



Respuesta de la comunidad de invertebrados acuáticos a los cambios en el uso del suelo por ganadería en el PNN Chingaza (Colombia)

Katterine Johanna Rincón Palau

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2020

Respuesta de la comunidad de invertebrados acuáticos a los cambios en el uso del suelo por ganadería en el PNN Chingaza (Colombia)

Katterine Johanna Rincón Palau

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magíster en Ciencias- Biología

Director:

Ph.D., Jhon Charles Donato Rondón

Codirector:

Ph.D., Juan David González-Trujillo

Línea de Investigación:

Limnología

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia

2020

A mis padres, familia y amigos

“En un principio, la abuela de los Ayoreos era un grillo llamado Direjná. Ella era la dueña del agua y donde sea que ella estaba, también estaba la lluvia. Sus nietos le pidieron que se vaya, eso hizo, fue cuando los días de calor y sequedad empezaron.

La abuela Grillo decidió vivir en el segundo cielo y desde ahí es capaz de enviar lluvia cada vez que alguien cuenta su historia”

Abuela Grillo, mito Ayoreo

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia y a los profesores del Departamento de Biología quiénes me enseñaron con cada una de sus clases, seminarios y laboratorios el valor de la vida. A mi director Jhon Donato. A mi codirector Juan David González Trujillo por su confianza, paciencia, apoyo, acompañamiento continuo y enseñanza a lo largo de estos años.

A Gabriela Córdoba Ariza por su ayuda, apoyo y acompañamiento tanto en las salidas de campo como a lo largo de estos años en el laboratorio de Ecosistemas Acuáticos. A Camila Beltrán por su acompañamiento durante las salidas de campo y por ser el vínculo con Parques Nacionales Naturales. Al Parque Nacional Natural Chingaza por permitir el desarrollo de esta investigación en sus instalaciones, y a los funcionarios del Parque por recibirnos durante las salidas de campo.

A mis padres quiénes me han acompañado y apoyado en todo momento de manera incondicional. A mis amigas y amigos quiénes han sido un apoyo incondicional a lo largo de mi vida y de mi desarrollo profesional. A los revisores anónimos por su tiempo, comentarios y ayuda.

Resumen

Determinar los procesos subyacentes a la organización y estructuración de las comunidades de invertebrados acuáticos, y su potencial aplicado al biomonitoreo son algunos de los principales retos de la ecología aplicada. En este trabajo, se recopila información sobre la teoría del disturbio, su desarrollo en ecosistemas acuáticos, y los resultados de varias investigaciones a nivel global para mostrar evidencia y tendencias de las respuestas ante el cambio del uso del suelo generado por un factor estresante de diferente índole, y su relación con la teoría del disturbio. Se destacan múltiples respuestas a nivel estructural y funcional de la comunidad de invertebrados y la importancia de identificar la respuesta de la comunidad ante un estresor. Se evaluó cómo factores a diferentes escalas espaciales estructuran las comunidades de invertebrados acuáticos en diez ríos de páramo del Parque Nacional Natural Chingaza. Con el objetivo de incluir la influencia antropogénica, la respuesta de la comunidad se evaluó en un gradiente de perturbación generado por la ganadería a través de descriptores de la estructura taxonómica y composición de rasgos funcionales.

Los resultados muestran que no hay una relación entre el gradiente de impacto evaluado y los cambios en la estructura taxonómica o composición de rasgos funcionales de las comunidades. La variabilidad de ambas facetas estuvo relacionada principalmente con la cobertura vegetal y la temperatura del agua, junto con las condiciones locales en términos de velocidad de la corriente, sustrato del lecho y conductividad. Estos resultados aportan al conocimiento sobre la importancia del contexto ecorregional en el proceso de ensamblaje de las comunidades de páramo. Además, llevan a repensar el papel de los macroinvertebrados como indicadores biológicos ante disturbios en ecosistemas de alta montaña. La dependencia al contexto ecorregional y local de cada río sugiere que otros procesos como la dispersión deberían considerarse en aras de mejorar la evaluación del estado de integridad del ecosistema a partir de la comunidad de invertebrados acuáticos.

Palabras claves: Neotrópico, diversidad funcional, disturbio, Andes Colombianos, ecorregión.

Abstract

Determining the processes underlying the organization and structuring of aquatic invertebrate communities and their applied potential to biomonitoring are some of the main challenges of applied ecology. This study collected information regarding the theory of the disturbance, its development in aquatic ecosystems and the results of several global investigations to show evidence and trends in the responses of the macroinvertebrate community to land use change generated by a different nature stressor and its relationship with disturbance theory. We highlight the multiple responses at the structural and functional levels of the macroinvertebrate community and the pivotal role that poses the identification of the community responses to different stressors. We evaluated the effects of factors exerts over the structure macroinvertebrate community at different scales in ten páramo rivers of the Chingaza National Natural Park. To include anthropogenic influence, the community response was evaluated on a disturbance gradient generated by livestock through descriptors of taxonomic metrics and composition of functional traits.

Our results showed that there is no relationship between the evaluated impact gradient and the changes in the taxonomic structure and functional traits composition of the macroinvertebrates community. The variability in both facets was related to the vegetation cover and water temperature, the local reach conditions such as current speed, bed substrate and conductivity. These results contribute to the knowledge of the importance of the ecoregional context in the assembly process of the páramo communities. Also, these results lead to rethinking the role of macroinvertebrates as biological indicators of disturbances in high mountain ecosystems. The dependence on the ecoregional and local context of each river suggests that other communities' processes such as dispersal should be considered to improve the assessment of the integrity status of the aquatic invertebrate community.

Key words: Neotropic, functional diversity, disturbance, Colombian Andes, ecoregion.

Lista de figuras

Figura 1.1. Descripción gráfica de la hipótesis de la perturbación intermedia (Cornell, 1978) aplicada a comunidades de macroinvertebrados acuáticos.

Figura 2.1. Localización geográfica del PNN Chingaza, Colombia (Sistema de coordenadas con origen Bogotá, cartografía base del IGAC escala 1:250000).

Figura 3.1. Mapa de puntos de muestreo y zonas impactadas por ganadería en el PNN Chingaza, Colombia (Sistema de coordenadas con origen Bogotá, cartografía base del IGAC escala 1:100000).

Figura 4.1. Ejemplos gráficos de los ríos en el gradiente de impacto generado por la ganadería.

Figura 4 2. Caracterización vegetal de la zona ribereña de los ríos muestreados a partir de imágenes Landsat siguiendo la metodología Corine Land Cover. A. río Guatiquía, B. río Chuza, C. Frío, D. río La Playa, E. Negro, F. río Palacios, G. río Buitrago arriba, H. río Buitrago abajo, I. río Casa Quemada, J. río Calostros.

Figura 4.3. Ordenación de los ríos en base a las variables ambientales de acuerdo con los dos primeros componentes principales (PCA). El primer eje explica el 32,3% y el segundo eje explica el 25,1%.

Figura 4.4. Cobertura del muestreo realizado en cada río. Una buena cobertura se obtiene cuando la asíntota se acerca a un valor de 1 (que representa el muestreo todos los taxones presentes en la comunidad). Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

Figura 4.5. Cobertura del muestreo realizado en cada sustrato. Una buena cobertura se obtiene cuando la asíntota se acerca a un valor de 1 (que representa el muestreo de todos los taxones presentes en la comunidad). Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap

Figura 4.6. Curvas de diversidad desarrolladas a partir de los tres primeros números de Hill. Estas curvas detallan la variación de la diversidad de invertebrados acuáticos bentónicos en los diez ríos estimada en función de la cobertura de las muestras. Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

Figura 4.7. Curvas de diversidad desarrolladas a partir de los tres primeros números de Hill. Estas curvas detallan la variación de la diversidad de invertebrados acuáticos bentónicos en los sustratos, estimada en función de la cobertura de las muestras. Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

Figura 4.8. Ordenación por escalonamiento multidimensional no métrico (nMDS) de los ríos en términos de la composición de géneros. La distancia entre muestras fue establecida por medio del índice de Morisita-Horn. Permutaciones: 999. Estrés= 0,1843.

Figura 4.9. Biplot que ilustra la ordenación de los ríos del PNN Chingaza de acuerdo con la información resumida por los dos primeros ejes del análisis de redundancia (RDA). El primer RDA explica el 30,41% de la varianza y el segundo 25,87% de la varianza.

Figura 4.10. Boxplot de diversidad funcional de los ríos evaluados. A Riqueza funcional, B. Divergencia funcional, C. Dispersión funcional. D. Uniformidad funcional. La línea negra en el boxplot representa el valor medio, los cuadros son los cuartiles uno y tres, la línea inferior y superior en los diagramas son los percentiles 5 y 95.

Figura 4.11. Ordenación de invertebrados acuáticos de acuerdo con los dos primeros componentes del análisis de correspondencia difusa (FCA). A. Inercia. B. Distribución de las comunidades en el primer plano factorial al igual que sus promedios ponderados. Cada línea conecta cada punto de datos con su promedio

ponderado. C. Distribución de cada uno de los rasgos y sus categorías en el primer plano factorial FCA.

Figura 4.12. Resultados de los dos primeros ejes del análisis RLQ. A. Valores propios y puntuaciones de especies. B. Coeficientes para variables ambientales. C. Coeficientes para categorías de rasgos.

Figura 4.13. Relaciones entre el conjunto de variables ambientales que explican los dos primeros ejes de la combinación de rasgos. En rojo se observan las relaciones significativas positivas (derecha) y negativas (izquierda) a lo largo del primer eje del RLQ, y en azul se observan las relaciones negativas a lo largo del segundo eje del RLQ. ($p < 0.05$). En negro se observan las variables ambientales no significativas.

Figura 4.14. Correspondencia entre los análisis RLQ y fourth -corner. Las líneas rojas representan correlaciones significativas positivas y las líneas azules representan asociaciones significativas negativas entre las variables ambientales y los rasgos funcionales, identificadas por el análisis fourth-corner en el mapa factorial del análisis RLQ. Variables en gris no representan asociaciones.

Lista de tablas

Tabla 3.1. Tabla de rasgos funcionales de invertebrados acuáticos y sus categorías.

Tabla 3.2. Resumen de los análisis estadísticos utilizados para evaluar y cuantificar el impacto de la ganadería sobre la composición taxonómica y de rasgos funcionales.

Tabla 4.1. Promedio y desviación estándar de las variables físicas y químicas medidas en los ríos de la zona de estudio.

Tabla 4.2. MANOVA permutacional con distancia Morisita-Horn de ríos a partir de los géneros presentes en diez ríos de páramo.

Tabla 4.3. Promedio y desviación estándar de los índices de diversidad funcional en los ríos de la zona de estudio.

Tabla 4.4. Contribuciones absolutas de las 35 categorías de rasgos funcionales a las relaciones de correlación a lo largo de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia difusa. Abreviaciones ver Tabla 3.1.* Categorías de rasgos que explican más del 10% de la varianza total.

Tabla 4.5. Resumen del análisis RLQ.

Lista de abreviaturas

- aprox: aproximadamente
- Bui.Ab: Río Buitrago abajo
- Bui.Ar: Río Buitrago arriba
- Cal: Río Calostro
- Chu: Río Chuza
- CQue: Río Casa Quemada
- FD: Diversidad funcional
- FDis: Dispersión funcional
- FDiv: Divergencia funcional
- FEve: Uniformidad funcional
- FRic: Riqueza funcional
- Gua: Río Guatiquía
- LPla: Río La Playa
- m: metros
- mm: milímetro
- msnm: metros sobre el nivel del mar
- MTS (árbol de expansión mínima)
- nMDS: análisis de escalonamiento multidimensional no métrico
- Pal: Río Palacios
- p.e: Por ejemplo
- PNN Chingaza: Parque Nacional Natural Chingaza
- RFri: Frío
- RNeg: Negro

Contenido

Introducción.....	14
Capítulo I. Breve revisión histórica de la ecología del disturbio y el biomonitoreo con invertebrados acuáticos.....	19
Capítulo II. El Páramo y el Parque Nacional Natural Chingaza (PNN Chingaza)..	29
Capítulo III. Protocolo para la evaluación del efecto del cambio del uso del suelo sobre la comunidad de invertebrados acuáticos bentónicos	37
Capítulo IV. Resultados.....	48
Capítulo V. Discusión	67
Observaciones finales y perspectivas	74
Conclusiones generales	77
Bibliografía	79
Anexos	108

Introducción

Discernir los procesos que subyacen los patrones de organización de una comunidad a diferentes escalas espaciales y temporales ha sido uno de los grandes retos de la ecología en las últimas décadas (Leibold & Chase, 2018; Jeliaskov et al., 2020). Son múltiples los factores que se han propuesto como determinantes de la estructura de las comunidades. Inicialmente, se consideraba que la estructura de una comunidad dependía únicamente de las interacciones intra e interespecíficas (Begon et al., 2006), sin embargo, con el desarrollo de la teoría del disturbio se demostró que los factores abióticos pueden tener un efecto preponderante sobre la estructura taxonómica y funcional de las comunidades biológicas (Sousa, 1984; White & Pickett, 1985; Resh et al., 1988; Cardinale et al., 2012; Hooper et al., 2012; Barbosa et al., 2020). Es sobre esta estrecha relación, donde se sentaron las bases del biomonitoreo.

El biomonitoreo es una disciplina que busca evaluar el efecto de uno o más agentes de disturbio (estresores) a través de la recopilación de evidencias de cambios espacio-temporales en diferentes variables biológicas (Cairns & Pratt, 1993; Yoccoz et al., 2001). Estas variables se definen como indicadores biológicos o bioindicadores. Algunos ejemplos de bioindicadores son aquellas especies clave, paraguas, emblemáticas, endémicas o de distribución restringida, ya que (I) proporcionan una alerta temprana a los impactos ambientales, (II) dan indicios de los factores que ocasionan cambios, (III) proporcionan una evaluación continua sobre el disturbio y (IV) su muestreo es relativamente económico (Carignan & Villard, 2002). Además su presencia, abundancia y comportamiento reflejan los efectos de un estresor (Bonada et al., 2006).

Uno de los principales organismos usados en el biomonitoreo de los ecosistemas acuáticos son los invertebrados o macroinvertebrados acuáticos (Ligeiro et al., 2020). Los macroinvertebrados acuáticos son aquellos organismos retenidos por una malla de 500 μm (Elosegi & Sabater, 2009) cuyo ciclo de vida ocurre total o parcialmente en el agua (López-López & Sendeño, 2015). Su valor como bioindicadores radica en su ocurrencia ubicua, enorme riqueza de especies,

dispersión activa o pasiva, ciclos de vida relativamente largos, taxonomía bien descrita, sensibilidad a diferentes estresores, facilidad y bajos costos del muestreo (Cairns & Pratt, 1993; Bonada et al., 2006; Li et al., 2010; Mathuriau et al., 2011). Además, tienen un papel ecológico muy importante en los procesos como la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores (Elosegi & Sabater, 2009; Hanson et al., 2010; Mathuriau et al., 2011; López-López & Sendeño, 2015).

Dentro de las principales métricas taxonómicas utilizadas para el biomonitoreo se encuentran los índices de diversidad, bióticos o multimétricos derivados de información tomada en distintos niveles de organización. Los **índices de diversidad** reflejan la riqueza, abundancia y uniformidad de especies (Li et al., 2010; López-López & Sendeño, 2015; Ligeiro et al., 2020) como los índices de Shannon-Wiener (Shannon, 1948) y Simpson (Simpson, 1949). Los **índices bióticos** combinan la abundancia relativa de las especies con sus niveles de tolerancia o sensibilidad (Li et al., 2010) como el índice de riqueza de EPT, el índice biótico BMWP y el puntaje promedio por taxón-ASPT (Armitage et al., 1983). En tanto que, los **índices multimétricos** proporcionan mayor información que las métricas univariadas al integrar variables que representan atributos estructurales (índices de diversidad) con atributos funcionales (índices bióticos; Li et al., 2010) como el índice bentónico de integridad biótica B-IBI (Kerans & Karr, 1994; Weigel et al., 2002).

Dado que las métricas taxonómicas pueden verse como la suma ponderada de la abundancia relativa de la biota (Yoccoz et al., 2001) y consideran a los organismos ecológicamente idénticos (Hubbell, 2005; Mouillot et al., 2013; Li et al., 2019), recientemente, se ha promovido el uso de los rasgos funcionales como *proxies* para establecer la causalidad entre los patrones de biodiversidad observados y los estresores ambientales subyacentes (Townsend & Hildrew, 1994; Palmer et al., 1997; McGill et al., 2006; Mondy & Usseglio-Polatera, 2014; Cadotte et al., 2015) y, por lo tanto, como indicadores promisorios en el campo de la bioindicación (Statzner & Bêche, 2010). De este modo, por medio de la evaluación de la estructura funcional sería posible identificar las características de historia de vida más sensibles, distinguir los procesos involucrados en la organización de la comunidad e identificar

las consecuencias de diversos estresores antropogénicos sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Dolédec et al., 2006; Suding et al., 2008; Villéger et al., 2008, 2010; Mouillot et al., 2013).

En la región Neotropical algunas de las principales presiones antropogénicas que actúan sobre la diversidad de invertebrados acuáticos son la agricultura (Castro-López et al., 2019; Fierro et al., 2019; Morabowen et al., 2019; Galeti et al., 2020), la ganadería (Galeti et al., 2020), la urbanización (Bunn & Arthington, 2002; Fierro et al., 2019; Lessmann et al., 2019) y la pérdida de bosque de ribera (González-Trujillo et al., 2019; Mancera-Rodríguez et al., 2019). Al igual que en otras áreas geográficas, son múltiples las respuestas de la comunidad de macroinvertebrados a los diferentes tipos de presiones, resaltando la disminución de abundancia y riqueza (Bunn & Arthington, 2002; Morabowen et al., 2019; Mosquera & Peña, 2019), especialmente de larvas de Ephemeroptera, Trichoptera y Plecoptera (Fierro et al., 2019; Rosero-López et al., 2020), y la proliferación de la familia Chironomidae (Fierro et al., 2019; Menezes et al., 2019; Zequi et al., 2019), al igual que la disminución de grupos funcionales como trituradores, depredadores (Menezes et al., 2019) y raspadores (Iñiguez-Armijos et al., 2018).

Uno de los mayores factores que afecta la biodiversidad neotropical es el cambio en el uso del suelo a causa de la introducción de ganado y la subsecuente conversión de bosques nativos a pastizales (Hansen et al., 2013; Bernardi et al., 2019; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). La ganadería, es una práctica implementada desde el periodo colonial debido al crecimiento exponencial de la población humana (Molinillo & Monasterio, 1997; Matson & Bart, 2013). En Colombia en particular, la introducción del ganado ha devastado más de 38 millones de hectáreas de diversos ecosistemas en los últimos años (Ramírez et al., 2018). A pesar de su impacto avasallador, su efecto sigue siendo aún desconocido para la mayoría de los ecosistemas, y en particular para los ecosistemas acuáticos del páramo.

Los páramos son ecosistemas tropicales de alta montaña ubicados en el norte de los Andes de América del Sur (Buytaert et al., 2006; Sklenář et al., 2011; Aparecido

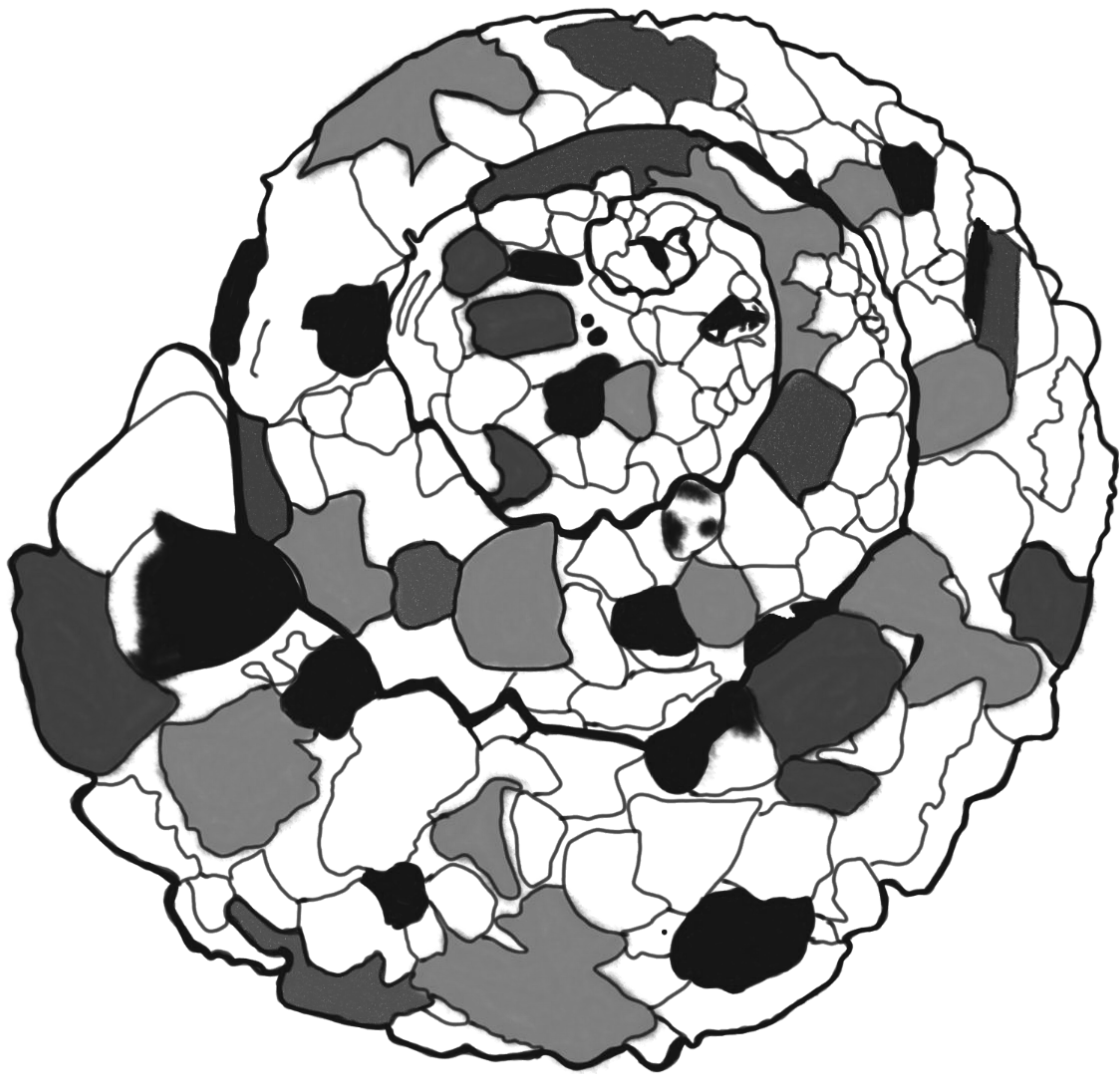
et al., 2018; Llambí & Rada, 2019). Se conocen principalmente por su alta diversidad, endemismo de especies (Myers et al., 2000; Madriñán et al., 2013) y servicios ecosistémicos como el suministro de agua y la reserva de carbono (Bruijnzeel & Veneklaas, 1998; Célleri & Feyen, 2009; Spracklen & Righelato, 2014; Castañeda-Martín & Montes-Pulido, 2017; Aparecido et al., 2018). Los ríos y quebradas de los páramos presentan una morfología muy variable, desde cauces estrechos con pendientes marcadas hasta corrientes meándricas con alternancia de rápidos y piscinas (Jacobsen, 2008; Maldonado et al., 2011) que junto con la altitud, determinan los valores generalmente bajos de nutrientes (Gauthier et al., 2013), temperatura y conductividad (Jacobsen, 2008; Lujan et al., 2013; Madsen et al., 2015).

A pesar de su reconocida importancia, son ecosistemas que frecuentemente se ven afectados por estresores antropogénicos relacionados con el cambio en el uso del suelo (Jacobsen & Encalada, 1998; Burneo & Gunkel, 2003; Vargas Ríos & Pedraza, 2004; Jacobsen, 2008; Jacobsen & Marín, 2008; Villamarín et al., 2013; Roldán-Pérez, 2016; Ríos-Touma & Ramírez, 2018; Encalada et al., 2019) y por el cambio climático (Buytaert et al., 2011). En general son pocos los estudios que han abordado los efectos de estos estresores sobre los ecosistemas acuáticos de páramo y su biota (O'Callaghan et al., 2018).

En Colombia, por ejemplo, se han desarrollado algunos estudios para evaluar el impacto de la ganadería (ver Ramírez et al., 2018), pero estos no se han realizado en el ecosistema de páramo. Dado este vacío, esta tesis tuvo como objetivo principal evaluar cómo las comunidades de invertebrados acuáticos de ríos de páramo del Parque Nacional Natural Chingaza responden ante la ganadería a partir de un enfoque basado en métricas taxonómicas y rasgos funcionales. Con este fin, se evaluó la influencia de factores ambientales a diferentes escalas espaciales sobre la estructura de las comunidades de invertebrados acuáticos bentónicos. Se consideraron diferentes métricas taxonómicas y funcionales que permitan discriminar los efectos generados por la ganadería, como, por ejemplo, el índice de Shannon, el índice de Simpson y la riqueza funcional.

Se espera que la estructura taxonómica y funcional de la comunidad de invertebrados difiera de acuerdo con el grado de intensidad de la ganadería teniendo en cuenta el cambio en el hábitat de cada río. Específicamente, se espera que los organismos sensibles a contaminantes (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera) junto con sus rasgos de historia de vida como: estrategia alimenticia (depredadores, colectores y raspadores), baja movilidad (dispersión acuática y aérea pasiva), y respiración por tegumento, branquias y espiráculos, se han menos frecuentes dado el aumento de nutrientes, temperatura y sedimentos de menor tamaño a medida que aumenta la intensidad del ganado. Por el contrario, se presume que los organismos de menor tamaño corporal, filtradores y de alta movilidad (dispersión activa aérea y acuática) se verían favorecidos con el aumento del cambio en el uso del suelo.

La tesis se organiza en cinco capítulos. El capítulo I contiene una breve historia de la ecología del disturbio con énfasis en los ecosistemas acuáticos y la implementación de rasgos funcionales para la evaluación de un estresor. Este capítulo conforma así la base conceptual de los siguientes capítulos. El capítulo II abarca la descripción del ecosistema de páramo y del Parque Nacional Natural Chingaza. El Capítulo III engloba los materiales y métodos utilizados para la evaluación del cambio del uso del suelo sobre la comunidad de invertebrados acuáticos bentónicos. En el capítulo IV se indican los resultados del cambio en el uso del suelo sobre la comunidad de invertebrados acuáticos. Finalmente, en el capítulo V se analiza la respuesta de la comunidad de invertebrados acuáticos al cambio en el uso del suelo generado por la ganadería.



**Capítulo I. Breve revisión histórica de la ecología
del disturbio y el biomonitoreo con invertebrados
acuáticos**

Ecología del disturbio con énfasis en sistemas acuáticos

Anterior a la década de los 80', se creía que una comunidad se encontraba en estado de equilibrio al considerar las condiciones ambientales constantes y sin influencia sobre la estructura de la comunidad, ya que ésta únicamente respondía a las interacciones bióticas (Resh et al., 1988). Esto conllevó al desarrollo de diversos modelos deterministas de equilibrio como la hipótesis nula basada en el modelo de competencia de Lotka-Volterra (Volterra, 1926; Lotka, 1932 Tomado de Begon et al., 2006) para explicar la organización y diversidad de una comunidad. Posteriormente, los modelos que se desarrollaron incluyeron la variabilidad de los factores abióticos como medio para evitar o disminuir la competencia entre organismos, pero no fueron considerados determinantes de la estructura de las comunidades.

Los modelos deterministas no eran los más adecuados para ser aplicados en ecosistemas fluviales debido a la gran influencia que tienen sobre la biota aquellos factores dinámicos de índole hidrológico (Resh et al., 1988). A pesar de reconocer la importancia de las inundaciones, las comunidades acuáticas se consideraban como conjuntos deterministas en lugar de estocásticos, es decir, como comunidades en equilibrio (Resh et al., 1988; Lake, 2000; Stanley et al., 2010).

Posterior a la década de los 80', los modelos deterministas empezaron a dar paso a la investigación de los disturbios como causa de variabilidad espacial y temporal de las interacciones bióticas y de la estructura de la comunidad (Sousa, 1984; Resh et al., 1988; Lake, 2000; Stanley et al., 2010). La hipótesis del disturbio intermedio (Connell, 1978; Figura 1.1) generó un interés al considerar explícitamente el rol de los disturbios sobre la estructura de las comunidades. Este modelo supone (I) que existe una jerarquía competitiva entre los organismos en ausencia de un disturbio y (II) un uso eficiente del espacio (Resh et al., 1988; Dornelas, 2010). A partir de esta concepción, se desarrollaron varias hipótesis y modelos teóricos como el modelo de dinámica de parches (White & Pickett, 1985), la teoría del *Hábitat Templet* (Townsend & Hildrew, 1994), el modelo del río como un continuo (RCC; Vannote et

al., 1980), o el concepto de discontinuidad en serie (Ward & Stanford, 1983). Todos estos modelos incluyeron explícitamente el papel de los disturbios como modeladores de la biodiversidad.

