incremento del número de individuos de las comunidades acuáticas en la época seca.

Una alternativa para conocer el efecto de los caudales bajos en las comunidades acuáticas en ríos altoandinos, sin considerar otros factores de

influencia, es mediante el estudio de ríos poco alterados generalmente ubicado en las zonas de cabecera. Las zonas de cabecera se consideran muy importantes para el mantenimiento de la biodiversidad debido a su alta heterogeneidad, al proveer refugios ante condiciones extremas de temperatura, caudal, depredación e introducción de especies (Meyer *et al.*, 2007). En estos ecosistemas acuáticos de montaña es muy frecuente encontrar el dominio del orden Diptera (Jacobsen *et al.*, 1997), los cuales se pueden agruparse de acuerdo a las características físicas de los hábitats, al presentar una alta heterogeneidad y con sustrato grueso (Vimos *et al.*, *en revisión*).

En este contexto, la presente investigación tuvo como objetivo principal establecer la respuesta ante los caudales bajos de los principales taxones dominantes de la comunidad, en arroyos con una alta variabilidad hidrológica y según distintos tipos de hábitats. Cabe destacar que esta investigación tiene una gran relevancia para la región Andina, ya que es una de las primeras investigaciones que incluye muestras biológicas que se relacionan con indicadores hidrológicos de caudales bajos generados a partir de registros de flujo y temperatura a escala horaria durante 35 meses. Así, se buscó responder a las siguientes preguntas específicas: (i) ¿Es posible detectar relaciones directas de los principales taxones de macroinvertebrados acuáticos con indicadores hidrológicos de caudales bajos?; (ii) ¿Qué variables de temperatura y de caudal influyen más sobre las comunidades acuáticas en periodos de caudal bajo?, (iii) ¿Juega el tipo de hábitat un papel determinante en la dinámica de los principales taxones durante los caudales bajos?

6.3.MATERIALES Y MÉTODOS

6.3.1. Área de estudio

Este estudio fue realizado en la microcuenca alta del río Zhurucay

(superficie de 7.53 km²) ubicada al sur del Ecuador (9,662,500 m N, 9,658,750 m S, 694,630 m O y 698,010 m E, PSAD56 - UTM Zona 17S) sobre los 3,600 m s.n.m., perteneciente a la cuenca del río Jubones. El tipo de cobertura vegetal dominante es herbáceo (pajonal) con algunos escasos parches ribereños de árboles de Quinua (e.g. *Polylepis incana* Kunth y *Polylepis reticulata* Kunth) y arbustos nativos, caracterizado por una presión antropogénica baja (Hampel *et al.*, 2010). El clima en la zona de estudio se caracteriza por una precipitación media anual de $1,289 \pm 142.3$ mm año⁻¹, con valores de precipitación bajos entre los meses de junio a septiembre y altos de octubre a mayo (Padrón, 2013). La temperatura promedio del agua en el período de estudio se ubicado en 9.7 °C, con una amplitud máxima en un mismo día de 7°C (Fig. 6.1).

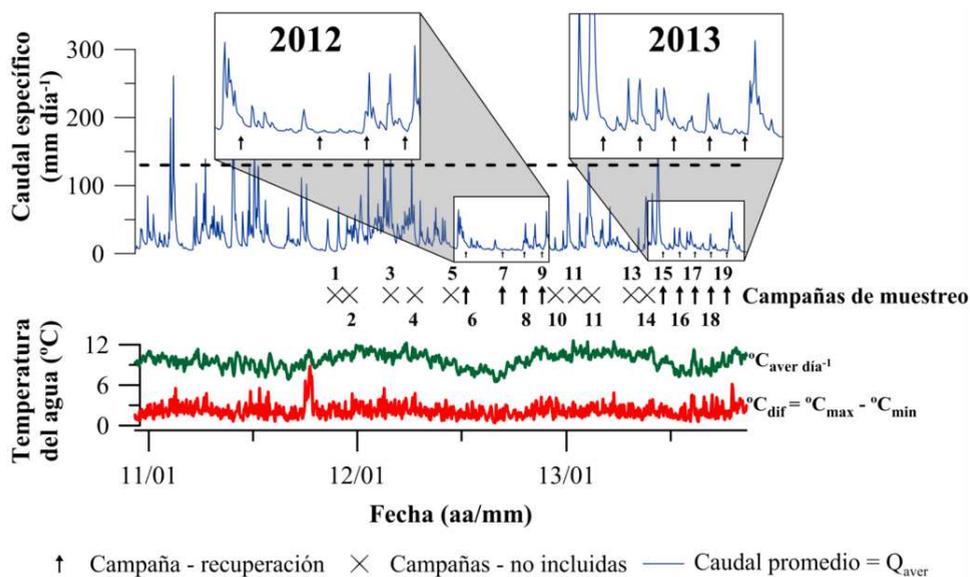


Figura 6.1. Hidrograma promedio por unidad de área de los cuatro sitios de estudio ubicados en la microcuenca del río Zhurucay; se identifica los dos períodos estables del caudal (2012 y 2013). Las flechas indican las campañas con períodos de caudal base o bajo.

Además se presente los valores promedios diarios de la temperatura del agua, y a su vez el rango de datos diarios.

Cuatro tramos (de órdenes de río 2 a 4) de 50 metros de longitud fueron establecidos dentro de la microcuenca de estudio, con áreas vertientes entre 0.38 km² (S2) y 3.28 km² (S3). Respecto a las condiciones hidráulicas de dichos tramos, los valores registrados en los períodos de caudal bajo o estable (N = 171, Fig. 6.1) tuvieron una velocidad promedio de 0.277 ± 0.221 m s⁻¹ (\pm desviación estándar) y un calado promedio de 14.9 ± 7.6 cm. Los caudales circulantes en promedio variaron entre 10.59 l s⁻¹ en S1 y 92.48 l s⁻¹ en S3; para más detalles, ver capítulo 4 de la tesis.

6.3.2. Métodos

Cinco secciones transversales fueron establecidas en cada uno de los cuatro tramos (50 m longitud) para el registro de información abiótica y biótica. En cada sección se realizaron un total de 19 campañas de forma aproximadamente mensual de acuerdo a las condiciones climáticas y logísticas, entre los meses de diciembre de 2011 a octubre de 2013.

6.3.2.1. Muestreo biótico

En el centro de cada sección transversal se recolectaron muestras de macroinvertebrados mediante el uso de una red Surber modificada (área: 625 cm²; 250 μ m net mesh; esfuerzo de muestreo: 30 s), se removió de forma vigorosa el sustrato del río con el uso de las manos el área delimitada con la red, de esta forma los organismos fueron arrastrados hacia el fondo de la malla. Cada muestra recolectada fue colocada en frascos debidamente etiquetados con una porción de formol al 4% para su preservación y traslado al laboratorio. En laboratorio, el exceso de formol, arena y limo fueron eliminados con el objeto de facilitar la visualización, separación e identificación de los organismos bajo el

estereomicroscopio (Olympus SZ-6145TR). Los organismos fueron identificados hasta el nivel más bajo de determinación (usualmente género) con el uso de claves de identificación (Domínguez *et al.*, 2009), excepto para algunos taxones: Hydrachnidae, Gasteropoda, Oligochaeta, Sphaeriidae, Chironomidae y Xiphocentronidae, debido al escaso conocimiento en la región y compleja taxonomía (Acosta y Prat, 2010).

6.3.2.2. *Muestreo abiótico*

En cada sección transversal (19), se realizaron varias mediciones hidráulicas; la profundidad (m), el ancho de la lámina de agua (m) y la velocidad media ($m\ s^{-1}$) registrada al 60% del calado (Wyżga *et al.*, 2012), con el uso de un caudalímetro de hélice (HydroMate CMC3, Sydney, Australia). Además se determinaron las proporciones de cada tipo de sustrato en el hábitat muestreado (cobertura del área de la red Surber: $25 \times 25\ cm^2$) según seis grupos: limo ($< 0.006\ mm$), arena (0.006 a $0.2\ mm$), grava (0.2 a $20\ mm$), guijarro (20 a $60\ mm$), canto rodado (60 a $250\ mm$) y bloque ($>250\ mm$) (Elosegi, 2009). Por último, a partir de estaciones de aforo cercanas a cada tramo de monitoreo, se registraron los caudales y las temperaturas con la ayuda de sensores de nivel (Mini-Diver DI1501 and Baro-Diver DI500, Schlumberger Water Services, Francia) con un intervalo de medición de 5 min. Posteriormente, dichos datos fueron promediados por hora.

6.3.3. *Análisis hidrológico*

En un estudio anterior, en el contexto de esta misma investigación se observó una similitud de los cuatro regímenes de flujo en una misma escala de comparación ($l\ m^{-2}\ día^{-1}$) y del promedio Q_{aver} de los caudales diarios (Vimos, *en revisión*). Esta similitud hidrológica entre los cuatro tramos permite agrupar las muestras (abióticas y bióticas) y obtener un número representativo para el conjunto del estudio, el cual garantiza la robustez en los análisis.

Para determinar el efecto de los caudales bajos en las comunidades acuáticas, se seleccionaron los períodos estables de caudal en base a las características del régimen de flujo analizadas a escala horaria anteriores a las campañas de muestreo. Se descartaron de los análisis las campañas de muestreo que presentaron caudales picos previos superiores al percentil Q_5 (70.3 mm día⁻¹; Vimos, en revisión) en un periodo menor a 30 días. Tampoco se incluyeron en los análisis las campañas de muestreo que se encontraban aisladas entre dos crecidas superiores al caudal percentil Q_5 .

Una vez identificados los períodos de caudal bajo, el Q_{aver} y la T_{aver} se utilizó en el presente estudio para el cálculo de 14 índices hidrológicos relacionados con el tipo de flujo y con la temperatura (Tabla 6.1), por cada campaña de muestreo. Dichos índices fueron desarrollados en base a la respuesta al cambio de temperatura observados por Huryn (1990) para el desarrollo larvario de los chironomidos en aproximadamente 16 días en ríos de montaña en la cuenca de las montañas Apalaches y de los indicadores desarrollados por Wood y Armitage (2004). En base a los posibles cambios en las proporciones de la comunidad bentónica en río atribuidas al voltinismo y al efecto de la temperatura sobre el ciclo de vida (Huryn, 1990; Cortes, 1992). Para este estudio se consideran rasgos superiores e inferiores a estos períodos de tiempo (± 15 días) con el objeto detectar algún cambio en la comunidad. Por último, los taxones raros con una abundancia menor al 0.01% fueron descartados de los análisis.

Tabla 6.1. Listado de 14 índices hidrológicos calculados a partir de datos horarios de caudal y de la temperatura para cada campaña de muestreo.

ACRONIMO	Unidad	DESCRIPCIÓN
Q _{ave} LP	mm día ⁻¹	Caudal promedio desde el último caudal pico mayor al Q ₅ hasta la fecha de muestreo.
Q _{mov} (n)DIA	mm día ⁻¹	Media móvil del caudal de los últimos <i>n</i> días (donde <i>n</i> = 7, 15 y 30 días).
T _{mov} (n)DIA	°C	Media móvil de la temperatura de los últimos <i>n</i> días (donde <i>n</i> = 7, 15 y 30 días).
HsLF<Q ₇₅	Horas	Número de horas por debajo del caudal Q ₇₅ .
T _{max} LP	°C	Temperatura máxima registrada entre el ultimo caudal pico mayor a Q ₅ hasta la fecha de muestreo.
Q _{min} LP	mm día ⁻¹	Caudal mínimo entre el último caudal pico mayor al Q ₅ hasta la fecha de muestreo.
D15T _m T _a	°C	Diferencia del promedio de las temperaturas máximas diarias en los últimos 15 días menos el promedio de las temperaturas medias diarias de los últimos 15 días
G _{acum} DPF	°C dia ⁻¹	Numero de Grados por día acumulados desde el último caudal pico hasta el momento del muestreo.
DWFI	mm día ⁻¹	Media móvil de 7 días más baja desde el último caudal pico Q ₅ hasta el día de muestreo, adaptado de Wood y Armitage (2004)
SDQLP		Desviación típica del caudal, desde el momento del pico de la última crecida hasta el momento del muestreo

6.3.4. Análisis estadístico

Primero, se evaluó la similitud de las características físicas, en base a las variables de velocidad, calado y tipo de sustrato registrado en los períodos de caudal de los hábitats de las 19 secciones transversales mediante un análisis de componentes principales (PCA), las que se agruparon por las distancias Euclidianas (Single linkage). La complejidad de los hábitats está directamente relacionada con la re-colonización de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en los períodos de caudal estable (O'connor, 1991; Taniguchi y Tokeshi, 2004), y a su vez con los rasgos biológicos (Bonada *et al.*, 2007a; Bonada *et al.*, 2007b). Previamente las variables físicas que se correlacionaba (Spearman $r > 0.8$) fueron descartadas de este análisis. Se transformaron las proporciones de los

sustratos ($\text{seno}^{-1}(\text{raíz}(Y))$) y las de velocidad (ln) y caudal (ln) para obtener una mayor homogeneidad de varianzas y variables cercanas al modelo normal (Quinn y Keough, 2002). Se utilizó el promedio de nueve observaciones por cada sección transversal (19 secciones \times 9 campañas) para todas las variables física.

Con el objetivo de evaluar la similitud de composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados respecto a los grupos identificadas en el PCA se realizó un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS). Previamente, se construyó una matriz de similitud (índice de Bray-Curtis) con las densidades de cada taxón previamente transformadas (raíz cuadrada) y estandarizado por la media, para los valores de estrés de la ordenación indican el grado de confiabilidad de la representación de similitud en un espacio reducido (NMDS 2 dimensiones). Adicionalmente, se ejecutó un análisis de similitud (ANOSIM), a partir del índice de Bray-Curtis para determinar las diferencias entre los grupos y las campañas de muestreo (Clarke y Gorley, 2006). Este análisis calcula un estadístico global $-R$ (Análogo al F en ANOVA) el cual varía entre -1 a 1 . Por últimos, se realizó una análisis de los porcentajes de similaridad (SIMPER) para determinar los taxones más influyentes ($> 70\%$ del porcentaje acumulativo) en esta diferenciación. Estos análisis fueron realizados en el programa PRIMER (Clarke y Gorley, 2006).

Respecto al último incremento de caudal, se analizó la variación temporal del caudal y la temperatura al estabilizarle el régimen del flujo para los dos períodos de investigación. Estos períodos fueron usados en el análisis exploratorio entre las variables hidrológicas y los taxones; en donde las densidades de los taxones presentaron una amplia fluctuación entre muestras y en el tiempo. Para disminuir esta asimetría de la comunidad y obtener una mayor robustez en los resultados se calculó la media recortada de los 10 taxones dominantes (representando el 85% de toda la comunidad). Este método elimina el 10% de los valores extremos (tanto altos y bajos), el cual no influye en el cálculo y es mejor

que la media aritmética (García Pérez, 2006). Finalmente, las relaciones de la densidad de taxones y las variables hidrológicas se estimaron para los 10 taxones dominantes. Las tres ecuaciones generales de respuesta probadas de los organismos bentónicos fueron: lineal y el potencial ó su equivalente ln.

