

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Evaluación de la contribución de los ríos de cabecera a la  
diversidad de macroinvertebrados acuáticos en cuatro cuencas  
hidrográficas de los Andes de Ecuador.**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en  
Ciencias Biológicas**

**ELAINE MONSERRATH TORRES LEMA**

**QUITO, 2023**

## **CERTIFICADO**

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Elaine Monserrath Torres Lema ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto puede ser presentada para la calificación correspondiente.



Ph.D. Rafael Cárdenas Director de Disertación

Quito, 26 de febrero de 2023

## DEDICATORIA

*“Quién pudiera ser como el río,  
fugitivo y eterno”  
Dulce María Loynaz*

A mi madre, mujer valiente e inquebrantable. Sostén de mi ser y de mi hogar.

## AGRADECIMIENTOS

“La gratitud es la memoria del corazón”, frase que forma parte de mi diario vivir. Por ello, empiezo agradeciendo con infinito cariño, a mi madre Fabiolita Lema por su apoyo incondicional en mi realización personal y académica. Por su gran ejemplo, como mujer, madre y persona de bien.

Agradezco de manera especial a la Dra. Verónica Crespo-Pérez, quien me abrió las puertas del Laboratorio de Limnología y Ecología de ríos de la PUCE y por haberme dado la oportunidad de ser parte de su equipo, además, por su valiosa guía y paciencia en el desarrollo del presente trabajo. También, un agradecimiento magnánimo a Rodrigo Espinosa y a Patricio Andino, quienes me apoyaron en la fase de campo y de laboratorio en este estudio, transmitiéndome sus grandes conocimientos en técnicas de campo y asistiéndome en cualquier situación de contrariedad y duda a lo largo de ese proceso.

Al Dr. Rafael Cárdenas y a los miembros del jurado, quienes aportaron en la revisión de este estudio.

A Saúl Pazmiño con mucho amor y cariño, por haberme impulsado a lograr esta meta y recordarme que nunca es tarde para cumplir con los objetivos y sueños en la vida.

Por último, a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador y al proyecto: “Contribución de los ríos de cabeceras a la biodiversidad de cuencas hidrográficas”, SENESCYT-PUCE, L13221.

## TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT .....	2
3. INTRODUCCIÓN .....	3
4. OBJETIVOS.....	5
4.1 GENERAL .....	5
4.2 ESPECÍFICOS .....	5
5. MATERIALES Y MÉTODOS .....	6
5.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	6
5.2 VARIABLES AMBIENTALES.....	7
5.3 MUESTREO DE FAUNA.....	7
5.4 PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS DE LA FAUNA .....	8
5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	8
6. RESULTADOS.....	10
6.1 VARIABILIDAD AMBIENTAL Y MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS: DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES. ....	10
7. DISCUSIÓN.....	12
8. CONCLUSIONES .....	16
9. LITERATURA CITADA.....	17
10. FIGURAS .....	23
11. TABLAS .....	29

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Cuencas y zonas de estudio.....	24
<b>Figura 2.</b> Índices de diversidad local de las corrientes de cabecera y de mayor orden de las cuatro cuencas de estudio. ....	25
<b>Figura 3.</b> Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con vectores ambientales ajustados, de las comunidades de macroinvertebrados de los ríos de cabecera y de mayor orden. ....	27
<b>Figura 4.</b> Índices de partición de diversidad Beta: $\beta$ -Sørnsim (recambio) y $\beta$ -Sørnest, (anidamiento).....	28

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Valores obtenidos en el ANOSIM (con los índices Bray-Curtis para datos de abundancia relativa y Sørensen para datos de presencia-ausencia) y el SIMPER (con el índice de Bray-Curtis) para las comparaciones entre corrientes de la misma cuenca (“Dentro de las cuencas”). .....	30
---	----

## 1. RESUMEN

Los ríos de cabecera (ríos de primero o segundo orden) constituyen una parte significativa de las cuencas hidrográficas y son de vital importancia para la salud de las redes fluviales. En estos ríos ocurre gran parte del procesamiento de materia orgánica y son fuente importante de agua, sedimentos y biota para sitios río abajo. Además, son probablemente los hábitats fluviales más heterogéneos. Pese a su importancia, el conocimiento acerca de la estructura y ensamblaje de las comunidades en ríos de cabecera altoandinos es muy escaso y no se sabe casi nada acerca de su contribución a la biodiversidad regional en cuencas hidrográficas Andinas. El presente trabajo se llevó a cabo en cuatro cuencas ubicadas dentro de cuatro parques nacionales de los Andes de Ecuador: Parque Nacional Llanganates, Reserva Ecológica Cayambe Coca, Parque Nacional Sangay y Reserva Ecológica Antisana. En cada área y dentro de una misma cuenca, se seleccionaron de tres a seis ríos de cabecera y de dos a cuatro ríos de mayor orden a lo largo de un gradiente altitudinal. Buscamos evaluar la contribución de los ríos de cabecera a la diversidad regional de macroinvertebrados dentro de una y entre distintas cuencas, mediante el análisis de la diversidad local y la diversidad de recambio con relación a variables ambientales. Nuestros resultados revelaron una alta disimilitud entre las comunidades de ríos de cabecera y ríos de mayor orden dentro de las cuatro cuencas estudiadas, además, una contribución sustancial de los ríos de cabecera, en términos de recambio de especies, a la diversidad regional, posiblemente explicada por procesos ambientales locales bajo el contexto de “clasificación de especies” según la teoría de metacomunidades. Asimismo, nuestros resultados mostraron, mayor variabilidad ambiental en la cuenca de “Antisana”, debido a la influencia glaciar y a la configuración hídrica que presenta. Los resultados obtenidos en este estudio ayudan a entender cómo los ríos de cabecera contribuyen a la diversidad de las cuencas hidrográficas, lo cual podría servir para mejorar los planes de conservación en áreas protegidas, dado el creciente grado de amenaza de las actividades humanas y el cambio climático sobre los ríos altoandinos.

Palabras clave: cuenca hidrográfica, diversidad alfa, diversidad beta, diversidad gama, río de cabecera.

## 2. ABSTRACT

Headwater rivers (first or second order rivers) represent a significant part of hydrographic basins and are of critical importance to keep in good health the river networks. In these rivers, most of the organic matter processing occurs, providing water, sediments, and biota for downstream sites. Furthermore, they are probably the most heterogeneous fluvial habitats on water networks. Despite its importance, the knowledge about the structure and the assembling of macroinvertebrates communities, present in high-Andean headwaters, is limited; and there is no information about its contribution to regional biodiversity in Andean watersheds. This work was carried out in four basins located within four national parks of the Ecuadorian Andes: Llanganates National Park, Cayambe Coca Ecological Reserve, Sangay National Park and Antisana Ecological Reserve. In each area and within the same basin, three to six headwater rivers and two to four higher-order rivers were selected along an altitudinal gradient. We seek to evaluate the contribution of headwater rivers to the regional diversity of macroinvertebrates in within the same basin, but also between different basins, through the analysis of local diversity and turnover diversity in relation to environmental variables. In the four studied basins, our results revealed high dissimilarity between headwater rivers communities and higher order rivers, as well as a substantial contribution of headwater rivers, in terms of species turnover, to regional diversity, possibly explained by local environmental processes under the context of "species classification" according to the metacommunity theory. Likewise, our results showed greater environmental variability in the Antisana basin, due to the glacial influence and its hydric configuration. The results obtained in this study might help to understand how headwater rivers contribute to the diversity of hydrographic basins, which could serve to improve conservation plans in protected areas, given the increasing of human activities in these areas and due to climate change that is jeopardizing the high-Andean rivers.