Son múltiples las definiciones que se han propuesto para un disturbio teniendo en cuenta su naturaleza al igual que la escala temporal y espacial (Dornelas, 2010). Inicialmente, se considera a un disturbio como: *“un evento poco común que causa cambios estructurales en las comunidades (mortalidad, desplazamiento o daño a individuos), alejándolos de su estado de equilibrio”* (Sousa, 1984). Sin embargo, esta definición no hace hincapié en la cuantificación de las características del impacto o en sus efectos sobre el ecosistema, por lo cual White y Pickett en 1985 proponen extenderla a: *“cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que transforma el ecosistema, comunidades y poblaciones al cambiar los recursos, la disponibilidad del sustrato o el entorno físico”* (White & Pickett, 2013). Esto conlleva a repensar el concepto que se tenía sobre los ecosistemas y comunidades, por lo cual se empezaron a considerar como sistemas adaptativos que se encuentran conformados por una serie de componentes no completamente determinantes sino también por procesos estocásticos (Battisti et al., 2016).

Uno de los principales problemas del concepto de White y Pickett (1985), es que su enfoque, aunque permitía cuantificar las características del impacto, no consideraba las consecuencias o respuestas de la comunidad, especialmente en ecosistemas acuáticos. Su definición además presentaba varios vacíos teóricos-prácticos al no incluir la escala espacial y temporal, y, por tanto, no se consideró como una definición óptima de disturbio para los ecosistemas fluviales (Resh et al., 1988; Stanley et al., 2010).

Resh et al. (1988) fueron los primeros en incluir el concepto de disturbio en los ecosistemas acuáticos, concluyendo que un disturbio no es sólo la característica más importante de los ecosistemas acuáticos sino es el factor organizador dominante (Resh et al., 1988; Lake, 2000). Estos autores definieron el disturbio como: *“cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que se caracteriza por una frecuencia, intensidad y efectos graves fuera del rango predecible, y que altera*

el ecosistema, la comunidad o la estructura de la población y cambia los recursos o el entorno físico”.

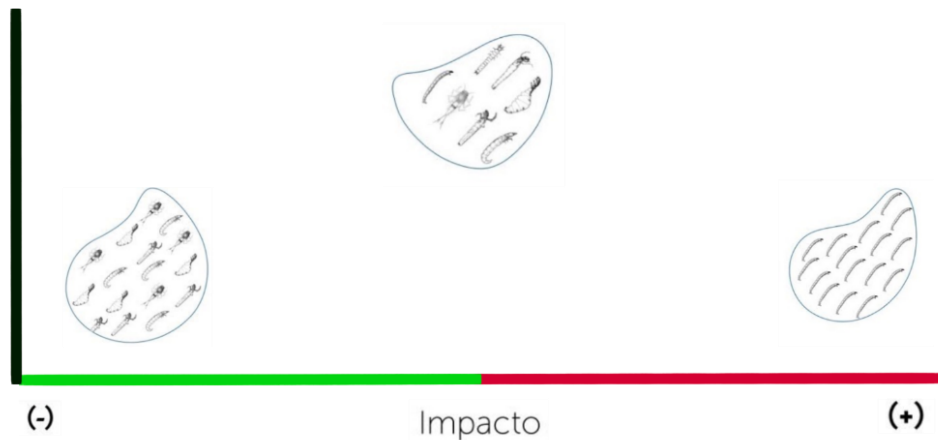


Figura 1.1. Descripción gráfica de la hipótesis de la perturbación intermedia (Cornell, 1978) aplicada a comunidades de macroinvertebrados acuáticos.

Al igual que White y Pickett, Resh y colaboradores destacaron la necesidad de cuantificar el impacto de un disturbio a partir de las características del evento en sí, ya que medir el impacto sobre la comunidad hace cualquier evento impredecible (Resh et al., 1988). A pesar de ello, aceptar solamente como disturbio aquellos eventos que no son predecibles implica tener en cuenta la magnitud de la respuesta ecológica, característica que no fue considerada en su conceptualización teórica (Poff, 1992). Además, esta definición presenta dos grandes inconsistencias: (I) considera la previsibilidad del evento, y por ende la magnitud de la respuesta biológica; y (II) no incluye las consecuencias biológicas (Poff, 1992).

Estos fueron algunos de los vacíos que Townsend & Hildrew (1994) trataron de abordar en su conceptualización del disturbio en los ecosistemas fluviales. Estos autores definieron un disturbio como: “cualquier evento relativamente discreto que elimina organismos y abre espacio y otros recursos que pueden ser utilizados por individuos de la misma especie o de diferente especie”. Sin embargo, autores como Lake (2000) no estaban de acuerdo con las definiciones otorgadas por estos autores, por lo cual proponen que un disturbio se encuentra caracterizado por dos

secuencias: la primera, se distingue por la fuerza de acción del disturbio, es decir, la naturaleza de sus propiedades dañinas como su intensidad, magnitud de fuerza, previsibilidad, extensión espacial y duración temporal. Mientras que la segunda se distingue por la respuesta de la biota (Lake, 2000).

Hasta ese momento, se consideró a un disturbio como un evento discreto, es decir, que su acción se encuentra establecida en el tiempo y espacio del organismo, población, comunidad y ecosistema, por lo tanto, actúa en una jerarquía de escala cuyo impacto puede medirse en términos de respuestas biológicas y ecológicas (Frissell et al., 1986; Resh et al., 1988; Parkyn & Collier, 2004; White & Pickett, 2013). De modo que una variedad de factores puede influir en la intensidad y frecuencia del disturbio (Dornelas, 2010). No obstante, pese a los intentos por facilitar el estudio de un disturbio, no era claro para entonces cómo caracterizar la previsibilidad del disturbio y sus consecuencias ecológicas, así como distinguir entre las escalas de tiempo ecológicas y evolutivas (Poff, 1992).

En términos generales, tenemos dos consideraciones de qué es un disturbio y cómo evaluarlo: a partir de la cuantificación de las propiedades del evento (Resh et al., 1988; Poff, 1992) o a partir de sus efectos y respuesta biológicas (Sousa, 1984; Townsend & Hildrew, 1994). Esta dualidad fue solventada gracias al desarrollo e incorporación de disciplinas como la ecología de comunidades o del paisaje (Resh et al., 1988; Poff, 1992; Lake, 2000). La ecología de comunidades reconoció la importancia de los procesos estocásticos como determinantes de los patrones de la composición y organización de las comunidades (Townsend, 1989). Mientras que la ecología del paisaje incorporó los concepto de escala, jerarquía, heterogeneidad espacial y su relación recíproca con los patrones de los procesos ecológicos (Pickett & Cadenasso, 1995; Turner, 2005; Urban, 2006). El enfoque otorgado por estas disciplinas junto con el reconocimiento del rol de los disturbios permitió enfatizar el papel de los estresores como determinantes de los procesos y patrones para diferentes niveles de organización (Lake, 2000; Battisti et al., 2016).

A partir de entonces, y en pocas palabras, la ecología de los disturbios se encargó de analizar los eventos externos que causan variabilidad (disturbios) en diferentes escalas espacio-temporales a diversos niveles de organización (Battisti et al., 2016).

Los disturbios se pueden clasificar utilizando diferentes criterios, por ejemplo: *Disturbios directos*: afectan directamente el objeto, como la tasa de supervivencia de la especie Z. *Disturbios indirectos*: afecta los objetos ecológicos importantes para la especie objeto, como los recursos alimenticios de la especie Z. *Disturbios selectivos*: afectan a una especie en particular de toda la comunidad. *Disturbios no específicos*: afectan indiscriminadamente a todas las especies que conforman la comunidad. Otro criterio de clasificación abarca la frecuencia de ocurrencia del disturbio, como por ejemplo, las inundaciones; o la naturaleza del disturbio, tales como los *disturbios antropogénicos o naturales* (Lake, 2000; Parkyn & Collier, 2004; Stanley et al., 2010; White & Pickett, 2013; Battisti et al., 2016).

Como se ha mencionado anteriormente, un disturbio se encuentra relacionado con características y variables ecológicas de las comunidades, tales como la composición, uniformidad y riqueza de especies. De este modo, para evaluar la respuesta de los organismos en términos de identidad taxonómica y funcional (a través del uso de rasgos biológicos) se han desarrollado cientos de métricas (Usseglio-Polatera et al., 2000; Statzner et al., 2005; Petchey & Gaston, 2006; Statzner & Bêche, 2010; Mouillot et al., 2013; Belmar et al., 2019). El uso conjunto de ambos tipos de métricas (taxonómicas y funcionales) permite explicar las diferencias notables de respuesta interespecíficas y del ecosistema, junto con los procesos responsables de su configuración (Pascual & Guichard, 2005; Petchey & Gaston, 2006; Naeem et al., 2012). A continuación, se exploran brevemente ambos tipos de métricas y el rol que tienen dentro del biomonitoreo.

Biomonitoreo a partir de métricas taxonómicas

Las métricas de diversidad taxonómica tienen en cuenta la presencia, abundancia y distribución de los grupos taxonómicos y son unas de las principales métricas utilizadas para conocer los cambios de una comunidad ocasionados por un disturbio

(Magurran, 2004). Algunas de las principales métricas univariadas son: el índice de Simpson (riqueza de especies) y el índice de Shannon (uniformidad de especies; Magurran, 2004). No obstante, se basan en datos de presencia/ausencia y no necesariamente reflejan las consecuencias de un disturbio (Supp & Ernest, 2014).

En ciertos escenarios, la pérdida de especies a causa de un estresor no se ve reflejada en una disminución de la riqueza de especies o en otras métricas taxonómicas (Mouillot et al., 2013). A diferencia de las métricas taxonómicas, las métricas basadas en rasgos funcionales no consideran a los organismos ecológicamente idénticos (Hubbell, 2005). Es decir, reconocen que cada taxón presenta un conjunto de rasgos específicos que le permiten responder de diversas maneras ante presiones bióticas y abióticas (Chesson, 2000; Isaac & Cowlshaw, 2004). Por lo cual, caracterizar las diferencias en la composición de rasgos en una o más comunidades permiten evaluar de una manera más directa los cambios generados por diferentes estresores (Pásztor et al., 2020).

Biomonitoreo a partir de métricas basadas en rasgos funcionales

Los avances en la aplicación de rasgos biológicos o funcionales para evaluar la estructura funcional de las comunidades han proporcionado un enfoque alternativo que permite evaluar de manera rápida y consistente los diferentes efectos de un disturbio (Dolédec et al., 2006; Suding et al., 2008; Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). Los rasgos son todas aquellas características morfológicas, fisiológicas, genéticas y comportamentales de los organismos que afectan su desempeño (McGill et al. 2006) y, en consecuencia, su crecimiento, reproducción y supervivencia. Dada esta relación, los rasgos funcionales han sido utilizados como *proxies* para distinguir entre los procesos intrínsecos al ensamblaje y configuración de la biota como las interacciones bióticas o el filtrado ambiental (Statzner et al., 1994; Tachet et al., 1994; Dolédec et al., 1999, 2006; Mason et al., 2003, 2005; Cornwell et al., 2006; Suding et al., 2008; Villéger et al., 2008; Statzner & Bêche, 2010; Laliberté & Legendre, 2010; Weiher et al., 2011; Dos Santos et al., 2011; Buffington & Montgomery, 2013; Mouillot et al., 2013; Laliberté et al., 2014).

Se han propuesto diferentes índices funcionales como: la riqueza funcional de un grupo (Tilman et al., 2001), número de grupos funcionales (Stevens et al., 2003), la suma o promedio de distancias funcionales entre pares de especies, distancias entre especies a lo largo de clasificaciones jerárquicas y distribución de abundancias a lo largo de ejes de rasgos funcionales (Petchey & Gaston, 2006; Villéger et al., 2008), índice FD y longitud total de las ramas del dendograma (Petchey & Gaston, 2002), índice de entropía cuadrática de Rao (Shimatani, 2001; Botta-Dukát, 2005), FDVar (Mason et al., 2003). Cada índice mide diferentes propiedades de las especies o de las comunidades y a su vez se basan en diferentes propiedades matemáticas.

Mouillot y colaboradores (2005), por ejemplo, proponen que la diversidad funcional (FD) puede descomponerse en la *riqueza funcional* (cantidad de espacio de nicho ocupado por las especies) y la *uniformidad funcional* (distribución uniforme de la abundancia en el espacio de nicho ocupado); ambos componentes relacionados con las especies e independientes entre sí (ortogonales; Mouillot et al., 2005). Mason et al. (2005), por otra parte, proponen tres componentes ortogonales como marco para estimar la FD a partir de rasgos únicos: riqueza funcional (FRic), uniformidad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv). Mientras que Villéger et al. (2008) sentaron las bases para el desarrollo de un marco multidimensional y multifacético al incorporar diversos rasgos funcionales en los índices propuestos por Mason y colaboradores (Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010). En general, los componentes de la FD coinciden con los criterios establecidos por Mason et al. (2003) y Petchey & Gaston (2006); y a mayor valor de índice mayor es el componente de diversidad funcional que explican (Villéger et al., 2008).

La riqueza funcional (FRic) representa el volumen/cantidad de espacio funcional ocupado por la comunidad. Si dos especies (a y b) cuyos valores de rasgos (coordenadas) son extremos (vértices), entonces configuran el volumen del casco convexo, y cualquier especie (c, d, e y f) cuyos valores de rasgos sean menores para todos los rasgos se incluirán dentro del volumen del casco convexo (Villéger et al., 2008). Por lo tanto, estima la dispersión de las especies en el espacio de

rasgos a partir del volumen del casco convexo mínimo que incluye a todas las especies (Laliberté & Legendre, 2010). Este índice no tiene un valor límite ya que cuantifica un volumen que depende del número de rasgos y sus unidades, no obstante, sus valores se pueden restringir entre 0 y 1 al estandarizar el volumen global del casco convexo (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). Además es altamente sensible a los valores atípicos por lo que las especies raras con valores de rasgos extremos inflaran este valor (Laliberté & Legendre, 2010).

La uniformidad funcional (FEve) describe la distribución uniforme y la regularidad de la distribución de la abundancia en el espacio funcional, es decir, la regularidad o uniformidad con la que el espacio funcional es ocupado por los taxones (Mason et al., 2005). Este índice une todos los puntos contenidos en el espacio funcional con ayuda del MTS (árbol de expansión mínima; Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010), y se encuentra limitado entre 0 y 1. Disminuye o se acerca a 0 cuando la abundancia se distribuye de manera menos uniforme entre las especies o cuando las distancias funcionales entre las especies son menos regulares. Este índice tiene en cuenta la abundancia relativa (Villéger et al., 2008).

En general, la divergencia funcional (FDiv) representa la forma en que se distribuye la abundancia (abundancia relativa) dentro del volumen del espacio funcional ocupado por los taxones desde el centro de gravedad (Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010). Este puede tomar valores entre 0 y 1; toma valores cercanos a 0 cuando las especies altamente abundantes tienen rasgos funcionales que están cerca del centro de gravedad (centro del rango del rasgo funcional) en relación con las especies raras, y se acerca a 1 cuando las especies altamente abundantes tienen rasgos funcionales que están lejos del centro de gravedad con relación a las especies raras. Este índice también se puede calcular con datos de presencia/ausencia, por lo cual, FDiv es alta cuando todas las especies se encuentran dentro del casco convexo y a la misma distancia de su centro de gravedad (Villéger et al., 2008).

Por su parte, la dispersión funcional (FDis) es la distancia media ponderada en el espacio funcional de una especie al centroide ponderado de todas las especies,

cuyos pesos corresponden a las abundancias relativas de las especies. Por ello, puede mostrar la abundancia de las especies que cambia la posición del centroide hacia las especies más abundantes, que ponderan las distancias de las especies por sus abundancias relativas. Al igual que los índices propuestos por Villéger, la FDis no se ve afectada por la riqueza de especies y no tiene límite superior, como también ocurre con la FRic (Laliberté & Legendre, 2010).



Capítulo II. El Páramo y el Parque Nacional Natural Chingaza (PNN Chingaza)

El Páramo: ecosistema de alta montaña tropical

Los páramos son ecosistemas tropicales de alta montaña ubicados en el norte de los Andes de América del sur, desde Venezuela hasta el norte de Perú (Buytaert et al., 2006; Sklenář et al., 2011; Mosquera et al., 2016a; Cárdenas et al., 2017; Aparecido et al., 2018; Ely & Martin, 2018; Carrillo-Rojas et al., 2019). Se encuentra sobre la línea de los árboles y debajo de las nieves perpetuas entre los 3.000 y 4.500 msnm, abarcando un área aproximada de 41.521 km² (Llambí & Rada, 2019). Sin embargo, no existe un acuerdo sobre su extensión real ya que no es clara la delimitación de la línea de árboles en el límite inferior (Buytaert et al., 2006). De acuerdo con la clasificación de ecorregiones otorgada por Dinerstein et al. (2000), los páramos están ubicados en cuatro grandes provincias: Cordillera central, Cordillera de Mérida, norte de los Andes y Santa Marta.

Estos ecosistemas se originaron hace aproximadamente 3 millones de años por el levantamiento de los Andes y por diferentes glaciaciones que ocurrieron durante el Pleistoceno (Llambí & Rada, 2019). A pesar de ser ecosistemas jóvenes, son conocidos por su alta diversidad, endemismos de especies (Beniston, 2003; Madriñán et al., 2013; Cárdenas et al., 2017; Gutiérrez-Salazar & Medrano-Vizcaíno, 2019; Llambí & Rada, 2019) y por prestar importantes servicios ecosistémicos como el suministro de agua y el almacenamiento de carbono (Bruijnzeel & Veneklaas, 1998; Myers et al., 2000; Spracklen & Righelato, 2014; Cárdenas et al., 2017; Aparecido et al., 2018).

Los páramos en general se caracterizan por sus bajas temperaturas (la temperatura media anual oscila entre 2°C y 10°C mientras que la temperatura media diurna es de 7°C y 8°C), baja presión atmosférica y evapotranspiración, alta nubosidad, radiación ultravioleta y humedad (humedad relativa entre 70 y 90%) durante todo el año, con heladas en la noche y vientos fuertes (Buytaert et al., 2011; Llambí, 2015; Carrillo-Rojas et al., 2016; Cárdenas et al., 2017; Aparecido et al., 2018; Gutiérrez-Salazar & Medrano-Vizcaíno, 2019; Llambí & Rada, 2019). Estos factores dependen y varían de acuerdo con la posición geográfica del páramo con respecto a la Zona de Convergencia Intertropical, la orografía, las corrientes oceánicas, la selva

amazónica (ubicada en el este), la presencia de vientos alisios hacia el norte, la posición en la Cordillera Oriental y Occidental, la corriente de chorro subtropical y los sistemas permanentes de alta presión del Pacífico Sur y del Atlántico Sur (Vuille et al., 2000; Carrillo-Rojas et al., 2016; Llambí & Rada, 2019; Rada et al., 2019; Rodríguez-Morales et al., 2019).

El régimen hidrológico consiste en lluvias frecuentes de baja intensidad y larga duración (Ilovizna, Padrón et al., 2015), influenciadas por el vapor de agua proveniente del Océano Pacífico y de la cuenca del Amazonas (además de la topografía anteriormente mencionada; Vuille et al., 2000; Garreaud, 2009). En Colombia, las precipitaciones en el páramo pueden alcanzar valores superiores a los 3.000 mm (Buytaert et al., 2011; Llambí & Cuesta, 2014), y junto con la niebla conforman la *precipitación oculta*. Ambos factores influyen en la entrada y salida de agua a través de la captación foliar y la evapotranspiración, y contribuyen al equilibrio de agua de captación, humedad atmosférica y suministro de agua aguas abajo (Carrillo-Rojas et al., 2016, 2019; Cárdenas et al., 2017).

Los páramos no son solo ecosistemas interesantes por la interacción entre factores abióticos, sino también por la distribución heterogénea de la biota en una serie de islas continentales a diferentes rangos altitudinales (Sklenář et al., 2013; Llambí & Rada, 2019). Su paisaje se encuentra conformado por diferentes elementos vegetales y tipos de suelos: los primeros corresponden a pastos, hierbas de hojas perenne, arbustos esclerófilos, rosetas (frailejones) y bosques enanos (Mosquera et al., 2016a; Aparecido et al., 2018) pero no por especies arbóreas (Gutiérrez-Salazar & Medrano-Vizcaíno, 2019). Los pastizales presentan la mayor cobertura vegetal dominante (>70%; Correa et al., 2016; Cárdenas et al., 2017; Aparecido et al., 2018) y son conocidos como “*la verdadera vegetación de páramo*” (Matson & Bart, 2013); se encuentran caracterizados por especies de la familia Cyperaceae. Por otra parte, los bosques se encuentran distribuidos en parches discontinuos (Hensen et al., 2012; Correa et al., 2016) y presentan la menor cobertura vegetal (<5%; Mosquera et al., 2015).

Sus suelos están compuestos principalmente por histosoles o andisoles (Buytaert et al., 2005a; Mosquera et al., 2016a; Aparecido et al., 2018) de origen metamórfico y volcánico (Sklenář et al., 2011), originados por la acumulación de materia orgánica y cenizas volcánicas durante el Pleistoceno (Llambí & Rada, 2019). Son suelos con un alto contenido de materia orgánica (húmicos), bajo pH y baja densidad, e inestables como producto de los ciclos de congelación y descongelación (Abadín et al., 2002; Llambí & Rada, 2019); además tienen una alta capacidad de almacenar agua (Buytaert et al., 2005a; Cárdenas et al., 2017). Estos factores, el tipo de vegetación y el tipo de suelo se encuentran relacionados con el paisaje topográfico: las laderas se encuentran constituidas por suelos de tipo andisoles y con vegetación de menor altura (pastos e hierbas), mientras que los suelos histosoles favorecen la formación de humedales y se encuentran relacionados con plantas que retienen grandes cantidades de agua, y que se ubican en tierras planas y en áreas de ribera (Mosquera et al., 2015, 2016a).

La interacción entre las condiciones topográficas, atmosféricas y climáticas del páramo no solo delimitan la estructura del paisaje y de las comunidades biológicas, sino que también regulan el funcionamiento y los servicios que provee el ecosistema (Correa et al., 2016; Ely & Martin, 2018; Carrillo-Rojas et al., 2019). Con respecto a estos últimos, los páramos son importantes reservorios de carbono, y suministros y reservorios de agua dulce (Poulenard et al., 2003; Messerli et al., 2004; Viviroli & Weingartner, 2004; Buytaert et al., 2005b; Harden et al., 2013; Suárez et al., 2013; Ely & Martin, 2018; Bonnesoeur et al., 2019; Martin et al., 2019), ya que sus suelos pueden retener entre 119 y 397 toneladas de carbono por hectárea en los primeros 40 cm de profundidad (Castañeda-Martín & Montes-Pulido, 2017; Carrillo-Rojas et al., 2019) debido a las bajas tasas de descomposición de materia orgánica, influenciadas por la menor temperatura, la baja biomasa microbiana (Coûteaux et al., 2002; Cárdenas et al., 2017; Gutiérrez-Salazar & Medrano-Vizcaíno, 2019), la fuerte radiación solar y la alta precipitación (Pesántez et al., 2018; Martin et al., 2019). Además de esto, suministran más del 80% del agua para consumo humano en grandes ciudades como Bogotá (Buytaert et al., 2006; Buytaert & Bièvre, 2012; Suárez et al., 2013; Mosquera et al., 2016b).

Generalidades del Parque Nacional Natural Chingaza

El Parque Nacional Natural Chingaza (PNN Chingaza) se encuentra ubicado en la zona Andina de Colombia, sobre la cordillera Oriental al nororiente de Bogotá (4°51' - 4°20' latitud norte- 73°50' - 73°55' longitud oriente), dentro de la provincia *norte de los Andes*. Abarca un amplio rango altitudinal desde los 800 hasta los 4.200 msnm (Vargas Ríos & Pedraza, 2004). Es un área protegida creada en 1977 y constituida por 76.600 hectáreas distribuidas en 11 municipios de los departamentos de Cundinamarca y Meta (Chingaza, 2018; Figura 2.1).

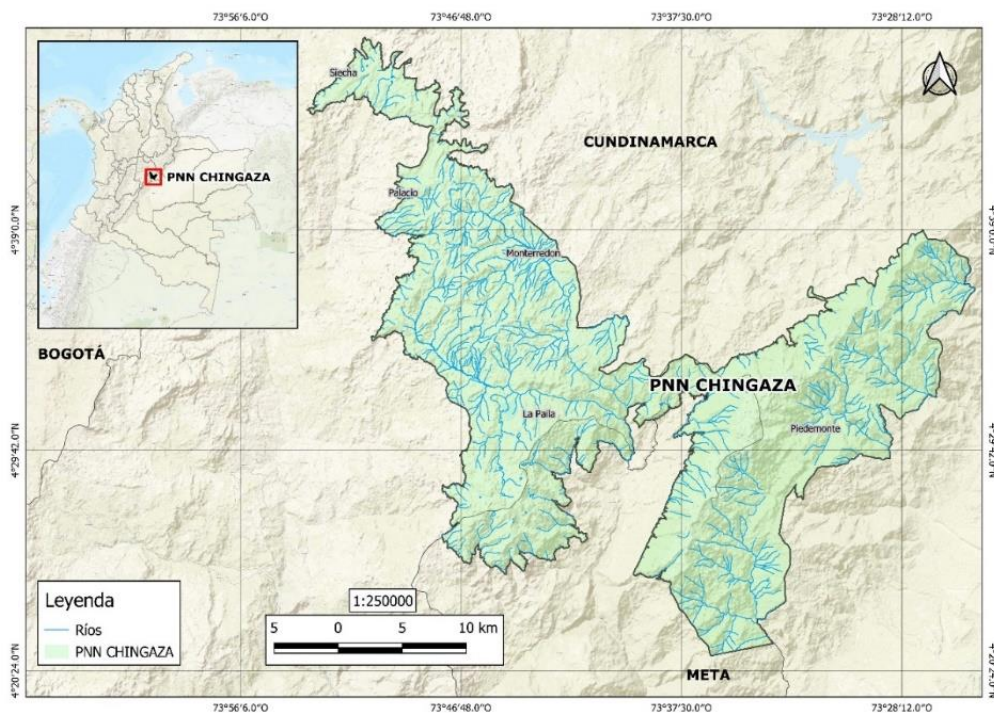


Figura 2.1. Localización geográfica del PNN Chingaza, Colombia (Sistema de coordenadas con origen Bogotá, cartografía base del IGAC escala 1:250000).

La zona se caracteriza por presentar una alta pluviosidad, producto de las descargas orogénicas provenientes del sureste del país (Orinoquía y Amazonía) en la vertiente Oriental y presenta un comportamiento monomodal-biestacional, con un solo pico de lluvias entre los meses de mayo y agosto (correspondiente al 60% de la precipitación anual; Vargas Ríos & Pedraza, 2004). Sin embargo, la variabilidad temporal de las lluvias es alta dada su dependencia a las condiciones geográficas,

altitudinales y topográficas. Al igual que la lluvia, la radiación es un factor importante en las condiciones ecológicas y climáticas del Parque (principalmente en altitudes superiores a 3.000 msnm) alcanzando valores de 4.2 h/día (entre noviembre y febrero) y 1.2 h/día en los meses más nublados (Vargas Ríos & Pedraza, 2004). La temperatura en general es baja, pero puede oscilar entre 0°C y 25°C en el día durante los meses de diciembre y febrero (época seca).

Durante la última glaciación, las áreas de páramo del PNN Chingaza estuvieron ocupadas por hielos cuyo desplazamiento en masas (morrenas), en conjunto con rocas y otros materiales inorgánicos, propiciaron tanto la estructura montañosa actual como la diferencia de dos pisos térmicos (periglaciario y modelado heredado) y tres sectores de herencia glaciario (Vargas Ríos & Pedraza, 2004). El *piso periglaciario* corresponde a lo que hoy en día se conoce como superpáramo y abarca altitudes entre 3.800 y 4.020 msnm, mientras que el *modelado heredado* corresponde al páramo y subpáramo entre 3.000 y 3.800 msnm. En este último rango altitudinal, se pueden diferenciar tres áreas de herencia glaciario producto de diferentes eventos glaciares que conllevaron a la desaparición de las nieves perpetuas y los casquetes de hielo; actualmente se conocen tres áreas de herencia glaciario: **Siecha**, dominado por glaciares de poca extensión y de circo angosto; **Palacios** con predominio de circos, valles glaciares y acumulaciones de origen glaciario y fluvial; y el sector de **Laguna de Chingaza** (Vargas Ríos & Pedraza, 2004). La herencia y dinámica glaciario, junto a las dinámicas fluvio-glaciario, volcánica y fluviovolcánica propiciaron la formación de la estructura paisajística (topografía) que actualmente se identifica en esta área (Rangel-Ch, 2000; Vargas Ríos & Pedraza, 2004).