Por último, se realizó una correlación cruzada (Spearman) de los índices hidrológicos mediante el programa SPSS (versión 20; IBM/SPSS, Inc., Armonk, New York), con el objeto de seleccionar las variables con mayor sentido ecológico y poco correlacionadas (Spearman Rho < 0.5), debido a la redundancia de diversos índices hidrológicos (Olden y Poff, 2003).

6.4.RESULTADOS

El análisis de componentes principales (PCA) mostró una explicación del 61% de la variación de las muestras respecto a las variables físicas de los hábitats (Fig. 6.2). El primer componente se correlacionó principalmente con la proporción de sustrato limo, así como con el calado; estas variables se asociaron especialmente con el conjunto de muestras que llamamos Grupo 1 (G1) cuyas características se detallan especialmente en el Anexo L. El segundo componente se correlacionó con la proporción de canto rodado y de grava. La proporción de canto rodado fue alta en las secciones correspondientes al grupo 3 (G3), que además tienen una proporción mayor del sustrato guijarro. Respecto al sustrato grava, este se relacionó con las secciones de los grupos 2 (G2) y 4 (G4).

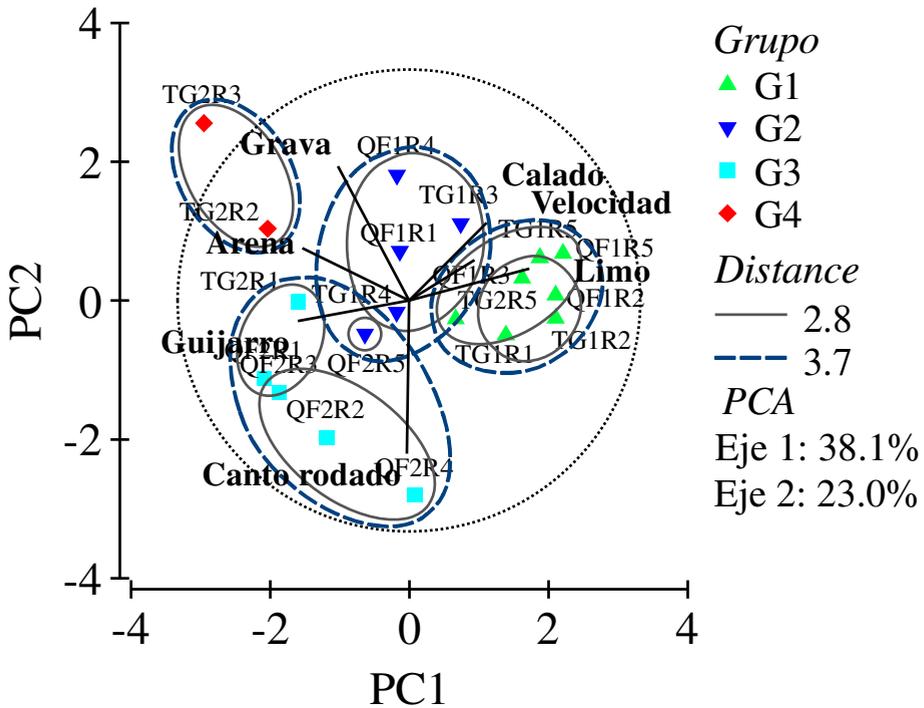


Figura 6.2. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables físicas de los hábitats de 19 secciones transversales agrupados en función de sus similitudes. Los óvalos en azul entrecortado y en gris muestran la distancia Euclidiana asociada a los grupos (clusters) resultantes del análisis.

En la figura 6.3, se observa un descenso a lo largo del tiempo del caudal promedio de los últimos 15 días antes del muestra, la cual se ajusta logaritmos de $r^2 = 0.70$. En cambio, se presenta un cierto ascenso para la temperatura media de los últimos 15 días con un ajuste logarítmico de $r^2 = 0.14$, aunque con una variación anual.

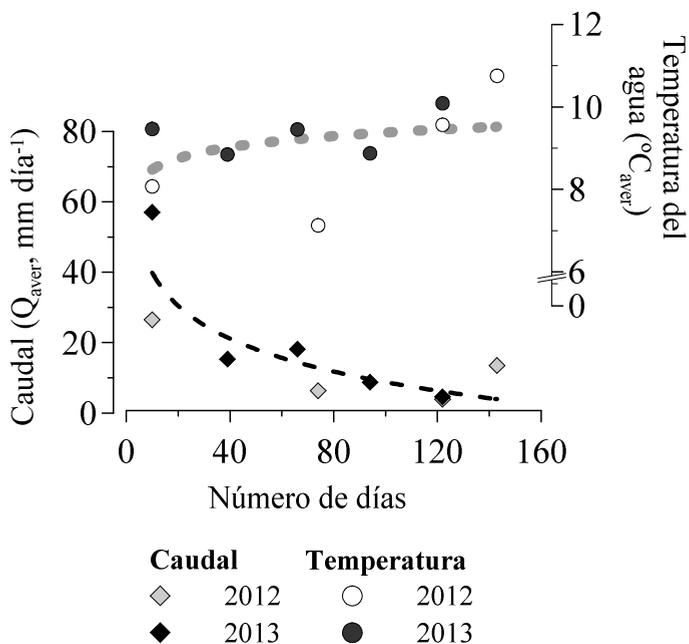


Figura 6.3. Variación temporal del caudal y la temperatura media registrada en los últimos 15 días hasta la fecha de muestreo. El caudal se encuentra identificado con rombos en color gris para el 2012 y negro para el 2013. La temperatura se identifica con círculos en color sin relleno para el 2012 y en negro para el 2013. Curvas de ajuste logarítmicas se encuentran visualizadas para las dos variables.

En los cuatro arroyos estudiados los muestreos de la comunidad indicaron una densidad promedio 6,673 ind. m⁻² en el período de caudales bajo, agrupados en 40 taxones. Cuatro taxones representaron más del 60% de la comunidad: Orthocladiinae (33.8%) y Chironominae (9.9%) de la familia Chironomidae, Girardia (20.7%) del orden Tricladida e Hyalella (7.4%) del orden Amphipoda. Las abundancias fueron menores al 5% en el resto de taxones bentónicos. Metrichia (3.2%) y Ecuaphlebia (2.2%) fueron los dos únicos taxones que sobresalieron entre los ordenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera.

Los cuatro grupos de hábitat difirieron en términos de composición taxonómica (ANOSIM; Global R = 0.592; P = 0.01; Tabla 6.2) y en una menor proporción de forma temporal (ANOSIM; Global R = 0.045; P = 0.024).

Tabla 6.2. Resultados del análisis de similaridad (ANOSIM) entre las comunidades (disimilaridad de Bray-Curtis) por grupos de hábitats.

Grupo	Estadístico R	Nivel de significación %
G1, G2	0.332	0.2
G1, G3	0.778	0.1
G1, G4	0.860	0.1
G2, G3	0.446	0.1
G2, G4	0.706	0.1
G3, G4	0.802	0.1

En la figura 6.3 se observa las agrupaciones de la composición de la comunidad (NMDS, valores de estrés = 0.21) de acuerdo al tipo de hábitat. Las diferencias por el tipo de hábitat se deben a las abundancias de ciertos taxones asociados al sustrato fino (G1), concretamente Orthoclaadiinae y *Metrichia*. *Girardia* tuvo una mayor proporción en los sustratos de menor tamaño (grava) y mayor calado (hábitats del G2). Chironominae prevaleció en sustratos de canto rodado y guijarro (G3). Y específicamente en los sustratos de grava y arena, se presentaron *Hyaella* y *Oligochaeta* (Anexo M).

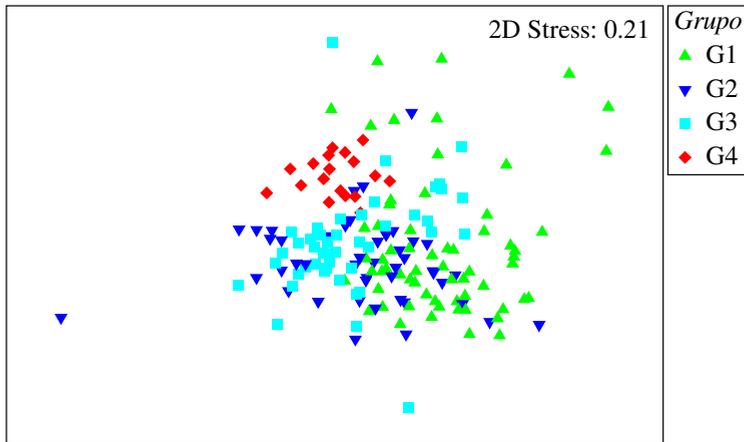


Figura 6.4. Ordenación de los grupos de hábitat, obtenidos mediante escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) de la composición de la comunidad según las características del hábitat (grupo).

Respecto a los indicadores hidrológicos, gran parte de ellos tuvieron una alta correlación (Spearman $\rho > 0.8$). Las únicas variables que no tuvieron una correlación (Spearman $\rho < 0.5$) entre sí fueron $T_{\text{mov}15\text{DIAS}}$, $D15T_mT_a$ y DWFI (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Coeficiente de correlación de Spearman entre las variable hidrológicas.

	Q _{ave} LP	Q _{mov} 7DIA	Q _{mov} 15DIA	Q _{mov} 30DIA	T _{mov} 7DIAS	T _{mov} 15DIAS	T _{prom} 30DIAS	HsLF <Q25	T _{max} LP	Q _{min} LP	D15T _m T _a	G _{acum} DPF	DWFI	SDQ LP
Q _{ave} LP	1	0.964	0.964	0.879	0.115	-0.2	0.103	-0.912	0.055	0.988	0.067	-0.049	0.733	0.842
Q _{mov} 7DIA		1	0.927	0.842	0.091	-0.139	0.128	-0.912	0.079	0.952	0.067	-0.049	0.794	0.903
Q _{mov} 15DIA			1	0.939	0.115	-0.2	0.067	-0.899	0.127	0.939	0.251	-0.049	0.648	0.782
Q _{mov} 30DIA				1	0.321	-0.018	0.219	-0.847	0.345	0.855	0.281	0.14	0.636	0.745
T _{prom} 7DIAS					1	0.697	0.498	-0.304	0.915	0.127	-0.018	0.906	0.018	-0.079
T _{prom} 15DIAS						1	0.833	-0.071	0.794	-0.188	0.318	0.918	-0.236	-0.273
T _{prom} 30DIAS							1	-0.253	0.535	0.152	0.261	0.707	0.116	0.061
HsLF<Q25								1	-0.33	-0.912	-0.163	-0.22	-0.64	-0.692
T _{max} LP									1	0.042	0.306	0.918	-0.079	-0.115
Q _{min} LP										1	-0.018	-0.036	0.782	0.83
D15T _m T _a											1	0.193	-0.343	-0.08
G _{acum} DPF												1	-0.188	-0.255
DWFI													1	0.903
SDQLP														1

A continuación se muestran las respuestas de los taxones (cinco) a dos variables hidrológicas (DWFI, T_{prom} 15 días observados en tres grupos de hábitats. Resultados similares a DWFI de los taxones a las variables del caudal (Q_{aveLP} , $Q_{mov7DIA}$, $Q_{mov15DIA}$, $Q_{mov30DIA}$) se presentaron, dichas gráficas se excluyeron. Estos macroinvertebrados representan más del 70% de toda la comunidad de las muestras recolectadas en los arroyos de Zhuruca y en los períodos de caudal bajo. Se excluyeron los resultados de los grupos Oligochaeta e Hydracarina los cuales agrupa a un número géneros o especies no definidas en esta investigación. El grupo de hábitat G4 se omitió por el bajo número de muestras para los análisis.

En la figura 6.4, se puede observar que existe una relación negativa entre DWFI y los cuatro taxones considerados en función de una ecuación logarítmica utilizada en todos los casos; aunque dicha relación depende del tipo de hábitat. El efecto de esta variable fue constante para todos los taxones en los hábitats G1. En cambio, en los hábitats G2, dicha relación solo se observó con Orthocladiinae y Chironominae; dichas tendencias no fueron claras para *Girardia* y *Ecuaphlebia*. En los hábitats G3, se observa una fuerte relación negativa de Orthocladiinae con el incremento de los caudales bajos; esta tendencia se mantuvo para Chironominae y *Girardia* en menor grado.

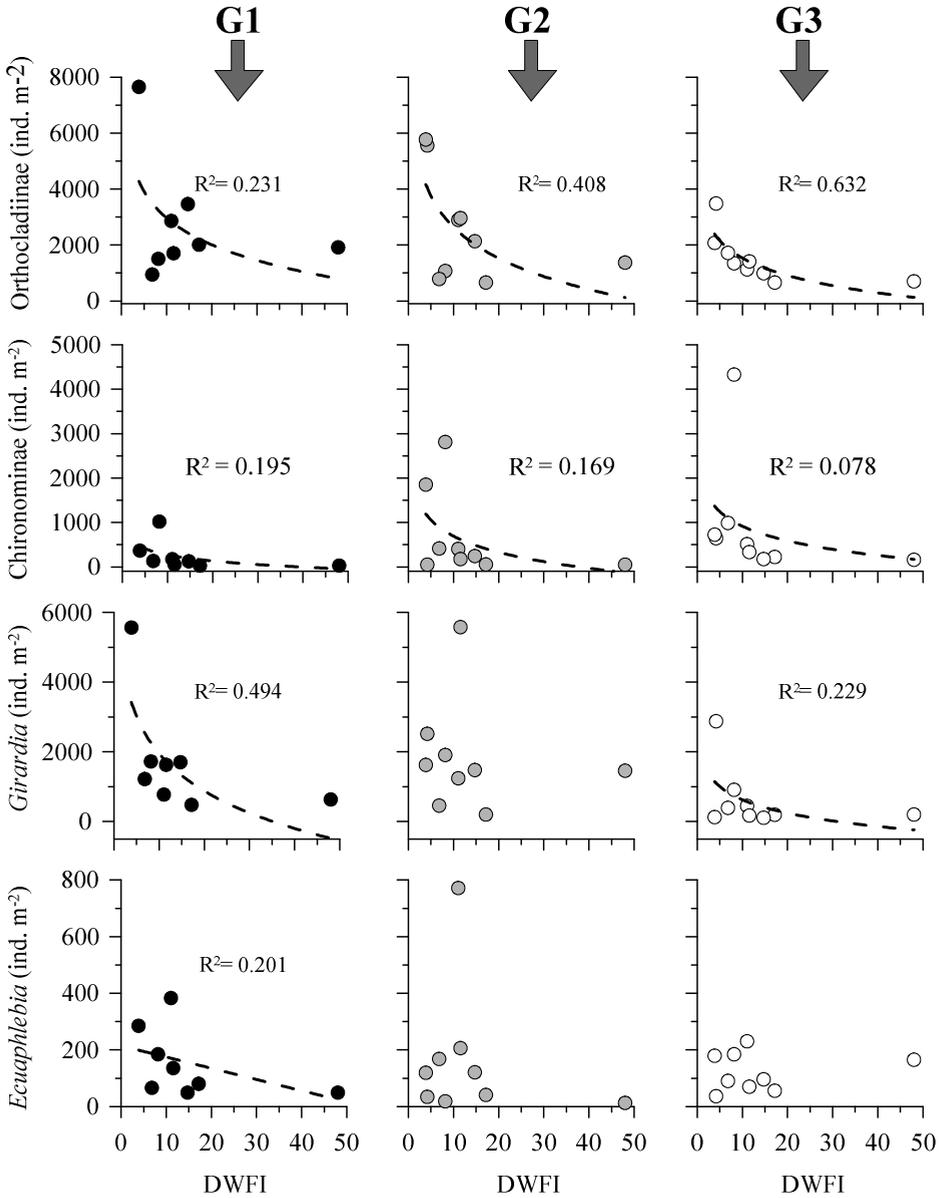


Figura 6.5. Relaciones entre cuatro taxones y el índice de sequías, DWFI. Se muestra con línea discontinua el ajuste de los datos a una curva logarítmica o una recta.

