

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Hábitos alimenticios de macroinvertebrados en dos ríos
de una cuenca glaciar.**

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

GABRIELA ESTEFANÍA RIVADENEIRA BARBA

Quito, 2019

CERTIFICADO

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Gabriela Estefanía Rivadeneira Barba ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Verónica Crespo-Pérez, PhD

Directora de la disertación

Quito, 26 de Marzo del 2019

DEDICATORIA

A mis padres, a mis hermanas y al Amaru.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres por el apoyo absoluto, por su amor incondicional, su paciencia, su ejemplo a lo largo de mi vida y por no perder la fe en mí. A mis hermanas Andrea y María José por ser mi ejemplo e inspiración, por estar conmigo en los malos momentos y también en los buenos.

Agradezco a mi directora PhD. Verónica Crespo-Pérez por abrirme las puertas de su laboratorio, por ser una guía durante todas las fases de este estudio, por brindarme su conocimiento y sus consejos. A Fernanda Checa y Álvaro Barragán por sus sugerencias y comentarios durante la última fase del estudio.

También agradezco a Patricio Andino y a Rodrigo Espinosa por su ayuda incondicional durante la fase de campo, de laboratorio, por sus consejos, su paciencia y sobre todo por su apoyo durante los análisis. Al Laboratorio de Entomología de la PUCE y a mis amigos.

Finalmente, agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por las enseñanzas, las instalaciones y los equipos que permitieron llevar a cabo el estudio. Esta tesis forma parte del estudio: “Efecto del rápido retroceso glaciar sobre la biodiversidad en ecosistemas tropicales de altura” financiado por la PUCE (proyecto M13434) y por el Laboratorio Mixto Internacional (LMI) GREATICE del IRD.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
4. MATERIALES Y MÉTODOS	10
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	10
4.2. VARIABLES AMBIENTALES	10
4.3. FUENTES DE ALIMENTACIÓN PRIMARIA	11
4.4. MUESTREO DE MACROINVERTEBRADOS	11
4.5. CONTENIDOS INTESTINALES	12
4.6. GRUPOS FUNCIONALES ALIMENTICIOS.....	13
4.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	13
5. RESULTADOS.....	15
5.1. VARIABLES AMBIENTALES Y FUENTES DE ALIMENTO	15
5.2. DIETA DE LOS MACROINVERTEBRADOS	16
5.3. GRUPOS FUNCIONALES ALIMENTICIOS.....	17
6. DISCUSIÓN.....	18
6.1. VARIABLES AMBIENTALES Y FUENTES DE ALIMENTO	18
6.2. DIETA DE LOS MACROINVERTEBRADOS	20
6.3. GRUPOS FUNCIONALES ALIMENTICIOS.....	20
7. CONCLUSIONES	23
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
9. FIGURAS.....	32
10. TABLAS.....	39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Contorno del glaciar del volcán Carihuairazo entre 1956 y 2017.....	33
Figura 2. Sitios de estudio en los dos ríos.....	34
Figura 3. Variables ambientales en siete sitios de muestreo A) Turbidez, B) Conductividad, C) Temperatura del aire, D) pH y E) Variación de la clorofila α en siete sitios de muestreo F) Variación del CPOM en siete sitios de muestreo.	35
Figura 4. Composición relativa del alimento observado en los contenidos intestinales de macroinvertebrados de siete sitios de muestreo en el nevado Carihuairazo.....	36
Figura 5. Composición relativa del alimento observado en los contenidos intestinales de macroinvertebrados, los sitios de cada río fueron agrupados por río glaciar (G) y río ex glaciar (ExG).	37
Figura 6. Dendograma de los grupos funcionales alimenticios, la presencia de cada grupo funcional se muestra en porcentajes cada sitio de muestreo..	38

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. GLM para clorofila α	40
Tabla 2. GLM clorofila α	40
Tabla 3. GLM para MOA	41
Tabla 4. GLM para MOA.	41
Tabla 5. Estimados y valores p de las variables ambientales que mejor explican la variación de clorofila α en los GLMs.....	42
Tabla 6. Estimados y valores p de las variables ambientales que mejor explican la variación de MOA α en los GLMs.....	42
Tabla 7. Análisis de los contenidos intestinales.....	43

1. RESUMEN

Las cuencas glaciares albergan ríos de distinto origen: glaciar, vertiente o precipitación, que presentan diferencias importantes en sus condiciones hidrológicas y físico-químicas. Los ríos de origen glaciar presentan condiciones hostiles como baja temperaturas y conductividad, elevada turbidez y nivel de variación temporal del flujo y baja riqueza de especies. En cambio, los ríos de vertiente o precipitación poseen condiciones más estables, temperaturas y conductividad más elevadas, menor turbidez y nivel de variación del flujo y mayor riqueza de especies. Sin embargo, no se conoce bien qué variables ambientales influyen sobre las fuentes de alimento y se sabe muy poco sobre los hábitos alimenticios de los macroinvertebrados en ríos tropicales de glaciar. La escasa información sobre la dieta de macroinvertebrados proviene de regiones templadas y los pocos estudios realizados en los Andes sugieren que en ambientes hostiles los macroinvertebrados poseen gran flexibilidad para obtener su alimento y que la dieta puede variar ontogénica o temporalmente.

En el presente estudio, realizado en un río de origen glaciar y otro de vertiente y drenaje, en una cuenca glaciar de los Andes tropicales, evaluamos con modelos lineares generalizados, la influencia de variables físico-químicas sobre las fuentes de alimentación. Además, determinamos la composición de la dieta, el nivel trófico y el grupo funcional alimenticio de macroinvertebrados encontrados en siete puntos de los dos ríos. Los resultados mostraron que ninguna variable ambiental explica la distribución de clorofila α mejor que el azar. En cambio, la cantidad de materia orgánica alóctona, está influenciada por el origen del río y su interacción con el pH. Encontramos que las dietas de los macroinvertebrados tienen alto nivel de solapamiento dentro y entre ríos y que los recursos más consumidos son: mirofiton, materia orgánica amorfa (MOA) y FPOM (materia orgánica particulada fina) y los menos consumidos: diatomeas y perifiton. Observamos que en el río de origen glaciar solo están presentes dos grupos funcionales alimenticios, mientras que en el río de vertiente habitan macroinvertebrados pertenecientes a nueve grupos funcionales alimenticios.

Este estudio presenta información inédita sobre la dieta y los hábitos alimenticios de macroinvertebrados bentónicos en cuencas glaciares tropicales. Esta información contribuye a

un mejor conocimiento sobre el funcionamiento de ecosistemas hostiles, poco diversos y fuertemente amenazados.

Palabras clave: Andes; grupo funcional alimenticio; influencia glaciario; nivel trófico; productividad primaria.

2. ABSTRACT

Glacierized catchments harbor streams with different water sources: glacier, spring or rain-fed streams, which exhibit differences in their hydrological and physico-chemical conditions. The glacier-fed streams present hostile conditions such as low water temperature and conductivity, high turbidity and temporal variation in flow and low species richness. On the other hand, spring-fed streams present more stable conditions, higher water temperature and conductivity, lower turbidity and variation in flow, and higher species richness. However, in glacierized catchments in the tropics there is scarce knowledge about the influence of environmental variables on food sources or about the eating habits of macroinvertebrates. The limited information about macroinvertebrate diet comes from temperate regions and the few studies carried out in the Andes suggest that in such hostile environments, macroinvertebrates tend to a generalistic diet and that their stomach contents may vary ontogenetically or temporarily.

In the present study, we used a Generalized Linear Modeling approach to evaluate the influence of physico-chemical variables on food sources in two streams, one glacier-fed and another spring and rain-fed, in a glacierized catchments in the tropical Andes. Additionally, at both streams we determined the composition of the diet and the functional feeding group of macroinvertebrates found in seven points along the two streams. Our results showed that no environmental variable explained the variation in chlorophyll α better than chance. In contrast, the amount of allochthonous organic matter was influenced by the origin of the stream glacier and its interaction with pH. We found that there was a strong overlap in the diets of macroinvertebrates both within and between the streams and that the most consumed resources were microfiton, amorphous organic matter, and FPOM (fine particulate organic matter) and the least consumed were diatoms and perifiton. Finally, we found only two functional feeding groups in the glacier-fed stream and nine in the spring-fed stream.

This study presents unpublished information about the diet and feeding habits of benthic macroinvertebrates in tropical glacial basins. This information contributes to a better knowledge about the functioning of hostile ecosystems, little diverse and strongly threatened.

Key words: Andes: functional feeding group: glacier influence: trophic level: primary production.

3. INTRODUCCIÓN

La mayor parte de los glaciares se encuentran a latitudes altas, pero también en zonas montañosas de latitudes más bajas (Petts, Milner, Brittain, Castella, y E, 2001). Entre los glaciares de montaña, el 5% está en zonas tropicales de Sudamérica, África y Nueva Guinea (Francou, Ramirez, Cáceres, y Mendoza, 2000). Los glaciares tropicales se encuentran sobre los 4500 msnm y más del 99% de ellos están en la cordillera de los Andes (Francou, 2013), en Perú (71.1%), Bolivia (20.4%), Ecuador (4.1%), Colombia (3.9%) y Venezuela (0.09%). El Ecuador posee una cobertura glaciaria de 50 km² aproximadamente, concentrada en los volcanes Cotopaxi, Antisana, Chimborazo, Altar, Cayambe, Ilinizas y Carihuaizaro (Francou et al., 2012)

A pesar de representar menos del 0.5% del volumen total de hielo en la Tierra, los glaciares de montaña son críticos para el suministro de agua a ecosistemas alpinos, de páramo y a poblaciones humanas de valles más bajos (Casassa, G., López, P., Pouyaud, B, y Escobar, F, 2009). Además, los glaciares desempeñan un rol importante en la regulación del ciclo hidrológico, pues reciben precipitaciones sólidas en forma de nieve o granizo que se acumulan en la parte superior y liberan agua por fusión (Francou et al., 2012). De esta forma, reflejan estados sucesivos de la atmósfera (precipitación, radiación solar, temperatura, humedad, vientos) y son indicadores muy sensibles de las variaciones del clima y centinelas del cambio climático global (Dangles et al., 2017). Además, son reservorios naturales de agua en forma sólida y fuente significativa de recarga para ríos y lagos, especialmente durante épocas cálidas y secas, cuando otras fuentes de agua escasean (Francou, 2013). Así, en algunas regiones, como los Himalayas y los Andes, la escorrentía glaciaria es un elemento esencial para el balance hídrico y para asegurar el suministro de agua potable, el desarrollo de actividades agrícolas y ganaderas, la generación de energía y la integridad de los ecosistemas (Francou et al., 2012; Cauvy-Fraunié, S., Espinosa, R., Andino, P., Dangles, O y Jacobsen, D, 2014; Field et al., 2014).