Keywords: hydrographic basin, alpha diversity, beta diversity, gamma diversity, headwater rivers.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas acuáticos de los Andes tropicales son sitios ecológicamente importantes, pues concentran una alta heterogeneidad ambiental que contribuye a la biodiversidad acuática (Jacobsen, 2003; Buytaert et al., 2006). Los ríos de cabecera (de primero y segundo orden) forman parte significativa de las cuencas hidrográficas y constituyen alrededor del 80% del largo total de las mismas (Gomi, Sidle & Richardson, 2002). Se caracterizan por ser fuentes sustanciales de agua, solutos, sedimentos, minerales y biota para los tramos aguas abajo (Clarke, Mac Nally, Bond & Lake, 2008). Facilitan el flujo de energía y materiales gracias a la participación de su biota en el procesamiento de materia orgánica y el reciclaje de nutrientes. Presentan, además, características ambientales singulares y altos niveles de heterogeneidad ambiental y variabilidad hidrológica (Meyer et al., 2007). Esto, junto con su aislamiento del reservorio regional de especies, favorece al apareamiento de especies “raras” (Clarke et al., 2008), lo cual promueve un alto recambio de especies (diversidad beta) dentro y entre ríos, incrementando la riqueza regional de especies (diversidad gamma) (Clarke et al., 2008; Clarke, Mac Nally, Bond y Lake, 2010). A pesar de esto, su riqueza taxonómica y estructura comunitaria son poco conocidas y un sinnúmero de estos ríos ni siquiera se registran en los mapas hidrográficos (Meyer et al., 2007), dificultando comprender y predecir las consecuencias ecológicas de actividades humanas que directa o indirectamente modifican a estos cuerpos de agua, como la minería, el uso del suelo para la agricultura y la extracción de madera (Richardson, 2019). Asimismo, los ríos de cabecera suelen ser excluidos de planes estratégicos y políticas de conservación lo que podría llevar a pérdidas considerables de biodiversidad (Quenta, Crespo-Pérez, Mark, Gonzales & Kulonen, 2022). De hecho, la biota de agua dulce es considerada como uno de los grupos más amenazados del mundo (Bishop et al., 2008; Göthe, Friberg, Kahlert, Temnerud & Sandin, 2014).

Al evaluar la diversidad tomando en cuenta solo la estructura lineal de los ríos, la riqueza taxonómica local (diversidad alfa) suele ser baja en las cabeceras en comparación con la riqueza de un río de orden mayor. Sin embargo, estudios previos han evidenciado la importancia de considerar la estructura espacial de las redes fluviales como sistemas dendríticos o divergentes (Leibold et al., 2004; Brown & Swan, 2010). Desde esta perspectiva, al comparar la riqueza taxonómica de todos los ríos de cabecera de una cuenca y a estos con la riqueza de todos los

ríos de orden medio o mayor, podría develarse un alto recambio de especies y consecuentemente, una riqueza taxonómica regional también elevada (Heino, Muotka & Paavola, 2003; Clarke et al., 2008; Clarke et al., 2010).

En la última década, varios estudios sobre el ensamblaje y la estructura de las comunidades han demostrado importantes niveles de recambio de especies entre las cabeceras (Li et al., 2021). Otros estudios, como el de Alther y Altermatt (2018) sobre la estructura de comunidades de anfípodos, confirman que las cabeceras, en términos de recambio de especies, contribuyeron sustancialmente a la diversidad regional debido a la alta heterogeneidad ambiental entre localidades. Cabe notar que estos autores también observaron una contribución media de la diversidad beta en ríos más grandes, probablemente debido a limitaciones en la dispersión. Estudios más recientes sugieren que los procesos que rigen la estructura de las comunidades de los ríos de cabecera son locales (eg, interacciones interespecíficas y filtrado ambiental), mientras que la estructura de las comunidades en los ríos aguas abajo estaría influenciada por procesos regionales (eg, dispersión) (Xu et al., 2018; Li et al., 2021).

Los estudios sobre cómo se ensamblan y estructuran las comunidades en ríos de cabecera y de mayor orden se han centrado principalmente en zonas templadas (Vimos-Lojano, Martínez-Capel & Hampel, 2017). Sin embargo, hay menos estudios sobre dichos procesos en ríos de zonas tropicales y se sabe muy poco sobre la contribución que hacen los ríos de cabecera a la diversidad regional en estas zonas.

En este estudio se analizaron las diferencias ambientales entre ríos de cabecera y de mayor orden, dentro y entre cuatro cuencas en los Andes de Ecuador. Además, se comparó la estructura de las comunidades de macroinvertebrados dentro y entre cuencas y su relación con factores ambientales. Finalmente, mediante partición y análisis de la diversidad beta (Baselga, 2010b), se determinó la contribución de los ríos de cabecera al reservorio regional de taxones de macroinvertebrados. Con este estudio se pretende proporcionar información que aporte al conocimiento sobre la diversidad de los ríos de cabecera tropicales, además de fomentar su conservación, puesto que son ecosistemas altamente vulnerables a cambios globales y cuyo deterioro podría alterar la dinámica y la salud de cuencas hidrográficas enteras (Meyer et al., 2007).

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la contribución de los ríos de cabecera a la diversidad de macroinvertebrados acuáticos en cuatro cuencas hidrográficas de los Andes de Ecuador.

### **4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Analizar las diferencias ambientales entre ríos de cabecera y ríos de mayor orden, dentro y entre cuencas.
- Comparar la estructura de las comunidades de macroinvertebrados entre ríos de cabecera y de mayor orden, dentro de una misma y entre distintas cuencas.
- Definir cuál es la contribución de los ríos de cabecera al reservorio regional de taxones de macroinvertebrados.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en cuatro cuencas ubicadas dentro de cuatro parques nacionales o áreas protegidas de los Andes de Ecuador: a) Parque Nacional Llanganates, b) Reserva Ecológica Cayambe Coca, c) Parque Nacional Sangay y d) Reserva Ecológica Antisana. En cada área y dentro de una misma cuenca, se seleccionaron de tres a seis ríos de cabecera y de dos a cuatro ríos de mayor orden a lo largo de un gradiente altitudinal entre 2015 – 4521 m s. n. m. (Fig.1).

El número de ríos seleccionados en cada cuenca dependió de la estructura de las cuencas y del nivel de accesibilidad a los sitios.

- a) El Parque Nacional Llanganates (“Llanganates” en el resto del texto) se sitúa en la cordillera Oriental de Los Andes ecuatorianos entre las provincias de Tungurahua, Cotopaxi, Pastaza y Napo. Se muestrearon seis ríos comprendidos entre 2719 – 3995 m s. n. m., tres de cabecera y tres de mayor orden, ubicados al nororiente del cantón Salcedo.
- b) La Reserva Ecológica Cayambe-Coca (RECC, “Papallacta” en el resto del texto) se ubica al nororiente del país y ocupa las provincias de: Imbabura, Pichincha, Sucumbíos y Napo. Se muestrearon nueve ríos comprendidos entre 2015 – 3840 m s. n. m., cinco de cabecera y cuatro de mayor orden, ubicados en el Páramo de Papallacta dentro del cantón Quijos.
- c) El Parque Nacional Sangay (“Sangay” en el resto del texto) se encuentra entre las provincias de Tungurahua, Chimborazo, Cañar y Morona Santiago. Se muestrearon cinco ríos comprendidos entre 2600 – 3660 m s. n. m., tres de cabecera y dos de mayor orden, ubicados cerca de las lagunas del Atillo.
- d) Por último, la Reserva Ecológica Antisana (REA, “Antisana” en el resto del texto) se localiza en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, al sureste de Quito en la provincia de Napo. En este sitio se muestrearon cuatro ríos de cabecera, dos de origen glaciar, dos de vertiente y tres ríos de mayor orden comprendidos entre 3886 – 4521 m s. n. m.

## 5.2 VARIABLES AMBIENTALES

En cada sitio, el mismo día que se recolectó la fauna (ver abajo), se tomaron medidas de pH, conductividad, temperatura del agua, turbidez, concentración y saturación de oxígeno disuelto en el agua, utilizando medidores portátiles WTW. El ancho del río se midió en cinco transectos transversales a cinco metros de distancia uno de otro, a lo largo de un tramo de aproximadamente 25 m. La profundidad se midió en alrededor de 10 subsecciones en cada transecto (Cauvy-Fraunié, Espinosa, Andino, Jacobsen y Dangles, 2015b). Al mismo tiempo, se caracterizó el fondo del río de acuerdo al tipo de sustrato según la escala de Wentworth (Giller y Malmqvist, 1998): limo (0.004 - 0.062 mm), arena (0.063 - 2 mm), grava (2 - 16 mm), gravilla (16 - 64 mm), guijarro (64 - 256 mm), canto (> 256 mm), algas y musgo. Adicionalmente, se midieron la pendiente y la velocidad de la corriente promedio utilizando el “método de la sal” descrito por Kuhn et al. (2011). Además, se cuantificó la estabilidad física de cada sitio mediante el componente béntico del índice de Pfankuch (Pfankuch 1975). En el laboratorio, después de clasificar la fauna de cada muestra Surber (ver abajo), se cuantificó la cantidad de detritos bentónicos juntando todo el material (orgánico e inorgánico) de cada muestra. La materia obtenida se secó a temperatura ambiente se pesó en una balanza de precisión y luego se incineró por cuatro horas a 550 ° C en un horno Mufla. Por último, se pesó nuevamente y se estimó la cantidad de materia orgánica restando el peso final (masa seca sin ceniza, AFDM) del peso inicial de la materia sin incinerar.

