

Tesis Doctoral

Universitat de Barcelona
Facultat de Biologia - Departament d'Ecologia
Programa de doctorado: Ecologia.

**ESTUDIO DE LA CUENCA ALTOANDINA DEL RÍO CAÑETE (PERÚ): DISTRIBUCIÓN
ALTITUDINAL DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS Y
CARACTERIZACIÓN HIDROQUÍMICA DE SUS CABECERAS CÁRSTICAS**

Memoria presentada por Carlos Raúl Acosta Rivas para optar el título de Doctor
por la Universitat de Barcelona, bajo la dirección del doctor Narcís Prat i
Fornells

Carlos Raúl Acosta Rivas
Barcelona, Febrero del 2009

El director de la tesis:
Dr. Narcís Prat i Fornells
Catedràtic d'Ecologia
Facultat de Biologia (UB)

*Gritan revueltos los ríos
por las quebradas
entre senderos dormidos (...)
por selvas, soles y lunas,
despeñando sus ensueños,
vuelan recodos y cuevas,
(...) Llegan rasgando vientos,
luz y cielo
en el ala del tiempo
desde el Ande...*

(Extractos de “En el Ala del Tiempo” y “María Sueños” - Chabuca Granda)

Índice

Agradecimientos	I
Introducción general	V
Contexto geográfico	VII
La cuenca del río Cañete.....	IX
Estado actual del conocimiento de los ríos altoandinos.....	XI
Estructura general de la tesis	XIII
Objetivos.....	XV
CAPITULO 1: Variabilidad espacial y estacional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en un gradiente longitudinal de la cuenca altoandina del río Cañete, Perú.....	1
Introducción	3
Metodología	4
Resultados.....	11
Discusión.....	27
CAPITULO 2: Composición y Estructura de la Comunidad de Chironomidae (Diptera) de la cuenca altoandina del río Cañete, Perú.....	41
Introducción	43
Metodología	45
Resultados.....	49
Discusión.....	59
CAPITULO 3: Variabilidad longitudinal y diurna de la hidroquímica en los depósitos de travertinos de la cuenca alta del río Cañete, Perú	67
Introducción	69
Metodología	70
Resultados.....	74
Discusión.....	82
CAPITULO 4: Distribución y estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en los depósitos de travertino de la cuenca alta del río Cañete, Perú	91
Introducción	93
Metodología	95
Resultados.....	98
Discusión.....	107
CAPITULO 5: Aspectos de la ecología trófica de Hyalella sp. en los depósitos de travertinos de la cuenca alta del río Cañete, Perú	115
Introducción	117
Metodología	120
Resultados.....	122
Discusión.....	125
Conclusiones generales	129
Bibliografía	133

Agradecimientos

En este apartado de la tesis quiero agradecer no sólo a las personas que de una u otra manera me han ayudado directamente a llevar a cabo esta tesis, sino también a aquellas con quienes he compartido muchos momentos gratos durante este tiempo.

A Narcís Prat, director de esta tesis, por el apoyo brindado, sus valiosas sugerencias y su constante interés por estudiar los ríos altoandinos. Un sincero reconocimiento a todos los antiguos y actuales miembros del grupo FEM (ECOBILL), por su amistad y por todo lo que he aprendido con ustedes durante este tiempo: María Rieradevall, Núria Bonada, Mireia Vila-Escalé, Carolina Solá, Toni Munné, Tura Puntí, Rosa Cassanovas, Blanca Ríos, Cesc Murria, Núria Cid, Rosa Andreu, Teresa Vegas, Miguel Cañedo, Pau Fortuño, Iraima Verkaik, Laura Puértolas, Nuria Sánchez, Mia Morante, Christian Villamaría e Isabelle Perree.

A la Universidad Nacional Agraria La Molina (Lima, Perú), donde me licencié como biólogo y nació mi interés por los insectos acuáticos y los ríos de mi país. En especial a Clorinda Vergara, directora del Museo de Entomología, por su constante apoyo en la logística de los muestreos de campo en Perú, por brindarme su colaboración y confianza para el desarrollo de buena parte del trabajo de laboratorio y por su amistad y apoyo moral de muchos años. Así mismo, gracias al antiguo y actual personal investigador del Museo, por hacerme tan grato todo el tiempo que pasé junto a ustedes: Silvia Rondón, Silvia Castro, Julio Rivera, Eduardo Oyague, Javier Huanca, Nidia Elguera y Manuel Andía. Al director fundador del Museo, el Dr. Klaus Raven, por sus valiosas enseñanzas y al señor Leonardo Montes, conserje del Museo, que aunque ya no se encuentren físicamente siempre les recuerdo con alegría.

A Teresa Vegas por su valioso asesoramiento en el capítulo de hidroquímica de los depósitos de travertino.

A mi amigo Eduardo Oyague, por acompañarme y apoyarme en los difíciles muestreos de campo en el río Cañete (disculpa por todo el frío que te hice pasar! aunque se que tu también disfrutas de las situaciones extremas de campo, eso es lo que las hace inolvidables!) Además, gracias a Silvia Castro y Manuel Andía, por sus imprescindibles labores de tramitadores de permisos de colecta y exportación de los especímenes y por colaborar en todo lo que me hiciera falta en Lima.

A las autoridades locales y a los habitantes de Tanta, Vilca, Huancaya, Vitis, Miraflores, Tomas, Laraos, Yauyos, Huantán, Lincha y Catahuasi, en la provincia de Yauyos (Lima)

en la cuenca alta del río Cañete, por su hospitalidad y su soporte logístico en el muestreo de campo. A la empresa Cementos Lima, en particular al Ing. Pio Rosell, y a la Corporación de Desarrollo del Nor-Yauyos (CODENY) por el apoyo logístico durante la primera salida de campo piloto en la cuenca alta del río Cañete.

A los becarios de tercer ciclo del departament d'Ecologia de la Universitat de Barcelona, por su cordialidad diaria y los ánimos que siempre me han brindado a lo largo de estos años: Silvia, Oriol, Gemma, Enric, Carles, Salva, Dani, Mari, Izaskun, Neus, Miam, Ainhoa, Julio, Biel, Eusebi y Jaime.

A los chicos del piso: Sandra, Mercè, Claudia, Vanesa, Borja y Pepo por su amistad y su apoyo incondicional en todo tipo de situaciones, gracias por acogerme y hacerme pasar tan gratos momentos.

A mis buenos amigos Jordi Ivern, José Luis Sánchez y Verónica Gallego; por compartir conmigo tantas horas de cine, cenas, exposiciones, rutas de senderismo, conciertos y demás actividades de tiempo libre que me han hecho sentir muy a gusto.

Una parte de esta tesis se la quiero dedicar a mis amigos y compañeros del día a día, de tantas y tantas horas de lupas, ordenadores, campañas, comidas, desayunos, etc, etc. Gracias Iraima, por toda la fuerza que siempre me has dado, por compartir tantos momentos de complicidad, por que has aprendido a conocerme aún sin hablar y por tus fuertes abrazos. Blanca, también has sido como mi hermana en estudiar los ríos andinos! he aprendido mucho junto a ti y he disfrutado tantas conversaciones a cerca de nuestros queridos países. Gracias Mireia por preocuparte siempre por mí, por saber escuchar y por ser un ejemplo de empeño y dedicación. Tura, gracias por todas las "aixeres" que siempre me has dado, por toda tu energía positiva y la manera tan especial de vivir y compartir. Gracias Pau, por ser siempre tan colaborador y por todas las divertidas ocurrencias que tienes cada día. Silvia, gracias por tu cálida sonrisa diaria y tus amenas conversaciones. Gracias Cesc, por tu ímpetu casi indismayable de hacer ciencia, casi tan fuerte como el cariño que sientes por tu Catalunya.

A David Ramírez, por la amistad de muchos años, los ánimos que siempre me ha dado en continuar con la tesis y por que contigo recuerdo nuestros maravillosos años en La Molina. A mis demás amigos de siempre en Lima (o en donde estén): Silvia, Paola, Jessica, Alicia, Carolina, Carlos, Ernesto, Julio, Eduardo, Pachi, Caissa, Roberto, Reynaldo, Claudia, Consuelo y Ayling que siempre están a la expectativa cada vez que regreso a Lima y me reciben con una sonrisa y un abrazo cariñoso.

A Gilbert y Rino por ser tan buenos amigos, por compartir tantas cenas, películas y plantas; gracias por escuchar y estar siempre que les necesito y por abrirme las puertas de su casa en Mataró muchos fines de año.

A Javier, por el cariño y preocupación constante que has tenido para conmigo durante estos años, tu apoyo ha sido muy importante para mi, gracias también por tus consejos y tantos momentos agradables que hemos compartido.

A mi familia en Lima: mis padres Margarita y Pablo, mi hermana Rocío y mi tía Marcela. Gracias por toda su preocupación, cariño y confianza que me han demostrado. Aunque han estado lejos en este tiempo, siempre les recuerdo y agradezco todo lo que han hecho por mi.

Finalmente, al Ministerio de Relaciones Exteriores de España, a través de la Agencia Española de Cooperación Internacional y Desarrollo (AECID) quienes subvencionaron mi estancia en Barcelona los tres primeros años de estudios, a través de las becas MAE.

INTRODUCCION GENERAL

Contexto geográfico

La cordillera de los Andes constituye una de las cadenas montañosas más extensas del planeta y recorre longitudinalmente la región occidental de América del Sur (Argollo, 2006). Su presencia influye en el desarrollo de todo el continente, desde aspectos geográficos, climatológicos y ecológicos hasta económicos y sociales. Según Gansser (1973) comprende tres sectores: los Andes del Norte, que recorren Venezuela, Colombia, Ecuador y el norte de Perú hasta la depresión de Huancabamba, (aproximadamente a 5-6°S); los Andes del Centro, que atraviesan longitudinalmente Perú, Bolivia, Argentina y Chile, hasta los 33°S y los Andes del Sur que se extienden desde esta latitud hasta la Tierra de Fuego, en el extremo austral del continente.

La extensa área que ocupan los Andes comprende, a diferencia de otras cordilleras del mundo, no sólo un elevado gradiente altitudinal sino también latitudinal; abarcando muchos tipos de climas, desde el tropical, subtropical húmedo y seco hasta el subpolar y glacial (Argollo, 2006); originando de esta manera una gran variedad de ecosistemas, desde los áridos desiertos de la costa del Pacífico hasta las llanuras amazónicas del Atlántico.

De esta alta diversidad de ecosistemas existentes, las formaciones altoandinas han motivado recientemente un creciente interés. Jacobsen (2008) mencionó que los sistemas fluviales altoandinos tropicales presentan características que los diferencian fácilmente de los sistemas de llanura tropical: temperaturas medias bajas (10°C), normalmente con una fuerte amplitud térmica diaria de hasta 20°C, como es el caso del Altiplano de Bolivia (Wasson *et al.*, 1989); baja presión parcial atmosférica que indicaría también una baja disponibilidad de oxígeno disuelto en el agua; elevados gradientes altitudinales con una topografía muy compleja; cobertura vegetal de ribera normalmente escasa, representada por formaciones de herbáceas de páramo, puna y bosques relictos. La semejanza de algunas de estas características con las presentes en ecosistemas fluviales templados alpinos (excepto el elevado gradiente altitudinal) ha sugerido que las comunidades de macroinvertebrados podrían ser más semejantes a sus contrapartes templadas alpinas que a los sectores más bajos de los mismos ríos tropicales (Jacobsen *et al.*, 1997).

El páramo es el principal ecosistema altoandino de los Andes del Norte, presenta un clima húmedo con una relativamente alta riqueza de especies vegetales herbáceas y arbustivas que se desarrollan por encima de la línea de bosque (Ortiz, 2003; Mena & Hofstede, 2006). Las comunidades bentónicas de sus ríos han empezado a ser

caracterizadas (Jacobsen, 2008) y han sido descritos algunos procesos ecológicos como la descomposición de detritos orgánicos y la deriva, colonización y ovoposición de macroinvertebrados (Ríos, 2008). Con algunas semejanzas con los páramos y anteriormente incluidos dentro de estos, los ecosistemas de puna son propios de los Andes Centrales de Perú y Bolivia, pero son aún menos conocidos que los páramos. La puna, se extiende desde el norte del Perú hasta el norte de Argentina y presenta una vegetación dominada por especies vegetales herbáceas, en su mayoría gramíneas, que representan una menor cobertura vegetal en relación a los páramos (Monasterio & Vuilleumier, 1986; García & Beck, 2006; Sánchez-Vega & Dillon, 2006). Aunque no es posible establecer un límite altitudinal fijo que se extienda mas allá de 10 grados de latitud, normalmente en los Andes peruanos, la puna se encuentra a partir de los 3500 m s.n.m. y a diferencia de los páramos, presentan un clima mas seco, con una larga estación seca de mayo a noviembre y una corta estación de lluvias de diciembre a abril (Sánchez-Vega & Dillon, 2006). Los suelos de la puna tienen textura franco o franco arenosa, con pH generalmente alcalino debido a la naturaleza granítica de la roca madre y bajo contenido de materia orgánica (Salm, 1983). Por el contrario, en zonas de turberas o “bofedales” (como se les conoce localmente), el sustrato corresponde a suelos ácidos, con una alta proporción de materia orgánica en descomposición (García & Beck, 2006). Además, existen suelos fértiles de naturaleza limo-arcillosa formados por depósitos aluviales en los bordes de ríos y lagos.

Pocos lugares de la región altoandina no han sido modificados y habitados por las poblaciones humanas desde tiempos remotos y contienen muchos vestigios de antiguas civilizaciones precolombinas. Dollfus (1996) se refiere a algunos de los más destructivos procesos originados por la intervención humana en los andes centrales como la introducción del ganado vacuno y ovino y la intensa actividad minera. En Perú, dicha industria es responsable de más del 50% de las exportaciones y ha convertido al país es uno de los principales productores de oro, plata, cobre, zinc, plomo y estaño a nivel mundial. Sin embargo, el desarrollo minero no ha tenido como contraparte la implementación de una legislación medioambiental adecuada que gestione debidamente la calidad ecológica de los recursos hídricos utilizados; siendo actualmente la minería, una de las principales actividades responsables de la degradación de la calidad del agua en la región altoandina de Perú. Las descargas de aguas procedentes de los relaves mineros son incorporadas a los ríos, llevando consigo altas concentraciones de metales pesados y otros sólidos en suspensión muy dañinos para el ecosistema, muchos de los cuales son transportados sin tratamiento previo hasta el océano, contaminando también el ambiente marino (Guillen *et al.*, 1986).

La cuenca del río Cañete

La cuenca del río Cañete, sobre la cual se ha llevado a cabo esta tesis, presenta un fuerte gradiente altitudinal que se origina del deshielo de los glaciares del nevado Ticlla, en la vertiente occidental de los Andes Centrales del Perú a 4830 m s.n.m., hasta su desembocadura en el Océano Pacífico. A lo largo de este gradiente, el río discurre por tres grandes ecorregiones, según Brack (1986): el desierto del Pacífico desde el nivel del mar hasta los 1000 m s.n.m., la serranía esteparia, entre los 1000 y los 3500 m s.n.m. y la puna, por encima de los 3500-3800 m s.n.m. Los sistemas fluviales de las dos ecorregiones más altas: la serranía esteparia y la puna, son el área de estudio de esta tesis.

El matorral de la serranía esteparia es mucho más seco que los bosques montanos húmedos de la vertiente oriental, el clima es templado-cálido en las partes bajas y templado frío en las partes más altas. La vegetación es xerofítica en la parte baja, pajonales de gramíneas con arbustos en las partes media y alta y eventuales bosques relictos en las partes altas, si han llegado a conservarse. Sus tierras son aptas para el cultivo agrícola, por lo que han sido fuertemente intervenidas y sustentan económicamente importantes poblaciones humanas. La caracterización de las comunidades bentónicas de sus ríos y quebradas es inexistente.

Así mismo, la puna, comprendida en las cabeceras de los tributarios del río Cañete, comparte las mismas características generales de otras zonas altoandinas de los Andes centrales. Sin embargo, las cabeceras del curso principal del río Cañete son peculiares, ya que se caracterizan por presentar un importante flujo subterráneo, que asociado, entre otros factores, a las altas concentraciones de calcio presentes en el agua, generan una morfología cárstica de origen cuaternario sobre el cauce principal del río, entre los 3600 y los 4050 m s.n.m., formando doce lagunas escalonadas cerradas por diques naturales, constituidos por la precipitación del carbonato de calcio (Megard *et al.*, 1996). Numerosas discontinuidades topográficas han generado las atractivas formaciones en el canal del río, por las que el agua discurre fragmentada en varias bifurcaciones. Estos sistemas llamados travertinos o tufas, han sido estudiados con gran interés en Europa (Sistema de Plitvice, Croacia), Asia (Baishuitai, China) y Australia (Louie Creek). Sin embargo, en la revisión mundial que hicieron Ford & Pedley (1996) sólo se menciona que se sabe de la existencia de este tipo de ríos en la región andina, pero no se cuenta con ningún estudio especializado.

El primer inventario de los recursos naturales de la cuenca alta del río Cañete fue llevado a cabo por el Ministerio de Agricultura del estado peruano (ONERN, 1970), sin embargo, en el no se incluyó ningún apartado sobre la comunidad biológica de los ríos; no fue hasta 1999 cuando se realizó una segunda diagnosis ambiental de la zona realizada por la consultora ambiental Walsh. Este estudio, presentó un listado de 22 especies de algas, 11 macrófitas y 13 de zooplancton colectadas entre los 3000 a 4600 m s.n.m. El inventario de la comunidad bentónica se redujo a dos especies de gasterópodos, mientras la fauna de peces estuvo caracterizada por grandes poblaciones de la especie introducida *Salmo gairdnerii* (trucha arco iris) y por poblaciones muy reducidas de la especie nativa *Orestias* sp. Fuera de este estudio, no existe mayor información de la comunidad biológica de los ríos de la zona. De esta manera, la presente tesis no sólo aporta relevante información sobre la caracterización química y biológica de los ríos de los Andes Centrales, sino también es la primera investigación que se desarrolla en un ecosistema de travertinos en los Andes.

Desde 1996, debido al atractivo visual de los sistemas de travertinos, la cuenca alta del río Cañete pertenece al sistema nacional de áreas protegidas por el estado peruano y actualmente se encuentra registrada en la categoría de “Reserva Paisajística Nor Yauyos-Cochas” (D.S. N° 033-2001-AG) comprende aproximadamente 221000 has., que incluyen 48 lagunas de distintas características (Walsh, 1999). Sin embargo, ni el enorme potencial turístico con que cuenta la región, ni los esfuerzos de la Corporación de Desarrollo del Nor-Yauyos (CODENY), que realiza programas de desarrollo social e impulsó la designación definitiva de la reserva ante el estado, han conseguido un desarrollo satisfactorio de la región, que agrupa a cinco comunidades campesinas (Tanta, Vilca, Huancaya, Vitis y Miraflores) dedicadas principalmente a una incipiente actividad comercial y a una agricultura y ganadería de subsistencia. Sin embargo, el panorama socio-económico y ambiental de la zona puede estar próximo a sufrir importantes cambios debido al desarrollo hidroeléctrico.

Efectivamente, el inventario de los recursos naturales de la cuenca del río Cañete (ONERN, 1970) enfatizó la importancia del uso del gran potencial hídrico de la cuenca y recomendó la regulación del caudal por medio del embalse de algunas de las lagunas de la cuenca alta. Este fue el inicio del “Proyecto Integral el Platanal” una propuesta que inicialmente tenía como objetivo la construcción de dos grandes embalses para el uso hidroenergético y agrícola, mediante la irrigación de las pampas de Concon-Topará cerca a la desembocadura del río. Luego de varios estudios de factibilidad, el proyecto quedó reducido sólo a la parte hidroenergética y finalmente, a fines del 2006 se empezó a ejecutar la construcción del embalse de Capillucas (1525 m s.n.m.) y la central

hidroeléctrica “El Platanal” (900 m s.n.m.), que será la segunda mas grande del país. El proyecto será concluido el año 2009 y aunque se espera una fuerte repercusión ambiental y socio-económica en toda la cuenca, será particularmente importante en la parte baja de la misma.

Estado actual del conocimiento de los ríos altoandinos

Contrastando con la elevada diversidad de ecosistemas andinos existentes y con la creciente explotación de sus recursos hídricos; los estudios de investigación básica o aplicada son sorprendentemente muy escasos, o bien, de restringida difusión tales como por ejemplo tesis de licenciatura, informes técnicos y estudios de impacto ambiental, que representan una extensa literatura gris cuya información no ha sido recopilada ni analizada en conjunto. Los sistemas fluviales altoandinos tropicales son probablemente uno de los menos estudiados sobre la tierra (Ward, 1994) y a diferencia de las cabeceras de ríos templados e inclusive de otros países de América del Sur, en Perú, representan uno de los ecosistemas mas amenazados y menos gestionados adecuadamente.

Aunque Illies (1964) realizó uno de los trabajos pioneros en América del Sur para caracterizar la comunidad de macroinvertebrados bentónicos a lo largo de un gradiente altitudinal en un tributario de río Huallaga (vertiente oriental de los Andes del Perú) no fue hasta finales del siglo pasado, cuando se despertó el interés por su investigación, principalmente en Colombia (Roldán *et al.*, 1973; Roldán, 1980; Zúñiga de Cardoso *et al.*, 1993; Rincón, 1996; Ballesteros *et al.*, 1997; Zúñiga de Cardoso *et al.*, 1997) y posteriormente en Ecuador (Turcotte & Harper; 1982; Jacobsen *et al.*, 1997; Monaghan *et al.*, 2000; Sites *et al.*, 2003; Jacobsen, 2003; 2004; Ríos, 2008). Más recientemente, Jacobsen (2008) publicó la primera síntesis del conocimiento de los ríos de alta montaña neotrópicales. A pesar de estos esfuerzos, es muy evidente los vacíos de información existentes y probablemente no estamos aún en condiciones de generalizar patrones de la ecología estructural o funcional de sus comunidades biológicas en esta extensa área. Algunas de las limitaciones más importantes son las siguientes:

- a) El conocimiento taxonómico de la fauna de macroinvertebrados en los ríos de la región andina es aún muy escaso, inclusive a nivel de género, especialmente en grupos altamente diversos como Diptera. La aparentemente baja riqueza de algunos grupos taxonómicos en los trópicos puede ser explicada por una insuficiente intensidad de muestreo y una escasez de investigación taxonómica (Ferrington, 2008). Esta carencia de información probablemente ha sesgado muchas interpretaciones de evolución, biogeografía y ecología (Covich, 1988;

Vinson & Hawkins, 2003). Un ejemplo de la relevancia de este aspecto se presenta en grupos de importancia médica como Simuliidae, que debido a su importancia sanitaria como vector de enfermedades, se ha puesto un especial empeño en su taxonomía y se conoce una mayor cantidad de especies endémicas, que de otra manera, con una intensidad de muestreo y un conocimiento taxonómico menor, no hubiesen sido conocidas y su riqueza específica subestimada.

- b) Una elevada complejidad topográfica, geológica y climática, cuya interacción de factores dificulta el reconocimiento de patrones: un gradiente comprendido desde el nivel del mar hasta las zonas altoandinas de más de 4000 o 5000 m s.n.m. (variación altitudinal); los tres grandes sectores de la cordillera: Andes del Norte, Centro y Sur (variación latitudinal) y las vertientes hidrográficas: cadenas occidental, central y oriental (variación longitudinal).
- c) La gran diversidad de ecosistemas o formaciones vegetales, originadas a partir de la complejidad espacial presente a lo largo de los Andes, cuyas comunidades bentónicas y los procesos ecológicos fundamentales han sido sólo pobremente caracterizados en la mayoría de casos.
- d) Los sistemas fluviales andinos no deben ser considerados hábitats constantes en escalas de tiempo geológico e histórico. El clima de América del Sur cambió drásticamente durante las glaciaciones del Pleistoceno y tal como lo mencionó Illies (1969) su efecto sobre la biogeografía de las especies acuáticas es prácticamente desconocido, aunque se cree debió ser marcadamente diferente al ocurrido en las cordilleras de Europa y Asia (Pirineros, Alpes e Himalaya). Diferentes grupos de especies acuáticas pudieron haber evolucionado de forma diferente y en diversas escalas de tiempo dependiendo de sus respectivas estrategias de dispersión (Covich, 1988). Así por ejemplo, en el gradiente altitudinal, un descenso de la diversidad de géneros de familias de Coleoptera, Odonata, Heteroptera y Trichoptera con el incremento de la altitud fue sugerido por Jacobsen et al. (1997) como consecuencia del desplazamiento de la fauna a zonas más cálidas durante la última glaciación y cuya recolonización de zonas más altas aún no ha concluido. De modo similar en el gradiente latitudinal, una mayor riqueza de géneros de Plecoptera es reportada en la región templada de América del Sur (Patagonia) con respecto a la baja riqueza encontrada en la región ecuatorial (Illies, 1969); una tendencia opuesta a la descrita para otros ordenes como Coleoptera (Brown, 1981) y Odonata (Williams & Feltmate, 1992).

Estructura general de la tesis

El desarrollo de esta tesis comprendió una red de estaciones de referencia en la cuenca del río Cañete, es decir con escasa intervención humana, en las cuales hemos estudiado distintos aspectos de la estructura y variabilidad de la comunidad bentónica de macroinvertebrados, la fisicoquímica del agua y la ecología funcional de una de las especies más representativas. A modo de resumen presentamos a continuación cada uno de los cinco capítulos de los que se compone esta tesis, indicando también algunas de las preguntas más importantes que nos planteamos en cada uno de ellos.

El capítulo I estudia la variabilidad espacial de la comunidad de macroinvertebrados y de los principales parámetros fisicoquímicos del agua en un gradiente comprendido entre los 2500 a 4400 m s.n.m. Los resultados fueron analizados considerando tanto la variabilidad en el gradiente altitudinal, como el tamaño de los ríos (orden de río) y las temporadas de pluviosidad (seca y de lluvias). Pocos estudios de variabilidad espacial de una comunidad bentónica de ríos andinos en un gradiente tan amplio como el que presentamos en esta tesis, han sido realizados hasta la fecha. Además, se ha puesto particular interés en analizar las tendencias con una mayor resolución taxonómica, alcanzando en casi todos los grupos el nivel de género, incluido el orden Diptera. De momento los pocos estudios sugieren una disminución de la riqueza con el incremento en la altitud, ¿pero sucederá lo mismo cuando se trabaje con una mayor resolución taxonómica? ¿existirá alguna variabilidad estacional importante? ¿Cómo afectará la heterogeneidad del hábitat y las distintas comunidades vegetales de ribera andinas en el comportamiento de la riqueza de taxa?

El capítulo II se centra en el estudio en la familia Chironomidae (Diptera), uno de los grupos taxonómicos de macroinvertebrados más importantes, pero menos estudiados en América del Sur debido a la dificultad que representa su determinación taxonómica. Discutimos nuestros resultados con el conocimiento actual de la biodiversidad de este grupo en la región andina. La literatura en regiones templadas ha descrito patrones de distribución de las subfamilias de Chironomidae en el gradiente altitudinal. ¿sucederá lo mismo en las regiones altoandinas? ¿podemos estimar mediante curvas de acumulación de especies la riqueza de géneros?

El capítulo III se sitúa en las cabeceras del río Cañete para caracterizar más detalladamente la fisicoquímica del agua en el sistema de travertinos formado en esta parte de la cuenca. Estudiamos la variabilidad diurna de algunos parámetros físico

químicos en dos tramos del río y discutimos las posibles respuestas de los cambios encontrados. No se conoce prácticamente nada de la fisicoquímica de los sistemas travertinos andinos. ¿se repetirán los patrones diarios encontrados en otros travertinos del mundo? ¿Qué factores pueden modificar estas tendencias en el caso particular del río Cañete?

El capítulo IV desarrolla un estudio más detallado de la comunidad de macroinvertebrados en el sistema de travertinos, estudiando los diferentes hábitats encontrados en el tramo del río: tres especies de macrófitas y briófitas, el substrato conformado por el carbonato de calcio precipitado y la hojarasca de la vegetación de ribera. ¿Existirá alguna comunidad típicamente característica en el substrato de travertinos o será la misma encontrada en cualquier otro hábitat altoandino? ¿Cómo afecta la mayor heterogeneidad de hábitat representada en estos tramos por la gran cantidad de macrófitas presentes en la riqueza y distribución de los taxa de macroinvertebrados?

El capítulo V enfoca en la ecología trófica de *Hyaella* sp. (Amphipoda) una especie de crustáceo muy frecuente y abundante en la mayor parte de la región altoandina de la cuenca del río Cañete. La literatura de regiones templadas considera al grupo tradicionalmente como un importante triturador de hojarasca. ¿Por qué suele ser tan abundante en muchos ríos de puna donde los aportes de detritos orgánicos son más bien escasos? ¿Se puede utilizar la clasificación de grupos funcionales de macroinvertebrados aplicada en las regiones templadas a los sistemas andinos tropicales? ¿Es el consumo de *Hyaella* sp igual frente a especies vegetales nativas e introducidas?

Objetivos de la tesis

El objetivo general de esta tesis es contribuir a un mayor conocimiento de los ríos altoandinos, especialmente los situados en los Andes centrales.

Los objetivos específicos de cada capítulo son los siguientes:

Capítulo 1 (i) Reconocer los patrones de distribución de la comunidad de macroinvertebrados en la cuenca andina del río Cañete en un amplio gradiente altitudinal y longitudinal (entre los 2500 a 4400 m.s.n.m.) y (ii) Determinar que variables ambientales definen la variabilidad de la composición de la comunidad de macroinvertebrados a lo largo del gradiente longitudinal estudiado.

Capítulo 2: (i) Incrementar el conocimiento de la diversidad de la comunidad de Chironomidae en la región altoandina de Perú, contrastando su riqueza con la reportada en otros estudios previos y (ii) Detectar posibles patrones de distribución de riqueza y abundancia de los géneros de Chironomidae de acuerdo a algunos de los principales gradientes ambientales: estacionalidad, altitud y orden de río.

Capítulo 3: (i) Caracterizar la hidroquímica de los depósitos cársticos de la cuenca alta del río Cañete, Lima, Perú; (ii) Reconocer las variaciones en el gradiente longitudinal del río y las fluctuaciones diurnas; (iii) Sentar las bases para futuras investigaciones en los sistemas cársticos altoandinos.

Capítulo 4: (i) Caracterizar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en el área de precipitación de travertino en dos sectores caracterizados por comunidades vegetales de ribera marcadamente diferentes y (ii) Determinar la influencia de los distintos tipos de hábitats en la estructura de la comunidad bentónica en ambos sectores.

Capítulo 5: (i) Determinar la alimentación de *Hyaella* en la cuenca alta del río Cañete y (ii) Evaluar el consumo de *Hyaella* frente a dos tipos de hojarasca: una proveniente de una especie vegetal autóctona como *Polylepis* spp. y otra de una especie vegetal introducida, de muy amplia distribución en los Andes, como *Eucalyptus globulus*.

CAPITULO I:

Variabilidad espacial y estacional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en un gradiente longitudinal de una cuenca altoandina en Perú.

Introducción

A diferencia de otros ecosistemas fluviales de zonas templadas, donde se han realizado una gran cantidad de estudios sobre la características de las comunidades de macroinvertebrados en gradientes longitudinales, a partir del concepto del río como continuo funcional (Vannote *et al.*, 1980) los estudios realizados en los Andes son aún escasos considerando la gran extensión que la cordillera ocupa en América del Sur. Aún así, las regiones andinas mejor estudiadas en ese sentido, probablemente sean los Andes del Norte (para más detalles, ver la reciente revisión de Jacobsen, 2008b) y los Andes del Sur de Chile y Argentina (Albariño, 1997; Figueroa *et al.*, 2000; Miserendino, 2000; 2001; Velásquez & Miserendino, 2003). Por el contrario, la subregión de los Andes del Centro de Perú y Bolivia han recibido relativamente poca atención (Rocabado *et al.*, 2001; Jacobsen & Marin, 2007).

A partir de todos estos estudios, los Andes distan mucho de ser un conjunto uniforme y es de esperar una gran diversidad regional. Por ello, a pesar de la aparente continuidad longitudinal de los Andes, la interacción compleja de factores regionales y locales en los Andes del Norte, Centro y Sur han hecho muy difícil la detección de patrones de distribución de la biota acuática. Así, la distribución de los macroinvertebrados que actualmente observamos estaría siendo determinada inicialmente, tal como se ha visto previamente en organismos terrestres por factores regionales (históricos y biogeográficos) como el levantamiento de los Andes (Hoorn, 1993), el intercambio de fauna con América del Norte, mediado por el istmo de Panamá durante el Plioceno (Simpson & Haffer, 1978) y las glaciaciones del Pleistoceno (Illies, 1969; Jacobsen *et al.*, 1997). Dichos factores condicionaron la distribución de las especies a partir de los distintos mecanismos de dispersión de cada grupo taxonómico (Sites *et al.*, 2003). Finalmente, estas distribuciones son modificadas por factores locales propios de cada sistema fluvial, como la fisicoquímica del agua (Rocabado & Wasson, 1999), el uso de tierra (Monaghan *et al.*, 2000) o la heterogeneidad fluvial y la vegetación de ribera (Miserendino, 2001). Estas interacciones entre factores regionales y locales han sido resaltadas como claves en estudios recientes, por ejemplo en la región mediterránea (Bonada *et al.*, 2008).

Sin embargo, la mayoría de estudios realizados hasta el momento en las regiones altoandinas del norte y del centro coinciden en destacar la relativa pobreza de taxa comparada con ríos templados o tropicales de llanuras, situación que se acentúa con el incremento de la altitud. Es relevante por ejemplo, la evidente disminución de taxa de los ordenes Coleoptera, Heteroptera y Odonata con el incremento en la altitud

(Jacobsen *et al.*, 1997; Acosta, 2005) y la menor riqueza de familias y géneros del orden Plecoptera en relación a ríos de climas templados o inclusive de los propios Andes del Sur (Illies, 1969; McLellan & Zwick, 2007).

Aunque se reconoce una clara influencia del gradiente altitudinal en la distribución de la comunidad de macroinvertebrados de los Andes del Norte y Centro, los mecanismos por los cuales la altitud actúa no son del todo claros. Jacobsen (2008) señala que tanto la temperatura como la presión parcial de oxígeno son los factores clave en la variabilidad de estos ecosistemas fluviales. Así por ejemplo, Jacobsen & Marin (2007) han sugerido que es la extrema amplitud térmica horaria presente en el altiplano de Bolivia la causa de la menor riqueza de taxa de macroinvertebrados en comparación a los páramos de los Andes del Norte. Mientras la menor saturación del oxígeno originada por la menor presión atmosférica a la que están sometidos los páramos altoandinos del Ecuador, puede ser la causa de la reducción de la riqueza de taxa con el incremento de la altitud (Carrera & Gunkel, 2003; Jacobsen *et al.*, 2003; Jacobsen & Brodersen, 2008) y como hemos dicho es el factor que Jacobsen (2008b) considera mas relevante en una reciente revisión del tema.

El presente estudio tiene por objetivos: (i) reconocer los patrones de distribución de la comunidad de macroinvertebrados en la cuenca andina del río Cañete en un amplio gradiente altitudinal y longitudinal (entre los 2500 a 4400 m s.n.m.) y (ii) determinar que variables ambientales definen la variabilidad de la composición de la comunidad de macroinvertebrados a lo largo del gradiente longitudinal estudiado.

Metodología

Área de estudio

El río Cañete pertenece a la vertiente occidental de los Andes, sus cabeceras nacen a 4830 m s.n.m. de los deshielos del nevado Tilclla, en la cordillera Pichcahuajra, recorriendo aproximadamente 219 km hasta llegar a su desembocadura en la costa central del Pacífico, con un área de cuenca de 6062 km². Geográficamente la cuenca está ubicada entre los 11°58' a 13° 09'S y los 75°31'a 76° 31'W y constituyó originalmente un gran área de sedimentación en donde se depositaron unidades litológicas de origen marino y continental. Posteriormente, estas unidades fueron deformadas por la intrusión ígnea y por los movimientos orogénicos durante el levantamiento de los Andes y el desarrollo de fallas y pliegues (ONERN, 1970). La cuenca comprende una primera unidad glacial entre los 5800 y los 4800 m s.n.m.

constituida por nevados y lagunas de morfología profunda con pendientes entre los 35 y 50°. Posteriormente, la segunda unidad, entre los 4800 a 4000 m s.n.m. corresponde a una extensa meseta que recorta terrenos volcánicos paleógenos de pendientes moderadas con valles en forma de “U”, depósitos fluvioglaciares, morrénicos y extensas zonas pantanosas, generadas por el afloramiento de manantiales y el deshielo glaciar originando turberas y pastizales (Rey, 1969; Megard *et al.*, 1996). Esta unidad se caracteriza también por circulaciones subterráneas que generan una morfología cárstica de origen cuaternario sobre el cauce principal del río Cañete, entre los 4050 y los 3600 m s.n.m. formando doce lagunas escalonadas cerradas por diques naturales compuestos de travertinos (Megard *et al.*, 1996). Posteriormente, la meseta o zona mesoandina, desciende en dirección Suroeste pasando por una topografía abrupta con pendientes de 30 a 50° con áreas encañonadas y paredes rocosas hasta las áridas estribaciones andinas y la llanura aluvial que da paso a la desembocadura del río en el Océano Pacífico.

La cuenca se caracteriza por tener un corto período de precipitación intensa durante los meses de diciembre a abril y una largo período estival con precipitaciones ocasionales en el resto del año. Los principales tributarios ubicados dentro la zona de muestreo son, en la margen derecha, los ríos Miraflores, Aucampi y Yauyos; mientras en la margen izquierda son los ríos Alis, Laraos, Huantán, Tupe, Caca (Lincha) y Huangascar. La tabla 1 muestra algunas de las principales características morfológicas del río Cañete y algunos de sus tributarios más importantes.

Tabla 1. Características morfológicas del río Cañete y sus tributarios principales.

Nombre	Longitud (km)	Altitud		Area (km ²)	Pendiente promedio(%)	Caudal (m ³ /s)
		Naciente	Desembocadura			
Río Cañete	219	4830	0	6062	2	53
Tributarios margen izquierda						
Laraos	25	4725	2930	175	6	2,9
Alis (Tomas)	32	4525	3100	426	4	7
Huantán	37	4600	2630	412	6	6,9
Tupe	31	4675	1150	224	11	2,8
Caca (Lincha)	61	4730	1090	621	6	8,6
Tributarios margen derecha						
Miraflores	18	4740	3215	110	6	1,9
Yauyos	16	4475	2325	87	14	1,3

Fuente: ONERN (1970)

El uso de tierra en la cuenca esta condicionado por la altitud y la temperatura; en las cabeceras del río Cañete y sus principales tributarios se practica la actividad ganadera extensiva de vacunos, ovinos y camélidos. La vegetación silvestre se caracteriza en su mayor extensión por la presencia de comunidades de gramíneas que conforman la puna y en menor proporción bosques relictos de *Polylepis* spp. y *Escallonia resinosa*. El gran atractivo que representan las lagunas y cascadas de travertino han conseguido que

conformen parte de la “Reserva Paisajística Nor-Yauyos Cochas” un área protegida de creación reciente. La difícil accesibilidad de esta zona, con ausencia de carreteras, ha evitado la formación de asentamientos humanos importantes, a excepción de los pequeños poblados rurales de Vilca y Huancaya, de menos de 500 habitantes cada uno. Por debajo de los 3500 m s.n.m. se desarrollan núcleos rurales algo más grandes (entre 300 a 900 habitantes) asociados a los principales tributarios, cuyas poblaciones se sustentan de la actividad agrícola. Sólo en la llanura aluvial de la cuenca baja, no incluida en nuestro estudio, hay poblaciones rurales importantes de hasta 10,000 habitantes, que se mantienen de la agricultura.

Así mismo, a medida que se disminuye el gradiente altitudinal, la vegetación herbácea de gramíneas deja paso a poblaciones arbustivas y arbóreas propias de la serranía esteparia, además del incremento de la especie introducida *Eucalyptus globulus*, cuyas poblaciones han desplazado prácticamente los bosques de ribera autóctonos, como sucede en el río Huantán. Sobre el ramal izquierdo de la cuenca alta del río Alis (río Tomas), se desarrolló desde la década de los 70 una intensa actividad minera que actualmente ha disminuido apreciablemente, pero que ha influenciado negativamente sobre la calidad de las aguas de este río hasta la actualidad; por el contrario el ramal derecho de la cuenca del río Alis (río Sinhua), ha tenido poca intervención humana directa. Durante el desarrollo del estudio, el río Cañete no tenía ninguna presa importante a lo largo de su cuenca, pero su importante caudal, el segundo de la vertiente del Pacífico en Perú, ha generado mucho interés en el aprovechamiento de este recurso, por lo que actualmente se está construyendo un embalse y la central hidroeléctrica del “Platanal”, a 1525 m s.n.m. El proyecto será concluido este año y se espera una repercusión importante en toda la cuenca, muy especialmente en la parte baja, que no es objeto de estudio de este trabajo.

Estaciones de muestreo

Se seleccionaron 35 estaciones de muestreo en un gradiente altitudinal entre 2500 y 4400 m s.n.m. situadas tanto en las cabeceras del río Cañete como en algunos de los tributarios principales: en la margen izquierda, el río Miraflores y en la margen derecha los ríos Alis, Laraos, Huantán, Tupe y Lincha (Fig. 1). Las características generales de las estaciones de muestreo se presentan en el Anexo 1. Cada una fue muestreada en dos épocas: durante la temporada seca (agosto-septiembre 2004) y al final de la temporada lluviosa (abril 2005). Debido a que la intención era detectar patrones de variabilidad natural en los ecosistemas y por lo tanto con el menor impacto humano posible, se siguieron algunos criterios para la asignación de las estaciones de muestreo: secciones

de ríos ubicadas aguas arriba de probables fuentes de perturbación (centros poblados, áreas de cultivo, etc.) o bien lo suficientemente alejadas aguas abajo de la perturbación de manera que el efecto de dilución permita una recuperación de las características fisicoquímicas del agua y de la comunidad biótica.

Variables ambientales

Se caracterizó cada una de las estaciones de muestreo mediante un registro de variables ambientales correspondientes a factores hidromorfológicos, fisicoquímicos del agua, de calidad de hábitat fluvial y de vegetación de ribera. Las variables hidromorfológicas fueron altitud, orden de río y caudal. Para realizar los respectivos análisis estadísticos se dividió el gradiente altitudinal estudiado en cuatro rangos: 1 (2500-3000 m s.n.m.), 2 (3000-3500 m s.n.m.), 3 (3500-4000 m s.n.m.) y 4 (4000-4500 m s.n.m.). Así mismo, el caudal también fue analizado a través de rangos, ya que la elevada descarga en algunas de las estaciones impidió realizar las mediciones respectivas: 1 (< 100 l/s), 2 (100-500 l/s), 3 (500-2000 l/s), 4 (> 2000 l/s). Finalmente, se distinguieron cinco órdenes de río, de acuerdo al criterio de Horton (1945) y modificado por Strahler (1957).

Las siguientes variables fisicoquímicas del agua fueron medidas directamente en campo con sondas portátiles: pH, temperatura del agua (°C), conductividad (μScm^{-1}) y oxígeno disuelto (mg/l); mientras las concentraciones de algunos iones (mg/l), como calcio, magnesio, bicarbonatos, potasio, sodio, cloruros, sulfatos, nitratos, amonio y fósforo total, fueron obtenidas a partir de muestras de agua tomadas en campo y analizadas en laboratorio. Los descriptivos estadísticos de las variables fisicoquímicas de las estaciones de muestreo se presentan en el Anexo 2.

La calidad del hábitat fluvial fue medido a través del índice IHF (Pardo *et al.*, 2004) el cual evalúa las características del hábitat fluvial que más influyen en la comunidad de macroinvertebrados (grado de inclusión de los substratos, frecuencia de rápidos, composición del substrato, regímenes de velocidad/profundidad, porcentaje de sombra en el cauce, presencia de elementos de heterogeneidad y presencia de macrófitas). La calidad de la vegetación de ribera fue evaluada mediante el QBR-and (Acosta *et al.*, 2009, en prensa), un índice derivado del QBR (Muné *et al.*, 2003) que considera el grado de cubierta, estructura y calidad de las comunidades herbáceas y arbóreas de ribera altoandinas, así como la naturalidad del cauce fluvial. Tanto el IHF como el QBR-And alcanzan un puntaje máximo de 100 en estaciones con una alta calidad de hábitat fluvial y de conservación de ribera respectivamente. La metodología detallada de este protocolo puede encontrarse en Acosta *et al.* (2009, en prensa).

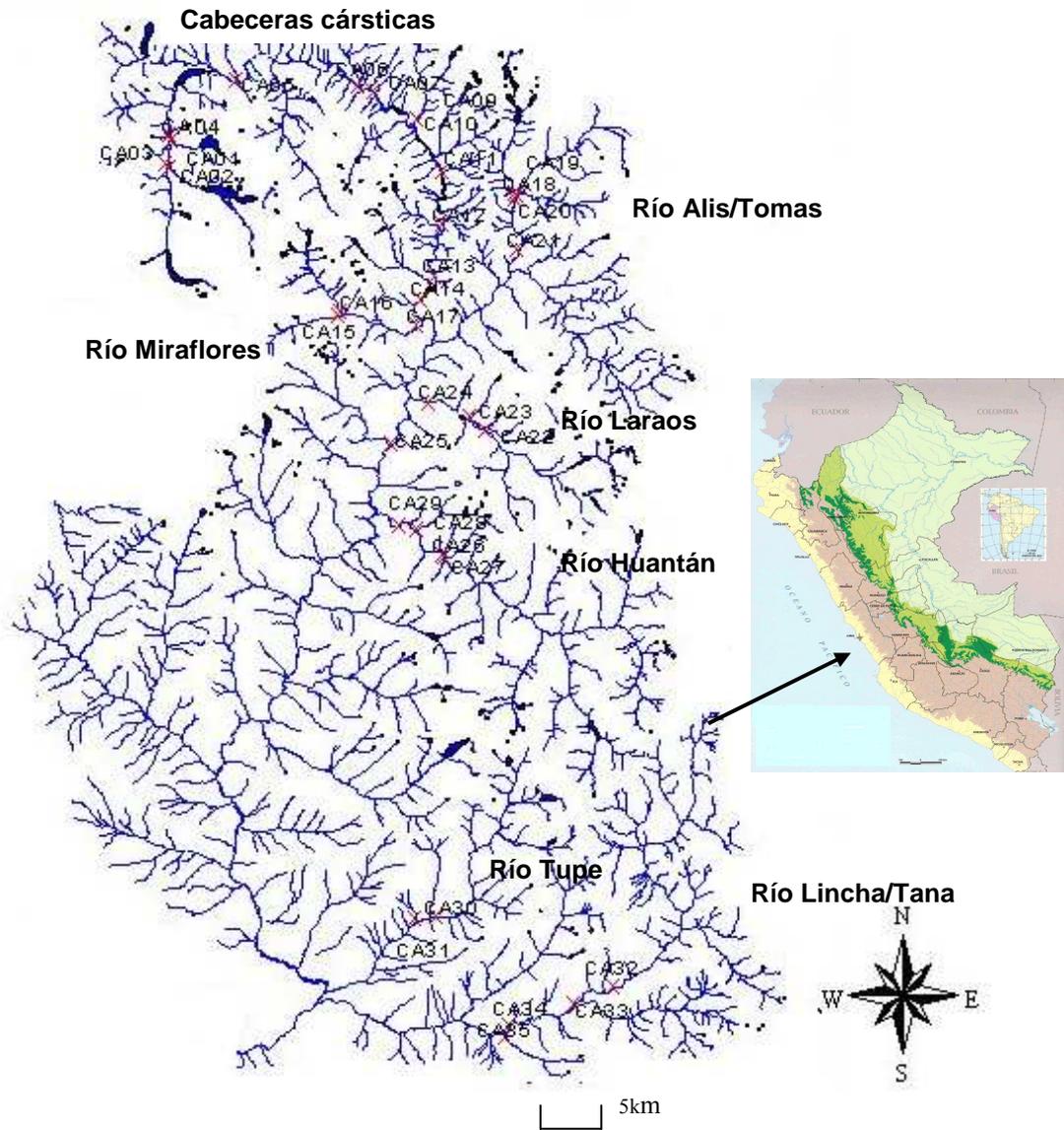


Fig. 1. Ubicación de las estaciones de muestreo en la cuenca del río Cañete y principales tributarios

Muestreo de macroinvertebrados

En cada estación se definió una sección de 10 m en la que se realizó un muestreo semicuantitativo de macroinvertebrados con una manga de red de nylon de 250 μm en todos los hábitats posibles y siguiendo el protocolo GUADALMED (Jáimez-Cuéllar *et al.*, 2004). Las muestras fueron conservadas en formalina al 10% y separadas en laboratorio con ayuda de una lupa estereoscópica. La determinación taxonómica de los taxa fue en su mayoría a nivel de género, incluyendo la familia Chironomidae, la cual habitualmente sólo se analiza a nivel de familia en estudios de ríos andinos (Jacobsen, 2008b). Se utilizó para ello diferentes claves taxonómicas especializadas en cada grupo de macroinvertebrados (Brundin, 1966; Spangler, 1980; Flint, 1982; Roback & Coffman, 1983; Roldán, 1986; Flint, 1991; Fernández & Domínguez, 2001; Manzo, 2005)

Análisis de datos

Debido a que las variables fisicoquímicas no presentaron distribuciones normales (pruebas de Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov) se aplicaron ANOVAs no paramétricos de Kruskal-Wallis con el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999) para detectar diferencias significativas ($p < 0,05$) en las dos épocas de muestreo, los cuatro estratos altitudinales previamente establecidos y los cinco ordenes de río. Para encontrar patrones espaciales de distribución de las estaciones de muestreo durante las dos épocas de muestreo (seca y húmeda) se aplicó un Análisis Multidimensional (MDS), utilizando el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994), a partir de las variables fisicoquímicas previamente normalizadas y aplicando las distancias euclidianas como medida de similitud, esta técnica no paramétrica que tiene la ventaja de tener pocas restricciones estadísticas (Gower, 1984). Luego, para extraer nuevos ejes de variación que resuman la variabilidad de las estaciones de muestreo y su correlación con las variables fisicoquímicas, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) utilizando el paquete estadístico CANOCO 4.5 (Ter Braak & Šmilauer, 1998), previamente las variables fueron transformadas logarítmica mente ($\log X + 1$).

Se evaluaron tres variables biológicas globales que caracterizaron la comunidad de macroinvertebrados bentónicos: la riqueza total de taxa (S), la diversidad de Shannon-Wiener (H') y la abundancia relativa. Adicionalmente, como se trató de un muestreo semicuantitativo, para hacer comparables las muestras se aplicó la técnica de rarefacción, la cual ha sido utilizada recientemente para estandarizar la riqueza de taxa de cada muestra a la menor de las abundancias encontradas (Puntí, 2007) en nuestro caso a 326 individuos: $S(326)$. Estos índices fueron obtenidos mediante el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994). ANOVAs no paramétricos de Kruskal-Wallis y

pruebas U de Mann-Whitney fueron aplicadas con el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999) para detectar diferencias significativas ($p < 0,01$; $p < 0,05$) entre las épocas de muestreo, estratos altitudinales y ordenes de río. Así mismo, se realizó un análisis de similitud ANOSIM cruzado de dos vías utilizando nuevamente el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994) para encontrar diferencias significativas de las abundancias relativas de los macroinvertebrados entre las épocas de muestreo, rangos altitudinales y órdenes de río. Para ello, anteriormente se construyó una matriz de similitud (índice de Bray-Curtis) con las abundancias relativas previamente transformadas ($\log X + 1$). De la misma manera que se hizo previamente para las variables fisicoquímicas, un análisis multidimensional (MDS) fue aplicado nuevamente para detectar patrones de distribución espacial de las estaciones según las épocas de muestreo (seca y lluviosa), pero esta vez con las abundancias relativas de los macroinvertebrados.

