

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Influencia glaciaria sobre la diversidad funcional de comunidades de  
macroinvertebrados en ríos de altura tropicales**

**Tesis previa a la obtención del título de  
Magíster en Biología de la Conservación**

**CRISTINA ELIZABETH IBARRA JIMÉNEZ**

**Quito, 2016**



Certifico que la tesis de la maestría en Biología de la Conservación de la candidata Cristina Elizabeth Ibarra Jiménez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Verónica Crespo-Pérez, Ph.D.

Directora de la tesis

Quito, Junio del 2016

## **DEDICATORIA**

A mi esposo Ricardo por alentarme a cumplir mis sueños, por su amor, cariño, comprensión, por ser mi mejor amigo y confidente, por ayudarme a crecer día a día. Con amor.

A mis padres y hermanos por su amor, apoyo incondicional, consejos y por todos los esfuerzos que como familia hemos hecho para ser lo que hoy en día somos.

A Nathy, Estefi y Henry por ser mis herman@s, gracias porque siempre estar en las buenas y en las malas.

A mi familia en general porque han sembrado en nosotros el ánimo de siempre ser mejores.

A mis abuelitos y mi tía que aunque ya no están con nosotros siguen en nuestros corazones, gracias por su sabiduría y enseñanzas.

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer muy especialmente a Ricardo Mogollón, mis padres y hermanos por su apoyo incondicional, y ser los pilares de mi vida.

A Verónica Crespo por su conocimiento, experiencia, dedicación y paciencia para contribuir al conocimiento de nuestro país.

A Sophie Cauvy por sus valiosas ideas, sugerencias y comentarios.

A los miembros de mi tribunal: Juan Calles y Álvaro Barragán por su aporte y sus valiosas sugerencias en mi tesis.

A Patricio Andino y Rodrigo Espinosa, quienes fueron los pioneros en estudiar estos ríos facilitándome de información para desarrollar esta investigación, así como su apoyo en el campo y laboratorio.

A la Universidad Católica del Ecuador por financiar este estudio y facilitarme el uso de sus instalaciones y materiales.

A Daniela Cueva y Ana Caro León, por su ayuda en el campo y/o laboratorio durante el desarrollo de la tesis.

A todas los amig@s que colaboraron de alguna u otra forma con este trabajo, especialmente Isabel Domínguez, Paola Rodríguez, Silvana Gallegos, Pablo Melo, Andrés Morabowen, Marcelo Santamaría, Rachel Mulbry.

**TABLA DE CONTENIDOS**

|  |    |
|--|----|
| 1. RESUMEN.....  | 1  |
| 2. ABSTRACT.....   | 3  |
| 3. INTRODUCCIÓN.....   | 5  |
| 4. METODOLOGÍA.....  | 10 |
| 4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....   | 10 |
| 4.2 VARIABLES AMBIENTALES.....   | 11 |
| 4.2.1 GRADIENTE DE INFLUENCIA GLACIAR.....                                       | 11 |
| 4.2.2 MUESTREO DE MACROINVERTEBRADOS .....                                       | 12 |
| 4.3 RASGOS FUNCIONALES DE LOS TAXONES.....                                       | 12 |
| 4.4 ANÁLISIS DE DATOS.....   | 13 |
| 5. RESULTADOS.....   | 16 |
| 5.1 VARIABLES AMBIENTALES Y BIÓTICAS A LO LARGO DEL GRADIENTE<br>DE GLACIAR..... | 16 |
| 5.2 RASGOS Y DIVERSIDAD FUNCIONAL.....   | 16 |
| 6. DISCUSIÓN.....  | 18 |
| 6.1 PATRONES AMBIENTALES Y BIÓTICOS A LO LARGO DEL GRADIENTE<br>DE GLACIAR.....  | 18 |
| 6.2 RASGOS Y DIVERSIDAD FUNCIONAL A LO LARGO DEL GRADIENTE DE<br>GLACIAR.....    | 19 |
| a. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN .....                                      | 22 |
| 7. LITERATURA CITADA.....  | 24 |

|                 |    |
|-----------------|----|
| 8. FIGURAS..... | 32 |
| 9. TABLAS.....  | 39 |
| 10. ANEXOS..... | 47 |

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa del área de estudio en la Reserva Ecológica Antisana (REA), Ecuador. Los 15 ríos con diferente influencia de glaciar están representados por: círculos, los de glaciar (GL), cuadrados, los ríos mixtos (MX) y triángulos los ríos de aguas subterráneas (SB). La ubicación de la REA esta indicada en el mapa del Ecuador en color gris y el área de estudio en color rojo.....33
- Figura 2.** Regresiones lineales y polinomiales entre las variables ambientales y bióticas en relación al el índice de glaciar. (a) conductividad, (b) temperatura, (c) turbidez, (d) Pfankuch, (e) densidad, (f) riqueza.....34
- Figura 3.** Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la similitud Bray-Curtis de los caracteres biológicos de las comunidades de macroinvertebrados en los ríos de glaciar, mixtos y de agua subterránea del Antisana (n=15). Los resultados provienen de los datos de abundancia relativa de las modalidades de rasgos, previamente transformados a arcoseno.....35
- Figura 4.** Promedio de similitud Bray-Curtis (datos de abundancia relativa de los caracteres previamente transformados a arcoseno) entre los ríos de glaciar (GL), mixtos (MX) y ríos de agua subterránea (SB). Las barras muestran la desviación estándar.....36
- Figura 5.** Relaciones entre la abundancia relativa de las modalidades de rasgos funcionales y el índice de influencia glaciar. Se presentan solo las modalidades que presentaron significancia ( $R^2 > 0,4$ ;  $P < 0,005$ ).....37
- Figura 6.** Regresiones entre los índices de diversidad funcional y el índice de glaciar.....38
- Figura 7.** Regresión logarítmica entre el número de rasgos y la riqueza de taxones de la REA.....38

## LISTA DE TABLAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Tabla 1.</b> Lista de rasgos funcionales y sus modalidades.....  | 40 |
| <b>Tabla 2.</b> Atributos físico-químicos de los 15 sitios de estudio en la Reserva Ecológica Antisana (mirar la localidad de los sitios en la Fig. 1). Cond = Conductividad. Temp = Temperatura. Pfan = Índice de Pfankuch. Dens = Densidad.....   | 41 |
| <b>Tabla 3.</b> Matriz de la abundancia relativa de las modalidades de rasgos funcionales en los 15 sitios de estudio de la REA.....  | 42 |
| <b>Tabla 4.</b> Valores de R obtenidos del ANOSIM (Análisis de similitud) de la diversidad funcional en las comunidades en los ríos de glaciar (GL), mixtos (MX) y de agua subterránea (SB) del Antisana. Los sitios que tuvieron diferencias significativas se presentan con asterisco (*)......   | 44 |
| <b>Tabla 5.</b> Valores del SIMPER (contribución de las variables a la similitud) de las abundancias relativas de las modalidades de rasgos encontrados en los 15 ríos del Antisana. Se muestran los valores de la contribución, porcentaje acumulativo y abundancias relativas promedio en cada tipo de río.....                                   | 45 |
| <b>Tabla 6.</b> Resumen de los resultados de las regresiones lineales entre las abundancias relativas de las modalidades de caracteres y el índice de glaciar.....  | 45 |
| <b>Tabla 7.</b> Modelos ajustados a la relación entre la divergencia funcional (Rao's QE) y el índice de glaciar (regresión lineal) y la diversidad funcional (FDp) y el índice de glaciar (regresión polinomial). Se presentan los valores de AIC <sub>c</sub> para el ajuste. Los valores de FDp fueron estandarizados a una escala de 0 a 1..... | 46 |

## LISTA DE ANEXOS

|  |    |
|--|----|
| <b>Anexo 1.</b> Matriz de las modalidades de los rasgos funcionales de los taxones de la REA (Modificado a partir de Poff <i>et al.</i> , 2006). Las abreviaciones y descripciones de las modalidades se pueden ver en la Tabla 1..... | 48 |
| <b>Anexo 2.</b> Medidas de diversidad de los macroinvertebrados presentados como promedios y rangos (mínimos y máximos) encontrados en los ríos de glaciar, mixtos y de aguas subterráneas de la Reserva Ecológica Antisana (REA)..... | 53 |
| <b>Anexo 3.</b> Relaciones entre el porcentaje de individuos con una modalidad de caracteres y el índice de glaciar.....   | 55 |



## 1. RESUMEN

El estudio de la diversidad funcional es una herramienta importante para evaluar la estructura y funcionamiento de las comunidades acuáticas frente al derretimiento del glaciar. En este estudio, evaluamos la diversidad funcional usando como herramienta los rasgos funcionales de los macroinvertebrados de ríos con distinto grado de influencia glaciar en los Andes tropicales del Ecuador. Escogimos 15 ríos (divididos en tres categorías de acuerdo al grado de influencia de glaciar) y determinamos si existen diferencias funcionales en las comunidades de los distintos tipos ríos. También, describimos los rasgos y determinamos la variación en la diversidad funcional (índices de diversidad funcional) a lo largo del gradiente de glaciar. Los resultados revelaron diferencias entre los tres tipos de ríos, donde las comunidades de los ríos de glaciar están impuestas por un filtrado ambiental para tolerar el ambiente hostil (rasgos de resistencia). En los ríos de aguas subterráneas dominan taxones competitivos con rasgos para prevalecer en ambientes más estables. En contraste, en los ríos mixtos encontramos organismos competitivos y con rasgos de resistencia provenientes de la contribución de los dos otros tipos de ríos (glaciar y subterránea). Algunos rasgos funcionales como el tamaño del cuerpo, la capacidad de nadar, la dieta y el grupo funcional alimenticio, variaron a lo largo del glaciar. La diversidad funcional fue baja en los ríos con mayor influencia de glaciar, pero, incrementó a niveles medios de influencia glaciar (hipótesis del disturbio intermedio). Finalmente, encontramos mayor redundancia funcional en los ríos de glaciar (varios taxones con los mismos rasgos). Este estudio es uno de los primeros en evaluar los rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos en ríos tropicales de altura, contribuyendo así al entendimiento del funcionamiento de estos ecosistemas que se ven afectados por el cambio climático.

**Palabras clave:** Andes tropicales, diversidad funcional, Ecuador, filtrado ambiental, influencia glacial, macroinvertebrados, rasgos funcionales.

## 2. ABSTRACT

The study of functional biodiversity could be an important tool for assessing the structure and functioning of tropical, high altitude aquatic communities, especially within a global warming and glacial retreat context. In this study, we used biological traits to evaluate differences in functional diversity of aquatic macroinvertebrate communities in streams with different degrees of glacial influence in the Tropical Andes of Ecuador. At 15 streams sites (3 categories according to the degree of glacial influence), we analyzed the differences in functional diversity between the three types of streams. Also, we described the relative abundance of biological traits and determined functional diversity (F-diversity indices) and their variation along the glacial influence gradient. Our results revealed differences in functional diversity in the three types of streams, where the communities of glacial-fed streams seem to be subject to environmental filtering, as resistance traits dominate in these communities. On the contrary, groundwater streams are dominated by traits adequate for more stable environments. Mixed streams harbor a mixture of competitive taxa and resistance traits due to the contribution of the two other types of streams (glacial and groundwater). Several biological traits such as body size, swimming ability, diet and functional feeding group varied along the glacial influence gradient. Even though functional diversity was low under strong glacial influence we found a significant hump-shaped relationship between functional diversity and glacial influence (in accordance to the intermediate disturbance hypothesis). Finally, we found more functional redundancy in several taxa of glacial streams (various taxa with the same traits). Our study is the first to show biological traits of aquatic macroinvertebrates in tropical Andes streams, important for future consequences of global warming on stream functioning.

**Keywords:** biological traits, Ecuador, environmental filtering, functional diversity, glacial influence, macroinvertebrates, tropical Andes.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los glaciares están distribuidos en todo el mundo, principalmente en latitudes altas pero también en zonas montañosas a latitudes más bajas. Los glaciares de montaña están mayormente en zonas templadas (eg. Himalayas) y sólo el 5% se encuentran en zonas tropicales (América del Sur, África, Nueva Guinea) (Francou *et al.*, 2000). Los glaciares tropicales están exclusivamente presentes a grandes elevaciones (eg. 4500 metros) y la mayoría (99%) están localizados en los Andes tropicales, en Perú (71%), Bolivia (20%), y el resto en Ecuador, Colombia y Venezuela (Francou *et al.*, 2000). El Ecuador posee una cobertura glaciaria menor a 50 km<sup>2</sup> concentrados principalmente en el Cotopaxi, Antisana, Chimborazo, Altar, Cayambe, Ilinizas y Carihuayrazo (Francou *et al.*, 2011).

A pesar de que los glaciares de montaña representan menos del 0,5% del volumen total de hielo sobre la Tierra, son de vital importancia como reguladores del ciclo hidrológico. De esta forma, juegan un rol importante en la provisión de agua para las cuencas hidrográficas, son fuente de recarga de ríos y lagos y actúan como reservorios naturales de agua en forma sólida, que luego es liberada en forma líquida (Francou *et al.*, 2013). En algunas regiones como en los Andes, son fundamentales para el suministro de agua potable para el desarrollo de actividades productivas (eg. Agricultura) y el sustento de los ecosistemas (IPCC, 2014).

Los ríos alimentados por glaciares se caracterizan por la baja temperatura del agua (<4°C), alta turbidez, baja conductividad, alta variabilidad temporal y frecuentes disturbios del lecho que los hacen físicamente inestables y hostiles para la vida acuática (Milner *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2010; Cauvy-Fraunié *et al.*, 2014). En estos ríos, el régimen de los caudales es determinado principalmente por el derretimiento del glaciar. Es así que en latitudes templadas, los picos de descarga ocurren durante el verano con el derretimiento del glaciar y son casi nulos durante el invierno. Por lo tanto, la composición de las

comunidades en los ríos de glaciares templados varía a lo largo del año, alcanzando la mayor diversidad y densidad cuando el caudal es bajo. Robinson *et al.* (2001) encontró que la riqueza y densidad de macroinvertebrados fueron de dos a tres veces mayores en el invierno a comparación del verano. Por el contrario, los ríos de glaciar en latitudes tropicales poseen una dinámica diferente, ya que el derretimiento ocurre a lo largo de todo el año (Favier *et al.*, 2008). Así, la mayor variabilidad en la descarga se relaciona al derretimiento diurno y el congelamiento nocturno, generando un gradiente ambiental caracterizado por un incremento en la temperatura, estabilidad del canal, conductividad del agua y una disminución en la cantidad de sólidos suspendidos y en la turbidez (Milner *et al.*, 2001). Por lo tanto, la diversidad y recambio de las especies de macroinvertebrados en ríos de altura tropicales incrementan longitudinalmente a lo largo del río (Jacobsen *et al.*, 2012). Jacobsen *et al.* (2003) reportó en los ríos ecuatorianos que la riqueza local (diversidad alfa) a diferencia de la riqueza regional (diversidad gamma) decrece con el incremento de la altitud, permitiendo un mayor recambio de las especies a nivel de familia (diversidad beta).