## 5.3 MUESTREO DE FAUNA

En cada sitio de estudio se seleccionó un tramo de c.a. 25 m de largo en el que se tomaron cinco muestras cuantitativas con red Surber (área = 20 x 25 cm y diámetro de poro = 0.2  $\mu$ m), en hábitats de corriente rápida y lecho pedregoso. Durante cada muestreo se removió el sustrato dentro del área de la red para capturar los invertebrados sujetos al mismo durante aproximadamente dos minutos. Las muestras se colocaron en frascos de 500 ml con alcohol al 75 %.

## 5.4 PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS DE LA FAUNA

En el laboratorio, cada muestra se filtró a través de un cedazo de 200  $\mu\text{m}$  de poro y se colocó en una bandeja blanca para separar a los macroinvertebrados de la materia orgánica sin ayuda de magnificación. Posteriormente, a través de un estereoscopio OLYMPUS SZ – 6145, los individuos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible (casi siempre hasta género) utilizando las claves taxonómicas de Roldán (1996, Colombia), Domínguez y Fernández (2001, 2009; Argentina) y Merritt y Cummins (2008, Norte América) y contabilizados.

## 5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

La diversidad local (diversidad alfa) se evaluó mediante el conteo del número de taxones (riqueza) y el cálculo de índices de diversidad en cada sitio de muestreo. Por un lado, calculamos el índice de Shannon-Wiener (H) (basado en el número de taxones corregidos por su abundancia), que proporciona información sobre la estructura de la comunidad (incluida la uniformidad) (Magurran, 2021). Además, se empleó el índice de diversidad de Shannon exponencial ( $H'$ ) que permitió inferir el número efectivo de especies o diversidad verdadera de cada sitio (Jost, 2007). Finalmente, se realizó una prueba de análisis de varianza (ANOVA) para saber si existían diferencias significativas entre ríos de cabecera y de mayor orden dentro de cada cuenca para cada índice. Antes de realizar las pruebas de ANOVA, se determinó la normalidad de los datos de cada cuenca mediante el test de normalidad de Shapiro-Wilk. Este último junto con los índices Shannon-Wiener (H), Shannon exponencial ( $H'$ ) y las pruebas de ANOVA se calcularon en el software R con el paquete "vegan" (versión 4.0.3, R Development Core Team, 2020).

La diversidad beta se analizó utilizando dos índices: Bray-Curtis ( $\beta$ -Bray) con datos de abundancia relativa y Sorensen ( $\beta$ -Sør) con datos de presencia-ausencia. Para examinar visualmente las diferencias de las comunidades de macroinvertebrados se utilizó un ordenamiento multidimensional no-métrico (NMDS), basado en el índice  $\beta$ -Bray con datos de abundancia relativa. La calidad del ajuste se estimó a través de la función de stress, que varía entre cero y uno. Como regla general, se asume que los valores de stress iguales o menores a

0.1 indican un ajuste adecuado (Crespo-Pérez et al., 2020). Adicionalmente, se aplicó un análisis de similitud de una vía (ANOSIM), con los índices Bray-Curtis ( $\beta$ -Bray) y Sorensen ( $\beta$ -Sør). Las comparaciones entre ríos para este análisis fueron: cabeceras versus cabeceras, mayor orden versus mayor orden y cabeceras versus mayor orden, dentro y entre cuencas, que probaron la hipótesis nula de que las diferencias dentro de los grupos son iguales a las diferencias entre los grupos. También, se determinaron los taxones de macroinvertebrados que más contribuyeron a la diferenciación dentro y entre cuencas realizando un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER), únicamente con el índice Bray-Curtis ( $\beta$ -Bray). Además, se determinó la variación de los factores ambientales y espaciales entre los sitios de estudio ajustando vectores ambientales al ordenamiento NMDS. Previo a este análisis, se removieron las variables ambientales altamente correlacionadas (Pearson  $r > 0.7$ ,  $p < 0.05$ ) para reducir la colinearidad (Crespo-Pérez et al., 2020). Se comprobó la significancia de la variación de los parámetros ambientales entre sitios y cuencas por medio de pruebas de randomización (9999 permutaciones). El ordenamiento NMDS y la prueba de correlación de Pearson se realizaron con el software R (versión 4.0.3, R Development Core Team, 2020), mientras que los análisis ANOSIM y SIMPER se realizaron con el software PAST (PAleontological STatistics, versión 4.03).

Por último, para establecer si los ríos de cabecera contribuyen con taxones diferentes al reservorio regional de especies o si son un subconjunto de la composición de especies de los ríos de mayor orden, se llevó a cabo el cálculo de partición del índice de disimilitud de Sørensen ( $\beta$ -Sør) en:  $\beta$ -Sør<sub>sim</sub> que representa el recambio y  $\beta$ -Sør<sub>nest</sub> que representa el anidamiento (Baselga y Orme, 2012). La partición del índice de Sørensen ( $\beta$ -Sør) se realizó con el paquete “betapart”, del software R (versión 4.0.3, R Development Core Team, 2020).

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Variabilidad ambiental y macroinvertebrados acuáticos: diversidad y estructura de las comunidades.

En los 27 ríos muestreados de las cuatro cuencas de estudio, recolectamos un total de 19406 individuos de macroinvertebrados, pertenecientes a 17 órdenes y 100 taxones (incluidos los taxones raros). De estos, 31 taxones correspondieron a Díptera (12 a la familia Chironomidae), 21 a Coleóptera, 16 a Tricóptera, 8 a Efemeróptera, 5 a Lepidóptera, 3 a Hemíptera, Lumbriculida, Rhynchobdellida, 2 a Plecóptera y 1 a Amphipoda, Basommatophora, Gordioidea, Hydracarina, Mesogastrópoda, Podocopida, Tricladida y Veneroidea. La cuenca del “Antisana” presentó el mayor número de individuos, tanto en ríos de cabecera (promedio = 1175.5) como en ríos de mayor orden (promedio = 1975.6) (Fig. 2A). En cambio, la cuenca del “Sangay” presentó el menor número de individuos en promedio (227 en ríos de cabecera y 320.5 en ríos de mayor orden). En cuanto a la riqueza, encontramos un mayor número de taxones en los ríos de mayor orden en “Llanganates”, “Sangay” y “Antisana” pero lo opuesto en “Papallacta” (Fig. 2B). De hecho, los ríos de mayor orden de “Papallacta” presentaron la menor riqueza promedio de todos los grupos de ríos (16.7). Por otro lado, al analizar los índices de Shannon y Shannon exponencial (diversidad verdadera) no se observó un patrón claro entre ríos de cabecera y de mayor orden, ya que en algunas cuencas, como en “Llanganates”, la diversidad verdadera fue mayor en los ríos de cabecera (10.04), mientras que en otras cuencas, como “Sangay”, la diversidad verdadera fue mayor en los ríos de mayor orden (11.17) (Fig. 2D). Finalmente, el análisis de varianza (ANOVA) no mostró diferencias significativas entre ríos de cabecera y de mayor orden para ningún índice de diversidad local.

Por otra parte, al comparar la composición de las comunidades, encontramos diferencias altamente significativas entre las comunidades de ríos de cabecera y de mayor orden de las cuencas de “Llanganates”, “Sangay” y “Antisana” (ANOSIM y NMDS, Tabla 1, Fig. 3). Cabe notar que las comparaciones entre ríos de cabecera y entre ríos de mayor orden (C vs. C y M vs. M) dentro de las tres cuencas antes mencionadas, también mostraron diferencias destacables (> 60 %, Tabla 1). En contraste, la cuenca de “Papallacta”, mostró bajas diferencias en las comparaciones entre todas las comunidades (C vs. C, M vs. M y C vs. M, Tabla 1). Se obtuvieron resultados similares con los índices de Bray-Curtis (datos de abundancia relativa) y Sørensen

(datos de presencia-ausencia) (Tabla 1). Con respecto a la variabilidad ambiental, el ajuste de vectores al ordenamiento NMDS no mostró ningún patrón generalizable entre las cuatro cuencas estudiadas. Por un lado, encontramos en “Llanganates” una asociación significativa de los ríos de mayor orden con la velocidad de la corriente, la cantidad de materia orgánica y el pH del agua, mientras que los ríos de cabecera se asociaron significativamente con mayor inestabilidad del lecho, profundidad y temperatura. Los ríos de mayor orden de “Antisana” se asociaron significativamente con la velocidad de la corriente, el ancho y la profundidad y los de cabecera con la pendiente, la cantidad de materia orgánica y la turbidez. En “Sangay”, los ríos de mayor orden son más profundos, turbios, anchos e inestables y los de cabecera tienen mayor pendiente, velocidad de corriente y conductividad. En “Papallacta” nuestros resultados no mostraron una distinción clara entre la mayoría de ríos de cabecera y de mayor orden, excepto por el sitio PAP10M que se diferenció de los demás y se asoció significativamente con la conductividad, el pH, la temperatura del agua y el ancho.