Se realizó una primera aproximación a la distribución espacial de los taxa de macroinvertebrados en el gradiente longitudinal de la cuenca, mediante un análisis cluster de las abundancias relativas transformadas, nuevamente con el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994) y también con el índice de Bray- Curtis como medida de similitud y separando los taxa frecuentes a lo largo de toda la cuenca de aquellos ubicados por encima y por debajo de los 3000 m s.n.m. Sólo se utilizaron los taxa colectados en más del 10% de las estaciones de muestreo, es decir en siete puntos de muestreo.

Para estudiar la relación entre las variables ambientales (fisicoquímicas del agua, altitud, orden de río, QBR-And e IHF) con las abundancias relativas de los macroinvertebrados se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) utilizando el programa CANOCO 4.5 (Ter Braak & Šmilauer, 1998). Como un análisis previo, se realizó un Análisis de Correspondencia Corregido (DCA) de las abundancias relativas transformadas logarítmicamente, el cual reconoció una longitud de gradiente de 2,69 y el CCA fue la opción escogida mas adecuada, considerando además que las respuestas unimodales descritas por este análisis son las más frecuentes en datos biológicos (Ter Braak, 1987). Sólo las variables ambientales significativas, previamente escogidas mediante el test de permutaciones múltiples de MonteCarlo ($p < 0,05$), fueron incluidas en el modelo del CCA. El CCA aportó importante información acerca del porcentaje de variabilidad del sistema que pudo ser explicado por el efecto de la comunidad de macroinvertebrados, así como las correlaciones de Pearson (r) entre las variables ambientales significativas y los ejes canónicos extraídos.

Para detectar especies indicadoras estadísticamente significativas (Test de MonteCarlo, $p < 0,05$) representativas de los cuatro estratos altitudinales previamente establecidos y los cinco ordenes de río se aplicó el método indicator value (IndVal) con el programa PCORD (McCune & Mefford, 1999), el cual asigna un valor indicador a cada taxa (IV), cuyo máximo valor de 100 indicaría una pertenencia total a una categoría específica. Finalmente, una regresión “Weighted Average” (WA) con el programa C2 1.3 (Juggins, 2003) fue realizada para calcular los óptimos y tolerancias de los taxa con respecto a algunas de las variables ambientales analizadas. Tanto el IndVal como el WA fueron aplicados solamente sobre los taxa colectados en más del 10% de muestras.

Resultados

Variables fisicoquímicas

La tabla 2 muestra los resultados del ANOVA Kruskal-Wallis de las variables fisicoquímicas del agua considerando la época de muestreo, el orden del río y los rangos de altitud previamente establecidos. Sólo se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las épocas secas y lluviosa para la temperatura y la concentración de cloruros. Por el contrario, analizando las mismas variables bajo el criterio del orden de río y los rangos de altitud, encontramos diferencias significativas en la mayoría de las variables a excepción de la concentración de oxígeno disuelto y los nutrientes (Fósforo, Nitratos y Amonio).

Tabla 2. ANOVA Kruskal-Wallis de las variables fisicoquímicas del agua para: época de muestreo, orden de río y estratos altitudinales ($p < 0,05$).

	Epoca de muestreo			Orden de río			Altitud		
	H	p	Sig.	H	p	Sig.	H	p	Sig.
Temperatura (T°)	8,4	0,004	*	7,9	0,04	*	20,6	0,0001	*
pH	1,7	0,19	n.s	15,3	0,0016	*	10,8	0,013	*
Oxigeno (mg/l)	0	1	n.s	7,7	0,05	n.s	0,36	0,95	n.s
Conductividad (uS/cm ⁻¹)	0,62	0,43	n.s	21,1	0,0001	*	10,9	0,012	*
Ca (mg/l)	0,14	0,7	n.s	11,3	0,01	*	12,6	0,0056	*
Mg (mg/l)	0,32	0,57	n.s	9,7	0,021	*	18,8	0,0003	*
K (Mg/l)	0,23	0,63	n.s	37,4	0	*	26,6	0	*
Na (mg/l)	0,07	0,78	n.s	40,3	0	*	26,9	0	*
Bicarbonatos (mg/l)	0,21	0,646	n.s	8,4	0,037	*	21,7	0,0001	*
Sulfatos (mg/l)	2,3	0,13	n.s	11,0	0,012	*	10,8	0,0128	*
Cloruros (mg/l)	8	0,047	*	37,9	0	*	12,9	0,0048	*
Nitratos (mg/l)	1,8	0,187	n.s	1,7	0,63	n.s	7,3	0,06	n.s
Fosforo (mg/l)	0,77	0,3781	n.s	1,6	0,66	n.s	1,3	0,73	n.s
Amonio (mg/l)	0,44	0,99	n.s	5,4	0,14	n.s	4,0	0,26	n.s

La ubicación de las estaciones de muestreo en el espacio multidimensional (MDS) según las épocas de muestreo: seca y lluviosa (Fig. 2), respalda los resultados del ANOVA Kruskal-Wallis. La mayoría de estaciones se agrupan juntas, independiente de la época de muestreo, confirmando la ausencia de las diferencias significativas entre ambas

épocas de muestreo para la mayoría de estaciones de muestreo. Sólo las estaciones de la cuenca del río Lincha (32, 33 y 34) se separan claramente de las demás, lo cual es explicado por las marcadas diferencias en las concentraciones de Cloruros, Sodio y Potasio, con respecto a las otras estaciones. Así mismo, las estaciones ubicadas en las cabeceras del río Cañete (01, 02 y 03) muestreadas durante la época lluviosa (cuando las temperaturas ambientales fueron más bajas) se ubicaron ligeramente desplazadas de las demás de la agrupación principal, lo cual se corresponde con las variaciones térmicas estadísticamente significativas detectadas previamente en el ANOVA entre ambas épocas de muestreo.

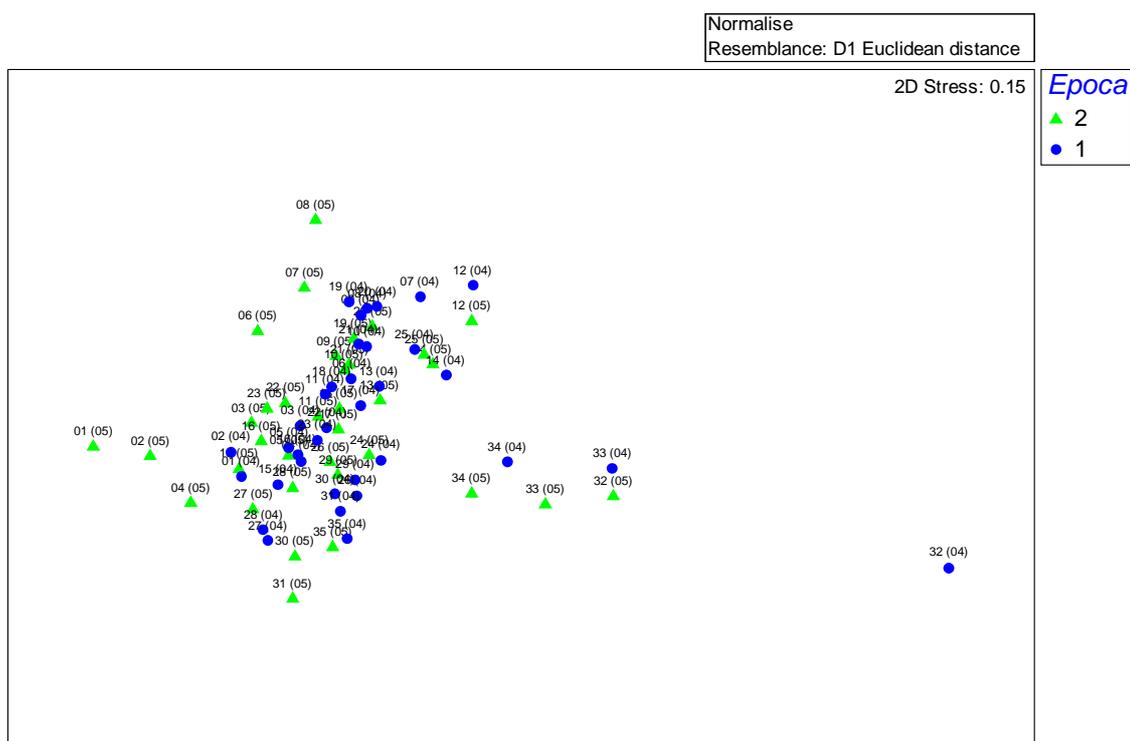


Fig. 2. Análisis Multidimensional (MDS) de las estaciones de muestreo de la cuenca del río Cañete durante las épocas seca (círculos) y lluviosa (triángulos) a partir de las variables fisicoquímicas normalizadas y usando las distancias euclidianas como medidas de similitud.

El resultado del Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables fisicoquímicas y las estaciones de muestreo se presenta en la figura 3 y la variabilidad explicada por cada nuevo eje de variación, así como la contribución de las variables fisicoquímicas a cada uno de los mismos se presentan en la tabla 3. Los dos primeros ejes explicaron el 88,9% de la variabilidad acumulada; el primero de ellos estuvo estrechamente relacionado con las elevadas concentraciones de Calcio, Magnesio y Bicarbonatos, debido a la intensa deposición de travertinos de las estaciones de muestreo ubicadas sobre el eje principal de la cuenca de la cuenca alta del río Cañete. Las elevadas concentraciones de estos iones incrementan la conductividad del agua, la

cual también esta correlacionada con este primer eje. De igual manera, pequeños tributarios de las cabeceras del río Cañete y del río Alis caracterizados por concentraciones elevadas de Sulfatos se agrupan en el cuadrante inferior izquierdo de la figura 3 correlacionados también con el primer eje de variación. El segundo eje de variación corresponde a las estaciones de la cuenca del río Lincha, tributario de la cuenca media del río Cañete, caracterizados por elevadas concentraciones de Cloruros, Sodio y Potasio (CA32, CA33 y CA34). El resto de variables fisicoquímicas: nutrientes, oxígeno, temperatura y pH explican poco de la variabilidad global del sistema y se corresponden con las estaciones de muestreo de naturaleza silícica que se sitúan en el cuadrante derecho de la figura 3.

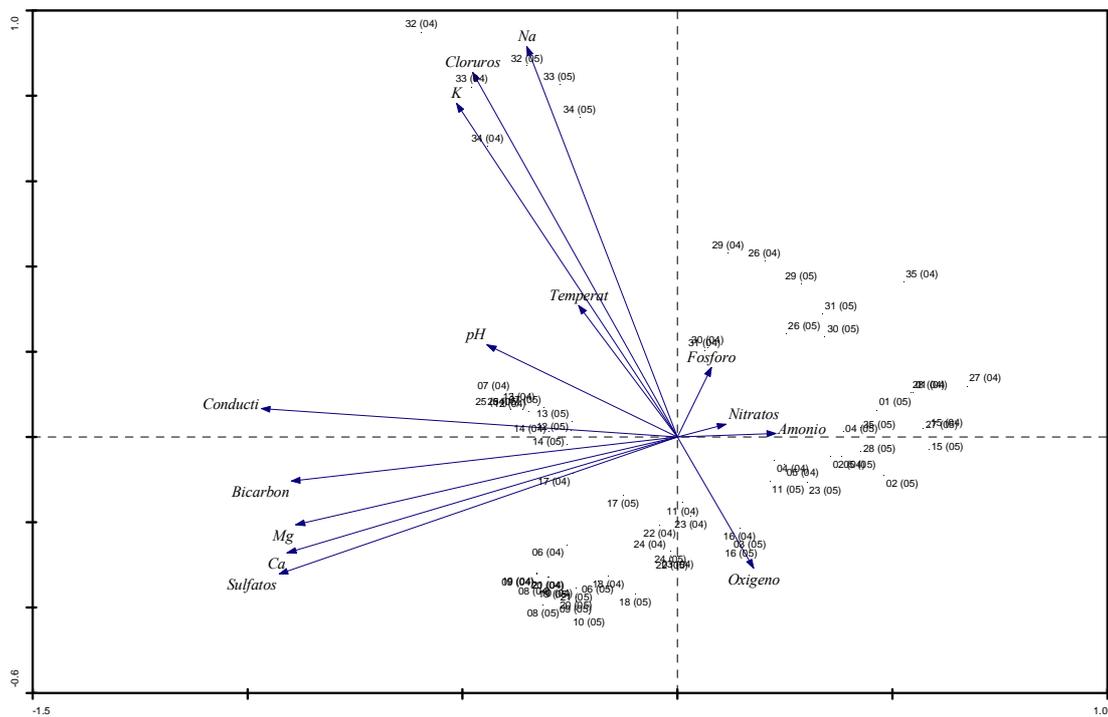


Fig. 3. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) de las estaciones de muestreo de la cuenca del río Cañete, a partir de las variables fisicoquímicas del agua.

Tabla 3. Valores propios y variabilidad explicada por los nuevos ejes de variación del PCA y contribución de las variables fisicoquímicas.

Ejes	1	2	3	4
Valores propios	0,58	0,31	0,036	0,025
Porcentaje de varianza acumulada explicada por las variables fisicoquímicas	57,7	88,9	92,5	95
Variables fisicoquímicas				
Temperatura (°C)	-0,2294	0,3086	-0,2573	-0,8165
pH	-0,4424	0,2159	0,1444	-0,0693
Oxígeno (mg/l)	0,1774	-0,3077	-0,2111	0,077
Conductividad (uS/cm ⁻¹)	-0,968	0,0668	0,1956	-0,0242
Ca (mg/l)	-0,9076	-0,2719	0,2088	-0,0055
Mg (mg/l)	-0,8875	-0,2061	0,2854	-0,1167
K (mg/l)	-0,5135	0,7823	0,1604	-0,0133
Na (mg/l)	-0,3501	0,9155	-0,0934	0,0274
Bicarbonatos (mg/l)	-0,8983	-0,1038	0,3128	-0,1323
Sulfatos (mg/l)	-0,9265	-0,3213	-0,1847	0,0565
Cloruros (mg/l)	-0,4757	0,8552	-0,0304	0,0571
Nitratos (mg/l)	0,1133	0,03	0,4267	0,551
Fosforo (mg/l)	0,0789	0,1633	0,079	0,2708
Amonio (mg/l)	0,2287	0,0086	0,1431	0,2702

Variables biológicas

Un total de 108 taxa de macroinvertebrados bentónicos fueron encontrados durante las dos épocas de muestreo en el gradiente longitudinal muestreado en el río Cañete. La composición de los taxa por órdenes taxonómicos mostró pocas variaciones durante las épocas muestreadas, Diptera Trichoptera y Coleoptera fueron los órdenes con mayor riqueza de géneros. El orden Diptera presentó la mayor riqueza de taxa en ambas épocas: seca y lluviosa (53 y 57% respectivamente), seguido por Trichoptera en la estación lluviosa (12%) y Coleoptera en la seca (13%). Las abundancias relativas de los taxa por estación y época de muestreo se presentan en los Anexos 4 y 5.

En la tabla 4 se presenta la comparación entre las riquezas de familias de macroinvertebrados de nuestra investigación con tres trabajos previos realizados en los Andes de Ecuador y Bolivia. Debido a que la evaluación en el río Cañete contempló un rango altitudinal más amplio (2500-4400 m s.n.m.) al de los estudios comparativos, la ocurrencia de las familias se ajustó a los rangos altitudinales de dichos estudios. Así mismo se homogenizó la determinación taxonómica de Chironomidae y Oligochaeta de la forma en que se presenta en la mayor parte de investigaciones, es decir, a nivel de familia y orden respectivamente. Finalmente, también se presenta el número de géneros de macroinvertebrados y de Chironomidae incluidos en cada rango altitudinal del río Cañete. En general, la riqueza de familias de los páramos ecuatorianos y el altiplano boliviano con los correspondientes rangos altitudinales en el río Cañete es bastante similar entre sí. La mayor riqueza de familias en el valle central de Ecuador

puede estar explicada por la mayor cantidad de estaciones de muestreo situadas en el estrato inferior (ocho estaciones), las cuales se consideran normalmente más diversas; mientras sólo dos estaciones del río Cañete (CA-34 y CA-35) se acercaron al límite inferior de este rango

Tabla 4. Comparación entre la riqueza de taxa de macroinvertebrados (familias y géneros) de la cuenca del río Cañete y otras cuencas altoandinas en Ecuador y Bolivia en distintos rangos altitudinales.

Rango altitudinal	Localidad	Nº Familias	Nº Géneros	Nº Géneros de Chironomidae	Referencias
3300-4200	Páramos ecuatorianos	41	N.D		Jacobsen (2008)
	Río Cañete	40	89	29 (32,6%)	Esta investigación
3800-4000	Altiplano boliviano	26	N.D		Jacobsen & Marín (2007)
	Río Cañete	28	76	29 (38,1%)	Esta investigación
2600-3100	Valle central ecuatoriano	40	N.D		Jacobsen & Encalada (1998)
	Río Cañete	32	65	19 (29,2%)	Esta investigación
2500-4400	Río Cañete	45	108	33 (30,5%)	Esta investigación

La tabla 5 muestra los principales estadísticos descriptivos, incluyendo la riqueza total de taxa de macroinvertebrados (S), riqueza de taxa rarefactada a la muestra de menor abundancia (S (R326)) y diversidad de Shannon (H') analizados de acuerdo a 1) la época de muestreo, 2) el orden de río y 3) los niveles altitudinales previamente establecidos. Así mismo, se presentan los resultados del ANOVA Kruskal-Wallis para las mismas variables ($p < 0,001$). Como puede observarse, la riqueza de taxa de macroinvertebrados fue significativamente mayor durante la época lluviosa, aunque al estandarizar el tamaño de muestra mediante la rarefacción, estas diferencias, al igual que las de la diversidad de Shannon resultaron no significativas. Con respecto al orden de río, la riqueza rarefactada y la diversidad de Shannon muestran diferencias significativas asociadas sólo a las estaciones ubicadas en ríos de primer orden, respecto a todos las demás (Prueba de Mann-Whitney $p < 0,05$; Fig. 4). Así mismo, considerando los rangos de altitud, se encontró una mayor en la riqueza absoluta de taxa en el rango 1 (2500 a 3000 m s.n.m.), la cual sin embargo no fue significativa estadísticamente, como tampoco lo fueron la riqueza rarefactada y la diversidad de Shannon.

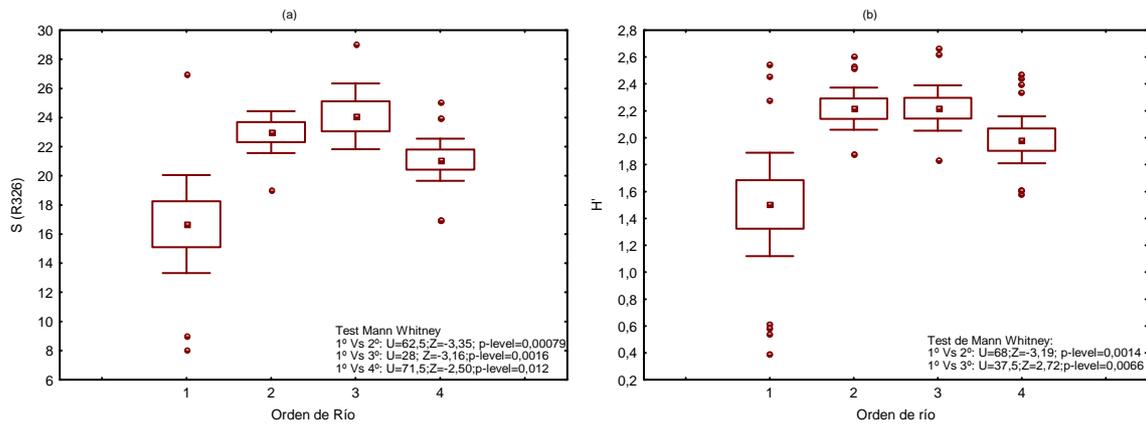


Fig. 4. Diagramas de caja de la riqueza rarefactada (a) y la diversidad de Shannon (b) para el orden de río. También se muestran los estadísticos y probabilidades significativas del test de Mann-Whitney ($p < 0,005$).

El análisis de las diferencias de las abundancias relativas de los macroinvertebrados según los tres factores estudiados: estaciones, orden de río y rangos altitudinales a través del ANOSIM se muestra en la tabla 6. Los resultados indicaron diferencias entre las diferentes categorías de cada uno de los factores mencionados; sin embargo tales diferencias presentaron un R global bajo ($< 0,3$), lo cual indica que son poco significativas. En cuanto a las interacciones entre categorías dentro de cada factor, sólo las diferencias entre las abundancias relativas de los ordenes de río 1º/ 3º y entre los rangos altitudinales 1/3 y 1/4, mostraron un R parcial $> 0,5$ indicando así, que para estos casos las diferencias entre las distintas categorías son mas significativas que las diferencias dentro de cada una de las mismas. Las diferencias entre las épocas de muestreo presentan también R parciales muy bajas, lo que también fue detectado mediante el análisis MDS, usando también las abundancias relativas de los taxa de macroinvertebrados (Fig. 5) y en donde no se observó ningún patrón de distribución de las estaciones según las épocas de muestreo.

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de la riqueza de taxa (S), riqueza de taxa rarefactada a 326 individuos (S (R326)) y diversidad de Shannon (H'), según las épocas de muestreo, orden de río y rangos de altitud. Se muestra también los resultados del ANOVA Kruskal-Wallis (H) (**p<0,001).

Epocas de muestreo

	Seca			Lluviosa			H	p	Sig.
	N	Media(min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S			
S	35	27,11 (16 - 47)	7,15	35	34,83 (20 - 52)	6,54	21,031	0,00005	**
S (R326)	35	19,97 (8 - 25)	4,14	35	22,17 (9 - 33)	5,35	3,37	0,0665	n.s
H'	35	1,97 (0,62 - 2,52)	0,45	35	2,19 (0,4 - 2,67)	0,59	0,9056	0,3413	n.s

Orden de río

	Orden 1º			Orden 2º			Orden 3º			Orden 4º			H	p	Sig.
	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S			
S	16	27,8 (16 - 47)	7,7	22	31,8 (19 - 52)	7,2	12	34,7 (26 - 47)	6,9	18	31,6 (20 - 47)	7,9	59,5	0,11	n.s
S (R326)	16	16,7 (8 - 30)	6,3	22	23 (17 - 29)	3,2	12	24,1 (21 - 33)	3,6	18	21,1 (16 - 27)	2,9	181,4	0,0004	**
H'	16	1,5 (0,4 - 2,6)	0,7	22	2,2 (1,3 - 2,6)	0,4	12	2,2 (1,8 - 2,7)	0,3	18	1,9 (1,37 - 2,48)	0,4	142,9	0,0025	**

Rangos de altitud

	Altitud 1			Altitud 2			Altitud 3			Altitud 4			H	p	Sig.
	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S			
S	10	36,9 (16 - 52)	12,3	18	31,8 (20 - 47)	7,37	24	29,8 (16 - 42)	6,3	18	28,4 (18 - 39)	5,5	54,1	0,144	n.s
S (R326)	10	22,8 (16 - 30)	4,5	18	22,7 (17 - 29)	3,41	24	19,9 (9 - 33)	4,9	18	20 (8 - 28)	5,8	48,6	0,1826	n.s
H'	10	2,1 (1,6 - 2,6)	0,3	18	2,0 (1,4 - 2,6)	0,4	24	2,1 (0,4 - 2,67)	0,6	18	1,91 (0,6 - 2,6)	0,7	0,5	0,9186	n.s

Tabla 6. ANOSIM de dos vías para las abundancias relativas de macroinvertebrados según el orden de río y los rangos altitudinales analizados a partir de las épocas de muestreo

	R	% Nivel de significancia
Epoca	0,037	15,6
Orden de río	0,25	0,1
1 & 2	0,29	0,1
1 & 3	0,58	0,1
1 & 4	0,39	0,1
2 & 3	0,11	9,1
2 & 4	0,17	0,6
3 & 4	-0,017	55
Epoca	0,044	10,2
Rango altitudinal	0,25	0,1
1 & 2	-0,011	50,8
1 & 3	0,507	0,1
1 & 4	0,50	0,1
2 & 3	0,25	0,1
2 & 4	0,29	0,1
3 & 4	0,08	607

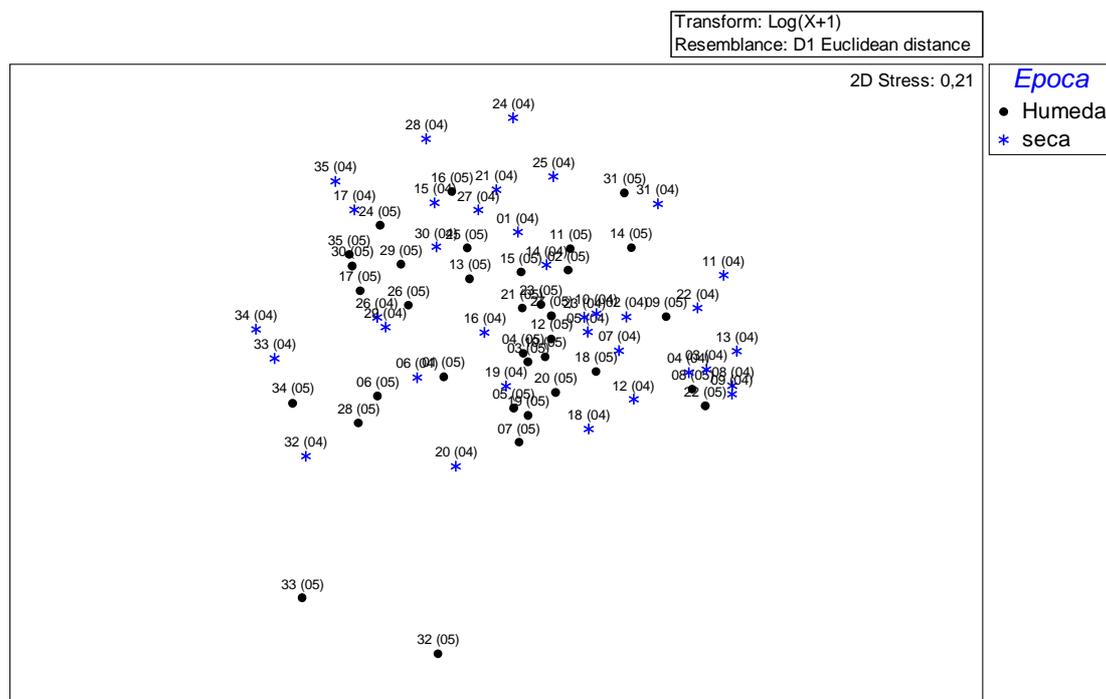


Fig. 5. Ordenación MDS de las estaciones de muestreo según las épocas de muestreo: seca y lluviosa a partir de las abundancias relativas de macroinvertebrados.

Una primera aproximación a la distribución espacial de los taxa, según sus abundancias relativas, se realizó mediante un análisis de agrupación cluster que se presenta en la figura 6. En ella se puede distinguir tres grupos de taxa, en primer lugar, aquellos que se distribuyeron de forma general en toda el área de muestreo que fueron los que presentaron los mayores porcentajes de similitud. Un segundo grupo que correspondió a aquellos taxa cuya frecuencia aumentó con el incremento

en la altitud, aproximadamente a partir de los 3000 m s.n.m. y un tercer grupo cuya frecuencia disminuyó a partir de la misma altitud.

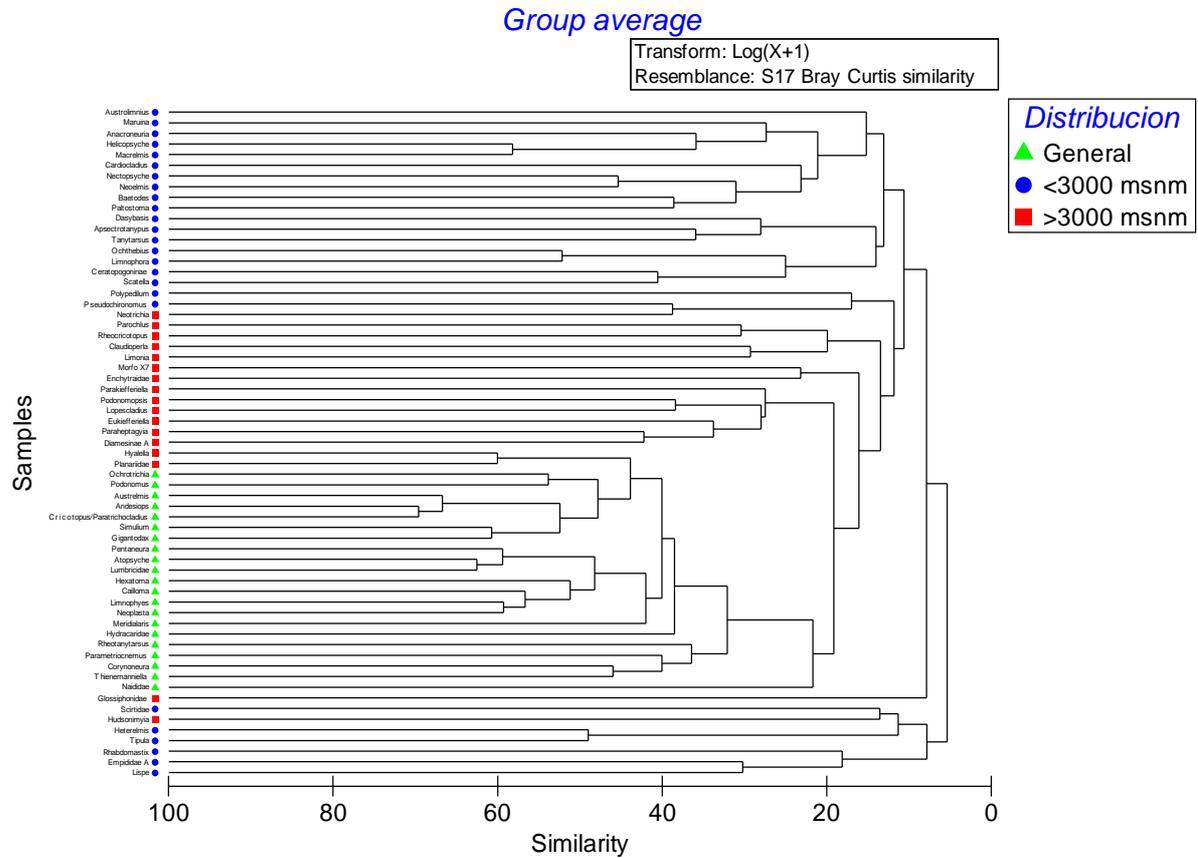


Fig. 6. Diagrama cluster de la agrupación de las abundancias relativas transformadas de los macroinvertebrados bentónicos, construido a partir del índice de similitud de Bray-Curtis.

Relación de la comunidad de macroinvertebrados con las variables ambientales

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de todas las variables ambientales y de las abundancias relativas de los taxa se presenta en la figura 7 y la tabla 7 muestra los nuevos ejes canónicos extraídos y su correlación con las variables ambientales significativas seleccionadas a partir del test de permutaciones múltiples de Monte Carlo ($p < 0,05$). Los ejes canónicos extraídos representaron un bajo porcentaje de la variabilidad de los taxa de macroinvertebrados. El primer eje canónico explicó el 12,1% de la variabilidad y estuvo correlacionado positivamente con el orden de río, el IHF y la concentración de cloruros y negativamente con la altitud. El segundo eje canónico explicó el 6,3% de la variabilidad y estuvo correlacionado positivamente con la concentración de potasio y cloruros, mientras la parte negativa de este eje se correlacionó principalmente con el caudal del río, aunque en una proporción mejor que las anteriores variables.

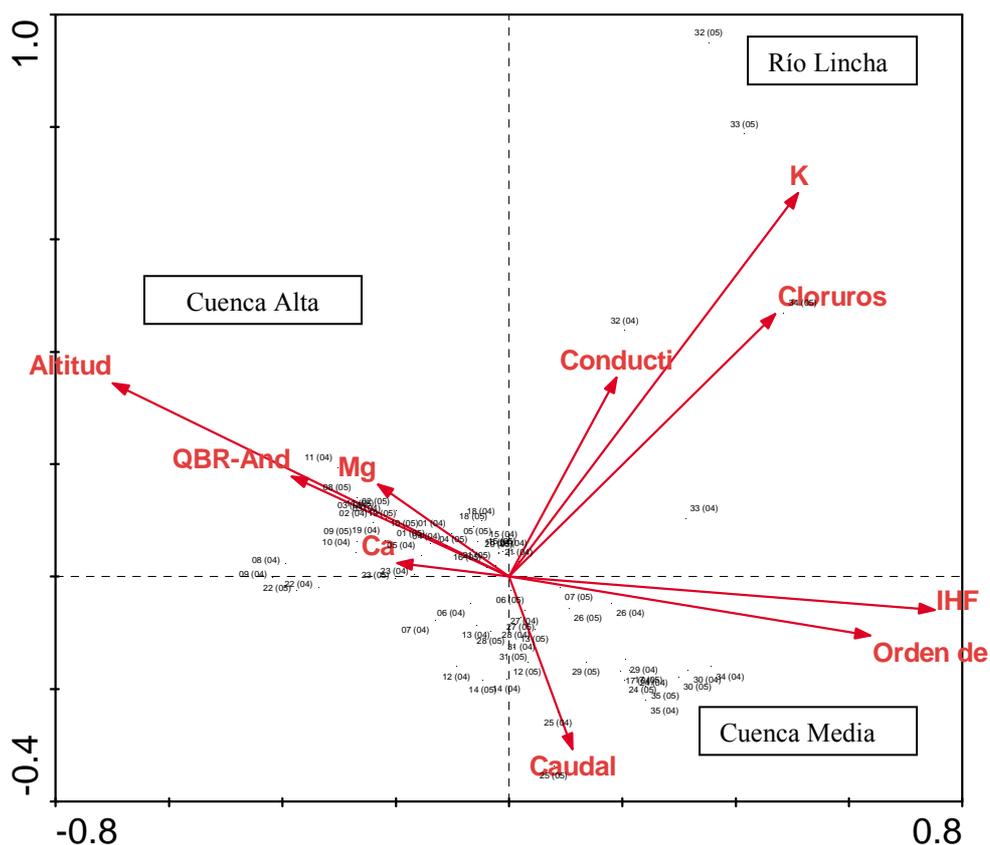


Fig. 7. Resultado del CCA mostrando la ubicación de las estaciones de muestreo con respecto a las variables ambientales seleccionadas por el test de Monte Carlo.

Tabla 7. Resultados del análisis de correspondencia canónico (CCA) de las variables ambientales y las abundancias relativas transformadas de macroinvertebrados. Se muestran los valores propios y los porcentajes de varianza explicada por cada eje canónico y la matriz de correlaciones de Pearson de las variables ambientales con los ejes canónicos, seleccionadas por el test de Monte Carlo ($p < 0,05$).

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Valores propios	0,201	0,105	0,080	0,063	1,659
Correlaciones taxa-variables ambientales	0,927	0,897	0,825	0,820	
Porcentaje de la varianza explicada					
por los taxa	12,1	18,4	23,3	27,1	
por la relación taxa-variables ambientales	32,5	49,5	62,4	72,6	

Variables ambientales seleccionadas	Correlaciones de Pearson (r)				Test de Monte Carlo	
	1	2	3	4	F	p-value
IHF	0,6959	-0,0529	-0,3603	0,1480	6,04	0,001
Orden del río	0,5911	-0,0947	0,4723	-0,3699	5,11	0,001
Potasio	0,4730	0,6119	0,2056	0,0445	4,39	0,001
Altitud	-0,6477	0,3084	-0,1152	-0,4304	3,243	0,001
Conductividad	0,1758	0,3175	0,3964	-0,1102	3,02	0,001
Cloruros	0,4355	0,4190	0,0995	-0,0650	2,84	0,001
Caudal	0,1040	-0,2756	0,6817	-0,1413	2,05	0,001
Calcio	-0,1830	0,0217	0,4881	-0,1184	1,54	0,02
QBR-And	-0,3549	0,1602	-0,2872	-0,1743	1,46	0,041
Magnesio	-0,2146	0,1472	0,3097	-0,1071	1,4	0,054

En este primer CCA se observó que una gran variabilidad estaba siendo determinada por las estaciones de muestreo 32, 33 y 34, pertenecientes a la cuenca del río Lincha, tributario de la cuenca media del río Cañete, en ambas épocas de muestreo, pero particularmente en la lluviosa. Debido al elevado contenido en Cl y Na, se decidió excluir estaciones y repetir el análisis. Así mismo, se optó por incluir solo una de las variables fisicoquímicas que estuvieran fuertemente correlacionadas entre si ($r > 0,8$) (Anexo 3) y por ello de las 19 variables ambientales originales, el nuevo análisis sólo incorporó 14 de ellas.

Este segundo CCA explicó un porcentaje de la variabilidad semejante al anterior, con un 12,0% explicado por el primer eje canónico y un 7,1% por el segundo (Tabla 8). Sin embargo, en esta oportunidad, las variables ambientales fueron seleccionadas en un orden diferente por el test de permutaciones de MonteCarlo. El primer eje canónico representó la influencia de los factores físicos locales, la vegetación de ribera y la calidad del hábitat fluvial, correlacionándose positivamente con el orden de río y el IHF y negativamente con la altitud y el QBR-And. El segundo eje canónico representó la influencia de la fisicoquímica del agua, ya que se correlacionó negativamente con la concentración de calcio, los cloruros y la conductividad.

Tabla 8. CCA de las variables ambientales correlacionadas en menos del 80% y las abundancias relativas transformadas de macroinvertebrados. Se muestran los valores propios y los porcentajes de varianza explicada por cada eje canónico y la matriz de correlaciones de Pearson de las variables ambientales con los ejes canónicos, seleccionadas por el test de Monte Carlo ($p < 0,05$). Se descartaron del análisis las estaciones con valores extremos de Sodio y Cloro (CA32-CA34).

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total	
Valores propios	0,176	0,104	0,077	0,051	1,468	
Correlaciones taxa-variables ambientales	0,915	0,874	0,861	0,797		
Porcentaje de la varianza explicada						
por los taxa	12,0	19,1	24,3	27,7		
por la relación taxa-variables ambientales	34,6	55,0	70,0	80,0		
Variables ambientales seleccionadas	Correlaciones de Pearson (r)				Test de Monte Carlo	
					F	p-value
Altitud	-0,7621	0,2576	-0,2450	0,0352	6,419	0,001
Orden de río	0,5829	-0,3339	-0,5305	0,0635	3,801	0,001
Calcio	-0,2636	-0,5290	-0,2034	0,4728	3,857	0,001
Cloruros	0,2502	-0,5960	-0,1074	-0,2278	3,078	0,001
QBR -and	-0,3301	0,2892	0,0275	0,3265	2,415	0,001
Caudal	0,2558	-0,4997	-0,5582	0,1120	2,041	0,001
Conductividad	-0,1711	-0,5342	-0,1433	0,4892	1,903	0,002
IHF	0,6248	0,3101	0,2215	0,1987	1,686	0,008

La ubicación de los puntos de muestreo en el nuevo CCA se presenta en la figura 8 y esta vez se puede distinguir un patrón mas claro de ubicación de las estaciones de muestreo. Por un lado se agrupan las estaciones del curso principal del río Cañete

que presentan una evidente precipitación de travertinos, son ríos generalmente ubicados sobre los 3400 m s.n.m., de cuarto o quinto orden y con altas concentraciones de calcio, magnesio y por consiguiente también altas conductividades. El segundo grupo corresponde a estaciones ubicadas sobre tributarios de tercer o cuarto orden del eje principal del río Cañete, incluye los puntos de muestreo ubicados sobre los ríos Miraflores, Laraos, Huantán y Tupe, caracterizados por presentar una óptima calidad de hábitat (IHF), con mayor cantidad de elementos de heterogeneidad que otras estaciones y por consiguiente con una mayor riqueza de taxa. Las demás estaciones se disponen en el espacio canónico formando un gradiente entre ambos grupos determinado principalmente por la combinación del efecto de la altitud y el orden del río, agrupándose en el cuadrante superior de la figura 8, aquellas estaciones de primer orden, situadas sobre los 4000 m s.n.m. tanto de las cabeceras del río Cañete como de sus tributarios, con un QBR-And alto, las cuales dan paso gradualmente a estaciones de menor altitud y de segundo a tercer orden con una vegetación de ribera mas perturbada. También es importante mencionar que en la mayoría de casos, las estaciones de muestreo de ambas épocas (seca y lluviosa) se colocan relativamente cerca entre sí, lo cual indica que el cambio estacional de cada punto de muestreo es poco relevante tal como mostraron análisis anteriores.

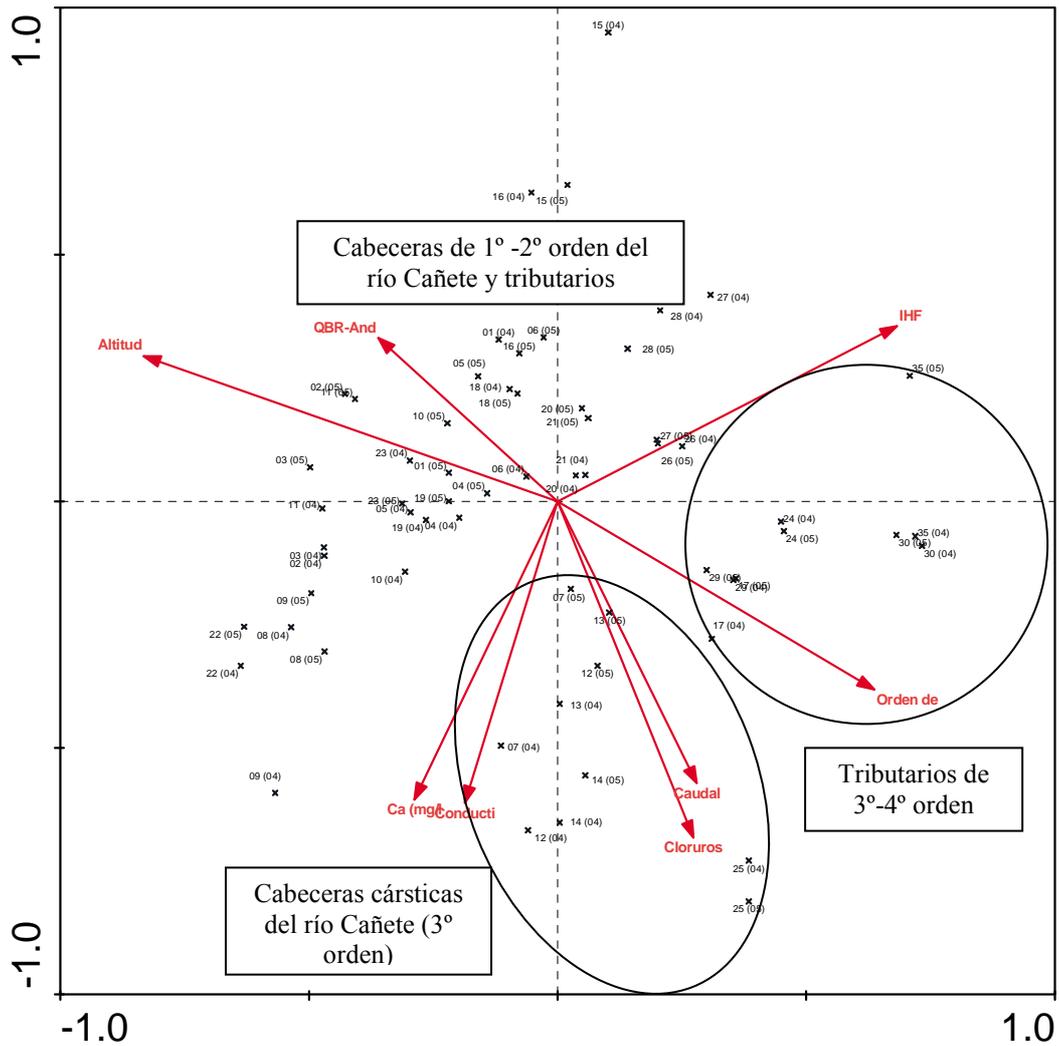


Fig. 8. Representación de los resultados del CCA mostrando la ubicación de las estaciones de muestreo con respecto a las variables ambientales seleccionadas por el test de Monte Carlo. Se descartaron del análisis las estaciones con valores extremos de Sodio y Cloro (CA32-CA34).

Debido a que la altitud y el orden de río fueron las variables más significativas extraídas por el CCA, se realizó un análisis IndVal para intentar establecer los organismos indicadores para las categorías de estas dos variables ambientales. Las tablas 9 y 10 muestran los resultados de este análisis para los estratos altitudinales y los cinco órdenes de río muestreados respectivamente. Para el caso de la altitud, los taxa estadísticamente significativos se muestran agrupados en la tabla 8 de acuerdo a sus respectivas preferencias altitudinales. No se registró ningún taxon que fuese restringido a altitudes superiores a los 4000 m s.n.m., siendo mas frecuente encontrar un mayor número de taxa que prefieren casi exclusivamente el estrato entre los 2500 a 3000 m s.n.m. (*Baetodes*, *Macrelmis*, *Heterelmis* y *Cyloepus*) o que incrementan progresivamente sus poblaciones cuando disminuye el gradiente altitudinal (*Tipula*, *Paltostoma*, *Pentaneura*, *Parametriocnemus* y *Simulium*). Algunos

pocos como *Austrolimnius* y *Parakiefferiella* fueron significativamente mas frecuentes en los estratos altitudinales intermedios. Así mismo, los taxa no significativos fueron aquellos que presentaron una distribución a lo largo de todo el gradiente altitudinal (*Andesiops*, *Meridialaris*, *Anomalocosmoecus*, *Atopsyche*, *Ochrotrichia*, *Austrelmis*, *Podonomus*, *Corynoneura*, *Thienenmaniella* y *Cricotopus*). Otros taxa, como *Hyaella* y *Cailloma*, aunque no fueron estadísticamente significativos, debido a la asignación arbitraria de los estratos altitudinales, sí mostraron una clara tendencia a ubicarse en las estaciones mas altas de la cuenca disminuyendo progresivamente río abajo.

Tabla 9. Resultados del IndVal según los estratos altitudinales asignados (1: 2500-3000 m s.n.m.; 2: 3000-3500 m s.n.m.; 3: 3500-4000 m s.n.m.; 4: 4000-4500 m s.n.m.). IV= Valor indicador; $p < 0,05$.

Taxa	Grupo Principal asignado	1	2	3	4	IV	p-value
Taxa significativos con alta preferencia por el rango: 2500-3000msnm							
<i>Baetodes</i>	1	59	1	0	0	59	0,001
<i>Haplohyphes</i>	1	20	0	0	0	20	0,02
<i>Smicridea</i>	1	20	0	0	0	20	0,019
<i>Rhantus</i>	1	30	0	0	0	30	0,003
<i>Macrelmis</i>	1	63	3	0	0	62,9	0,001
<i>Heterelmis</i>	1	24	2	0	0	24,1	0,01
<i>Cylloepus</i>	1	50	0	0	0	50	0,001
<i>Hydraena</i>	1	29	0	0	0	29,1	0,005
<i>Larsia</i>	1	30	0	0	0	30	0,004
<i>Maruina</i>	1	47	1	0	0	46,9	0,001
<i>Clinocera</i>	1	30	0	0	0	30	0,006
Ephydriidae B	1	27	1	0	0	27,3	0,011
Tubificidae	1	29	0	0	0	29,2	0,004
<i>Helicopsyche</i>	1	33	4	0	0	33,5	0,006
Taxa significativos que disminuyen gradualmente con el incremento del gradiente altitudinal							
<i>Tipula</i>	1	22	4	1	0	22,4	0,037
<i>Paltostoma</i>	1	44	12	4	0	44,3	0,017
<i>Pentaneura</i>	1	59	17	8	8	58,7	0,001
<i>Cardiocladius</i>	1	35	6	2	0	35	0,009
<i>Parametrioconemus</i>	1	50	15	8	3	50,1	0,034
<i>Simulium</i>	1	64	8	9	8	63,6	0,003
<i>Dasybasis</i>	1	33	8	0	1	32,5	0,009
<i>Anacroneuria</i>	1	66	10	0	0	66,3	0,001
<i>Neaelmis</i>	1	66	18	0	0	65,8	0,001
<i>Rhabdomastix</i>	1	42	5	0	0	42,4	0,002
Taxa significativos que incrementan gradualmente con el incremento del gradiente altitudinal							
<i>Nectopsyche</i>	2	21	36	0	2	36,4	0,04
<i>Rheotanytarsus</i>	2	17	38	1	0	37,7	0,039
<i>Austrolimnius</i>	2	0	34	3	0	33,5	0,02
<i>Parakiefferiella</i>	3	0	0	26	1	26	0,013
Diamesinae A	3	0	0	30	7	29,8	0,046
Lumbricidae	3	14	13	45	19	44,8	0,013
<i>Podonomopsis</i>	4	0	1	20	50	50,3	0,001
<i>Limnophyes</i>	4	12	15	10	50	50,3	0,002
Planariidae	4	3	1	27	63	62,9	0,001
Taxa no significativos							
<i>Andesiops</i>	1	36	14	35	15	36,2	0,95
<i>Atopsyche</i>	1	31	12	27	11	30,7	0,294
<i>Limonia</i>	1	25	6	2	6	24,8	0,214
<i>Corynoneura</i>	1	36	16	7	10	35,6	0,119
<i>Cricotopus</i>	1	38	22	26	13	38,3	0,201
<i>Neoplasta</i>	1	31	25	18	17	31,4	0,309
Hidracarina	2	21	39	14	2	38,5	0,492
<i>Ochrotrichia</i>	2	23	34	29	2	34,3	0,424
<i>Austrelmis</i>	3	9	31	34	24	33,6	0,572
<i>Hexatoma</i>	3	10	21	24	13	24,2	0,808
<i>Podonomus</i>	3	13	24	39	15	39	0,201
<i>Gigantodax</i>	3	16	21	31	22	31,2	0,728
<i>Meridialaris</i>	3	21	4	34	32	33,8	0,62
<i>Hyaella</i>	4	0	1	37	58	57,8	0,079
<i>Cailloma</i>	4	2	14	15	35	35,2	0,077
<i>Claudioperla</i>	4	14	6	12	16	16,2	0,886
<i>Anomalocosmoecus</i>	4	15	1	13	18	18,4	0,967

Tabla 10. Resultados del IndVal según el orden del río (1° a 5° orden). IV= Valor indicador; $p < 0,05$.