Los ríos de altura alimentados por glaciares se caracterizan por tener bajas temperaturas (<4°C), alta turbidez, baja conductividad, alta variación temporal de flujo y temperatura del agua y frecuentes disturbios del lecho. Esto los hace físicamente inestables y

hostiles para la vida acuática (Petts et al., 2001; Jacobsen y Dangles, 2012; Cauvy-Fraunié et al., 2014). Adicionalmente, el régimen del caudal en estos ríos está fuertemente ligado a las dinámicas de derretimiento de los glaciares. En zonas templadas la descarga varía con las estaciones, con flujo mínimo en invierno y máximo en verano, con picos diurnos de máximo caudal (Schutz, C., Wallinger, M., Burger, R y Fureder, L., 2001). En cambio, en los ríos alimentados por glaciares en los trópicos, la variación del caudal es diaria, ligada al derretimiento diurno y al congelamiento nocturno del glaciar, a lo largo de todo el año (Dangles, O., Andino, P., Espinosa, R., Hamerlík, L., y Cadier, E., 2010; Cauvy-Fraunié, S., Condom, T., Rabatel, A., Villacís, M., Jacobsen, D y Dangles, O., 2013). Estos ciclos diarios varían en amplitud de un día al otro, dependiendo de la temperatura del aire, precipitación y viento (Jacobsen y Dangles, 2017), haciendo de estos ríos, ambientes hostiles e impredecibles. Además, las condiciones ambientales varían a lo largo de estos ríos, con un incremento en la temperatura, estabilidad del canal y conductividad del agua y una disminución en la cantidad de sólidos suspendidos y turbidez, a medida que su cauce se aleja de los glaciares (Petts et al., 2001; Favier et al., 2010). Las cuencas con influencia de glaciares, normalmente albergan también ríos alimentados por otras fuentes de agua (e.g. aguas subterráneas, precipitación), los cuales presentan condiciones ambientales drásticamente distintas a los alimentados por glaciares (Ward, 1994). Por ejemplo, estos ríos son más estables, presentan una estacionalidad de flujo ligada a las precipitaciones, la turbidez del agua es menor, y su temperatura y conductividad son mayores (Jacobsen y Rodersen, 2008).

En los ríos, la energía disponible para los consumidores proviene de dos fuentes principales: 1) de la producción primaria por algas, diatomeas, perifiton y otros productores primarios (producción autóctona) y 2) materia orgánica muerta proveniente de la ribera (producción alóctona) (Dudgeon, 2008). La importancia relativa de una u otra fuente influye fuertemente sobre la estructura funcional alimenticia de las comunidades de macroinvertebrados que habitan en los ríos, y la complejidad y extensión de las redes tróficas líticas (Death, 2002; Fugère, V., Andino, P., Espinosa, R., Antheleme, F., Jacobsen, D y Dangles, O., 2012). Los ríos tropicales de cuencas glaciares que reciben agua de distinto origen (lluvia, vertiente o glaciar) probablemente presentan diferencias en cuanto a su fuente de alimentación primaria, aunque, hasta lo que conocemos, ningún estudio ha tratado esto de forma explícita. En ríos de glaciar la elevada turbidez podría limitar la tasa fotosintética,

mientras que en los ríos de vertiente o precipitación, la baja turbidez permitiría que esta sea mayor, generando así, menor producción autóctona en los ríos de glaciar que en los de vertiente. Sin embargo, algunos estudios han revelado que esto no siempre ocurre, pues los ríos con mayor influencia glaciar, se encuentran muchas veces a altitudes elevadas y por lo tanto reciben altos niveles de radiación solar (Cadbury, S., Milner, A y Hannah, D., 2011; Kuhn et al., 2011).

Las fuentes alóctonas también varían a lo largo de los ríos. En sitios muy altos, cerca del glaciar, con poco o nada de vegetación ribereña, su disponibilidad es casi nula, pero río abajo, con mayor densidad de vegetación ribereña este aporte aumenta (Jacobsen y Dangles, 2017).

Basados en el tipo de alimento que consumen los macroinvertebrados y en cómo lo obtienen, se los clasifica en grupos funcionales alimenticios, los cuales se relacionan con adaptaciones morfológicas y comportamentales (Tomanova, Goitia, y Helešic, 2006). Estos grupos funcionales son: 1) trituradores, los cuales se alimentan desgarrando o triturando materia orgánica gruesa (CPOM por sus siglas en inglés), 2) colectores, que se alimentan recolectando materia orgánica fina disuelta (FPOM por sus siglas en inglés), 3) raspadores, que se alimentan raspando el perifiton de piedras de río 4) filtradores, que remueven partículas desde la columna de agua y 5) depredadores que se alimentan de otros animales (Tomanova et al., 2006; Allan y Castillo, 2007; Motta, A., Ortega, L., Niño, Y y Araguren, R., 2016). Los estudios sobre los hábitos alimenticios de macroinvertebrados en ríos tropicales de cuencas glaciares son escasos, pero los pocos estudios realizados sugieren que poseen gran flexibilidad para obtener su alimento, y que algunos son capaces de ocupar más de un nivel trófico (Crosby, 1975; Tomanova et al., 2006; Thorp, R., Monroe, J., Thorp, E., Wellnitz, T y Poff, N., 2007; Dudgeon, 2008; Andino, 2014).

Estudios realizados en los Andes, revelan también a la escasez de depredadores como características importantes de las redes tróficas en ríos de glaciar (Tomanova et al., 2006; Andino, 2014; Jacobsen y Dangles, 2017). Finalmente, la información sobre el número de grupos funcionales alimenticios a lo largo de ríos glaciares es escasa, pero un estudio realizado en Alaska revela que este número aumenta significativamente con la distancia al glaciar (Brown y Milner, 2012).

El presente trabajo pretende sortear la brecha de conocimiento acerca de los hábitos alimenticios de macroinvertebrados en ríos tropicales de cuencas glaciares. Para esto, estudiamos la disponibilidad de fuentes de alimento, la dieta y la composición de grupos funcionales alimenticios de comunidades de macroinvertebrados en siete puntos de muestreo en dos ríos, uno alimentado por deshielo y otro de vertiente y drenaje (el cual probablemente estuvo conectado al glaciar hace más de cincuenta años (Figura 1)), en una montaña con glaciar en los Andes de Ecuador. Evaluamos la influencia de variables ambientales sobre la disponibilidad de las fuentes alimenticias primarias (autóctona y alóctona), determinamos la dieta de los macroinvertebrados y su variación entre y dentro de los ríos y finalmente, asignamos grupos funcionales alimenticios a los macroinvertebrados y determinamos su distribución a lo largo de los dos ríos estudiados.

La información generada en este estudio podría servir de base para futuros estudios sobre el funcionamiento de estos ecosistemas altamente amenazados por el cambio climático y el retroceso glaciar y para predecir los efectos de estos cambios sobre las fuentes y los grupos funcionales alimenticios. Esta información podría ser de utilidad, además, para desarrollar estrategias de manejo, mitigación o adaptación a los efectos del cambio climático sobre las cuencas glaciares. Los glaciares tropicales de los Andes están retrocediendo rápidamente (Francou y Coudrain, 2005), trayendo efectos sobre la biodiversidad y las condiciones ambientales (Hagg, W., Braun, L., Kuhn, M y Nesgaard, T., 2007) y reduciendo la capacidad de estos ecosistemas para almacenar carbono y convirtiéndolos en fuente de gases con efecto invernadero (Anderson et al., 2017). Este fenómeno afectaría alrededor de 40 millones de personas que están ligadas al funcionamiento de los ecosistemas andinos tropicales como fuente de agua dulce, alimento, importancia cultural, entre otros servicios (Josse et al., 2009).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Evaluar los hábitos alimenticios de macroinvertebrados en dos ríos de una cuenca glaciar en el nevado Carhuairazo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

Determinar cómo varía la disponibilidad de fuentes de alimentación primaria dentro y entre ríos y la influencia de variables ambientales sobre esta variación.

Establecer diferencias en la dieta de los macroinvertebrados de siete sitios de muestreo en dos ríos de una cuenca glaciar del nevado Carhuairazo, uno de origen glaciar y otro de vertiente y drenaje.

Definir la distribución de los grupos funcionales de alimentación a lo largo de los sitios de muestreo.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El Carihuairazo es un volcán extinto de 5020 m de altitud, ubicado en la provincia de Tungurahua, 22 km al suroeste de la ciudad de Ambato, en la cordillera Occidental del Ecuador (1°.24'25''S 78°45'00''O) (Vásconez, F., Vásconez, P., Mothes, P., 2016). La temperatura del aire en el área de estudio varía desde los 0,5 °C hasta los 15,7 °C, con un promedio de 5,9 °C.

Esta investigación forma parte del estudio a largo plazo “Efecto del rápido retroceso glaciar sobre la biodiversidad en ecosistemas tropicales de altura” que se realiza desde el año 2015 en dos ríos del volcán Carihuairazo, uno de origen glaciar y otro de vertiente y drenaje. Este estudio recopila periódicamente (tres veces al año) datos cuantitativos sobre comunidades de macroinvertebrados acuáticos y datos ambientales en siete puntos de muestreo: 4 en el río de glaciar y 3 en el de vertiente y drenaje, ubicados a lo largo de un gradiente altitudinal, desde los 4600 a los 4720 msnm (Figura 2).

En los puntos de muestreo más altos dominan extensos arenales y la escasa vegetación está formada por líquenes y musgos. En los puntos más bajos se observan almohadillas del género *Xenophyllum*, arbustos de la especie *Chuquiraga jussieui* y *Loricaria* sp., subarbustos de los géneros *Astragalus*, *Baccharis*, *Valeriana* y herbáceas como *Calamagrostis* y *Agrostis*, *Azorella*, *Hypochaeris*, *Senecio*, *Culcitium*, *Werneria*, entre otras (ECOLAP y MAE, 2007; Rosero, 2018).

4.2. VARIABLES AMBIENTALES

A partir del año 2015 hasta la actualidad, en cada punto de muestreo se han medido variables ambientales puntuales, como turbidez, potencial de hidrógeno (pH), conductividad y concentración y saturación de oxígeno en el agua utilizando medidores portátiles WTW (WTW, Munich, Germany). Además, la temperatura del agua ha sido registrada continuamente (cada 15 minutos) utilizando data loggers (HOBO® Water Temp Pro).

4.3. FUENTES DE ALIMENTACIÓN PRIMARIA

Para evaluar la disponibilidad y distribución de las fuentes de alimentación primarias (clorofila *a* y materia orgánica alóctona) a lo largo y entre ríos, se utilizaron los datos obtenidos del estudio a largo plazo a partir del año 2016. La concentración de clorofila *a* sirve para estimar la biomasa de algas bénticas en cada sitio (Crespo-Pérez, V., Andino, P., Espinosa, R., Dangles, O y Jacobsen, D., 2016). Para esto, en cada punto de muestreo se recolectaron a lo largo de tramos de 20 m 15 piedras de alrededor de 4 cm de largo y ancho, las cuales se encontraban sumergidas (evitando piedras que presentaban musgo o algas filamentosas). Las piedras fueron depositadas en cinco frascos (tres piedras por frasco), cubiertas con etanol al 96% y dejadas a reposar en la oscuridad por uno a dos días. Una vez extraída la clorofila α , se midió la absorbancia a 665 y 750 nm, con un espectrofotómetro (Thermo Spectronic, modelo 4001/4 Genesys 20) en el etanol con el que se cubrieron las piedras en el que se diluyó la clorofila presente de las mismas. La concentración total de clorofila *a* fue calculada por medio de la fórmula descrita en Københavns Universitet (1989). La superficie de las piedras se estimó usando la fórmula $A = \text{Largo} + \text{Ancho} + \text{Altura}$ (Graham y Hutchings, 1988).