Actualmente, las cuencas con influencia glaciar están amenazadas por el calentamiento global que ha provocado un rápido y acelerado retroceso de los glaciares, ocasionando cambios en las condiciones ambientales e hidrológicas (cantidad y calidad de agua), alteración de la escorrentía y los recursos hídricos aguas abajo debido a las cambiantes precipitaciones o el derretimiento de nieve y hielo, además de la creación de nuevos hábitats (Hagg *et al.*, 2007; Brown y Milner, 2012). Se piensa que la desaparición de los cuerpos de hielo producirá la paulatina reducción y una creciente variabilidad interanual en los caudales provenientes de glaciares. Esta alteración afectará no solo la cantidad de agua disponible para consumo humano, agricultura y energía hidroeléctrica (Paz y Montecinos, 2011) sino que también tendrá efectos sobre las comunidades y el

funcionamiento de los ecosistemas lóticos. En Ecuador, se ha observado que los glaciares han perdido entre el 30 y el 50% de su superficie durante los últimos 30 años (1976-2006). Por ejemplo, la lengua terminal del Antisana (glaciar 15- $\alpha$ ) ha retrocedido unos 320 metros en 15 años (1994-2011), ocasionando pérdidas de hielo que alcanzan los 8 metros de agua (Francou *et al.*, 2011). No obstante, no se sabe bien cómo se verá afectada la biodiversidad de los ríos de glaciares tropicales, ni cuáles funciones ecológicas podrían perderse si los glaciares desaparecen completamente (Jacobsen *et al.*, 2012b).

Aunque la mayoría de estudios de ríos de altura extrema se han concentrado en las zonas templadas como Nueva Zelanda (Milner *et al.*, 2001) y Groenlandia (Friberg *et al.*, 2001), recientemente se han realizado estudios en zonas tropicales como Bolivia (Jacobsen y Marin, 2008) y Ecuador (Cauvy-Fraunié *et al.*, 2014; Jacobsen *et al.*, 2010; Jacobsen *et al.*, 2012a; Jacobsen *et al.*, 2012b; Jacobsen, *et al.*, 2014). Las investigaciones realizadas en estas zonas se han enfocado mayormente en la diversidad biológica, descripción y distribución de especies y en diagnósticos de la calidad del agua (Greathouse y Pringle, 2006). Por ejemplo, se sabe que en ríos de altura tropicales hay un incremento de la riqueza de especies a mayor distancia del glaciar (Jacobsen *et al.*, 2014). Además, Jacobsen y Dangles (2012a) encontraron que el recambio de especies (diversidad beta) es mayor en sitios con condiciones ambientales más severas, produciendo picos de diversidad a niveles medios de influencia glaciar. Este fenómeno podría ser explicado por la hipótesis del disturbio intermedio la cual propone que una mayor diversidad se mantiene bajo un régimen intermedio de disturbio. Sin disturbios, una o pocas especies excluyen por competencia a las restantes, mientras que a altos niveles de disturbio, unas pocas especies tolerantes y colonizadoras pueden persistir. A niveles intermedios de disturbio, tanto las especies competidoras como las tolerantes habitan sitios adecuados para coexistir, maximizando así su diversidad (Connell, 1978). Por otra parte, existen escasos estudios

acerca del funcionamiento ecosistémico de los ríos de altura tropicales (Dangles *et al.*, 2011; Fugère *et al.*, 2012; Quenta *et al.*, 2016), y en general conocemos de pocos estudios sobre diversidad funcional de las comunidades (eg. rasgos funcionales) en ríos tropicales (e.g. Tomanova y Usseglio-Polatera, 2007; Tomanova *et al.*, 2008). Estos estudios son importantes para determinar cómo los cambios en la riqueza, composición de las especies, y en la biodiversidad en general, influyen a las propiedades y al funcionamiento de los ecosistemas (Hooper *et al.*, 2005).

Se sabe que uno de los procesos determinantes en la distribución de especies y sus rasgos funcionales, es el filtrado ambiental. Este concepto propone que las especies son ordenadas a lo largo de gradientes ambientales basados en sus características funcionales y sus adaptaciones para predominar en las condiciones ambientales presentes (Chase y Leibold, 2003). El paso de las especies a través de estos filtros depende, por lo tanto, de sus rasgos funcionales (Sommer *et al.*, 2014) que influyen las respuestas de las especies a las condiciones ambientales y a su vez, afectan al funcionamiento de los ecosistemas.

Los rasgos funcionales, se definen como características morfológicas, fisiológicas, fenológicas o de comportamiento de un organismo que afectan directa o indirectamente el valor adaptativo (*fitness*) del organismo (Violle *et al.*, 2007). Por otro lado, la diversidad funcional se define como el valor, rango, distribución o abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema (Díaz *et al.*, 2007) y puede ser cuantificada por diferentes componentes y métricas asociadas (Albert *et al.*, 2012).

La eficiencia de los procesos ecosistémicos (eg. descomposición, producción primaria y secundaria) está más relacionada a los rasgos que a la identidad de los organismos (Chapin *et al.*, 2000). Por lo tanto, los estudios de la diversidad funcional constituyen herramientas importantes para evaluar el funcionamiento de los ecosistemas.

El presente estudio, busca evaluar la importancia del filtrado ambiental en la composición de comunidades de macroinvertebrados de ríos tropicales de altura con distinto grado de influencia glaciar, Para esto, se seleccionaron ríos con diferente grado de influencia de glaciar en la Reserva Ecológica Antisana (REA), donde estimamos la diversidad funcional usando como herramienta los rasgos funcionales. La REA es rica en recursos hídricos y se caracteriza por tener tres tipos de ríos: a) ríos de origen glaciar, b) ríos de cuenca (provenientes del agua lluvia) y, c) ríos de vertiente (aguas subterráneas). Río abajo estos ríos se unen formando ríos intermediarios (ríos mixtos). Los objetivos de este estudio fueron (1) observar si existen diferencias funcionales en las comunidades de los distintos ríos, (2) describir qué rasgos son los que aportan a las diferencias entre ríos, y (3) determinar la variación en la diversidad funcional a lo largo del gradiente de glaciar, utilizando diferentes índices de diversidad funcional.

Esperamos que el filtrado sea más fuerte en ríos con mayor influencia de glaciar, que los macroinvertebrados que los habitan posean caracteres de resistencia a las condiciones ambientales severas, y que en consecuencia, la diversidad funcional en estos ríos sea menor. Este estudio es uno de los primeros en evaluar los rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos en ríos tropicales de altura, contribuyendo así al entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas. Esta información es esencial para determinar futuros cambios debido al retroceso de los glaciares provocado por el cambio climático y diseñar estrategias de manejo y conservación de estos ecosistemas acuáticos.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1 ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Ecológica Antisana (REA) está localizada en la cordillera oriental de los Andes Ecuatorianos ( $0^{\circ} 29' 19''$ S,  $78^{\circ} 08' 10''$ W), en las faldas del Antisana, uno de los volcanes activos más altos del Ecuador (5758 m.s.n.m.). La REA se ubica entre las provincias de Napo y Pichincha, 50 kilómetros al sur-este de Quito (capital del Ecuador). El Antisana está directamente expuesto a los vientos del este provenientes de la cuenca amazónica, con un patrón estacional con vientos más fuertes entre los meses de Abril y Septiembre, y vientos intermitentes y débiles desde Octubre a Marzo (Francou *et al.*, 2004). La temperatura promedio diaria no posee cambios significativos estacionales (0,66 a  $2^{\circ}$ C) (Cáceres *et al.*, 2012), y la precipitación cae durante todo el año, con un incremento en los meses de Febrero a Junio, pero cada mes recibe un mínimo de 50 mm w.e (Francou *et al.*, 2004).

La REA es de gran importancia ya que abastece de agua a las comunidades de los alrededores y a una gran parte del distrito Metropolitano de Quito. Una de las características ecológicas del páramo de la REA es su gran cantidad y variedad de ríos y riachuelos que generan un alto recambio de especies (diversidad beta) y promueven la presencia de especies endémicas (Jacobsen *et al.*, 2012a).

El presente estudio se desarrolló en 15 ríos ubicados entre los 3886 y los 4835 m.s.n.m. de la Reserva Ecológica Antisana (REA), los cuales difieren en el grado de influencia de glaciación y se agruparon en uno de tres grandes grupos (5 de glaciación, 5 de aguas subterráneas y 5 mixtos, denominados en este estudio GL, SB y MX respectivamente) (Figura 1).

## 4.2 VARIABLES AMBIENTALES

En cada río se midieron algunas variables ambientales el mismo día que se colectaron los macroinvertebrados (Tabla 2). Se midieron *in situ* la conductividad (a 25 °C), el potencial de hidrógeno (pH), la temperatura y el oxígeno disuelto (concentración y porcentaje de saturación), utilizando medidores portátiles WTW (WTW, Munich, Germany). Para la turbidez se utilizó un turbidímetro TN-100 (Eutech, Nijkerk, The Netherlands). Para cuantificar la estabilidad física de los ríos, se realizó un sistema de puntuación de 15 a 60 (siendo el valor de 60 el más estable), basado en los componentes del lecho del canal del río, siguiendo la metodología del índice de Pfankuch (Pfankuch, 1975).

### 4.2.1 GRADIENTE DE INFLUENCIA GLACIAR

Para determinar las diferencias en la influencia de glaciar en los sitios estudiados nos basamos en el índice de glaciar propuesto por Ilg y Castella (2006), modificado en base a lo propuesto por Cauvy-Fraunié *et al.* (2015). Este índice está compuesto de cuatro variables estandarizadas entre 0 y 1: 1) temperatura del agua, 2) conductividad, 3) 1/turbidez ( $\approx 1/\text{sedimentos suspendidos}$ ) y 4) 1/Pfankuch. Posteriormente, se ejecutó un análisis de componentes principales no-centrado (NPCA) para procesar las cuatro variables y se usaron los datos de ordenación a lo largo del primer eje como índice de glaciar. Además, los datos del primer eje fueron transformados para obtener valores positivos. A diferencia de Ilg y Castella (2006), el índice también fue aplicado a los ríos que no son de glaciar, permitiendo asignar un valor de estrés ambiental a todos los ríos.

#### 4.2.2 MUESTREO DE MACROINVERTEBRADOS

El muestreo se desarrolló entre mayo del 2009 y enero del 2010 considerando que Jacobsen *et al.* (2014) encontraron que la dinámica de las comunidades de macroinvertebrados en el área de estudio no es estacionaria, por tanto asumimos que las diferencias en las fechas de muestreo no afectan significativamente nuestros resultados. En cada sitio de estudio se colectaron cinco muestras cuantitativas al azar con una red surber (0,05 m<sup>2</sup>, tamaño de poro 200 µm) en rápidos con sustratos estandarizados de piedras y guijarros. El muestreo se realizó durante el día (de 7 a 9 am antes de la crecida glaciar) y las muestras se preservaron en etanol al 75 %.

En el laboratorio, se filtraron las muestras en un cedazo de 200 µm de poro y se depositaron sobre una bandeja blanca para seleccionar los macroinvertebrados. Los macroinvertebrados fueron identificados con un estereoscopio al nivel taxonómico más alto posible usando diferentes claves taxonómicas (Roldán, 1996; Domínguez y Fernández, 2009).

#### 4.3 RASGOS FUNCIONALES DE LOS TAXONES

Los rasgos funcionales fueron determinados para todos los taxones encontrados en los sitios de estudio. Los taxones se clasificaron de acuerdo a 10 rasgos codificados en 36 modalidades de rasgos, relacionados con la morfología, la movilidad, y la ecología (Tabla 1). Estos rasgos fueron seleccionados ya que se espera que respondan a los cambios asociados al grado de influencia de glaciar de los ríos estudiados.

Para el análisis, se asignó cada unidad taxonómica a una modalidad de cada rasgo siguiendo el procedimiento descrito por Poff *et al.* (2006) (Anexo 1). Los rasgos se establecieron a nivel de género para casi todos los macroinvertebrados (40 de 62). Para los taxones identificados a nivel de familia se seleccionó la modalidad más común dentro de

su grupo. En el caso de Chironomidae los rasgos se asignaron a nivel de subfamilia. Para asignar los rasgos a cada taxón se usaron varias fuentes de información: 1) observaciones directas y mediciones en el laboratorio, 2) datos provenientes de estudios previos realizados por personal del laboratorio de entomología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Andino, 2014; Espinosa, 2014) y 3) datos disponibles en la literatura publicada como Poff *et al.* (2006) y Tomanova *et al.* (2008).

#### 4.4 ANÁLISIS DE DATOS

Para entender la relación entre el índice glaciario y las variables ambientales se realizaron análisis de regresión con el programa Minitab 16 (Minitab, Coventry, UK). Para elegir el modelo (lineal o polinomial) que mejor explique la relación entre las variables se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc por sus siglas en inglés) el cual es recomendado para tamaños de muestra pequeños (Venables y Ripley, 2002). El AIC penaliza al número de parámetros y prioriza modelos simples.

Para observar diferencias en la abundancia relativa de los rasgos funcionales entre y dentro de los distintos tipos de ríos, se ejecutó un análisis no métrico multidimensional (NMDS). El NMDS provee un gráfico en el cual los objetos (ríos en nuestro caso) diferentes son colocados distantes en el espacio de ordenación, mientras que los objetos similares son colocados cerca (Gotelli y Ellison, 2004). Para el análisis se utilizaron los datos de abundancia relativa de las diferentes modalidades de rasgos funcionales de cada taxón en cada río (Tabla 3), previamente transformados a arcoseno, y se utilizó Bray-Curtis como medida de similitud. Se calculó la bondad de ajuste del NMDS en función del estrés (que va de 0 a 1), con valores cercanos a 0 indicando un buen ajuste y valores por encima de 0,3 indicando un ajuste pobre. Para determinar la significación estadística de las diferencias entre los distintos tipos de ríos se realizó un análisis de similitud ANOSIM

(Analysis of Similarities). Esta prueba genera un valor de R que muestra el grado de separación entre grupos (Kuhn *et al.*, 2011). Cuando R es igual o cercano a 1 (mayor a 0,75) nos indica que hay una separación total o casi total entre los grupos. En cambio, cuando R es igual o cercano a 0 (menor a 0,25) nos muestra que no existen diferencias o separación entre los grupos (Clarke y Warwick, 2001; Clarke y Corley, 2006). Adicionalmente, se usó un análisis de similitud de porcentajes (SIMPER), el cual nos permitió conocer las modalidades de rasgo responsables de las diferencias encontradas (Bell y Barnes, 2003). Estos análisis fueron ejecutados con el software estadístico PAST (Paleontological statistics, version 2.17, Oslo). Para entender cómo las abundancias relativas de las modalidades de rasgos varían a lo largo del índice glaciar realizamos análisis de regresión lineal con el programa Minitab 16 (Minitab, Coventry, UK).

Se utilizó el programa FDiversity versión 2008 (FDiversity, Córdoba, Argentina) para estimar y analizar dos índices de diversidad funcional. Estos índices han sido utilizados en varios estudios (Cassanoves *et al.*, 2011; Lohbeck *et al.*, 2012) y poseen una relativa simplicidad matemática.