Respecto a la influencia de la temperatura promedio de los últimos 15 días, la relación fue negativa para tres taxones (Fig. 6.5). En los hábitats G1 y G2 se mantuvo esta relación negativa con Orthoclaadiinae, *Hyaletta* y *Ecuaphlebia*. Los resultados en G3 solo fueron significativos para *Hyaletta* y *Ecuaphlebia*.

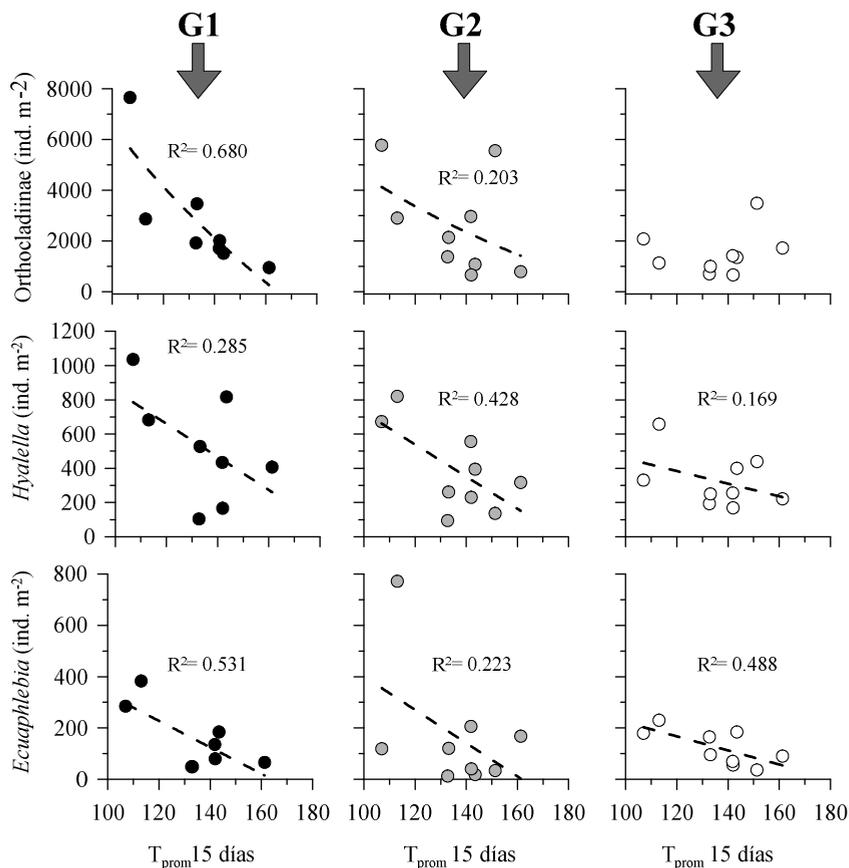


Figura 6.6. Relaciones entre tres taxones y la variable temperatura media móvil de los últimos 15 días. Se muestra con línea discontinua el ajuste de los datos a una curva logarítmica o una recta.

6.5.DISCUSIÓN

Gran parte del conocimiento de la dinámica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos se concentran en ríos de zonas templadas (Bonada *et al.*, 2007b; Datry, 2012), las cuales presentan una estacionalidad climática bien marcada al igual que muchas de sus especies (Wood *et al.*, 2010). Esta estacionalidad también se ve reflejada en el sincronismo (ciclo de vida) de ciertas especies en ríos de montaña de Argentina (Miserendino y Pizzolon, 2003; Hollmann y Miserendino, 2008), aunque es poco clara para ciertas especies (Hollmann y Miserendino, 2006). De ahí, que los caudales bajos jueguen un papel importante en la composición y estructura de las comunidades, por la sensibilidad que tienen algunas especies a las condiciones de estrés hídrica (Wills *et al.*, 2006; Dewson *et al.*, 2007; Burk y Kennedy, 2013), el cual está directamente relacionado con el hábitat disponible para las comunidades acuáticas (Lake, 2003). Específicamente en ríos andinos con una alta variación hidrológica (Mosquera *et al.*, 2015) este trabajo ha permitido encontrar una relación entre los principales macroinvertebrados acuáticos y los indicadores de caudal y de temperatura en los períodos de caudal bajo.

La revisión bibliográfica realizada indica que el efecto de las sequías se ha investigado principalmente en arroyos permanentes que se secan por la falta de precipitación en ríos de Nueva Zelanda (Caruso, 2002). Sin embargo, son muy escasos los estudios sobre la influencia de los caudales bajos, sin llegar a secarse el lecho del río (James *et al.*, 2008). De ahí que uno de los factores importantes en la influencia de los caudales bajos es la configuración física de los hábitats (Wood y Armitage, 2004); en esta investigación dicho factor fue considerado mediante los análisis independientes en cuatro grupos de hábitats. Estos factores físicos influyeron en la densidad de ciertos taxones, seguramente por la mayor disponibilidad de alimento y refugios en ambientes complejos, los cuales pueden

cambiar de forma gradual con la disminución del caudal al igual que las comunidades (Boulton, 2003).

Para dichos grupos de hábitats se identificaron dos variables físicas fundamentales, y las tendencias de sus relaciones fueron consistentes para los cinco taxones dominantes, aunque con una variación de la intensidad del efecto por el tipo hábitat. Las diferencias de hábitats se resumen en dos variables del sustrato, principalmente la proporción de sustrato fino (PC1) y sustrato de cantos y grava (PC2). Entre las variables significativas está el índice de sequía (DWFI), la cual es buena descriptor de sus efectos en estudios con macroinvertebrados (Wood y Armitage, 2004). Dichas tendencias de los resultados fueron coherentes con otros indicadores hidrológicos de caudal (e.g. $Q_{\text{mov}7\text{DIA}}$, $Q_{\text{mov}15\text{DIA}}$, $Q_{\text{mov}30\text{DIA}}$), los mismos que se pueden utilizar en otros estudios para su comparación, al presentar una correlación de Spearman $Rho > 0.6$. También se identificó a la variable $T_{\text{pro}15 \text{ días}}$, la cual es poco usada en el monitoreo de forma continua en ríos naturales; pero habitual en estudios de ríos regulados por hidroeléctricas (Valentin *et al.*, 1995; Céréghino *et al.*, 2002; Timusk *et al.*, 2016).

En este estudio se destaca el dominio de la familia Chironomidae, con algunas especies típicas de ríos de alta montaña, encontradas sobre los 3,200 m de altitud en ríos de Colombia, Ecuador y Perú (Prat *et al.*, 2013). Los taxones de esta familia habitualmente son conocidos por ser pioneros en la recolonización de ecosistema acuáticos (Williams, 1977; Acuña *et al.*, 2005), debido a su capacidad de sobrevivir en refugios en los períodos sequía, y al reiniciarse con el flujo de agua (Rüegg y Robinson, 2004; Chester y Robson, 2011; Bogan *et al.*, 2015). Esto se vio reflejado con el aumento de la densidad de Orthocladiinae y Chironominae para todos los hábitats con el descenso de la magnitud de los caudales en la época seca en los años 2012 y 2013, aunque esta tendencia no fue del todo consistente en el tiempo. Sin embargo, esta relación con el caudal es comparable a la respuesta

observada en ríos Alpinos (Rüegg y Robinson, 2004), en los cuales se analizaron la disminución temporal del caudal asociado al incremento de las densidades de Chironomidae. Aunque, en condiciones extremas de caudales bajos (sequías), se puede presentar una pérdida de especies pertenecientes a esta familia, ante la sensibilidad de algunos taxones a las pérdidas de flujo, resultados que se observaron en ríos al sureste de Arizona en EE.UU por (Cañedo-Argüelles *et al.*, 2016). De ahí que Cañedo-Argüelles *et al.* (2016), sugieren que las especies de esta familia son buenas indicadoras de la condición local de los hábitats y de sequías en los ríos.

Otra de las variables relacionadas con Orthocladiinae y Chironominae fue la temperatura media móvil de los últimos 15 días. Hay varios factores que influyen en la temperatura del agua en los períodos de caudales bajos, desde el tipo de vegetación de ribera hasta la hidromorfología, los cuales influyen en el incremento de la temperatura del caudal de los arroyos (Kiffney *et al.*, 2003; Bücker *et al.*, 2010; Groom *et al.*, 2011). La falta de conocimiento de las especies que la componen y de los ciclos de vida de estas dos subfamilias, dificulta su interpretación. Aunque, se ha demostrado que la temperatura es un factor muy importante en el desarrollo de sus diferentes estadios larvarios de los Chironomidos, de acuerdo a la revisión realizada por Eggermont y Heiri (2012). Por tanto, a partir de estos resultados, y los observados en otras latitudes, es posible que ciertas especies se hayan adaptado a estas condiciones de flujo mínimas. Si bien, el manteniendo de los caudales hasta su completa desecación en el canal no se pudo evaluar, es posible que ciertas especies se vean afectadas, a partir de continuos monitoreos con caudales bajos.

En cambio, es conocida la gran sensibilidad que tienen los organismos pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT) a la reducción del caudal (Wills *et al.*, 2006; Dewson *et al.*, 2007). Este efecto se ha experimentado en ríos cuasi-prístinos de la región de Wairarapa en Nueva Zelanda,

con la disminución de las densidades de los taxones comunes de EPT respectivamente por la derivación de los caudales en los períodos de sequía (Dewson *et al.*, 2007). En esta investigación los EPT representaron tan solo el 12% de todas las muestras (N = 171) recolectadas en los periodos de caudales bajos. De los dos principales taxones pertenecientes al grupo EPT, el único género con una respuesta respecto a los caudales bajos fue *Ecuaphlebia* de la familia Leptophlebiidae; sin embargo, en contra de lo esperado, este mostró una cierta tendencia negativa con el incremento del índice de sequías solo en los hábitats del grupo G1 (sustrato fino y calado mayor). Los resultados tuvieron una mayor consistencia en los distintos hábitats con el incremento de la temperatura, que se relacionó negativamente con su densidad. Aunque se desconoce las estrategias de vida de este género, algunas especies de la misma familia pueden tener resistencia a las sequías por sus rasgos biológicos específicos, aunque otras especies presentan una disminución de la densidad (Robson *et al.*, 2011), por tanto hay diversas respuestas según distintas especies de la misma familia. Por otra parte en ríos de montaña de Argentina, se tiene emergencia de adultos en los períodos de verano e invierno (Baggiano *et al.*, 2011). Por tanto, la respuesta más aproximada a la disminución del caudal por parte de *Ecuaphlebia*, es la pérdida de las características de flujo de preferencia de este taxón, los cuales son habituales en zonas de corrientes de acuerdo a resultados obtenidos en el capítulo 5 de esta tesis. De esta forma, este género podría ser un grupo potencial de los EPT en el estudio de caudales ecológicos en ríos de alta montaña. Claros ejemplos de los efectos de las consecuencias sobre procesos ecológicos del cambio de régimen de caudales en las especies acuáticas y de ribera se tienen a nivel mundial (Dudley y Platania, 2007; Martínez *et al.*, 2013; Carlisle *et al.*, 2014).

Otro de los grupos abundantes en estos arroyos andinos es el género *Hyaella*, que se relacionó negativamente con el incremento de la temperatura. La

temperatura es un factor muy importante en el control de los estados reproductivos de las especies de este género (March, 1977; Torres *et al.*, 2015). Sin bien, en ríos del Brasil se tuvo un incremento significativo de individuos (*Hyalella carstica*) previo a la desecación completa del río, los mismos que vuelven a recolonizar al incrementar el caudal circulante (Torres *et al.*, 2015). Sin embargo, es posible que se tenga una pérdida de especies dentro de este mismo género encontrado a esta altitud al cesar el flujo en el cauce, resultados que fueron observados en ríos de Australia para especies pertenecientes a *Gammarus* (Imberger *et al.*, 2016). Por tanto, las tendencias encontradas de *Hyalella* sugieren que si estos caudales bajos llegan a secar el lecho del río, es posible que corresponda a una especie sensible al cambio del caudal y se pierdan, ya que dicho género no presentó un incremento en su densidad comparable a otras regiones de Sudamérica (Torres *et al.*, 2015)..

Por último, *Girardia* (filo Platyhelminthes), en los períodos de caudal bajo representaron el segundo más abundantes de toda la comunidad, con un 20%. Se observó una respuesta negativa de este taxón con el incremento de los caudales mínimos, tiene mucha relación con las características morfológicas de este filo, poco adaptadas a los ríos de caudales altos (Tomanová y Usseglio-Polatera, 2007). De ahí que este grupo es habitual en sistemas lénticos de alta montaña (Alba-Hincapié *et al.*, 2016; Gómez *et al.*, 2016) o arroyos de cabecera (Mauad *et al.*, 2015), aunque en zonas de menor altitud, las proporciones encontradas en esta investigación son poco comparables a los obtenidos en los ríos de Argentina (< 0.5%) (Miserendino, 2009). En este contexto, es posible que la estabilidad del caudal o los caudales bajos encontrados en estos arroyos permite a *Girardia* del orden Tricladida un mejor desarrollo tanto en crecimiento y en densidad, en base a una estrategia asexual y sexual de reproducción que estos tienen (Beveridge, 1982).

6.6. CONCLUSIONES

Los índices hidrológicos propuestos son la mejor aproximación de un análisis ecohidrológico temporal de las comunidades acuáticas en arroyos altoandinos; los cuales permiten detectar cambios en los principales taxones de la comunidad respecto a los caudales bajos, debido principalmente al incremento de la temperatura o la reducción del caudal. Si bien nuestros tramos de estudio no llegan a secarse, este estudio demuestra la importancia de mantener un caudal constante en los ríos en los períodos de caudal bajo. Aunque el escaso conocimiento de la ecología de muchas especies acuáticas en Sudamérica dificulta su comprensión, esta investigación aporta en cierta manera las posibles tendencias a los cambios hidrológicos, base para los estudios de caudales ecológicos.

De ahí que es trascendental que las infraestructuras de gran importancia de captación de agua para consumo o riego en la región incluyan un programa de manejo de un caudal ecológico. En dichas infraestructuras, generalmente se mantienen de forma persistente niveles bajos de caudal y aún más en las épocas de sequía, los cuales podrían tener un efecto negativo sobre toda la comunidad acuática, no solo con la extinción de especies sensibles a la disminución de los caudales, sino incluso sobre las especies dominantes.

6.7. REFERENCES

- 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.
- Acuña, V., Muñoz, I., Giorgi, A., Omella, M., Sabater, F., & Sabater, S. 2005. Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society*, **24**, 919-933.
- Alba-Hincapié, Á.M., González-Rey, G., & Longo, M. 2016. Macroinvertebrados asociados a macrófitas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana*, **17**.