Para estimar la cantidad de materia orgánica alóctona se midió la materia recolectada en cada sitio de estudio con los muestreos con red Surber (500 cm² y 200 μm de poro, cinco muestras por sitio, por fecha). Para esto, el material restante en las muestras, después de remover los macroinvertebrados (ver sección “Muestreo de macroinvertebrados”), se filtró a través de un tamiz de 200 μm de poro, se dejó secar a 80°C por 24 horas, se pesó en una balanza de precisión y finalmente, se combustionó en un horno Mufla a 550°C, por cuatro horas. Después de incinerar, el material restante se pesó nuevamente y la cantidad de materia orgánica se estimó como la diferencia entre el peso final y el inicial (ash-free dry mass) (Crespo-Pérez et al., 2016).

4.4. MUESTREO DE MACROINVERTEBRADOS

El muestreo de macroinvertebrados para el posterior análisis de contenidos intestinales se realizó en octubre del 2017. En cada sitio se recolectaron dos muestras cualitativas en

tramos de 20m con una red de mano de 200 μ m de diámetro de poro, durante 5 minutos, tratando de abarcar todos los microhábitats presentes en cada tramo. Las muestras se preservaron en frascos de 250 ml con etanol al 75%.

Durante la fase de laboratorio, las muestras se filtraron con un cedazo de 200 μ m de poro, el material restante se depositó en una bandeja blanca y se separaron los macroinvertebrados del resto de la muestra. Los individuos fueron identificados con un estereoscopio OLYMPUS SZ-6145, con la ayuda de claves taxonómicas regionales (Roldán, 1996; Domínguez y Fernández, 2009), hasta el nivel más bajo posible (género en la mayoría de los casos). Los chironómidos (Diptera) se identificaron solo hasta nivel de subfamilia debido al limitado conocimiento acerca de estos taxones neotropicales (Andino, 2014; Tomanova et al., 2006).

4.5. CONTENIDOS INTESTINALES

Para los análisis de contenidos intestinales seguimos la metodología usada por Tomanova (2006), elegimos cinco individuos de cada taxón presente en cada sitio de muestreo. Cada individuo fue disectado con la ayuda de pinzas entomológicas, un bisturí y un estereoscopio OLYMPUS SZ-6145. Se separó la cabeza del resto del cuerpo y se realizó un corte longitudinal para separar el intestino, cuyo contenido se extrajo y colocó sobre una gota de agua en un portaobjetos que se cubrió con un cubreobjetos. Una vez realizada la placa, se observó el contenido usando un microscopio Nikon Alphaphot-2 YS2 con el objetivo de 40x. En cada placa, se escogieron cinco campos ópticos al azar, en los cuales se midió el porcentaje de espacio ocupado por cada tipo de alimento clasificado en seis categorías: 1) Perifiton, 2) microfiton, 3) diatomeas, 4) MOA (materia orgánica amorfa), 5) FPOM (materia orgánica particulada fina) y 6) partes animales (Andino, 2014; Cummins, 1973; Tomanova et al., 2006). Para determinar la dieta de aquellos taxones que no pudimos analizar nos basamos en estudios similares realizados en los Andes (dieta referencial). Cabe mencionar que cuando se encontraron individuos en mal estado, no disponíamos de suficientes individuos o estos eran tamaño demasiado pequeño, realizamos el análisis de contenidos intestinales en individuos muestreados en fechas anteriores en los mismos sitios con el estudio a largo plazo.

4.6. GRUPOS FUNCIONALES ALIMENTICIOS

En este estudio utilizamos un dendrograma - generado con las proporciones de varias fuentes de alimento en los contenidos intestinales de los taxones de macroinvertebrados recolectados para agruparlos en grupos funcionales alimenticios. Para esto, primero transformamos los datos de las proporciones del alimento consumido por cada taxón al arcoseno para que su distribución sea normal (Wilson et al., 2010). Construimos el dendrograma, con medida de similitud Euclidiana, en el programa PAleontological STatistics (PAST v.3.21). Así, el dendrograma nos permitió agrupar los taxones de acuerdo a la similitud de sus dietas. Una vez generado el dendrograma, se determinaron los grupos funcionales alimenticios de acuerdo a la proporción de alimento presente en los contenidos intestinales de los representantes de cada grupo, además de observaciones de la morfología de sus piezas bucales. De esta manera, a los individuos con mayor porcentaje de diatomeas y perifiton se los clasificó como raspadores; 2) a los que consumen mayor cantidad de microfiton, como colectores; 3) aquellos con mayor proporción de materia orgánica amorfa (MOA) como trituradores; 4) a los que comen más FPOM como filtradores y 5) como depredadores a aquellos que consumen partes animales (Cummins, 1973). Finalmente, a los taxones de macroinvertebrados que consumen más de un tipo de alimento se les asignó más de un grupo funcional alimenticio.

4.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para determinar la influencia de variables ambientales: pH, conductividad, oxígeno del agua, temperatura máxima, mínima y promedio del agua, sitio, fecha e influencia glaciario (factor de dos niveles: si, no) sobre las fuentes de alimentación, realizamos Modelos Lineales Generalizados (GLM por sus siglas en inglés) para cada variable respuesta (clorofila α y MOA respectivamente), con el paquete “glmulti” del programa R v.3.4.4. Antes de correr cada GLM, realizamos pruebas de correlación entre las variables ambientales usando la función rcorr del paquete “Hmisc” de R v.3.4.4. No se incluyó la turbidez, ni la cantidad de sólidos disueltos porque mostraron estar altamente correlacionadas ($p > 0,005$) con la temperatura del agua, y la conductividad respectivamente. Posteriormente, analizamos la dispersión de

nuestros datos usando el paquete “AER”, según el cual existe sobredispersión cuando el valor de la prueba es mayor a 1. Los datos de las variables ambientales y de las variables respuesta fueron transformados a logaritmo debido a que sí encontramos dispersión de los datos, por ello procedimos a usar la familia binomial negativa en el desarrollo de los modelos.

Elegimos el mejor modelo en base al menor valor de QAICc que es un parámetro de dispersión usado para el desarrollo de modelos con datos dispersos y de tamaño de muestra inferior a 40 (Venables y Ripley, 2002; Zeileis, A., Kleiber, C y Jackman, S., 2008). Cuando los GLMs mostraron que el azar era el que mejor explicaba la distribución de la variable respuesta realizamos modelos lineales simples para evaluar algún tipo de relación entre las variables ambientales y la variable respuesta.

Las diferencias en la composición de la dieta de macroinvertebrados entre los sitios de muestreo y entre ríos fueron evaluadas usando un análisis de similaridades (ANOSIM) con distancia Bray-Curtis; se realizó un ANOSIM con todos los taxones encontrados en el muestreo, otro en el que se analizaron las dietas de las subfamilias Orthoclaadiinae y Podonominae, presentes en todos los sitios de muestreo, un ANOSIM solo para Orthoclaadiinae y otro para Podonominae. Este análisis prueba la hipótesis nula de que la similaridad dentro de un grupo es igual a la similaridad entre grupos. El ANOSIM genera el parámetro estadístico R que indica el grado de separación entre grupos, donde un valor de 1 indica una completa separación y un valor de 0 indica que no hay separación (Gucht et al., 2005). Adicionalmente, para cada ANOSIM se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER), con distancia Bray-Curtis, para identificar cuál recurso alimenticio contribuye más a la disimilitud de la dieta entre sitios. Estos análisis se realizaron en el programa PAST v.3.21.

5. RESULTADOS

5.1. VARIABLES AMBIENTALES Y FUENTES DE ALIMENTO

Nuestros resultados revelan que la turbidez es mayor en los sitios del río glaciar, con valores entre 77 y 257 y cercana a cero en los sitios del río ex glaciar (Figura 3). Encontramos también que la conductividad y la temperatura aumentan a medida que la influencia glaciar disminuye, mientras que el pH se mantiene estable en los dos ríos, siempre alrededor de 7,20 (Figura 3). En cuanto a las fuentes de alimento, encontramos que, contrario a nuestras predicciones, hay mayor concentración de clorofila α en los sitios cercanos al glaciar, en comparación a los sitios del río ex glaciar (Figura 3). Cabe notar que el sitio ExG3 tiene la menor cantidad de clorofila α . Adicionalmente, nuestros resultados muestran que la cantidad de MOA es, en general, mayor en el río de vertiente, y la pequeña cantidad de MOA en el río de glaciar aumenta a medida que el río se aleja del glaciar (Figura 3).

Los Modelos Lineares Generalizados utilizados para entender la influencia de las variables ambientales sobre la disponibilidad de las fuentes primarias de alimento mostraron que ningún modelo explica la variación en la concentración de clorofila α mejor que el azar (Tabla 1 y 2). Sin embargo, encontramos que dos modelos tienen un QAICc cercano al modelo nulo (Tabla 2); uno que incluye la interacción de la temperatura mínima del agua con la conductividad y otro que incluye la influencia glaciar. Las variables que se incluyen en estos dos modelos tienen un efecto significativo sobre la clorofila α (Tabla 5). Adicionalmente, analizamos la influencia de cada variable individualmente con modelos lineares simples, los cuales mostraron que no existe una relación clara entre ninguna variable ambiental y la concentración de clorofila α .

En cuanto a la cantidad de MOA, encontramos cinco modelos con un QAICc bajo y similar ($\Delta\text{QAIC} < 1$, Tabla 3). Los cuatro mejores modelos incluyen a la influencia glaciar, al pH y/o su interacción como variables explicativas y con efecto muy significativo (Tabla 6). El quinto mejor modelo incluye a la influencia glaciar con un efecto altamente significativo y a la interacción entre temperatura máxima y mínima como variables explicativas con efecto significativo.

5.2. DIETA DE LOS MACROINVERTEBRADOS

El microfiton fue el recurso más consumido por la mayoría de taxones que analizamos, seguido de la materia orgánica amorfa y FPOM, mientras que los recursos menos consumidos fueron perifiton y diatomeas (Figura 4 y 5). En el río de glaciación la subfamilia Orthoclaadiinae consume mayor cantidad de perifiton y diatomeas que Podonomiinae (Figura 5), mientras que en el río de vertiente y drenaje; Orthoclaadiinae y Podonomiinae se alimentan de los mismos recursos en proporciones similares. En el sitio ExG1 los taxones encontrados se alimentan solo de microfiton, MOA y FPOM, mientras que en ExG2 y ExG3 la mayoría de taxones consumen todos los tipos de alimento. En los análisis de contenidos intestinales no encontramos partes animales. Sin embargo, en base a estudios previos realizados en los Andes encontramos que la dieta de *Laccophilus*, Planariidae y Acari, presentes durante el muestreo pero que no pudimos analizar debido a su tamaño pequeño, está conformada principalmente por partes animales (Figura 4 y 5, Tabla 7).