Hidrología del Parque Nacional Natural Chingaza

Los sistemas de agua que se encuentran en el PNN Chingaza se originaron a partir de dos tipos de formaciones: fluviales y fluvio-glaciares. Las primeras se originaron por la dinámica de transporte y depósito de materiales regulada por la escorrentía, mientras que las segundas se originaron por el transporte de materiales acumulados marginales (posiblemente de depósitos del cuaternario) transportados por las aguas

provenientes de la fusión de glaciares (Vargas Ríos & Pedraza, 2004). Estos procesos, en conjunto con los procesos geológicos y paleoecológicos involucrados en el levantamiento de los Andes junto a las glaciaciones, dieron como resultado una hidrología dendrítica y moderadamente meándrica tanto a las corrientes como a las quebradas (Vargas Ríos & Pedraza, 2004).

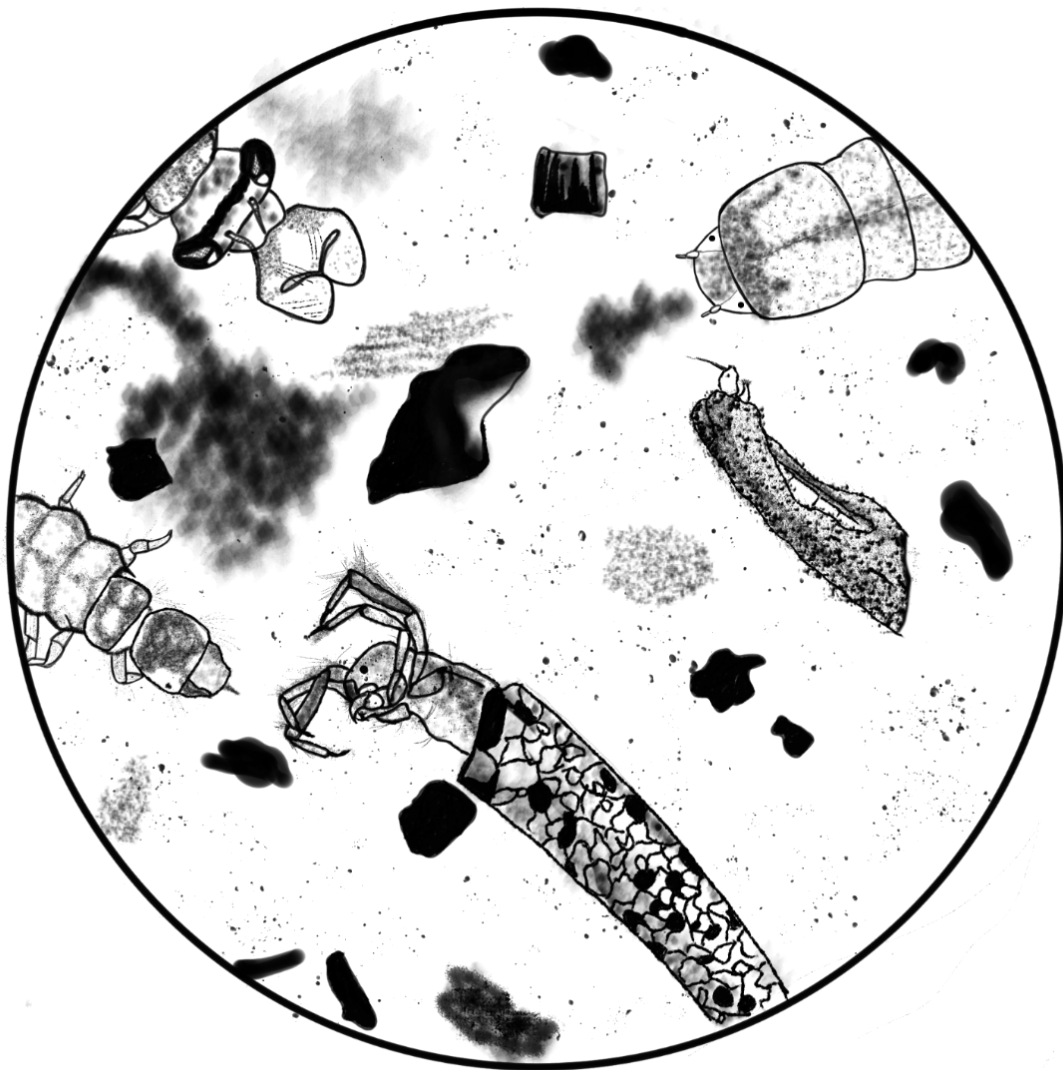
En el Parque nacen varias fuentes de agua pertenecientes a la vertiente de la Orinoquia como los ríos Guayuriba, Guatiquía, Guavio, Humea y Guacavía; y a la vertiente del Magdalena como los ríos Sopó y Siecha, sin embargo, las corrientes que hacen parte de la vertiente del Orinoco son aquellas con mayor área de captación y caudal dentro del PNN Chingaza. El área de captación de la cuenca del río Orinoco pueden ser vertientes interiores como los ríos Chuza cuyas aguas culminan en el embalse de Chuza, o ríos La Playa y Frío cuyas aguas drenan la Laguna Chingaza; o vertientes exteriores, como las cuencas de los ríos Blanco, Negro, Guatiquía, Guavio y Humea (Vargas Ríos & Pedraza, 2004).

Problemáticas actuales del PNN Chingaza

Los páramos son ecosistemas muy susceptibles a los cambios de temperatura y precipitación asociados al cambio climático y al cambio en el uso del suelo (Diaz et al., 2003; Buytaert et al., 2006, 2011; Harden et al., 2013; Cárdenas et al., 2017; Ely & Martin, 2018; Carrillo-Rojas et al., 2019; Gutiérrez-Salazar & Medrano-Vizcaíno, 2019; Lazo et al., 2019), los cuales afectan y ponen en riesgo la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Myers et al., 2000; Correa et al., 2016). Estos ecosistemas durante muchos años no estuvieron expuestos a procesos de herbivoría por animales domésticos, y por el contrario, es una actividad relativamente reciente (Molinillo & Monasterio, 1997; Matson & Bart, 2013).

El PNN Chingaza, a pesar de ser un área protegida, cuenta con predios que desde los años 60 han sido influenciados por la ganadería, como la laguna de Chingaza y el río La Playa. Actualmente se identifican y reconocen varios sectores asociados a esta actividad: sector Mangoncito con 35 hectáreas, sector Mangón con 15 hectáreas, sector Sietecuerales con 20 hectáreas, sector La Playa con 98

hectáreas, sector Arnical y Hoyo Hernando con 60 hectáreas, sector Palacios y Piedras Gordas, Vereda Candelaria y San Luis Toledo con 120 hectáreas, y las veredas Córdoba y Colombia con 15 hectáreas (ver Chingaza, 2018).



Capítulo III. Protocolo para la evaluación del efecto del cambio del uso del suelo sobre la comunidad de invertebrados acuáticos bentónicos

Zona de estudio

Dentro del PNN Chingaza se seleccionaron diez ríos entre los 3.050 y 3.369 msnm, de acuerdo con el porcentaje de cobertura vegetal de la zona ribereña, uso del suelo (impactado y no impactado por la ganadería) y accesibilidad a éstos. Seis de los ríos pertenecen a la cuenca del río Guayuriba, mientras que los otros cuatro pertenecen a la cuenca del río Guatiquía. Se establecieron tres tramos de muestreo a lo largo de cada corriente de 1 km aproximadamente, separados entre sí por la misma distancia. Los ríos La Playa, Frío y Chuza se originan en las vertientes interiores del Parque. Los ríos Buitrago Abajo y Arriba, Guatiquia, Calostros, Palacios, Casa Quemada y Negro se originan en vertientes externas. Todos los ríos se muestrearon a finales de enero y comienzos de febrero de 2018, correspondiente a la época seca (Figura 3.1).

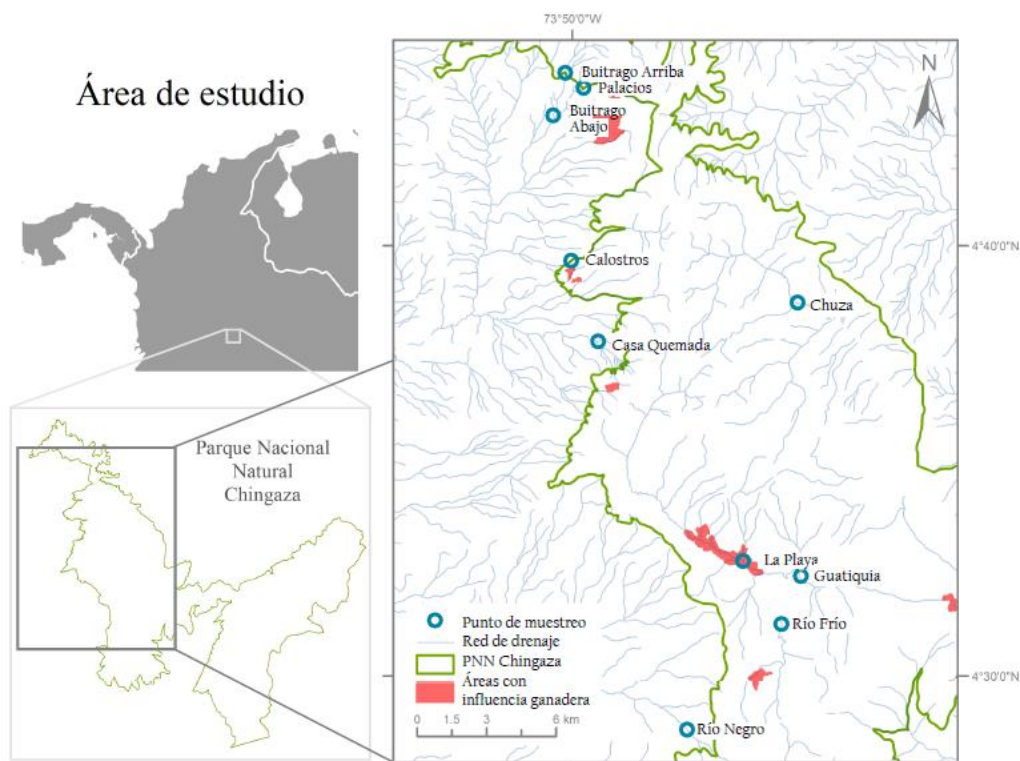


Figura 3.1. Mapa de puntos de muestreo y zonas impactadas por ganadería en el PNN Chingaza, Colombia (Sistema de coordenadas con origen Bogotá, cartografía base del IGAC escala 1:100000).

Caracterización del gradiente de impacto

En la fase de reconocimiento se hizo una caracterización preliminar del gradiente de impacto teniendo en cuenta atributos a escala de captación y presencia/ausencia de ganado. En este último se incluyó: presencia/ausencia de cabezas de ganado, presencia/ausencia de materia fecal, presencia/ausencia de pisoteo de ganado/huellas, presencia/ausencia de claros en el camino y en la zona de ribera. Adicionalmente, durante la fase de campo se tuvieron en cuenta atributos a escala local que mostraran un impacto generado por el disturbio evaluado. Como sitios de referencia se consideraron aquellos ríos con mínima exposición a la perturbación (Tilman et al., 1982; Bailey et al., 2004).

Caracterización de la vegetación ribereña

Una vez seleccionados diez ríos y asignada su posición dentro del gradiente de impacto, se procedió a hacer una caracterización de la vegetación a escala de microcuenca y de segmento (local). A escala de microcuenca, se hizo una caracterización de la cobertura vegetal a partir de imágenes Landsat siguiendo la metodología CORINE LAND COVER del IDEAM de la zona circundante a los puntos de muestreo. A escala local, se caracterizó la vegetación de la zona de ribera en ambos segmentos de cada río, teniendo en cuenta el porcentaje de los principales estratos vegetales (rasante, herbáceo, arbustivo y arbóreo), de erosión y uso del suelo (relacionado con la ganadería) siguiendo el muestreo propuesto por Vermont Agency of Natural Resources (2009).

Caracterización del ambiente a escala local

En cada río, se estableció un segmento de aproximadamente 200-400 m en donde se realizaron seis perfiles transversales para cuantificar el ancho y profundidad del río, y la velocidad de la corriente siguiendo la técnica 3b de Elozegi & Sabater (2009); además se caracterizó y cuantificó el tipo y porcentaje de los diferentes sustratos del lecho. Asimismo, se midió el pH, la temperatura del agua, el porcentaje de saturación de oxígeno, el oxígeno disuelto y la conductividad con una sonda

multiparámetro HANNA HI70425 en tres secciones del segmento. Por último, se tomaron dos muestras de agua (filtradas con filtros GFF y de Nylon) en frascos plásticos y se preservaron refrigeradas. En el laboratorio, se estimaron las concentraciones de nitritos, amonio, nitratos, nitrógeno total y carbono orgánico total, así como la carga de sólidos disueltos totales siguiendo los métodos APHA (APHA, 2005).

Caracterización taxonómica de la comunidad de invertebrados acuáticos bentónicos y su hábitat

En cada segmento del río se establecieron tres tramos de muestreo en zonas de rápidos. En cada zona de rápidos se tomaron cinco muestras de invertebrados acuáticos bentónicos siguiendo el procedimiento multi-hábitat propuesto por Muñoz y colaboradores (en Elozegi & Sabater, 2009). Este método consiste en tomar muestras de diferentes sustratos (arenas, guijarros, cantos, bloques y roca madre) de acuerdo con su porcentaje de cobertura en el lecho de cada tramo. De cada sustrato se tomaron cinco repeticiones (aproximadamente) con una red surber de ojo de malla de 350 mm de 0.09 m². Las muestras se preservaron en alcohol al 96% en frascos de plástico hasta su transporte al laboratorio. Posteriormente, se limpiaron e identificaron al nivel taxonómico más bajo (principalmente género) siguiendo las claves de Domínguez & Fernández (2009), Prat et al. (2011) y Thorp & Covich (2019). En total se tomaron 15 muestras de 5 repeticiones en casi todos los ríos excepto en el río La Playa, donde se tomaron 9 muestras de 3 repeticiones dada la homogeneidad del sustrato.

Caracterización de rasgos funcionales de la comunidad de invertebrados acuáticos

Se seleccionaron siete rasgos biológicos enfocados en características tróficas, adaptaciones fisiológicas, morfológicas y conductuales, tales como: modo de respiración, adaptaciones morfológicas para contrarrestar el flujo, tamaño del cuerpo, estrategia alimenticia, locomoción/relación con el sustrato, estados de desarrollo en el medio acuático y tipo de dispersión. En total, los siete rasgos

seleccionados se clasificaron en 35 categorías de rasgos (Tabla 3.1) siguiendo a Usseglio-Polatera (1994) y Usseglio-Polatera et al. (2000). Estos rasgos se encuentran relacionados con el hábitat físico y son clave para la organización de las comunidades además de mostrar una relación con el gradiente ambiental (Dolédéc et al., 1999, 2006; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007; González-Trujillo, 2016; Göthe et al., 2017). Se obtuvo información de los rasgos funcionales principalmente de fuentes de información secundaria (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007; González-Trujillo, 2016).

Tabla 3.1. Tabla de rasgos funcionales de invertebrados acuáticos y sus categorías.

Rasgos	Categoría	Código
Modo de respiración	Espiráculo	spi
	Tegumento	teg
	Branquias	tgil
	Respiración a base de sangre	blo
Adaptaciones morfológicas para contrarrestar el flujo	Casa	case
	Ventosas	suc
	Glándulas de seda	silt
	Uñas anales	a.clw
	Uñas tarsales	t.clw
	No adaptaciones	n.flow
Tamaño del cuerpo	<2.5 mm	BS1
	2.5 – 5 mm	BS2
	5 – 10 mm	BS3
	10 – 20 mm	BS4
	20 – 40 mm	BS5
	>40 mm	BS6
Estrategia alimenticia	Recolector	CG
	Triturador	SH
	Raspador	SC

Locomoción	Filtrador	W
	Depredador	PR
	Nadador superficial	SW
	Nadador de agua completa	FW
	Rastreador	Cr
	Excavador/intersticial	Bu
Estados-acuáticos	Fijación temporal	TA
	Permanentemente fijado	PA
	Huevo	Egg
	Larva/ninfa	larvae/nymphae
	Pupa	pupae
	Adulto	adult
Dispersión	Pasiva acuática	Aq.Passive
	Activa acuática	Aq.Active
	Activa aérea	Aerial Passive
	Pasiva aérea	Aerial Active

Se utilizó el procedimiento de codificación difusa para describir y cuantificar la afinidad de los taxones a cada categoría de los rasgos de acuerdo con Chevene et al. (1994). A cada género se le asignó una puntuación de afinidad entre 0 y 3 con respecto a cada categoría de rasgo, siendo 0: sin afinidad, 1: baja afinidad y 3: máxima afinidad del taxón al rasgo evaluado (ver Anexo 1). Los valores de afinidad de cada taxón por categoría de rasgo se estandarizaron con el fin de que la suma por rasgo y género sea igual a 1 (Dolédec et al., 2006; Mondy & Usseglio-Polatera, 2014; González-Trujillo, 2016; Calapez et al., 2018). Solamente se tuvieron en cuenta aquellos taxones identificados hasta el nivel de género y como consecuencia la distribución de rasgos y taxones a lo largo del gradiente de perturbación se calculó con base en 66 taxones.

Análisis de datos

Estimación del esfuerzo de muestreo

Se estimó la cobertura de muestreo basado en datos de incidencia (presencia/ausencia) para conocer si el muestreo realizado en campo abarcó la totalidad de géneros presentes en cada río y con respecto a cada sustrato, mediante curvas de rarefacción y extrapolación (R/E). Se aplicó el método Bootstrap para obtener intervalos de confianza del 95%, y así estimar la diversidad y la completitud del muestreo. Adicionalmente, se calculó la diversidad alfa usando las tres primeras medidas de números de Hill de orden q para estimar la diversidad de los ríos (Chao et al., 2014): riqueza de especies ($q=0$), diversidad de Shannon ($q=1$, exponencial de la entropía de Shannon, que da igual peso a los taxones presentes) y diversidad de Simpson ($q=2$, inverso de la dominancia de Simpson, que da un mayor peso a los taxones dominantes).

Cuantificación del efecto del disturbio

Para cuantificar el efecto del impacto de la ganadería sobre la composición y estructura taxonómica y funcional de los invertebrados, se emplearon análisis de diversidad alfa y funcional, así como análisis de ordenación y de ordenación canónica (Tabla 3.2). En términos generales, en primera medida se estimó y comparó la diversidad alfa entre los ríos en términos taxonómicos (números de Hill) y funcionales (índices de diversidad funcional). Posteriormente, se realizaron análisis de ordenación para visualizar los patrones de disimilitud entre ríos impactados y no impactados en base a la estructura taxonómica y funcional, así como análisis de ordenación canónica en los cuales se utilizaron las características ambientales para explicar la disimilitud observada.

Se utilizó un análisis de componentes principales (PCA; Hotelling, 1933) para representar las principales correlaciones entre las variables ambientales evaluadas (Legendre & Legendre, 1998). Para conocer la relación de las variables ambientales sobre la comunidad acuática y los ríos se realizó un análisis de redundancia (RDA; Rao, 1964). Los datos ambientales continuos se transformaron con $\text{Log}_{10}+1$ y las variables en valores porcentuales (%) con raíz cuadrada.

Tabla 3.2. Resumen de los análisis estadísticos utilizados para evaluar y cuantificar el impacto de la ganadería sobre la composición taxonómica y de rasgos funcionales.

Análisis estadístico		Objetivo	Resultados esperados
<i>Análisis escalonamiento multidimensional métrico.</i>	de no	Identificar si la composición de taxones varía entre ríos impactados y no impactados.	La composición de taxones permitirá diferenciar los ríos impactados de los ríos no impactados en el plano del nMDS, dada la similitud en la estructura taxonómica entre cada agrupación de ríos.
<i>Análisis componentes principales.</i>	de	Organizar visualmente las principales correlaciones entre las condiciones ambientales de los ríos.	Los ríos impactados se diferencian de los ríos no impactados en el plano del PCA de acuerdo con la similitud en los valores de las variables ambientales en cada agrupación.
<i>Análisis redundancia.</i>	de	Reconocer la relación de las variables ambientales sobre la distribución de la comunidad acuática y los ríos.	Las variables ambientales como mayor porcentaje de erosión y de estrato vegetal de menor altura junto con mayores concentraciones de nutrientes estarán relacionadas con la disimilitud en la composición de géneros y permitirán distinguir los ríos impactados de los ríos no impactados en el plano del RDA.
<i>Índice de riqueza, uniformidad, dispersión y divergencia funcional.</i>		Evaluar el impacto sobre los componentes de la diversidad funcional de las comunidades.	Los ríos impactados a diferencia de los ríos de referencia presentarán menores valores dada la homogenización y distribución menos uniforme de los rasgos funcionales y sus abundancias en el espacio funcional.
<i>Análisis de correspondencia difusa.</i>	de	Identificar disimilitud entre la composición de rasgos funcionales de las comunidades de los ríos.	Se espera que la disimilitud entre comunidades esté relacionada con diferencias entre géneros en términos de rasgos funcionales como tipo de respiración, tamaño corporal y estrategia alimenticia. Estos rasgos permitirán diferenciar los ríos impactados de los ríos no impactados en el plano del FCA.

RLQ y fourth-corner.

Evaluar la correlación entre las variables ambientales y el conjunto de categorías de rasgos funcionales.

Categorías de rasgos funcionales como menor tamaño corporal, respiración por branquias y estrategia alimenticia como filtradores se encontrarán relacionados con mayores concentraciones de nutrientes y menor cobertura vegetal. Atributos de ríos impactados.

Respuestas en la estructura taxonómica

La diversidad alfa taxonómica se estimó por medio de las tres primeras medidas de números de Hill de orden q (Chao et al., 2014): riqueza de especies ($q=0$), diversidad de Shannon ($q=1$, exponencial de la entropía de Shannon; da igual peso a los taxones presentes) y diversidad de Simpson ($q=2$, inverso de la dominancia de Simpson; da mayor peso a los taxones dominantes). Los cambios en la estructura taxonómica entre ríos se exploraron a través del análisis de escalonamiento multidimensional no métrico (nMDS; Kruskal, 1964) utilizando la distancia de Morisita-Horn (Horn, 1966). Esta distancia refleja la relación entre la riqueza y la uniformidad, y toma en cuenta la abundancia de cada género (Magurran, 2004). Las diferencias estructurales se evaluaron mediante una prueba MANOVA permutacional (no paramétrico-ADONIS), en la cual se puede utilizar cualquier medida de disimilitud y tiene como única suposición que las observaciones son independientes y con distribuciones similares. Por tanto, es una prueba basada en la ubicación diferencial de las medias o centroides de los grupos de observación; y a diferencia de otros análisis, no tiene en cuenta las correlaciones entre variables (Anderson, 2001).

La relación entre la estructura taxonómica y las características ambientales se modelaron mediante un análisis de redundancias (RDA). Previo al análisis, se transformaron los datos de abundancia de taxones por medio de la función Hellinger para evitar problemas asociados con el uso de la distancia euclidiana para datos ecológicos. Adicionalmente, se utilizó el método de Pearson para evaluar la

colinealidad de las variables evaluadas mediante los valores de inflación (VIF) y así evitar aumentar el poder explicativo. En este sentido, aquellas variables con un VIF mayor a 10 no se consideraron en el análisis. La significancia del modelo de RDA se evaluó mediante una prueba ANOVA. Las variables consideradas en el análisis de redundancia fueron: porcentaje de estrato arbustivo (X_{arb}), conductividad (cond), nitratos (N_{NO3}), caudal (Q_{geom}), porcentaje de sustrato de mayor tamaño (X_{S_high} ; $X > 250$ mm), porcentaje de sustrato de menor tamaño (X_{S_low} ; $X < 20$ mm), carbono orgánico total (TOC) y temperatura del agua (temp).

Respuestas en la estructura funcional

La diversidad alfa funcional se estimó por medio de la riqueza funcional (FRic), la uniformidad funcional (FEve), la dispersión funcional (FDis) y la divergencia funcional (FDiv) siguiendo a Villéger et al. (2008) y Laliberté & Legendre (2010). Los cambios en la estructura funcional entre ríos se exploraron mediante un análisis de correspondencia difusa (FCA, Chevene et al., 1994). Este análisis determina la correlación entre las categorías de rasgos funcionales y los taxones de invertebrados acuáticos, utilizando las afinidades de los géneros por la categoría de rasgo como distribuciones de frecuencia. Los dos primeros ejes del FCA se consideraron para evaluar los cambios en la estructura funcional.

Para evaluar la correlación entre el conjunto de categorías de rasgos funcionales y las variables ambientales se realizó un análisis RLQ y *fourth-corner* siguiendo a Kleyer et al. (2012) y Dray et al. (2014). Estas técnicas analizan de manera simultánea tres matrices: “R” o matriz de sitios por variables ambientales, “L” o matriz de sitios por abundancia de taxones y “Q” o matriz de taxones por rasgos funcionales. El análisis RLQ se basa en un análisis de correspondencia que busca aquellos puntajes entre sitios y rasgos que maximizan la covarianza, y, por lo tanto, contribuye a identificar aquellos rasgos que están relacionados más fuertemente con determinadas variables ambientales (evidencia del filtrado ambiental). La significancia de las relaciones entre rasgos y variables ambientales fue evaluada con una prueba de Monte-Carlo utilizando 999 permutaciones de las filas de la tabla

R (modelo 2, Ho: las variables ambientales no influyen en la distribución de taxones); y las filas de la matriz Q (modelo 4, Ho: la comunidad biológica con condiciones ambientales fijas no se encuentra influenciada por el conjunto de rasgos funcionales).

El análisis *fourth-corner*, por otra parte, se usó para evaluar la importancia de asociaciones bivariadas entre un rasgo funcional y una variable ambiental simultáneamente, identificando las variables ambientales determinantes. Dado que considera variables con diferentes medidas, se debe aleatorizar. El uso de un solo análisis no es óptimo, por lo cual se utilizó la combinación de los análisis RLQ y *fourth-corner* con el modelo 6 para explorar más a fondo las relaciones entre los conjuntos de rasgos funcionales y variables ambientales, y la respuesta de los patrones de rasgos de la comunidad a lo largo de gradientes ambientales a través de la estadística multivariada que mide la asociación global entre las tres matrices R, L y Q.

Software empleado en el análisis estadístico

Todos los análisis se desarrollaron en el software RStudio con los paquetes iNEXT (Hsieh et al., 2016), vegan (Oksanen et al., 2019), ggplot2 (Wickham, 2010), Hmisc (Frank E Harrell Jr, 2016), factoextra (Kassambara & Mundt, 2017), ggord (Beck, 2016), FD (Laliberté et al., 2014), FactoMineR (Lê et al., 2008), ade4 (Chessel et al., 2017) y psych (Revelle, 2015).



Capítulo IV. Resultados

Gradiente de impacto

A partir de la caracterización de la zona de ribera (Figura 4.1) y de las imágenes satelitales (Figura 4.2) fue posible identificar un gradiente de impacto generado por la ganadería en los ríos de estudio. La zona de ribera de los ríos con mayor impacto se encuentra caracterizada por (1) alta presencia de estrato vegetal rasante, (2) alto porcentaje de erosión en al menos uno de sus bordes, (3) alta presencia de registro bovino y (4) bajo o nulo estrato vegetal arbustivo y arbóreo. Mientras que los ríos con menor impacto se encuentran caracterizados por (1) alta vegetación de estrato vegetal arbustivo y/o arbóreo, (2) bajo o nula presencia de registro bovino al igual que (3) mínima erosión y (4) baja o nula perturbación de otra índole. De mayor a menor impacto se encuentran los ríos: (1) La Playa, (2) Frío, (3) Palacios, (4) Negro, (5) Buitrago Abajo, (6) Calostros, (7) Guatiquia, (8) Buitrago Arriba, (9) Chuza y (10) Casa Quemada.



Figura 4.1. Ejemplos gráficos de los ríos en el gradiente de impacto generado por la ganadería.