- a) **Diversidad funcional basada en un dendrograma (FDp):** se calcula como el largo total de la rama de un dendrograma que puede ser construido con información de los rasgos funcionales de los taxones (Petchey y Gaston, 2002). Diferentes medidas de disimilitud y diferentes estrategias utilizadas para realizar el dendrograma proveen diferentes valores de FD.
- b) **Entropía cuadrática de Rao (Rao's QE):** medida de la divergencia funcional, donde las distancias entre los pares de taxones son primero calculadas usando la disimilitud de Bray-Curtis, y luego integradas con la abundancia relativa de los taxones. Así, se estima la probabilidad de que dos pares de taxones seleccionados al azar posean el mismo perfil de rasgos. Este índice, a diferencia

de otros, toma en cuenta la abundancia de los taxones (Brown y Milner, 2012; Petchey y Gaston, 2006).

Se realizaron análisis de regresión entre los índices de diversidad funcional (FDp y Rao's QE) y el índice de glaciación para determinar las variaciones en la diversidad funcional a lo largo del gradiente de glaciación. Elegimos los mejores modelos (polinomiales o lineales) mediante el AICc (ver arriba). Por último, analizamos la relación entre el número de modalidades de rasgos (N rasgos) y la riqueza de taxones por río, por medio de análisis de regresión logarítmica.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 VARIABLES AMBIENTALES Y BIÓTICAS A LO LARGO DEL GRADIENTE DE GLACIAR

La metodología de Ilg y Castella (2016), modificada por Cauvy-Fraunié *et al.* (2015), nos permitió asignar a cada sitio de muestreo un valor de influencia glaciar (Tabla 2). El incremento de la influencia glaciar se relacionó negativamente con la conductividad ( $R^2 = 0,95$ ;  $p < 0,0001$ ) y la temperatura ( $R^2 = 0,60$ ;  $p < 0,001$ ), y positivamente con la turbidez ( $R^2 = 0,66$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figura 2a, b y c respectivamente). El índice de estabilidad de Pfankuch, en cambio, presentó una leve tendencia a disminuir con el incremento de glaciar, pero el ajuste no fue significativo (Figura 2d). La densidad (ind.  $m^{-2}$ ) ( $R^2 = 0,48$ ;  $p < 0,030$ ) y riqueza de macroinvertebrados ( $R^2 = 0,73$ ;  $p < 0,015$ ) se ajustaron mejor a modelos polinomiales del tipo  $ax^2+bx+c$  (donde  $x$  es el índice de glaciar y  $a$ ,  $b$  y  $c$  son parámetros ajustados), con valores más altos de densidad y riqueza a niveles intermedios de influencia glaciar (Figura 2e y f).

### 5.2 RASGOS Y DIVERSIDAD FUNCIONAL

En el análisis de los rasgos funcionales de los organismos en los tres tipos de ríos observamos que los ríos de glaciar forman un solo grupo separado de los ríos mixtos y de aguas subterráneas (Figura 3). Al analizar las diferencias estadísticamente, encontramos que los ríos de glaciar son significativamente diferentes a los ríos de aguas subterráneas (ANOSIM:  $R = 0,632$ ;  $p < 0,007$ ), pero no observamos diferencias significativas al comparar los ríos de glaciar con los ríos mixtos (ANOSIM:  $R = 0,44$ ;  $p < 0,032$ ), ni entre los ríos mixtos y los de aguas subterráneas (ANOSIM:  $R = 0,244$ ;  $p < 0,081$ , Tabla 4, Figura 3). Adicionalmente, al analizar la similitud dentro de cada tipo de río encontramos

que los ríos de glaciar son más diferentes entre sí, que los mixtos o los de aguas subterráneas (Figura 4). Según el análisis SIMPER, las diferencias entre ríos se deben a los taxones que no nadan, son de tamaño pequeño y son colectores-recolectores, los cuales contribuyen con un 32,37% de la disimilitud entre los grupos de ríos (Tabla 5).

Algunas modalidades de rasgos mostraron una variación significativa en la abundancia relativa a lo largo de índice de glaciar. Por ejemplo, los macroinvertebrados que no nadan, se alimentan de materia orgánica fina (FPOM, colectores-recolectores) mostraron un incremento débil pero significativo con el incremento de influencia glaciar (Figura 5 y Tabla 6). En cambio, los macroinvertebrados con tamaño 10-20 mm, que son nadadores (tanto débiles y fuertes), se alimentan de materia orgánica gruesa (CPOM, detritívoros), mostraron un decrecimiento débil pero significativo con el incremento de la influencia glaciar (Figura 5, Tabla 6).

Las medidas de diversidad funcional también variaron significativamente con el grado de influencia glaciar. La divergencia funcional (Rao's QE) disminuyó linealmente con el incremento de influencia glaciar; mientras que la diversidad funcional (FDp) presentó un pico a niveles intermedios de glaciar y se ajustó mejor a un modelo polinomial del tipo  $ax^2+bx+c$  (donde  $x$  es el índice de glaciar y  $a$ ,  $b$  y  $c$  son parámetros ajustados) (Figura 6 y Tabla 7). Finalmente, observamos que el número de modalidades de rasgos y la riqueza de taxones se ajustaron a un modelo logarítmico del tipo  $(\ln(x)+b)$  (donde  $x$  es el índice de glaciar y  $a$  y  $b$  son parámetros ajustados), donde incrementos en la riqueza por sobre los 22 taxones no estuvieron acompañados por incrementos en el número de modalidades de rasgos (Figura 7).

## 6. DISCUSIÓN

Los estudios en ríos de altura tropicales se han enfocado principalmente en la estructura de las comunidades, en la diversidad taxonómica (Jacobsen *et al.*, 2014, Jacobsen y Dangles, 2012a), en los efectos de los cambios altitudinales sobre los taxones (Jacobsen, 2003), así como en los efectos de los cambios hidrológicos sobre las comunidades (Cauvy-Fraunié *et al.*, 2014). Así, el conocimiento del funcionamiento ecosistémico de los ríos tropicales es escaso (Dangles *et al.*, 2011, Fugère *et al.*, 2012, Tomanova y Usseglio-Polatera, 2007, Quenta *et al.*, 2016), y desconocemos cómo las funciones ecológicas serían afectadas por el retroceso y/o pérdida de los glaciares. Con este estudio pretendemos incrementar el entendimiento acerca del funcionamiento de los ríos de glaciar mediante el estudio de la diversidad funcional y los rasgos funcionales de los macroinvertebrados a lo largo de un gradiente de influencia glaciar.

### 6.1 PATRONES AMBIENTALES Y BIÓTICOS A LO LARGO DEL GRADIENTE DE GLACIAR

En el presente estudio las variables ambientales cambiaron a lo largo del gradiente de influencia del glaciar. Así, la temperatura, conductividad y el índice de Pfanckuch disminuyeron ante una mayor influencia del glaciar, mientras que un efecto contrario ocurrió con la turbidez (Figura 2). Los resultados concuerdan con otros estudios previos realizados en la REA (Jacobsen *et al.*, 2014), así como con el modelo general de los ríos de glaciar propuesto por Milner *et al.* (2001) que muestran que las condiciones ambientales ocurren a diferentes distancias del glaciar (eg. conductividad y temperatura incrementan, mientras que turbidez disminuye río abajo).

La diversidad de macroinvertebrados, expresado mediante la densidad y riqueza, se acercó más a un modelo polinomial, sugiriendo un incremento en la diversidad a niveles

intermedios de glaciar (Figura 2). Esto concuerda con la hipótesis del disturbio intermedio (Connell, 1978), y con algunos estudios en la misma y otras localidades (Jacobsen y Dangles, 2012a; Milner *et al.*, 2001) que reportan que la diversidad es mayor a niveles intermedios de disturbio. Esto se debería a que probablemente los ríos con disturbio intermedio (ríos mixtos en este estudio) poseen tanto especies tolerantes como competidoras, alcanzando así una mayor diversidad.

## **6.2 RASGOS Y DIVERSIDAD FUNCIONAL A LO LARGO DEL GRADIENTE DE GLACIAR**

Encontramos diferencias entre los tres tipos de ríos con diferente grado de influencia de glaciar, y que algunos rasgos funcionales cambian a lo largo de este gradiente. Los ríos de glaciar del Antisana poseen taxones con rasgos diferentes a los que habitan los ríos de aguas subterráneas (ríos sin influencia de glaciar y con baja hostilidad). Esto nos sugiere que las comunidades de macroinvertebrados no están ensambladas al azar, sino que están impuestas por un filtrado ambiental que permite la presencia sólo a especies capaces de tolerar las condiciones de alto estrés abiótico de los ríos de glaciar. Por ejemplo, las modalidades de rasgos que más predominaron con el incremento de la influencia glaciar son un tamaño pequeño del cuerpo, no nadar, alimentarse de materia orgánica fina (FPOM) y ser colectores-recolectores (Figura 5). Algunos de estos rasgos, como el tamaño pequeño del cuerpo, han sido reportados anteriormente como dominantes en ríos con niveles altos de influencia glaciar (Ilg y Castella, 2006) y con una alta variación hidráulica (Snook y Milner, 2002). Además, es probable que los individuos posean la habilidad de utilizar pequeños intersticios entre los sedimentos y/o refugiarse en el sustrato (debido a que no nadan), logrando sobrevivir bajo condiciones de estrés. También, encontramos que los

macroinvertebrados de ríos con alta influencia glaciar tienen gran afinidad por la materia orgánica fina (FPOM) (Tabla 5). En ríos del neotrópico con alto estrés hidráulico, Tomanova *et al.* (2006) han sugerido que los organismos se adaptan a ser colectores-recolectores; sin embargo, desconocemos qué partículas son las que están filtrando los organismos de los ríos de altura tropicales. Creemos que las algas (eg., diatomeas) probablemente no son la fuente principal de alimento en estos ríos, ya que estudios previos han reportado bajos niveles de clorofila A en ríos con alta influencia glaciar en el Antisana (Espinosa, 2014). Es posible que los invertebrados se estén alimentando de otras fuentes, como por ejemplo microorganismos (bacterias y/o hongos); no obstante, para resolver esta interrogante, es necesario hacer estudios adicionales enfocados en los grupos funcionales alimenticios (GFA) en estos ríos. De manera general, los resultados sugieren que los macroinvertebrados en estos ríos poseen rasgos que potencialmente le proveen resistencia para evadir los disturbios frecuentes e impredecibles causados por las crecidas diarias que ocurren naturalmente en estos ríos.

En los ríos de aguas subterráneas (ríos sin influencia de glaciar) las modalidades de rasgos que dominaron son un tamaño grande (10 a 20 mm), ser nadadores fuertes, alimentarse de materia orgánica gruesa (CPOM) y ser detritívoros. En estos ríos hemos observado una dominancia de macrofitas, por lo que probablemente los invertebrados estén buscando activamente materia orgánica muerta derivada de las macrófitas. Además, la alta estabilidad de estos ríos posiblemente permite o beneficia a macroinvertebrados con una mayor movilidad. Por ejemplo, *Hyaella* Hyalellidae es uno de los taxones que dominan los ríos de aguas subterráneas y posee estos rasgos. Características como el tamaño grande del cuerpo y ser buenos nadadores han sido encontrados en otros macroinvertebrados de ríos con menor influencia de glaciar en zonas templadas (Ilg y Castella, 2006). Al parecer, los ríos de aguas subterráneas poseen individuos competidores, con rasgos que les

permiten establecerse en ambientes más estables (sin influencia de glaciar) y excluir a taxones menos competitivos (exclusión competitiva). Algunos de los taxones altamente competitivos podrían ser *Hyaella* Hyallelidae, *Anomalocosmoecus* Limnephilidae y *Contulma* Anomalopsychidae, debido a su gran densidad y dominancia en ríos sin influencia de glaciar (Anexo 2). Cauvy-Fraunié *et al.* (2014) reportó una alta competencia a niveles bajos de influencia de glaciar debido a la alta densidad y dominancia de algunos individuos a niveles bajos de intensidad de crecidas de glaciar. También, encontró la ausencia de 21 taxones en ríos sin influencia de glaciar del Antisana, probablemente por la alta competencia entre las especies.

En contraste, los ríos mixtos no son significativamente diferentes a los ríos de glaciar y aguas subterráneas en cuanto a las abundancias relativas de las modalidades de rasgos encontradas y la diversidad funcional es máxima en este tipo de ríos (Figura 3 y Figura 6). Esto está de acuerdo con la hipótesis del disturbio intermedio, propuesta por Connell (1978), donde a lo largo de un gradiente de disturbio, la riqueza taxonómica es baja en niveles altos y bajos de disturbio y máxima a niveles medios, gracias a la disminución de taxones altamente competitivos y la presencia de taxones resistentes al disturbio. En nuestro caso, creemos que a niveles medios de influencia glaciar se pueden encontrar rasgos de resistencia, provenientes de la contribución de los ríos de glaciar y rasgos que incrementan la competitividad de los taxones, provenientes de los ríos de aguas subterráneas. Esto probablemente produce el pico observado en la diversidad funcional en los ríos mixtos. Varios estudios han reportado este fenómeno al analizar la riqueza de especies en a lo largo de gradientes de influencia glaciar, tanto, en ríos templados (Milner *et al.*, 2001), como en ríos tropicales Jacobsen *et al.* (2012b). Sin embargo, hasta lo que conocemos, este es el primer estudio en reportar una relación positiva entre niveles medios de disturbio y diversidad funcional en ríos de altura tropicales.

Finalmente, encontramos evidencias de redundancia funcional en las comunidades de los ríos estudiados (Figura 7). Por ejemplo, de los 29 taxones encontrados en los ríos de glaciar, varios comparten las mismas modalidades de algunos rasgos (eg. tamaño pequeño, 16 taxones; no nadan, 24 taxones; se alimentan de FPOM, 15 taxones). Esto coincide con resultados de Brown y Milner (2012) y responde probablemente al filtrado ambiental. De acuerdo a Statzner *et al.* (2007), la redundancia funcional en los ecosistemas acuáticos refleja la influencia de filtros que seleccionan ciertos taxones con rasgos similares. Además, creemos que esta redundancia puede deberse a la dominancia de Chironomidae en los ríos de glaciar (554 individuos de 879), familia que comparte los mismos rasgos de tamaño, tipo de alimento (FPOM) y no nado. Consecuentemente, estos resultados fortalecen nuestra hipótesis acerca de la importancia del filtrado de rasgos de resistencia en ríos de glaciar tropicales.

#### a. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

El cambio climático está afectando a los ecosistemas alrededor del mundo (IPCC, 2014). Los glaciares son actualmente considerados centinelas del cambio climático, al estar su retroceso íntimamente ligado a incrementos en la temperatura (Rabatel *et al.*, 2013). En el futuro, es probable que muchos glaciares desaparezcan totalmente, causando impactos a la biodiversidad (Jacobsen *et al.*, 2012b). Por ejemplo, especies restringidas a cimas de la montañas (varias de ellas endémicas) y especies de ríos alimentados por glaciares se verían particularmente afectadas, pues como sugieren nuestros resultados, se han adaptado a las condiciones creadas por el aporte de agua de glaciar (Brittain y Milner, 2001; Muhlfeld *et al.*, 2011). Por esta razón, para adoptar estrategias de manejo y conservación es importante conocer cómo las especies van a responder al cambio climático.