Taxa	Grupo Principal asignado	1	2	3	4	5	IV	p-value
Taxa significativos								
<i>Meridialaris</i>	1	57	14	17	2	1	57,5	0,033
<i>Anomalocosmoecus</i>	1	65	10	2	1	0	65,1	0,02
<i>Scirtidae</i>	1	43	2	0	0	0	43,2	0,034
<i>Planariidae</i>	1	66	14	3	5	2	53,9	0,056
<i>Hyalella</i>	1	80	11	4	3	0	65,7	0,004
<i>Parochlus</i>	2	3	51	6	3	0	50,7	0,024
<i>Austrolimnius</i>	3	0	0	41	5	0	40,7	0,04
<i>Pericoma</i>	3	0	1	31	0	0	31,2	0,059
<i>Gigantodax</i>	3	17	22	54	5	0	53,9	0,056
<i>Thienenmaniella</i>	3	1	7	64	10	0	64,1	0,029
<i>Apsectrotanytus</i>	4	0	1	0	43	0	42,9	0,038
<i>Tanytarsus</i>	4	0	1	0	63	0	63,3	0,028
<i>Tricorythodes</i>	5	0	0	0	0	96	95,6	0,002
<i>Polypedilum</i>	5	0	3	0	1	75	74,9	0,005
<i>Tubificidae</i>	5	0	0	0	0	46	80,1	0,005
Taxa no significativos								
<i>Andesiops</i>	1	40	15	19	10	15	40,5	0,447
<i>Atopsyche</i>	3	9	15	28	11	22	27,6	0,39
<i>Cailloma</i>	2	6	41	11	12	0	40,8	0,07
<i>Ochrotrichia</i>	3	2	15	52	22	0	52	0,084
<i>Austrelmis</i>	3	12	19	32	22	11	32,4	0,44
<i>Hexatoma</i>	3	3	19	34	24	0	34,2	0,196
<i>Limonia</i>	2	7	21	7	4	0	20,9	0,436
<i>Podonomus</i>	4	18	25	13	34	0	33,6	0,286
<i>Pentaneura</i>	5	8	7	20	18	37	37,5	0,086
<i>Corynoneura</i>	3	7	14	40	10	0	39,7	0,089
<i>Lopescladius</i>	3	3	15	28	3	0	28,1	0,16
<i>Parametrioctenemus</i>	5	19	6	10	16	29	29	0,533
<i>Cricotopus</i>	4	5	24	23	39	7	39,4	0,128
<i>Rheotanytarsus</i>	3	1	0	38	11	10	38,3	0,089
<i>Simulium</i>	3	4	20	35	31	0	34,9	0,449
<i>Gigantodax</i>	3	17	22	54	5	0	53,9	0,056
<i>Neoplasta</i>	3	6	19	33	17	21	33,5	0,114
<i>Limnophora</i>	2	11	14	4	10	0	13,6	0,922
<i>Lumbricidae</i>	2	12	28	26	20	5	27,5	0,568
<i>Hidracarina</i>	4	1	14	16	51	2	50,7	0,078

Con respecto al orden del río (Tabla 10) pocas taxa mostraron patrones significativos según el IndVal, siendo destacables las taxa que mostraron preferencia por quebradas de primer y segundo orden (*Meridialaris*, *Planariidae*, *Anomalocosmoecus* y *Hyalella*). Nótese que muchos de las taxa que no fueron significativos por encontrarse en un amplio registro de órdenes de río tampoco lo fueron para los estratos altitudinales.

Con las tres primeras variables significativas extraídas mediante el test de Monte Carlo (altitud, orden de río y concentración de calcio) se realizó un análisis de óptimos y tolerancias de aquellos taxa que estuvieron presentes en más del 10% de ocasiones, es decir en más de siete puntos de muestreo (Fig. 9).

Capítulo 1: Variabilidad altitudinal y estacional de la comunidad de macroinvertebrados

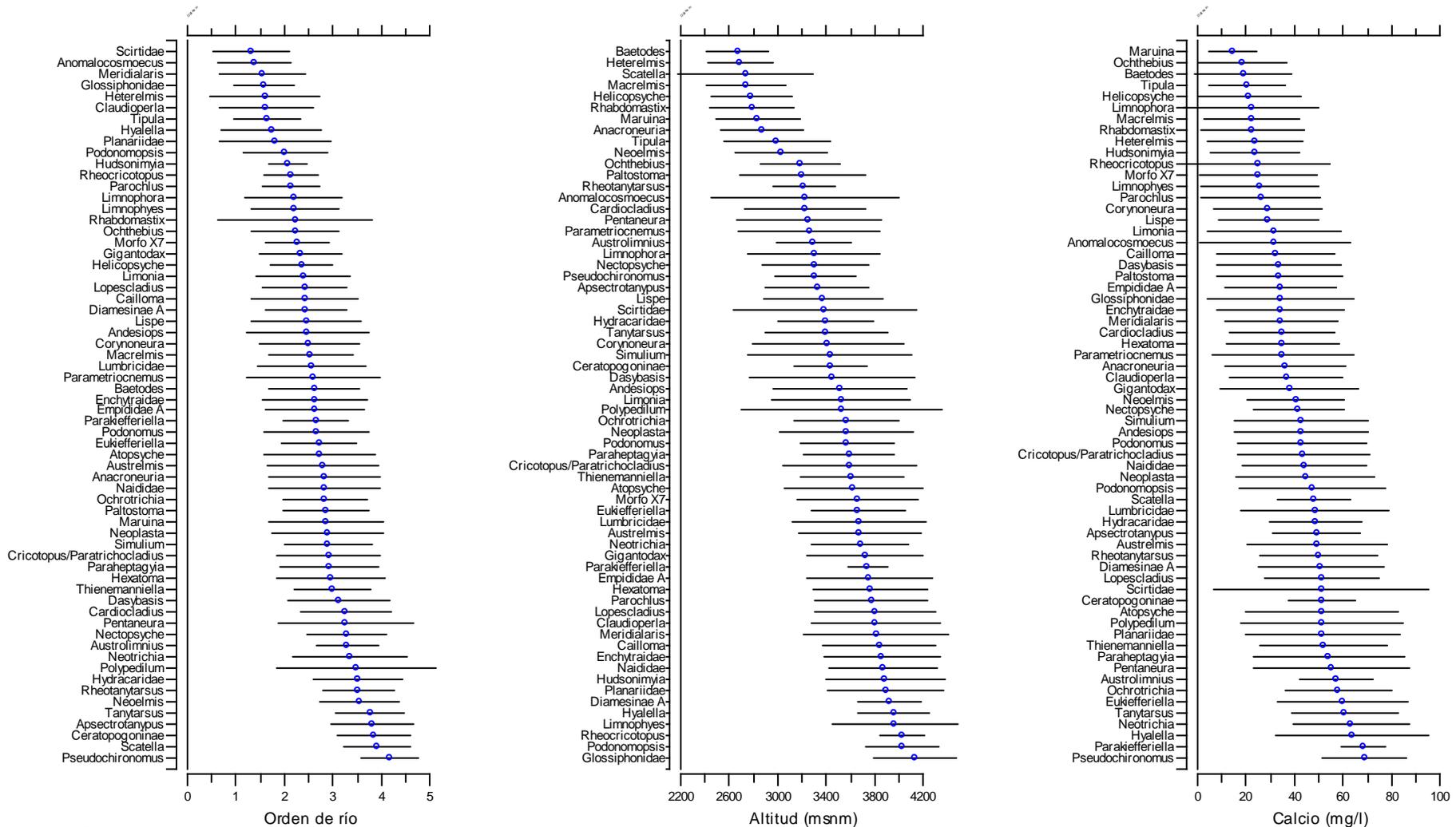


Fig. 9. Óptimos y tolerancias de los taxa con respecto a la altitud, el orden de río y la concentración de calcio (taxa presentes en mas del 10% durante los muestreos).

Se observó que la ocurrencia de la mayoría de taxa tienen óptimos ubicados a altitudes intermedias, bien con tolerancias amplias (*Anomalocosmoecus*, Scirtidae, *Polypedilum*) o más estrechas (*Parakiefferiella*, *Austrolimnius*, Ceratopogoninae). Otros taxa presentaron tolerancias más restringidas, bien en zonas más bajas, alrededor de un óptimo de 3000 m s.n.m. (*Baetodes*, *Heterelmis*, *Macrelmis*, *Helicopsyche*, *Maruina*, *Anacroneuria*, *Tipula* y *Neoelmis*) o más altas, de 4000 m s.n.m. (Glossiphonidae, *Podonomopsis*, *Rheocricotopus*, Diamesinae A y *Hyaella*). Por lo que respecta al orden del río, la mayoría de taxa presentaron un óptimo entre segundo y tercer orden, sin embargo, al igual que en el caso de la altitud, algunos tuvieron también preferencias por quebradas de primer orden (Scirtidae, *Anomalocosmoecus*, *Meridialaris*, Glossiphonidae, *Claudioperla*, *Tipula*, *Hyaella* y Planariidae) o cuarto y quinto orden (*Pseudochironomus*, *Tanytarsus*, *Apsectrotanytus*, Ceratopogoninae y *Scatella*). Finalmente, las tolerancias a las concentraciones de calcio, que en esta cuenca es un factor importante por la presencia de la zona cárstica fueron bastante amplias en la mayoría de taxa, aunque *Maruina*, *Parakiefferiella*, Ceratopogoninae, *Scatella* y *Austrolimnius* mostraron preferencias más restringidas que también podrían deberse a un relativo bajo número de individuos colectados.

Discusión

Los estudios de gradientes longitudinales en los Andes del Norte y Centro son relativamente escasos considerando el extenso rango latitudinal y altitudinal y la diversidad climatológica y florística que su compleja orografía ha originado. Así mismo, el desarrollo urbano y rural de la región, especialmente en los últimos años, ha significado una mayor dificultad para estudiar la variabilidad natural de los ecosistemas fluviales, ya que es difícil encontrar lugares sin ninguna intervención humana. Dentro de este contexto, nuestro estudio en el río Cañete no sólo es el primero que incluye un amplio gradiente altitudinal en los Andes centrales del Perú, sino que además caracteriza biológica y fisicoquímicamente una cuenca cárstica con deposición de travertinos en sus cabeceras, formación geológica prácticamente desconocida en los Andes (Ford & Pedley, 1996) siendo este aspecto de gran importancia para la conservación de esta y otras cuencas similares.

Los resultados presentados en esta investigación, a diferencia de la mayoría de trabajos previos realizados en los Andes (Monaghan *et al.*, 2000; Jacobsen, 2003;

Jacobsen & Marín, 2007) consideran una mayor resolución taxonómica debido a la determinación de los macroinvertebrados a nivel de género. En este sentido, es relevante mencionar que ya sea en el rango altitudinal completo del estudio (2500-4400 m s.n.m.) como en los rangos parciales asignados para comparar con estudios previos (Tabla 4) el número total de géneros duplica el número de taxa determinados a nivel de familia. Esto es particularmente importante en familias con una alta riqueza de géneros, como Chironomidae, cuyos efectos de una mejor resolución taxonómica sobre la identificación de patrones ambientales han sido evidenciados con anterioridad (Wymer & Cook, 2003; Rossaro *et al.*, 2006). En el río Cañete se puede observar que los géneros de esta familia representan el 30% del total de macroinvertebrados, de esta manera los patrones de distribución de riqueza de toda la comunidad, así como las preferencias de las familias por los distintos gradientes abióticos pueden verse modificados al trabajar con una mayor resolución taxonómica.

De todas maneras, en general, los patrones de distribución altitudinal de las familias de macroinvertebrados en la cuenca del río Cañete concuerdan con los por Jacobsen & Brodersen (2008) cuando estas presentan unos pocos géneros: algunas incrementan o disminuyen gradualmente su frecuencia de ocurrencia con el ascenso de la altitud, mientras otras, están restringidas a determinados sectores del gradiente (Fig. 9). Así por ejemplo, las familias Hyalellidae y Planariidae, estuvieron casi totalmente restringidas a los estratos mas altos, como fue reportado por Jacobsen *et al.* (1997) en los páramos ecuatorianos. Sin embargo, la distribución a nivel de familia puede ocultar otros patrones bastante más obvios cuando se trabaja a nivel de género. Tal es el caso de la familia Elmidae, la cual fue encontrada también a lo largo de todo el gradiente altitudinal en los Andes ecuatorianos (Jacobsen *et al.*, 1997). Sin embargo, en el río Cañete los diferentes géneros de Elmidae siguieron un claro patrón altitudinal como lo demostró el análisis IndVal (Tabla 9); con *Heterelmis* y *Macrelmis* distribuidos en los sectores bajos de la cuenca *Neoelmis* y *Austrolimnius* preferentemente en altitudes intermedias y *Austrelmis* con óptimos sobre los 3600 m s.n.m. De este modo, se presentan primera vez en los Andes centrales, patrones de distribución a nivel de género correspondientes a un amplio gradiente altitudinal, pudiéndose distinguir diversos modelos en familias con varios géneros como Elmidae, Chironomidae y Baetidae.

Asimismo, nuestros resultados en el amplio gradiente altitudinal estudiado del río Cañete (2580-4400 m s.n.m.) confirman la tendencia reportada en otros ríos andinos que describe una disminución de la riqueza de taxa de macroinvertebrados con el incremento en la altitud (Rincón, 1996; Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen, 2003; 2004; 2008b). Sin embargo, esta disminución es bastante gradual resultando estadísticamente no significativa. Aunque la regularidad de este patrón no es tan claro pues Rahbek (1995) propuso para distintos grupos taxonómicos, que existía una mayor riqueza de taxa de en altitudes intermedias. Por su parte, Jacobsen (2004) encontró en una investigación que la riqueza zonal de familias de macroinvertebrados bentónicos, (es decir aquella medida en estratos altitudinales) se mantuvo constante desde el nivel del mar hasta los 1800 m s.n.m. altitud a partir de la cual disminuyó progresivamente. La ausencia de estaciones de referencia cercanas o por debajo de esta altitud en la cuenca del río Cañete, no permitió contrastar nuestros resultados con estas propuestas. Sin embargo, las dos estaciones mas bajas en nuestro gradiente, ubicadas aproximadamente en los 2500 m s.n.m. (CA-34 y CA-35) fueron las que presentaron la mayor riqueza de géneros, especialmente por el incremento de taxa del orden Coleoptera, lo cual deja abierta la posibilidad de cualquiera de ambas propuestas sean viables.

Luego de reconocer la existencia de los patrones de distribución, es importante discernir los factores que mejor expliquen la variabilidad observada. En ese sentido, diversos estudios de gradiente longitudinal, suelen reconocer la importancia tanto de factores a gran escala, como de factores locales (Corkum, 1989; Carter *et al.*, 1996; Heino *et al.*, 2003), cuya importancia relativa puede ser diferente en cada cuenca. Así por ejemplo, en 45 puntos de muestreo ubicados en tres regiones de los Andes ecuatorianos, Monaghan *et al.* (2000) encontraron que la composición de la comunidad de macroinvertebrados estuvieron distribuidos en primera instancia por factores de gran escala como la altitud y el orden del río (relacionados directamente con los cambios en el substrato del río y la pendiente), pero modificados posteriormente por factores locales como la vegetación de ribera, los usos de tierra y las elevadas concentraciones de Fe y Mn de origen antropogénico.

Aunque Jacobsen (1997; 2008a) indica a la temperatura del agua y la presión parcial del oxígeno como los factores más importantes que determinan la riqueza y distribución de las familias de macroinvertebrados en los Andes; en nuestro estudio, ni la temperatura ni el oxígeno disuelto resultaron parámetros significativos para

explicar la variabilidad existente. En ese sentido, Carter *et al.* (1996) señalaron que aunque la temperatura es un factor muy importante en la estructura de la comunidad, su influencia rara vez es detectada, debido principalmente a causas metodológicas. Así, en ecosistemas con un amplio rango térmico horario, como los altoandinos, la medida continua de la variabilidad horaria de ambos parámetros durante varios días es más apropiada que las medidas puntuales para detectar patrones de variación (Jacobsen, 2008a). En nuestro caso, por motivos logísticos, ambas variables fueron medidas puntuales y probablemente debido a esto el efecto directo de ambas variables no fue detectado; sin embargo, su importancia se revela implícita dentro de la altitud, la primera de las variables en importancia en nuestro trabajo que fue extraída en el modelo del análisis del CCA.

Los resultados sugieren que en el río Cañete, la composición de la comunidad de macroinvertebrados se estructura en un primer momento a partir de factores a gran escala como la altitud y el orden del río dentro de un contexto de limitaciones fisiológicas de naturaleza térmica y de saturación de oxígeno no detectadas, debido a la forma de realizar los análisis fisicoquímicos (Illies, 1969; Jacobsen *et al.*, 1997; Jacobsen & Brodersen, 2008). El efecto del orden de río es otro factor que tiene también un efecto directo sobre la riqueza de taxa, el cual muchas veces es difícil de separar de la altitud (Vannote *et al.*, 1980; Jacobsen *et al.*, 1997), tal como encontramos en nuestros resultados del CCA, ya que en las mayores altitudes se ubicaron principalmente estaciones de primer y segundo orden.

Sobre esta primera base de factores a gran escala, las comunidades son nuevamente modificadas por factores locales como por ejemplo la calidad del hábitat fluvial, la composición geológica y el uso de la tierra que influyen la fisicoquímica del agua (Ormerod *et al.*, 1994; Townsend *et al.*, 1997; Allan, 2004). En nuestro estudio, la influencia de la geología local fue responsable de la agrupación de las estaciones caracterizadas por la precipitación de travertino en las cabeceras del río Cañete o las altas concentraciones de sales en la subcuenca del río Lincha que presentaron particularidades en la presencia o abundancia relativa de algunos taxa.

Así mismo, la riqueza de taxa está fuertemente influenciada por el hábitat fluvial (Richards *et al.*, 1993; Giller & Malmqvist, 1998; Beisel *et al.*, 2000; Carrera & Gunkel, 2003; Heino *et al.*, 2003) medida en nuestro caso a través del IHF. Sin embargo, la manera en la que interactúa con los otros factores locales y de gran

escala, es aún en parte desconocida (Vinson & Hawkins, 1998). Así por ejemplo, en la cuenca del río Cañete podemos distinguir dos formas de interacción: 1) En determinadas situaciones los factores locales pueden tener gran importancia, como por ejemplo en las estaciones de muestreo de tercer orden (ríos Miraflores, Laraos y Tupe) con una vegetación de ribera estructuralmente compleja y diversa que aumenta la heterogeneidad del hábitat fluvial y con ello la riqueza local de taxa. Así mismo, las estaciones con deposición del travertino o con riberas sólo de pajonal determinan limitaciones de hábitat que se ven reflejadas en menores riquezas de taxa. Sin embargo, por otro lado, 2) la influencia de la calidad del hábitat también debe estar condicionada por los factores a gran escala, como la altitud, como fue el caso de las cabeceras del río Miraflores (4000 m s.n.m.), que aunque contaron con una vegetación de ribera formada por bosques de *Polylepis* spp. no presentaron una riqueza de taxa, mayor a la encontrada en cualquier otra estación situada a la misma altitud sin bosques. Así mismo, tampoco fue mayor la riqueza en los sectores del río Cañete próximos la desembocadura de la Laguna Papacocha (3900 m s.n.m.) (capítulo 4 de esta tesis) con un bosque de ribera conservado y con presencia de macrófitas. Un caso similar fue reportado en el altiplano de Bolivia (Jacobsen & Marín, 2007) donde se encontró una baja riqueza de taxa, a pesar de la presencia de muchas especies de macrófitas. En este punto es donde cabe pensar en las limitaciones del oxígeno que reduce la presencia de los organismos con respiración área como los coleópteros y heterópteros (Jacobsen *et al.*, 1997), la mayoría escasos en nuestras estaciones mas altas.

En relación a las variaciones estacionales entre la época seca y lluviosa, en nuestro caso no encontramos diferencias significativas, al contrario de lo que sucede en zonas templadas (Chaves *et al.*, 2008) o inclusive en otras regiones de los Andes como en los paramos ecuatorianos (Jacobsen & Encalada, 1997) o en la Patagonia argentina (Miserendino, 2001) donde un importante factor que estructura la comunidad de macroinvertebrados es la estacionalidad, representada por las variaciones del caudal o de la temperatura. Así, la mayoría de las estaciones de muestreo se situaron muy cercanas entre sí en ambas épocas como mostraron los resultados del MDS, CCA y ANOSIM. Esto puede deberse en parte al periodo transcurrido entre el último incremento de la descarga y el muestreo, el cual fue superior a tres semanas. Aunque se conoce poco a cerca del tiempo de recuperación de las comunidades frente a las perturbaciones naturales del caudal, recientemente Ríos (2008) encontró en experimentos de recolonización en los páramos ecuatorianos

que la composición y abundancia de la comunidad de macroinvertebrados se restableció relativamente rápido, estabilizándose dentro de los siete días posteriores al inicio del experimento.

En conclusión, la comunidad de macroinvertebrados de la cuenca del río Cañete presenta un patrón de distribución determinado en primer término por factores a gran escala como la altitud y el orden del río, pero que a la vez puede estar fuertemente modificado por factores locales como la calidad del hábitat fluvial, la vegetación de ribera y los usos de tierra y la fisicoquímica del agua, especialmente a menor altitud. La tendencia general, previamente reportada solo a nivel de familia, de una disminución de taxa con el incremento de la altitud, no es tan clara a nivel de géneros, pero sí se distinguen claros patrones de distribución altitudinal de los distintos géneros de una misma familia. Finalmente, las variaciones estacionales encontradas no resultan significativas por lo menos un mes después de los últimos eventos de precipitación e incremento del caudal. Destacamos la particularidad de la existencia de un sector con depósitos de travertino en las cabeceras del río Cañete, cuyo interés nos llevó a un estudio detallado su comunidad de macroinvertebrados (capítulo 4 de esta tesis). La importancia de este singular ecosistema debería motivar el incremento de las medidas de protección del mismo para preservar su integridad ecológica.

Anexo 1. Características generales de las estaciones de muestreo.

Código	Nombre del curso de agua	Cuenca	Coordenadas		Altitud msnm	Orden del río
			X UTM	Y UTM		
CA01	Río Cañete arriba de Piscococha	Río Cañete (Cabeceras)	389558	8656452	4396	2
CA02	Quebrada Piscococha	Río Cañete (Cabeceras)	389889	8656121	4425	1
CA03	Quebrada Chuspicocha	Río Cañete (Cabeceras)	390012	8658592	4352	1
CA04	Río Cañete arriba de Tanta	Río Cañete (Cabeceras)	389848	8659023	4309	2
CA05	Quebrada Mullococha	Río Cañete (Cabeceras)	395627	8663778	4276	2
CA06	Quebrada Estanza	Río Cañete (Cabeceras)	406031	8663202	3913	3
CA07	Río Cañete arriba de Vilca	Río Cañete	407327	8662811	3935	4
CA08	Quebrada Anqui	Río Cañete (Cabeceras)	411685	8662890	4065	1
CA09	Quebrada Ancharacancha	Río Cañete (Cabeceras)	411743	8662876	4065	1
CA10	Quebrada Paccha	Río Cañete (Cabeceras)	411084	8660443	3906	2
CA11	Quebrada Potente	Río Cañete (Cabeceras)	413278	8655824	3912	1
CA12	Río Cañete arriba de Huancaya	Río Cañete	413292	8651242	3537	4
CA13	Río Cañete abajo de Vitis	Río Cañete	412549	8646752	3450	4
CA14	Río Cañete abajo de Lag Piquicocha	Río Cañete	411491	8644779	3400	4
CA15	Quebrada Tomapampa	Río Miraflores	404357	8643299	4117	2
CA16	Quebrada Huallacancha	Río Miraflores	404562	8643612	4061	2
CA17	Río Miraflores	Río Miraflores	411166	8642433	3300	3
CA18	Quebrada Sinhua	Río Alis/Sinhua	419486	8653899	3900	2
CA19	Quebrada Tambillo	Río Alis/Sinhua	419683	8653796	3900	2
CA20	Río Sinhua en Cochapata	Río Alis/Sinhua	419466	8653506	3850	3
CA21	Río Sinhua en Churura	Río Alis/Sinhua	419776	8649066	3650	3
CA22	Quebrada Puncaraque	Río Laraos	417018	8633332	3736	1
CA23	Quebrada Shulco	Río Laraos	415667	8634651	3600	1
CA24	Río Laraos	Río Laraos	412118	8635845	3050	3
CA25	Río Cañete arriba de Morro de Arica	Río Cañete	408850	8632227	2800	5
CA26	Río Huantán arriba de Yacapampa	Río Huantán	413330	8622529	3726	4
CA27	Quebrada Yacapampa	Río Huantán	413515	8622453	3350	2
CA28	Quebrada Jalcacha	Río Huantán	411069	8624868	3140	2
CA29	Río Huantán abajo de Huantán	Río Huantán	409507	8625131	3126	4
CA30	Río Tupe	Río Tupe	412709	8591200	2800	3
CA31	Quebrada Totorpampa	Río Tupe	410978	8591010	2580	1
CA32	Río Lincha arriba de Lincha	Río Lincha	428006	8585100	3497	4
CA33	Río Lincha abajo de Chacamarcha	Río Lincha	424512	8583658	3208	4
CA34	Río Tana	Río Lincha/Tana	418943	8581722	2553	4
CA35	Quebrada Huaylanca	Río Lincha/Tana	418606	8580849	2563	2

Anexo2. Estadísticos descriptivos de las variables fisicoquímicas del agua analizadas según la época de muestreo, el orden del río y los niveles altitudinales.

	Orden 1°			Orden 2°			Orden 3°			Orden 4°		
	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S
Temperatura	16	7,24 (0-12,5)	3,53	22	7,95 (2,0-12,5)	2,82	12	8,59 (2,0-13)	3,1	18	10,13 (6,5-13,2)	2,0
pH	16	6,32 (5,7-7,8)	0,51	22	6,21 (5,0-7,4)	0,6	12	6,59 (5,8-8,1)	0,7	18	6,98 (5,9-8,2)	0,7
Oxígeno (mg/l)	16	7,16 (6,2-8)	0,48	22	7,36 (6,4-8,4)	0,49	12	7,7 (7,0-8,9)	0,6	18	7,21 (6,21-9,6)	0,9
Conductividad (uS/cm ₁)	16	291,88 (100-590)	169,83	22	193,64 (50-580)	167,83	12	358,33 (130-500)	127	18	511,66 (160-1250)	268,6
Ca (mg/l)	16	48,29 (11,82-110,21)	32,29	22	30,01 (4,81-90,98)	27,37	12	57,04 (12,22-78,95)	22,5	18	53,82 (16,03-101,20)	23,7
Mg (mg/l)	16	7,06 (1,09-21,52)	6,23	22	4,99 (0,36-19,45)	6,66	12	8,22 (1,09-16,29)	6,1	18	7,79 (3,16-12,89)	2,9
K (mg/l)	16	1,03 (0,39-2,35)	0,71	22	0,69 (0,39-1,56)	0,36	12	1,01 (0,39-1,56)	0,3	18	8,84 (1,17-32,06)	10,8
Na (mg/l)	16	2,48 (0,69-10,11)	2,9	22	2,55 (0,92-13,1)	2,49	12	3,91 (1,61-11,26)	3,1	18	46,01 (8,27-194,64)	54,6
Bicarbonatos (mg/l)	16	122,44 (51,86-212,92)	47,93	22	80,26 (22,57-175,1)	54,48	12	125,32 (53,08-168,39)	38,4	18	150,39 (59,18-253,19)	48,6
Sulfatos (mg/l)	16	47,85 (1,44-157,54)	56,47	22	31,2 (0-134,96)	46,46	12	86,49 (2,40-145,05)	47,6	18	56,12 (0,96-114,79)	41,0
Cloruros (mg/l)	16	7,27 (3,55-17,73)	3,88	22	5,74 (2,48-11,35)	2,57	12	7,86 (3,55-20,21)	4,9	18	75,31 (11,35-361,69)	96,9
Nitratos (mg/l)	16	0,7 (0-2,49)	0,71	22	0,62 (0-3,72)	0,83	12	0,41 (0-1,86)	0,6	18	0,59 (0-1,86)	0,5
Fosforo (mg/l)	16	0,06 (0-0,16)	0,06	22	0,05 (0-0,2)	0,06	12	0,07 (0-0,15)	0,1	18	0,06 (0-0,2)	0,1
Amonio (mg/l)	16	0,30 (0-1,47)	0,46	22	0,11 (0-1,47)	0,33	12	0,18 (0-0,93)	0,4	18	0,12 (0-0,93)	0,3
	Altitud 1			Altitud 2			Altitud 3			Altitud 4		
	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S
Temperatura	10	11,4 (9,5-13,2)	1,18	18	9,73 (6,0-13,0)	2,1	24	7,78 (2,0-11,5)	2,37	18	6,72 (0,0-11,5)	3,5
pH	10	6,5 (6,0-7,4)	0,43	18	6,45 (5,0-8,0)	0,77	24	6,8 (6,0-8,2)	0,69	18	6,16 (5,4-7,2)	0,5
Oxígeno (mg/l)	10	7,38 (6,7-8,4)	0,52	18	7,52 (6,21-9,6)	0,98	24	7,20 (6,2-8,2)	0,45	18	7,3 (6,4-8,0)	0,4
Conductividad (uS/cm ₁)	10	302 (80-680)	235,83	18	402,22 (50-1250)	314,58	24	385 (160-580)	122,76	18	221,67 (50,0-590)	191,8
Ca (mg/l)	10	33,04 (7,81-86,97)	30,56	18	44,22 (4,81-76,75)	23,91	24	60,91 (16,03-101,20)	21,45	18	37,14 (5,41-110,21)	34,9
Mg (mg/l)	10	5,17 (0,85-14,83)	5,13	18	5,47 (0,36-12,89)	3,98	24	10,46 (1,58-19,45)	5,5	18	4,90 (0,61-21,52)	6,1
K (mg/l)	10	4,42 (0,39-19,94)	6,36	18	6,78 (0,78-32,06)	10,85	24	1,34 (0,39-2,74)	0,65	18	0,52 (0,39-0,78)	0,2
Na (mg/l)	10	22,15 (4,60-80,89)	25,9	18	35,18 (1,83-194,64)	57,14	24	4,55 (0,92-18,61)	5,31	18	1,77 (0,69-2,99)	0,6
Bicarbonatos (mg/l)	10	96,88 (39,66-191,57)	57,9	18	118,6 (27,45-211,71)	53,55	24	153,44 (59,18-253,19)	36,12	18	84,84 (22,57-212,92)	54,8
Sulfatos (mg/l)	10	37,51 (0-117,19)	45,95	18	46,00 (0-129,68)	42,14	24	76,17 (2,4-145,05)	48,42	18	38,31 (0,96-157,54)	56,7
Cloruros (mg/l)	10	38,94 (3,55-163,12)	52,58	18	56,80 (3,55-361,69)	98,18	24	8,71 (2,48-24,82)	6,81	18	6,44 (3,55-10,64)	2,6
Nitratos (mg/l)	10	0,5 (0-1,86)	0,64	18	0,45 (0-1,86)	0,59	24	0,47 (0-1,24)	0,42	18	0,96 (0-3,72)	0,9
Fosforo (mg/l)	10	0,06 (0-0,16)	0,06	18	0,06 (0-0,2)	0,07	24	0,06 (0-0,2)	0,06	18	0,05 (0-0,13)	0,1
Amonio (mg/l)	10	0,27 (0-1,47)	0,51	18	0,11 (0-0,93)	0,26	24	0,14 (0-0,93)	0,3	18	0,20 (0-1,47)	0,4
	Lluviosa			Seca								
	N	Media (min-max)	D.S	N	Media (min-max)	D.S						
Temperatura	35	7,44 (0,0-12,5)	3,22	35	9,63 (4,0-13,2)	2,29						
pH	35	6,42 (5,0-8,1)	0,69	35	6,59 (5,4-8,2)	0,65						
Oxígeno (mg/l)	35	7,34 (6,4-8,9)	0,61	35	7,32 (6,2-9,6)	0,66						
Conductividad (uS/cm ₁)	35	309,14 (50-790,0)	193,72	35	362 (50,0-1250)	255,13						
Ca (mg/l)	35	44,28 (8,82-87,77)	24,93	35	48,77 (4,81-110,22)	32,71						
Mg (mg/l)	35	6,66 (0,36-21,52)	5,66	35	7,32 (0,36-19,45)	5,91						
K (mg/l)	35	3,08 (0,39-28,93)	6,81	35	2,85 (0,39-32,06)	6,07						
Na (mg/l)	35	11,66 (0,69-111,68)	24,61	35	16,8 (0,92-194,64)	40,12						
Bicarbonatos (mg/l)	35	115,78 (26,84-212,68)	56,61	35	121,74 (22,57-253,19)	55,51						
Sulfatos (mg/l)	35	43,2 (0,96-129,68)	45,24	35	63,11 (0-157,54)	54,6						
Cloruros (mg/l)	35	17,74 (2,48-159,57)	36,12	35	31,88 (4,26-361,69)	71,7						
Nitratos (mg/l)	35	0,73 (0-3,72)	0,8	35	0,46 (0-1,86)	0,48						
Fosforo (mg/l)	35	0,05 (0,0-0,16)	0,06	35	0,06 (0-0,2)	0,06						
Amonio (mg/l)	35	0,29 (0,0-1,47)	0,47	35	0,03 (0-0,3)	0,06						

Anexo 3. Matriz de correlacion de Pearson de las variables fisicoquimicas del agua.

	Temperatura	pH	Oxigeno	Conductividad	Calcio	Magnesio	Potasio	Sodio	Bicarbonatos	Sulfatos	Cloruros	Nitratos	Fosforo	Amonio
Temperatura	1,00	0,11	-0,08	0,20	0,04	0,00	0,23	0,29	0,12	0,03	0,30	-0,36	-0,20	-0,25
pH	0,11	1,00	0,01	0,44	0,33	0,35	0,32	0,32	0,44	0,27	0,30	-0,06	0,14	-0,13
Oxigeno	-0,08	0,01	1,00	-0,28	-0,05	-0,07	-0,39	-0,39	-0,22	0,07	-0,39	0,04	0,03	-0,09
Conductividad	0,20	0,44	-0,28	1,00	0,77	0,71	0,68	0,69	0,83	0,66	0,71	-0,08	-0,02	-0,20
Calcio	0,04	0,33	-0,05	0,77	1,00	0,84	0,11	0,09	0,87	0,93	0,12	-0,08	-0,16	-0,17
Magnesio	0,00	0,35	-0,07	0,71	0,84	1,00	0,12	0,09	0,81	0,83	0,12	-0,02	-0,11	-0,24
Potasio	0,23	0,32	-0,39	0,68	0,11	0,12	1,00	0,94	0,34	-0,04	0,92	0,02	0,10	-0,12
Sodio	0,29	0,32	-0,39	0,69	0,09	0,09	0,94	1,00	0,29	-0,02	0,99	-0,07	0,06	-0,10
Bicarbonatos	0,12	0,44	-0,22	0,83	0,87	0,81	0,34	0,29	1,00	0,72	0,30	-0,04	-0,05	-0,18
Sulfatos	0,03	0,27	0,07	0,66	0,93	0,83	-0,04	-0,02	0,72	1,00	0,01	-0,13	-0,11	-0,22
Cloruros	0,30	0,30	-0,39	0,71	0,12	0,12	0,92	0,99	0,30	0,01	1,00	-0,07	0,04	-0,11
Nitratos	-0,36	-0,06	0,04	-0,08	-0,08	-0,02	0,02	-0,07	-0,04	-0,13	-0,07	1,00	0,23	0,10
Fosforo	-0,20	0,14	0,03	-0,02	-0,16	-0,11	0,10	0,06	-0,05	-0,11	0,04	0,23	1,00	0,35
Amonio	-0,25	-0,13	-0,09	-0,20	-0,17	-0,24	-0,12	-0,10	-0,18	-0,22	-0,11	0,10	0,35	1,00

Anexo 4. Abundancia relativa de taxa de macroinvertebrados bentónicos en la temporada seca.

Género		CA01	CA02	CA03	CA04	CA05	CA06	CA07	CA08	CA09	CA10	CA11	CA12	CA13	CA14	CA15	CA16	CA17	CA18	CA19	CA20	CA21	CA22	CA23	CA24	CA25	CA26	CA27	CA28	CA29	CA30	CA31	CA32	CA33	CA34	CA35		
Orden Ephemeroptera																																						
Baetidae																																						
	<i>Andesiops</i>	20,88	23,27	3,80	2,69	24,43	6,77	9,53	2,42	3,24	53,06	16,80	9,44	4,96	65,68	29,18	18,57	24,84	9,79	10,06	14,23	29,22	44,79	46,47	30,64	41,15	21,42	25,45	22,87	13,99	58,92	35,27	0,11	4,49	10,40	37,63		
	<i>Baetodes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,43	0,00	0,00	0,00	0,12	0,11	0,00	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	2,10	4,91	0,00	0,00	0,70	9,77	26,18		
	<i>Meridalaris</i>	2,56	7,85	2,41	0,46	0,13	0,20	0,17	0,58	0,83	0,14	29,06	0,00	0,00	0,00	3,34	0,25	0,00	0,82	0,21	1,23	4,03	3,47	0,00	1,33	0,00	0,09	0,13	0,00	0,00	0,25	8,53	0,22	0,13	0,21	0,63		
	<i>Massartellopsis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	16,82	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Leptophyes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,84	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,00		
	<i>Tricorythodes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	1,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Haplophyes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00		
Orden Plecoptera																																						
Gripopterygidae																																						
	<i>Claudioperla</i>	0,00	0,56	0,07	0,08	0,25	0,00	0,00	0,16	0,02	0,21	2,72	0,11	0,00	0,00	0,30	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,36	0,00	0,00	0,00	0,19	0,00	0,07	0,00	0,11	0,17	0,03	0,26		
Perlidae																																						
	<i>Anacroneuria</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,52	0,00	0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,64	1,16	0,00	0,07	0,50	0,13			
Orden Odonata																																						
Aeshnidae																																						
	<i>Aeshna</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Orden Heteroptera																																						
Corixidae																																						
	<i>Ecternostegella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,14	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Orden Trichoptera																																						
Limnephilidae																																						
	<i>Anomalocosmoecus</i>	0,00	1,50	0,14	0,69	0,00	1,67	0,25	1,05	0,60	0,62	0,13	0,11	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	1,88	0,00	0,00	0,09	1,41	0,57	0,00	0,00	12,02	0,00	0,00	0,00	0,00			
	<i>Atopsyche</i>	1,65	0,47	0,00	0,00	4,81	0,88	3,40	0,04	0,00	1,72	0,63	1,90	1,40	0,52	0,61	1,38	1,43	0,46	0,34	1,64	0,73	0,00	0,16	0,75	1,15	0,00	1,02	0,00	0,00	0,89	1,55	0,00	0,00	0,07	0,26		
	<i>Cailloma</i>	1,10	0,84	0,64	0,46	1,52	0,79	0,00	0,00	0,00	1,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	1,76	1,75	0,09	1,55	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,68	2,11	0,27	0,06	0,00	0,00			
Hydroptilidae																																						
	<i>Ochrotichia</i>	0,73	0,19	0,00	0,00	1,39	0,10	0,33	0,33	0,04	0,07	0,06	3,13	0,13	1,21	0,00	2,38	6,69	39,50	19,83	38,58	1,47	2,80	3,61	9,94	0,69	7,56	0,00	0,57	0,70	0,04	0,00	11,10	8,27	8,72	2,89		
	<i>Hydropilla</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Neotrichia</i>	0,00	1,50	0,00	0,23	0,00	0,59	0,00	0,00	0,00	0,27	0,00	4,47	3,82	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,10	0,17	0,00	0,00			
	<i>Oxyethira</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Leucotrichia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,92	0,71	3,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00			
	<i>Nectopsyche</i>	0,18	0,28	0,00	0,00	0,89	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,89	0,17	0,00	0,00	0,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,99	0,00	0,00	0,51	0,00	0,00	1,17	0,00	0,03	0,50	0,14	0,00			
	<i>Helicopsyche</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,63			
	<i>Mortoniella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	0,00	3,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
	<i>Smicridea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00		
Orden Coleoptera																																						
Dytiscidae																																						
	<i>Rhantus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03		
Gyrinidae																																						
	<i>Andogyrus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Hydrophilidae																																						
	<i>Berosus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00		
	<i>Enochrus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00		
	<i>Austrelmis</i>	16,30	6,17	7,84	8,54	11,90	0,00	17,56	3,80	0,87	8,45	10,74	35,20	16,79	3,99	7,29	10,29	2,87	8,10	8,43	9,17	0,73	0,11	2,35	34,74	14,48	2,34	8,57	1,70	0,98	1,03	3,88	0,55	0,30	0,00	0,50		
	<i>Macrelmis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,00	0,00	0,03	0,27	1,81			
	<i>Austrolimnius</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,38	0,17	0,00	0,00	0,00	0,14	0,12	0,00	0,00	0,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Neolimis</i>	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,29	0,00	0,48	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,28	0,39	0,16	4,42	2,85	0,79			
	<i>Heterelmis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
	<i>Cylopeus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,02	0,35				
	<i>Ochthebius</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,31	0,00	0,00	0,09	0,13	5,67	0,00	0,00	0,03	0,03	0,00	0,67	0,00			
	<i>Hydraena</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0																																

Anexo 5. Abundancia relativa de taxa de macroinvertebrados bentónicos en la temporada lluviosa.

Familia	Género	CA01	CA02	CA03	CA04	CA05	CA06	CA07	CA08	CA09	CA10	CA11	CA12	CA13	CA14	CA15	CA16	CA17	CA18	CA19	CA20	CA21	CA22	CA23	CA24	CA25	CA26	CA27	CA28	CA29	CA30	CA31	CA32	CA33	CA34	CA35		
Orden Ephemeroptera																																						
Baetidae	<i>Andesiops</i>	10,17	47,61	13,02	14,57	4,97	2,08	6,90	5,59	42,37	29,47	90,58	17,43	42,65	45,18	25,81	32,61	25,12	8,09	6,99	10,41	35,91	3,62	55,00	15,99	58,45	35,87	11,39	12,62	37,26	33,97	27,13	0,31	0,24	1,65	39,21		
	<i>Baetodes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,38	0,11	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,13	0,01	0,00	0,23	0,00	0,08	0,00	0,00	0,19	5,20	0,00	0,31	0,00	0,06	11,12		
Leptophlebiidae	<i>Meridialaris</i>	0,71	9,04	1,69	1,23	0,16	0,19	0,00	0,02	0,40	0,03	1,06	0,03	0,13	0,00	0,93	2,50	0,14	0,62	0,13	0,27	5,88	0,21	0,04	0,28	0,36	0,23	0,24	1,35	0,32	0,52	0,92	0,00	0,07	0,81	1,11		
	<i>Massartellopsis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Lepophlebiidae	<i>Leptophyes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	1,51	0,00		
	<i>Tricorythodes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Haplophyes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00		
Orden Plecoptera																																						
Gripopterygidae	<i>Claudioperla</i>	0,00	0,60	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,04	0,00	0,08	0,00	0,05	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,13	0,03	0,16	0,07	0,00	0,00	0,16	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05			
Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,04	0,00	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,40	0,13	0,00	0,03	0,52	0,21		
Orden Odonata																																						
Aesnidae	<i>Aeshna</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02		
Orden Heteroptera																																						
Corixidae	<i>Ectemnostegella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Orden Trichoptera																																						
Limnephilidae	<i>Anomalocosmoecus</i>	0,95	0,00	1,96	0,77	0,00	0,64	0,19	0,81	1,29	3,41	0,00	0,05	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,06	0,39	0,27	0,06	0,14	0,12	0,00	0,00	0,16	1,08	0,05	0,06	0,00	13,72	0,00	0,00	0,00	0,02		
	<i>Atopsyche</i>	0,54	0,00	0,27	0,15	0,70	0,45	2,59	0,02	0,11	0,79	0,14	0,26	0,57	0,19	0,00	0,87	0,30	0,00	0,49	0,08	0,70	0,01	0,08	1,14	1,51	0,00	1,08	0,10	0,19	0,52	2,58	0,00	0,00	0,00	0,12		
Hydrobiosidae	<i>Cailloma</i>	1,25	4,26	7,23	3,86	0,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,26	0,00	0,00	0,70	0,15	2,19	6,09	0,48	0,19	2,87	1,71	1,41	0,00	0,39	0,00	0,00	1,71	0,48	1,14	2,03	0,03	0,44	0,00	0,00	0,00	0,02		
	<i>Ochrotrichia</i>	0,48	0,00	0,09	0,23	1,21	0,32	5,00	0,32	0,40	0,24	0,00	2,60	0,25	0,46	0,00	0,00	16,34	0,79	3,13	3,30	3,07	0,25	1,14	16,48	0,07	3,80	2,76	0,00	1,77	3,62	0,04	0,00	0,20	0,62	1,23		
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Neotrichia</i>	0,00	0,27	0,00	0,31	0,00	0,00	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	0,38	0,11	0,00	0,00	0,00	0,09	0,18	0,08	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
Leptoceridae	<i>Oxyethira</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Leucotrichia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Helicopsychidae	<i>Nectopsyche</i>	0,00	0,07	0,00	0,00	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	0,08	0,24	0,00	0,00	1,35	0,04	4,29	2,42	0,02	0,02		
	<i>Helicopsyche</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,93	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	2,12				
Glossosomatidae	<i>Mortonella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	28,54	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23		
Orden Coleoptera																																						
Dytiscidae	<i>Rhantus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00		
Gyrinidae	<i>Andogyrus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Hydrophilidae	<i>Berosus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
	<i>Enochrus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
Elmidae	<i>Austrelmis</i>	12,08	4,72	6,07	5,01	11,34	3,01	9,82	0,23	0,85	5,81	1,02	29,24	2,48	4,71	16,07	1,51	6,46	3,37	4,00	5,89	2,75	0,02	0,71	17,30	6,54	3,65	8,15	0,57	2,85	1,98	7,91	8,28	0,41	0,12	0,63		
	<i>Macrelmis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,68	0,00	0,00	0,00	0,06	0,20	0,39	0,00	0,07	0,42	1,29			
Austrolimnii	<i>Austrolimnii</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	0,00	0,04	0,16	0,06	0,00	0,13	0,00	0,00	0,54	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00			
	<i>Neolmis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,19	0,00	0,00	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,07	0,00	0,24	0,00	0,00	1,75	0,61	2,76	6,42	2,76			
Heterelmidae	<i>Heterelmis</i>	0																																				

Capítulo 1: Variabilidad altitudinal y estacional de la comunidad de macroinvertebrados

Anexo 5. Abundancia relativa de taxa de macroinvertebrados bentónicos en la temporada lluviosa (Continuación).

Familia	Género	CA01	CA02	CA03	CA04	CA05	CA06	CA07	CA08	CA09	CA10	CA11	CA12	CA13	CA14	CA15	CA16	CA17	CA18	CA19	CA20	CA21	CA22	CA23	CA24	CA25	CA26	CA27	CA28	CA29	CA30	CA31	CA32	CA33	CA34	CA35	
Chironomidae/Orthocladinae	<i>Corynoneura</i>	0.42	2.66	0.62	1.85	0.20	2.27	0.06	0.18	0.13	0.12	1.42	0.13	0.34	0.89	2.57	1.07	0.01	0.18	0.02	0.96	0.00	0.39	4.37	0.00	2.87	2.76	0.05	0.57	3.65	2.01	0.31	0.07	0.14	2.31		
	<i>Thienemanniella</i>	0.12	0.00	0.09	0.69	1.80	5.18	4.68	0.01	0.02	1.11	0.01	0.21	0.64	1.18	0.60	0.26	3.12	0.00	0.73	0.06	1.47	0.01	0.55	1.12	0.07	0.16	1.20	0.00	1.58	2.41	0.04	0.00	0.00	0.00	0.07	
	<i>Lopescladius</i>	0.06	0.93	0.00	0.00	0.55	0.10	0.03	0.01	0.00	0.03	0.02	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.02	0.38	0.36	0.00	1.66	0.00	0.00	0.35	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.06	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Eukiefferiella</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.26	1.15	0.01	0.27	0.61	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.93	0.01	1.71	0.44	1.66	0.00	0.00	1.26	0.22	0.08	0.12	0.00	0.13	1.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Cardiocladius</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.45	0.40	0.00	0.00	0.03	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.93	0.00	1.30	0.25	0.63	0.13	0.00	0.00	0.02	0.11	
	<i>Rheocricotopus</i>	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Rheocricotopus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.27	0.30	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Parametrioconemus</i>	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.06	1.34	0.01	0.07	0.13	0.21	1.60	1.72	1.21	0.03	0.11	1.69	0.00	0.26	0.02	0.13	0.01	1.10	1.31	4.53	1.09	6.12	0.00	2.92	1.21	15.86	0.00	0.00	0.12	1.43	
	<i>Limnophyes</i>	5.00	3.39	0.71	5.71	2.66	0.00	0.37	0.01	0.00	0.00	0.01	0.23	0.32	0.08	1.56	1.51	0.28	0.03	0.57	0.06	0.45	0.06	0.24	0.51	0.14	1.16	0.60	0.36	0.51	0.11	0.44	1.23	0.58	0.08	0.12	
	<i>Nanocladius</i>	0.06	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Paraphenocladus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Parakiefferiella</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.02	0.53	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.41	0.17	2.17	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Paracladius</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Cricotopus</i>	20.58	5.05	28.64	33.85	33.32	37.95	30.07	0.14	0.36	25.11	0.35	8.75	3.82	2.66	11.13	13.77	14.01	9.89	29.50	24.12	5.24	0.31	13.96	5.44	12.22	15.37	3.24	45.07	15.21	11.29	4.19	3.37	11.57	55.57	8.25	
	<i>Metricnemus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Morfo X7</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	3.55	0.98	0.00	0.00	0.00	1.68	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	3.17	0.00	0.00	0.00	0.51	0.02	0.00		
	<i>Orthocladinae A</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
	<i>Orthocladinae B</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	Chironomidae/Chironominae	<i>Tanytarsus</i>	0.12	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.39	0.00	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	0.04	0.16	
		<i>Rheotanytarsus</i>	0.00	0.00	0.45	0.00	0.00	0.03	0.11	0.13	0.04	0.00	0.00	2.42	12.67	11.54	0.00	0.00	14.83	0.04	0.00	0.00	0.26	0.01	0.00	2.24	5.97	0.23	0.00	0.05	17.11	5.14	1.35	0.00	0.07	0.00	0.02
		<i>Polypedilum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	3.99	0.03	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Pseudochironomus</i>		0.00	0.00	0.27	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	4.14	2.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	1.15	0.00	0.00	0.00	1.90	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Stenochironomus</i>		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Harnischia Complex</i>		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.00	0.00	0.02	
Ceratopogonidae	<i>Ceratopogoninae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.00	0.03	0.00	2.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.02	0.00	0.00	0.05	0.00	0.13	3.68	0.48	0.00	0.02			
	<i>Forcypomyiinae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00			
Psychodidae	<i>Pericoma</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
	<i>Maruina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.05	0.00	0.04	0.00	0.00	0.12	0.28			
Simuliidae	<i>Simulium</i>	14.99	0.73	7.05	1.62	3.21	16.90	1.26	0.95	1.31	1.72	0.58	0.90	1.40	0.08	2.09	4.73	3.86	0.95	2.25	0.55	1.09	0.04	0.24	3.13	0.14	2.56	0.00	0.52	1.27	19.34	0.22	0.00	0.79	19.81	13.29	
Giantotax	<i>Giantotax</i>	5.06	5.98	1.87	4.24	1.68	23.84	1.23	0.17	0.02	0.11	0.96	0.00	2.23	0.04	11.03	3.48	0.20	0.13	0.78	1.37	0.64	0.39	8.98	13.19	0.36	0.78	6.59	2.18	2.09	0.23	0.22	0.00	0.58	0.38	1.69	
	<i>Dasybasia</i>	0.06	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Tabanidae	<i>Neoplasia</i>	3.81	0.07	0.62	1.16	0.82	0.77	0.45	0.03	0.09	0.92	0.00	0.13	1.21	0.99	1.03	0.38	1.47	0.26	0.73	1.08	1.15	0.03	0.43	1.05	1.51	0.70	0.60	0.21	1.46	0.72	1.49	1.84	0.58			

CAPITULO II

Composición y Estructura de la Comunidad de Chironomidae (Diptera) de la cuenca altoandina del río Cañete (Lima, Perú)

Introducción

La familia Chironomidae es frecuentemente el grupo de insectos acuáticos más diverso en los sistemas fluviales, con cerca de un total de 15000 especies en el mundo (Cranston, 1995; Ferrington, 2008), juegan un rol importante en todos los niveles de las cadenas alimenticias (Armitage *et al.*, 1995; Merrit & Cummins, 1996). Son conocidas también por ser especies oportunistas y rápidas colonizadoras que se adaptan a condiciones fluctuantes (Ruse, 1995). Además, son la familia de macroinvertebrados más ampliamente distribuida, habitando prácticamente toda clase de hábitats acuáticos (Pinder, 1986; Cranston, 1995). Debido a estas características, ha sido considerada frecuentemente como potenciales organismos indicadores en el monitoreo de perturbaciones (Saether, 1979; Lenat, 1983; Helson *et al.*, 2006).