El análisis de similitud mostró alto solapamiento en las dietas de todos los macroinvertebrados estudiados (ANOSIM, $R = 0,13$, $p < 0,001$). El análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) reveló que las leves diferencias son causadas por el microfiton, el cual contribuye con un 38% y por la materia orgánica amorfa (MOA) la cual contribuye en un 22,3% a las diferencias. Al analizar las dietas de las subfamilias Orthoclaadiinae y Podonomiinae observamos nuevamente un solapamiento alto (ANOSIM, $R = 0,04$, $p < 0,006$), y el SIMPER mostró que el microfiton aporta con el 41% y la materia orgánica amorfa aporta con 18% a la leve disimilitud de las dietas. Al analizar únicamente la dieta de la subfamilia Orthoclaadiinae en los dos ríos, encontramos también un alto solapamiento (ANOSIM, $R = 0,17$, $p < 0,001$) y el SIMPER mostró que el microfiton contribuye con un 44% a la disimilitud y el perifiton con el 20%. Finalmente, el análisis de similitud de la subfamilia Podonomiinae muestra igualmente un solapamiento en las dietas (ANOSIM, $R = 0,18$, $p < 0,001$) y en el SIMPER se observó que el 41% de microfiton y el 24% de MOA contribuyen a la disimilitud de las dietas.

5.3. GRUPOS FUNCIONALES ALIMENTICIOS

Los quince taxones analizados fueron agrupados en nueve grupos funcionales alimenticios. En el dendograma se identificaron cinco grupos con hábitos generalistas (depredador/colector, colector/triturador, colector/filtrador, filtrador/triturador y triturador/raspador/colector) y tres grupos especialistas (depredador, colector y triturador) (Figura 6). Los colectores/trituradores fueron el grupo con más taxones (tres taxones). El grupo colector filtrador estuvo presente en todos los sitios muestreados mientras que el grupo depredador/colector solo estuvo presente en el sitio ExG1 y el grupo especialista colector solo estuvo en ExG3. Observamos que el río de origen glaciar está representado únicamente por dos grupos funcionales mientras que el río ex glaciar lo está por nueve grupos. Finalmente, en el río de vertiente y drenaje encontramos que el número de grupos funcionales aumenta río abajo (Figura 6).

6. DISCUSIÓN

6.1. VARIABLES AMBIENTALES Y FUENTES DE ALIMENTO

En general, la concentración de clorofila α en nuestro estudio es baja en comparación a otros estudios realizados en los Alpes suizos por Lods-Crozet et al., (2001) y Uehlinger et al., (2010), pero nuestros valores son similares a los reportados para el nevado Antisana por Jacobsen et al. (2014). Contrario a lo que esperábamos, nuestro estudio reveló que existe mayor cantidad de clorofila α en el río de glaciar que en el de vertiente y drenaje. Un estudio realizado en ríos de glaciar de zonas templadas muestra que los valores de clorofila α son menores en sitios de mayor influencia glaciar (Lods-Crozet et al., 2001), pero nuestros resultados nuevamente coinciden con los reportados por Jacobsen, D., et al (2014), donde las concentraciones de clorofila α son mayores en los ríos de glaciar y aumentan a lo largo del río glaciar. Investigaciones sugieren que factores como la turbidez, no limitan la tasa fotosintética (Cadbury et al., 2011; D, Astorga *com pers.*) y la altitud a la que se encuentran los ríos glaciares de montaña hace que estos reciban mayores tasas de radiación solar que ríos ubicados a menores altitudes (Kuhn et al., 2011; Jacobsen y Dangles, 2017).

Nuestros análisis de regresión (GLMs y modelos lineales simples) mostraron que en los ríos estudiados ningún factor ambiental explica la variación de la concentración de clorofila α mejor que el azar. Sin embargo, encontramos dos modelos con un poder explicativo cercano al modelo nulo. El primero incluye la interacción entre la temperatura mínima del agua y la conductividad y el segundo modelo incluye la influencia glaciar con un efecto significativo sobre la concentración de clorofila α . La distribución de la clorofila α en un gradiente altitudinal y de influencia glaciar varía simultáneamente junto con múltiples factores ambientales, muchos de los cuales probablemente no fueron tomados en cuenta en este estudio. Esto podría explicar por qué diferentes estudios han encontrado resultados diferentes respecto a la influencia de variables ambientales sobre la concentración de clorofila o la biomasa de algas. Por ejemplo, mientras algunos estudios sugieren que estas variables están influenciadas por la turbidez, baja temperatura, baja estabilidad del canal y la marcada estacionalidad en zonas templadas (Furederer, L.,

Welter, C y Jackson, J., 2003; Cadbury et al., 2011; Fenoglio, S., Bo, T., Cammarata, M., López-Rodríguez, M y Tierno de Figueroa, J., 2015), otro, realizado en los Alpes, no encontró relaciones significativas entre las condiciones hostiles de los ríos de glaciar y la biomasa de algas (Niedrist, G., Cantonati, L y Furederer, L., 2018). Todo esto demuestra que se requieren más estudios en ríos de glaciar, especialmente en los altoandinos, que permitan cuantificar de una manera más acertada la relación de las variables ambientales con la clorofila α como fuente de alimento.

Los resultados que encontramos respecto a la materia orgánica amorfa (MOA), sí coincidieron con lo esperado, pues encontramos una mayor cantidad de esta fuente de alimento en los sitios del río de vertiente y drenaje, donde existe un aporte más alto de materia alóctona, debido a la vegetación que se encuentra en la ribera del río. Contrario a lo que Jacobsen y Dangles (2017) mencionan sobre el aporte nulo de materia orgánica en los ríos de origen glaciar, en nuestro estudio, los sitios del río glaciar aparentemente sí reciben una pequeña contribución de materia alóctona, posiblemente procedente de musgos y líquenes que son capaces de colonizar y sobrevivir en los ambientes hostiles muy cerca del glaciar (Morueta-Holme, N., Engemann, K., Sandoval-Acuña, P., Jonas, J., Segnitz, M y Svenning, J., 2015; González, Y., Aragón, G., Burgaz, A y Prieto, M., 2017; Rosero, 2018). Los Modelos Lineales Generalizados mostraron que las variables ambientales que mejor explican la distribución de la materia orgánica alóctona son la influencia glaciar, el pH y su interacción. Esto concuerda con los resultados encontrados por Andino (2014), quien menciona que la variabilidad de la materia orgánica alóctona puede ser explicada por el derretimiento diario del glaciar que reduce los recursos alimenticios al llevarse la materia orgánica río abajo disminuyendo su tiempo de retención en los ríos de glaciar. Por otro lado, el pH afecta la descomposición de la materia orgánica alóctona y por consecuencia su distribución. Los valores bajos de pH reducen los niveles de descomposición y causan que esta se acumule más en ríos con menor pH (Traister, E., McDowell, W., Krám, P., Fottová, D, y Kolaříková, K., 2013). Sin embargo, cabe notar que en nuestro estudio el pH no mostró una variación notable entre los distintos sitios, por el contrario, se observa cierta estabilidad entre sitios y entre ambos ríos, por lo que se deberían realizar más estudios para entender mejor nuestros resultados.

6.2. DIETA DE LOS MACROINVERTEBRADOS

En nuestro estudio consideramos seis categorías para clasificar los recursos alimenticios (diatomeas, perifiton, microfiton, MOA, FPOM y partes animales) a comparación del estudio realizado por Tomanova et al., (2006) en los Andes de Bolivia, en el que clasifica el alimento dentro de ocho categorías (partículas sedimentarias, FPOM, CPOM, micrófitas, macrófitas, partes animales, microinvertebrados y macroinvertebrados). En ese estudio, los recursos más consumidos por los macroinvertebrados fueron partículas sedimentarias, detritos finos y micrófitas (algas microscópicas) y los menos consumidos fueron restos animales, detritos gruesos y macrófitas (macroalgas, musgos). Al igual que en nuestro estudio, esos autores también encontraron que la mayoría de los taxones se alimentan de más de un tipo de alimento. Andino (2014), en el nevado Antisana considera cinco categorías y menciona al CPOM y FPOM como los recursos más consumidos. Como en nuestro caso, el perifiton y las diatomeas fueron consumidos en pequeña cantidad. Los resultados de los análisis de similitud mostraron que no hay casi diferencias en la dieta de los macroinvertebrados sino que existe un solapamiento en el alimento consumido dentro de ambos ríos. Es decir, los taxones consumen los mismos recursos pero en diferentes proporciones. Esto coincide con los resultados de Hart y Robinson, (1990) quienes sugieren que en ambientes hostiles, los macroinvertebrados tienen la habilidad de explotar cualquier recurso disponible, en lugar de especializarse por uno solo que podría estar ausente o ser muy variable.

6.3. GRUPOS FUNCIONALES ALIMENTICIOS

Las cadenas tróficas de ríos neotropicales están dominadas por consumidores generalistas, con una gran flexibilidad para obtener recursos alimenticios (Covich, 1988). La mayoría de taxones examinados son capaces de ocupar al menos dos niveles tróficos, pues comúnmente se alimentan de diversos recursos dependiendo de su disponibilidad (Furederer et al., 2003; Tomanova, et al., 2006; Andino, 2014; Lauridsen, R., Edwards, F., Cross, W., Woodward, W., Hildrew, A y Jones, I., 2014). La clasificación de grupos funcionales realizada por Tomanova et al., (2006) en cuatro ríos de los Andes de Bolivia

muestra ocho grupos funcionales de 49 taxones. Por otro lado, la asignación llevada a cabo por Andino (2014) en el nevado Antisana en 17 sitios con grado distinto de influencia glaciaria, muestra nueve grupos funcionales de 27 taxones. En su dendograma se observan cinco grupos especialistas (depredadores, raspadores, trituradores, colectores y filtradores) y cuatro grupos generalistas (depredadores/raspadores, depredadores/colectores, trituradores/raspadores y trituradores/colectores). Andino (2014) que los colectores y generalistas están asociados a los sitios de mayor influencia glaciaria, similar a lo que encontramos en nuestro estudio, donde registramos al grupo generalista colector/filtrador, presente en todos los sitios, incluidos los de mayor influencia glaciaria. Sin embargo, no encontramos ningún grupo especialista en el río de origen glaciaria. Andino (2014) además señala que los trituradores, trituradores/raspadores, raspadores y depredadores se encuentran en ríos de baja influencia glaciaria; similar a lo que encontramos en el Carihuairazo, pues los grupos funcionales asociados al río de vertiente y drenaje fueron: cuatro especialistas (depredadores, colectores, filtradores y trituradores) y cinco grupos generalistas (depredador/colector, colector/triturador, colector/filtrador, filtrador/triturador, triturador/raspador/colector).