El pico en diversidad funcional con niveles medios de influencia glaciar sugiere que el agua de glaciar es necesaria para atenuar a taxones muy competitivos, promover a aquellos resistentes e incrementar así la biodiversidad. Según Cauvy-Fraunié *et al.* (2015), el derretimiento del glaciar producirá inicialmente, un incremento en la diversidad funcional en los ríos más cercanos al glaciar, al reducirse el filtrado ambiental. Sin embargo, la reducción del glaciar beneficiaría eventualmente a especies generalistas, sin rasgos para adaptarse a las condiciones adversas del glaciar, que se dispersan más fácilmente a nuevos sitios. Esto podría, finalmente traer consecuencias negativas para la diversidad regional, al desaparecer taxones especializados a ambientes con alta influencia glaciar (eg., Podonominae sp1 Chironomidae) y promover el incremento de taxones generalistas muy competitivos. Así, este estudio es de gran ayuda para futuras comparaciones funcionales en ríos de altura tropicales; sin embargo, es fundamental profundizar en estos estudios para predecir cómo estos ecosistemas van a responder al retroceso del glaciar y posiblemente identificar rasgos indicadores. Es importante realizar mayores esfuerzos con el fin de realizar monitoreos permanentes a lo largo de los Andes tropicales, para determinar los posibles efectos del retroceso del glaciar sobre las comunidades acuáticas. Además, desconocemos como el resto de organismos que habitan en estos ríos responden a la influencia de glaciar (eg. algas, hongos, peces), información necesaria que permitiría encontrar otros indicadores de cambios naturales y mejorar así las estrategias de conservación de estas cuencas.

## 7. LITERATURA CITADA

- Albert, C. H., De Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., y Thuiller, W. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121(1): 116-126.
- Andino, P. 2014. Effects of glacial influence on trophic function of benthic fauna in tropical high-Andean streams. Tesis previa a la obtención del título de Magíster en Biología de la Conservación. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador
- Ariza, A. 2006. Análisis del retroceso de los glaciares tropicales en los Andes Centrales de Colombia mediante imágenes Landsat. *Revista Cartográfica* 82: 57-74.
- Bremner, J., Rogers, S., y Frid, C. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series* 254: 11-25.
- Brittain, J. E., Milner, A. M. 2001. Ecology of glacier-fed rivers: current status and concepts. *Freshwater Biology*, 46(12): 1571-1578.
- Brown, L. E., Milner, A. M. 2012. Rapid loss of glacial ice reveals stream community assembly processes. *Global Change Biology* 18(7): 2195-2204.
- Caballero, F. 2011. Selección de modelos mediante criterios de información en análisis factorial. Aspectos teóricos y computacionales. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.
- Cáceres, B., L. Maisincho, C. Manciat, C. Loyo, E. Cuenca, M. Arias, M. Villacís, B. Francou, and CadierEric. 2012. Glaciares del Ecuador Antisana 15, Balance de Masa, Topografía, Pluviometría, Meteorología e Hidrología. Informe del año 2009.

- Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Jacobsen, D., Dangles, O., 2015. Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean Glacial Stream network facing climate change. *Plos One* 10(8): 1-19.
- Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Dangles, O., Jacobsen, D. 2014. Relationships between stream macroinvertebrate communities and new flood-based indices of glacial influence. *Freshwater Biology* 59(9): 1916–1925.
- Chapman, M. y Underwood, A. 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM test. *Marine Ecology Progress Series* 180: 257-265.
- Chase, J. M., Leibold, M. A. 2003. *Ecological niches: Linking classical and Contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, U.S.A.
- Clarke K. R., Corley R. N. 2006. *Primer v6: User manual/tutorial*, Primer-E, Plymouth, United Kingdom.
- Clarke K. R., Warwick R. M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, Second Edition, Primer-E, Plymouth, United Kingdom.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Dangles, O., Crespo-Pérez, V., Andino, P., Espinosa, R., Calvez, R., Jacobsen, D. 2011. Predicting richness effects on ecosystem function in natural communities: insights from high-elevation streams. *Ecology*, 92(3): 733-743.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell, B. 2007. Plant responses to grazing: A global synthesis. *Global Change Biology* 13(2): 313-341.

- Domínguez, E. & Fernández, H.R. (eds). 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y Biología. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina.
- Espinosa, R. 2014. Diversity patterns of aquatic macroinvertebrates across stream types and glacial influence in a tropical high-Andean catchment. Tesis previa a la obtención del título de Magíster en Biología de la Conservación. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Favier, V., Coudrain, A., Cadier, E., Francou, B., Ayabaca, E., Maisincho, L., Praderio, E., Villacís, M., Wagnon, P. 2008. Evidence of groundwater flow on Antizana ice-covered volcano, Ecuador. *Hydrological Sciences Journal* 53(1): 278-291.
- Fischer, A. G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14: 64–81.
- Casanoves, F., Di Rienzo, J., Pla, L. 2008. FDiversity: Statistical software for the analysis of functional diversity, Córdoba, Argentina.
- Francou, B., Cáceres, B., Villacís, M., Basantes, R., Maisincho, L., Galárraga, R., Romero, J. 2011. Analizando el cambio climático a partir de los glaciares del Ecuador. IRD, SENESCYT, EPMAPS, INAMHI, EPN, Imprenta Imprimax, Quito, Ecuador.
- Francou, B. 2013. El rápido retroceso de los glaciares en los Andes tropicales: Un desafío para el estudio de la dinámica de los ecosistemas de alta montaña. *Ecología en Bolivia* 48(2): 69-71.
- Francou, B., M. Vuille, V. Favier, and B. Cáceres. 2004. New evidence for an ENSO impact on low-latitude glaciers: Antizana 15, Andes of Ecuador, 0 28°S. *Journal of Geophysical Research* 109: D18106.
- Francou, B., Ramirez, E., Cáceres, B., Mendoza, J. 2000. Glacier Evolution in the Tropical Andes during the Last Decades of the 20th Century: Chacaltaya, Bolivia, and Antizana, Ecuador. *Ambio* 29(7): 416-422.

- Friberg, N., Milner, A. M., Svendsen, L. M., Lindegaard, C., Larsen, S. E. 2001. Macroinvertebrate stream communities along regional and physico-chemical gradients in Western Greenland. *Freshwater Biology* 46: 1753-1764.
- Fugère, V., Andino, P., Espinosa, R., Anthelme, F., Jacobsen, D. & Dangles, O. 2012. Testing the stress-gradient hypothesis with aquatic detritivorous invertebrates: insights for biodiversity ecosystem functioning research. *Journal of Animal Ecology* 81(6): 1259-1267.
- Gotelli, N. y Ellison, A. 2004. *A Primer for Ecological Statistics*, Sinauer Associates, Sunderland, U.S.A.
- Greathouse, E.A., C.M. Pringle. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(1): 134-152.
- Hagg, W., Braun, L.N., Kuhn, M., Nesgaard, T.I. 2007. Modelling of hydrological response to climate change in glacierized Central Asian catchments. *Journal of Hydrology* 332: 40–53.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis*, Oslo, Noruega.
- Hardy, O., Coutron, P., Munoz, F., Ramesh, B., Péliissier, R. 2012. Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of environmental filtering, biogeography and mesoclimate niche conservatism. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1007-1016.
- Ilg, C. y Castella, E. 2006. Patterns of macroinvertebrate traits along three glacial stream continuums. *Freshwater Biology* 51: 840-853.
- IPCC. 2014. *Cambio Climático 2014*. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, Suiza.

- Jacobsen, D., Andino, P., Calvez, R., Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Dangles, O. 2014. Temporal variability in discharge and benthic macroinvertebrate assemblages in a tropical glacier-fed stream. *Freshwater Science* 33(1): 32–45.
- Jacobsen, D. y Dangles, O. 2012a. Environmental harshness and global richness patterns in glacier-fed streams. *Global Ecology and Biogeography* 21: 647-656.
- Jacobsen, D., Milner, A. M., Brown, L. E., & Dangles, O. 2012b. Biodiversity under threat in glacier-fed river systems. *Nature Climate Change* 2(5): 361-364.
- Jacobsen, D., Dangles, O., Andino, P., Espinosa, R., Hamerlík, L. & Cadier, E. 2010. Longitudinal zonation of macroinvertebrates in an Ecuadorian glacier-fed stream: do tropical glacial systems fit the temperate model? *Freshwater Biology* 55(6): 1234–1248.
- Jacobsen, D., Marín, R. 2008. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology* 42: 643–656.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology* 49: 1293–1305.
- Kuhn, J., Andino, P., Calvez, R., Espinosa, R., Hamerlik, L., Vie, S., Dangles, O., Jacobsen, D. 2011. Spatial variability in macroinvertebrate assemblages along and among neighbouring equatorial glacier-fed streams. *Freshwater Biology* 56(11): 2226–2244.
- Milner, A. M., Brown, L. E., Hannah, D. M. 2009. Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrological Processes* 23(1): 62–77.

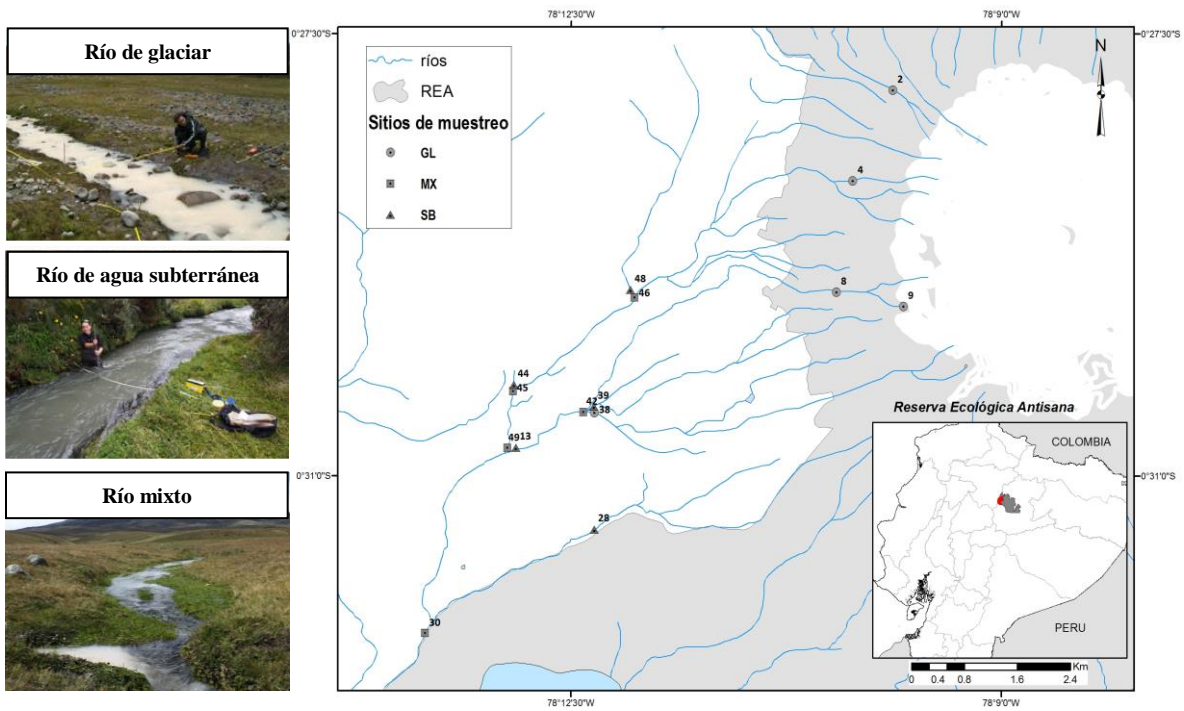
- Milner, A.M., Brittain, J.E., Castella, E., Petts, G. 2001. Trends in macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshwater Biology* 46(12): 1833–1847.
- Minitab. 2010. Minitab 16 statistical software, Minitab Inc., State College, Pennsylvania, USA.
- Muhlfeld, C. C., Giersch, J. J., Hauer, F. R., Pederson, G. T., Luikart, G., Peterson, D. Gordon, L., Peterson, D., Downs, C., Fagre, D. 2011. Climate change links fate of glaciers and an endemic alpine invertebrate. *Climatic Change* 106(2): 337-345.
- Paz, M., Montecinos, T. 2011. Glaciares andinos, recursos hídricos y cambio climático: Desafíos para la justicia climática en el Cono Sur. MasGráfica, Chile.
- Petchey, O., Gaston, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Pfankuch, D.J. 1975. Stream Reach Inventory and Channel Stability Evaluation. US Department of Agriculture Forest service. Region 1, Missoula, MO, USA.
- Poff, N. L., Olden, J. D., Vieira, N. K., Finn, D. S., Simmons, M. P., & Kondratieff, B. C. 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* 25(4): 730-755.
- Rabatel, A., Francou, B., Soruco, A., Gomez, J., Cáceres, B., Ceballos, J. L., et al. 2013. Current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *The Cryosphere* 7(1): 81-102.
- Robinson, C., U. Uehlinger, and M. Hieber. 2001. Spatio-temporal variation in macroinvertebrate assemblages of glacial streams in the Swiss Alps. *Freshwater Biology* 46:1663-1672.

- Roldán, G. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Centro de Investigaciones CIEN. Bogotá, Colombia.
- Ruíz, J. P. 2007. Servicios ambientales, agua y economía. *Revista de Ingeniería* 26: 93-100.
- Schmera, D., Eros, T., Podani, J. 2009. A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecology* 43:157–167.
- Snook, D. L. y Milner, A. M. 2001. The influence of glacial runoff on stream macroinvertebrates communities in the Taillon catchment, French Pyrénées. *Freshwater Biology* 46(12): 1609-1623.
- Sommer, F., Harrison, P., Beger, M., Pandolfi, J. 2014. Trait-mediated environmental filtering drives assembly at biogeographic transition zones. *Ecology* 95(4): 1000–1009.
- Statzner, B., Resh, V. H., Dolédec, S. 1994. Ecology of the Upper Rhône River: a test of habitat templet theories. *Freshwater Biology* 31: 235–554.
- Tomanova, S., Moya, N., Oberdorff, T. 2008. Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River Research and Applications* 24(9): 1230-1239.
- Tomanova, S., Usseglio-Polatera, P. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 170(3): 243-255.
- Tomanova, S., Goitia, E., Helešic, J. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556(1): 251-264.
- Venables W.N., Ripley B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York, NY, USA.