- Bae, M.J., Chon, T.S., & Park, Y.S. 2014. Characterizing differential responses of benthic macroinvertebrate communities to floods and droughts in three different stream types using a Self-Organizing Map. *Ecohydrology*, **7**, 115-126.
- Baggiano, O., Schmidt, D., Sheldon, F., & Hughes, J. 2011. The role of altitude and associated habitat stability in determining patterns of population genetic structure in two species of *Atalophlebia* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Freshwater Biology*, **56**, 230-249.
- Beveridge, M. 1982. Taxonomy, environment and reproduction in freshwater triclads (Turbellaria: Tricladida). *International journal of invertebrate reproduction*, **5**, 107-113.
- Biggs, B.J., Nikora, V.I., & Snelder, T.H. 2005. Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Research and Applications*, **21**, 283-298.
- Bogan, M.T., Boersma, K.S., & Lytle, D.A. 2015. Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasedational drought in arid-land headwater streams. *Freshwater Biology*, **60**, 2547-2558.
- Bonada, N., Dolédec, S., & Statzner, B. 2007a. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, **13**, 1658-1671.
- Bonada, N., Rieradevall, M., & Prat, N. 2007b. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Bonada, N., Rieradevall, M., Prat, N., & Resh, V.H. 2006. Benthic macroinvertebrate assemblages and macrohabitat connectivity in Mediterranean-climate streams of northern California. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 32-43.
- Boulton, A., & Lake, P. 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. *Freshwater Biology*, **27**, 99-121.
- Boulton, A.J. 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, **48**, 1173-1185.
- Boulton, A.J., & Lake, P.S. 2008. Effects of drought on stream insects and its ecological consequences. In J. Lancaster and R. Briers (Eds.), *Aquatic insects: challenges to populations*. (pp. 81-102). Wallingford, UK: *CABI Publishing*.
- 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. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, **177**, 267-282.
- Burk, R.A., & Kennedy, J.H. 2013. Invertebrate communities of groundwater-dependent refugia with varying hydrology and riparian cover during a suprasedational drought. *Journal of Freshwater Ecology*, **28**, 251-270.
- Buytaert, W., Celleri, R., Willems, P., Bièvre, B.D., & Wyseure, G. 2006. Spatial and temporal rainfall variability in mountainous areas: A case study from the south Ecuadorian Andes. *Journal of hydrology*, **329**, 413-421.
- Calapez, A.R., Elias, C.L., Almeida, S.F., & Feio, M.J. 2014. Extreme drought effects and recovery patterns in the benthic communities of temperate streams. *Limnetica*, **33**, 281-296.

- Cañedo-Argüelles, M., Bogan, M.T., Lytle, D.A., & Prat, N. 2016. Are Chironomidae (Diptera) good indicators of water scarcity? Dryland streams as a case study. *Ecological Indicators*, **71**, 155-162.
- Carlisle, D., Nelson, S., & Eng, K. 2014. Macroinvertebrate community condition associated with the severity of streamflow alteration. *River Research and Applications*, **30**, 29-39.
- Caruso, B. 2002. Temporal and spatial patterns of extreme low flows and effects on stream ecosystems in Otago, New Zealand. *Journal of hydrology*, **257**, 115-133.
- Céréghino, R., Cugny, P., & Lavandier, P. 2002. Influence of intermittent hydropeaking on the longitudinal zonation patterns of benthic invertebrates in a mountain stream. *International Review of Hydrobiology*, **87**, 47-60.
- Clarke, K., & Gorley, R. 2006. PRIMER v6, 2006: User Manual/Tutorial. *PRIMER-E, Plymouth*, 190 pp.
- Cortes, R. 1992. Seasonal pattern of benthic communities along the longitudinal axis of river systems and the influence of abiotic factors on the spatial structure of those communities. *Archiv für Hydrobiologie*, **126**, 85-103.
- Covich, A., Cowl, T., & Scatena, F. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biology*, **48**, 1199-1206.
- Crespo, P., Feyen, J., Buytaert, W., Célleri, R., Frede, H.-G., Ramírez, M., & Breuer, L. 2012. Development of a conceptual model of the hydrologic response of tropical Andean micro-catchments in Southern Ecuador. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, **9**, 2475-2510.
- Chapman, L.J., & Kramer, D.L. 1991. Limnological observations of an intermittent tropical dry forest stream. *Hydrobiologia*, **226**, 153-166.
- Chessman, B.C., Jones, H.A., Searle, N.K., Gowns, I.O., & Pearson, M.R. 2010. Assessing effects of flow alteration on macroinvertebrate assemblages in Australian dryland rivers. *Freshwater Biology*, **55**, 1780-1800.
- Chester, E., & Robson, B. 2011. Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non-perennial streams. *Freshwater Biology*, **56**, 2094-2104.
- Datry, T. 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology*, **57**, 563-574.
- Dewson, Z.S., James, A.B., & Death, R.G. 2007. Invertebrate community responses to experimentally reduced discharge in small streams of different water quality. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 754-766.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., & Lillo, F.M. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología: *Fundación Miguel Lillo Tucumán*. 656 pp
- Dudley, R.K., & Platania, S.P. 2007. Flow regulation and fragmentation imperil pelagic-spawning riverine fishes. *Ecological Applications*, **17**, 2074-2086.
- Eggermont, H., & Heiri, O. 2012. The chironomid-temperature relationship: expression in nature and palaeoenvironmental implications. *Biological Reviews*, **87**, 430-456.
- Elosegi, A. 2009. La estructura física de los cauces fluviales. In A. Elosegui and S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 71-84). Bilbao, España: *Fundación BBVA*.
- Flecker, A.S., & Feifarek, B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, **31**, 131-142.

- García Pérez, A. 2006. Métodos avanzados de estadística aplicada: Métodos robustos y de muestreo.: *Universidad Nacional de Educación a Distancia*. 255 pp
- Gómez, S., Salazar, C., & Longo, M. 2016. Diversidad y biomasa de macroinvertebrados asociados a cuatro tipos de sustratos en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana*, **17**, 20-38.
- Grimm, A.M., Barros, V.R., & Doyle, M.E. 2000. Climate variability in southern South America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of climate*, **13**, 35-58.
- Groom, J.D., Dent, L., & Madsen, L.J. 2011. Stream temperature change detection for state and private forests in the Oregon Coast Range. *Water Resources Research*, **47**.
- Hollmann, M., & Miserendino, M. 2006. Habitat preference and life history of the mayflies *Metamonius anceps* Eaton (Nesameletidae) and *Meridialaris chiloeensis* Demoulin (Leptophlebiidae) in a Patagonian mountain stream. Paper presented at the *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*.
- Hollmann, M., & Miserendino, M. 2008. Life history and emergence patterns of stonefly species in mountain streams of the Futaleufú basin, Patagonia (Argentina). Paper presented at the *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*.
- Huryn, A.D. 1990. Growth and voltinism of lotic midge larvae: patterns across an Appalachian Mountain basin. *Limnology and oceanography*, **35**, 339-351.
- Imberger, S.J., Walsh, C.J., Tsyrlin, E., Kerr, D.G., & Tewman, M. 2016. Variability in the response of amphipods and macroinvertebrate assemblage structure to prolonged drought in forested upland streams. *Biodiversity and Conservation*, 1-16.
- IPCC. 2001. Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Contribución del Grupo de trabajo II al Tercer informe de evaluación del IPCC Cambio Climático 2001. Ginebra: *OMM, PNUMA*.
- Jacobsen, D., & Encalada, A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie*, **142**, 53-70.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247-261.
- James, A., Dewson, Z., & Death, R. 2008. The effect of experimental flow reductions on macroinvertebrate drift in natural and streamside channels. *River Research and Applications*, **24**, 22-35.
- Jowett, I.G., & Biggs, B.J. 2006. Flow regime requirements and the biological effectiveness of habitat-based minimum flow assessments for six rivers. *International Journal of River Basin Management*, **4**, 179-189.
- Kiffney, P.M., Richardson, J.S., & Bull, J.P. 2003. Responses of periphyton and insects to experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 1060-1076.
- Lake, P. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 573-592.
- Lake, P. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, **48**, 1161-1172.
- Lake, P.S. 2008. Flow-generated disturbances and ecological responses: floods and droughts. In P. Wood, D. Hannah, and J. Sadler (Eds.), *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future* (pp. 75-92). New York: *Wiley Press*.

- March, B.D. 1977. The effects of photoperiod and temperature on the induction and termination of reproductive resting stage in the freshwater amphipod *Hyalella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, **55**, 1595-1600.
- Martínez, A., Larrañaga, A., Basaguren, A., Pérez, J., Mendoza-Lera, C., & Pozo, J. 2013. Stream regulation by small dams affects benthic macroinvertebrate communities: from structural changes to functional implications. *Hydrobiologia*, **711**, 31-42.
- Mathers, K.L., & Wood, P.J. 2016. Fine sediment deposition and interstitial flow effects on macroinvertebrate community composition within riffle heads and tails. *Hydrobiologia*, 1-14.
- Matthaei, C.D., Arbuckle, C.J., & Townsend, C.R. 2000. Stable surface stones as refugia for invertebrates during disturbance in a New Zealand stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 82-93.
- Mauad, M., Miserendino, M., Risso, M., & Massaferro, J. 2015. Assessing the performance of macroinvertebrate metrics in the Challhuaco-Nireco System (Northern Patagonia, Argentina) Iheringia. *Série Zoologia*, **105**, 348-358.
- Mesa, L.M. 2012. Interannual and seasonal variability of macroinvertebrates in monsoonal climate streams. *Brazilian Archives of biology and technology*, **55**, 403-410.
- Meyer, J.L., Strayer, D.L., Wallace, J.B., Eggert, S.L., Helfman, G.S., & Leonard, N.E. 2007. The Contribution of Headwater Streams to Biodiversity in River Networks. *Journal of the American Water Resources Association*, **43**, 86-103.
- Miserendino, M.L. 2009. Effects of flow regulation, basin characteristics and land-use on macroinvertebrate communities in a large arid Patagonian river. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 1921-1943.
- Miserendino, M.L., & Pizzolon, L.A. 2003. Distribution of macroinvertebrate assemblages in the Azul-Quemquemtreu river basin, Patagonia, Argentina. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **37**, 525-539.
- Mosquera, G.M., Lazo, P.X., Célleri, R., Wilcox, B.P., & Crespo, P. 2015. Runoff from tropical alpine grasslands increases with areal extent of wetlands. *Catena*, **125**, 120-128.
- Nouvelot, J.-F., Le Goulven, P., Alemán, M., & Pourrut, P. 1995. Análisis estadístico y regionalización de las precipitaciones en el Ecuador. *El agua en el Ecuador: Clima, precipitaciones, escorrentía. Estudios de Geografía*, **7**, 27-66.
- O'connor, N. 1991. The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonising wood substrates in a lowland stream. *Oecologia*, **85**, 504-512.
- Olden, J.D., & Poff, N. 2003. Redundancy and the choice of hydrologic indices for characterizing streamflow regimes. *River Research and Applications*, **19**, 101-121.
- Olsen, D., Hayes, J., Booker, D., & Barter, P. 2014. A model incorporating disturbance and recovery processes in benthic invertebrate habitat—flow time series. *River Research and Applications*, **30**, 413-426.
- Padrón, R.S. 2013. Análisis de la estructura de la lluvia del páramo. Proyecto de graduación previo a la obtención del grado de Ingeniero Civil, Universidad de Cuenca, Cuenca, Ecuador. 81 pp

- Poff, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 391-409.
- Poff, N.L., DeCino, R., & Ward, J. 1991. Size-dependent drift responses of mayflies to experimental hydrologic variation: active predator avoidance or passive hydrodynamic displacement? *Oecologia*, **88**, 577-586.
- Prat, N., Ribera, C., Rieradevall, M., Villamarín, C., & Acosta, R. 2013. Distribution, Abundance and Molecular Analysis of Genus *Barbadocladius* Cranston & Krosch (Diptera, Chironomidae) in Tropical, High Altitude Andean Streams and Rivers. *Neotropical entomology*, **42**, 607-617.
- Quinn, G.P., & Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists: *Cambridge University Press*. 537 pp
- Rincon, J., & Cressa, C. 2000. Temporal variability of macroinvertebrate assemblages in a neotropical intermittent stream in Northwestern Venezuela. 148(3), 421-432. *Archiv für Hydrobiologie*, **148**, 421-432.
- Rincón, J.E. 2010. Recolonización de macroinvertebrados bentónicos en una corriente intermitente del noroeste de Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, **44**.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A.C., & Prat Fornells, N. 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International Review of Hydrobiology*, **96**, 667-685.
- Robson, B., Chester, E., & Austin, C. 2011. Why life history information matters: drought refuges and macroinvertebrate persistence in non-perennial streams subject to a drier climate. *Marine and Freshwater Research*, **62**, 801-810.
- Rolls, R.J., Leigh, C., & Sheldon, F. 2012. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration. *Freshwater Science*, **31**, 1163-1186.
- Rüegg, J., & Robinson, C.T. 2004. Comparison of macroinvertebrate assemblages of permanent and temporary streams in an Alpine flood plain, Switzerland. *Archiv für Hydrobiologie*, **161**, 489-510.
- Suren, A.M., Biggs, B.J., Kilroy, C., & Bergey, L. 2003. Benthic community dynamics during summer low-flows in two rivers of contrasting enrichment 1. Periphyton. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **37**, 53-70.
- Taniguchi, H., & Tokeshi, M. 2004. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology*, **49**, 1164-1178.
- Timusk, E.R., Smokorowski, K.E., & Jones, N.E. 2016. An experimental test of sub-hourly changes in macroinvertebrate drift density associated with hydropeaking in a regulated river. *Journal of Freshwater Ecology*, **31**, 555-570.
- Tomanová, 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**, 243-255.
- Torres, S.H.S., Bastos-Pereira, R., & Bueno, A.A.d.P. 2015. Reproductive aspects of *Hyaella carstica* (Amphipoda: Hyaellidae) in a natural environment in southeastern Brazil. *Nauplius*, **23**, 159-165.

- Valentin, S., Wasson, J., & Philippe, M. 1995. Effects of hydropower peaking on epilithon and invertebrate community trophic structure. *River Research and Applications*, **10**, 105-119.
- Walters, A.W., & Post, D.M. 2011. How low can you go? Impacts of a low-flow disturbance on aquatic insect communities. *Ecological Applications*, **21**, 163-174.
- Williams, D. 1977. Movements of benthos during recolonization of temporary streams. *Qikos* 29: 306-312. 1980. Temporal patterns of recolonization of stream benthos. *Arch. Hydrobiol.*, **90**, 56-74.
- Wills, T., Baker, E., Nuhfer, A., & Zorn, T. 2006. Response of the benthic macroinvertebrate community in a northern Michigan stream to reduced summer streamflows. *River Research and Applications*, **22**, 819-836.
- Wood, P., & Armitage, P. 2004. The response of the macroinvertebrate community to low-flow variability and supra-seasonal drought within a groundwater dominated stream. *Archiv für Hydrobiologie*, **161**, 1-20.
- Wood, P., Boulton, A., Little, S., & Stubbington, R. 2010. Is the hyporheic zone a refugium for aquatic macroinvertebrates during severe low flow conditions? *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, **176**, 377-390.
- Wyźga, B., Oglęcki, P., Radecki-Pawlik, A., Skalski, T., & Zawiejska, J. 2012. Hydromorphological complexity as a driver of the diversity of benthic invertebrate communities in the Czarny Dunajec River, Polish Carpathians. *Hydrobiologia*, **696**, 29-46.
- Zhang, J., Li, D., Li, L., & Deng, W. 2013. Decadal variability of droughts and floods in the Yellow River basin during the last five centuries and relations with the North Atlantic SST. *International Journal of Climatology*, **33**, 3217-3228.