Al comparar algunos taxones asignados por Andino (2014), observamos algunas diferencias en cuanto a la determinación de sus grupos funcionales, como el género *Hyalella*, que en nuestro estudio fue clasificado dentro del grupo triturador/colector, mientras que en el Antisana pertenece al grupo triturador/raspador; *Anomalocosmoecus* es generalista en el Carihuairazo (triturador/raspador/colector) y en el Antisana es más especialista (triturador); el grupo funcional de Chironomidae en el Antisana es colector y en nuestro estudio es colector/filtrador. Estas diferencias pueden deberse a las condiciones ambientales locales y a la flexibilidad de los macroinvertebrados para ocupar más de dos niveles tróficos, lo que les permite vivir en un amplio rango de ambientes cambiantes (Ilg y Castella, 2006; Ibarra, 2016). Cabe mencionar que dentro de nuestra clasificación, notamos cierta redundancia funcional en el río de vertiente y drenaje, la cual se basa en la observación de los roles similares que algunas especies desempeñan en las comunidades, asegurando el mantenimiento de las funciones de los ecosistemas a largo plazo (Henriques-Oliveira, Nessimian y Dorvillé, 2003). Finalmente, la información limitada en cuanto a la taxonomía de macroinvertebrados neotropicales y de los procesos ecosistémicos puede

llevar a una malinterpretación de los grupos funcionales alimenticios, es por ello que se requieren de más estudios que nos permitan entender mejor el funcionamiento de estos ecosistemas vulnerables y poco estudiados.

7. CONCLUSIONES

La relación entre las variables físico-químicas y la clorofila α debe ser mejor estudiada ya que no encontramos ningún modelo que explique la distribución de la clorofila α mejor que el modelo nulo. La variación de la materia orgánica amorfa está relacionada con la influencia glaciaria y la interacción con el pH.

El recurso más consumido fue el microfiton seguido de MOA y FPOM. Las diatomeas y el perifiton fueron consumidos en menores proporciones y las partes animales no fueron encontradas en los contenidos analizados. Se encontró un solapamiento en las dietas de los macroinvertebrados a lo largo de los sitios de estudio.

Se encontraron nueve grupos funcionales alimenticios, de los cuales solo dos están presentes en el río de glaciaria y el resto se encuentran en el río de vertiente y drenaje.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer.

Anderson, E. P., Marengo, J., Villalba, R., Roland, S., Halloy, P., & Ruiz Carrascal, D. (2017). *Consequences of Climate Change for Ecosystems and Ecosystem Services in the Tropical Andes*. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/265030120>

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). Retrieved from http://repositorio.puce.edu.ec/bitstream/handle/22000/11927/Manuscript_PAG_27Nov2014.pdf?sequence=4

Brown, L. E., & Milner, A. M. (2012). Rapid loss of glacial ice reveals stream community assembly processes. *Global Change Biology*, 18(7), 2195–2204. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02675.x>

Cadbury, S. L., Milner, A. M., & Hannah, D. M. (2011). Hydroecology of a New Zealand glacier-fed river: linking longitudinal zonation of physical habitat and macroinvertebrate communities. *Ecohydrology*, 4(4), 520–531. <https://doi.org/10.1002/eco.185>

Casassa, G., López, P., Pouyaud, B., & Escobar, F. (2009). Detection of changes in glacial run-off in alpine basins: examples from North America, the Alps, central Asia and the Andes. *Hydrological Processes*, 23(1), 31–41. <https://doi.org/10.1002/hyp.7194>

Cauvy-Fraunié, S., Condom, T., Rabatel, A., Villacis, M., Jacobsen, D., & Dangles, O. (2013). Technical Note: Glacial influence in tropical mountain hydrosystems evidenced by the diurnal cycle in water levels. *Hydrology and Earth System Sciences*, 17(12), 4803–4816. <https://doi.org/10.5194/hess-17-4803-2013>

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. <https://doi.org/10.1111/fwb.12395>

Covich, A. P. (1988). Geographical and Historical Comparisons of Neotropical Streams: Biotic Diversity and Detrital Processing in Highly Variable Habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 361–386. <https://doi.org/10.2307/1467297>

Crespo-Pérez, V., Andino, P., Espinosa, R., Dangles, O., & Jacobsen, D. (2016). The altitudinal limit of Leptohyphes Eaton, 1882 and Lachlania Hagen, 1868 (Ephemeroptera: Leptohyphidae, Oligoneuriidae) in Ecuadorian Andes streams: searching for mechanisms. *Aquatic Insects*, 37(1), 69–86. <https://doi.org/10.1080/01650424.2015.1109128>

Crosby, T. K. (1975). Food of the New Zealand trichopterans *Hydrobiosis parumbripennis* McFarlane and *Hydropsyche colonica* McLachlan. *Freshwater Biology*, 5(2), 105–114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1975.tb00124.x>

Cummins, K. W. (1973). Trophic Relations of Aquatic Insects. *Annual Review of Entomology*, 18(1), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.18.010173.001151>

Dangles, O., Rabatel, A., Kraemer, M., Zeballos, G., Soruco, A., Jacobsen, D., & Anthelme, F. (2017). Ecosystem sentinels for climate change? Evidence of wetland cover changes over the last 30 years in the tropical Andes. *PLoS ONE*, 12(5), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175814>

Death, R. G. (2002). Predicting invertebrate diversity from disturbance regimes in forest streams. *Oikos*, 97(1), 18–30. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970102.x>

Domínguez, E., & Fernández, H. R. (Hugo R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/260417584_Macroinvertebrados_bentonicos_Sudamericanos_Sistematica_y_Biologia

Dudgeon, D. (2008). *Tropical stream ecology*. Academic Press.

ECOLAP y MAE. (2007). *Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador*. (I. ECOFUND, FAN, DarwinNet, Ed.). Quito, Ecuador: ECOFUND, FAN, DarwinNet, IGM. Retrieved from <http://www.usfq.edu.ec/ecolapteléfono>:

Favier, V., Coudrain, A., Cadier, E., Francou, B., Ayabaca, E., Maisincho, L., ... Wagnon, P. (2010). Evidence of groundwater flow on Antizana ice-covered volcano, Ecuador. *Hydrological Sciences Journal*, 53(1), 278–291. <https://doi.org/10.1623/hysj.53.1.278>

Fenoglio, S., Bo, T., Cammarata, M., López-Rodríguez, M. J., & Tierno De Figueroa, J. M. (2015). Seasonal variation of allochthonous and autochthonous energy inputs in an Alpine stream. *Journal of Limnology*, 74(2), 272–277. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.1082>

Field, C. B., Barros, V. R., Dokken, D. J., Mach, K. J., Mastrandrea Codirector, M. D., Calvo Buendía, E., ... White, L. L. (2014). *Cambio climático 2014 Impactos, adaptación y vulnerabilidad Edición a cargo de Editores científicos para la traducción*. Retrieved from www.ipcc.ch.

Francou, B., Cáceres, B., Villacís, M., Basantes, R., Maisincho, L., Galárraga, R., & Romero, J. (2012). Glaciares del 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. <https://doi.org/10.1029/2002JD002959>

Francou, B., & Coudrain, A. (2005). Glacier shrinkage and water resources in the Andes. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 86(43), 415. <https://doi.org/10.1029/2005EO430005>

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: A Journal of the Human Environment*, 29(7), 416–422.

<https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.416>

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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01994.x>

Furederer, L., Welter, C., & Jackson, J. (2003). Dietary and Stable Isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) Analyses in Alpine Stream Insects, 314–331.

González, Y., Aragón, G., Burgaz, A. R., & Prieto, M. (2017). Records of terricolous lichens from páramos of southern Ecuador. *Mycotaxon*, *132*(1), 153–175. <https://doi.org/10.5248/132.153>

Graham, D. J., & Hutchings, M. J. (1988). Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *Journal of Applied Ecology*, *25*(1), 241–252. <https://doi.org/10.2307/2403622>

Gucht, K., Vandekerckhove, T., Vloemans, N., Cousin, S., Muylaert, K., Sabbe, K., ... Vyverman, W. (2005). Characterization of bacterial communities in four freshwater lakes differing in nutrient load and food web structure. *FEMS Microbiology Ecology*, *53*(2), 205–220. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.12.006>

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* (Vol. 332). Retrieved from <https://core.ac.uk/download/pdf/12173987.pdf>

Hart, D. D., & Robinson, C. T. (1990). Resource Limitation in a Stream Community: Phosphorus Enrichment Effects on Periphyton and Grazers. *Ecology*, *71*(4), 1494–1502. <https://doi.org/10.2307/1938286>

Henriques-Oliveira, a L., Nessimian, L. J., & Dorvillé, L. F. (2003). Feeding habits of chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, *63*(2), 269–281. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000200012>

Ibarra Jiménez, C. E. (2016). Influencia glaciár sobre la diversidad funcional de comunidades de macroinvertebrados en ríos de altura tropicales. Retrieved from http://repositorio.puce.edu.ec/bitstream/handle/22000/11442/Empastado_CI_14Jun2016.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Ilg, C., & Castella, E. (2006). Patterns of macroinvertebrate traits along three glacial stream continuums. *Freshwater Biology*, 51(5), 840–853. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01533.x>

Jacobsen, D., Cauvy-Fraunie, S., Andino, P., Espinosa, R., Cueva, D., & Dangles, O. (2014). Runoff and the longitudinal distribution of macroinvertebrates in a glacier-fed stream: Implications for the effects of global warming. *Freshwater Biology*, 59(10), 2038–2050. <https://doi.org/10.1111/fwb.12405>

Jacobsen, D., & Dangles, O. (2012). Environmental harshness and global richness patterns in glacier-fed streams. *Global Ecology and Biogeography*, 21(6), 647–656. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00699.x>

Jacobsen, D., & Dangles, O. (2017). *Ecology of High Altitude Waters* (Vol. 1). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198736868.001.0001>

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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02348.x>

Jacobsen, D., & Peter Rodersen, K. B. (2008). Are altitudinal limits of equatorial stream insects reflected in their respiratory performance? *Freshwater Biology*, 53, 2295–2308. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02050.x>

Josse C., C. F., Navarro G., B. V., Cabrera E., Chacón-Moreno E., Ferreira W., P. M., & A., S. J. y T. (2009). Mapa de Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. *Secretaría General de La Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, LTA-UNALM, IAvH, ICAE-ULA, CDC - UNALM,*

RUMBOL SRL., I & II(8), 2010. <https://doi.org/Guide> to meteorological instrument and observing practices

Københavns Universitet 1989. Limnologisk Metodik. P.144. Akademisk Forlag, University of Copenhagen, DK.