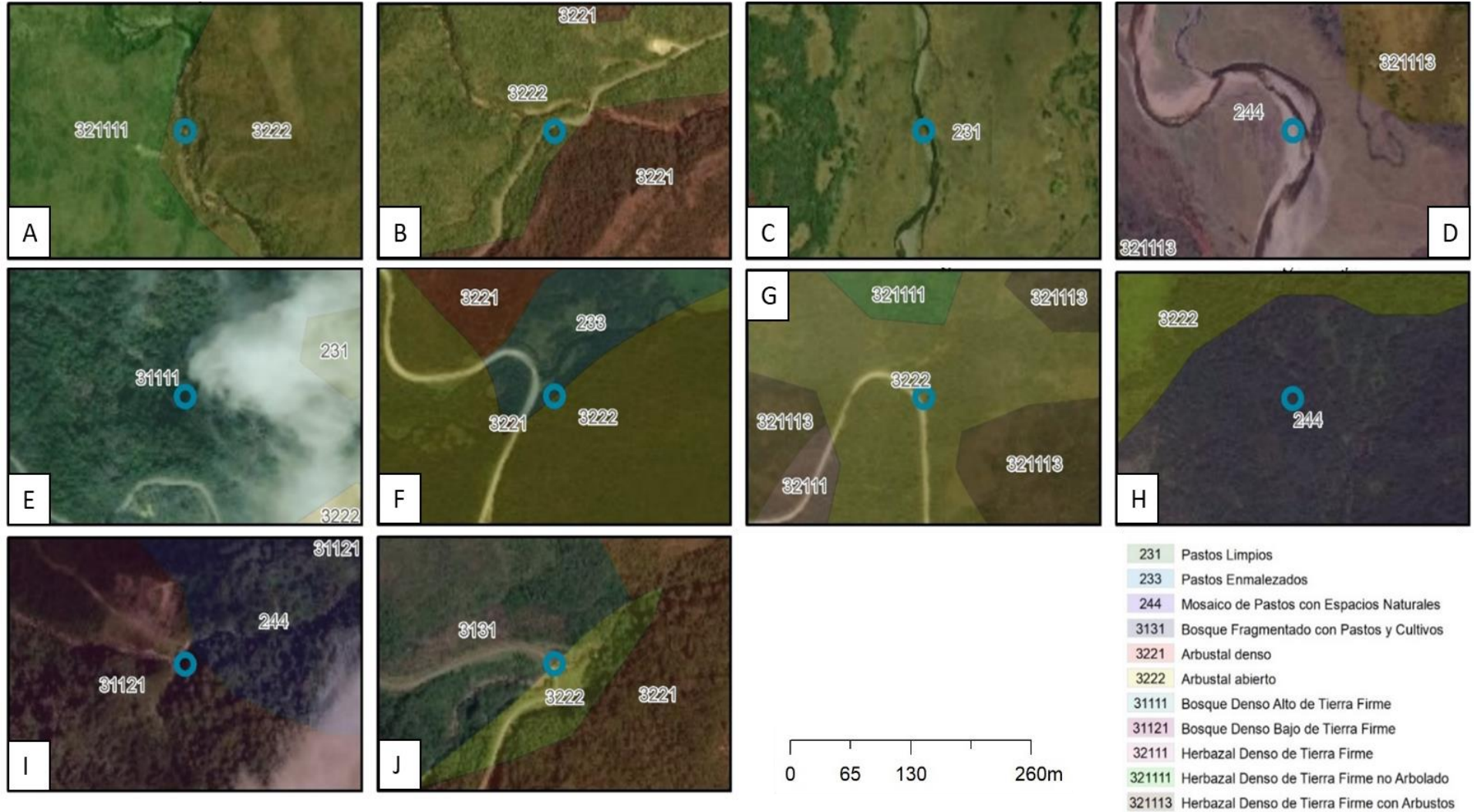


Figura 4.2. Caracterización vegetal de la zona ribereña de los ríos muestreados a partir de imágenes Landsat siguiendo la metodología Corine Land Cover. A. río Guatiquía, B. río Chuza, C. Frío, D. río La Playa, E. Negro, F. río Palacios, G. río Buitrago arriba, H. río Buitrago abajo, I. río Casa Quemada, J. río Calostros.

Tabla 4.1. Promedio y desviación estándar de las variables físicas y químicas medidas en los ríos de la zona de estudio. PRS: Fósforo reactivo soluble; TOC: Carbono orgánico total en agua.

	Buitrago Abajo		Buitrago Arriba		Calostros		Casa Quemada		Chuza	
Altitud	3143		3335		3050		3109		3088	
Caudal (m³/S)	0,027	0,012	0,023	0,006	0,033	0,006	0,010	0,000	0,317	0,102
Ancho (m)	1,230	0,060	1,745	0,360	2,000	0,280	1,190	0,170	6,200	1,670
Profundidad (m)	0,197	0,035	0,077	0,012	0,157	0,045	0,090	0,046	0,150	0,010
Temperatura (°C)	8,923	0,125	9,273	0,645	9,440	0,104	9,027	0,085	11,767	0,153
Conductividad (µS/cm²)	17,333	2,082	5,667	0,577	96,333	3,786	82,667	2,082	31,333	4,933
Porcentaje saturación de oxígeno (%)	92,233	2,804	96,000	3,606	95,167	1,041	97,233	1,790	97,400	1,411
pH	7,680	0,263	6,817	0,425	7,990	0,040	7,873	0,015	7,400	0,100
PRS (µg/L)	60,500	0,000	41,900	0,000	--	--	11,900	0,000	7,667	2,136
N_NH4 (µg/L)	--	--	--	0,000	--	--	--	--	12,900	0,693
N_NO3 (mgN/L)	23,000	0,000	23,000	0,000	15,000	0,000	23,000	0,000	23,000	0,000
TOC (mgC)	4,200	0,000	3,600	0,000	5,400	0,000	3,800	0,000	2,267	0,058
	Guatiquia		La Playa		Palacios		Frío		Negro	
Altitud	3098		3138		3353,3333	6,6583281	3216		3110	
Caudal (m³/S)	1,200	0,320	0,280	0,062	0,047	0,021	0,047	0,021	0,017	0,006
Ancho (m)	8,833	2,757	10,908	1,103	2,673	0,525	3,225	1,075	1,827	0,418
Profundidad (m)	0,327	0,064	0,187	0,055	0,137	0,025	0,150	0,017	0,077	0,015
Temperatura (°C)	11,967	0,306	16,450	0,170	11,540	0,061	16,057	0,276	8,537	0,382
Conductividad (µS/cm²)	26,667	4,619	55,000	7,000	97,333	3,786	126,333	19,348	329,333	41,356
Porcentaje saturación de oxígeno (%)	95,633	0,737	96,067	2,450	95,433	1,464	101,200	1,778	90,300	11,673
pH	7,467	0,153	7,900	0,020	7,887	0,021	7,847	0,047	7,833	0,655
PRS (µg/L)	17,700	3,291	0,000	0,000	12,300	2,598	0,000	0,000	9,100	0,000
N_NH4 (µg/L)	10,867	1,617	--	--	7,867	1,617	--	--	9,000	0,000
N_NO3 (mgN/L)	23,000	0,000	23,000	0,000	23,000	0,000	5,000	0,000	89,000	0,000
TOC (mgC)	2,700	0,173	2,950	0,000	3,967	0,058	4,000	0,000	2,600	0,000

Características físicas y químicas de los ríos a lo largo del gradiente de impacto

De acuerdo con los resultados obtenidos, la variabilidad ambiental observada entre ríos no es resultado del gradiente de impacto generado por la ganadería. Contrario a lo esperado, no se observó una mayor similitud entre ríos con mayor y menor grado de impacto (Tabla 4.1). Las principales variaciones en la distribución de los ríos a lo largo de los dos primeros componentes principales obedecieron a cambios en el tipo de cobertura vegetal, temperatura del agua, tipo de sustrato del lecho, conductividad y velocidad de la corriente. Variables como el porcentaje de sustrato rasante (X_{ras}), la temperatura del agua ($temp$), el porcentaje de estrato arbustivo (X_{arb}) y el porcentaje de sustrato arbóreo ($X_{arb.1}$) tuvieron las mayores correlaciones con el primer componente del PCA (32,3%; Figura 4.3). Mientras que la velocidad de la corriente (Vel), la conductividad ($Cond$) y el porcentaje de sustrato de mayor tamaño (X_{S_high}) fueron las variables más correlacionadas con el segundo componente del PCA (25,2%).

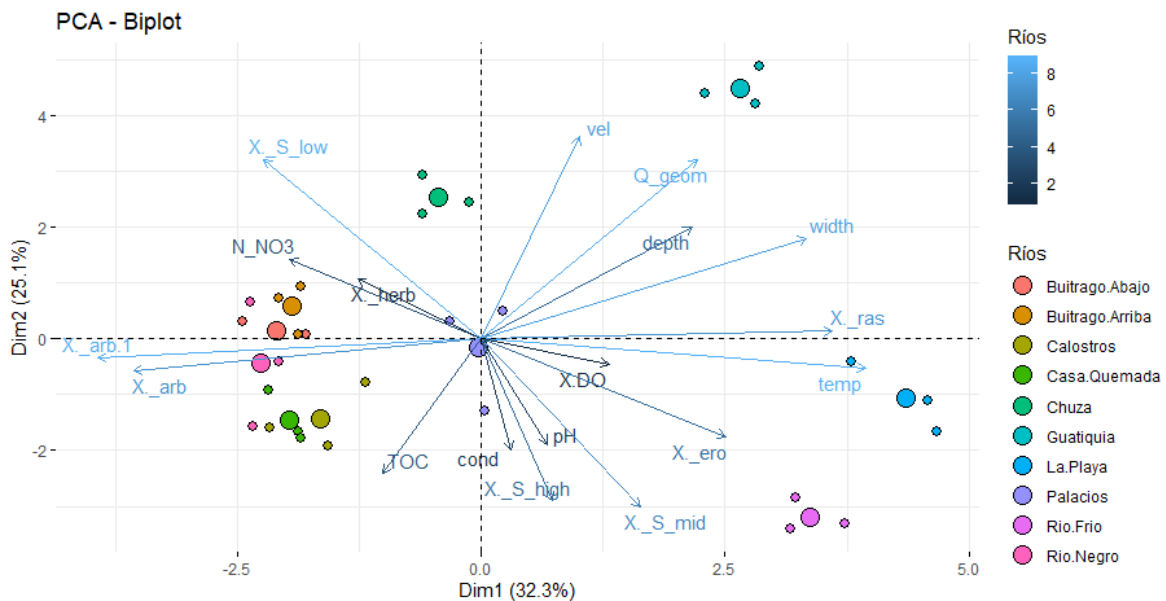


Figura 4.3. Ordenación de los ríos en base a las variables ambientales de acuerdo con los dos primeros componentes principales (PCA). El primer eje explica el 32,3% y el segundo eje explica el 25,1%.

El río Guatiquia se diferenci6 de los dem6s r6os por presentar mayor caudal, mientras que los r6os La Playa y Fr6o se diferenciaron por tener mayores valores de temperatura del agua (>15°C) y porcentaje de erosi6n. Los dem6s r6os se caracterizaron por presentar una similitud en la cobertura vegetal caracterizada por estratos vegetales de mayor altura. Los r6os con mayor porcentaje de sustrato de menor tama1o como arena, gravas y guijarros fueron los r6os con un impacto medio o bajo. Los r6os con mayor porcentaje de sustrato medio como cantos y bloques medianos fueron los r6os con mayor grado de impacto, sin embargo, la distribuci6n de cantos y bloques es similar en los r6os con diferente grado de impacto.

Comunidad de invertebrados acu6ticos en el PNN Chingaza

Se determinaron y contaron un total de 33,091 individuos pertenecientes a 66 g6neros distribuidos en 7 6rdenes y 27 familias. El orden con mayor n6mero de familias fue D6ptera con 24,190 individuos identificados, seguido de Trichoptera con 14 g6neros y 4,205 individuos, y Ephemeroptera con 7 g6neros y 3,277 individuos identificados. La familia con mayor riqueza de g6neros y abundancia de individuos fue Chironomidae con un total de 23 g6neros y 19,763 individuos.

Los g6neros *Cricotopus* y *Genus 1* de la familia Chironomidae fueron muy abundantes en todos los r6os, y algunos de los g6neros con menor abundancia fueron *Alotanypus* (Chironomidae), *Atrichopogon* (Ceratopogonidae), *Elodes* (Scirtidae), *Farrodes* (Leptophlebiidae), *Maruina* (Psychodidae), *Triplectides* (Leptoceridae) y *Xiphocentron* cf. (Xiphocentronidae).

El an6lisis de completitud indic6 que el n6mero de muestras tomadas por r6o cubre m6s del 90% de los g6neros que se pueden encontrar en cada uno (Figura 4.4), lo que sugiere que el muestreo fue representativo y las conclusiones a las que se lleguen no pueden estar influenciadas por un muestreo insuficiente. Con respecto al muestreo realizado por sustrato, el n6mero de muestras tomadas por cada uno cubre m6s del 80% de los g6neros que se puede encontrar en la mayor6a de estos sustratos, a excepci6n de la combinaci6n de gravas con guijarros (Figura 4.5).

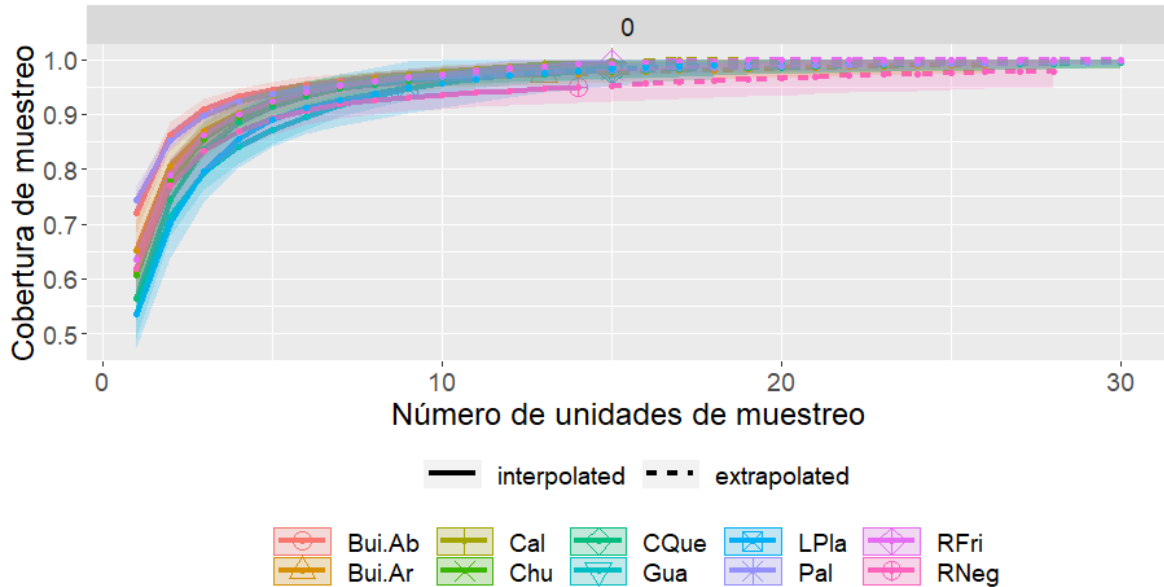


Figura 4.4. Cobertura del muestreo realizado en cada río. Una buena cobertura se obtiene cuando la asíntota se acerca a un valor de 1 (que representa el muestreo de todos los taxones presentes en la comunidad). Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

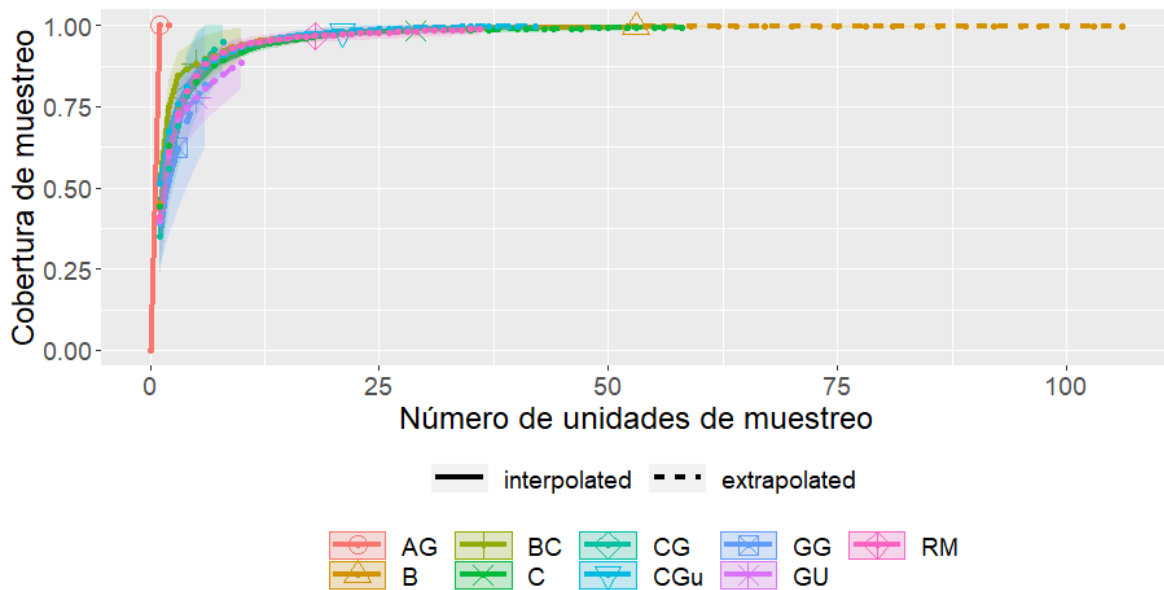


Figura 4.5. Cobertura del muestreo realizado en cada sustrato. Una buena cobertura se obtiene cuando la asíntota se acerca a un valor de 1 (que representa el muestreo de todos los taxones presentes en la comunidad). Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

Cambios en la estructura taxonómica

Se observó que la diversidad estimada de invertebrados acuáticos de cada río no aumentó o disminuyó de acuerdo con el gradiente de impacto. Se encontraron diferencias entre los ríos en términos de su diversidad (Anexo 2), pero éstas no tuvieron relación con el grado de impacto generado por la ganadería. Los ríos que presentaron mayor riqueza, es decir mayor número de géneros, fueron los ríos Buitrago Abajo, Calostros, Casa Quemada y Palacios (Figura 4.6). Los ríos que menor riqueza presentaron fueron La Playa y Negro. La baja riqueza de los ríos La Playa y Negro puede deberse a la homogeneidad del sustrato en el lecho del primero y al bajo caudal que presentaba el segundo durante la época de muestreo. Las curvas de diversidad realizadas con los números de Hill de orden $q=0, 1$ y 2 mostraron que los intervalos de confianza entre los ríos de mayor y menor diversidad no se superponen entre sí, indicando diferencias en términos de su diversidad alfa. A escala de mesohábitat, la diversidad estimada de los tres primeros números de Hill tiende a disminuir de acuerdo con el tamaño del sustrato (Figura 4.7). Los sustratos de mayor tamaño como roca madre, bloques y cantos albergaron un mayor número de géneros en comparación con los sustratos de menor área y de mayor inestabilidad como guijarros y gravas. No obstante, la baja diversidad de los sustratos de menor tamaño puede estar influenciada por su baja cobertura.

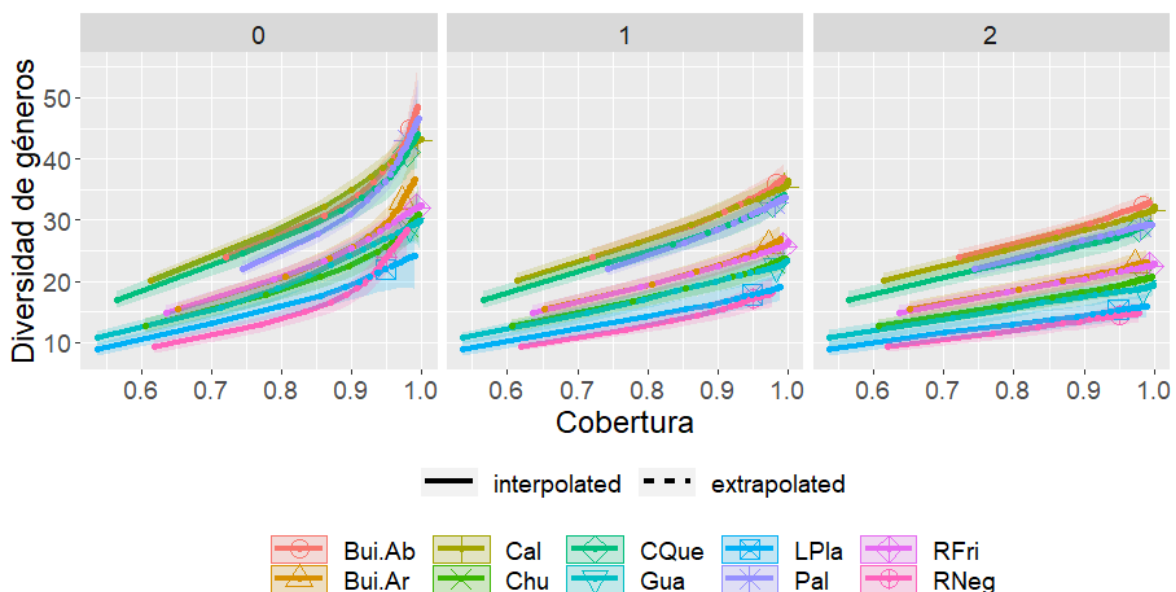


Figura 4.6. Curvas de diversidad desarrolladas a partir de los tres primeros números de Hill. Estas curvas detallan la variación de la diversidad de invertebrados acuáticos bentónicos en los diez ríos estimada en función de la cobertura de las muestras. Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

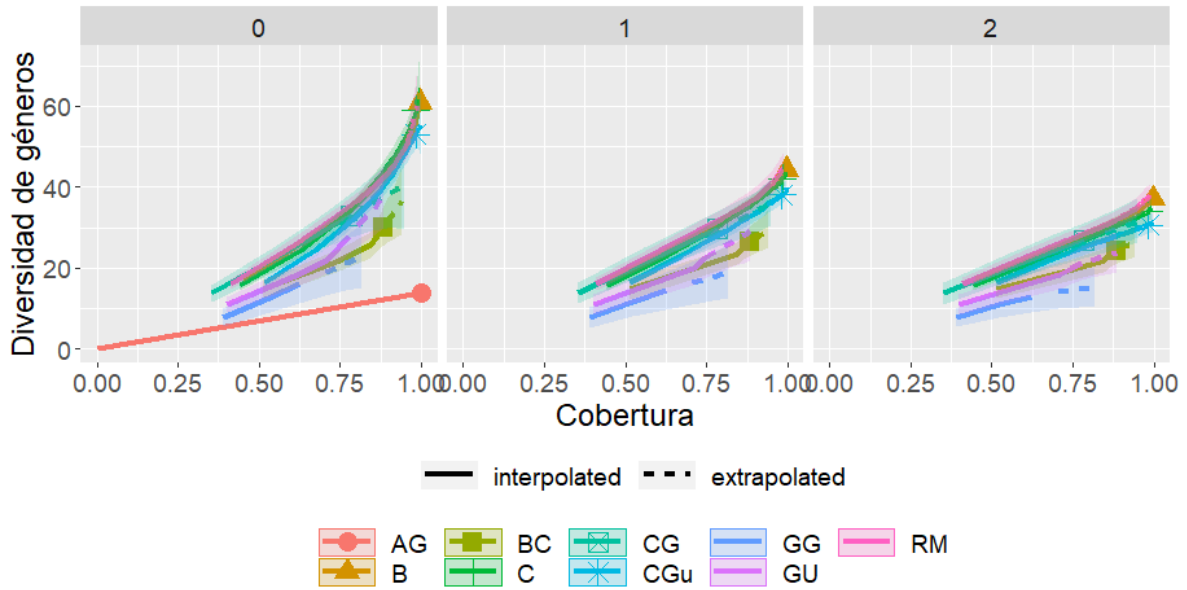


Figura 4.7. Curvas de diversidad desarrolladas a partir de los tres primeros números de Hill. Estas curvas detallan la variación de la diversidad de invertebrados acuáticos bentónicos en los sustratos, estimada en función de la cobertura de las muestras. Los intervalos de confianza del 95% (regiones sombreadas de color) se obtuvieron mediante el método Bootstrap.

La prueba MANOVA indicó que la composición de la comunidad es diferente entre ríos (MANOVA, Pseudo- $F_{9,134} = 20,171$; $p = 0,001$; Tabla 4.2). La ordenación por escalonamiento multidimensional no métrico (Figura 4.8) mostró una clara variación en la composición de la comunidad de los diferentes ríos, sin embargo, al igual que con la diversidad alfa, estas diferencias no se vieron influenciadas o limitadas por el gradiente de ganadería. Los ríos Buitrago Abajo y Negro presentaron una composición de géneros más disimilar con respecto a los otros ríos. Los ríos Buitrago Abajo y Casa Quemada parecen tener una gran similitud en la composición taxonómica dada por géneros como *Anacroneuria*, *Baetodes*, *Contulma*, *Elodes*,

Genus 1, *Gigantodax*, *Onconeura*, *Parakiefferiella*, *Rheotanytarsus* y *Simulium*. Igualmente, los ríos Palacios y Calostros tienen una comunidad más homogénea gracias a la ocurrencia de géneros como *Contulma*, *Cricotopus* y *Xiphocentron*.cf. El río Buitrago Arriba se diferenció de los demás ríos por la presencia de géneros como *Farrodes* y por la ausencia de géneros como *Triaenodes*, *Tipula*, *Onconeura*, *Maurina* y *Contulma*, mientras que el río Negro se diferenció de las demás corrientes por los géneros *Maurina* y por tener mayor abundancia de *Ponomodus* y *Podonomopsis* (ausentes en la mayoría de los ríos). El río Chuza se diferenció principalmente por tener mayor ocurrencia de *Thiennemannimyia*, *Neoplasta* y *Oliveiriella*. Los ríos Guatiquia, La Playa y Frío se diferenciaron por la ausencia de varios géneros y la dominancia de organismos pertenecientes a la familia Naididae y al género *Genus 1*.

Tabla 4.2. MANOVA permutacional con distancia Morisita-Horn de ríos a partir de los géneros presentes en diez ríos de páramo.

	<i>Df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
Río	9	16,399	1,82216	20,171	0,57532	0,001**
Residual	134	12,105	0,09034		0,424668	
Total	143	28,505			1,00000	

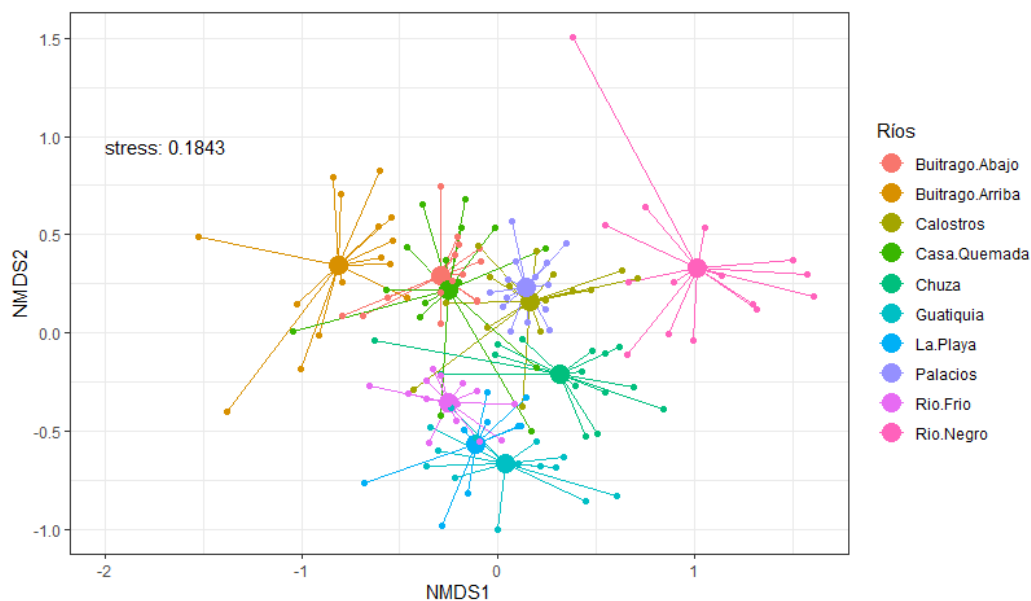


Figura 4.8. Ordenación por escalonamiento multidimensional no métrico (nMDS) de los ríos en términos de la composición de géneros. La distancia entre muestras fue establecida por medio del índice de Morisita-Horn. Permutaciones: 999. Estrés= 0,1843.