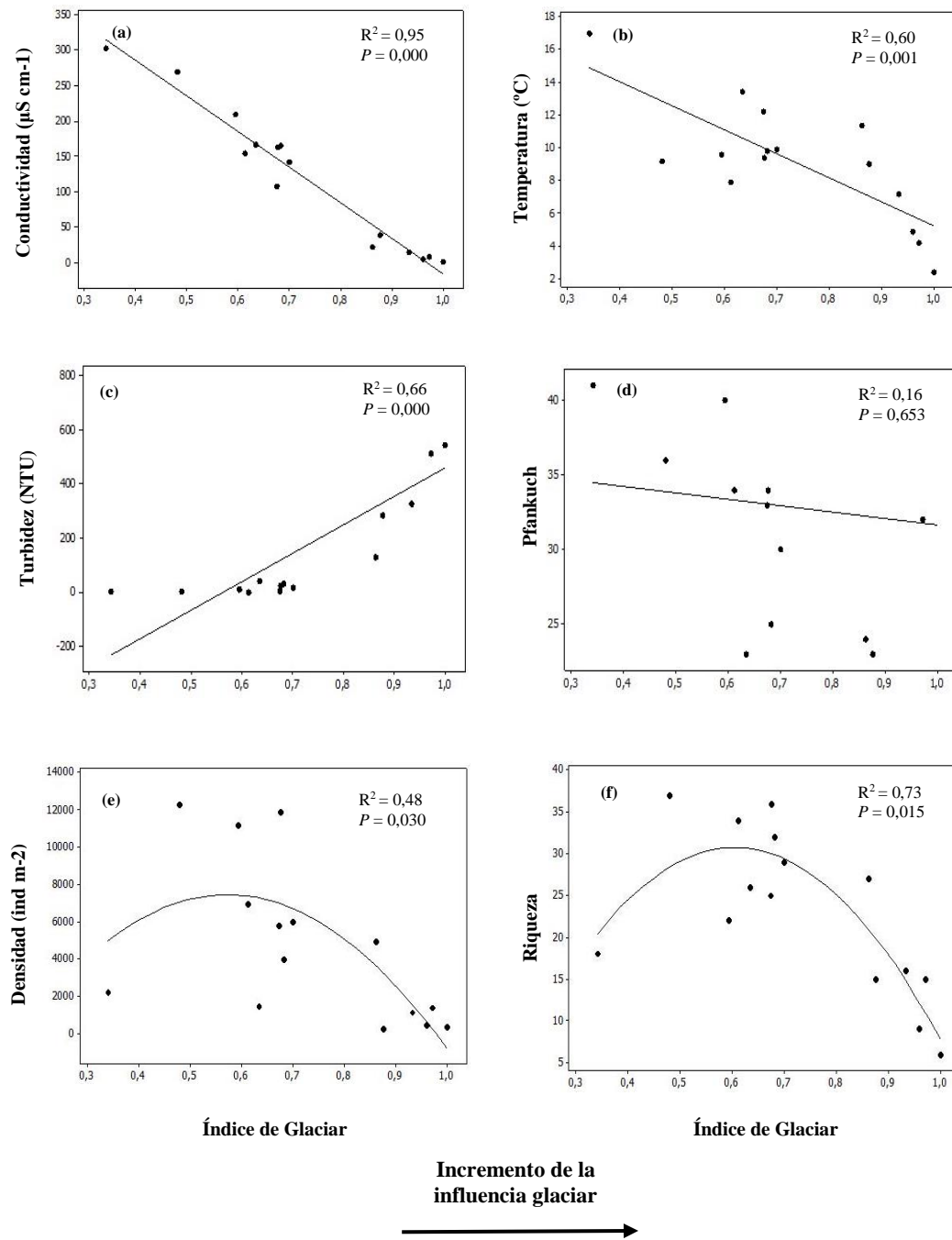
Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007.

Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116(5): 882-892.

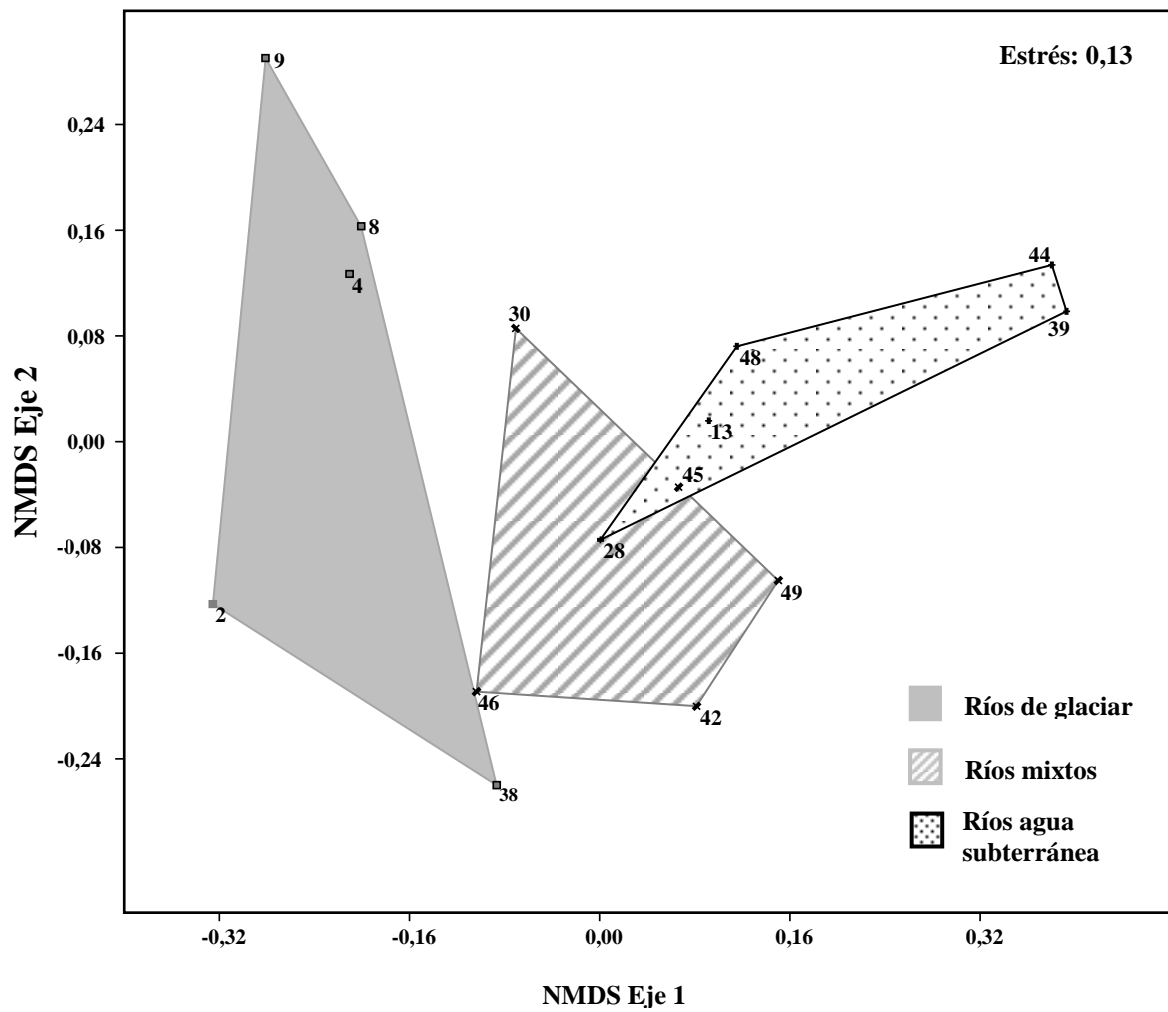
## **8. FIGURAS**



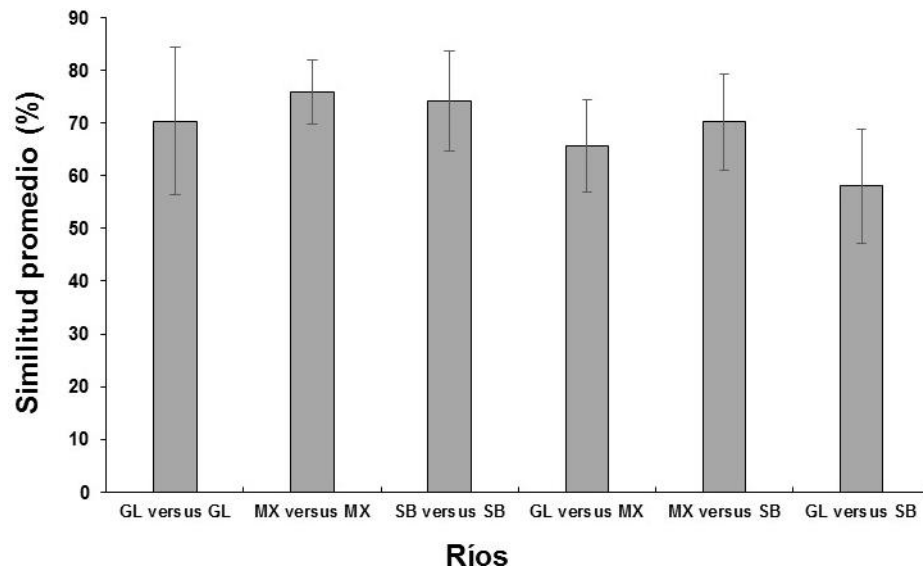
**Figura 1 .** Mapa del área de estudio en la Reserva Ecológica Antisana (REA), Ecuador. Los 15 ríos con diferente influencia de glaciar están representados por: círculos, los de glaciar (GL), cuadrados, los ríos mixtos (MX) y triángulos los ríos de aguas subterráneas (SB). La ubicación de la REA esta indicada en el mapa del Ecuador en color gris y el área de estudio en color rojo.



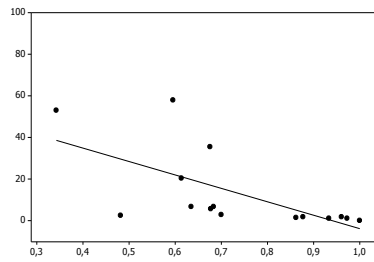
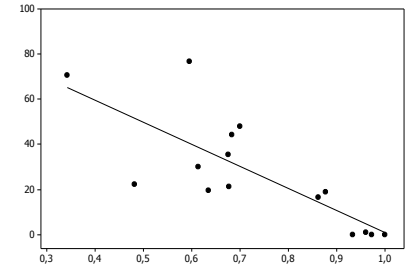
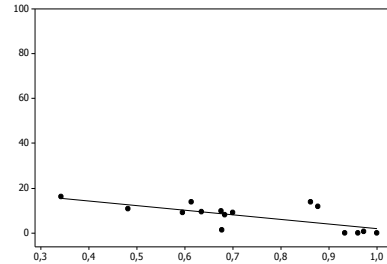
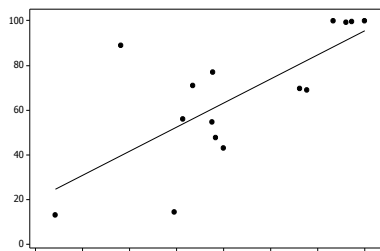
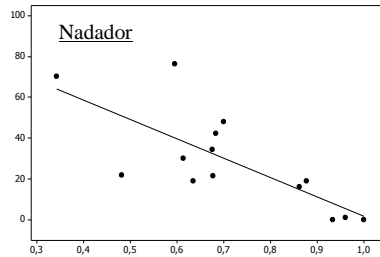
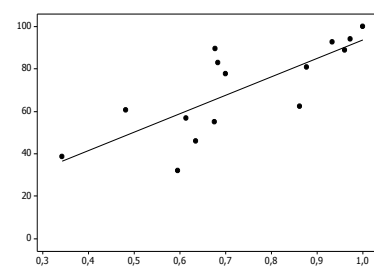
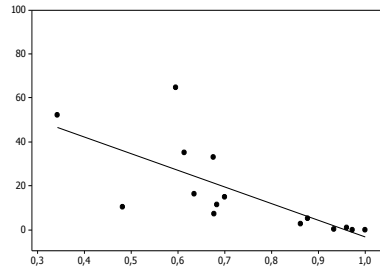
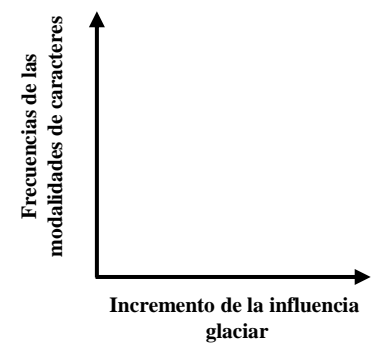
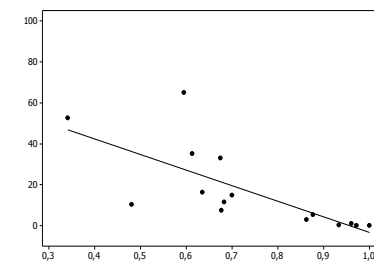
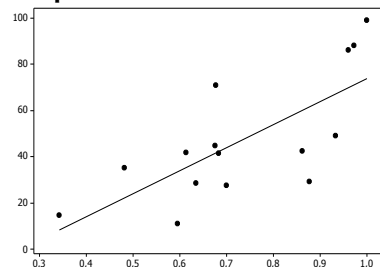
**Figura 2.** Regresiones lineales y polinomiales entre las variables ambientales y bióticas en relación al el índice de glaciar. (a) conductividad, (b) temperatura, (c) turbidez, (d) Pfankuch, (e) densidad, (f) riqueza.



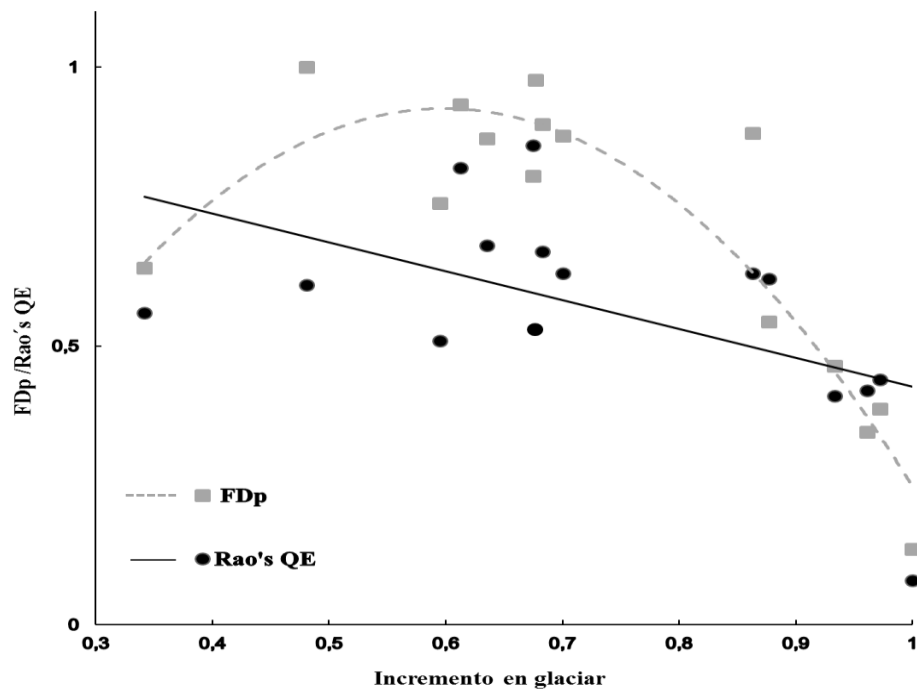
**Figura 3.** Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la similitud Bray-Curtis de los caracteres biológicos de las comunidades de macroinvertebrados en los ríos de glaciación, mixtos y de agua subterránea del Antisana (n=15). Los resultados provienen de los datos de abundancia relativa de las modalidades de rasgos, previamente transformados a arcoseno.