Sin embargo, este potencial bioindicador ha estado continuamente limitado por la elevada riqueza y abundancia de sus especies, el desconocimiento de la autoecología de la mayoría de ellas y por el complejo proceso de identificación de las larvas ante la necesidad de una mayor resolución taxonómica para detectar algunos gradientes de impacto (Barton *et al.*, 1996; Raunio *et al.*, 2007). Estas limitaciones son aún más relevantes en regiones donde el conocimiento taxonómico del grupo es muy escaso e incompleto como en los Andes tropicales.

La literatura taxonómica y ecológica que ha investigado sobre la familia Chironomidae a nivel de género en la región andina, es extremadamente escasa. Probablemente el trabajo pionero corresponda a Brundin (1966), quien realizó un exhaustivo estudio taxonómico de las subfamilias Podonominae y Diamesinae; describió especies de adultos y pupas procedentes de Chile, Bolivia, Perú y Ecuador y además analizó las implicaciones filogenéticas y biogeográficas de ambos grupos. Posteriormente, Roback & Coffman (1983) realizaron un importante estudio en base a material procedente de la expedición Catherwood realizada en la región del Altiplano de Perú y Bolivia; a la cual le agregaron algunas descripciones procedentes del páramo de Venezuela. Finalmente, Ruiz *et al.* (2000a y 2000b) y Ospina *et al.* (2000) describieron algunas de los géneros más frecuentes en la Sabana de Bogotá (Colombia). Estos son actualmente todos los trabajos taxonómicos realizados para conocer la composición de la fauna de los Chironomidae de la región Andina. Algunos trabajos adicionales de carácter ecológico que incorporaron nuevos registros fueron los de Turcotte & Harper (1982) en Ecuador y más recientemente Puntí (2007) en los

ríos de la subregión mediterránea de Chile; y Tejerina & Molineri (2007) en el noroeste argentino (provincias de Tucumán y Catamarca) y Medina et al. (2008) en región central argentina (provincias de Mendoza y San Luis).

El efecto de la resolución taxonómica de Chironomidae en la identificación de impactos ha sido tratado con cierta regularidad en los sistemas templados. Así por ejemplo, en Portugal, Janssens de Bisthoven et al. (2005) encontraron altas densidades de la subfamilia Tanypodinae en ríos impactados por drenajes ácidos. Sin embargo, las respuestas de las subfamilias pueden variar dependiendo del tipo de impacto y de la región geográfica. En Brasil, una severa contaminación orgánica, fue detectada por el incremento de los géneros *Chironomus* y *Cricotopus*, pero también la sensibilidad de Tanypodinae fue relevante (Marques et al., 1999).

Sin embargo, según varios autores para la detección de impactos antropogénicos, la determinación a nivel de familias de macroinvertebrados es suficiente, especialmente cuando las diferencias entre los sitios son grandes como consecuencia de los impactos (Wright et al., 1995; Lenat & Resh, 2001; Waite et al., 2004). Por el contrario, para estudios ecológicos, la importancia de la resolución taxonómica en detectar patrones de variabilidad natural no está del todo clara y el nivel de identificación necesaria para identificar un determinado gradiente ambiental dependería de varios tipos de factores (Marchant et al., 1995; Chaves et al., 2008). Así por ejemplo, en ríos montañosos de Carolina del Norte, Wymer & Cook (2003) encontraron una mejor discriminación de sitios con diferentes características de hábitat, cuando la familia Chironomidae fue analizada a nivel de género.

En América del Sur, los estudios de este tipo, son aún más escasos. En Colombia, Díaz (1995) evaluó el efecto de la resolución taxonómica en ríos impactados por contaminación por hidrocarburos. Aunque este trabajo no consideró una resolución taxonómica de géneros de Chironomidae, se detectaron diferencias a nivel de tribu, siendo la tribu Tanytarsini indicadora de cambios en la concentración de sólidos totales disueltos y las tribus Orthocladiini y Chironomini como posibles indicadoras de cambios en las concentraciones de hidrocarburos. Sin embargo, estos potenciales indicadores se perdieron cuando se analizaron los datos sólo a nivel de familia Chironomidae. Así mismo, en ríos de la llanura amazónica, Melo (2005) encontró que el uso de una resolución taxonómica de morfoespecies no fue tan eficiente en detectar diferencias sutiles (estacionalidad) en la comunidad. Sin embargo, este

estudio sólo incorporó los ordenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT) cuyas familias incluidas no tuvieron más de dos morfoespecies cada una. Por el contrario, la diversidad de la familia Chironomidae es sustancialmente mayor en géneros y especies que EPT y por lo tanto una importante pérdida de información podría ocurrir si sólo consideramos la familia. Por ejemplo, Waite et al. (2004) encontraron que a nivel de familia, los Chironomidae (123 géneros incluidos) no lograron separar diferentes grupos de impacto; sin embargo, 10 y 28 de los géneros discriminaron significativamente entre impactos de drenaje de minas y de incremento de nutrientes respectivamente.

Debido a esta carencia de conocimientos tanto taxonómicos como ecológicos sobre la familia Chironomidae en los Andes del Perú, nuestros objetivos fueron los siguientes: (i) incrementar el conocimiento de la composición taxonómica de la comunidad de Chironomidae en la región altoandina de Perú, contrastando su riqueza con la reportada en otros estudios previos; (ii) detectar posibles patrones de distribución de riqueza y abundancia de los géneros de Chironomidae de acuerdo a algunos de los principales gradientes ambientales: estacionalidad, altitud y orden de río.

Metodología

Área de estudio y estaciones de muestreo

La descripción del área de estudio, la cuenca del río Cañete, así como la información general de las 35 estaciones de muestreo evaluadas durante las épocas seca y lluviosa (años 2004 y 2005 respectivamente) pueden consultarse detalladamente en el capítulo 1 de esta tesis.

Preparación de muestras

De cada una de las muestras se separaron los individuos de Chironomidae del resto de macroinvertebrados. Seguidamente, los especímenes se agruparon en subfamilias y se determinaron morfotipos en base a características externas visibles a través de una lupa estereoscópica. La asignación de los morfotipos se mantuvo fija para todas las estaciones de muestreo. Posteriormente, aplicando la metodología de Pinder (1983) se procedió a preparar los montajes fijos con el fin de realizar la determinación taxonómica de los diferentes morfotipos. Los individuos fueron colocados en una solución de Hidróxido de Potasio al 10% y calentados a 85°C aproximadamente durante 20 minutos, para aclarar el exoesqueleto y digerir el

contenido intestinal y otras estructuras internas que puedan interferir en la determinación. Luego, fueron lavados con agua destilada por 5 minutos y colocados sucesivamente en soluciones de etanol al 70 y 96% durante 3 minutos en cada paso.

Las cápsulas cefálicas de un máximo de 10 individuos de cada morfotipo fueron separadas del cuerpo con ayuda de estiletes y se dispusieron alineadas sobre la mitad derecha de una lámina portaobjeto que contenía Euparal como medio de conservación. Los cuerpos se dispusieron sobre la mitad izquierda de la lámina, manteniendo un orden de correspondencia con las respectivas cabezas. Finalmente, cabezas y cuerpos fueron selladas al medio con pequeñas láminas cubreobjetos. Cada lámina fue etiquetada con la respectiva información de colecta y se dejaron reposar hasta que el medio se secó completamente. En este momento los especímenes estuvieron listos para ser identificados con la ayuda de un microscopio.

Determinación taxonómica

Una primera determinación taxonómica de los géneros de Chironomidae fue realizada en base a claves generales procedentes de la región Holártica (Wiederholm, 1983; Epler, 1995; Merritt & Cummins, 1996; Rieradevall & Brooks, 2001). Posteriormente, las determinaciones fueron contrastadas y corroboradas con la bibliografía taxonómica existente para el grupo en la región neotropical (Brundin, 1966; Roback & Coffman, 1983; Trivinho-Strixino & Strixino, 1995; Spies & Reiss, 1996; Ospina *et al.*, 2000; Ruiz *et al.*, 2000a; 2000b). Algunos morfotipos que no fueron determinados a nivel de género, si lograron ser relacionados con descripciones previas de los morfotipos descritos por Roback & Coffman (1983) en el Altiplano de Perú y Bolivia. Las larvas del género *Cricotopus* comprendieron un diverso complejo de especies polimórficas muy difícil de separar externamente e inclusive también a nivel microscópico. Aunque sólo la determinación de larvas fue utilizada en los análisis estadísticos; algunos géneros adicionales de Chironomidae fueron reconocidos a partir de pupas provenientes de algunas muestras del río Cañete de los años 2005 y 2006 (Prat & Sánchez, datos no publicados) dicha información solo ha sido incorporada para completar el listado de taxa en el anexo de este capítulo.

Análisis de datos

Para conocer los géneros de Chironomidae dominantes en la cuenca del río Cañete se aplicó el algoritmo por pasos sucesivos “Biota-EnVironment Matching” (BVSTEP) del

programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994). Este algoritmo aplica iteraciones sucesivas aleatorias (“forward” y “backward”) con el objetivo de distinguir subgrupos de especies con una correlación de Spearman igual o superior al 95% con la matriz original de datos. Previamente, la matriz original (fija) de abundancias relativas fue transformada mediante el arco seno y se convirtió a una matriz de similitud aplicando el índice de Bray-Curtis.

También se realizó un análisis SIMPER en el programa PRIMER, para establecer la contribución de cada género a las épocas de muestreo (seca y lluviosa) y a los cuatro niveles altitudinales asignados (1: 2500-3000 m s.n.m.; 2: 3000-3500 m s.n.m.; 3: 3500-4000 m s.n.m. y 4: 4000-4500 m s.n.m.). La matriz de abundancias generada por este análisis fue también transformada (arco seno) y se aplicó el índice de similitud de Bray-Curtis.

Por tratarse de un muestreo semicuantitativo donde las riquezas de taxa estuvieron influenciadas por el tamaño de la muestra, estas fueron sometidas a un análisis de rarefacción (Hurlbert, 1971) con el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994), para disminuir el error por los diferentes tamaños de muestra. Se incluyeron solamente aquellas muestras con número de individuos igual o mayor a 65 para evitar problemas de representatividad de la dominancia de los taxa. Por ello se excluyeron tres muestras de los análisis. Luego, con el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999) se analizaron las diferencias significativas (Prueba de Kruskal-Wallis) entre las épocas de muestreo y los estratos altitudinales mencionados anteriormente, tanto para las riquezas observadas como para las rarefactadas.

Para estimar la riqueza potencial de taxa en el área de estudio, se realizaron curvas de acumulación de taxa rarefactadas, en los cuatro estratos altitudinales y los cuatro órdenes de ríos más representativos (primer a cuarto orden). En cada grupo se tomaron al azar un número n de muestras, igual al menor número de ellas registrado en alguno de los grupos involucrados, que resultó ser de 10 muestras, debido a que este fue el menor número de muestras en alguno de los estratos (el estrato 1: 2500-3000 m s.n.m.). Se sumaron las abundancias de los taxa de las 10 muestras seleccionadas para cada estrato y se construyeron las respectivas curvas de acumulación estimadas a partir del análisis de rarefacción. El nivel de corte de las curvas fue determinado por el menor número total de individuos obtenido en alguno de los estratos, es decir 3464 (estrato 4: 4000-4500 m s.n.m.) De igual manera se

procedió para realizar la gráfica de las curvas de acumulación para los cuatro órdenes de río. Los estimados rarefactados se calcularon en el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994).

Para realizar una primera aproximación de las relaciones entre las abundancias relativas de cada género de Chironomidae y los tres principales gradientes ambientales estudiados: estacionalidad, altitud y orden de río; se calculó una matriz de correlaciones no paramétricas de Spearman en el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999).

Posteriormente, usando el mismo paquete estadístico, se realizó un análisis de Función Discriminante para determinar que géneros de Chironomidae, presentes en más del 10% de las muestras, discriminaron significativamente entre los rangos de altitud, los ordenes de río y la estacionalidad. Se calcularon las funciones para clasificar todos los casos (muestras) y se comparó y evaluó el porcentaje de casos correctamente clasificados a partir de estas funciones. De los tres gradientes, la estacionalidad resultó no significativa y el orden del río mostró un éxito de clasificación de sólo el 75%, debido a esto sólo se consideró el análisis discriminante para el gradiente altitudinal (88% de éxito de clasificación). A continuación, mediante un análisis canónico, se generaron tres funciones discriminantes para determinar la manera en la que las variables escogidas discriminaban entre los cuatro estratos altitudinales; se calcularon los coeficientes de correlación de cada género con las funciones discriminantes y el aporte de cada estrato altitudinal a las mismas.

Finalmente, se utilizó un análisis multidimensional (MDS) con el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994), para establecer si toda la matriz de abundancias relativas transformadas (arcoseno) de Chironomidae podía distinguir agrupaciones de estaciones de acuerdo con las épocas de muestreo, rangos de altitud y orden de río. Previamente, se construyó una matriz de similitud de Bray-Curtis, a partir de los valores originales transformados con el arco seno.

Resultados

Riqueza regional de géneros

Un total de 32 géneros fueron determinados a partir del análisis de las larvas de Chironomidae. Adicionalmente, siete géneros fueron reconocidos de las pupas de otros muestreos (Prat & Sánchez, no publicado) lo cual hace un total de 39 géneros para la cuenca del río Cañete en el gradiente altitudinal trabajado (Anexo 1).

En la tabla 1 se presenta comparativamente la riqueza de géneros de las subfamilias de Chironomidae reportados en las principales investigaciones realizadas en diferentes regiones de los Andes. El anexo 1 muestra el listado detallado de cada uno de estos trabajos. La primera observación común, es la mayor riqueza de géneros de la subfamilia Orthocladiinae, especialmente en el altiplano de Perú y Bolivia (Roback & Coffman, 1983), en los Andes de Chile (Puntí, 2007) y en el presente trabajo. Los géneros *Corynoneura*, *Cricotopus*, *Lopescladius*, *Metriocnemus*, *Parakiefferiella*, *Parametriocnemus*, *Rheocricotopus*, *Smittia*, y *Thienemanniella*, son los más frecuentes en los Andes; en el río Cañete, todos ellos a excepción de *Smittia* estuvieron también presentes. Así mismo, también es relevante que esta subfamilia es la que ha presentado en todos los casos las mayores dificultades en la determinación taxonómica con una considerable cantidad de géneros no determinados. La segunda subfamilia con mayor cantidad de géneros fue Chironominae, especialmente en los Andes de Chile (Puntí, 2007) y en la vertiente oriental de las sierras pampásicas de Argentina (Medina *et al.*, 2008) los géneros *Tanytarsus*, *Rheotanytarsus*, *Chironomus*, *Polypedilum* y *Pseudochironomus* son los más frecuentes en todos los estudios. La subfamilia Tanypodinae resultó particularmente rica en géneros en la Sabana de Bogotá (Colombia) (Ruiz *et al.*, 2000; Ospina *et al.*, 1999) y en las sierras Pampásicas orientales de Argentina (Medina *et al.*, 2008); siendo los géneros más comunes *Pentaneura* y *Larsia*. La riqueza de géneros de Podonominae y Diamesinae es normalmente baja, pero todos ellos comúnmente son citados en la mayoría de trabajos de la región (*Podonomus*, *Parochlus*, *Podonomopsis*, *Paraheptagya* y *Limaya*), aunque algunos de ellos son más abundantes y ricos en la región más austral de América del Sur (Brundin, 1966).

Tabla 1. Riqueza de géneros de Chironomidae reportados en distintas investigaciones en los Andes. El número entre paréntesis corresponde a los morfotipos no determinados a nivel de género.

		Rango altitudinal (msnm)	Podonominae	Diamesinae	Tanypodinae	Orthoclaadiinae	Chironominae
Chile, Bolivia, Perú, Ecuador	(Brundin, 1966)	(2100-4850)	6	5			
Ecuador	(Turcotte & Harper, 1982)	3000	1	0	2	19 (8)	8
Venezuela	(Roback & Coffman, 1983)	2490-4100		1		18(9)	
Bolivia/Perú		3800	2	1	3(1)	20 (8)	5
Colombia	(Ruiz <i>et al.</i> , 2000 y Ospina <i>et al.</i> 1999)	2560-3300	2	1	10	16 (1)	10
Chile	(Punti, 2007)	72-1084	4 (1)	3 (1)	3	21 (9)	15 (6)
	(Tejerina & Molineri, 2007)	850-3190	X	1	2(1)	7(1)	4
Argentina	(Medina <i>et al.</i> , 2008)	(605-2851)	3	1	1	5	2
		(1570-1654)	0	0	8	5	11
Perú	(Acosta, 2009)	(2553-4425)	3	4(1)	4	21 (4)	7

Variaciones temporales y espaciales de riqueza y abundancia.

Tanto en la época seca como en la lluviosa, la subfamilia Orthoclaadiinae fue dominante en más del 70% del total de Chironomidae en el sector estudiado de la cuenca del río Cañete. El resto de subfamilias no sobrepasaron el 10% de la abundancia total a excepción de Podonominae en la época seca (11%). La subfamilia menos frecuente fue Diamesinae (3% en la época lluviosa) (Fig.2). En la tabla 2 se presenta un resumen comparativo de las abundancias relativas de nuestra investigación contrastadas con las realizadas por Punti (2007) en Chile y Tejerina & Molineri (2007) en Argentina.

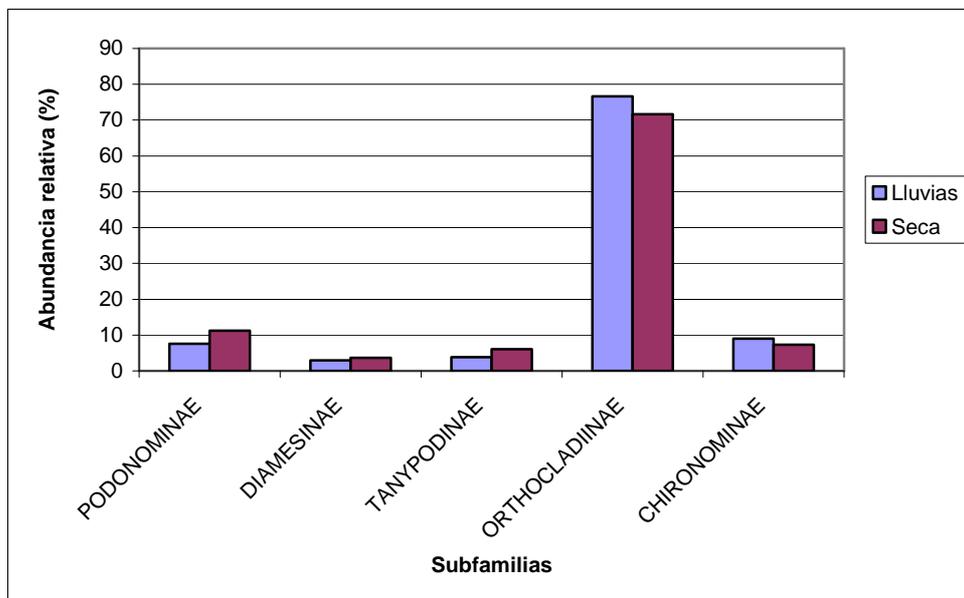


Figura 2. Distribución de las abundancias relativas de las subfamilias de Chironomidae en las temporadas de muestreo (seca y lluviosa).

Tabla 2. Abundancias relativas (%) de las subfamilias de Chironomidae en tres estudios para la región andina.

Subfamilias	Argentina*	Chile	Peru	
	(Tejerina & Molineri, 2007)	(Puntí, 2007)	Luviosa	Seca
Podonominae	1,12	10,3	7,61	11,19
Diamesinae	4,24	16	2,93	3,68
Tanypodinae	3,45	3,6	3,82	6,10
Orthoclaadiinae	68,01	57	76,66	71,68
Chironominae	23,18	3,3	8,99	7,35

* Las abundancias relativas fueron calculadas a partir de las densidades reportadas en este trabajo.

El análisis BVSTEP distinguió ocho géneros dominantes en la cuenca: *Podonomus*, *Podonomopsis*, *Pentaneura*, *Parametriocnemus*, *Limnophyes*, el complejo *Cricotopus* y *Rheotanytarsus*; los cuales estuvieron presentes en cada una de las cinco iteraciones sucesivas analizadas (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis BVSTEP para la dominancia de géneros de Chironomidae*. Parámetros: R de Spearman; 10 iteraciones aleatorias; rho>0,95; delta rho<0,001; Índice de similitud de Bray-Curtis.

Nº de Variables	Correlacion	Selecciones
10	0,954	1;2;7;10;11;17;18;23;29;31
12	0,953	1-7;10;17;18;23;29
11	0,952	1-3;5;7;10;11;17;18;23;29
12	0,95	1;2;4;5;7;9;10;17;18;23;28;29
11	0,952	1-3;5;7;10;11;17;18;23;29

* Los géneros dominantes se presentan resaltados (1=*Podonomus*; 2=*Podonomopsis*; 3= *Parochlus*; 4=*Paraheptagya*; 5=*DiamesinaeA*; 6=*Apsectrotanypus*; 7=*Pentaneura*; 8=*Larsia*; 9=*Hudsonimyia*; 10=*Corynoneura*; 11=*Thienemanniella*; 12=*Lopescladius*; 13=*Eukiefferiella*; 14=*Cardiocladius*; 15=*Rhecricotopus*; 16= nr *Chaetocladius*; 17=*Parametriocnemus*; 18=*Limnophyes*; 19=*Nanocladius*; 20=*Paraphenoccladius*; 21=*Parakiefferiella*; 22=*Paracladius*; 23=*Cricotopus*; 24=*Metriocnemus*; 25; MorfoespecieX7; 26=*OrthoclaadiinaeA*; 27= *OrthoclaadiinaeB*; 28=*Tanytarsus*; 29=*Rheotanytarsus*; 30=*Polypedilum*; 31=*Pseudochironomus*; 32=*Stenochironomus*; 33=*Harnischia*).

Durante la época lluviosa, según el análisis SIMPER cinco fueron los géneros que contribuyeron en su conjunto en más del 75% a la composición de la comunidad, los cuales fueron también relevantes en los análisis generales de toda la cuenca según el BVSTEP (*Cricotopus*, *Podonomus*, *Corynoneura*, *Pentaneura* y *Limnophyes*) (Tabla 4). Adicionalmente, durante esta época del año, *Corynoneura* obtuvo una importancia relativa (7,54%), que no fue detectada en la época seca; durante la cual los mismos géneros antes mencionados junto con *Parametriocnemus* y *Podonomopsis* contribuyeron en conjunto en más del 90% de la composición de la comunidad.

En cuanto a la contribución por estratos altitudinales, los géneros seleccionados por el BVSTEP lo fueron también por el análisis SIMPER. El complejo *Cricotopus* fue el

que mas contribuyó en la abundancia de Chironomidae en todos los estratos altitudinales y también se observaron algunas tendencias en la contribución de los otros géneros en el gradiente altitudinal. Así por ejemplo, la contribución de *Pentaneura* fue mas relevante en el estrato altitudinal 1 (2500 a 3000 m s.n.m.) (18,92%); *Limnophyes* y *Podonomopsis* fueron mas relevantes en el estrato 4 (4000-4500 m s.n.m.) (15,71 y 8,44% respectivamente) y *Podonomus* contribuyó apreciablemente (18,8%) en el estrato 3 (3500-4000 m s.n.m.).

Tabla 4. Análisis SIMPER de la comunidad de Chironomidae, según época de muestreo, rango altitudinal y orden de río.

		Géneros	Similitud prom.	Contrib.%	Acum.%
Epoca de muestreo					
Epoca lluviosa 50,97	<i>Cricotopus</i>	23,58	46,26	46,26	
	<i>Podonomus</i>	4,74	9,29	55,55	
	<i>Corynoneura</i>	3,85	7,54	63,1	
	<i>Pentaneura</i>	3,42	6,72	69,81	
	<i>Limnophyes</i>	3,09	6,06	75,87	
	<i>Thienemanniella</i>	2,53	4,97	80,84	
	<i>Parametrioctenus</i>	2,48	4,86	85,7	
	<i>Rheotanytarsus</i>	1,64	3,21	88,91	
	<i>Parochlus</i>	0,85	1,66	90,57	
Epoca seca 46,15	<i>Cricotopus</i>	20,35	44,1	44,1	
	<i>Podonomus</i>	6,2	13,43	57,52	
	<i>Limnophyes</i>	6,01	13,01	70,54	
	<i>Pentaneura</i>	5,5	11,91	82,45	
	<i>Parametrioctenus</i>	2,59	5,61	88,06	
	<i>Podonomopsis</i>	1,33	2,88	90,94	
Rango altitudinal					
4 (4000-4500msnm) 53,32	<i>Cricotopus</i>	22,51	43,02	43,02	
	<i>Limnophyes</i>	8,22	15,71	58,73	
	<i>Pentaneura</i>	4,85	9,26	68	
	<i>Podonomopsis</i>	4,42	8,44	76,44	
	<i>Podonomus</i>	4,33	8,28	84,72	
	<i>Corynoneura</i>	2,24	4,28	89	
	<i>Parametrioctenus</i>	1,86	3,55	92,55	
	<i>Podonomus</i>	1,86	3,55	92,55	
3 (3500-4000msnm) 51,59	<i>Cricotopus</i>	24,28	47,07	47,07	
	<i>Podonomus</i>	9,7	18,8	65,86	
	<i>Limnophyes</i>	2,97	5,76	71,63	
	<i>Thienemanniella</i>	2,25	4,36	75,99	
	<i>Pentaneura</i>	2,23	4,32	80,31	
	<i>Parametrioctenus</i>	2,09	4,05	84,36	
	<i>Podonomopsis</i>	1,69	3,27	87,63	
	<i>Paraheptagyia</i>	1,54	2,98	90,62	
2 (3000-3500msnm) 44,79	<i>Cricotopus</i>	17,15	38,28	38,28	
	<i>Limnophyes</i>	4,24	9,46	47,74	
	<i>Pentaneura</i>	4,14	9,24	56,97	
	<i>Podonomus</i>	4,01	8,94	65,92	
	<i>Rheotanytarsus</i>	3,71	8,29	74,2	
	<i>Parametrioctenus</i>	3,48	7,77	81,98	
	<i>Thienemanniella</i>	2,07	4,63	86,61	
	<i>Corynoneura</i>	1,82	4,07	90,68	
	<i>Podonomus</i>	1,82	4,07	90,68	
1 (2500-3000msnm) 52,09	<i>Cricotopus</i>	23,95	45,98	45,98	
	<i>Pentaneura</i>	9,85	18,92	64,89	
	<i>Limnophyes</i>	3,43	6,59	71,48	
	<i>Parametrioctenus</i>	3,41	6,54	78,02	
	<i>Corynoneura</i>	3,35	6,43	84,45	
	<i>Rheotanytarsus</i>	2,88	5,54	89,99	
	<i>Podonomus</i>	2,31	4,44	94,43	

Por otro lado, la riqueza de géneros de Chironomidae fue significativamente mayor (H-KW= 35,28; $p < 0,001$ en la época lluviosa con respecto a la seca (Fig.2a); aunque esta diferencia se hizo menos evidente con la rarefacción (Fig. 2b) (H-KW =10,73; $p = 0,24$). En relación a la riqueza de géneros con respecto a los rangos altitudinales, no

se presentaron diferencias significativas ni en la riqueza total (H-KW=0,35; $p = 0,95$) ni en la rarefactada (H-KW =1,29; $p = 0,73$) (Fig. 3a y 3b).

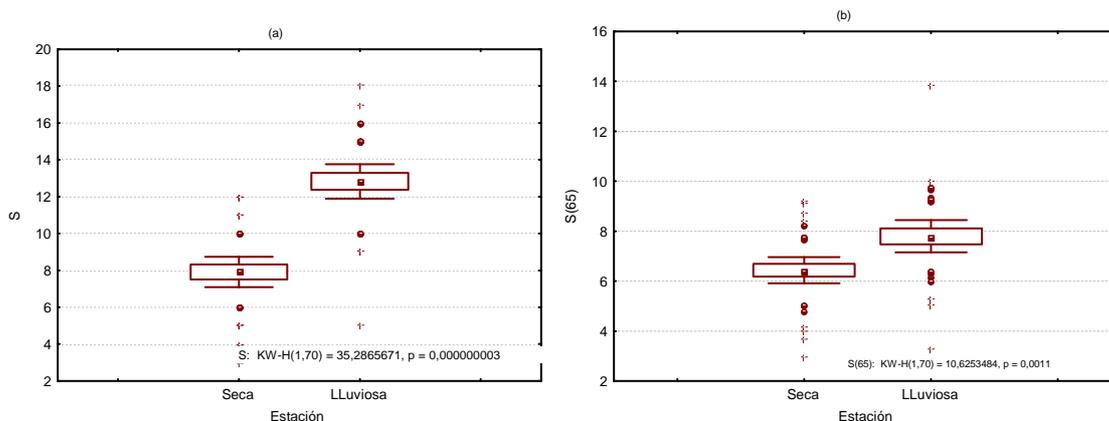


Figura 2. Diagramas de cajas de la riqueza de taxa total (a) y rarefactada (b) de Chironomidae en las épocas de muestreo seca y lluviosa. Mean \pm SE \pm 0,95 Conf. Interval. Outliers Extremes.

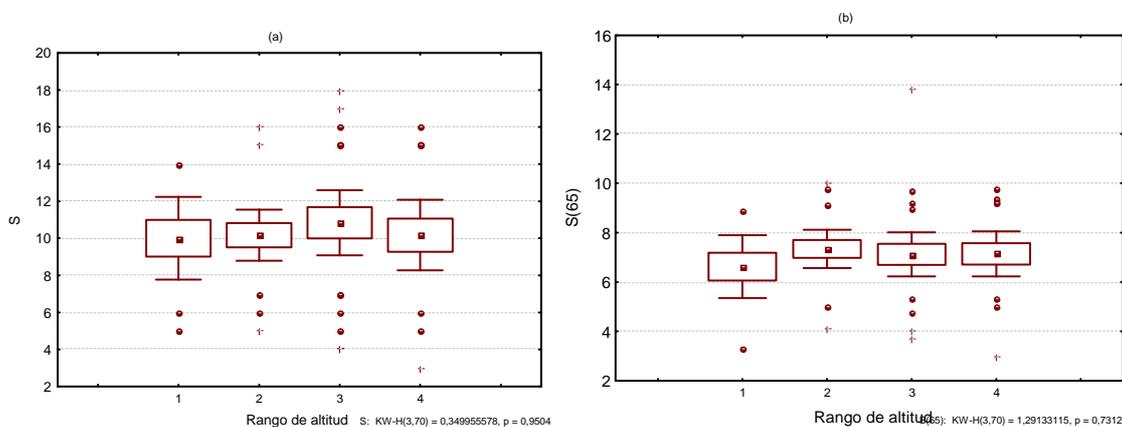


Figura 3. Diagramas de cajas de la riqueza de taxa total (a) y rarefactada (b) de Chironomidae en los cuatro estratos altitudinales. Mean \pm SE \pm 0,95 Conf. Interval. Outliers Extremes.

Las riquezas de géneros estimadas mediante las curvas de rarefacción muestran que para los tres estratos altitudinales más bajos, un mínimo de 500 individuos aproximadamente es necesario para obtener una riqueza de taxa representativa del gradiente (Fig. 4a). A partir de esta cantidad el incremento de nuevos taxa disminuye aunque no llega a estabilizarse del todo en el máximo número de individuos considerados (3464). Por su parte el estrato altitudinal 4 (4000-4500 m s.n.m.) es el que presenta el incremento mas rápido de taxa entre los 100 y los 500 individuos, aunque la estabilidad de la curva tampoco llega a alcanzarse en los 500 individuos como en los casos anteriores. En lo que respecta al orden de los ríos, en ninguno de los cuatro casos considerados se alcanzó una relativa estabilidad de la curva, aunque los tres órdenes de ríos superiores mostraron tendencias muy semejantes, siendo los

ríos de primer orden los que mostraron el incremento más importante de nuevos taxa y una menor tendencia de estabilización de la curva (Fig. 4b.)

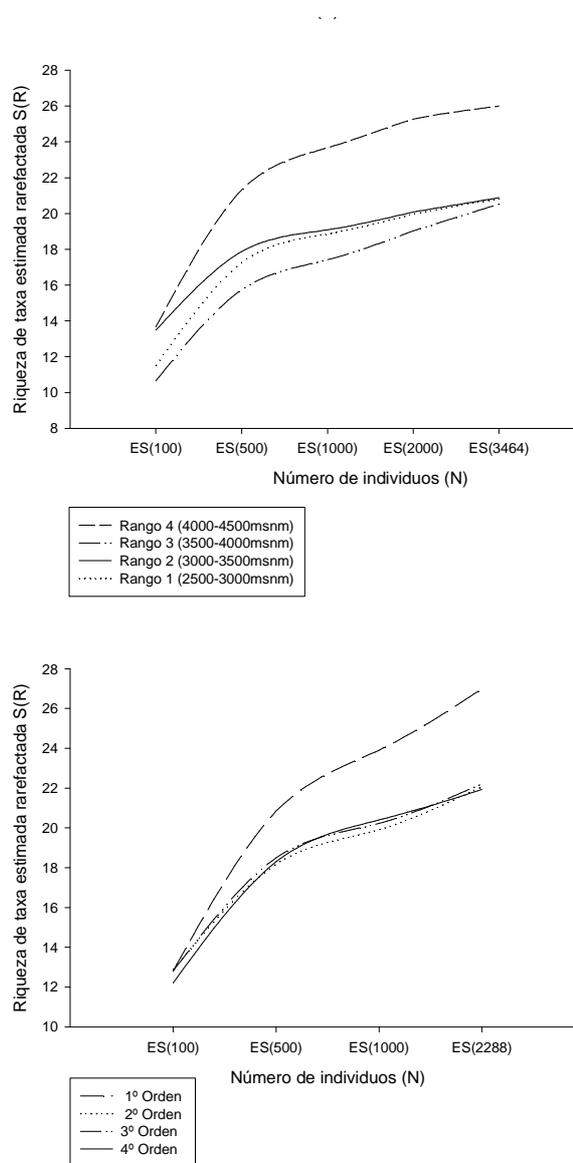


Figura 4. Curvas de rarefacción acumulada de la riqueza de taxa de Chironomidae en los cuatro estratos altitudinales (a) y ordenes de río (b).

Poder discriminante de la comunidad de Chironomidae

La matriz de correlaciones significativas de Spearman (R) entre las abundancias relativas de los géneros de Chironomidae y los gradientes: estacionalidad, altitud y orden de río se presentan en la tabla 5 junto con las probabilidades de significancia ($p < 0,05$). Como se puede observar, aunque varios géneros resultaron significativos estadísticamente, la mayor parte de ellos presentaron valores de R bajos, a excepción de *Podonomopsis* correlacionado positivamente con la altitud ($R=0,61$) y

Corynoneura con la estacionalidad ($R=0,63$), lo cual concuerda con la mayor importancia de este género durante la estación seca reconocida en el análisis SIMPER.

Tabla 5. Matriz de correlaciones de Spearman (R) significativas ($p<0,05$) de las abundancias relativas de los géneros de Chironomidae y los estratos altitudinales, orden de río y época de muestreo.

Altitud	R Spearman	t	p-value
<i>Podonomopsis</i>	0,61	6,18	0,000
<i>Larsia</i>	-0,33	-2,80	0,007
<i>Cardiocladius</i>	-0,38	-3,31	0,002
<i>Rheocricotopus</i>	0,30	2,54	0,013
<i>Limnophyes</i>	0,25	2,06	0,043
<i>Metriocnemus</i>	-0,27	-2,24	0,028
<i>Rheotanytarsus</i>	-0,41	-3,61	0,001
Orden de río			
<i>Podonomopsis</i>	-0,39	-3,42	0,001
<i>Apsectrotanypus</i>	0,25	2,07	0,043
<i>Pentaneura</i>	0,27	2,27	0,027
<i>Cardiocladius</i>	0,30	2,60	0,012
<i>Cricotopus/Paratrichocladius</i>	0,37	3,23	0,002
<i>Tanytarsus</i>	0,44	4,00	0,000
<i>Rheotanytarsus</i>	0,27	2,30	0,025
<i>Pseudochironomus</i>	0,37	3,27	0,002
Epoca			
Diamesinae A	0,43	3,85	0,000
<i>Hudsonimyia</i>	0,36	3,18	0,002
<i>Corynoneura</i>	0,63	6,51	0,000
<i>Thienemanniella</i>	0,39	3,43	0,001
<i>Rheocricotopus</i>	0,25	2,10	0,040
<i>Limnophyes</i>	-0,26	-2,17	0,034
<i>Parakiefferiella</i>	0,39	3,43	0,001
Morfo X7	0,36	3,18	0,002
<i>Rheotanytarsus</i>	0,34	2,91	0,005
<i>Harnischia Complex</i>	0,28	2,38	0,020

El análisis de Función Discriminante, seleccionó significativamente 19 de los 33 géneros de Chironomidae para formar el respectivo modelo discriminante, que se pudo construir para los rangos de altitud establecidos (Tabla 6); de ellos los géneros con valores más bajos de Lambda parcial de Wilks, son los que presentaron un mayor poder discriminante (*Podonomopsis*, *Podonomus*, *Thienemanniella* y *Limnophyes*). Un 88,5% de las muestras fueron clasificadas correctamente mediante el modelo calculado (Tabla 7), especialmente las correspondientes a los estratos 1 (2500-3000 m s.n.m.) con 90% y 3 (3500-4000 m s.n.m.) con 100%. Las tablas 8 y 9 presentan el aporte de cada estrato altitudinal y los coeficientes de correlación de cada género a las funciones discriminantes respectivas.

Tabla 6. Géneros de Chironomidae que discriminan significativamente entre los rangos altitudinales. Lambda de Wilks 0,05408. F (57,143)=4,1926. p<0,001

	Lambda de Wilks			
	parcial	F	p-level	Tolerancia
<i>Podonomopsis</i>	0,56	12,78	0,000003	0,37
<i>Podonomus</i>	0,71	6,61	0,000788	0,13
<i>Thienemanniella</i>	0,72	6,07	0,001372	0,42
<i>Limnophyes</i>	0,75	5,30	0,003091	0,26
<i>Cricotopus</i>	0,79	4,30	0,009109	0,07
<i>Polypedilum</i>	0,79	4,13	0,011066	0,63
<i>Parochlus</i>	0,81	3,79	0,016117	0,56
<i>Pseudochironomus</i>	0,82	3,61	0,019711	0,29
<i>Pentaneura</i>	0,82	3,43	0,024327	0,24
<i>Diamesinae A</i>	0,83	3,32	0,027539	0,65
<i>Corynoneura</i>	0,85	2,86	0,046314	0,55
<i>Tanytarsus</i>	0,90	1,72	0,176302	0,51
<i>Eukieferiella</i>	0,91	1,65	0,190326	0,44
<i>Parametricnemus</i>	0,94	1,08	0,367173	0,50
<i>Rheotanytarsus</i>	0,94	1,07	0,369023	0,43
<i>Cardiocladius</i>	0,94	0,93	0,431635	0,62
<i>Paraheptagya</i>	0,95	0,90	0,447372	0,60
<i>Apsectrotanypus</i>	0,96	0,67	0,576763	0,66
<i>Lopescladius</i>	0,99	0,14	0,937343	0,64

Tabla 7. Resumen de la clasificación de las estaciones de muestreo a partir del Análisis de Función discriminante en los cuatro estratos altitudinales.

Rango altitudinal	Número de casos	% de casos clasificados correctos	Resultado de la clasificación de las estaciones por el análisis de función discriminante			
			1	2	3	4
1	10	90,00	9	0	1	0
2	18	77,78	1	14	2	1
3	24	100,00	0	0	24	0
4	18	83,33	1	0	2	15
Total	70	88,57	11	14	29	16

Tabla 8. Aporte de cada rango altitudinal a las funciones discriminantes a partir de la clasificación por géneros de Chironomidae

Rango alitud.	1º F.D	2º F.D	3º F.D
1	2,43	-0,68	1,50
2	1,50	0,07	-1,16
3	-0,97	1,65	0,27
4	-1,6	-1,89	-0,03

Tabla 9. Correlaciones entre las variables (géneros) y las funciones discriminantes.

	1º F.D	2º F.D	3º F.D
<i>Podonomus</i>	-0,16	0,25	-0,01
<i>Podonomopsis</i>	-0,38	-0,21	0,05
<i>Parochlus</i>	-0,11	-0,10	-0,18
<i>Paraheptagya</i>	-0,03	0,23	-0,01
Diamesinae A	-0,22	0,14	0,12
<i>Apsectrotanypus</i>	0,08	-0,02	-0,22
<i>Pentaneura</i>	0,20	-0,15	0,20
<i>Corynoneura</i>	0,12	-0,16	0,11
<i>Thienemanniella</i>	0,03	0,20	-0,20
<i>Lopescladius</i> *	-0,10	0,09	0,01
<i>Eukieferiella</i>	-0,05	0,21	-0,06
<i>Cardiocladius</i>	0,21	0,03	0,24
<i>Parametriocnemus</i> *	0,17	-0,05	-0,02
<i>Limnophyes</i>	-0,17	-0,33	-0,10
<i>Cricotopus</i> *	-0,07	0,06	0,20
<i>Tanytarsus</i> *	0,09	0,00	-0,16
<i>Rheotanytarsus</i>	0,33	-0,03	-0,28
<i>Polypedilum</i>	0,09	-0,13	0,19
<i>Pseudochironomus</i>	0,16	0,05	-0,19

Las correlaciones mas altas se muestran resaltadas.

*= Géneros con correlaciones muy bajas con las tres funciones discriminantes

Como podemos observar, la primera función discriminante esta relacionada con el estrato altitudinal 1 (2500-3000 m s.n.m.) y correlacionada positivamente con *Rheotanytarsus* y negativamente con *Podonomopsis*. Por otro lado, la segunda función discriminante esta relacionada positivamente con el estrato 3 (3500-4000 m s.n.m.) y negativamente con el 4 (4000-45000 m s.n.m.) (Tabla 8). Así mismo, esta correlacionada positivamente con *Podonomus* y negativamente con *Limnophyes* (Tabla 9 y Fig. 5). No existió una correspondencia total entre las funciones discriminantes y los rangos altitudinales, lo cual indica que la mayoría de géneros de Chironomidae se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente estudiado. Algunos géneros, como el complejo *Cricotopus*, *Parametriocnemus*, *Lopescladius* y *Tanytarsus* presentaron escaso poder discriminante, con coeficientes de correlación muy bajos con cualquiera de las tres funciones discriminantes. Sin embargo, la preferencia de los géneros inicialmente mencionados por determinados rangos altitudinales resultó en una clasificación parcialmente correcta de las muestras. Es relevante observar como los resultados del análisis de función discriminante respaldan los del análisis SIMPER. Así por ejemplo, *Limnophyes* presenta una correlación alta con el sector negativo de la segunda función discriminante, la cual esta correlacionada con el estrato altitudinal 4, que es donde este género aportó mas a la composición de especies según el SIMPER (Tabla 4). Del mismo modo puede analizarse las tendencias de *Podonomus*, *Podonomopsis* y *Rheotanytarsus*. La ordenación de las estaciones en el espacio canónico de las funciones discriminantes 1 y 2 se presenta en la figura 5

donde se ve claramente la ordenación de estaciones por estratos y los taxos que lo caracterizan.

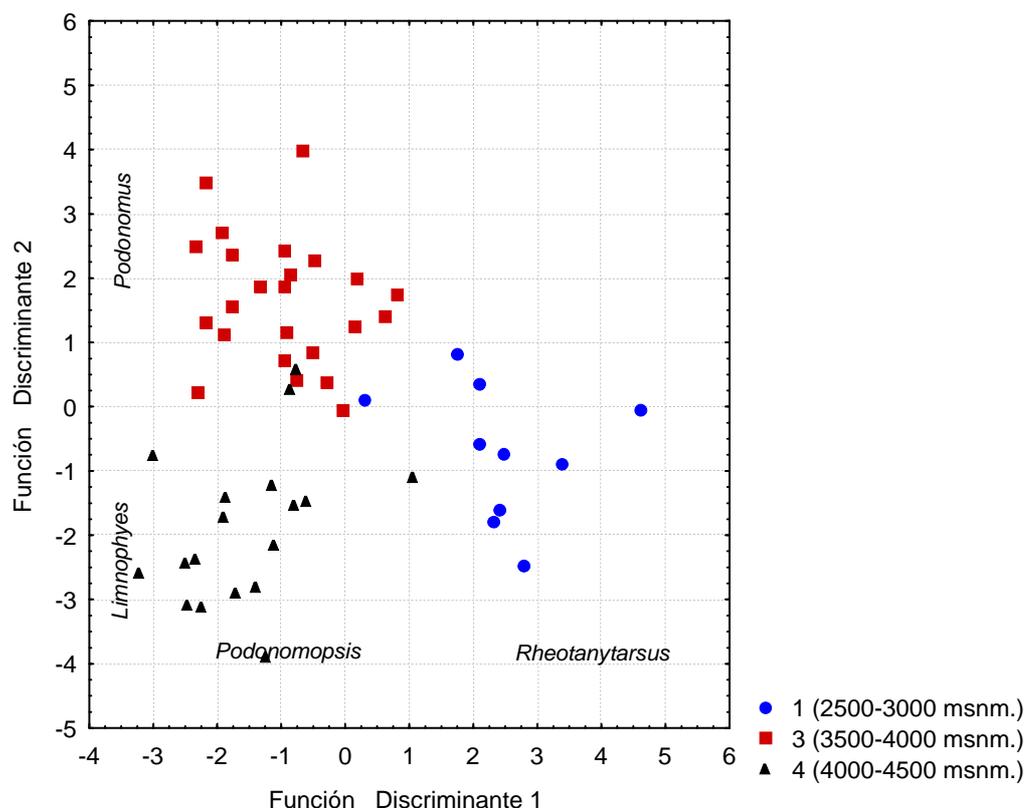


Figura 5. Análisis Canónico de las funciones discriminantes 1 y 2.

Finalmente, el análisis NMDS a partir de la matriz de abundancias relativas transformadas de Chironomidae no fue efectivo en detectar agrupaciones coherentes de las estaciones de muestreo, ni por las épocas de muestreo, ni por los rangos de altitud; en todos los casos las estaciones se dispusieron mezcladas en el espacio multidimensional (Fig. 6) confirmando la amplia distribución de la mayoría de géneros de Chironomidae en el gradiente longitudinal estudiado del río Cañete y especialmente la importancia de los géneros dominantes como *Cricotopus* que no dejan reconocer las diferencias de abundancias relativas de otros géneros que si tienen una clara preferencia altitudinal como *Podonomopsis*, *Limnophyes*, *Podonomus* y *Rheotanytarsus*.

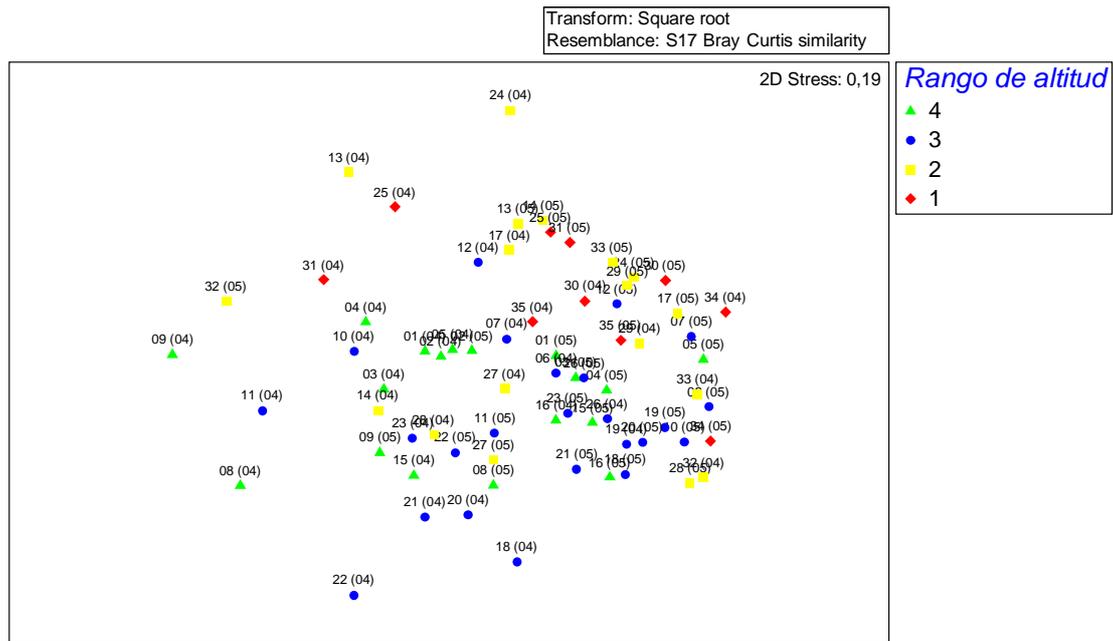


Figura 6. Análisis multidimensional (MDS) de las estaciones de muestreo agrupadas según los rangos de altitud establecidos.

Discusión

La composición de la comunidad de Chironomidae encontrada en el gradiente altitudinal estudiado del río Cañete, concuerda con los escasos estudios realizados para la región (Brundin, 1966; Turcotte & Harper, 1982; Roback & Coffman, 1983; Tejerina & Molineri, 2007; Puntí, 2007; Medina *et al.*, 2008). Todos estos trabajos presentan un gradiente altitudinal comparable al analizado en nuestra investigación, a excepción de Puntí (2007) y parcialmente en Medina *et al.* (2008). Al respecto, es importante aclarar que aunque el gradiente altitudinal considerado en Chile (74-1084 m s.n.m.) y en Argentina (605-2851 m s.n.m.) fue menor al de las otras regiones andinas mencionadas, al encontrarse en latitudes más altas, la comunidad de Chironomidae, característica de aguas frías y de alta montaña, se localiza a menores altitudes que en las zonas cercanas al ecuador, como lo señaló Illies (1969).

Las curvas estimadas de acumulación de taxa obtenidos en nuestra investigación sugieren que la riqueza de Chironomidae en la región andina este aún lejos de ser conocida, tal como también se menciona en los trabajos previos. Recientemente, Ferrington (2008) señaló a las regiones altoandinas andinas como uno de los “hot spot” de diversidad de Chironomidae a nivel mundial, donde hace falta mucha mayor investigación. La aparente continuidad longitudinal de la cordillera de los Andes en realidad encubre una serie de eventos históricos de vicariancia (Roback & Coffman,

1983; Jacobsen *et al.*, 1997) que han originado el aislamiento de varios sectores, cada uno de los cuales continuó con su respectivo proceso de especiación. Previamente, Brundin (1966) señaló que la región de los Andes del Sur (Patagonia de Chile y Argentina) presenta una considerable mayor riqueza de especies de Podonominae y Diamesinae que los Andes del Centro. Por su parte, Roback & Coffman (1983) encontraron muy pocas especies comunes de Chironomidae dentro de los mismos géneros, entre los ríos de los páramos de Venezuela y del altiplano de Perú y Bolivia, aun mostrando éstos pocas diferencias estructurales y de calidad del hábitat.