El análisis SIMPER mostró la contribución de distintos taxones a las diferencias de abundancia entre los tipos de ríos en todas las comparaciones (C vs. C, M vs. M y C vs. M) en las cuatro cuencas estudiadas (Tabla 1). En “Llanganates”, los taxones que más contribuyeron a las diferencias entre los tipos de ríos fueron Orthoclaadiinae (Chironomidae, Díptera) y *Baetodes sp.* (Baetidae, Ephemeroptera). En “Sangay”, *Neoelmis sp.* (Elmidae, Coleóptera) y *Camelobaetidus sp.* (Baetidae, Ephemeroptera) y en “Antisana”, Orthoclaadiinae (Chironomidae, Díptera) y *Hyaella sp.* (Hyaellidae, Anfípoda). Cabe mencionar que Orthoclaadiinae (Chironomidae, Díptera) y *Andesiops sp.* (Baetidae, Ephemeroptera) fueron los taxones que más aparecieron en las comparaciones (C vs. C, M vs. M y C vs. M) en todas las cuencas. Al comparar los ríos entre cuencas no encontramos diferencias en la estructura de las comunidades (resultados no mostrados).

Por último, en cuanto a la contribución de macroinvertebrados a la diversidad regional, se observó una notable contribución de los ríos de cabecera a nivel de recambio de especies ( $\beta$ - $S\sigma_{r_{sim}}$ ) en las comparaciones C vs. M, donde “Antisana” reflejó el mayor recambio de especies en ríos de cabecera (0.53), seguido de “Sangay” (0.46) y “Llanganates” (0.38) (Fig. 4), mientras que Papallacta mostró el menor recambio de especies ( $\beta$ - $S\sigma_{r_{sim}}$ ) en ríos de cabecera (0.13) y mayor anidamiento ( $\beta$ - $S\sigma_{r_{nest}}$ ) en ríos de mayor orden (0.27).

## 7. DISCUSIÓN

El presente trabajo comparó las características ambientales y la composición de las comunidades entre ríos de cabecera y de mayor orden en cuatro cuencas de los Andes de Ecuador. Esta información ayuda a entender cómo los ríos de cabecera contribuyen a la diversidad de las cuencas hidrográficas, lo cual podría servir para mejorar los planes de conservación en áreas protegidas, permitiendo un adecuado manejo ecológico de los altos Andes. Esto es de especial interés, dado el creciente grado de amenaza de las actividades humanas y el cambio climático sobre los ríos altoandinos (Quenta-Herrera et al., 2022).

Nuestros resultados no mostraron ningún patrón general en las características ambientales de los ríos de cabecera o de mayor orden. Por ejemplo, en “Llanganates”, algunas cabeceras se asociaron con variables ambientales como mayor inestabilidad del lecho, temperatura y profundidad. En “Sangay”, con mayor pendiente, velocidad y conductividad de la corriente y en “Antisana” con mayor turbidez, pendiente y materia orgánica. Algunos de los ríos de mayor orden, en cambio, se asociaron con variables ambientales como el aumento de la velocidad de la corriente (“Llanganates” y “Antisana”), el ancho del río (“Sangay” y “Llanganates”) y la profundidad de la corriente (“Antisana” y “Sangay”), además, mostraron otras asociaciones con el resto de variables ambientales como el aumento de la cantidad de materia orgánica y el pH del agua en “Llanganates”, el aumento de la profundidad, turbidez e inestabilidad del lecho en “Sangay” y el aumento de la conductividad de la corriente en “Antisana”. Estudios previos sí han encontrado ciertos patrones asociados con ríos de cabecera o de mayor orden. Por ejemplo, tanto Vimos-Lojano et al. (2017) como Villamarín, Rieradevall & Prat (2020) encontraron una asociación de los ríos de cabeceras altoandinos con una alta cantidad de materia orgánica y el aumento del pH del agua. Por otro lado, estudios realizados en ríos de mayor orden, como el de Ferreira et al. (2014), encontraron que estos eran más profundos y el agua presentaba mayor conductividad y temperatura.

La heterogeneidad ambiental encontrada en este estudio podría explicarse por las grandes diferencias topológicas, climáticas y de composición vegetal que se presentan en los altos andes, incluso a escalas espaciales pequeñas. Además, es importante notar que solo una de las cuencas analizadas en este estudio (“Antisana”) presentó influencia glaciar, lo que produce

un mosaico de condiciones ambientales en los ríos que conforman la red hídrica. De hecho, en el Antisana existen tres tipos de ríos de cabecera: 1) los ríos alimentados por agua de deshielo que se caracterizan por presentar bajas temperaturas del agua, alta turbidez y son muy inestables por las crecidas glaciares diarias ocasionadas por el deshielo del glaciar; 2) los ríos de vertiente que son más estables y presentan menor turbidez y mayor temperatura, concentración de oxígeno, conductividad y velocidad de la corriente; 3) los ríos de drenaje o ríos de páramo (no incluidos en este estudio), alimentados por aguas de lluvia y con características intermedias entre los otros dos tipos (Crespo-Pérez et al., 2020). Esta configuración de la cuenca explicaría las diferencias ambientales encontradas entre los ríos de cabecera y los de mayor orden.

En cuanto a la composición de las comunidades de macroinvertebrados, al comparar las comunidades de los ríos de cabecera y de mayor orden no se observó un patrón claro que explique la baja diversidad local encontrada en ríos de cabecera y la alta diversidad local encontrada en ríos de mayor orden, sin embargo, en algunas cuencas (eg. “Llanganates”) los ríos de cabecera fueron en promedio más diversos que los ríos de mayor orden y al revés en otras cuencas (eg. “Sangay”) pero en general, no se observaron diferencias significativas. Estudios previos sobre composición faunística y diversidad en cabeceras (Clarke et al., 2008; Clarke et al., 2010), afirman que estos ríos tienen baja diversidad local en comparación con ríos de orden medio o mayor, no obstante, estudios como el de Göthe et al. (2014) contrastan lo afirmado por Clarke et al. (2008) y Clarke et al. (2010), ya que observaron una contribución significativa de la diversidad local en cabeceras. Según lo propuesto por Brown & Swan (2010), los procesos que estructuran a las comunidades en ríos de cabecera serían locales, en donde interviene el filtrado ambiental que puede influir fuertemente en la composición de la comunidad, dado que las variables ambientales locales inciden directamente sobre las tasas vitales de la población y las interacciones bióticas (Chase & Leibold 2003). Además, la limitación de la dispersión en estos ríos sería otro factor determinante en la estructura de la comunidad. Asimismo, estos autores señalan que procesos regionales como la dispersión moldea a las comunidades de mayor orden. De acuerdo con Leibold et al. (2004), los altos niveles de dispersión podrían llegar a deshacer los efectos del filtrado ambiental o de las interacciones bióticas provocando que la riqueza de especies aumente desde las cabeceras hasta los tramos aguas abajo. Sin embargo, según lo expuesto por Cavender-Bares, Kozak, Fine & Kembel (2009), la dispersión no sería el único proceso detrás de la estructuración de la

comunidad en ríos de mayor orden y consideran que podrían haber otros procesos como interacciones dependientes de la densidad o facilitación durante la sucesión que influyan en la estructuración de estas comunidades.

Por otro lado, en cuanto a la contribución de la diversidad de recambio (diversidad beta) a la diversidad regional, los análisis de ANOSIM revelaron una alta heterogeneidad general en casi todas las cuencas de estudio en todas las comparaciones de las comunidades (C vs. C, M vs. M y C vs. M, Tabla 1). Esto se complementa con los resultados obtenidos de la partición del índice de disimilitud de Sørensen (Fig. 4, comparaciones C vs. M), donde observamos altas tasas de recambio de especies ( $\beta$ - $S_{\text{rSim}}$ ) en ríos de cabecera, especialmente en “Antisana”. Nuestros resultados podrían explicarse bajo el contexto de “clasificación de especies”, según la teoría de la metacomunidad (Leibold, 2011), donde cualquier cambio ambiental local modifica la estructura comunitaria en el espacio y en el tiempo, además, el papel de la dispersión se torna secundario y no sería tan importante como la fuerte dependencia hacia el hábitat. No obstante, se deben tomar en cuenta más variables explicativas como los rasgos funcionales de los taxones que también influyen en la estructuración de las comunidades (Crespo-Pérez et al., 2020).