De acuerdo con el RDA, la estructura taxonómica se explicó por la interacción entre descriptores espaciales y ambientales (Figura 4.9). Estos determinaron las diferentes agrupaciones y separaciones entre ríos, que resultaron ser similares a los resultados obtenidos en el PCA. El modelo del RDA fue estadísticamente significativo ($F_{8,21} = 5,79$; $p = 0,001$) con un $R^2_{ajustado}$ igual a 0,5695.

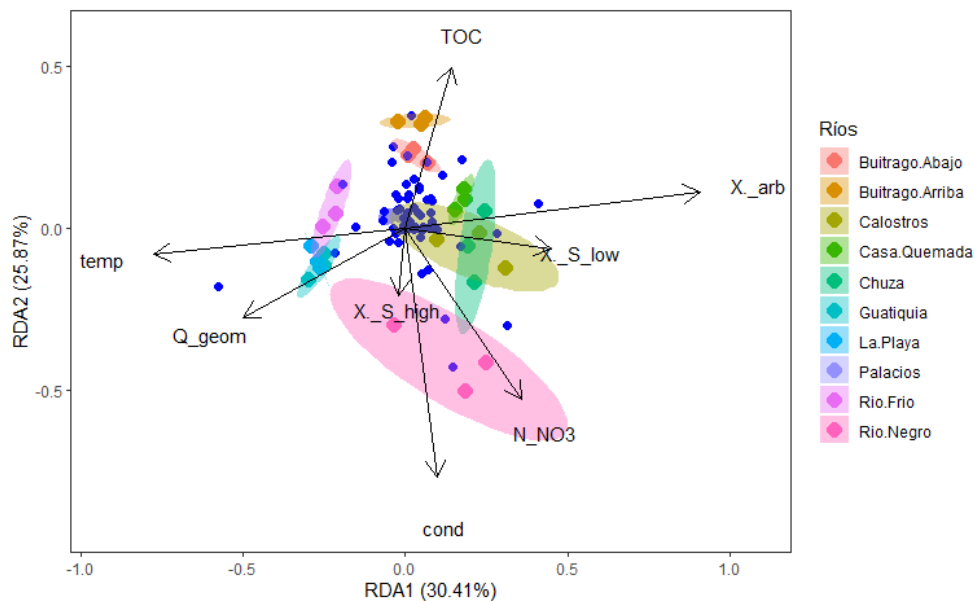


Figura 4.9. Biplot que ilustra la ordenación de los ríos del PNN Chingaza de acuerdo con la información resumida por los dos primeros ejes del análisis de redundancia (RDA). El primer RDA explica el 30,41% de la varianza y el segundo 25,87% de la varianza.

Similar al primer componente del PCA, el primer eje del RDA (RDA1) resumió la variabilidad en términos de temperatura y cobertura vegetal. A lo largo de este eje se pueden diferenciar los ríos Chuza, Casa Quemada y Calostros de los ríos Guatiquia, Frio y La Playa. La primera agrupación se caracterizó por reunir los ríos con mayor porcentaje de estrato vegetal arbustivo y menor temperatura, donde los géneros *Baetodes* y *Ochrotrichia* son más abundantes. El segundo grupo de ríos se diferenció por presentar una mayor temperatura en sus aguas, y una dominancia de

Genus 1 (Chironomidae). El eje número 2 (RDA2) resumió la variabilidad en términos de carbono orgánico y conductividad. A lo largo de este eje se diferenciaron principalmente los ríos Buitrago Abajo y Buitrago Arriba de río Negro. Los ríos Buitrago Abajo y Arriba presentaron mayores valores de carbono orgánico, donde el género *Parametriocnemus* en general fue más abundante. Mientras que río Negro presentó los valores más altos de conductividad, donde los géneros *Blepharicera* y *Podonomus* fueron dominantes. Los géneros *Baetodes*, *Genus 1* y *Parametriocnemus* son géneros cuya ocurrencia se observó en todos los ríos.

Cambios en la estructura funcional

Se identificaron diferencias significativas en las métricas funcionales FRic ($F_{9,20}= 18,18$; $p < 0,05$), FDiv ($F_{9,20}= 7,758$; $p < 0,05$) y FDis ($F_{9,20}= 14,57$; $p < 0,05$). La riqueza funcional (FRic) fue similar en los ríos Buitrago Abajo, Calostros, Casa Quemada y Palacios, mientras que los ríos Frío y Guatiquía fueron los ríos que presentaron mayor diferencia con respecto a la divergencia funcional del conjunto de ríos evaluados. Con respecto a la dispersión funcional (FDis), los ríos Buitrago Abajo, Buitrago Arriba, Calostro, Casa Quemada, Chuza, Palacios y Negro, fueron similares y difirieron de Guatiquia, La Playa y Frío (ríos con FDis similar). No obstante, la uniformidad funcional (FEve) no mostró diferencias significativas ($F_{9,20}= 1,959$; $p > 0,05$) entre los ríos, lo cual sugiere una distribución uniforme de abundancias de taxones en el espacio funcional (Figura 4.10; Tabla 4.3). Sin embargo, las diferencias presentadas en los valores de los índices no permiten discriminar ríos impactados y no impactados por la ganadería.

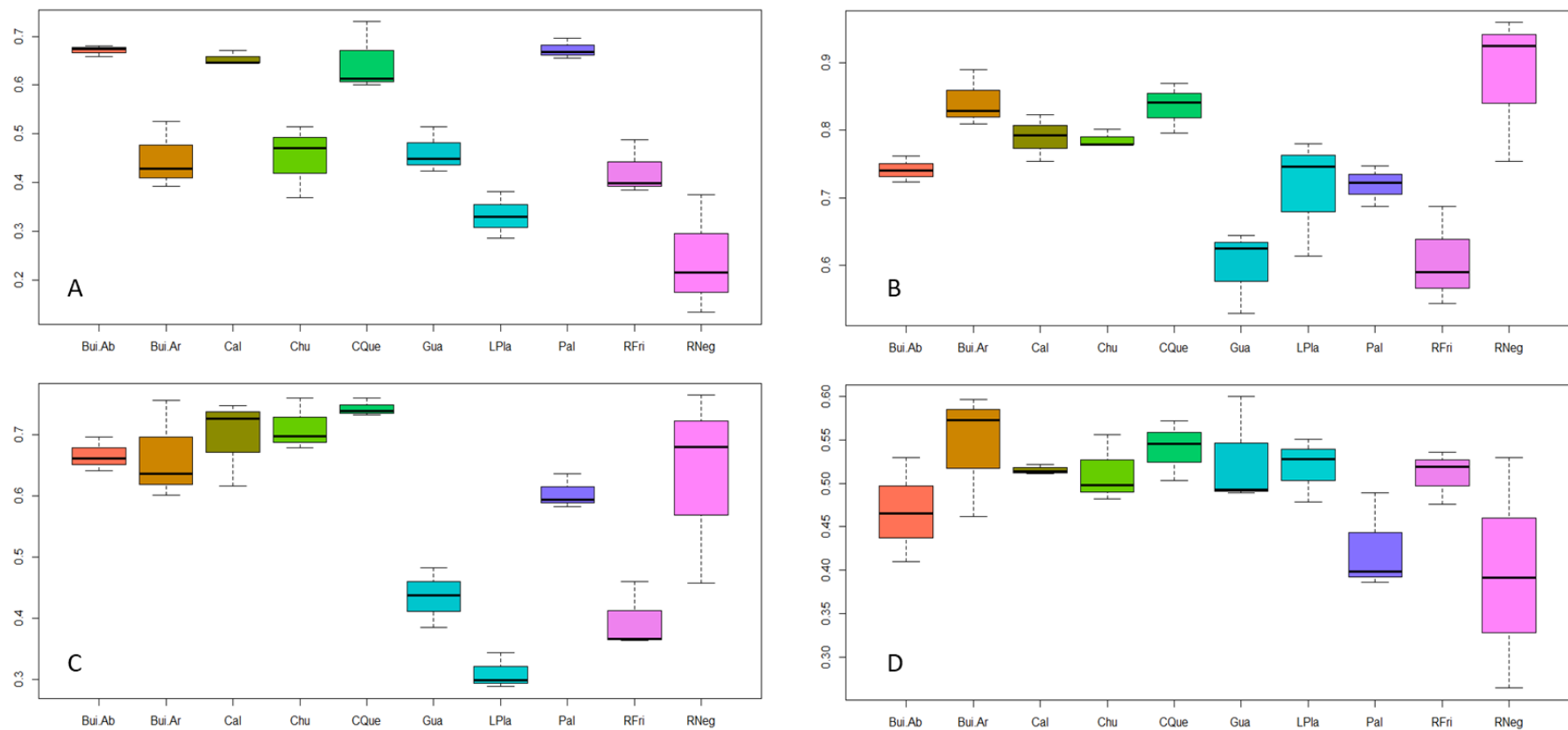


Figura 4.10. Boxplot de diversidad funcional de los ríos evaluados. A Riqueza funcional, B. Divergencia funcional, C. Dispersión funcional. D. Uniformidad funcional. La línea negra en el boxplot representa el valor medio, los cuadros son los cuartiles uno y tres, la línea inferior y superior en los diagramas son los percentiles 5 y 95.

Tabla 4.3. Promedio y desviación estándar de los índices de diversidad funcional en los ríos de la zona de estudio.

	Guatiquia		La Playa		Palacios		Frío		Negro	
	Prome	DS	Prome	DS	Prome	DS	Prome	DS	Prome	DS
FRic	0,46	0,05	0,33	0,05	0,67	0,02	0,42	0,06	0,24	0,12
FDiv	0,60	0,06	0,71	0,09	0,72	0,03	0,61	0,07	0,88	0,11
FDis	0,43	0,05	0,31	0,03	0,60	0,03	0,40	0,05	0,63	0,16
FEve	0,53	0,06	0,52	0,04	0,42	0,06	0,51	0,03	0,40	0,13
	Buitrago Arriba		Buitrago Abajo		Calostros		Chuza		Casa Quemada	
	Prome	DS	Prome	DS	Prome	DS	Prome	DS	Prome	DS
FRic	0,45	0,07	0,67	0,01	0,65	0,01	0,45	0,07	0,65	0,07
FDiv	0,84	0,04	0,74	0,02	0,79	0,03	0,79	0,01	0,84	0,04
FDis	0,67	0,08	0,67	0,03	0,70	0,07	0,71	0,04	0,74	0,01
FEve	0,54	0,07	0,47	0,06	0,52	0,01	0,51	0,04	0,54	0,03

Al igual que en la estructura taxonómica, la estructura funcional no mostró diferencias entre ríos impactados y no impactados por la ganadería (Figura 4.11). Los dos primeros valores propios del FCA (Figura 4.11A) del conjunto de rasgos biológicos por género representaron el 58,53% de la variabilidad total (inercia= 0,3095). Las categorías de rasgos que explicaron más del 10% de la varianza en F1 fueron: presencia de ventosas (suc) y respiración por branquias (tgil), mientras que las categorías de rasgos uñas tarsales (t.clw), presencia de ventosas y respiración por branquias explicaron la variación en el segundo eje (F2).

Tabla 4.4. Contribuciones absolutas de las 35 categorías de rasgos funcionales a las relaciones de correlación a lo largo de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia difusa. Abreviaciones ver Tabla 3.1.* Categorías de rasgos que explican más del 10% de la varianza total.

Código	Eje 1	Eje 2
<i>Spi</i>	3.284626	3.286906
<i>Teg</i>	5.588135	4.686908
<i>Tgil</i>	11.758431*	16.575327*
<i>Blo</i>	0.001151	0.006880
<i>Case</i>	0.066537	0.369439
<i>Suc</i>	34.384116*	13.289300*
<i>Silt</i>	0.002916	0.005458
<i>a.clw</i>	7.358551	4.316398
<i>t.clw</i>	0.895956	39.352934*
<i>n.flow</i>	0.020265	0.185325
<i>BS1</i>	0.079129	0.009908
<i>BS2</i>	0.476599	0.045077
<i>BS3</i>	0.072554	0.092171
<i>BS4</i>	2.888125	0.623649
<i>BS5</i>	0.032921	0.024861
<i>BS6</i>	0.003082	0.093902
<i>CG</i>	0.273953	0.844222
<i>SH</i>	3.790304	4.641111
<i>SC</i>	2.100704	0.869896
<i>W</i>	4.451377	3.218231
<i>PR</i>	0.264293	0.264612
<i>FW</i>	0.003377	0.262443
<i>Cr</i>	0.710214	0.003437
<i>Bu</i>	0.086646	0.691261
<i>TA</i>	6.793381	0.028984
<i>PA</i>	0.438510	0.654266
<i>Egg</i>	0.009343	0.276502
<i>larvae.nymphae</i>	0.009764	0.289993
<i>Pupae</i>	0.050998	1.997542
<i>Adult</i>	0.003497	1.625127
<i>Aq..Passive</i>	1.762255	0.109630
<i>Aq..Active</i>	0.383526	0.038127
<i>Aerial.passive</i>	3.377918	0.634671
<i>Aerial.active</i>	8.576847	0.585501

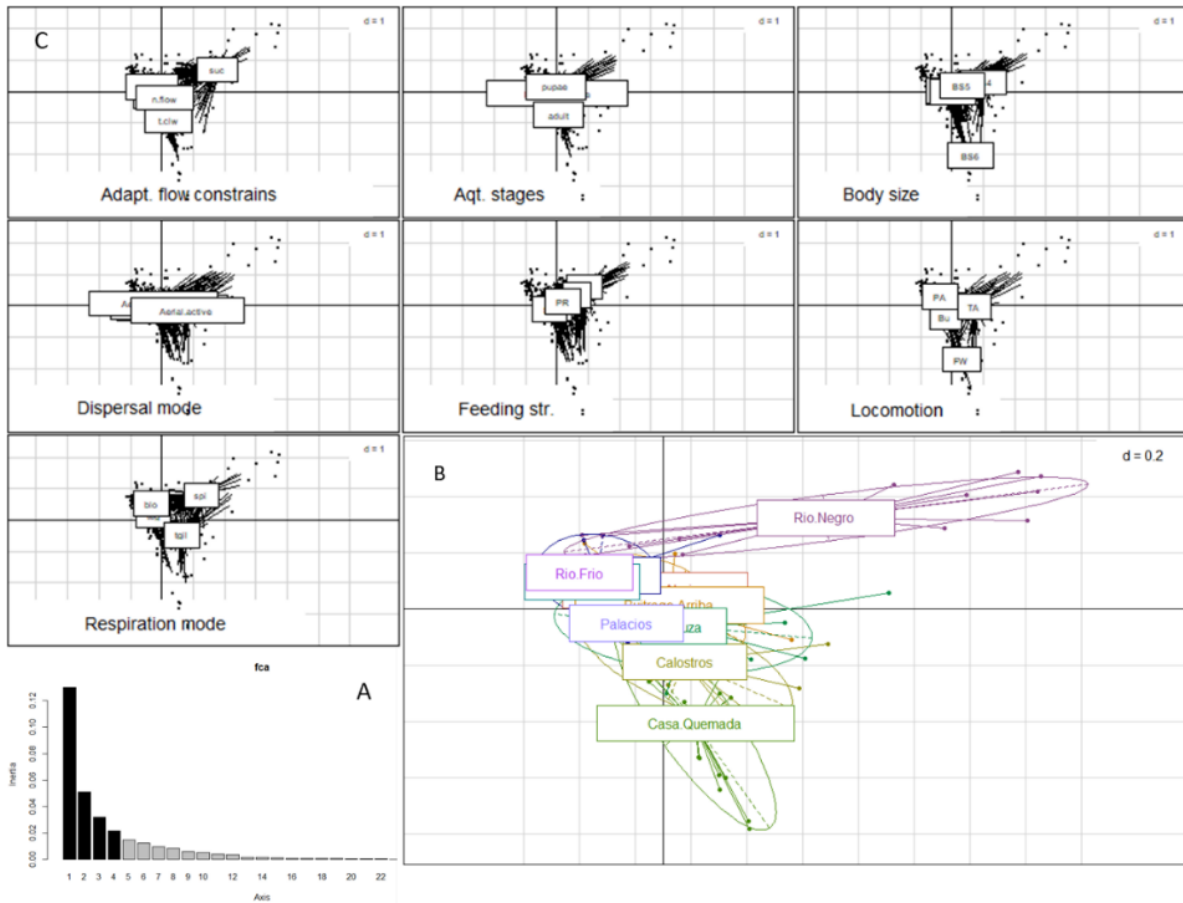


Figura 4.11. Ordenación de invertebrados acuáticos de acuerdo con los dos primeros componentes del análisis de correspondencia difusa (FCA). A. Inercia. B. Distribución de las comunidades en el primer plano factorial al igual que sus promedios ponderados. Cada línea conecta cada punto de datos con su promedio ponderado. C. Distribución de cada uno de los rasgos y sus categorías en el primer plano factorial FCA.

Las diferencias en la composición de categorías de rasgos mostraron que los ríos Casa Quemada y Negro tienen una estructura funcional diferente de los demás ríos. Casa Quemada se caracterizó por tener una comunidad dominada por invertebrados de mayor tamaño (>40 mm; BS6), nadadores de agua completa (FW) y con uñas tarsales (t.clw). Por el contrario, el río Negro se caracterizó por presentar una comunidad dominada por organismos con ventosas (suc).

La relación entre el conjunto de rasgos funcionales y variables ambientales solo fue significativa en el caso del modelo 2 ($p= 0.001$; Figura 4.12). Esto indicó que las

variables ambientales influyeron en la distribución de la comunidad mientras que la composición de rasgos funcionales no influyó en la composición de los conjuntos de invertebrados acuáticos, resultados similares a los obtenidos en el FCA (Figura 4.11).

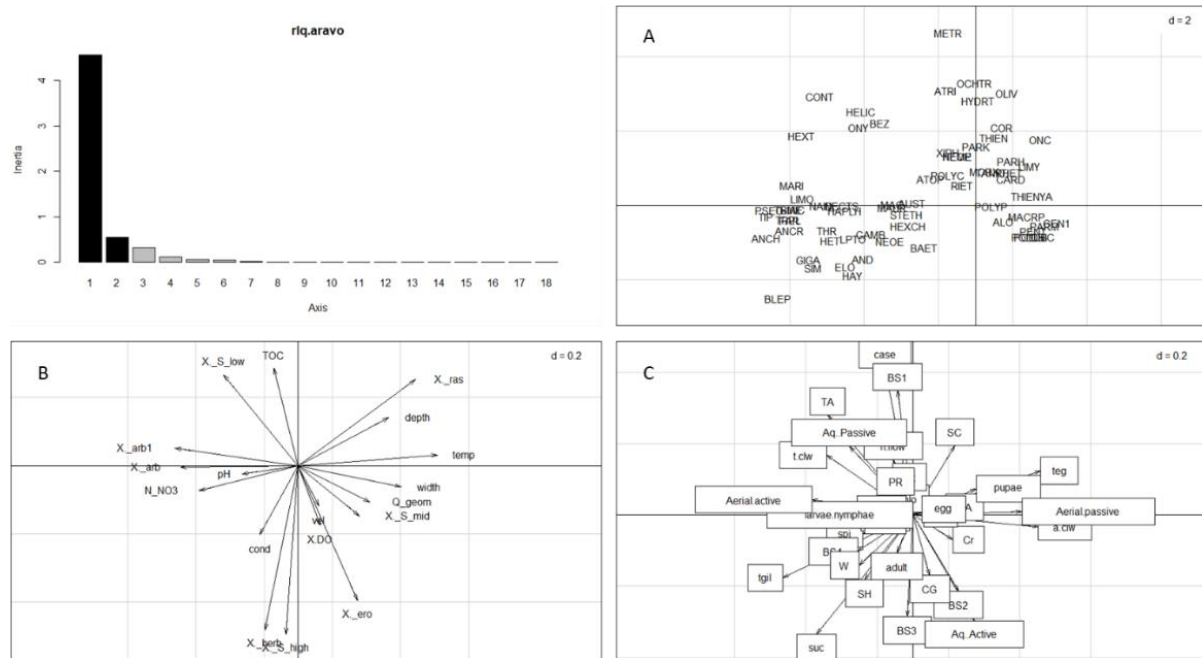


Figura 4.12. Resultados de los dos primeros ejes del análisis RLQ. A. Valores propios y puntuaciones de especies. B. Coeficientes para variables ambientales. C. Coeficientes para categorías de rasgos.

El primer eje del RLQ explicó el 80% de la varianza cruzada total (inercia= 5,7) entre el conjunto de rasgos funcionales y el conjunto de variables ambientales mientras que el segundo eje explicó el 9,5%. El eje 1 representó el 94% de la variabilidad de la matriz ambiental (R) y el 95% de la variabilidad de la matriz de rasgos (Q) con una correlación de 0,39 equivalente al 53% (Tabla 4.5).

Al ajustar el valor p no se identificaron asociaciones significativas entre un rasgo y una variable ambiental. Esto parece indicar que el conjunto de variables ambientales influyó sobre la combinación de rasgos funcionales, en vez de incidir sobre rasgos individuales. El conjunto de variables ambientales que explicó positivamente el primer eje de la combinación de rasgos fue la profundidad (depth), la temperatura

del agua (temp) y el ancho de la corriente (width), mientras que los nitratos (N_NO₃) y el porcentaje de estrato arbóreo (X_arb1; Figura 4.13) se asociaron negativamente con el primer eje del RLQ.

La combinación del análisis RLQ y *fourth-corner* (Figura 4.14) permitió identificar que algunos rasgos solo se encontraron influenciados positivamente por algunas variables ambientales como en el caso de *casa (case)* y *estrategia alimenticia: raspador (SC)* cuyas adaptaciones se vieron influenciadas por el carbono orgánico. El *tamaño del cuerpo entre 2.5 mm y 5 mm (BS2)* se encontró influenciado por la velocidad, mientras que la *dispersión acuática activa (Aq.Active)* y el *tamaño corporal entre 5 mm y 10 mm (BS3)* se vieron influenciados por el sustrato de mayor tamaño. El único rasgo que se vio afectado de manera negativa fue el *tamaño de cuerpo menor a 2.5 mm (BS1)* por el sustrato de mayor tamaño. La *respiración por branquias (tgil)* y *por tegumento (teg)*, la *presencia de uñas tarsales (t.clw)* y *anales (a.clw)* o *ventosas (suc)*, y la *dispersión aérea pasiva (Aerial Passive)* se vieron influenciadas por diferentes descriptores espaciales y ambientales.

Tabla 4.5. Resumen del análisis RLQ.

Total inercia	5.699				
Valores propios	Eje 1	Eje 2			
	4.56	0.55			
Inercia proyectada (%)	Eje 1	Eje 2			
	80.0	9.59			
Inercia acumulada proyectada (%)	Eje 1	Eje 2			
	80.0	89.6			
Descomposición de valores propios	Eig	covar	sdR	sdQ	Corr
eig 1	4.56	2.14	2.26	2.45	0.39
eig 2	0.55	0.74	1.42	1.62	0.32
Inercia y coinercia R	Inercia	max	proporción		
1	5.09	5.41	0.94		
12	7.11	10.2	0.70		
Inercia y coinercia Q	Inercia	max	proporción		
1	5.98	6.31	0.95		
2	8.61	9.74	0.88		
Correlación L	Corr	max	proporción		
1	0.39	0.73	0.53		
2	0.32	0.60	0.54		

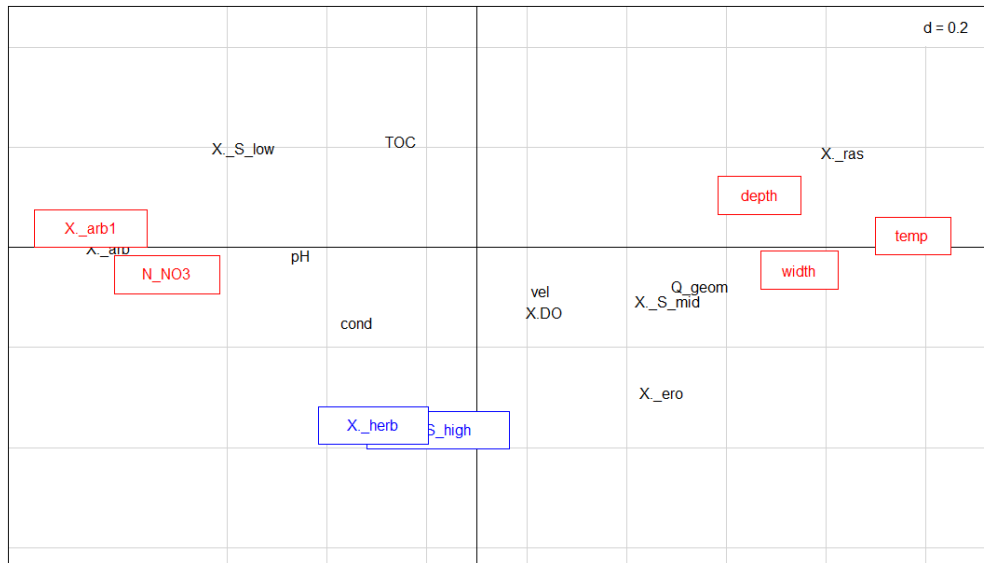


Figura 4.13. Relaciones significativas entre el conjunto de variables ambientales que explican los dos primeros ejes de la combinación de rasgos. En rojo se observan las relaciones positivas (derecha) y negativas (izquierda) a lo largo del primer eje del RLQ, y en azul se observan las relaciones negativas a lo largo del segundo eje del RLQ. En negro se observan las variables ambientales no significativas.

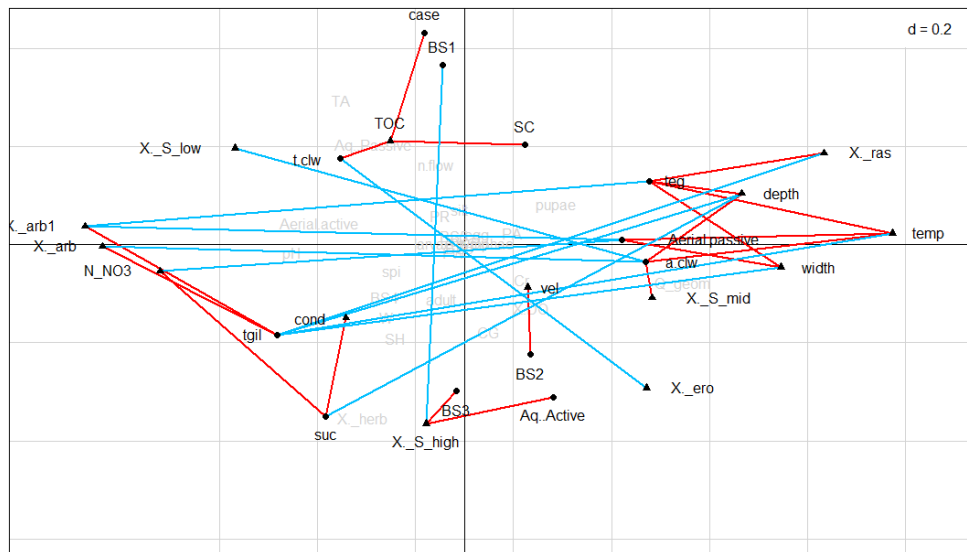
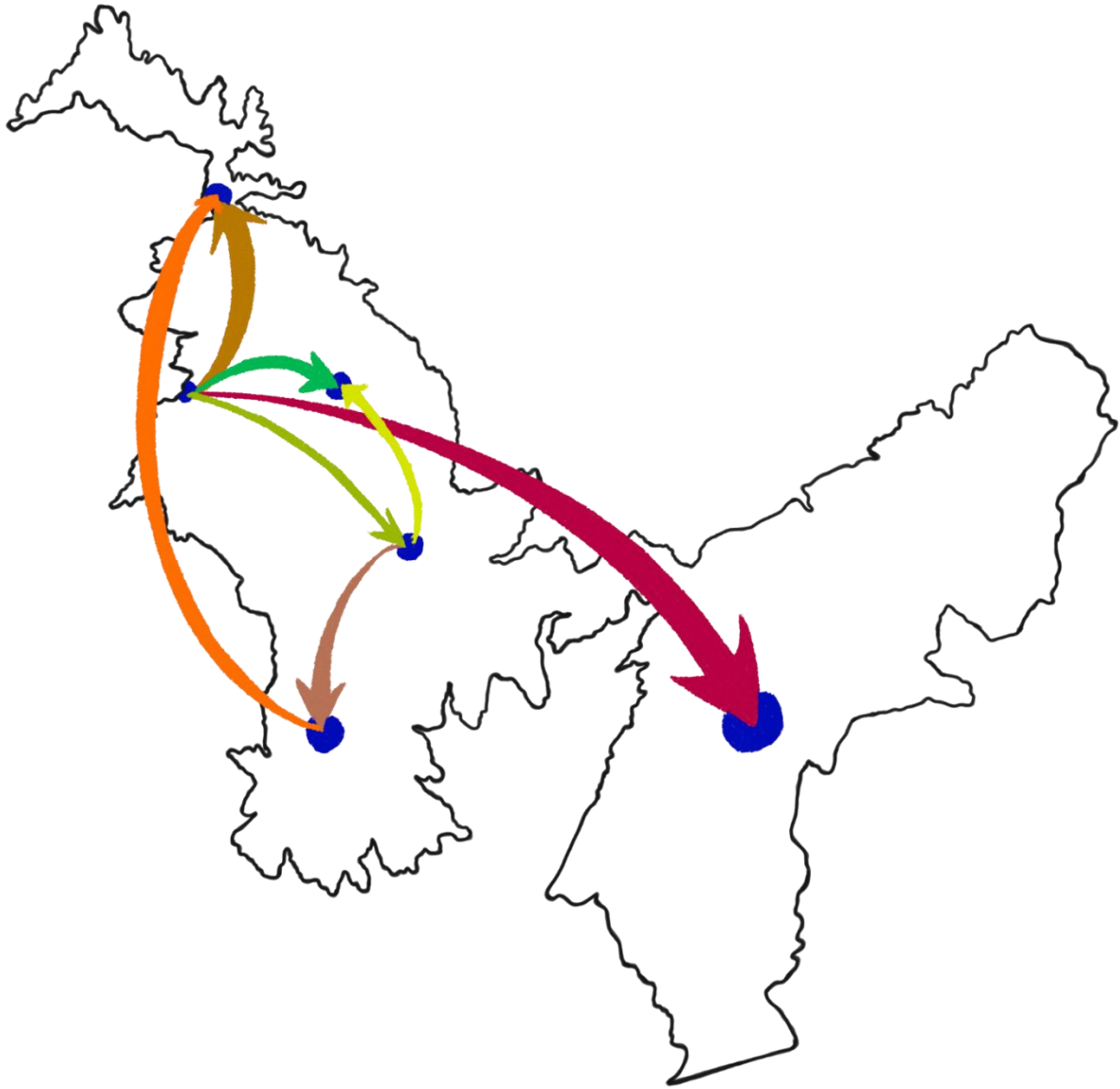


Figura 4.14. Correspondencia entre los análisis RLQ y fourth -corner. Las líneas rojas representan correlaciones significativas positivas y las líneas azules representan asociaciones significativas negativas entre las variables ambientales y los rasgos funcionales, identificadas por el análisis fourth-corner en el mapa factorial del análisis RLQ. Variables en gris no representan asociaciones.