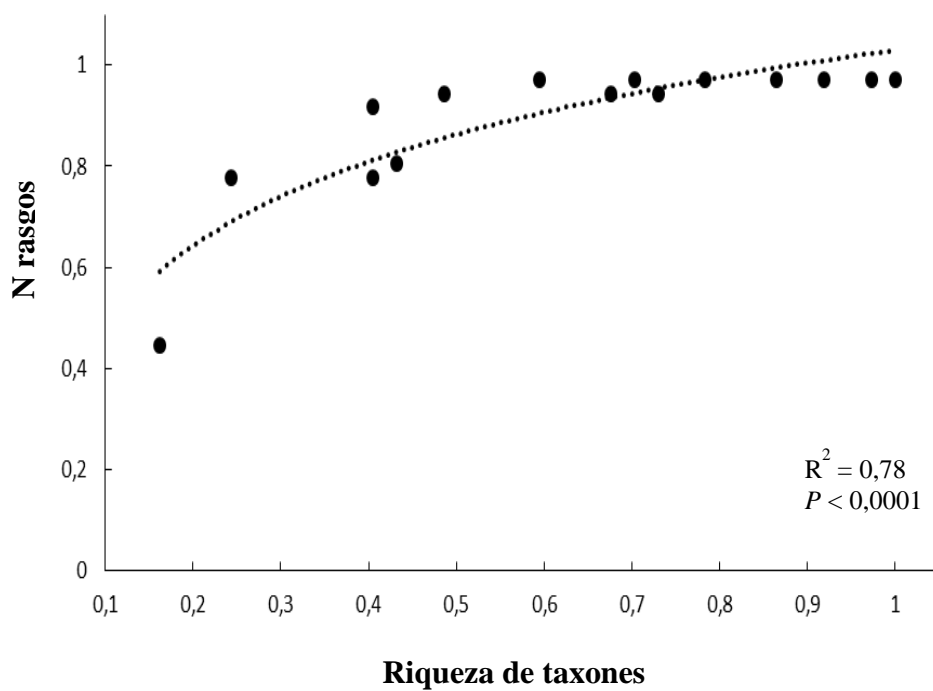
**Figura 4.** Promedio de similitud Bray-Curtis (datos de abundancia relativa de los caracteres previamente transformados a arcoseno) entre los ríos de glaciar (GL), mixtos (MX) y ríos de agua subterránea (SB). Las barras muestran la desviación estándar.

**Tamaño máximo****Capacidad para nadar****Relación con el sustrato****Dieta****Grupo funcional alimenticio**

**Figura 5.** Relaciones entre la abundancia relativa de las modalidades de rasgos funcionales y el índice de influencia glacial. Se presentan solo las modalidades que presentaron significancia ( $R^2 > 0,4$ ;  $P < 0,005$ ).



**Figura 6.** Regresiones entre los índices de diversidad funcional y el índice de glaciario.



**Figura 7.** Regresión logarítmica entre el número de rasgos y la riqueza de taxones de la REA.

## 9. TABLAS

**Tabla 1.** Lista de rasgos funcionales y sus modalidades.

| <b>Rasgo funcional</b>             | <b>No. modalidad</b> | <b>Modalidad</b>               | <b>Código</b> |
|------------------------------------|----------------------|--------------------------------|---------------|
| <b><u>Morfología</u></b>           |                      |                                |               |
| <i>Tamaño del cuerpo</i>           | 1                    | < 2.5 mm                       | Tam1          |
|                                    | 2                    | 2.5-5 mm                       | Tam2          |
|                                    | 3                    | 5-10 mm                        | Tam3          |
|                                    | 4                    | 10-20 mm                       | Tam4          |
|                                    | 5                    | 20-40 mm                       | Tam5          |
| <i>Forma del cuerpo</i>            | 1                    | Aerodinámico                   | Forma1        |
|                                    | 2                    | No aerodinámico                | Forma2        |
| <i>Construcción de casa</i>        | 1                    | Sin casa                       | Casa1         |
|                                    | 2                    | Con casa                       | Casa2         |
| <i>Respiración</i>                 | 1                    | Tegumento                      | Resp1         |
|                                    | 2                    | Agallas                        | Resp2         |
|                                    | 3                    | Plastrón, espiráculo           | Resp3         |
|                                    | 4                    | Sifón                          | Resp4         |
| <b><u>Movilidad</u></b>            |                      |                                |               |
| <i>Deriva</i>                      | 1                    | Común                          | Drv1          |
|                                    | 2                    | No común                       | Drv2          |
| <i>Vuelo adultos</i>               | 1                    | Débil                          | Vuelo1        |
|                                    | 2                    | Fuerte                         | Vuelo2        |
|                                    | 3                    | Sin etapa adulta               | Vuelo3        |
| <i>Capacidad para nadar</i>        | 1                    | Ninguna                        | Nado1         |
|                                    | 2                    | Débil                          | Nado2         |
|                                    | 3                    | Fuerte                         | Nado3         |
| <i>Relación con el sustrato</i>    | 1                    | Nadador                        | Sustr1        |
|                                    | 2                    | Reptador                       | Sustr2        |
|                                    | 3                    | Excavador                      | Sustr3        |
|                                    | 4                    | Intersticial                   | Sustr4        |
|                                    | 5                    | Queda adherido al sustrado     | Sustr5        |
| <b><u>Ecología</u></b>             |                      |                                |               |
| <i>Dieta</i>                       | 1                    | Perifiton                      | Dieta1        |
|                                    | 2                    | Diatomeas                      | Dieta2        |
|                                    | 3                    | CPOM (materia orgánica gruesa) | Dieta3        |
|                                    | 4                    | FPOM (materia orgánica fina)   | Dieta4        |
|                                    | 5                    | Partes de animales             | Dieta5        |
| <i>Grupo funcional alimenticio</i> | 1                    | Colector-recolector            | GFA1          |
|                                    | 2                    | Colector-filtrador             | GFA2          |
|                                    | 3                    | Herbívoro                      | GFA3          |
|                                    | 4                    | Predador                       | GFA4          |
|                                    | 5                    | Detritívoro                    | GFA5          |

**Tabla 2.** Atributos físico-químicos de los 15 sitios de estudio en la Reserva Ecológica Antisana (mirar la localidad de los sitios en la Fig. 1). Cond = Conductividad. Temp = Temperatura. Pfan = Índice de Pfanckuch. Dens = Densidad.

| Código | Sitio No. | Coordenadas UTM |          | Índice de glaciar | Parámetros del Índice de Glaciar |                                  |            |            |           | Invertebrados |            |                                     |    |
|--------|-----------|-----------------|----------|-------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------|------------|-----------|---------------|------------|-------------------------------------|----|
|        |           | X (long.)       | Y (lat.) |                   | Altitud (m.s.n.m.)               | Conduc ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) | Temp (NTU) | Turb (NTU) | Pfanckuch | pH            | Abundancia | Den Riqueza ( $\text{ind m}^{-2}$ ) |    |
| GL     | 2         | 815612          | 9948458  | 4521              | 0,93299                          | 15                               | 7,2        | 325        | 39        | 6,6           | 287        | 1148                                | 16 |
| GL     | 4         | 815010          | 9947128  | 4521              | 0,97225                          | 8,2                              | 4,2        | 511        | 32        | 7             | 340        | 1360                                | 15 |
| GL     | 8         | 814760          | 9945508  | 4496              | 0,96078                          | 4,3                              | 4,9        | 774        | 39        | 6,4           | 107        | 428                                 | 9  |
| GL     | 9         | 816437          | 9945235  | 4728              | 1                                | 1,6                              | 2,4        | 543        | 39        | 7,5           | 87         | 348                                 | 6  |
| GL     | 38        | 811078          | 9943872  | 4109              | 0,87685                          | 38,8                             | 9          | 284        | 23        | 7,31          | 58         | 232                                 | 15 |
| MX     | 42        | 810941          | 9943760  | 4093              | 0,63497                          | 167,2                            | 13,4       | 44         | 23        | 8             | 363        | 1452                                | 26 |
| MX     | 45        | 809877          | 9944066  | 4085              | 0,68299                          | 165,3                            | 9,8        | 32         | 25        | 7,2           | 994        | 3976                                | 32 |
| MX     | 46        | 811710          | 9945398  | 4193              | 0,86263                          | 22                               | 11,4       | 131        | 24        | 7,8           | 1231       | 4924                                | 27 |
| MX     | 49        | 809793          | 9943234  | 4045              | 0,70009                          | 142                              | 9,9        | 17         | 30        | 7,4           | 1495       | 5980                                | 29 |
| MX     | 30        | 808548          | 9940528  | 3930              | 0,67665                          | 163,2                            | 9,4        | 24,4       | 34        | 7,5           | 2969       | 11876                               | 36 |
| SB     | 13        | 809919          | 9943238  | 4050              | 0,61276                          | 154                              | 7,9        | 1,8        | 34        | 8,08          | 1732       | 6928                                | 34 |
| SB     | 28        | 811104          | 9942040  | 4009              | 0,48075                          | 270                              | 9,2        | 3,2        | 36        | 8,1           | 3072       | 12288                               | 37 |
| SB     | 39        | 811098          | 9943836  | 4110              | 0,34156                          | 303                              | 17         | 5          | 41        | 7,9           | 555        | 2220                                | 18 |
| SB     | 44        | 809890          | 9944154  | 4090              | 0,5948                           | 209                              | 9,6        | 10         | 40        | 7,1           | 2797       | 11188                               | 22 |
| SB     | 48        | 811707          | 9945446  | 4202              | 0,6748                           | 108                              | 12,2       | 4          | 33        | 8,5           | 1453       | 5812                                | 25 |

**Tabla 3.** Matriz de la abundancia relativa de las modalidades de rasgos funcionales en los 15 sitios de estudio de la REA.

| Código | Sitio No. | Rasgos de morfología |      |      |      |      |        |        |       |       |       |       |       |       |  |  |
|--------|-----------|----------------------|------|------|------|------|--------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--|--|
|        |           | Tam1                 | Tam2 | Tam3 | Tam4 | Tam5 | Formal | Forma2 | Casa1 | Casa2 | Resp1 | Resp2 | Resp3 | Resp4 |  |  |
| GL     | 2         | 0,06                 | 0,36 | 0,45 | 0,01 | 0,14 | 0,00   | 1,49   | 1,57  | 0,00  | 0,63  | 0,37  | 0,05  | 0,00  |  |  |
| GL     | 4         | 0,04                 | 0,91 | 0,06 | 0,01 | 0,10 | 0,01   | 1,46   | 1,57  | 0,00  | 0,17  | 0,93  | 0,02  | 0,00  |  |  |
| GL     | 8         | 0,07                 | 1,05 | 0,04 | 0,02 | 0,00 | 0,00   | 1,57   | 1,57  | 0,00  | 0,05  | 1,16  | 0,03  | 0,01  |  |  |
| GL     | 9         | 0,01                 | 1,42 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01   | 1,42   | 1,57  | 0,00  | 0,00  | 1,42  | 0,01  | 0,00  |  |  |
| GL     | 38        | 0,14                 | 0,10 | 0,69 | 0,02 | 0,10 | 0,21   | 0,92   | 1,25  | 0,05  | 0,54  | 0,43  | 0,05  | 0,02  |  |  |
| MX     | 42        | 0,36                 | 0,21 | 0,33 | 0,07 | 0,05 | 0,42   | 0,63   | 1,05  | 0,13  | 0,10  | 1,03  | 0,03  | 0,01  |  |  |
| MX     | 45        | 0,06                 | 0,35 | 0,48 | 0,07 | 0,07 | 0,39   | 0,67   | 1,36  | 0,02  | 0,14  | 0,94  | 0,02  | 0,03  |  |  |
| MX     | 46        | 0,35                 | 0,26 | 0,27 | 0,01 | 0,12 | 0,17   | 0,98   | 1,44  | 0,01  | 0,51  | 0,53  | 0,01  | 0,00  |  |  |
| MX     | 49        | 0,12                 | 0,27 | 0,60 | 0,03 | 0,02 | 0,48   | 0,57   | 1,04  | 0,14  | 0,09  | 1,14  | 0,00  | 0,00  |  |  |
| MX     | 30        | 0,07                 | 0,75 | 0,18 | 0,06 | 0,01 | 0,16   | 0,99   | 1,40  | 0,01  | 0,03  | 1,31  | 0,00  | 0,01  |  |  |
| SB     | 13        | 0,03                 | 0,43 | 0,29 | 0,21 | 0,06 | 0,10   | 1,12   | 1,02  | 0,15  | 0,12  | 1,05  | 0,01  | 0,01  |  |  |
| SB     | 28        | 0,26                 | 0,48 | 0,23 | 0,02 | 0,01 | 0,24   | 0,87   | 1,16  | 0,08  | 0,11  | 1,07  | 0,01  | 0,01  |  |  |
| SB     | 39        | 0,01                 | 0,01 | 0,24 | 0,56 | 0,20 | 0,25   | 0,85   | 1,23  | 0,06  | 0,24  | 0,83  | 0,02  | 0,00  |  |  |
| SB     | 44        | 0,03                 | 0,10 | 0,28 | 0,62 | 0,01 | 0,19   | 0,95   | 1,17  | 0,08  | 0,06  | 1,21  | 0,01  | 0,00  |  |  |
| SB     | 48        | 0,05                 | 0,40 | 0,12 | 0,36 | 0,09 | 0,06   | 1,22   | 1,20  | 0,07  | 0,19  | 0,93  | 0,01  | 0,00  |  |  |

Continuación Tabla 3.