Kuhn, J., Andino, P., Calvez, R., Espinosa, R., Hamerlik, L., Vie, S., ... Jacobsen, D. (2011). *Freshwater biology*. *Freshwater Biology* (Vol. 56). Blackwell Science. Retrieved from <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010054083>

Lauridsen, R. B., Edwards, F. K., Cross, W. F., Woodward, G., Hildrew, A. G., & Jones, J. I. (2014). Consequences of inferring diet from feeding guilds when estimating and interpreting consumer-resource stoichiometry. *Freshwater Biology*, 59(7), 1497–1508. <https://doi.org/10.1111/fwb.12361>

Lods-Crozet, B., Castella, E., Cambin, D., Ilg, C., Knispel, S., & Mayor-Simeant, H. (2001). Macroinvertebrate community structure in relation to environmental variables in a Swiss glacial stream. *Freshwater Biology*, 46(12), 1641–1661. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00850.x>

Morueta-Holme, N., Engemann, K., Sandoval-Acuña, P., Jonas, J. D., Segnitz, R. M., & Svenning, J.-C. (2015). Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(41), 12741–12745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509938112>

Motta, A., Ortega, L., Niño, Y., & Aranguren, N. (2016). Macroinvertebrados Acuáticos En Un Arroyo Tropical (Colombia) Functional Feeding Groups of Aquatic Macroinvertebrates in a Tropical Stream (Colombia). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgacion Cientifica*, 19(2), 425–433. Retrieved from http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0123-42262016000200019

Niedrist, G. H., Cantonati, M., & Füreder, L. (2018). Environmental harshness mediates the quality of periphyton and chironomid body mass in alpine streams. <https://doi.org/10.1086/699480>

Petts, A., Milner, M., Brittain, J. E., Castella, E., & E, G. (2001). Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshwater Biology*, 46(12). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00861.x>

Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: A critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62, 155–167. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15785>

Roldán Pérez, G. (1996). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia*. Retrieved from <https://www.ianas.org/docs/books/wbp13.pdf>

Rosero, P. (2018). Primary succession after glacial retreat : comparison between terrestrial and aquatic colonisation mechanisms in tropical Andes.

Schutz, C., Wallinger, M., Burger, R., & Fureder, L. (2001). Effects of snow cover on the benthic fauna in a glacier-fed stream. *Freshwater Biology*, 46(12), 1691–1704. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00852.x>

Thorp, R. A., Monroe, J. B., Thorp, E. C., Wellnitz, T., & Poff, N. L. (2007). Food and habitat relationships of *Claassenia sabulosa* (Plecoptera: Perlidae) in the upper Colorado River, Colorado. *Western North American Naturalist*, 67(1), 57–62. [https://doi.org/10.3398/1527-0904\(2007\)67\[57:FAHROC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3398/1527-0904(2007)67[57:FAHROC]2.0.CO;2)

Tomanova, S., Goitia, E., & Heleš, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams, 251–264. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1255-5>

Tomanova, S., Goitia, E., & Helešić, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556(1), 251–264. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1255-5>

Traister, E. M., McDowell, W. H., Krám, P., Fottová, D., & Kolaříková, K. (2013).

Persistent effects of acidification on stream ecosystem structure and function. *Freshwater Science*, 32(2), 586–596. <https://doi.org/10.1899/12-130.1>

Uehlinger, U., Robinson, C. T., Hieber, M., & Zah, R. (2010). The physico-chemical habitat template for periphyton in alpine glacial streams under a changing climate. *Hydrobiologia*, 657(1), 107–121. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9963-x>

Vasconez, F., Vásconez, R., & Mothes, P. A. (2016). Reconstrucción de los flujos de lodo del volcán Carihuairazo originados por el terremoto de 1698 utilizando el código VolcFlow. *Tectonics*, 35(5), 1249–1279. <https://doi.org/10.1002/2015TC003941>

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. New York, NY: Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>

Ward, J. V. (1994). Ecology of alpine streams. *Freshwater Biology*, 32(2), 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01126.x>

Wilson, E., Underwood, M., Puckrin, O., Letto, K., Doyle, R., Caravan, H., Bassett, K. (2010). *The Arcsine Transformation: Has the time come for retirement?* Retrieved from <http://www.mun.ca/biology/dschneider/b7932/B7932Final10Dec2010.pdf>

Zeileis, A., Kleiber, C., & Jackman, S. (2008). *Regression Models for Count Data in R*. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=pscl>.

9. FIGURAS

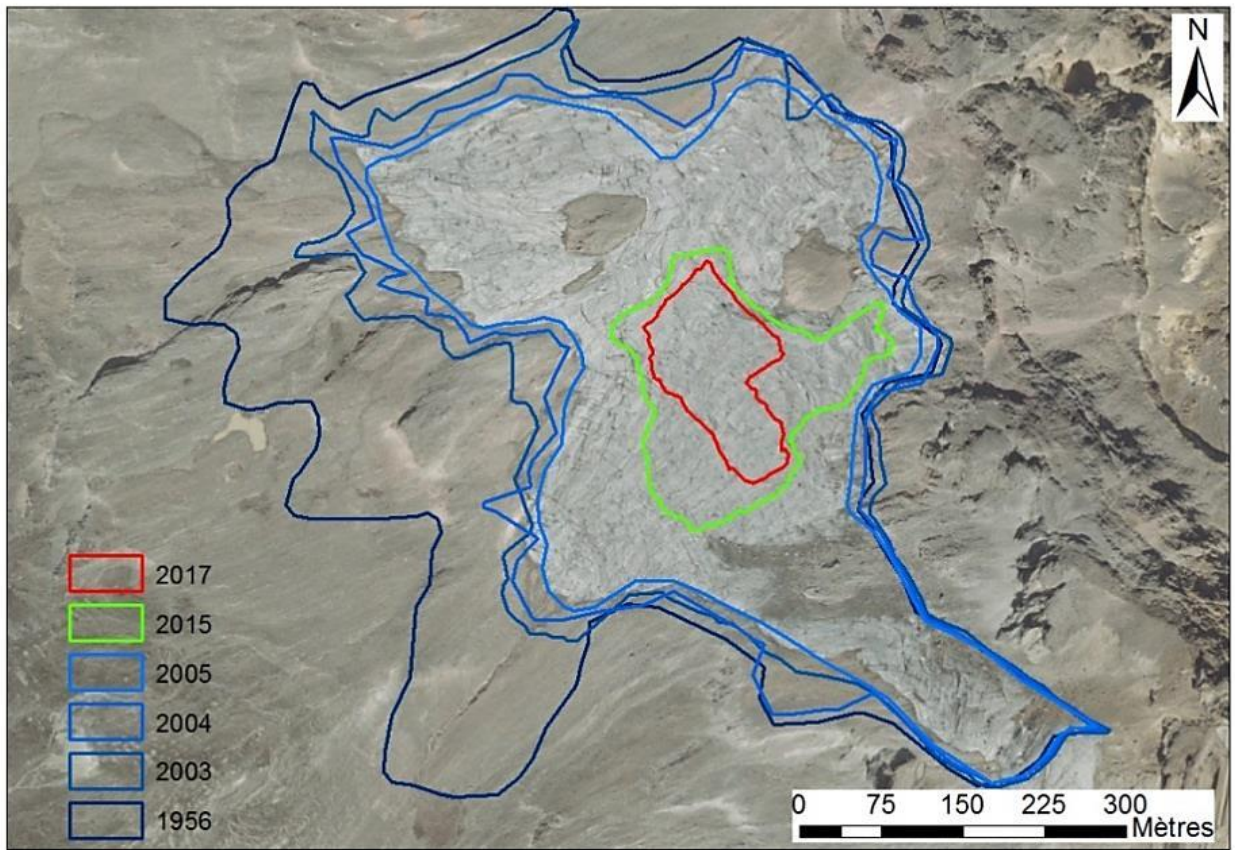


Figura 1. Contorno del glaciar del volcán Carihuairazo entre 1956 y 2017.

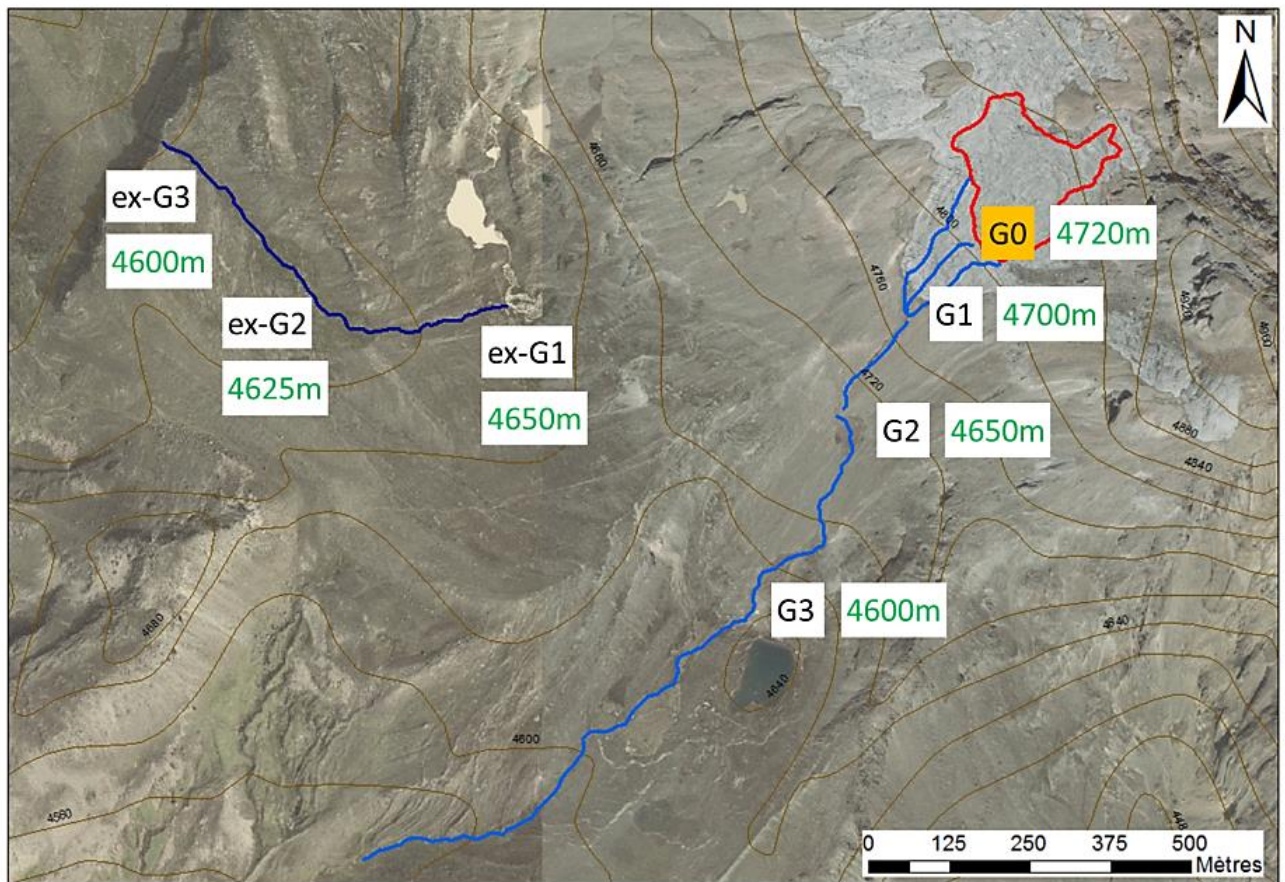


Figura 2. Sitios de estudio en los dos ríos. Las líneas azules representan los ríos y la roja el contorno del glaciar de 2015.