Capítulo 7:

7 DISCUSIÓN GENERAL

7.1.DISCUSIÓN

El ecosistemas lóticos altoandinos cuasi-prístinos de cabecera, se caracterizan por un lecho del río grueso y heterogéneo, con una vegetación ribera peculiar (pajonal y bosque de Quinoa); éstas junto a otras características ambientales (hidrológicas y geográficas relativas a la altitud y temperatura) hacen de especial interés esta investigación, cuyo objetivo general es comprender el funcionamiento de los principales procesos eco-hidrológicos con respecto a los macroinvertebrados en estos ecosistemas de montaña. El objetivo principal que tiene este capítulo, es integrar en una discusión los puntos relevantes y comunes de los anteriores capítulos, base de las conclusiones generales.

En general, esta investigación es uno de los pocos estudios que analiza simultáneamente diferentes escalas espaciales, base para la comprensión de la distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos (Gordon *et al.*, 2013). Se obtuvo una variación espacial jerárquica de la biodiversidad acuática que se asocia a los rasgos biológicos de ciertos taxones y según el nivel de análisis de las características del ambiente (Capítulos 3 y 4). El componente hidrológico fue uno de los factores claves en la distribución temporal de las comunidades en estos ríos Andinos, siendo los patrones de caudal analizados a partir de indicadores hidrológicos; algunos taxones se encuentran limitados por la magnitud y frecuencia de los caudales altos y/o la duración de los caudales bajos o estables, para la recuperación de la densidad de la comunidad después de épocas de hidrología extrema (Capítulos 5 y 6).

A pesar de las restricciones espaciales (muestreos) que se tuvo en esta investigación, los resultados obtenidos fueron comparables al de otras latitudes (Korte, 2010), en donde la velocidad del agua y la calidad del agua influyeron directamente en la disminución o incremento de varias métricas y taxones de la comunidad. Las variables ambientales relevantes se refieren a las características

físicas del hábitat y de la vegetación dominante en la cuenca (Capítulo 3). Por consiguiente, se observaron ciertos grupos de variables ambientales que juegan un papel determinante en la distribución de las comunidades acuáticas (Capítulo 3 y 4). Así, esta tesis demuestra relaciones coherentes con estudios previos que relacionaron la respuesta de las comunidades de macroinvertebrados con las condiciones hidráulicas del flujo (Brooks *et al.*, 2005; Allen y Vaughn, 2010; Naura *et al.*, 2011), en donde un taxón persistirá en un ambiente de acuerdo a las características de los rasgos biológicos de resistencia a esa condición de flujo (Blanckaert *et al.*, 2012).

Dichas condiciones hidráulicas extremas de flujo (número de Froude, tensión cortante, velocidad), sumado a la elevada pendiente del cauce en los arroyos de alta montaña influyeron en la baja disponibilidad de la materia orgánica (Ríos-Touma *et al.*, 2009), materia prima originada por la vegetación de ribera que es procesada por varios organismos detritívoros del río. Como resultado se obtuvieron bajas proporciones de los géneros *Phylloecus* y *Nectopsyche* asociados a la presencia de materia orgánica. Por tanto, las condiciones de flujo de estos arroyos fueron factores determinantes a una escala de microhábitat en gran parte de la composición y estructura de comunidad bentónica (Lamouroux *et al.*, 2004).

Los taxones del orden Plecoptera fueron los mejor adaptados a las condiciones extremas de flujo (Capítulos 3 y 4). En general su gran tamaño les permite sujetarse con fuerza al sustrato en zonas con alta velocidad de flujo (Tomanova y Tedesco, 2007; Mesa, 2010); a pesar de ello, la proporción de este orden fue baja respecto al total de la comunidad. De ahí que en estos arroyos de cabecera prevalezcan los individuos de la familia Chironomidae, gracias a la plasticidad en cuanto las preferencias de velocidad y su ciclo de vida (Vescovi-Rosa *et al.*, 2011). Por tanto, las adaptaciones de un organismo al flujo, es decir su tamaño, forma y ciclo de vida son rasgos que determinan su persistencia en

ambientes no contaminados (Bonada *et al.*, 2007; Ding *et al.*, 2017). Hoy en día dichos rasgos podrían ser utilizados como potenciales indicadores respecto a la variación del flujo, aunque no sean incluidos en indicadores de la calidad biológica del agua, pues su papel determinante se juega en la medida en que la calidad del agua no sea limitante.

En este contexto de estudios del hábitat físico, la mayoría de trabajos sobre las comunidades acuáticas y las condiciones hidráulicas del río se concentran en Norteamérica y Europa (Statzner, 1981; Danehy *et al.*, 1999; Gibbins *et al.*, 2001; McIntosh *et al.*, 2002; Allen y Vaughn, 2010) y de forma muy escasa en Sudamérica (Principe *et al.*, 2007; Mesa, 2010). Dichos resultados son la base para la generación de curvas de idoneidad del hábitat de algunos macroinvertebrados acuáticos (Jowett y Richardson, 1990; Doledec *et al.*, 2007), usadas en el estudio de caudales ecológicos, debido a los efectos de la reducción de caudal en ríos regulados (Buffagni, 2001; Buffagni *et al.*, 2009; Mérigoux *et al.*, 2009) por la construcción de presas o azudes de derivación de agua.

Por otro lado, aparte de las múltiples escalas espaciales que interactúan en la distribución de las comunidades acuáticas (Allan *et al.*, 1997; Poff, 1997; Parsons *et al.*, 2003), es necesario considerar la influencia de los eventos hidrológicos, tanto en invierno como en verano, en época húmeda y seca. Varios estudios han demostrado el efecto de los grandes eventos altos (caudales pico) sobre la composición y estructura de la comunidad (Melo y Froehlich, 2004; Snyder y Johnson, 2006). Para la región andina, a pesar de la heterogeneidad climática y el escaso conocimiento de la ecología de las especies, fue posible identificar diferentes respuestas eco-hidrológicas de la comunidad de macroinvertebrados a partir de indicadores hidrológicos (Capítulos 5 y 6).

Así, la densidad total de individuos en un arroyo se ve afectada por la fuerza de arrastre del flujo en los períodos de crecida, aunque principalmente

afectó al orden Díptera y a la clase no insecta (capítulos 5) coincidiendo con algunos estudios previos (Erman y Erman, 1984; Beisel *et al.*, 2000). Este tipo de eventos incluso pueden llegar a modificar las condiciones hidromorfológicas del cauce (Belmar *et al.*, 2012; Mesa, 2012; Worrall *et al.*, 2014). Entre los taxones que tuvieron un incremento en su proporción tras dichos eventos se tuvo al género *Metrichia*; por otro lado, su densidad disminuyó paulatinamente con la reducción de los caudales, al ser competitivamente inferior bajo esas condiciones de flujo (Gibbins *et al.*, 2001), permitiendo la colonización de otros taxones (Hyaella, Chironominae) que llegan por la deriva (Townsend y Hildrew, 1976). Por tanto, los caudales bajos juegan un papel importante en la composición y estructura de la comunidad, por la sensibilidad que tienen algunas especies a las condiciones de estrés hídrico (Wills *et al.*, 2006; Dewson *et al.*, 2007; Burk y Kennedy, 2013), el cual está directamente relacionado con el hábitat disponible para las comunidades acuáticas (Lake, 2003).

En efecto, en arroyos de cabecera del Mediterráneo la disminución de los caudales conduce grandes cambios de comunidad acuática por la transformación en pequeñas pozas intermitentes (Bonada *et al.*, 2007). Esto difiere en arroyos andinos debido a capacidad de regulación y almacenamiento de los suelos de la región y los aportes de la lluvia horizontal en forma de neblina (Crespo *et al.*, 2012; Quichimbo *et al.*, 2012), de esta forma se mantiene un flujo permanente en los períodos de sequía. Sin embargo se pudo observar en esta investigación una disminución de las proporciones de individuos y taxones de EPT al presentarse períodos prolongados de caudal bajo.

En este contexto, a través de un análisis exclusivo del efecto de los caudales bajos (capítulo 6), se identificaron dos indicadores como los principales controladores de la composición y estructura de la comunidad bentónica en ríos altoandinos, tales como el índice de sequía y la temperatura media móvil de los

últimos 15 antes del muestreo. Estos dos indicadores tuvieron una alta correlación con otros indicadores que podrían ser utilizados en otras investigaciones (media móvil de los últimos 7, 15 y 30 días, caudal mínimo desde el último evento). Entre los taxones dominantes se relacionaron con dichos indicadores tuvimos a la familia Chironomidae, un grupo generalmente dominante en estos ambientes, puede ser considerada como buen indicador de sequías, según los resultados obtenidos en otras latitudes (EEUU) (Cañedo-Argüelles *et al.*, 2016). Por el contrario, entre los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT), generalmente muy sensibles ante los cambios del régimen de caudal o sequías en arroyos de cabecera (Wills *et al.*, 2006; Dewson *et al.*, 2007), el único taxón que demostró una respuesta fue el género *Ecuaphlebia*. La respuesta de este taxón debería analizarse en mayor profundidad en futuros estudios, ya que sería un potencial indicador de la variación del régimen de caudales, mientras que el número de individuos de otros taxones de EPT fueron bajos o no tuvieron respuesta significativa. Por tanto, los resultados obtenidos en esta investigación (Capítulos 3 al 6) puede ser de gran ayuda para entender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos de montaña, y de esta forma proporcionan la información base de referencia que podría emplearse en estudios comparativos que contemplen ecosistemas modificados o alterados.

7.2.REFERENCIAS

- Allan, D., Erickson, D., & Fay, J. 1997. The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, **37**, 149-161.
- Allen, D.C., & Vaughn, C.C. 2010. Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 383-394.
- Beisel, J.-N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J.-C. 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities: *Springer Netherlands* pp
- Belmar, O., Velasco, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Mellado-Díaz, A., Millán, A., & Wood, P. 2012. The influence of natural flow regimes on macroinvertebrate assemblages in a semiarid Mediterranean basin. *Ecohydrology*, **6**, 363-379.

- Blanckaert, K., Garcia, X.F., Ricardo, A.M., Chen, Q., & Pusch, M. 2012. The role of turbulence in the hydraulic environment of benthic invertebrates. *Ecohydrology*, **6**, 700-712.
- Bonada, N., Rieradevall, M., & Prat, N. 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Brooks, A.J., Haeusler, T., Reinfelds, I., & Williams, S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology*, **50**, 331-344.
- Buffagni, A. 2001. The use of benthic invertebrate production for the definition of ecologically acceptable flows in mountain rivers. *IAHS Publications-Series of Proceedings and Reports-Intern Assoc Hydrological Sciences*, **266**, 31-42.
- Buffagni, A., Armanini, D.G., & Stefania, E. 2009. Does the lentic-lotic character of rivers affect invertebrate metrics used in the assessment of ecological quality? *Journal of Limnology*, **68**, 92-105.
- Burk, R.A., & Kennedy, J.H. 2013. Invertebrate communities of groundwater-dependent refugia with varying hydrology and riparian cover during a suprasonal drought. *Journal of Freshwater Ecology*, **28**, 251-270.
- Cañedo-Argüelles, M., Bogan, M.T., Lytle, D.A., & Prat, N. 2016. Are Chironomidae (Diptera) good indicators of water scarcity? Dryland streams as a case study. *Ecological Indicators*, **71**, 155-162.
- Crespo, P., Feyen, J., Buytaert, W., Célleri, R., Frede, H.-G., Ramírez, M., & Breuer, L. 2012. Development of a conceptual model of the hydrologic response of tropical Andean micro-catchments in Southern Ecuador. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, **9**, 2475-2510.
- Danehy, R., Ringler, N., & Ruby, R. 1999. Hydraulic and geomorphic influence on macroinvertebrate distribution in the headwaters of a small watershed. *Journal of Freshwater Ecology*, **14**, 79-91.
- Dewson, Z.S., James, A.B., & Death, R.G. 2007. Invertebrate community responses to experimentally reduced discharge in small streams of different water quality. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 754-766.
- Ding, N., Yang, W., Zhou, Y., González-Bergonzoni, I., Zhang, J., Chen, K., Vidal, N., Jeppesen, E., Liu, Z., & Wang, B. 2017. Different responses of functional traits and diversity of stream macroinvertebrates to environmental and spatial factors in the Xishuangbanna watershed of the upper Mekong River Basin, China. *Science of the Total Environment*, **574**, 288-299.
- Doledec, S., Lamouroux, N., Fuchs, U., & Merigoux, S. 2007. Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology*, **52**, 145-164.
- Erman, D.C., & Erman, N.A. 1984. The response of stream macroinvertebrates to substrate size and heterogeneity. *Hydrobiologia*, **108**, 75-82.
- Gibbins, C., Dilks, C., Malcolm, R., Soulsby, C., & Juggins, S. 2001. Invertebrate communities and hydrological variation in Cairngorm mountain streams. *Hydrobiologia*, **462**, 205-219.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., Gippel, C.J., & Nathan, R.J. 2013. Stream hydrology: an introduction for ecologists: *John Wiley & Sons* pp

- Jowett, I.G., & Richardson, J. 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New Zealand river and the development of in-stream flow-habitat models for *Deleatidium* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **24**, 19-30.
- Korte, T. 2010. Current and substrate preferences of benthic invertebrates in the rivers of the Hindu Kush-Himalayan region as indicators of hydromorphological degradation. *Hydrobiologia*, **651**, 77-91.
- Lake, P. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, **48**, 1161-1172.
- Lamouroux, N., Dolédec, S., & Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449-466.
- McIntosh, M.D., Benbow, M.E., & Burky, A.J. 2002. Effects of stream diversion on riffle macroinvertebrate communities in a Maui, Hawaii, stream. *River Research and Applications*, **18**, 569-581.
- Melo, A., & Froehlich, C. 2004. Substrate stability in streams: effects of stream size, particle size, and rainfall on frequency of movement and burial of particles. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **16**, 381-390.
- Mérigoux, S., Lamouroux, N., Olivier, J.-M., & Dolédec, S. 2009. Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology*, **54**, 1343-1356.
- Mesa, L.M. 2010. Hydraulic parameters and longitudinal distribution of macroinvertebrates in a subtropical Andean basin. *Interciencia*, **35**, 759-764.
- Mesa, L.M. 2012. Interannual and seasonal variability of macroinvertebrates in monsoonal climate streams. *Brazilian Archives of biology and technology*, **55**, 403-410.
- Naura, M., Sear, D.R., Álvarez Cabria, M., Peñas Silva, F., Fernández Cortes, D., & Barquín Ortiz, J. 2011. Integrating monitoring, expert knowledge and habitat management within conservation organisations for the delivery of the water framework directive: A proposed approach. *Limnetica*, **2**, 427-446.
- Parsons, M., Thoms, M.C., & Norris, R.H. 2003. Scales of macroinvertebrate distribution in relation to the hierarchical organization of river systems. *Journal of the North American Benthological Society*, **22**, 105-122.
- Poff, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 391-409.
- Principe, R.E., Raffaini, G.B., Gualdoni, C.M., Oberto, A.M., & Corigliano, M.C. 2007. Do hydraulic units define macroinvertebrate assemblages in mountain streams of central Argentina? *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, **37**, 323-336.
- Quichimbo, P., Tenorio, G., Borja, P., Cárdenas, I., Crespo, P., & Célleri, R. 2012. Efectos sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos por el cambio de la cobertura vegetal y uso del suelo: Páramo de Quimsacocha al sur del Ecuador. *Suelos Ecuatoriales*, **42**, 138-153.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A., & Prat Fornells, N. 2009. Leaf Litter Dynamics and Its Use by Invertebrates in a High-Altitude Tropical Andean Stream. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, **94**, 357-371.