Al igual que en estos trabajos, en la cuenca del río Cañete se presenta una clara dominancia de la subfamilia Orthocladiinae, alcanzando un 76% en la época lluviosa y un 71% en la seca. Esta dominancia fue similar al 80% reportado en las cabeceras del río Mendoza en la vertiente occidental de los Andes de Argentina (Medina *et al.*, 2008), la cual fue considerada por los autores por presentar una mayor influencia andina-patagónica en comparación a la del río San Luis en las sierras Pampásicas (vertiente oriental), que aunque situada a una latitud similar al río Mendoza, presentó una comunidad muy diferente, mas influenciada por la fauna amazónica-brasileña y dominada por Chironominae. Tanto el río Cañete como el Mendoza, ambos de la vertiente occidental de los Andes, presentaron una clara dominancia en la abundancia relativa de Orthocladiinae y Podonominae en los sectores más elevados de las cuencas, que luego para el caso del río Mendoza fue reemplazada gradualmente por Chironominae en los sectores mas bajos de la cuenca, hasta dominar completamente en la desembocadura (605 m s.n.m.); dichos resultados no pudieron ser contrastados con el río Cañete pues el límite inferior del gradiente fue de 2500 m s.n.m. Así mismo, la abundancia relativa de Podonominae en la época seca (11%) es muy semejante a la citada por Puntí (2007) para Chile (10%). Una mayor importancia de esta subfamilia en la composición de la comunidad de Chironomidae se presenta a mayores latitudes (Andes del Sur) (Brundin, 1966; Ashe *et al.*, 1987); aunque Tejerina & Molineri (2007) sólo la reportan con un 1,12%. También es importante mencionar, la mayor importancia de la subfamilia Chironominae (7.3-9%) y menor de Diamesinae (3%); en relación a lo mencionado por Puntí (2007) en Chile (3.3 y 16% respectivamente). Finalmente, la subfamilia Tanypodinae presentó una abundancia relativa similar a la encontrada en Chile y Argentina, especialmente en la época lluviosa (4%).

Las diferencias entre los ríos andinos y los ríos de alta montaña de climas templados son importantes a la espera de una mayor cantidad de estudios realizados en la región andina. Así, en las zonas templadas, las comunidades bentónicas de las cabeceras glaciares (comunidad Kryal), están representadas solamente por la subfamilia Diamesinae, especialmente, *Diamesa* (Milner & Petts, 1994; Brittain *et al.*, 2001). Posteriormente, al incrementarse la temperatura del agua y la estabilidad del canal fluvial, se incorporan también otros grupos como Orthoclaadiinae, Simuliidae, Baetidae, y algunos Plecoptera y Trichoptera (Brittain *et al.*, 2001; Lods-Crozet *et al.*, 2001; Milner *et al.*, 2001a; Rossaro *et al.*, 2006). Sin embargo, este patrón ha sido poco estudiado en regiones tropicales. En un caso, Milner *et al.* (2001b) encontraron que las comunidades de ríos glaciares de Nueva Zelanda estaban dominadas por un Orthoclaadiinae (*Eukiefferiella*) y posteriormente se agregaban Podonominae, Diamesinae y Leptophlebiidae. En los Andes tropicales, a pesar de presentar una extensa zona glaciar, es muy poco lo que se sabe de su fauna. Jacobsen (2008) presentó información cualitativa de algunos ríos glaciares de Ecuador y reportó la dominancia de Podonominae hasta 1km río abajo de la zona glaciar, luego del cual la riqueza se incrementó con otros grupos (Orthoclaadiinae, Elmidae, Baetidae y Simuliidae entre otros) a partir 5km aguas abajo, cuando la temperatura del agua alcanzó los 16°C.

En nuestro caso, las estaciones de muestreo: CA-01, CA-02, CA-03, situadas en las cabeceras del río Cañete (4352 a 4425 m s.n.m.), drenan directamente del deshielo de la extensa zona glaciar de las Cordilleras Ticlla y Pichcahuajra. Estas estaciones (situadas a una altura superior a la reportada por Jacobsen (2008) para la zona Krial en Ecuador), fueron muestreadas 10 km río abajo del macizo glaciar y por lo tanto no se pudo confirmar la dominancia de Podonominae inmediatamente después del deshielo, como reportaron Brundin (1966) y Jacobsen (2008). Sin embargo, es relevante mencionar que dichas estaciones presentaron una temperatura de 2,0 y 7°C, al final de la época lluviosa y 7, 4 y 8°C en la estación seca, respectivamente. En cualquiera caso, a estas temperaturas, la comunidad alcanzó una riqueza de familias de macroinvertebrados similar a la reportada a mayores temperaturas (15-16°C) según el modelo de Milner & Petts (1994) para regiones templadas y a lo encontrado también por Jacobsen (2008) en Ecuador. Además, los géneros dominantes de Chironomidae pertenecieron principalmente a los Orthoclaadiinae (*Cricotopus*, *Limnophyes*, *Parametriocnemus*) y no a los Podonominae, lo cual concuerda con lo

encontrado con Jacobsen (2008) para estaciones que no estaban a una distancia corta (1km) de la zona del deshielo.

Mientras en ríos de origen glaciar, la comunidad esta dominada por la influencia de la temperatura y la inestabilidad del sustrato (Milner & Petos; 1994; Brittain *et al.*, 2001; Lods-Crozet *et al.*, 2001; Rossaro *et al.*, 2006); en ríos de cabecera no glaciares, la heterogeneidad del hábitat, la vegetación de ribera y la entrada de material alóctono son claves para la estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados (Rossaro *et al.*, 2006). Aunque la mayoría de especies de Chironomidae son capaces de usar una amplia variedad de sustratos (Pinder, 1986), algunas pueden presentar cierta preferencia por ciertos tipos de ellos (Sanseverino & Neissmian, 1998). Tal es el caso de las larvas de *Stenochironomus*, cuyos hábitos alimenticios (minador de CPOM) y sus adaptaciones morfológicas lo han restringido a hábitats con estas características. En nuestro caso, a este género, solo se le encontró en la estación de muestreo CA-24, con una ribera vegetal muy conservada y cuya hojarasca al incorporarse al río fue rápidamente utilizada como hábitat y como sustrato alimenticio, lo que concuerda con la información bibliográfica de este género (Trivinho-Strixino & Strixino, 1995).

Probablemente, uno de los puntos más relevantes de esta investigación, es que a la luz de nuestros análisis estadísticos, la distribución de la mayoría de géneros de Chironomidae encontrados no presentaron ninguna preferencia importante con los tres principales gradientes ambientales estudiados: estacionalidad, altitud y orden de río. Las excepciones fueron *Corynoneura*, que fue más abundante durante la época lluviosa, *Rheotanytarsus* en el estrato más bajo (2500-3000 m s.n.m.) y *Podonomopsis* y *Limnophyes* en el estrato más alto (4000-4500 m s.n.m.).

Los pocos estudios existentes apoyan nuestros resultados; Tejerina & Molineri (2007) encontraron en ríos de los Andes subtropicales de Tucumán (Argentina), que importantes poblaciones de *Cricotopus*, ocurrieron en todo el gradiente estudiado (850-3190 m s.n.m.). Así mismo, tal como encontramos en el río Cañete, *Tanytarsus*, *Rheotanytarsus* y *Pseudochironomus* mostraron una relativa preferencia por las partes bajas de la cuenca (850-2200 m s.n.m.) y Podonominae, *Pentaneura* y *Parametriocnemus* por las más altas (2250-3190 m s.n.m.). Sin embargo, los autores también mencionaron a *Lopescladius* como el único género restringido a zonas bajas (< 2200 m s.n.m.); mientras en el río Cañete fue encontrado hasta más de 4000 m

s.n.m. Así mismo, *Pseudochironomus*, ha sido citado previamente en ríos de corriente lenta con acumulación de sedimentos fino (Pinder & Reiss, 1983); mientras en nuestro estudio fue encontrado preferentemente en ríos de cuarto (CA-12, CA-13, CA-14) y quinto orden (CA-25) con altas velocidades de corriente. Estos resultados contradictorios, nos dan una idea de lo relativo que pueden ser las asociaciones de Chironomidae con respecto a los gradientes ambientales en los Andes, con el conocimiento actual que tenemos de su fauna.

Una posible interpretación de nuestros resultados puede estar relacionada con el nivel de determinación taxonómica. Wymer & Cook (2003) sostuvieron que cuando los taxa son agregados en niveles de resolución taxonómica superiores (orden, familia) la información ecológica perdida debe ser proporcional a la riqueza de especies del grupo taxonómico involucrado. La riqueza real de géneros muy diversos y de amplia distribución como *Cricotopus*, *Podonomus*, *Parochlus*, *Tanytarsus* y *Pentaneura*, todos ellos presentes en la cuenca del río Cañete, no es actualmente conocida ni estimada; pero de los estudios taxonómicos realizados (Roback & Coffman, 1983; Spies & Reiss, 1996) se sugiere una elevada riqueza de especies en algunos de ellos, que podría estar ocultando preferencias por determinados gradientes ambientales. Algunos trabajos sostienen que las identificaciones de Chironomidae a nivel de especie son necesarias para detectar cambios sutiles en los gradientes ambientales o de impacto. Tal como lo demostraron Cranston et al. (1997), al estudiar el efecto de la contaminación por el drenaje ácido de minas en Australia sobre el género *Tanytarsus*, cuyas especies presentaron diferentes niveles de sensibilidad. Así mismo, Rossaro et al. (2006) realizaron un extenso estudio de la fauna de Chironomidae de los Alpes del Sur y encontraron diferentes respuestas a factores ambientales entre especies pertenecientes al mismo género, por lo que consideran la identificación a nivel de especie necesaria para los trabajos ecológicos. Lo mismo señalaron Puntí et al. (2009) respecto a los Chironomidae de los ríos mediterráneos en España al calcular los óptimos y tolerancias de los diferentes taxa.

Alternativamente, ya que muchos ríos andinos presentan una pendiente pronunciada con elevados caudales, también se puede presentar una homogenización de las comunidades de Chironomidae a lo largo de las altitudes consideradas en este trabajo (2500-4400 m s.n.m.) y por consiguiente una amplia distribución de los taxa y una diversidad menor que en otros ríos de montaña del mundo.

En resumen, la presente investigación desde la región altoandina de los Andes centrales de Perú, confirma ciertos patrones de abundancia relativa a nivel de subfamilia y de dominancia de géneros ampliamente distribuidos reportados para la región. Sin embargo, nuestros resultados evaluados a nivel taxonómico de género y en los tres principales gradientes estudiados: estacional (épocas seca y lluviosa), altitudinal (2500-4400 m s.n.m.) y en cinco ordenes de río; nos muestran que la mayoría de géneros presentan poca relación con los respectivos factores evaluados. Esto puede significar, que las preferencias por determinados sectores de los gradientes ambientales están siendo encubiertas por un nivel taxonómico inapropiado (género), considerando la alta riqueza de especies de la familia. Aunque también, otros factores no estudiados como la disponibilidad de substrato alimenticio o las relaciones inter e intraespecíficas pueden tener un rol importante en la distribución de las especies. De todo ello se deduce que es urgente una revisión taxonómica del grupo en la región altoandina, como base para comprender la estructura y el funcionamiento de estos ríos.

Anexo 1: Géneros de larvas de Chironomidae reportados para los Andes.

	Chile, Bolivia, Perú, Ecuador (Brundin, 1966)	Ecuador (Turcotte & Harper, 1982)	Venezuela (Roback & Coffman, 1983)	Bolivia/Perú	Colombia (Ruiz <i>et al.</i> , 2000 y Ospina <i>et al.</i> , 1999*)	Chile (Punti, 2007)	Chile (Tejerina & Molineri, 2007)	Argentina (Medina <i>et al.</i> , 2008) 1 2	Perú (Acosta, 2009)
Podonominae	6	1		2	2	4 (1)	X	3 0	3
<i>Podonomus</i>	X	X		X	X	X		X	X*
<i>Parochlus</i>	X				X	X		X	X*
<i>Podonomopsis</i>	X			X		X		X	X*
<i>Podochlus</i>	X								
<i>Rheocclus</i>	X								
"Chile"	X								
Podonominae desc.						X			
Diamesinae	5	0	1	1	1	3 (1)	1	1 0	4(1)
<i>Diamesa</i>									X**
<i>Paraheptagya</i>	X		X	X	X	X	X	X	X*
<i>Heptagya</i>	X								
<i>Reiissia</i> (<i>Araucania</i>)	X								
<i>Limaya</i>	X					X			X**
<i>Mapucheheptagya</i>	X								
Gen A									X
Heptagyni desc.						X			
Tanypodinae		2		3(1)	10	3	2(1)	1 8	4
<i>Ablabesmyia</i>					X				X
nr <i>Apsectrotanypus</i>				X	X				X
<i>Djalmabatista</i>					X	X			X
<i>Labrundinia</i>					X				X
<i>Larsia</i>					X	X			X
<i>Hudsonimyia</i>									X
<i>Monopelopia</i>					X				
<i>Krenopelopia</i>					X				
<i>Paramerina</i>								X	
<i>Pentaneura</i>				X	X	X	X	X	X*
<i>Psectrotanypus</i>		X							
<i>Rheopelopia</i>					X				
<i>Zavrelimyia</i>		X			X				
Macropelopini				X					
Tanypodinae 1							X		
<i>Thienemannimyia</i>								X	
Orthocladinae		19 (8)	18(9)	20 (8)	16 (1)	21 (9)	7(1)	5 5	21 (4)
<i>Botryocladius</i>						X			
<i>Brilia</i>		X				X			
<i>Camptocladius</i>					X				
<i>Cardiocladius</i>			X		X				X
<i>Corynoneura</i>		X	X	X	X	X	X	X	X*
<i>Cricotopus</i>		X	X	X	X	X	X	X	X*
<i>Eukiefferiella</i>		X							X*
<i>Georthocladius?</i>					X*	X			X**
<i>Gymnometricnemus?</i>						X			
<i>Heleniella</i>									X**
<i>Heterotrissocladius</i>		X							
<i>Krenosmittia</i>		X	X	X					
<i>Limnophyes</i>		X	X	X	X			X	X*
<i>Lopescladius</i>			X		X				X
nr. <i>Lopescladius</i>				X				X	
<i>Metriocnemus</i>				X	X	X			X
<i>Nanocladius</i>					X				
<i>Onconeura</i>							X	X	
<i>Orthocladius</i>					X				

Anexo 1: Géneros de larvas de Chironomidae reportados para los Andes (Continuación.)

	Chile, Bolivia, Perú, Ecuador (Brundin, 1966)	Ecuador (Turcotte & Harper, 1982)	Venezuela (Roback & Coffman, 1983)	Bolivia/Perú	Colombia (Ruiz <i>et al.</i> , 2000 y Ospina <i>et al.</i> , 1999*)	Chile (Punti, 2007)	(Tejerina & Molineri, 2007)	Argentina (Medina <i>et al.</i> , 2008)		Perú (Acosta, 2009)
								1	2	
<i>Paracladius</i>				X						X
<i>Parakiefferiella</i>			X	X	X	X				X
<i>Paralimnophyes?</i>				X	X*	X				
<i>Parametricnemus</i>			X	X	X		X	X	X	X*
nr <i>Parametricnemus</i>				X						
<i>Paraphaenocladus</i>				X						X
<i>Paratrachocladus</i>					X	X				
<i>Psectrocladius</i>		X								
<i>Pseudosmittia</i>		X	X	X	X					
<i>Rheocricotopus</i>				X	X					X
<i>Smittia</i>		X	X	X	X*					
<i>Stictocladus</i>										X**
<i>Thinemanniella</i>		X	X		X	X	X		X	X*
Genus 1			X	X						X**
Genus 2				X						
Genus 3				X						
Genus 4				X						
Genus 5			X							
Genus 6			X							
Genus 7			X							
Genus 8 (near <i>Chaetocladus</i>)			X							X
Genus 9				X				X		
Genus 10				X						
Genus 11				X						
Corynoneurini genus 1			X	X						
Corynoneurini genus 2			X							
Corynoneurini genus 3			X							
Corynoneurini genus 4			X							
Género A					X					
Orthoclaadiinae A										X
Orthoclaadiinae B										X
Orthoclaadiinae 1							X			
Morfo X†										X
Chironominae		8		5	10	15 (6)	4	2	11	7
<i>Cladotanytarsus</i>									X	
<i>Cryptochironomus</i>		X							X	
<i>Chironomus</i>				X	X	X		X	X	
<i>Dicrotendipes</i>					X	X			X	
<i>Endochironomus</i>		X								
<i>Endotribelos</i>					X					
<i>Goeltzichironomus</i>									X	
<i>Harnischia</i>		X								X
<i>Micropsectra</i>		X								X**
<i>Microtendipes</i>						X				
<i>Parachironomus</i>					X				X	
<i>Paracladopelma</i>					X					
<i>Paralauterborniella</i>		X								
<i>Paratanytarsus</i>				X	X				X	
<i>Phaenopspectra</i>						X				
<i>Polypedilum</i>		X		X	X	X	X	X	X	X
<i>Pseudochironomus</i>		X			X				X	X
<i>Rheotanytarsus</i>		X		X		X	X		X	X*
<i>Stenochironomus</i>										X
<i>Tanytarsus</i>				X	X	X	X		X	X
<i>Tribelos</i>						X				
<i>Xestochironomus</i>					X					
Género A										
Chironomini 1						X				
Chironomini 2						X				
Chironomini 3						X				
Chironomini 4						X				
Tanytarsini 1						X				
Tanytarsini 2						X				
Total	11	30	19	31	39	46	14	12	24	39

* Registros provenientes de larvas y pupas

** Registros provenientes sólo de la determinación de pupas, no incluidas en los análisis de datos del capítulo (datos no publicados)

Punti: Region subtropical Mediterránea

1: Vertiente occidental de los Andes centrales de Argentina (Mendoza)

2: Vertiente oriental (Sierras Pampásicas, San Luis)

CAPITULO III

Caracterización hidroquímica de los depósitos cársticos de la cuenca alta del río Cañete, Perú.

Introducción

Los travertinos o tufas son depósitos sedimentarios presentes en sistemas fluviales caracterizados por una alta concentración de CO_2 y CaCO_3 . Aunque ambos términos muchas veces se usan indistintamente en la literatura, Ford & Pedley (1996) señalaron que las tufas son el producto de la precipitación de carbonato de calcio bajo condiciones de bajas temperaturas y típicamente contienen restos de bacterias, invertebrados, micro y macrófitas. Por el contrario, los travertinos son de origen hidrotérmico, asociados a procesos de vulcanismo y generalmente no contienen restos de invertebrados y macrofitas. El proceso de deposición se inicia cuando una masa de agua con altas concentraciones de CO_2 y que previamente ha seguido un flujo subterráneo, se pone en contacto con la atmósfera (Pentecost, 2005). En ese momento, la mayor presión parcial del CO_2 del agua con respecto al CO_2 atmosférico genera una liberación del mismo hacia la atmósfera para restaurar el equilibrio con el aire. Luego, al sobrepasar ciertos umbrales cinéticos y con un consiguiente incremento del pH, el agua al encontrarse sobresaturada de iones de carbonato y bicarbonato precipita calcita, formando típicas formaciones cársticas que pueden ser locales o extenderse formando grandes áreas con terrazas, cascadas, lagunas y barreras o diques de travertino (Ford & Pedley, 1996; Drysdale *et al.*, 2002; Pentecost, 2005; Liu *et al.*, 2006a). La reacción química que define este proceso es la siguiente:



Sin embargo, este modelo teórico del proceso de precipitación de la calcita muchas veces está modificado por una serie de factores, cuya importancia ha tratado de ser reconocida en diversos estudios. Desde la importancia de las variaciones térmicas de la temperatura ambiental y del agua (Pedley *et al.*, 1996; Drysdale *et al.*, 2003a) hasta el efecto de la geomorfología de la cuenca, el gradiente y la descarga (Lu *et al.*, 2000; Drysdale *et al.*, 2002), pasando por la influencia de la fotosíntesis y la respiración como procesos biogénicos que incrementan o disminuyen la deposición (Liu *et al.*, 2006a, 2007). De estos estudios se desprende que los factores que controlan la formación del travertino son mucho más complejos de lo esperado y que cada zona cárstica presenta particularidades que modifican el modelo original.

En la revisión de los depósitos de tufa y travertino del mundo, Ford & Pedley (1996) realizaron una primera aproximación de los modelos de precipitación de tufa y travertinos reconocidos hasta ese momento y listaron los principales estudios realizados a nivel mundial de estos depósitos. En un breve apartado los autores mencionan la escasa información que se tiene de estos depósitos en Sudamérica, con tan sólo un estudio realizado en el río Salitre en Brazil (Branner, 1911) y la referencia de algunas zonas cársticas en Argentina y Perú que sin embargo no se han dado a conocer científicamente.

En este estudio presentamos la primera investigación realizada en depósitos de travertinos en los Andes del Perú y nuestros objetivos fueron: (i) caracterizar la hidroquímica de los depósitos cársticos de la cuenca alta del río Cañete, Lima, Perú; (ii) reconocer las variaciones en el gradiente longitudinal del río y las fluctuaciones diurnas; (iii) sentar las bases para futuras investigaciones en los sistemas cársticos altoandinos.

Metodología

Área de estudio

La cuenca del río Cañete, esta ubicada en la costa central del Perú entre los 11°58' a 13° 09'S y los 75°31'a 76° 31'W; nace sobre los 5000 m s.n.m. de los deshielos de los glaciares de las cordilleras Tillca y Pichachuarco, recorriendo 203 km hasta llegar a su desembocadura. La zonación morfológica de la cuenca alta corresponde al Flanco Occidental Andino (ONERN, 1970) que comprende una unidad glacial entre los 5800 y los 4800 m s.n.m., constituida por nevados y lagunas de morfología profunda con pendientes entre los 35 y 50°. Posteriormente, la segunda unidad, entre los 4800 a 4000 m s.n.m. corresponde a una extensa meseta que recorta terrenos volcánicos paleógenos, de pendientes moderadas con valles en forma de "U", depósitos fluvioglaciares, morrénicos y extensas zonas pantanosas, generadas por el afloramiento de manantiales y el deshielo glaciar originando turberas y pastizales (Rey, 1969; Megard *et al.*, 1996). La meseta desciende posteriormente en dirección Suroeste pasando por una topografía abrupta con pendientes de 30 a 50° hasta las áridas estribaciones andinas y el llano aluvial para finalmente desembocar en el Océano Pacífico.

La morfología cárstica estudiada se presenta río abajo de la meseta, en sectores donde aflora el Mesozoico carbonatado y se caracteriza por circulaciones subterráneas y acumulaciones de travertinos río abajo de la emergencia de las aguas (Megard *et al.*, 1996). En la zona conocida como “Tragadero” a 4100 m s.n.m. el curso principal del río se hace subterráneo y reaparece 7 km mas abajo en el sector conocido como Uchuchaca, a 4050 m s.n.m., generando una morfología cárstica de origen cuaternario, que termina entre los 3900 y los 3600 m s.n.m. formando doce lagunas escalonadas cerradas por diques naturales compuestos de travertinos. La difícil accesibilidad de esta zona, con ausencia de carreteras, ha evitado la formación de asentamientos humanos importantes, a excepción de los pequeños poblados rurales de Vilca y Huancaya. Actualmente, esta zona del río Cañete esta incluida dentro del sistema de áreas protegidas del Perú con el nombre de “Reserva Paisajística Nor-Yauyos-Cochas”.

La cuenca se caracteriza por tener un corto período de lluvia intensa durante los meses de diciembre a marzo y una largo período estival con precipitaciones ocasionales en el resto del año. Los únicos datos de pluviosidad con que se cuentan para la zona de estudio corresponden al período 1964-1968 con un promedio mensual máximo de 238,2 mm en febrero y un mínimo de 5,8 mm en julio (ONERN, 1970).

El estudio se realizó entre los últimos días del mes de agosto y los primeros de septiembre del 2006, durante la temporada estival, en tres sectores de la cuenca alta del río Cañete. La figura 1 muestra un esquema de las localidades de muestreo y la tabla 1 resume las principales características del hábitat fluvial en cada sector.

Sector Uchuchaca. Ubicado a 4050 m s.n.m., a 400 m aguas abajo de la surgencia del agua posterior a los 7 km de flujo subterráneo iniciado en la zona conocida como “Tragadero”. Este sector se caracteriza por la presencia de cursos de agua irregulares y lentos interrumpidos transversalmente por barreras de deposición de travertino y agujeros o pozas desconectadas. En zonas de corriente lenta es frecuente la acumulación de algas bentónicas y algunas briófitas. La vegetación de orilla esta conformada por pajonales de gramíneas conocidas como “ichu” que incluyen varias especies distribuidas en los géneros *Festuca* y *Calamagrostis*.

Sector Pachachaca. Ubicado a 3950 m s.n.m., a 500 m aguas abajo del segundo flujo subterráneo (de aproximadamente 1km de extensión). Esta zona se caracteriza por la

presencia de un flujo constante con grandes comunidades de briófitas y algunas macrófitas (*Potamogeton* sp). La comunidad vegetal de ribera esta conformada por pajonales de gramíneas, como en el sector anterior. A 50 m aguas abajo del punto de muestreo el río recibe el aporte de la quebrada Estansa, afluente de tercer orden que ingresa al río luego de erosionar profundamente la margen izquierda del río Cañete. Las características fisicoquímicas de este afluente durante los meses de septiembre del 2004 y mayo del 2005 se muestran en la tabla 2.

Sector Papacocha. Ubicado a 3800 m s.n.m., ubicado a 500 m aguas abajo de la desembocadura de la laguna Papacocha, la primera de las doce lagunas que conforma el sistema de travertinos hasta el sector de Huancaya. Esta laguna se caracteriza por la abundante vegetación de orilla, representada principalmente por poblaciones de *Escallonia resinosa*, especie arbórea que se extiende hasta el punto de muestreo. El hábitat fluvial en donde se muestreo es muy complejo y heterogéneo, con grandes poblaciones de briófitas y macrófitas (*Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp.), además de vegetación emergente, hojarasca, troncos y ramas caídas entre otros elementos.

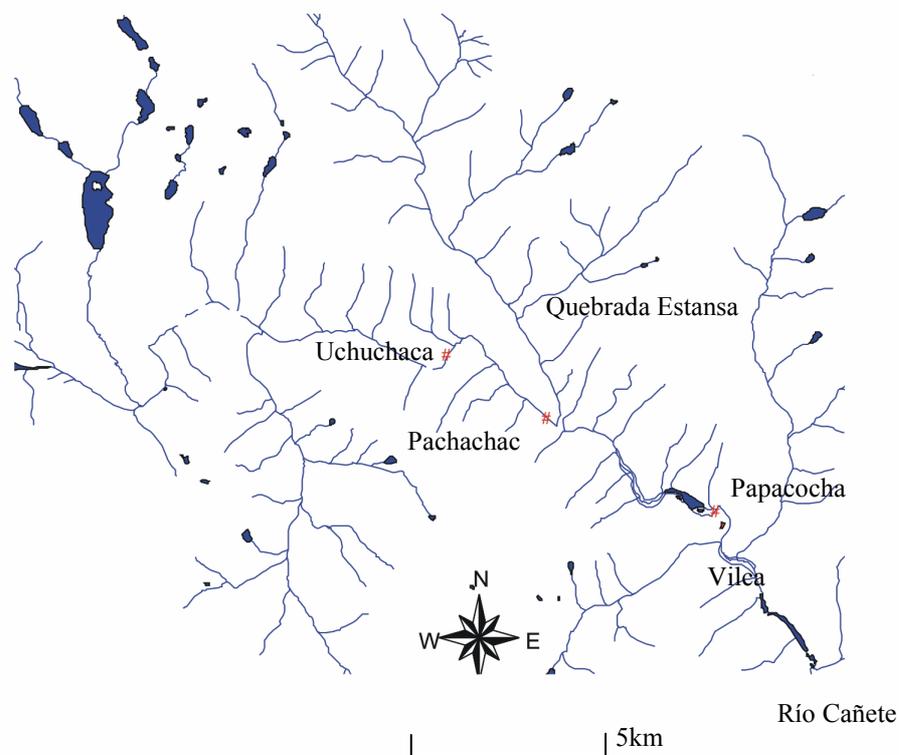


Fig. 1. Esquema de ubicación de las localidades de muestreo.

Tabla 1. Características del hábitat fluvial de los tres sectores de muestreo

	Uchuchaca	Pachachaca	Papacocha
Altitud (m s.n.m.)	4050	3950	3800
Influencia de turberas (bofedales)	Alta	Baja	Ninguna
Vegetación de ribera	Pastizal de gramíneas	Pastizal de gramíneas	Bosque altoandino
Exposición solar	Completamente expuesto	Completament e expuesto	Sombreado (>70%)
Presencia de macrófitas y briófitas (%)	0	40-60	>80
Presencia de algas filamentosas (%)	40-60	40-60	0
Presencia de hojarasca (%)	0	0	20
Caudal aproximado (l/s)	20	250	No determinado

Tabla 2. Características químicas de la quebrada Estansa

Variables químicas	01/09/2004	23/05/2005
pH	7	7.5
T(°C)	9.5	2
Oxígeno (mg/l)	7.6	8.2
Conductividad (uS/cm ⁻¹)	440	420
Calcio(meq/l)	3.94	3.33
Mg (meq/l)	0.75	0.73
Sulfatos(meq/l)	2.5	2
Bicarbonato de calcio (meq/l)	4.03	4.14
Caudal (l/s)	368	455

Fisicoquímica

Durante dos días, en cada uno de los tres sectores de muestreo se realizaron *in situ* 11 mediciones/día de la temperatura del agua, pH, conductividad y oxígeno disuelto, además en cada medición se tomaron dos muestras de 25 ml de agua, de las cuales una de ellas fue utilizada para medir la alcalinidad mientras la segunda fue conservada con HNO₃ hasta bajar el pH a 2, mantenidas a 5°C y posteriormente trasladadas a la Universitat de Barcelona para el análisis por espectrofotometría de los iones (Ca⁺², Mg⁺², K⁺, Mn⁺², Fe⁺³ y S Total). Las mediciones *in situ* fueron realizadas con sondas multimétricas las cuales fueron previamente calibradas cada día después de terminar el ciclo diurno anterior. La alcalinidad se midió dentro de un máximo de 24 horas después de tomada la muestra, mediante titulación con HCl 0,01N como ácido fuerte y con fenolftaleina y anaranjado de metilo como indicadores.

Análisis estadístico

Para reconocer diferencias estadísticas significativas, las variables fisicoquímicas fueron analizadas en el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999), mediante ANOVAs teniendo como variables categóricas independientes los sectores y las horas de

muestreo y los días como replicas. Previamente se analizaron las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas y se transformaron logarítmicamente las variables alcalinidad, Mg^{+2} y S total. Posteriormente, fue utilizada la prueba de Tukey para realizar las comparaciones múltiples entre sectores y entre horas. Finalmente, un análisis MSD fue aplicado en el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994) para representar la distribución espacial de todas las mediciones realizadas por sectores y por horas en los dos días con las distancias euclidianas para generar la matriz de similitud correspondiente.

Resultados

En la tabla 3 se presentan los principales estadísticos descriptivos de las variables fisicoquímicas evaluadas en los tres sectores de muestreo.

Variaciones longitudinales

Los resultados del ANOVA factorial y las comparaciones múltiples del test de Tukey (Tabla 4) indican diferencias significativas en todas las variables fisicoquímicas analizadas entre los tres sectores del tramo del río muestreado ($p < 0,001$) especialmente la temperatura y las concentraciones de Mg^{+2} y S total que mostraron diferencias entre los tres sectores del río evaluados.

El valor promedio más bajo de la temperatura del agua se presentó en el sector de Uchuchaca (10,75 °C) y el mas alto en el sector intermedio de Pachachaca (13,4°C), mientras que, como cabría esperarse una tendencia opuesta se registró para el oxígeno disuelto con los valores promedio de 72,69 y 69,88% de saturación registrados en Uchuchaca y Pachachaca respectivamente (Fig. 2a).

Tabla 3. Estadísticos descriptores de las variables fisicoquímicas tomadas en tres sectores de la cuenca alta del río Cañete (Agosto/Septiembre 2006)

	Uchuchaca				Pachachaca				Papacocha			
	Media (Min-Max)	Mediana	D.S	C.V(%)	Media (Min-Max)	Mediana	D.S	C.V(%)	Media (Min-Max)	Mediana	D.S	C.V(%)
Temperatura (°C)	10,7 (7,4 - 14,7)	10.8	2.1	19.1	13,1 (12,7 - 14,1)	12.9	0.5	3.6	12,1 (11,6 - 12,6)	12.05	0.3	2.2
Oxígeno (%Sat)	72,7 (51,9 - 89)	74.9	12.3	16.9	69,3 (60,2 - 81,5)	67.5	6,0	8.6	69,9 (68 - 72,4)	69.45	1.3	1.9
pH	6,4 (6,0 - 6,9)	6.3	0.30	4.7	5,5 (4,4 - 6,3)	6,0	0.7	13.4	6,2 (5,9 - 6,9)	5.92	0.5	7.5
Conductividad	468 (398 - 517)	468	28.4	6.1	448 (437 - 458)	448	4.9	1.1	445 (428 - 463)	441.31	14.5	3.3
Alcalinidad (meq/l)	4,0 (3,9 - 4,2)	4.1	0.06	1.5	4,6 (4,5 - 4,7)	4.6	0.05	1.1	4,0 (3,9 - 4,13)	4.00	0.05	1.3
Ca (meq/l)	5,4 (4,8 - 6,5)	5.3	0.5	9.9	5,0 (4,8 - 6,2)	4.9	0.30	6.0	5,1 (4,7 - 5,4)	5.15	0.2	3.9
Mg (meq/l)	1,8 (1,7-1,9)	1.8	0.06	3.4	0,82 (0,80 - 0,87)	0.81	0.02	2.4	0,93 (0,87 - 1,02)	0.93	0.03	3.2
S (meq/l)	3,1 (2,9 - 3,3)	3.1	0.09	2.9	1,6 (1,5 - 2,2)	1.6	0.13	8.2	2,2 (2,1 - 2,3)	2.16	0.07	3.2
Na(meq/l)	0,58 (0,55 - 0,63)	0.58	0.02	3.5	0,63 (0,56 - 0,73)	0.63	0.04	6.4	0,47 (0,45 - 0,53)	0.47	0.02	4.3
K(meq/l)	0,08 (0,05 - 0,09)	0.09	0.01	12.5	0,08 (0,07 - 0,11)	0.08	0.01	12.5	0,08 (0,05 - 0,1)	0.09	0.01	12.5

Tabla 4. Resultados de los ANOVAs factorial (sector x hora) para las variables fisicoquímicas evaluadas (a) y del test de Tukey entre sectores (b). Las diferencias no significativas se muestran subrayadas.

(a)

Fuente de variación	g.l	MS	F-ratio	p-valor	MS	F-ratio	p-valor	MS	F-ratio	p-valor	MS	F-ratio	p-valor				
		Temperatura (°C)				Oxígeno disuelto (%)				pH				Conductividad (µS/cm¹)			
Sector	2	31,596	64,98*	<0,001	71,361	11,47*	<0,001	5,138	10,34*	<0,001	3539,331	16,9*	<0,001				
Hora	10	3,788	7,79*	<0,001	163,031	26,21*	<0,001	0,044	0,08	1,000	639,677	3,05*	0,01				
Interacción	20	2,031	4,18*	<0,001	106,689	17,15*	<0,001	0,131	0,26	0,999	427,310	2,04*	0,03				
Error	33	0,486						0,497			209,441						
		Alcalinidad (meq/l)				Ca⁺² (meq/l)				Mg⁺² (meq/l)				S Total (meq/l)			
Sector	2	0,018	772,612*	<0,001	0,005	8,556*	<0,001	0,22304	3225,669*	<0,001	0,227	947,6223*	<0,001				
Hora	10	0,000	1,366	0,239	0,001	1,568	0,160	0,00004	0,634	0,774	0,000	0,7796	0,648				
Interacción	20	0,000	0,841	0,653	0,001	1,064	0,426	0,00003	0,481	0,956	0,000	0,5729	0,904				
Error	33	0,000			0,001			0,00007			0,000						
Sectores		Temperatura	Oxígeno	pH	Conductividad	Alcalinidad	Ca⁺²	Mg⁺²	S Total								
		A<C<B	<u>BC</u> <A	B< <u>CA</u>	<u>CB</u> <A	<u>CA</u> <B	<u>BC</u> <A	B<C<A	B<C<A								

b) A: Uchuchaca, B: Pachachaca, C: Papacocha

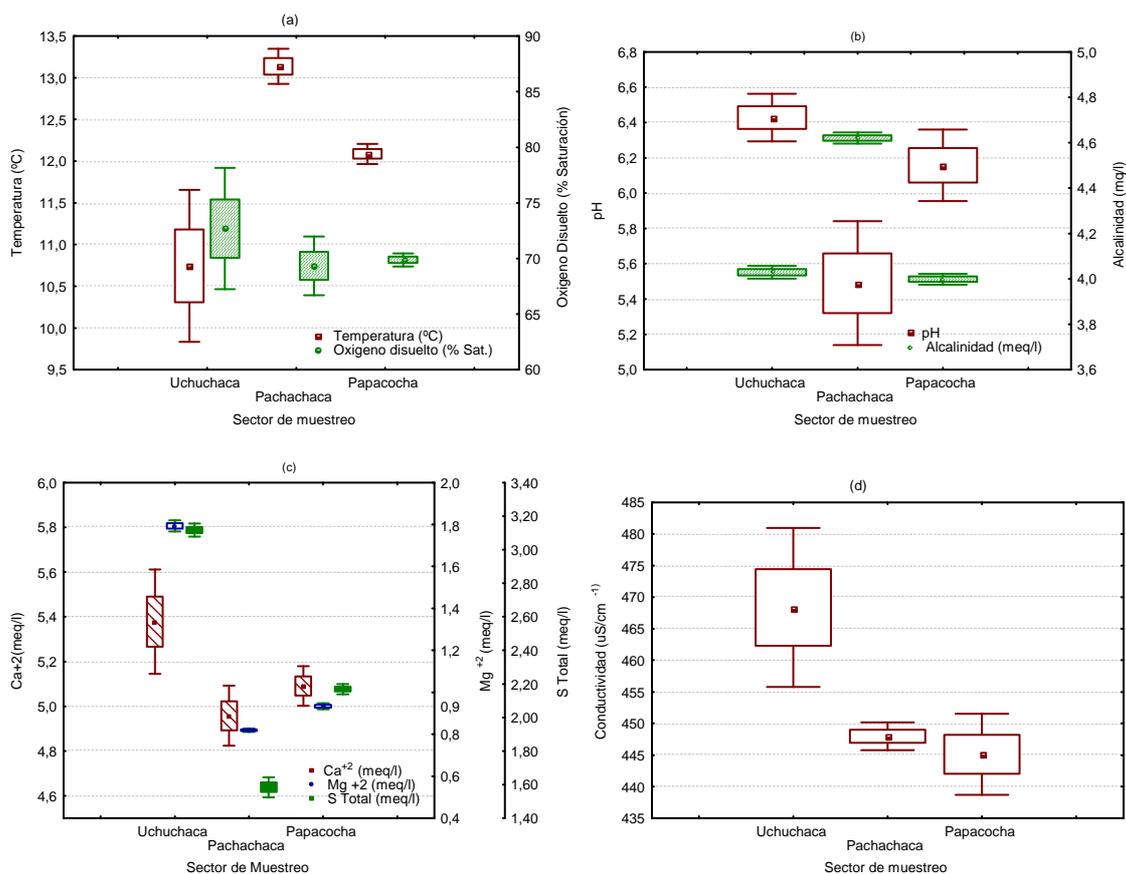


Figura 2. Variación longitudinal de la temperatura del agua, oxígeno disuelto (a), pH y alcalinidad (b), Ca^{+2} , Mg^{+2} , S total (c) y conductividad (d) en los tres sectores de muestreo.
 Mean \pm SE \pm 0,95 Conf. Interval.

La variación longitudinal del pH (Fig. 2b) presenta el promedio mas bajo registrado en el sector intermedio de Pachachaca (5,53) y el mayor en Uchuchaca (6,43) ambos sectores se corresponden también con los mayores y menores valores del coeficiente de variabilidad (13,38 y 4,67%, tabla 3). Las diferencias significativas encontradas se debieron a los pH más bajos en Pachachaca en comparación a los otros dos sectores. Todas las titulaciones para determinar la alcalinidad no reaccionaron con la fenolftaleina, lo cual indica que el pH es inferior al punto de viraje (8,2-8,3). La alcalinidad promedio fue significativamente mayor en Pachachaca (4,62 meq/l) con respecto a los sectores de río arriba y río abajo (Fig. 2b, tabla 4b), mientras la variación fue mínima en los tres sectores, por debajo del 2% de coeficiente de variabilidad (Tabla 3).

La conductividad significativamente mas alta se presentó en el sector de Uchuchaca (468 uS/cm^{-1}) disminuyendo río abajo con valores estadísticamente similares en los otros dos sectores (447 y 445 uS/cm^{-1} en Pachachaca y Papacocha respectivamente, Fig. 2c, tabla 4b). Los coeficientes de variación en cada sector fueron relativamente

bajos, indicando la poca variación de este parámetro dentro de cada sector, presentándose la mayor en Uchuchaca (6,06%).

Las concentraciones de Ca^{+2} , Mg^{+2} y S total, siguen la misma tendencia en los tres sectores evaluados, con una mayor concentración en la estación de Uchuchaca, que luego descendió significativamente río abajo en el sector de Pachachaca, para después volver a incrementarse en el sector de Papacocha, a la salida de la laguna (Fig. 2d). Este incremento fue significativo para el caso del Mg^{+2} y el S total y no significativo para el Ca^{+2} (Tabla 4b). La mayor variabilidad se presentó en la concentración de Ca^{+2} (9,85%) en el sector de Uchuchaca y la menor en la concentración de Mg^{+2} (2,44%) en Pachachaca (Tabla 3). Las concentraciones de Na^+ y K^+ fueron bastante bajas en los tres sectores, especialmente en el caso del K, que llegó a un promedio de 0,08 meq/l en los tres sectores (Tabla 3).

Variaciones diurnas

Aunque todas las variables presentan algunas fluctuaciones diurnas, los ANOVAs sólo indicaron diferencias significativas ($p < 0,001$) diurnas para la temperatura, el oxígeno disuelto y la conductividad (Tabla 4a). Este análisis se complementa con la información de la tabla 5, que muestra las diferencias entre el máximo y mínimo de cada variable en los días evaluados, pudiéndose observar que existe una tendencia general a la disminución de las diferencias diurnas en los sectores aguas abajo, especialmente en Papacocha.

Las fluctuaciones diurnas de la temperatura del agua, el porcentaje de saturación de oxígeno, la conductividad específica y el pH en cada sector se presentan en la figuras 3-5. Lo más importante a destacar es que se observa, contrariamente a lo que se esperaría si sólo se tuviera en cuenta la relación inversa entre la solubilidad del oxígeno y la temperatura, una tendencia muy similar entre ambas variables en los tres sectores. Así mismo, las horas del día en que se alcanzan los máximos difieren en cada sector, ya que estos se alcanzan en horas más avanzadas del día con el incremento de la altitud, en dirección a las cabeceras del río. Así, en el sector de Uchuchaca, el máximo se alcanza sobre las 16h (Fig. 3), mientras en Pachachaca y Papacocha, los máximos se obtienen a las 14 y 12h respectivamente (Fig. 4 y 5). Los mínimos se alcanzan aproximadamente entre las 6 y las 8h en los tres sectores. Así mismo, los rangos de variación diurnos más importantes en la temperatura y el

oxígeno disuelto se presentaron en el sector de Uchuchaca, correspondientes con los mayores coeficientes de variabilidad de 19,07 y 16,93% (Tabla 3). De igual manera, las menores variaciones diurnas se registraron en el sector de Papacocha (2,23 y 1,90% de coeficiente de variabilidad para la temperatura y el oxígeno, respectivamente).

La conductividad alcanza los máximos entre las 12 y 14h en los tres sectores y los mínimos se registraron a las 6h en Uchuchaca y entre las 3 y 6h en los otros dos sectores. Las variaciones diurnas más importantes en la conductividad se presentan en el sector de Uchuchaca, (6% de coeficiente de variabilidad, tabla 3) especialmente durante el segundo día de evaluación (Tabla 5) donde la diferencia entre el máximo y el mínimo diurno llega a $118,70 \text{ uS/cm}^{-1}$. En Pachachaca, aunque los máximos se alcanzaron a la misma hora en ambos días, un segundo pico entre las 20 y las 24h en el primer día de muestreo no fue detectado tan pronunciadamente en el segundo día (Fig. 4).

Aunque estadísticamente no significativas, se observaron algunas variaciones del pH en los tres sectores. Las fluctuaciones diurnas del pH en Uchuchaca durante el primer día fueron mínimas (Fig.3) sobre las 14 horas del segundo día se presentó un incremento, que coincidió con el incremento de la conductividad a esta misma hora. En Pachachaca, una disminución considerable del pH sobre las 16h del segundo día es lo más destacado y en Papacocha un incremento sobre las 14h del segundo día, seguido por un descenso gradual.

Las fluctuaciones diurnas del Ca^{+2} , Mg^{+2} , S total no son significativas estadísticamente, ($p < 0,001$. Tabla 4a) no alcanzando variaciones superiores a un 1mM en ninguno de los días evaluados (Tabla 5).

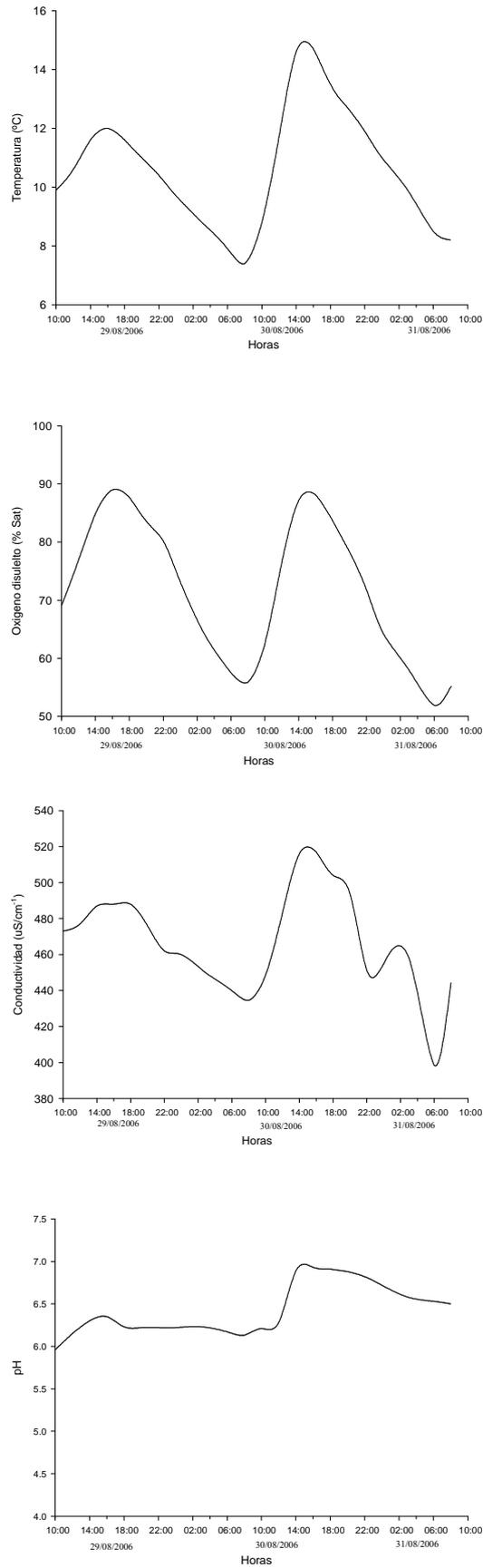


Fig. 3. Variaciones diurnas de la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad y el pH en el sector Uchuchaca, durante dos ciclos.

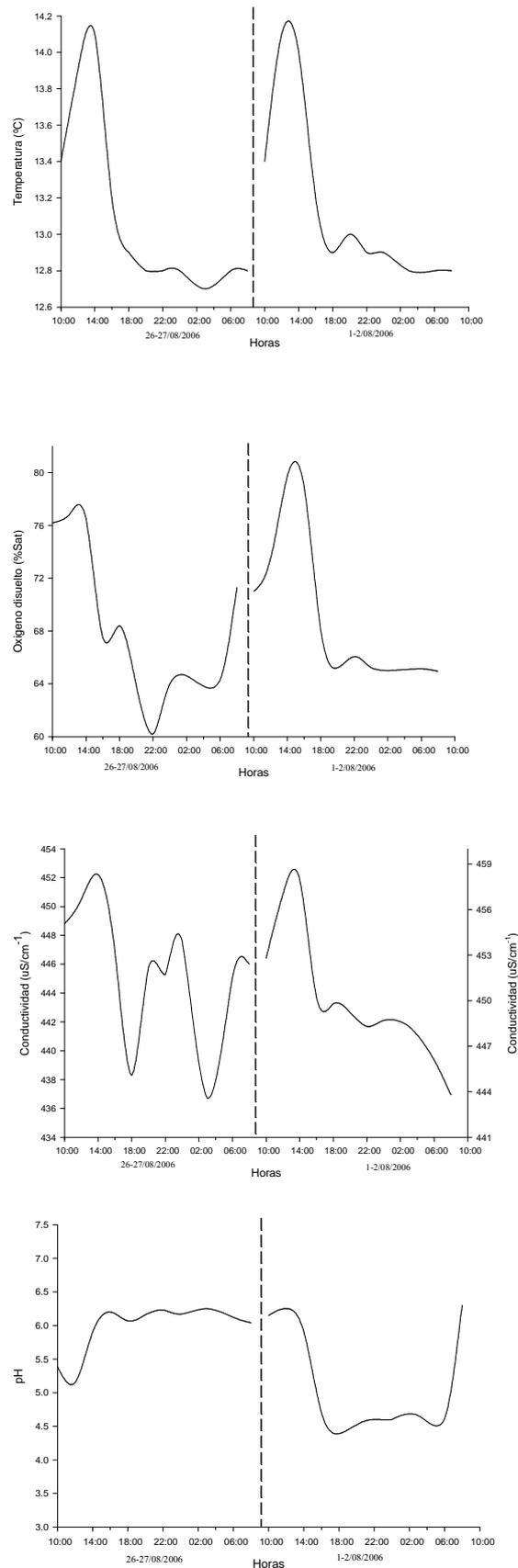


Fig. 4. Variaciones diurnas de la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad y el pH en el sector Pachachaca, durante dos ciclos. La línea segmentada indica que el segundo ciclo no fue continuo con el primero

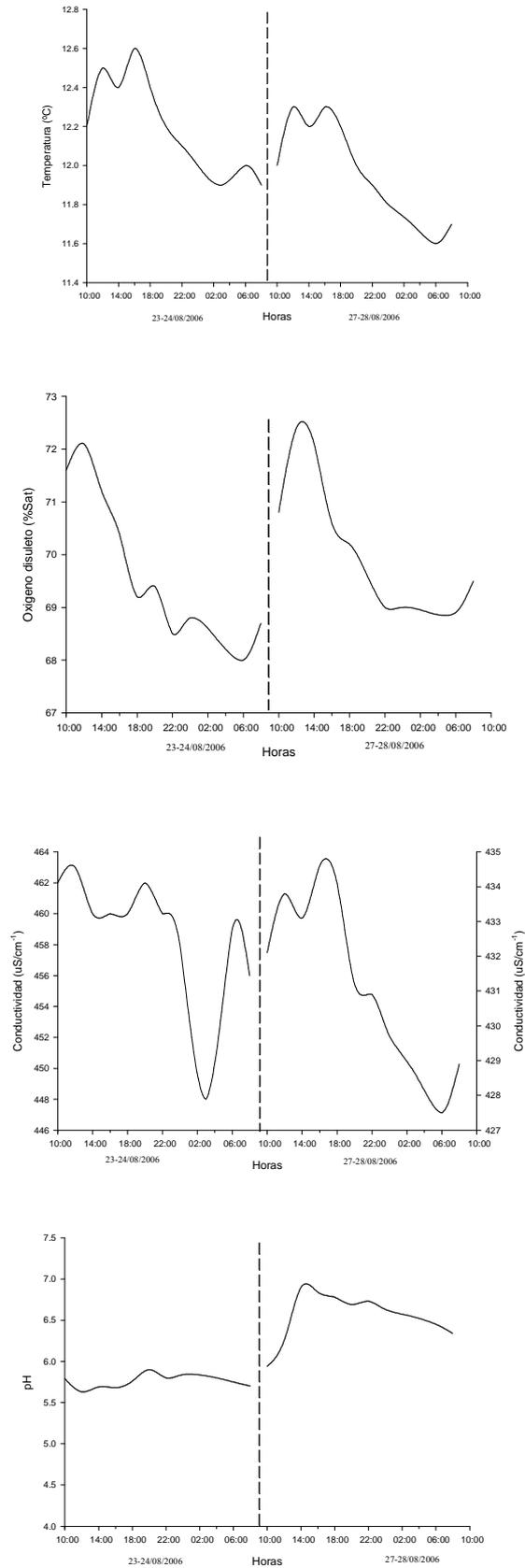


Fig. 5. Variaciones diurnas de la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad y el pH en el sector Papacocha, durante dos ciclos. La línea segmentada indica que el segundo ciclo no fue continuo con el primero

Finalmente, el resultado del MSD (Fig. 6) agrupó en el espacio multidimensional las mediciones de todas las variables fisicoquímicas en los tres sectores y en las diferentes horas del día. Como se puede observar, se encontró una clara separación de las mediciones realizadas en el sector 2 (Pachachaca). Las correspondientes al sector 3 (Papacocha) se agregan fuertemente entre si, mientras las mediciones realizadas en el sector 1 (Uchuchaca) se muestran bastante mas dispersas en comparación a los otros dos sectores, reflejando la mayor variabilidad de las mediciones en el ciclo diurno.

