

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS (ICAE)
POSTGRADO EN ECOLOGIA TROPICAL

**COMUNIDADES DE EPHEMEROPTERA (INSECTA) EN LA CUENCA DEL RÍO
CHAMA Y SU RELACIÓN CON LA VARIABILIDAD AMBIENTAL.**

María Marleny Chacón

Tesis Doctoral

presentada ante la ilustre Universidad de Los Andes como requisito final para optar al título de
Doctor en Ecología Tropical.

Tutor: Dr. Samuel Segnini

Mérida, 2003

A quien un día me dedicó su sangre, para transformarme en la criatura que ahora soy. Al Padre, al Maestro, al Amigo, al Carpintero, para quien mis debilidades sólo son puntos fuertes en los que ÉL resplandece en medio de la oscuridad.

¡A mi amigo Jesús!

“ Te glorificaré, oh Jehová, porque me has exaltado...”

Salmo 30:1

AGRADECIMIENTOS

Son innumerables los actores, a quienes va mi eterna gratitud, por mantener extendidas sus manos para darme la ayuda idónea que hizo posible la culminación de mis estudios de Doctorado. ¡Perdón, si cometo el error de olvidar a alguno en esta lista de agradecimientos!

- A Dios como el primero y el último, por la sabiduría, la fortaleza, la esperanza, la paz, el dominio propio, etc., sentimientos que escapan a todo entendimiento humano, pero que no dudo, fueron las piezas claves que hoy me permiten ver culminada esta etapa. ¡Gracias!, por encargarte de mi familia en esos momentos cuando el trabajo de campo, de laboratorio, el tratamiento de los datos y la redacción del informe final, me mantuvieron ausentes de ellos.
- Al Postgrado de Ecología Tropical de la Universidad de Los Andes, por darme la oportunidad de realizar mis estudios de Doctorado. Así mismo, a las instituciones que financiaron mis estudios y el desarrollo de esta investigación: al FONACIT y al Programa de Postgrados Integrados de Ecología, a Intercambio Científico y al CDCHT de la Universidad de Los Andes, a través del proyecto: C-960-99-01-C.
- Al profesor Samuel Segnini, a quien eternamente le estaré agradecida, por haber aceptado la difícil tarea de asesorarme, no sólo en la realización de este trabajo de investigación, sino en mi formación académica en general. En su excelente papel como tutor, sabiamente me ayudó a canalizar mis inquietudes y a entender el maravilloso mundo de los organismos acuáticos. ¡Gracias profesor Samuel, por los consejos tan valiosos, por haber creído en mí y por esa gran oportunidad de entrar a formar parte del equipo de docencia y de investigación del Laboratorio de Ecología de Insectos de la Universidad de Los Andes!.
- Al profesor Mario Fariñas por el asesoramiento en el análisis estadístico de los datos, y por la revisión crítica del trabajo.
- A los profesores Claudia Cressa (UCV), José Rincón (LUZ) y Carlos Luis Bello (LUZ), quienes con sus comentarios y sugerencias tan valiosas, contribuyeron enormemente a mejorar la presentación final de este trabajo.
- A profesor Eduardo Domínguez, de la Universidad Nacional de Tucumán (Argentina), por su ayuda incondicional, por proveerme de claves y darme asesoramiento directo en la identificación de los Ephemeroptera.
- A mis amigos y compañeros, con los que compartí el trabajo de campo y parte del trabajo de laboratorio: Ana Peña, Ingrid Correa, Régulo Rivera, Marjorie Machado, Robert, Márquez Zaylis Zambrano, Belkys Pérez, y Vanesa Maldonado. Gracias a todos por hacer posible la toma simultánea de un gran número de datos biológicos y ambientes, así mismo por refrescarme con las anécdotas vividas durante cada salida.
- A Marvin y Madai, mis principales motivos de inspiración. Por comprenderme, apoyarme, levantarme y amarme sin límites, en esos momentos de pocas fuerzas, o cuando agobiada por tanto trabajo, resultaron víctimas de mi descuido. ¡Gracias mis santos varones por estar a mi lado!.
- A la que le quedé debiendo este día, el que tanto anheló y para el cual invirtió con muchos sacrificios. Como un pequeño homenaje a esta mujer, cuyas huellas me marcaran por siempre, expreso a continuación parte de un texto dedicado a su partida. *“Mamita, tu cara y tu aliento nos dio un beso de despedida. Mientras caía el telón sobre todo lo que intentaste hacer y ser con tu increíble osadía, nos mirabas llena de profundo orgullo, al descubrir que eras muy valiosa, no por lo que conquistaste, ni siquiera por lo talentosa que fuiste, sólo por sentir que nos importaste demasiado”*. ¡Gracias madre, porque aún me sigues dando grandes regalos!.
- A toda mi familia (tía Desideria, mis hermanos, mis cuñados y mis sobrinos) y a mis amigos (especialmente Ramón, Nelitza, Sonia y Yalitza), porque siempre dejaron espacio para estar pendientes de mi transitar en este Postgrado. Con sus innumerables palabras de ánimo y gestos de amor, me rodearon de valor, para seguir la lucha, siempre con la esperanza de compartir pronto con ellos un porvenir mejor.

RESUMEN

Partiendo de la premisa que la variabilidad ambiental puede determinar cambios importantes en cualquier grupo de organismos, nos planteamos, como objetivo principal de la presente investigación: estudiar algunos aspectos de la composición, diversidad y distribución de las comunidades de insectos del orden Ephemeroptera y su relación con los factores ambientales, en los cursos de aguas corrientes de la cuenca media y alta del Río Chama, en Los Andes venezolanos. A todo lo largo del área de estudio, se muestrearon un total de 51 cuerpos de agua, en la época seca (enero-abril), durante tres años consecutivos (1999, 2000 y 2001). En cada sitio se tomaron tres muestras cualitativas de los organismos bentónicos. Simultáneamente se midieron un conjunto de variables relacionadas con el ambiente físico interno y externo al cauce. Las ninfas de Ephemeroptera fueron separadas, cuantificadas y clasificadas hasta nivel genérico. A los individuos maduros se les midió además el ancho de la cápsula cefálica. Se determinó para cada sitio, la abundancia relativa de los efemerópteros, la riqueza y diversidad genérica, y el tamaño máximo alcanzado por las ninfas. Los datos obtenidos permitieron, con la ayuda de técnicas de análisis univariado y multivariado, caracterizar y relacionar ambientalmente las comunidades de Ephemeroptera dentro del área de estudio en base a los siguientes aspectos: a) Patrones generales en la composición taxonómica, abundancia, riqueza y diversidad; b) Asociaciones de Ephemeroptera; c) Comportamiento de los géneros frente a los factores ambientales (óptimos y tolerancias); y c) Variación espacial en el tamaño de las ninfas. Los resultados muestran que la mayor variabilidad en el componente abiótico de los cuerpos de agua estudiados, se presentó para la mineralización del agua (conductividad, alcalinidad y dureza) y las condiciones hidrológicas, particularmente la descarga, lo cual parece estar asociado con la variabilidad geológica presente dentro de la cuenca y la topografía del terreno. Igualmente se encontró un fuerte gradiente altitudinal negativo en la temperatura del agua y en las condiciones hidrológicas, las que a su vez evidenciaron las mayores diferencias entre los ríos de Páramo y los de Bosques Bajos. En la composición de los Ephemeroptera se encontraron 15 géneros, siendo *Baetodes* y *Leptohyphes* los más comunes y de mayor importancia relativa dentro de la comunidad bentónica. Los cambios generales en los atributos de la comunidad (abundancia relativa y diversidad) se relacionaron fundamentalmente con un gradiente altitudinal en las variables hidrológicas, con las que la relación fue positiva, mientras que con la altitud el cambio en dichos parámetros ocurrió de manera inversa, encontrándose en general valores mayores hacia los ríos de formaciones boscosas y menores hacia los ríos de Páramo. Es posible que la acción de condiciones ambientales más severas en el ambiente de Páramo, especialmente en el régimen térmico y en la disponibilidad de recursos alimenticios, limiten allí la distribución de estos insectos. El análisis de la composición genérica, reveló que los efemerópteros se asocian en grupos distintos dentro del área de estudio, y que los mismos están claramente relacionados con los factores ambientales evaluados. *Andesiops* y *Farrodes* ocurren en mayor importancia en los ríos de elevadas altitudes, donde se combinan las temperaturas del agua muy frías, con un alto grado de cobertura de la vegetación ribereña y una mayor heterogeneidad física del hábitat acuático, como es característico de los ríos de Selva Nublada que se ubican cerca del límite ecotonal con la zona de Páramo. *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Fallceon* y *Guajirolus*, en cambio están más asociados a los

cuerpos de agua más bajos, correspondientes éstos a la zona de Bosques Bajos, caracterizados ambientalmente por: valores relativamente altos en la composición iónica y en la temperatura del agua, así como una menor cobertura ribereña y menor heterogeneidad física del hábitat, que a la vez sugieren ambientes acuáticos de menor calidad. *Thraulodes*, *Lachlania*, *Haplohyphes*, *Leptohyphes*, *Mayobaetis* y *Prebaetodes*, se asocian a cuerpos de agua de altitudes intermedias, especialmente ubicados en Selva Nublada, en los que se presentan valores más bajos en el contenido iónico, temperaturas del agua intermedias, así mismo un mayor grado de cobertura ribereña y de heterogeneidad física del hábitat, indicando en este caso condiciones ecológicas más favorables en el ambiente acuático de los ríos que drenan bajo formaciones boscosas. *Baetodes* muestra ser un género con una amplia distribución altitudinal, revelando así su mayor tolerancia ambiental. El comportamiento de los géneros frente a los factores ambientales (óptimos y tolerancias), evidenció que los mismos responden de manera muy diferente a las distintas condiciones ambientales que se presentan dentro de la cuenca, y sobre las cuales la altitud ejerce un papel fundamental. De las variables aquí evaluadas, la temperatura del agua es la que mejor explica el patrón de distribución altitudinal de los quince géneros, siendo posible que ello ocurra como consecuencia directa de las tolerancias fisiológicas que presentan estos insectos al régimen térmico de los cuerpos de agua estudiados. Así mismo, este análisis evidenció que la mayor heterogeneidad en la respuesta de los géneros a la variabilidad ambiental, ocurre para las variables relacionadas con la mineralización del agua (conductividad, alcalinidad y dureza). El tamaño de las ninfas maduras mostró alta variabilidad entre los géneros. Las ninfas más grandes pertenecen al género *Lachlania* y las más pequeñas a los géneros *Americabaetis*, *Fallceon* y *Guajirolus*. En su relación ambiental, en general se evidenció que el tamaño de las ninfas maduras cambia de manera directa con la altitud, siendo la temperatura del agua y el pH las variables más significativas en explicar este patrón, con las que el tamaño se relacionó negativamente. Así mismo quedó demostrado que el grado de importancia de los factores ambientales que influyen en los cambios en el tamaño de los efemerópteros dentro de la cuenca, la determina el nivel taxonómico en el que se analice la información y la amplitud de distribución de los taxa. Se concluye por lo tanto que ocurren cambios espaciales importantes en la estructura de las comunidades de insectos Ephemeroptera dentro de la cuenca media y alta del Río Chama, y que ello es un reflejo de los cambios ambientales que ocurren en el ambiente acuático, los cuales a su vez están condicionados fuertemente por el gradiente altitudinal que se presenta dentro de este gran sistema hidrográfico.

INDICE GENERAL

CAPITULO 1. INTRODUCCION	1
1.1. Aspectos generales de los Ephemeroptera y su conocimiento para Venezuela ..	1
1.2. Objetivos	8
CAPITULO 2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	9
CAPITULO 3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1. Selección de los sitios de estudio y diseño de muestreo.....	14
3.2. Muestreo de los Ephemeroptera y demás macroinvertebrados bentónicos.....	14
3.3. Tratamiento de las muestras.....	14
3.4. Medición de la variables ambientales.....	16
3.5. Análisis estadísticos.....	22
CAPITULO 4. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LOS CUERPOS DE AGUA ESTUDIADOS.....	30
4.1. Introducción.....	30
4.2. Resultados.....	30
4.3. Discusión.....	39
CAPITULO 5. CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE EPHEMEROPTERA Y SU RELACION CON LOS FACTORES AMBIENTALES.....	50
5.1. Introducción	50
5.2. Patrones generales en la composición taxonómica, abundancia, riqueza y diversidad del orden Ephemeroptera	54
5.2.1. Resultados	54
5.2.1.1. Composición Taxonómica	54
5.2.1.2. Abundancia, riqueza y diversidad y su relación con los factores ambientales.....	59
5.2.2. Discusión	65
5.3. Asociaciones de Ephemeroptera.....	79
5.3.1. Resultados.....	79
5.3.1.1. Ordenamiento de los puntos de muestreo y de los géneros.....	79
5.3.1.2. Clasificación: Grupos del TWINSPAN y su relación con los factores ambientales	89
5.3.2. Discusión	107
5.4. Comportamiento de los géneros de Ephemeroptera frente a los factores ambientales: óptimos y rangos de tolerancia.....	127
5.4.1. Resultados	127
5.4.2. Discusión	136

5.5. Variación espacial en el tamaño de las ninfas de Ephemeroptera	142
5.5.1. Resultados.....	142
5.5.1.1. Ancho cefálico de los géneros	142
5.5.1.2. Relación entre el ancho cefálico y la variables ambientales	142
5.5.2. Discusión	149
CAPITULO 6. CONCLUSIONES GENERALES	160
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	164
APÉNDICES	180

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Ninfa de Ephemeroptera, indicando las características morfológicas más importantes. El ejemplar es un representante del género <i>Baetodes</i> , presente en ríos andinos venezolanos.	2
Figura 2.	Adulto (Imago) de Ephemeroptera, indicando las características morfológicas más importantes. El ejemplar es un representante del género <i>Thraulodes</i> , presente en ríos argentinos (Domínguez, com. Personal).	2
Figura 3.	Área de Estudio, indicando los sitios de muestreo dentro de cada unidad ecológica.	10
Figura 4.	Muestreo de los organismos bentónicos con red de patada (Kicking-net).	15
Figura 5.	Gráfico dual de los 115 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, ordenados en función de las variables ambientales en los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP). El radio del círculo es igual al valor de r (coeficiente de correlación de Pearson) significativo (0,1832) para 113 grados de libertad y $\alpha = 0,05$. Los vectores más largos que el círculo representan las variables estadísticamente significativas.	35
Figura 6	Gráfico dual de los 115 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, ordenados en función de las variables ambientales en los ejes 2 y 3, mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP). El radio del círculo es igual al valor de r (coeficiente de correlación de Pearson) significativo (0,1832) para 113 grados de libertad y $\alpha = 0,05$. Los vectores más largos que el círculo representan las variables estadísticamente significativas.	38
Figura 7.	Importancia numérica general del orden Ephemeroptera dentro de la comunidad bentónica y su composición a nivel de géneros en los cuerpos de agua de la cuenca alta y media del Río Chama. Para los géneros, los porcentajes fuera del paréntesis indican el aporte al total de la comunidad, y entre paréntesis el aporte al total de Ephemeroptera.	55
Figura 8.	Porcentaje de ocurrencia de los géneros de Ephemeroptera dentro de la cuenca alta y media del Río Chama.	57

Figura 9.	Ordenamiento en los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) de 113 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, en función de la composición de Ephemeroptera.	80
Figura 10.	Ordenamiento en los ejes 2 y 3, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) de 113 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, en función de la composición de Ephemeroptera.	81
Figura 11.	Ordenamiento en los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) de los 15 géneros de Ephemeroptera de la cuenca media y alta del Río Chama.	83
Figura 12.	Ordenamiento en los ejes 2 y 3, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) de los 15 géneros de Ephemeroptera de la cuenca media y alta del Río Chama.	85
Figura 13.	Correlación de Pearson de los factores ambientales con los ejes 1 y 2 del ordenamiento mediante DECORANA de los 113 puntos de muestreo de la cuenca alta y media del Río Chama, en función de la composición de Ephemeroptera. El radio del círculo es igual al valor de r significativo (0,1848), para 111 grados de libertad y $\alpha = 0,05$. Las variables que sobresalen del círculo son estadísticamente significativas.	86
Figura 14.	Correlación de Pearson de los factores ambientales con los ejes 2 y 3 del ordenamiento mediante DECORANA de los 113 puntos de muestreo de la cuenca alta y media del Río Chama, en función de la composición de Ephemeroptera. El radio del círculo es igual al valor de r significativo (0,1848), para 111 grados de libertad y $\alpha = 0,05$. Las variables que sobresalen del círculo son estadísticamente significativas.	87
Figura 15.	Clasificación mediante el TWINSpan de 113 puntos de muestreo provenientes de 45 cuerpos de agua de la cuenca media y alta del Río Chama, que drenan dentro de las unidades ecológicas: Bosques Bajos (rojo), Selva Nublada (verde) y Páramo (azul). Se señala los taxa indicadores de cada grupo; y el porcentaje de puntos de muestreo de cada unidad ecológica, representados en cada grupo. SN = Selva Nublada, BB = Bosques Bajos, P = Páramo.	90

Figura 16.	Valores promedios (\pm 1DE) de la abundancia relativa para el total de Ephemeroptera, y de tres medidas de diversidad (riqueza, equidad y N1 de Hill) a nivel genérico, en los cuatro grupos finales del TWINSPAN para el nivel 2 de división. Letras diferentes indican diferencias significativas en la prueba de Kruskal-Wallis, con el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$).	95
Figura 17.	Representación de los cuatro grupos finales del TWINSPAN en el ordenamiento en los ejes 1 y 2 de los 113 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, mediante DECORANA.	96
Figura 18.	Representación de los cuatro grupos finales del TWINSPAN en el ordenamiento en los ejes 2 y 3 de los 113 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, mediante DECORANA.	97
Figura 19.	Valores promedios (\pm 1DE) de las variables externas al cuerpo de agua que mostraron diferencias significativas, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$), en al menos uno de los cuatro grupos finales del TWINSPAN. Letras diferentes indican diferencias significativas en el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$).	100
Figura 20.	Valores promedios (\pm 1DE) de las variables hidrológicas que mostraron diferencias significativas, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$), en al menos uno de los grupos finales del TWINSPAN. Letras diferentes indican diferencias significativas en el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$).	102
Figura 21.	Valores promedios (\pm 1DE) de las variables físico-químicas que mostraron diferencias significativas, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$), en al menos uno de los cuatro grupos finales del TWINSPAN. Letras diferentes indican diferencias significativas en el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$).	103
Figura 22.	Distribución (óptimo \pm tolerancia) de los 15 géneros de Ephemeroptera a lo largo de los gradientes ambientales asociados con las variables externas al cuerpo de agua, en la cuenca media y alta del Río Chama. Los coeficientes de variación de los óptimos o valores indicadores (CVVI) y de las tolerancias (CVT), estiman para cada variable el grado de variabilidad en el comportamiento de los géneros.	128

- [Figura 23.](#) Distribución (óptimo \pm tolerancia) de los 15 géneros de Ephemeroptera a lo largo de los gradientes ambientales asociados con las variables hidrológicas, en la cuenca media y alta del Río Chama. Los coeficientes de variación de los óptimos o valores indicadores (CVVI) y de las tolerancias (CVT), estiman para cada variable el grado de variabilidad en el comportamiento de los géneros. 131
- [Figura 24.](#) Distribución (óptimo \pm tolerancia) de los 15 géneros de Ephemeroptera a lo largo de los gradientes ambientales asociados con las variables físico-químicas del agua, en la cuenca media y alta del Río Chama. Los coeficientes de variación de los óptimos o valores indicadores (CVVI) y de las tolerancias (CVT), estiman para cada variable el grado de variabilidad en el comportamiento de los géneros. 134
- Figura 25. Ancho cefálico promedio (\pm 1DE) de las ninfas maduras, para los 15 géneros de Ephemeroptera presentes en la cuenca media y alta del Río Chama. Se indican con colores diferentes los grupos de tamaños homogéneos determinados en la prueba de ANOVA con Tukey “a posteriori” ($\alpha = 0,05$). 143
- [Figura 26.](#) Relación del ancho cefálico promedio de las ninfas maduras de Ephemeroptera, a nivel de todo el orden, con cada una de las variables externas al cuerpo de agua, en la cuenca media y alta del Río Chama. Se indica en cada caso la línea de tendencia y el coeficiente de correlación de Pearson (r). r significativo = 0,2227; para 76 grados de libertad y $\alpha = 0,05$. 145
- [Figura 27.](#) Relación del ancho cefálico promedio de las ninfas maduras de Ephemeroptera, a nivel de todo el orden, con cada una de las variables físico-químicas del agua, en la cuenca media y alta del Río Chama. Se indica en cada caso la línea de tendencia y el coeficiente de correlación de Pearson (r). r significativo = 0,2227; para 76 grados de libertad y $\alpha = 0,05$. 146

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Efemerópteros registrados para Venezuela (Actualizada de Segnini <i>et al</i> , 2003; con nuevos registros: Domínguez, 1999; Molineri y Flowers, 2001).	5
Tabla 2.	Variabes ambientales que fueron transformadas matemáticamente para normalizarlas.	24
Tabla 3.	Valores mínimos y máximos de las variables ambientales registrados en los cuerpos de agua de las tres unidades ecológicas (Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos) en la cuenca alta y media del Río Chama, durante la época seca en tres años de estudio. Se indica además los valores generales (promedio, mínimo, máximo y coeficiente de variación) para toda el área.	31
Tabla 4.	Absorción de la varianza en los tres primeros ejes del Análisis de Componentes Principales, en el ordenamiento de los 115 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama en función de las variables ambientales, a partir de una matriz de correlación.	34
Tabla 5.	Valores promedios, mínimos, máximos y coeficientes de variación (CV%) de la conductividad, la alcalinidad y la dureza, en los cuerpos de agua de las vertientes derecha (VD) e izquierda (VI) de la cuenca del Río Chama.	40
Tabla 6.	Numero total de individuos e importancia relativa (total y promedio por muestra) de los géneros de Ephemeroptera en la comunidad bentónica de los ríos de Páramo, de Selva Nublada y de Bosques Bajos, en la cuenca media y alta del río Chama.	58
Tabla 7.	Valores promedios por muestra, desviación estándar, mínimos y máximos, del número de individuos, la abundancia relativa y las medidas de diversidad a nivel genérico, para el Orden Ephemeroptera en los cuerpos de agua de Páramo, de Selva Nublada, de Bosques Bajos, y en general para toda el área de estudio, en la cuenca media y alta del río Chama.	60
Tabla 8.	Coefficientes de correlación de Pearson de las variables ambientales con la abundancia relativa y las medidas de diversidad de las comunidades de Ephemeroptera, determinados para 115 puntos de muestreo provenientes de 46 ríos en la cuenca media y alta del río Chama.	64

Tabla 9.	Porcentaje de ocurrencia y abundancia relativa por muestra de los géneros de Ephemeroptera en los dos grupos de puntos de muestreo del TWINSPAN arrojados en el primer nivel de división.	91
Tabla 10.	Porcentaje de ocurrencia y abundancia relativa por muestra de los géneros de Ephemeroptera en los cuatro grupos de puntos de muestreo del TWINSPAN arrojados en el segundo nivel de división. Grupos con letras diferentes, difieren significativamente en la abundancia relativa del taxón, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$) y el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$).	93
Tabla 11.	Clasificación de los géneros de Ephemeroptera mediante el TWINSPAN, indicando su ocurrencia total de aparición dentro del área de estudio, y su presencia y preferencia por los cuatro grupos finales del cuerpos de agua arrojados por el TWINSPAN.	105
Tabla 12.	Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre el ancho cefálico de las ninfas maduras y las variables ambientales, para los cuatro géneros de Ephemeroptera con mayor distribución (ocurrencia de ninfas maduras $> 35\%$) en el área de estudio. Para cada taxón se indica además el porcentaje de ocurrencia de ninfas maduras, el número de puntos de muestreo con ninfas maduras y el valor significativo de r .	147

INDICE DE APENDICES

Apéndice 1.	Planilla para la evaluación de las condiciones físicas del hábitat acuático (tomado de Barbour <i>et al</i> , 1999).	180
Apéndice 2.	Valores de las variables ambientales medidas en los 129 puntos de muestreo provenientes de los 51 cuerpos de agua de la cuenca media y alta del Río Chama estudiados en los años 1999, 2000 y 2001. Para cada sitio, los puntos de muestreo correspondientes a cada año se indican con las terminaciones 9, 0 y 1 respectivamente. Los ríos aparecen en un orden altitudinal.	181
Apéndice 3.	Abundancia relativa (%) promedio de los 15 géneros de Ephemeroptera en los 129 puntos de muestreo provenientes de los 51 ríos estudiados en la cuenca media y alta del Río Chama durante los años 1999, 2000 y 2001. Para cada sitio, los puntos de muestreo correspondientes a cada año se indican con las terminaciones 9, 0 y 1 respectivamente.	186
Apéndice 4.	Apéndice 4. Valores promedios por muestra de la abundancia relativa y de la diversidad genérica (riqueza, N_1 y N_2 de Hill y equidad) de los Ephemeroptera en 115 puntos de muestreo provenientes de 46 ríos estudiados en la cuenca media y alta del Río Chama, durante los años 1999, 2000 y 2001. Para cada sitio los puntos de muestreo correspondientes a cada año se indican con las terminaciones 9, 0 y 1 respectivamente.	190
Apéndice 5.	Valores promedios del ancho cefálico (mm) de las ninfas maduras de Ephemeroptera para todo el orden y para los 15 géneros estudiados en los 78 puntos de muestreo correspondientes a los años 2000 (terminación 0) y 2001 (terminación 1), en la cuenca media y alta del río Chama. Se indica además el porcentaje de ocurrencia y total de ninfas maduras en el área de estudio. (*) = valor de un solo individuo. (-) = ausencia de ninfas maduras.	193

Apéndice 6.	Valores promedios ($\pm 1DE$), de las medidas de mineralización del agua (conductividad, alcalinidad, dureza) en los cuatro grupos finales del TWINSPAN. Para el grupo 1 se muestran los valores, considerando todos los puntos de muestreo ($n = 43$) y excluyendo los provenientes de los ríos: La Sucia 2 y Las Gonzáles ($n = 39$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos grupos, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$) y el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$). En <i>cursiva</i> , se comparan las medias, incluyendo en el grupo 1 todos los puntos de muestreo ($n = 43$), y en negrita , excluyendo del mismo los muestreos señalados ($n = 39$).	196
Apéndice 7.	Coefficiente de correlación de Pearson entre las 17 variables ambientales medidas en la cuenca alta y media del Río Chama. $N = 115$.	197
Apéndice 8.	Ordenamiento mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL, DECORANA) de los 115 puntos de muestreo de la cuenca alta y media del Río Chama, en función de la composición de Ephemeroptera. Las terminaciones 9, 0 y 1 corresponden a los puntos de muestreo de cada río en los años 1999, 2000 y 2001 respectivamente.	198
Apéndice 9	Correlación de Pearson entre el ancho cefálico promedio de los ninfas de Ephemeroptera y las variables ambientales. Se indican los valores de probabilidad (P).	199

CAPITULO 1. INTRODUCCION

1.1. Aspectos generales de los Ephemeroptera y su conocimiento para Venezuela

Los Ephemeroptera constituyen un orden de insectos acuáticos, muy primitivo, de metamorfosis simple o incompleta (hemimetábolos), en la que ocurren tres etapas de desarrollo: huevo, ninfa y adulto. En su etapa ninfal, todas las especies son de hábitos acuáticos, con ciclos que pueden durar desde pocas semanas hasta dos años (Brittain, 1982; Domínguez *et al*, 1992). Como ninfas ([Figura 1](#)), los efemerópteros, se diferencian del resto de los insectos por la presencia combinada de dos o tres filamentos caudales de tamaño variable, y branquias respiratorias en los segmentos abdominales, variando éstas en número, posición y forma (Edmunds, 1984; Domínguez *et al*, 1992). Mientras que los adultos (imago), a diferencia de las ninfas, cumplen su ciclo en un período muy breve (1-2 días), los cuales se mantienen fuera del agua, en vuelo o posados sobre la vegetación circundante. Se reconocen ([Figura 2](#)) por la presencia de dos o tres filamentos caudales extremadamente largos, junto con un aparato bucal vestigial, ojos compuestos muy desarrollados (especialmente en el macho), y dos pares de alas membranosas, traslúcidas y con un sistema de venación compuesto de numerosas venas longitudinales y transversales (carácter primitivo) (Edmunds, 1984).

En este orden también encontramos adaptaciones en su ciclo de vida únicas entre los insectos, que además tienen gran significado ecológico, entre las que destacan: la presencia de un estadio alado supernumerario (subimago) de duración muy breve (alrededor de 24 horas), posiblemente necesario para permitir el estiramiento extremo de algunas estructuras (patas y genitales) entre la ninfa y el imago; un sistema digestivo no funcional en el adulto, el cual está modificado como una bomba propulsora que permite el movimiento zigzageante característico en estos insectos, especialmente en los machos en las fases del vuelo nupcial, en el que se produce la cópula e inseminación de las hembras; y un sistema reproductor desarrollado al máximo, siendo posible encontrar en la hembra huevos hasta cerca de la base de la cabeza (Domínguez *et al* 1994).

Las ninfas de Ephemeroptera, representan uno de los grupos más abundantes y ubicuos de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (organismos con tamaños superiores a 0,2 mm de longitud que viven sobre o dentro del sustrato del fondo) en los sistemas lóticos o cuerpos de aguas corrientes. Este estado inmaduro es un elemento biológico importante en dichos sistemas, no solamente por su abundancia, sino también porque participan directa e indirectamente en distintos procesos relevantes para el funcionamiento de los mismos. Como consumidores primarios y secundarios ocupan distintos niveles tróficos (hervíboros, detritívoro, carnívoros y omnívoros), y forman parte de varios grupos funcionales de acuerdo a los diversos mecanismos de alimentación que han desarrollado, tales como: desmenuzadores, raspadores, colectores o filtradores y depredadores (Cummins *et al*, 1973; Edmunds, 1984; Edmunds y Waltz, 1996, Domínguez *et al*, 2001). Los desmenuzadores se alimentan del material vegetal grueso (vivo y/o en descomposición), fragmentándolo en partículas de menor tamaño; los raspadores consumen la materia orgánica adherida a las superficies de las rocas (perifiton); mientras que los colectores o filtradores son los que consumen la materia orgánica fina en suspensión o en el sedimento del fondo. En base a estas relaciones tróficas, ellos intervienen en: i) el procesamiento de la materia orgánica y su posterior utilización por otros organismos de la cadena trófica, ii) el flujo de energía y ciclo de nutrientes, y iii) la producción primaria a través de las relaciones de herbivoría (Allan, 1995). Así mismo constituyen una fuente de alimento importante para peces depredadores como la trucha (Bastardo *et al*, 1994; Segnini y Bastardo, 1995).

Por otro lado, se ha señalado la importancia de los efemerópteros, como “organismos sentinelas”, aquellos que tienen la capacidad para concentrar en los tejidos de su cuerpo, sustancias tóxicas del ambiente acuático (Johnson, *et al* 1993), las que en parte son devueltas al ecosistema terrestre a través de las formas adultas, ayudando así a mantener la calidad del agua, especialmente cuando se producen emergencias masivas de adultos (Edmunds *et al*, 1976). Igualmente, se ha destacado su importancia en los estudios de calidad de agua, donde estos insectos han sido extensivamente usados como indicadores biológicos de la condición sanitaria de estos ambientes, llegándose en algunos casos a

evaluar el cuerpo de agua, solamente en base al análisis de los efemerópteros (Alba-Tercedor *et al*, 1995). Su abundancia y amplia distribución en los ambientes de aguas dulces, así como los diferentes niveles de tolerancia que presentan a la contaminación (Hilsenhoff, 1988; Alba-Tercedor *et al* 1995), los ha hecho ideales para este tipo de estudios, ya que cualquier alteración que se produzca en el cuerpo de agua, va a afectar a estos organismos, y en consecuencia a la estructura general de la comunidad acuática.

El Orden es un grupo relativamente pequeño en cuanto a número de géneros y especies, teniéndose descritas hasta el momento alrededor de 300 géneros y 4.000 especies a nivel mundial, de las cuales 375 especies, repartidas en 91 géneros y 13 familias han sido registradas para Sudamérica; siendo Brasil, Argentina, Perú y Chile, los países con el mayor número de géneros y especies conocidos, donde muchos de estos taxa son endémicos (Domínguez *et al*, 2001).

Para Venezuela, el conocimiento taxonómico, de los efemerópteros es relativamente pobre al igual que para el resto de la entomofauna acuática. Aún cuando se han descrito varios géneros y especies para el país, los estudios se han hecho en forma aislada, sin presentar una continuidad en el tiempo, y la mayoría provienen de revisiones generales para Sudamérica (Hubbard y Peters, 1981; Hubbard, 1982; Savage y Peters, 1983; Pescador y Peters, 1990; Pescador y Edmunds, 1994; Domínguez *et al*, 1996; Domínguez, 1999; Molineri y Flowers, 2001), siendo muy pocos los trabajos que tratan exclusivamente la fauna venezolana (Traver, 1943; Marrero *et al* 1987; Savage, 1987; Chacón y Segnini 1996; Chacón *et al*, 1999). De acuerdo a la lista presentada por Segnini *et al* (2003) y nuevos registros (Domínguez, 1999; Molineri y Flowers, 2001), para nuestro país se tienen descritas un total de 26 especies, correspondientes a 16 géneros y 6 familias (Tabla 1). A nivel de género esta lista podría ampliarse hasta 18, si consideramos los estudios taxonómicos de Marrero *et al* (1987) y Chacón y Segnini (1996), en los que respectivamente se citan por primera vez para el país, los géneros *Traverella* y *Camelobaetidius*. Así mismo, en investigaciones no estrictamente taxonómicas, provenientes tanto de ambiente lóticos como lénticos, se han encontrado otras familias y

géneros aún no registrados para Venezuela (Segnini *et al*, 2003), que también evidencian la riqueza de efemerópteros que tiene el país.

Tabla 1. Efemerópteros registrados para Venezuela (Actualizada de Segnini *et al*, 2003; con nuevos registros: Domínguez, 1999; Molineri y Flowers, 2001).

FAMILIA	GENERO	ESPECIE
Baetidae	<i>Baetodes</i>	<i>arawak</i> Traver, 1943 <i>peniculus</i> Mayo, 1973 <i>spiniferum</i> Traver, 1943
	<i>Cloeodes</i>	<i>anduzei</i> Traver, 1943
	<i>Pseudocloeon</i>	<i>venezuelensis</i> Traver, 1943
Euthyplociidae	<i>Campylocia</i>	<i>anceps</i> Eaton, 1883
	<i>Euthyplocia</i>	<i>hecuba</i> Hagen, 1861
Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	<i>nigripunctum</i> Traver, 1943
	<i>Tricorythodes</i>	<i>lichyi</i> Traver, 1943
	<i>Allenhyphes</i>	<i>flinti</i> Hofmann y Sartori, 1999
Leptophlebiidae	<i>Massartella</i>	<i>venezuelensis</i> Pescador y Peters, 1983
	<i>Microphlebia</i>	<i>surinamensis</i> Savage y Peters, 1983
	<i>Miroculis</i>	<i>(Atroari) nebulosus</i> Savage, 1987 <i>(Miroculis) bicoloratus</i> Savage, 1987 <i>(Miroculis) fittkaui</i> Savage y Peters, 1983
	<i>Simothraulopsis</i>	<i>surinamensis</i> Demoulin, 1966
	<i>Thraulodes</i>	<i>guanare</i> Chacón, Segnini y Domínguez, 1998 <i>marreroi</i> Chacón, Segnini y Domínguez, 1998 <i>mucuy</i> Chacón, Segnini y Domínguez, 1998 <i>venezuelana</i> Ulmer, 1943
	<i>Farrodes</i>	<i>longispinus</i> Domínguez, Molineri y Peters, 1996 <i>tepui</i> Domínguez, Molineri y Peters, 1996 <i>savagei</i> Domínguez, 1999
Oligoneuridae	<i>Fittkauneuria</i>	<i>carina</i> Pescador y Edmunds, 1994 <i>adusta</i> Pescador y Edmunds, 1994
Polymitarcyidae	<i>Asthenopus</i>	<i>curtus</i> Hagen, 1861

Hay que añadir que la mayoría de las especies descritas para Sudamérica en general, son conocidas sólo del estado adulto (Domínguez *et al* 2001). Ello complica aún más el conocimiento taxonómico de los efemerópteros, ya que para las descripciones específicas de las ninfas, es necesario la cría y posterior asociación con el adulto, lo cual en la mayoría de los casos resulta infructuoso, debido a que son organismos con ciclos de vida relativamente largos, donde la etapa ninfal sufre numerosos instares (Brittain, 1982); y además muy sensibles a manipulaciones tanto en el campo, como en el laboratorio, tal como pudimos evidenciarlo en nuestro estudio.

Desde el punto de vista bioecológico, también es poco lo que se conoce sobre este grupo faunístico en el país. Los estudios donde se ha tratado exclusivamente con el orden son muy escasos. En ambientes lénticos están los de Kessler (1980) y Cressa (1986a y 1986b), específicamente en el Lago de Valencia, donde estos autores revisaron algunos aspectos morfológicos, energéticos y de distribución (espacial y estacional) de las ninfas del género *Campsurus*. En ambientes lóticos o aguas corrientes, Chacón (1995), estudió en un río altiandino, el patrón de periodicidad diario en la deriva de las ninfas de varios géneros como una respuesta adaptativa para escapar a la acción de peces depredadores diurnos; y recientemente Maldonado *et al* (2001) en ríos de la Cordillera de la Costa, y Pérez (2002) en un río altiandino, analizaron la variación estacional, a lo largo de un ciclo anual, y espacial de la fauna de Ephemeroptera existente en dichos cuerpos de agua.

El resto de las investigaciones hechas en los ríos venezolanos, donde son mencionados los efemerópteros, son estudios sobre toda la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (Marcano, 1976; Pantchenko, 1978; Marrero *et al*, 1987; Godoy, 1988; Flecker, 1992a; Flecker, 1992b; Ortáz, 1992; Bastardo *et al*, 1994; Cressa, 1994; Flecker y Feifareck, 1994; Lugo y Fernández, 1994; Rincón, 1995, Segnini y Bastardo, 1995; Durán y Arellano, 1999; Rincón, 1996; Alvarado y Martínez, 1997), que señalan de manera muy general, la importancia que tienen la ninfas de Ephemeroptera y sus relaciones ambientales dentro de los sistemas acuáticos.

De acuerdo a Segnini *et al* (2003) el limitado conocimiento taxonómico, biológico, ecológico, y de comportamiento que se tiene en Venezuela sobre estos insectos, ha impedido evaluar objetivamente su situación ante las perturbaciones ambientales que crónicamente han afectado las condiciones de los ecosistemas naturales, y donde es posible que muchas especies estén en peligro de desaparecer, debido a su sensibilidad a los agentes perturbadores del medio. Estos autores concluyen, que es por lo tanto necesario, profundizar en el conocimiento taxonómico de este grupo en nuestro país, a fin de conocer su diversidad, estudiar aspectos de su biogeografía, y permitir además la conducción de estudios bioecológicos, tales como ciclos de vida, dietas, producción, requerimientos ambientales, reproducción, dispersión, distribución, dinámica poblacional, etc., que permitan manejar las poblaciones como un recurso sustentable.

Como una contribución al conocimiento de los Ephemeroptera en Venezuela y en particular para la zona andina, hemos enfocado esta investigación hacia el estudio de algunos aspectos de la composición, diversidad y distribución de la fauna que habita los cursos de aguas corrientes de la cuenca alta y media del Río Chama. Los Andes Venezolanos representan una de las regiones naturales del país con la mayor variabilidad geográfica (Vivas, 1992), donde encontramos numerosos e importantes ríos que drenan bajo condiciones ampliamente diversas de clima, vegetación, topografía y geología, así como de grados y tipos de perturbación, tal como ocurre dentro de la cuenca del río Chama. Ello nos ofrece además la oportunidad para estudiar, a gran escala espacial, cómo estos insectos han respondido a la variabilidad ambiental que se presenta en la región.

1.2. Objetivos

Partiendo de la premisa de que la variabilidad ambiental puede determinar cambios importantes en la estructura y función de cualquier grupo de organismos, nos planteamos como objetivos generales de este estudio los siguientes:

1. Determinar la composición, la abundancia, la diversidad y el tamaño corporal de los géneros de Ephemeroptera en los principales cuerpos de agua que conforman la parte alta y media de la cuenca del Río Chama.
2. Evaluar los cambios en estos atributos de la fauna de Ephemeroptera, en relación a los cambios en las condiciones ambientales.

Para alcanzar los objetivos generales de esta investigación, nos propusimos los objetivos específicos siguientes:

1. Caracterizar la condición ecológica de cada sitio de muestreo, en base a la evaluación del ambiente físico externo e interno al cauce y la calidad físico-química del agua.
2. Efectuar un reconocimiento taxonómico de los efemerópteros hasta el nivel de género, en base al estudio de las ninfas.
3. Determinar para cada sitio de muestreo la diversidad genérica de las comunidades de efemerópteros a través de la riqueza, la composición y la equidad.
4. Estimar en cada sitio de muestreo, el tamaño de los efemerópteros en base a mediciones del ancho de la cápsula cefálica de las ninfas maduras.
5. Relacionar la diversidad genérica con las características ambientales de cada sitio de estudio.
6. Evaluar el comportamiento de los géneros de Ephemeroptera frente a los factores ambientales medidos en cada sitio.
7. Relacionar la variación en el tamaño de las ninfas con las características ambientales.

CAPITULO 2. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

Esta investigación se desarrolló en la cuenca media y alta del Río Chama (Figura 3), cuya área, para los propósitos del estudio, quedó definida por todos los cuerpos de agua que confluyen en el cauce principal por encima de los 800 msnm. Esta parte de la cuenca, la conforman alrededor de 500 cuerpos de agua corriente, los cuales en su mayoría nacen dentro de los parques nacionales Sierra Nevada y Sierra de La Culata.

La cuenca del río Chama, se localiza en el ramal nororiental de los Andes venezolanos, al sureste del lago de Maracaibo, dentro de la Cordillera de Mérida. Su área de influencia, determinada por el recorrido que hace el río Chama y sus afluentes, es de aproximadamente 3.785 km² (ACIJ, 1990) y presenta una forma alargada con una orientación noreste-suroeste. El Río Chama, con unos 200 km de longitud, tiene su origen en el Páramo de los Buitres en la Sierra de la Culata del Estado Mérida a más de 4.200 msnm. Recorre sus primeros kilómetros dentro de la Sierra de La Culata, donde inicialmente el curso de agua está orientado hacia el noreste, hasta llegar al Páramo Las Cruces donde cambia bruscamente su trayectoria hacia el sur, fluyendo 10 km hasta llegar cerca de la población de Apartaderos (3.400 msnm.). Desde éste punto el río se orienta hacia el suroeste y corre unos 80 km sobre el valle formado por la convergencia de la Sierra de La Culata y la Sierra Nevada hasta la población de Estanques (400 msnm.), donde reorienta su curso hacia el norte y fluye unos 93 km hasta su receptor final el Lago de Maracaibo (ACIJ, 1990).

El área de la cuenca se caracteriza por una topografía irregular con fuertes pendientes, especialmente la vertiente izquierda (Sierra Nevada), que en su mayor parte entra en contacto directo con el río Chama de manera abrupta formando pendientes mayores al 50%, mientras que en la vertiente derecha (Sierra de La Culata) las pendientes son más suaves, ya que no hay un contacto directo con el río, sino con los depósitos aluvionales que forman sus valles (Molina y Vergara, 1997).

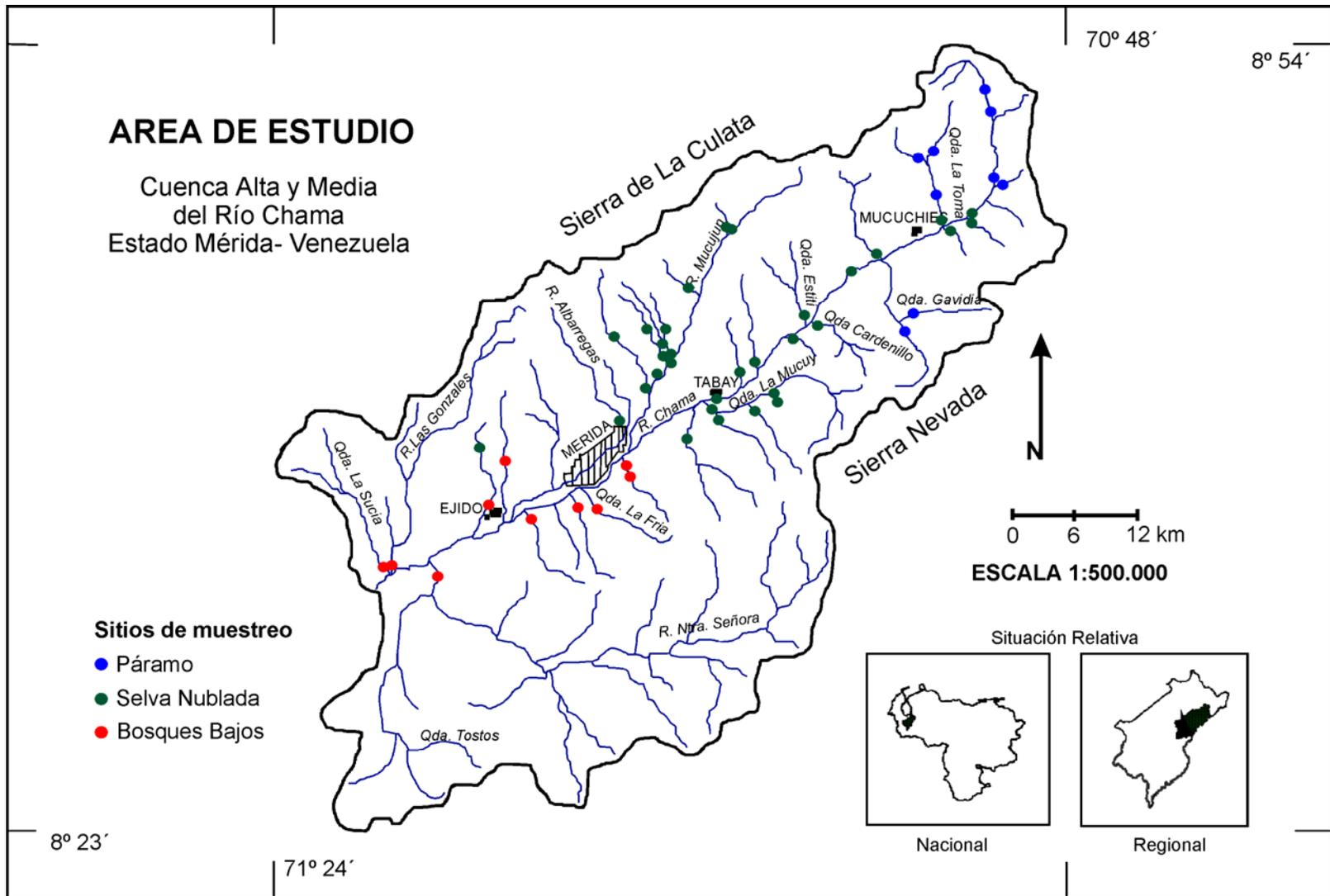


Figura 3. Área de Estudio, indicando los sitios de muestreo dentro de cada unidad ecológica.

Geológicamente, la cuenca del Río Chama contiene todas las edades desde la Era Precámbrica a la Era Cenozoica, lo cual determina una litología bastante compleja, especialmente en la zona más baja (ACIC, 1990). En la parte alta, la cuenca presenta una litología más homogénea, dominando en la vertiente izquierda la Formación Sierra Nevada, donde es característico la abundancia de rocas metamórficas (esquitos y gneises), mientras que en la vertiente derecha está dividida predominantemente entre la Formación Sierra Nevada e intrusiones graníticas del tipo “Granodiorita de El Carmen” (Molina y Vergara, 1997).