- Snyder, C., & Johnson, Z. 2006. Macroinvertebrate assemblage recovery following a catastrophic flood and debris flows in an Appalachian mountain stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 825-840.
- Statzner, B. 1981. A method to estimate the population size of benthic macroinvertebrates in streams. *Oecologia*, **51**, 157-161.
- Tomanova, S., & Tedesco, P.A. 2007. Tamaño corporal, tolerancia ecológica y potencial de bioindicación de la calidad del agua de *Anacroneuria* spp.(Plecoptera: Perlidae) en América del Sur. *Revista de biología tropical*, **55**, 67-81.
- Townsend, C.R., & Hildrew, A.G. 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *The Journal of Animal Ecology*, **45**, 759-772.
- Vescovi-Rosa, B., Oliveira, V., & Alves, R. 2011. Structure and spatial distribution of the Chironomidae community in mesohabitats in a first order stream at the Poço D'Anta Municipal Biological Reserve in Brazil. *Journal of Insect Science*, **11**, 1-13.
- Wills, T., Baker, E., Nuhfer, A., & Zorn, T. 2006. Response of the benthic macroinvertebrate community in a northern Michigan stream to reduced summer streamflows. *River Research and Applications*, **22**, 819-836.
- Worrall, T.P., Dunbar, M.J., Extence, C.A., Laize, C.L., Monk, W.A., & Wood, P.J. 2014. The identification of hydrological indices for the characterization of macroinvertebrate community response to flow regime variability. *Hydrological Sciences Journal*, **59**, 645-658.

Capítulo 8:

**8 CONCLUSIONES Y LINEAS FUTURAS DE
INVESTIGACIÓN**

8.1. CONCLUSIONES

El buen estado de conservación de las cuencas de cabecera nos hace pensar que poco o nada trascendental se puede obtener en relación a estudios que se comparan con ecosistemas impactados. Sin embargo, el escaso conocimiento disponible de las especies en la región Andina dificulta comprender cuales son los procesos que controlan las comunidades acuáticas. En esta tesis doctoral, el muestreo consistente durante casi dos años permitió obtener un número relevante de muestras; se obtuvieron resultados robustos en los análisis tratando aspectos de la distribución espacial y temporal de las comunidades acuáticas. En definitiva se trata de una de las pocas investigaciones que albergan un gran número coordinado de mediciones hidrológicas, hidráulicas y físico-químicas en Sudamérica. A continuación se presentan las principales conclusiones, que finalmente desean aportar conocimiento base para la gestión de los recursos hídricos y la estimación de caudales ecológicos en arroyos altoandinos de cabecera al sur de Ecuador.

Se confirma que uno de los factores determinantes en la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos son las características predominantes dentro de la cuenca de influencia, las cuales están determinadas por las propiedades geológicas del suelo y el uso o tipo de cobertura vegetal. A escala de la cuenca vertiente, dichas características influyen directamente sobre las variables físicas y químicas del agua, así como en la presencia de ciertos taxones sensibles a las concentraciones de nutrientes o la velocidad del agua. Aunque la altitud en las cuencas de cabecera no fue un factor determinante de esta investigación, se vio reflejada en el bajo número de individuos y taxones pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera, con respecto a otras regiones de las zonas medias y bajas.

Los análisis a una escala espacial reducida, en una cuenca de cabecera, indicaron que las variables físico-químicas tienen una escasa variabilidad y

relevancia. A esta escala resultaron esenciales las variables de menor escala relacionadas con la fuerza de arrastre del fondo del lecho del río junto con la complejidad de los hábitats: número de Froude, tensión cortante y la mezcla de sustrato grueso y medio. Éstas influyeron de forma directa en la presencia y densidad de diversos taxones de la comunidad, especialmente *Anacroneturia* y *Metrichia* pertenecientes a al grupo EPT. Así pues, la prevalencia de ciertos organismos puede relacionarse con el tipo de rasgos (traits) de resistencia al flujo que presenten.

Sin embargo, en estos hábitats tan heterogéneos y con una alta variabilidad hidrológica, la magnitud y frecuencia de los eventos extremos de caudal juegan un papel preponderante sobre la composición y estructura de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos. En esta investigación se detectaron relaciones con indicadores hidrológicos calculados en base a percentiles superiores a los utilizados en la literatura, los cuales subestimaban el verdadero nivel de influencia sobre las comunidades. Nuestros resultados concuerdan de forma aproximada con estudios previos de la tensión cortante, cuando el flujo moviliza el sustrato del cauce y afecta directamente a los taxones poco adaptados a estos eventos. Cabe mencionar que en estos ambientes, a pesar de presentar una alta variabilidad hidrológica, predominaron organismos de la familia Chironomidae, los cuales se verían compensados posiblemente por sus rasgos de ciclos de vida (potencialmente más largos), aún desconocidos en esta región.

Respecto a los períodos de caudal bajo en estos arroyos de montaña, se observó que los niveles de flujo de agua no llegan a secar el cauce, debido a los diferentes aportes de agua subterránea y lluvia horizontal (neblina) que contribuyen a mantener un caudal mínimo. En estas condiciones, la comunidad está dominada por pocos taxones en los diferentes tipos de hábitats. Particularmente estos taxones dominantes del orden díptera y de la clase no-insecta son los que marcan la variación temporal de la comunidad, y su abundancia es

mayor conforme se reduce el caudal y el índice de sequías. Sin embargo esta tendencia temporal no es regularmente sostenida, debido a la influencia de otros factores determinantes, como puede ser la temperatura, en el ciclo de vida de las especies. El conjunto de estos factores determinantes de la comunidad, y su influencia relativa aún requieren mayores investigaciones y experimentación en laboratorio, ante la falta de conocimiento biológico sobre el ciclo de vida de numerosas especies.

8.2.LINEAS FUTURAS DE INVESTIGACIÓN

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis doctoral, se han propuesto las siguientes líneas futuras de investigación:

- a) **Indicadores hidrológicos:** Se observó que uno de los factores determinantes en el control de las comunidades acuáticas son los eventos de caudal pico. Sería importante conocer la aplicación de los indicadores utilizados en esta investigación en zonas andinas de menor altitud, con una mayor estacionalidad climática, con el uso de macroinvertebrados u otro grupo de especies (peces) habituales a estas altitudes y usadas en otros países. Y a su vez comparar la respuesta con indicadores desarrollados en la actualidad (Wood *et al.*, 2000; Monk *et al.*, 2006; Chang *et al.*, 2008).
- b) **Modelos de idoneidad del hábitat y simulación del hábitat:** Para los estudios de caudales ecológicos, relevantes en zonas que pretenden regularse o alterarse, el estudio eco-hidrológico presentado es relevante como marco de conocimiento ecológico, pero además es necesario estudiar curvas de idoneidad y modelos multivariantes de la idoneidad del microhábitat para los macroinvertebrados acuáticos a nivel de género o especie (Jowett y Richardson, 1990; Shearer *et al.*, 2015; Leitner *et al.*, 2017), para poder aplicar las técnicas de simulación del hábitat. Esta es la base necesaria para el estudio de caudales ecológicos (Gore y Judy Jr,

1981; Pan *et al.*, 2015; Leitner *et al.*, 2017) y para el diseño de proyectos de restauración de ríos degradados por la alteración del hábitat.

- c) **Ciclo de vida:** Uno de los pilares para el conocimiento de las respuestas de las comunidades acuáticas respecto a la variación espacial de las características físicas de sus hábitats e hidrológicas, es conocer los estadios de desarrollo de las especies, un trabajo que se presenta muy extenso, a nivel de todo Sudamérica. Por ejemplo, el hecho de conocer si los períodos de sus ciclos de vida (estadio larvarios y número de cohortes anuales) de una especie en una zona de cabecera o en un tramo medio, son aspectos fundamentales que se deben abordar para comprender mejor los efectos de la degradación del hábitat en las comunidades acuáticas.

8.3.REFERENCIAS

- Chang, F.-J., Tsai, M.-J., Tsai, W.-P., & Herricks, E.E. 2008. Assessing the ecological hydrology of natural flow conditions in Taiwan. *Journal of hydrology*, **354**, 75-89.
- Gore, J.A., & Judy Jr, R.D. 1981. Predictive models of benthic macroinvertebrate density for use in instream flow studies and regulated flow management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**, 1363-1370.
- Jowett, I.G., & Richardson, J. 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New Zealand river and the development of in-stream flow-habitat models for *Deleatidium* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **24**, 19-30.
- Leitner, P., Hauer, C., & Graf, W. 2017. Habitat use and tolerance levels of macroinvertebrates concerning hydraulic stress in hydropeaking rivers—A case study at the Ziller River in Austria. *Science of the Total Environment*, **575**, 112-118.
- Monk, W.A., Wood, P.J., Hannah, D.M., Wilson, D.A., Extence, C.A., & Chadd, R.P. 2006. Flow variability and macroinvertebrate community response within riverine systems. *River Research and Applications*, **22**, 595-615.
- Pan, B.-Z., Wang, H.-Z., Ban, X., & Yin, X.-A. 2015. An exploratory analysis of ecological water requirements of macroinvertebrates in the Wuhan branch of the Yangtze River. *Quaternary International*, **380**, 256-261.
- Shearer, K., Hayes, J., Jowett, I., & Olsen, D. 2015. Habitat suitability curves for benthic macroinvertebrates from a small New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **49**, 178-191.

Wood, P., Agnew, M., & Petts, G.E. 2000. Flow variations and macroinvertebrate community responses in a small groundwater-dominated stream in south-east England. *Hydrological Processes*, **14**, 3133-3147.

ANEXOS

Anexo A. Rasgos biológicos identificados para las comunidades de macroinvertebrados bentónicos tomando de Tomanova et al. (2007).

	Categoría	Rasgo	
Morfología	Longitud máxima	<2.5mm	
		2.5 a 5mm	
		5 a 10mm	
		10 a 20mm	
		20 a 40mm	
Protección		40 a 80mm	
		>80mm	
		Ninguna (cuerpo blando)	
Forma		Moderada (esclerotización)	
		Fuerte (estuche, caparazón)	
		Hidrodinámica	
Flexibilidad del cuerpo		Aplanada	
		Cilíndrica	
		Esférica	
Ciclo de vida	Duración ciclo de vida	Ninguna (<10°)	
		Poca (>10-45°)	
	Voltinismo		Elevada (>45°)
			≤1 año
			> 1 año
	Número potencial de ciclos reproductivos por año – voltinismo		Semivoltinos (dos a tres reproducciones en el año)
			Univoltismo (Una reproducción en el año)
			Multivoltismo (varias reproducciones en el año)
	Estado acuáticos		< 1
			1
>1			
Huevo			
larva y/o pupa			
Vida adulta		Adulto	
		≤ 1 día	
		>1 a 10 día	
		>10 a 30 día	
		>30 a 365 día	
Resistencia		>365 día	
		Resistente a la desecación	
		Diapausa	
Estado de diapausa		Ninguno	
		Huevo	
		larva y/o pupa	
Dispersión	Diseminación	Adulto	
		Ninguno	
		Acuática, pasiva	
		Acuática, activa	
		Aérea, pasiva	
		Aérea, activa	

	Categoría	Rasgo
Reproducción	Reproducción	Sexual Partenogenética Asexual u otros
	Tipo de huevo	Fijado, huevos individuales Libre, huevos individuales Fijando, anidado Libre, anidado Huevos endófiticos Huevos terrestres Ovovívparo
Comportamiento	Respiración	Tegumento Branquia Plastrón Aéreo Espiráculo o vesícula hidrostática
	Locomoción	Voladores Nadador en superficie Nadador Andador Excavador (epibentónico) Intersticial (endobentónico) Temporalmente fijados al sustrato Permanentemente fijados al sustrato
	Velocidad de desplazamiento	Muy baja (<10cm/h) Baja (<100cm/h) Alta (>100cm/h)
	Alimentación	Detritus <1mm Detritus vegetal >1mm Micrófitos vivos Macrófitos vivos Animales muertos >1mm Microinvertebrados vivos Macroinvertebrados vivos Vertebrados
	Modo de alimentación	Absorción a través del tegumento Ingestión de sedimentos finos/Colector Triturador/Desmenuzador (Shredders) Ramoneador/Raspador (Scrapers) Filtrador Perforador (vegetación o animales) Depredador Parásito
	Adaptaciones a la corriente	Ventosas Glándula de la seda Material mineral (estuches) Ganchos anales Ganchos tarsales Sin adaptación

Anexo B. Resumen de los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales.

PC	Eigenvalues	%Variation	Cum.%Variation		
1	3.7	30.8	30.8		
2	2.18	18.2	49		
3	1.58	13.1	62.1		
4	1.15	9.6	71.7		
5	0.89	7.4	79.1		

Eigenvectors					
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
ORP	-0.192	-0.462	-0.214	-0.146	0.003
T	-0.279	-0.398	0.174	-0.183	-0.201
O2	0.045	0.556	-0.198	0.136	0.106
Turbidez	-0.331	0.195	0.097	-0.376	0.498
pH	-0.054	-0.14	0.424	0.675	0.029
Calado	0.324	0.073	-0.389	-0.036	-0.545
Velocidad	-0.422	0.184	0.022	0.000	-0.078
AFDM	-0.079	-0.172	-0.528	-0.063	0.275
Dureza	-0.371	-0.021	0.093	-0.142	-0.458
Nitritos/Nitratos	-0.263	0.426	0.135	-0.195	-0.33
IHF	-0.341	-0.045	-0.439	0.332	-0.038
QBR	-0.398	0.097	-0.215	0.394	-0.005
ORP	-0.192	-0.462	-0.214	-0.146	0.003
T	-0.279	-0.398	0.174	-0.183	-0.201

Anexo C. K-W de las variables biológicas comparadas en tres ecosistemas de muestreo (pajonal -TG, bosque de Quinua -QF, bosque montano alto -HMF). Cob. Veg. = cobertura vegetal. SE = Error estándar.