Capítulo V. Discusión

Considerando los resultados de estudios previos, se esperaba que las comunidades de invertebrados acuáticos estuvieran influenciadas por la ganadería, y que su efecto se viera reflejado en las métricas taxonómicas y funcionales utilizadas (ver Quinn *et al.*, 1992; Quinn, 2000; Herbst & Cooper, 2010; Brand & Miserendino, 2015; Gutiérrez-López, Meza-Salazar & Guevara, 2016; Ramírez *et al.*, 2018; Galetti *et al.*, 2020). Particularmente, se anticipó que el pastoreo del ganado afectaría principalmente la riqueza y abundancia de taxones sensibles como los EPT, y de grupos tróficos como raspadores y colectores, a través de la alteración en las condiciones locales del hábitat. Por ejemplo, se esperaba que el ganado propiciara un aumento en la concentración de nutrientes que favoreciera un incremento en la riqueza de taxones en ríos con un grado intermedio de perturbación (p.e. Braccia & Voshell 2007), y una disminución en los ríos con mayor impacto dada la toxicidad de los nutrientes sobre la biota (p.e. Camargo *et al.*, 2005).

Sin embargo, en términos generales, se observó que el gradiente de impacto por la ganadería no influyó sobre las características ambientales que definen el hábitat a escala local de cada río (ver PCA figura 4.3). Esto puede deberse al bajo impacto del ganado dada su limitada área de influencia y su rotación constante entre sectores dentro del Parque. La rotación de ganado es una práctica no muy convencional que ayuda a mitigar el impacto del pastoreo de ganado sobre el ecosistema ribereño y, por tanto, sobre las comunidades bentónicas. Esto lo soportan estudios como el de Raymond & Vondracek (2011), quienes evaluaron el impacto de la ganadería con prácticas de rotación e identificaron una menor compactación del suelo que se relacionaba con bancos más estables y hábitats acuáticos de mayor calidad en comparación con ríos con prácticas convencionales de ganadería. Por otro lado, Weigel *et al.* (2000) sugieren que los ríos con pastoreo de ganado rotativo tienden a tener valores intermedios en las métricas evaluadas como la riqueza de géneros y de especies, y recalcan que la comunidad de invertebrados acuáticos podría responder a impactos que actúen a escala de cuenca. Al igual que estos autores, Sovell *et al.* (2000) encontraron diferencias en la estructura de las comunidades entre ríos afectados por la ganadería convencional y de rotación, sin embargo, estas diferencias no fueron consistentes en todos los

años de muestreo, lo que sugiere también que el efecto de la ganadería podría tener una dependencia temporal.

Al no haber un impacto directo de la ganadería sobre aquellos factores que determinan el hábitat de los invertebrados; como sucede por ejemplo con la extracción de sustrato o con el aumento del flujo del caudal; es lógico observar que los descriptores de la composición taxonómica y funcional no muestren una respuesta al gradiente de impacto generado por la ganadería. En este estudio, se encontró que la temperatura y el tipo de cobertura vegetal son los principales factores que limitan los parámetros que configuran la estructura de las comunidades de los invertebrados acuáticos en grandes extensiones espaciales, es decir, factores relevantes que gobiernan las dinámicas a gran escala, y cuya similitud ha sido usada para caracterizar ecorregiones (Dinerstein et al., 2000) y biomas (Mucina, 2019).

La variación conjunta de la temperatura y el tipo de cobertura vegetal parece indicar diferencias en términos de cuencas y microcuencas (Guayuriba y Guatiquía), esto sugiere que la estructura de la comunidad está supeditada al gradiente ecorregional en el que se encuentran los ríos del PNN Chingaza, el cual comprende la transición del bosque andino al páramo. Los ríos que hacen parte de la cuenca del río Guayuriba se encuentran principalmente caracterizados por condiciones ambientales más cercanas al ecosistema de transición del bosque al páramo como mayor cobertura vegetal de mayor altura y temperaturas promedio más altas, contrario a los ríos que pertenecen a la cuenca del río Guatiquía que presentan una mayor cobertura vegetal de menor altura y temperaturas promedio más bajas, condiciones más cercanas al ecosistema de páramo. Esto lo soportan los resultados del PCA, el RDA y el RLQ, donde se encontró una concordancia entre las variables ambientales que ordenan los ríos del PNN Chingaza y aquellas variables ambientales que explican en mayor grado la estructura taxonómica y funcional de las comunidades.

Factores determinantes de la estructura taxonómica

El análisis de redundancia (ver Figura 4.9) indicó que las variables ambientales asociadas a la delimitación de la ecorregión del páramo como cobertura vegetal y temperatura del agua están contribuyendo principalmente a la diversidad taxonómica de los ríos a escala regional. En un menor grado, el RDA también indicó que la variabilidad observada en la composición taxonómica entre ríos podría deberse a sus diferencias en términos del caudal, ancho, conductividad y nitratos. Estas son variables muy relacionadas con el orden o tamaño del río. El orden del río provee un gradiente ambiental que da forma a la estructura de la comunidad, al igual que en estudios realizados por Mazor et al. (2009) y Resh & Rosenberg (1989). En el PNN Chingaza se observó que los ríos de menor orden son aquellos que presentan una mayor riqueza taxonómica y una mayor heterogeneidad en la distribución de sustratos de diversos tamaños en su lecho, semejante a lo descrito por Melo & Froehlich (2001) en otras corrientes tropicales. Esto es el resultado de la sinergia entre los componentes anteriormente mencionados con la granulometría de los sustratos, que en conjunto determinan el tipo de hábitat y la cantidad de refugios disponibles para los invertebrados (Bryce et al., 2010; Feio et al., 2013).

Los ríos Guatiquia, La Playa y Frío, por otro lado, tuvieron mayores temperaturas en sus aguas, sustratos de mayor tamaño en su lecho y una cobertura vegetal dominada por especies de baja altura a diferencia de los demás corrientes, lo que parece favorecer a organismos tolerantes pertenecientes a las familias Naididae y Chironomidae (Feio et al., 2013). Los resultados sugieren que la familia Naididae tiene preferencia por sustratos duros como cantos y bloques pequeños (Baturina, 2012), y por mayores temperaturas del agua (Behrend et al., 2012). Los ríos Casa Quemada, Chuza, Palacios y Calostros se caracterizaron por tener una cobertura vegetal de mayor altura dominada por especies arbustivas, sustratos de menor tamaño en su lecho (guijarros, cantos y bloques) y temperaturas intermedias. Esta combinación parece favorecer la aptitud de organismo de Ephemeroptera (p.e *Haplohyphes*), Trichoptera (p.e *Ochrotrichia* y *Helicopsyche*) y Coleóptera (*Psephenops*). Estos resultados coinciden con lo reportado, por ejemplo, de que la

distribución y densidad de EPT disminuye en corrientes con mayor proporción de sedimentos finos (Larsen et al., 2009). Los ríos Buitrago Arriba, Buitrago Abajo y Negro se diferenciaron por tener una mayor cobertura vegetal de altura intermedia-alta y temperatura media del agua. Los ríos Buitrago Abajo y Buitrago Arriba también se caracterizaron por tener una mayor concentración de carbono orgánico, lo que favorece a organismos de las familias Leptoceridae (p.e *Triplectides*, *Triaenodes*), Polycentropidae (p.e *Polycentropus*) y Elmidae (p.e *Heterelmis*). El río Negro se asoció a sustratos de mayor tamaño preferidos por géneros como *Maruina*, ya que le permiten fijarse mejor y contrarrestar el flujo de la corriente (Thorp & Covich, 2019).

Este resultado coincide con lo reportado por González-Trujillo et al. (2020) en la cuenca del Orinoco, cuenca a la cual pertenecen los ríos evaluados y dónde la distribución de taxones de invertebrados parece estar restringida a la extensión de la ecorregión. Otros estudios reportan resultados similares en la comunidad de invertebrados acuáticos en Argentina (Pero et al., 2019), Brasil (Martins et al., 2018), Suecia (Sandin & Johnson, 2000), China (Li et al., 2018) y Alemania (Leps et al., 2015).

Factores determinantes de la estructura funcional

El análisis de correspondencia difusa (ver Figura 4.11) mostró una gran similitud en la estructura de rasgos funcionales entre los ríos de páramo. Las diferencias observadas se explicaron principalmente por adaptaciones morfológicas como la presencia de ventosas, uñas tarsales y respiración a través de branquias. El análisis de correspondencia entre RLQ y *fourth-corner* (Figura 4.14) indicó que la temperatura del agua, la cobertura vegetal, el ancho del río y la concentración de nitratos fueron las principales variables ambientales explicativas de la estructura funcional, es decir, que la composición de rasgos funcionales varió de acuerdo con el gradiente de temperatura, la cobertura vegetal y el orden del río, al igual que la composición taxonómica. Rasgos como la adhesión o fijación temporal a un sustrato junto con un menor tamaño corporal y la dispersión acuática pasiva, se relacionaron

principalmente con ríos de mayor cobertura vegetal arbórea y arbustiva, y con sustratos de menor tamaño (p.e los ríos Chuza y Casa Quemada). Rasgos como: respiración por tegumento, estado pupal, uñas anales y dispersión aérea pasiva fueron más abundantes en corrientes con temperaturas más altas, cobertura vegetal de menor altura y sustratos de tamaño intermedio (p.e los ríos Frío, La Playa y Guatiquia). Mientras que ríos con mayor cobertura vegetal de mayor altura y temperaturas del agua más bajas se asociaron principalmente a rasgos como dispersión aérea activa, respiración por branquias o espiráculos y tamaños corporales intermedios (p.e los ríos Negro, Buitrago Abajo y Calostros).

En línea con estos resultados, Barnum et al. (2017) encontraron que la estructura funcional estaba explicada por factores a gran escala en ecorregiones con diferente grado de urbanización, mientras que Zuellig & Schmidt (2012) hallaron que la composición de rasgos no solamente dependía de la ecorregión sino de la calidad de las corrientes menos impactadas. Por otra parte, Dolédec et al., (1999) encontraron que la estructura basada en rasgos biológicos era un indicativo del grado de cambio en el uso del suelo a diferencia de los rasgos ecológicos (p.e preferencia por velocidades más bajas) los cuales mostraron una relación con la ecorregión y no con el uso del suelo. Como ocurrió en esos estudios, en los ríos del Parque Nacional Natural Chingaza la uniformidad funcional en los rasgos biológicos y ecológicos posiblemente es un indicativo de que varios grupos taxonómicos tienen funciones ecológicas y adaptaciones similares al ecosistema de páramo (Figura 4.10D).

Inicialmente se esperaba que los rasgos de historia de vida relacionados con la estrategia alimenticia, el tamaño corporal, la dispersión y el tipo de locomoción respondieran al gradiente de impacto, como ocurrió en los estudios realizados por Gimenez & Higuti (2017), Castro et al. (2018) e Iñiguez-Armijos et al. (2018) en otros ríos del Neotrópico. No obstante, se encontró que los rasgos biológicos y la diversidad funcional (Figura 4.10) no respondieron al grado de impacto de cambio en el uso del suelo, al igual que Feld et al. (2014) y Leps et al. (2015). Sin embargo, esto no implica que las métricas funcionales deban descartarse para evaluar este

tipo de disturbio. Es posible que otros rasgos de historia de vida relacionados con el tipo de reproducción, el número de descendientes por ciclo reproductivo y la duración del ciclo de vida puedan variar en función del grado de impacto. Por ejemplo, Yadamsuren et al. (2020), determinaron los efectos del cambio en el uso del suelo en función del pastoreo, y encontraron menor diversidad funcional a medida que aumenta la intensidad del impacto. Los taxones caracterizados por ser euritermos, con hábitos alimenticios por depósito y detritívoros, con preferencias por menores velocidades del agua y con una cantidad moderada de materia orgánica, fueron más frecuentes en sitios con mayor grado de impacto. Estas categorías variaron significativamente en relación con la temperatura del agua, los sustratos de menor tamaño y los nitratos. Por su parte, las frecuencias de los organismos con diseminación acuática y depredadores fueron menores en los ríos con mayor impacto.

Observaciones finales y perspectivas

Implicaciones para la ecología fluvial en ecosistemas de Páramo

Los resultados mostraron que las condiciones a gran escala (como la temperatura del agua y la cobertura vegetal) tienen mayor influencia sobre la estructura taxonómica y funcional. Esto implica que las condiciones en el uso del suelo, junto con factores que actúen a gran escala, podrían minimizar las condiciones a menores escalas (Leps et al., 2015). Esto no significa que los procesos que ocurren a menores escalas - por ejemplo, a escala de segmento - no tengan influencia y que no se deba regular su efecto y extensión. Por el contrario, conlleva a que en posteriores estudios que se realicen en los ecosistemas fluviales de páramo deba considerarse tanto el uso del suelo a escala local como la influencia de factores a gran escala por medio de métricas multiescalares (Leps et al., 2015; Li et al., 2018). Además, en el caso específico de este estudio, los resultados sugieren que debe considerarse el orden del río, la variabilidad ecorregional y la composición de los sustratos del lecho, ya que la influencia generada por cada factor no se aplica de igual manera en todos los tipos de ríos (Johnson et al., 2001). Esto sugiere que se debe implementar un índice multiescalar para la evaluación y biomonitoreo de las comunidades acuáticas de ríos de páramo.

Implicaciones para el biomonitoreo

La respuesta de una comunidad a los disturbios antropogénicos no puede ser estimada únicamente en base a métricas de diversidad de especies (Li et al., 2019). Deben tenerse en cuenta los procesos claves intrínsecos de la comunidad como la selección, la especiación, la deriva ecológica y la dispersión que determinan los patrones observados (Vellend, 2010). Estos procesos pueden interactuar, converger y actuar con diferentes magnitudes de acción a diferentes escalas (Levin, 1992). Por ejemplo, la capacidad de dispersión (Jeliazkov et al., 2020) o procesos históricos (Heino, 2011; Göthe et al., 2017), como se explicará a continuación.

La ocurrencia de especies similares en áreas impactadas y no impactadas demuestra que la presencia de taxones en áreas ambientalmente óptimas puede opacar los efectos locales al brindar nuevas especies a las zonas impactadas a través de la dispersión (Palmer et al., 1996; Heino, 2013a; Vilmi et al., 2016). La dispersión es un proceso que promueve la riqueza de las especies (Cottenie et al., 2003; Altermatt et al., 2011) a través de la dinámica de parches y los efectos de masa (Vellend, 2010; Heino, 2013b), y normalmente actúa a gran escala.

En ecosistemas acuáticos, autores como Ptatscheck et al. (2020) mostraron que los procesos de dispersión son impulsores importantes para la distribución y los patrones de las comunidades bentónicas, incluso de aquellos organismos que se dispersan pasivamente como los nemátodos. Thompson & Townsend (2006) demostraron que las especies con mayor capacidad de dispersión tenían acceso a todos los sitios sin importar las condiciones ambientales locales y la proximidad espacial, por lo cual tanto los procesos de dispersión como las condiciones locales y a gran escala explican los patrones de la comunidad de invertebrados acuáticos. Un soporte adicional al rol potencial que tiene la dispersión en ríos de alta montaña lo proporcionan González-Trujillo et al. (2019), quienes muestran evidencia de cómo la presencia de áreas bien conservadas en las cabeceras de los ríos pueden mitigar los efectos negativos de un disturbio local (deforestación) a través de la dispersión.

Perspectivas a futuro

Las comunidades evaluadas hacen parte de un área de protección establecida en 1977 (ver Capítulo II). Las áreas protegidas limitan las presiones antropogénicas y los efectos de los estresores locales, por lo cual cuentan con condiciones ambientales generales que parecen ofrecer mayor calidad al ecosistema, lo que se ve reflejado en una condición ecológicamente buena (Barlow et al., 2018), como en este caso. No obstante, un aumento en la frecuencia de la ganadería en la zona de ribera y en los ríos puede conllevar a que los esfuerzos de protección establecidos por el Parque Nacional Natural Chingaza no logren mitigar el declive de la biodiversidad como consecuencia del impacto de estresores locales, como sucede

en áreas protegidas de Brasil (Martins et al., 2020) y Alemania (Hallmann et al., 2017). Estudios futuros podrían centrarse en evaluar el efecto de la ganadería en otras comunidades biológicas (como las algas) y en funciones ecosistémicas (como la producción primaria y secuestro de CO₂) que permitan dilucidar el rol de la ganadería sobre el ecosistema acuático, y que, a su vez, permitan diseñar las respectivas acciones de mitigación para el ecosistema de páramo.

Conclusiones generales

El presente estudio muestra evidencia del papel y contribución de las variables ambientales a diferentes escalas espaciales como moduladores de la diversidad de la comunidad de invertebrados acuáticos en ríos de alta montaña en el neotrópico. Sin embargo, la influencia de cada factor es dependiente de la escala espacial considerada.

La cobertura vegetal y temperatura fueron los principales factores que actuaron sobre la distribución taxonómica y de rasgos funcionales de la comunidad de macroinvertebrados. Estos moduladores sugieren una comunidad característica del ecosistema de páramo y otra comunidad del ecosistema de transición del bosque altoandino al páramo. Ecorregiones presentes en el Parque Nacional Natural Chingaza.

A menor escala espacial, la conductividad, la velocidad de la corriente y el sustrato del lecho fueron factores que influyeron sobre la composición taxonómica y funcional. Sin embargo, estas variables no estuvieron directamente relacionadas con el gradiente de impacto generado por la ganadería.

Específicamente, este estudio sugiere que la respuesta de una comunidad a los disturbios antropogénicos no puede ser estimada únicamente basándose en métricas de diversidad de especies debido a la similitud de especies en áreas impactadas y no impactadas por la ganadería, por el contrario, deben considerarse otros factores como la dispersión.

Con respecto a la estructura funcional, los rasgos seleccionados para esta investigación no permitieron dilucidar entre áreas impactadas y no impactadas, por lo cual se sugiere que en futuras investigaciones se evalúen características como el tipo de reproducción, el número de descendientes por ciclo reproductivo y la duración del ciclo de vida, y rasgos ecológicos como la preferencia por la temperatura y materia orgánica.

Dado que en la composición y ensamblaje de una comunidad intervienen fuerzas que actúan a diversas escalas, este estudio destaca la importancia de incluir un enfoque integrador multiescalar que abarque diferentes facetas y escalas en futuros estudios que se realicen en el páramo.

Investigaciones futuras que deseen evaluar el impacto de la ganadería en el PNN Chingaza podrían enfocarse en trabajar con otras comunidades biológicas y en funciones del ecosistema con el fin de evaluar y diseñar acciones que permitan mitigar su impacto.

Bibliografía

APHA. 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association.

Abadín, J., González-Prieto, S., Sarmiento, L., Villar, M. & Carballas, T. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34(11):1739-1748. Doi: 10.1016/S0038-0717(02)00161-X

Altermatt, F., Schreiber, S. & Holyoak, M. 2011. Interactive effects of disturbance and dispersal directionality on species richness and composition in metacommunities. *Ecology* 92(4): 859–870. Doi: 10.2307/41151210

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26(1): 32–46. Doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x

Aparecido, L.M.T., Teodoro, G.S., Mosquera, G., Brum, M., Barros, F de V., Pompeu, P.V., Rodas, M., Lazo, P., Müller, C.S., Mulligan, M., Asbjornsen, H., Moore, G.W. & Oliveira, R.S. 2018. Ecohydrological drivers of Neotropical vegetation in montane ecosystems. *Ecohydrology* 11 (3): e1932. Doi: <https://doi.org/10.1002/eco.1932>

Armitage, P. D., D. Moss, Wright, J.F. & Furse, M.T. 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research* 17 (3): 333–347. Doi: 10.1016/0043-1354(83)90188-4

Bailey, R., Norris, R. & Reynoldson, T. 2004. Bioassessment of Freshwater Ecosystems. In: *Bioassessment of Freshwater Ecosystems*. Springer, Boston, MA

Barbosa, A. S., Pires, M.M. & Schulz, U.H. 2020. Influence of Land-Use Classes on the Functional Structure of Fish Communities in Southern Brazilian Headwater

Streams. *Environmental Management* 65(5): 618-629. Doi: 10.1007/s00267-020-01274-9

Barlow, J., França, F., Gardner, T., Hicks, C., Lennox, G., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E., Ferreira, J., Guénard, B., Gontijo Leal, C., Isaac, V., Lees, A., Parr, C., Wilson, S., Young, P. & Graham, N. 2018. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature* 559: 517–526. Doi: 10.1038/s41586-018-0301-1

Barnum, T., Weller, D. & Williams, M. 2017. Urbanization reduces and homogenizes trait diversity in stream macroinvertebrate communities. *Ecological Applications* 27(8): 2428–2442. Doi: 10.1002/eap.1619

Battisti, C., Poeta, G. & Fanelli, G. 2016. *An Introduction to Disturbance Ecology: A Road Map for Wildlife Management and Conservation*. First Edition. Springer. Doi: 10.1007/978-3-319-32476-0

Baturina, M., 2012. Distribution and diversity of aquatic Oligochaeta in small streams of the middle taiga. *Turkish Journal of Zoology* 36(1): 75–84. Doi: 10.3906/zoo-1002-64

Beck, M. W. 2016. *ggord: Ordination Plots with ggplot2*. R package version 0.11.

Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. *Ecology From Individuals to Ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell, Oxford

Behrend, R., Takeda, A., Gomes, L. & Fernandes, S. 2012. Using oligochaeta assemblages as an indicator of environmental changes. *Brazilian Journal of Biology* 72(4): 873–884. Doi: 10.1590/S1519-69842012000500014.

Belmar, O., Bruno, D., Guareschi, S., Mellado-Díaz, A., Millán, A. & Velasco, J. 2019. Functional responses of aquatic macroinvertebrates to flow regulation are shaped by natural flow intermittence in Mediterranean streams. *Freshwater Biology* 64(5): 1064–1077. Doi: 10.1111/fwb.13289

Beniston, M. 2003. Climatic Change in Mountain Regions: A Review of Possible Impacts. *Climatic Change* 59: 5–31. Doi: 10.1023/A:1024458411589

Bernardi, R. E., Buddeberg, M., Arim, M. & Holmgren, M. 2019. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology and Society* 24(2): 19. Doi: 10.5751/ES-10688-240219

Bonada, N., Prat, N. Resh, V.H. & Statzner, B. 2006. Developments in Aquatic Insect Biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches. *Annual Review of Entomology* 51(1): 495–523. Doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151124

Bonnesoeur, V., Locatelli, B., Guariguata, M., Ochoa-Tocachi, B., Vanacker, V., Mao, Z., Stokes, A. & Mathez-Stiefel, S. 2019. Impacts of forests and forestation on hydrological services in the Andes: A systematic review. *Forest Ecology and Management* 433: 569–584. Doi: 10.1016/j.foreco.2018.11.033

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16(5): 533–540. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x

Braccia, A. & Voshell, J.R. 2007. Benthic Macroinvertebrate Responses to Increasing Levels of Cattle Grazing in Blue Ridge Mountain Streams, Virginia, USA. *Environmental Monitoring and Assessment* 131: 185–200. Doi:<https://doi.org/10.1007/s10661-006-9467-3>

Brand, C. & Miserendino, M. 2015. Testing the Performance of Macroinvertebrate Metrics as Indicators of Changes in Biodiversity after Pasture Conversion in Patagonian Mountain Streams. *Water, Air, and Soil Pollution* 226:370. Doi: 10.1007/s11270-015-2633-x

Bruijnzeel, L. A. & Veneklaas, E.J. 1998. Climatic Conditions and Tropical Montane Forest Productivity: The Fog Has Not Lifted Yet. *Ecology* 79(1): 3-9. Doi: 10.2307/176859

Bryce, S., Lomnický, G. & Kaufmann, P. 2010. Protecting sediment-sensitive aquatic species in mountain streams through the application of biologically based streambed sediment criteria. *Journal of the North American Benthological Society* 29(2): 657–672. Doi: 10.1899/09-061.1

Buffington, J. M. & Montgomery, D. R. 2013. Geomorphic Classification of Rivers. In *Treatise on Geomorphology*. Academic Press, 730-767. Doi: 10.1016/B978-0-12-374739-6.00263-3

Bunn, S. E. & Arthington, A.H. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30: 492–507. Doi: 10.1007/s00267-002-2737-0

Burneo, P. C. & Gunkel, G. 2003. Ecology of a high Andean stream, Rio Itambi, Otavalo, Ecuador. *Limnologica* 33: 29–43. Doi: 10.1016/S0075-9511(03)80005-1

Buytaert, W. & De Bièvre, B. 2012. Water for cities : The impact of climate change and demographic growth in the tropical Andes. *Water Resources Research* 48: W08503. Doi: 10.1029/2011WR011755

Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. & Hofstede, R. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *ScienceDirect* 79(1-2): 53–72. Doi: 10.1016/j.earscirev.2006.06.002

Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F. & Tobón, C. 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* 20(1): 19–33. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00585.x

Buytaert, W., Sevink, J., De Leeuw, B. & Deckers, J. 2005a. Clay mineralogy of the soils in the south Ecuadorian páramo region. *Geoderma* 127(1):114-129. Doi: 10.1016/j.geoderma.2004.11.021

Buytaert, W., Wyseure, G., De Bièvre, B. & Deckers, J. 2005b. The effect of land-use changes on the hydrological behaviour of Histic Andosols in south Ecuador. *Hydrological Processes* 19(20):3985 – 3997. Doi: 10.1002/hyp.5867

Cadotte, M. W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W. & Yasui, S.L.E. 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 30(9): 510–511. Doi: 10.1016/j.tree.2015.07.001

Cairns, J. & Pratt, J.R. 1993. A history of biological monitoring using benthic macroinvertebrates. En *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*.