Desde el punto de vista pluviométrico, en la cuenca se presentan dos regímenes: unimodal y bimodal. El unimodal, es predominante en el sector superior (> 3.000 msnm.), con las precipitaciones concentradas en un período único del año (mayo-octubre), el cual está influenciado por las masas de aire procedentes de los Llanos Occidentales. El bimodal es característico en el sector inferior (< 3.000 msnm.), estando influenciado por las masas de aire provenientes del Lago de Maracaibo y caracterizado por presentar dos máximos (abril-mayo y agosto-octubre) y dos mínimos (diciembre-febrero y julio) (Monasterio y Reyes, 1980).

La formaciones vegetales que atraviesa el curso del río Chama y sus afluentes, son muy diversas y complejas, tal como lo muestran las diferentes clasificaciones que se han hecho de la vegetación natural en la región andina (Sarmiento *et al* 1971; Vivas, 1992; Ataroff, 2003). No obstante, si es claro, que las formaciones más conspicuas e importantes para la geografía de esta región son la Selva Nublada y el Páramo (Vivas, 1992), las cuales ocupan extensiones considerables dentro de la cuenca del Río Chama (Sarmiento *et al* 1971). Tomando en cuenta estas dos grandes formaciones vegetales y basándonos en los límites altitudinales que definen ambas formaciones, hemos diferenciado el área de estudio en tres unidades ecológicas, a las cuales fueron asociados los cuerpos de agua muestreados en esta investigación.

La primera unidad correspondería a las Formaciones de Páramo, cuyo límite altitudinal inferior se sitúa sobre los 3.000 msnm. (Sarmiento *et al*, 1971; Monasterio y Reyes, 1980; Vivas, 1992), y está definido además por una temperatura media anual inferior a 10°C, cuyas condiciones hídricas van desde permanentemente húmedas (1.800 mm en promedio) hasta secas (650 mm en promedio) y con una sola estación lluviosa (Monasterio, 1980a). Esta zona se caracteriza por una comunidad vegetal herbácea-arbustiva, en donde las rosetas leñosas como las del género *Espeletia* son las formas de vida típicas, y las arbóreas están representadas principalmente por especies del género *Polylepis* (Vivas, 1992).

La segunda unidad correspondería a las formaciones de Selva Nublada, que ocupan la faja altitudinal de 1.700 a 3.000 msnm (Sarmiento *et al*, 1971). Son bosques densos de 2 a 3 estratos arbóreos y sotobosque bien desarrollado, con abundantes epífitas y numerosas especies endémicas, caracterizados por un régimen de nubosidad muy frecuente durante todo el año, que determina condiciones ecológicas particulares dentro de la cuenca, como lo es un mayor régimen de lluviosidad, que por su densa vegetación constituye un verdadero reservorio hidrológico andino (Vivas, 1992). El clima característico de esta unidad es de altas precipitaciones durante todo el año, con condiciones térmicas situadas entre las isotermas anuales de 18°C y 10 °C (Sarmiento *et al*, 1971).

Dentro de esta formación a su vez se diferencian dos tipos vegetales: la selva nublada montano alta, entre los 2.100-2.200 y los 3.000-3.300 msnm; y la selva nublada montano baja, entre los 1.700 – 2.200 msnm aproximadamente (Sarmiento *et al*, 1971). En general, esta formación es considerada como la menos alterada de la cuenca, lo cual se debe en parte a que ocupa vertientes empinadas de difícil acceso, además de presentar condiciones climáticas y edáficas marcadamente desfavorables para el aprovechamiento agrícola, en comparación a los bosques de zonas más bajas. No obstante algunos sectores han sido drásticamente intervenidos para destinarlos a la ganadería de altura (Vivas, 1992).

La tercera unidad ecológica, quedaría definida por el resto de las formaciones boscosas presentes en los pisos altitudinales más bajos del área de estudio, esto es por debajo de los 1.700 msnm, y que en particular denominaremos como Bosques Bajos. Las diversas formaciones incluidas en esta unidad, han sido clasificadas de manera distinta por varios autores (Sarmiento *et al*, 1971; Huber y Alarcón, 1988; Ataroff, 2003), los que han reconocido entre 3 y 7 tipos boscosos aproximadamente, cuyos criterios de definición, entre los que se incluyen los límites altitudinales, no son tan claros como en el caso de las unidades anteriores. Estas formaciones boscosas en general podrían caracterizarse por climas más secos, con regímenes de lluviosidad inferiores a los de Selva Nublada, y temperaturas más cálidas, donde las formas arbustivas dominan las comunidades vegetales. Cabe destacar que estas formaciones boscosas han sido sujetas a un mayor grado de intervención por las diferentes actividades humanas, donde la vegetación natural no existe o ha sido profundamente modificada (Sarmiento *et al*, 1971; Monasterio y Reyes, 1981).

La cuenca del río Chama constituye una gran unidad hidrológica, en la cual drenan numerosos ríos que abastecen de agua a importantes centros poblados. La mayoría de estos afluentes han sufrido cambios sustanciales en sus condiciones físicas, químicas y biológicas, producto de la intensa perturbación antropogénica (actividades agrícolas, pecuarias, domésticas, urbanísticas, turísticas, etc.) a la que históricamente han estado sometidos los ríos andinos (Pefaur y Durant, 1983). Esto no solo ha puesto en peligro el mantenimiento de las comunidades de organismos acuáticos que le son propios, sino además su estabilidad como cuerpos de agua saludables, por lo que podría calificarse de urgente la conducción de estudios bioecológicos en dichos cuerpos de agua, a fin de conocer su biota y entender la magnitud de tales daños con miras a su conservación.

CAPITULO 3. MATERIALES Y METODOS

3.1. Selección de los sitios de estudio y diseño de muestreo

A todo lo largo de la cuenca alta y media del río Chama, se muestrearon 51 cuerpos de aguas corrientes (Figura 3) en los meses de enero a abril (época seca) de los años 1999, 2000 y 2001, teniendo así un total de 129 puntos de muestreo. Para los propósitos de esta investigación un punto de muestreo corresponde al muestreo proveniente de un sitio en un determinado año, presentándose así un máximo de tres puntos de muestreo por sitio.

Los cuerpos de agua muestreados se ubicaron en un amplio intervalo altitudinal (3.735-830 msnm) y en diferentes condiciones ambientales, a fin de tener una expresión general de la variabilidad ambiental presente en toda el área de estudio. En cada río se delimitó un tramo a lo largo del cauce de aproximadamente 50 metros, para el muestreo de la fauna bentónica y la evaluación de los factores ambientales.

3.2. Muestreo de los Ephemeroptera y demás macroinvertebrados bentónicos

En cada sitio, dentro del tramo de 50 metros, se tomaron tres muestras de las zonas de rápidos (hábitat donde la corriente del agua fluye a mayor velocidad y en forma turbulenta). Cada muestra estaba conformada por 4 submuestras que se tomaban en sentido aguas arriba con el uso de redes de patada, tipo “kicking net” (Figura 4), con un tamaño de malla de aproximadamente 300 μm . El muestreo consistía en colocar la red contracorriente y en remover aguas arriba el sustrato del fondo, a fin de que los organismos fuesen arrastrados hacia el interior de la red. El contenido de las cuatro submuestras era vertido sobre un recipiente con agua, para luego proceder a la extracción de los macroinvertebrados. Las muestras se preservaron en una solución de alcohol etílico al 80%.

3.3. Tratamiento de las muestras

En el laboratorio se realizó la separación, clasificación y conteo de las ninfas de los efemerópteros, y del resto de invertebrados contenidos en la muestra. La identificación de las ninfas se hizo hasta el nivel de género, con la ayuda de la clave de Domínguez *et al*

(2001), en cuyo caso fue necesario la disección y montaje, para observaciones microscópicas de diferentes estructuras del cuerpo (patas, uñas, branquias y piezas bucales), importantes para el reconocimiento taxonómico. Los demás insectos fueron separados del resto de la fauna e identificados hasta el nivel de orden. Con los datos obtenidos se calculó para cada muestra la abundancia relativa de los diferentes grupos taxonómicos (orden y género) en base al total de invertebrados presentes en la misma.



Figura 4. Muestreo de los organismos bentónicos con red de patada (Kicking-net).

A los efemerópteros se les estimó además su tamaño, a través de mediciones del ancho de la cápsula cefálica, que es una de las medidas más relacionadas con el tamaño de estos insectos (Brittain, 1982). Se consideraron sólo las ninfas maduras, lo cual nos permitió evaluar el tamaño máximo alcanzado por los efemerópteros en estado ninfal, en los diferentes sitios del área de estudio, pudiéndose eliminar el efecto de la variabilidad de tamaños que se presenta en estos insectos a lo largo de su desarrollo, producto de la presencia de numerosos instares (Brittain, 1982), y que podía enmascarar las diferencias entre los sitios. Para el reconocimiento de las ninfas maduras, se usó como criterio el desarrollo de las pterotecas anteriores, seleccionando aquellos individuos que presentaban las pterotecas con una coloración negrusca, o en su defecto con pterotecas con una longitud aproximadamente igual o mayor a dos veces su ancho.

Como criterio para medir el ancho de la cápsula cefálica, se tomó la distancia entre el margen externo de los ojos compuestos, expresando esta medida en mm. Siguiendo este procedimiento, se les midió el ancho cefálico a un total de 4.623 individuos, pertenecientes a los 15 géneros encontrados en el área, y repartidos en 78 puntos de muestreo, en este caso, provenientes sólo de los dos últimos años de estudio.

3.4. Medición de las variables ambientales

Simultáneamente al muestreo de los organismos bentónicos, se midieron en cada sitio, y dentro del tramo de 50 metros, un conjunto de variables relacionadas con el ambiente físico interno y externo al cauce, así como con la calidad físico-química del agua. Estas variables fueron clasificadas en tres categorías, a fin de facilitar el manejo posterior de esta información. A continuación se describe el procedimiento seguido en la medición de dichas variables.

a) Variables externas al cauce

En esta categoría se incluyen junto con la altitud, la pendiente del cauce, el índice de hábitat, y el porcentaje de cobertura de la vegetación ribereña sobre el cauce (cobertura de las copas).

Pendiente del cauce: Esta variable se midió con un clinómetro en dos secciones del tramo de aproximadamente 25 metros, siguiendo el procedimiento descrito en Gordon *et al* (1992).

Índice de hábitat: El hábitat es un factor determinante de la distribución y abundancia de los organismos acuáticos y en consecuencia de la estructura de sus comunidades (Downes *et al*, 2000). Sus características, están definidas por la acción integradora de diversos parámetros físicos asociados directamente al cuerpo de agua o a su entorno inmediato (zona ribereña), que pueden determinar tanto la calidad y cantidad de microhábitats disponibles para la fauna acuática (Plafkin *et al*, 1989; Barbour *et al*, 1999). En consecuencia, la diversidad en la estructura física del hábitat, favorece la diversidad de organismos acuáticos, al aumentar la diversificación de nichos (Downes *et al*, 2000). A fin de evaluar este factor, en cada estación se hizo una estimación visual de una serie de parámetros internos y externos al cuerpo de agua (zona ribereña), considerados de importancia para determinar las características físicas del hábitat (Apéndice 1). Estos parámetros son (Barbour *et al*, 1999):

1. Heterogeneidad de sustratos disponibles para la fauna: se refiere a la cantidad relativa y variedad de estructuras naturales estables dentro del lecho del río (piedras, rocas grandes, troncos expuestos y sumergidos, ramas, etc.) que son favorables para la colonización por la fauna acuática. Una mayor abundancia y variedad de estructuras sumergidas, proporciona un mayor número de nichos, incrementando así la heterogeneidad del hábitat.
2. Cubrimiento del sustrato: considera el grado de cobertura que tienen los sedimentos finos sobre el sustrato rocoso por la acumulación en el lecho del río. Mayor cobertura del sustrato, significa una disminución en el área disponible para ser colonizada por los organismos, y en consecuencia una menor diversidad de microhábitats.
3. Relación profundidad/velocidad: se refiere a los distintos patrones que pueden resultar de la relación profundidad/velocidad en los ríos. Se considera que la

heterogeneidad del hábitat es mayor cuando se presentan las cuatro combinaciones siguientes: lento/profundo, lento/superficial, rápido/profundo y rápido/superficial.

4. Deposición de sedimentos: evalúa la presencia de zonas de acumulación de sedimento fino dentro del cauce. En general, altos niveles de deposición de sedimentos, son síntomas de ambientes inestables y relativamente simples, que resultan inadecuados para muchos organismos.
5. Estado del flujo del canal: determina en que grado el canal está lleno de agua. Lo cual puede variar tanto en forma natural (ejemplo, por la sequía), o por perturbaciones antropogénicas (represamiento o extracción de agua para irrigación). Una mayor exposición del lecho del río debido a menor flujo de agua, causa una reducción en la cantidad de sustratos adecuados para los organismos.
6. Alteración del cauce: se refiere a la presencia de canalización o dragado del cauce. Al estar más alterado el canal, es mayor la destrucción de los hábitats naturales.
7. Frecuencia de rápidos: mide la secuencia a lo largo del canal, de zonas poco profundas, de gran velocidad y con alta turbulencia, conocidas como rápidos. Estas unidades geomorfológicas son un componente importante de la heterogeneidad del hábitat acuático, y por lo tanto su mayor frecuencia favorece la diversidad de la fauna.
8. Estabilidad de la márgenes: evalúa la existencia de erosión en las orillas, o de áreas potenciales para la erosión, lo cual se asocia con problemas de movimiento y deposición de sedimentos en el cuerpo de agua, y a la vez con una escasez de cobertura y entrada de materia orgánica al río.
9. Vegetación protectora de las riberas: se refiere al grado de protección que le da la vegetación ribereña, especialmente arbórea, a las orillas, lo cual es importante no sólo para inferir sobre la resistencia de las márgenes a la erosión, sino también sobre el grado de sombra, sobre la cantidad de materia orgánica alóctona que entra al río, y sobre la disponibilidad de microhábitas marginales (usados como refugio por muchos organismos).
10. Ancho de la vegetación ribereña: considera la extensión del bosque ribereño y su impacto por las actividades humanas. Su extensión determina la capacidad de filtro

o de retención de elementos que son lavados hacia los ríos, y de aporte de materiales vegetales al cuerpo de agua.

A cada parámetro se le dio un valor de ponderación, dentro de una escala de valores de 0-20, siguiendo los criterios establecidos por Barbour *et al* (1999). Totalizando los puntajes de todos los parámetros, y expresando este valor en términos porcentuales en base a la máxima puntuación que tendría un sitio en condiciones óptimas (referidas en este estudio, dentro del contexto de la heterogeneidad física de hábitat acuático), se obtuvo en conjunto una medida integrada de la condición del hábitat (índice de hábitat) para cada sitio, relacionándose los valores más altos, con una mayor heterogeneidad física del hábitat, y por lo tanto con mejores condiciones para favorecer la diversidad de la fauna acuática.

Respecto al uso de este índice, es necesario advertir que el mismo fue originalmente diseñado para evaluar la calidad del hábitat acuático, en el sentido de un mayor o menor impacto antrópico, en ríos que naturalmente corren en zonas boscosas (Barbour *et al*, 1999). Sin embargo, decidimos incluirlo como una medida más para caracterizar las condiciones ambientales en todos los sitios de estudio, tomando en cuenta que en la determinación del mismo, están involucrados parámetros (Apéndice 1) cuya escala de valores según los criterios de evaluación, nos permite detectar las diferencias naturales que existen entre ríos que drenan en unidades ecológicas totalmente distintas, como ocurre en nuestro caso con los ríos de páramo y los ríos de formaciones boscosas. Estos parámetros son principalmente: la heterogeneidad de sustratos (1), la relación profundidad/velocidad (3) y obviamente las características de la vegetación ribereña (9 y 10), los cuales nunca alcanzarán valores muy altos en los ríos de páramo, lógicamente por sus condiciones naturales, entre las que se incluye la ausencia de vegetación ribereña de tipo arbóreo.

Es decir, que independientemente de que los ríos de páramo estén o no perturbados, siempre van a resultar con valores bajos de índice de hábitat, debido a que allí la ausencia de vegetación arbórea contribuye enormemente a que la estructura física del hábitat acuático sea mucho más simple que la de los ríos que drenan en zonas boscosas, entre otras

razones, por la ausencia de sombra, y por el poco aporte a estos ríos de materia orgánica alóctona gruesa (hojarasca, troncos, ramas, etc.), la cual es importante no solo como fuente de alimento, sino también para proveer de una variedad de sustratos orgánicos a la fauna (Minshall, 1984; Ward, 1984; Allan, 1995). Por lo tanto, como cualquier otra variable ambiental (ejemplo, temperatura), este índice puede perfectamente discriminar entre los ríos de páramo y los de zonas boscosas. En el caso de comparar los ríos que drenan bajo bosques, si es posible relacionar las diferencias en los valores del índice de hábitat con la calidad del cuerpo de agua debida a la influencia antrópica, ya que allí la valoración de los parámetros antes señalados, al igual que para el resto (Apéndice 1), puede resultar en cualquier rango dentro de la escala de valores usada, dependiendo del grado de perturbación que tenga la zona ribereña.

Cobertura de las copas: El grado de cobertura que tienen las copas de los árboles sobre el cauce, nos permitió evaluar la influencia de la vegetación ribereña, un factor de gran importancia en la estructura y funcionamiento de los sistemas lóticos o cuerpos de aguas corrientes (Allan, 1995). Se hizo una estimación indirecta de la cobertura de las copas, midiendo en 10 transectas perpendiculares a la longitud del cauce y equidistantes 5 metros, el “ángulo de las copas”, de acuerdo al método descrito en Meador *et al* (1993), que consiste en medir desde el centro de cada transecta, con la ayuda de un clinómetro, el ángulo que se forma entre la línea horizontal imaginaria a la altura del ojo del observador, y la estructura más alta de la vegetación que se encuentra a cada lado en la dirección de la transecta. La suma de los ángulos de cada lado, se expresa finalmente como un porcentaje en relación a 180°, determinando así el porcentaje de cobertura de las copas.

b) Variables hidrológicas

En esta categoría se incluyen las variables que están relacionadas directamente con el flujo de agua o con el caudal, como: el ancho del cauce, la profundidad media del agua, la velocidad de la corriente, la altura máxima del nivel de agua y el porcentaje de llenado. El ancho del cauce y la profundidad media del agua se midieron en 5 transectas equidistantes 10 m a lo largo del tramo. Para medir el ancho del cauce se consideró solo la

sección llena de agua. La profundidad se midió en tres puntos de la transecta, ubicados a 25%, 50% y 75% del ancho del cauce, a partir de los cuales se obtuvo un valor medio de profundidad del agua. La velocidad de la corriente se estimó con el método del flotador en cuatro secciones del tramo. Con estos valores se calculó la descarga (Q) o caudal promedio en cada estación para el momento del estudio. Para el cálculo del caudal se aplicó la fórmula siguiente (Welch, 1948):

$$Q = W \times P \times V \times 0,8$$

Siendo: Q = caudal (m³/seg.); W= ancho promedio de la sección del canal con agua (m); P = profundidad media del agua (m); V = velocidad de la corriente (m/seg); 0,8 = factor de corrección.

La altura máxima, expresa el máximo nivel que puede alcanzar el agua ante situaciones de crecidas. Esta medida se tomó simultáneamente en las cinco transectas donde se midió el ancho del cauce y la profundidad, lo cual consistía en medir en la margen izquierda y derecha del cauce la altura de la marca que evidenciara el nivel alcanzado por la columna de agua en las últimas crecidas.

El porcentaje de llenado del cauce, expresa el porcentaje que representa el ancho del cauce lleno de agua, en relación al ancho total (ancho máximo que tendría el cauce en períodos de crecidas).

c) Variables indicadoras de la calidad fisicoquímica el agua

Los parámetros fisicoquímicos del agua medidos en cada sitio de estudio fueron: el pH, la temperatura del agua, la conductividad, la alcalinidad, la dureza, el oxígeno disuelto, y la materia orgánica en suspensión. Todas estas variables excepto la materia orgánica en suspensión, se determinaron *in situ* mediante diferentes métodos. Para el pH, la temperatura del agua y la conductividad, se utilizaron aparatos de medición; la alcalinidad se determinó mediante titulación con H₂SO₄ según Welch (1948); la dureza con el método

compleximétrico de Merck (1974); y el oxígeno disuelto mediante el método de Winkler (Welch, 1948).

La materia orgánica en suspensión, se refiere a todas aquellas partículas orgánicas finas, vivas (bacterias, algas, protozoarios, invertebrados, etc.) o muertas (detritus), dentro de un rango de tamaños de 0,45 μm a 1 mm, que se encuentran suspendidos en la columna de agua, las cuales constituyen una importante fuente de alimento para muchos invertebrados acuáticos, siendo por lo tanto un factor de significancia dentro de los sistemas lóticos (Wallace y Grubaugh, 1996).

El contenido de materia orgánica en suspensión, se determinó mediante el filtrado con una bomba vacío, de una muestra de agua de 1000 ml, a través de un filtro de fibra de vidrio de 45 mm de diámetro, previamente pesado. Esta muestra se secó luego en la estufa a 60°C por 24 horas, para determinar su peso seco (integrada por partículas orgánicas e inorgánicas). Posteriormente se quemó a 500 °C por una hora, para analizarla hasta el peso seco libre de cenizas (PSLC) (Wallace y Grubaugh, 1996), determinando así el contenido de partículas orgánicas presentes en la muestra.

3.5. Análisis estadísticos

Los datos biológicos y ambientales se analizaron con la ayuda de técnicas de análisis univariados y multivariados de Ordenación y Clasificación, a fin de determinar las relaciones entre ellos, y conocer tendencias generales tanto en las variables ambientales, como en la fauna de efemerópteros.

3.5.1. Variables ambientales

La caracterización ambiental de los sitios, se hizo evaluando en primer lugar, el grado de variabilidad de cada factor dentro del área de estudio, mediante los valores del Coeficiente de Variación (CV%), para lo cual se usaron los valores promedios de cada variable en los 51 cuerpos de agua muestreados, a partir de los datos provenientes de los

diferentes años de estudio (Apéndice 2). Esta medida se determina expresando en porcentaje la desviación estándar con respecto a la media, y resulta muy útil para comparar la variación entre observaciones que se expresan en unidades diferentes (Daniel, 1993), como ocurre en este caso.

Posteriormente se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), a objeto de analizar el ordenamiento ambiental de los puntos de muestreo, y detectar además el grado de asociación entre las variables así como los principales gradientes ambientales que explicaron la mayor variabilidad entre los cuerpos de agua estudiados. Se hizo un ACP tipo R, a partir de una matriz de correlación, el cual se recomienda cuando los datos son muy heterogéneos en unidades (Fariñas, 1996). Para este análisis se consideraron sólo los 115 puntos de muestreo donde aparecieron ninfas de Ephemeroptera. La razón de ello, fue con el fin de facilitar posteriormente la comparación de estos resultados con los del análisis de los sitios a partir de la composición de Ephemeroptera, donde fue necesario eliminar aquellos puntos de muestreo con abundancias iguales a cero, para satisfacer las características de los métodos multivariados empleados (DECORANA y TWINSPAN). Cumpliendo con los requisitos de normalidad del método, las variables que no mostraron distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk; Chacín, 2000), fueron previamente transformadas matemáticamente, éstas se indican en la Tabla 2, especificando en cada caso las funciones utilizadas.

El ACP, como cualquier método de ordenamiento, tiene como objetivos principales: a) organizar los sitios o muestras a lo largo de ejes de variación en base a datos de atributos (composición de especies, o variables ambientales) de tal forma que los sitios que presentan mayor similitud en tales atributos y viceversa, son los más cercanos y los más lejanos respectivamente; y b) reducir un gran número de variables, en un grupo más pequeño, con la mínima pérdida de información; las cuales quedan representadas por los ejes de mayor variación en la nube multidimensional de puntos (Norris y Georges, 1993; ter Braak, 1995; Fariñas, 1996). A diferencia de otros métodos de ordenamiento, el ACP, se basa en la distribución lineal de los atributos, que caracterizan los individuos (sitios o muestras)

analizados. Igualmente asume que las relaciones entre las variables (atributos) y entre éstas y los individuos son de tipo lineal (Fariñas, 1996).

Tabla 2. Variables ambientales que fueron transformadas matemáticamente para normalizarlas.

Variable ambiental	Función matemática
Dureza	Arcotangente (x)
Alcalinidad	Log (x)
Conductividad	(Arcotangente (x)) ²
Temperatura del agua	(Log (x)) ²
Materia orgánica en suspensión	Log (x+1)
Ancho del Cauce	(Arcotangente (x)) ²
Caudal	Raiz-cuadrada (Log (x+1))
Cobertura	Arcoseno (x/100)

Los resultados más importantes del ACP son: la longitud de los ejes de mayor variación, construidos como combinación lineal de las variables originales, y que constituyen los componentes principales (ortogonales entre sí); las coordenadas de los individuos en los nuevos ejes; y los coeficientes de correlación lineal de las variables (internas, generalmente especies) con dichos ejes. La interpretación de los resultados se hace estudiando la correlación entre las variables internas con los ejes de ordenamiento, para determinar cuales son las que más contribuyen a su construcción. Luego, se determinan las correlaciones de las variables ambientales (externas) con los ejes de ordenamiento, para determinar los principales factores que lo condicionan de manera indirecta, y así definir gradientes ambientales en el patrón de variación de los datos (Fariñas, 1996). En este método, las unidades de muestreo se representan en el plano de ordenamiento como puntos, y las especies y variables ambientales como vectores, cuya

longitud, indica el grado de correlación con los ejes de ordenamiento, y su orientación, la dirección hacia donde aumenta dicha variable en el plano.

3.5.2. Muestras de Ephemeroptera

Para cada muestra se determinó la abundancia relativa, tanto para el orden en general, como para cada uno de los géneros encontrados, en base al total de invertebrados contenidos en la misma. Igualmente se determinó por muestra, la riqueza (nº de géneros), la equidad en base al índice de Molinari ($G_{2,1}$, Molinari, 1989) y los índices de heterogeneidad N_1 y N_2 de la serie de Hill (Magurran, 1988), obteniendo luego los valores promedios en cada punto de muestreo (Apéndices 3 y 4).

Siendo: $N_1 = \exp H'$

$$N_2 = 1/\lambda$$

$$H' = -\sum_{i=1}^s (n_i/N) \log (n_i/N)$$

$$\lambda = \sum (n_i/N)^2$$

$$G_{2,1} = (\arccoseno (F_{2,1}/90))F_{2,1} \text{ cuando } F_{2,1} > \sqrt{1/2}$$

$$G_{2,1} = (F_{2,1})^3 \text{ cuando } F_{2,1} \leq \sqrt{1/2}$$

$$F_{2,1} = (N_2-1)/(N_1-1)$$

Donde: N_1 y N_2 = números de la serie de Hill

$G_{2,1}$ = Índice de equidad de Molinari

s = número de géneros en la muestra

n_i = número de individuos del género i en la muestra

N = Total de individuos de Ephemeroptera en la muestra

N_1 se interpreta como el número de taxa abundantes (intermedias + comunes) en la muestra. Mientras que N_2 representa el número de taxa muy abundantes en la muestra.

Para toda el área de estudio, se analizaron los cambios generales en la abundancia relativa y la diversidad (riqueza, equidad e índices de diversidad) del Orden Ephemeroptera, y su relación con los factores ambientales, a partir de análisis de correlación de Pearson. Para este análisis también se consideró la normalización de las variables, tal como se indicó arriba. Los atributos de la comunidad, mostraron distribución normal, por lo que no fue necesario hacerles transformaciones matemáticas.

Seguidamente se evaluaron los cambios en la composición de los Ephemeroptera entre los puntos de muestreo y/o sitios de estudio, mediante un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL ó DECORANA), para lo cual los datos de abundancia relativa de los géneros fueron previamente estandarizados a fin de homogeneizar las varianzas, transformándolos mediante el Log (x+1). Como opción del método, se seleccionó bajarle el peso a los taxa raras, para evitar que su influencia distorsionara el ordenamiento de los puntos (Fariñas, 1996). Para establecer las relaciones en la composición de los efemerópteros con las variables ambientales, éstas fueron correlacionadas en un análisis posterior con los ejes de ordenamiento, para lo cual, igualmente se consideró la normalización de las variables, como se indicó para el ACP.

El ACL, es una versión modificada del método de los Promedios Recíprocos (PR) o Análisis de Correspondencia (AC), donde se corrigen los dos principales problemas que presenta dicho método, como lo es el efecto de arco o de herradura, y la compresión de las distancias entre los puntos (sitios o especies) cercanos a los extremos del primer eje de ordenamiento, como consecuencia del tratamiento matemático que reciben los datos (ter Braak, 1995; Fariñas, 1996). Este método de ordenamiento, a diferencia del ACP, se basa en la distribución unimodal de las especies, por lo que resulta más apropiado cuando se trabaja en un amplio espacio geográfico, donde es imposible encontrar la distribución lineal de las especies (Fariñas, 1996), como efectivamente lo evidenció la gran cantidad de ceros en la matriz de sitios x géneros en nuestro estudio. En un ACP, la distribución no lineal de las especies, ocasionaría la deformación en la nube de puntos, produciéndose también el conocido “efecto de herradura” (Fariñas, 1996).

En este método, los taxa son representados como puntos al igual que las unidades muestrales. La posición de las especies es una estimación de su óptimo en una distribución aproximadamente igual a la Gausiana, y la interpretación ambiental de los ejes que explican la mayor variación en las dispersión de los puntos, al igual que en el ACP, se hace correlacionando las variables ambientales con los ejes de ordenamiento. Los resultados se interpretan tomando en cuenta las relaciones de vecindad entre los óptimos de los taxa y las unidades muestrales; así, la importancia de la especie va disminuyendo de manera radial hacia las unidades muestrales que están más lejos de su óptimo (Fariñas, 1996).

A fin de detectar patrones de agrupamiento de los sitios y/o puntos de muestreo, de acuerdo a su similitud en la composición de los efemerópteros, se hizo la clasificación de los puntos de muestreo, mediante el Análisis de Especies Indicadoras de Doble Entrada (TWINSPAN = *Two Way Indicador SPecies ANalysis*) (Hill, 1979). Este es un método de clasificación jerárquico, divisivo, politético, que arregla, de manera dicotómica, las unidades muestrales en grupos, que progresivamente se van dividiendo en subgrupos más pequeños de acuerdo a un mayor grado de similitud en la composición de taxonómica (Hill, 1979).

El criterio de la definición de los grupos en cada nivel de división, se hace en base a las “especies indicadoras”, que son las que muestran la mayor variabilidad en abundancia o frecuencia de aparición entre los grupos, interpretándose así su preferencia por uno de los lados de la dicotomía. Este método organiza los datos de abundancia de los taxa, usando diferentes categorías de abundancia (niveles de corte), denominadas “pseudoespecies”, según las cuales, cada categoría es tratada como una especie diferente, así cualquier taxón dado puede estar presente en más de una categoría (por ejemplo las pseudoespecies: *Baetodes 1*, *Baetodes 2* y *Baetodes 3*). En este método los taxa son simultáneamente clasificados de acuerdo a sus preferencias por los distintos grupos de sitios o unidades muestrales, lo cual permite evaluar la asociación entre ellos, en cuanto a sus afinidades ecológicas (Hill, 1979). Para este análisis se usaron los valores de abundancia relativa de los géneros, según los cuales se establecieron 5 categorías para definir los niveles de corte de las “pseudoespecies” en:

- 0 = abundancia 1: entre 0% y 3%
- 3 = abundancia 2: entre 3% y 5%
- 5 = abundancia 3: entre 5% y 10%
- 10 = abundancia 4: entre 10% y 20%
- 20 = abundancia 5: > 20%

El máximo número de indicadores por división fue de 5 taxa, y el tamaño mínimo del grupo igual a 5 sitios, deteniéndose el análisis en el tercer nivel de división, aunque los resultados se presentan solamente hasta el segundo nivel de división, en virtud de que para el tercer nivel no se encontraron diferencias estadísticas entre los grupos resultantes para ninguna de las variables ambientales medidas en el estudio.

Los grupos resultantes del TWINSPAN fueron examinados mediante pruebas no paramétricas de comparación de medias, como la de Kruskal-Wallis, con el test a *posteriori* de Dunn (Conover, 1980) y la de Mann-Whitney (Daniel, 1993), para detectar diferencias faunísticas (tanto en la abundancia relativa de los géneros como en los parámetros a nivel de la comunidad) y ambientales. El uso respectivo de estas pruebas se indica junto con la descripción de los resultados.

El comportamiento individual de los géneros de Ephemeroptera frente a los factores ambientales, se analizó más detalladamente con la ayuda del método de los Promedios Ponderados, utilizado en este caso como método de cálculo de el Valor Indicador de una especie con respecto a una variable ambiental (Fariñas, 1996). Este método se basa en estimar los dos parámetros que componen la repartición de las especies, siguiendo una distribución Gaussiana o unimodal, como lo es la *media* y la *desviación estándar*, las cuales representarían el *óptimo* de la curva de distribución y su *tolerancia* respectivamente. Así, el valor indicador o promedio ponderado de una especie con respecto a una variable ambiental, sería una estimación de su *óptimo*, donde se espera que ocurra la máxima abundancia de una especie dentro del gradiente ambiental; y su desviación estándar ponderada estimaría su *tolerancia* (Fariñas, 1996).

Para calcular el valor indicador (óptimo) y la tolerancia de los géneros se usaron las siguientes ecuaciones matemáticas, definidas por Gauch (1982; citado por Fariñas, 1996):

$$VI_{g_{ik}} = \frac{\sum_{j=1}^m Ag_{ij} VA_{kj}}{\sum_{j=1}^m Ag_{ij}}$$

$$t_i = \left[\frac{\sum_{j=1}^m Ag_{ij} (VA_{kj} - VI_{g_{ik}})^2}{\sum_{j=1}^m Ag_{ij}} \right]^{1/2}$$

Siendo en nuestro estudio:

$VI_{g_{ik}}$ = Valor indicador del género i (valor estimado = óptimo) para el factor k

Ag_{ij} = Abundancia relativa del género i en el punto de muestreo j

VA_{kj} = Valor de la variable ambiental k en el punto de muestreo j (valor observado)

t_i = Tolerancia del género i (desviación estándar)

m = Número de puntos de muestreo (115)

La variación en el tamaño de las ninfas de Ephemeroptera, se analizó en base a los valores promedios de ancho cefálico, obtenidos en cada punto de muestreo, tanto para todo el orden, como para cada género (Apéndice 5). Mediante un análisis de varianza de una vía (ANOVA), con la prueba a *posteriori* de Tukey ($\alpha = 0,05$; Daniel, 1993), se evaluaron las diferencias en el tamaño promedio de los géneros. Seguidamente se analizó la relación del tamaño de las ninfas con la variables ambientales, en base al coeficiente de correlación de Pearson (Daniel, 1993). Este análisis se hizo para el orden en general y para los 4 géneros más comunes, aquellos cuyas ninfas maduras ocurrieron en más del 35% de los puntos de muestreo (Apéndice 5), como: *Baetodes* (84,62%), *Leptohyphes* (67,95%), *Americabaetis* (37,18%) y *Andesiops* (35,9%). Las variables que no mostraron distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk; Chacín, 2000), fueron previamente normalizadas mediante transformaciones matemáticas; éstas fueron: la conductividad, la alcalinidad, la dureza, el ancho del cauce y el caudal, transformadas con el Arcotangente (x); la cobertura con el Arcoseno (x/100), la materia orgánica en suspensión con el Log (x+1) y la temperatura con el Log (x).

CAPITULO 4. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LOS CUERPOS DE AGUA ESTUDIADOS

4.1. Introducción

Un hecho bien establecido, es que los ríos son afectados en su recorrido por condiciones ampliamente diversas de clima, vegetación, topografía, y geología entre otros (Allan 1995), y que tales condiciones determinan distintos patrones en el hábitat físico de estos sistemas, los que a su vez actúan como fuerzas reguladoras de los organismos que allí existen (Allan, 1995; Frissell *et al* 1986). Tomando en cuenta este aspecto, consideramos que para un completo conocimiento de la biota acuática, es fundamental además, el conocimiento de las fuerzas físicas, químicas y biológicas integradoras del ambiente acuático natural, que regulan la distribución y abundancia de los organismos, y que en consecuencia determinan distintos patrones en la estructura y función de sus comunidades.

En este capítulo se analizará exclusivamente el ambiente acuático de los cuerpos de agua muestreados en la cuenca media y alta del río Chama, en base a las características físicas (externas e internas al cauce) y químicas del agua, que fueron medidas simultáneamente al muestreo de la fauna de Ephemeroptera. Ello nos permitirá tener una panorámica general de la relación entre los factores ambientales, así como de las principales fuerzas que determinan la variabilidad ambiental existente en el hábitat acuático de dichos cursos de agua.

4.2. Resultados

En la Tabla 3 se da una información general sobre las variables ambientales evaluadas en los 51 cuerpos de agua muestreados en la cuenca media y alta del Río Chama durante la época seca en los tres años de estudio. Se indica para cada variable los valores mínimos y máximos, registrados en los cuerpos de agua de cada unidad ecológica (datos completos en Apéndice 2), así como los valores generales para toda el área (promedio, mínimo, máximo y coeficiente de variación).

Tabla 3. Valores mínimos y máximos de las variables ambientales registrados en los cuerpos de agua de las tres unidades ecológicas (Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos) en la cuenca media y alta del Río Chama, durante la época seca en tres años de estudio. Se indica además los valores generales (promedio, mínimo, máximo y coeficiente de variación) para toda el área.

UNIDAD ECOLÓGICA	Número de cuerpos de agua (n)	VARIABLES AMBIENTALES																
		EXTERNAS AL CAUCE				HIDROLÓGICAS						FÍSICO-QUÍMICAS DEL AGUA						
		Altitud (msnm)	Pendiente (%)	Índice Hábitat (%)	Cobertura copas (%)	Ancho cauce (m)	Profundidad media (m)	Velocidad (m/seg.)	Caudal (m ³ /seg.)	Altura máxima (m)	Llenado del cauce (%)	Materia Orgánica Suspensión (ppm)	Oxígeno disuelto (mg/L)	Temperatura agua (°C)	pH	Conductividad (µmhos/cm)	Alcalinidad (mg/L CaCO ₃)	Dureza (mg/L CaCO ₃)
PARAMO	9	3150	3,5	49,5	0,0	2,20	0,07	0,06	0,01	0,29	42,7	0,87	6,80	5,0	6,5	34,90	12,00	7,00
		3735	14,5	76,0	57,8	7,69	0,34	0,80	0,92	1,35	86,1	9,95	8,95	16,5	8,4	135,00	59,07	62,65
SELVA NUBLADA	32	1750	1,5	42,0	0,0	0,41	0,08	0,02	0,004	0,27	18,9	0,50	7,25	9,0	5,9	25,00	5,20	9,00
		2985	22,0	92,0	100,0	25,98	0,46	1,16	5,370	1,52	100,0	7,57	9,20	21,0	9,1	150,00	56,39	105,00
BOSQUES BAJOS	10	830	1,5	34,0	0,0	3,41	0,11	0,32	0,160	0,28	3,1	0,80	6,90	16,0	6,8	20,00	10,74	9,00
		1650	12,0	82,0	89,6	11,08	0,43	1,30	3,573	1,05	82,3	16,11	8,80	30,0	8,5	880,00	393,80	519,10
Promedio General		8,7	68,0	50,4	5,38	0,23	0,63	0,780	0,59	61,9	3,10	8,05	14,9	7,3	72,64	31,28	29,54	
Minimo		1,5	34,0	0,0	0,41	0,07	0,02	0,004	0,27	3,1	0,50	6,80	5,0	5,9	20,00	5,20	7,00	
Maximo		22,0	92,0	100,0	25,98	0,46	1,30	5,370	1,52	100,0	16,11	9,20	30,0	9,1	880,00	393,80	519,10	
Coef. Var. CV (%)		44,6	18,4	68,6	67,1	35,2	37	111,7	35,8	30,1	62,7	5,6	26,8	6,8	137	127,8	169,3	

Los cuerpos de agua se localizaron en un amplio gradiente altitudinal (830-3.735 msnm) y repartidos dentro de las tres unidades ecológicas definidas en el área de estudio, de las cuales la que tuvo la mayor representación fue la zona de Selva Nublada donde se muestrearon un total de 32 cuerpos de agua, mientras que un menor número de ríos fueron muestreados en las zonas de Páramo y de Bosques Bajos, con 9 y 10 ríos respectivamente.

Los resultados de esta tabla muestran que la mayor variabilidad ambiental entre los cuerpos de agua se presentó para el caudal (CV = 111,7%) y para las condiciones químicas relacionadas con la mineralización del agua: la dureza (CV = 169,3%), la conductividad (CV = 137%) y la alcalinidad (CV = 127,8%).

El caudal resultó altamente heterogéneo entre los sitios, con un promedio general para toda el área de 0,78 m³/seg., encontrándose los valores extremos (mínimo y máximo) dentro de la zona de Selva Nublada (quebrada SaiSai y la estación 5 del Río Chama respectivamente, Apéndice 2), lo que revela que en la época seca hay alta variabilidad en las condiciones del flujo entre los ríos de esta unidad ecológica. En general los valores más altos se presentaron en los ríos de formaciones boscosas (Selva Nublada y Bosques Bajos), mientras que en los ríos de Páramo los mismos fueron relativamente bajos (Apéndice 2), obviamente por localizarse en las cabeceras de la cuenca.

En cuanto a la mineralización del agua, destaca que para las tres variables (conductividad, alcalinidad y dureza), los valores máximos registrados en toda el área, resultaron extremadamente altos (880 μ hos/cm; 393,8 m/L CaCO₃ y 519,1 CaCO₃ respectivamente), y provienen de ríos de la parte más baja (Bosques Bajos), donde también se registraron valores relativamente bajos en dichas variables. Esto indica por lo tanto, que al menos durante la época del estudio, los ríos de Bosques Bajos son mucho más heterogéneos en la química del agua, que los de Páramo y de Selva Nublada, para los cuales dichas variables oscilaron en un rango menor. Estos resultados revelan por lo tanto,

diferencias importantes en el contenido de sólidos disueltos, de cationes calcio y magnesio, y de carbonatos, entre los cuerpos de agua estudiados.

El contenido de oxígeno disuelto y el pH, en cambio con coeficientes de variación tan bajos (5,6% y 6,8% respectivamente), mostraron ser las variables más constantes dentro del área de estudio. El promedio general del pH fue de 7,3; ubicándose en un rango de 5,9 a 9,1, lo que sugiere una condición neutro a ligeramente básica para el total de ríos estudiados. El oxígeno disuelto promedio fue de 8,05 mg/L, para un rango de 6,8 a 9,2 mg/l. En ninguna de estas variables se observa una tendencia altitudinal.

De la físico-química del agua, también destaca el patrón observado en la temperatura del agua, la cual aunque mostró un coeficiente de variación relativamente bajo (26,8%), sus valores sugieren diferencias térmicas importantes entre los cursos de agua, tomando en cuenta que pequeñas variaciones en este factor pueden afectar de manera significativa la biología de los organismos acuáticos (Sweeney, 1984). La temperatura más fría fue de 5 °C, registrada en el sitio más alto (quebrada Mifafi), y la más cálida igual a 30 °C, en el río La Sucia 2, uno de los más bajos dentro del área. También es notable las diferencias térmicas entre los ríos agrupados en cada unidad ecológica, donde los valores más bajos se presentan en los ríos de Páramo, los intermedios en los ríos de Selva Nublada, y los más altos en los que drenan en las formaciones de Bosques Bajos (Apéndice 2), lo que claramente evidencia un patrón altitudinal negativo en esta variable.

El ACP determinó un porcentaje de varianza acumulada en los tres primeros ejes igual a 56,63%; explicando el eje 1 un 25,27%; el eje 2 un 20,41% y el eje 3 un 10,95% (Tabla 4). El ordenamiento de los 115 puntos de muestreo para los dos primeros ejes del ACP ([Figura 5](#)), produce una nube de puntos más dispersa hacia el lado izquierdo del plano, lo que indica que los ríos o puntos de muestreo de la izquierda son más heterogéneos ambientalmente que los de la derecha. No se observa una clara discontinuidad entre los puntos de muestreo de las tres unidades ecológicas. Los puntos de muestreo de los ríos que drenan en el Páramo ocupan predominantemente la porción inferior derecha (segundo

cuadrante), revelando ello pocas diferencias ambientales entre dichos ríos. Los de Selva Nublada, aunque distribuidos en toda el área del plano, tienden a congregarse hacia la parte superior, lo que podría sugerir una mayor similitud ambiental, en relación a los ríos de esta zona que ocupan la parte inferior del plano. Por su parte los puntos de muestreo de los ríos que drenan en las formaciones de Bosques Bajos, ocupan principalmente el lado izquierdo de la nube, y se ubican en posiciones más dispersas que los anteriores, lo que parece indicar una alta heterogeneidad ambiental en este grupo de cuerpos de agua.

Tabla 4. Absorción de la varianza en los tres primeros ejes del Análisis de Componentes Principales, en el ordenamiento de los 115 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama en función de las variables ambientales, a partir de una matriz de correlación.

Características	Ejes		
	1	2	3
Autovalor	4,30	3,47	1,86
Porcentaje de varianza explicada	25,27	20,41	10,95
Porcentaje de varianza explicada acumulada	25,27	45,68	56,63

La correlación de las variables ambientales con los dos primeros ejes de ordenamiento ([Figura 5](#)), determinó que 16 de ellas resultaron significativas ($r > 0,1832$; $P < 0,05$) en explicar el ordenamiento de los sitios y puntos de muestreo. La altura máxima del nivel de agua fue la única que no resultó significativa ($r \leq 0,1832$; $P \geq 0,05$) en el análisis.

Estas variables claramente se disponen en cuatro manojos de vectores, revelando el grado de asociación entre ellas. La cobertura de la vegetación ribereña, el índice de hábitat, el contenido de oxígeno disuelto y el porcentaje de llenado, altamente correlacionadas entre sí (dada la proximidad de los vectores) se proyectan hacia la porción central superior del

plano; a éstas se oponen (en el tercer cuadrante) las variables fisicoquímicas del agua (la temperatura, la materia orgánica en suspensión, el pH, la dureza, la conductividad y la alcalinidad), las que a su vez están altamente correlacionadas entre sí. En la porción central derecha del plano, la altitud (ALTI) y a la pendiente (PEND) correlacionadas positivamente entre sí, se oponen en igual grado a las variables hidrológicas (cuarto cuadrante, especialmente el ancho del cauce; el caudal y la velocidad de la corriente), también altamente correlacionadas entre sí; y a las fisicoquímicas, especialmente la temperatura del agua.

Catorce variables se relacionaron significativamente con el primer eje, siendo por lo tanto las que más explican la variabilidad entre los puntos de muestreo a lo largo del mismo. El caudal ($r = -0,756$), la temperatura ($r = -0,749$), la altitud ($r = 0,747$) y ancho del cauce ($r = -0,722$), fueron las que mostraron las correlaciones más altas con este eje. Seguidas en orden de importancia aparecen: la velocidad de la corriente ($r = -0,622$), la pendiente ($r = 0,587$), la profundidad media del agua ($r = -0,501$), la conductividad ($r = -0,497$), el pH ($r = -0,489$), la alcalinidad ($r = -0,463$), la dureza ($r = -0,452$), el índice de hábitat ($r = 0,266$), la cobertura ($r = 0,245$) y la materia orgánica en suspensión ($r = -0,215$).

La altitud se correlacionó positivamente con el eje 1 y con la pendiente del cauce, lo que indica que sus valores incrementan hacia los sitios o puntos de muestreo que ocupan el lado derecho del plano. La orientación de la altitud en sentido opuesto a las variables hidrológicas y a las fisicoquímicas, indica relaciones negativas con éstas, de las cuales, las más altamente correlacionadas con éste factor son la temperatura del agua ($r = -0,8328$), seguida de las hidrológicas: la velocidad de la corriente ($r = -0,5344$), el caudal ($r = -0,4577$) y el ancho del cauce ($r = -0,4120$) (Apéndice 7). El oxígeno disuelto, el porcentaje de llenado, el índice de hábitat y el porcentaje de cobertura, no muestran correlaciones significativas con la altitud, como lo indica la orientación de su vectores en un ángulo cercano a 90° con respecto a dicho factor, lo que se corroboró mediante los valores del coeficiente de correlación de Pearson (Apéndice 7).