Finalmente, el análisis SIMPER nos permitió distinguir a los taxones que contribuyeron a las diferencias de abundancia entre los tipos de ríos, principalmente en las comparaciones C vs. M. Por ejemplo, en “Llanganates” y “Sangay”, se observó mayor abundancia de *Baetodes sp.* y *Camelobaetidus sp.* (Baetidae, Ephemeroptera) respectivamente, en ríos de mayor orden. Esto podría asociarse con variables ambientales como el aumento del ancho del río (variable significativa en el NMDS). Algo similar observaron Vimos-Lojano et al. (2017), donde asociaron la alta abundancia de efemerópteros, en ríos de mayor orden, con variables ambientales como el aumento de la velocidad de la corriente, el ancho del río y con sustratos pedregosos heterogéneos. Además, resaltan algunas adaptaciones morfológicas de la familia Baetidae como la presencia de tubérculos en su abdomen que les permiten aferrarse a distintos sustratos, así como también, un cuerpo aerodinámico aplanado que les ayuda a resistir el estrés hidráulico producido por el aumento de la velocidad de la corriente. También se observó diferencias en la abundancia de Orthoclaadiinae (Chironomidae, Díptera), con altas abundancias en ríos de cabecera de “Llanaganates” y en ríos de mayor orden de “Antisana”. Esto podría relacionarse al aumento de la inestabilidad del lecho (variable significativa en el NMDS) en

“Llanganates”, ya que son organismos con gran capacidad adaptativa ante los cambios estocásticos del medio (Acosta & Prat, 2010), mientras que en “Antisana”, podría deberse al aumento de la temperatura (variable significativa en el NMDS) y al aumento de la estabilidad hidrológica (Crespo-Pérez et al., 2020) que proporcionan las condiciones adecuadas para su propagación, además, son organismos pequeños y oportunistas, por lo que tienen más disponibilidad de hábitat y de alimento (Acosta & Prat, 2010). Por último, observamos mayor abundancia de *Hyaella sp.* (Hyaellidae, Anfípoda) en las cabeceras de “Antisana”. Este taxón se considera dominante en cabeceras altoandinas (Acosta & Prat, 2011), ya que presenta alta flexibilidad trófica en la explotación de varios tipos de recursos alimenticios principalmente de FPOM y CPOM, permitiéndole colonizar diferentes hábitats, además, puede adaptarse con éxito a una gran variedad de condiciones ambientales pero están ausentes en ríos cercanos al glaciar (Madsen et al., 2015).

En resumen, nuestro estudio concuerda con lo encontrado en estudios previos sobre diversidad en ríos de cabecera, donde se han reportado contribuciones relativamente bajas de diversidad local (diversidad alfa) pero contribuciones notables en cuanto a diversidad de recambio (diversidad beta) a la diversidad regional de especies (diversidad gamma) (Heino et al., 2003a; Clarke et al., 2008; Brown & Swan, 2010; Clarke et al., 2010; Al-shami et al., 2013). La partición del índice de Sorensen, en componentes de recambio ( $\beta$ - $S\sigma_{sim}$ ) y anidamiento ( $\beta$ - $S\sigma_{nest}$ ), nos permitió inferir con más soporte los resultados obtenidos en los análisis de ANOSIM, lo que plantea que existe alto recambio de especies en las cuencas analizadas y posiblemente en el resto de sistemas fluviales de los Andes. Aunque no encontramos un patrón claro en la asociación de los tipos de ríos con las variables ambientales, asumimos que el control ambiental local no sería el único factor impulsor sobre la estructura de las comunidades en ríos de cabecera, por lo que futuros estudios deberían incorporar más variables explicativas a sus análisis como las relaciones de decadencia de distancia (DDR) sobre la disimilitud taxonómica y ambiental (Brown & Swan, 2010), así como también, relacionar estudios como los de rasgos funcionales (Crespo-Pérez et al., 2020) y modos de dispersión de las especies (Li et al., 2021) que permitan esclarecer las dinámicas detrás del ensamblaje y estructura de las comunidades en ríos de cabecera y en ríos de mayor orden.

## 8. CONCLUSIONES

- Existe mayor variabilidad ambiental en la cuenca del “Antisana”, debido a la influencia glaciaria y la configuración de la red hídrica que presenta, mientras que la variabilidad ambiental en el resto de cuencas se explicaría por las grandes diferencias topológicas, climáticas y de composición vegetal que alberga cada cuenca.
- Existe alta disimilitud de las comunidades entre ríos de cabecera, entre ríos de mayor orden y entre ríos de cabecera y de mayor orden dentro de las cuatro cuencas estudiadas. Esto podría explicarse por procesos locales (filtrado ambiental) en ríos cabeceras y por procesos regionales (dispersión) en ríos de mayor orden.
- Los ríos de cabecera contribuyen sustancialmente a la diversidad regional (diversidad gamma) en términos de recambio de especies (diversidad beta). Esto podría explicarse bajo el contexto de “clasificación de especies”, según la teoría de la metacomunidad.

## 9. LITERATURA CITADA

Acosta, R., & Prat, N. (2010). Chironomid assemblages in high altitude streams of the Andean region of Peru. *Fundamental and Applied Limnology*, 177, 57. doi: 10.1127/1863-9135/2010/0177-0057

Acosta, R., & Prat, N. (2011). Trophic ecology of *Hyalella* sp. (Crustacea: Amphipoda) in a high Andes headwater river with Travertine Deposits. *International Review of Hydrobiology*, 96, 274-285. doi: 10.1002/iroh.201111247

Al-shami, S., Heino, J., Salmah, M., Hassan, A., Suhaila, A. & Madrus, M. (2013). Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 58, 1126-1137. doi: 10.1111/fwb.12113

Alther, R. & Altermatt, F. (2018). Fluvial network topology shapes communities of native and non-native amphipods. *Ecosphere*, 9, 1-14. doi: 10.1002/ecs2.2102

Áreas Protegidas Región Andes (base de datos en línea). Quito: Ministerio del Ambiente, 2015. Disponible en: <http://areasprotegidas.ambiente.gob.ec/es/todas-areas-protegidas-por-region?t=S> (fecha de consulta: 21 de octubre de 2022).

Baselga, A. (2010b). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Baselga, A. & Orme, C. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808-812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x

Bishop, K., Buffam, I., Erlandsson, M., Fölster, J., Laudon, H., Seibert, J. & Temnerud, J. (2008). Aqua Incognita: The unknown headwaters. *Hydrol Processes*, 22, 1239–1242. doi:10.1002/Hyp.7049

Brown, B. & Swan, C. (2010). Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, *79*, 571–580. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01668.x

Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. & Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean paramos. *Earth-Science Reviews*, *79*, 53–72. doi: 10.1016/j.earscirev.2006.06.002

Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, *12*, 693–715. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Jacobsen, D. & Dangles, O. (2015b). Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean glacial stream network facing climate change. *PLoS ONE*, *10*, 1–19. doi: 10.1371/journal.pone.0136793

Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N. & Lake, P. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: A review. *Freshwater Biology*, *53*, 1707–1721. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x

Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N. & Lake, P. (2010). Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: The importance of knowing the relative contributions of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity. *Diversity and Distributions*, *16*, 725–736. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00692.x

Crespo-Pérez, V., Dangles, O., Ibarra, C., Espinosa, R., Andino, P., Jacobsen, D., & Cauvy-Fraunié, S. (2020). Functional structure and diversity of invertebrate communities in a glacierised catchment of the tropical Andes. *Freshwater Biology*, *65*, 1348–1362. doi: 10.1111/fwb.13504

Chase, J. & Leibold, M. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press. pp. 335–354.

Domínguez, E. & Fernández, H. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Tucumán: Fundación Miguel Lillo.

Espinosa, R., Andino, P., Cauvy-Fraunié, S., Dangles, O., Jacobsen, D., & Crespo-Pérez, V. (2020). Diversity patterns of aquatic macroinvertebrates in a tropical high-Andean catchment. *Revista de Biología Tropical*, *68*, 29-53. doi: 10.15517/rbt.v68is2.44331

Fernández, H. & Dominguez, E. (2001). Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán y Fundación Miguel Lillo.

Ferreira, W. R., Ligeiro, R., Macedo, D. R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Oliveira, L. G., & Callisto, M. (2014). Importance of environmental factors for the richness and distribution of benthic macroinvertebrates in tropical headwater streams. *Freshwater Science*, *33*, 860-871. doi: 10.1086/676951

Finn, D., Bonada, N., Múrria, C. & Hughes, J. (2011). Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society*, *30*, 963–980. doi: 10.1899/11-012.1

Freeman, M., Pringle, C. & Jackson, C. (2007). Hydrologic connectivity and the contribution of stream headwaters to ecological integrity at regional scales. *Journal of the American Water Resources Association*, *43*, 5–14. doi: 10.1111/j.1752-1688.2007.00002.x

Giller, P. S. & Malmqvist, B. (1998). *The biology of streams and rivers*. Oxford: University of Oxford Press.