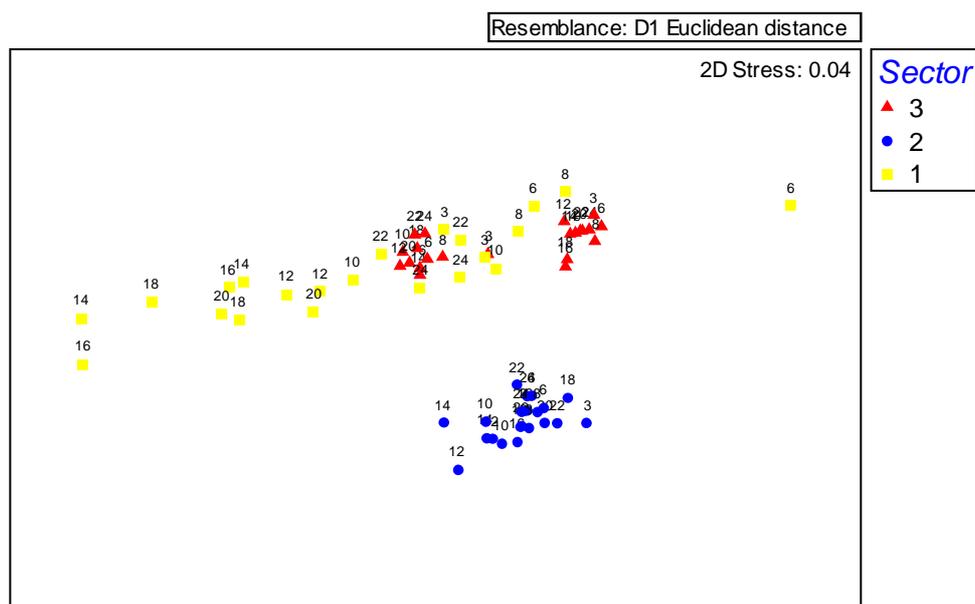


Figura 6. Análisis Multidimensional (MSD) de las mediciones realizadas en los tres sectores de muestreo. Los números de la figura representan las horas de muestreo.

Discusión

El pH y los procesos de deposición / disolución de la calcita

Si consideramos el gradiente longitudinal muestreado como un sistema cárstico convencional, los cambios en las variables deberían de seguir un modelo caracterizado por una gradual liberación del CO_2 a la atmósfera, que originaría entre otras cosas el incremento del pH río abajo de las surgencias, la sobresaturación del carbonato en el agua y su consiguiente precipitación en medios estrictamente alcalinos de estas zonas cársticas, en donde el pH de las aguas que drenan el substrato rocoso suelen ser >7 .

En los travertinos de la cuenca alta del río Cañete, nuestros resultados sugieren *a priori* que este modelo de deposición del carbonato de calcio también puede ocurrir, con la particularidad que durante el muestreo se presentaron mayormente pH ácidos. Sin embargo, Pentecost (2005) al revisar la hidroquímica de 122 ríos cársticos con deposición de tufa, encontró que aunque el pH promedio de las aguas llegaba a 7,39; ciertos lugares presentaron un pH de hasta 6,5 y en algunos otros con deposición de travertinos, el pH alcanzó valores tan ácidos como 5,80 (Kitano, 1963).

En nuestro caso, esta acidez puede ser explicada en parte por la naturaleza de la vegetación y el suelo circundante de la cuenca. García & Beck (2006) indicaron que en zonas de turberas el substrato corresponde a suelos orgánicos, ácidos y con materia orgánica en distintos grados de descomposición. En Uchuchaca y Pachachaca es frecuente la presencia de áreas con turberas conocidas como “bofedales”, cuyas aguas pueden drenar y acidificar los cursos fluviales aguas abajo, especialmente durante la temporada seca debido al deshielo de los glaciares circundantes a la cuenca, a la respiración radicular y a la mayor actividad de descomposición de la materia orgánica correspondiente con la mayor temperatura ambiental, como sugirieron Drake & Wigley (1975). La liberación del CO₂ a la atmósfera y la posterior deposición del carbonato se originan en la diferencia de las presiones parciales del CO₂ de la atmósfera y del agua emergente que concentra el CO₂ infiltrado proveniente de la respiración del suelo de las riberas (Ford & Pedle, 1996). En los travertinos del río Cañete, la mayor respiración de la materia orgánica del suelo durante la época seca calida en que se realizó el muestreo, incrementaría la presión parcial del CO₂ subterráneo, contribuyendo a la acidificación el agua y disolviendo la calcita. Este proceso de variación estacional de los procesos de precipitación y disolución de la calcita ha sido reportados frecuentemente (Matsuoka *et al.*, 2001; Kano *et al.*, 2003; 2004).

Así mismo, dos datos puntuales en Papacocha y Pachachaca, durante el mes de noviembre del 2007 indicaron un pH alcalino (7.5 y 8.10, respectivamente), situación adecuada para que la precipitación de carbonato pueda llevarse a cabo. Estas variaciones de pH deben estar relacionadas con variaciones estacionales, debido principalmente a la pluviosidad y su influencia en el ingreso del CO₂ del suelo de la ribera y el balance con el CO₂ del agua subterránea. En este sentido Kano *et al.* (2003) han mencionado que los patrones de precipitación de calcita encontrados en sistemas templados no deben ser generalizados y que inclusive patrones opuestos

pueden resultar en otras condiciones climáticas, especialmente influenciadas por distintos patrones hidrológicos de pluviosidad. Así por ejemplo, los estudios realizados en los depósitos de travertino de Shirokawa (Japón) (Kano *et al.*, 2003; 2004; y Baitshuitai (China) (Liu *et al.*, 2006b) parten desde un régimen pluviométrico de veranos lluviosos, situación totalmente opuesta al encontrado en el río Cañete, donde la temporada cálida se corresponde con escasa pluviosidad.

Así mismo, Pentecost (2005) destacó la importancia del tipo de vegetación de ribera en la formación y precipitación de travertinos, los suelos provenientes de comunidades arbóreas y arbustivas aportan concentraciones más altas de CO₂ a los sistemas fluviales que los suelos con pastizales, esto se debe a la mayor actividad biológica en los suelos forestados y al mayor contenido de humedad. En el caso de la cuenca alta del río Cañete, la actual composición vegetal de las orillas en Uchuchaca y Pachachaca, corresponde a un pastizal de gramíneas. Sin embargo, la presencia de extensas poblaciones de especies arbóreas de *Escallonia resinosa* en los márgenes y desembocadura de la laguna de Papacocha parece indicar que el límite altitudinal de estos bosques fue superior al que actualmente se observa y que la composición vegetal río arriba corresponde a una comunidad secundaria originada por la deforestación de los bosques nativos. Investigaciones recientes realizadas por Weng *et al.* (2006) han demostrado mediante análisis palinológicos de finales del Pleistoceno y del Holoceno, que entre los 16 000 y 5500 años antes del presente, la flora de la puna alrededor de la laguna Compuerta, en la cordillera occidental de los Andes del Perú (al norte de nuestra zona de estudio), estaba dominada principalmente por bosques autóctonos de *Polylepis* spp y *Alnus* spp., los cuales declinaron progresivamente, a medida que la actividad agrícola se intensificó. La cantidad de CO₂ respirado actualmente por los suelos de los pastizales de puna debe ser mucho menor al de la comunidad arbórea, que debió existir durante el cuaternario, cuando se empezó a precipitar el travertino en el río Cañete (Megard *et al.*, 1996).

En los períodos en los que ocurre la precipitación del carbonato, este proceso estaría facilitado por una serie de factores adicionales, entre ellos la presencia de productores primarios y las características geomorfológicas del cauce. La presencia de comunidades de algas y briófitas, muy frecuentes en los sectores de Pachachaca y en Papacocha, han sido señaladas previamente como agentes tan importantes como los procesos fisicoquímicos en la extracción del CO₂ del agua mediante la

fotosíntesis, incrementando así la precipitación del travertino en condiciones alcalinas (Lu *et al.*, 2000; Drysdale *et al.*, 2002; Pentecost & Zhaohui, 2002; Pentecost, 2005).

El tramo estudiado de la cuenca alta del río Cañete presenta un desnivel de aproximadamente 250 m donde es habitual la presencia de cascadas intercaladas con zonas lénticas, factores que favorecerían la precipitación del carbonato. La importancia del perfil longitudinal y la descarga ha sido considerada de gran importancia en los procesos de precipitación de travertino (Lu *et al.*, 2000; Drysdale, 2001; Drysdale *et al.*, 2002; Hammer *et al.*, 2005). Ríos con fuertes pendientes generan una mayor turbulencia, que incrementa la pérdida de CO₂ a la atmósfera, lo que conduce a una rápida deposición del carbonato, especialmente cuando ocurren caídas de agua en forma de cascadas y por el contrario en zonas lénticas y planas la pérdida de CO₂ se hace mas lenta.

Una geomorfología tan extensa, compleja, con un desnivel tan pronunciado y además asociado a una gran actividad biológica como el descrito en la cuenca alta del río Cañete, deben ser factores decisivos que deberán estudiarse con mayor detalle en el futuro para poder comprender mejor los procesos de deposición que ocurren.

Variaciones longitudinales

Los valores de pH entre Uchuchaca y Pachachaca no se incrementan aguas abajo como se esperaría en un proceso de precipitación de carbonato (Pentecost, 2005) sino que más bien disminuye. Las causas de ello pueden ser resultado de diferentes factores. Así por ejemplo, Drysdale *et al.* (2002) estudiando el travertino de Louis Creek en el norte de Australia, encontraron un importante descenso del pH, como producto de una nueva pérdida del CO₂ a la atmósfera, después de un segundo flujo subterráneo de 0.5Km, río abajo de una primera surgencia de agua. Un segundo flujo subterráneo también fue encontrado a 0.5 Km aguas abajo del punto de muestreo en Pachachaca, el cual podría explicar la disminución del pH en este sector por causas similares.

El posterior incremento del pH en el sector de Papacocha puede explicarse, primero por el efecto de la incorporación de las aguas de la quebrada Estansa, que presenta mayores valores de pH, lo cual implica la mezcla de dos masas de agua con

diferentes caudales y estados de evolución química, como un pH final más elevado (Tabla 2), que estaría modificando la composición general de las aguas. Así mismo, el sitio de muestreo en Papacocha se ubicó cercano a la desembocadura de la laguna del mismo nombre, en donde debido a una serie de factores como el tiempo de retención del agua, la actividad biológica y otros procesos fisicoquímicos, las condiciones químicas del agua originales pueden ser modificadas al salir de la laguna; además el agua discurre por una serie de pequeñas cascadas y terrazas que incrementarían las pérdidas locales del CO_2 (Lu *et al.*, 2000; Drysdale *et al.*, 2002). Así mismo, la gran cantidad de macrófitas, algas y briófitas existentes en este sector incrementarían la captura biológica del CO_2 para la fotosíntesis, elevando también el pH.

La mayor conductividad en el sector de Uchuchaca se corresponde con la mayor concentración de Ca^{+2} , Mg^{+2} , S Total, lo que puede ser explicado por el volumen considerablemente menor de agua en este sector con respecto a los otros dos, el cual debido las variaciones térmicas señaladas anteriormente, está sometido a altas tasas de evaporación. Altas concentraciones de Mg^{+2} y SO_4 cerca de los puntos de surgencia en travertinos debidas al efecto de la evaporación han sido mencionadas previamente (Hammer *et al.*, 2005). Aguas abajo, la conductividad y las concentraciones de Ca^{+2} en Pachachaca y Papacocha se muestran semejantes con diferencias estadísticas no significativas.

Aunque normalmente los bicarbonatos y carbonatos están estrechamente relacionados con la conductividad y son medidos a través de la alcalinidad, en aguas con pH por debajo de 6.5, los bicarbonatos sólo representan aproximadamente el 50% de la alcalinidad, mientras el CO_2 disuelto (o en forma de H_2CO_3) constituye la otra mitad (Sawyer & MacCarty, 1967). En nuestro caso, todos los valores de pH estuvieron por debajo de 6.9, alcanzando en Pachachaca un promedio tan bajo como 5.53, por lo que en estas condiciones la mayor parte de la alcalinidad está conformada por el CO_2 . Esta es una de las razones por las que la alcalinidad no se relaciona con la conductividad y por el contrario tiene una relación inversamente proporcional con el pH, aumentando cuando este disminuye (véase Fig.2b).

Además, las variaciones en la conductividad son atribuidas principalmente a cambios en las concentraciones de bicarbonatos, Ca^{+2} y Mg^{+2} , esto es cierto sólo en situaciones de flujo constante y en ausencia de eventos de lluvia (Drysdale *et al.*, 2003a; Liu *et*

al., 2006a). Durante el segundo día de muestreo en el sector de Uchuchaca se produjo sobre las 13h un evento de pluviosidad en forma de lluvia y granizo, que modificaría la relación teórica entre la conductividad y los principales iones. Además, este evento debió ocasionar variaciones aguas abajo, durante el segundo día de muestreo en Pachachaca.

De igual manera, Drysdale et al. (2003a) encontraron que por efectos de la lluvia, las tendencias de la conductividad, los bicarbonatos y el Ca^{+2} dejaron de presentar tendencias similares y las variaciones de la conductividad fueron atribuidas a otros iones como el Mg^{+2} , Na^+ y el Cl^- que se incorporaron al sistema por escorrentía, explicando el Ca^{+2} solo el 12% de la variabilidad de la conductividad. Aunque no contamos con datos de cloruros para este muestreo, se sabe que estos son particularmente altos en el valle aluvial de la cuenca baja (ONERN, 1970) e inclusive se pueden presentar zonas puntualmente ricas en cloruros como el tributario Lincha, que a 3400 m s.n.m. reportó una concentración de cloruros de 361,69 mg/l (Capítulo 1 de esta tesis).

Igualmente, es importante mencionar que aunque el estudio se realizó al final de la época seca, tal como se presentó un evento de lluvias en Uchuchaca, no se descarta la ocurrencia de otras aguas arriba, que no fueron directamente observadas pero que pudieron modificar las relaciones entre la conductividad y la concentración de los principales iones.

La temperatura del agua es una de las variables determinantes en la precipitación de carbonato de calcio y la pérdida del CO_2 a la atmósfera (Drysdale *et al.*, 2003a; Pentecost, 2005; Liu *et al.*, 2006a). Las variaciones significativas de la temperatura en los tres sectores estuvieron asociadas al gradiente altitudinal y al efecto de la laguna Papacocha. Además, hay que considerar que este sector tiene una considerable cobertura vegetal de ribera que limita la radiación solar directa y evita su rápido calentamiento. Finalmente, los cambios longitudinales del oxígeno disuelto estuvieron relacionados inversamente con la temperatura del agua.

Apoyándonos en los resultados estadísticos del ANOVA y el MSD, podemos señalar que los factores particulares de cada tramo son tan influyentes en su caracterización hidroquímica, que los tres sectores se comportan de una manera muy diferente entre

sí, desligándose de los modelos esperados de variación longitudinal (Drysdale *et al.*, 2002; Pentecost, 2005)

Variaciones diurnas

Las fluctuaciones diurnas sólo fueron significativas para la temperatura, oxígeno disuelto y conductividad, presentando el resto de las variables cambios no significativos y sin regularidad distinguible, especialmente en el sector de Uchuchaca. Esto concuerda con otros estudios que mencionan que las aguas cercanas a las surgencias no presentan patrones diurnos reconocibles en algunas variables (Liu *et al.*, 2006a; Liu *et al.*, 2007).

En cuanto a la temperatura, la mayor amplitud térmica en Uchuchaca (5.5°C) esta relacionada con el menor volumen y velocidad de corriente presentada en este sector, condiciones que durante la época seca se incrementan, favoreciendo cambios diurnos mas drásticos de los que pudieran ocurrir durante la época lluviosa (Jacobsen & Marín, 2007). Esta amplitud térmica en Uchuchaca fue similar al mencionado para los páramos ecuatorianos de la misma altitud (5,6°C) pero mucho menor a la reportada para el altiplano boliviano (13.4°C) (Jacobsen & Marín, 2007); esto se debe a la mayor exposición solar al que esta sometido el altiplano boliviano por presentar una topografía relativamente plana en comparación a los páramos y punas.

A partir de los datos obtenidos, sugerimos que las fluctuaciones estrechamente relacionadas de la temperatura y el oxígeno disuelto en los tres sectores se deben a la influencia de los procesos de fotosíntesis y respiración, que incorporan o extraen oxígeno del sistema respectivamente, según el ciclo diurno. Las condiciones generales de flujo constante y relativamente bajo, favorecieron el desarrollo de una considerable comunidad de algas, macrófitas y briófitas, importantes agentes cuyo papel en explicar las variaciones diurnas en travertinos ha sido mencionado recientemente (Drysdale *et al.*, 2003a; Liu *et al.*, 2006a; Liu *et al.*, 2007). Así mismo, el desplazamiento de los máximos de estas variables a lo largo del gradiente altitudinal podría tener importantes repercusiones en la actividad de la comunidad de macroinvertebrados.

La principal diferencia entre los tres sectores estuvo relacionada con los picos máximos alcanzados por la temperatura y el oxígeno en los tres sectores, ya que se observa una tendencia a que estos se alcancen más temprano en los sectores ubicados aguas abajo. Así por ejemplo, el pico máximo en Papacocha se presentó a las 12h, mientras en Uchuchaca este fue alcanzado sobre las 16h.

Debido a que el flujo de iones se incrementa con la temperatura, las variaciones diurnas de la conductividad estuvieron relativamente asociadas con la amplitud térmica, especialmente en Uchuchaca, debido al menor volumen de la columna de agua (Gibbs, 1970). Otro factor que modifica la conductividad es la pluviosidad; el incremento del pico de conductividad en el segundo día de muestreo en Uchuchaca en comparación al primero estaría explicado por el evento de lluvias que se produjo sobre las 13h y que provocó un arrastre de sedimentos por escorrentía de las riberas que incrementaría la concentración iónica.

Aunque normalmente el pH no mostró diferencias diurnas significativas, en el segundo día de muestreo en Uchuchaca y Papacocha y el primero en Pachachaca se reconocieron algunos incrementos del pH durante las horas de mayor radiación asociados a la extracción del CO_2 del agua durante la fotosíntesis. Igualmente, el descenso del pH durante las horas de noche representa la influencia de la respiración que incorpora CO_2 disminuyendo el pH. Una caída considerable del pH durante el segundo día de muestreo en Pachachaca, estaría asociado al correspondiente incremento de la alcalinidad (véase Fig. 2b). En general, aunque la fotosíntesis influye en algunos cambios diurnos en el pH y el oxígeno disuelto, estamos frente a sistemas dominados por la respiración, con altas concentraciones de CO_2 que acidifican el medio, especialmente en Pachachaca.

CAPITULO IV

Distribución y estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en los depósitos de travertino de la cuenca altoandina del río Cañete (Lima, Perú)

Introducción

Muchos sistemas fluviales cársticos están caracterizados por la precipitación de carbonato de calcio, como consecuencia de la liberación del dióxido de carbono a la atmósfera en aguas con alto contenido de calcio (Ford & Pedley, 1996; Pentecost, 2005). En Europa, los sistemas con depósitos de travertinos tienen una especial importancia para la conservación de la biodiversidad debido a su sensibilidad a la contaminación del agua y su biota especializada (Pentecost & Zhaohui, 2002). La precipitación del carbonato de calcio llamado comúnmente “Travertino” o “Tufa” genera una amplia variedad morfológica en el lecho del río: cascadas, diques o barreras, lagunas y pozas están citadas entre las más comunes. Sin embargo, Carthew et al. (2003) demostraron que las morfologías cársticas generadas en zonas tropicales son más diversas que las encontradas en zonas templadas y con una mayor importancia de factores bióticos que incrementan el proceso de precipitación del travertino.

Considerando la hidroquímica y la morfología de los sistemas cársticos cabría reconocer comunidades biológicas adaptadas o influenciadas por estas típicas condiciones. Probablemente los sistemas de barreras cársticas mejor conocidos sean los de Plitvice (Croacia), diversas investigaciones realizadas en ellos han generado gran información sobre la estructura de la comunidad de macroinvertebrados, así como los diversos factores que la controlan (Habdija *et al.*, 1994; Habdija *et al.*, 2000a; Habdija *et al.*, 2004; Miliša *et al.*, 2006).

Uno de los factores que más influyen en la composición y estructura de las comunidades bentónicas en los sistemas fluviales son la presencia de materia orgánica particulada, resultado de la productividad primaria y secundaria del río (Vannote *et al.*, 1980; Allan, 1995) así como de la incorporación del material alóctono proveniente de las riberas del río (Wantzen & Wagner, 2006). La exportación y posterior retención de estos detritos en el gradiente longitudinal del río dependerá de los tipos de sustratos presentes, la cobertura vegetal asociada y la velocidad de la corriente. Estos patrones han sido reconocidos en los sistemas de travertinos, así como la manera en la que determinan los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados por Habdija *et al.* (2002) que ha señalado que la deposición del travertino genera una serie de cambios en la morfología del cauce del río que modifican la continuidad del río y sus comunidades bióticas (Habdija *et al.*, 2004).

Pero también la biogénesis del travertino influenciada por la presencia de algas y briófitas es un factor clave en la composición de la comunidad de macroinvertebrados de los ríos cársticos (Janssen *et al.*, 1999; Pentecost, 2005). Más de 200 especies de briófitas han sido reportadas desde los travertinos del mundo, que son las especies más conspicuas en los travertinos de climas templados (Pentecost & Zhaohui, 2002). Su capacidad para soportar altas corrientes las han convertido en importantes agentes que modifican la morfología del cauce, actuando también como esponjas reteniendo agua por largos periodos durante las estaciones secas, además que sus restos son incorporados a los depósitos del travertino (Pentecost, 2005). Suren (1992) consideró que dentro de las briófitas se desarrollaban microhábitats que consisten de un complejo algal-detritivo-microbiano que ofrece una amplia oferta alimenticia para macroinvertebrados. Las plantas vasculares son también encontradas frecuentemente sobre travertinos activos, pero normalmente no han recibido mayor atención debido a que no son responsables directas del incremento de la precipitación del carbonato (Pentecost, 2005). Así, estos factores pueden llegar a ser más importantes que los tradicionalmente derivados de la hipótesis del río como continuo (Vannote *et al.*, 1980; Allan, 1995).

Sin embargo, la comunidad de macroinvertebrados pueden actuar como aceleradores del proceso que origina el travertino, lo que no ha sido estudiado hasta épocas recientes. Así por ejemplo, la importancia de la familia Hydropsychidae en el incremento de la deposición de la calcita ha sido mencionada en sistemas cársticos tropicales de Australia (Drysdale, 1999; Carthew *et al.*, 2003; Drysdale *et al.*, 2003) y América del Sur (Paprocki *et al.*, 2003). Otros grupos de macroinvertebrados como quironomidos (Carthew *et al.*, 2003) y simulidos (Matoničkin *et al.*, 2006) también han sido reportados como importantes agentes que facilitan este proceso. Finalmente, la influencia del travertino sobre la autoecología de los organismos bénticos ha sido recientemente tratada: para el tricóptero *Melampophylax mucoreus* (Kock *et al.*, 2006) y para *Gammarus fossarum* (Ruff & Maier, 2000).

Aunque como se observa, el interés por el estudio de los sistemas cársticos en el mundo es creciente, en América del Sur son muy escasas las investigaciones llevadas a cabo para entender su hidroquímica o las comunidades bióticas estructuradas en estos sistemas (Ford & Pedley, 1996; Paprocki *et al.*, 2003). En la región Altoandina de Perú, la investigación es inexistente hasta el momento, por lo menos en publicaciones científicas especializadas.

Los objetivos de este capítulo fueron los siguientes: (i) caracterizar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en el área de precipitación de travertino en dos sectores caracterizados por comunidades vegetales de ribera marcadamente diferentes y (ii) determinar la influencia de los distintos tipos de hábitats en la estructura de la comunidad bentónica en ambos sectores.

Metodología

Área de estudio

El estudio se realizó en la cuenca alta del río Cañete, en la costa central del Perú, la cual nace sobre los 5000 m s.n.m. de los deshielos de la cordillera glacial del Ticlla y Pichachuarco y desemboca en el Océano Pacífico, en la costa central del Perú. La zona de estudio, ubicada entre los 3800 a 3900 m s.n.m. corresponde a una típica cuenca cárstica con precipitación de carbonato de calcio (travertino) a lo largo de toda la extensión del tramo estudiado, generando las morfologías propias de este tipo de cuencas: diques, barreras transversales, cascadas, pozas y lagunas; todas ellas formadas a partir del travertino precipitado en la cuenca. Depósitos fluvio-glaciares, morrénicos, zonas pantanosas (turberas o “bofedales”) generadas por el afloramiento de manantiales y el deshielo glaciar caracterizan la zona aguas arriba del tramo muestreado, influenciando la hidroquímica del agua y la precipitación del travertino (Megard *et al.*, 1996).

La cuenca se caracteriza por tener un corto período de precipitación intensa durante los meses de diciembre a abril y una largo período estival sin lluvias y con precipitaciones ocasionales en el resto del año. Los únicos datos de precipitación con que se cuentan para la zona de estudio corresponden al período 1964-1968 con una precipitación promedio mensual máxima es de 238,2mm en febrero y la mínima de 5,8mm en julio (ONERN, 1970).

El estudio se realizó en el mes de agosto del 2006 en dos sectores de la cuenca alta del río Cañete.

Sector Pachachaca. Ubicado a 3900 m s.n.m.; el substrato del lecho del río esta fuertemente influenciado por la precipitación del carbonato de calcio, el cual al depositarse forma estructuras compactas de formas irregulares, sobre las cuales se

desarrollan comunidades de briófitas y algunas macrófitas (*Potamogeton*). La comunidad vegetal de ribera esta conformada por pajonales de gramíneas.

Sector Papacocha. Ubicado a 3800 m s.n.m., ubicado a 500 m. aguas abajo de la desembocadura de la laguna Papacocha, la primera de las doce lagunas que conforma el sistema de travertinos de la cuenca alta del río Cañete. Esta laguna se caracteriza por la abundante vegetación de ribera, representada principalmente por poblaciones de *Escallonia resinosa*, presente en el área de muestreo. El hábitat fluvial es muy complejo y heterogéneo, con grandes poblaciones de briófitas y macrófitas (*Potamogeton* sp, *Myriophyllum* sp), vegetación de ribera sumergida (*Senecio* sp), hojarasca, troncos y ramas caídas entre otros elementos. Todas ellas desarrolladas sobre la costra de travertino precipitado en el lecho del río. La compleja estructura del bosque de ribera, determina una menor área de exposición solar, combinada con algunos claros en donde se desarrollan las comunidades de macrófitas. Las briófitas se desarrollaron indiferentemente del tipo de exposición solar.

Muestreo de macroinvertebrados

Se realizó una evaluación cuantitativa de macroinvertebrados en ambos sectores (Papacocha y Pachachaca) utilizando una red surber de 14 cm de lado y 250 µm de luz de malla. En cada sector se muestrearon tres réplicas por tipo de hábitat; la tabla 1 resume los tipos de hábitats considerados por sector así como características generales de la fisicoquímica del agua y la vegetación de orilla. En el sector de Papacocha se consideraron como hábitats representativos: (i) substrato de travertino (estructuras rocosas formadas por la acumulación de la precipitación del carbonato de calcio); dos especies de macrófitas enraizadas flotantes: (ii) *Myriophyllum* y (iii) *Potamogeton*; (iv) vegetación de ribera con estructuras vegetativas sumergidas (*Senecio*); (v) hojarasca (*Scallonia resinosa*) y dos especies de briófitas (vi) Musgo A y (vii) Musgo B. En el sector Pachachaca, mucho menos complejo, sólo se muestrearon (i) travertino; (ii) Musgo A y (iii) *Potamogeton*, ya que los otros hábitats no estuvieron presentes.

Tabla 1. Descriptores hidroquímicos, de ribera y hábitats muestreados en el área de estudio.

	Sectores	
	Papacocha	Pachachaca
Hábitats muestreados		
Travertino	X	X
Musgo A	X	X
Musgo B	X	
<i>Myriophyllum</i>	X	
<i>Potamogeton</i>	X	X
<i>Senecio</i>	X	
Hojarasca	X	
Ribera		
Vegetación	Arbórea (<i>E. resinosa</i>)	Herbácea (Gramíneas)
Exposición solar	Sombreada con claros	Expuesta totalmente
Hidroquímica		
Temperatura (°C)	12,09	13,14
Oxígeno disuelto (%Sat)	69,88	69,34
pH	6,16	5,49
Conductividad (uS/cm-1)	445,11	447,97
Alcalinidad (mg/l)	199,94	231,02
Calcio (mg/l)	101,81	99,16
Magnesio (mg/l)	11,34	9,96

Las muestras de macroinvertebrados fueron conservadas con formol a los 10%, separadas en el laboratorio y determinadas al nivel taxonómico mas detallado posible, género en la mayoría de casos, a excepción de los taxa Oligochaeta, Hydracarina, Glossiphonidae y Planariidae.

Análisis de datos

Un ANOVA Kruskal-Wallis fue aplicado en el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999) para reconocer diferencias significativas entre las variables biológicas: riqueza de taxa (S), abundancia (N), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y equidad de Pielou (J') entre los diferentes hábitats muestreados en cada sector. Así mismo, pruebas de Mann-Whitney fueron realizadas para detectar diferencias significativas de las variables biológicas entre pares de hábitats.

Se realizó un ANOSIM para detectar diferencias significativas en las comunidades de macroinvertebrados entre sectores y entre hábitats. Así mismo, para distinguir agrupaciones entre las diferentes muestras se utilizó un análisis cluster con el índice de similitud de Bray-Curtis, previa transformación logarítmica de las abundancias; este mismo índice fue aplicado para graficar la ubicación de cada muestra en el

espacio multidimensional a través de un análisis multidimensional (MDS). Finalmente, un análisis SIMPER de las abundancias transformadas logarítmicamente fue empleado para reconocer los taxa que más contribuyeron a la abundancia de cada sector y tipo de hábitat. Todos estos análisis se realizaron en el paquete estadístico PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 1994).

La asignación de los niveles tróficos a los géneros de macroinvertebrados fue realizada en la mayoría de los casos en base a investigaciones llevadas a cabo en el Neotrópico (Tomanova *et al.*, 2006; Wantzen & Wagner, 2006; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). Algunos géneros de los cuales se desconocen sus preferencias alimenticias en la región, fueron asignados según Cummins & Merritt (1996).

Resultados

Un total de 50 taxa de macroinvertebrados bentónicos distribuidos en 23 familias y 12 órdenes taxonómicos fueron colectados durante el muestreo (Anexo 1). La figura 1a muestra la distribución de la riqueza de taxa de macroinvertebrados por hábitats en Papacocha y Pachachaca. En general, en Papacocha, debido a la mayor diversidad de substratos se presenta una mayor riqueza de especies en relación a Pachachaca, excepto en el travertino, donde la riqueza promedio es mayor en Pachachaca que en Papacocha (17 y 13 taxa respectivamente). Los hábitats de las macrófitas *Myriophyllum* y *Potamogeton* en Papacocha presentaron las riquezas más altas, ambas con un promedio de 23 y 21 taxa respectivamente.

Las densidades promedio por hábitat de macroinvertebrados en Papacocha fueron considerablemente más altas, donde el hábitat colonizado por el Musgo B alcanzó un promedio máximo de 71240 indiv/m² (Fig. 1b). Las densidades más bajas se obtuvieron en el hábitat de travertino, también en Papacocha con un promedio de 2907 indiv/m². Las densidades de macroinvertebrados en *Potamogeton* y travertino en Pachachaca fueron similares entre sí, mientras la mayor densidad ocurrió en el Musgo A con un promedio de 36258 indiv/m², aun así, considerablemente menor a la densidad de macroinvertebrados en la misma briófitas en Papacocha.

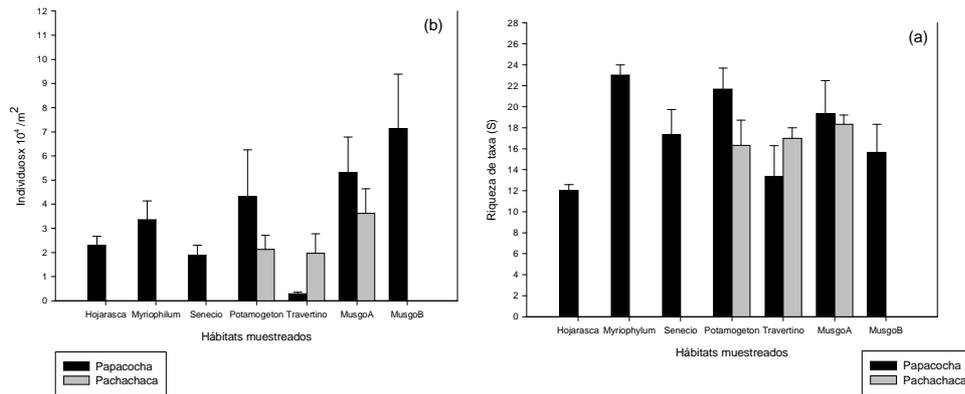


Fig. 1. Riqueza de taxa (a) y densidad (b) de macroinvertebrados en los sectores de Papacocha y Pachachaca en siete hábitats de muestreo. Se indica el promedio + e.s.

El análisis de la diversidad medida a través del índice de Shannon-Wiener (H') reportó en general diversidades bajas (Fig 2a), con promedios máximos encontrados en el Musgo A y el travertino de Pachachaca (2,14 y 2,08 respectivamente). Las diversidades mas bajas se encontraron en Papacocha en la hojarasca y el Musgo B (0,56 y 0,70 respectivamente). La distribución de la abundancia de los macroinvertebrados por sectores y hábitats se midió a través del índice de Equidad de Pielou (J'), el cual fue mayor en el travertino de Papacocha (0,82) y menor en la hojarasca del mismo lugar (0,25) (Fig. 2b).

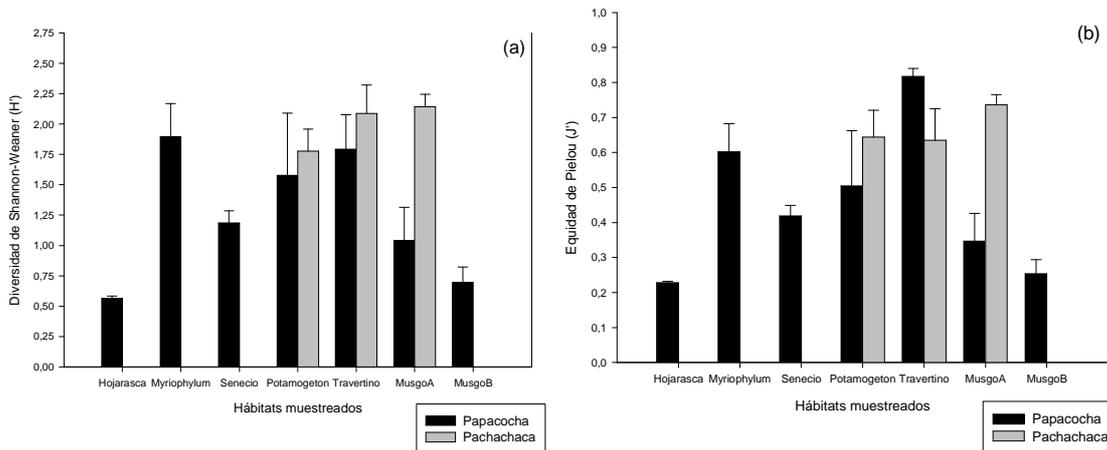


Fig.2. Índices de diversidad de Shannon (a) y equidad de Pielou (b) de macroinvertebrados en los sectores Papacocha y Pachachaca en siete hábitats de muestreo. Se indica el promedio + e.s.

Los resultados de las pruebas no paramétricas se muestran en las tablas 2 y 3. Las cuatro variables presentaron diferencias significativas en el sector de Papacocha (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$), siendo las mas frecuentes aquellas donde los hábitat

involucrados fueron travertino, hojarasca y *Senecio* (Mann-Whitney, $p < 0,05$). En el sector de Pachachaca no se detectó diferencias significativas en ninguna de las variables biológicas.

Tabla 2. ANOVA Kruskal-Wallis para las variables biológicas en los dos sectores muestreados (H = estadístico de Kruskal-Wallis, * = $p < 0,05$).

Variables Biológicas	Papacocho		Pachachaca	
	Kruskal-Wallis		Kruskal-Wallis	
	H	p	H	p
Riqueza de Taxa (S)	13,42	0,0369*	1,13	0,57 (n.s)
Abundancia (N)	14,37	0,0257*	1,68	0,43 (n.s)
Indice de Shannon (H')	13,52	0,0354*	1,86	0,39 (n.s)
Indice de Pielou(J')	11,83	0,0658*	1,69	0,42 (n.s)

Tabla 3. Pruebas de Mann-Whitney para las variables biológicas en el sector Papacocho. U= estadístico de Mann-Whitney, * = $p < 0,05$

Hábitats	S		N		H'		J'	
	U	p-Level	U	p-Level	U	p-Level	U	p-Level
Travertino - Musgo A	1,5	0,19 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*	0,00	0,05*
Travertino - Musgo B	2	0,28 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*	0,00	0,05*
Travertino - <i>Myriophyllum</i>	0	0,05*	0,00	0,05*	4,00	0,83 (n,s)	0,00	0,05*
Travertino - <i>Potamogeton</i>	1	0,13 (n,s)	0,00	0,05*	4,00	0,83 (n,s)	0,00	0,05*
Travertino - <i>Senecio</i>	2	0,28 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*	0,00	0,05*
Travertino - Hojarasca	4,5	1,0 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*	0,00	0,05*
Hojarasca - Musgo A	0	0,05*	0,00	0,05*	3,00	0,51 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)
Hojarasca - Musgo B	1	0,13 (n,s)	0,00	0,05*	3,00	0,51 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)
Hojarasca - <i>Myriophyllum</i>	0	0,05*	2,00	0,28 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*
Hojarasca - <i>Potamogeton</i>	0	0,05*	3,00	0,65 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)
Hojarasca - <i>Senecio</i>	0	0,05*	3,00	0,51 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*
<i>Senecio</i> - Musgo A	3,5	0,66 (n,s)	0,00	0,05*	4,50	1,0 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)
<i>Senecio</i> - Musgo B	2	0,28 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*	0,00	0,05*
<i>Senecio</i> - <i>Myriophyllum</i>	1	0,13 (n,s)	1,00	0,13 (n,s)	0,00	0,05*	1,00	0,13 (n,s)
<i>Senecio</i> - <i>Potamogeton</i>	1,5	0,19 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)
<i>Myriophyllum</i> - Musgo A	3	0,51 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	1,00	0,13 (n,s)	0,00	0,05*
<i>Myriophyllum</i> - Musgo B	0,5	0,08 (n,s)	1,00	0,13 (n,s)	0,00	0,05*	0,00	0,05*
<i>Myriophyllum</i> - <i>Potamogeton</i>	4	0,83 (n,s)	4,00	0,83 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)
<i>Potamogeton</i> - Musgo A	3,5	0,66 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)
<i>Potamogeton</i> - Musgo B	1	0,13 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)
Musgo A - Musgo B	2	0,28 (n,s)	3,00	0,51 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)	2,00	0,28 (n,s)

La composición porcentual de la densidad de macroinvertebrados por órdenes taxonómicos se presenta en las figuras 3a y 3b para Papacocho y Pachachaca respectivamente. Como se puede observar, el orden Amphipoda fue el más abundante de los macroinvertebrados en la mayoría de hábitats de Papacocho, especialmente en hojarasca donde representó el 87% de la abundancia total. Otros hábitats donde este orden es dominante son Musgo B (79,14%), Musgo A (73,91%) y *Potamogeton* (71,85%). En Pachachaca, los anfípodos fueron más dominantes en los substratos de travertino (49,22%); en el *Potamogeton* lo fueron los miembros del orden Ephemeroptera (47,89%) y en el Musgo A los Diptera de la familia Chironomidae (51,86%). Otros órdenes de importancia en Papacocho fueron

Ephemeroptera, en el travertino (35,09%) y en *Myriophyllum* (16,78%); los Trichoptera en *Myriophyllum* (21,03%) y los Hydracarina en *Senecio* (29,46%).

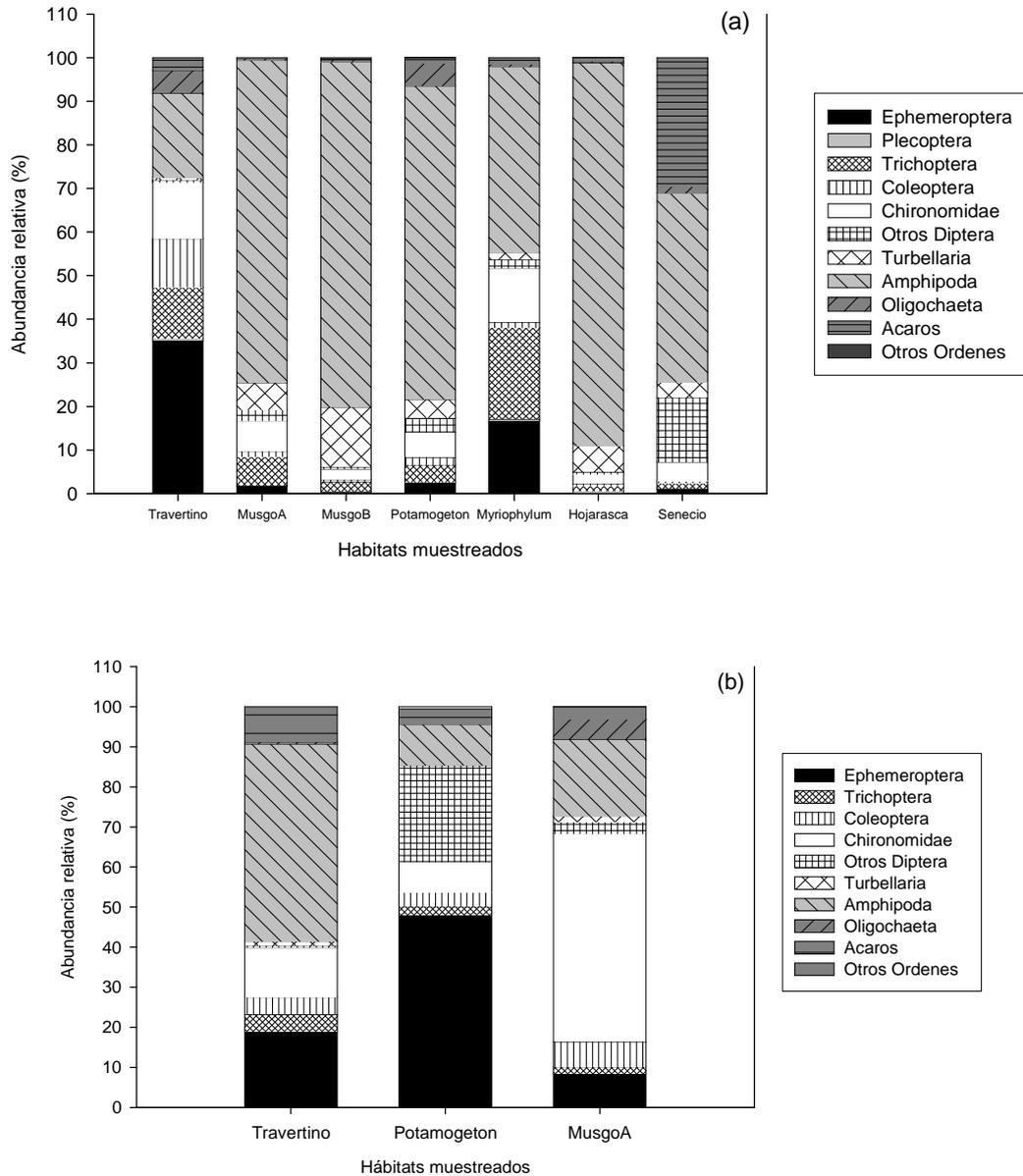


Fig.3. Composición de la abundancia relativa de los órdenes de macroinvertebrados en los sectores de Papacocha (a) y Pachachaca (b)

Al analizar las abundancias de macroinvertebrados transformadas logaritmicamente entre los dos sectores y entre los diferentes hábitats muestreados, se observó una división bastante clara en dos grupos que corresponden a los dos sectores muestreados, como se observa en el cluster de la figura 4. La única excepción, concierne a los substratos de travertino que tienden a agruparse entre ellos independientemente del sector. Adicionalmente, el análisis MDS (Fig. 5) permite

observar como los dos sectores resultan claramente diferenciados, pero también como hay diferencias extremas entre réplicas de substratos del mismo sector como en *Senecio*, hojarasca y travertino a la vez que muestra la similitud de las réplicas de otros substratos como *Musgo A* y *Potamogeton*. Así mismo, obsérvese como las réplicas de los hábitats muestreados en Pachachaca se disponen juntas en ambas figuras, lo que es coherente con la falta de diferencias significativas entre los valores de la riqueza de taxa, densidad y diversidad mostrados en los ANOVA de la tabla 2.

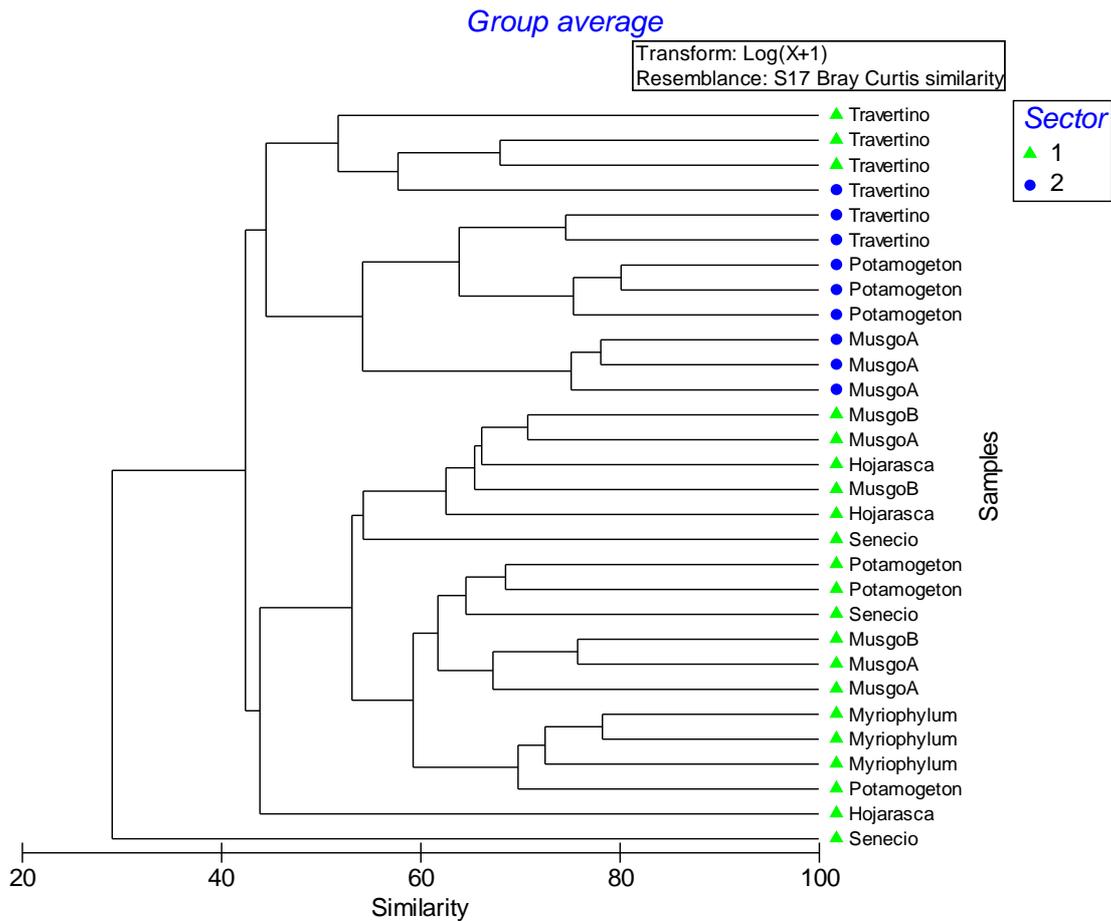


Fig. 4. Análisis de agrupación cluster de las abundancias transformadas de macroinvertebrados por hábitat y sectores de muestreo (1: Papacocha, 2: Pachachaca) aplicando el índice de similitud de Bray-Curtis.

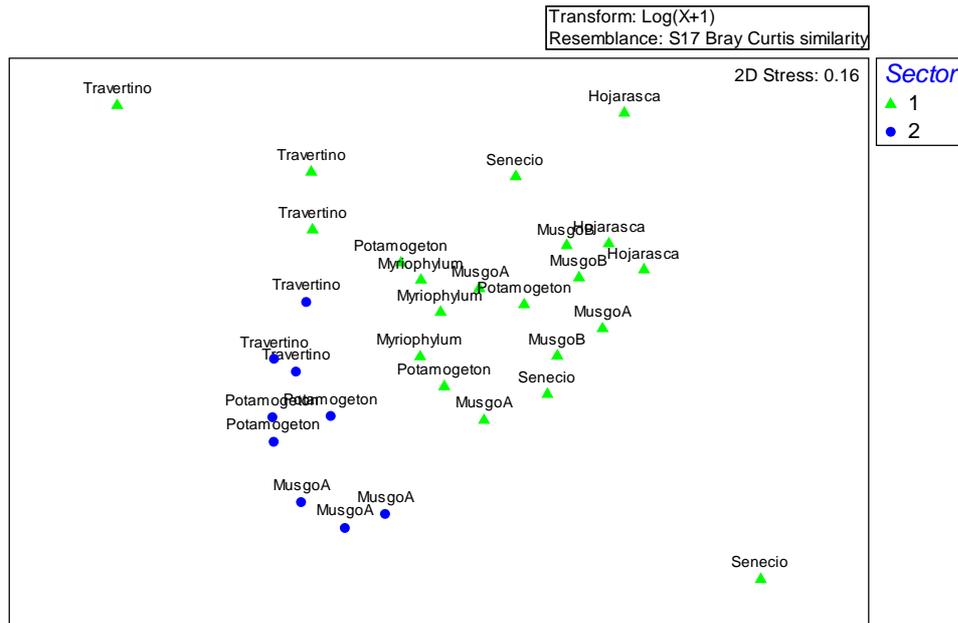


Fig. 5. Multidimensional Scaling (MDS) de las abundancias transformadas de macroinvertebrados por hábitat y sectores de muestreo (1: Papacocha, 2: Pachachaca) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis.