Variables biológicas	Cob.		K-W	
	Veb	Media (\pm SE)		
Riqueza total	TG	25.3 (\pm 0.8)	H	7.70
	QF	26.9 (\pm 1.3)	<i>p</i>	0.021
	HMF	22.7 (\pm 1)		
Densidad	TG	5,909.3 (\pm 530.1)	H	5.256
	QF	8,810.1 (\pm 1,635.7)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	4265.4 (\pm 639.5)		
Equitatividad	TG	0.66 (\pm 0.02)	H	4.367
	QF	0.67 (\pm 0.01)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	0.58 (\pm 0.03)		
D. Shannon-Winner	TG	2.1 (\pm 0.1)	H	8.27
	QF	2.2 (\pm 0.1)	<i>p</i>	0.016
	HMF	1.8 (\pm 0.1)		
% Sensibles	TG	5.9 (\pm 3.6)	H	0.64
	QF	6.8 (\pm 4.6)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	5.8 (\pm 4.1)		
%EPT	TG	9.1 (\pm 1.1)	H	.332
	QF	9.2 (\pm 1.7)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	10.7 (\pm 1.7)		
%Ephemeroptera	TG	3.4 (\pm 0.6)	H	1.783
	QF	4.9 (\pm 1.2)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	4.5 (\pm 0.7)		
%Plecoptera	TG	0.3 (\pm 0.13)	H	16.75
	QF	0.19 (\pm 0.06)	<i>p</i>	0.000
	HMF	1.3 (\pm 0.37)		
%Trichoptera	TG	5.4 (\pm 1)	H	0.59
	QF	4 (\pm 0.7)	<i>p</i>	0.746
	HMF	4.6 (\pm 0.9)		
%No-insecta	TG	34.4 (\pm 4.3)	H	10.51
	QF	25.6 (\pm 3.1)	<i>p</i>	0.005
	HMF	16.3 (\pm 2.6)		
Clorofila <i>a</i>	TG	0.37 (\pm 0.98)	H	0.895
	QF	0.51 (\pm 0.55)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	0.33 (\pm 0.06)		

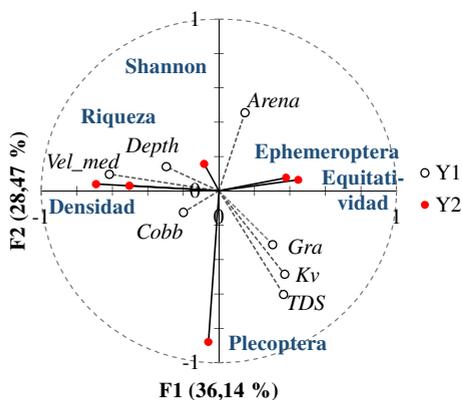
Anexo D. K-W de las los hábitos alimenticios comparadas en tres ecosistemas de muestreo (pajonal -TG, bosque de Quinoa -QF, bosque montano alto -HMF). Cob. Veg. = cobertura vegetal. SE = Error estándar.

Variables biológicas		Media (\pm SE)	K-W	
Absorción a través del tegumento	TG	0 (\pm 0)	H	5.946
	QF	0 (\pm 0)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	0.1 (\pm 0)		
Ingestión de sedimentos finos/Colector	TG	45.2 (\pm 1.1)	H	3.317
	QF	45.6 (\pm 1)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	43.2 (\pm 1)		
%Desmenuzador	TG	19.2 (\pm 1)	H	.582
	QF	17.8 (\pm 1)	<i>p</i>	n.s.
	HMF	17.2 (\pm 0.5)		
%Raspador	TG	14.2 (\pm 1.3)	H	6.33
	QF	15 (\pm 0.9)	<i>p</i>	0.042
	HMF	17.3 (\pm 0.5)		
%Filtrador	TG	3.4 (\pm 0.8)	H	3.166
	QF	1.8 (\pm 0.4)	<i>p</i>	
	HMF	1.5 (\pm 0.4)		
%Perforador	TG	4.6 (\pm 0.5)	H	21.01
	QF	3.9 (\pm 1.1)	<i>p</i>	0.000
	HMF	1 (\pm 0.2)		
%Predador	TG	10.8 (\pm 0.6)	H	25.72
	QF	13.5 (\pm 1.1)	<i>p</i>	0.000
	HMF	19.4 (\pm 0.8)		
%Parásito	TG	2.6 (\pm 0.5)	H	19.97
	QF	2.4 (\pm 0.9)	<i>p</i>	0.000
	HMF	0.3 (\pm 0)		

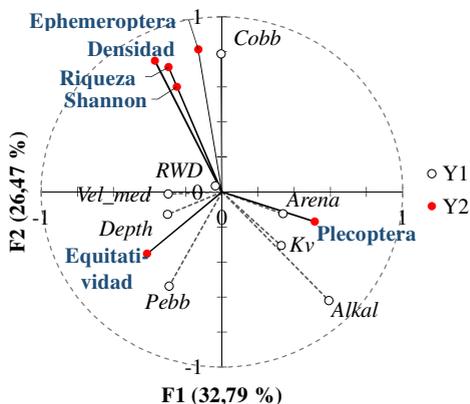
Anexo E. Variables ambientales que tuvieron efectos significativos en la riqueza total de especies, densidad de individuos, diversidad de Shannon Wiener y en las densidades de los grupos Ephemeroptera y Trichoptera en tres ecosistemas muestreados, mediante un análisis de regresión múltiple. Se indica el valor r^2 ajustado del mejor modelo.

Variable biológica	Variable ambiental	R ² ajust.	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes tipificados		
			B	Error típ.	Beta	t	p
Riqueza		0.373					
	<i>Turbidez</i>		-1.84	0.61	-0.394	-3.04	0.004
	<i>Dureza</i>		-2.74	1.27	-0.279	-2.15	0.036
D. de Shannon-Winner		0.196					
	<i>Dureza</i>		-0.37	0.10	-0.461	-3.60	0.001
%Plecoptera		0.439					
	<i>Velocidad</i>		0.51	0.08	0.671	6.28	0.000
%NO insecta		0.342					
	<i>QBR</i>		-57.97	14.06	-0.511	-4.12	0.000
	<i>AFDM</i>		5.46	2.59	0.261	2.11	0.040
% Raspador		0.414					
	<i>Nitritos/Nitratos</i>		2.61	0.63	0.494	4.14	0.000
	<i>AFDM</i>		-2.05	0.68	-0.353	-3.01	0.004
	<i>ORP</i>		5.14	1.78	0.348	2.89	0.006
% Perforador		0.192					
	<i>Nitritos/Nitratos</i>		-1.15	0.45	-0.325	-2.55	0.014
	<i>QBR</i>		-13.17	4.17	-0.620	-3.16	0.003
	<i>IHF</i>		6.36	2.81	0.424	2.26	0.029
% Predador		0.411					
	<i>Velocidad</i>		2.49	0.42	0.650	5.93	0.000
% Parásito		0.388					
	<i>AFDM</i>		1.43	0.36	0.451	3.97	0.000
	<i>Nitritos/Nitratos</i>		-1.11	0.33	-0.384	-3.38	0.001

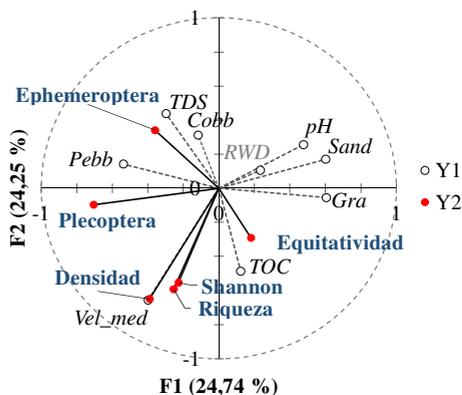
a)



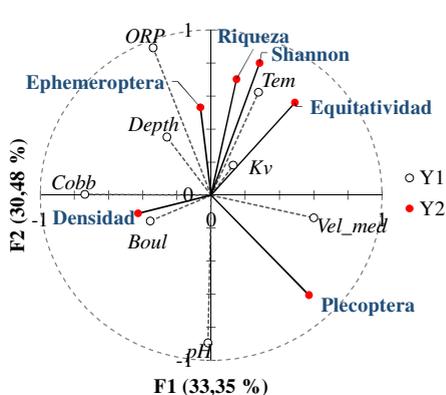
b)



c)

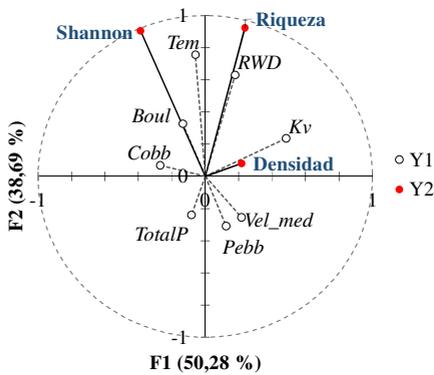


d)

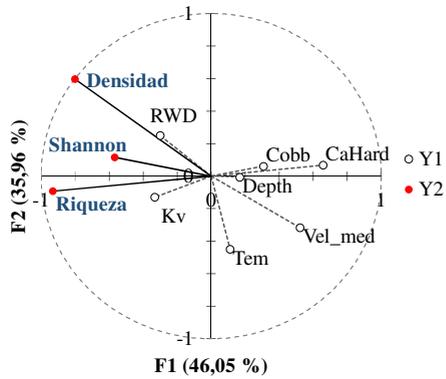


Anexo F. Resultados de la variación temporal obtenidos en el análisis de correlación canónica utilizando las métricas de la comunidad de acuerdo a las variables ambientales. En letras a), b) c) y d) se identifica cuatro diferentes campañas de muestreo. Vel_med: velocidad media, Boul: bloque, Cobb: canto rodado, Pebb: guijarro, Gra: grava, Kv: rugosidad relativa, RWD: relación ancho / profundidad, Alkal: Alcalinidad, TOC: Carbono Orgánico Total, TDS: Solidos Totales Disueltos, Shannon: Índice de diversidad de Shannon - Wiener.

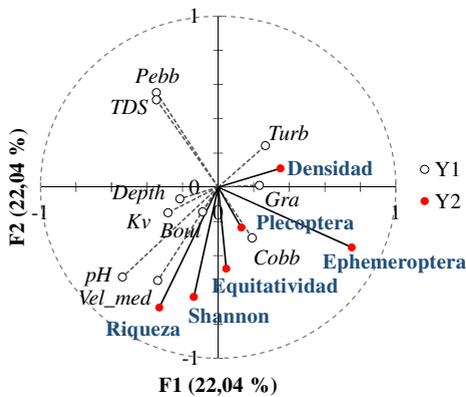
e)



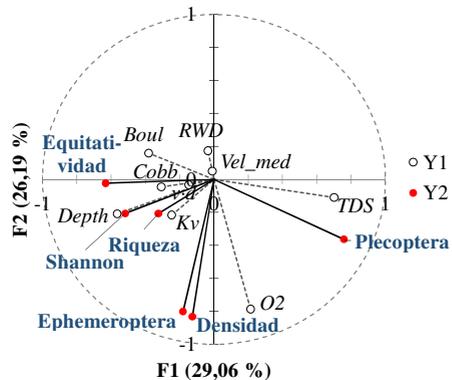
f)



g)



h)



Anexo G. Resultados de la variación temporal obtenidos en el análisis de correlación canónica utilizando las métricas de la comunidad de acuerdo a las variables ambientales. En letras f), g) h) y i) se identifica cuatro diferentes campañas de muestreo. *Vel_med*: velocidad media, *Boul*: bloque, *Cobb*: canto rodado, *Pebb*: guijarro, *Gra*: grava, *Kv*: rugosidad relativa, *RWD*: relación ancho/profundidad, *v-d*: velocidad por calado, *Alkal*: alcalinidad, *TOC*: Carbono Orgánico Total, *TDS*: Sólidos Totales Disueltos, *O2*: oxígeno disuelto, *Shannon*: índice de diversidad de Shannon – Wiener.

Anexo H. Valores registrados de algunas características de las cuatro microcuencas de estudio.

Variable	S1	S2	S3	S4
Area (km ²)	0.38	1.4	3.28	1.65
Caudal promedio (l s ⁻¹)	10.59	38.73	92.48	23.63
Caudal mínimo (l s ⁻¹)	1.03	1.64	3.73	0.94
Caudal máximo (l s ⁻¹)	112.7	439.52	1,035.47	543.59
Velocidad promedio (m s ⁻¹)	0.338	0.319	0.408	0.21
Velocidad máxima (m s ⁻¹)	1.248	1.508	1.219	0.838
Calado promedio (cm)	10.8	18.2	19.7	14.2
Calado máximo (cm)	25.0	44.0	42.0	49.0
Número de Froude promedio (Fr)	0.365	0.248	0.298	0.192
Número de Froude máximo (Fr)	1.346	0.959	0.958	0.646
Tensión cortante (SS)	144.7	80.9	117.4	51.5
Tensión cortante máxima (SS)	1,428.0	762.1	641.6	342.2

Anexo I. Listado de especies por cada mesohábitat y tramo

Taxones	Poza				Tabla				Corriente			
	S1	S2	S3	S4	S1	S2	S3	S4	S1	S2	S3	S4
Coleoptera	<i>Austrelmis</i>		X		X	X	X		X	X	X	
	<i>Austrolimnius</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Heterelmis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Hexanchorus</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X	
	<i>Palpomyia</i>		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Diptera	Chironominae	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Orthoclaadiinae					X	X	X	X	X	X	X
	Podonominae			X			X	X	X	X	X	X
	Tanypodinae				X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Neoplasta</i>		X		X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Hexatoma</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Limonia</i>				X	X	X	X	X	X	X	
	<i>Pericoma</i>				X		X	X			X	X
	<i>Psychoda</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X
	<i>Gyгантodax</i>				X	X	X	X	X	X	X	X
	Ephemeroptera	<i>Andesiops</i>				X			X	X	X	
<i>Ecuaphlebia</i>						X	X	X	X	X	X	X
Plecoptera	<i>Claudioperla</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
	<i>Anacroneuria</i>				X	X	X		X	X		X
Trichoptera	<i>Contulma</i>	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Phylloicus</i>	X	X		X	X	X	X	X			X
	<i>Mortoniella</i>							X	X			X
	<i>Helicopsyche</i>				X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Atopsyche</i>					X	X	X	X	X	X	X
	<i>Smicridea</i>	X	X	X	X	X		X	X	X		X
	<i>Metrichia</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Ochrotrichia</i>	X	X	X	X		X	X	X		X	X
	<i>Atanatolica</i>				X	X	X	X		X	X	X
	<i>Nectopsyche</i>				X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Xiphocentronidae</i>				X	X	X	X	X	X	X	X
Acariformes	<i>Hydracarina</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Amphipoda	<i>Hyaella</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Gasteropoda	Lymnaeidae	X	X	X	X		X	X	X	X	X	
Hirudinea	Helobdella	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Nematomorpha	Gordioidea		X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Annelida	Oligochaeta	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Tricladida	<i>Girardia</i>				X	X	X	X	X	X	X	X
Veneroidea	Sphaeriidae	X				X	X	X	X	X	X	X

Anexo J. Efecto de las variables hidrológicas en las métricas de la comunidad por cada mesohábitat. N = 141 en el mesohábitat poza, N = 144 en el mesohábitat tabla y N = 76 en el mesohábitat corriente. Se presenta las métricas con $p \leq 0.05$.