Gomi, T., Sidle, R. & Richardson, J. (2002). Understanding Processes and Downstream Linkages of Headwater Systems. *BioScience*, *52*, 905-916. doi: 10.1641/0006-3568(2002)052[0905:upadlo]2.0.co;2

Göthe, E., Friberg, N., Kahlert, M., Temnerud, J. & Sandin, L. (2014). Headwater biodiversity among different levels of stream habitat hierarchy. *Biodiversity and Conservation*, *23*, 63–80. doi: 10.1007/s10531-013-0584-3

Harden, C. (2006). Human impacts on headwater fluvial systems in the northern and central Andes. *Geomorphology*, *79*, 249–263. doi: 10.1016/j.geomorph.2006.06.021

Heino, J., Muotka, T. & Paavola, R. (2003a). Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology*, *72*, 425–434. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00711.x

Heino, J., Mykrä, H., Paavola, R., Hamalainen, H. & Koskenniemi, E. (2003b). Defining macroinvertebrate assemblage type of headwater: Implications of bioassessment. *Ecological Applications*, *13*, 842–852. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0842:DMATOH]2.0.CO;2

Heino, J., Grönroos, M., Soininen, J., Virtanen, R. & Muotka, T. (2012). Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos*, *121*, 537–544. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19715.x

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

Jacobsen, D. (2003). Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archive for Hydrobiology*, *158*, 145–167. doi: 10.1127/0003-9136/2003/0158-0145

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha beta concepts. *Ecology*, *88*, 2427–2439. doi: 10.1890/06-1736.1

Jost, L. (2010). Independence of alpha and beta diversities. *Ecology*, *91*, 1969–1974. doi: 10.1890/09-0368.1

Jost, L., Devries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A. & Ricotta, C. (2010). Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions*, *16*, 65–76. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x

Kuhn, J., Andino, P., Calvez, R., Espinosa, R., Hamerlik, L., Vie, S. & Jacobsen, D. (2011). Spatial variability in macroinvertebrate assemblages along and among neighbouring equatorial glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, 56, 2226–2244. doi: [10.1111/j.1365-2427.2011.02648.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02648.x)

Leibold, M., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M. & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613. doi: [10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x)

Leibold, M. (2011). The metacommunity concept and its theoretical underpinnings. In: Scheiner, S.M., Willig, M.R. (Eds.), *The Theory of Ecology*. University of Chicago Press, pp. 163-183.

Li, Z., Chen, X., Jiang, X., Tonkin, J. D., Xie, Z., Heino, J. (2021). Distance decay of benthic macroinvertebrate communities in a mountain river network: Do dispersal routes and dispersal ability matter?. *Science of the Total Environment*, 758, 143-630. doi: [10.1016/j.scitotenv.2020.143630](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143630)

Madsen, P.B., Morabowen, A., Andino, P., Espinosa, R., Cauvy-Fraunié, S., Dangles, O., et al. (2015). Altitudinal distribution limits of aquatic macroinvertebrates: an experimental test in a tropical alpine stream. *Ecological Entomology* 40, 629-638. doi: [doi.org/10.1111/een.12232](https://doi.org/10.1111/een.12232)

Magurran, A. (2021). Measuring biological diversity. *Current Biology*, 31, 1174-1177. doi: [10.1016/j.cub.2021.07.049](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.049)

Meyer, J., Strayer, D., Wallace, J., Eggert, S., Helfman, G. & Leonard, N. (2007). The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association*, 43, 86–103. doi: [10.1111/j.1752-1688.2007.00008.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2007.00008.x)

Mykrä, H., Heino, J. & Muotka, T. (2007). Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 149–159. doi: [10.1111/j.1466-8238.2006.00272.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00272.x)

Pfankuch, D. J. (1975). Stream reach inventory and channel stability evaluation. Region 1, US Department of Agriculture Forest Service, Missoula, Missouri. Recuperado de: [https:// wiki.umn.edu/pub/Nieber/WebHome/Pfankuch.pdf](https://wiki.umn.edu/pub/Nieber/WebHome/Pfankuch.pdf)

Quenta-Herrera, E., Crespo-Pérez, V., Mark, B. G., Gonzales, A. L., & Kulonen, A. (2022). Mountain freshwater ecosystems and protected areas in the tropical Andes: Insights and gaps for climate change adaptation. *Environmental Conservation*, *49*, 17-26. doi: 10.1017/S0376892921000382

Richardson, J. (2019). Biological diversity in headwater streams. *Water*, *11*, 1–19. doi: 10.3390/w11020366

Roldán, G. (1996). Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Bogotá: Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Centro de Investigaciones CIEN.

Smock, L., Metzler, G. y Gladden, J. (1989). Role of debris dams in the structure and functioning of low-gradient headwater streams. *Ecology*, *70*, 764-775. doi: 10.2307/1940226

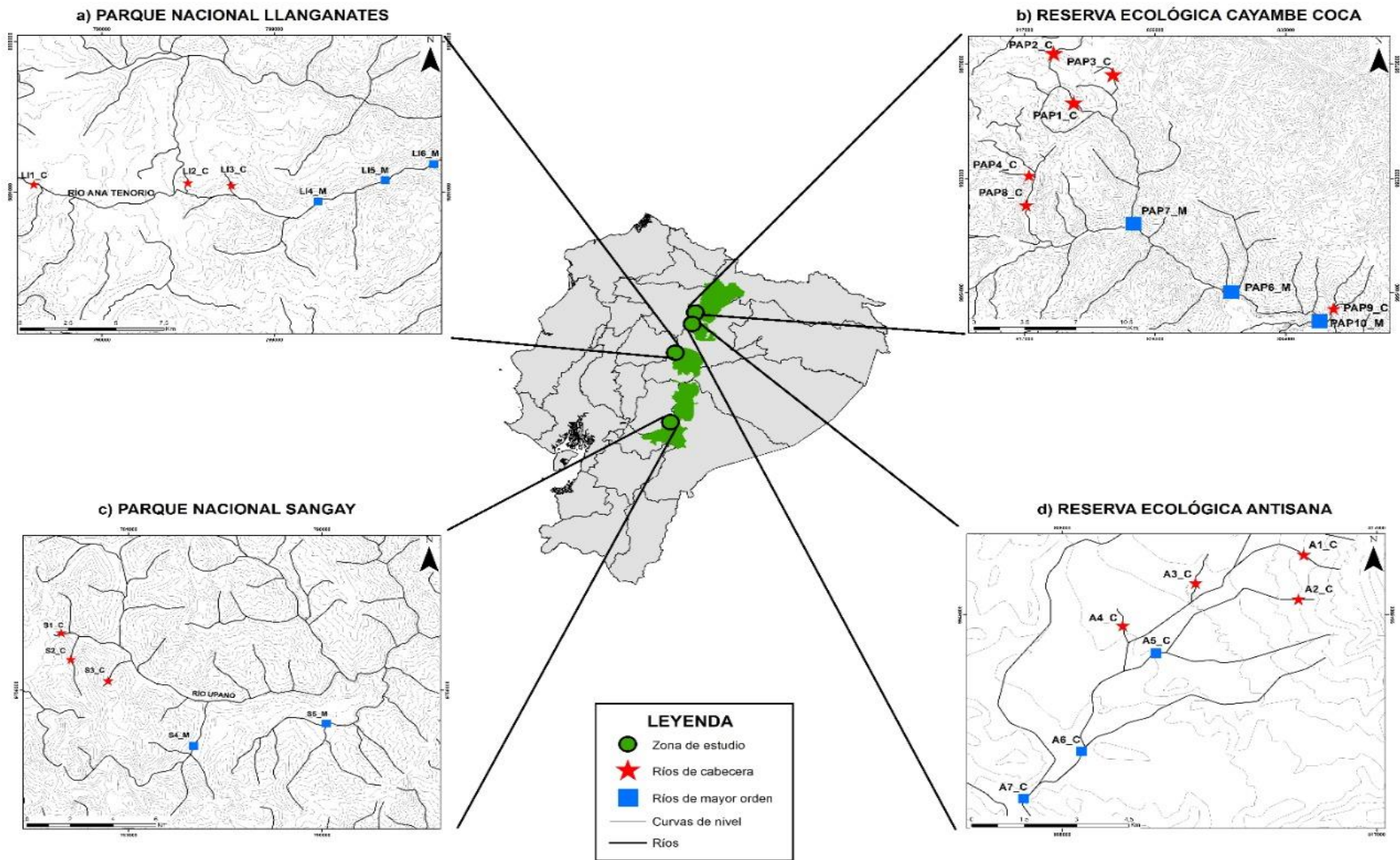
Soininen, J., Lennon, J. y Hillebrand, H. (2007). A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, *88*, 2830–2838. doi: 10.1890/06-1730.1