Para reconocer los taxa más característicos de cada hábitat se analizaron los resultados a través de un análisis SIMPER. En la tabla 4, se presenta un resumen de este análisis, con los géneros de macroinvertebrados que contribuyeron en conjunto a más del 50% de la abundancia total en los dos sectores y los siete hábitats muestreados. En relación al análisis por sectores, observamos que los géneros *Hyaella* y *Andesiops* contribuyeron de modo importante a la abundancia en ambos sectores. Así mismo, mientras que en Papacocha, Planariidae y *Ochrotrichia* representaron buena parte del 50% de la abundancia total, en Pachachaca, la abundancia de Hydracarina, *Austrelmis* y *Cricotopus* completan esta proporción.

Tabla 4. Porcentaje de similitud, similitud promedio y contribución de las especies de macroinvertebrados por sector y hábitat (Análisis SIMPER). Debajo se cada factor de agrupación se muestra su respectivo porcentaje de similitud global.

Factor de agrupación	Especie	Similitud promedio	Contribución (%)	Acumulado (%)
Sector				
Papacocha (60,63%)	<i>Hyalella</i>	15,00	24,74	24,74
	Planariidae	6,59	10,86	35,61
	<i>Ochrotrichia</i>	5,76	9,50	45,10
	<i>Andesiops</i>	5,14	8,48	53,59
Pachachaca (72,90%)	<i>Andesiops</i>	10,17	16,20	16,20
	<i>Hyalella</i>	9,27	16,20	31,13
	Hydracarinae	6,45	14,93	41,44
	<i>Austrelmis</i>	6,20	10,31	51,43
	<i>Cricotopus</i>	6,00	8,23	52,25
Hábitat				
Travertino (63,01%)	<i>Andesiops</i>	12,86	20,41	20,41
	<i>Hyalella</i>	8,97	14,24	34,65
	<i>Austrelmis</i>	7,47	11,86	46,51
	Hydracarinae	4,51	7,15	53,66
Musgo A (68,7%)	<i>Hyalella</i>	12,01	17,44	17,44
	Planariidae	5,3	7,70	25,14
	<i>Andesiops</i>	5,02	7,29	32,43
	<i>Podonomus</i>	4,95	7,19	39,62
	<i>Cricotopus</i>	4,66	6,76	46,38
	<i>Ochrotrichia</i>	4,46	6,48	52,86
Musgo B (61,70%)	<i>Hyalella</i>	20,54	33,29	33,29
	Planariidae	12,68	20,55	53,84
<i>Potamogeton</i> (68,88%)	<i>Hyalella</i>	10,14	14,72	14,72
	<i>Andesiops</i>	8,91	12,93	27,65
	<i>Austrelmis</i>	5,70	8,27	35,92
	<i>Simulium</i>	5,53	8,03	43,95
	Hydracarinae	4,96	7,19	51,15
<i>Myriophyllum</i> (74,45%)	<i>Hyalella</i>	9,68	13,00	13,00
	<i>Andesiops</i>	9,14	12,27	25,27
	<i>Ochrotrichia</i>	8,73	11,72	36,99
	<i>Rheotanytarsus</i>	6,48	8,71	45,70
	<i>Pentaneura</i>	4,48	6,01	51,71
Senecio (45,02%)	<i>Hyalella</i>	12,14	26,97	26,97
	<i>Gigantodax</i>	9,94	22,07	49,04
	Planariidae	2,96	6,57	55,62
Hojarasca (60,37%)	<i>Hyalella</i>	28,20	46,70	46,70
	Planariidae	12,27	20,33	67,03

El análisis SIMPER realizado por hábitats muestra que el Musgo A y las macrófitas *Potamogeton* y *Myriophyllum* son los hábitats que presentan un mayor número de taxa que contribuyeron a la mitad de la abundancia total en esos hábitats; de ellas, sólo *Andesiops* y *Hyalella* son comunes a los tres hábitats, los demás taxa que se distribuyeron en cada hábitat pueden apreciarse en la tabla 4. La hojarasca y el Musgo B completaron el 50% de la contribución de su abundancia con sólo dos taxa: *Hyalella* y Planariidae.

El ANOSIM no detectó diferencias significativas en las comunidades de macroinvertebrados ni entre sectores, ni entre hábitats a nivel global (Tabla 5). Sin embargo, de las 21 combinaciones posibles entre pares de hábitats, 7 presentaron un $R > 0,75$; es decir grupos muy diferentes entre hábitats y fueron en todos los casos las combinaciones entre travertino con los otros hábitats, además de la combinación *Myriophylum* y hojarasca. Así mismo, diversas combinaciones con casi indistinguibles entre sí ($R < 0,25$), tal es el caso de las combinaciones del hábitat *Senecio* con MusgoA, Musgo B y *Potamogeton*; MusgoA con MusgoB, *Myriophylum* con *Potamogeton* y Musgo B con *Potamogeton*.

Tabla 5. Resultados del ANOSIM para las diferencias entre sectores y hábitats.

Prueba para diferencias entre sectores		
Estadístico global de las muestras (R Global): 0,86		
Nivel de significancia del estadístico: 0,1%		
Número de permutaciones: 999		
Número de permutaciones iguales o superiores al R global = 0		
Prueba para diferencias entre hábitats		
Estadístico global de las muestras (R Global): 0,63		
Nivel de significancia del estadístico: 0,1%		
Número de permutaciones: 999		
Número de permutaciones iguales o superiores al R global = 0		
Pruebas entre pares de hábitats		
Grupos	R estadístico	Nivel de significancia (%)
Travertino - Musgo A	0,963 ⁺⁺⁺	1
Travertino - MusgoB	1 ⁺⁺⁺	10
Travertino - Potamogeton	0,778 ⁺⁺⁺	1
Travertino - Myriophylum	0,852 ⁺⁺⁺	10
Travertino - Hojarasca	1 ⁺⁺⁺	10
Travertino - Senecio	0,778 ⁺⁺⁺	10
Musgo A - MusgoB	0,148 ^o	80
MusgoA - Potamogeton	0,611	2
MusgoA - Myriophylum	0,667	10
MusgoA - Hojarasca	0,667	10
MusgoA - Senecio	0,185 ^o	20
MusgoB - Potamogeton	0,222 ^o	20
MusgoB - Myriophylum	0,704	10
MusgoB - Hojarasca	0,296	10
MusgoB - Senecio	0,185 ^o	20
Potamogeton - Myriophylum	0,185 ^o	20
Potamogeton - Hojarasca	0,704	10
Potamogeton - Senecio	0,259 ^o	10
Myriophylum - Hojarasca	1 ⁺⁺⁺	10
Myriophylum - Senecio	0,63	10
Hojarasca - Senecio	0,481	10

+++ indica combinaciones con $R > 0,75$: grupos muy separados
^o indica combinaciones con $R < 0,75$: grupos semejantes

Los niveles tróficos asignados a cada taxa de macroinvertebrados se presentan en el anexo 1 y la distribución de cada grupo funcional trófico en cada hábitat se muestra

en la figura 6. El nivel trófico mejor representado en nuestro estudio fueron los trituradores de materia orgánica particulada gruesa, asumiendo la ubicación de los anfípodos dentro de este nivel trófico según Cummins *et al.* (2005). Este grupo, alcanza el 88.3% de la hojarasca y el 79% del Musgo B. Otro taxa triturador fue el plecoptero *Claudioperla*, pero con densidades mucho menores a *Hyaella*. El siguiente grupo funcional de importancia son los recolectores de detritos finos los cuales representan el 37,36% de los macroinvertebrados presentes en el travertino y el 32,52% del Musgo A. Diversos géneros de la familia Chironomidae están agrupados dentro de este grupo (*Podonomus*, *Eukiefferiella*, *Cricotopus*, *Limnophyes*, *Parametriocnemus*, *Corynoneura*), así como efemerópteros (*Andesiops*, *Meridialaris*), coleopteros elmidos (*Austrelmis*) y oligoquetos están entre los mas representativos.

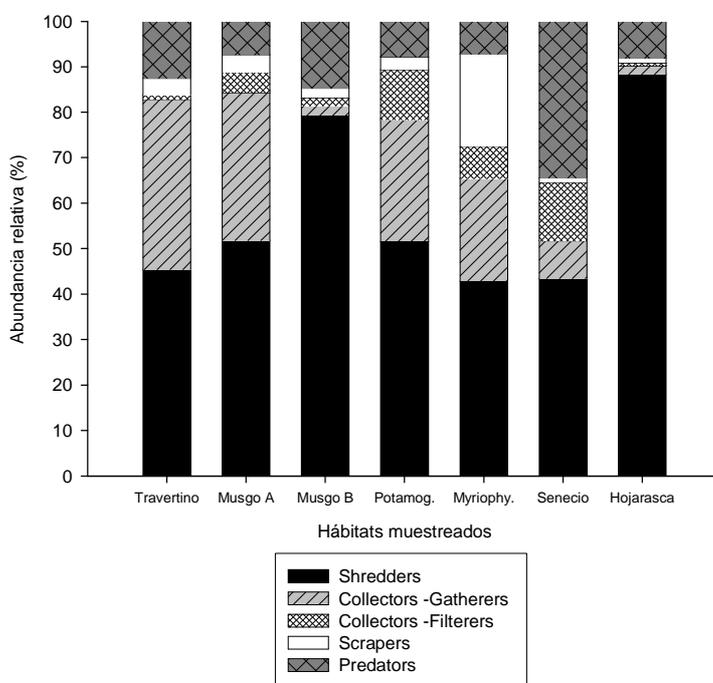


Fig. 6. Distribución de la abundancia relativa de los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en los hábitats muestreados

Los filtradores de detritos finos representados principalmente por simúlidos (*Simulium*, *Gigantodax*) y el quironómido *Rheotanytarsus*, sólo fueron importantes en hábitats asociados a flujos constantes: *Senecio* (12,88%) y *Potamogeton* (11%). Los raspadores de perifiton sólo tuvieron cierta representatividad en el *Myriophyllum* (20,27%) y estuvieron conformados por tricópteros de la familia Hydroptilidae (*Ochrotrichia*, *Neotrichia* y *Oxyethira*) y Glossosomatidae (*Mortoniella*). Finalmente, los depredadores representados por Planariidae, Acari, el quironómido *Pentaneura* y el tricóptero *Atopsyche*, conformaron aproximadamente de un 8 a 10% de todos macroinvertebrados en todos los hábitats, a excepción del *Senecio*, en el que

representaron un 34,41%, debido principalmente a una gran población de ácaros presentes en este hábitat.

Discusión

La riqueza de taxa de los depósitos de travertino del río Cañete es mucho menor a la reportada para otros sistemas cársticos en climas templados como Plitvice en Croacia (Habdija *et al.*, 1994; Habdija *et al.*, 2002); Paderborner Hochfläche en Alemania (Meyer & Meyer, 2000; Meyer *et al.*, 2003) y Río Wye en Inglaterra (Smith *et al.*, 2003); aún cuando en nuestro estudio la determinación de la familia Chironomidae fue realizada a nivel de género.

Existen pocos casos de especies reportadas asociadas exclusivamente a sistemas de travertino, dentro de los cuales puede mencionarse al tricóptero *Smicridea travertinera* en Venezuela (Paprocki *et al.*, 2003). La mayoría de taxa reportados en travertinos de climas templados, no son exclusivos de ellos, pero si llegan a formar comunidades típicas. Prácticamente todas las familias encontradas en el río Cañete son reportadas también en travertinos de climas templados, pero con una riqueza de familias y géneros de Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera y Coleoptera considerablemente menor. Sin embargo, la composición de la comunidad bentónica no difiere mayormente de las reportadas en otras zonas altoandinas, con taxa frecuentes sobre los 3000 m s.n.m. como el plecópetero *Claudioperla* y el coleóptero *Austrelmis* (Illies, 1964). Así mismo, también fueron encontradas otras especies de amplia distribución en los Andes como los tricópteros de la familia Hydrobiosidae *Atopsyche* y *Cailloma*, los cuales son los representantes del Hemisferio Sur de los Rhyacophilidae del Hemisferio Norte (Holzenthal *et al.*, 2007), depredadores frecuentemente citados en los travertinos de climas templados (Habdija *et al.*, 2000b).

Esta evidente baja riqueza de taxa en la zona de estudio estaría explicada en primer lugar por motivos biogeográficos e históricos, los cuales han sido señalados anteriormente como responsables de la reducida riqueza de taxa de macroinvertebrados en la región altoandina (Illies, 1969; Covich, 1988; Jacobsen & Marín, 2007) independientemente de la deposición del travertino. En segundo lugar, las comunidades vegetales de ribera son estructuralmente poco complejas, con escasa incorporación de detritos orgánicos, que sirvan de fuente alimenticia a un

mayor número de taxa de macroinvertebrados. La cobertura vegetal actual de los bosques relictos de *Escallonia resinosa* en el sector de Papacocha no es suficiente para determinar cambios importantes en la composición faunística de la cuenca alta del río Cañete.

Los análisis multivariantes mostraron que sólo el hábitat del travertino presentó una mayor similitud de composición de taxa, independiente del sector en que estuviera ubicado. La composición taxonómica de los demás hábitats fue en general similar entre muestras y sectores, especialmente en Pachachaca, donde hay menor diversidad de substratos. La característica distintiva en el travertino en relación al resto de hábitats fue la presencia del efemeróptero *Meridialaris*, frecuente en el sector de Papacocha, debido a la menor velocidad de corriente y a la estructura morfológica del travertino con áreas apropiadas para refugios.

En cuanto a la distribución de las abundancias, lo más evidente fue la dominancia de *Hyaella* y *Andesiops* en todos los hábitats en mayor o menor grado, especialmente en las briófitas y en la hojarasca. La distribución de briófitas, en el cauce fluvial es indistinta en zonas expuestas o sombreadas pudiendo colonizar rápidamente áreas donde la producción primaria es baja (Suren, 1992; 1993). Además de poder albergar una comunidad de algas epifíticas, las briófitas tienen la capacidad de retener la materia orgánica particulada transportada por la corriente y generar un incremento de la estabilidad física por la reducción de la velocidad de la corriente (Stewart & Davis, 1990; Suren; 1992; 1993; Finlay & Borden, 1994). Este conjunto de condiciones favorables permitieron albergar las elevadas densidades de macroinvertebrados especialmente *Hyaella* y *Andesiops*, dominantes en ambas especies de briófitas y responsables de los bajos índices de equidad.

Sin embargo, la composición de cada hábitat estuvo modificada por el efecto de otros factores, como la diferente exposición a solar a la que estuvieron sometidos o la velocidad de la corriente. Así por ejemplo, la mayor riqueza en *Myriophyllum*, *Potamogeton* y Musgo A en Papacocha se explicaría por la mayor exposición solar a la que estuvieron sometidos y que favorecería el desarrollo de un perifiton aprovechable por diferentes taxa. La importancia del desarrollo de las algas epifíticas como fuente de alimento para macroinvertebrados en hábitats expuestos en comparación a sombreados ha sido demostrada, modificando la riqueza y densidad de las comunidades (Suren, 1993).

Así mismo, la importancia de la velocidad de la corriente en la distribución de macroinvertebrados ha sido mencionada en otros sistemas cársticos. Habdija et al. (2000a), sugirieron que las diferencias en las densidades de especies de Simuliidae en el sistema cárstico de Plitvice, se debieron a la velocidad de la corriente y la cobertura vegetal del sustrato. En el río Cañete, aunque algunos hábitats, como Musgo A, fueron muestreados en ambientes expuestos en ambos sectores, la menor densidad en Pachachaca estuvo explicada por la mayor velocidad de la corriente que provocaría una menor retención de detritos orgánicos disponibles y una disminución de la estabilidad física (Suren, 1992). Por el contrario, la mayor densidad de invertebrados en Musgo B en Papacocha indicaría una mayor retención de detritos, por su cercanía con los arbustos y también por la menor velocidad de corriente a la que estuvo sometido.

En *Myriophyllum* se desarrolló una comunidad que además de estar dominada por *Hyaella* y *Andesiops* tuvo una mayor frecuencia de ciertos taxa asociados a raspadores de perifiton como los Hydroptilidae (*Ochrotrichia*, *Neotrochia* y *Oxyethira*). De los análisis del SIMPER se observa que aunque estos tricópteros se desarrollaron también sobre otras coberturas vegetales expuestas al sol, fue sobre esta macrófita en la que prosperaron de forma muy abundante. Por lo tanto su mayor densidad en esta macrófita se relacionaría a una combinación de disponibilidad de alimento y un adecuado soporte físico para la fijación de sus estuches proporcionado por la compleja arquitectura de los *Myriophyllum*.

Los resultados del SIMPER, el MDS y la agrupación Cluster sugirieron que los hábitats menos similares entre sí en cuanto a su composición de taxa fueron *Senecio* y hojarasca. En el caso de *Senecio*, se trataría de un hábitat poco especializado, con comunidades formadas por especies oportunistas que explotan los recursos presentes, pero que también pueden desarrollarse en cualquier otro lugar. En la hojarasca, la exclusividad del recurso alimenticio, las condiciones casi lénticas y la escasa exposición solar condicionaron la existencia de una comunidad dominada casi en su totalidad por *Hyaella* y Planariidae, taxa presentes en todos los demás hábitats, por lo que el grado de similitud con los otros sustratos fue mínimo.

A diferencia de sistemas fluviales de regiones templadas, la mayoría de estudios de sistemas fluviales neotropicales han señalado que el proceso de trituración de

materia orgánica particulada gruesa por parte de macroinvertebrados es de poca importancia (Pringle & Ramirez, 1998; Capello *et al.*, 2004; Wantzen & Wagner, 2006) en relación al llevado a cabo por descomposición microbiana (Irons *et al.*, 1994) y crustáceos decápodos (Henderson & Walter, 1986; Pringle *et al.*, 1993; Pringle & Hamazaki, 1998); o bien los detritos son transportados directamente río abajo sin ser aprovechado por las comunidades bióticas debido a las fuertes crecidas durante las épocas de lluvia. Sin embargo, la información señalada recoge experiencias llevadas a cabo principalmente en ríos amazónicos (Henderson & Walker, 1986; Wantzen & Wagner, 2006) o en el bosque tropical de Centroamérica y el Caribe (Pringle & Ramirez, 1998). En los travertinos del río Cañete es notoria la menor riqueza y abundancia de taxa trituradores frecuentes en otros travertinos climas templados (Habdija *et al.*, 2002).

En las regiones templadas el rol triturador de los anfípodos es de suma importancia y está claramente determinado (Cummins *et al.*, 2005); sin embargo en la región neotropical esta asignación no es del todo clara. Recientemente, Capello *et al.* (2004) y Wantzen & Wagner (2006) señalaron la escasa abundancia de *Hyaella* en estudios realizados en la llanura Amazónica y sostuvieron que su rol trófico debería ser principalmente el de raspador y depredador mas que triturador. A diferencia de estos estudios, en los travertinos del río Cañete y en general en muchas regiones altoandinas, *Hyaella* es uno de los taxa más frecuentes (Peralta, 2001), especialmente asociado a briófitas. Sin embargo, considerando el escaso ingreso de materia orgánica particulada gruesa por la escasa cobertura vegetal, su rol trófico como triturador es claramente discutible. Su dominancia sobre las briófitas independientemente del grado de exposición solar, indicaría que se comporta como recolector de detritos transportados por la corriente; además se le encontró asociado a otros taxa considerados también dentro de este rol trófico *Cricotopus*, *Podonomus* y *Limnophyes*. Por otro lado, también fue evidente su dominancia casi absoluta sobre la hojarasca de *Escallonia resinosa* en Papacocha. Debido a esto es probable que en los ríos altoandinos, *Hyaella* se comporte tanto como triturador de materia orgánica particulada gruesa como recolector de materia orgánica particulada fina. Un estudio mas detallado al respecto, es presentado en el capítulo 5 de esta tesis.

La ausencia de la actividad trituradora por parte de los tricópteros en los travertinos del río Cañete, difiere mucho de los mencionados en las zonas templadas, donde diversos géneros, ubicados en familias como Limnephilidae, Leptoceridae y

Sericostomatidae representan un eslabón importante en el procesamiento de la materia orgánica particulada gruesa (Habdija *et al.*, 2002). Ningún Limnephilidae fue colectado, aunque en otros tramos del río fuera del área muestreada, el género *Anomalocosmoecus*, de amplia distribución altoandina (Illies, 1964), fue frecuente en rocas con y sin precipitación de travertino en toda la cuenca alta del río Cañete, por lo que es poco probable que este género pueda ser considerado como un triturador en ríos altoandinos, siendo probablemente un raspador de perifiton. De igual manera, también es notoria la ausencia de plecópteros trituradores como Nemouridae y Leuctridae; todos ellos frecuentes en ríos templados (Habdija *et al.*, 1994; Habdija *et al.*, 2002), aunque es probable que su ausencia se deba a motivos biogeográficos (McLellan & Zwick, 2007). Sólo el plecóptero de la familia Gripopterygidae *Claudioperla*, considerado como triturador (Wantzen & Wagner, 2006) fue encontrado en la zona de estudio pero con densidades muy bajas.

Otra diferencia importante en la estructura trófica de los sistemas cársticos del río Cañete en comparación a los reportados en otras zonas del mundo, es la baja riqueza de taxas filtradores, es particularmente notoria la ausencia de tricópteros de la familia Hydropsychidae, cuya importancia en el incremento de la deposición del travertino fue estudiada en Australia (Drysdale, 1999; Drysdale *et al.*, 2003) y Venezuela (Paprocki *et al.*, 2003). En los travertinos del río Cañete, el rol funcional de esta familia estaría siendo cubierto por *Simulium*, *Gigantodax* y en menor grado por *Rheotanytarsus*.

Aunque muchos géneros de la familia Hydroptilidae son considerados como recolectores de materia orgánica particulada fina en regiones templadas (Merritt & Cummins, 1996; Habdija *et al.*, 2004), en América del Sur cumplen primariamente el rol de raspadores de perifiton (Tomanova *et al.*, 2006; Wantzen & Wagner, 2006). Como se ha mencionado anteriormente, esta familia fue colectada principalmente sobre *Myriophyllum* y briófitas, que por su tipo de arquitectura física facilitan la fijación de los estuches de Hydroptilidae y también les proporcionan alimento por la comunidad de algas epifíticas que crecen sobre ellas. Probablemente en los travertinos del río Cañete los géneros de Hydroptilidae, especialmente *Ochrotrichia*, cumplan el rol trófico de raspadores que en travertinos de climas templados es cubierto por la gran diversidad y abundancia de gasterópodos, que a pesar de tener condiciones adecuadas para su desarrollo como altas concentraciones de calcio en el agua, no fueron colectados durante nuestro muestreo. Aunque la ausencia de

gasterópodos en algunos ríos con depósitos de travertinos se debería según Pentecost (2005) a la dificultad en el movimiento de búsqueda de alimento sobre las capas del travertino, considerables poblaciones de gasterópodos han sido encontrados en Plitvice (Habdija *et al.*, 1994).

La composición de los depredadores en el río Cañete es similar a la reportada en Plitvice (Habdija *et al.*, 1994), excepto por que el nicho ecológico de la familia Rhyacophilidae es ocupada por Hydrobiosidae, ambas familias filogenéticamente muy cercanas y aunque sus poblaciones no fueron muy elevadas, debido a su gran tamaño normalmente contribuyen en cerca del 50% de la biomasa total de depredadores del travertino en Plitvice (Habdija *et al.*, 2002). Así mismo, representantes de Hydracarina, estuvieron ocasionalmente presentes altas densidades, como en las hojas y raíces de *Senecio*.

En conclusión, de todo lo anteriormente señalado, las comunidades de macroinvertebrados de los travertinos altoandinos de la cuenca alta del río Cañete, aunque con algunas semejanzas con sus análogos de los climas templados, presentan peculiaridades no reportadas anteriormente en la literatura de ríos cársticos. Una menor riqueza de taxa es evidente y sugerimos que podría ser explicada principalmente por razones biogeográficas e históricas, considerando la baja biodiversidad de las regiones altoandinas, independiente de la precipitación del travertino. No se reconoció ninguna comunidad típica en ninguno de los dos sectores ni en los hábitats muestreados. Aunque los géneros *Hyaella* y *Andesiops*, dominan en casi todos los hábitats, su presencia y la de otros taxa, están más condicionados por la distribución del tipo de substrato alimenticio y la velocidad de la corriente, que por el tipo de hábitat específico. Sólo la distribución de los géneros de Hydroptilidae parece estar favorecida por la arquitectura física de *Myryophylum*. La composición trófica de la comunidad está fuertemente influenciada por el escaso ingreso de material alóctono proveniente de la ribera, por lo que la actividad trituradora de materia orgánica particulada gruesa debe ser menor en comparada a la recolección de detritos finos. El rol trófico de *Hyaella*, el taxa más abundante, es aún incierto y requiere estudios detallados de su ecología trófica, aunque nuestras observaciones sugieren un considerable nivel omnivorismo.

Anexo 1. Distribución por sectores y hábitats de los macroinvertebrados bentónicos en la cuenca alta del río Cañete y grupos funcionales tróficos (GFT) de cada uno de ellos: (SHR=Trituradores, CG= Recolectores, CF= Filtradores, SCR= Raspadores, P= Depredadores). Datos de abundancia media (ind/m²).

		Papacocho						Pachachaca			GFT	
		Travertino	Musgo A	Musgo B	Potamogeton	Myriophyllum	Hojarasca	Senecio	Travertino	Musgo A	Potamogeton	
Baetidae	<i>Andesiops</i>	47	55	19	61	329	1	8	219	180	600	CG
Leptophlebiidae	<i>Meridialaris</i>	13	0	0	1	2	1	4	0	0	0	CG
Aeshnidae	<i>Aeshna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	P
Gryptopterygidae	<i>Claudioperla</i>	1	2	3	6	6	7	1	0	0	0	SHR
Corixidae	Undet.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	CG
Hydrobioscidae	<i>Atopsyche</i>	7	11	8	2	15	1	4	14	32	20	P
Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	5	195	84	81	358	12	8	13	5	7	SCR
	<i>Neotrichia</i>	5	2	1	2	16	0	1	11	0	2	SCR
	<i>Oxyethira</i>	3	0	1	15	26	2	1	0	0	0	SCR
Glossosomatidae	<i>Mortoniella</i>	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	SCR
Elmidae	<i>Austrelmis</i>	19	42	19	42	23	7	5	48	132	44	CG
	<i>Neoelmis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	CG
Hydraenidae	<i>Ochthebius</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	SCR
Limoniidae	<i>Hexatoma</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	P
	<i>Limonia</i>	0	0	2	0	1	0	5	0	0	0	CG
	<i>Molophilus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	CG
Chironomidae	<i>Podonomus</i>	0	37	16	2	1	1	2	5	271	2	CG
	<i>Podonomopsis</i>	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	CG
	<i>Parochlus</i>	0	2	1	0	0	1	0	0	1	0	CG
	<i>Corynoneura</i>	0	5	3	7	11	4	1	3	8	51	CG
	<i>Thienemanniella</i>	0	0	0	1	0	0	0	17	0	3	CG
	<i>Pentaneura</i>	6	3	2	45	38	15	1	15	5	11	P
	<i>Hudsonimyia</i>	2	2	5	19	27	0	3	0	0	0	P
	<i>Eukiefferiella</i>	0	3	0	4	2	0	0	0	58	0	CG
	<i>Cardiocladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	CG
<i>Limnophyes</i>	0	1	0	0	1	3	19	4	280	9	CG	

Anexo 1. Continuación

		Papacocho							Pachachaca			GFT
		Travertino	Musgo A	Musgo B	Potamogeton	Myriophyllum	Hojarasca	Senecio	Travertino	Musgo A	Potamogeton	
	<i>Cricotopus</i>	6	4	0	24	32	0	1	94	454	14	CG
	<i>Paratrichocladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	CG
	<i>Parakiefferiella</i>	0	14	0	0	0	0	0	1	0	3	CG
	<i>Parametriocnemus</i>	2	12	0	0	1	0	0	0	23	0	CG
	<i>Metriocnemus</i>	0	0	1	0	0	3	5	0	0	0	CG
	<i>Rheocricotopus</i>	0	9	11	2	26	0	4	0	0	0	CG
	<i>Paracladius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	CG
	<i>Polypedilum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	SHR
	<i>Tanytarsus</i>	2	1	0	35	24	0	0	4	0	0	CF
	<i>Rheotanytarsus</i>	4	125	65	6	82	2	8	0	2	2	CF
Psychodidae	<i>Pyschoda</i>	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	CG
Simuliidae	<i>Simulium</i>	0	16	0	29	1	0	18	2	51	206	CF
	<i>Gigantodax</i>	0	42	9	44	32	7	117	1	0	96	CF
Empididae	<i>Neoplasta</i>	1	18	6	7	3	0	8	2	12	0	P
	<i>Clinocera</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	P
Muscidae	<i>Limnophora</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	P
	<i>Lispe</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	P
Planariidae	Undet.	1	195	575	105	32	81	39	12	30	0	P
Hyalellidae	<i>Hyalella</i>	33	2312	3315	1820	840	1180	481	568	408	128	SHR
Glossiphonidae	Undet.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	P
Lumbricidae	Undet.	6	13	21	91	15	1	18	0	0	0	CG
Undet.	Undet.	3	0	0	42	0	3	0	7	107	0	CG
Hydracarinae	Undet.	5	4	5	24	16	0	3	100	49	47	P
Acaro Negro	Undet.	0	2	15	8	11	11	324	1	17	1	P

CAPITULO V

Ecología trófica de *Hyaella* sp. en el sistema de travertinos altoandino del río Cañete, Perú

Introducción

El ingreso y descomposición de la materia orgánica alóctona, es considerada la principal fuente de energía en las cabeceras de los ríos y es procesada continuamente río abajo a través de un conjunto de factores abióticos y bióticos (Petersen & Cummins, 1974; Vannote *et al.*, 1980; Webster & Benfield, 1986; Wallace *et al.*, 1997). Es de esperar, pues, que sea un recurso trófico para muchos organismos que viven en el río. La ecología trófica de los macroinvertebrados ha sido estudiada, ya desde Cummins (1973) y Cummins & Klug (1979) que asignaron las diferentes familias a determinados grupos funcionales tróficos, establecidos en base a sus estrategias alimenticias. Sin embargo, este modelo es adecuado en hábitats con riberas forestadas de climas templados, pero resulta difícil adecuarlo a otros ecosistemas fluviales, como los ríos de punas altoandinas, donde es frecuente que las riberas estén constituidas por poblaciones de gramíneas y otras herbáceas, que implican un escaso ingreso de material alóctono al río (García & Beck, 2006; Jacobsen, 2008). En estos tipos de ecosistemas, con limitada cobertura y entrada de vegetación de ribera decidua, la producción primaria proveniente de la comunidad del perifiton, es un mejor candidato a ser el recurso trófico dominante, (Minshall, 1978). Así mismo, en América del Sur, las estrategias alimenticias de las familias y géneros de macroinvertebrados son aún en su mayor parte desconocidas y muchos estudios utilizan la clasificación de grupos funcionales tróficos realizada para América del Norte (Tomanova *et al.*, 2006), por lo que la aplicación a ríos altoandinos debe hacerse con prudencia.

Dentro de los grupos funcionales tróficos establecidos por Cummins (1973) los trituradores o desmenuzadores de materia orgánica han sido reconocidos como el primer eslabón de la cadena trófica en ríos de cabecera, procesando el material alóctono que ingresa al río proveniente de las riberas (CPOM) y transformándolo en partículas más pequeñas (FPOM), las cuales son aprovechadas río abajo por otros grupos tróficos como colectores y filtradores (Heard & Richardson, 1995; Graça, 2001; Schlieff & Mutz, 2006). Aunque tradicionalmente, se ha asociado el incremento de sus densidades con el ingreso estacional de material alóctono durante el otoño, su importancia como iniciadores del flujo de energía en los sistemas fluviales no templados, ha sido enfatizada continuamente y su mayor o menor relevancia ampliamente discutida (Linklater, 1995; Benstead, 1996; Dudgeon & Wu, 1999; Mathuriau & Chauvet, 2002). Se ha señalado también que en ríos templados la

función de descomposición de la materia orgánica es realizada principalmente por los macroinvertebrados, mientras en regiones tropicales es de mayor importancia la actividad microbiana (Irons *et al.*, 1994).

Los anfípodos son uno de los grupos conocidos habitualmente como trituradores de hojarasca en los climas templados (Merritt & Cummins, 1996) y constituyen una parte importante en la biomasa de las comunidades de macroinvertebrados, tanto en ambientes lénticos como lóticos alrededor del mundo (Wen, 1992; Casset *et al.*, 2001); llegando en algunos casos a constituir hasta el 20 % de todos los macroinvertebrados (e.g. Lago Titicaca; Dejoux, 1991). Se les encuentran asociados a muchos tipos de microhábitats, tales como substratos duros, macrófitas, algas, briófitas y hojarasca (Muskó, 1992; Peralta, 2001; Da Silva & Bond-Buckup, 2008) y son considerados como un grupo clave en la incorporación de energía desde el material alóctono de ribera a la red trófica de los ríos (Wallace *et al.*, 1997; Graça *et al.*, 2001). Mientras en Europa es frecuente el género *Gammarus*, en América del Sur, *Hyaella*, es el único género epigeo de Amphipoda con aproximadamente 40 especies descritas, pero con una taxonomía compleja y en realidad la verdadera riqueza de especies es aun desconocida (Peralta, 2001).

Aunque tradicionalmente el género *Gammarus* es reconocido como un triturador oportunista de hojarasca (Kostalos & Seymour, 1976; Cummins & Klug, 1979; Tachet *et al.*, 1987; Dangles & Guerold, 2001; Schlieff & Mutz, 2006; Kinsey *et al.*, 2007), experimentalmente puede presentar una alta selectividad por determinados tipos de alimentos (Friberg & Jacobsen, 1994), por lo que su condición de triturador ha sido discutida recientemente. Así por ejemplo, algunas investigaciones han demostrado sus hábitos predadores, aún cuando un substrato vegetal se encontró disponible (Mulholland *et al.*, 2000; Kelly *et al.*, 2002). En el caso de *Hyaella*, su amplia distribución en todo tipo de ríos, hace pensar que su rol trófico dependerá tanto de los recursos alimenticios presentes en el sistema como de las posibles preferencias propias de cada especie. Por ejemplo, Hargrave (1970) reportó que, aunque *H. azteca* puede ser omnívoro, se alimenta principalmente de algas y bacterias asociadas con sedimentos y macrófitas; mientras que Casset *et al.* (2001) encontraron en el río Lujan (Argentina), dos especies de *Hyaella* compartiendo el mismo hábitat, *H. curvispina* que se alimentaba del fitobentos y otra especie no determinada, que lo hacía predando sobre la primera. De la misma manera, la especialización del microhábitat y la consiguiente distribución de los recursos

alimenticios permitieron la coexistencia de dos especies simpátricas en Brasil: *H. pleocuta* y *H. castroi* (Dutra *et al.*, 2007; Da Silva & Bond-Buckup, 2008).

También hay que tener en cuenta que la introducción de especies vegetales exóticas en las riberas de los ríos, ha sugerido que puede provocar cambios en los procesos tróficos, alterando la cantidad, calidad y tiempo de residencia de los detritos alóctonos en los ríos (Casas & Gessner, 1999; Yeates & Barmuta, 1999) y consecuentemente en la composición y funcionamiento de la comunidad de macroinvertebrados (Lester *et al.*, 1994; Canhoto & Graça, 1995). En muchas regiones de los Andes, la acentuada deforestación de los bosques nativos y la introducción de especies exóticas como *Eucalyptus globulus* y *Pinus*, spp han generado un cambio brusco en la composición de las riberas andinas, cuyo efecto potencial en los procesos tróficos y en general en la comunidad de macroinvertebrados es aun desconocido.

La preferencia de una u otra especie de hojarasca por parte de un organismo desmenuzador (independientemente de si se trata de especies nativas o autoctonas), depende de varios factores, entre ellos la dureza de las hojas, la concentración de nutrientes y la presencia de compuestos secundarios nocivos (Yeates & Barmuta, 1999; Graça, 2001). Así por ejemplo, Canhoto & Graça (1995) encontraron bajo condiciones de laboratorio, que el desmenuzador *Tipula lateralis* prefería alimentarse de hojas de aliso *Alnus glutinosa*, especie nativa de Europa; mientras rechazaba las de otras especies nativas (*Quercus faginea*) o introducidas (*E. globulus*). Debido a esta selectividad y considerando que es la vegetación de ribera la fuente del material alóctono que ingresa al río, sabemos que el tipo de vegetación de ribera tiene un gran potencial para condicionar la diversidad y abundancia de los grupos funcionales tróficos en los ecosistemas fluviales (Graça, 2001).

Por todo ello, considerando la importancia de *Hyalella* en la composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en la cuenca alta del río Cañete (Capítulos 1 y 4 de esta tesis) y la evidencia de la introducción de especies vegetales exóticas en las riberas altoandinas (especialmente *Eucalyptus*) nuestros objetivos fueron dos: (i): Determinar la alimentación de *Hyalella* en la cuenca alta del río Cañete y (ii): Evaluar el consumo de *Hyalella* frente a dos tipos de hojarasca: una proveniente de una especie vegetal autóctona como *Polylepis* spp. y otra de una

especie vegetal introducida, de muy amplia distribución en los Andes, como *E. globulus*.

Metodología

Área de estudio

El presente trabajo se realizó en la localidad de Papacocha, en la cuenca alta del río Cañete (3800 m s.n.m.), 500 metros río abajo de la desembocadura de la laguna del mismo nombre y cercano al poblado de Vilca (Capítulo 4 de esta tesis). El hábitat fluvial fue muy complejo y heterogéneo, con importantes poblaciones de briófitas y macrófitas, vegetación de ribera sumergida, hojarasca, troncos y ramas caídas entre otros elementos. Todos estos elementos estaban dispuestos sobre la costra de travertino precipitado en el lecho del río. La compleja estructura de la vegetación de ribera, formada por la especie arbórea *Escallonia resinosa* (de hasta cinco metros de altura) permitió la presencia de áreas de muy baja exposición solar, combinada con algunos claros en donde se desarrollaron las comunidades de macrófitas; mientras que los briófitos aparentemente se desarrollaron indiferentes del tipo de exposición solar. Para mas detalles del punto de muestreo, mirar el capítulo 4 de esta tesis.

Contenido intestinal de *Hyaella* sp

Para analizar la alimentación de *Hyaella* sp, se examinó el contenido intestinal de 10 individuos recolectados de todos los presentes en cada uno de los cinco hábitats del muestreo cuantitativo de macroinvertebrados realizados en la localidad de Papacocha (Capítulo 4 de esta tesis): *Potamogeton*, *Myriophyllum*, hojarasca de *Escallonia resinosa* Musgo 1 y travertino.

Con ayuda de pinzas y estiletes finos, se disectó cada individuo y se extrajo el intestino. Seguidamente, se prepararon dos láminas portaobjetos por cada hábitat, cada una con el contenido de cinco intestinos. Todos los intestinos estuvieron completamente ocupados, por lo que no hubo diferencias en el % de llenado de los mismos entre individuos. El medio utilizado para la preparación fue glicerina, sobre el cual se abrió y extendió cada intestino y se colocó una pequeña lamina cubreobjeto. El análisis de la composición de los contenidos intestinales se realizó estimando en cada uno de los campos visuales de los que se componía cada intestino, los porcentajes de ocupación de las categorías de substratos establecidas: materia orgánica particulada gruesa (CPOM: >1mm), materia orgánica particulada fina (FPOM:

<1mm), algas, quitina y mineral. Los campos visuales analizados mediante microscopio, tuvieron una magnificación de 100X.

Tasa de consumo de *Hyalella* sp frente a dos tipos de hojarasca

Se prepararon 10 bolsas de malla (10 x 8cm) de 250 micras de apertura, conteniendo hojas recientemente caídas y de similar tamaño de *E. globulus* (5) y *Polylepis* spp. (5), ambas provenientes de zonas relativamente cercanas al lugar de estudio. Seguidamente, se dejaron sumergidas por un periodo de acondicionamiento de 14 días en el cauce del río. Posteriormente, se extrajeron del agua y las hojas se dejaron secar a temperatura de ambiente. Se construyeron 30 “cámaras de alimentación” que consistieron en botes de plástico de 10 cm. de largo y 4 cm. de ancho. Ambos extremos fueron sellados con una malla de 250 micras de apertura. Dentro de cada cámara se colocaron 20 individuos de *Hyalella* sp de último estadio de desarrollo. Luego, a la mitad de las cámaras se les incorporaron cinco hojas de *Polylepis* spp. y a la otra mitad se les agregaron una hoja de *E. globulus*. Previamente, se registró el peso total húmedo de las hojas de cada cámara. Adicionalmente, se prepararon 10 “cámaras de alimentación control” sin individuos de *Hyalella* sp y conteniendo solamente *E. globulus* (5) y *Polylepis* spp. (5), con la finalidad de evaluar la pérdida de peso de las hojas sin la intervención del anfípodo. Las cámaras fueron colocadas por un período de tres días en zonas de rápidos y atadas con cuerdas a la vegetación de orilla para evitar que fueran arrastradas por la corriente. Luego de ese tiempo, las cámaras fueron recuperadas del río, registrándose el número de individuos de *Hyalella* sp encontrados en cada bote, así como el peso húmedo de las hojas. Posteriormente las hojas fueron llevadas al laboratorio y secadas por 3 días a 60°C, para obtener los respectivos pesos secos. Adicionalmente, se llevaron a laboratorio 40 hojas acondicionadas de ambas especies, de idénticas características a las que se usaron en las cámaras de alimentación; se secaron por 3 días a 60°C y se obtuvieron los respectivos pesos secos. A partir de estos datos, se obtuvo la proporción de humedad de ambas especies y un factor de conversión para cada una de ellas (0,47 para *E. globulus* y 0,60 para *Polylepis* spp.) con el cual se estimó el peso seco inicial de las hojas de cada bote antes del inicio del experimento, el cual por razones logísticas del muestreo no fue posible registrar. El consumo de hojas fue expresado como mg. de peso seco de las hojas ingerido durante el experimento y fue igual al peso seco estimado inicial menos el peso seco final.

Análisis de datos

Los datos de la composición del contenido intestinal de *Hyalella* sp. al no presentar normalidad, se analizaron mediante un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis y pruebas pareadas de Mann-Whitney para detectar diferencias significativas ($p < 0,05$ y $p < 0,001$) entre los diferentes tipos de hábitats muestreados. Estas pruebas, junto con los estadísticos descriptivos de variabilidad y los diagramas de cajas se realizaron en el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 1999).

Resultados

Contenido intestinal de *Hyalella* sp

La composición de los contenidos intestinales de *Hyalella* sp se muestra en la figura 1. El principal componente de la dieta de *Hyalella* sp en la mayoría de hábitats fue el FPOM, especialmente en travertino con una media de 69,5%, en *Myriophyllum* con 58,5% y en musgo 1 con 56,8%. El único hábitat en el que el CPOM tuvo un mayor aporte en la composición de la dieta fue en los individuos procedentes de la hojarasca de *E. resinosa*, con una media de 68%. Aunque los dos principales componentes de la dieta de *Hyalella* fueron el CPOM y el FPOM, es relevante mencionar la considerable proporción de mineral (precipitado de carbonato de calcio) encontrado en los intestinos provenientes de la mayoría de los hábitats. La presencia de restos de quitina en la dieta, indicador de un comportamiento predador frente a otros macroinvertebrados, estuvo presente en casi todos los individuos analizados (excepto los procedentes del hábitat travertino) aunque su aporte porcentual fue relativamente bajo en comparación a los otros componentes.

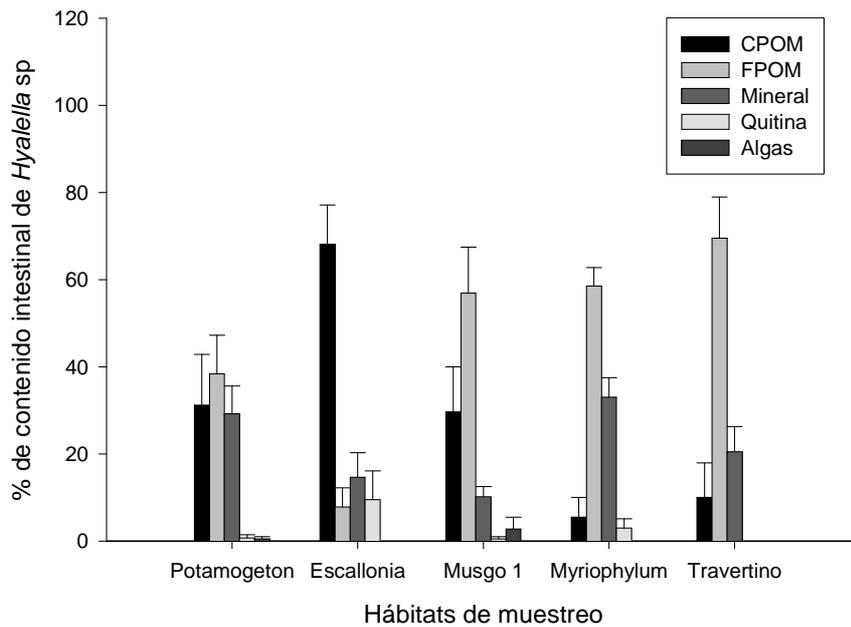


Fig. 1. Composición porcentual del contenido intestinal de *Hyaella* sp en los distintos hábitats muestreados (las barras indican +ES.).

La prueba de Kruskal-Wallis (Tabla 1) detectó diferencias significativas en el aporte del FPOM ($p < 0,001$) y de CPOM y Mineral ($p < 0,05$) a la dieta de *Hyaella* sp, colectados en los cinco hábitats. Estas diferencias fueron analizadas posteriormente con la prueba de Mann-Whitney ($p < 0,05$) (Tabla 2) mostrando las mayores y menores contribuciones significativas del CPOM y el FPOM, respectivamente, en la dieta de los individuos colectados en la hojarasca de *E. resinosa* en relación al resto de hábitats.

Tabla 1. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para las diferencias entre los componentes de la dieta de *Hyaella* sp. en cinco hábitats. (* = $p < 0,05$ ** = $p < 0,001$)

	χ^2	df	p	Significancia
CPOM	17,6	4	0,0015	**
FPOM	11	4	0,0265	*
Mineral	15,2	4	0,043	**
Quitina	2,65	4	0,6177	n.s
Algas	3,125	4	0,5371	n.s

Tabla 2. Pruebas de Mann-Whitney para las diferencias de los componentes significativos de la dieta de *Hyalella* sp. entre pares de hábitats muestreados ($p < 0,05$).

	CPOM			FPOM			Mineral		
	U	Z	p-level	U	Z	p-level	U	Z	p-level
<i>Escallonia</i> / Musgo 1	18.500	2.385	0.017	10.000	-3.126	0.002	47.000	-0.229	0.819
<i>Escallonia</i> / <i>Myriophyllum</i>	3.000	3.674	0.000	0.500	-3.837	0.000	20.000	-2.288	0.022
<i>Escallonia</i> / Travertino	6.000	3.401	0.001	6.500	-3.406	0.001	39.500	-0.801	0.423
<i>Escallonia</i> / <i>Potamogeton</i>	19.500	-2.314	0.021	20.000	2.426	0.015	27.500	1.718	0.086
Musgo 1 / <i>Myriophyllum</i>	16.000	2.696	0.007	50.000	0.000	1.000	6.500	-3.344	0.001
Musgo 1 / Travertino	20.500	2.308	0.021	37.000	-0.988	0.323	34.500	-1.192	0.233
Musgo 1 / <i>Potamogeton</i>	47.500	-0.190	0.849	36.000	-1.064	0.287	22.000	2.154	0.031
<i>Potamogeton</i> / <i>Myriophyllum</i>	23.500	2.194	0.028	32.500	-1.346	0.178	43.000	-0.543	0.587
<i>Potamogeton</i> / travertino	27.500	1.817	0.069	19.500	-2.331	0.020	38.000	0.923	0.356
<i>Myriophyllum</i> / Travertino	45.000	-0.497	0.619	27.000	-1.766	0.077	28.000	1.697	0.090

Tasa de consumo de *Hyalella* sp frente a dos tipos de hojarasca

Los resultados del consumo de materia orgánica por *Hyalella* sp en los experimentos con los dos tipos de hojas, se presentan en la tabla 3 y la figura 2. La descomposición de *Polylepis* spp. fue significativamente mayor que la de *E. globulus*, tanto en las muestras control como en las de tratamiento. Aunque inicialmente se contaron con 15 cámaras de alimentación por tratamiento, tres de las cámaras con *Polylepis* spp. fueron arrastradas por la corriente. Luego de finalizado el experimento, se encontró que *Hyalella* sp consumió significativamente una mayor cantidad de hojarasca de *Polylepis* spp, con una media de 0,075mg/cámara/3 días en comparación a *E. globulus* con 0,025 mg. /cámara/3 días.

Tabla 3. Estadísticos descriptivos del peso seco de la hojarasca de *Polylepis* spp. y *E. globulus* sometidos al efecto del consumo de *Hyalella* sp (tratamiento) y a la descomposición en agua de río (control).

		N	Media	Mínimo	Máximo	Des. Estand.
<i>Polylepis</i> sp	Control	5	0,0166	0,0110	0,0260	0,0060
	Tratamiento	12	0,0750	0,0540	0,1020	0,0148
<i>E. globulus</i>	Control	5	0,0019	0,0000	0,0047	0,0026
	Tratamiento	15	0,0254	0,0094	0,0846	0,0208

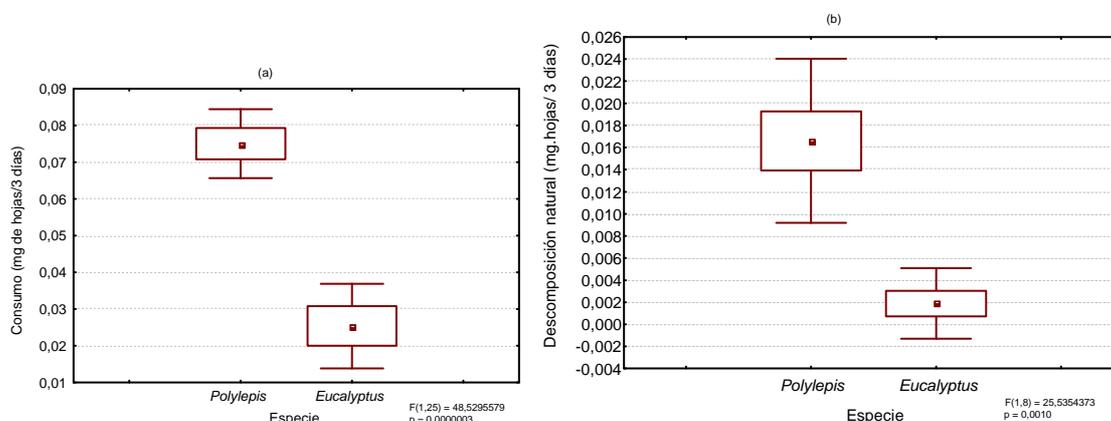


Fig. 2. Pérdidas de peso de la hojarasca de *Polylepis* spp. y *E. globulus* frente al consumo de *Hyalella* sp (a) y a la descomposición en agua de río (b)

Discusión

Nuestros resultados con *Hyaella* sp confirman la hipótesis de Covich (1988) y las recientes investigaciones de Ríos (2008) que sugieren que a diferencia de los sistemas templados, en los trópicos, muchos de los macroinvertebrados presentan una elevada flexibilidad en cuanto a la explotación de una oferta de alimentos continua y diversa. De esta manera, en el caso de *Hyaella* sp, su ubicuidad en el río y la variabilidad de su dieta, indican que esta especie se comporta básicamente como omnívoro, consumiendo el substrato alimenticio que cada hábitat ofrece, siendo bastante difícil su ubicación en alguna de las categorías tróficas funcionales establecidas por Cummins (1973). Así, en los musgos, un hábitat donde es común la acumulación de FPOM, este es el alimento más frecuente encontrado en el contenido intestinal; mientras en los individuos colectados en la hojarasca de *E. resinosa*, su dieta se compone principalmente de CPOM. Es relevante mencionar también, la escasa representación de las algas en los resultados del contenido intestinal, pero ello no implica necesariamente que no puedan ser parte importante de su dieta. Su ausencia en nuestros individuos puede deberse a motivos metodológicos, ya que muchas células de algas son digeridas y asimiladas rápidamente y frecuentemente no son detectadas en el tracto intestinal por métodos visuales (Knisely & Geller, 1986; Gladyshev *et al.*, 2000).