En la construcción del eje 2, resultaron significativas trece variables, las que incluyen las hidrológicas, las físico-químicas del agua, el índice de hábitat y la cobertura. En este caso, las correlaciones más fuertes con el eje, las presentaron, de manera positiva: la profundidad media del agua ($r = 0,670$), el índice de hábitat ($r = 0,645$), el oxígeno disuelto ($r = 0,574$), el caudal ($r = 0,568$) y la velocidad de la corriente ($r = 0,539$); y de manera negativa: la alcalinidad ($r = -0,632$) y la conductividad ($r = -0,553$); interpretando de esto, que las primeras aumentan hacia los puntos de muestreo que ocupan la parte superior del plano, mientras que las segundas aumentan hacia los puntos de muestreo de la parte inferior.

En el ordenamiento de los puntos de muestreo a lo largo del tercer eje ([Figura 6](#)), encontramos un alto grado de solapamiento entre los correspondientes a las distintas unidades ecológicas, lo que se explica por la gran dispersión que muestran estos puntos, incluyendo los de páramo, a lo largo del eje. Esto indica que con respecto al gradiente ambiental sugerido para tercer eje, los cuerpos de agua que corren dentro de las tres unidades ecológicas son muchos más heterogéneos entre sí, que con respecto a los gradientes anteriores. En este caso las variables más significativas en explicar el ordenamiento de los sitios son: la dureza ($r = 0,607$), el índice de hábitat ($r = 0,554$), la cobertura ($r = 0,548$) y el porcentaje de llenado ($r = 0,521$), las que aumentan hacia los sitios que ocupan el lado derecho del plano. Es notable también que ninguna variable se correlacionó negativamente (de manera significativa) con este eje.

4.3. Discusión

De la caracterización ambiental de los ríos, resalta en primer lugar el hecho de que la mayor heterogeneidad en el total de cuerpos de agua estudiados, se presentó en las propiedades químicas relacionadas con la mineralización del agua: la conductividad, la alcalinidad y la dureza; y en la variables hidrológicas, en particular el caudal. Así mismo, que la mayor homogeneidad se presentó en los valores de oxígeno disuelto y de pH (Tabla 3). La alta variabilidad en el caudal, parece estar determinada principalmente por el ancho del cauce, puesto que de la variables hidrológicas que contribuyen a la estimación de este factor (velocidad de la corriente, profundidad media y ancho del cauce), su mayor correlación la mostró con el ancho del cauce ($r = 0,8647$; Apéndice 7), el que también resultó con una variación relativamente alta dentro del área de estudio ($CV = 67,1\%$), y superior a la observada para la profundidad media del agua ($CV = 35,2\%$) y la velocidad de la corriente (37%).

La variabilidad en las condiciones hidrológicas, es un patrón que naturalmente ocurre en los sistemas acuáticos de aguas corrientes, producto de influencia conjunta de factores topográficos como altitud y la pendiente, y de la naturaleza el terreno (Allan, 1995; Roldán, 1992), los que a su vez podrían determinar cambios importantes en las condiciones hidrológicas de los cauces principales debido a una influencia creciente aguas abajo en el número de tributarios. En el área estudiada, es evidente que la condiciones hidrológicas están altamente influenciadas por la topografía del terreno, lo que se deduce tomando en cuenta el amplio rango de pisos altitudinales que conforman la cuenca, donde dichas variables mostraron una tendencia a incrementar aguas abajo, como se nota al comparar las estaciones tomadas dentro de los dos ríos más importantes de la cuenca, el Mucujún (1 y 2) y el Chama (1, 2, 3, 4 y 5) (Apéndice 2).

La mineralización del agua en los sistemas de aguas corrientes naturales, está determinada principalmente por el clima y la geología del terreno (Allan, 1995; Wetzel, 2001), por lo que es posible que la variabilidad observada en el contenido de sólidos

disueltos (conductividad), de iones de carbonatos (alcalinidad) y de iones calcio y magnesio (dureza), esté reflejando en gran parte diferencias de origen litológico entre los sitios, dada la alta complejidad geológica que encontramos dentro de la cuenca del río Chama, donde aparecen representadas todas las eras, desde la Pre-Cámbrica hasta la Cenozoica (ACIJ, 1990). En nuestro estudio, una evidencia importante pareciera reforzar esta idea, como es el haber encontrado una mayor variabilidad en los valores de conductividad, alcalinidad y dureza, dentro de los cuerpos de agua que se localizan sobre la vertiente derecha de la cuenca. Así lo revela las diferencias observadas en el rango de valores y en el coeficiente de variación que fueron determinados para el conjunto de cuerpos de agua muestreados en ambas vertientes (Tabla 5). La vertiente derecha, de acuerdo con los datos suministrados por la ACIJ (1990), es precisamente la zona donde ocurre la mayor heterogeneidad en la composición litológica de los suelos dentro del área de estudio.

Tabla 5. Valores promedios, mínimos, máximos y coeficientes de variación (CV%) de la conductividad, la alcalinidad y la dureza, en los cuerpos de agua de las vertientes derecha (VD) e izquierda (VI) de la cuenca del Río Chama.

Variable	Conductividad (μ mhos/cm)		Alcalinidad (mg/L CaCO ₃)		Dureza (mg/L CaCO ₃)	
	VD n = 68	VI n = 45	VD n = 68	VI n = 45	VD n = 68	VI n = 45
Media	82,5	49,0	35,5	21,9	34,3	20,7
Mínimo	25	20	5,2	7,9	7,0	9
Máximo	880	114	393,8	48,5	519,1	105
CV(%)	162	34	151	40,3	195,4	71,7

En relación al contenido de oxígeno disuelto, es importante agregar que aún cuando su solubilidad varía inversamente con la temperatura del agua (Wetzel, 2001), sus valores fueron relativamente constantes en los sitios de estudio ($CV = 5,6\%$, Tabla 3), mostrando así poca relación con la temperatura del agua, la cual claramente varió en un patrón altitudinal. Esto parece indicar que el gradiente altitudinal y las elevadas pendientes dentro de la cuenca, favorecen la reoxigenación del agua a través del efecto de turbulencia que genera la corriente aguas abajo, y que bajo tales condiciones, la temperatura tendría poca incidencia en los niveles de oxígeno, condición que es normal en los sistemas lóticos naturales (Allan, 1995; Lampert y Sommer, 1997).

En concordancia con nuestros resultados, otros estudios, según lo indican los datos recopilados por Péfaur y Durant (1983), registraron para el mismo río y dentro de un rango altitudinal parecido, valores similares de oxígeno disuelto (7-8 ppm) y de temperatura del agua (5-25°C). Igualmente ellos, corroboran la poca variabilidad en los valores de pH para las aguas del río Chama, indicando una fluctuación similar (7,2-8,1) a los valores a los encontrados en el presente estudio. Esta baja variabilidad en el pH, estaría fundamentada en su relación con la capacidad buffer del agua, determinada por el equilibrio dióxido de carbono-bicarbonato-carbonato en el sistema acuático, que es el que controla los cambios bruscos en el pH (Wetzel, 2001), y donde obviamente la alcalinidad del agua jugaría un papel fundamental ya que es una medida de la cantidad de iones de bicarbonato y carbonato presentes en el medio acuático.

Comparando los valores de alcalinidad con los de pH aquí encontrados, de acuerdo a las proporciones relativas hipotéticas de las tres formas de dióxido de carbono que pueden estar presentes en el agua en relación al pH (Wetzel, 2001), podemos deducir que la alcalinidad de los cuerpos de agua asociados a las tres unidades ecológicas, está representada principalmente por bicarbonatos (HCO_3^-), puesto que el intervalo de valores allí registrados (5,9-9,1), en general se encuentran dentro del intervalo 7-9, que es donde predomina este componente iónico (Wetzel, 2001).

En general, se ha determinado que los valores de alcalinidad para las aguas neotropicales son bajos, es decir menores de 100 mg/L (Roldán, 1992). Nuestros resultados parecen comprobar esta generalidad en las aguas del Río Chama, cuyo promedio general fue de 31,122 mg/L de CaCO₃. No obstante, dos sitios, El Río Las González y La Sucia 2, presentaron valores muy por encima de esta condición en los diferentes años de estudio (Apéndice 2), pero, tal como lo manifiesta Roldán (1992), se está hablando de valores promedios en dichos sistemas, los cuales pueden tener rangos de variación extremadamente grandes entre los valores máximos y mínimos.

Los resultados del ordenamiento ambiental de los 115 puntos de muestreo provenientes de los 46 sitios donde se encontraron efemerópteros (Figuras 5 y 6), revelaron que el primer eje del ACP estaría detectando un gradiente de condiciones físicas y químicas del ambiente acuático, asociado con la altitud, y en el cual, el gradiente térmico y el del tamaño del río (estimado a través del ancho del cauce y el caudal), parecen ser los más significativos, por ser las variables más fuertemente correlacionada con este eje, y con la altitud (Apéndice 7). En este primer gradiente, es claro que la mayor diferenciación ambiental ocurre entre los ríos de Formaciones Boscosas Bajas y los de Páramo, mientras que entre éstos y los ríos de Selva Nublada el cambio ambiental es de tipo transicional, lo que evidencia la posición espacial intermedia de esta unidad ecológica, cuyos puntos de muestreo extremos, como se detecta a lo largo del gradiente, se mezclan con los de las otras unidades ecológicas.

Las posiciones similares a lo largo del primer eje, que ocupan los ríos de Páramo y una porción significativa de los puntos de Selva Nublada (lado derecho), claramente sugieren pocas diferencias térmico-altitudinales y en el tamaño del cauce (ancho del cauce y caudal) entre dichos sitios. Como generalidad, vemos que estos cuerpos de agua, se asocian con las mayores altitudes, así como con las temperaturas más bajas del agua, estando además caracterizados por sus cauces de mayor pendiente, más estrechos y de bajo caudal. En cambio, los ríos de Bosques Bajas, y otra parte importante de los de Selva Nublada, en posición opuesta a los anteriores (lado izquierdo), evidencian su localización

en las altitudes más bajas, y por lo tanto asociados con los valores más altos de temperatura del agua, con cauces de menos pendiente, y con mayores niveles en las condiciones hidrológicas, especialmente en el caudal y en el ancho del cauce, lo que a su vez permite suponer cuerpos de agua de mayor tamaño.

En cuanto al segundo eje, los resultados revelan un gradiente ambiental más complejo, que integra tanto condiciones hidrológicas, como de mineralización del agua y de condiciones del hábitat, puesto que se evidenció en el ordenamiento a lo largo de este eje, un cierto grado de importancia de algunas de las variables asociadas con tales condiciones, como es el caso de la profundidad media, el índice de hábitat, la alcalinidad, el contenido del oxígeno disuelto, el caudal, la conductividad y la velocidad de la corriente, que fueron las más fuertemente correlacionadas con este eje. Podemos señalar en general para el eje 2, que los ríos o puntos de muestreo del extremo superior, donde aparecen especialmente congregados los puntos de Selva Nublada, corresponderían a cauces de aguas más profundas, con velocidades de corriente más fuertes y más caudalosos, con mejores condiciones en cuanto a la heterogeneidad física del hábitat (altos índices de hábitat), con valores más altos en el contenido de oxígeno disuelto, así como con una mayor cobertura ribereña y bajos niveles de mineralización del agua (especialmente conductividad y alcalinidad).

Los ríos o puntos de muestreo del extremo inferior, donde están mezclados los de Páramo, con una porción de los de Selva Nublada y de Bosques Bajos, por el contrario, serían de aguas más superficiales, velocidades más suaves, menos caudalosos, con una menor complejidad en la estructura física del hábitat, con valores más bajos de oxígeno disuelto, un menor grado de cobertura arbórea, y mostrando niveles más altos de mineralización del agua.

El tercer eje de ordenamiento ([Figura 6](#)) también estaría detectando un gradiente en el que se combina la composición iónica del agua (en este caso fue la dureza y en menor grado el pH, las variables más importantes) con las características físicas del hábitat (índice

de hábitat, cobertura y porcentaje de llenado). En este caso, hay que destacar que los dos grupos de variables no están relacionados entre sí, lo que se evidencia por la orientación en un ángulo cercano a 90°, de los vectores de unos con respecto a los otros, hecho que también lo confirman las correlaciones tan bajas encontradas entre ellos (Apéndice 7). En general para este tercer gradiente ambiental, al igual que para el segundo, no se observan tendencias claras en cuanto a la diferenciación de los puntos de muestreos de las tres unidades ecológicas, dado que los mismos se mezclan a todo lo largo del gradiente. En todo caso, podríamos señalar una ligera tendencia en los ríos de páramo a localizarse hacia el lado izquierdo de este gradiente, interpretándose por lo tanto que en estos sitios, al igual que en los de Selva Nublada y de Bosques Bajos allí ubicados, encontraríamos valores más bajos en los niveles de calcio y de magnesio (mayor dureza del agua), y hábitats relativamente más simples en su estructura física como lo sugiere los valores más bajos en el índice de hábitat, así como un menor grado de cobertura arbórea y de llenado del cauce.

Es interesante destacar la estrecha relación encontrada entre el índice de hábitat, el contenido del oxígeno disuelto, la cobertura y del porcentaje de llenado, las cuales resultaron correlacionadas positiva y altamente entre si ([Figura 5](#), Apéndice 7) y en conjunto, explican parte de la variación ambiental entre los sitios a lo largo del segundo y tercer eje de ordenamiento (Figuras 5 y 6). Esta relación puede entenderse en base a las siguientes consideraciones: i) al detectarse una mayor complejidad en la estructura física del hábitat acuático, obviamente esperaríamos que también haya una mayor incidencia de vegetación arbórea ribereña, de acuerdo a lo señalado en el capítulo 3, y en consecuencia un mayor porcentaje de cobertura de las copas, que en los ríos de menor complejidad física del hábitat; ii) el contenido de oxígeno en el agua, aunque es un factor que en estos ríos por lo general se mantiene en valores cercanos al nivel de saturación, es posible relacionarlo con las características físicas del hábitat acuático, tomando en cuenta que el grado de cobertura, puede ejercer un efecto directo sobre la temperatura del agua, tal como ha sido evidenciado en los sistemas lóticos (Giller y Malmqvist, 1998), la que a su vez, es bien sabido, que afecta inversamente la solubilidad del oxígeno (Roldán, 1992; Allan 1995; Wetzel, 2001); y iii) el porcentaje de llenado, el cual refleja el estado del cauce en cuanto al

nivel de agua presente, es uno de los criterios considerados en la determinación del índice del hábitat (Apéndice 1), por lo que es lógica su relación directa con esta variable, así como con el grado de cobertura, ya que por lo general el flujo de agua en el cauce se ve favorecido con la presencia de vegetación arbórea, debido a su capacidad de retención del agua.

Del ordenamiento de los sitios en función de las variables ambientales, podemos deducir además algunas diferencias entre los ríos de las tres unidades ecológicas. En primer lugar destaca la separación entre los ríos Páramo y los de Bosques Bajos, lo que revela que las diferencias altitudinales que existen entre estos dos grupos de cuerpos de agua, determina a su vez que entre estos ocurran cambios importantes en la topografía del terreno (pendiente), en la temperatura del agua y en las condiciones hidrológicas, fundamentalmente el caudal y el ancho del cauce. En relación a los ríos de Selva Nublada, los resultados no arrojan diferencias ambientales claras (al menos para los tres gradientes ambientales detectados en este estudio) con los ríos de las otras unidades ecológicas, lo que se entiende en razón de la enorme dispersión que mostraron los puntos de esta unidad para los tres ejes de ordenamiento, lo cuál también se detectó para los puntos de muestreo de Bosques Bajos, pero en este caso más en relación con el segundo y tercer gradiente ambiental. Estos resultados sugieren por lo tanto, que los ríos de de Selva Nublada son ambientalmente muchos más heterogéneos que los que drenan en la zona de Bosques Bajos, y estos a su más heterogéneos que los de Páramo.

La mayor heterogeneidad ambiental observada tanto en los ríos de Selva Nublada como en los ríos de Bosques Bajos, podría tener varias explicaciones: i) diferencias ambientales naturales (por ejemplo, geológicas, climáticas e hidrológicas) por abarcar un mayor rango de niveles altitudinales; ii) diferentes grados de intervención dentro de estos grupos de ríos, debido a la proximidad de algunos de ellos a importantes centros poblados; y iii) la influencia diferencial en el número de tributarios que reciben dichos ríos, por su ubicación en diferentes altitudes.

En el resultado de la correlación de los factores ambientales con los ejes de ordenamiento del ACP, también resalta el hecho de que se producen cuatro manojos de vectores ([Figura 5](#)) que muestran el grado de asociación entre las 17 variables analizadas y que definen cuatro características generales en la variabilidad ambiental de las aguas del Río Chama. El primer manajo de vectores (en proyección central hacia la parte superior del plano) tal como se discutió arriba define condiciones relacionadas con la heterogeneidad física del hábitat y hasta cierto punto con la calidad ecológica del cuerpo de agua; el segundo (en proyección central hacia la mitad derecha del plano), condiciones topográficas; el tercero (tercer cuadrante), condiciones fisicoquímicas del agua; y el cuarto (cuarto cuadrante) condiciones hidrológicas.

Estas cuatro características generales, hacen menos compleja la caracterización ambiental de los sitios de estudio, e igualmente permiten definir condiciones ambientales contrastantes entre los ríos que drenan bajo las tres unidades ecológicas aquí consideradas. Así tenemos que: los puntos de muestreo de los ríos de la Selva Nublada, son los que más se asocian a los valores más altos de índice de hábitat, de porcentaje de cobertura, de oxígeno disuelto y de porcentaje de llenado, por lo que podemos señalar, que de los ríos que drenan bajo formaciones boscosas, las mejores condiciones en el hábitat acuático se presentan en los de Selva Nublada, lo que su vez podría relacionarse con un menor impacto antrópico en dichos cuerpos de agua. En relación a los ríos de Páramo, hay que aclarar, que sus posiciones intermedias a lo largo de este gradiente, más que revelar condiciones intermedias de impacto antrópico en el hábitat físico, estarían reflejando principalmente las diferencias naturales que existen entre estos ríos con los de formaciones boscosas. Como se explicó en el capítulo 3, la ausencia de vegetación ribereña de tipo arbórea en los ríos de Páramo, es un factor que determina que la estructura física del hábitat en estos ríos sea relativamente más simple, en relación a los de zonas boscosas, entre otras razones por la poca o ninguna disponibilidad de sustratos orgánicos gruesos (troncos, ramas, hojarasca, etc.), considerados como un componente importante de la heterogeneidad del hábitat en los sistemas lóticos.

En relación a las variables que definen la físico-química del agua (temperatura, pH, conductividad, alcalinidad y dureza), también se nota que los ríos de Selva Nublada son los que se asocian con los valores más bajos, lo cual podría relacionarse igualmente con mejores condiciones en el hábitat acuático, respecto a los ríos que ocupan el extremo opuesto (predominantemente de Bosques Bajos), considerando que la composición iónica del agua, medida aquí en base al pH, la conductividad, la alcalinidad y la dureza, puede ser afectada por factores de perturbación antrópica (Allan, 1995; Roldán, 1992; Ramírez y Viña, 1998).

El hecho de que las variables más relacionadas con la calidad del hábitat, se opongan a las variables químicas: conductividad, alcalinidad, dureza y pH, podría indicar que además de la geología del terreno, ello también se deba a la influencia antrópica que ha ocurrido dentro de la cuenca. Así podríamos señalar que el mayor grado de mineralización (conductividad, alcalinidad y dureza) y de niveles de pH más básicos, encontrado especialmente en los ríos de Bosques Bajos que ocupan las posiciones más extremas a lo largo de este gradiente, sea también consecuencia de un mayor impacto antrópico. Esta presunción parece reforzarse, al observar que los puntos que ocuparon estas posiciones extremas a lo largo del gradiente, corresponde a los ríos: la Sucia 2, Las Gonzáles, Nuestra Señora y La Portuguesa 2 (cuyos altos niveles de ionización del agua, especialmente en conductividad, pueden apreciarse en el Apéndice 2), en los cuales se comprobó durante el muestreo, que sus cauces han sufrido un alto grado de perturbación, ante el evidente desarrollo urbano o agrícola que ha ocurrido en la cercanía de estos cuerpos de agua.

Pero también, la relación negativa entre estos dos grupos de variables, podría ser simplemente casual, al encontrar valores bajos de las variables relacionadas con la calidad del hábitat, en los sitios que naturalmente se caracterizan por altos niveles de mineralización del agua, producto las propiedades geológicas del terreno. El caso más resaltante es el de los ríos La Sucia 2 (Su2) y Las González (Gon), donde, en los distintos años de muestreo se registraron valores extremadamente altos de conductividad, alcalinidad y dureza, cuyas diferencias con el resto de los sitios fueron notorias (Apéndice 2). Al

revisar la geología de la cuenca (ACIJ, 1990), se encontró que la mayor parte del recorrido de estos ríos, está en una zona geológica particular dentro del área de estudio, que corresponde a las formaciones del Mesozoico: Aguardiente y La Quinta, compuestas principalmente por rocas sedimentarias detríticas (caliza cretácea, areniscas rojas, limonitas y conglomerados), en donde predominan los carbonatos. Rincón (1996), también encontró valores altos de conductividad (579,9 $\mu\text{mhos/cm}$), de alcalinidad (153, 2 mg/L CaCO_3) y de dureza (201,7 mg/L CaCO_3) en otro sistema lótico venezolano que escurre sobre una zona de rocas sedimentarias ricas en materiales calizos. Por sus propiedades blandas, este tipos de roca, es altamente erosionable (ACIJ, 1990), y en consecuencia de alta solubilidad iónica, lo cual hace que el agua se cargue fuertemente en sales, tal como lo explica Zazo (1998), quien también encontró valores altos de conductividad (292,79 $\mu\text{mhos/cm}$) en una estación del Río Lozoya en España, donde la composición litológica del terreno fue similar a la encontrada en estos dos ríos.

Otro aspecto importante, es que la mayor parte de la cuenca alta del Río Chama pertenece a la Formación Sierra Nevada del Pre-Cámbrico, formada por rocas metamórficas cuya composición es principalmente granitos y gneis, rocas más duras que son altamente resistentes a la erosión y de bajo contenido en calcio (ACIJ, 1990), lo que podría explicar los valores más bajos de conductividad, alcalinidad y dureza encontrados en la mayoría de los ríos muestreados en esta parte de la cuenca.

En relación a la variación espacial que naturalmente ocurre en la composición química del agua, Allan (1995) señala que la concentración iónica de ríos que drenan sobre terrenos de rocas ígneas y metamórficas es aproximadamente la mitad de la composición de las aguas que drenan en zonas de rocas sedimentarias, debido a la resistencia diferencial de dichas rocas a la meteorización.

Los resultados obtenidos nos permiten concluir lo siguiente: En primer lugar, que las características de los cuerpos de agua, evidencian principalmente un gradiente altitudinal en la condiciones físicas y químicas del hábitat acuático, en el cual las

condiciones térmicas e hidrológicas son las más significativas, éstas a su vez explican las mayores diferencias ambientales entre los ríos que drenan bajo las tres unidades ecológicas evaluadas, especialmente entre los de Páramo y los de Bosques Bajos. En segundo lugar, que los cursos de agua de la cuenca media y alta del Río Chama, son altamente variables en el tamaño de sus cauces, lo que se deduce especialmente por la alta variabilidad en los niveles de caudal determinados para el momento del estudio (época seca) y lo cual está asociado con la topografía del terreno (altitud, pendiente). En tercer, que estos ríos son altamente variables en la mineralización del agua (conductividad, alcalinidad y dureza), lo que a su vez parece ser el reflejo de la variabilidad geológica que presenta la cuenca.

CAPITULO 5. CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE EPHEMEROPTERA Y SU RELACION CON LOS FACTORES AMBIENTALES

5.1. Introducción

Numerosos estudios han evaluado el comportamiento de varios atributos estructurales y funcionales de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (distribución, abundancia, riqueza, diversidad, composición, producción y estructura trófica) en relación a diferentes factores ambientales que naturalmente afectan a dichos organismos en los sistemas lóticos. Algunos han señalado individualmente la importancia de factores como: la temperatura del agua (Sweeney y Vannote, 1978; Vannote y Sweeney, 1980; Ward y Stanford, 1982); el sustrato (Erman y Erman, 1984; Minshall 1984), las propiedades hidrológicas como la velocidad de la corriente, el flujo y régimen de la descarga (Statzner y Higler, 1986; Statzner *et al*, 1988; Flecker y Feifarek, 1994); el tipo de habitat (Benke *et al*, 1984; Robson, 1996); la vegetación ribereña (Dudgeon, 1988; Cummins *et al*, 1989; Tait *et al*, 1994); el alimento (Cummins *et al*, 1973; Minshall, 1978; Cummins y Klug, 1979); las interacciones bióticas como depredación (Allan, 1983; Peckarsky, 1984) y competencia (Hart, 1983; Kohler, 1992), la composición química del agua (Griffith y Perry, 1994; Huryn *et al*, 1995); la altitud (Ward y Berner, 1980; Lillehammer y Brittain, 1987; Domínguez y Ballesteros, 1992); y el tamaño del río (Bronmark *et al*, 1984).

Otros estudios por el contrario, le han dado una orientación integral al conocimiento de estas fuerzas, evaluando simultáneamente, a diferentes escalas espaciales, las respuestas estructurales y/o funcionales de dichos organismos a más de un factor (Neal y Ward, 1989; Hawkins *et al*, 1982; Minshall *et al*, 1983; Townsend *et al*, 1983; Huryn y Wallace, 1987; Naiman *et al*, 1987; Quinn y Hickey, 1990; Cortés, 1992; Malmqvist *et al*, 1993; Ormerod *et al*, 1993; Grown y Davis, 1994; Suren, 1994; Brewin *et al*, 1995; Tate y Heiny, 1995;

Wohl *et al*, 1995; Angradi, 1996; Jacobsen *et al*, 1997, Shieh y Yang, 2000; Miserendino, 2001).

En términos generales, estos estudios han revelado dos aspectos importantes: i) que la estructura y función de las comunidades acuáticas en un momento dado, puede estar determinada por diversas y complejas fuerzas, pudiendo ser algunas más directas en su modo de acción que otras (Cummins, 1975), o pudiendo interactuar para producir distintos patrones en dichas comunidades (Allan, 1995); y ii) que la percepción de la importancia relativa de estas fuerzas, va a depender del nivel de integración, o de la escala a la cual sea conducida la investigación, es decir, desde una escala del microhábitat hasta una escala regional o geográfica, según la cual puede cambiar la forma de apreciar la acción de los principales factores físicos, químicos y biológicos que determinan tales procesos (Frissell *et al*, 1986; Minshall, 1988). Por ejemplo, la disponibilidad y tipo del alimento, la naturaleza del sustrato, y la velocidad de la corriente, son considerados como factores de significancia primaria en determinar patrones de microdistribución en los macroinvertebrados béntónicos (Cummins, 1975; Minshall, 1988); mientras que a una escala regional, variables como el régimen de la descarga, los patrones diarios y anuales de temperatura, y la química del agua, los cuales a su vez estarían influenciados por la historia geológica y el clima de la cuenca, podrían ser factores más importantes en determinar patrones de macrodistribución de dichos organismos (Frissell *et al*, 1986; Minshall, 1988).

La variabilidad natural que se presenta en las comunidades acuáticas en respuesta a los factores ambientales, también ha sido discutida en función de varias teorías que intentan explicar aspectos generales de la estructura y funcionamiento de los sistemas lóticos, y que están basadas en la acción de diferentes factores, tales como: 1) los cambios geomorfológicos y biológicos que ocurren longitudinalmente desde las cabeceras hasta la desembocadura de estos sistemas y la influencia de la vegetación ribereña (Vannote *et al*, 1980), 2) la importancia de las perturbaciones (Cortés 1992), 3) la dinámica de colonización de sustratos individuales o parches dentro del hábitat y la importancia de los mecanismos estocásticos (arrastré por la corriente) y determinísticos (interacciones

bióticas) en controlar este proceso (Minshall y Petersen, 1985), y 4) las características hidráulicas (descarga y pendiente) como los principales determinantes de la estructura de la comunidad béntónica (Statzner y Higler, 1986; Statzner *et al*, 1988).

El modelo propuesto por Vannote *et al* (1980), conocido como la “Hipótesis del Continuo del Río”, ha sido una de las teorías más ampliamente revisadas en el estudio de la riqueza y organización funcional de comunidades bentónicas a grandes escalas geográficas (Hawkins y Sedell, 1981; Minshall *et al*, 1983; Stanford y Ward, 1983; Minshall *et al*, 1985; Lillehammer y Brittain, 1987; Naiman *et al*, 1987; Dudgeon, 1988; Childers, 2000; Rosi y Wallace, 2002;). Algunos autores consideran que esta teoría constituye uno de los modelos conceptuales más útiles que se ha desarrollado para entender la estructura y funcionamiento de los sistemas lóticos de una manera integral (Merritt *et al*, 1984; Naiman *et al*, 1987; Lampert y Sommer, 1997; Allan, 1995). Esta hipótesis concibe holísticamente al sistema acuático, y describe los cambios geomorfológicos y biológicos que ocurren a lo largo de estos ecosistemas como un continuo desde las cabeceras hasta su desembocadura, y dentro de los cuales las comunidades animales se organizan desde el punto de vista funcional y estructural respondiendo a los cambios ocurridos en la abundancia relativa de sus fuentes de alimento como consecuencia de los cambios en el hábitat físico. El modelo predice además que la máxima diversidad en la comunidad se presenta en ríos de tamaño intermedio (tercero a quinto orden) donde la variabilidad ambiental es mayor.

La hipótesis desarrollada por Statzner y Higler (1986), en relación a la importancia de las variables hidráulicas, como fuerzas estructuradoras de las comunidades acuáticas, también ha sido sustentada en estudios sobre la evaluación de los cambios en la riqueza de estas comunidades en grandes escalas espaciales (Statzner *et al*, 1988; Grows y Davis, 1994; Carter *et al*, 1996, Rempel *et al*; 2000), siendo considerada por algunos como una hipótesis alternativa, y hasta cierto punto complementaria a la teoría del Continuo del Río (Grows y Davis, 1994; Carter *et al*, 1996). De acuerdo con esta hipótesis, las características físicas del flujo de agua constituyen uno de los mayores factores que determinan la organización de las comunidades bentónicas a lo largo de un gradiente longitudinal. La

misma postula que desde las nacientes de un río hasta su desembocadura se presentan zonas de transición en los factores asociados con la hidráulica del río, tales como la descarga y la pendiente, a lo cual también se relaciona el patrón general en la estructura de los macroinvertebrados acuáticos, encontrándose la máxima riqueza donde ocurren los mayores cambios en la pendiente del río, y donde a la vez se producen zonas de alta variabilidad hidráulica.

Según lo señalado en párrafos anteriores (tanto de zonas templadas como de zonas tropicales), son múltiples los factores que a grandes escalas espaciales modifican naturalmente la estructura de las comunidades béntónicas de los sistemas de aguas corrientes. No obstante, podríamos decir que es poco lo que se conoce sobre la relación de tales factores con la fauna existente en los ríos tropicales sudamericanos, donde son escasos los estudios que han evaluado la variabilidad natural de la biota lótica (Cressa, 1994, Flecker y Feifarek, 1994; Lugo y Fernández, 1994; Jacobsen *et al*, 1997; Cressa, 1998; Rincón y Cressa, 2000; Hamada *et al*, 2002; Maldonado *et al*; 1997; Pérez, 2002).

La diversidad de condiciones ambientales por las que atraviesan los cursos de agua que conforman la cuenca del Río Chama, representa un excelente escenario para estudiar a gran escala espacial, los patrones de variabilidad natural de las comunidades bentónicas de esta zona andina, y evaluar además las principales fuerzas ambientales que los determinan. En este sentido, en el presente capítulo pretendemos caracterizar y relacionar ambientalmente la comunidad de las ninfas de Ephemeroptera presentes en los cuerpos de aguas corrientes de la cuenca media y alta del Río Chama, durante la época seca. Para tal fin, analizaremos por separado dentro del área de estudio los siguientes tópicos:

1. Patrones generales en la composición taxonómica, abundancia, riqueza y diversidad del Orden Ephemeroptera.
2. Asociaciones de Ephemeroptera.
3. Comportamiento de los géneros de Ephemeroptera frente a los factores ambientales: óptimos y rangos de tolerancia.
4. Variación espacial en el tamaño de las ninfas de Ephemeroptera.

5.2. Patrones generales en la composición taxonómica, abundancia, riqueza y diversidad del orden Ephemeroptera

5.2.1 Resultados

5.2.1.1 Composición Taxonómica

De los 129 puntos de muestreo correspondientes a los 51 cuerpos de agua estudiados en la cuenca media y alta de Río Chama, durante la época seca, entre los años 1999 y 2001, los insectos del orden Ephemeroptera estuvieron presentes sólo en 115 puntos provenientes de 46 ríos. No se encontraron ninfas de efemerópteros en ninguno de los puntos de muestreo provenientes de las estaciones 2 y 3 del río Chama (Chama2 y Chama3), de las estaciones 1 y 2 del río La Toma (Toma2 y Toma 3) y del río Micarache, ubicados éstos en altitudes superiores a los 2.870 msnm (Apéndice 3).

En los 115 puntos de muestreo donde aparecieron ninfas de efemerópteros, se colectaron un total de 100.287 invertebrados, de los cuales este orden, con 33.409 individuos representó el 33% de la fauna bentónica total, siendo el segundo orden de insectos más importante, y casi codominante con los Diptera, los que ocuparon el primer lugar dentro de la comunidad (Figura 7). Dentro del orden se identificaron 15 géneros, repartidos en 4 familias (Figura 7): Baetidae (9 géneros), Leptohiphidae (3 géneros), Leptophlebiidae (2 géneros) y Oligoneuridae (1 género), destacándose así la importancia de la familia Baetidae por su mayor riqueza genérica. El género *Baetodes* fue el más numeroso, aportando el 20% para la fauna bentónica en general y el 62% para el total de efemerópteros, seguidos en orden de importancia aparecieron los géneros *Leptohiphes* (5 y 14 % respectivamente), *Camelobaetidius* (2 y 7% respectivamente), *Andesiops* (1,8 y 65%), *Thraulodes* (1 y 4%), *Americabaetis* (0,9 y 2,9%) y *Nanomis* (0,9 y 2,7%); mientras que el resto de los géneros no alcanzaron importancias superiores al 0,5 %, ni en la comunidad total, ni dentro del Orden.

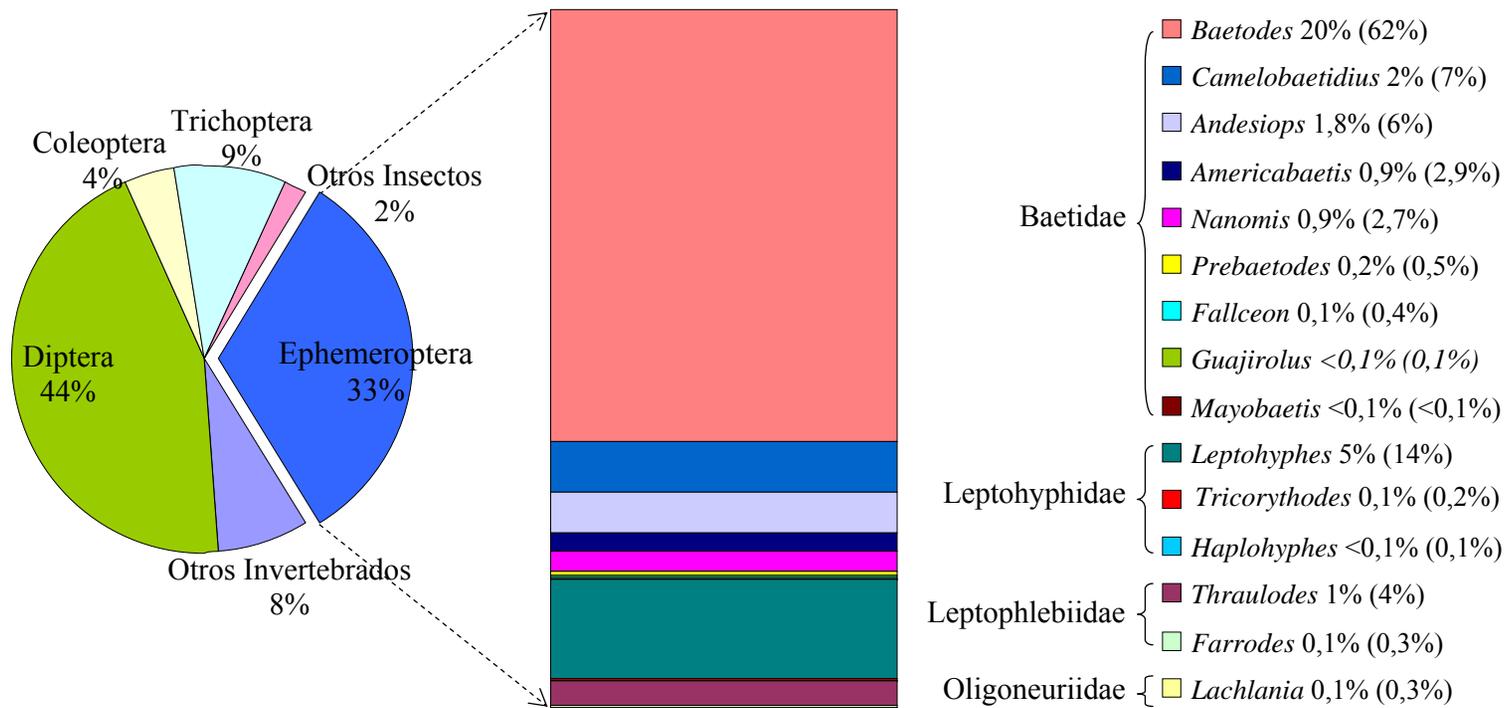


Figura 7. Importancia numérica general del orden Ephemeroptera dentro de la comunidad bentónica y su composición a nivel de géneros en los cuerpos de agua de la cuenca media y alta del Río Chama. Para lo géneros, los porcentajes fuera del paréntesis indican el aporte al total de la comunidad, y entre paréntesis el aporte al total de Ephemeroptera.

Una tendencia similar en la importancia de estos géneros, se observa en cuanto a la frecuencia de aparición en el área de estudio (Figura 8), presentándose con mayor ocurrencia los géneros *Baetodes* (92%), *Leptohyphes* (72,6%) y *Andesiops* (57,5%). Los géneros más raros fueron *Haplohyphes*, *Mayobaetis*, *Fallceon* y *Guajirolus*, que ocurrieron en menos del 10% de los puntos de muestreo.

La importancia numérica del Orden y su composición genérica dentro de cada unidad ecológica (Tabla 6), muestra que en los ríos de Páramo, los efemerópteros resultaron poco abundantes, representando solo 1,3% del total de invertebrados colectados en esta zona, y el 1,65% de importancia relativa por muestra en la comunidad bentónica de cada sitio. En este grupo de ríos, se encontraron sólo dos géneros: *Andesiops* y *Baetodes*, apareciendo el primero como el más numeroso, con una importancia numérica total de 1,11%, y de 1,34% de importancia relativa por muestra, lo que significa que aproximadamente el 81% de las comunidades de efemerópteros en los ríos de esta zona, corresponde a ninfas del género *Andesiops*, y el resto a las ninfas de *Baetodes*.

En Los ríos de Selva Nublada y de Bosques Bajos, los efemerópteros aumentaron considerablemente su importancia como miembros de la comunidad bentónica, observando valores de importancia relativa total y por muestra, ligeramente más altos en los ríos de Bosques Bajos. En ambas unidades ecológicas, se encontró por igual un total de 13 géneros, resultando 11 géneros comunes entre éstas, y 2 géneros diferentes. *Andesiops* y *Farrodes*, aparecieron solo en ríos de Selva Nublada, mientras que *Fallceon* y *Guajirolus* lo hicieron sólo en Bosques Bajos, lo cual, de acuerdo con el índice cualitativo de Sorensen (C_s , Magurran, 1988), representa una similitud taxonómica igual a 0,85, lo que indica por lo tanto, que existen pocas diferencias en cuanto a la composición genérica total de los efemerópteros provenientes de ambas zonas boscosas. Esto sugiere que en los ríos que drenan bajo áreas boscosas, la mayoría de los géneros, muestran distribuciones en un amplio rango de condiciones ambientales en el hábitat acuático, determinadas por la variedad de pisos altitudinales que conforman esta parte de la cuenca.

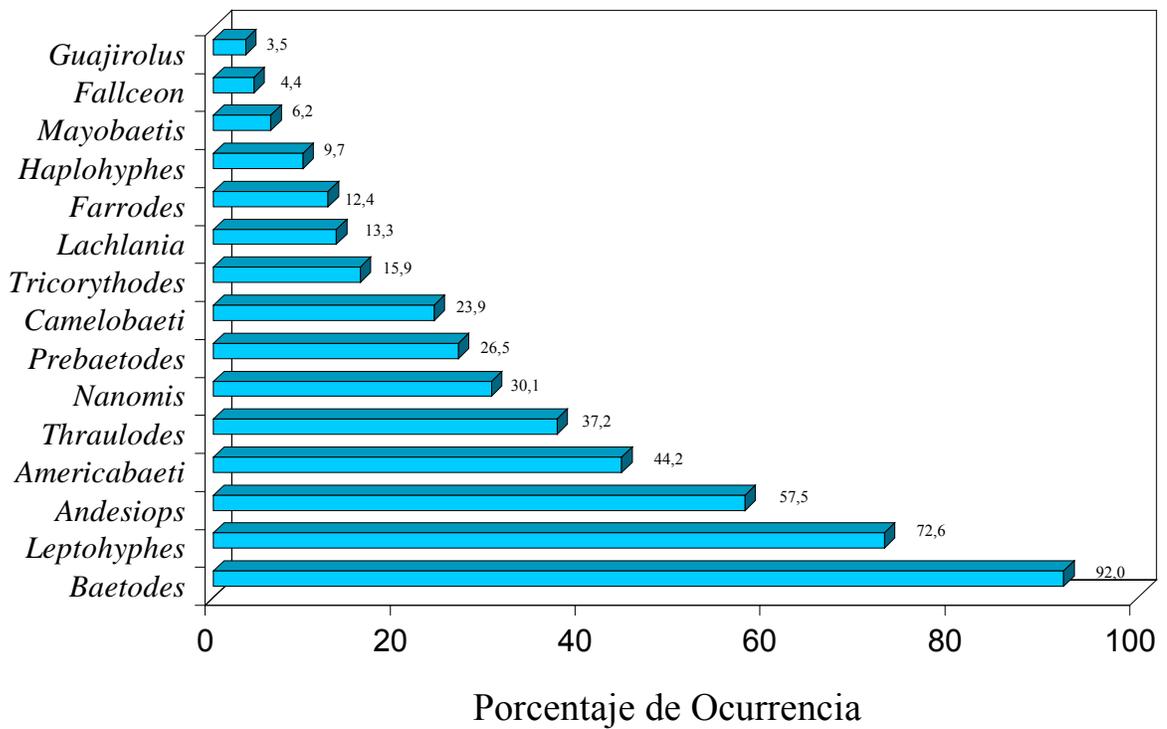


Figura 8. Porcentaje de ocurrencia de los géneros de Ephemeroptera dentro de la cuenca alta y media del Río Chama.

Tabla 6. Numero total de individuos e importancia relativa (total y promedio por muestra) de los géneros de Ephemeroptera en la comunidad bentónica de los ríos de Páramo, de Selva Nublada y de Bosques Bajos, en la cuenca media y alta del río Chama.

Géneros	PARAMO			SELVA NUBLADA			BOSQUES BAJOS		
	Número de individuos	Importancia relativa total (%)	Importancia relativa/muestra (%)	Número de individuos	Importancia relativa total (%)	Importancia relativa/muestra (%)	Número de individuos	Importancia Relativa total (%)	Importancia relativa/muestra (%)
<i>Baetodes</i>	28	0,19	0,31	14784	21,26	21,14	5019	30,75	24,16
<i>Leptohyphes</i>	0	0	0	3682	5,30	5,72	1211	7,42	10,47
<i>Andesiops</i>	160	1,11	1,34	1791	2,58	3,21	0	0	0
<i>Thraulodes</i>	0	0	0	1097	1,58	1,81	148	0,91	1,31
<i>Nanomis</i>	0	0	0	789	1,13	0,76	200	1,23	0,98
<i>Americabaetis</i>	0	0	0	994	1,43	1,13	100	0,61	0,50
<i>Farrodes</i>	0	0	0	103	0,15	0,27	0	0	0
<i>Prebaetodes</i>	0	0	0	148	0,21	0,24	25	0,15	0,10
<i>Camelobaetidius</i>	0	0	0	440	0,63	0,71	2257	13,83	11,29
<i>Haplohyphes</i>	0	0	0	19	0,03	0,04	2	0,01	0,01
<i>Tricorythodes</i>	0	0	0	60	0,09	0,13	3	0,02	0,05
<i>Lachlania</i>	0	0	0	106	0,15	0,15	24	0,15	0,11
<i>Mayobaetis</i>	0	0	0	5	0,01	0,01	5	0,03	0,02
<i>Fallceon</i>	0	0	0	0	0	0	170	1,04	0,69
<i>Guajirolus</i>	0	0	0	0	0	0	39	0,24	0,28
Total									
Ephemeroptera.	1818	1,30	1,65	24018	34,54	35,32	9203	56,39	49,96

También destaca de estos resultados (Tabla 6), que tanto en los ríos de Selva Nublada como de Bosques Bajos, el género *Baetodes*, a diferencia de lo que ocurre en Páramo, es el efemeróptero que adquiere mayor importancia dentro de dichas comunidades, mostrando en ambos casos una marcada dominancia, lo cual sugiere que las ninfas de este taxón están mejor adaptadas a las condiciones ambientales existentes en el ambiente acuático de los ríos que drenan bajo zonas de formaciones boscosas, como por ejemplo mayores nivel en la temperatura del agua, en el régimen del flujo, mayor variedad y disponibilidad de recursos tróficos y refugios, etc.

En los otros géneros, observamos un cambio entre ambas zonas en cuanto a su grado de importancia numérica en la comunidad. En Selva Nublada los géneros mejor representados después de *Baetodes* son: *Leptohyphes*, *Andesiops*, *Thraulodes*, *Americabaetis* y *Nanomis*, con importancias relativas mayores al 1%, mientras que los siete géneros restantes tuvieron importancias menores. Por su parte en la zona de Bosques Bajos, los géneros subdominantes en orden de importancia son *Camelobaetidius*, el cual notablemente aumenta su importancia relativa en los ríos de esta zona, a diferencia de la anterior, seguidamente *Leptohyphes*, *Nanomis* y *Fallceon*, encontrándose los 10 géneros restantes con importancias menores al 1%.

5.2.1.2. Abundancia y diversidad y su relación con los factores ambientales

En la Tabla 7 se indican los valores promedios por muestra, junto con su desviación estándar, los mínimos y máximos, del número de individuos, la abundancia relativa y de varias medidas de la diversidad (riqueza, los números N_1 y N_2 de Hill, y la equidad) a nivel de géneros, para caracterizar las comunidades de Ephemeroptera en los ríos de las tres unidades ecológicas consideradas en el estudio, así como para el área total en base a los 46 cuerpos de agua donde estos insectos estuvieron presentes. La información detallada sobre estos atributos para los puntos de muestreo en cada unidad ecológica se muestra en el Apéndice 4. En dicha tabla, se observa que para el área de estudio en general, se colectaron en promedio 96,7 individuos/muestra, oscilando los valores entre 0,2 (correspondiente tanto

a muestreos en Páramo como en Selva Nublada) y 744 (correspondiente a muestreos en ríos de Selva Nublada).