Villamarín, C., Rieradevall, M., & Prat, N. (2020). Macroinvertebrate diversity patterns in tropical highland Andean rivers. *Limnetica*, *39*, 677-691. doi: 10.23818/limn.39.44

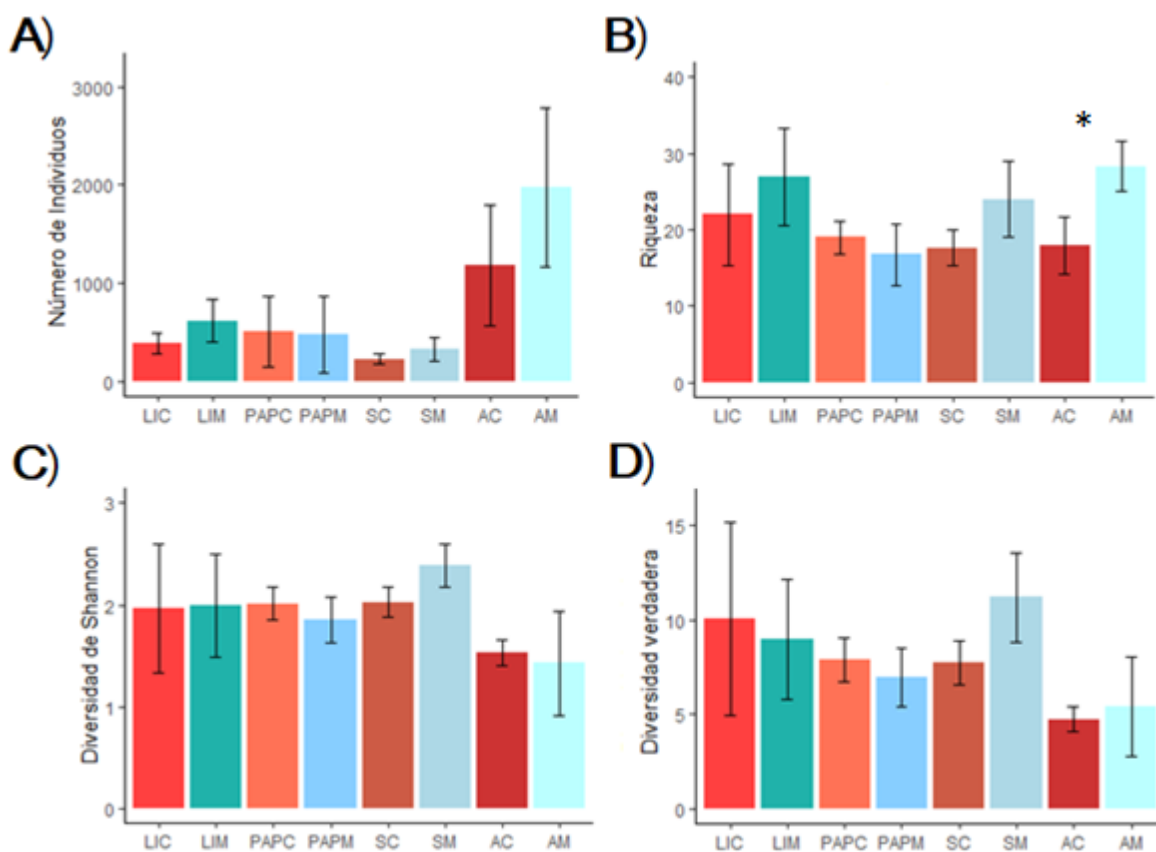
Vimos-Lojano, D., Martínez-Capel, F. & Hampel, H. (2017). Riparian and microhabitat factors determine the structure of the EPT community in Andean headwater rivers of Ecuador. *Ecohydrology*, *10*, 1894-1910. doi: doi.org/10.1002/eco.1894

Xu, M., Zhao, N., Zhou, X., Pan, B., Liu, W., Tian, S., Wang, Z. (2018). Macroinvertebrate biodiversity trends and habitat relationships within headwater rivers of the Qinghai-Tibet Plateau. *Water*, *10*, 1-20. doi:10.3390/w10091214