Así mismo, nuestros resultados con *Hyaella* sp soportan lo reportado recientemente por Tomanova *et al.* (2006) y Ríos (2008) en cuanto a que las categorías funcionales de los macroinvertebrados en ríos neotropicales suelen ser mucho más flexibles que en ríos templados, presentándose, cuando se analizó su contenido intestinal, por lo menos dos diferentes tipos de substratos como fuente de alimento y cuya preferencia puede variar según las características del río. Así por ejemplo, Ríos (2008) encontró en un río de páramo en Ecuador, que el efemeróptero *Baetodes*, considerado como raspador en los ríos de bosques tropicales amazónicos de Bolivia (Tomanova *et al.*, 2006) se comportaba preferentemente como recolector de detritos finos. Esta misma autora, encontró que, aunque *Hyaella* sp se alimentó preferentemente de CPOM, tuvo una importante componente de FPOM, lo cual es explicado en su caso, por la mayor entrada de material alóctono al río, proveniente de una fuerte y diversa cobertura vegetal de ribera. En las cabeceras del río Cañete, donde es más predominante una escasa cobertura vegetal y por lo tanto menor ingreso de CPOM, *Hyaella* sp consumió preferentemente FPOM.

Otro aspecto que es importante mencionar se refiere a la aparente adaptación de *Hyaella* sp a condiciones temporales de mediana acidez en las cabeceras del río Cañete (Capítulo 3 de esta tesis). Aunque no se cuentan con reportes sobre la respuesta de este género ante tales condiciones; para el género *Gammarus*, las respuestas parecen ser distintas y dependientes de la especie. Así, mientras en ríos de cabecera en Francia la acidez del agua limitó la actividad trituradora de *G. fossarum* (Dangles & Guérold, 1998; 2001), en Alemania, Schlieff & Mutz (2006) no encontraron que la acidez ni la deposición de costras de hierro como producto de la actividad minera, condicionaran el consumo de hojarasca de *G. pulex*.

Por otro lado, sometidos a experimentos de preferencia alimenticia, *Hyaella* ha evidenciado un mayor consumo de hojas de una especie vegetal nativa como *Polylepis* spp., frente a otra exótica, como *E. globulus*. Esta selectividad, puede sugerir factores ya mencionados anteriormente en la literatura, como la menor cantidad de nutrientes de *E. globulus* (Pozo *et al.*, 1998), la presencia de compuestos como taninos, lignina y celulosa que inhiben el procesamiento de la hojarasca y el crecimiento de los macroinvertebrados (Webster & Benfield, 1986; Benstead, 1996; Graça, 2001) o la mayor dureza de las hojas de en comparación a las de *Polylepis* spp. Tal como lo mencionaron Graça *et al.* (2001) más importante que el origen geográfico de la materia orgánica que entra al río, es la composición química de la misma y las características intrínsecas de las hojas que faciliten o no su consumo. Sin embargo, esta preferencia por la especie autóctona, podría verse modificada en determinadas situaciones. Así por ejemplo, se ha demostrado que el incremento de nutrientes en el agua, especialmente fósforo, pueden incrementar la descomposición de *E. globulus*, ya que son más rápidamente colonizadas por hongos (Molinero *et al.*, 1996; Pozo *et al.*, 1998), aunque el incremento de la descomposición por acción del fósforo puede también estar facilitado por una mejor calidad de las hojas (Ardon *et al.*, 2006).

Desde el punto de vista de la ecología funcional, aún quedan preguntas muy importantes que resolver en los ríos altoandinos, una de ellas es la descomposición de la materia orgánica bajo diferentes condiciones. Aunque nuestro experimento fue de sólo tres días de exposición y no se obtuvieron las tasas de descomposición (k), ni la masa seca libre de cenizas (AFDM); la baja descomposición de ambas especies fue evidente, especialmente en *E. globulus*, resultados que concuerdan con la baja tasa de descomposición de esta especie reportada con anterioridad en sistemas templados

(Abelho & Graça, 1996; Pozo *et al.*, 1998). En términos generales, la baja descomposición de la hojarasca en el río Cañete, independiente de la composición química de las hojas, puede deberse a dos principales factores. En primer lugar, las bajas temperaturas del agua en los ríos altoandinos (temperatura media aproximadamente 10°C), que condicionan una descomposición mas lenta de la materia orgánica, justo lo contrario, que las altas tasas de descomposición reportadas en ríos neotropicales de elevadas temperaturas, como en Costa Rica (Benstead, 1996) y Colombia (Mathuriau & Chauvet, 2002). Un segundo factor no estudiado en los ríos andinos y característicos de las cabeceras del río Cañete, es la influencia de la precipitación del travertino en la descomposición de la hojarasca. Algunos estudios previos en sistemas cársticos de la región mediterránea han reportado que las láminas de travertino cubren rápidamente la hojarasca, impidiendo la fragmentación física y la actividad biológica de descomposición (Casas & Gessner, 1999).

En conclusión, en el sistema oligotrófico de travertinos de las cabeceras del río Cañete, *Hyaella* sp, un anfípodo dominante en todos los hábitats, se comporta como un omnívoro oportunista, consumiendo materia orgánica particulada gruesa (CPOM) y fina (FPOM), además de otros macroinvertebrados, mineral producto de la precipitación del travertino y posiblemente también algas. Así mismo, sometido a experimentos *in situ* evidenció una clara palatabilidad sobre hojarasca proveniente de la especie autóctona *Polylepis* spp. Además, nuestros resultados sugieren que la descomposición de la materia orgánica en este ecosistema debe estar condicionada por características intrínsecas de la hojarasca, la temperatura del agua y la deposición del travertino. Así mismo, se evidencia lo necesario de investigaciones mas detalladas sobre la descomposición de la materia orgánica en los ecosistemas altoandinos de puna y las estrategias tróficas de los macroinvertebrados de la comunidad bentónica y la necesidad de ser prudente en la interpretación de estas estrategias tróficas usando datos de otras regiones.

CONCLUSIONES GENERALES

Conclusiones generales

- En el gradiente altitudinal estudiado, la comunidad de macroinvertebrados de la cuenca del río Cañete presentó un patrón de distribución determinado en primer término por factores a gran escala como la altitud y el orden del río; sin embargo, en algunos casos, dicho patrón estuvo fuertemente modificado por factores locales como la calidad del hábitat fluvial, la vegetación de ribera y los usos de tierra.
- La tendencia general reportada previamente a nivel de familia, de una disminución de taxa con el incremento de la altitud, no fue significativa a nivel de género. Sin embargo, sí se distinguieron claros patrones de distribución altitudinal de los distintos géneros dentro de una misma familia, tal es el caso de los géneros de las familias Elmidae y Baetidae.
- Si bien se detectó una mayor diversidad (H') y riqueza rarefactada en la época lluviosa, ésta no fue significativa estadísticamente. Así mismo, incorporando las abundancias relativas de los taxa tampoco se revelaron diferencias en la ordenación de las estaciones de muestreo en ambas épocas de muestreo.
- Aunque se reconocieron tendencias en la distribución de algunos pocos géneros de Chironomidae (*Podonomus*, *Podonomopsis*, *Rheotanytarsus* y *Limnophyes*), en general, la mayoría de géneros se distribuyeron indistintamente a lo largo de todo el gradiente altitudinal. La subfamilia Orthoclaadiinae, especialmente el complejo del género *Cricotopus* fue dominante en toda el área de estudio.
- Los géneros de Chironomidae colectados se corresponden con otros estudios en la región andina, pero en general representa una mayor riqueza a la reportada hasta el momento. Así mismo, los estimados de curvas de acumulación de especies sugieren una riqueza aún mayor, hipótesis que se vio reforzada con el registro de nuevos géneros encontrados sólo en estado de pupa, provenientes de los mismos puntos de muestreo.

- En el sistema de travertinos de la cabecera del río Cañete, se sugiere una estacionalidad en los procesos de deposición de carbonato de calcio, determinada por los patrones de pluviosidad, la naturaleza ácida del suelo de las turberas circundantes y la vegetación de ribera.
- No se encontró una continuidad en la variación longitudinal de la mayoría de las variables fisicoquímicas medidas en los tres sectores, lo que puede ser explicado por conjunto de factores, entre ellos: la interferencia de la laguna Papacocha, la incorporación del tributario Estansa, flujos subterráneos de agua y modificaciones debidas a distintas tasas de respiración y fotosíntesis originadas en diferencias entre las poblaciones de algas y macrófitas en los tres sectores.
- Las variaciones diurnas de las variables fisicoquímicas solo fueron significativas para la temperatura, el oxígeno disuelto y la conductividad y deben estar siendo influenciados también por los procesos biológicos ocurridos en cada sector y por eventos de pluviosidad puntuales.
- No se reconoció ninguna comunidad de macroinvertebrados típica en ninguno de los dos sectores, ni en los hábitats muestreados en el sistema de travertinos de las cabeceras del río Cañete, aunque fue evidente una dominancia de los géneros *Hyaella* y *Andesiops*, especialmente en los musgos y la hojarasca. Todas las familias colectadas, han sido también reportadas en otros sistemas de travertinos en el mundo, aunque en nuestro caso se presentan con géneros propios de la región andina. La riqueza de taxa fue similar a la encontrada en otras estaciones altoandinas de la cuenca sin precipitación de travertinos y menor que la mencionada en otros travertinos del mundo.
- En el sistema oligotrófico de travertinos de las cabeceras del río Cañete, el anfípodo *Hyaella* sp, se comporta como un omnívoro oportunista, consumiendo materia orgánica particulada gruesa (CPOM) y fina (FPOM), además de otros macroinvertebrados, carbonato de calcio y posiblemente también algas. Así mismo, se evidenció su palatabilidad sobre la hojarasca proveniente de la especie autóctona *Polylepis* spp. sobre la especie introducida *Eucalyptus globulus*.

- Abelho, M. & M. A. S. Graça. 1996. Effects of *Eucalyptus* afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* 324:195-204
- Acosta, R. 2005. Caracterización de la Comunidad de Macroinvertebrados Bentónicos de la Cuenca Altoandina del río Cañete (Lima, Perú). Trabajo de Investigación del programa de Doctorado y Diplomado en Estudios Avanzados en Ecología. Universitat de Barcelona. España. 93 pp.
- Acosta, R., B. Ríos, N. Prat, & M. Rieradevall. 2009. Propuesta de un Protocolo de Evaluación de la Calidad Ecológica de Ríos Andinos (C.E.R.A) y su Aplicación a dos Cuencas en Ecuador y Perú. *Limnetica* (en prensa).
- Albariño, R. J. 1997. Spatial Distribution Of Plecoptera from Andean-Patagonic Lotic Environment in Argentina. *Revista Brasileña de Biología* 57(4):629-636.
- Allan, D. A. 1995. *Stream Ecology. Structure and function of running waters*. Chapman & Hall. 388 pp.
- Allan, J. D. 2004. Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257-284.
- Ardón, M., L. A. Stallcup, & C. M. Pringle. 2006. Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams?. *Freshwater Biology* 51:618-633.
- Argollo, J. 2006. Aspectos geológicos, pp. 1-10. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. P. Kivst, F. Borchsenius, & H. Balslev (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Nacional Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Armitage, P., P. S. Cranston, & L. C. V. Pinder. 1995. *The Chironomidae. The Biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London. 588 pp.
- Ashe, P., D. A. Murray, & F. Reiss. 1987. The Zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). *Annales de Limnologie* 23: 27-60.
- Ballesteros, Y. V., M. C. Zúñiga de Cardozo, & A. M. Rojas de Hernández. 1997. Distribution and Structure of the order Trichoptera in various drainages of the Cauca River basin, Colombia, and their relationship to water quality. *Proceedings 8º International Symposium on Trichoptera* 19-23.

- Barton, D. R., D. R. Oliver, & M. E. Dillon. 1996. A comparison of pupal exuviae and larval Chironomidae of the impacts of agricultural practices on surface water quality, pp: 125-132. En: Chironomids: From Genes to Ecosystems. P. S. Cranston (ed.). CSIRO Publications, East-Melbourne.
- Beisel, J-N., P. Usseglio-Polatera, & J. C. Moreteau. 2000. The Spatial Heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia* 422/423: 163-171
- Benstead, J. P. 1996. Macroinvertebrates and the Processing of Leaf Liiter in a Tropical Stream. *Biotropica* 28(3): 367-375.
- Brack, A. 1986. Ecología de un país complejo, pp. 175-319. En: Gran Geografía del Perú. Naturaleza y Hombre. Volumen II. Manfer- Juan Mejía Baca, Barcelona, España.
- Branner, J. C. 1911. Aggraded limestone plañís of the interior of Bahia and the climatic changes suggested by them. *Bulletin Geological Society of America* 22: 187-206.
- Brittain, J. E., S. J. Saltveit, E. Castella, J. Bogen, T. E. Bønsnes, I. Blakar, T. Bremnes, I. Haug, & G. Velle. 2001. The macroinvertebrate communities of two contrasting Norwegian glacial rivers in relation to environmental variables. *Freshwater Biology* 46: 1723-1736.
- Brown, H. P. 1981. A distributional survey of the world genera of aquatic dryopoid beetles (Coleoptera: Dryopidae, Elmidae, and Sphenidae sens. LAT.). *Pan-Pacific Entomologist* 57:133-148.
- Brundin, L. 1966. Transantartic relationships and their significance, evidence by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagytiae. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 11: 1-472.
- Bonada, N., M. Rieradevall, H. Dallas, J. Davis, J. Day, R. Figueroa, V. H. Resh, & N. Prat. 2008. Multi-Scale Assessment of Macroinvertebrate Richness and Composition in Mediterranean-Climate Rivers. *Freshwater Biology* 53: 772-788.
- Canhoto, C. & M. A. S. Graça. 1995. Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology* 34: 209-214.
- Capello, S., M. R. Marchese & I. Ezcurra de Drago. 2004. Descomposición de hojas de *Salix humboldtiana* y colonización por invertebrados en la llanura de inundación del río Paraná Medio. *Amazoniana* 18:125-143.
- Carrera, P. & G. Gunkel. 2003. Ecology of a high Andean stream, Rio Itambi, Otavalo, Ecuador. *Limnologica* 33: 29-43.

- Carter, J. L., S. V. Fend, & S. S. Kennelly. 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biology* 35: 109-124.
- Carthew, K. D., M. P. Taylor, & R. N. Drysdale. 2003. Are current models of tufa sedimentary environments applicable to tropical systems? A case study from the Gregory River. *Sedimentary Geology* 162:199-218.
- Casas, J. J. & M. O. Gessner. 1999. Leaf Litter breakdown in a Mediterranean stream characterised by travertine precipitation. *Freshwater Biology* 41:781-793.
- Casset, M. A., F. R. Momo, & A. D. Giorni. 2001. Dinámica poblacional de dos especies de anfípodos y su relación con la vegetación acuática en un microambiente de la cuenca del río Luján (Argentina). *Ecología Austral* 11:79-85.
- Chaves, M. L., M. Rieradevall, P. Chainho, J. L. Costa, M. J. Costa, & N. Prat. 2008. Macroinvertebrate communities of non-glacial high altitude intermittent streams. *Freshwater Biology* 53: 55-76
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmental Research Council. Plymouth, Reino Unido. 144 pp.
- Corkum, L. D. 1989. Patterns of benthic invertebrate assemblages in rivers of northwestern North America. *Freshwater Biology* 21: 191-205.
- Cranston, P. S. 1995. Introduction, pp: 1-7. En: *The Chironomidae. The Biology and ecology of non biting midges*. P. D. Armitage, P. S. Cranston & L. C. V. Pinder (eds.). Chapman & Hall, London.
- Cranston, P.S., P. D. Cooper, R. A. Hardwick, C.L. Humphrey, & P. L. Dostine 1997. Tropical acid streams - the chironomid (Diptera) response in northern Australia. *Freshwater Biology* 37(2):473-483.
- Covich, A. 1988. Geographical and historical comparison of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 7:361-386.
- Cummins, K. W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18:183-206.
- Cummins, K. W. & M. J. Klug. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-172.
- Cummins, K. W. & R. W. Merritt. 1996. Ecology and Distribution of Aquatic Insects, pp: 74-86. En *An Introduction to the aquatic insects of North America*. R. W. Merritt & K. W. Cummins (eds.). Third edition, Kendall-Hunt. Dubuque, Iowa.

- Cummins, K. W., R. W. Merritt, & P. CN. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 69-89.
- Da Silva, D. & G. Bond-Buckup. 2008. Ecological traits of two sympatric species of *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from Southern Brazil. *Acta Oecologica* 33:36-48.
- Dangles, O. & F. Guérol. 1998. A comparative study of beech leaf breakdown, energetic content, and associated fauna in acidic and non-acidic streams. *Archiv für Hydrobiologie* 144:25-39.
- Dangles, O. & F. Guérol. 2001. Linking shredders and leaf litter Processing: Insights from an acidic stream study. *International Review of Hydrobiology* 86 (4-5): 395-406.
- Dejoux, C. 1991. Los anfípodos, pp: 353-362. En C. Dejoux & A. Ittis (eds.). *El Lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual*. Orstrom e Hisbol, La Paz, Bolivia.
- Díaz, J. A. 1995. Efecto del nivel de resolución taxonómico sobre la determinación de bioindicadores en estudios de impacto ambiental, pp: 183-201. En *Memorias del Seminario: Invertebrados Acuáticos y su utilización en estudios ambientales*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.
- Drake, J. J. & T. M. L Wigley. 1975. The effect of climate on the chemistry of carbonate groundwaters. *Water Resources Research* 11: 958-962.
- Drysdale, R. 1999. The sedimentological significance of Hydropsychid Caddisfly larvae (Order: Trichoptera) in a Travertine-depositing stream: Louie Creek, Northwest Queensland, Australia. *Journal of Sedimentary Research* 69(1): 145-150.
- Drysdale, R. N., M. P. Taylor, & C. Ihlenfeld. 2002. Factors controlling the chemical evolution of travertine-depositing rivers of the Barkly karst, northern Australia. *Hydrological Processes* 16:2941-2962.
- Drysdale, R., S. Lucas, & K. Carthew. 2003a. The influence of diurnal temperatures on the hydrochemistry of a tufa-depositing stream. *Hydrological Processes* 17:3421-3441.
- Drysdale, R. N., K. D. Carthew, & M. P. Taylor. 2003b. Larval caddis-fly nets and retreats: a unique biosedimentary paleocurrent indicator for fossil tufa deposits. *Sedimentary Geology* 161:207-215.
- Dobson, M., A. Magana, J. M. Mathooko, & F. K. Ndegwa. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?. *Freshwater Biology* 47: 909-919.

- Dollfus, O. 1996. Los Andes como memoria, pp. 11-29. En: Morlon, P. (ed.). Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales, Perú-Bolivia. IFEA & CBC, Lima.
- Dudgeon, D. 1994. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure and functional organization in six New Guinea streams. *Hydrobiologia* 294: 65-85.
- Dudgeon, D. & K. K. Y. Wu. 1999. Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie* 146:65-82
- Dutra, B. K., D. S. Castiglioni, R. B. Santos, G. Bond-Buckup, & G. T. Oliveira. 2007. Seasonal variations of the energy metabolism of two sympatric species of *Hyalella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) in the southern Brazilian highlands. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 148: 239-247.
- Epler, J. H. 1995. Identification Manual for the Larval Chironomidae (Diptera) of Florida. Florida Department of Environmental Protection Tallahassee, Florida. 317 pp
- Fernández, H. & E. Domínguez. (eds.). 2001. Guía para la determinación de artrópodos bentónicos sudamericanos. Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina. 282 pp.
- Ferrington, L. C. 2008. Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:447-455.
- Figueroa, R., E. Araya, & C. Valdovinos. 2000. Deriva de macroinvertebrados bentónicos en un sector de ritrón: Río Rucúe, Chile centro-sur. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*. 71:23-32.
- Finlay, J. C. & W. Bowden. 1994. Controls on production of bryophytes in an arctic tundra stream. *Freshwater Biology*. 32: 455-466.
- Flint, O. S. 1982. Studies of Neotropical Caddisflies, XXX: Larvae of the Genera of South American Limnephilidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*. Number 355. 31pp
- Flint, O. S. 1991. Studies of Neotropical Caddisflies, XLV: The Taxonomy, Phenology, and Faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia. *Smithsonian Contributions to Zoology*. Number 520.
- Friberg, N. & D. Jacobsen. 1994. Feeding plasticity of two detritivore-shredders. *Freshwater Biology* 32:133-142.
- Ford, T. D. & H. M. Pedley. 1996. A review of tufa and travertine deposits of the world. *Earth-Science Reviews* 41:117-175

- Gansser, A. 1973. Facts and Theories on the Andes. *Journal of the Geological Society of London* 29: 93-131.
- García, E. & S. G. Beck. 2006. Puna, pp. 51-76. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. P. Kivst, F. Borchsenius, & H. Balslev (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Nacional Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Gladyshev, M. I., A. Y. Emelianova, G. S. Kalachova, T. A. Zotina, N. A. Gaevsky, & M. D. Zhilenkov. 2000. Gut content analysis of *Gammarus lacustris* from Siberian lake using biochemical and biophysical methods. *Hydrobiologia* 431: 155-163.
- Gibbs, R. J. 1970. Mechanisms controlling world water chemistry. *Science*, 170:1088-1090.
- Golubic, S. 1969. Cyclic and Noncyclic mechanisms in the formation of travertine. *Verhandungen International Verein Limnology* 17: 956-961.
- Gower, J C. 1984. Multivariate analysis: ordination, multidimensional scaling and allied topics, pp: 727-781. En *Handbook of applicable mathematics: Statistics*, vol. 6, parts A and B. W. Lerterman & E. H. Lloyd (eds.). John Wiley and Sons, Chichester, England.
- Graça, M. A. S. 2001. The Role of invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams- a Review. *International Review of Hydrobiology* 86(4-5):383-393.
- Graça, M. A. S., C. Cressa, M. O. Gessner, M. J. Feio, K. A. Callies, & C. Barrios. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* 46:947-957.
- Guillén, O., R. Aquino, & M. Jacinto. 1986. Distribución de trazas de metales en el puerto del Callao. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 10(8):118-210.
- Habdija, I. & I. Belinic. 1994. Functional community organization of macroinvertebrates in lotic habitats of the Plitvice Lakes. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 22: 85-92.
- Habdija, I., I. Radanovic, B. Primc-Habdija, & R. Matoničkin. 2000a. Substrate type associated with vegetation cover, factors influencing longitudinal distribution of simuliid larvae in a karstic river. *Periodicum Biologorum* 102: 245- 252.
- Habdija, I., I. Radanović, & R. Matoničkin. 2000b. Functional feeding structure of benthic macroinvertebrates in travertine barrier biotopes. *Verhandungen International Verein Limnology* 27: 2594-2599.

- Habdija, I., I. Radanovic, B. Primc-Habdija, & M. Špoljar. 2002. Vegetation cover and Substrate type as factors influencing the spatial distribution of Trichoptera along Karstic River. *International Review of Hydrobiology* 87(4): 423-437.
- Habdija, I., B. Primc-Habdija., R. Matoničkin, M. Kučinic., I. Radanovic., M. Miliša, & Z. Mihaljevic. 2004. Current velocity and food supply as factors affecting the composition of macroinvertebrates in bryophyte habitats in karst running water. *Biologia Bratislava*, 59(5): 577-593.
- Hammer, Ø., B. Jamtveit, L.G. Benning, & D. K. Dysthe. 2005. Evolution of fluid chemistry during travertine formation in the Troll thermal spring, Svalbard, Norway. *Geofluids* 5:140-150.
- Hargrave, B. T. 1970. The utilization of benthic microflora by *Hyaella azteca* (Amphipoda). *Journal of Animal Ecology* 39:427-437.
- Heard, S. B. & Richardson J. S. 1995. Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: is there enough evidence? *Oikos* 72: 359-366.
- Heino, J., T. Muotka, & R. Paavola. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology* 72: 425-434.
- Helson, J. E., D. D. Williams, & D. Turner. 2006. Larval chironomid community organization in four tropical rivers: human impacts and longitudinal zonation. *Hydrobiologia* 559:413-431.
- Henderson, P. A. & I. Walker .1986. On the leaf-litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology* 2: 1-17.
- Holzenthal, R. W., R. J. Blahnik, A. L. Prather, & K. M. Kjer. 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa* 1668: 639-698.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 105: 267-309.
- Horton, R. E. 1945. Erosional development of streams and their drainage basins, hydrophysical approach to quantitative morphology. *Bulletin of the Geological Society of America* 56: 275-370.
- Hulbert, S. H. 1971. Nonconcept of Species Diversity- Critique and Alternative Parameters. *Ecology* 52: 577-584.
- Illies, J. 1964. The invertebrate fauna of the Huallaga, a Peruvian tributary of the Amazon River, from the sources down to Tingo Maria. *Verhandlungen International Verein Limnology*. 15: 1077-1083.

- Illies, J. 1969. Biogeography and Ecology of Neotropical Freshwater insects, especially those from running waters, pp: 685-708. Volumen II. En E. J. Fittkau; J. Illies; H. Kling; G. H. Schwabe; H. Sioli (eds.) Biogeography and Ecology in South America.
- Irons, J.G., M. W. Oswood, R.J. Stout, & C. M. Pringle. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter decomposition: is temperature really important? *Freshwater Biology* 32: 401-412.
- Jacobsen, D., R. Schultz, & A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38: 247-261.
- Jacobsen, D. & A. Encalada. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie* 142 (1): 53-70.
- Jacobsen, D., S. Rostgaard & J. J. Vásquez. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency?. *Freshwater Biology* 48: 2025-2032.
- 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. & R. Marín. 2007. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology* 10.1007/s10452-007-9127-x.
- Jacobsen, D. 2008a. Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 154:795-807.
- Jacobsen, D. 2008b. Tropical High-Altitude Streams, pp: 219-256. En Dudgeon, D. (ed.), *Tropical Stream Ecology*. San Diego: Academic Press. 219pp
- Jacobsen, D & K. P. Brodersen. 2008. Are altitudinal limits of equatorial stream insects reflected in their respiratory performance?. *Freshwater Biology* (en prensa).
- Jáimez-Cuéllar, P., S. Vivas, N. Bonada, S. Robles, A. Mellado, M. Álvarez, J. Alba-Tercedor, J. Avilés, J. Casas, M. Ortega, I. Pardo, N. Prat, M. Rieradevall, C. Sáinz-Cantero, A. Sánchez-Ortega, M. L. Suárez, M. Toro, M. R. Vidal-Abarca, & C. Zamora-Muñoz. 2002. Protocolo GUADALMED (PRECE). *Limnetica* 21(3-4): 187-204.

- Janssen, A., R. Swennen., N. Podoor, & E. Keppens. 1999. Biological and diagenetic influence in Recent and fossil tufa deposits from Belgium. *Sedimentary Geology*. 126: 75-95.
- Janssens de Bisthoven L., A. Gerhardt, & A. M. V. M. Soares. 2005. Chironomidae larvae as bioindicators of an acid mine drainage in Portugal. *Hydrobiologia* 532: 181-191.
- Juggins, S. 2003. C2 user guide. Software for ecological and paleoecological data analysis and visualization. University of Newcastle, Newcastle Upon Tyne, UK. 69 pp.
- Kano, A., J. Matsuoka, T. Kojo, & H. Fujii. 2003. Origin of annual laminations in tufa deposits, southwest Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 191: 243-262.
- Kano, A., T. Kawai, J. Matsuoka, & T. Ihara. 2004. High resolution records of rainfall events from clay bands in tufa. *Geology* 32 (9): 793-796.
- Kelly, D. W., J. T. A. Dick, & W. I. Montgomery. 2002. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both?. *Hydrobiologia* 485:199-203.
- Kinsey, J., T. J. Cooney, & K. S. Simon. 2007. A comparison of the leaf shredding ability and influence on microbial films of surface and cave forms of *Gammarus minus* Say. *Hydrobiologia* 589: 199-205.
- Kitano, Y. 1963. Geochemistry of calcreous deposits found in hot springs. *J. Earth Sci.* 11:68-100.
- Knisely, K. & W. Geller. 1986. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oekologia* 69: 86-94.
- Kock, C., A. Meyer., B. Spänhoff, & E. I. Meyer. 2006. Tufa deposition in Karst streams Can Enhance the food Supply of the Grazing Caddisfly *Melampophylax mucoreus* (Limnephilidae). *International Review of Hydrobiology* 91(3): 242-249.
- Kostalos, M. & R. L. Seymour. 1976. Role of microbial enriched detritus in the nutrition of *Gammarus minus* (Amphipoda). *Oikos* 27: 512-516.
- Lenat, D. R. 1983. Chironomid Taxa Richness: Natural Variation and Use in Pollution Assessment. *Freshwater Invertebrate Biology* 2(4):192-198.
- Lenat, D. R. & V. H. Resh. 2001. Taxonomy and stream ecology - The benefits of genus- and species-level identifications. *Journal of North American Benthological Society* 20: 287- 298.

- Lester, P. J., S. F. Michell, & D. Scott. 1994. Effects of riparian willow trees (*Salix fragilis*) on macroinvertebrate densities in two small Central Otago, New Zealand, streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 28: 267-275.
- Linklater, W. 1995. Breakdown and detritivore colonisation of leaves in three New Zealand streams. *Hydrobiologia* 306: 241-250.
- Liu, Z., Q. Li, H. Sun, C. Liao, H. Li, J. Wang, & K. Wu. 2006a. Diurnal Variations of Hydrochemistry in a Travertine-depositing stream at Baishuitai, Yunan, SW China. *Aquatic Geochemistry* 12: 103-121.
- Liu, Z., H. Li, C. You, N. Wan, & H. Sun. 2006b. Thickness and stable isotopic characteristics of modern seasonal climate-controlled sub-annual travertine laminae in a travertine-depositing stream at Baishuitai, SW China: implications for paleoclimate reconstruction. *Environmental Geology* 51: 257-265.
- Liu, Z., X. Liu, & C. Liao. 2007. Daytime deposition and nighttime dissolution of calcium carbonate controlled by submerged plants in a karst spring-fed pool: insights from high time-resolution monitoring of physico-chemistry of water. *Environmental Geology* 55: 1159-1168.
- Lods-Crozet, B., E. Castella, D. Cambin, C. Ilg, S. Knispel, & H. Mayor-Simeant. 2001. Macroinvertebrate community structure in relation to environmental variables in a Swiss glacial stream. *Freshwater Biology* 46:1641-1661.
- Lu, G., C. Zheng, R. J. Donahoe, & W. Berry. 2000. Controlling processes in a CaCO₃ precipitating stream in Huanglong Natural Scenic District, Sichuan, China. *Journal of Hydrology* 230: 34-54.
- Manzo, V. 2005. Key to the South America genera of Elmidae (Insecta: Coleoptera) with distributional data. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(3): 201-208
- Marchant, R., L. A. Barmuta, & B. C. Chessman. 1995. Influence of sample quantification and taxonomic resolution on the ordination of macroinvertebrate communities from running waters in Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* 46: 501-506.
- Marques, M. M. G. S. M., F. A. R. Barbosa, & M. Callisto. 1999. Distribution and Abundance of Chironomidae (Diptera, Insecta) in an impacted watershed in south-Est Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 59(4):553-561.
- Matsuoka, J., A. Kano, T. Oba, T. Watanabe, S. Sakai, & K. Seto. 2001. Seasonal variation of stable isotopic compositions recorded in laminated tufa, SW Japan. *Earth and Planetary Science Letters* 192: 31-44.

- Mathuriau, C. & E. Chauvet. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21(3): 384-396.
- Matoničkin, R., I. Habdija, B. Primc-Habdija, & M. Miliša. 2006. Simuliid silk pads enhance tufa deposition. *Archiv für Hydrobiologie* 166 (3): 387-409.
- McCune, B. & M. J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, version 4. MjM Software Design. Gleneden Beach. Oregon. USA
- McLellan, I. D. & P. Zwick. 2007. New species of and keys to South American Gripopterygidae (Plecoptera). *Illiesia*, 3(4):20-42.
- Medina, A. I., E. E. Scheibler, & A. C. Paggi. 2008. Distribución de Chironomidae (Diptera) en dos sistemas fluviales ritrónicos (Andino-serrano) de Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 67 (1-2): 69-79.
- Megard, F., J. Caldas, J. Paredes, & N. De la Cruz, 1996. Geología de los Cuadrángulos de Tarma, La Oroya y Yauyos. INGEMMET. Boletín 69. Serie A: Carta Geológica Nacional. 279 pp.
- Melo, A. S. 2005. Effects of taxonomic and numeric resolution on the ability to detect ecological patterns at a local scale using stream macroinvertebrates. *Archiv für Hydrobiologie* 164(3): 309-323.
- Mena, P. & R. Hofstede. 2006. Los páramos ecuatorianos, pp. 91-109. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. P. Kivst, F. Borchsenius, & H. Balslev (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Nacional Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Merritt, R. W. & K. W. Cummins. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America, Third ed., Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, IA, 862 p.
- Meyer, A. & E. I. Meyer. 2000. Discharge regime and effect of drying on macroinvertebrate community in a temporary karst stream in East Westphalia (Germany). *Aquatic Sciences* 62: 216-231.
- Meyer, A., E. I. Meyer, & C. Meyer. 2003. Lotic communities of two small temporary karstic stream systems (East Westphalia, Germany) along a longitudinal gradient of hydrological intermittency. *Limnologica* 33: 271-279.
- Miliša, M., R. Matoničkin, I. Radanovic, A. Ostojic, & I. Habdija. 2006. The impact of aquatic macrophyte (*Salix* sp. And *Cladium mariscus* (L) Pohl.) removal on habitat conditions and macroinvertebrates of tufa barriers (Plitvice Lakes, Croatia). *Hydrobiologia* 573: 183-197.
- Milner, A. M. & G. E. Petts 1994. Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biology* 32: 295-307.

- Milner, A. M., J. E. Brittain, E. Castella, & G. E. Petts. 2001a. Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshwater Biology* 46: 1833-1847.
- Milner, A. M., R. C. Taylor & M. J. Winterbourn. 2001b. Longitudinal distribution of macroinvertebrates in two glacier-fed New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 46: 1765-1775.
- Minshall, G. W. 1978. Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience* 28:767-771.
- Molinero, J., J. Pozo, & E. González. 1996. Litter breakdown in streams of the Agüera catchment: influence of dissolved nutrients and land use. *Freshwater Biology* 36:745-756.
- Munne, A., N. Prat, C. Sola, N. Bonada, & M. Rieradevall. 2003. A simple field method for assessing the ecological quality of riparian habitat in rivers and streams. QBR index. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13: 147-164.
- Miserendino, M. L. 2000. Distribución y variación estacional de Plecoptera en un sistema fluvial de cordillera Patagónica. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 59: 149-160.
- Miserendino, M. L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams. *Hydrobiologia* 444:147-158.
- Monaghan, K. A., M. R. Peck, P. A. Brewin, M. Masiero, E. Zarate, P. Turcotte, & S. J. Ormerod. 2000. Macroinvertebrate distribution in Ecuadorian hill streams: the effects of altitude and land use. *Archiv für Hydrobiologie* 149 (3): 421-440.
- Monasterio, M. & F. Vuilleumier. 1986. Introduction: high tropical mountain biota of the world, pp.3-7. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Mulholland, P. J., J. L. Tank, D. M. Sanzone, W. M. Wollheim, B. J. Peterson, J. R. Webster, & J. L. Meyer. 2000. Food resources of stream macroinvertebrates determined by natural-abundance stable C and N isotopes and a N-15 tracer addition. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 145-157.
- Muskó, I. B. 1992. Amphipoda species found in Lake Balaton since 1897. *Miscellanea Zoologica Hungarica* 7: 59-64.
- Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN). 1970. *Inventario, Evaluación y Uso Racional de los Recursos Naturales de la Costa: Cuenca del río Cañete*. 581 pp.

- Ormerod, S. J., S. D. Rundle, S. M. Wilkinson, G. P. Daly, K. M. Dale, & I. Juttner. 1994. Altitudinal trends in the diatoms, bryophytes, macroinvertebrates and fish of a Nepalese river system. *Freshwater Biology* 32: 309-322.
- Ortiz, D. 2003. Ecuador, pp. 91-157. En: R. Hofstede, P. Segarra, & P. Mena (eds.). *Los Páramos del Mundo*. Global Peatland Initiative/ NC-UICN / EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- M. Moraes, B. Øllgaard, L. P. Kivst, F. Borchsenius, & H. Balslev (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Nacional Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Ospina, R., H. W. Riss, & L. J. Ruiz. 2000. Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae) de la Sabana de Bogotá, pp: 363-383. En: Amat, G., G. Andrade & F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia Vol. II*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Alvarez Lleras No. 13. Editora Guadalupe. Bogotá
- Paprocki, H., R. Holzenthal, & C. Cressa. 2003. A new species of Smicridea McLachlan (Trichoptera:Hydropsychidae) from Venezuela and its role in travertine biogenesis. *Journal of North American Benthological Society* 22(3):401-409.
- Pardo, I., M. Álvarez, J. L. Moreno, S. Vivas, N. Bonada, J. Alba-Tercedor, P. Jaimez-Cuellar, G. Moya, N. Prat, N. Robles, M. Toro, & M. R. Vidal-Abarca. 2002. El hábitat de los ríos mediterráneos. Diseño de un índice de diversidad de hábitat. *Limnetica*, 21(3-4): 115-134.
- Pedley, M., J. Andrews, S. Ordonez, M. A. García del Cura, J. A. Gonzáles, & D. Taylor. 1996. Does climate control the morphological fabric of freshwater carbonates? A comparative study of Holocene barrage tufas from Spain and Britain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 121: 239-257.
- Pentecost, A. & Z. Zhaohui 2002. Bryophytes from some travertine-depositing in France and the U.K.: relationships with climate and water chemistry. *Journal of Bryology* 24:233-241
- Pentecost, A. 2005. *Travertine*. Springer-Verlag. Heidelberg, Germany. 446 pp.
- Peralta, M. A. 2001. Crustacea. Eumalacostraca, pp: 257-282. En *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. H. R. Fernández & E. Domínguez (eds.). Universidad Nacional de Tucumán. Argentina.
- Petersen, R. C. & K. W. Cummins. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *reshwater Biology* 4: 343-368.

- Pinder, L. C. V. 1983. The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic region-Introduction. *Entomologica Scandinavica*, Supplement 19: 7-10.
- Pinder, L. C. V. 1986. Biology of fresh water Chironomidae. *Annual Review of Entomology* 31: 1-23.
- Pozo, J., A. Basaguren, A. Elósegui, J. Molinero, E. Fabre, & E. Chauvet. 1998. Afforestation with *Eucalyptus globulus* and leaf litter decomposition in streams of northern Spain. 1998. *Hydrobiologia* 373/374:101-109.
- Pringle, C. M. & A. Ramirez. 1998. Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology* 39: 359-373.
- Puntí, T. 2007. Ecology of Chironomidae Communities in Mediterranean Reference Streams. Tesis Doctoral. Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona. 151pp.
- Puntí, T., M. Rieradevall & N. Prat. 2009. Environmental factors, spatial variation and specific requirements of Chironomidae in Mediterranean reference streams. *Journal of North American Benthological Society* 28: 247-265.
- Raunio, J., R. Paavola, & T. Muotka. 2007. Effects of emergence phenology, taxa tolerances and taxonomic resolution on the use of the Chironomid Pupal Exuvial Technique in river biomonitoring. *Freshwater Biology* 52: 165-176.
- Rey, R. 1969. Geología del Curso Superior del Valle de Cañete (Yauyos-Lima). Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. Tesis Bachiller. 35pp.
- Rhabek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18 (2): 200-205.
- Richards, C., G. E. Host, & J. W. Arthur. 1993. Identification of predominant environmental factors structuring stream macroinvertebrate communities within a large agricultural catchment. *Freshwater Biology* 29: 285-294.
- Rieradevall, M. & S. J. Brooks. 2001. An identification guide to subfossil Tanyptodinae larvae (Insecta: Diptera: Chironomidae) based on cephalic setation. *Journal of Paleolimnology* 25:81-99.
- Rincón, M. E. 1996. Aspectos bioecológicos de los tricópteros de la quebrada Carrizal (Boyacá, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología* 22(1): 53-60.

- Ríos, B. P. 2004. Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de dos cuencas altoandinas del Ecuador. Trabajo de Investigación del programa de Doctorado y Diplomado en Estudios Avanzados en Ecología. Universitat de Barcelona. España. 51pp.
- Ríos, B. 2008. Comunidades de macroinvertebrados en un río altoandino: importancia del microhábitat, dinámica de la deriva, papel de la materia orgánica y relevancia de la ovoposición. Tesis de Doctorado. Universitat de Barcelona. 184 pp.
- Roback, S. S. & W. P. Coffman, 1983. Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition Part II. Aquatic Diptera including Montane Diamesinae and Orthocladiinae (Chironomidae) from Venezuela. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 135:9-79.
- Rocabado, G. & J. G. Wasson. 1999. Regionalización de la Fauna Bentónica en la Cuenca Andina del río Beni (Bolivia). Revista Boliviana de Ecología 6: 121-132
- Roldán, G., J. Builes, C. M. Trujillo, & A. Suárez. 1973. Efectos de la Contaminación Industrial y doméstica sobre la fauna béntica del río Medellín. Actualidades Biológicas 2(4): 54-64.
- Roldán, G. 1980. Estudios limnológicos de cuatro ecosistemas neotropicales diferentes con especial referencia a su fauna de efemerópteros. Actualidades Biológicas 9(34): 104-114.
- Roldán, G. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia, Pama Editores Ltda. Bogotá, Colombia. 217pp.
- Rossaro, B., V. Lencioni, A. Boggero, & L. Marziali. 2006. Chironomids from Southern Alpine running waters: ecology, biogeography. Hydrobiología 562: 231-246.
- Ruff, H. & G. Maier. 2000. Calcium carbonate deposits reduce predation pressure on Gammarus fossarum from salamander larvae. Freshwater Biology 43: 99-105.
- Ruiz, J. L., R. Ospina, H. Gómez, & W. Riss. 2000a. Guía para la identificación genérica de larvas de quironomidos (Diptera: Chironomidae) de la sabana de Bogotá. III. Subfamilias Tanypodinae, Podonominae y Diamesinae. Caldasia 22(1): 34-60.
- Ruse, L. P. 1995. Chironomid emergence from an English chalk stream during a three year study. Archiv für Hydrobiologie 133(2): 223-244.

- Ruiz, J. L., R. Ospina & W. Riss. 2000b. Guía para la identificación genérica de larvas de quironomidos (Diptera: Chironomidae) de la sabana de Bogotá. I. Subfamilia Chironominae. *Caldasia* 22(1):15-33.
- Saether, O. A. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology* 2(2):65-73.
- Salm, H. 1983. Estudio Preliminar de los suelos del Altiplano central de Bolivia. *Ecología de Bolivia* 4: 43-57.
- Sánchez-Vega, I. & M. O. Dillon. 2006. Jalcas, pp. 77-90. En: M. Moraes, B. Øllgaard, L. P. Kivst, F. Borchsenius, & H. Balslev (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Nacional Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Sanseverino, A. & J. L. Nessimian. 1998. Habitat preferences of Chironomidae larvae in an upland stream of Atlantic Forest, Rio de Janeiro State, Brazil. *Verhandungen International Verein Limnology*. 26:2141-2144.
- Sawyer, C. N. & P. L. MacCarty. 1967. *Chemistry for sanitary engineers*. Mc. Graw-Hill, New Cork.
- Schlief J. & M. Mutz. 2006. Palatability of leaves conditioned in streams affected by mine drainage: a feeding experiment with *Gammarus pulex* (L.). *Hydrobiologia* 563:445-452.
- Simpson, B. B. & J. Haffer. 1978. Speciation Patterns in the Amazonian Forest Biota. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 497-518.
- Sites, R. W., M. R. Willig, & M. J. Linit. 2003. Macroecology of Aquatic Insects: A Quantitative Analysis of Taxonomic Richness and Composition in the Andes Mountains of Northern Ecuador. *Biotropica* 35(2): 226-239.
- Smith, H., P. J. Word, & J. Gunn. 2003. The influence of habitat structure and flow permanence on invertebrate communities in karst spring systems. *Hydrobiologia* 510: 53-66.
- Spangler, P. 1980. Aquatic Coleptera, En Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition Part I. Aquatic Insect except Diptera. S. Roback, L. Berner, O. S. Flint, N. Nieser, & P. J. Spangler (eds.). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 132: 199-212.
- Spies, M. & F. Reiss. 1996. Catalog and Bibliography of neotropical and mexican Chironomidae. *Spixiana* 22: 61-119.
- StatSoft, Inc. 1999, *STATISTICA for Windows (Computer Program Manual)*. StatSoft, Inc, Tucsa.

- Stewart, B. A. & Davis, B. R. 1990. Allochthonous input and retention in a small mountain stream, South Africa. *Hydrobiologia* 202: 135-146.
- Strahler, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union* 38: 913-920
- Suren, A. 1992. Enhancement of invertebrate food resources by bryophytes in New Zealand alpine headwater streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 26: 229-239.
- Suren, A. 1993. Bryophytes and associated invertebrates in first-order alpine streams of Arthur's Pass, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27: 479-494.
- Tejerina, E. G. & C. Molineri. 2007. Comunidades de Chironomidae (Diptera) en arroyos de montaña del NOA: comparación entre Yungas y Monte. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 66(3-4):169-177.
- Ter Braak, C. & P. Smilauer. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer power. Ithaca, N. Y., U. S. A. 352pp
- Tomanova, S., E. Goitia, & J. Helešic. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556: 251-264.
- Tomanova, S. & P. Usseglio-Polatera. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Archiv für Hydrobiologie* 170(3): 243-255.
- Townsend, C. R., C. J. Arbuckle, T. A. Cowl, & M. R. Scarsbrook. 1997. The relationship between land use and physicochemistry, food resources and macroinvertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach. *Freshwater Biology* 37: 177-191.
- Townsend, C. R., B. J. Downes, K. Peacock, & C. J. Arbuckle. 2004. Scale and the detection of land-use effects on morphology, vegetation and macroinvertebrate communities of grassland streams. *Freshwater Biology* 49: 448-462.
- Trivinho-Strixino, S. & G. Strixino. 1995. Larvas de Chironomidae (Diptera) do estado de Sao Paulo. Guia de identificação e diagnose dos generos. PPG-ERN/UFSCAR. Sao Carlos. 229 pp.
- Turcotte, P. & P. P. Harper. 1982. The macroinvertebrate fauna of a small Andean stream. *Freshwater Biology* 12: 411-419.

- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, & C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137
- Velásquez S. M. & M. L. Miserendino. 2003. Habitat type and macroinvertebrate assemblages in low order Patagonian streams. *Archiv für Hydrobiologie* 158 (4) 461-483
- Vinson, M. R. & C. P. Hawkins. 1998. Biodiversity Of Stream Insects: Variation at Local, Basin, and Regional Scales. *Annual Review of Entomology* 43: 271-293.
- Vinson, M. R. & C. P. Hawkins. 2003. Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography* 26: 751-767.
- Waite, I. R., A. T. Herlihy, D. P. Larsen, N. S. Urquhart, & D. J. Klemm. 2004. The effects of macroinvertebrate taxonomic resolution in large landscape bioassessments: an example from the Mid-Atlantic Highlands, U.S.A. *Freshwater Biology* 49:474-489.
- Wallace, J. B., S. L. Eggert, J. L. Meyer, & J. R. Webster. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277:102-104.
- WALSH PERU S.A. 1999. Diagnóstico ambiental para el EIA del proyecto hidroeléctrico El Platanal. Vol. I y II. Lima. Perú.
- Wantzen, K. M. & R. Wagner. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society* 25(1): 214-230.
- Ward, J. V. 1994. Ecology of Alpine Streams. *Freshwater Biology* 32: 277-294.
- Wasson, J. G., J. L. Guyot, C. Dejoux, & M. A. Roche. 1989. "Régimen térmico de los ríos de Bolivia". Orstrom-Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia. 35 pp.
- Webster, J. R. & E. F. Benfield. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:567-594.
- Wen, Y. H. 1992. Life history and production of *Hyalella azteca* (Crustacea:Amphipoda) in a hypereutrophic prairie pond in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 29: 153-160.
- Weng, C., M. B. Bush, J. H. Curtis, A. L. Kolata, T. D. Dillehay, & M. W. Binford. 2006. Deglaciation and Holocene climate change in the western Peruvian Andes. *Quaternary Research* 66: 87-96.
- Wiederholm, T. 1983. Chironomidae of the Holartic Region. Keys and diagnosis. Part 1. Larvae. *Entomologica Scandinavica, Supplement*. 19. 457 pp.

-
- Williams, D. D. & B. W. Feltmate. 1992. Aquatic insects. CAB International, Wallingford, U. K.
- Wright, I. A., B.C. Chessman, P.G. Fairweather & L. J. Benson. 1995. Measuring the impact of sewage effluent on the macroinvertebrate community of an upland stream: The effect of different levels of taxonomic resolution and quantification. *Australian Journal of Ecology* 20: 142 - 149.
- Wymer, D. A. & S. B. Cook. 2003. Effects of Chironomidae (Diptera) Taxonomic Resolution on Multivariate Analyses of Aquatic Insect Communities. *Journal of Freshwater Ecology* 18(2): 179-186.
- Yeates, L. V. & L. A. Barmuta. 1999. The effects of willow and eucalypt leaves on feeding preference and growth of some Australian aquatic macroinvertebrates. *Australian Journal of Ecology* 24: 593-598.
- Zúñiga de Cardozo, M. C., A. M. Rojas de Hernández, & G. Caicedo. 1993. Indicadores ambientales de calidad de agua en la cuenca del río Cauca. *Ainsa* 13(2): 17-28.
- Zúñiga de Cardoso M. del C., A. M. Rojas de Hernández, & S. Mosquera de Aguilar, 1997. Biological Aspects of Ephemeroptera in Rivers of Southwestern Colombia (South America), pp. 261-268. En: P Landolt & M. Sartori (eds). *Ephemeroptera & Plecoptera: Biology - Ecology - Systematics*. Fribourg: MTL.