Tabla 7. Valores promedios por muestra, desviación estándar, mínimos y máximos, del número de individuos, la abundancia relativa y las medidas de diversidad a nivel genérico, para el Orden Ephemeroptera en los cuerpos de agua de Páramo, de Selva Nublada, de Bosques Bajos, y en general para toda el área de estudio, en la cuenca media y alta del río Chama. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$; Kruskal-Wallis con test “a posteriori” de Dunn)

Atributo	Páramo	Selva Nublada	Bosques Bajos	Área total
Número de individuos (N)				
Promedio	4,2 ^a	97 ^b	177,3 ^c	96,7
±DS	8,6	117,1	161,6	125,0
Mínimo	0,2	0,2	15,3	0,2
Máximo	34,3	744,0	605,7	744,0
Abundancia Relativa				
Promedio	2,8 ^a	37,2 ^b	49,9 ^b	34,6
±DS	5,7	25,5	26,4	27,3
Mínimo	0,04	0,1	3,9	0,04
Máximo	23,1	92,3	86,7	92,3
Riqueza				
Promedio	0,9 ^a	3,5 ^b	4,6 ^c	3,3
±DS	0,5	1,9	1,5	2,0
Mínimo	0,2	0,2	2,0	0,2
Máximo	1,8	8,3	7,0	8,3
N ₁ de Hill				
Promedio	0,9 ^a	2,0 ^b	2,7 ^c	2,0
±DS	0,5	1,0	0,8	1,0
Mínimo	0,2	0,2	1,4	0,2
Máximo	1,7	5,1	4,1	5,1
N ₂ de Hill				
Promedio	0,9 ^a	1,7 ^b	2,3 ^c	1,7
±DS	0,4	0,8	0,7	0,8
Mínimo	0,2	0,2	1,2	0,2
Máximo	1,7	4,5	3,4	4,5
Equidad (G _{2,1} de Molinari)				
Promedio	0,1 ^a	0,3 ^b	0,4 ^c	0,3
±DS	0,2	0,2	0,1	0,2
Mínimo	0,0	0,0	0,2	0,0
Máximo	0,6	0,6	0,6	0,6

Para la abundancia relativa, el promedio general para el área fue de 34,6%, presentándose la abundancia más baja dentro de los ríos de Páramo y la más alta dentro de los ríos de Selva Nublada. Para la riqueza (número de géneros), el promedio general para toda el área fue de 3,3 géneros/muestra, ocurriendo la riqueza más baja tanto en ríos de Páramo como de Selva Nublada, y la más alta en ríos de Selva Nublada. Aquí es importante aclarar que en algunos casos, el número promedio de géneros/muestra, resultó inferior a 1, debido a la ausencia de efemerópteros en algunas de las muestras para un mismo punto de muestreo (Apéndice 4).

Por su parte, la diversidad promedio general, fue de 2,0 géneros abundantes (N_1) y de 1,7 géneros muy abundantes (N_2), lo que significa que en promedio en cada sitio existen alrededor de 2 géneros abundantes y muy abundantes por muestra. De acuerdo con estos dos índices, los valores más bajos de diversidad se obtuvieron tanto en los cuerpos de agua de Páramo como en los de Selva Nublada, mientras que los máximos ocurrieron en ríos de Selva Nublada, lo que demuestra que en esta zona es donde se presenta la mayor variabilidad en la diversidad genérica de las comunidades de efemerópteros dentro del área de estudio. Esto indica por lo tanto, que dichas comunidades están respondiendo a la gran heterogeneidad ambiental que allí existe, tal como se indicó en el capítulo 4, en base al estudio de 17 variables internas y externas al cuerpo de agua.

Para el índice de equidad de Molinari ($G_{2,1}$), se obtuvo para toda el área un promedio de 0,3, oscilando los valores entre 0 (registrados en ríos de Páramo y de Selva Nublada) y 0,6 (registrado en ríos de Bosques Bajos), siendo evidente que el extremo inferior corresponde a sitios donde las comunidades de efemerópteros están representadas sólo por un género, lo cual se detectó principalmente en los ríos de Páramo, y en los ríos más altos de Selva Nublada (Apéndice 4).

Los promedios de estos atributos de la comunidad, para cada una de las unidades ecológicas, muestran que tanto el número de individuos y la abundancia relativa de estos insectos, como las medidas de diversidad (riqueza, N_1 , N_2 y equidad), aumentan desde los

ríos que drenan en la zona de Páramo a los ríos que drenan en la zona de Bosques Bajos, cuyos valores, de acuerdo a la pruebas de medias aplicadas (Kruskal-Wallis, test “a posteriori” de Dunn), resultaron significativamente diferentes entre sí, excepto la abundancia relativa, la cual resultó estadísticamente igual entre los ríos de Selva Nublada y de Bosques Bajos. En el caso del número de individuos/muestra, no podríamos asegurar que las diferencias entre los sitios de las tres zonas, es debido a diferencias reales en la abundancia de los efemerópteros dentro de la comunidad, ya que el método de muestreo usado no se estandarizó a un esfuerzo de muestreo constante (por ejemplo, área de muestreo, duración del muestreo, etc.) en todos los sitios. En este sentido, los valores de abundancia relativa, serían más confiables para analizar las posibles diferencias en la abundancia numérica de los efemerópteros entre los sitios, puesto que independientemente de que el número de individuos varía entre muestras, por efecto de las características del muestreo, la representación proporcional de los efemerópteros en las muestras en relación al total de invertebrados colectados, debería reflejar su importancia relativa dentro de la comunidad bentónica.

En relación a la equidad es importante resaltar, que aún cuando se encontraron diferencias significativas entre los valores promedios de las tres unidades ecológicas, en general son relativamente bajas, lo cual sugiere que independientemente de la riqueza genérica, las comunidades de efemerópteros presentan baja equidad, y por lo tanto baja diversidad dentro del área de estudio, debido a una distribución desproporcionada de las abundancias de los taxa, donde unos pocos géneros con un gran número de individuos, dominan marcadamente dichas comunidades, como es el caso de *Baetodes* en ríos de Selva Nublada y de Bosques Bajos, y de *Andesiops* (aunque no tan numeroso como el anterior) en ríos de Páramo. Podemos señalar por lo tanto, que los tamaños poblacionales que alcanzan estos dos efemerópteros en el área de estudio, es lo que determina la baja equidad que en general presentan las comunidades de estos insectos en ríos de zonas boscosas y de páramo respectivamente.

El incremento en estos atributos de las comunidades de efemerópteros, desde los ríos de Páramo, a los ríos de Bosques Bajos, indica que los mismos cambian de manera inversa al gradiente altitudinal que existe en la cuenca, lo cual se verificó al encontrar que dichos atributos se correlacionaron significativamente y en forma negativamente con la altitud, con la cual las correlaciones más altas las presentaron la abundancia relativa y la riqueza (Tabla 8). Es notable además en dicha tabla, que después de la altitud, las variables más significativas en relacionarse con los cambios en estos atributos en el área de estudio, son las propiedades hidrológicas, especialmente la velocidad de la corriente, y en menor grado la temperatura del agua y el contenido de oxígeno disuelto. Con estas variables, los atributos en cuestión, se relacionaron de manera positiva, lo que a su vez confirma la relación inversa de estas con la altitud, como se evidenció en la caracterización ambiental de los sitios (capítulo 4). Para estas variables igualmente se encontró que las correlaciones más altas ocurrieron con la abundancia relativa y la riqueza.

TABLA 8. Coeficientes de correlación de Pearson de las variables ambientales con la abundancia relativa y las medidas de diversidad de las comunidades de Ephemeroptera, determinados para 115 puntos de muestreo provenientes de 46 ríos en la cuenca media y alta del río Chama.

Variables Ambientales	Abundancia Relativa	Medidas de Diversidad			
		Riqueza Genérica	Equidad (G _{2,1})	N ₁	N ₂
Altitud	-0,5094**	-0,5482**	-0,3073**	-0,4691**	-0,4490**
Pendiente	-0,1639	-0,0637	-0,0268	-0,0294	-0,0478
Índice de hábitat	0,2225*	0,1808	0,1402	0,2176*	0,2111*
Cobertura ribereña	0,2427**	0,0866	0,1230	0,1112	0,1141
Ancho del cauce	0,3427**	0,3138**	0,0690	0,2247*	0,2177*
Profundidad media del agua	0,3558**	0,2407**	0,1958*	0,2063*	0,2134*
Velocidad de la corriente	0,4694**	0,4395**	0,0924	0,2806**	0,2555**
Caudal	0,3983**	0,3349**	0,0923	0,2159*	0,2065*
Altura máxima	0,1044	-0,0238	-0,0461	-0,0687	-0,0769
Llenado del cauce	0,0480	-0,0701	-0,0291	-0,0614	-0,0493
Materia orgánica en suspensión	-0,1687	-0,1236	-0,0959	-0,1153	-0,1194
Oxígeno disuelto	0,3125**	0,2549**	0,0445	0,1678	0,1387
Temperatura del agua	0,2270*	0,2677**	0,1751	0,2411*	0,2340*
pH	0,0066	-0,0236	0,0976	0,0412	0,0579
Conductividad	-0,1578	-0,0802	0,0988	-0,0116	0,0005
Alcalinidad	-0,1695	0,0222	0,1455	0,1124	0,1218
Dureza	-0,0001	-0,0177	0,1334	0,0421	0,0556

* P < 0,05

** P < 0,01

5.2.2 Discusión

Los resultados de este estudio, demuestran que dentro de las comunidades de invertebrados bentónicos en las aguas de la cuenca media y alta del río Chama, el orden Ephemeroptera es el segundo grupo de insectos más importante, con predominancia de la familia Baetidae, tanto en abundancia como en riqueza genérica, la cual además se presentó con un alto porcentaje de ocurrencia en el área (>92%).

De los 15 géneros identificados en todo el estudio, *Baetodes* resultó ser el efemeróptero más importante, tanto en abundancia (20% para la fauna total y 62% para el orden) como en frecuencia de aparición (92%), lo que confirma el predominio de este efemeróptero en los ríos andinos, tal como lo han señalado otros estudios ecológicos realizados en estos cuerpos de agua (Flecker, 1990; Flecker y Feifarek, 1994; Chacón y Segnini, 1996; Durant y Arellano, 1999). Cabe destacar que en estos estudios, aparece señalado el género *Baetis* como uno de los efemerópteros más abundantes en dichos ambientes, siendo también citado como un miembro importante de la comunidad bentónica en numerosos estudios a nivel mundial, lo que aparentemente revelaría diferencias importantes con los resultados de nuestra investigación, en cuanto a la composición de efemerópteros.

Sin embargo, la ausencia de *Baetis* en nuestros resultados, se debe a que el orden, y en particular la familia Baetidae a la que pertenece este género, ha sido objeto de constantes revisiones taxonómicas en los últimos años (Domínguez *et al*, 2001), las cuales han llevado a la reclasificación de algunos taxa, como es el caso *Baetis*. Para Sudamérica, la familia Baetidae fue recientemente reclasificada en 28 géneros (Domínguez *et al*, 2001), en donde desaparece *Baetis* como grupo taxonómico, y aparecen nuevos géneros, de los cuales, 7 son nuevos registros en el presente estudio, y que según las clasificaciones anteriores (Edmunds *et al*, 1976; Edmunds, 1984; Domínguez *et al*, 1992) posiblemente hubiesen sido identificados en el género *Baetis*.

La aparición de estos nuevos géneros del “complejo Baetis” en los cuerpos de agua estudiados, contribuyen por lo tanto a aumentar de manera importante la riqueza genérica de los efemerópteros dentro de los ríos andinos, para lo cuales sólo se conocían 6 géneros (Chacón y Segnini, 1996). Así mismo, la aparición de estos taxa y de los géneros *Haplohyphes* de la familia Leptohyphidae, y *Lachlania* de la familia Oligoneuriidae, constituyen registros importantes para aumentar la lista de géneros de Ephemeroptera que existen en el país.

La ausencia de ninfas de Ephemeroptera en 5 de los sitios muestreados en el presente estudio (Micarache, Chama 2, La Toma 1, Chama 3 y La Toma 2), podría deberse a condiciones extremas de contaminación en dichas aguas, especialmente de tipo orgánico. Presumimos esto, debido a que en dichos sitios, localizados en su mayoría dentro de la zona de Páramo (Apéndice 3), se detectó durante el período de estudio un alto grado de perturbación antrópica, lo que se dedujo por la evidente contaminación de sus cauces con desechos domésticos y agropecuarios. Es posible suponer por lo tanto, que condiciones ecológicas tan extremas en el ambiente acuático, llevaron a la desaparición de los Ephemeroptera en estos ríos. Esto refuerza lo señalado por algunos autores (Pefaur y Durant, 1983), según los cuales la mayoría de los ríos andinos, han sufrido cambios sustanciales en sus condiciones físicas, químicas y biológicas, producto de la intensa perturbación antropogénica (actividades agrícolas, pecuarias, domésticas, turísticas, etc.) a la que históricamente han estado sometidos dichos cuerpos de agua.

En base a las variables físico-químicas evaluadas, no fue posible detectar si han ocurrido alteraciones ecológicas importantes en el ambiente acuático de estos sitios, ya que los valores allí registrados, no mostraron variaciones marcadas con respecto a los otros ríos de esta parte de la cuenca. La conductividad mostró niveles relativamente más altos, pero solo en tres de los ríos en cuestión, por lo cual no es posible atribuir ello a problemas de contaminación. Es posible que con un estudio exhaustivo de la calidad del agua en dichos ríos, en el que se utilicen medidas más apropiadas para medir contaminación orgánica como la demanda bioquímica de oxígeno y la concentración de nutrientes

(nitratos y fosfatos), se pueda detectar si la ausencia de los efemerópteros en tales cuerpos de agua es realmente una consecuencia del efecto de elementos contaminantes.

Nuestros resultados evidencian cambios importantes en la abundancia y en las medidas de diversidad (riqueza en consecuencia en los índices de diversidad (N_1 y N_2), en las comunidades de efemerópteros desde los ríos de Páramo, a los ríos que drenan bajo las distintas formaciones boscosas existentes en la cuenca.

En los ríos de Páramo en general estas comunidades son muy pobres tanto en abundancia numérica, como en riqueza générica. Esta marcada reducción de las comunidades de efemerópteros en los ríos de Páramo, también fue evidenciada por Turcotte y Harper (1982) y Jacobsen *et al* (1997) en estudios realizados en páramos ecuatorianos, en los que el Orden estuvo representado por dos familias (Baetidae y Leptoplebiidae). Destaca especialmente los resultados de Turcotte y Harper (1982), quienes trabajando a una altura de 3.300 msnm, encontraron que el Orden Ephemeroptera, ocurrió con una importancia del 1,55% dentro del total de invertebrados de la comunidad, y estuvo representado por tres géneros, *Baetis* y *Baetodes* en la familia Baetidae, y *Atalonella* en los Leptophlebiidae. En nuestro estudio, los cuerpos de agua muestreados en Páramo se ubicaron en una altura promedio muy cercana a la señalada en dicha investigación (3.315 msnm), y no solo tuvieron una abundancia de Ephemeroptera similar (1,65% en promedio), sino también fueron similares en la composición taxonómica, al aparecer sólo los géneros *Andesiops* (anteriormente ubicado en el complejo *Baetis*) y *Baetodes*, lo que sugiere que puede existir una gran similitud en la fauna de efemerópteros entre los ríos que drenan en las diferentes formaciones de páramo presentes en Sudamérica.

La presencia de una fauna de efemerópteros tan pobre en los ríos de Páramo, parece estar reflejando el efecto de las condiciones ambientales tan extremas a las que son sometidos estos cuerpos de agua. Es claro que allí ocurre una limitación de recursos por la ausencia de cobertura vegetal arbórea, factor que favorece la abundancia y diversidad de organismos en los sistemas lóticos (Allan, 1995). Por otro lado, como es característico del

clima de Páramo, además de temperaturas muy bajas, se presentan cambios bruscos en el régimen térmico diario y anual, a lo que hay que añadir el fenómeno de las heladas, un factor ecológico de gran importancia en esta zona (Monasterio y Reyes, 1980; Vivas, 1992). Estas condiciones térmicas extremas, obviamente influirían en el hábitat acuático y en consecuencia en la tolerancia de los animales que allí existen.

En virtud de la importancia que tiene la temperatura del agua sobre la biología de los organismos acuáticos (Vannote y Sweeney, 1980, Ward y Stanford, 1982), es posible considerar por lo tanto, que las bajas temperaturas del agua, representan una fuerza ambiental de gran significación para limitar en general la distribución de los efemerópteros en los ríos de Páramo. Además hay que tomar en cuenta que la temperatura no solamente actúa en términos de valores absolutos, sino también de amplitudes diarias y estacionales, o de tasas de cambio (Vannote y Sweeney, 1980; Ward y Stanford, 1982; Vinson y Hawkins, 1998). En cuerpos de agua pequeños y poco profundos, como es el caso de los ríos de Páramo, la magnitud de las fluctuaciones diarias parece tener mayor incidencia sobre los insectos acuáticos, que valores absolutos (Ward y Stanford, 1982). En muchas especies de Ephemeroptera, se ha determinado que la temperatura del agua, tanto en términos de valores promedios y de fluctuaciones diurnas, es el factor que más regula el crecimiento ninfal (Brittain, 1982).

Es posible considerar que en la época seca se acentúe mucho más el efecto de las condiciones térmicas del agua sobre la distribución de la fauna acuática en los ríos de páramo, como consecuencia del comportamiento que tienen las precipitaciones en esta parte de la cuenca. Hay que recordar que en el ambiente de páramo, a diferencia del resto de la cuenca del Río Chama (< 3000 m.s.n.m), las precipitaciones muestran un patrón unimodal, lo cual implica para esta zona, no sólo una concentración extrema del déficit hídrico en los meses secos (diciembre-marzo), incluyendo los de transición (noviembre, abril) en los años con mínimo de lluvia; sino también, una oscilación térmica más pronunciada en el ciclo diario (Monasterio y Reyes, 1980). Bajo el régimen bimodal, se logra aún en los años de mínimos aportes, una mejor repartición del recurso hídrico anual,

así como una fluctuación térmica diaria menos pronunciada (Monasterio y Reyes, 1980). Podemos suponer por lo tanto, que la presencia del patrón unimodal en el Páramo, que es además una zona de bajas precipitaciones (alrededor de 600 mm al año, Monasterio y Reyes, 1980), obviamente, en la época seca tendría efectos importantes sobre el régimen hidrológico de los cursos de agua allí ubicados, los que además por estar en las cabeceras acumulan menos caudal.

Tal como pudimos apreciar durante el muestreo, en los meses secos algunos ríos de páramo reducen considerablemente su volumen de agua o se secan totalmente, lo cual en algunos casos ocurre más rápidamente debido a la continua y considerable extracción de agua para actividades agrícolas. Es lógico suponer por lo tanto, que las comunidades de efemerópteros en los ríos de páramo, puedan ser mucho más afectadas en la época seca, debido a que el reducido caudal (producto del comportamiento de las lluvias y de la menor acumulación de agua por razones topográficas), no solo lleva a un agotamiento de los recursos (alimento, oxígeno, refugios, etc.), sino además, a que las condiciones térmicas del hábitat acuático alcancen niveles más extremos, que en la época de lluvias. Por lo tanto la acción combinada de estos factores, sería una fuerza de perturbación natural importante que en la época seca causa reducciones considerables en las poblaciones de efemerópteros en los ríos de páramo.

Por otro lado, la reducción del caudal en la época seca, favorecería aún más la concentración de elementos contaminantes en el cuerpo de agua, lo que a su vez afectaría significativamente la tolerancia fisiológica de los organismos más sensibles a la contaminación, llevando a algunos a desaparecer bajo tales condiciones. Esto pudo ocurrir con los efemerópteros en los cinco ríos donde los mismos estuvieron ausentes en los distintos muestreos, y donde fue evidente la perturbación antrópica de sus cauces. Basándonos en estas consideraciones, podríamos suponer por lo tanto que en la época de lluvias, los ríos de páramo, presenten condiciones más favorables para el establecimiento de las comunidades de efemerópteros, aún en ríos contaminados, ya que en éstos, el aumento

en el volumen de agua, causaría una dilución de los contaminantes, disminuyendo así su efecto sobre los organismos.

La importancia que tiene la temperatura en regular la diversidad y distribución de los macroinvertebrados acuáticos, también se ha enfocado desde el punto de vista de su historia evolutiva, conjugada con la historia geológica y los cambios climáticos (Ward y Stanford, 1982), de manera similar a lo que se ha propuesto para explicar patrones globales de diversidad en los organismos terrestres, especialmente comunidades vegetales (Begon *et al*, 1990; Huston, 1994). En este sentido, Jacobsen *et al* (1997), basándose en la premisa de que altas temperaturas llevan a tiempos generacionales más cortos y tasas de mutación más altas, acelerando por lo tanto los procesos de evolución y especiación, propuso, al estudiar la fauna de macroinvertebrados bentónicos en relación a la altitud y la latitud, entre ríos de Ecuador (donde también incluyeron los de Páramo) y de Dinamarca, y en los que encontró un incremento lineal de la riqueza con la temperatura máxima del agua; que más familias y especies, han evolucionado en regiones cálidas que en regiones frías, debido a las tasas más altas de especiación ocurridas en tiempos geológicos. Así mismo estos autores agregan que ríos de mayores altitudes en los trópicos como ocurre con los de Páramo, o de altas latitudes, tienen biotas más jóvenes debido a que durante las glaciaciones, la mayor parte de la fauna allí existente se extinguió o migró hacia las bajas altitudes o latitudes, y que por lo tanto la fauna de estas regiones aún está en procesos de colonización.

Aunque la comprobación de esta hipótesis escapa a los alcances del presente estudio, sugerimos que la misma podría ser igualmente válida para explicar la baja diversidad que presentaron los Ephemeroptera en los ríos de Páramo, considerando la importancia que tuvieron las glaciaciones en la estructuración y modelado de los hábitats que configuran el relieve de los páramos andinos venezolanos (Monasterio, 1980a; Schubert, 1980, Vivas, 1992).

El patrón general en la disminución de la abundancia relativa del orden y de la diversidad generica (especialmente la riqueza), con incremento de la altitud encontrada en

este estudio, confirma en primer lugar lo señalado para muchos grupos de organismos, incluyendo insectos, que la riqueza de especies cambia de manera inversa a la altitud (Begon *et al*, 1990; Stevens, 1992; Vinson y Hawkins, 1998). Por otro lado, estos resultados son consistentes con lo encontrado en otros sistemas lóticos a nivel mundial, tanto para el orden Ephemeroptera, otros grupos de insectos, como para la comunidad bentónica en general, y bajo diferentes escalas de análisis taxonómicas (especies, géneros, familias, orden) y espaciales (un curso de agua o un sistema de tributarios).

En un río subtropical, Domínguez y Ballesteros (1992), observaron para los efemerópteros una tendencia a incrementar el número de especies hacia las altitudes más bajas, en un rango altitudinal de 620 a 1.780 msnm. En condiciones tropicales: Malmqvist *et al* (1993), demostraron un cambio negativo con la altitud en la riqueza específica y la abundancia de las comunidades de macroinvertebrados de 7 ríos de la Isla de Tenerife (España), estudiadas entre los 100 y 1450 msnm. Gupta y Michael (1992) observaron una tendencia similar en especies de Ephemeroptera de la India, aunque en un rango altitudinal muy estrecho (1200-1500 msnm). Rundle *et al* (1993), Ormerod *et al* (1994), Suren (1994) y Brewin *et al* (1995), trabajando cada uno en un considerable número de tributarios en la región del Himalaya (Asia), y abarcando rangos altitudinales entre los 600 y los 4.500 msnm, encontraron que a nivel de familia, la riqueza taxonómica de los macroinvertebrados declinó con incremento de la altitud. Igualmente Jacobsen *et al* (1997), determinaron que el número de familias de insectos acuáticos disminuyó linealmente con aumento de la altitud, en 24 ríos en Ecuador, que abarcaron altitudes entre los 100 y 4.000 msnm.

En zonas templadas, Allan (1975), en un río de alta montaña en Colorado (EE.UU.), notó a nivel de especie, que la diversidad de Ephemeroptera disminuyó con incremento de la altitud, para un rango de 2.610 a 3.535 msnm. De igual forma Ward y Berner (1980), observaron un incremento en el número de especies de Ephemeroptera con disminución de la altitud, para un gradiente entre 3.400 y 1.600 msnm aproximadamente, en un río en Colorado. El mismo patrón es señalado por Ward (1986, citado por Tate y Heiny 1995) para la densidad de invertebrados y el número total de taxa en otro tributario

de la misma zona. Devan y Mucina (1986), también encontraron un incremento aguas abajo en la diversidad de especies de los Ephemeroptera, en un río eslovaco estudiado en un rango de 600 a 2200 msnm.

Aún cuando el patrón altitudinal negativo en la riqueza taxonómica, parece ser la generalidad para los organismos acuáticos tanto en zona templadas como en zonas tropicales, tal como lo evidencian los estudios anteriores, al igual que los citados en revisiones generales sobre la diversidad en aguas corrientes (Vinson y Hawkins, 1998), otras investigaciones en cambio, han señalado tendencias opuestas (Dodds y Hisaw, 1925; Wise, 1976; Palmer *et al* 1994; Tate y Heiny, 1995), o ninguna relación con la altitud (Hynes, 1971; Flowers, 1991; Grows y Davis, 1994; Pringle y Ramírez, 1998; Bournaud *et al*, 1996; Carter *et al*, 1996;), de los cuales, Wise (1976), y Dodds y Hisaw trataron exclusivamente con especies de Ephemeroptera.

Algunos autores han señalado que esta discrepancia en los resultados en cuanto a los patrones altitudinales de diversidad en la biota acuática, podría explicarse considerando varios hechos: 1) Que la variabilidad entre ríos de montaña, puede enmascarar el patrón altitudinal que se presenta en las comunidades (Tate y Heiny, 1995); 2) Que los métodos de colecta y el tipo e intensidad de la perturbaciones humanas, puede afectar los resultados obtenidos en los diferentes sitios (Flowers, 1991; Bournaud *et al*, 1996); y 3) Que pueden existir diferentes entradas faunísticas de los tributarios, que a su vez afectarían dicho patrón altitudinal (Bournaud *et al*, 1996).

A las explicaciones anteriores, podría sumársele diferencias en la escala del rango altitudinal considerado. Por ejemplo, de los estudios señalados arriba, donde no se evidenció un patrón altitudinal negativo en la riqueza y diversidad, la mayoría (Hynes, 1971; Wise, 1976; Flowers, 1991; Grows y Davis, 1994; Palmer *et al*, 1994; Carter *et al*, 1996 y Pringle y Ramírez, 1998) tienen en común que en los rangos altitudinales considerados, abarcaron pisos mucho más bajos de 830 msnm (nuestro límite inferior en el presente estudio), estando algunos a nivel del mar, y no incluyeron altitudes superiores a

los 2.700 msnm. Lo que parece indicar que el considerar pisos altitudinales muy bajos y dentro de un rango estrecho, podría llevar a dos situaciones: no ocurrir una clara tendencia altitudinal en la diversidad, o presentarse una disminución de la diversidad con disminución de la altitud, al igual que lo ocurrido en altitudes elevadas.

Es lógico suponer por lo tanto, que en grandes áreas geográficas, donde se consideren amplios rangos altitudinales, la mayor diversidad de la biota acuática podría presentarse en altitudes intermedias, un patrón que sería análogo a lo que ocurriría longitudinalmente en un curso de agua, de acuerdo a lo postulado por la hipótesis del “Continuo del Río” (Vannote *et al*, 1980), en el contexto de la relación diversidad/tamaño (orden) del río. Según esta hipótesis, la diversidad de especies de macroinvertebrados bentónicos es mayor en ríos de tamaño intermedio (orden 5 y 6), donde la diversidad del hábitat físico y de recursos es mayor; y disminuye hacia los ríos más pequeños (orden 1-3) o más grandes (orden > 6), donde los recursos se hacen más limitados. Podemos esperar por lo tanto, que en la cuenca del Río Chama, la diversidad de efemerópteros decline hacia las altitudes más bajas, a partir de un punto altitudinal inferior al límite menor considerado en este estudio (830 msnm).

Nuestros resultados también revelaron que las variables que más se correlacionaron con la altitud ([Figura 10](#), Apéndice 7), como: las hidrológicas, particularmente la velocidad de la corriente, el caudal y el ancho del cauce; y la temperatura del agua, a su vez fueron las que se relacionaron después de la altitud, con la mayor variabilidad en la abundancia, la riqueza y los índices de diversidad (N_1 y N_2) de efemerópteros entre los sitios de estudio, lo que sugiere que dichas variables constituyen fuerzas ambientales importantes en explicar los cambios altitudinales en la abundancia y diversidad de los efemerópteros dentro de la cuenca del Río Chama.

La temperatura del agua, es considerada como una de las fuerzas fundamentales en regular los patrones de abundancia y diversidad de la biota de aguas corrientes, en cualquier escala de análisis espacial (microhábitat, a lo largo de un río, dentro y entre sistemas de

drenaje, diferentes latitudes, etc) y temporal (Vannote *et al*, 1980; Vannote y Sweeney, 1980; Ward y Stanford, 1982; Stanford y Ward, 1983; Allan, 1995; Jacobsen *et al*, 1997; Guiller y Malmqvist, 1998). Sin embargo, llama la atención, que no fue el factor ambiental más significativo en relacionarse con los cambios en la abundancia y diversidad de los efemerópteros entre los ríos estudiados, aún cuando resultó ser la más altamente correlacionada con la altitud (Apéndice 7). No obstante, debemos considerar, que la variabilidad entre los sitios fue muy alta para las condiciones hidrológicas, y en particular las relacionadas con el tamaño del río: ancho del cauce y caudal (Tabla 3, capítulo 4); el que a su vez parece afectar la riqueza de especies (Bronmark *et al* 1984; Minshall *et al*, 1985), por lo que es posible, que el efecto de esta variación hidrológica, éste opacando la influencia que sobre los atributos de la comunidad de efemerópteros pueda estar ejerciendo la temperatura del agua. También es necesario tener presente que la temperatura fue medida puntualmente, y que este factor a diferencia de los otros, presenta importantes cambios diarios, que influyen sobre la biología de los organismos (Ward y Stanford, 1982), siendo por lo tanto probable que el verdadero efecto que pueda estar causando la temperatura del agua sobre las comunidades de Ephemeroptera dentro de la cuenca, no haya sido detectado en el presente estudio.

Las variables hidrológicas, y en particular la velocidad de la corriente, también han sido consideradas fuerzas importantes en determinar la distribución y diversidad de los organismos en sistemas lóticos, bajo diferentes escalas espaciales y temporales (Statzner y Higler, 1986; Statzner *et al*, 1988; Newbury, 1984; Gordon *et al*, 1992; Grows y Davis, 1994; Rempel, *et al*, 2002). Particularmente Statzner y Higler (1986), desarrollaron el concepto de *Hidráulicas del Río*, para demostrar la importancia que tienen las características del flujo como fuerzas estructuradoras de las comunidades de macroinvertebrados lóticos a una escala espacial. Estos autores, basándose en la revisión de estudios a gran escala (a lo largo de un sistema acuático) de la fauna bentónica en ríos de regiones templadas y tropicales, sugirieron que las características “hidráulicas” del cuerpo de agua, donde están involucradas variables como la velocidad de la corriente, la profundidad y la pendiente, son los factores ambientales más importantes que gobiernan los

patrones de zonación y de riqueza de especies a nivel mundial. De igual forma, Stazner *et al* (1988) demostraron después de analizar un conjunto de evidencias, que las variables relacionadas con el flujo de agua determinan la secuencia de asociaciones de especies desde las nacientes hasta la desembocadura de sistemas lóticos enteros. A esta conclusión llegaron al observar los siguientes hechos: 1) que cambios en la composición de especies generalmente se correlacionaron con cambios en las propiedades hidráulicas, independientemente de haber cambiado o no la temperatura del agua en paralelo con los cambios hidráulicos; y 2) que en aguas corrientes tanto de áreas templadas como tropicales, que carecen de cambios importantes en las hidráulicas del río, tampoco existen cambios faunísticos marcados.

En conformidad con lo señalado por estos autores, nuestros resultados parecen dar soporte al modelo de “Hidráulicas del Río”. Sin embargo, consideramos que las evidencias aquí presentadas sólo darían un apoyo débil a esta hipótesis, puesto que no se evaluaron estrictamente las propiedades del flujo, sobre las cuales se fundamentan los postulados del modelo, como son: la *capa límite* y el *espesor de la subcapa laminar*, parámetros hidráulicos relacionados con la velocidad de la corriente a diferentes profundidades, los que según los autores son relevantes en la estructuración de las comunidades de aguas corrientes. Stazner *et al* (1988) sostienen que las características del flujo, han sido demasiado ignoradas, puesto que en la mayoría de los casos, éstas son evaluadas solamente a través de la velocidad de la corriente y la descarga, las cuales resultan insuficientes para describir los efectos del flujo sobre los organismos lóticos.

Cabe señalar, que la velocidad de la corriente, no sólo influye directamente sobre los aspectos metabólicos y conductuales de los organismos (Minshall, 1984; Stazner *et al*, 1988), sino también ejerce una acción indirecta, al regular la distribución de varios componentes del hábitat, como: el sustrato del fondo, los sedimentos suspendidos, la materia orgánica particulada y los nutrientes (Allan, 1995; Giller y Malmqvist, 1998), los que a su vez juegan un papel importante en la distribución y abundancia de la biota acuática (Vannote *et al*, 1980; Stazner *et al*, 1988; Allan, 1995; Gore, 1996).

Es importante comentar además, que la tendencia con la que varía la riqueza taxonómica en función de las características hidrológicas, no es muy clara. En nuestro caso, encontramos una correlación positiva entre la riqueza (al igual que la diversidad y la abundancia) de efemerópteros y las variables hidrológicas (velocidad de la corriente, caudal y ancho del cauce). Relaciones similares entre la riqueza y una o más de estas variables hidrológicas, las encontraron Hawkins *et al* (1982) y Grow y Davis (1994) para comunidades de macroinvertebrados bentónicos, y Hamada *et al* (2002) para especies de Diptera; pero otros estudios han encontrado correlaciones negativas tal como lo indican las evidencias presentadas en Vinson y Hawkins (1998). Estas tendencias diferentes, al igual que lo discutido para el gradiente altitudinal, también podrían ser una consecuencia de estar analizando los cambios en las comunidades acuáticas en diferentes rangos del gradiente hidrológico, siendo posible por lo tanto encontrar como generalidad, que la riqueza alcanzaría su máximo en las posiciones intermedias del gradiente, lo cual es válido considerar dentro del contexto de la hipótesis de la perturbación intermedia adaptada para sistemas lóticos (Ward & Stanford 1983), tomando en cuenta que el flujo es uno de los principales factores de perturbación en las comunidades de aguas corrientes naturales (Lake, 2000).

Finalmente, es importante resaltar como punto de discusión en este estudio, las implicaciones que tendría el esfuerzo de muestreo realizado (3 muestras/sitio), sobre la estimación del número de géneros/sitio, tomando en cuenta que el tamaño de la muestra puede influir de manera importante en la determinación de la riqueza de especies local (Magurran, 1988; Allan, 1995). Es decir, ¿podríamos considerar como significativo el uso de tres muestras para caracterizar adecuadamente las comunidades de efemerópteros en los cuerpos de agua estudiados?. En primer lugar, hay que dejar claro, que el muestreo se realizó sólo en las zonas de rápidos, los cuales, a diferencia de otros hábitats, como por ejemplo los remansos, siempre van a estar presentes en cualquier cuerpo de agua de montaña, independientemente de las condiciones topográficas. Además, estas unidades geomorfológicas, son consideradas como las que mantienen la mayor abundancia y diversidad de organismos bentónicos, por proveer de mayor variedad y cantidad de

microhábitats y de recursos en general para la fauna (Plafkin *et al*, 1989; Gordon *et al*, 1992; Allan, 1995; Barbour *et al*, 1999). Esto también fue confirmado recientemente por Pérez (2002), para uno de los ríos que fue muestreado en el presente estudio (Río La Picón), donde el autor, evaluando comparativamente las comunidades de efemerópteros de hábitats de rápidos y de remansos durante un ciclo anual, encontró que la densidad de estos insectos fue mucho más alta en los rápidos que en los remansos, así mismo que los remansos comúnmente albergaron una menor riqueza, y mostraron mayores fluctuaciones en el número de géneros durante el año, que los rápidos.

Los resultados de Pérez (2002) son interesantes, ya que nos permiten afirmar que para el nivel taxonómico usado en nuestra investigación (género), el muestreo en los rápidos, nos estaría dando una representación adecuada de la comunidades de efemerópteros de cada sitio. Por otro lado, estos hábitats parecen presentar menor variabilidad inherente dentro de un sitio, en comparación a otros, como por ejemplo las zonas marginales (Metzeling y Millar, 2001) y los remansos. Ello se entiende en el sentido de que en los rápidos, la influencia de la corriente, puede determinar una distribución relativamente homogénea de los componentes a nivel del microhábitat, incluyendo los recursos tróficos, lo cual estaría influyendo en que exista poca variabilidad entre dichas zonas en un mismo sitio, por lo cual se esperaría que la distribución de la fauna sea igualmente homogénea en estas zonas.

Tomando en cuenta lo anterior, además del hecho de que el estudio no se realizó a nivel de especie, consideramos por lo tanto poco probable, que con un mayor número de muestras hubiésemos encontrado más géneros de lo registrado en cada sitio. Hay que recordar además, que cada muestra era conformada por el muestreo en cuatro puntos distintos dentro del tramo estudiado, por lo cual, pensamos que se abarcó un área importante en cada sitio, dando ello la posibilidad de aparición de géneros raros en las muestras. Metzeling & Millar (2001), demostraron que a nivel de especies, el incremento en el esfuerzo de muestreo en zonas de rápidos, causó un incremento en el número de especies encontradas en un sitio, lo cual no ocurrió a nivel de familias, hecho que nos

conduce a suponer que a nivel supraespecífico, el tamaño de la muestra o el esfuerzo de muestreo, tiene poca incidencia en la estimación de la riqueza taxonómica.

Del presente estudio se concluye que: 1) Las comunidades de efemerópteros dentro de la cuenca media y alta del río Chama, están cambiando de manera negativa al gradiente de altitud presente en área, lo cual desde el punto de vista abiótico, parece estar relacionado principalmente con la influencia que sobre estos insectos están ejerciendo las variables hidrológicas, en particular la velocidad de la corriente; y en menor grado las condiciones térmicas del medio acuático, las que también quedó evidenciado que cambian en forma inversa con la latitud. 2) Los ríos de Páramo son mucho más pobres en insectos de Ephemeroptera que los ríos que drenan bajo distintas formaciones boscosas presentes en la cuenca. 3) Independientemente de los cambios en la riqueza de especies, en general dichas comunidades muestran baja equidad y por lo tanto poca diversidad, debido a la dominancia marcada de algunos géneros, como es el caso de *Baetodes* en ríos de formaciones boscosas (Selva Nublada y de Bosques Bajos), y de *Andesiops* en ríos de Páramo.

5.3. Asociaciones de Ephemeroptera

5.3.1. Resultados

5.3.1.1. Ordenamiento de los puntos de muestreo y de los géneros

Con el propósito de analizar individualmente los cambios en la composición de las comunidades de efemerópteros a nivel de la cuenca, y relacionarlo además con los factores ambientales, se procedió a realizar un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL o DECORANA), en el que se ordenaron los puntos de muestreo en función de la abundancia relativa de los géneros. En este análisis se incluyeron solo 113 puntos. Los puntos de muestreo, correspondientes a la estación 4 del río Chama en los años 2000 y 2001 (Ch40 y Ch41, 2420 msnm), fueron eliminados, debido a que su inclusión causaba una distorsión de la estructura general de los datos, al producir una mayor agregación de los puntos hacia la zona media del plano (Apéndice 8).

En la Figuras 9 y 10 se presenta el ordenamiento de los 113 puntos de muestreo en los ejes 1 vs. 2, y 2 vs. 3 de DECORANA, diferenciándose los correspondientes a cada unidad ecológica. Una alta proporción ($> 0,6$) de la varianza total fue absorbida por los tres primeros ejes, lo que se deduce de los autovalores resultantes (eje 1 = 0,3624; eje 2 = 0,1791; eje 3 = 0,1133). La eliminación de los dos muestreos antes señalados, mejoró la dispersión de la nube de puntos, al disminuir la agregación de los puntos de la zona media del plano.

Para los ejes 1 y 2 ([Figura 9](#)), la nube de puntos toma una forma más o menos triangular, observándose una mayor dispersión de los puntos de muestreo que se encuentran hacia el extremo izquierdo, lo que parece indicar una mayor heterogeneidad en la composición de los Ephemeroptera hacia este lado del plano. Se observa que a lo largo del eje 1 están diferenciados los puntos de muestreo de Páramo y los de Bosques Bajos. Los de Páramo se ubican predominantemente hacia el extremo derecho del plano, mientras que los

provenientes de Bosques Bajos, ocupan el centro y el lado izquierdo, ocurriendo un ligero solapamiento entre ambas unidades en la parte media del gradiente. Esto indica por lo tanto diferencias importantes en la composición de los efemerópteros entre los dos grupos de ríos o puntos de muestreo. Por su parte los puntos de Selva Nublada, aparecen ampliamente dispersos en todo el plano, con una tendencia a congregarse en la parte central de la nube. De acuerdo con esto, podemos señalar que los cuerpos de agua provenientes de Selva Nublada, representados en mayor número, son mucho más heterogéneos en la composición de efemerópteros que los de Bosques Bajos y los de Páramo.

En el plano de ordenamiento con los ejes 2 y 3 ([Figura 10](#)), donde igualmente la nube de puntos toma una forma más o menos triangular, encontramos un mayor solapamiento a lo largo del tercer eje, entre los puntos de muestreo de las tres unidades ecológicas, observándose aglomeración de los provenientes de Bosques Bajos hacia el lado derecho del gradiente, donde también se observan altamente congregados una parte importante de los de Selva Nublada.

El ordenamiento de los 15 géneros de Ephemeroptera dentro del primer plano (ejes 1 y 2, [Figura 11](#)), muestra que *Guajirolus*, *Fallceon*, *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Lachlania*, *Andesiops* y *Farrodes*, aparecen más dispersos y en posiciones extremas en la nube de puntos. A lo largo del primer eje, los óptimos de *Farrodes* y *Andesiops* (extremo derecho), se oponen a los de *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Guajirolus* y *Fallceon* (extremo izquierdo), significando esto diferencias importantes en los requerimientos ambientales entre ambos grupos de taxa, dentro de los cuales a su vez, se supone una mayor similitud, dada la cercanía de sus óptimos. Para el segundo eje, *Guajirolus* y *Lachlania* son los que más se oponen, y por lo tanto, los que más difieren en sus requerimientos con respecto a este gradiente ambiental. Los géneros restantes, tienden a ocupar la parte central del plano, revelando así mayor similitud en sus relaciones ambientales, que con los anteriores.

En el segundo plano de ordenamiento ([Figura 12](#)), podemos ver la posición de estos taxa con respecto al eje tres, notando que los óptimos de *Guajiroilus*, *Fallceon* y *Americabaetis*, ocupan las posiciones más extremas a lo largo de dicho eje, en este caso, oponiéndose los dos primeros (extremo derecho) al último (extremo izquierdo). Se interpreta por lo tanto, que para el tercer gradiente ambiental detectado en el ordenamiento, *Guajiroilus* y *Fallceon* presentarían requerimientos diferentes a los de *Americabaetis*.

Las correlaciones de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento (Figuras 13 y 14), evidencian claramente la importancia de 12 variables en la interpretación ambiental del ordenamiento de los puntos de muestreo y de los géneros de Ephemeroptera. Las variables que presentaron correlaciones significativas con los tres primeros ejes, en orden de importancia son: la altitud (ALTI) y la temperatura del agua (TEMP), ambas fuertemente correlacionadas con el eje 1, seguidamente aparecen la velocidad de la corriente (VELOC), la pendiente del cauce (PEND), la alcalinidad (ALCA), el caudal (CAUD), la conductividad (COND), el pH, el índice de hábitat (HABI), el ancho del cauce (ANCCA), el oxígeno disuelto (O2) y la dureza (DUR).

Once variables resultaron estar correlacionadas con el primer eje ([Figura 13](#)), de las cuales, las más significativas son: de manera positiva la altitud ($r = 0,668$), y de manera negativa la temperatura del agua ($r = -0,6090$); mientras que con correlaciones significativas más débiles aparecen la velocidad de la corriente ($r = -0,276$), la alcalinidad ($r = -0,266$), el caudal ($r = -0,254$), la conductividad ($r = -0,243$), el pH ($r = -0,237$), el índice de hábitat ($r = 0,221$), la pendiente ($r = 0,218$), la dureza ($r = 0,215$) y el ancho del cauce ($r = -0,214$).

La proximidad entre los vectores también revela correlaciones entre los distintos factores ambientales, así tenemos que: la altitud se correlaciona positivamente con la pendiente, mostrando una correlación positiva débil con el índice de hábitat; así mismo la altitud, en dirección totalmente opuesta a la temperatura, indica una correlación fuerte y

negativa con ésta; de la misma manera, pero en menor grado (vectores más cortos), se correlaciona con la conductividad, el pH, la alcalinidad, la dureza, la velocidad, el caudal y el ancho del cauce. Estas siete variables a su vez, están correlacionadas positivamente entre sí, y negativamente con el eje, 1 lo que demuestra que las mismas aumentan en sentido opuesto a la altitud y a la pendiente del cauce. De acuerdo con estas relaciones podemos indicar, que el primer eje está definiendo principalmente un gradiente térmico-altitudinal, al cual están asociadas, aunque pobremente, las condiciones hidrológicas y las químicas del ambiente acuático, especialmente las relacionadas con la composición iónica del agua (conductividad, alcalinidad, dureza y pH)

Con el segundo eje, sólo cinco variables se correlacionaron significativamente, pero más débilmente a lo observado en el eje 1. De manera negativa la altitud ($r = -0,256$), y de manera positiva y en orden de importancia el ancho del cauce ($r = 0,228$), el oxígeno disuelto ($r = 0,220$), el caudal ($r = 0,215$) y la velocidad de la corriente ($r = 0,206$). Dada las correlaciones tan débiles, en este eje el gradiente ambiental no está claramente definido como en el eje 1, aunque podríamos decir que el mismo también está detectando un gradiente altitudinal, pero en este caso asociado con las variables hidrológicas, tomando en cuenta la significancia que tuvieron el ancho del cauce, la velocidad de la corriente y el caudal, como también el oxígeno disuelto, esta última evidentemente relacionada con dichas variables, tal como se discutió en el Capítulo IV.

Con el tercer eje ([Figura 14](#)), se redujo a tres el número de variables que resultaron significativas en el ordenamiento, siendo éstas: la pendiente, correlacionada negativamente ($r = - 0,269$), y el caudal y el ancho del cauce, correlacionadas positivamente ($r = 0,209$ y $0,187$ respectivamente). Este eje aunque de manera débil, estaría detectando por lo tanto, un gradiente en la pendiente del cauce, relacionado negativamente con el tamaño del río (estimado según el ancho del cauce y el caudal).

5.3.1.2. Clasificación: Grupos del TWINSPAN y su relación con los factores ambientales

La clasificación mediante el TWINSPAN, de los 113 puntos de muestreo (seleccionados para el análisis de DECORANA), dio como resultado la separación de 4 grupos finales en el segundo nivel de división ([Figura 15](#)).

En el primer nivel de división, la separación se basó en cinco géneros indicadores, *Baetodes*, *Leptohyphes*, *Americabetis*, *Thraulodes* y *Andesiops*, los que mostraron la mayor variación en cuanto a su ocurrencia y/o abundancia relativa en ambos grupos (Tabla 9). Así, 87 puntos de muestreo quedaron separados en la rama negativa, conformando el primer grupo (A); y los 26 restantes en la rama positiva, conformando el segundo grupo (B). El grupo A quedó integrado exclusivamente por puntos provenientes de las dos unidades de formaciones boscosas, con el 100% (17 puntos) de los correspondientes a Bosques Bajos y el 86% (70 puntos) de los de Selva Nublada; mientras que el grupo B, quedó integrado por el 100% (15 puntos) de los puntos de muestreo de Páramo y un 14% (11 puntos) de los de Selva Nublada.