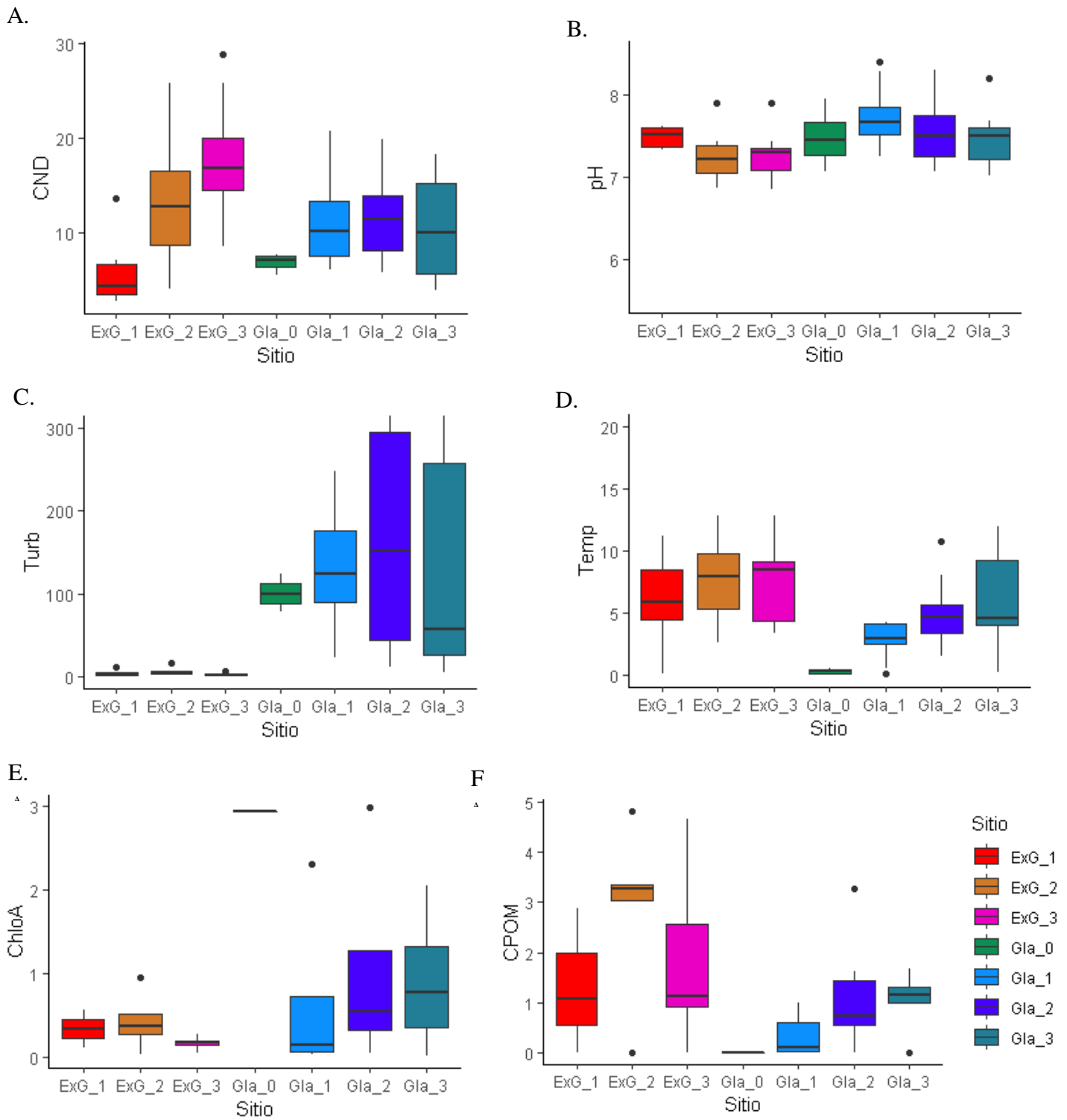


Figura 3. Variables ambientales en siete sitios de muestreo A) Conductividad, B) pH, C) Turbidez, D) Temperatura del agua, E) Variación de la clorofila α en siete sitios de muestreo y F) Variación del CPOM en siete sitios de muestreo.

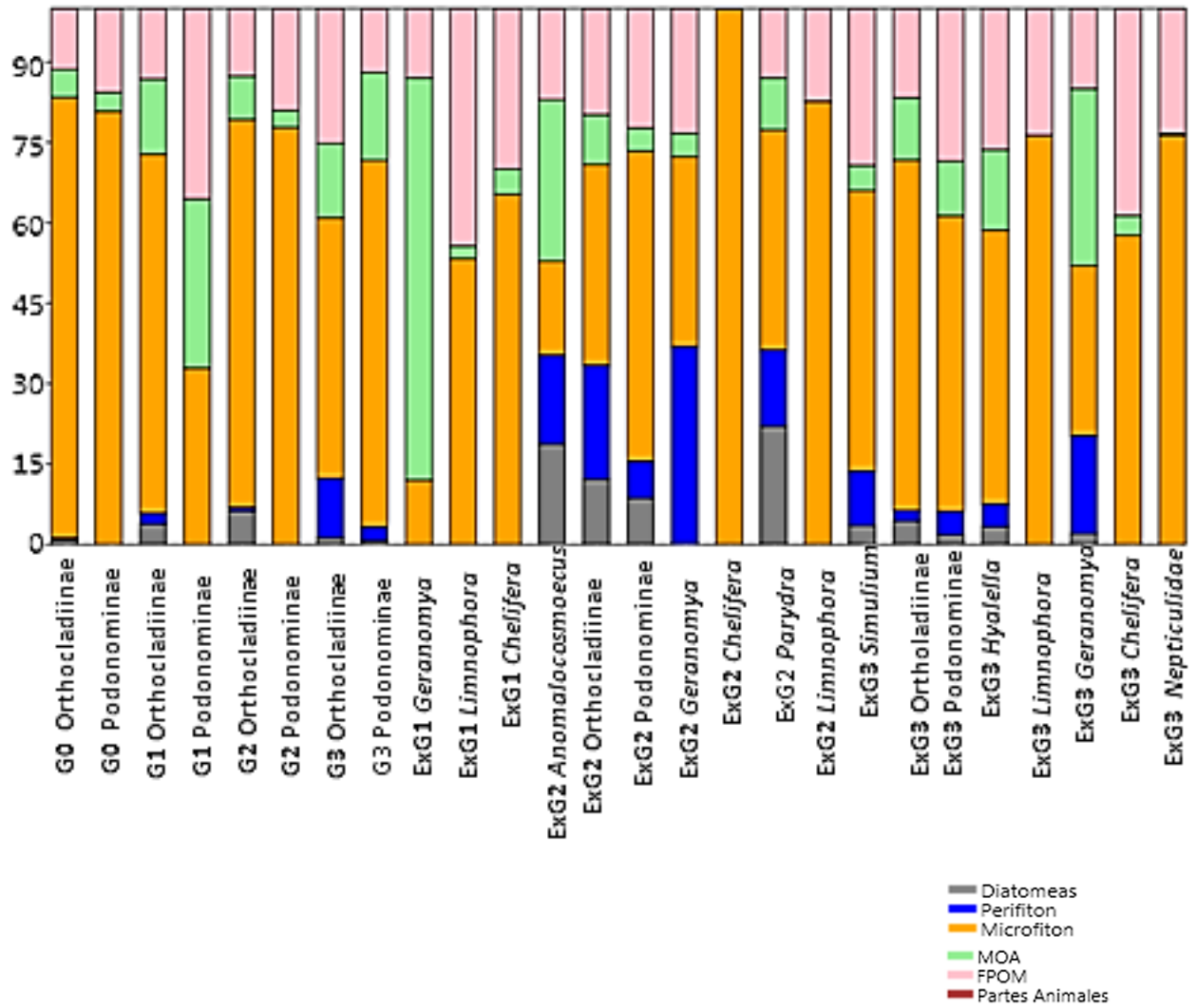


Figura 4. Composición relativa del alimento observado en los contenidos intestinales de macroinvertebrados de siete sitios de muestreo en el nevado Carihuairazo.

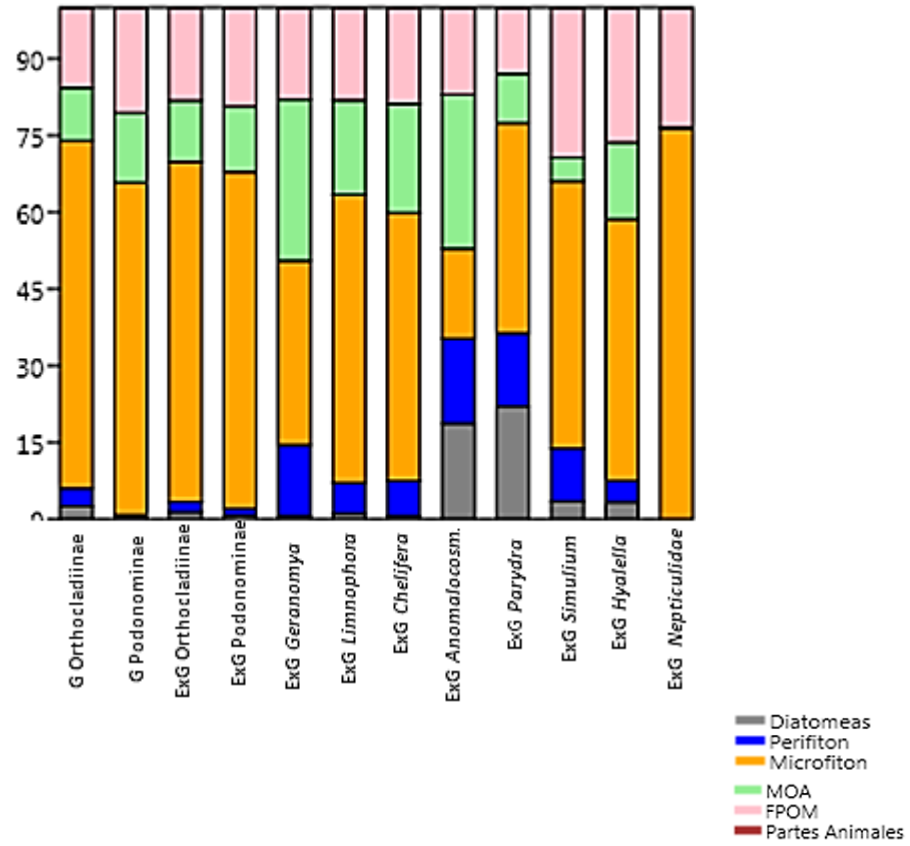


Figura 5. Composición relativa del alimento observado en los contenidos intestinales de macroinvertebrados, los sitios de cada río fueron agrupados por río glaciar (G) y río ex glaciar (ExG).