| Código | Sitio<br>No. | Rasgos de movilidad |      |        |        |        |       |       |       |        |        |        |        |        |      |      |      |
|--------|--------------|---------------------|------|--------|--------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|------|------|------|
|        |              | Drv1                | Drv2 | Vuelo1 | Vuelo2 | Vuelo3 | Nado1 | Nado2 | Nado3 | Sustr1 | Sustr2 | Sustr3 | Sustr4 | Sustr5 |      |      |      |
| GL     | 2            | 0,42                | 0,64 | 0,44   | 0,45   | 0,14   | 1,57  | 0,00  | 0,00  | 0,00   | 0,00   | 0,20   | 0,00   | 0,11   | 0,20 | 0,00 | 0,77 |
| GL     | 4            | 0,97                | 0,18 | 0,99   | 0,05   | 0,11   | 1,46  | 0,01  | 0,00  | 0,00   | 0,14   | 0,01   | 0,00   | 0,58   | 0,14 | 0,01 | 0,32 |
| GL     | 8            | 1,21                | 0,07 | 1,21   | 0,05   | 0,02   | 1,43  | 0,00  | 0,01  | 0,01   | 0,05   | 0,00   | 0,00   | 0,48   | 0,05 | 0,00 | 0,51 |
| GL     | 9            | 1,42                | 0,01 | 1,57   | 0,00   | 0,00   | 1,57  | 0,00  | 0,00  | 0,00   | 0,00   | 0,00   | 0,00   | 1,36   | 0,00 | 0,00 | 0,02 |
| GL     | 38           | 0,32                | 0,76 | 0,58   | 0,30   | 0,16   | 0,76  | 0,12  | 0,19  | 0,19   | 0,24   | 0,00   | 0,00   | 0,26   | 0,24 | 0,00 | 0,32 |
| MX     | 42           | 0,43                | 0,63 | 1,03   | 0,03   | 0,11   | 0,79  | 0,10  | 0,20  | 0,19   | 0,03   | 0,01   | 0,01   | 0,54   | 0,03 | 0,01 | 0,26 |
| MX     | 45           | 0,89                | 0,22 | 0,88   | 0,06   | 0,17   | 0,50  | 0,08  | 0,46  | 0,44   | 0,13   | 0,02   | 0,02   | 0,11   | 0,13 | 0,02 | 0,33 |
| MX     | 46           | 0,45                | 0,60 | 0,94   | 0,05   | 0,15   | 0,77  | 0,14  | 0,17  | 0,16   | 0,44   | 0,01   | 0,01   | 0,11   | 0,44 | 0,01 | 0,31 |
| MX     | 49           | 0,89                | 0,23 | 1,15   | 0,03   | 0,06   | 0,44  | 0,09  | 0,50  | 0,50   | 0,03   | 0,00   | 0,00   | 0,16   | 0,03 | 0,00 | 0,33 |
| MX     | 30           | 1,12                | 0,10 | 1,07   | 0,06   | 0,07   | 0,88  | 0,01  | 0,22  | 0,22   | 0,03   | 0,00   | 0,00   | 0,10   | 0,03 | 0,00 | 0,71 |
| SB     | 13           | 0,80                | 0,28 | 0,75   | 0,05   | 0,27   | 0,59  | 0,14  | 0,31  | 0,31   | 0,03   | 0,00   | 0,00   | 0,20   | 0,03 | 0,00 | 0,49 |
| SB     | 28           | 0,65                | 0,41 | 1,22   | 0,01   | 0,05   | 1,10  | 0,11  | 0,23  | 0,22   | 0,15   | 0,01   | 0,01   | 0,23   | 0,15 | 0,01 | 0,41 |
| SB     | 39           | 0,82                | 0,28 | 0,23   | 0,00   | 0,87   | 0,13  | 0,16  | 0,78  | 0,78   | 0,13   | 0,09   | 0,09   | 0,06   | 0,13 | 0,09 | 0,02 |
| SB     | 44           | 1,08                | 0,12 | 0,37   | 0,02   | 0,68   | 0,14  | 0,09  | 0,87  | 0,87   | 0,01   | 0,00   | 0,00   | 0,13   | 0,01 | 0,00 | 0,09 |
| SB     | 48           | 0,81                | 0,28 | 0,48   | 0,03   | 0,53   | 0,58  | 0,10  | 0,36  | 0,35   | 0,10   | 0,04   | 0,04   | 0,12   | 0,10 | 0,04 | 0,41 |

Continuación Tabla 3.

| Código | Sitio |        | Rasgos de ecología |        |        |        |      |      |      |      |      |  |
|--------|-------|--------|--------------------|--------|--------|--------|------|------|------|------|------|--|
|        | No.   | Dieta1 | Dieta2             | Dieta3 | Dieta4 | Dieta5 | GFA1 | GFA2 | GFA3 | GFA4 | GFA5 |  |
| GL     | 2     | 0,00   | 0,00               | 0,00   | 1,19   | 0,07   | 0,51 | 0,45 | 0,00 | 0,07 | 0,00 |  |
| GL     | 4     | 0,00   | 0,00               | 0,00   | 1,23   | 0,06   | 1,07 | 0,05 | 0,01 | 0,06 | 0,00 |  |
| GL     | 8     | 0,00   | 0,00               | 0,01   | 1,09   | 0,10   | 1,03 | 0,03 | 0,00 | 0,10 | 0,01 |  |
| GL     | 9     | 0,00   | 0,00               | 0,00   | 1,57   | 0,00   | 1,42 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 |  |
| GL     | 38    | 0,00   | 0,00               | 0,05   | 0,94   | 0,14   | 0,30 | 0,30 | 0,23 | 0,14 | 0,05 |  |
| MX     | 42    | 0,00   | 0,30               | 0,16   | 0,48   | 0,09   | 0,29 | 0,01 | 0,47 | 0,09 | 0,16 |  |
| MX     | 45    | 0,00   | 0,00               | 0,12   | 0,98   | 0,05   | 0,43 | 0,05 | 0,37 | 0,05 | 0,11 |  |
| MX     | 46    | 0,00   | 0,00               | 0,03   | 0,68   | 0,35   | 0,44 | 0,05 | 0,15 | 0,37 | 0,03 |  |
| MX     | 49    | 0,00   | 0,01               | 0,15   | 0,89   | 0,06   | 0,28 | 0,02 | 0,51 | 0,06 | 0,15 |  |
| MX     | 30    | 0,00   | 0,00               | 0,07   | 1,11   | 0,02   | 0,79 | 0,00 | 0,19 | 0,02 | 0,07 |  |
| SB     | 13    | 0,00   | 0,01               | 0,36   | 0,60   | 0,07   | 0,43 | 0,05 | 0,11 | 0,07 | 0,36 |  |
| SB     | 28    | 0,00   | 0,14               | 0,10   | 0,65   | 0,16   | 0,36 | 0,01 | 0,39 | 0,16 | 0,10 |  |
| SB     | 39    | 0,00   | 0,00               | 0,55   | 0,40   | 0,09   | 0,15 | 0,06 | 0,18 | 0,09 | 0,55 |  |
| SB     | 44    | 0,00   | 0,00               | 0,71   | 0,32   | 0,03   | 0,11 | 0,02 | 0,19 | 0,03 | 0,71 |  |
| SB     | 48    | 0,00   | 0,00               | 0,34   | 0,58   | 0,12   | 0,47 | 0,08 | 0,02 | 0,12 | 0,34 |  |

**Tabla 4.** Valores de R obtenidos del ANOSIM (Análisis de similitud) de la diversidad funcional en las comunidades en los ríos de glaciar (GL), mixtos (MX) y de agua

subterránea (SB) del Antisana. Los sitios que tuvieron diferencias significativas se presentan con asterisco (\*).

|    | GL     | MX    | SB     |
|----|--------|-------|--------|
| GL | 0      | 0,44* | 0,632* |
| MX | 0,44*  | 0     | 0,244  |
| SB | 0,632* | 0,244 | 0      |

**Tabla 5.** Valores del SIMPER (contribución de las variables a la similitud) de las abundancias relativas de las modalidades de rasgos encontrados en los 15 ríos del Antisana. Se muestran los valores de la contribución, porcentaje acumulativo y abundancias relativas promedio en cada tipo de río.

| Rasgos<br>(modalidades) | Disimilitud promedio = 32,37 |                  |                             |                               |                                     |
|-------------------------|------------------------------|------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|
|                         | %<br>Contribución            | %<br>Acumulativo | Abundancia<br>prom. glaciár | Abundancia<br>prom.<br>mixtos | Abundancia<br>prom.<br>subterráneas |
| Nado1                   | 5,804                        | 5,804            | 0,935                       | 0,616                         | 0,454                               |
| Tam2                    | 5,438                        | 11,24            | 0,622                       | 0,353                         | 0,275                               |
| GFA1                    | 5,027                        | 16,27            | 0,702                       | 0,422                         | 0,296                               |
| Nado3                   | 4,857                        | 21,13            | 0,0398                      | 0,3                           | 0,47                                |
| Sustr1                  | 4,803                        | 25,93            | 0,0398                      | 0,294                         | 0,466                               |
| Dieta4                  | 4,587                        | 30,51            | 0,913                       | 0,718                         | 0,486                               |
| Vuelo1                  | 4,537                        | 35,05            | 0,749                       | 0,845                         | 0,533                               |
| Vuelo3                  | 4,14                         | 39,19            | 0,0857                      | 0,11                          | 0,443                               |
| Sustr2                  | 4,079                        | 43,27            | 0,469                       | 0,198                         | 0,148                               |
| Dieta3                  | 3,953                        | 47,22            | 0,0129                      | 0,106                         | 0,391                               |
| GFA5                    | 3,953                        | 51,18            | 0,0129                      | 0,106                         | 0,391                               |
| Drv2                    | 3,785                        | 54,96            | 0,308                       | 0,34                          | 0,268                               |
| Drv1                    | 3,784                        | 58,75            | 0,692                       | 0,66                          | 0,732                               |
| Tam3                    | 3,489                        | 62,23            | 0,233                       | 0,359                         | 0,23                                |
| Tam4                    | 3,417                        | 65,65            | 0,0116                      | 0,046                         | 0,338                               |
| Sustr5                  | 3,402                        | 69,05            | 0,365                       | 0,374                         | 0,276                               |

**Tabla 6.** Resumen de los resultados de las regresiones lineales entre las abundancias relativas de las modalidades de caracteres y el índice de glaciár.

| Variables dependientes | R <sup>2</sup> | P |
|------------------------|----------------|---|
|------------------------|----------------|---|

|                             |      |       |
|-----------------------------|------|-------|
| Tamaño 10-20 mm             | 0,41 | 0,01  |
| Sin capacidad para nadar    | 0,51 | 0,002 |
| Capacidad para nadar débil  | 0,48 | 0,004 |
| Capacidad para nadar fuerte | 0,6  | 0,001 |
| Nadador                     | 0,56 | 0,002 |
| Dieta CPOM                  | 0,52 | 0,002 |
| Dieta FPOM                  | 0,6  | 0,001 |
| Colector-recolector         | 0,52 | 0,002 |
| Desmenuzador (detritívoro)  | 0,52 | 0,002 |

**Tabla 7.** Modelos ajustados a la relación entre la divergencia funcional (Rao's QE) y el índice de glaciación (regresión lineal) y la diversidad funcional (FDp) y el índice de glaciación (regresión polinomial). Se presentan los valores de  $AIC_c$  para el ajuste. Los valores de FDp fueron estandarizados a una escala de 0 a 1.

| <b>Variables dependientes</b> | <b>R<sup>2</sup></b> | <b>P</b> | <b>AIC<sub>c</sub></b> | <b>Tipo de regresión</b> |
|-------------------------------|----------------------|----------|------------------------|--------------------------|
| FDp                           | 0,85                 | 0,001    | 69,03                  | Polinomial               |
| Rao's QE                      | 0,28                 | 0,05     | -50,43                 | Lineal                   |

## **10.ANEXOS**

**Anexo 1.** Matriz de las modalidades de los rasgos funcionales de los taxones de la REA (Modificado a partir de Poff *et al.*, 2006). Las abreviaciones y descripciones de las modalidades se pueden ver en la Tabla 1.

| Taxones                   | Abundancia | Morfología |       |      |      | Movilidad |       |      | Ecología |       |     |   |   |
|---------------------------|------------|------------|-------|------|------|-----------|-------|------|----------|-------|-----|---|---|
|                           |            | Tam        | Forma | Casa | Resp | Drv       | Vuelo | Nado | Sustr    | Dieta | GFA |   |   |
| <b>COLEOPTERA</b>         |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Curculionidae             |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Curculionidae sp1         | 2          | 2          | 1     | 1    | 3    | 1         | 2     | 2    | 2        | 2     | 3   | 5 | 5 |
| Curculionidae sp2         | 1          | 2          | 1     | 1    | 3    | 1         | 2     | 2    | 2        | 2     | 3   | 5 | 5 |
| Dytiscidae                |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Dytiscidae sp1            | 1          | 2          | 2     | 1    | 3    | 2         | 2     | 3    | 1        | 1     | 5   | 4 | 4 |
| Elmidae                   |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Neelmis</i> sp1_Larva  | 171        | 3          | 2     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 4   | 1 | 1 |
| <i>Neelmis</i> sp2_Larva  | 28         | 3          | 2     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 4   | 1 | 1 |
| <i>Neelmis</i> sp1_Adulto | 37         | 3          | 2     | 1    | 3    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 4   | 1 | 1 |
| <i>Neelmis</i> sp2_Adulto | 3          | 3          | 2     | 1    | 3    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 4   | 1 | 1 |
| Staphylinidae             |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Staphylinidae sp1         | 2          | 1          | 1     | 1    | 3    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 4   | 1 | 1 |
| Hydroscaphidae            | 2          | 1          | 2     | 1    | 2    | 2         | 2     | 2    | 1        | 1     | 3   | 3 | 3 |
| Scirtidae                 |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Prionocyphon</i> sp1   | 64         | 3          | 1     | 1    | 3    | 2         | 3     | 3    | 4        | 4     | 4   | 2 | 2 |
| <i>Prionocyphon</i> sp2   | 2          | 3          | 1     | 1    | 3    | 2         | 3     | 3    | 4        | 4     | 4   | 2 | 2 |
| <b>DIPTERA</b>            |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Ceratopogonidae           |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Alluaudomyia</i>       | 425        | 1          | 2     | 1    | 1    | 2         | 1     | 1    | 3        | 1     | 5   | 4 | 4 |
| Ceratopogonidae sp2       | 1          | 3          | 2     | 1    | 1    | 2         | 1     | 1    | 3        | 1     | 5   | 4 | 4 |
| <i>Stilobezzia</i> sp1    | 3          | 2          | 2     | 1    | 1    | 2         | 1     | 1    | 3        | 1     | 5   | 4 | 4 |

## Continuación Anexo 1.

| Taxones                 | Abundancia | Morfología |       |      |      | Movilidad |       |      | Ecología |       |     |   |   |
|-------------------------|------------|------------|-------|------|------|-----------|-------|------|----------|-------|-----|---|---|
|                         |            | Tam        | Forma | Casa | Resp | Drv       | Vuelo | Nado | Sustr    | Dieta | GFA |   |   |
| Blephariceridae         |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Blepharicera</i> sp1 | 159        | 1          | 1     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 2   | 3 | 3 |
| <i>Blepharicera</i> sp2 | 3          | 1          | 1     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 2        | 2     | 2   | 3 | 3 |
| Empididae               |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Chelifera</i> sp2    | 258        | 1          | 2     | 1    | 1    | 2         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| <i>Hemerodromia</i> sp1 | 12         | 1          | 2     | 1    | 1    | 2         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| Limoniidae              |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Molophilus</i> sp1   | 88         | 3          | 2     | 1    | 4    | 2         | 2     | 1    | 3        | 3     | 3   | 5 | 5 |
| <i>Molophilus</i> sp2   | 1          | 3          | 2     | 1    | 4    | 2         | 2     | 1    | 3        | 3     | 3   | 5 | 5 |
| <i>Geranomyia</i>       | 7          | 1          | 2     | 1    | 4    | 2         | 2     | 1    | 3        | 3     | 3   | 5 | 5 |
| Simuliidae              |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| <i>Simulium</i> sp1     | 395        | 3          | 2     | 1    | 1    | 2         | 2     | 1    | 5        | 4     | 4   | 2 | 2 |
| Muscidae                |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Muscidae sp1            | 34         | 1          | 2     | 1    | 3    | 1         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| Muscidae sp2            | 4          | 1          | 2     | 1    | 3    | 1         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| Muscidae sp3            | 5          | 1          | 2     | 1    | 3    | 1         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| Muscidae sp4            | 1          | 1          | 2     | 1    | 3    | 1         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| Muscidae sp7            | 1          | 1          | 2     | 1    | 3    | 1         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |
| Chironomidae            |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |   |
| Podonominae sp1         | 371        | 2          | 2     | 1    | 2    | 1         | 1     | 1    | 2        | 4     | 4   | 1 | 1 |
| Podonominae sp2         | 2          | 2          | 2     | 1    | 2    | 1         | 1     | 1    | 2        | 4     | 4   | 1 | 1 |
| Podonominae sp3         | 172        | 2          | 2     | 1    | 2    | 1         | 1     | 1    | 2        | 4     | 4   | 1 | 1 |
| Podonominae sp4         | 17         | 2          | 2     | 1    | 2    | 1         | 1     | 1    | 2        | 4     | 4   | 1 | 1 |
| Tanypodinae             | 310        | 2          | 2     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 3        | 5     | 5   | 4 | 4 |