Baetodes, *Leptohyphes*, *Americabaetis* y *Thraulodes*, caracterizan la fauna de Ephemeroptera de los ríos o puntos de muestreo que integran el grupo A. En el grupo B estos taxa se encuentran ausentes, o son poco importantes. Tal como lo muestran los resultados de la Tabla 9, *Baetodes* presentó una alta ocurrencia en los dos grupos (97% y 77% respectivamente), sin embargo, difirió grandemente en los valores promedios de abundancia relativa, siendo ésta significativamente mayor ($P < 0,05$; Mann-Whitney) y relativamente alta en el grupo A (25,64%), mientras que resultó muy baja en el grupo B (1,39%), lo que indica que en este último, es decir en los ríos asociados a condiciones de Páramo, dicho taxón se hace poco importante dentro de la comunidad. Es notable además que *Baetodes* dominó la composición de efemerópteros del grupo A.

Tabla 9. Porcentaje de ocurrencia y abundancia relativa por muestra de los géneros de Ephemeroptera en los dos grupos de puntos de muestreo del TWINSPAN arrojados en el primer nivel de división.

Géneros	Grupos del TWINSPAN			
	Porcentaje de Ocurrencia (%)		Abundancia relativa por muestra (%)	
	A	B	A	B
<i>Farrodes</i>	10	19	0,02	0,87
<i>Andesiops</i>	48	89	1,72*	6,68*
<i>Tricorythodes</i>	20	4	0,15	< 0,01
<i>Baetodes</i>	97	77	25,64*	1,39*
<i>Thraulodes</i>	48	-	2,19	-
<i>Lachlania</i>	17	-	0,19	-
<i>Haplohyphes</i>	13	-	0,04	-
<i>Leptohyphes</i>	90	15	7,29*	0,22*
<i>Mayobaetis</i>	8	-	0,02	-
<i>Prebaetodes</i>	34	-	0,27	-
<i>Fallceon</i>	6	-	0,21	-
<i>Guajirolus</i>	5	-	0,08	-
<i>Americabetis</i>	58	-	1,28	-
<i>Nanomis</i>	39	-	1,02	-
<i>Camelobaetidius</i>	31	-	2,72	-

* Abundancia relativa del taxón difiere significativamente (Mann-Whitney; $P < 0,05$) entre los grupos A y B

El género *Leptohyphes*, también aparece en ambos grupos, pero con una ocurrencia mucho más alta en el grupo A (90%), donde además resultó significativamente más abundante ($P < 0,05$). Por su parte *Americabaetis* y *Thraulodes* aparecieron solamente en el grupo A, con ocurrencias del 58% y 48% respectivamente, aunque presentando valores bajos de abundancia relativa (1,28% y 2,19% respectivamente). *Andesiops* en cambio, caracteriza a los efemerópteros de los cuerpos de agua o puntos de muestreo que conforman el grupo B, y en consecuencia los que están más asociados a la zona de Páramo, donde el mismo se presentó con una ocurrencia más alta (89%) y una abundancia (6,68%) significativamente mayor que en el grupo A ($P < 0,05$), mostrando además ser el efemeróptero dominante dentro de las comunidades del grupo B.

En el segundo nivel de división, los 87 puntos de muestreo del grupo A, es decir los asociados a formaciones boscosas, se separan en dos nuevos grupos de tamaño similar: 42 en el grupo 1 (rama negativa), integrados por el 82% (14) de los puntos de Bosques Bajos y el 35 % (28) de los puntos de Selva Nublada; y los 45 restantes en el grupo 2 (rama positiva), donde se incluyen el resto de los ríos de Bosques Bajos (18% = 3 puntos) y el 52% (42) de los puntos provenientes de Selva Nublada. En este caso, los taxa indicadores son: *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Andesiops* y *Prebaetodes*, quienes mostraron la mayor variación en el porcentaje ocurrencia entre ambos grupos (Tabla 10).

El grupo 1, tendría como rasgo principal una baja ocurrencia de *Andesiops* (17%) y de *Prebaetodes* (19%), y una ocurrencia en más del 50 %, de los géneros *Camelobaetidius*, *Nanomis* y *Americabaetis*. Mientras que el grupo 2, estaría caracterizado por una alta ocurrencia de *Andesiops* (78%) y de *Prebaetodes* (49%), y ocurrencias más bajas en los otros géneros (Tabla 10). En esta tabla, igualmente observamos que dichos taxa también presentaron diferencias en cuanto a su abundancia relativa promedio en los dos grupos. *Andesiops* y *Prebaetodes* aunque en bajo número, presentaron valores significativamente mayores en el grupo 2 (Kruskal-Wallis; $P < 0,05$), mientras que *Camelobaetidius*, *Nanomis* y *Americabaetis* lo hicieron en el grupo 1 (Kruskal-Wallis; $P < 0,05$).

Tabla 10. Porcentaje de ocurrencia y abundancia relativa por muestra de los géneros de Ephemeroptera en los cuatro grupos de puntos de muestreo del TWINSPAN arrojados en el segundo nivel de división. Grupos con letras diferentes, difieren significativamente en la abundancia relativa del taxón, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$) y el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$).

Géneros	Grupos del TWINSPAN							
	Porcentaje de Ocurrencia (%)				Abundancia relativa por muestra (%)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Farrodes</i>	2	18	83	-	< 0,01 ^a	0,03 ^a	3,74 ^b	-
<i>Andesiops</i>	17	78	100	85	0,67 ^a	2,75 ^b	25,98 ^c	0,89 ^b
<i>Baetodes</i>	95	98	83	75	25,17 ^a	26,09 ^a	2,94 ^b	0,93 ^b
<i>Thraulodes</i>	33	62	-	-	0,65 ^a	3,70 ^b	-	-
<i>Lachlania</i>	7	27	-	-	0,05 ^a	0,32 ^b	-	-
<i>Haplohyphes</i>	5	20	-	-	<0,01 ^a	0,07 ^b	-	-
<i>Tricorythodes</i>	12	27	17	-	0,04 ^a	0,25 ^a	0,02 ^a	-
<i>Leptohyphes</i>	79	100	50	5	4,60 ^a	9,34 ^b	0,92 ^{a,c}	< 0,01 ^c
<i>Mayobaetis</i>	5	11	-	-	0,01 ^a	0,02 ^a	-	-
<i>Prebaetodes</i>	19	49	-	-	0,04 ^a	0,51 ^b	-	-
<i>Fallceon</i>	12	-	-	-	0,43	-	-	-
<i>Guajirolus</i>	10	-	-	-	0,17	-	-	-
<i>Americabaetis</i>	79	36	-	-	1,92 ^a	0,65 ^b	-	-
<i>Nanomis</i>	60	20	-	-	1,78 ^a	0,28 ^b	-	-
<i>Camelobaetidius</i>	60	4	-	-	5,45 ^a	0,04 ^b	-	-

En cuanto a los 24 puntos de muestreo del grupo B, la separación faunística entre los dos nuevos grupos resultantes en el segundo nivel de división, la determina el género *Andesiops*, quedando seis en la rama negativa (grupo 3) y los 20 restantes en la rama positiva (grupo 4). En esta división destaca que la mayoría de los puntos de muestreo de Páramo (93% = 14 puntos) quedaron incluidos en el segundo grupo (4), y que en ambos grupos se presenta un pequeño porcentaje de los puntos de muestreo de Selva Nublada (6% y 7% respectivamente, equivalentes a 5 y 6 puntos). También es notable que *Andesiops*, tuvo alta ocurrencia en los dos grupos (100% y 85% respectivamente), sin embargo es indicador del grupo 3, debido a que allí, su abundancia relativa fue significativamente mayor (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$; Tabla 10) y mucho más alta que la observada para el grupo 4. Es claro también que este taxón domina la composición de efemerópteros del grupo 3, con una importancia del 25,98% dentro de la comunidad total. En cambio en el otro grupo (4), su abundancia fue muy limitada (<1%).

La comunidades de efemerópteros en cada grupo del TWINSPAN, se evaluaron además en base a la abundancia relativa del Orden y a tres medidas de diversidad (riqueza, equidad y N_1). Se usó solo N_1 de la serie de Hill, por considerarse mejor medida para discriminar entre sitios que N_2 (Magurran, 1988). Los grupos 1, 2 y 3 no difirieron significativamente (Kruskal-Wallis; $P \geq 0,05$) en ninguno de estos atributos de la comunidad ([Figura 16](#)); sólo el grupo 4 mostró diferencias marcadas con los anteriores, especialmente con los dos primeros ($P < 0,05$). Los grupos 3 y 4 difirieron en abundancia relativa y riqueza, pero no en la equidad ni en la diversidad de géneros abundantes (N_1). Es obvio que el grupo 4, por estar representado mayormente por ríos de páramo, resultara con valores muy bajos de abundancia (1,82%) y de riqueza genérica de efemerópteros (1 género/muestra).

Con el fin de relacionar los grupos resultantes del TWINSPAN con las variables ambientales medidas en el presente estudio, se hizo una primera aproximación, representando dichos grupos en el ordenamiento de los puntos de muestreo, obtenido con DECORANA, cuyos resultados se muestran en las Figuras 17 y 18. Esto permitió detectar

tendencias generales en el ordenamiento de dichos grupos a lo largo de los gradientes ambientales definidos en los tres primeros ejes (Figuras 13 y 14).

El ordenamiento de estos grupos, reveló que la diferenciación entre las distintas asociaciones de Ephemeroptera en el área de estudio, está relacionada principalmente con el gradiente ambiental detectado para el primer eje ([Figura 17](#)). A lo largo de este eje, se observa una clara separación entre los grupos, pero sin mostrar discontinuidad entre ellos, ocurriendo ligeros solapamientos en el grupo 2 con los grupos 1 y 4, y entre los grupos 3 y 4. El grupo 1 ocupa el lado izquierdo del plano de ordenamiento, presentando una nube de puntos más dispersa; en el extremo opuesto se ubican los grupos 3 y 4; y junto con una parte del grupo 4, ocupando una posición intermedia, se encuentra el grupo 2, el cual se hace ligeramente más disperso hacia la parte inferior del plano.

Relacionando este ordenamiento de los 4 grupos del TWINSPAN, con las variables ambientales que resultaron significativas a lo largo del eje 1 de DECORANA ([Figura 13](#)), tenemos que: los ríos o puntos de muestreo del grupo 1 corresponderían con los más bajos altitudinalmente, los de menor pendiente, y con los valores más altos de temperatura del agua, de pH, de conductividad, de alcalinidad, de dureza, así mismo serían de cauces más anchos, de corrientes más fuertes y mas caudalosos, como también con una tendencia a presentar valores más bajos de índice de hábitat. Contrariamente los ríos o puntos de muestreo que integran los grupos 3 y 4, estarían en los sitios más altos, siendo a su vez los de cauces más inclinados, y teniendo los valores más bajos de temperatura del agua, de pH, de conductividad, de alcalinidad, de dureza, de cauces más estrechos, con corrientes más suaves y menos caudalosos; y en este caso con tendencia a asociarse a valores más altos de índice de hábitat. El grupo 2 correspondería en general con los sitios de altitudes intermedias, presentando también condiciones intermedias de las variables antes mencionadas, aunque para el hábitat, la mayoría de los puntos de muestreo que conforman este grupo, muestran estar asociados a valores altos de índice de hábitat.

En relación a las variables correlacionadas con los ejes 2 y 3, se dificulta establecer relaciones ambientales claras en los cuatro grupos, en virtud de la enorme dispersión que los mismos presentaron a lo largo de estos ejes, especialmente los grupos 1 y 2, lo que evidentemente determinó un alto grado de solapamiento entre ellos, tal como se aprecia en la [Figura 18](#).

Una segunda aproximación para relacionar los grupos del TWINSPAN con las variables ambientales, fue conocer cuales variables presentaban diferencias significativas entre los distintos grupos, y en consecuencia cuales explicarían mejor la variación en las asociaciones de Ephemeroptera dentro del área estudiada. Para tal fin se procedió a comparar los valores promedios de las 17 variables ambientales medidas, en base a la prueba de Kruskal–Wallis, con el test “a posteriori” de Dunn.

Los cuatro grupos presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) en los tres tipos de variables analizadas (externas al cauce, hidrológicas y físico-químicas). De las variables externas al cuerpo de agua, resultaron significativas: la altitud, la pendiente del cauce, el índice de hábitat y la cobertura de la vegetación ([Figura 19](#)). En relación a la altitud, observamos una clara tendencia de un incremento desde grupo 1 al grupo 4. El grupo 1 es significativamente más bajo que el grupo 2, los que a su vez son significativamente más bajos que los grupos 3 y 4, entre los que a su vez no hubo diferencias significativas ($P \geq 0,05$), corroborando ello las tendencias encontradas en el ordenamiento ([Figura 17](#)). Para la pendiente, la tendencia parece similar a la de la altitud, aunque en este caso, solo el grupo 1 es estadísticamente diferente, caracterizándose como el grupo, de cauces más planos.

En cuanto al índice de hábitat y a la cobertura, los resultados muestran un comportamiento similar, encontrándose en ambos casos diferencias tanto entre los grupos de formaciones boscosas (1 vs 2), como entre los grupos asociados con formaciones de Páramo (3 vs 4). Así mismo es notable en ambas variables la similitud entre los grupos intermedios (2 vs 3), los cuales además resultaron con los valores más altos. Tendencias

diferentes en estas variables se observan para los grupos extremos (1 vs 4): ambos grupos no difirieron significativamente en el índice de hábitat, cuyos valores fueron más bajos. Para la cobertura, aunque ambos mostraron los valores más bajos, el grupo 4 significativamente es el que presenta los cauces más desprovistos de cubierta arbórea, lo que evidentemente demuestra la predominancia en este grupo de los ríos de Páramo.

En cuanto a las condiciones hidrológicas, las que mostraron diferencias estadísticas ($P < 0,05$) entre los cuatro grupos, fueron: el ancho del cauce, la profundidad media del agua, la velocidad de la corriente y el caudal ([Figura 20](#)). En estas variables, también se observan tendencias similares en cuanto a las diferencias que presentaron los distintos grupos. Para las cuatro variables, no se presentaron diferencias significativas ($P \geq 0,05$), ni entre los grupos asociados con formaciones boscosas (1 vs. 2), ni entre los asociados a la zona de Páramo (3 vs. 4). Las diferencias resultaron en los grupos 1 y 2 con el grupo 4, siendo este último el que tuvo los valores más bajos.

En las variables físico-químicas del agua ([Figura 21](#)), se determinó que cinco resultaron importantes en explicar las diferencias faunísticas entre los cuatro grupos del TWINSPAN, la materia orgánica en suspensión y la dureza, fueron las únicas que no mostraron diferencias ($P \geq 0,05$) en ninguno de los grupos. De estos resultados destaca principalmente las diferencias encontradas entre los grupos 1 y 2 en todas las variables. El grupo 1 presentó niveles más altos de temperatura del agua, de conductividad, de alcalinidad y de pH; y valores más bajos en el contenido del oxígeno disuelto que el grupo 2. Entre los grupos 3 y 4, no se presentaron diferencias significativas en ninguna de estas variables, lo que sugiere una mayor homogeneidad en la físico-química del agua en los cuerpos de agua asociados a las condiciones de Páramo, que entre los que se asocian a formaciones boscosas. También destaca de estos resultados, que en la temperatura, los cuatro grupos presentaron una tendencia idéntica, pero de manera inversa a la altitud, es decir, el grupo 1, altitudinalmente el más bajo, presentó los valores más altos en la temperatura del agua; el grupo 2, de altitudes intermedias, igualmente resultó con

temperaturas del agua intermedias; y los grupos 3 y 4, localizados en las mayores altitudes, también resultaron con los valores más bajos en la temperatura del agua.

La clasificación del TWINSPAN también permitió detectar patrones de asociación entre los 15 géneros de Ephemeroptera, así como afinidades en cuanto a sus preferencias por los cuatro grupos finales (1, 2, 3 y 4). En la Tabla 11, se presenta el agrupamiento resultante de estos géneros hasta el tercer nivel de división del TWINSPAN, indicando además su presencia en los distintos grupos de sitios. Igualmente se indica la preferencia de estos géneros por cada grupo, evaluando conjuntamente las diferencias en los porcentajes de ocurrencia y en los valores de abundancia relativa. Lo primero que se observa es una variación en cuanto al número total de géneros presentes en los grupos de formaciones boscosas (1 y 2) y los grupos asociados a la zona de Páramo (3 y 4). Mientras que en los dos primeros aparecen los 15 taxa, en los dos últimos grupos solo cinco estuvieron presentes, de los cuales, tres fueron los más comunes dentro del área de estudio: *Baetodes* (92%), *Leptohyphes* (72,6%) y *Andesiops* (57,5%), siendo además los únicos efemerópteros que aparecen representados en los cuatro grupos. También se observa que el número de géneros disminuye progresivamente del grupo 1 al grupo 4, lo que sugiere una disminución en la distribución altitudinal de la mayoría de los géneros.

El dendrograma de clasificación de los 15 géneros revela la existencia de 4 grupos de asociaciones genéricas. El primer grupo (G_1) lo conforman *Andesiops* y *Farrodes* (separados en la primera división), los cuales a diferencia de los géneros restantes, tienen en común que se presentan con mayor ocurrencia en los ríos asociados a condiciones de Páramo (grupo B, Tabla 9), donde sus valores de abundancia relativa también resultaron más altos, aunque a este nivel, las diferencias significativas solamente se detectaron en el género *Andesiops* (Tabla 9). Aún cuando *Andesiops* tuvo una mayor frecuencia de aparición en toda el área de estudio (57,5%) en relación a *Farrodes* (12,4%), se detectó que ambos taxa mostraron preferencia por los ríos y/o puntos de muestreo del grupo 3, puesto que allí ocurrieron con mayor frecuencia y abundancia relativa (Tabla 10).

El segundo grupo (G₂) lo integran solamente las ninfas de *Baetodes*, las cuales se presentaron tanto en los ríos de formaciones boscosas (grupo A), como en los ríos asociados a condiciones de Páramo (grupo B), pero a diferencia de los dos géneros anteriores, aparecieron con mayor importancia (porcentaje de ocurrencia y abundancia relativa) en los dos grupos de ríos de formaciones boscosas, en los cuales se observa además, que dicho taxón alcanza igual importancia dentro de la comunidad (Tabla 10), lo que sugiere por lo tanto, que el mismo se encuentra indistintamente en ambos grupos de cuerpos de agua, demostrando así amplia distribución en esta zona.

En el tercer grupo (G₃) encontramos a *Thraulodes*, *Lachlania*, *Haplohyphes*, *Tricorythodes*, *Leptohyphes*, *Mayobaetis* y *Prebaetodes*. Según los resultados de la Tabla 10, se deduce que este grupo lo integran los géneros que mostraron mayor afinidad por los cuerpos de agua del grupo 2, al aparecer en general, con mayor ocurrencia y mayor abundancia relativa en dichos sitios, lo que se hace más evidente en los géneros: *Thraulodes*, *Lachlania*, *Leptohyphes* y *Prebaetodes*. *Mayobaetis*, *Haplohyphes* y aún *Tricorythodes*, muestran la misma tendencia que los anteriores, a asociarse más a los cuerpos de agua del grupo 2, sin embargo, en estos taxa no se podría hablar de preferencia, ya que ambos resultaron poco importantes (valores muy bajos de ocurrencia y abundancia relativa) en los dos grupos de zonas boscosas (1 y 2). El cuarto grupo taxonómico, por el contrario lo representan los géneros que mostraron mayor preferencia por los cuerpos de agua del grupo 1, donde los mismos resultaron más importantes tanto en ocurrencia como en abundancia relativa, como se evidenció para *Camelobaetidius*, *Nanomis* y *Americabaetis*, o se encontraron sólo en este grupo, como: *Guajirolus* y *Fallceon*.

5.3.2. Discusión

Tal como lo reveló el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA), el ordenamiento de los 113 puntos de muestreo en función de los datos de abundancia relativa de los 15 géneros de Ephemeroptera encontrados en la cuenca media y alta del Río Chama (Figuras 9, 10, 11 y 12), y su relación con los factores ambientales (Figuras 13 y 14), estaría detectando principalmente un gradiente térmico-altitudinal (eje 1), al cual también estarían asociadas la pendiente del cauce, las condiciones hidrológicas, y las químicas relacionadas con la composición iónica del agua (conductividad, alcalinidad, dureza y pH). Un segundo gradiente ambiental detectado en el ordenamiento, aunque no tan fuerte como el primero, se relacionaría con un cambio altitudinal en las variables hidrológicas, dada la importancia que junto con la altitud, tuvieron la velocidad de la corriente, el ancho del cauce y el caudal en correlacionarse con el eje 2 (aunque de manera débil). También de manera débil, un tercer gradiente detectado en el ordenamiento de los puntos (eje 3), estaría definiendo un cambio en la pendiente del cauce, relacionado negativamente con el tamaño del río (estimado según el ancho del cauce y el caudal).

Analizando simultáneamente para el primer plano (ejes 1 vs. 2), el ordenamiento de los sitios (Figura 9) y de los géneros (Figuras 11) en relación a estos gradientes ambientales (Figura 13), podemos señalar de manera general, que los ríos o puntos de muestreo que se ubican hacia el extremo derecho del plano, donde aparecen la mayoría de los puntos de Páramo, junto con algunos correspondientes a la Selva Nublada, efectivamente se encuentran en los sitios más altos del área de estudio, los que también estarían caracterizados por presentar en conjunto, cauces de mayor pendiente, valores más bajos de temperatura del agua, de las condiciones hidrológicas (ancho del cauce, velocidad de la corriente y caudal), de pH y de mineralización del agua (alcalinidad, conductividad y dureza). En estos sitios y bajo tales condiciones, *Andesiops* y *Farrodes* alcanzarían mayores valores de abundancia relativa, dado que son los que están más cerca del óptimo de estos géneros. Por lo tanto son los taxa que más caracterizan las comunidades de Ephemeroptera en dichos sitios.

Los ríos o puntos de muestreo situados a la izquierda del plano, hacia donde tienden a congregarse los de Bosques Bajos, y se ubican de manera dispersa una parte de los puntos de Selva Nublada, en cambio, corresponderían con los sitios más bajos y de menor pendiente; con temperaturas del agua más cálidas; valores más altos de conductividad, de alcalinidad, de dureza y de pH; velocidades de corriente más fuertes y más caudalosos. Los géneros más asociados a esta combinación de condiciones ambientales (por presentar sus óptimos más cerca de estos sitios), serían: *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Fallceon* y *Guajirolus*, los cuales en general aumentan su importancia hacia este lado del gradiente. También resalta que en posición intermedia para este gradiente, se encuentran localizados, y mostrando un alto grado de agregación, la mayoría de los puntos de Selva Nublada, con respecto a los cuales estarían más cerca los óptimos de los géneros que ocupan posiciones centrales (*Thraulodes*, *Prebaetodes*, *Tricorythodes*, *Mayobaetis*, *Leptohyphes*, *Haplohyphes*, *Baetodes* y *Lachlania*). Se evidencia por lo tanto que el gradiente ambiental detectado para el primer eje de ordenamiento, y determinado principalmente por la variación térmico altitudinal entre los puntos de muestreo, permite discriminar en la composición de las comunidades de Ephemeroptera entre los ríos de Páramo y los de Bosques Bajos, lo cual es lógico entender, dada las diferencias ambientales tan marcadas que existen entre estas dos unidades ecológicas.

En cuanto al ordenamiento a lo largo del segundo gradiente ambiental, tenemos que: los puntos de muestreo localizados en el extremo superior, provenientes tanto de Bosques Bajos, como de Selva Nublada, estarían también en altitudes más bajas, así como: en cauces más anchos, de mayores velocidades de corriente, más caudalosos, y con valores más altos en el contenido del oxígeno disuelto. En estos sitios, por la cercanía de sus óptimos, los géneros *Guajirolus*, *Fallceon*, *Camelobaetidius* y *Thraulodes*, presentarían su mayor abundancia. En cambio, los ríos o puntos de muestreo del extremo inferior, correspondientes en su mayoría a la unidad de Selva Nublada, estarían en una mayor posición altitudinal que los anteriores, siendo a la vez de cauces más estrechos, de corrientes más suaves, de menor caudal, y de aguas con menos contenido de oxígeno disuelto, donde los efemerópteros *Americabaetis* y *Lachlania* alcanzarían su mayor

abundancia, y por lo tanto, serían los más característicos de dichas comunidades. En este caso no es posible discriminar entre los puntos de las distintas unidades ecológicas, ya que se observa un mayor grado de solapamiento entre ellos.

Las tendencias encontradas a lo largo del gradiente ambiental definido para el eje 3 (segundo plano de ordenamiento, Figuras 10, 12 y 14), tampoco revelan diferencias importantes entre los puntos de muestreo de las tres unidades, los que en todo caso vemos bastante superpuestos hacia el lado derecho del gradiente, donde en general la pendiente del cauce se hace menor y aumenta el tamaño del cuerpo de agua. Solamente se observan uno pocos puntos de Selva Nublada que se localizan hacia el lado izquierdo, confirmado igualmente la alta variabilidad ambiental que presentan los ríos de esta gran unidad ecológica.

De manera general, estos resultados coinciden con las tendencias encontradas en el ordenamiento de los sitios en función de la caracterización ambiental (capítulo 4). Al igual que en dicho análisis, aquí detectamos un gradiente altitudinal a lo largo del primer eje, resultando también que la temperatura del agua y las variables hidrológicas fueron las más altamente correlacionadas (de manera negativa) con la altitud. Así mismo, quedó evidenciado en el ordenamiento, la separación de los cuerpos de agua y/o puntos de muestreo de Páramo con los de Bosques Bajos, como también la gran heterogeneidad entre los puntos de Selva Nublada, los que tampoco, en este análisis mostraron discontinuidad con los anteriores.

Es evidente por lo tanto que la variabilidad entre los cuerpos de agua estudiados en cuanto a la composición genérica de los efemerópteros, es un reflejo de la variabilidad ambiental presente en el área de estudio, y en el cual, factores cuya variación es regulada por los cambios altitudinales, como: la temperatura del agua y las condiciones hidrológicas, constituyen fuerzas determinantes en la distribución de los géneros y en consecuencia en la composición de las comunidades de efemerópteros dentro de la cuenca.

De manera general, estos resultados concuerdan con los obtenidos en estudios realizados a escalas de análisis similares (amplio rango altitudinal), tanto en zonas templadas (Dodds y Hisaw, 1925), como en regiones tropicales (Suren, 1994; Jacobsen *et al* 1997; Brewin *et al*, 1995), en los que igualmente se encontró que la temperatura del agua es un factor de gran importancia en afectar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos a lo largo de gradientes altitudinales. Sin embargo, la influencia que puede ejercer este factor sobre la biota acuática, parece estar determinada por el rango altitudinal considerado. En estudios realizados en rangos más estrechos, la temperatura no resultó importante en explicar los cambios altitudinales de los organismos acuáticos. Así lo sugieren los resultados de Domínguez y Ballesteros (1992) al analizar los patrones de distribución de especies de Ephemeroptera, entre los 620 y 1780 msnm en un río subtropical (Argentina), al igual que lo encontrado por Palmer *et al* (1994), al estudiar las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en un gradiente altitudinal entre los 410 y 1120 msnm en un río tropical (África). Es posible por lo tanto que en rangos altitudinales pequeños y dentro de posiciones intermedias de este gradiente ambiental, no ocurran variaciones importantes en la temperatura del agua, que afecten la distribución altitudinal de los organismos, pudiendo ser otros factores los más significativos a esta escala espacial, como por ejemplo variaciones en la composición del sustrato, en las características del flujo o en la distribución de la materia orgánica (detritus y productividad primaria).

Al analizar los resultados del TWISNPAN, es interesante detectar la existencia de asociaciones de efemerópteros claramente diferenciadas espacialmente dentro del área de estudio, que además sugieren diferentes tipos de comunidades, las cuales se organizan a lo largo de un gradiente altitudinal, en el que también se hacen evidentes diferencias faunísticas entre los ríos de las tres unidades ecológicas, y así mismo se resalta la importancia que tienen algunas de las variables evaluadas, en afectar la distribución de estos insectos.

Para la fauna de formaciones boscosas (grupo A: Bosques Bajos y Selva Nublada), los dos grupos de asociaciones genéricas resultantes (grupos 1 y 2), mostraron diferencias

altitudinales en la separación de los cuerpos de agua, con las que fundamentalmente se relacionaron las variables externas al cauce (la pendiente del cauce, el índice de hábitat y la cobertura; [Figura 19](#)), y la físico-química del agua (conductividad, alcalinidad, pH, oxígeno disuelto y temperatura; [Figura 21](#)); según las cuales, ambientalmente el primer grupo (grupo 1: conformado por el 82% de los puntos de Bosques Bajos, y el 35% de los de Selva Nublada), estaría definiendo en promedio cuerpos de agua en pisos altitudinales más bajos, con cauces de menor pendiente, con un menor grado de cobertura, con hábitats de condiciones más extremas (menor índice de hábitat), las que en todo caso revelarían una mayor alteración en la estructura física del hábitat, ya que estamos comparando grupos de ríos que drenan bajo condiciones ecológicas similares (formaciones boscosas). Así mismo, son cuerpos de agua con niveles más altos de temperatura, de conductividad, de alcalinidad y de pH, y con menor contenido de oxígeno disuelto, que las condiciones encontradas en los cuerpos de agua del grupo 2 (conformado por el 18% de los puntos de Bosques Bajos y el 52% de los Selva Nublada). Las variables hidrológicas en este caso no parecen tener relevancia en explicar los cambios en las comunidades de efemerópteros entre los dos grupos de ríos, lo que indica su mayor homogeneidad dentro de las zonas boscosas.

La notable heterogeneidad observada en el grupo 1, en las medidas de mineralización del agua (conductividad, alcalinidad y dureza), como lo reflejan los respectivos valores de desviación estándar (aunque no se muestra para la dureza por no resultar significativa en el análisis), se explica principalmente, por la presencia en este grupo de los puntos de muestreo de los ríos: La Sucia 2 (Su20 y Su21) y Las Gonzáles (Gon0 y Gon1) ([Figura 15](#)), donde se registraron valores extremadamente altos para las tres variables, en comparación al resto de los sitios (Apéndice 2), cuya causa, tal como se discutió en el capítulo 1, podría deberse a la composición litológica de los suelos en dicha zona.

La contribución de estos sitios a la enorme variabilidad observada en el grupo 1, con respecto a tales variables, se verificó determinando en cada caso los valores promedios y sus desviaciones estándar, sin incluir los puntos de muestreo antes señalados. Obviamente

ocurrió una disminución en ambas medidas, pero para los valores de desviación estándar, la reducción fue considerable; no obstante, los resultados con respecto a las pruebas de medias se mantuvieron igual (Apéndice 6).

En cuanto a la comparación de las comunidades de efemerópteros entre ambos grupos de cuerpos de agua, un hecho interesante, es que las diferencias no se evidenciaron a nivel de los atributos de la comunidad (abundancia relativa y medidas de la diversidad genérica; [Figura 16](#)), sino en la composición taxonómica, revelando ello que sólo ocurrieron cambios individuales en la abundancia relativa de los géneros, posiblemente como respuesta de sus diferentes grados de tolerancia fisiológica a los factores ambientales. Aunque *Baetodes* domina la comunidades de efemerópteros en ambos grupos de cuerpos de agua, hecho que además determina baja equidad y por lo tanto baja diversidad en dichas comunidades; es claro que entre éstas ocurren cambios en la composición taxonómica, debido a los cambios en la abundancia relativa que muestran el resto de los géneros más comunes. Así, *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Andesiops* y *Prebaetodes*, son los que muestran la mayor variación entre estos dos grupos del TWINSPAN ([Figura 15](#), Tabla 10), siendo *Camelobaetidius*, *Nanomis* y *Americabaetis*, los taxa más característicos de las asociaciones de los ríos que integran el grupo 1, donde los tres tuvieron una mayor ocurrencia, y valores de abundancia relativa significativamente más altos. *Guajirolus* y *Fallceon* aparecieron exclusivamente en este grupo, pero como taxa raras, siendo por lo tanto de poca importancia en la definición faunística del mismo. En cambio, *Andesiops* y *Prebaetodes* son los efemerópteros más característicos de las comunidades del segundo grupo (grupo 2), donde los dos resultaron con porcentajes más altos de ocurrencia y de abundancia relativa, aunque fue *Andesiops* el que marcó las mayores diferencias. También podríamos suponer una mayor afinidad por este grupo, en los géneros *Thraulodes* y *Leptohyphes*, en los que se encontraron porcentajes de ocurrencia relativamente más altos, y además valores de abundancia relativa significativamente mayores a los del grupo 1 (Tabla 10).

Es evidente que la marcada variación altitudinal que se presenta entre los ríos de formaciones boscosas, ejerce una influencia importante sobre la distribución natural de los efemerópteros dentro de esta zona, a través de su acción sobre factores que de manera directa afectarían la biología de dichos organismos, como es el caso de la temperatura, al influir sobre diversos procesos del ciclo de vida (Vannote y Sweeney, 1980; Ward y Stanford, 1982; Sweeney, 1984); y la composición iónica del agua, la cual tendría especial incidencia en los procesos de osmoregulación (Giller y Malqvist, 1998; Allan, 1995; Wetzel, 2001); ambas relacionadas negativamente con la altitud en nuestro estudio; y que además resultaron diferentes entre los grupos 1 y 2. Sin embargo, es interesante notar que en la diferenciación de las comunidades de Ephemeroptera de estos dos grupos, también están involucradas variables, que de alguna u otra forma detectan diferencias en cuanto a la calidad ecológica de los cuerpos de agua, y que a su vez revelarían que los cambios en la composición de efemerópteros, no solo sería una consecuencia de la influencia natural de los factores ambientales, sino también de la influencia humana.

El índice de hábitat, una medida integrada de la heterogeneidad en la estructura física del hábitat acuático, nos permite evaluar en este caso (por tratarse de cuerpos de agua que están dentro formaciones boscosas), las diferencias que podrían existir entre los dos grupos, en cuanto a la condición o calidad del hábitat físico, dado que en él están implícitos factores de perturbación antrópica (Apéndice 1), considerados como causas importantes de la disminución en la heterogeneidad física del hábitat y por ende de su calidad para favorecer la diversidad de organismos en los sistemas lóticos (Barbour *et al*, 1999). Según esta medida, los ríos del grupo 1, tendrían menor índice de hábitat, significando ello una mayor alteración de su estructura física, que a su vez revela: la presencia de sustratos menos estables, con un mayor cubrimiento por sedimentos finos, menos frecuencia de rápidos, mayor acumulación de sedimentos finos, un flujo más bajo, mayores problemas de erosión en las márgenes por estar menos protegidas de una vegetación natural, y con un mayor grado de destrucción de la vegetación ribereña, en comparación a los cuerpos de agua del grupo 2 (mayor índice de hábitat). De acuerdo con ello, podemos deducir por lo tanto, que el deterioro de la vegetación ribereña sería una de las principales causas de los

cambios desfavorables que han ocurrido en el ambiente físico de los cuerpos de agua del grupo 1.

Igualmente la cobertura de las copas, altamente correlacionada con el índice de hábitat ($r = 0,6401$; Apéndice 7), añadiendo además su correlación positiva con la pendiente del cauce (importante en la separación de los grupos 1 y 2); resultó más baja en el grupo 1, lo que también parece evidenciar un mayor deterioro de la vegetación ribereña en este grupo de ríos. La estrecha relación encontrada entre el índice de hábitat y la cobertura de las copas, nos conduce a afirmar por lo tanto, que la composición de los efemerópteros en los ríos del grupo 1, también estaría reflejando un empobrecimiento de las condiciones físicas del hábitat acuático, como consecuencia del mayor grado de perturbación que ha sufrido la vegetación ribereña en estos cursos de agua.

Es importante señalar que la vegetación ribereña en ríos que naturalmente drenan bajo áreas boscosas, cumple un papel fundamental para el mantenimiento de la fauna que allí existe, por influir de múltiples maneras en las propiedades del ambiente acuático. Representa un gran reservorio de materia orgánica alóctona, que es la principal fuente de alimento para los organismos bentónicos (Cummins, 1974; Cummins y Klug, 1979; Cummins *et al*, 1989). Favorece la diversidad de microhábitats, al aportar una variedad de sustratos orgánicos favorables para las distintas actividades de los organismos (descanso, reproducción, búsqueda de alimento, refugio ante los depredadores y la corriente, etc.) (Minshall, 1984; Ward, 1984; Allan, 1995; Díez, *et al*, 2000). Regula la entrada de luz al cuerpo de agua, lo que a su vez influye sobre el régimen térmico diario y la productividad primaria (Vannote *et al*, 1980; Tait *et al*, 1994; Allan, 1995; Giller y Malmqvist, 1998). Cumple además una función protectora para la estabilización de las márgenes de los ríos, al amortiguar procesos erosivos, lo cual tiene gran significancia para mantener la calidad física del hábitat acuático, por evitar el arrastre excesivo de sedimentos al cuerpo de agua (Allan, 1995), cuyos efectos negativos sobre diferentes aspectos del ciclo de vida de los insectos han sido claramente determinados (Wiederholm, 1984; Jonson *et al*, 1993).

También es bien conocida la influencia que la vegetación ribereña y de la cuenca en general, puede tener sobre las propiedades químicas del agua, al regular de múltiples maneras el flujo de elementos a los ríos. Tiene la capacidad de interceptar iones de la atmósfera, a través de las superficies foliares de las copas, los cuales luego son lavados por la lluvia y depositados en el suelo, donde parte son utilizados por las plantas y parte trasladados a los cursos de agua (Giller y Malmqvist, 1998). Igualmente puede retener nutrientes y otras sustancias tóxicas (sulfatos, cloruros, etc.) desde fuentes difusas en la cuenca (por ejemplo, las que se originan por la actividad agrícola), antes de que alcancen los cursos de agua, (Ward, 1984; Giller y Malmqvist, 1998; Hill, 2000; Sabater *et al* 2000), evitando así problemas de contaminación como la eutroficación, lo cual puede tener serias consecuencias para muchas especies de insectos acuáticos, al verse afectada la disponibilidad de oxígeno, ante el incremento excesivo de la producción de algas (Wiederholm, 1984).

Debido a que los nutrientes son adsorbidos por las partículas de los sedimentos, la minimización de los procesos erosivos, y por ende del arrastre de sedimentos por efecto de la cobertura vegetal, también conlleva reducir el arrastre de nutrientes hacia los cursos de agua (Ward, 1984). Así mismo, la vegetación ribereña, constituye una fuente importante de carbono orgánico disuelto para el sistema acuático, al ocurrir la descomposición microbiana de la materia orgánica que se acumula tanto en el cuerpo de agua como en el suelo ribereño (Hill, 2000), lo que implica además un aporte considerable de CO₂ (producto de la remineralización del carbono orgánico disuelto a través de la respiración) que es un elemento fundamental en el mantenimiento de la capacidad buffer del agua, para regular los cambios de pH (Allan, 1995; Wetzel, 2001).

Al analizar las diferencias en la química del agua entre los grupos 1 y 2, particularmente en la composición iónica, la primera explicación válida, es que ello se debe a la acción combinada del amplio gradiente altitudinal, el clima y la variabilidad geológica que se presenta en la cuenca (ver capítulos 2 y 4), que son las principales fuerzas naturales que afectan la caracterización química de las aguas corrientes (Allan, 1995; Giller

y Malmqvist, 1998; Wetzel, 2001). Desde el punto de vista altitudinal, la generalidad es un incremento en el contenido iónico del agua con disminución de la altitud (Cortés, 1992; Rundle *et al* 1993; Ormerod *et al*, 1994; Palmer *et al*, 1994; Tate y Heiny, 1995; Zazo, 1998), lo cual también se evidenció de manera general en este estudio, a través de las diferencias encontradas entre los grupos 1 y 2, así como por las correlaciones negativas (aunque relativamente bajas) que para el área total, presentaron con la altitud, las conductividad, la alcalinidad, la dureza y el pH (Apéndice 7).

No obstante, dos hechos resultantes de este estudio, sugieren que las diferencias en la composición iónica del agua, encontradas en general entre los grupos 1 y 2, podrían implicar también diferencias en cuanto a problemas de perturbación (ejemplo, un mayor aporte de desechos domésticos, de químicos de origen agrícola y/o industrial, o de sedimentos) relacionados con cambios en el uso del terreno y por ende con una mayor alteración de la vegetación ribereña, la cual, como se discutió arriba cumple un papel importante en la caracterización físico-química de las aguas corrientes. Por un lado, se encontró que la dureza, fue la única variable química que no difirió entre los dos grupos; y por otro lado, a diferencia de la conductividad y la alcalinidad, ésta no mostró estar correlacionada con el índice de hábitat y la cobertura (Apéndice 7). Ello llama la atención, puesto que de las tres variables relacionadas con la mineralización del agua (conductividad, alcalinidad y dureza), la dureza es la menos afectada por la influencia humana, la cual depende casi totalmente de la meteorización de las rocas (Allan, 1995). Es lógico por lo tanto pensar que la influencia antrópica, este contribuyendo en parte a incrementar los valores de conductividad y alcalinidad en los cuerpos de agua que conforman el grupo 1.

Diferencias en el uso del terreno (agrícola, pecuario, urbano, bosques nativos, etc.), y en las características de las zonas ribereñas, han sido señaladas para otros sistemas acuáticos tropicales (Rundle *et al* 1993; Ormerod *et al*, 1994; Suren, 1994; Brewin *et al*, 1995) y de zona templada (Quinn y Hickey, 1990; Tate y Heiny, 1995; Carter *et al*, 1996), como causas importantes de los cambios en la estructura de la comunidades de invertebrados bentónicos, determinados a lo largo de amplios gradientes altitudinales. Los

resultados de Rundle *et al* (1993) y Ormerod *et al* (1994) en ríos de la región del Himalaya (Nepal); y de Tate y Heiny (1995) en ríos de Colorado (EE.UU); al igual que los de otros estudios a menor escala como: Shieh y Yang (2000) en un río de Taiwan y Townsend *et al* (1997) en ríos de Nueva Zelanda, también demostraron que diferencias en el uso del terreno, están relacionadas fuertemente con los cambios en la química del agua, al encontrar en general, incrementos en la concentración de nutrientes, o en los niveles de pH, de conductividad, de alcalinidad y de dureza, en zonas de intensivo desarrollo de prácticas agrícolas (que implican el uso de fertilizantes y químicos asociados) y/o de uso urbano. Cabe destacar, que de estos estudios, sólo el de Shieh y Yang (2000), evidenció un incremento en la dureza del agua en zonas de mayor actividad agrícola, lo cual se contradice con las tendencias encontradas en nuestro estudio. Sin embargo, tal como lo señalan algunos autores, (Rundle *et al*, 1993; Carter *et al*, 1996), es difícil separar en base a la caracterización química del agua, el componente de variabilidad antrópica del de variabilidad natural, en virtud de la relación estrecha que existe entre ésta, el uso del terreno y la altitud.

Las diferencias en la calidad del hábitat que presuntamente fueron detectadas en la separación faunística de los grupos 1 y 2, parecen reforzarse al considerar el grado de intervención humana que históricamente ha tenido esta parte de la cuenca. En la unidad definida como Bosques Bajos, donde se integran las distintas formaciones vegetales asociadas a las condiciones más áridas de la cuenca (Sarmiento *et al* 1971); así como la parte de Selva Nublada que abarca los pisos inferiores (< 2200 msnm), descrita específicamente como Selva Nublada Montano Baja (Sarmiento *et al*; 1971; Vivas 1992); el uso de la tierra se ha acentuado principalmente en actividades agrícolas y de desarrollo urbano, donde se asientan importantes centros poblados. Ello lógicamente ha llevado a una fuerte intervención de la vegetación natural, llegando a desaparecer en su totalidad en las zonas menos empinadas (Sarmiento *et al*, 1971).

Tal grado de perturbación en dichas formaciones vegetales, evidentemente ha causado una importante degradación de las condiciones físicas, químicas y biológicas de

los cursos de agua que allí existen, cuyos factores de perturbación incluirían: un aumento de procesos erosivos en las zonas ribereñas, y por lo tanto un mayor arrastre de sedimentos hacia los cauces; un aporte considerable de sustancias químicas de uso agrícola; así como vertidos domésticos (sólidos o líquidos) e industriales, entre otros, tal como lo señalan Pefaur y Durant (1983), al referirse a los principales problemas de contaminación que afectan a los ríos andinos venezolanos. Según los resultados de este estudio, dichos ríos estarían representados principalmente en el grupo 1, con el 82% de puntos de Bosques Bajos y el 35 % de Selva Nublada; acotando que estos últimos, podrían estar asociados principalmente a la zona de Selva Nublada Montano Baja, por su menor posición altitudinal (en promedio los ríos de Selva Nublada que integran el grupo 1 se localizan sobre los 1962 msnm). Ello concuerda por lo tanto con la presencia de condiciones más pobres del hábitat acuático en este grupo de ríos.

Por otro lado, la parte de Selva Nublada que abarca los pisos superiores (> 2200 msnm), y que específicamente corresponde a la Selva Nublada Montano Alta (Sarmiento *et al* 1971), es la formación vegetal que mejor se conserva dentro de la cuenca, donde el desarrollo urbano y agrícola ha tenido menos incidencia, que en los otros tipos de formaciones boscosas (Sarmiento *et al* 1971; Ataroff, 2003), debido probablemente a que suele ocupar vertientes más empinadas y de difícil acceso, además de encontrarse buena parte de ella, bajo distintos sistemas de protección ambiental por parte del Estado (Ataroff, 2003) . En nuestro estudio, esta zona estaría mejor representada por los cuerpos de agua del grupo 2, ya que el mismo quedó integrado predominantemente por puntos de muestreo de Selva Nublada (41 puntos de Selva Nublada y 3 de Bosques Bajo, [Figura 15](#)), los que además, en promedio corresponden a cuerpos de agua localizados en altitudes mayores (2.167 msnm) y en zonas de mayor pendiente (9,6%) dentro de esta unidad ecológica. Podemos suponer por lo tanto que la mayor calidad del hábitat físico en combinación con los valores más bajos de conductividad y alcalinidad del agua detectada en el grupo 2, es un reflejo del menor deterioro que en general ha tenido esta parte de la cuenca.

También es importante analizar la separación faunística de los ríos asociados a condiciones de Páramo (grupo B), donde el género *Andesiops* fue el efemeróptero dominante y el taxón indicador de dichas comunidades. Aquí los dos grupos resultantes (3 y 4), evidentemente por estar en la zona de páramo o muy cerca de ella, no difirieron en su posición altitudinal, lo que se reflejó además en la similitud ambiental que presentaron dichos grupos de acuerdo con las variables evaluadas. Solamente difirieron en el grado de cobertura ribereña y en el índice de hábitat (Figuras 19, 20 y 21), resultando los valores más altos en el grupo 3, como era de esperarse, por estar éste integrado predominantemente por puntos de muestreo de Selva Nublada (5 puntos de Selva Nublada y 1 de Páramo), contrario al grupo 4, en el que predominaron los cuerpos de agua de Páramo (6 y 14 respectivamente). En este caso, las diferencias que existen entre los dos grupos respecto al índice de hábitat y por lo tanto a la heterogeneidad física del ambiente acuático, se explicaría más por razones naturales que antrópicas, ya que se están comparando cursos de aguas que drenan bajo condiciones geográficas distintas, las que a su vez determinan diferencias naturales en el hábitat acuático de estos sistemas. En ríos de Páramo, los que en nuestro estudio quedaron en su mayoría en el grupo 4, es lógico encontrar valores más bajos de índice de hábitat, debido a la ausencia natural de vegetación ribereña de tipo arbóreo (aspecto considerado en la determinación del índice de hábitat), lo cual hace que la heterogeneidad física del hábitat sea menor, entre otras consecuencias por la poca o ninguna disponibilidad de sustratos vegetales de origen alóctono (troncos, hojarasca, frutos, etc.), así como una menor gama de recursos alimenticios para la fauna.

Por otro lado, es interesante el hecho de que los ríos de Páramo quedaron separados casi totalmente en el grupo 4 (93%), además conformando mayoritariamente este grupo (14 puntos de muestreo); mientras que los de Selva Nublada, aunque repartidos equitativamente en ambos grupos (6% y 7% en los grupos 3 y 4 respectivamente), predominaron sobre los de Páramo en el grupo 3 ([Figura 15](#)). Destaca también la similitud faunística que tienen con los ríos propiamente de Páramo, aquellos de Selva Nublada que se ubican más cercanos al límite entre estas dos unidades ecológicas (3.000 msnm). Así lo evidencia el hecho de quedar separados en el grupo 4, los puntos de muestreo de los ríos El Royal (Roy9 y Roy0)

y SaiSai (SS9, SS0, y SS1), los que dentro del grupo B, son a su vez los más altos de la zona de Selva Nublada (2.982 y 2.985 msnm respectivamente).