Meso-hábitat	Variables dependientes	R ² ajust.	Variable independiente	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes tipificados		
				B	Err. típ.	Beta	t	Sig.
Poza	Densidad	0.158	MAXDAYQ7	-1512.6	289.9	-0.405	-5.22	0.000
	Abun. Rel. EPT	0.060	MINDAYQ30	6.0	2.8	0.178	2.13	0.035
			COMAXDAY	-16.3	7.9	-0.172	-2.06	0.042
	Riqueza total	0.115	FH1	-3.8	0.9	-0.396	-4.50	0.000
			FL3	-1.5	0.7	-0.177	-2.01	0.046
	Riqueza EPT	0.159	FH1	-1.8	0.4	-0.420	-4.85	0.000
			FL3	-1.2	0.3	-0.332	-3.83	0.000
			QMAX1	5.1	2.2	0.181	2.31	0.022
	Riqueza NO insecta	0.051	FH1	-0.7	0.3	-0.240	-2.92	0.004
	Equitatividad	0.096	MAXDAYQ15	0.1	0.0	0.323	3.43	0.001
Tabla	Densidad	0.228	MAXDAYQ7	-3895.2	1013.0	-0.496	-3.85	0.000
			QMIN1	3750.9	1267.7	0.454	2.96	0.004
			FL1	5737.1	1820.1	0.306	3.15	0.002
			FH2	-3152.9	1545.7	-0.211	-2.04	0.043
	Abun. Rel. NO insecta	0.047	FH1	-8.7	3.1	-0.231	-2.82	0.006
	Riqueza total	0.203	FH2	-3.9	0.7	-0.441	-5.76	0.000
			QMAX1	18.1	5.3	0.259	3.38	0.001
			FH3	-1.2	0.2	-0.589	-7.08	0.000
	Riqueza NO insecta	0.270	FL1	-0.5	0.2	-0.191	-2.30	0.023
			QMAX1	3.4	1.3	0.190	2.62	0.010
FH3			-0.3	0.1	-0.441	-4.31	0.000	
Equitatividad	0.111	COMINDAY	0.2	0.1	0.342	4.33	0.000	
Shannon-Wiener	0.141	COMINDAY	0.9	0.2	0.561	4.89	0.000	
		QMAX1	1.9	0.6	0.333	3.32	0.001	

Continuación

Meso- hábitat	Variables dependientes	R ² ajust.	Variable independiente	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes tipificados		
				B	Err. típ.	Beta	t	Sig.
Corriente	Densidad	0.130	QMIN1	-1351.2	386.0	-0.377	-3.50	0.001
	Abun. Rel. EPT	0.070	FL1	-13.9	5.4	-0.287	-2.58	0.012
	Abun. Rel. NO insecta	0.041	QMAX1	-51.9	25.4	-0.231	-2.04	0.045
	Riqueza total	0.111	FH2	-2.8	0.9	-0.364	-3.07	0.003
				FHA	7.9	3.1	0.298	2.52
	Riqueza NO insecta	0.106	FH4	-0.9	0.3	-0.301	-2.66	0.010
				COMAXDAY	-2.0	0.8	-0.290	-2.56
Shannon-Wiener	0.118	COMAXDAY	-1.6	0.7	-0.377	-2.44	0.020	

Anexo K. Efecto de las variables hidrológicas en los 10 taxones más abundantes analizados por cada mesohábitat. N = 141 en el mesohábitat poza, N = 144 en el mesohábitat tabla y N = 76 en el mesohábitat corriente. Se presenta las métricas con $p \leq 0.05$. Se presentan los taxones con $p \leq 0.05$. En la tabla, el porcentaje de las abundancias relativas (% Abun. Rel.) fue calculado para cada tipo de mesohábitat.

Meso-hábitat	Variables dependientes	Abun. Rel. (%)	R ² ajustado	Variable independiente	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes tipificados		
					B	Err. típ.	Beta	t	Sig.
Poza	<i>Helobdella</i>	42.61	0.044	COMAXDAY	30.4	11.1	0.226	2.73	0.01
	<i>Hyalella</i>	12.04	0.033	MAXDAYQ7	2.8	1.2	0.200	2.41	0.02
	Hydracarina	6.76	0.055	QMIN1	2.8	0.9	0.248	3.01	0.00
	<i>Heterelmis</i>	5.93	0.111	QMIN1	3.2	0.9	0.293	3.67	0.00
				QMAX1	-19.4	8.4	-0.185	-2.32	0.02
	<i>Metrichia</i>	3.87	0.038	FH4	4.0	1.6	0.212	2.56	0.01
	<i>Psychoda</i>	2.74	0.040	COMAXDAY	5.2	2.0	0.217	2.62	0.01
	<i>Claudioperla</i>	1.14	0.066	MINDAYQ60	1.2	0.4	0.270	3.31	0.00
	Lymnaeidae	15.92	0.161	MAXDAYQ60	-7.3	2.4	-0.255	-3.07	0.00
				FH4	-11.4	3.8	-0.250	-3.01	0.00
<i>Smicridea</i>	1.39	0.025	FL1	-1.1	0.5	-0.179	-2.15	0.03	
Tabla	<i>Metrichia</i>	3.90	0.060	FH1	4.5	1.4	0.257	3.16	0.00
	<i>Hydracarina</i>	3.01	0.060	MINDAYQ30	1.6	0.5	0.259	3.18	0.00
	<i>Helicopsyche</i>	2.30	0.089	MAXDAYQ7	1.8	0.5	0.308	3.85	0.00
	<i>Ecuaphlebia</i>	2.13	0.028	MINDAYQ60	2.0	0.9	0.187	2.26	0.03
	<i>Girardia</i>	27.83	0.108	FH1	-10.7	2.9	-0.290	-3.66	0.00
				QMAX1	-50.6	22.4	-0.180	-2.26	0.03
	Chironominae	6.10	0.215	FH3	-7.7	1.3	-0.453	-6.03	0.00
				COMAXDAY	-1.8	0.6	-0.217	-2.89	0.00
<i>Austrolimnius</i>	2.74	0.043	FL1	-2.1	0.8	-0.223	-2.72	0.01	

Continuación Anexo K

Meso-hábitat	Variables dependientes	Abun. Rel. (%)	R ² ajustado	Variable independiente	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes tipificados		
					B	Err. típ.	Beta	t	Sig.
Corriente	<i>Austrolimnius</i>	2.18	0.054	COMINDAY	3.3	1.4	0.257	2.29	0.02
	<i>Hyalella</i>	10.07	0.041	FH2	-6.1	3.0	-0.232	-2.05	0.04
	<i>Metrichia</i>	9.82	0.057	FL1	-10.0	4.2	-0.264	-2.36	0.02
	Chironominae	2.79	0.076	FH4	-4.4	1.6	-0.298	-2.68	0.01

* Taxones pertenecientes a los órdenes EPT.

Anexo L. Resumen de los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales.

Eigenvalues				
PC	Eigenvalues	%Variation	Cum.%Variation	
1	2.67	38.1	38.1	
2	1.61	23.0	61.1	
3	1.21	17.3	78.5	
4	0.589	8.4	86.9	
5	0.469	6.7	93.6	

Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Canto rodado	-0.009	-0.663	0.200	0.112	-0.696
Guijarro	-0.480	-0.089	0.140	-0.570	-0.101
Grava	-0.307	0.582	0.216	-0.019	-0.441
Arena	-0.461	0.227	-0.299	0.548	-0.240
Limo	0.519	0.137	-0.056	0.306	-0.257
Velocidad	0.283	0.176	-0.644	-0.501	-0.403
Calado	0.336	0.335	0.621	-0.129	-0.158

Anexo M. Diferencias de la composición de la comunidad obtenidos con la prueba SIMPER.

Groups G1 & G2						
Average dissimilarity = 49.11						
Species	Group G1 Av.Abund	Group G2 Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Orthoclaadiinae	20.02	15.45	4.85	1.34	9.88	9.88
<i>Girardia</i>	12.58	12.79	4.59	1.28	9.34	19.22
Chironominae	3.74	8.03	3.43	1.02	6.97	26.20
<i>Metrichia</i>	7.12	3.05	2.86	1.03	5.82	32.02
<i>Hyalella</i>	8.04	6.67	2.45	0.85	4.98	37.00
Oligochaeta	3.24	5.50	2.12	1.26	4.32	41.32
<i>Psychoda</i>	1.09	4.01	2.02	1.00	4.12	45.44
<i>Contulma</i>	4.86	2.83	2.01	0.95	4.09	49.53
<i>Helicopsyche</i>	3.08	3.48	2.01	0.94	4.09	53.62
<i>Ecuaphlebia</i>	3.71	3.07	1.99	1.07	4.06	57.67
Hydracarina	4.98	5.96	1.73	1.00	3.52	61.19
<i>Austrolimnius</i>	3.78	4.30	1.57	1.25	3.19	64.38
Tanypodinae	1.54	3.51	1.54	1.17	3.14	67.52
<i>Neoplasta</i>	3.60	2.17	1.34	1.32	2.72	70.24

Groups G1 & G3						
Average dissimilarity = 51.82						
Species	Group G1 Av.Abund	Group G3 Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Orthoclaadiinae	20.02	16.86	4.44	1.35	8.56	8.56
Chironominae	3.74	10.90	4.29	1.39	8.29	16.85
<i>Girardia</i>	12.58	8.62	3.83	1.22	7.39	24.24
<i>Hyalella</i>	8.04	7.12	2.96	0.95	5.72	29.95
<i>Metrichia</i>	7.12	2.00	2.89	0.99	5.57	35.52
<i>Helicopsyche</i>	3.08	6.27	2.62	1.21	5.05	40.58
<i>Ecuaphlebia</i>	3.71	5.50	2.40	1.28	4.64	45.21
<i>Psychoda</i>	1.09	5.05	2.36	1.23	4.55	49.76
<i>Contulma</i>	4.86	0.66	2.19	1.15	4.23	53.99
Oligochaeta	3.24	4.23	1.78	1.23	3.44	57.43
<i>Nectopsyche</i>	0.60	3.47	1.61	1.11	3.10	60.53
Hydracarina	4.98	4.22	1.51	1.32	2.92	63.45
<i>Austrolimnius</i>	3.78	3.97	1.47	1.26	2.83	66.28
<i>Neoplasta</i>	3.60	2.09	1.40	1.31	2.69	68.97
<i>Gyгантodax</i>	1.12	1.86	1.20	0.68	2.31	71.28

Continuación Anexo M

Groups G2 & G3

Average dissimilarity = 46.45

Species	Group G2	Group G3	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund				
Chironominae	8.03	10.90	4.30	1.35	9.27	9.27
<i>Girardia</i>	12.79	8.62	4.12	1.20	8.87	18.14
Orthoclaadiinae	15.45	16.86	3.65	1.27	7.86	26.00
<i>Psychoda</i>	4.01	5.05	2.48	1.31	5.33	31.33
<i>Helicopsyche</i>	3.48	6.27	2.28	1.22	4.90	36.23
<i>Hyaella</i>	6.67	7.12	2.24	1.22	4.82	41.05
<i>Ecuaphlebia</i>	3.07	5.50	2.20	1.31	4.73	45.77
Oligochaeta	5.50	4.23	1.86	1.25	4.00	49.77
<i>Nectopsyche</i>	1.22	3.47	1.62	1.16	3.49	53.27
Hydracarina	5.96	4.22	1.58	0.91	3.40	56.66
<i>Metrichia</i>	3.05	2.00	1.40	1.07	3.00	59.67
<i>Palpomyia</i>	2.77	1.85	1.39	0.77	2.99	62.66
<i>Austrolimnius</i>	4.30	3.97	1.32	1.19	2.85	65.51
<i>Contulma</i>	2.83	0.66	1.32	0.70	2.83	68.34
<i>Pericoma</i>	1.95	1.97	1.29	1.07	2.78	71.12

Groups G1 & G4

Average dissimilarity = 54.52

Species	Group G1	Group G4	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund				
Orthoclaadiinae	20.02	15.31	4.59	1.35	8.43	8.43
<i>Girardia</i>	12.58	5.05	4.56	1.30	8.36	16.79
Chironominae	3.74	11.15	4.35	1.27	7.97	24.76
<i>Hyaella</i>	8.04	13.65	4.17	2.04	7.66	32.42
Oligochaeta	3.24	9.06	3.43	1.33	6.30	38.72
<i>Metrichia</i>	7.12	1.49	3.00	1.01	5.50	44.22
<i>Helicopsyche</i>	3.08	7.38	3.00	1.41	5.50	49.72
Tanypodinae	1.54	6.74	2.86	1.77	5.25	54.96
<i>Contulma</i>	4.86	0.16	2.37	1.23	4.34	59.30
Hydracarina	4.98	4.17	1.89	1.35	3.47	62.78
<i>Ecuaphlebia</i>	3.71	2.52	1.84	1.03	3.37	66.15
<i>Austrolimnius</i>	3.78	5.59	1.71	1.41	3.14	69.29
<i>Hexatoma</i>	0.56	3.08	1.56	0.93	2.87	72.15

Groups G2 & G4

Average dissimilarity = 47.99

Species	Group G2	Group G4	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund				
<i>Girardia</i>	12.79	5.05	4.77	1.24	9.94	9.94
Chironominae	8.03	11.15	4.36	1.27	9.08	19.02
Orthoclaadiinae	15.45	15.31	3.54	1.27	7.38	26.41
<i>Hyalella</i>	6.67	13.65	3.53	1.91	7.35	33.76
Oligochaeta	5.50	9.06	2.81	1.20	5.86	39.61
<i>Helicopsyche</i>	3.48	7.38	2.64	1.43	5.51	45.12
Hydracarina	5.96	4.17	2.02	1.10	4.22	49.34
<i>Psychoda</i>	4.01	0.11	2.01	0.90	4.18	53.52
Tanypodinae	3.51	6.74	1.91	1.35	3.99	57.51
<i>Ecuaphlebia</i>	3.07	2.52	1.55	1.23	3.24	60.74
<i>Hexatoma</i>	0.28	3.08	1.55	0.89	3.23	63.97
<i>Austrolimnius</i>	4.30	5.59	1.49	1.34	3.11	67.08
<i>Anacroneuria</i>	0.04	2.94	1.46	1.12	3.04	70.12

Groups G3 & G4

Average dissimilarity = 45.71

Species	Group G3	Group G4	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund				
Chironominae	10.90	11.15	4.00	1.33	8.76	8.76
<i>Hyalella</i>	7.12	13.65	3.86	1.92	8.45	17.21
Orthoclaadiinae	16.86	15.31	3.31	1.30	7.24	24.44
Oligochaeta	4.23	9.06	2.99	1.21	6.54	30.99
<i>Girardia</i>	8.62	5.05	2.64	1.10	5.77	36.76
<i>Psychoda</i>	5.05	0.11	2.50	1.21	5.48	42.23
Tanypodinae	2.36	6.74	2.29	1.50	5.00	47.23
<i>Helicopsyche</i>	6.27	7.38	2.16	1.31	4.72	51.96
<i>Ecuaphlebia</i>	5.50	2.52	2.10	1.24	4.59	56.55
<i>Nectopsyche</i>	3.47	0.00	1.74	1.12	3.80	60.35
Hydracarina	4.22	4.17	1.63	1.25	3.57	63.92
<i>Hexatoma</i>	0.83	3.08	1.61	0.95	3.53	67.45
<i>Austrolimnius</i>	3.97	5.59	1.44	1.32	3.15	70.59