## Continuación Anexo 1.

| Taxones                 | Abundancia | Morfología |       |      | Movilidad |     |       | Ecología |       |       |     |
|-------------------------|------------|------------|-------|------|-----------|-----|-------|----------|-------|-------|-----|
|                         |            | Tam        | Forma | Casa | Resp      | Drv | Vuelo | Nado     | Sustr | Dieta | GFA |
| Orthocladinae           | 5542       | 2          | 2     | 1    | 2         | 1   | 1     | 1        | 5     | 4     | 1   |
| Chironominae            | 241        | 1          | 2     | 1    | 2         | 2   | 2     | 1        | 2     | 4     | 1   |
| Diamesinae sp1          | 114        | 2          | 2     | 1    | 2         | 1   | 1     | 1        | 2     | 4     | 3   |
| Diamesinae sp2          | 166        | 2          | 2     | 1    | 2         | 1   | 1     | 1        | 2     | 4     | 3   |
| EPHEMEROPTERA           |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| Baetidae                |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| <i>Andesiops</i>        | 3176       | 3          | 1     | 1    | 2         | 1   | 1     | 3        | 1     | 4     | 3   |
| TRICHOPTERA             |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| Hydrobisiidae           |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| <i>Atopsyche</i> sp1    | 63         | 4          | 2     | 1    | 2         | 2   | 1     | 1        | 5     | 5     | 4   |
| <i>Cailloma</i> sp1     | 62         | 1          | 2     | 1    | 2         | 1   | 1     | 1        | 5     | 5     | 4   |
| Limnephilidae           |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| <i>Anomalocosmoecus</i> | 581        | 3          | 2     | 2    | 2         | 2   | 1     | 2        | 2     | 3     | 5   |
| Anomalopsychidae        |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| Contulma                | 263        | 1          | 2     | 1    | 2         | 2   | 1     | 2        | 2     | 2     | 3   |
| Helichopsychidae        | 5          | 2          | 2     | 2    | 1         | 2   | 1     | 1        | 5     | 4     | 1   |
| Glossosomatidae         |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| <i>Mortoniella</i>      | 140        | 1          | 2     | 2    | 1         | 2   | 1     | 1        | 5     | 2     | 3   |
| Leptoceridae            |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| <i>Nectopsyche</i>      | 11         | 1          | 2     | 2    | 2         | 2   | 1     | 2        | 2     | 3     | 5   |
| Hydroptilidae           |            |            |       |      |           |     |       |          |       |       |     |
| <i>Neotrichia</i> sp1   | 169        | 1          | 2     | 2    | 2         | 2   | 1     | 1        | 5     | 3     | 5   |
| <i>Neotrichia</i> sp2   | 1          | 1          | 2     | 2    | 2         | 2   | 1     | 1        | 5     | 3     | 5   |
| <i>Ochrotrichia</i>     | 115        | 1          | 2     | 2    | 2         | 2   | 1     | 1        | 5     | 3     | 5   |

## Continuación Anexo 1.

| Taxones             | Abundancia | Morfología |       |      |      | Movilidad |       |      | Ecología |       |     |   |  |
|---------------------|------------|------------|-------|------|------|-----------|-------|------|----------|-------|-----|---|--|
|                     |            | Tam        | Forma | Casa | Resp | Drv       | Vuelo | Nado | Sustr    | Dieta | GFA |   |  |
| PLECOPTERA          |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Gripopterygidae     |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| <i>Claudioperla</i> | 84         | 3          | 1     | 1    | 2    | 2         | 1     | 2    | 2        | 2     | 3   | 5 |  |
| LEPIDOPTERA         |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Crambidae           |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| <i>Synclita</i> sp1 | 4          | 1          | 2     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 3        | 3     | 3   | 5 |  |
| Noctuidae           |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| <i>Nonagria</i> sp2 | 1          | 1          | 2     | 1    | 2    | 2         | 1     | 1    | 3        | 3     | 3   | 5 |  |
| AMPHIPODA           |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Hyallelidae         |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| <i>Hyallega</i>     | 3098       | 4          | 2     | 1    | 2    | 1         | 3     | 3    | 1        | 3     | 3   | 5 |  |
| VENEROIDA           |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Bivalvia            |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| <i>Sphaeriidae</i>  | 22         | 5          | 2     | 2    | 1    | 2         | 3     | 1    | 4        | 4     | 4   | 2 |  |
| CRUSTACEA           |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Ostracoda           | 161        | 3          | 2     | 2    | 1    | 2         | 3     | 1    | 2        | 4     | 4   | 2 |  |
| ARHYNCHOBDELLIDA    |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Hirudinidae         |            |            |       |      |      |           |       |      |          |       |     |   |  |
| Hirudinea sp1       | 73         | 5          | 1     | 1    | 1    | 2         | 3     | 2    | 4        | 5     | 4   |   |  |
| Hirudinea sp2       | 18         | 5          | 1     | 1    | 1    | 2         | 3     | 2    | 4        | 5     | 4   |   |  |
| Hirudinea sp3       | 4          | 5          | 1     | 1    | 1    | 2         | 3     | 2    | 4        | 5     | 4   |   |  |

## Continuación Anexo 1.

| Taxones        | Morfología |       |      |      |     | Movilidad |      |       | Ecología |     |   |
|----------------|------------|-------|------|------|-----|-----------|------|-------|----------|-----|---|
|                | Tam        | Forma | Casa | Resp | Drv | Vuelo     | Nado | Sustr | Dieta    | GFA |   |
| LUMBRICULIDA   |            |       |      |      |     |           |      |       |          |     |   |
| Lumbriculidae  | 356        | 5     | 2    | 1    | 1   | 2         | 3    | 2     | 3        | 4   | 1 |
| NEMATODA       |            |       |      |      |     |           |      |       |          |     |   |
| Nematoda       | 24         | 4     | 2    | 1    | 1   | 2         | 3    | 1     | 3        | 5   | 4 |
| HAPLOTAXIDA    |            |       |      |      |     |           |      |       |          |     |   |
| Naididae sp1   | 99         | 5     | 2    | 1    | 1   | 2         | 3    | 1     | 3        | 4   | 1 |
| Naididae sp2   | 7          | 5     | 2    | 1    | 1   | 2         | 3    | 1     | 3        | 4   | 1 |
| SERIATA        |            |       |      |      |     |           |      |       |          |     |   |
| Planariidae    | 212        | 5     | 2    | 1    | 1   | 2         | 3    | 1     | 2        | 5   | 4 |
| TROMBIDIFORMES |            |       |      |      |     |           |      |       |          |     |   |
| Hydracarina    | 146        | 1     | 2    | 1    | 1   | 1         | 3    | 2     | 2        | 5   | 4 |

**Anexo 2.** Medidas de diversidad de los macroinvertebrados presentados como promedios y rangos (mínimos y máximos) encontrados en los ríos de glaciario, mixtos y de aguas subterráneas de la Reserva Ecológica Antisana (REA).

| <b>Taxones</b>            | <b>Ríos de glaciario</b> | <b>Ríos mixtos</b> | <b>Ríos aguas subterráneas</b> |
|---------------------------|--------------------------|--------------------|--------------------------------|
| <b>COLEOPTERA</b>         |                          |                    |                                |
| Curculionidae             |                          |                    |                                |
| Curculionidae sp1         | 1                        | 1                  | 0                              |
| Curculionidae sp2         | 0                        | 0                  | 1                              |
| Dytiscidae                |                          |                    |                                |
| Dytiscidae sp1            | 1                        | 0                  | 0                              |
| Elmidae                   |                          |                    |                                |
| <i>Neelmis</i> sp1_Larva  | 5                        | 98                 | 68                             |
| <i>Neelmis</i> sp2_Larva  | 2                        | 17                 | 9                              |
| <i>Neelmis</i> sp1_Adulto | 2                        | 16                 | 19                             |
| <i>Neelmis</i> sp2_Adulto | 0                        | 3                  | 0                              |
| Staphylinidae             |                          |                    |                                |
| Staphylinidae sp1         | 2                        | 0                  | 0                              |
| Hydroscaphidae            | 0                        | 1                  | 1                              |
| Scirtidae                 |                          |                    |                                |
| <i>Prionocyphon</i> sp1   | 0                        | 28                 | 36                             |
| <i>Prionocyphon</i> sp2   | 0                        | 2                  | 0                              |
| <b>DIPTERA</b>            |                          |                    |                                |
| Ceratopogonidae           |                          |                    |                                |
| <i>Alluaudomyia</i>       | 6                        | 404                | 15                             |
| Ceratopogonidae sp2       | 0                        | 1                  | 0                              |
| <i>Stilobezzia</i> sp1    | 0                        | 1                  | 2                              |
| Blephariceridae           |                          |                    |                                |
| <i>Blepharicera</i> sp1   | 0                        | 97                 | 62                             |
| <i>Blepharicera</i> sp2   | 0                        | 0                  | 3                              |
| Empididae                 |                          |                    |                                |
| <i>Chelifera</i> sp2      | 3                        | 72                 | 183                            |
| <i>Hemerodromia</i> sp1   | 3                        | 4                  | 5                              |
| Limoniidae                |                          |                    |                                |
| <i>Molophilus</i> sp1     | 2                        | 52                 | 34                             |
| <i>Molophilus</i> sp2     | 1                        | 0                  | 0                              |
| <i>Geranomyia</i>         | 0                        | 1                  | 6                              |
| Simuliidae                |                          |                    |                                |
| <i>Simulium</i> sp1       | 160                      | 107                | 128                            |

## Continuación Anexo 2 .

| <b>Taxones</b>          | <b>Ríos de<br/>glaciar</b> | <b>Ríos mixtos</b> | <b>Ríos aguas<br/>subterráneas</b> |
|-------------------------|----------------------------|--------------------|------------------------------------|
| Muscidae                |                            |                    |                                    |
| Muscidae sp1            | 21                         | 3                  | 10                                 |
| Muscidae sp2            | 0                          | 1                  | 3                                  |
| Muscidae sp3            | 0                          | 1                  | 4                                  |
| Muscidae sp4            | 1                          | 0                  | 0                                  |
| Muscidae sp7            | 0                          | 1                  | 0                                  |
| Chironomidae            |                            |                    |                                    |
| Podonominae sp1         | 296                        | 43                 | 32                                 |
| Podonominae sp2         | 0                          | 0                  | 2                                  |
| Podonominae sp3         | 31                         | 70                 | 71                                 |
| Podonominae sp4         | 17                         | 0                  | 0                                  |
| Tanypodinae             | 0                          | 18                 | 292                                |
| Orthocladinae           | 203                        | 2918               | 2421                               |
| Chironominae            | 0                          | 179                | 62                                 |
| Diamesinae sp1          | 6                          | 93                 | 15                                 |
| Diamesinae sp2          | 1                          | 31                 | 134                                |
| EPHEMEROPTERA           |                            |                    |                                    |
| Baetidae                |                            |                    |                                    |
| <i>Andesiops</i>        | 11                         | 1750               | 1415                               |
| TRICHOPTERA             |                            |                    |                                    |
| Hydrobisiidae           |                            |                    |                                    |
| <i>Atopsyche</i> sp1    | 1                          | 19                 | 43                                 |
| <i>Cailloma</i> sp1     | 12                         | 30                 | 20                                 |
| Limnephilidae           |                            |                    |                                    |
| <i>Anomalocosmoecus</i> | 0                          | 164                | 417                                |
| Anomalopsychidae        |                            |                    |                                    |
| <i>Contulma</i>         | 0                          | 0                  | 263                                |
| Helichopsychidae        | 0                          | 0                  | 5                                  |
| Glossosomatidae         |                            |                    |                                    |
| <i>Mortoniella</i>      | 0                          | 36                 | 104                                |
| Leptoceridae            |                            |                    |                                    |
| <i>Nectopsyche</i>      | 0                          | 1                  | 10                                 |
| Hydroptilidae           |                            |                    |                                    |
| <i>Neotrichia</i> sp1   | 0                          | 25                 | 144                                |
| <i>Neotrichia</i> sp2   | 0                          | 0                  | 1                                  |
| <i>Ochrotrichia</i>     | 1                          | 86                 | 28                                 |
| PLECOPTERA              |                            |                    |                                    |
| Gripopterygidae         |                            |                    |                                    |
| <i>Claudioperla</i>     | 0                          | 28                 | 56                                 |
| LEPIDOPTERA             |                            |                    |                                    |
| Crambidae               |                            |                    |                                    |
| <i>Synclita</i> sp1     | 0                          | 1                  | 3                                  |
| Noctuidae               |                            |                    |                                    |
| <i>Nonagria</i> sp2     | 0                          | 1                  | 0                                  |

## Continuación Anexo 2 .

| Taxones                 | Ríos de glaciár | Ríos mixtos       | Ríos aguas subterráneas |
|-------------------------|-----------------|-------------------|-------------------------|
| <b>AMPHIPODA</b>        |                 |                   |                         |
| Hyallelidae             |                 |                   |                         |
| <i>Hyallela</i>         | 0               | 290               | 2808                    |
| <b>VENEROIDA</b>        |                 |                   |                         |
| Bivalvia                |                 |                   |                         |
| <i>Sphaeriidae</i>      | 0               | 5                 | 17                      |
| <b>CRUSTACEA</b>        |                 |                   |                         |
| Ostracoda               | 2               | 13                | 146                     |
| <b>ARHYNCHOBDELLIDA</b> |                 |                   |                         |
| Hirudinidae             |                 |                   |                         |
| Hirudinea sp1           | 0               | 4                 | 69                      |
| Hirudinea sp2           | 0               | 1                 | 17                      |
| Hirudinea sp3           | 2               | 2                 | 0                       |
| <b>LUMBRICULIDA</b>     |                 |                   |                         |
| Lumbriculidae           | 6               | 204               | 146                     |
| <b>NEMATODA</b>         |                 |                   |                         |
| Nematoda                | 9               | 7                 | 8                       |
| <b>HAPLOTAXIDA</b>      |                 |                   |                         |
| Naididae sp1            | 71              | 12                | 16                      |
| Naididae sp2            | 0               | 0                 | 7                       |
| <b>SERIATA</b>          |                 |                   |                         |
| Planariidae             | 0               | 53                | 159                     |
| <b>TROMBIDIFORMES</b>   |                 |                   |                         |
| Hydracarina             | 0               | 57                | 89                      |
| <b>Riqueza</b>          | 12,2 (9-16)     | 30 (26-36)        | 27,2 (18-37)            |
| <b>Abundancia</b>       | 175,8 (58-340)  | 1410,4 (363-2969) | 1921,8(555-3072)        |

**Anexo 3.** Relaciones entre el porcentaje de individuos con una modalidad de caracteres y el índice de glaciár.

## Tamaño