Es lógico pensar, que por sus posiciones altitudinales intermedias en el contacto Páramo-Selva Nublada, los sitios antes señalados resulten ambientalmente y en consecuencia faunísticamente más parecidos a los ríos de Páramo, debido a que la propia naturaleza de los sistemas lóticos (flujo unidireccional aguas abajo), determina que las condiciones de los tramos superiores influyan directamente sobre las condiciones de los tramos inferiores, por lo cual, las características bioecológicas en tales cuerpos de agua, estarían reflejando la influencia que reciben de las aguas que drenan en el ambiente de páramo.

Estos resultados sugieren que ocurren cambios graduales en la composición de las comunidades de Ephemeroptera, entre la zona de Páramo y la zona de formaciones boscosas (particularmente la Selva Nublada), y que ello podría ser el resultado de los cambios graduales que están ocurriendo aguas abajo en el ambiente acuático de estos ríos, al atravesar en su recorrido diferentes condiciones ecológicas, tal como ha sido propuesto para la biota de aguas corrientes, a la luz del *Concepto del Continuo del Río* (Vannote *et al* 1980).

En efecto, en la comparación ambiental de los grupos se evidenció un cambio gradual en el componente abiótico del ambiente acuático entre ríos de páramo y de zonas boscosas, puesto que muy pocas de las variables evaluadas difirieron entre el grupo 3 y los grupos adyacentes (2 y 4), hecho que además confirma los resultados obtenidos en la caracterización ambiental de los sitios (capítulo 4). El grupo 3 representaría por lo tanto, condiciones intermedias entre los ríos que drenan propiamente en páramo y los que drenan propiamente en Selva Nublada, o en todo caso sobre formaciones boscosas.

Así mismo resulta interesante ver que los ríos de Selva Nublada que más se asociaron a las condiciones de Páramo, altitudinalmente se ubican en lo que

ecológicamente correspondería con la zona del ecotono Páramo-Selva Nublada, en el cual efectivamente existen condiciones ambientales muy particulares que definen su posición transicional entre las dos unidades ecológicas, y que en muchos casos, por el efecto de borde, allí se presentan formas vegetales arbustivas características, las que en todo caso son consideradas por las distintas clasificaciones como una muy estrecha franja de bosques subparameros (Monasterio, 1980b; Ataroff, 2003). Esto indica por lo tanto, que los ríos más altos ubicados dentro de la zona de Selva Nublada, de acuerdo a los criterios usados en el presente estudio, realmente estarían drenando sobre una unidad ecológica diferente y en posición transicional entre las zonas de Páramo y de Selva Nublada propiamente dichas.

Estas condiciones de transición Páramo-Bosque, según lo revelan nuestros resultados, parecen determinar en el ambiente acuático condiciones ambientales que particularmente afectan a los insectos del orden Ephemeroptera, tanto a nivel de los atributos de la comunidad, como en la composición genérica, dentro de los cuales se verían especialmente favorecidas las poblaciones de los géneros *Andesiops* y *Farrodes*, tal como lo sugiere la caracterización faunística del grupo 3. En este grupo, los efemerópteros resultaron mucho más abundantes y con mayor riqueza genérica que en los ríos que drenan más dentro de la zona de Páramo (grupo 4), lo que se explica por la importancia que en el mismo alcanzaron los géneros *Andesiops* y *Farrodes*. *Andesiops* principalmente en cuanto a su abundancia relativa, la que mostró diferencias marcadas no sólo con el grupo 4, sino también con los grupos de zonas boscosas (1 y 2). La dominancia de este género en dicho grupo también determinó una equidad relativamente baja ($G_{2,1} = 0,29$) y en consecuencia baja diversidad, al igual que lo señalado para los grupo 1 y 2 debido a la dominancia de *Baetodes*. *Farrodes* por su parte, parece casi exclusivo de este grupo, puesto que a diferencia de su presencia en los otros ríos de formaciones boscosas (grupos 1 y 2), aquí presentó valores más altos en ocurrencia y en abundancia relativa. Es claro por lo tanto que los cuerpos de agua aglutinados en el grupo 3, en general presentan condiciones ambientales que son favorables para la distribución de estos dos efemerópteros, como podría ser por ejemplo, un mayor grado de sombra y lo que esto implica sobre el régimen térmico diario; así mismo una mayor diversidad y disponibilidad de recursos (sustratos y

fuentes de alimento), tomando en cuenta que a diferencia de los ríos de Páramo, allí existe un aporte importante de materia orgánica alóctona, por la influencia de una mayor cobertura arbórea. Por el contrario, la presencia tan limitada de los efemerópteros en los ríos del grupo 4, es el reflejo de las condiciones ambientales tan extremas que caracterizan al ambiente de páramo.

Cabe añadir, que en los ríos de Selva Nublada que integran el grupo 3, la temperatura del agua resultó igualmente baja a la de los ríos de Páramo (grupo 4), sin embargo, como se indicó arriba, por el hecho de ser cuerpos de agua con un alto grado de sombra, debido a la alta cobertura de las copas, el régimen de temperaturas diarias, tanto del agua como del aire, debería tener fluctuaciones más suaves, por lo que se presume que allí el efecto de las bajas temperaturas del agua, tenga consecuencias menos severas sobre la biota acuática, que lo que ocurre en los ríos de Páramo. Los adultos también tendrían mayor éxito en sus actividades de apareamiento y de posturas, al encontrar mayor disponibilidad de refugios en estos ríos, por la presencia de vegetación arbórea. Esto ayudaría a explicar el porqué de la mayor abundancia y riqueza de efemerópteros en dichos sitios.

De acuerdo con las consideraciones anteriores, y apoyándonos en la clasificación de los géneros arrojada por el TWINSPSAN ([Tabla 11](#)), podemos señalar de manera general, algunas relaciones ambientales en la distribución de los quince taxa dentro del área de estudio. Así tenemos que: los géneros *Andesiops* y *Farrodes*, mostraron más afinidad por los ríos de formaciones boscosas que se ubican cerca del límite con la zona de Páramo (grupo 3), donde ambos alcanzaron una notable importancia dentro de la comunidad bentónica. Ambientalmente, esto implica que los mismos, están muy asociados a cuerpos de agua de gran altura, donde además se combinan las temperaturas muy frías con un alto grado de cobertura de la vegetación ribereña, lo que también significa gran aporte de materia orgánica alóctona al cuerpo de agua.

El género *Andesiops*, en particular, es descrito para Sudamérica como un género altamente asociado a ríos y arroyos fríos de Los Andes (Domínguez *et al*, 2001), lo que efectivamente quedó demostrado en nuestros resultados. También podríamos indicar, que para el área de estudio, este género está asociado con los ambientes acuáticos de mejores condiciones ecológicas dentro de la zona de formaciones boscosas (particularmente Selva Nublada), ya que su mayor importancia en la comunidad bentónica se encontró en los dos grupos de cuerpos de agua (grupos 2 y 3; Tabla 10) que mostraron los niveles más altos de índice de hábitat, como también de grado de cobertura ribereña (Figura 19). Este señalamiento también sería válido para *Farrodes*, en virtud de su gran importancia en el grupo 3.

Para el género *Farrodes*, nuestros resultados confirman claramente su preferencia por hábitats con gran abundancia de hojarasca, tal como lo indican Domínguez *et al* (2001) sobre su distribución general en ríos de Sudamérica. En nuestro estudio este taxón mostró mayor afinidad por aguas de temperaturas frías, sin embargo, Rincón (1996) también lo registró como un componente importante de la comunidad béntónica en otro río venezolano donde la temperatura del agua osciló entre 26 y 29 °C, lo que sugiere que las especies de este género pueden estar adaptadas a un amplio rango de condiciones térmicas.

Baetodes, muestra ser un género con una amplia distribución altitudinal, y especialmente dentro de los ríos que drenan en formaciones boscosas, donde el mismo no parece ser afectado por los cambios en las condiciones físicas y químicas que espacialmente ocurren en el hábitat acuático, puesto que dicho taxón apareció con una importancia similar (en ocurrencia y abundancia relativa) en los dos grupos de cuerpos de agua de esta zona; lo que revela por lo tanto, su mayor tolerancia ambiental.

A una escala mayor, la distribución de *Baetodes* dentro de la cuenca, si podría estar determinada por la combinación de factores como la temperatura del agua y las condiciones hidrológicas, en cuyo caso su abundancia estaría restringida en cuerpos de agua de temperaturas muy frías, de poca corriente y en general de poco caudal (cauces pequeños y

poco profundos), como se evidenció en nuestros resultados para los ríos de Páramo. En Sudamérica, este género es comúnmente encontrado en cuerpos de agua caudalosos y en la zona de más corriente (Domínguez *et al*; 2001), lo cual también fue corroborado recientemente por Pérez (2002) en un río altiandino venezolano, al encontrar que las ninfas de este taxón fueron más abundantes en los rápidos que en los remansos (pozos), hecho que se mantuvo tanto en las época de precipitaciones altas como en la época de precipitaciones bajas. Esta afinidad de *Baetodes* por corrientes más rápidas, explicaría en cierta forma su baja abundancia en los ríos de Páramo, donde las condiciones hidrológicas en general presentaron niveles muy bajos. Sin embargo hay que tomar en cuenta que allí el régimen térmico del agua es uno de los factores que más podría limitar el establecimiento de la biota acuática.

Los géneros que mostraron cierta preferencia por los ríos del grupo 2: *Prebaetodes*, *Mayobaetis*, *Leptohyphes*, *Tricorythodes*, *Haplohyphes*, *Lachlania* y *Thraulodes*, estarían asociados principalmente a altitudes intermedias, y al igual que los taxa anteriores, a zonas de mayor cobertura ribereña. Así mismo, a aguas de temperaturas más frías que las del grupo 1, de menor contenido iónico, y en general con mejores condiciones en la estructura física del hábitat, por lo que su participación dentro de la comunidad bentónica en los ríos que drenan en áreas boscosas, podría relacionarse con ambientes acuáticos de mejor calidad. Ello sería especialmente cierto para *Leptohyphes*, *Thraulodes* y *Prebaetodes*, por ser los que mostraron más altos porcentajes de ocurrencia en el grupo 2, donde además sus valores de abundancia relativa fueron significativamente mayores a los del grupo 1.

El género *Thraulodes* en particular ha sido señalado como un taxón sensible a incrementos en la mineralización del agua. Así lo determinó Rincón (1996) en un estudio sobre la fauna de insectos acuáticos realizado en otro río venezolano, donde la abundancia de dicho género se relacionó negativamente con la conductividad. *Thraulodes* también se ha señalado como un género sensible a contaminación orgánica (Zúñiga *et al*, 1997).

Rincón (1996), igualmente determinó una mayor tolerancia a incrementos en la mineralización del agua en los géneros *Tricorythodes* y *Leptophyphes*, los cuales parecen mostrar un comportamiento diferente en nuestro estudio, especialmente *Leptophyphes*, tomando en cuenta que el mismo tuvo una abundancia relativa significativamente mayor en los cuerpos de agua del grupo 2, en los que la composición iónica del agua resultó en niveles más bajos.

Por su parte, los efemerópteros que caracterizan el grupo 1, *Camelobaetidius*, *Nanomis* y *Americabetis*, además de estar asociados a las altitudes más bajas, parecen ser más tolerantes a incrementos en la composición iónica del agua (bien sea por fuerzas naturales o antrópicas) y en los niveles de temperatura; así como a un mayor empobrecimiento de las condiciones físicas del hábitat acuático (detectadas éstas en base a los niveles de cobertura de la vegetación ribereña y del índice de hábitat). *Fallceon* y *Guajirolus*, que aparecieron exclusivamente en este grupo, aunque con baja frecuencia, parecen asociarse fuertemente a niveles más altos de mineralización del agua, puesto que solo estuvieron presentes en los ríos, donde en general se registraron los valores mayores de conductividad, alcalinidad y dureza (Apéndices 2 y 3).

Para *Tricorythodes*, al igual que para los géneros *Mayobaetis*, *Haplohyphes* y *Lachlania*, podríamos indicar, que no es posible establecer relaciones ambientales claras, basándonos en su distribución dentro de los diferentes grupos del TWINSPAN, puesto que en los mismos su presencia fue muy escasa, tanto en frecuencia de aparición (5-27%) como en abundancia relativa (< 0,3%). Pérez (2002) evidenció que los géneros *Tricorythodes* y *Haplohyphes*, aumentan su densidad en los remansos, lo cual podría ser una posible causa de su limitada presencia en nuestro estudio, tomando en cuenta que aquí el muestreo se concentró principalmente en los hábitats de rápidos.

Estos resultados demuestran de manera general, que los insectos del orden Ephemeroptera tienen una amplia distribución altitudinal dentro de la cuenca del Río Chama, cuya composición a nivel de género, mostró cambios importantes entre los cuerpos

de agua muestreados a lo largo del área de estudio, especialmente entre los correspondientes a las distintas unidades ecológicas aquí consideradas (Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos). Dichos cambios parecen ser controlados en primer lugar por un gradiente altitudinal en las condiciones térmicas. En segundo lugar, la asociaciones de efemerópteros responderían a las condiciones físicas (pendiente, cobertura, propiedades del hábitat), y químicas (pH, conductividad, alcalinidad) del ambiente acuático, donde además, los cambios en el uso del terreno podrían tener implicaciones importantes, debido a su acción modificadora sobre las características de la zona ribereña, la cual cumple un papel fundamental en la composición y estructura de las comunidades acuáticas. También quedó demostrado que los géneros de Ephemeroptera se asocian en grupos distintos dentro del área de estudio, y que los mismos están claramente relacionados con los distintos factores ambientales aquí evaluados, lo que pone en evidencia que las ninfas de estos insectos están adaptadas a la amplia variedad de condiciones ambientales, que caracterizan los ríos andinos. Igualmente estos resultados sugieren que las comunidades de efemerópteros presentan su mayor abundancia y riqueza en los ríos asociados a zonas boscosas, y que la misma es muy pobre en los ríos que drenan en condiciones de páramo, lo cual refleja las condiciones ambientales tan extremas, características de estos cursos de agua, tal como ocurre con el régimen térmico.

5.4. Comportamiento de los géneros de Ephemeroptera frente a los factores ambientales: óptimos y rangos de tolerancia

5.4.1. Resultados

Con el fin de analizar individualmente el comportamiento de los 15 géneros de Ephemeroptera frente a los factores ambientales, se procedió a hacer la repartición de los mismos a lo largo de los gradientes ambientales para las variables que fueron significativas tanto en el ordenamiento (DECORANA) como en la clasificación (TWISNPAN) de los sitios en función de la composición de los Ephemeroptera, siendo ellas, la altitud, la temperatura, la pendiente, el índice de hábitat, la cobertura de la vegetación ribereña, la velocidad de la corriente, el caudal, el ancho del cauce, la profundidad media, el oxígeno disuelto, la conductividad, la alcalinidad, la dureza y el pH. La repartición de los taxa a lo largo de estos gradientes ambientales, a partir de sus óptimos y tolerancias (estimados mediante el método de los Promedios Ponderados, ver explicación en capítulo 3), determinó lo siguiente:

Para las variables ambientales externas al cuerpo de agua ([Figura 22](#)), se encontró que los valores indicadores de los taxa (óptimos) para el índice de hábitat, se reparten menos distanciados a lo largo del gradiente ($CV = 12,2\%$), lo que indica que la mayoría de los géneros se distribuyen en hábitats que presentan un grado de heterogeneidad física similar; en cambio para la pendiente, la cobertura y la altitud hay una mayor dispersión de los óptimos, tal como lo reflejan los valores más altos del coeficiente de variación ($37,9\%$, $32,7\%$ y $29,9\%$). Con respecto a la tolerancia, en el índice de hábitat se sigue observando la menor variabilidad ($CV = 26\%$) en el comportamiento de los taxa, mientras que en el gradiente altitudinal, es donde muestran las mayores diferencias en sus rangos de distribución ($CV = 48,7\%$).

Analizando la respuesta individual de los taxa frente a estas variables externas al cauce, encontramos las siguientes tendencias:

1) En el gradiente altitudinal, *Guajirolus*, (Guaji) *Fallceon* (Fallc) y *Camelobaetidius* (Came), son los géneros con distribuciones en los cuerpos de agua más bajos, con óptimos sobre los 835, 844 y 1250 msnm respectivamente. *Guajirolus* y *Fallceon* destacan también por sus valores bajos de tolerancia (13 y 18 m), lo que sugiere para ambos, rangos de distribución altitudinal estrechos (821-842 y 835-853 msnm respectivamente). *Camelobaetidius* por el contrario presenta un mayor rango de distribución (1039-1461 msnm). En posición totalmente opuesta a los anteriores, están *Andesiops* (Ande) y *Farrodes* (Farr), con distribución en los ríos de mayor altura (2.603 y 2.847 m.s.n.m.), especialmente *Farrodes*, el que resultó con una amplitud de distribución más estrecha (2760-2934 msnm) que *Andesiops* (2326-2881 msnm). Los 11 géneros restantes encuentran sus óptimos en altitudes intermedias (1692-2380 m.s.n.m.) y con rangos de distribución similares.

2) Para la pendiente del cauce, encontramos un patrón parecido a la repartición de los géneros a lo largo del gradiente altitudinal, donde *Guajirolus*, *Fallceon* y *Camelobaetidius*, muestran estar asociados a los cauces de menor pendiente (2,1%, 2,1% y 4,4%), e igualmente con un comportamiento similar en sus amplitudes de distribución (tolerancias estrechas), mientras que *Farrodes* se asocia con cauces más inclinados (13,2 %).

3) En relación a las condiciones del hábitat, en general se observa una repartición gradual de los 15 géneros dentro del rango de valores del gradiente de: 50% a 90%, encontrándose a los géneros *Fallceon*, *Guajirolus* y *Camelobaetidius*, en los cuerpos de agua asociados con valores relativamente menores de índice de hábitat, y por lo tanto con condiciones físicas más extremas (hábitats más homogéneos), notando además que *Fallceon* y *Guajirolus* presentan rangos de distribución más estrechos en este lado del gradiente (54-66% y 52-62%, tolerancias igual a 5% y 6% respectivamente), mientras que *Camelobaetidius* muestra mayor tolerancia (12%). Como el más exigente en las condiciones del hábitat aparece *Lachlania* (Lach) cuyo óptimo es el más alto (85,8%), y

con una tolerancia relativamente baja (8,1%), es decir con menor amplitud de distribución para este gradiente ambiental, lo que sugiere que el mismo tiene preferencia por los cuerpos de agua de mayor complejidad en su estructura física, y en consecuencia de condiciones ecológicas más favorables.

4) Para la cobertura, los 15 géneros muestran un ordenamiento similar al del gradiente de hábitat, aunque la repartición es menos gradual. Así, *Nanomis* (Nano), *Camelobaetidius*, *Fallceon*, *Americabeti* (Amer) y *Guajirolus*, asociados a bajos índices de hábitat, presentan preferencia por los cauces con menor cobertura arbórea ribereña, cuyos óptimos están asociados a valores inferiores al 50% de cobertura, aunque muestran rangos de distribución relativamente altos, especialmente *Camelobaetidius* (tolerancia = 26,3%) y *Americabaetis* (tolerancia = 28,53%). Por el contrario, *Lachlania* y *Farrodes* prefieren los cauces más cerrados (85,9% y 88,6% de cobertura), observando en *Farrodes* menor tolerancia (8,4 %) que en *Lachlania* (18,1%), a cambios en los niveles de cobertura arbórea.

En cuanto a las variables hidrológicas, los resultados ([Figura 23](#)) indican que los óptimos para los niveles de profundidad media del agua y de velocidad de la corriente, son los menos variables (CV = 10,1% y 17,1%), al igual que en sus tolerancias (CV = 34,4% y 33%). En general para la profundidad media del agua, observamos niveles relativamente bajos (0,20-0,28 m), lo que revela que todos los géneros alcanzan su mayor importancia en cuerpos de agua poco profundos. Para el ancho del cauce, y el caudal, observamos mayor variabilidad en la repartición de los géneros a lo largo de dichos gradientes, tanto en sus óptimos (CV = 27,5% y 39,3%), como en sus tolerancias (CV = 51,5% y 51,7%). En la respuesta individual de los géneros para cada una de estas variables, resalta lo siguiente:

1) Para el ancho del cauce, todos los géneros, presentan sus óptimos repartidos de manera gradual a lo largo del gradiente, notándose un solapamiento entre los géneros que ocupan las posiciones intermedias, los que además presentan valores más altos de tolerancia. *Farrodes* y *Lachlanbia* son los que más se asocian con los cauces más estrechos, con óptimos en anchos iguales a 3,43 y 4,01 metros respectivamente, y con amplitudes de

distribución más bajas, como lo revelan los valores de tolerancia (0,79 y 1,07 m.), indicando ello su preferencia por cuerpos de agua pequeños. *Camelobaetidius*, *Fallceon* y *Guajirolus* por el contrario, presentan sus óptimos en ríos de cauces más anchos (7,70; 8,43 y 9,25 m. respectivamente), aunque *Guajirolus* es el que más se restringe a este lado del gradiente por su menor tolerancia.

2) En el gradiente de profundidad media del agua, se notan pocas diferencias en la repartición de los óptimos, presentándose todos en niveles intermedios (0,20 - 0,28 m), pero difiriendo algunos de ellos en sus tolerancias, como *Lachlania* (0,05 m), *Farrodes* (0,04 m) y *Mayobaetis* (0,04 m) con los rangos más estrechos; y *Fallceon* como el de mayor tolerancia (0,14 m) a cambios en la profundidad media del agua.

3) Para la velocidad de la corriente, observamos un patrón similar al de las variables anteriores, con la mayoría presentando sus óptimos en niveles intermedios (0,6 – 0,8 m/seg.), estando *Farrodes* (0,43 m/seg.) y *Camelobaetidius* (0,84 m/seg.) en las posiciones extremas, ambos con valores altos de tolerancia. Dentro de este gradiente destacan especialmente *Tricorythodes*, *Haplohyphes*, *Lachlania* y *Mayobaetis*, por sus tolerancias más estrechas (0,14; 0,11; 0,12 y 0,27 m/seg. respectivamente), lo que indica distribuciones restringidas a corrientes de velocidades intermedias.

4) En el caudal, los géneros que ocupan posiciones extremas, y por lo tanto comportamientos opuestos, muestran casi la misma tendencia que para el ancho del cauce. En el extremo inferior con *Farrodes* y *Lachlania*, presentando sus óptimos en valores de 0,30 y 0,48 m³/seg., y con tolerancias muy estrechas (0,27 y 0,20 m³/seg.), lo que evidencia su afinidad por ríos de bajo caudal, obviamente como consecuencia de su relación con ríos de cauces estrechos, dado que esta variable es influenciada directamente por el ancho del cauce. En el extremo superior aparecen *Fallceon* y *Camelobaetidius*, como los que se asocian con los ríos más caudalosos (1,50 y 1,58 m³/seg.), aunque mostrando valores altos de tolerancia (1,51 y 1,12 m³/seg), lo que sugiere que los mismos pueden ocurrir en un amplio rangos de niveles de caudal. En este caso *Guajirilus*, que resultó en

posición extrema superior en cuanto al ancho del cauce, y además con distribución restringida, muestra una tendencia diferente para los niveles de caudal, ubicándose aquí en una posición más intermedia y con una mayor tolerancia a cambios en este factor ambiental.

En las variables físico-químicas del agua ([Figura 24](#)), la más baja variabilidad en los valores indicadores (óptimos), se encontró para el oxígeno disuelto (CV = 2%) y para el pH (CV = 5,1%), revelando ello que los géneros se distribuyen en un rango muy estrecho dentro de estos dos gradientes ambientales. Para el pH, en tal caso se encuentran entre valores neutros a ligeramente básicos (7,04 – 8,34). En cuanto a la conductividad, la alcalinidad y la dureza, los óptimos mostraron una enorme dispersión a lo largo del gradiente, tal como lo señalan los valores respectivos del coeficiente de variación (114%, 101% y 122%). El mismo patrón de variabilidad se observa con respecto a los valores de tolerancia, cuya menor variabilidad también corresponde para el oxígeno y el pH. Estos resultados podrían señalar que existe una gran heterogeneidad en los requerimientos y/o tolerancias fisiológicas de los taxa relacionados con la química del agua. De manera individual, la respuesta de los géneros a cada una de las variables físico-químicas, reveló lo siguiente:

1) Un patrón similar de distribución de los géneros a lo largo de los gradientes de conductividad, de alcalinidad y de dureza, observando que ocho géneros (*Andesiops*, *Mayobaetis*, *Prebaetodes*, *Haplohyphes*, *Farrodes*, *Nanomis*, *Americabaetis* y *Lachlania*) están asociados con los valores más bajos del gradiente, y que a la vez, son los que presentan los valores más bajos de tolerancia. En el extremo superior, aparecen *Fallceon* y *Guajirolus*, cuyos óptimos corresponden con valores extremadamente altos en comparación a los de los otros taxa, de igual forma se observan diferencias sustanciales en estos dos géneros con respecto a sus tolerancias, las que evidentemente son mucho más altas, especialmente en el género *Fallceon*.

2) Para el pH, tal como se señaló arriba los óptimos de estos insectos, se ubican en valores muy homogéneos, oscilando desde 7,04 para *Andesiops* y *Lachlania*, hasta 8,2 y 8,3 para *Fallceon* y *Guajirolus* respectivamente, lo que muestra que estos dos últimos géneros son los que se asocian con los niveles más básicos de pH.

3. En cuanto a la temperatura, los géneros *Fallceon* y *Guajirolus*, al igual que en las variables anteriores, aparecen en el extremo superior del gradiente, es decir, asociados con ríos de aguas más cálidas (25,8 y 26,3 °C). También observamos en general, que la respuesta de los 15 géneros es similar al patrón de repartición encontrado en los gradientes relacionados con la altitud y la pendiente del cauce, pero en sentido opuesto; en posiciones extremas igualmente aparecen *Farrodes* y *Andesiops* asociados con las temperaturas más frías (11,5 y 12,4 °C), y *Guajirolus* y *Fallceon* con las temperaturas más calidas. *Farrodes* y *Guajirolus* son los que presentan una distribución más limitada en el gradiente térmico, por presentar los rangos de tolerancia más estrechos (1,2 y 1,7 °C), mientras que *Tricorythodes* resultó ser el más tolerante a cambios en las condiciones térmicas del agua. (5,4 °C). *Camelobaetidius*, también muestra preferencia por aguas cálidas, aunque con mayor tolerancia (3,5 °C) que *Guajirolus* (1,7°C) y *Fallceon* (2,9 °C).

4. Para el oxígeno disuelto, aunque los 15 taxa presentan sus óptimos en un rango relativamente estrecho (7,83-8,48 mg/l), *Fallceon*, *Guajirolus* y *Farrodes*, podrían señalarse como los que más se asocian con los valores más bajos y por lo tanto con aguas menos oxigenadas, mientras que *Prebaetodes*, *Lachlania*, *Tricorythodes*, *Thraulodes* y *Mayobaetis* lo hacen con las aguas de mayor contenido de oxígeno. Sin embargo, hay que tener presente que en los sistemas lóticos de alta montaña, las temperaturas relativamente bajas y la turbulencia, determinan que la cantidad de oxígeno disuelto en el cuerpo de agua, siempre se mantenga muy cercano o por encima del nivel de saturación, de modo que aquí no se podría hablar del mismo como un recurso limitante.

5.4.2. Discusión

En los resultados del ordenamiento y clasificación de los sitios (sección 5.3), encontramos que los 15 géneros de Ephemeroptera se ordenaron evidenciando principalmente una diferenciación a lo largo del gradiente altitudinal, en el que se detectó que los géneros *Camelobaetiduis*, *Nanomis*, *Americabetis*, *Guajirolus*, y *Fallceon*, se asociaron a las altitudes más bajas; *Prebaetodes*, *Mayobaetis*, *Haplohyphes*, *Lachlania*, *Thraulodes* y *Leptohyphes*, a altitudes intermedias, y *Andesiops* y *Farrodes* a las mayores altitudes; mientras que *Baetodes* y *Tricorythodes* mostraron una amplia distribución altitudinal. Estos resultados corroboran dichas tendencias generales, especialmente para los taxa que presentaron distribución en altitudes extremas (altas o bajas), y también nos permite una interpretación más precisa sobre la respuesta individual de los mismos en relación a las variables que más se asociaron con este gradiente ambiental.

Dentro de los géneros que mostraron distribución altitudinal baja (*Camelobaetiduis*, *Nanomis*, *Americabetis*, *Guajirolus*, y *Fallceon*), encontramos a su vez diferentes comportamiento en sus óptimos y amplitudes de distribución en este lado del gradiente altitudinal. Así tenemos que, *Guajirolus* y *Fallceon* ocupan los pisos más bajos, y con distribuciones muy estrechas. La posición tan extrema y tan restringida de estos taxa en el gradiente altitudinal, así como sus bajos valores de frecuencia de aparición y de abundancia relativa detectados para los sitios más bajos del área de estudio (ver sección 5.2; tabla 9), nos hace presumir también que sus óptimos podrían estar fuera del rango considerado, y que los resultados solo muestran una parte de su distribución altitudinal, como lo sugieren algunos autores, cuando las especies ocupan posiciones extremas en el gradiente ambiental (ter Braak, 1995). También es posible que estos taxa ocupen preferentemente las zonas de remansos, o que aún habitando en rápidos, la abundancia de los mismos cambie con la época del año, en respuesta a los cambios estacionales en las condiciones del flujo, bien sea directa o indirectamente, al verse afectada la físico-química del agua o la disponibilidad de microhabitats ocupados por estos insectos. *Camelobaetiduis* por el contrario muestra su óptimo en un mayor nivel altitudinal (1.250 msnm), y con mayor rango de distribución,

cuyo límite inferior coincide con los óptimos de los dos taxa anteriores. *Nanomis* y *Americabetis* por su parte tienden a alcanzar mayor importancia en posiciones altitudinales superiores y más intermedias (1692 y 1982 msnm respectivamente), y muestran mayor proximidad en la ubicación de sus óptimos que con los anteriores, así como mayor solapamiento en sus rangos de tolerancia, los que además son relativamente menores al de *Camelobaetidius*. Podemos suponer por lo tanto que por sus distribuciones altitudinales tan cercanas, *Nanomis* y *Americabaetis*, al igual que *Fallceon* y *Guajirolus*, presentan requerimientos ambientales mucho más similares entre sí que con *Camelobaetidius*, el cual estaría ocupando una posición transicional entre las condiciones que son más favorables para el crecimiento de las poblaciones de dichos géneros.

En los géneros *Andesiops* y *Farrodes*, también observamos comportamientos diferentes en su distribución en altitudes elevadas. *Andesiops* presenta su óptimo en una posición altitudinal menor y con una mayor tolerancia que *Farrodes*, el cual evidentemente tiene una distribución más restringida en elevadas altitudes, lo que concuerda con su presencia casi exclusiva en el grupo 3 del TWINSPAN (Tabla 9, sección 5.3). *Lachlania*, también presenta su óptimo asociado a las mayores alturas, aunque su rango de distribución es amplio. Los géneros restantes en general se distribuyen en posiciones intermedias mostrando un amplio solapamiento en sus rangos de distribución, lo que evidentemente demuestra que la mayoría de los efemerópteros encuentran condiciones ambientales más favorables en altitudes intermedias, en general entre los 1690 y 2200 msnm donde se ubican sus óptimos, por lo que se espera que allí ocurra la mayor abundancia en dichos taxa.

Revisando la distribución de los géneros con respecto a las otras variables ambientales aquí evaluadas, es notable que los géneros que ocuparon las posiciones extremas en el gradiente altitudinal, también resultaron con sus óptimos en posiciones extremas para la mayoría de las variables, lo que igualmente confirma las tendencias generales encontradas en el ordenamiento y clasificación de los géneros (sección 5.3), así como la relación que mostraron con la altitud la mayoría de las variables (Apéndice 7).

Guajirolus, *Fallceon* y *Camelobaetidius*, que fueron los que ocuparon las posiciones más extremas en el lado inferior del gradiente altitudinal, también resultaron con sus óptimos en posiciones extremas en: la pendiente del cauce, el porcentaje de cobertura, el índice de hábitat, el ancho del cauce, el caudal, la conductividad, la alcalinidad, la dureza, el pH y la temperatura del agua, en la mayoría de las cuales *Camelobaetridius* mostró mayor amplitud de distribución, lo que explica su mayor rango de distribución altitudinal dentro de este lado del gradiente.

En relación a los géneros que ocuparon el extremo mayor del gradiente altitudinal como *Andesiops* y *Farrodes*, la tendencia a presentar sus óptimos en posiciones extremas y en dirección opuesta a los géneros anteriores para las variables ambientales, se observó especialmente en *Farrodes*. Efectivamente para este género, su óptimo se asoció con los cauces de mayor pendiente, con los más altos porcentajes de cobertura ribereña; con los niveles más bajos en las variables hidrológicas, especialmente el ancho del cauce, la velocidad de la corriente y el caudal; y con los valores más bajos de temperatura del agua, de conductividad, de alcalinidad y de dureza. Los valores de tolerancia encontrados en este género para dichas variables nos hacen presumir que su restringida distribución en el extremo superior del gradiente altitudinal, podría estar asociado principalmente con sus requerimientos en los niveles de temperatura del agua, en combinación con sus requerimientos en los niveles de cobertura de la vegetación ribereña y de mineralización del agua, puesto para las mismas, dicho género presentó valores bajos de tolerancia, y son factores que directamente influyen en la fisiología de los individuos. En el caso de la cobertura arbórea, su influencia es evidente al significar el aporte de materia orgánica al cuerpo de agua, la cual como se discutió en la sección 5.3, es un factor con el que se ha relacionado la distribución este taxón en los ríos sudamericanos (Domínguez *et al*, 2001).

Un aspecto interesante es que el patrón de repartición de los géneros a lo largo del gradiente térmico, es muy similar al encontrado para el gradiente altitudinal, donde también observamos que *Guajirolus*, *Fallceon*, *Camelobaetidius*, *Farrodes*, *Andesiops* y *Lachlania*, ocupan, en el mismo orden, las posiciones extremas del gradiente, pero en

sentido opuesto a la altitud. Estos resultados sugieren por lo tanto que la distribución altitudinal de las ninfas de los géneros de Ephemeroptera dentro del área de estudio, está determinada principalmente por los distintos grados de tolerancia fisiológica que presentan los mismos al régimen térmico de los cuerpos de agua.

Otro hecho resultante al analizar el comportamiento general de los géneros frente a los gradientes ambientales, es que la mayor heterogeneidad en sus respuestas se presentó para las propiedades químicas relacionadas con la mineralización del agua (conductividad, la alcalinidad y la dureza), que fueron precisamente las variables que mostraron mayor heterogeneidad dentro del área de estudio (capítulo 4). Esto indica por lo tanto que las ninfas de Ephemeroptera están adaptadas a la variabilidad de condiciones químicas existentes en la cuenca durante la época de sequía.

El comportamiento observado para estas variables, y el grado de solapamiento en sus distribuciones, nos permite separar los géneros en cuatro grupos distintos, un grupo asociado con niveles muy bajos de mineralización del agua, mostrando tolerancias muy pequeñas, donde se incluyen *Andesiops*, *Mayobaetis*, *Prebaetodes*, *Haplohyphes*, *Farrodes*, *Nanomis*, *Americabetis* y *Lachlania*. Un segundo grupo, asociado también a niveles relativamente bajos de mineralización del agua, pero mostrando un mayor grado de tolerancia que los anteriores; en este grupo estarían *Leptohyphes*, *Baetodes*, *Thraulodes* y *Camelobaetidius*. El tercer grupo, lo representarían especialmente las ninfas del género *Tricorythodes*, con su óptimo en posición intermedia y mostrando un mayor grado de tolerancia, que los anteriores, especialmente para la conductividad y la dureza. Por último estarían los efemerópteros asociados a valores muy altos de mineralización del agua, y con alto grado de tolerancia, como es el caso de *Fallceon* y *Guajirolus*.

El alto grado de tolerancia que muestran estos dos últimos géneros a cambios en los niveles de mineralización del agua, y que es más notable en *Fallceon* por su rango más amplio, nos lleva a suponer que en los mismos deben existir mecanismos de regulación iónica muy eficientes, para superar condiciones extremas de concentración iónica. En los

insectos acuáticos una de las adaptaciones para la regulación iónica es a través de la regulación osmótica del fluido rectal (Chapman, 1982; Wallace y Anderson, 1996); lo que significa, que en aguas de bajo contenido de sales, dichos organismos producen una orina hipotónica (presión osmótica más baja) en relación a la concentración de la hemolinfa, que les permite retener los iones necesarios en su cuerpo; mientras que en medios con alto contenido de sales, ellos producen una orina hipertónica (mayor presión osmótica), que les permite eliminar el exceso de sales y a la vez evitar la pérdida de agua, pudiendo así resistir altas concentraciones de sales en el medio acuático, sin sufrir daños.

También es conocido que el desarrollo de las estructuras especializadas en la reabsorción de sales (ejemplo, branquias abdominales, papilas anales y branquias rectales), parecen guardar relación con la concentración de sales del medio. Esto ha sido evidenciado en larvas de Culicidae (Diptera), en las que se ha observado que cuando el medio está muy diluido en sales, las papilas anales se desarrollan mucho más; y que su tamaño va disminuyendo en la medida que aumenta la concentración iónica del agua (Chapman, 1982). Así mismo, se ha determinado en especies de Ephemeroptera del género *Callibaetis*, que el número de células especializadas en la absorción de cloro (localizadas en las branquias abdominales), disminuye ante incrementos en la salinidad de pozos temporarios, en los períodos de sequía (Wallace y Anderson, 1996)

En conclusión podemos decir que la repartición de los géneros a lo largo de los gradientes ambientales aquí evaluados, resultó altamente compleja, ya que se evidenció, que los mismo responden de manera muy diferente a las distintas condiciones ambientales que se presentan dentro de la cuenca, y sobre las cuales la altitud ejerce un papel fundamental. Como era de esperar de acuerdo a los resultados de la sección anterior, la temperatura del agua es la que mejor explica el patrón de distribución altitudinal de los quince géneros, sugiriendo ello que la distribución espacial de los mismos dentro del área de estudio, es una consecuencia directa de las tolerancias fisiológicas que presentan estos insectos al régimen térmico que caracteriza a dichos cuerpos de agua. Igualmente se evidenció que la mayor heterogeneidad en las respuestas de los géneros, tanto en sus

óptimos como en sus tolerancias a la variabilidad ambiental, se presentó para las propiedades químicas relacionados con la mineralización del agua (conductividad, la alcalinidad y la dureza), lo que demuestra por lo tanto que las ninfas de Ephemeroptera están adaptados a la variabilidad de condiciones químicas existentes en las aguas de la cuenca del Río Chama.

5.5. Variación espacial en el tamaño de las ninfas de Ephemeroptera

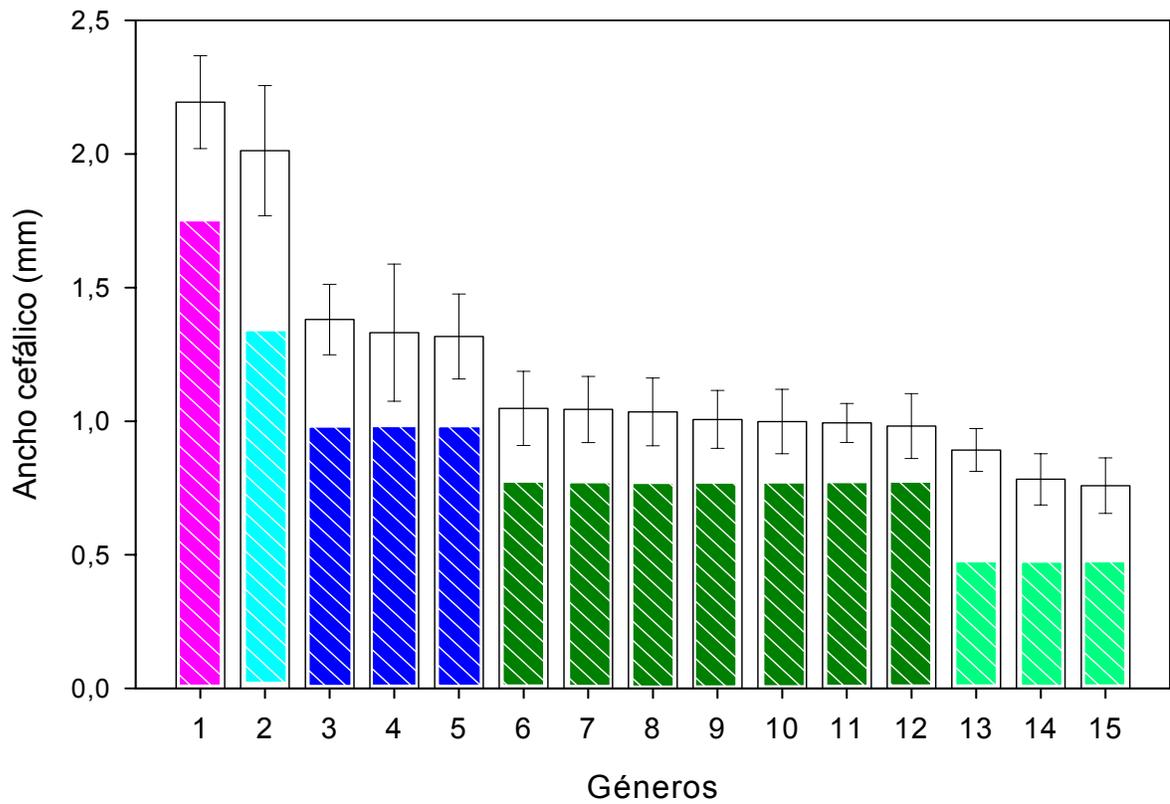
5.5.1. Resultados

5.5.1.1. Ancho cefálico de los géneros

En la Figura 25, se presentan los valores promedios del ancho cefálico para las ninfas maduras de los 15 géneros de Ephemeroptera presentes en el área de estudio, siendo *Guajirolus* el más pequeño, con 0,76 mm de ancho cefálico; y *Lachlania* el más grande, con 2,2 mm de ancho cefálico, lo que indica gran heterogeneidad en el tamaño máximo alcanzado por los géneros en estado ninfal. De acuerdo con los resultados de la prueba de comparación múltiple de medias (ANOVA, con Tukey “a posteriori”), se encontró que estos géneros se diferencian significativamente ($P < 0,05$) en cinco grupos de tamaños: el primer grupo conformado por las ninfas de *Lachlania* (2,2mm); el segundo grupo por las ninfas de *Thraulodes* (2,01 mm); el tercero con las ninfas de *Andesiops* (1,38 mm), *Mayobaetis* (1,33 mm) y *Farrodes* (1,32 mm); el cuarto formado por las ninfas de *Leptohyphes* (1,05 mm), *Haplohyphes* (1,05 mm), *Nanomis* (1,04 mm), *Tricorythodes* (1,01 mm), *Baetodes* (1 mm), *Prebaetodes* (1 mm) y *Camelobaetidius* (0,98 mm); y el quinto grupo, integrado por los géneros significativamente más pequeños: *Americabaetis* (0,89 mm), *Fallceon* (0,79 mm) y *Guajirolus* (0,76 mm).

5.5.1.2. Relación entre el ancho cefálico y las variables ambientales

Para los Ephemeroptera en general, se encontró que de las 17 variables evaluadas, 10 mostraron correlaciones significativas ($P < 0,05$) con el tamaño de las ninfas maduras (Apéndice 9), correspondiendo cuatro de ellas al grupo de variables externas al cuerpo de agua (la altitud, la pendiente, la cobertura de la vegetación ribereña y el índice de hábitat), y las seis restantes al grupo de variables físico-químicas del agua (la temperatura, el



- | | | | | |
|-----------------------|---------------------------|-------------------------|------------------------|----------------------|
| 1 <i>Lachlania</i> | 2 <i>Thraulodes</i> | 3 <i>Andesiops</i> | 4 <i>Mayobaetis</i> | 5 <i>Farrodes</i> |
| 6 <i>Leptohyphes</i> | 7 <i>Haplohyphes</i> | 8 <i>Nanomis</i> | 9 <i>Tricorythodes</i> | 10 <i>Baetodes</i> |
| 11 <i>Prebaetodes</i> | 12 <i>Camelobaetidius</i> | 13 <i>Americabaetis</i> | 14 <i>Fallceon</i> | 15 <i>Guajirolus</i> |

Figura 25. Ancho cefálico promedio (\pm 1DE) de las ninfas maduras, para los 15 géneros de Ephemeroptera presentes en la cuenca media y alta del Río Chama. Se indican con colores diferentes los grupos de tamaños homogéneos determinados en la prueba de ANOVA con Tukey “a posteriori” ($\alpha = 0,05$).

oxígeno disuelto, la conductividad, el pH, la alcalinidad y la dureza). No se encontraron correlaciones significativas en las variables hidrológicas ($P \geq 0,05$).

El tamaño (ancho cefálico) de los efemerópteros se relacionó positivamente con las variables externas al cuerpo de agua ([Figura 26](#)), entre las que las correlaciones más fuertes se presentaron con la altitud ($r = 0,4195$) y el índice de hábitat ($r = 0,3897$), lo que revela en general que las ninfas de los efemerópteros aumentan su tamaño hacia los ríos de mayores altitudes y en hábitats con mayor heterogeneidad en su estructura física, así como, hacia los cauces de mayor cobertura y más inclinados.

En cuanto a las variables fisico-químicas del agua ([Figura 27](#)), las correlaciones más fuertes con el tamaño de los efemerópteros, se presentaron para la temperatura ($r = -0,5181$) y el pH ($r = -0,4263$), ambas relacionadas de manera negativa con dicha medida. La misma tendencia, aunque mostrando correlaciones más débiles, se presentó con la alcalinidad ($r = -0,3764$), la dureza ($r = -0,3150$) y la conductividad ($r = -0,3137$), indicando ello un incremento en el tamaño de los efemerópteros con disminución en los valores de estas variables, es decir que las ninfas maduras tienden a ser mucho más pequeñas en los cuerpos de agua de temperaturas más altas y con más altos niveles en la química del agua, especialmente de pH. El oxígeno disuelto en cambio se relacionó positivamente con el tamaño, aunque de manera más débil ($r = 0,2702$).

A nivel de género, la relación del tamaño de las ninfas con los factores ambientales (Tabla 12) determinó diferentes patrones en los 4 taxa con mayor distribución en el área de estudio (*Baetodes*, *Leptohyphes*, *Americabaetis* y *Andesiops*; Apéndice 5). Para los géneros que tuvieron la mayor ocurrencia de ninfas maduras en los sitios, *Baetodes* (84,62%) y *Leptohyphes* (67,95%), el tamaño de las ninfas resultó estar correlacionado con un mayor número de variables, entre las cuales, la altitud, la pendiente del cauce, la cobertura de la vegetación ribereña, la temperatura del agua, la conductividad, la alcalinidad, la dureza y el pH, fueron comunes en los dos taxa, y mostraron la mismas tendencias:

Tabla 12. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre el ancho cefálico de las ninfas maduras y las variables ambientales, para los cuatro géneros de Ephemeroptera con mayor distribución (ocurrencia de ninfas maduras > 35%) en el área de estudio. Para cada taxón se indica además el porcentaje de ocurrencia de ninfas maduras, el número de puntos de muestreo con ninfas maduras y el valor significativo de r.