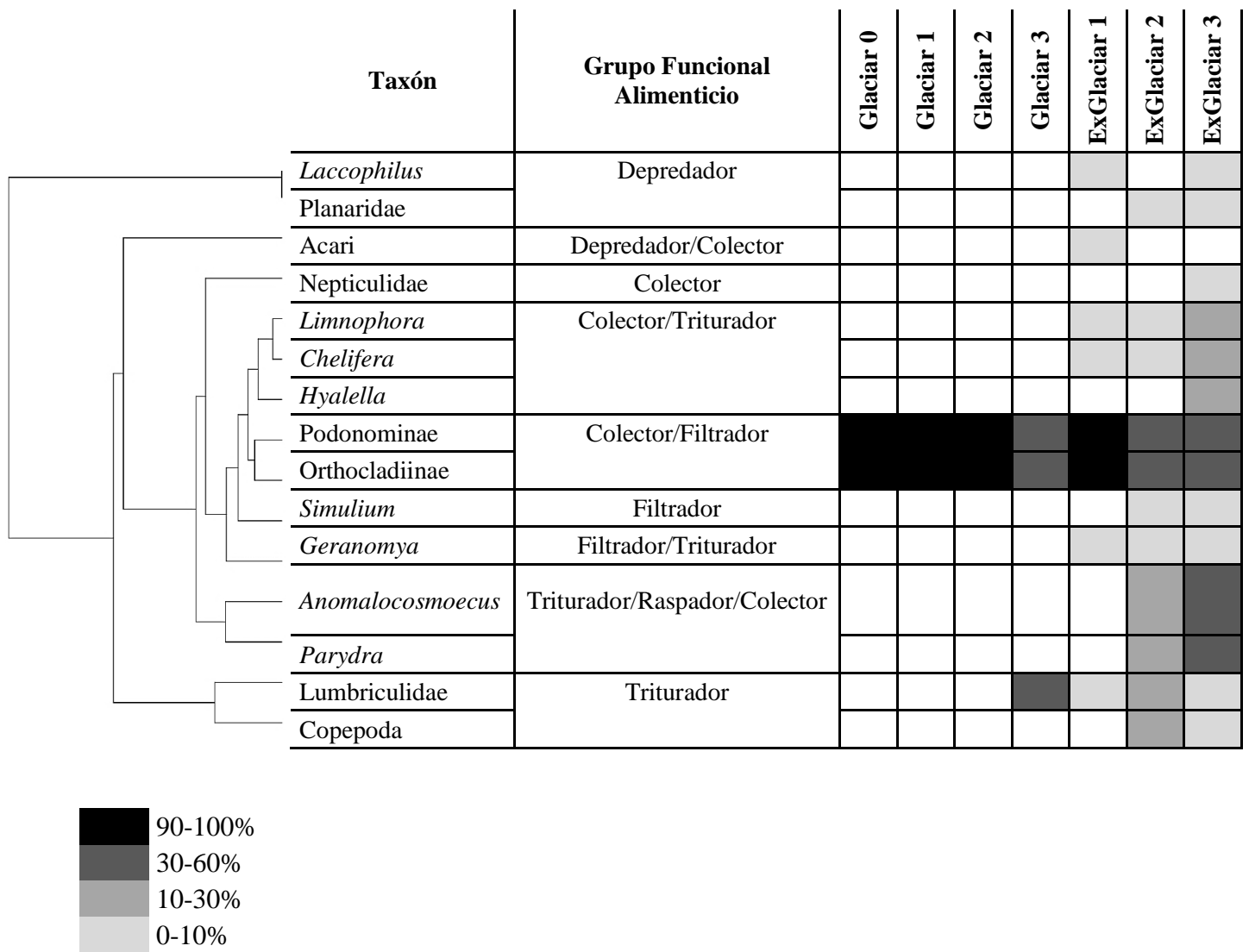


Figura 6. Dendrograma de los grupos funcionales alimenticios, la presencia de cada grupo funcional se muestra en porcentajes cada sitio de muestreo.

10. TABLAS

Tabla 1. GLM para clorofila α

	Modelo	VARIABLES en el modelo	Df	logLik	Q(AICc)	Δ Q(AICc)	Distribución
1	Null	CHLOA ~1	2	-79.739	62.3	0	Bin.Neg.
2	Best	CHLOA ~MINTH2O:CND	3	-76,92	63,1	0,75	Bin.Neg.
3	Full	CHLOA ~PH+CND+MAXTH2O+MINTH2O+SITIO+INF	12	-68,89	98,1	35,77	Bin.Neg.

CHLOA: Clorofila α , MAXTH2O: Temperatura máxima del agua, MINTH2O: Temperatura mínima del agua, CND: Conductividad, INF: Influencia Glaciar, Bin. Neg: Binomial Negativa.

Resultados del GLM para clorofila α , se muestran tres modelos (Null: sin variables, Best: interacción entre temperatura mínima y conductividad y Full: todas las variables tomadas en el modelo) con su respectivo $\Delta Q(AICc)$ que representa la diferencia entre modelos.

Tabla 2. GLM clorofila α .

	VARIABLES en el modelo	Q(AICc)	Peso	Δ Q(AICc)	Distribución
1	CHLOA ~1	59,833	0,0483	0	Binomial.Negativa
2	CHLOA ~ MINTH2O:CND	60,371	0,0369	0,011	Binomial.Negativa
3	CHLOA ~ INF	60,6097	0,0327	0,0042	Binomial.Negativa

CHLOA: Clorofila α , MINTH2O: Temperatura mínima del agua, CND: Conductividad, INF: Influencia Glaciar

Resultados del GLM para clorofila α , se muestran los tres mejores modelos que explican la variación de la clorofila α

Tabla 3. GLM para MOA

	Modelo	Variables en el modelo	Df	logLik	Q(AICc)	Δ Q(AICc)	Distribución
1	Best	MOA~ INF	3,66	3	-98,579	69,9	Bin.Neg.
2	Null	MOA ~1 MOA~	2,17	2	-104,985	71,2	Bin.Neg.
3	Full	PH+CND+MAXTH2O+MINTH2O+SITIO+INF	6,85	12	-90,683	99	Bin.Neg.

MOA: Materia orgánica amorfa, MINTH2O: Temperatura mínima del agua, CND: Conductividad, INF: Influencia Glaciar, Bin. Neg: Binomial Negativa.

Resultados del GLM para MOA, se muestran tres modelos (Best: Influencia glaciar, Null: sin variables, y Full: todas las variables tomadas en el modelo) con su respectivo Δ Q(AICc) que representa la diferencia entre modelos.

Tabla 4. GLM para MOA.

	Variables en el modelo	Q(AICc)	Peso	Δ Q(AICc)	Distribución
1	MOA ~ INF	67,306	0,048	0	Bin.Neg.
2	MOA ~ PH + INF:PH	68,406	0,027	0,021	Bin.Neg.
3	MOA ~ INF + PH	68,531	0,026	0,001	Bin.Neg.
4	MOA ~ PH	68,645	0,024	0,114	Bin.Neg.
5	MOA ~ INF + MINTH2O:MAXTH2O	68,727	0,023	0,082	Bin.Neg.

MOA: Materia orgánica amorfa, MINTH2O: Temperatura mínima del agua, MAXTH2O: Temperatura máxima del agua, CND: Conductividad, INF: Influencia Glaciar, Bin. Neg: Binomial Negativa.

Resultados del GLM para MOA, se muestran los tres mejores modelos que explican la variación de MOA.

Tabla 5. Estimados y valores p de las variables ambientales que mejor explican la variación de clorofila α en los GLMs.

Modelo	Intercepto		MINTH2O:CND		Origen Glaciar	
	Estimado	Pr(> z)	Estimado	Pr(> z)	Estimado	Pr(> z)
CHLOA ~ 1	1.75	<2e-16***	-	-	-	-
CHLOA~ MINTH2O:CND	1.82	<2e-16***	-0.01	0.014*	-	-
CHLOA ~ INF	1.26	<2e-07***	-	-	0.7	0.02*

CHLOA: Clorofila α , MINTH2O: Temperatura mínima del agua, CND: Conductividad, INF: Influencia Glaciar

Tabla 6 Estimados y valores p de las variables ambientales que mejor explican la variación de MOA en los GLMs.

Modelo	Intercepto		Origen Glaciar		pH		pH : Origen Glaciar		MINTH2O:MAXTH2O	
	Estimado	Pr(> z)	Estimado	Pr(> z)	Estimado	Pr(> z)	Estimado	Pr(> z)	Estimado	Pr(> z)
MOA~INF	2.42	<2e-16***	-0.85	9.01e-05***	-	-	-	-	-	-
MOA ~ PH + INF:PH	8.64	0.005**	-	-	-0.85	0.04*	-0.09	0.001**	-	-
MOA ~ INF + PH	9.22	0.002**	-0.7	0.002**	-0.93	0.02*	-	-	-	-
MOA ~ PH	12.72	5.8e-05***	-	-	-1.45	0.0007***	-	-	-	-
MOA~ INF + MINTH2O:MAXTH2O	2.45	<2e-16***	-0.87	2.41e-05***	-	-	-	-	-0.003	0.06*

MOA: Materia orgánica amorfa, MINTH2O: Temperatura mínima del agua, MAXTH2O: Temperatura máxima del agua, INF: Influencia Glaciar

Tabla 7. a) Análisis de los contenidos intestinales y b) dieta referencial de macroinvertebrados (%).

Taxón	Diatomeas	Perifiton	Microfiton	MOA	FPOM	Partes Animales
a)						
Contenidos intestinales						
<i>Orthocladinae</i>	2,5	3,65	67,5	10,27	15,61	0
<i>Podominae</i>	0,16	0,66	64,95	13,63	20,57	0
<i>Geranomya</i>	0,54	13,99	35,98	31,49	17,97	0
<i>Limnophora</i>	1,06	6,1	56,14	18,46	18,054	0
<i>Chelifera</i>	0,59	6,92	52,36	21,19	18,86	0
<i>Anomalocosmoecus</i>	18,68	16,68	17,48	30,12	17,04	0
<i>Parydra</i>	22	14,4	41	9,6	13	0
<i>Simulium</i>	3,47	10,36	52,26	4,6	29,31	0
<i>Hyaella</i>	3,29	4,29	51,04	15	26,38	0
Nepticulidae	0	0	76,33	0,34	23,33	0
b) Dieta referencial (Andino, 2014)						
Lumbriculidae	0	0	0	80	20	0
Acari	0	0	50	0	0	50
<i>Laccophilus</i>	0	0	0	0	0	100
Planaridae	0	0	0	0	0	100
Copepoda	0	0	0	50	50	0