Chapman and Hall, New York: 10–27

Calapez, A. R., Serra, S., Santos, J., Branco, P., Ferreira, T., Hein, T., Brito, A. & Feio, M. 2018. The effect of hypoxia and flow decrease in macroinvertebrate functional responses: A trait-based approach to multiple-stressors in mesocosms. *Science of the Total Environment* 637–638: 647–656. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.05.071

Camargo, J., Alonso, A. & Salamanca, A. 2005. Nitrate toxicity to aquatic animals: A review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere* 58(9): 1255–1267. Doi: 10.1016/j.chemosphere.2004.10.044

Cárdenas, M., Tobón, C. & Buytaert, W. 2017. Contribution of occult precipitation to the water balance of páramo ecosystems in the Colombian Andes. *Hydrological Processes* 31(24): 4440–4449. Doi: 10.1002/hyp.11374

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67. Doi: 10.1038/nature11148

Carignan, V. & Villard, M.A. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78: 45–61. Doi: 10.1023/A:1016136723584

Carrillo-Rojas, G., Silva, B., Córdova, M., Célleri, R. & Bendix, J. 2016. Dynamic Mapping of Evapotranspiration Using an Energy Balance-Based Model over an Andean Páramo Catchment of Southern Ecuador. *Remote Sensing* 8(2): 2-24. Doi: 10.3390/rs8020160

Carrillo-Rojas, G., Silva, B., Rollenbeck, R., Célleri, R. & Bendix, J. 2019. Agricultural and Forest Meteorology The breathing of the Andean highlands: Net ecosystem exchange and evapotranspiration over the páramo of southern Ecuador. *Agricultural and Forest Meteorology* 265: 30–47. Doi: 10.1016/j.agrformet.2018.11.006

Castañeda-Martín, A. E. & Montes-pulido, C.R. 2017. Carbono almacenado en

páramo andino. *Entramado* 13(1): 210–221. Doi: 10.18041/entramado.2017v13n1.25112

Castro-López, D., Rodríguez-Lozano, P., Arias-Real, R., Guerra-Cobián, V. & Prat, N. 2019. The influence of riparian corridor land use on the Pesquería River's macroinvertebrate community (N.E. Mexico). *Water* 11(9): 1930. Doi: 10.3390/w11091930

Castro, D., Dolédec, S. & Callisto, M. 2018. Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators* 84: 573-582. Doi: 10.1016/j.ecolind.2017.09.030

Célleri, R. & Feyen, J. 2009. The Hydrology of Tropical Andean Ecosystems: Importance, Knowledge Status, and Perspectives. *Mountain Research and Development* 29(4): 350–355. Doi: 10.1659/mrd.00007

Chao, A., Gotelli, N., Hsieh, T., Sander, E., Ma, K., Colwell, R. & Ellison, A. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84(1): 45–67. Doi: 10.1890/13-0133.1

Chessel, D., Dufour, A. & Thioulouse, J. 2017. The ade4 package-I-one-table methods. *R news*. 2004; 4: 5–10

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31(1): 343–366. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

Chevène, F., Dolédec, S. & Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31(3): 295–309. Doi: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x

Chingaza, P. N. N.. 2018. Informe diagnóstico ganadería en algunos municipios que forman parte del PNN Chingaza

Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199(4335): 1302-1310. Doi: 10.1126/science.199.4335.1302

Cornwell, William, Schwillk, D. & Ackerly, D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465–1471. Doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2

Correa, A., Windhorst, D., Crespo, P., Céleri, R., Feyen, J. & Breuer, L. 2016. Continuous versus event based sampling: How many samples are required for deriving general hydrological understanding on Ecuador's páramo region?. *Hydrological Processes* 30(22): 4059-4073. Doi: 10.1002/hyp.10975

Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. & De Meester, L. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84(4): 991–1000. Doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0991:ZMSRVL]2.0.CO;2

Coûteaux, M., Sarmiento, L., Bottner, P., Acevedo, D. & Thiéry, J. 2002. Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65 ± 3968 m) in the tropical Andes. *Soil biology y biochemistry* 34(1): 69–78. Doi: 10.1016/S0038-0717(01)00155-9

Death, R., & Collier, K. 2010. Measuring stream macroinvertebrate responses to gradients of vegetation cover: When is enough enough?. *Freshwater Biology* 55(7): 1447–1464. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02233.x

Diaz, H., Grosjean, M. & Graumlich, L. 2003. Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present and Future. *Climatic Change* 59, 1–4. Doi: 10.1023/A:1024416227887

Dinerstein, E., Powell, G., Olson, D., Wikramanayake, E., Abell, R., Underwood, E., Allnutt, T., Wettengel, W., Ricketts, T., Strand, H., Connor, S. & Burgess, N. 2000. A workbook for conducting biological assessments and developing biodiversity visions for ecoregion-based conservation Part I: Terrestrial Ecoregions. *Conservation Science Program* 250

Dolédec, S., Phillips, N., Scarsbrook, M., Riley, R. & Townsend, C. 2006. Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects

on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society* 25(1): 44–60. Doi: 10.1899/0887-3593(2006)25[44:COAFA]2.0.CO;2

Dolédec, S., Statzner, B. & Bournard, M. 1999. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: Patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology* 42(4): 737–758. Doi: 10.1046/j.1365-2427.1999.00509.x

Domínguez, E. & Fernández, H. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología* (1ra Ed). Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo.

Dornelas, M. 2010. Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1558): 3719–3727. Doi: 10.1098/rstb.2010.0295

Dos Santos, F., Johst, K. & Grimm, V. 2011. Neutral communities may lead to decreasing diversity-disturbance relationships: Insights from a generic simulation model. *Ecology Letters* 14(7): 653–660. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01626.x.

Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P., Thuiller, W., Pavoine, S. & Ter Braak, C. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ. *Ecological Society of America* 95(1): 14.21. Doi: 10.1890/13-0196.1

Elosegi, A. & Sabater, S. 2009. *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Bilbao, España: Fundación BBVA

Ely, C. & Martin, D. 2018. Investigating the geomorphic characteristics of an Amazonian headwater stream draining a páramo ecosystem. *Physical Geography* 40(2): 1-22. Doi: 10.1080/02723646.2018.1513289

Encalada, A., Flecker, A., Poff, N. L. R., Suárez, E., Herrera, G., Ríos-Touma, B., Jumani, S., Larson, E. & Anderson, E. 2019. A global perspective on tropical montane rivers. *Science* 365: 1124–1129. Doi: 10.1126/science.aax1682

Feio, M. J., Ferrerira, J., Macedo, D., Eller, A., Alves, C., França, J. & Callisto, M.

2013. Defining and testing targets for the recovery of tropical streams based on macroinvertebrate communities and abiotic conditions. *River Research and Applications* 31(1): 70–84. Doi: 10.1002/rra.2716

Feld, C., de Bello, F. & Dolédec, S. 2014. Biodiversity of traits and species both show weak responses to hydromorphological alteration in lowland river macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 59(2): 233–248. Doi: 10.1111/fwb.12260

Fierro, P., Valdovinos, C., Arismendi, I., Díaz, G., Jara-Flores, A., Habit, E. & Vargas-Chacoff, L. 2019. Examining the influence of human stressors on benthic algae, macroinvertebrate, and fish assemblages in Mediterranean streams of Chile. *Science of the Total Environment* 686: 26–37. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.05.277

Frank E Harrell Jr. 2016. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.17-4

Frissell, C., Liss, W., Warren, C. & Hurley, M. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10: 199–214. Doi: 10.1007/BF01867358

Galeti, G., Capitano, B. M. & Baldissera, R. 2020. Variation of benthic macroinvertebrate communities in streams of three landscapes of south Brazilian grasslands. *Revista de Biología Tropical* 68(1): 108–121. Doi: 10.15517/RBT.V68I1.37652

Garreaud, R. D. 2009. The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences* 22: 3–11. Doi: 10.5194/adgeo-22-3-2009

Gauthier, P. T., Pelster, D. E. & McLaren, B. E. 2013. A monitoring technique for high-altitude headwater streams: A case study in the high andes. *Oecologia Australis* 17(4): 527–532. Doi: 10.4257/oeco.2013.1704.07

Gimenez, B. & Higuti, J. 2017. Land use effects on the functional structure of aquatic insect communities in neotropical streams. *Inland Waters Taylor & Francis* 7(3): 305–313. Doi: 10.1080/20442041.2017.1329910

González-Trujillo, J. 2016. Trait-based responses of caddisfly assemblages to the

partial channelization of a High-Andean stream. *Hydrobiologia* 766(1): 381–392. Doi: 10.1007/s10750-015-2474-z

González-Trujillo, J., Donato-Rondon, J., Muñoz, I. & Sabater, S. 2020. Historical processes constrain metacommunity structure by shaping different pools of invertebrate taxa within the Orinoco basin. *Diversity and Distributions* 26(1): 49–61. Doi: 10.1111/ddi.12996

González-Trujillo, J. D., Petsch, D. K., Córdoba-Ariza, G., Rincón-Palau, K., Donato-Rondon, J. C., Castro-Rebolledo, M. I. & Sabater, S. 2019. Upstream refugia and dispersal ability may override benthic-community responses to high-Andean streams deforestation. *Biodiversity and Conservation Springer Netherlands* 28(6): 1513–1531. Doi: 10.1007/s10531-019-01739-2

Göthe, E., Baattrup-Pedersen, A., Wiberg-Larsen, P., Graeber, D., Kristensen, E. & Friberg, N. 2017. Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshwater Biology* 62(2): 397–413. Doi: 10.1111/fwb.12875

Gutiérrez-López, A., Meza-Salazar, A. & Guevara, G. 2016. Descomposición de hojas y colonización de macroinvertebrados acuáticos en dos microcuencas tropicales (Manizales, Colombia). *Hidrobiologica* 26(3): 347–357. Doi: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2016v26n3/Guevara

Gutiérrez-Salazar, P. & Medrano-Vizcaíno, P. 2019. The effects of climate change on decomposition processes in Andean Paramo ecosystem-synthesis, a systematic review. *Applied Ecology and Environmental Research* 17(2): 4957–4970. Doi: 10.15666/aeer/1702_49574970

Hallmann, C., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D. & De Kroon, H. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12(10): e0185809. Doi: 10.1371/journal.pone.0185809

Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O. & Townshend, J. R. G. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342(6160): 850–853. Doi: 10.1126/science.1244693

Hanson, P., Springer, M. & Ramirez, A. 2010. Capítulo 1. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical* 58(Suppl. 4): 3–37. Doi: 10.15517/RBT.V58I4.20080

Harden, C. P., Hartsig, J., Farley, K.A., Lee, J., Bremer, L., Harden, C., Hartsig, J. 2013. Effects of Land-Use Change on Water in Andean Páramo Grassland Soils. *Annals of the Association of American Geographers* 103(2): 375–384. Doi: 10.1080/00045608.2013.754655

Heino, J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology* 56(9): 1703–1722. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2011.02610.x

Heino, J. 2013a. Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities?. *Oecologia* 171: 971–980. Doi: 10.1007/s00442-012-2451-4

Heino, J., 2013b. Environmental heterogeneity , dispersal mode , and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology and Evolution* 3(2): 344-355. Doi: 10.1002/ece3.470

Hensen, I., Cierjacks, A., Hirsch, H., Kessler, M., Romoleroux, K., Renison, D. & Wesche, K. 2012. Historic and recent fragmentation coupled with altitude affect the genetic population structure of one of the world's highest tropical tree line species. *Global Ecology and Biogeography* 21(4): 455–464. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00691.x

Herbst, D. & Cooper, S. 2010. Before and after the deluge: Rain-on-snow flooding

effects on aquatic invertebrate communities of small streams in the Sierra Nevada, California. *Journal of the North American Benthological Society* 29(4): 1354–1366. Doi: 10.1899/09-185.1

Hooper, D., Adair, E., Cardinale, B., Byrnes, J., Hungate, B., Matulich, K., Gonzalez, A., Duffy, J., Gamfeldt, L. & Connor, M. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105–108. Doi: 10.1038/nature11118

Horn, H. S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist* 100(914): 419–424.

Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* 24(6): 417-441. Doi: 10.1037/h0071325

Hsieh, T., Ma, K. & Chao, A. 2016. iNEXT: interpolation and extrapolation for species diversity. R package version 2.0.8. R-project

Hubbell, S. P., 2005. The Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography and Stephen Jay Gould. *Paleobiology*, 31(Suppl.2): 122–132. Doi: 10.1666/0094-8373(2005)031[0122:TNTOBA]2.0.CO;2

Iñiguez-Armijos, C., Hampel, H. & Breuer, L. 2018. Land-use effects on structural and functional composition of benthic and leaf-associated macroinvertebrates in four Andean streams. *Aquatic Ecology* 52: 77–92. Doi: 10.1007/s10452-017-9646-z

Isaac, N. & Cowlishaw, G. 2004. How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271(1544): 1135–1141. Doi: 10.1098/rspb.2004.2724

Jacobsen, D. 2008. Tropical High-Altitude Streams. En *Tropical stream Ecology*. Academic Press, London: 219-256

Jacobsen, D. y Encalada, A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv fur Hydrobiologie* 142(1): 53–70. Doi: 10.1127/archiv-hydrobiol/142/1998/53

Jacobsen, D. & Marín, R. 2008. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology* 42(4): 643–656. Doi: 10.1007/s10452-007-9127-x

Jeliazkov, A., Mijatovic, D., Chantepie, S., Andrew, N., Arlettaz, R., Barbaro, L., Barsoum, N., Bartonova, A., Belskaya, E., Bonada, N., Brind'Amour, A., Carvalho, R., Castro, H., Chmura, D., Choler, P., Chong-Seng, K., Cleary, D., Cormont, A., Cornwell, W., et al. 2020. A global database for metacommunity ecology, integrating species, traits, environment and space. *Scientific Data* 7(1): 6 . Doi: 10.1038/s41597-019-0344-7

Johnson, G., Myers, W. & Patil, G. 2001. Predictability of surface water pollution loading in Pennsylvania using watershed-based landscape measurements. *Journal of the American Water Resources Association* 37(4): 821–835. Doi: 10.1111/j.1752-1688.2001.tb05515.x

Kassambara, A. & Mundt, F. 2017. Package “factoextra.” R topics documented.

Kerans, B. & Karr, J. 1994. A Benthic Index of Biotic Integrity (B-IBI) for Rivers of the Tennessee Valley. *Ecological Applications* 4(4): 768–785. Doi: 10.2307/1942007

Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R., Strauss, B., Thuiller, W. & Lavorel, S. 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: Which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* 23(5): 805–821. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01402.x

Kruskal, J. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29(1): 1-27. Doi: 10.1007/BF02289565

Lake, P. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19(4): 573–592. Doi: 10.2307/1468118

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299–305. Doi: 10.1890/08-2244.1

Laliberté, E., Legendre, P. & Shipley, B. 2014. Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. R package version 1.0-12. The R Project for Statistical Computing.

Larsen, S., Vaughan, I. & Ormerod, S. 2009. Scale-dependent effects of fine sediments on temperate headwater invertebrates. *Freshwater Biology* 54(1): 203–219. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02093.x

Lazo, P. X., Mosquera, G., McDonnell, J. & Crespo, P. 2019. The role of vegetation, soils, and precipitation on water storage and hydrological services in Andean Páramo catchments. *Journal of Hydrology* 572: 805–819. Doi: 10.1016/j.jhydrol.2019.03.050

Lê, S., Josse, J. & Husson, F. 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*

Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*, Volume 24, 2nd edition. Elsevier Science

Leibold, M. A. & Chase, J. M. 2018. *Metacommunity ecology*. First edition. Princeton University Press, Princeton

Leps, M., Tonkin, J., Dahm, V., Haase, P. & Sundermann, A. 2015. Disentangling environmental drivers of benthic invertebrate assemblages: The role of spatial scale and riverscape heterogeneity in a multiple stressor environment. *Science of the Total Environment* 536(1): 546–556. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.07.083

Lessmann, J., Troya, M. J., Flecker, A. S., ChrisFunk, W. W., Guayasamin, J. M., Ochoa-Herrera, V., Poff, N. L. R., Suárez, E. & Encalada, A. C. 2019. Validating anthropogenic threat maps as a tool for assessing river ecological integrity in Andean-Amazon basins. *PeerJ* 7: e8060. Doi: 10.7717/peerj.8060

Levin, S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943–1967. Doi: 10.2307/1941447

Li, L., Zheng, B. & Liu, L. 2010. Biomonitoring and bioindicators used for river

ecosystems: Definitions, approaches and trends. *Procedia Environmental Sciences* 2: 1510–1524. Doi: 10.1016/j.proenv.2010.10.164

Li, S., Yang, W., Wang, L., Chen, K., Xu, S. & Wang, B. 2018. Influences of environmental factors on macroinvertebrate assemblages: differences between mountain and lowland ecoregions, Wei River, China. *Environmental Monitoring and Assessment* 190(3): 152. Doi: 10.1007/s10661-018-6516-7

Li, Z., Jiang, X., Wang, J., Meng, X., Heino, J. & Xie, Z. 2019a. Multiple facets of stream macroinvertebrate alpha diversity are driven by different ecological factors across an extensive altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* 9(3): 1306–1322. Doi: 10.1002/ece3.4841

Li, Z., Liu, Z., Heino, J., Jiang, X., Wang, J., Tang, T. & Xie, Z. 2019b. Discriminating the effects of local stressors from climatic factors and dispersal processes on multiple biodiversity dimensions of macroinvertebrate communities across subtropical drainage basins. *Science of the Total Environment* 711:134750. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.134750

Ligeiro, R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Heino, J., Melo, A. S. & Callisto, M. 2020. Choice of field and laboratory methods affects the detection of anthropogenic disturbances using stream macroinvertebrate assemblages. *Ecological Indicators* 115: 106382. Doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106382

Llambí, L. D. 2015. Vegetation structure, diversity and dynamics in the forest-paramo ecotone: A review of the evidence in the cordillera de mérida. *Acta Biologica Colombiana* 20(3): 5–19. Doi: 10.15446/abc.v20n3.46721

Llambí, L. D. & Cuesta, F. 2014. La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo. In *Avances en Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos*. Condensan, Quito, Ecuador

Llambí, L. D. & Rada, F. 2019. Ecological research in the tropical alpine ecosystems of the Venezuelan páramo: past, present and future. *Plant Ecology and Diversity*

12(6): 519–538. Doi: 10.1080/17550874.2019.1680762

López-López, E. & Sendeño, J. 2015. Biological Indicators of Water Quality: The Role of Fish and Macroinvertebrates as Indicators of Water Quality. En *Environmental Indicators*. Springer: 643-661

Lujan, N. K., Roach, K. A., Jacobsen, D., Winemiller, K. O., Vargas, M. V. , Ching, V. R. & Maestre, J. A. 2013. Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography* 40(9): 1715–1728. Doi: 10.1111/jbi.12131

Madriñán, S., Cortés, A. J. & Richardson, J. E. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics* 4: 192. Doi: 10.3389/fgene.2013.00192

Madsen, P. B., Morabowen, A., Andino, P., Espinosa, R., Cauvy-Fraunié, S., Dangles, O. & Jacobsen, D. 2015. Altitudinal distribution limits of aquatic macroinvertebrates: An experimental test in a tropical alpine stream. *Ecological Entomology* 40(5): 629–638. Doi: 10.1111/een.12232

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwells. Publishing, Oxford.

Maldonado, M., Maldonado-Ocampo, J., Ortega, H., Encalada, A. C., Carvajal-Vallejos, F. M., Rivadeneira, J., Acosta, F., Jacobsen, D., Crespo, Á. & Rivera-Rondón, C. A. 2011. Biodiversity in Aquatic Systems of the Tropical Andes. En *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific. Committee on Problems of the Environment (SCOPE): 276-294

Mancera-Rodríguez, N. J., Urdanigo, J. P., Díaz Ponce, M., Tay-Hing Cajas, C., Sánchez Fonseca, C., Yong Benitez, R., Armijo Albán, K. & Guerrero Chuez, N. 2019. Diversidad de macroinvertebrados acuáticos en quebradas con diferente cobertura ribereña en del bosque Protector Murocomba, cantón Valencia, Ecuador. *Revista de Biología Tropical* 67(4): 861–878. Doi: 10.15517/rbt.v67i4.35190

- Martin, D. J., Ely, C. & Wemple, B. 2019. Bank erosion in an Andean páramo river system: Implications for hydro-development and carbon dynamics in the neotropical Andes. *Journal of Mountain Science* 16(2): 243–255. Doi: 10.1007/s11629-018-5110-3
- Martins, I., Ligeiro, R., Hughes, R., Macedo, D. & Callisto, M. 2018. Regionalisation is key to establishing reference conditions for neotropical savanna streams. *Marine and Freshwater Research* 69(1): 82–94. Doi: 10.1071/MF16381
- Martins, I., Macedo, D. R., Hughes, R. M. & Callisto, M. 2020. Are multiple multimetric indices effective for assessing ecological condition in tropical basins?. *Ecological Indicators* 110: 105953. Doi: 10.1016/j.ecolind.2019.105953
- Mason, N., MacGillivray, K., Steel, J. & Wilson, J. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571–578. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x
- Mason, N, Mouillot, D., Lee, W. & Wilson J. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111(1): 112–118. Doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Mathuriau, C., Silva, N. M., Lyons, J., Manuel, L. & Rivera, M. 2011. Fish and Macroinvertebrates as Freshwater Ecosystem Bioindicators in Mexico: Current State and Perspectives. En *Water Resources in Mexico: Scarcity, Degradation, Stress, Conflicts, Management, and Policy*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 7: 251–261. Doi: 10.1007/978-3-642-05432-7_19
- Matson, E., & Bart, D. 2013. Interactions among fire legacies, grazing and topography predict shrub encroachment in post-agricultural páramo. *Landscape Ecology* 28:1829–1840. Doi: 10.1007/s10980-013-9926-5
- Mazor, R, Purcell, A. & Resh, V. 2009. Long-Term variability in bioassessments: A twenty-year study from two northern california streams. *Environmental Management* 43(6): 1269–1286. Doi: 10.1007/s00267-009-9294-8
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community

ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4): 178–185. Doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002

Melo, A. & Froehlich, C. 2001. Macroinvertebrates in neotropical streams: Richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society* 20(1): 1–16. Doi: 10.2307/1468184

Menezes, J. P. C., Oliveira, L. F. C. & Salla, M. R. 2019. Metrics of benthic communities and habitat quality associated to different types of land use. *Engenharia Sanitaria e Ambiental* 24(4): 737-746. Doi: 10.1590/s1413-41522019175589

Messerli, B., Viviroli, D. & Weingartner, R. 2014. Mountains of the World : Vulnerable Water Towers for the 21st Century. *Ambio. Spec No* 13:29-34. Doi: 10.5167/uzh-110516

Molinillo, M. & Monasterio, M. 1997. Pastoralism in Paramo Environments: Practices, Forage, and Impact on Vegetation in the Cordillera of Merida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17(3): 197–211. Doi: 10.2307/3673848

Mondy, C. P. & Usseglio-Polatera, P. 2014. Using fuzzy-coded traits to elucidate the non-random role of anthropogenic stress in the functional homogenisation of invertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 59(3): 584–600. Doi: 10.1111/fwb.12289

Morabowen, A., Crespo-Pérez, V. & Ríos-Touma, B. 2019. Effects of agricultural landscapes and land uses in highly biodiverse tropical streams of the Ecuadorian Choco. *Inland Waters* 9(3): 289–300. Doi: 10.1080/20442041.2018.1527597

Mosquera, D. & Peña, E. J. 2019. “Ensamblaje” de macroinvertebrados acuáticos y su relación con variables fisicoquímicas en un río de montaña en Colombia. *Revista de Biología Tropical* 67(6): 1235–1246. Doi: 10.15517/RBT.V67I6.30842

Mosquera, G., Célleri, R., Lazo, P., Vaché, K., Perakis, S. & Crespo, P. 2016a. Combined Use of Isotopic and Hydrometric Data to Conceptualize Ecohydrological Processes in a High-Elevation Tropical Ecosystem. *Hydrological Processes* 30(17): 2930-2947. Doi: 10.1002/hyp.10927

- Mosquera, G. M., Lazo, P., Céleri, R., Wilcox, B. & Crespo, P. 2015. Runoff from tropical alpine grasslands increases with areal extent of wetlands. *Catena* 125: 120-128. Doi: 10.1016/j.catena.2014.10.010.
- Mosquera, G., Segura, C., Vaché, K., Windhorst, D., Breuer, L. & Crespo, P. 2016b. Insights into the water mean transit time in a high-elevation tropical ecosystem. *Hydrology and Earth System Sciences* 20: 2987–3004. Doi: 10.5194/hess-20-2987-2016
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. & Bellwood, D. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28(3): 167–177. Doi: 10.1016/j.tree.2012.10.004
- Mouillot, D., Mason, W., Dumay, O. & Wilson, J. 2005. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142(3): 353–359. Doi: 10.1007/s00442-004-1744-7
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. A. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. Doi: 10.1038/35002501
- Naeem, S., Duffy, J. & Zavaleta, E. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336(6087): 1401–1406. Doi: 10.1126/science.1215855
- O’Callaghan, P., Kelly-Quinn, M., Jennings, E., Antunes, P., O’Sullivan, M, Fenton, O. & hUallacháin, D. 2018. Impact of Cattle Access to Watercourses : Literature Review on Behalf of the COSAINT Project. Environmental Protection Agency, Ireland
- Oksanen, J., Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P., O’Hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., & Wagner, H. 2019. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. Cran R

Padrón, R., Wilcox, B., Crespo, P. & Céleri, R. 2015. Rainfall in the andean páramo: New insights from high-resolution monitoring in southern Ecuador. *Journal of Hydrometeorology* 16(3): 985–996. Doi: 10.1175/JHM-D-14-0135.1

Palmer, M., Allan, J. & Butman, C. 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 11(8): 322–326. Doi: 10.1016/0169-5347(96)10038-0

Palmer, M. A., Ambrose, R. F. & Poff, N. 1997. Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology* 5(4): 291–300. Doi: 10.1046/j.1526-100X.1997.00543.x

Parkyn, S. M. & Collier, K. J. 2004. Interaction of press and pulse disturbance on crayfish populations: Flood impacts in pasture and forest streams. *Hydrobiologia* 527: 113–124. Doi: 10.1023/B:HYDR.0000043189.91134.94

Pascual, M. & Guichard, F. 2005. Criticality and disturbance in spatial ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 20(2): 88–95. Doi: 10.1016/j.tree.2004.11.012

Pásztor, L., Barabás, G. & Meszéna, G. 2020. Competitive Exclusion and Evolution: Convergence Almost Never Produces Ecologically Equivalent Species. *The American Naturalist* 195(4): E112–E117. Doi: 10.1086/707610.

Pero, E., Hankel, G., Molineri, C. & Domínguez, E. 2019. Correspondence between stream benthic macroinvertebrate assemblages and ecoregions in northwestern Argentina. *Freshwater Science* 38(1): 64–76. Doi: 10.1086/701467

Pesántez, J., Mosquera, G., Crespo, P., Breuer, L. & Windhorst, D. 2018. Effect of land cover and hydro-meteorological controls on soil water DOC concentrations in a high-elevation tropical environment. *Hydrological Processes* 32(17): 2624–2635. Doi: 10.1002/hyp.13224

Petchey, O. & Gaston, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5(3): 402–411. Doi: 10.1046/j.1461-

0248.2002.00339.x

Petchey, O. & Gaston, K. J. 2006. Reviews and Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9(6): 741–758. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

Pickett, S. & Cadenasso, M. 1995. Landscape Ecology: Spatial Heterogeneity in Ecology System. *Science* 269(5222): 331–334. Doi: 10.1126/science.269.5222.331

Poff, N. 1992. Why Disturbances Can Be Predictable: A Perspective on the Definition of Disturbance in Streams. *Journal of the North American Benthological Society* 11(1): 86–92. Doi: 10.2307/1467885

Potter, K., Cubbage, F. & Schaberg, R. 2005. Multiple-scale landscape predictors of benthic macroinvertebrate community structure in North Carolina. *Landscape and Urban Planning* 71(2-4): 77–90. Doi: 10.1016/j.landurbplan.2004.02.001

Poulenard, J., Podwojewski, P. & Herbillon, A. 2003. Characteristics of non-allophanic Andisols with hydric properties from the Ecuadorian páramos. *Geoderma* 117(3-4): 267–281. Doi: 10.1016/S0016-7061(03)00128-9

Prat, N., Rieradevall, M., Acosta, R. & Villamarín, C. 2011. Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Díptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú: Clave para la determinación de morfotipos larvarios. Grupo de Investigación FEM Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona, España, 78.

Ptatscheck, C., Gansfort, B., Majdi, N. & Traunspurger, W. 2020. The influence of environmental and spatial factors on benthic invertebrate metacommunities differing in size and dispersal mode. *Aquatic Ecology* 54(2): 447–461. Doi: 10.1007/s10452-020-09752-2

Quinn, J. M. 2000. Effects of pastoral development. En *New Zealand Stream Invertebrates: Ecology and Implications for Management*. New Zealand Limnological Society, Christchurch, New Zealand: 208-229.