Variabes	<i>Baetodes</i>	<i>Leptohyphes</i>	<i>Americabeatis</i>	<i>Andesiops</i>
Altitud	0,5351***	0,5030***	0,4970**	ns
Pendiente	0,4019**	0,3271*	ns	ns
Cobertura de la vegetación ribereña ^c	0,3780**	0,3436*	ns	ns
Indice de Hábitat	0,3230**	ns	ns	ns
Ancho del Cauce ^a	ns	-0,3343*	ns	ns
Profundidad media del agua	ns	ns	ns	ns
Velocidad de la corriente	ns	ns	ns	ns
Caudal ^a	ns	-0,3076*	ns	ns
Porcentaje de Llenado del cauce	ns	ns	ns	ns
Altura máxima	ns	-0,3353*	ns	ns
Temperatura ^d	-0,5417***	-0,4843***	-0,5806***	ns
Oxígeno disuelto	0,2589*	ns	ns	ns
MOS ^b	ns	ns	ns	ns
Conductividad ^a	-0,4248**	-0,2961*	ns	ns
Alcalinidad ^a	-0,5662***	-0,3326*	ns	ns
Dureza ^a	-0,6292***	-0,5103***	-0,4656*	ns
pH	-0,6594***	-0,5295***	-0,6443***	-0,4287*
Ocurrencia de ninfas maduras(%)	84,62	67,95	37,18	35,90
Puntos de muestreo con ninfas maduras (n)	66	53	29	28
r significativo (gl=n-2; $\alpha= 0,05$)	0,2423	0,2706	0,3673	0,3739

a Transformada con la función Arcotangente (x)
b Transformada con la función Log (x+1)
c Transformada con la función Arcoseno(x/100)
d Transformada con la función Log(x)

ns no significativo
* significativo ($0,01 \leq P < 0,05$)
** muy significativo ($0,001 \leq P < 0,01$)
*** altamente significativo ($P < 0,001$)

relacionándose positivamente con el tamaño de las ninfas las variables externas al cauce (altitud, pendiente y cobertura), y negativamente con las físico-químicas (temperatura, conductividad, alcalinidad, dureza, y pH).

En cuanto al grado de importancia de estos factores en su relación con el tamaño, sí se notan diferencias entre los dos géneros, excepto en el pH ($r = -0,6594$ y $-0,5295$ respectivamente) y la dureza ($r = -0,6292$ y $-0,5113$ respectivamente), que en ambos fueron las variables más altamente correlacionadas, y en forma negativa. Para *Baetodes*, el segundo grupo de variables más correlacionadas con el tamaño, son: la alcalinidad ($r = -0,5662$), la temperatura ($r = -0,5417$) y la altitud ($r = 0,5351$); mientras que para *Leptohyphes*, son la altitud ($r = 0,5030$) y la temperatura ($r = -0,4843$), las siguientes variables más importantes.

En el género *Americabaetis*, el tamaño de las ninfas maduras mostró correlaciones significativas sólo con cuatro variables, siendo el pH ($r = -0,6443$) la más importante, seguida de la temperatura ($r = -0,5806$), la altitud ($r = 0,4970$), y la dureza ($r = -0,4656$). Para *Andesiops*, únicamente el pH se correlacionó significativamente con el tamaño, y de manera negativa ($r = -0,4287$)

5.5.2. Discusión

Estos resultados demuestran que varios de los factores ambientales evaluados en el presente estudio, están relacionados directa o indirectamente, bien de manera individual o combinada, con los cambios en el tamaño que mostraron las ninfas maduras de Ephemeroptera dentro del área de estudio, notándose además diferentes tendencias en la importancia de dichos factores, de acuerdo al nivel taxonómico considerado y al rango de distribución de los taxa.

Para el Orden en general, el tamaño de las ninfas maduras se relacionó significativamente con las variables externas al cuerpo de agua (altitud, índice de hábitat, pendiente, y cobertura) y con las variables físico-químicas del agua (temperatura, pH, alcalinidad, dureza y conductividad), pero no mostró relación con las variables hidrológicas (ancho del cauce, profundidad media, velocidad de la corriente, caudal, porcentaje de llenado, altura máxima), lo que parece indicar, que estas últimas no tienen importancia en explicar la variación a gran escala en el tamaño de los Ephemeroptera dentro del área de estudio.

De las variables externas al cuerpo de agua, la altitud y el índice de hábitat fueron las más importantes, por mostrar las correlaciones más fuertes con el tamaño, con el que se relacionaron de manera positiva ([Figura 26](#)), mientras que para las variables físicoquímicas del agua, fueron la temperatura y el pH, ambas relacionadas negativamente con éste (27). De estas cuatro variables, en orden de importancia estaría en primer lugar la temperatura del agua ($r = -0,5181$), seguidamente el pH ($r = -0,4271$), la altitud ($r = 0,4195$) y el índice de hábitat ($r = 0,3897$). La relación del tamaño con la altitud en todo caso sería un consecuencia indirecta de la acción que ejerce este factor sobre el comportamiento de las otras variables, especialmente la temperatura del agua, la cual como es ampliamente conocido, varía en forma inversa con la altitud, hecho que se confirmó en el presente estudio (capítulo 4). Las otras variables que también se correlacionaron significativamente con el tamaño, pero mostrando relaciones más débiles, como la alcalinidad ($r = -0,3764$), la

cobertura ($r = 0,3247$), la pendiente del cauce ($r = 0,3179$), la dureza ($r = -0,3150$), la conductividad ($r = -0,3137$) y el oxígeno disuelto ($r = 0,2702$) podrían considerarse como factores secundarios en afectar la distribución de tamaños de los efemerópteros dentro de la cuenca.

De acuerdo con lo anterior, podemos señalar que para los efemerópteros en general, la variación en el tamaño de las ninfas maduras a lo largo del gradiente altitudinal evaluado dentro de la cuenca media y alta del Río Chama, está relacionado en primer lugar con la temperatura del agua; y en menor grado con la química del agua (en particular el pH) y la condición física de hábitat (índice del hábitat). Así, las ninfas más grandes tienden a encontrarse en los ríos de mayor altura, de aguas más frías, de valores bajos de pH (neutros a ligeramente ácidos) y con hábitats de mayor complejidad en su estructura física, lo que a su vez significa una mayor variedad y disponibilidad de recursos (alimento, sustratos, refugios, etc.) para estos organismos. En cambio, las ninfas más pequeñas, ocurrirían principalmente en los sitios bajos, de aguas más cálidas, y además con mayores niveles de pH (ligeramente básicos) y hábitat físicamente más homogéneos, posiblemente revelando un mayor deterioro el cuerpo de agua.

La temperatura del agua, ha sido considerada como uno de los factores más importantes en influir sobre diferentes aspectos del ciclo de vida de los insectos acuáticos (Vannote y Sweeney, 1980; Ward y Stanford, 1982; Sweeney 1984). Estos organismos responden a una variedad de patrones térmicos, tales como: cambios espaciales, valores absolutos, amplitudes diarias y estacionales, y tasas de cambio, estando sujeta esta diversidad térmica a la acción de diferentes factores, entre los cuales, para los sistemas lóticos, los más importantes serían el clima, la altitud, la influencia de la vegetación ribereña, así como la entrada de fuentes subterráneas (Ward y Stanford, 1982).

El efecto de la temperatura sobre el tamaño de los efemerópteros ha sido evaluado principalmente en el estado adulto, y en ríos de zona templada, donde se ha encontrado que la variación en el tamaño de los individuos en poblaciones naturales, ha estado

correlacionada con gradientes de temperatura tanto espaciales como temporales. Vannote y Sweeney (1980), demostraron para ríos de los Estados Unidos, que los adultos del efemeróptero *Ephemerella dorotea*, emergiendo de un tributario de aguas frías, fueron casi dos veces más grandes en biomasa que los individuos de la misma especie emergiendo de un tributario de aguas cálidas. Así mismo, estudios realizados con especies de efemerópteros multivoltinas (varias generaciones al año) han evidenciado que los adultos provenientes de las cohortes de invierno, son significativamente más grandes que los adultos de la cohorte de verano (Sweeney, 1984).

En condiciones experimentales, Sweeney y Vannote (1978), determinaron para varias especies de efemerópteros y de otros insectos acuáticos hemimetábolos de Pennsylvania, que el tamaño del adulto y la fecundidad dependieron principalmente de las condiciones térmicas presentes durante el período de crecimiento larval, al encontrar que los adultos más pequeños y de fecundidad reducida, resultaron cuando las temperaturas fueron o muy frías o muy cálidas, con respecto a la condición térmica más cercana al óptimo de dichas especies. Basándose en dichos datos, estos autores posteriormente desarrollaron la “hipótesis del equilibrio térmico” para explicar la variación en el tamaño, la distribución geográfica y la estructura de la comunidad de los insectos acuáticos en los sistemas lóticos (Vannote y Sweeney, 1980).

De acuerdo con esta hipótesis, existe un régimen térmal, donde el tamaño del adulto y la fecundidad se maximizan, y en consecuencia, condiciones térmicas más cálidas o más frías que el óptimo, resultan en adultos más pequeños y menos fecundos, como resultado de la alteración de varios procesos del desarrollo larval que parecen altamente dependientes de la temperatura, tal como: i) la tasa y duración del crecimiento larval, ii) el tiempo específico en el desarrollo larval, en el que las estructuras del adulto comienzan a madurar, y iii) la tasa de este proceso de maduración (Vannote y Sweeney, 1980). Estos autores argumentan además que temperaturas superiores o inferiores al óptimo, parecen suprimir el crecimiento del tejido larval, más que el desarrollo del tejido del adulto, lo que en consecuencia lleva a la producción de adultos más pequeños.

También se ha observado en otros ríos venezolanos (Región Carbonífera del Guasare, estado Zulia), que las fluctuaciones del flujo inciden sobre el crecimiento de los efemerópteros. Cuando comienza la sequía, las ninfas aceleran su desarrollo y su período larval disminuye apreciablemente, lo que lleva a una disminución de su tamaño (Bello, com. personal). Ello posiblemente sea una consecuencia fisiológica del efecto que causa el incremento en la temperatura del agua por la reducción del flujo en esta época.

Aunque las evidencias anteriores, están relacionadas principalmente con el efecto que tiene la temperatura sobre el tamaño de los adultos, también dejan implícito el efecto que tiene la temperatura sobre el crecimiento potencial del estado larval y su tamaño final, ya que al influir la temperatura sobre parámetros del crecimiento larval, tal como lo plantea la hipótesis del equilibrio térmico, obviamente el tamaño final del estado larval también resultaría afectado, especialmente en los efemerópteros, donde este estado de desarrollo ocupa la mayor parte del ciclo de vida (Brittain, 1982).

Tal como se señaló anteriormente, las ninfas más grandes de los efemerópteros mostraron estar asociadas con los valores más bajos de temperatura del agua, lo que pareciera ser una evidencia muy débil en apoyo a la hipótesis del equilibrio térmico, ya que según ésta, se esperaría que los efemerópteros fuesen más grandes en los cuerpos de agua de temperaturas intermedias. Pero tomando en cuenta el rango de temperaturas evaluado en este estudio (9,5°C – 30°C), es posible suponer que el límite inferior, más que reflejar condiciones térmicas extremas, esté representando mas bien condiciones óptimas para el desarrollo de los efemerópteros, que en consecuencia determinarían individuos de mayor tamaño. Ello podría someterse a prueba en estudios posteriores, determinando el tamaño de las ninfas maduras de los efemerópteros en cuerpos de agua con temperaturas más bajas al límite inferior aquí considerado (9,5 °C).

La relación del tamaño de los efemerópteros con la química del agua, y en especial con el pH, encontrada en nuestro estudio, no parece ser muy clara. Este factor, ha mostrado tener un papel muy importante en determinar la composición y abundancia de los

macroinvertebrados acuáticos en diversos sistemas lóticos (Wiederholm, 1984; Allan, 1995, Giller y Malmqvist, 1998). En los Ephemeroptera y otros grupos de insectos acuáticos, se ha evidenciado, que su ocurrencia, abundancia, sobrevivencia y diversidad, es menor en aguas de bajos pH, cuyo efecto se hace más marcado con incremento de la acidez (Hall *et al*, 1980; Townsend *et al* 1983; Feldman y Connor, 1992), sin embargo, se desconoce su relación con la distribución de tamaños de estos organismos.

La acidez ($\text{pH} < 5$) en los ríos, ha sido uno de los fenómenos más ampliamente estudiados en relación a los cambios de pH (Wiederholm, 1984; Allan 1995, Giller y Malmqvist, 1998), cuyo efecto sobre la biota acuática, parece ser el resultado, tanto de la acción directa sobre los procesos fisiológicos de los organismos, como de la acción indirecta por alterar diferentes procesos del ecosistema, tal como lo sugiere el cuerpo de evidencias presentadas en Wiederholm (1984) y Allan (1995), donde se señalan efectos como: i) aumento de la toxicidad del agua, debido a la liberación y concentración de metales (Ej. Aluminio); ii) alteración de la regulación iónica del calcio y del sodio y en consecuencia efectos sobre la reproducción, el crecimiento y la muda; iii) deficiencias respiratorias; iv) incapacidad de los huevos para desarrollarse completamente; v) alteraciones conductuales como incremento en la deriva o cambios en el comportamiento de oviposición; v) disminución en la producción primaria y/o descomposición bacteriana y en consecuencia en la disponibilidad de alimento; y vi) cambios en los patrones de competencia y depredación.

Aunque los efectos negativos de valores muy bajos de pH sobre la biota de aguas corrientes han sido claramente evidenciados, se dificulta entender la manera en la que este factor podría estar afectando inversamente el tamaño de los efemerópteros dentro del área de estudio, puesto que los valores de pH no fueron tan extremos, oscilaron entre 5,9 y 8,5, considerándose en todo caso cercanos a la neutralidad, y dentro del rango 5-9, que es la condición más favorable para los organismos acuáticos (Allan, 1995; Wetzel, 2001). Por otro lado, los múltiples efectos que el mismo tiene sobre la química del agua, en la cual también están interrelacionadas la alcalinidad y la dureza (Allan, 1995; Wetzel, 2001),

hacen suponer también una acción indirecta de este factor, al influir en otros componentes químicos del agua, como por ejemplo el contenido de calcio (Ca), dióxido de carbono (CO₂), carbonatos (CO₃²⁻) o bicarbonatos (HCO₃⁻), elementos involucrados en la acción amortiguadora (Buffer) del agua, y también considerados de importancia para el desarrollo de la vida acuática (Allan, 1995).

La importancia que mostró la condición física del hábitat, como tercer factor en relacionarse con la variación en el tamaño de los efemerópteros dentro de la cuenca, igualmente podría ser el reflejo de la acción directa o indirecta de otros factores, dado que esta variable está definida por la integración de diversos parámetros físicos asociados directamente al cuerpo de agua o a su entorno inmediato, que pueden determinar tanto la calidad y cantidad de microhábitats disponibles para la fauna acuática (Plafkin *et al* 1989). Entre los parámetros que se incluyen en la evaluación del hábitat físico (Apéndice 1), las características del sustrato y de la vegetación ribereña, han sido señalados como factores abióticos de gran importancia en afectar diferentes parámetros de la biota de aguas corrientes.

El sustrato por ejemplo, es considerado un factor de relevancia en determinar la distribución y abundancia de los insectos acuáticos, ya que no sólo actúa directamente como un medio para su existencia, sino también indirectamente como un gran modificador del ambiente (Minshall, 1984). La composición del sustrato puede variar entre los sistemas de aguas corrientes, por el efecto de la interacción de algunos factores ambientales, tal como la altitud, la pendiente, la velocidad de la corriente, el material parental, etc (Allan, 1995,); lo que a su vez va producir múltiples efectos sobre los organismos acuáticos, que no solamente pueden reflejarse en cambios en la abundancia y diversidad de especies, como ha sido establecido en algunos grupos de insectos (Minshall, 1984), sino también en la distribución de tamaños corporales (Buffagni *et al* 1995). En relación a la altitud, el patrón general es encontrar una disminución aguas abajo en el tamaño de las partículas del sustrato (Giller y Malmqvist, 1998; Renwick y Eden, 1999), lo cual también es importante considerar al analizar los posibles componentes de variabilidad física del hábitat acuático,

que estarían influyendo en la distribución diferencial del tamaño en los efemerópteros a la escala de la cuenca.

De igual forma, la vegetación ribereña puede influir en procesos importantes dentro de los sistemas lóticos, que podrían tener consecuencias sobre el tamaño de los organismos. Por un lado, determina la disponibilidad de alimento para la fauna, al influir no solo en la entrada de luz y su disponibilidad para la producción primaria del sistema (especialmente perifiton), sino también en la cantidad de materia orgánica alóctona que entra al río (Allan, 1995; Vannote *et al*, 1980), una fuente de energía importante para los organismos lóticos, que además contribuye a aumentar la heterogeneidad del hábitat. Por otro lado, también está actuando directamente sobre las condiciones térmicas del cuerpo de agua, a través del grado de sombra, cuyo efecto inverso sobre la temperatura del agua ha sido ampliamente señalado (Allan, 1995; Giller y Malmqvist, 1998).

En nuestro estudio, la temperatura del agua se relacionó negativamente con el índice de hábitat y con la cobertura de la vegetación ribereña, y estas a su vez se relacionaron fuertemente entre sí y de manera positiva (capítulo 4, Figura 5; Apéndice 7), lo que indica en general, que los ríos con mayor heterogeneidad del hábitat, estarían asociados con aguas más frías y obviamente más protegidos por la vegetación ribereña, que los ríos con hábitats relativamente simples en su estructura física. Esta relación tan estrecha entre dichas variables, dificulta por tanto dilucidar de manera individual sobre el efecto que tiene la variación en la condición física del hábitat sobre el tamaño de los efemerópteros. En todo caso, es lógico suponer que la importancia que mostró el índice de hábitat, bien puede estar reflejando de manera indirecta el efecto que el grado de cobertura estaría ejerciendo sobre estos insectos, a través de su acción directa sobre factores como la disponibilidad de recursos (alimento y/o sustrato) y las condiciones térmicas del ambiente acuático.

La ausencia de correlación entre el tamaño de los efemerópteros y las variables hidrológicas en nuestro estudio, no concuerda con los resultados obtenidos en otros sitios, donde variables como la velocidad de la corriente, han sido consideradas de gran

importancia en explicar la distribución de tamaños de las ninfas de varias especies de Ephemeroptera. Kovalak (1978), comparando la distribución de tamaños de las especies *Ephemerella subvaria*, *Ephemerella lata* y *Rhithrogena jejuna*, en dos estaciones con diferentes velocidades de corriente, en un río de Michigan (EE.UU), encontraron que al comienzo de su ciclo de crecimiento, las ninfas mostraron preferencia por la estación más lenta, mientras que al final de su ciclo de crecimiento predominaron en la estación más rápida, sugiriendo que ello probablemente fue debido a una selección diferencial del hábitat con aumento del tamaño, controlada por los requerimientos de oxígeno. Un patrón similar fue encontrado por Collier (1994) en un río en Nueva Zelanda, al observar que para el efemeróptero *Deleatidium* (Leptophlebiidae), las ninfas más grandes fueron más comunes en aguas de corrientes más rápidas. Igualmente en otro río de Nueva Zelanda, Jowett y Richardson (1990, citado por Collier, 1994), detectaron una correlación positiva entre la biomasa ninfal de esta misma especie y la velocidad de la corriente. Como una posible explicación a la distribución a nivel del microhábitat, observada en dicha especie, Collier (1994) señala tres factores altamente asociados con la velocidad de la corriente, como: efectos diferenciales en la disponibilidad de oxígeno, requerimientos alimenticios y fuerzas de arrastre.

No obstante, un aspecto común en estos estudios, es que fueron hechos comparando diferentes condiciones dentro de un mismo río, es decir a una escala de análisis pequeña (segmento, tramo o microhábitat, Frissell *et al* 1986), mientras que en nuestro caso, el análisis se realizó a una escala regional (nivel de cuenca, Frissell *et al* 1986), lo que podría explicar la inconsistencia de tales resultados con los nuestros.

Es posible entonces que las variables hidrológicas tengan una mayor importancia en afectar la distribución de tamaños de los maroinvertebrados acuáticos, a nivel intra-específico y a escalas de análisis más cercanas al microhábitat que a escala regional, a la cual factores altamente asociados con la altitud, podrían tener mayor relevancia como ocurre con la temperatura del agua; en el que a su vez los cambios en el tamaño de los organismos podrían implicar más que todo diferencias inter- específicas. También es lógico

pensar que las variables hidrológicas tengan gran importancia a la escala del microhábitat, considerando que las condiciones geomorfológicas del cauce determinan la existencia de zonas de diferentes regímenes de velocidad de la corriente (corrientes rápidas, moderadas, lentas o ausencia de corriente) en cortas distancias dentro de un río, que evidentemente generan diferentes condiciones físicas en el medio acuático importantes para la fauna. Por otro lado, son múltiples los efectos que puede tener el flujo a la escala del microhábitat, que a su vez afectarían la distribución diferencial del tamaño en los organismos, estos efectos incluyen: la estructuración del hábitat del fondo, al intervenir en la microdistribución de tamaños de las partículas del sustrato; la remoción de nutrientes e ítems alimenticios y su disponibilidad para los organismos; así como la renovación y disponibilidad del oxígeno disuelto en el medio circundante al cuerpo de los organismos (Allan, 1995; Lampert y Sommer, 1997).

En el análisis individual del tamaño de los géneros, encontramos en primer lugar, que los valores promedios del ancho cefálico en los 15 géneros (Figura 25), muestran un cierto grado de heterogeneidad en el tamaño de las ninfas maduras, cuyos valores oscilaron entre 0,76 y 2,2 mm, correspondiendo las ninfas más grandes a los géneros *Lachlania* (2,2 mm), *Thraulodes* (2,01 mm), *Andesiops* (1,38 mm), *Mayobaetis* (1,33 mm) y *Farrodes* (1,32 mm), y las más pequeñas a los géneros *Americabetis* (0,9 mm), *Fallceon* (0,79 mm) y *Guajirolus* (0,76 mm); aclarando que en el caso de *Mayobaetis* los resultados posiblemente no sean tan confiables por el escaso número de individuos medidos ($n = 2$, Apéndice 5).

Es interesante de que las diferencias observadas en estos géneros en función de su tamaño, muestra una tendencia similar con las diferencias que los mismos presentaron en su distribución espacial y en su relación con los factores ambientales. Tal como lo evidenció el ordenamiento de estas taxa y su relación ambiental en DECORANA (sección 5.4; Figuras 11 y 13), las variables más significativas fueron la altitud y la temperatura del agua; según las cuales, *Lachlania*, *Andesiops* y *Farrodes*, los que resultaron entre los géneros con las ninfas de mayor tamaño, fueron los que más se asociaron con los sitios más altos y las más bajas temperaturas del agua, mientras que los de tamaños más pequeños,

Americabaetis, *Fallceon* y *Guajirolus*, resultaron estar asociados con los sitios más bajos y de aguas más cálidas; lo que también se evidenció al relacionar el tamaño para todo el orden, con los factores ambientales (Figuras 26 y 27). Así mismo observamos que los géneros de tamaños intermedios, en general resultaron asociados con condiciones intermedias de altitud y de temperatura del agua. En base a estas consideraciones, podemos señalar que la diferenciación de los géneros en función de su tamaño, es consistente con la diferenciación que éstos muestran en su distribución a lo largo de este gradiente térmico-altitudinal, lo que claramente demuestra que del conjunto de variables evaluadas, la temperatura del agua es la que más influye en la distribución diferencial del tamaño de los géneros de Ephemeroptera dentro de la cuenca.

El análisis de la variación del tamaño de las ninfas de los 4 taxa más comunes (*Baetodes*, *Leptohyphes*, *Andesiops* y *Americabaetis*), también reveló diferentes tendencias en su relación con las variables ambientales. Los géneros dominantes, por el número de ninfas maduras, y por su porcentaje de ocurrencia dentro de los 78 puntos de muestro, como *Baetodes* y *Leptohyphes* (Apéndice 5), presentaron una tendencia similar a la observada para todo el orden, cuyas variaciones en el tamaño, se relacionaron principalmente con las variables ambientales externas al cauce y las físico-químicas del agua, lo cual fue más evidente en el género *Baetodes* (Tabla 12), sugiriendo ello, que el patrón observado para todo el orden, estaría reflejando principalmente el comportamiento de los géneros dominantes y de mayor distribución en el área. Por el contrario, el tamaño de *Americabaetis* y *Andesiops*, que tuvieron menor distribución (porcentaje de ocurrencia) y abundancia de ninfas maduras (Apéndice 5) se correlacionó con un menor número de variables. *Americabaetis* lo hizo con la altitud, la temperatura, la dureza y el pH; y *Andesiops* sólo lo hizo con el pH.

De lo anterior, resalta principalmente la importancia que tuvo la química del agua en relacionarse con la variación en el tamaño de los cuatro taxa, lo cual fue especialmente cierto para el pH, que resultó la variable más altamente correlacionada con el tamaño. Este factor ambiental también tuvo alta significación al analizar todo el orden, lo que revela la

importante acción que el mismo puede tener sobre la distribución de tamaños de los efemerópteros dentro del área de estudio. Por otro lado, la temperatura del agua, aunque resultó altamente correlacionada con el tamaño de los cuatro taxa, excepto en *Andesiops* donde no fue significativa, no fue la más importante, como era de esperarse tal como ocurrió al analizar todo el orden. Ello parece indicar por lo tanto, que diferentes factores ambientales podrían estar influyendo en la distribución de tamaños de los efemerópteros dentro del área de estudio, entre los cuales, la temperatura del agua y el pH, asociados a su vez con la altitud, tendrían un papel fundamental. Así mismo que la complejidad de los factores que intervienen podría hacerse mayor en los taxa que tienen una mayor amplitud de distribución, y que tal complejidad podría depender además del nivel taxonómico en el que analice la información.

CAPITULO 6. CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de este estudio nos permiten concluir de manera general los siguientes aspectos:

- La caracterización ambiental de los cuerpos de agua muestreados reveló, en base a las 17 variables evaluadas, que la mayor variabilidad en el componente abiótico de los ríos de la cuenca alta y media del Río Chama, se presenta, en primer lugar para la mineralización del agua (conductividad, alcalinidad y dureza). Particularmente se observó un incremento considerable en estas variables en los tres ríos más bajos del área de estudio, lo cual parece ser el reflejo de la variabilidad geológica que se presenta dentro de la cuenca. En segundo lugar, se encontró alta variabilidad para las condiciones hidrológicas particularmente la descarga o caudal, lo que evidentemente está asociado con la topografía del terreno, como lo indica el amplio rango de pisos altitudinales que conforman la cuenca.
- Los cuerpos de agua se ordenaron en un gradiente altitudinal, al cual se asociaron las condiciones físicas y químicas del hábitat acuático, donde la temperatura del agua y las variables hidrológicas, ambas relacionadas negativamente con la altitud, resultaron las más significativas, las que además evidenciaron diferencias importantes entre los ríos de Páramo y los de Bosques Bajos, y una transición ambiental entre éstos con los ríos de Selva Nublada.
- Los insectos del orden Ephemeroptera tienen una amplia distribución dentro de la cuenca media y alta del río Chama, estando allí representados por 15 géneros y cuatro familias: Baetidae, Leptohiphidae, Leptophleblebiidae y Oligoneuridae. Baetidae es la familia más importante tanto en abundancia como en diversidad de géneros. *Baetodes* y *Leptohyphes* resultaron ser los géneros más comunes y de mayor importancia relativa dentro de la comunidad bentónica, mientras que *Fallceon*, *Guajirolus*, *Mayobaetis*, *Haplohyphes*, *Farrodes* y *Lachlania*, tuvieron menor importancia en dichas comunidades.

- Los cambios generales en los atributos de las comunidades de Ephemeroptera, (especialmente la abundancia relativa y la riqueza genérica), ocurren de manera inversa al gradiente altitudinal presente en área, lo cual parece estar relacionado principalmente con la influencia que sobre la estructuración de estas comunidades están ejerciendo en mayor grado las variables hidrológicas, en particular la velocidad de la corriente; y en menor grado las condiciones térmicas del medio acuático, las que también quedó evidenciado que cambian en forma inversa con la latitud.
- La composición de los Ephemeroptera a nivel de género, mostró cambios importantes entre los cuerpos de agua estudiados, e igualmente diferencias entre las comunidades de efemerópteros de las tres unidades ecológicas consideradas, presentándose en general una comunidad mucho más pobre tanto en abundancia, diversidad y composición genérica, en los ríos de Páramo, que en los ríos de Selva Nublada y de Bosques Bajos, siendo ello, posiblemente el reflejo del efecto de las condiciones ambientales tan severas, especialmente en el régimen térmico, que caracterizan el hábitat acuático de los ríos de Páramo.
- Los cambios altitudinales detectados en la estructura de las comunidades en cuanto a la composición genérica, muestran estar relacionadas con la acción combinada de las características físicas externas (pendiente, cobertura, propiedades del hábitat) y físico-químicas del agua (particularmente la temperatura, el pH, la conductividad y la alcalinidad), donde además los cambios en el uso del terreno podrían tener implicaciones importantes, debido a su acción modificadora sobre las características de la zona ribereña.
- También, quedó demostrado que los géneros de Ephemeroptera se asocian en grupos distintos dentro del área de estudio, que sugieren diferentes tipos de comunidades, las cuales están claramente relacionadas con los factores ambientales aquí evaluados. *Farrodes* y *Andesiops* mostraron mayor afinidad por ríos de elevadas altitudes, pero donde se combinan principalmente las temperaturas muy frías, con un

alto grado de cobertura de la vegetación ribereña y hábitats con condiciones físicas favorables (mayor heterogeneidad), siendo ello característico de los ríos de Selva Nublada que se ubican cerca del límite ecotonal con la zona de Páramo. *Camelobaetidius*, *Nanomis*, *Americabaetis*, *Fallceon* y *Guajirolus*, en cambio están asociados a los cuerpos de agua más bajos en la zona boscosa, donde se presentan valores más altos en la composición iónica y en la temperatura del agua, así como un mayor empobrecimiento de las condiciones físicas del hábitat acuático. *Thraulodes*, *Lachlania*, *Haplohyphes*, *Tricorythodes*, *Leptohyphes*, *Mayobaetis* y *Prebaetodes*, quedan restringidos a cuerpos de agua de altitudes intermedias, con valores más bajos en el contenido iónico y en la temperatura del agua que en el grupo anterior, así mismo con hábitats de mejores condiciones físicas. *Baetodes* por su parte muestra ser un género con una amplia distribución altitudinal, que a su vez revela su mayor tolerancia ambiental.

- El análisis individual de los óptimos y tolerancias de los Ephemeroptera frente a los factores ambientales, evidencia que a nivel genérico, estos insectos responden de manera muy diferente a los distintos gradientes ambientales que se presentan dentro del área de estudio y donde los factores asociados a la altitud ejercen un papel fundamental en la distribución de los mismos, especialmente la temperatura del agua, confirmado así las tendencias encontradas en los análisis de ordenamiento y clasificación de los ríos; pero en este caso facilitándonos una interpretación más precisa sobre el comportamiento de los taxa a lo largo de los distintos gradientes ambientales. Igualmente se evidenció que la mayor heterogeneidad en la respuesta de los géneros a la variabilidad ambiental, se presentó para las propiedades químicas relacionadas con la mineralización del agua, lo que demuestra por lo tanto que las ninfas de Ephemeroptera están adaptadas a la variabilidad de condiciones químicas del agua existentes en la cuenca.
- El análisis del tamaño de las ninfas maduras mostró diferencias entre los géneros, encontrándose que las ninfas más grandes corresponden al género *Lachlania* y las más

pequeñas a los géneros *Americabaetis*, *Fallceon* y *Guajirolus*. La relación del tamaño con la variables ambientales, determinó que diferentes factores pueden influir en la distribución diferencial del tamaño de estos insectos dentro del área de estudio, y que la complejidad de los factores que intervienen va a depender del nivel taxonómico en el que analice la información y de la amplitud de distribución de los taxa. En general los resultados evidencian que el tamaño de las ninfas maduras cambia de manera directa con la altitud, siendo la temperatura del agua y el pH las variables más significativas en explicar este patrón, con las que el tamaño se relacionó de manera negativa.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AGENCIA DE COOPERACIÓN INTERNACIONAL DEL JAPÓN (ACIJ). 1990. Estudio sobre el Proyecto de Conservación de La Cuenca del Río Chama. Informe Principal. Universidad de Los Andes. 156 p.
- ALBA-TERCEDOR, J.; J. PICAZO-MUÑOZ, y C. ZAMORA-MUÑOZ. 1995. Relationships between the distribution of mayfly nymphs and water quality in the Guadalquivir River Basin (southern Spain). Pp. 42-54. En: Corkum, L. D. y J. J. H. Ciborowski (Eds.). Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press Inc. Toronto.
- ALLAN, J. D. 1975. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology* 56: 1040-1053.
- ALLAN, J. D. 1983. Predation-Prey Relations in Streams. Pp: 191-229. En: Barnes, J. R., y G. W. Minshall (Eds.) *Stream Ecology. Applications and Testing of General Ecological Theory*. Plenum Press. New York. 399 p.
- ALLAN, J. D. 1995. *Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters*. Chapman & Hall. 388 p.
- ALVARADO, N. y F. MARTÍNEZ. 1997. Contaminación orgánica del río La Portuguesa. Evaluación preliminar. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes. 30 p.
- ANGRADI, T. R. 1996. Inter-habitat variation in benthic community structure, function, and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 15(1): 42-63.
- ATAROFF, M. 2003. Selvas y bosques de montaña. Págs. 762-810. En: Aguilera, M.; Azocar, A. y E. González-Jiménez (eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II. Ediciones Fundación Polar –FONACIT.
- BARBOUR, M. T.; J. GERRITSEN; B. D. SNYDER y J. B. STRIBLING. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish, second edition. EPA 841-B-99-002. U.S.A. Environmental Protection Agency; Office of Waters; Washington, D. C.
- BASTARDO, H.; O. INFANTE y S. SEGNINI. 1994. Hábitos alimenticios de la trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae), en una quebrada altiandina Venezolana. *Rev. Biol. Trop.* 42(3): 687-695.

- BEGON, M.; J. L. HARPER y C. R. TOWNSEND. 1990. Ecology, individuals, populations and communities. Boston: Blacwell Sci. 2nd ed. 945 p.
- BENKE, A. C.; T. C. VAN ARSDALL; D. M. GILLESPIE; y F. K. PARRISH. 1984. Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: The importance of habitat and life history. *Ecological Monographs*, 54(1) 25-63.
- BOURNAUD, M.; B. CELLOT; P. RICHOUX y A. BERRAHOU. 1996. Macroinvertebrate community structure and environmental characteristics along a large river: congruity of patterns for identification to species or family. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 15(2): 232-253.
- BREWIN, P. A.; T. M. L. NEWMAN y S.J. ORMEROD. 1995. Patterns of macroinvertebrate distribution in relation to altitude, habitat structure and land use in streams of the Nepalese Himalaya. *Arch. Hydrobiol.* 135(1): 79-100.
- BRITTAIN, J. E. 1982. Biology of mayflies. *Ann. Rev. Entomol.* 27: 119-147.
- BRONMARK, C.; J. HERRMANN; B. MALMQVIST; C. OTTO y P. SJOSTROM. 1984. Animal community structure as a function of stream size. *Hydrobiologia* 112: 73-79.
- BUFFAGNI, A.; G. CROSA y R. MARCHETTI. 1995. Size-related shifts in the physical habitat of two mayfly species (Ephemeroptera). *Freshwater Biology* 34: 297-302.
- CARTER, J. L.; S. V. FEND y S. S. KENNELLY. 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biology* 35: 109-124.
- CHACIN, L. F. 2000. Diseño y análisis de experimentos. Ed. Del Vicerrectorado Académico. U.C.V. 1era Ed. 387 p.
- CHACÓN, M. M. 1995. Composición y distribución en tamaños de las náyades de Ephemeroptera que derivan en la corriente de dos ríos de alta montaña en el estado Mérida, Venezuela. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Tesis de Maestría. 74 p.
- CHACON, M. y S. SEGNINI, S. 1996. Reconocimiento taxonómico de las Nayades del Orden Ephemeroptera en la deriva de dos ríos de alta montaña en el Estado Mérida, Venezuela. *Bol. Entomol. Venez. N.S.* 11(2): 103-122.
- CHACON, M. M., S. SEGNINI, y E. DOMINGUEZ. 1999. Three new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Venezuela. *Aquatic Insects*, 21(4): 249-257.

- CHAPMAN, R. F. 1982. The Insects: structure and function (3rd de.). Harvard Univ. Press, Cambridge. 919 p.
- CHILDERS, H. M. 2000. Scale, Ecological Fallacy, and The River Continuum Concept. Thesis of Master of Arts in Geography. West Virginia University. 49 p.
- CONOVER, W. J. 1980. Practical Nonparametric Statistics. Pp: 229-237. En: John Wiley y Sons (eds.).
- COLLIER, K. 1994. Influence of nymphal size, sex and morphotype on microdistribution of *Deleatidium* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) in a New Zealand river. *Freshwater Biology* 31: 35-42.
- CORTES, R. M. V. 1992. Seasonal pattern of benthic communities along the longitudinal axis of river systems and the influence of abiotic factors on the spatial structure of those communities. *Arch. Hydrobiol.* 126(1): 85-103.
- CRESSA, C. 1986a. Variación estacional, distribución espacial y balance energético de *Campsurus sp* (Ephemeroptera: Polymitarcidae) en el lago de Valencia. Venezuela: *Acta Científica Venezolana.* 37: 572-579.
- CRESSA, C. 1986b. Estimaciones de peso seco en función de la longitud cefálica y clases de tamaño en *Campsurus sp.* (Ephemeroptera, Polymitarcidae). *Acta Científica Venezolana* 37: 170-173.
- CRESSA, C. 1994. Changes in the Structure of the Benthic Macroinvertebrates Community in a Tropical River. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 1853-1855.
- CRESSA, C. 1998. Community composition and structure of macroinvertebrates of river Camurí Grande, Venezuela. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1008-1011.
- CUMMINS, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24 (11): 631-641.
- CUMMINS, K. W. 1975. Macroinvertebrates. Pp: 170-198. En: B. A. Whitton. (ed.). *River ecology. Studies in ecology.* vol 2. Blackwell Scientific Publications. 725 p.
- CUMMINS, K. W.; C. P. PETERSEN; F. O. HOWARD, J. C. WUYCHEC y V. I. HOLT. 1973. The utilization of leaf litter by stream detritivoros. *Ecology* 54(2):336-345.
- CUMMINS, K. W. y M. J. KLUG. 1979. Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147-172.
- CUMMINS, K. W.; M. A. WILZBACH; D. M. GATES; J. B. PERRY y W. B. TALIAFERRO. 1989. Shredders and Riparian Vegetation. *BioScience* 39(1):24-30.

- DANIEL, W. W. 1993. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. 3era edición. Limusa. Noriega Editores. 667 p.
- DEVAN, P. y L. MUCINA. 1986. Structure, zonation, and species diversity of the mayfly communities of the Belá River basin, Slovakia. *Hydrobiologia* 135: 155-165.
- DIEZ, J. R.; S. LARRAÑAGA; A. ELOSEGI y J. POZO. 2002. Effect of removal of wood on streambed stability and retention of organic matter. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 19(4): 621-632.
- DODDS, G. S. y F. L. HISAW. 1925. Ecological studies on aquatic insects. IV. Altitudinal range and zonation of mayflies, stoneflies and caddisflies in the Colorado Rockies. *Ecology* 6 (4): 380-390.
- DOMÍNGUEZ, E. 1999. Systematics, cladistics and biogeography of the American genus *Farrodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 126: 155-189.
- DOMÍNGUEZ, E. y J. M. BALLESTEROS. 1992. Altitudinal replacement of Ephemeroptera in a subtropical river. *Hydrobiologia* 246: 83-88.
- DOMÍNGUEZ, E.; M. D. HUBBARD y W. L. PETERS. 1992. Clave para ninfas y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) sudamericanos. *Biología Acuática* 16. 32 p + 8 lam.
- DOMINGUEZ, E.; M. D. HUBBARD y M. L. PESCADOR. 1994. Los Ephemeroptera en Argentina. En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, Vol 33. Fascículo 1: 1-142.
- DOMÍNGUEZ, E.; M. D. HUBBARD; M. L. PESCADOR, y C. MOLINERI. 2001. Capítulo 1. Ephemeroptera. Pp: 17-53. En: Fernández, H. R. y E. Domínguez (eds.). *Guía para la Determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos*. Universidad Nacional de Tucumán-Argentina. 282 p.
- DOMINGUEZ, E.; C. MOLINERI y W. L. PETERS. 1996. Ephemeroptera from Central and South America: New species of the *Farrodes bimaculatus* group with a key for the males. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 87-101.
- DOWNES, B. J.; P. S. LAKE; E. S. G. SCREIBER. 2000. Habitat structure resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia* 123: 569-581.
- DUDGEON, D. 1988. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure in four Hong Kong streams. *J. Zool. London* 216: 609-627

- DURANT, P. y E. J. ARELLANO. 1999. Calidad de agua del Río Albarregas (Mérida-Venezuela) y su condición para el consumo humano a partir del año dos mil. Universidad de los Andes. 64 p.
- EDMUNDS, G. F. 1984. Ephemeroptera. Pp: 94-125. En R.W. Merritt y K.W. Cummins (eds). An introduction to the aquatic insects of North America. Second edition. Kendall/Hunt Publishing Company. Iowa.
- EDMUNDS, G. F.; S. L. JENSEN y L. BERNER. 1976. The mayflies of North and Central America. University of Minnesota Press, Minneapolis. 330 p.
- EDMUNDS, G. F. y R. D. WALTZ. 1996. Ephemeroptera. Pp: 126-163. En: Merritt, R. W. y K. W. Cummins (eds.). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Third Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. 862 p.
- ERMAN, D. C. y N.A. ERMAN. 1984. The response of stream macroinvertebrates to substrate size and heterogeneity. *Hydrobiologia*, 108: 75-82
- FARIÑAS, M. R. 1996. Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante Métodos Multivariantes de Ordenamiento. Postgrado en Ecología Tropical. CIELAT. Universidad de Los Andes. 256 p.
- FELDMAN, R. y E. F. CONNOR. 1992. The relationship between pH and community structure of invertebrates in streams of the Shenandoah National Park, Virginia, U.S.A. *Freshwater Biology* 27: 261-276.
- FLOWERS, R. W. 1991. Diversity of stream-living insects in northwestern Panamá. *Journal of the North American Benthological Society*. 10(3): 322-334.
- FLECKER, A. S. 1990. Community structure in neotropical streams: Fish feeding guilds, disturbance and the influence of direct and indirect effects of predators on their prey. Doctoral Dissertation, University of Maryland, College Park, Maryland U.S.A. 217 p.
- FLECKER, A. 1992a. Fish trophic guilds and organization of a neotropical stream weak direct versus strong indirect effects. *Ecology* 73: 927-940.
- FLECKER, A. 1992b. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: Evidence from neotropical streams. *Ecology* 73: 438-448.
- FLECKER, A. S. y B. FEIFAREK. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology* 31: 131-142.
- FRISSELL, C. A.; W. J. LISS; C. E. WARREN y M. D. HURLEY. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed

- context. *Environmental Management* 10(2): 199-214.
- GILLER, P. S. y B. MALMQVIST. 1998. *The Biology of Streams and Rivers. Biology of Habitats*. Oxford University Press Inc., New York. 296 p.
- GODOY, F. 1988. Composición y estructura de la mesofauna béntica de la cuenca alta del Río Uribante y Dorada. Táchira-Venezuela. Trabajo Especial de Grado Licenciado en Biología. Universidad de Los Andes. 154 p.
- GORDON, N. D.; T. A. MCMAHON y B. L. FINLAYSON. 1992. *Stream Hydrology. An introduction for ecologists*. Centre for Environmental Applied Hydrology. University of Melbourne. John Wiley y Sons. 526 p.
- GORE, J. A. 1996. Discharge Measurements and Streamflow Analysis. Pp: 53-74. En: Hauer F. R. y G. A. Lamberti (eds). *Methods in Stream Ecology*. Academic Press. New York. 674 p.
- GRIFFITH, M. B. y S. A. PERRY. 1994. Secondary production of macroinvertebrate shredders in headwater streams with different base flow alkalinity. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13(3): 345-356.
- GROWNS, I. O. y J. A. DAVIS. 1994. Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrate communities in a Western Australian stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13: 417-438 p.
- GUPTA, A. y R. G. MICHAEL. 1992. Diversity, distribution, and seasonal abundance of Ephemeroptera in streams of Meghalaya State, India. *Hydrobiologia* 228: 131-139.
- HALL, R. J.; G. E. LIKENS; S. F. y HENDREY, G. R. 1980. Experimental acidification of a stream in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Ecology* 61: 976-989.
- HAMADA, N.; J. W. MCCREADIE y P. H. ADLER. 2002. Species richness and spatial distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in streams of Central Amazonia, Brazil. *Freshwater Biology* 47: 31-40.
- HART, D. D. 1983. The importance of Competitive Interactions within Stream Populations and Communities. Pp: 99-136. En: Barnes, J. R., y G. W. Minshall (Eds.) *Stream Ecology. Applications and Testing of General Ecological Theory*. Plenum Press. New York. 399 p.
- HAWKINS, C. P.; M. L. MURPHY y N. H. ANDERSON. 1982. Effects of canopy, substrate composition, and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in Cascade Range streams of Oregon. *Ecology*, 63 (6): 1840-1856.

- HAWKINS, C. P. y J. R. SEDELL. 1981. Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology* 62(2): 387-397.
- HILL, M. 1979. TWINSPAN – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York. 47 p.
- HILL, A. R. 2000. Stream Chemistry and Riparian Zones. En: Streams and Ground Waters. Jones, J. B. y Mulholland, P. J. (eds.), Pp: 83-110. Academic Press. 425 p.
- HILSENHOFF, W. L. 1988. Rapid field assessment of organic pollution with a family-level biotic index. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7(1): 65-68.
- HUBBARD, M. D. 1982. Catálogo abreviado de Ephemeroptera da América do Sul. *Papéis Avulsos de Zoologia* 34: 257-282.
- HUBBARD, M. D. y W. L. PETERS. 1981. Ephemeroptera. Pp: 593-663. En: Hurberl, S. H., G. Rodriguez, y N. Diaz Do santos (eds.) Aquatic Biota of Tropical South America. Part 1. Arthtopoda. San Diego State University, San Diego California.
- HUBER, O. y C. ALARCON. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. Bioma-MARNR. Caracas.
- HURYN, A. D.; A. C. BENKE y G. M. WARD. 1995. Direct and indirect effects of geology on the distribution, biomass, and production of the freshwater snail *Elimia*. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 14(4): 519-534.
- HURYN A. D. y J. B. WALLACE. 1987. Local Geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology*, 68: 1932-1942.
- HUSTON, M. A. 1994. Biological diversity. The coexistencia of species on changing landscape. Cambridge University Press. Sidney, Australia.
- HYNES, H. B. N. 1971. Zonation of the Invertebrate fauna in a West Indian stream. *Hydrobiologia* 38(1): 1-8.
- JACOBSEN, D.; R. SCHULTZ y A. ENCALADA. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38: 247-261.
- JONHSON, R. K.; T. WIEDERHOLM y D. M. ROSENBERG. 1993. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations and species assemblages of benthic macroinvertebrates. Pp: 40-158. En: Rosenberg, D. M. y Resh. V. H. (eds.).

- Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman & Hall, Inc. New York. 488 p.
- KESSLER, M. K. 1980. "Estudio morfológico del tracto alimentario y su contenido en larvas de *Campsurus* sp. (insecta: Ephemeroptera-polymitarcidae) del lago de Valencia". Tesis de Licenciado. Universidad Central de Venezuela. 164p.
- KOHLER, S. L. 1992. Competition and the structure of a benthic stream community. *Ecol. Monogr.* 62: 165-188.
- KOVALAK, W. P. 1978. Relationships between size of stream insects and current velocity. *Can. J. Zool.* 56: 178-186.
- LAKE, P. S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 19 (4): 573-592.
- LAMPERT, W. y U. SOMMER. 1997. *Limnology: The Ecology of Lakes and Streams.* Oxford, University Press, Inc. New York. 382 p.
- LILLEHAMMER, A.; y J. E. BRITAIN. 1987. Longitudinal zonation of the benthic invertebrate fauna in the river Glomma, Eastern Norway. *Fauna norv. Ser. A* 8: 1-10.
- LUGO, S. M. y A. FERNÁNDEZ. 1994. Cambios en la composición y diversidad de la entomofauna del río Guey, Parque Nacional Henri Pittier, Estado Aragua, Venezuela. *Bol. Entomol. Venez.* 9(1): 1-138.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its measurement.* Princeton University Press. 179 p.
- MALDONADO, V.; B. PEREZ y C. CRESSA. 2001. Seasonal variation of Ephemeroptera in four streams of Guatopo National Park, Venezuela. En: Domínguez, E. (ed.). *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera.* Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- MALMQVIST, B.; A. N. NILSSON; M. BAEZ; P. D. ARMITAGE y J. BLACKBURN. 1993. Stream macroinvertebrate communities in the island of Tenerife. *Arch. Hydrobiol.* 128(2):209-235.
- MARCANO, G. 1976. Análisis de diversidad en comunidades bénticas del Río Limón. Estado Aragua. Trabajo Especial de Grado Licenciatura en Biología. Universidad Central de Venezuela. 64 p.