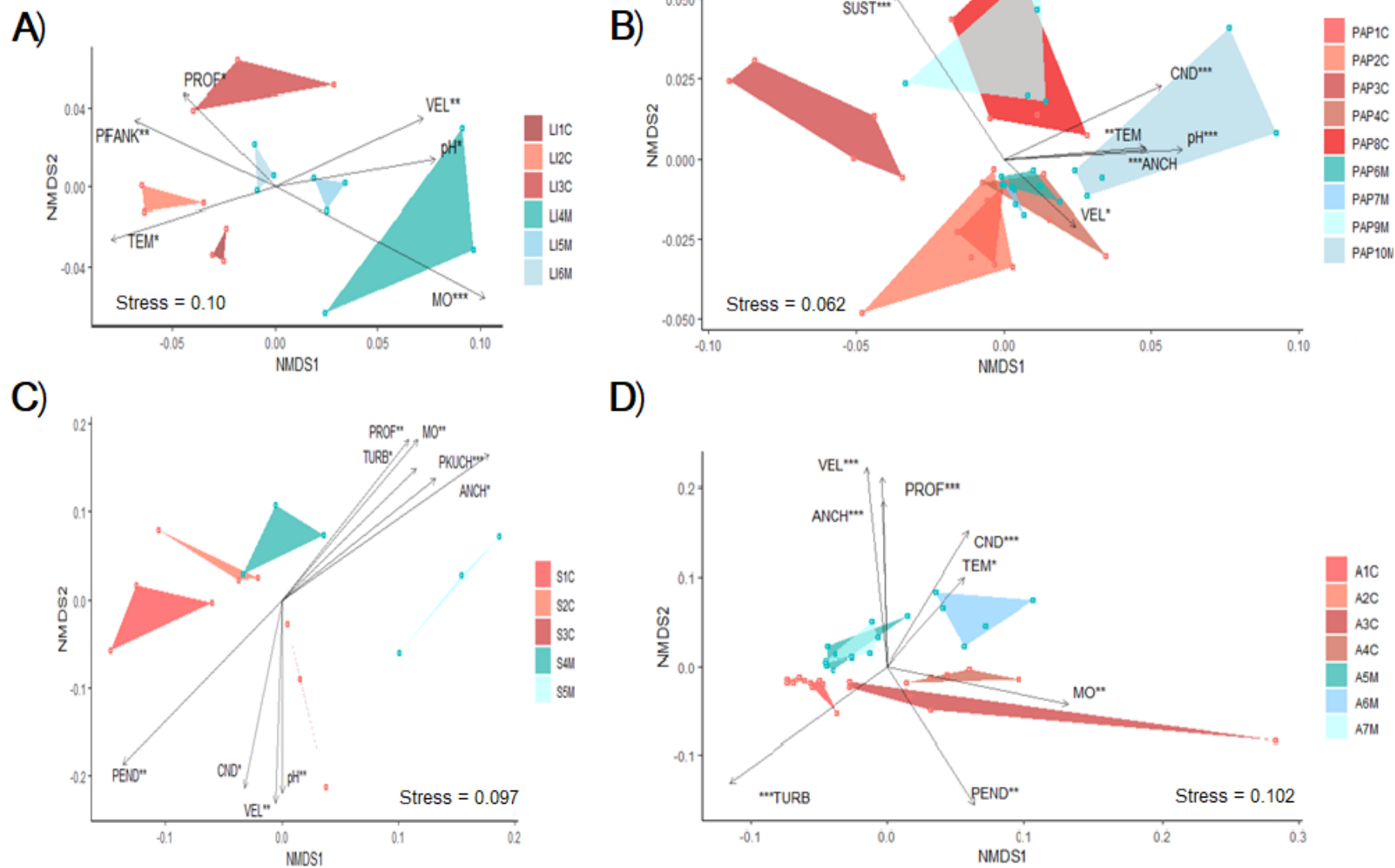
## **10. FIGURAS**



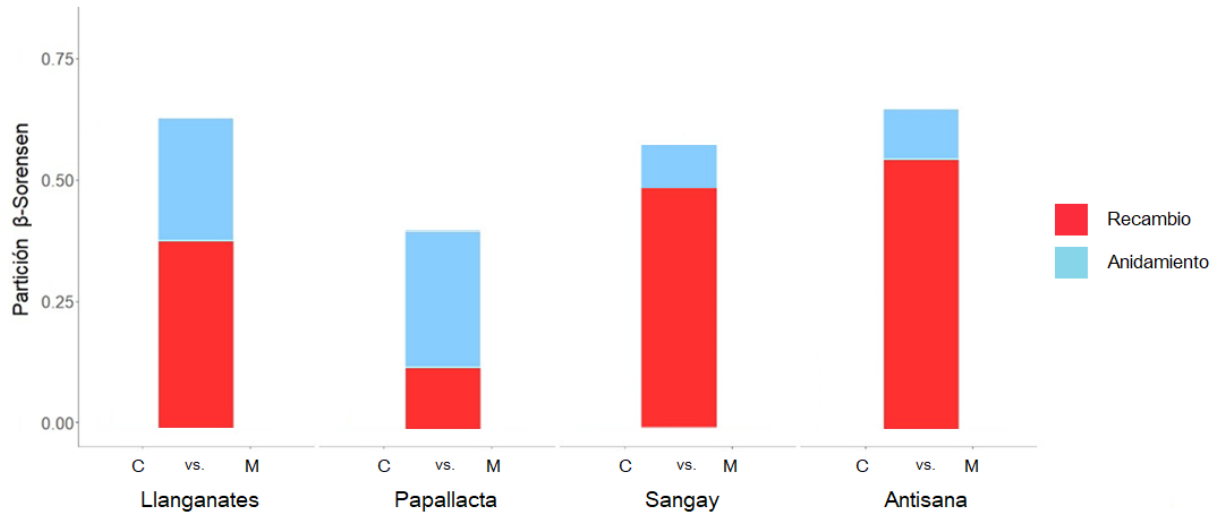
**Figura 1. Cuencas y zonas de estudio:** a) Parque Nacional Llanganates (“Llanganates”), b) Reserva Ecológica Cayambe-Coca (“Papallacta”), c) Parque Nacional Sangay (“Sangay”) y d) Reserva Ecológica Antisana (“Antisana”)



**Figura 2. Índices de diversidad local de las corrientes de cabecera y de mayor orden de las cuatro cuencas de estudio.** Paneles A-D, comparaciones de los promedios de cada índice de diversidad (A, Número de individuos; B, Riqueza; C, Diversidad de Shannon; D, Diversidad verdadera). LIC, ríos de cabecera de Llanganates; LIM, ríos de mayor orden de Llanganates, PAPC, ríos de cabecera de Papallacta; PAPM, ríos de mayor orden de Papallacta; SC, ríos de cabecera de Sangay; SM, ríos de mayor orden de Sangay; AC, ríos de cabecera del Antisana; AM, ríos de mayor orden del Antisana.



**Figura 3. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con vectores ambientales ajustados, de las comunidades de macroinvertebrados de los ríos de cabecera y de mayor orden.** Paneles A-D, comparaciones dentro de las cuencas: A, Llanganates; B, Papallacta; C, Sangay; D, Antisana (los polígonos representan los tipos de ríos en cada cuenca). LIC, ríos de cabecera de Llanganates; LIM, ríos de mayor orden de Llanganates, PAPC, ríos de cabecera de Papallacta; PAPM, ríos de mayor orden de Papallacta; SC, ríos de cabecera de Sangay; SM, ríos de mayor orden de Sangay; AC, ríos de cabecera del Antisana; AM, ríos de mayor orden del Antisana. Variables ambientales (únicamente se graficaron las variables ambientales significativas): TURB, turbidez; ALT, altitud; VEL, velocidad de la corriente, CND, conductividad; PROF, profundidad; TEM, temperatura del agua; ANCH, ancho de la corriente; pH; PEND, pendiente de la corriente; MO, cantidad de materia orgánica; SUST, tipo de sustrato; PKUCH, índice Pfanckuch. Códigos de significación: \*\*\*  $p < 0.001$ ; \*\*  $p < 0.01$  y \*  $p < 0.05$ .



**Figura 4. Índices de partición de diversidad Beta:  $\beta$ -Sørsim (recambio) y  $\beta$ -Sørnest, (anidamiento).** Comparación C vs. M: C, ríos de cabecera; M, ríos de mayor orden, de las cuatro cuencas de estudio.

## **11. TABLAS**

**Tabla 1. Valores obtenidos en el ANOSIM (con los índices Bray-Curtis para datos de abundancia relativa y Sørensen para datos de presencia-ausencia) y el SIMPER (con el índice de Bray-Curtis) para las comparaciones entre corrientes de la misma cuenca (“Dentro de las cuencas”). Para el SIMPER, se muestran únicamente los taxones que juntos contribuyeron a más del 40% de la variación.**

Orden de corriente	SIMPER (Bray-Curtis)				ANOSIM (Bray-Curtis)		ANOSIM (Sørensen)	
	Taxones que más contribuyeron a la disimilitud	Contribución (%)	Porcentaje acumulado (%)	Promedio general de disimilitud (%)	R	p	R	p
<b>DENTRO DE CADA CUENCA</b>								
LIC vs LIC (n = 3)	Orthoclaadiinae	18.34	18.34	85.63	0.8	0.003	0.95	0.004
	<i>Simulium sp.</i>	7.31	25.65					
	<i>Andesiops sp.</i>	6.71	32.37					
	<i>Hyallela sp.</i>	6.32	38.7					
	<i>Naididae sp.</i>	4.94	43.65					
LIM vs LIM (n = 3)	<i>Baetodes sp.</i>	25.16	25.16	84.63	0.77	0.003	0.75	0.003
	<i>Andesiops sp.</i>	7.37	32.53					
	<i>Simulium sp.</i>	6.34	38.87					
	<i>Naididae sp.</i>	5.9	44.77					
LIC vs LIM (n = 6)	<i>Baetodes sp.</i>	16.02	16.02	84.37	0.86	0.001	0.87	0.001
	Orthoclaadiinae	10.6	26.62					
	<i>Simulium sp.</i>	6.29	32.91					
	<i>Andesiops sp.</i>	6.25	39.16					
	<i>Naididae sp.</i>	4.92	44.09					

PapC vs PapC (n = 5)	Orthoclaadiinae	23.77	23.77	10.61	0.38	0.001	0.44	0.001
	Chironominae	8.36	32.13					
	<i>Andesiops sp.</i>	7.31	39.45					
	<i>Smicridea sp.</i>	5.33	44.78					
PapM vs PapM (n = 4)	Orthoclaadiinae	25.98	25.98	10.22	0.42	0.001	0.57	0.001
	<i>Metrichia sp.</i>	14.08	40.06					
PapC vs PapM (n = 9)	Orthoclaadiinae	23.79	23.79	10.11	0.35	0.01	0.48	0.001
	<i>Andesiops sp.</i>	7.02	30.82					
	<i>Metrichia sp.</i>	6.37	37.19					
	<i>Baetodes sp.</i>	6.31	43.51					
SC vs SC (n = 3)	<i>Neoelmis sp.</i>	9.96	9.96	88.19	0.57	0.002	0.69	0.003
	<i>Andesiops sp.</i>	9.95	19.93					
	<i>Heterelmis sp.</i>	9.92	29.85					
	<i>Simulium sp.</i>	9.82	39.68					
	<i>Hyallolela sp.</i>	8.43	48.11					
SM vs SM (n = 2)	<i>Camelobaetidus sp.</i>	11.21	11.21	86.03	0.74	0.09	0.55	0.09
	<i>Simulium sp.</i>	9.72	20.93					
	<i>Baetodes sp.</i>	8.47	29.41					
	<i>Leptohyphes sp.</i>	5.84	35.26					
	Orthoclaadiinae	5.02	40.28					
SC vs SM (n = 5)	<i>Camelobaetidus sp.</i>	9.73	9.73	87.07	0.57	0.001	0.69	0.001
	<i>Neoelmis sp.</i>	6.65	16.39					
	<i>Andesiops sp.</i>	6.53	22.92					
	<i>Simulium sp.</i>	6.46	29.39					
	<i>Leptohyphes sp.</i>	6.01	35.41					
AC vs AC (n = 4)	Orthoclaadiinae	5.47	40.88	83.37	0.69	0.001	0.88	0.001
	<i>Hyallolela sp.</i>	23.96	23.96					
	<i>Andesiops sp.</i>	11.3	35.26					
	Orthoclaadiinae	10.27	45.53					

AM vs AM (n = 3)	Orthoclaadiinae	32.36	32.36	63.61	0.55	0.005	0.46	0.005
	<i>Andesiops sp.</i>	10.83	43.19					
AC vs AM (n = 7)	Orthoclaadiinae	20.82	20.82	82.61	0.74	0.001	0.82	0.001
	<i>Hyallolela sp.</i>	15.47	36.29					
	<i>Andesiops sp.</i>	10.54	46.83					

---

*R*, valor estadístico del ANOSIM que indica diferencias o semejanzas en la composición de la comunidad. Mientras más cercano a 1 mayores son las diferencias entre los grupos, mientras más cercano a 0 mayores son las semejanzas entre los grupos; *p*, valor de significancia estadística que prueba la hipótesis nula de que las diferencias dentro de los grupos son iguales a las diferencias entre los grupos.