Quinn, J. M., Williamson, R.B., Smith, R.K. & Vickers, M.L. 1992. Effects of riparian grazing and channelisation on streams in Southland, New Zealand. 2. Benthic invertebrates. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 26(2): 259–273. Doi: 10.1080/00288330.1992.9516520

Rada, F., Azócar, A. & García-núñez, C. 2019. Plant functional diversity in tropical Andean páramos. *Plant Ecology & Diversity* 12(1): 1-15. Doi: 10.1080/17550874.2019.1674396

Ramírez, Y., Giraldo, L., Zuñiga, M del C., Ramos, M.& Chará, J. 2018. Influencia de la ganadería en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en microcuencas de los Andes centrales de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 66(3): 1244-1257. Doi: 10.15517/rbt.v66i3.30316

Rangel-Ch, O. 2000. Colombia Diversidad Biótica III. Universidad Nacional de Colombia

Rao, C. R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis. *Applied research. Sankhya: The Indian Journal of Statistics Series A*:329-358

Raymond, K. & Vondracek, B. 2011. Relationships among rotational and conventional grazing systems, stream channels, and macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 669(1): 105–117. Doi: 10.1007/s10750-011-0653-0

Resh, H. & Rosenberg, M. 1989. Spatial-temporal variability and study of aquatic insects. *The Canadian Entomologist* 121(11): 941–963. Doi: 10.4039/Ent121941-11

Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B. & Wissmar, R. C. 1988. The Role of Disturbance in Stream Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7(4): 433–455. Doi: 10.2307/1467300

Revelle, W. 2015. Package “psych” - Procedures for Psychological, Psychometric and Personality Research. R Package

Ríos-Touma, B. & Ramírez, A. 2018. Multiple stressors in the neotropical region:

Environmental impacts in biodiversity hotspots. En *Multiple Stressors in River Ecosystems: Status, Impacts and Prospects for the Future* 205–220

Rodríguez-Morales, M., Acevedo-Novoa, D., Machado, D., Ablan, M., Dugarte, W. & Dávila, F. 2019. Ecohydrology of the Venezuelan páramo: water balance of a high Andean watershed. *Plant Ecology and Diversity* 12: 573-591. Doi: 10.1080/17550874.2019.1673494

Roldán-Pérez, G. 2016. Los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua: cuatro décadas de desarrollo en Colombia y Latinoamérica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40(155): 254-274. Doi: 10.18257/raccefyn.335

Rosero-López, D., Knighton, J., Lloret, P. & Encalada, A. C. 2020. Invertebrate response to impacts of water diversion and flow regulation in high-altitude tropical streams. *River Research and Applications* 36(2): 223–233. Doi: 10.1002/rra.3578

Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K. 2019. Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers. *Biological Conservation journal* 232: 8–27. Doi: 10.1016/j.biocon.2019.01.020

Sandin, L. & Johnson, R. 2000. Ecoregions and benthic macroinvertebrate assemblages of Swedish streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19(3): 462–474. Doi: 10.2307/1468107

Shannon, C. 1948. A Mathematical Theory of Communication. *The Bell System Technical Journal* 27(4): 623–656. Doi: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb00917.x

Shimatani, K. 2001. On the measurement of species diversity incorporating species differences. *Oikos* 93(1): 135–147. Doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.930115.x

Simpson, E. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688. Doi: 10.1038/163688a0

Sklenář, P., Dušková, E. & Balslev, H. 2011. Tropical and Temperate: Evolutionary History of Páramo Flora. *Botanical Review* 77: 71–108. Doi: 10.1007/s12229-010-

9061-9

Sklenář, P., Inga, H. & Antoine, C. 2013. Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography* 41(2): 287-297. Doi: 10.1111/jbi.12212

Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*. 15: 353–391. Doi: 10.1146/annurev.es.15.110184.002033

Sovell, L., Vondracek, B., Frost, J. & Mumford, K. 2000. Impacts of rotational grazing and riparian buffers on physicochemical and biological characteristics of Southeastern Minnesota, USA, streams. *Environmental Management* 26(6): 629–641. Doi: 10.1007/s002670010121

Spracklen, D. V. & Righelato, R. 2014. Tropical montane forests are a larger than expected global carbon store. *Biogeosciences* 11: 2741–2754. Doi: 10.5194/bg-11-2741-2014

Stanley, E., Powers, S. & Lottig, N. 2010. The evolving legacy of disturbance in stream ecology: concepts, contributions, and coming challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29(1): 67–83. Doi: 10.1899/08-027.1

Starzomski, B. & Srivastava, D. 2007. Landscape geometry determines community response to disturbance. *Oikos* 116(4): 690–699. Doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15547.x

Statzner, B., Bady, P., Dolédec, S. & Schöll, F. 2005. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: An initial assessment of trait patterns in least impacted river reaches. *Freshwater Biology* 50(12): 2136–2161. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01447.x

Statzner, B. & Bêche, L. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems?. *Freshwater Biology* 55: 80–119. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02369.x

Statzner, B., Resh, V. & Roux, A. 1994. The synthesis of long-term ecological

research in the context of concurrently developed ecological theory: design of a research strategy for the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31(3): 253–263. Doi: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01739.x

Stevens, R., Cox, S., Strauss, R. & Willig, M. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: Vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* 6(12): 1099–1108. Doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x

Suárez, E., Arcos, E., Moreno, C., Encalada, A. & Álvarez, M. 2013. Influence of vegetation types and ground cover on soil water infiltration capacity in a high-altitude páramo ecosystem. *Avances* 5(1):14-21

Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T. & Navas, M. L. 2008. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14(5): 1125–1140. Doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x

Supp, S. & Ernest, M. 2014. Species-level and community-level responses to disturbance: a cross-community analysis. *Ecology* 95(7): 1717–1723. Doi: 10.1890/13-2250.1

Tachet, H., Usseglio-Polatera, P. & Roux, C. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic Coleoptera in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31(3): 377–395. Doi: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01748.x

Thompson, R. & Townsend, C. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors , species traits and dispersal limitation together determine. *Journal of Animal Ecology* 75(2): 476–484. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01068.x

Thorp, J. H. y Covich, A.P. 2019. Keys to Neotropical Hexapoda Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (fourth ediction). Academic Press.

- Tilman, D., Kilham, S. & Kilham, P. 1982. Phytoplankton Community Ecology: The Role of Limiting Nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:349-372. Doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.002025
- Tilman, D., Reich, P., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294(5543): 843–845. DOI: 10.1126/science.1060391
- Tomanova, S. & Usseglio-Polatera, P. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: Relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology* 170(3): 243–255. Doi: 10.1127/1863-9135/2007/0170-0243
- Townsend, C. R. 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8(1): 36–50. Doi: 10.2307/1467400
- Townsend, C. R. & Hildrew, A. G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31(3): 265–275. Doi: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x
- Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 319–344. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614
- Urban, D., 2006. Landscape Ecology. In *Encyclopedia of Environmetrics* (eds A.H. El-Shaarawi, W.W. Piegorsch and C. Dean). Doi: 10.1002/9780470057339.val005
- Usseglio-Polatera, P. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 417–437. Doi: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01753.x
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P. & Tachet, H. 2000. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: How to use species trait databases? *Hydrobiologia* 422: 153–162. Doi: 10.1023/A:1017042921298
- Vannote, R., Minshall, G., Cummins, K., Sedell, J. & Cushing, C. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 30(1):

130-137. Doi: 10.1139/f80-017

Vargas Ríos, O. & Pedraza, P. 2004. El Parque Nacional Natural Chingaza. First Edition. Universidad Nacional de Colombia, Colombia

Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85(2): 183–206. Doi: 10.1086/652373

Vermont Agency of Natural Resources. 2009. Vermont Agency of Natural Resources Phase 2 Handbook, Rapid Stream Assessment Field Protocols. Vermont Agency of Natural Resources, Department of Environmental Conservation, River Management Program, Waterbury, Vermont. <https://dec.vermont.gov/watershed/rivers/river-corridor-and-floodplain-protection/geomorphic-assessment>

Villamarín, C., Rieradevall, M., Paul, M. J., Barbour, M. T. & Prat, N. 2013. A tool to assess the ecological condition of tropical high Andean streams in Ecuador and Peru: The IMEERA index. *Ecological Indicators* 29: 79–92. Doi: 10.1016/j.ecolind.2012.12.006.

Villéger, S., N. Mason, & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecological Society of America* 89(8): 2290–2301. Doi: 10.1890/07-1206.1

Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F. & Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6): 1512–1522. Doi: 10.1890/09-1310.1

Vilmi, A., Karjalainen, S., Hellsten, S. & Heino, J. 2016. Bioassessment in a metacommunity context: Are diatom communities structured solely by species sorting?. *Ecological Indicators* 62: 86–94. Doi: 10.1016/j.ecolind.2015.11.043

Viviroli, D. & Weingartner, R. 2004. Daniel Viviroli and Rolf Weingartner The hydrological significance of mountains: from regional to global scale. *Hydrology and Earth System Sciences* 8(6): 1016–1029. Doi: 10.5194/hess-8-1017-2004

- Vuille, M., Bradley, R. & Keimig, F. 2000. Climate variability in the Andes of Ecuador and its relation to tropical Pacific and Atlantic Sea Surface temperature anomalies. *Journal of Climate* 13(14): 2520-2535. Doi: 2(2000)013<2520:CVITAO>2.0.CO;2
- Ward, J. & J. a Stanford, 1983. Serial Discontinuity Concept of Lotic Ecosystems. In *Dynamics of Lotic Systems*. Ann Arbor Science, 29–42.
- Weigel, B., Henne L. & Martínez-Rivera, L. 2002. Macroinvertebrate-based index of biotic integrity for protection of streams in west- central Mexico. *Journal of the North American Benthological Society* 21(4): 686–700. Doi: 10.2307/1468439
- Weigel, B., Lyons, J., Paine, L., Dodson, S. & Undersander, D. 2000. Using stream macroinvertebrates to compare riparian land use practices on cattle farms in southwestern wisconsin. *Journal of Freshwater Ecology* 15(1): 93–106. Doi: 10.1080/02705060.2000.9663725
- Weiher, E., Freund, D. Bunton, T. Stefanski, A. Lee, T. & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366(1576): 2403–2413. Doi: 10.1098/rstb.2011.0056
- White, P. S. & Pickett, S. T. A. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. First edition. Academic Press
- White, P. & Pickett, S. 2013. Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, 3-13
- Wickham, H., 2010. ggplot2: elegant graphics for data analysis. *J Stat Softw* 35: 65–88
- Yadamsuren, O., Morse, J., Hayford, B., Gelhaus, J. & Adler, P. 2020. Macroinvertebrate community responses to land use: a trait-based approach for freshwater biomonitoring in Mongolia. *Hydrobiologia* 847(8): 1887–1902. Doi: 10.1007/s10750-020-04220-2

Yoccoz, N. G., Nichols, J. D. & Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16(8): 446–453. Doi: 10.1016/S0169-5347(01)02205-4

Zequi, J. A. C., Espinoza, A. A., Paccola, J. & Lopes, J. 2019. Aquatic insect communities in small stream in the south of Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment* 191(7): :408. Doi: 10.1007/s10661-019-7536-7

Zuellig, R. & Schmidt, T. 2012. Characterizing invertebrate traits in wadeable streams of the contiguous US: Differences among ecoregions and land uses. *Freshwater Science* 31(4): 1042–1056. Doi: 10.1899/11-150.1

Anexos

Anexo 1. Listado de la afinidad de los taxones a cada categoría de rasgo. Los campos con valor 0 indican sin afinidad, 1 baja afinidad y 3 máxima afinidad del taxón al rasgo evaluado.

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	COD	spi	teg	tgil	blo	case	suc	silt	a.clw	t.clw	n.flow	BS1
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Alotanypus</i>	ALO	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Plecoptera</i>	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	ANCR	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Ptilodactilidae	<i>Anchysteis.cf</i>	ANCH	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Andesiops</i>	AND	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	ATOP	0	3	0	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Diptera</i>	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>	ATRI	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Austrolimnius</i>	AUST	0	0	3	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Baetodes</i>	BAET	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Ceratopogonidae	<i>Bezzia.cf</i>	BEZ	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Diptera</i>	Blephariceridae	<i>Blepharicera</i>	BLEP	1	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	CAMB	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Cardiocladius</i>	CARD	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Trichoptera</i>	Anomalopsychidae	<i>Contulma</i>	CONT	0	0	3	0	3	0	0	1	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Corynoneura</i>	COR	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Cricotopus</i>	CRIC	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Coleoptera</i>	Scirtidae	<i>Elodes</i>	ELO	2	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	FAR	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Genus 1</i>	GEN1	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Simuliidae	<i>Gigantodax</i>	GIGA	0	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptohiphidae	<i>Haplohyphes</i>	HAPLH	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Helicopsychoidea	<i>Helicopsyche</i>	HELIC	0	0	3	0	3	0	0	1	2	0	0
<i>Diptera</i>	Empididae	<i>Hemerodromia</i>	HEME	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Heterelmis</i>	HET	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	1
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Hexanchorus</i>	HEXCH	0	0	3	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Hexatoma</i>	HEXT	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Amphipoda</i>	Hyalellidae	<i>Hyalella</i>	HAY	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	HYDRT	0	3	0	0	3	0	0	1	2	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptohiphidae	<i>Leptohiphys</i>	LPTO	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Limaya</i>	LIMY	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0

<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Limonia</i>	LIMO	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Macrelmis</i>	MAC	0	0	3	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Macropelopia</i>	MACRP	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Trichoptera</i>	Odontoceridae	<i>Marilia</i>	MARI	0	0	3	0	3	0	0	1	2	0	0
<i>Diptera</i>	Psychodidae	<i>Maurina</i>	MAUR	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Metrichia</i>	METR	0	3	0	0	3	0	0	0	2	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Morfo X</i>	MORX	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Oligochaeta</i>	Naididae	<i>Naididae</i>	NAID	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	NECTS	0	0	3	0	3	0	1	1	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Neoelmis</i>	NEOE	0	0	3	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Diptera</i>	Empididae	<i>Neoplasta</i>	NEOP	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	OCHTR	0	3	0	0	3	0	0	0	2	0	2
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Oliveiriella</i>	OLIV	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Onconeura</i>	ONC	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Onychelmis</i>	ONY	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Paraheptagyia</i>	PARH	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Parakiefferiella</i>	PARK	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Parametriocnemus</i>	PARM	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Pentaneura</i>	PENT	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Podonomopsis</i>	PODIS	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Podonomus</i>	PODUS	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Trichoptera</i>	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	POLYC	0	3	0	0	0	0	1	3	2	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	POLYP	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0	0
<i>Coleoptera</i>	Psephenidae	<i>Psephenops</i>	PSEO	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus</i>	RHET	0	3	0	0	3	0	0	1	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Riethia</i>	RIET	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Simuliidae	<i>Simulium</i>	SIM	0	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Trichoptera</i>	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	SMIC	0	0	3	0	1	0	1	3	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Stethelmis</i>	STETH	0	0	3	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Tanytarsus</i>	TANYT	0	3	0	0	3	0	0	1	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Thiennemaniella</i>	THIEN	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Thiennemannimyia</i>	THIENYA	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	THR	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Tipula</i>	TIP	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Triaenodes</i>	TRIAE	0	0	3	0	3	0	1	1	3	0	0

<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Triplectides</i>	TRPL	0	0	3	0	2	0	0	1	3	0	0			
<i>Trichoptera</i>	Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron.cf</i>	XIPH	0	3	0	0	0	0	2	3	2	0	0			
ORDEN	FAMILIA	GENERO	COD	BS2	BS3	BS4	BS5	BS6	CG	SH	SC	W	PR	FW	Cr	Bu	TA
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Alotanypus</i>	ALO	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0
<i>Plecoptera</i>	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	ANCR	0	1	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Ptilodactylidae	<i>Anchycteis.cf</i>	ANCH	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	1
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Andesiops</i>	AND	1	3	0	0	0	3	0	1	0	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	ATOP	0	0	2	2	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>	ATRI	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	2
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Austrolimnius</i>	AUST	3	1	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Baetodes</i>	BAET	2	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Ceratopogonidae	<i>Bezzia.cf</i>	BEZ	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Diptera</i>	Blephariceridae	<i>Blepharicera</i>	BLEP	0	3	1	0	0	2	3	0	0	1	0	3	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	CAMB	3	2	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Cardiocladius</i>	CARD	0	3	0	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Anomalopsychidae	<i>Contulma</i>	CONT	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0	2	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Corynoneura</i>	COR	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Cricotopus</i>	CRIC	1	3	0	0	0	3	0	1	0	0	0	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Scirtidae	<i>Elodes</i>	ELO	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	FAR	0	0	3	0	0	3	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Genus 1</i>	GEN1	2	2	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Simuliidae	<i>Gigantodax</i>	GIGA	0	3	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>Ephemeroptera</i>	Leptohyphidae	<i>Haplohyphes</i>	HAPLH	3	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1	3	0
<i>Trichoptera</i>	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	HELIC	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	2	0	2
<i>Diptera</i>	Empididae	<i>Hemerodromia</i>	HEME	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	1
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Heterelmis</i>	HET	0	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Hexanchorus</i>	HEXCH	3	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	3	1	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Hexatoma</i>	HEXT	0	0	1	3	0	2	0	0	0	3	0	2	2	0
<i>Amphipoda</i>	Hyaellidae	<i>Hyaella</i>	HAY	1	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	HYDRT	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	2	0	2
<i>Ephemeroptera</i>	Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	LPTO	2	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Limaya</i>	LIMY	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Limonia</i>	LIMO	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Macrelmis</i>	MAC	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Macropelopia</i>	MACRP	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0

<i>Trichoptera</i>	Odontoceridae	<i>Marilia</i>	MARI	0	1	3	0	0	2	1	0	0	3	0	3	0	1
<i>Diptera</i>	Psychodidae	<i>Maurina</i>	MAUR	1	0	0	0	0	2	0	2	3	0	0	3	0	1
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Metrichia</i>	METR	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	2	0	2
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Morfo X</i>	MORX	3	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	2	2
<i>Oligochaeta</i>	Naididae	<i>Naididae</i>	NAID	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	NECTS	0	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	1
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Neelmis</i>	NEOE	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Empididae	<i>Neoplasta</i>	NEOP	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	1
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	OCHTR	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	2
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Oliveiriella</i>	OLIV	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Onconeura</i>	ONC	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Onychelmis</i>	ONY	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Paraheptagyia</i>	PARH	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Parakiefferiella</i>	PARK	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Parametricnemus</i>	PARM	0	3	0	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Pentaneura</i>	PENT	0	3	0	0	0	2	0	0	0	2	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Podonomopsis</i>	PODIS	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Podonomus</i>	PODUS	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	POLYC	2	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	2
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	POLYP	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Coleoptera</i>	Psephenidae	<i>Psephenops</i>	PSEO	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus</i>	RHET	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Riethia</i>	RIET	0	0	3	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Simuliidae	<i>Simulium</i>	SIM	1	3	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>Trichoptera</i>	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	SMIC	0	1	3	0	0	3	0	0	3	0	0	1	0	3
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Stethelmis</i>	STETH	3	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Tanytarsus</i>	TANYT	1	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Thiennemaniella</i>	THIEN	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Thiennemannimyia</i>	THIENYA	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	THR	0	3	1	0	0	3	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Tipula</i>	TIP	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	2	0	0
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Triaenodes</i>	TRIAE	0	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	1
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Triplectides</i>	TRPL	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	1
<i>Trichoptera</i>	Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron.cf</i>	XIPH	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	1	0	3

ORDEN	FAMILIA	GENERO	COD	PA	egg	Larvae /nymphae	pupae	adult	Aq. Passive	Aq. Active	Aerial passive	Aerial active
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Alotanypus</i>	ALO	0	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Plecoptera</i>	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	ANCR	0	3	3	0	0	1	2	0	2
<i>Coleoptera</i>	Ptilodactilidae	<i>Anchycteis.cf</i>	ANCH	0	1	3	1	0	0	2	0	3
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Andesiops</i>	AND	0	3	3	0	0	0	3	0	3
<i>Trichoptera</i>	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	ATOP	0	3	3	3	0	0	2	0	0
<i>Diptera</i>	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>	ATRI	0	3	3	2	0	3	0	2	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Austrolimnius</i>	AUST	0	3	3	3	2	3	0	0	0
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Baetodes</i>	BAET	0	3	3	0	0	0	3	3	0
<i>Diptera</i>	Ceratopogonidae	<i>Bezzia.cf</i>	BEZ	0	3	3	2	0	3	0	0	3
<i>Diptera</i>	Blephariceridae	<i>Blepharicera</i>	BLEP	0	3	3	3	0	3	0	0	2
<i>Ephemeroptera</i>	Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>	CAMB	0	3	3	0	0	0	2	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Cardiocladius</i>	CARD	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Trichoptera</i>	Anomalopsychidae	<i>Contulma</i>	CONT	0	3	3	3	0	3	0	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Corynoneura</i>	COR	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Cricotopus</i>	CRIC	0	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Coleoptera</i>	Scirtidae	<i>Elodes</i>	ELO	0	3	3	1	1	0	1	2	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	FAR	0	3	3	0	0	2	1	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Genus 1</i>	GEN1	0	3	3	3	0	0	3	3	0
<i>Diptera</i>	Simuliidae	<i>Gigantodax</i>	GIGA	0	3	3	3	0	0	2	0	3
<i>Ephemeroptera</i>	Leptohyphidae	<i>Haplohyphes</i>	HAPLH	0	3	3	0	0	2	0	0	3
<i>Trichoptera</i>	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	HELIC	0	3	3	3	0	3	0	0	2
<i>Diptera</i>	Empididae	<i>Hemerodromia</i>	HEME	0	3	3	3	0	3	0	0	2
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Heterelmis</i>	HET	0	3	3	3	3	3	0	0	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Hexanchorus</i>	HEXCH	0	3	3	3	3	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Hexatoma</i>	HEXT	0	3	3	3	0	1	0	0	3
<i>Amphipoda</i>	Hyaellidae	<i>Hyaella</i>	HAY	0	3	3	0	3	0	3	0	0
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	HYDRT	0	3	3	3	0	1	0	3	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	LPTO	0	3	3	0	0	0	1	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Limaya</i>	LIMY	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Limonia</i>	LIMO	0	3	3	2	0	2	0	0	3
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Macrelmis</i>	MAC	0	3	3	3	3	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Macropelopia</i>	MACRP	0	3	3	3	0	0	3	3	0
<i>Trichoptera</i>	Odontoceridae	<i>Marilia</i>	MARI	0	3	3	3	0	1	1	0	3

<i>Diptera</i>	Psychodidae	<i>Maurina</i>	MAUR	0	3	3	3	0	0	2	0	2
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Metrichia</i>	METR	0	3	3	3	0	1	0	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Morfo X</i>	MORX	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Oligochaeta</i>	Naididae	<i>Naididae</i>	NAID	0	3	3	0	0	2	0	0	3
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i>	NECTS	0	3	3	3	0	0	3	0	3
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Neoelmis</i>	NEOE	0	3	3	3	3	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Empididae	<i>Neoplasta</i>	NEOP	0	3	3	3	0	3	0	0	2
<i>Trichoptera</i>	Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	OCHTR	0	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Oliveiriella</i>	OLIV	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Onconeura</i>	ONC	0	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Onychelmis</i>	ONY	0	3	3	3	3	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Paraheptagyia</i>	PARH	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Parakiefferiella</i>	PARK	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Parametricnemus</i>	PARM	0	3	3	3	0	0	3	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Pentaneura</i>	PENT	0	3	3	3	0	0	3	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Podonomopsis</i>	PODIS	0	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Podonomus</i>	PODUS	0	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Trichoptera</i>	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	POLYC	0	3	3	3	0	0	3	0	3
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	POLYP	0	3	3	3	0	0	3	3	0
<i>Coleoptera</i>	Psephenidae	<i>Psephenops</i>	PSEO	0	3	3	3	0	3	0	0	2
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Rheotanytarsus</i>	RHET	3	3	3	3	0	0	2	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Riethia</i>	RIET	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Simuliidae	<i>Simulium</i>	SIM	0	3	3	3	0	0	2	0	3
<i>Trichoptera</i>	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>	SMIC	0	3	3	3	0	0	2	0	3
<i>Coleoptera</i>	Elmidae	<i>Stethelmis</i>	STETH	0	3	3	3	3	3	0	0	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Tanytarsus</i>	TANYT	3	3	3	3	0	0	1	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Thiennemaniella</i>	THIEN	0	3	3	3	0	3	0	3	0
<i>Diptera</i>	Chironomidae	<i>Thiennemannimyia</i>	THIENYA	0	3	3	3	0	0	1	3	0
<i>Ephemeroptera</i>	Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	THR	0	3	3	0	0	1	1	0	3
<i>Diptera</i>	Tipulidae	<i>Tipula</i>	TIP	0	3	3	1	0	0	1	0	3
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Triaenodes</i>	TRIAE	0	3	3	3	0	0	3	0	3
<i>Trichoptera</i>	Leptoceridae	<i>Triplectides</i>	TRPL	0	3	3	3	0	0	2	0	3
<i>Trichoptera</i>	Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron.cf</i>	XIPH	0	3	3	3	0	1	0	3	0

Anexo 2. Listado de la caracterización taxonómica en los diez ríos evaluados. Los campos con valor de 1 indican presencia del género en el río y los espacios vacíos indican ausencia del género en el muestreo del río.

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	Chu	Gua	Pal	Bui.Ab	Bui.Ar	RNeg	Cal	CQue	RFri	LPla
AMPHIPODA	Hyalellidae	<i>Hyalella</i>			1	1			1		1	
	COLEOPTERA	Elmidae	<i>Austrolimnius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Heterelmis</i>		1		1	1				1	1
		<i>Hexanchorus</i>							1	1		
		<i>Macrelmis</i>					1			1		1
		<i>Neelmis</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1
		<i>Onychelmis</i>		1								
		<i>Stethelmis</i>	1									
	Psephenidae	<i>Psephenops</i>							1			
	Ptilodactylidae	<i>Anchycteis</i>				1		1	1	1		
DIPTERA	Scitircidae	<i>Elodes</i>			1	1	1	1	1	1	1	
	Blephariceridae	<i>Blepharicera</i>	1	1				1	1			
	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i>			1	1	1		1	1		
		<i>Bezzia</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	
	Chironomidae	<i>Alotanypus</i>							1	1		
		<i>Cardiocladius</i>	1	1					1		1	
		<i>Corynoneura</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		<i>Cricotopus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Genus 1</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Limaya</i>		1	1	1			1			
		<i>Macropelopia</i>			1	1	1		1	1	1	1
		<i>Metriocnemus</i>			1							
		<i>Morfo X</i>	1	1	1	1			1	1	1	1
		<i>Near.Lymnophyes</i>			1							
		<i>Oliveiriella</i>	1	1	1							
		<i>Onconeura</i>	1	1	1	1			1	1	1	
		<i>Paraheptagyia</i>		1					1	1		
		<i>Parakiefferiella</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	
		<i>Parametriocnemus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Pentaneura</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Podonomus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1		
		<i>Podonomopsis</i>			1	1		1	1			
		<i>Polypedilum</i>									1	
		<i>Rheotanytarsus</i>	1	1	1	1		1	1	1	1	1
		<i>Riethia</i>	1		1	1	1				1	
		<i>Tanytarsus</i>		1	1	1	1				1	1
		<i>Thiennemaniella</i>	1	1	1	1			1	1	1	1
		<i>Thienemannimyia</i>			1	1	1	1			1	1
	Empididae	<i>Hemerodromia</i>			1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Neoplasta</i>	1	1	1							
	Muscidae				1	1						
	Psychodidae	<i>Maruina</i>						1				
	Simuliidae	<i>Gigantodax</i>			1	1	1	1	1	1	1	1

EPHEMEROPTERA	Tipulidae	<i>Simulium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Hexatoma</i>			1	1	1	1	1	1	1
		<i>Limonia</i>	1		1	1	1	1	1		
	Baetidae	<i>Tipula</i>							1		
		<i>Andesiops</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Baetodes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		<i>Camaelobaetidius</i>		1							1
	Leptohiphidae	<i>Haplohyphes</i>			1					1	
		<i>Leptohiphes</i>	1		1	1			1	1	
	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>		1	1	1	1				
<i>Thraulodes</i>									1		
			1	1				1		1	
OLIGOCHAETA PLECOPTERA TRICHOPTERA	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	1		1	1	1	1	1	1	
	Anomalopsychidae	<i>Contulma</i>	1		1	1	1		1	1	
	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>			1				1		
	Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	1		1	1	1	1	1	1	1
	Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>			1	1	1	1	1	1	
	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>			1	1	1		1	1	1
		<i>Metrichia</i>			1	1		1	1	1	
	Leptoceridae	<i>Ochrotrichia</i>	1						1	1	
		<i>Grumichella</i>			1						
		<i>Nectopsyche</i>			1				1	1	1
		<i>Triaenodes</i>			1	1					
		<i>Triplectides</i>						1			
	Odontoceridae	<i>Marilia</i>					1	1			
	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>				1					