- MARRERO, C.; O. CASTILLO y A. MACHADO. 1987. Primera cita del género *Traverella* Edmunds 1948. (Insecta Fphemeroptera, Leptophlebiidae), para Venezuela y comentarios preliminares acerca de la importancia del Bentos en la dieta de los peces Gymnotiformes del Rio Apure. Biellanía 5: 123-128.
- MEADOR, M. R.; C. R. HUPP; T. F. CUFFNEY y M. E. GURTZ. 1993. Methods for Characterizing stream habitat as part of the National Water-Quality Assessment Program. U. S. Geological Survey. Raleigh, North Carolina. 48 p.
- MERCK, E. 1974. Determinación complexométrica de la dureza del agua con soluciones de *Tritriplex A, B, C* y tabletas-tampón indicadoras *Merck* (pat.alem.968.763). 8 p.
- MERRITT, R. W.; K. W. CUMMINS y T. M. BURTON. 1984. Pp: 134-163. The role of aquatic insects in the processing and cycling of nutrients.. En: Resh, V. H. y D. M. Rosenberg (Eds.). The Ecology of Aquatic Insects. Praeger. New York. 625 p.
- METZELING, L. y J. MILLER. 2001. Evaluation of the sample size used for the rapid bioassessment of rivers using macroinvertebrates. Hydrobiologia 444: 159-170.
- MINSHALL, G. W. 1978. Autotrophy in Stream Ecosystems. BioScience 28(1): 767-771.
- MINSHALL, G. W. 1984. Aquatic Insect-substratum relationships. Pp: 358-400. En: Resh, V. H. y D. M. Rosenberg (eds.). The Ecology of aquatic insects. Praeger Publishers. 625 p.
- MINSHALL, G. V. 1988. Stream ecosystem theory: a global perspective. J. N. Am. Benthol. Soc., 7(4): 263-288.
- MINSHALL, G. W.; y R. C. PETERSEN. 1985. Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems. Arch. Hydrobiol. 104 (1): 49-76.
- MINSHALL, G. W.; R. C. PETERSEN; K. W. CUMMINS; T. L. BOTT; J. R. SEDELL; C. E. CUSHING y R. L. VANNOTE. 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. Ecological Monographs 53(1): 1-25.
- MINSHALL, G. W.; R. C. PETERSEN y C. F. NIMZ. 1985. Species richness in streams of different size from the same drainage basin. The American Naturalist. 125 (1) : 16-38.
- MISERENDINO, M. L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. Hidrobiologia, 444: 147-158.

- MOLINA, M. R. y R. J. VERGARA. 1997. Estimación preliminar de la disponibilidad y demandas de agua en la cuenca alta del río Chama. Municipio Rangel. Estado Mérida. Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes. 134 p.
- MOLINARI, J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* 56:319-326.
- MOLINERI, C. y R. W. FLOWERS. 2001. Primera cita de *Allenhyphes Hofmann* y Sartori, 1999 (Ephemeroptera: Leptohephidae) para América continental. *Entomotropica* 16 (1): 61-62.
- MONASTERIO, M. 1980a. Los páramos Andinos como Región Natural, Características Biogeográficas Generales y Afinidades con otras Regiones Andinas. Pp. 15-17. En: Monasterio, M. (ed.). *Estudios Ecológicos en Los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 312 p.
- MONASTERIO, M. 1980b. Las formaciones vegetales en los páramos de Venezuela. Pp. 94-154. En: Monasterio, M. (ed.). *Estudios Ecológicos en Los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 312 p.
- MONASTERIO, M. y S. REYES. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de Los Andes venezolanos. Pp: 47-91. En: Monasterio, M. (De.) *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 312 p.
- NAIMAN, R. J.; J. M. MELILLO; M. A. LOCK y T. E. FORD. 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* 68 (5): 1139-1156.
- NEAL, J. V.; y J. V. WARD. 1989. Biotic and Abiotic gradients in a regulated high elevation rocky mountain river.
- NEWBURY, R. W. 1984. Hydrologic determinants of aquatic insect habitats. Pp: 323-357. En: Resh, V. H. y D. M. Rosenberg (Eds.). *The ecology of aquatic insects*. Praeger Publishers. 625 p.
- NORRIS, R. H. y A. GEORGES. 1993. Analysis and interpretation of benthic macroinvertebrate surveys. Pp: 234-286. En: *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Rosenberg, D. M. y V. H. Resh (eds.). Chapman & Hall, Inc. New York. 488 p.
- ORMEROD, S. J.; S. D. RUNDLE; E. C. LLOYD y A. A. DOUGLAS. 1993. The influence of riparian management on the habitat structure and macroinvertebrate communities of upland streams draining plantation forests. *Journal of Applied Ecology* 30: 13-24.

- ORMEROD, S. J.; S. D. RUNDLE; S. M. WILKINSON; G. P. DALY; K. M. DALE y I. JUTTNER. 1994. Altitudinal trend in the diatoms, bryophytes, macroinvertebrates and fish of a Nepalese river system. *Freshwater Biology*. 32: 309-322.
- ORTÁZ, M. 1992. Hábitos alimenticios de los peces en un río de montaña neotropical. *Biotropica*. 24 (4): 550-559.
- PALMER, C.; A. PALMER; J. O'KEEFFE y R. PALMER. 1994. Macroinvertebrate community structure and altitudinal changes in the upper reaches of a warm temperate southern African river. *Freshwater Biology* 32: 337-347.
- PANTCHENKO, L. 1978. Arrastre (drift) de los insectos benticos en el Río Limón Estado Aragua. Trabajo Especial de Grado Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. 56 p.
- PECKARSKY, B.L. 1984. Predator-prey interactions among aquatic insects. Pp. 196-254. En: Resh, V. H y D.M. Rosemberg (eds.). *The Ecology of Aquatic Insects*. New York: Praeger. 625 p.
- PÉFAUR, J. y P. DURANT. 1983. Diagnóstico de los rios andinos-venezolanos. III Congreso Venezolano de Conservación. Guanare del 12 al 16 de diciembre de 1983. Mimeografiado. 47 p.
- PEREZ, B. 2002. Variación temporal y espacial de los efemerópteros (Insecta: Ephemeroptera) en un río altiandino. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes. 125 p.
- PESCADOR, M. L. y W. L. PETERS. 1990. Biosystematics of the Genus *Massartella* Lestage (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from South America. *Aquatic Insects*. 12(3): 145-160.
- PESCADOR, M L. y G. F. EDMUNDS, JR. 1994. New genus of Oligoneuriidae (Ephemeroptera) from South America. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 87 (3): 263-269.
- PLAFKIN, J. L.; M. T. BARBOUR; K. D. PORTKER; S. K. GROSS y R. M. HUGHES. 1989. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Stream and Rivers. Benthic Macroinvertebrates and Fish. EPA/444/4-89/0001. Office of Water Regulations and Standards. United States Environmental Protection Agency, Washintong, D.C.
- PRINGLE, C. M. y A. RAMIREZ. 1998. Use of both benthic and drift sampling techniques to asses tropical stream invertebrates communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology* 39: 359-373.

- QUINN, J. M. y C. W. HICKEY. 1990. Characterisation and classification of benthic invertebrate communities in 88 New Zealand rivers in relation to environmental factors. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 24: 387-409.
- RAMÍREZ, A. y VIÑA, G. 1998. *Limnología Colombiana. Aportes a su conocimiento y estadísticas de análisis*. BP Exploration Company (Colombia) Ltd. Bogotá. 292 p.
- REMPEL, L. L.; J. S. RICHARDSON y M. C. HEALEY. 2000. Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology*, 45: 57-73.
- RENEWICK, M. E. y S. EDEN. 1999. *Minnesota Rivers: A Primer*. Water Resources Center, University of Minnesota, St. Paul, MN. 77 p.
- RINCÓN, J. E. 1995. Evaluación preliminar de la calidad de las aguas del río Mucujún (Edo. Mérida) utilizando los macroinvertebrados bénticos. *Universidad Nacional Experimental "Rafael María Baralt" Investigaciones Científicas* 1(1): 33-46.
- RINCÓN, J. E. 1996. Análisis de la Comunidad de Insectos Acuáticos en el Caño Paso del Diablo Guasare, Edo. Zulia. Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela. 169 p.
- RINCÓN, J. E. y C. CRESSA. 2000. Temporal variability of macroinvertebrates assemblages in a neotropical intermittent stream, Venezuela. *Archiv für Hydrobiologie* 148: 421-432.
- ROBSON, B. J. 1996. Habitat architecture and trophic interaction strength in a river: riffle-scale effects. *Oecologia*, 107: 411-420
- ROLDÁN, G. 1992. *Fundamentos de Limnología Neotropical*. Universidad de Antioquia. 529 p.
- ROSI, E. J. y J. B. WALLACE. 2002. Invertebrate food webs along a stream resource gradient. *Freshwater Biology*, 47: 129-141.
- RUNDLE, S. D.; A. JENKINS y S. J. ORMEROD. 1993. Macroinvertebrate communities in streams in the Himalaya, Nepal. *Freshwater Biology* 30: 169-180.
- SABATER, F.; A. BETTURINI; E. MARTI; I. MUÑOZ; A. ROMANÍ; J. WRAY y S. SABATER. 2000. Effects of riparian vegetation renewal on nutrient retention in a Mediterranean stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19(4): 609-620.
- SARMIENTO, G.; M. MONASTERIO; A. AZOCAR; E. CASTELLANO y J. SILVA. 1971. Estudio integral de la cuenca de los Ríos Chama y Capazón. *Vegetación*

- Natural. Universidad de Los Andes. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Mérida. 63 p.
- SAVAGE, H. M. 1987. Two new species of *Miroculis* from Cerro de la Neblina, Venezuela with new distribution records for *Miroculis fittkaui* and *Microphlebia surinamensis* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Aquatic Insects* 9: 97-108.
- SAVAGE, H. M. y W. L. PETERS. 1983. Systematics of *Miroculis* and related genera from northern South America (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Transactions of the American Entomological Society* 108: 491-600.
- SEGNINI, S. y H. BASTARDO. 1995. Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en un río andino neotropical. *Biotropica* 27: 495-508.
- SEGNINI, S.; M. M. CHACON y E. DOMINGUEZ. 2003. Clase Insecta Orden Ephemeroptera. Págs.: 326-339. En: Aguilera, M.; A. Azocar y González, E. (eds.). *Diversidad Biológica en Venezuela*. Tomo I. Ediciones Fundación Polar-FONACIT.
- SHIEH, S. H. y YANG, P. S. 2000. Community structure and functional organization of aquatic insects in an agricultural mountain stream of Taiwan: 1985-1986 and 1995-1996. *Zoological Studies* 39(3): 191-202.
- SCHUBERT, C. 1980. Aspectos Geológicos de Los Andes Venezolanos: Historia, Breve Síntesis, El Cuaternario y Bibliografía. Pp: 29-46. En: *Estudios Ecológicos en Los Páramos Andinos*. Monasterio, M. (ed.). Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 312 p.
- STANFORD, J. A.; y J. V. WARD. 1983. Insects species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream systems. Pp: 265-272. En: Barnes, J. R., y G. W. Minshall (Eds.). *Stream Ecology. Application and Testing of General Ecological Theory*. Plenum Press. New York and London. 399 p.
- STATZNER, B.; J. A. GORE y V. H. RESH. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society* 7(4): 307-360.
- STATZNER, B. y B. HIGLER. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16: 127-139.
- STEVENS, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*. 140 (6): 893-911.
- SUREN, A. M. 1994. Macroinvertebrate communities of streams in western Nepal: effects of altitude and land use. *Freshwater Biology* 32: 323-336.

- SWEENEY, B. W. 1984. Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. Pp: 56-100. En: Resh, V. H. y D. M. Rosenberg (eds.). *The Ecology of Aquatic Insects*. New York, Praeger Publishers. 625 p.
- SWEENEY, B. W. y R. L. VANNOTE. 1978. Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: Two thermal equilibrium hypotheses. *Science* 200: 444-446.
- TAIT, C. K., J. L. LI; G. A. LAMBERTI; T. N. PEARSONS y H. W. LI. 1994. Relationships between riparian cover and the community structure of high desert streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13(1): 45-56.
- TATE, C. M. y J. S. HEINY. 1995. The ordination of benthic invertebrate communities in the South Platte River Basin in relation to environmental factors. *Freshwater Biology* 33: 439-454.
- ter BRAAK, C. J. F. 1995. Ordenation. Pp. 91-173. En: Jongman et al (eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge, University Press. 299 p.
- TOWNSEND, C. R.; C. J. ARBUCKLE; T. A. CROWL y M. R. SCARSBROOK. 1997. The relationship between land use and physicochemistry, food resources and macroinvertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach. *Freshwater Biology*, 37:177-191.
- TOWNSEND, C. R.; A. G. HILDREW y J. FRANCIS. 1983. Community structure in some southern English stream: the influence of physicochemical factors. *Freshwater Biology* 13: 521-544.
- TRAVER, J. R. 1943. New Venezuelan may flies. *Boletin de Entomologia Venezolana* 2:(2): 79-98.
- TURCOTTE, P. y P. P. HARPER. 1982. The macro-invertebrate fauna of a small Andean stream. *Freshwater Biology* 12: 411-419.
- VANNOTE, R. L.; G. W. MINSHALL; K. W. CUMMINS; J. R. SEDELL, y C. E. CUSHING. 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- VANNOTE, R. L. y B. W. SWEENEY. 1980. Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *The American Naturalist* 115(5): 667-695.
- VINSON, M. R. y C. P. HAWKINS. 1998. Biodiversity of stream insects : Variation at Local, Basin, and Regional Scales. *Annual Review of Entomology* 43: 271-293.

- VIVAS, L. 1992. Los Andes Venezolanos. Academia Nacional de la Historia. Caracas. 250 p.
- WALLACE, J. B. y N. H. ANDERSON. 1996. Habitat, Life History, and Behavioural Adaptations of Aquatic Insects. Pgs: 41-73. En: Merrit, R. W. y K. W. Cummins (eds.). An Introduction to the Aquatic insects of North America. Third edition. Kendall/Hunt Publishing Company. 862 p.
- WALLACE, J. B. y J. W. GRUBAUGH. 1996. Transport and storage of FPOM. Págs.: 191-215. En: Methods in Stream Ecology. Hauer, F. R. y G. A. Lamberti (eds.). Academic Press, Inc. 274 p.
- WARD, J. V. 1984. Ecological perspectives in the management of aquatic insect habitat. Pp: 558-577. En: Resh, V. H. y D. M. Rosenberg (eds.). The ecology of aquatic insects. Praeger Publishers. New York. 625 p.
- WARD, J. V. y L. BERNER. 1980. Abundance and altitudinal distribution of Ephemeroptera in a Rocky Mountain stream. Pp: 169-177. En: Flannagan, J. F y K. E. Marshall (eds.) Advances in Ephemeroptera biology. Plenum Press, New York. 552 p.
- WARD, J. V. y J. A. STANFORD. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. Ann. Rev. Entomol. 27: 97-117.
- WARD, J. V. y J. A. STANFORD. 1983. The intermediate-disturbance hypothesis: an explication for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. Pp. 347-356. En: Fontaine T. D. y S. M. Bartell (eds.) Dynamics of lotic ecosystems. Ann. Arbor Science, Ann. Arbor, Michigan. 494 p.
- WELCH, P. S. 1948. Limnological Methods. M. Graw-Hill. Book Company. London. 381 p.
- WETZEL, R. G. 2001. Limnology. Lake and River Ecosystems. Third Edition. Academia Press. 1006 p.
- WIEDERHOLM, T. 1984. Responses of aquatic insects to environmental pollution. Pp: 508-517. En: Resh, V. H. y D. M. Rosenberg (eds.). The ecology of aquatic insects. Praeger Publishers. New York. 625 p.
- WISE, E. J. 1976. Studies on the Ephemeroptera of a Northumbrian river system. I. Serial distribution and relative abundance. Freshwater Biology 6: 363-372.
- WOHL, D. L., J. B. WALLACE y J. L. MEYER. 1995. Benthic macroinvertebrate community structure, function and production with respect to habitat type, reach and

drainage basin in the southern. Appalachians (U.S.A.). *Freshwater Biology* 34: 447-464

ZAZO, A. M. 1998. Marco conceptual y desarrollo metodológico para la caracterización y modelado de caudales de compensación en los ríos mediterráneos continentales (Río Lozoya, Cuenca del Río Tajo), España. Trabajo de Ascenso. Universidad Simón Bolívar. Venezuela. 350 p.

ZUÑIGA DE CARDOSO, M.; A. M. ROJAS DE HERNÁNDEZ y MOSQUERA DE AGUILERA, S. 1997. Biological aspects of Ephemeroptera in rivers of SouthWestern Colombia (South America). Pp: 261-268. En: Landolt P. y Sartori M. (eds.) Ephemeroptera y Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics. MTL. Fribourg.

APENDICES

Apéndice 1. Planilla para la evaluación de las condiciones físicas del hábitat acuático (tomado de Barbour *et al*, 1999)

Parámetro	Condición de la categoría			
	Óptimo	Subóptimo	Marginal	Pobre
1. Diversidad de sustratos disponibles para la epifauna	Más de 70% del sustrato es estable y puede ser colonizado por la epifauna (El trecho presenta una mezcla de piedras, troncos sumergidos o superficiales o cualquier otro sustrato estable)	Entre 40 y 70% del sustrato es estable. Además, existe un sustrato nuevo aun sin condiciones para ser habitado	Entre 20 y 40% del sustrato es estable. Frecuentemente perturbado o removido	Menos de un 20% del sustrato es estable. Ausencia de hábitats adecuados.
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
2. Cubrimiento del sustrato	Entre 0 y 25% de la superficie de rocas, piedras y grava esta rodeada de sedimento fino.	Entre 25 y 50 % de la superficie de rocas, piedras y grava rodeadas de sedimento fino	Entre 50 y 75% de la superficie de rocas, piedras y grava rodeadas de sedimento fino	Más de un 75% de la superficie de rocas, piedras y grava rodeadas de sedimento fino
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
3. Relación profundidad y velocidad	El trecho del río presenta las cuatro combinaciones siguientes: a) lento/profundo, b) lento/ bajo c) rápido/profundo d) rápido/bajo	Sólo tres combinaciones. La ausencia de rápido/bajo determina el menor puntaje	Sólo dos combinaciones. La ausencia de rápido/bajo y lento/bajo determina el menor puntaje	Una sola combinación presente. Usualmente lento/profundo)
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
4. Deposición de sedimentos	Ausencia de islas o bancos de arenas. Menos del 5% del fondo afectado por la deposición de sedimentos	Reciente y escasa formación de bancos de piedras, arena o sedimento fino. Entre el 5 y el 30% del fondo afectado por la deposición de sedimentos; ligera deposición en los pozos	Deposición moderada de grava, arena o sedimento fino sobre bancos viejos y nuevos. Entre 30 y 50% del fondo afectado. Sedimento sobre obstrucciones, constricciones y recodos. Moderada deposición en pozos.	Grandes depósitos de material fino. Muchos bancos. Mas del 50% del fondo cambia con frecuencia. Pozos casi ausentes debido a la gran deposición de sedimentos.
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
5. Estado del cauce de flujo	El nivel del agua alcanza la base de las márgenes y la exposición del sustrato de fondo es mínima.	El agua sólo cubre el 75% del cauce o menos del 25% del sustrato de fondo queda expuesto.	El nivel del agua cubre entre el 25 y 75% del cauce y queda expuesta la mayor parte del sustrato de los rápidos	Muy poca agua sobre el cauce y la mayoría como pozos.
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
6. Alteración del cauce	Ausencia o mínima presencia de canalización o dragado. Corriente con cauce normal.	Cierta canalización presente por puentes. Evidencia de canalización actual o pasada	Canalización extensiva. Diques u otras estructuras presentes en ambas márgenes. Entre el 40 y 80% del trecho del río canalizado y alterado.	Márgenes protegidas con gabiones o cemento. Mas del 80% del trecho del río canalizada y alterado. Los hábitats internos eliminados totalmente.
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
7. Frecuencia de rápidos	Ocurrencia de rápidos relativamente frecuente. La relación distancia entre rápidos y el ancho del río es < 7 (generalmente 5 o 7).	Ocurrencia de rápidos poco frecuente. La relación distancia entre rápidos y el ancho del río se encuentra entre 7 y 15.	Ocurrencia ocasional de rápidos. La relación distancia entre rápidos y el ancho del río se encuentra entre 15 y 25.	Por lo general el agua corre sin interrupción o rápidos muy bajos. La relación distancia entre rápidos y el ancho del río es mayor a 25.
Puntos:	20 19 18 17 16	15 14 13 12 11	10 9 8 7 6	5 4 3 2 1 0 0
8. Estabilidad de las Márgenes	Márgenes estables. Ausencia de erosión o desprendimientos. Poca posibilidad de problemas futuros. Menos del 5% de la margen esta afectada	Estabilidad moderada. Pequeñas áreas de erosión. Entre 5 y 30% de las márgenes del trecho tiene áreas de erosión.	Inestabilidad moderada Entre 30 y 60% de las márgenes del trecho tiene áreas de erosión. Posibilidad de fuerte erosión durante las crecidas.	Inestabilidad completa. Areas muy erosionadas. Frecuencia de áreas despejadas en trechos rectos y recodos. Entre 60 y 100% de las márgenes del trecho erosionadas.
Puntos:	Margen izquierda 10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0
Puntos:	Margen derecha 10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0
9. Vegetación protectora de las riberas	Más del 90% de las márgenes y la zona ribereña esta cubierta por vegetación nativa incluyendo árboles, arbustos, macrofitas. Vegetación tupida natural.	Entre el 70 y 90% de las márgenes cubiertas por vegetación nativa. Vegetación algo abierta.	Entre el 50 y 70% de las márgenes cubiertas por vegetación nativa. Vegetación abierta.	Menos del 50% de las márgenes cubiertas por vegetación nativa.
Puntos:	Margen izquierda 10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0
Puntos:	Margen derecha 10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0
10. Ancho de la vegetación ribereña	Extension de la vegetación ribereña mayor a 18 m y sin impacto antrópico.	Extension de la vegetación ribereña entre 12 y 18 m y un mínimo impacto antrópico	Extension de la vegetación ribereña entre 6 y 12 m y un impacto antrópico evidente.	Extension de la vegetación ribereña menor a 6 m. Poca o ninguna vegetación debido a un fuerte impacto antrópico.
Puntos:	Margen izquierda 10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0
Puntos:	Margen derecha 10 9	8 7 6	5 4 3	2 1 0
Total:				

Apéndice 2. Valores de las variables ambientales medidas en los 129 puntos de muestreo provenientes de los 51 cuerpos de agua de la cuenca media y alta del Río Chama estudiados en los años 1999, 2000 y 2001. Para cada sitio, los puntos de muestreo correspondientes a cada año se indican con las terminaciones 9, 0 y 1 respectivamente. Los ríos aparecen en un orden altitudinal.

RIO	PUNTO DE MUESTREO	VARIABLES AMBIENTALES																
		EXTERNAS AL CAUCE				HIDROLOGICAS						FISICO-QUIMICAS DEL AGUA						
		ALTI (msnm)	PEND (%)	HABIT (%)	COBER (%)	ANCCA (m)	PRFMED (m)	VELOC (m/seg)	CAUD (m3/seg)	ALTMAX (m)	LLEN (%)	MOS (ppm)	O2 (mg/L)	TEMP (°C)	pH	COND (µmhos/cm)	ALCA (mg/L CaCO3)	DUR (mg/L CaCO3)
Mifafi	Mif1	3735	5,0	76,0	0,0	2,20	0,07	0,30	0,04	0,43	42,7	3,90	8,00	5,0	7,4	37,80	31,00	25,06
Chama 1	Ch19	3605	13,0	74,0	0,0	3,76	0,22	0,43	0,28	0,71	69,7	1,55	8,40	10,0	6,9	60,00	14,00	23,27
	Ch10	3605	14,5	71,5	15,3	3,58	0,17	0,28	0,13	0,96	70,1	0,87	7,20	10,0	6,7	60,00	25,96	14,50
	Ch11	3605	9,5	61,5	12,5	2,87	0,10	0,06	0,01	0,51	53,7	4,50	7,20	10,0	7,2	34,90	26,00	23,27
El Banco	Ba9	3475	13,5	69,0	22,2	4,54	0,22	0,36	0,29	0,92	60,0	1,93	7,40	15,0	7,5	95,00	31,00	28,64
	Ba0	3475	12,0	66,5	7,2	5,41	0,20	0,70	0,60	0,54	80,8	2,47	7,70	8,5	6,5	50,00	30,43	11,00
	Ba1	3475	13,5	64,0	23,7	5,38	0,16	0,39	0,27	0,29	79,4	3,87	7,10	11,5	7,7	56,00	31,00	32,22
Los Buitres	Bu9	3465	7,5	72,0	15,0	2,95	0,16	0,35	0,13	0,62	86,1	1,48	8,00	9,0	7,3	50,00	14,00	25,06
	Bu0	3465	8,5	65,0	0,0	2,70	0,22	0,48	0,23	0,55	76,1	1,52	7,60	10,5	6,8	40,00	19,69	7,00
	Bu1	3465	9,0	61,5	3,6	2,93	0,15	0,37	0,13	0,53	54,5	4,17	7,95	8,5	7,4	39,20	23,00	24,17
Micarache	Mic0	3265	12,5	65,0	20,8	4,86	0,34	0,46	0,60	0,65	49,4	2,53	6,80	16,5	6,9	50,00	23,27	9,00
	Mic1	3265	9,5	64,5	30,8	6,20	0,22	0,43	0,46	0,66	69,6	4,73	7,80	10,0	7,6	39,80	21,00	23,27
Chama 2	Ch29	3220	6,5	58,0	0,0	5,75	0,16	0,49	0,36	0,73	79,6	3,78	8,80	15,0	8,4	135,00	33,00	41,17
	Ch20	3220	7,0	49,5	0,0	4,78	0,22	0,80	0,67	0,59	60,6	3,96	8,70	11,0	6,7	120,00	59,07	25,00
	Ch21	3220	7,0	63,0	0,0	4,63	0,18	0,36	0,24	0,47	64,2	6,83	8,70	7,5	7,6	98,60	53,00	62,65
Las Piñuelas	Piñu0	3215	6,0	67,5	12,1	4,15	0,21	0,42	0,29	0,53	47,6	1,55	7,80	12,0	6,8	40,00	19,69	9,00
	Piñu1	3215	6,0	61,5	7,5	7,69	0,16	0,44	0,44	0,47	63,4	3,73	7,45	15,0	7,7	42,10	26,00	23,27
La Bijinóz	Bi9	3180	9,5	54,0	21,0	2,22	0,14	0,52	0,13	0,56	56,9	3,55	8,50	14,5	7,7	45,00	12,00	21,48
	Bi0	3180	6,5	57,5	12,4	2,46	0,09	0,43	0,07	0,78	56,6	1,67	7,90	13,0	7,2	40,00	19,69	11,00
	Bi1	3180	3,5	56,5	16,5	2,40	0,11	0,34	0,07	0,49	49,4	4,50	8,20	10,0	7,4	35,10	21,00	18,80
La Toma 1	Tom19	3150	6,5	61,0	57,8	5,46	0,34	0,57	0,06	1,35	57,1	9,95	8,95	13,5	7,5	70,00	21,00	28,64
	Tom10	3150	13,5	59,0	10,7	5,78	0,27	0,75	0,92	0,52	69,8	2,12	7,25	13,5	6,6	50,00	28,64	11,00
	Tom11	3150	13,0	59,5	19,4	5,93	0,19	0,53	0,48	0,64	79,1	4,87	7,95	8,0	7,9	56,30	28,00	34,01
Saisai	SS9	2985	7,0	48,0	43,8	2,88	0,10	0,19	0,05	1,14	18,9	1,98	7,80	13,0	6,9	60,00	14,00	19,69
	SS0	2985	7,0	58,0	12,5	2,38	0,11	0,29	0,06	0,57	40,0	2,12	8,15	10,0	6,0	60,00	28,64	11,00
	SS1	2985	8,5	43,0	29,3	1,77	0,11	0,02	0,00	0,60	30,6	3,13	7,30	14,5	7,5	60,70	20,00	26,85
El Royal	Roy9	2982	22,0	57,0	62,8	2,10	0,17	0,58	0,17	1,20	45,8	5,85	9,05	13,0	7,6	80,00	21,00	28,64
	Roy0	2982	15,5	53,5	68,8	1,23	0,08	0,18	0,02	0,51	37,3	5,16	8,50	9,0	6,5	70,00	26,85	13,00

Apéndice 2. Continuación...

RIO	PUNTO DE MUESTREO	VARIABLES AMBIENTALES																
		EXTERNAS AL CAUCE				HIDROLOGICAS						FISICO-QUIMICAS DEL AGUA						
		ALTI (msnm)	PEND (%)	HABIT (%)	COBER (%)	ANCCA (m)	PRFMED (m)	VELOC (m/seg)	CAUD (m3/seg)	ALTMAX (m)	LLEN (%)	MOS (ppm)	O2 (mg/L)	TEMP (°C)	pH	COND (µmhos/cm)	ALCA (mg/L CaCO3)	DUR (mg/L CaCO3)
Chama 3	Ch39	2960	3,5	42,0	3,7	5,66	0,23	0,58	0,60	1,52	23,1	2,83	7,95	13,5	7,4	150,00	40,00	42,07
	Ch30	2960	3,5	48,5	43,1	6,10	0,22	0,58	0,62	0,67	51,0	4,63	7,90	17,0	7,4	120,00	50,12	18,00
	Ch31	2960	3,0	48,5	23,5	5,37	0,24	0,53	0,56	0,84	48,4	4,60	7,90	10,5	7,8	99,30	43,00	51,91
El Mucujún 1	Mu19	2890	10,0	87,0	81,3	6,56	0,38	0,76	1,50	0,68	82,2	2,23	8,10	11,0	7,3	35,00	8,40	17,90
	Mu10	2890	7,5	83,5	66,5	6,61	0,35	0,69	1,28	0,65	81,0	2,47	8,30	12,0	6,7	40,00	20,59	11,00
	Mu11	2890	13,0	92,0	82,2	5,67	0,46	0,63	1,29	0,58	82,2	2,07	7,80	13,0	7,8	41,60	25,00	25,06
La Tapita	Ta9	2890	15,0	92,0	94,4	3,76	0,26	0,72	0,55	0,48	78,0	1,63	8,00	11,0	7,3	40,00	6,00	14,32
	Ta0	2890	10,5	83,5	100,0	3,45	0,17	0,45	0,21	0,32	69,0	2,17	8,60	9,5	6,5	50,00	28,64	10,00
	Ta1	2890	14,0	73,5	84,2	3,00	0,21	0,24	0,12	0,46	68,9	4,33	7,50	12,0	7,5	49,80	25,00	28,64
La Toma 2	Tom29	2870	16,0	68,0	21,9	0,41	0,25	0,59	0,63	0,95	41,0	2,18	7,25	14,5	7,7	95,00	23,00	30,43
	Tom20	2870	7,0	62,0	73,6	2,56	0,19	0,65	0,25	0,75	45,1	3,49	7,80	13,5	7,4	90,00	42,96	18,00
	Tom21	2870	7,0	61,5	58,8	2,23	0,14	0,46	0,12	0,41	41,4	3,77	7,80	10,0	7,5	84,20	38,00	48,33
La Carbonera-Moconoque	CarbMo0	2625	12,0	91,5	100,0	4,58	0,23	0,62	0,52	0,70	70,3	3,10	8,40	13,0	6,6	60,00	26,85	15,00
	CarbMo1	2625	6,0	89,5	84,1	3,13	0,30	0,60	0,45	0,43	70,6	4,47	8,20	11,5	7,7	63,20	31,00	28,64
La Caña	Cañ9	2500	10,5	65,0	40,0	3,91	0,29	0,70	0,63	0,68	59,6	6,20	7,70	14,0	7,2	40,00	9,80	21,48
	Cañ0	2500	13,5	59,5	37,9	3,50	0,16	0,67	0,30	0,37	58,3	3,00	7,60	17,0	6,8	40,00	18,81	10,00
	Cañ1	2500	10,5	58,5	39,1	3,23	0,08	0,26	0,05	0,45	66,7	1,50	7,92	14,0	7,6	41,10	22,00	19,69
Chama 4	Ch40	2420	2,5	52,5	21,4	15,63	0,25	0,79	2,47	0,64	41,6	4,99	8,40	13,3	7,1	110,00	56,39	24,00
	Ch41	2420	1,5	55,5	19,9	13,60	0,27	0,88	2,56	0,55	60,2	7,37	7,80	16,5	9,1	119,90	47,00	53,70
La Carbonera 1	Crb19	2315	10,5	73,0	78,9	3,17	0,24	0,98	0,61	0,68	66,7	2,05	8,10	12,5	7,1	40,00	10,10	19,69
	Crb10	2315	10,0	64,5	80,6	2,88	0,17	0,68	0,26	0,40	69,3	2,78	8,80	13,0	6,5	40,00	23,27	13,00
	Crb11	2315	14,0	76,0	52,9	2,23	0,12	0,64	0,13	0,37	55,3	1,20	8,20	14,0	7,6	50,20	31,00	26,85
El Robo 1	Ro19	2290	8,5	87,0	100,0	4,62	0,24	0,68	0,59	0,69	69,3	2,15	8,50	12,5	7,5	35,00	8,90	15,22
	Ro10	2290	13,5	86,5	83,1	2,96	0,27	0,75	0,49	0,58	39,7	2,38	8,55	12,0	6,9	40,00	17,90	11,00
	Ro11	2290	9,5	87,0	70,4	4,57	0,18	0,80	0,52	0,44	78,4	0,97	8,60	12,0	7,6	39,90	25,00	23,27
El Arado	Ar9	2250	6,5	74,0	86,4	3,63	0,23	0,58	0,39	0,71	58,8	1,68	8,30	14,0	7,3	25,00	6,60	14,32
	Ar0	2250	7,0	72,5	88,1	2,54	0,17	0,28	0,10	0,43	35,1	2,32	8,05	14,5	5,9	30,00	17,90	9,50
	Ar1	2250	7,0	68,5	88,8	3,18	0,19	0,28	0,14	0,31	84,00	0,73	8,40	16,0	7,5	34,60	21,00	17,90
La Cuesta 1	Cu19	2210	7,0	85,0	91,9	10,57	0,26	0,73	1,60	0,94	90,2	1,88	8,25	13,0	7,1	50,00	11,00	21,48
	Cu10	2210	11,0	84,0	95,1	5,40	0,26	0,65	0,74	0,57	59,8	2,17	8,20	12,0	6,7	50,00	25,96	14,00
	Cu11	2210	11,0	89,0	96,6	8,50	0,20	0,72	0,95	0,49	85,9	1,30	8,40	12,5	7,6	56,80	31,50	34,01

Apéndice 2. Continuación...

RIO	PUNTO DE MUESTREO	VARIABLES AMBIENTALES																
		EXTERNAS AL CAUCE				HIDROLOGICAS						FISICO-QUIMICAS DEL AGUA						
		ALTI (msnm)	PEND (%)	HABIT (%)	COBER (%)	ANCCA (m)	PRFMED (m)	VELOC (m/seg)	CAUD (m3/seg)	ALTMAX (m)	LLEN (%)	MOS (ppm)	O2 (mg/L)	TEMP (°C)	pH	COND (µmhos/cm)	ALCA (mg/L CaCO3)	DUR (mg/L CaCO3)
La Picón	Pi9	2200	14,5	87,0	92,9	5,24	0,17	0,72	0,50	0,60	63,1	2,20	8,25	13,5	7,4	50,00	12,00	22,38
	Pi0	2200	12,5	86,5	88,6	4,15	0,24	0,57	0,45	0,51	51,6	2,82	8,85	11,0	6,9	50,00	25,06	12,00
	Pi1	2200	13,0	88,5	95,9	3,88	0,24	0,78	0,57	0,48	72,6	2,77	8,30	12,0	7,5	51,50	27,00	26,85
El Oro	Or9	2189	7,0	90,0	99,4	8,87	0,33	0,72	1,70	0,92	78,6	2,28	8,60	12,0	7,2	30,00	14,00	14,32
	Or0	2189	8,0	86,5	97,5	7,48	0,30	0,65	1,18	0,40	69,1	2,08	9,20	10,5	6,8	30,00	16,11	105,00
	Or1	2189	9,5	89,5	96,6	7,08	0,37	0,48	1,00	0,66	91,2	3,50	8,90	12,0	7,4	34,90	23,00	19,69
El Cardenillo	Car9	2175	3,0	86,0	83,9	4,75	0,27	0,57	0,59	0,98	67,6	4,27	8,60	12,0	7,2	40,00	9,00	17,90
	Car0	2175	15,0	76,5	78,5	3,60	0,21	0,61	0,36	0,50	46,4	3,63	8,00	14,0	6,7	40,00	19,69	13,00
	Car1	2175	5,0	71,0	88,9	2,90	0,26	0,56	0,34	0,53	85,1	7,57	8,55	12,0	7,6	41,50	28,00	19,69
La Estiú	Es9	2160	11,0	87,0	76,9	4,28	0,28	0,82	0,77	0,81	55,0	2,90	7,90	16,0	7,2	50,00	12,00	18,80
	Es0	2160	6,5	73,0	72,9	4,59	0,29	0,53	0,56	0,68	58,3	5,27	7,90	13,5	6,3	50,00	25,06	13,00
	Es1	2160	16,5	67,5	78,2	3,69	0,14	0,38	0,16	0,29	82,0	4,43	7,80	16,0	7,9	70,50	40,00	33,12
El Granate	Gr9	2100	15,0	82,0	59,7	3,38	0,18	0,69	0,33	0,74	54,4	3,55	7,80	17,0	7,3	55,00	10,00	21,48
	Gr0	2100	14,5	70,5	49,3	3,33	0,14	0,60	0,23	0,51	31,8	2,80	7,90	15,5	6,7	50,00	23,27	15,00
	Gr1	2100	10,0	62,5	55,8	1,85	0,08	0,30	0,03	0,64	59,5	3,60	7,60	18,0	7,8	59,60	38,00	28,64
El Mucujún 2	Mu29	2065	3,0	64,0	17,5	25,98	0,24	0,83	4,18	0,64	98,7	2,38	7,90	18,0	7,4	65,00	13,80	29,54
	Mu20	2065	1,50	67,0	0,0	13,70	0,34	0,78	2,92	0,49	100,0	3,62	8,00	17,0	7,1	70,00	30,43	15,00
	Mu21	2065	2,0	77,0	6,9	11,67	0,34	0,82	2,62	0,45	64,6	5,50	8,40	17,0	8,0	65,10	32,50	33,12
La Carbonera 2	Crb29	2055	12,0	77,0	98,3	4,04	0,24	0,79	0,62	0,72	59,4	2,13	8,20	15,0	7,2	40,00	9,10	17,90
	Crb20	2055	11,5	73,0	100,0	3,44	0,15	0,61	0,25	0,33	45,3	2,40	8,20	15,0	6,7	40,00	19,69	12,00
	Crb21	2055	11,5	69,5	85,2	3,12	0,16	0,41	0,17	0,46	45,9	2,50	8,10	16,5	7,6	56,50	26,00	28,64
La Coromoto	Cor1	2005	11,5	70,5	26,4	6,58	0,31	0,92	1,49	0,45	69,2	2,87	8,10	17,0	7,7	44,20	21,00	19,69
El Robo 2	Ro29	2000	7,0	70,0	100,0	5,67	0,28	0,70	0,89	0,64	68,2	2,45	8,45	16,5	7,5	60,00	11,00	26,85
	Ro20	2000	6,5	60,0	100,0	3,76	0,19	0,75	0,42	0,41	55,3	2,20	8,10	16,0	7,0	60,00	25,96	14,00
	Ro21	2000	8,5	66,0	81,7	3,53	0,17	0,74	0,36	0,42	82,9	1,97	7,85	17,0	7,6	64,70	32,00	21,48
La Sucia 1	Su19	1935	7,0	75,0	94,8	4,82	0,25	1,03	0,97	0,72	82,3	3,65	8,25	16,5	7,3	50,00	11,00	24,17
	Su10	1935	6,0	72,5	66,3	3,69	0,28	0,80	0,67	0,51	49,9	3,82	8,65	14,0	6,7	50,00	26,85	16,00
	Su11	1935	7,0	78,0	46,3	4,16	0,21	0,75	0,52	0,49	83,5	5,47	8,80	12,5	7,7	54,20	38,00	32,22

Apéndice 2. Continuación...

RIO	PUNTO DE MUESTREO	VARIABLES AMBIENTALES																
		EXTERNAS AL CAUCE				HIDROLOGICAS						FISICO-QUIMICAS DEL AGUA						
		ALTI (msnm)	PEND (%)	HABIT (%)	COBER (%)	ANCCA (m)	PRFMED (m)	VELOC (m/seg)	CAUD (m3/seg)	ALTMAX (m)	LLEN (%)	MOS (ppm)	O2 (mg/L)	TEMP (°C)	pH	COND (µmhos/cm)	ALCA (mg/L CaCO3)	DUR (mg/L CaCO3)
La Fría 1	Fr19	1930	9,0	63,0	61,7	4,22	0,27	0,75	0,68	0,55	67,6	3,28	8,00	15,0	7,3	40,00	11,10	16,11
	Fr10	1930	11,5	65,0	46,5	4,11	0,22	0,89	0,64	0,44	57,8	4,75	8,55	14,0	7,0	40,00	24,17	16,00
	Fr11	1930	9,5	63,5	24,8	3,96	0,20	0,67	0,44	0,27	74,9	4,23	7,80	18,0	7,9	64,00	35,00	28,64
La Mucujún	Lmu9	1930	5,5	72,0	74,9	3,54	0,25	0,65	0,45	0,69	88,8	5,53	7,70	18,5	7,2	30,00	5,20	12,53
	Lmu0	1930	7,5	63,0	72,5	2,33	0,20	0,37	0,14	0,41	78,9	3,17	7,70	17,0	6,3	60,00	23,27	13,00
	Lmu1	1930	12,5	51,5	61,2	1,82	0,19	0,38	0,10	0,44	75,4	1,10	7,70	20,0	7,8	68,50	35,00	21,48
Albarregas	A19	1860	5,5	76,0	20,6	6,95	0,40	0,75	1,68	0,65	77,9	1,23	8,35	16,0	7,1	35,00	8,00	16,11
	A10	1860	5,5	56,5	41,7	7,28	0,35	0,89	1,80	0,49	66,3	2,27	7,70	17,0	7,3	40,00	19,69	9,00
	A11	1860	8,0	68,0	20,0	5,37	0,19	0,34	0,27	0,74	53,2	0,50	8,10	16,0	7,2	48,50	26,00	23,27
Mucunután	Mucun0	1825	9,0	63,0	75,3	7,73	0,35	0,82	1,78	0,52	83,7	4,28	7,70	16,5	6,5	40,00	15,22	12,00
	Mucun1	1825	9,0	63,0	43,9	5,80	0,33	0,80	1,24	0,63	73,9	4,33	7,90	18,0	7,6	44,20	25,00	19,69
La Cuesta 2	Cu29	1820	10,0	70,0	76,9	6,23	0,32	0,81	1,28	0,87	80,5	2,18	8,35	16,50	7,2	45,00	10,30	20,59
	Cu20	1820	6,0	73,5	92,5	6,46	0,31	0,90	1,43	0,43	90,2	1,81	8,00	16,0	6,6	50,00	26,85	13,50
	Cu21	1820	10,5	76,0	86,8	4,71	0,28	0,50	0,52	0,55	83,4	1,23	7,75	18,0	7,8	63,20	33,00	34,01
La Leona	Le9	1785	10,5	49,5	3,3	5,92	0,38	0,93	1,66	0,61	41,4	2,05	8,10	17,0	7,3	45,00	7,90	10,74
	Le0	1785	8,5	61,5	0,0	4,99	0,27	0,89	0,95	0,57	31,5	2,35	7,60	17,0	6,7	40,00	16,11	11,00
	Le1	1785	11,0	66,5	15,2	5,13	0,15	0,60	0,36	0,39	77,5	1,17	7,95	17,5	7,6	46,00	25,00	23,27
La Portuguesa 1	Po19	1775	11,0	82,0	87,8	7,63	0,28	0,88	1,48	0,48	92,8	1,70	8,55	15,0	7,5	45,00	12,10	27,75
	Po10	1775	11,5	80,0	97,9	5,23	0,14	0,68	0,41	0,27	63,0	2,37	7,70	16,0	7,3	50,00	25,96	14,00
	Po11	1775	10,0	69,0	91,1	2,28	0,18	0,59	0,20	0,73	29,9	0,87	8,15	18,0	7,6	60,50	47,00	37,59
La Mucuy	Muy9	1770	6,0	51,0	0,0	8,38	0,26	0,83	1,42	0,95	25,1	2,00	7,80	16,5	7,2	40,00	10,00	14,32
	Muy0	1770	5,5	54,5	0,0	8,30	0,31	1,00	2,02	0,55	25,5	1,42	8,00	17,5	6,7	40,00	17,90	11,00
	Muy1	1770	5,0	64,5	0,8	10,34	0,38	0,99	3,12	0,46	83,6	2,10	8,50	15,0	7,7	46,10	24,00	25,06
Chama 5	Ch50	1750	2,0	51,0	0,0	21,80	0,27	1,16	5,37	0,67	61,7	3,37	7,95	15,5	7,1	90,00	41,17	20,00
	Ch51	1750	7,5	48,0	0,0	16,11	0,28	0,66	2,35	1,00	42,2	4,33	7,40	21,0	7,8	86,60	46,00	46,54
Montalbán	Mon1	1650	12,0	75,5	56,9	4,17	0,20	0,45	0,30	0,70	66,7	0,93	7,80	20,0	7,8	78,60	43,00	44,75
San Jacinto 1	Sja1	1630	12,0	73,5	82,4	4,95	0,14	0,32	0,18	0,71	53,6	1,27	7,90	19,0	7,6	40,80	27,00	17,90
San Jacinto 2	Sja20	1525	7,5	66,0	89,6	3,75	0,27	1,02	0,82	0,47	59,3	2,42	8,80	17,0	7,3	30,00	12,53	9,00
La Fría 2	Fr21	1460	7,5	82,0	60,3	5,40	0,24	0,40	0,42	0,73	65,5	0,80	7,40	19,0	7,4	38,20	24,00	16,11
La Astillera	As0	1260	8,0	55,0	26,3	4,95	0,26	0,82	0,83	0,33	34,0	3,93	8,30	17,5	7,2	20,00	10,74	10,00
	As1	1260	7,5	69,5	43,8	6,29	0,16	0,75	0,59	0,49	57,6	1,60	8,25	19,0	7,2	38,90	27,50	20,59

Apéndice 2. Continuación...

RIO	PUNTO DE MUESTREO	VARIABLES AMBIENTALES																
		EXTERNAS AL CAUCE				HIDROLOGICAS						FISICO-QUIMICAS DEL AGUA						
		ALTI (msnm)	PEND (%)	HABIT (%)	COBER (%)	ANCCA (m)	PRFMED (m)	VELOC (m/seg)	CAUD (m3/seg)	ALTMAX (m)	LLEN (%)	MOS (ppm)	O2 (mg/L)	TEMP (°C)	pH	COND (µmhos/cm)	ALCA (mg/L CaCO3)	DUR (mg/L CaCO3)
La Portuguesa 2	Po29	1230	4,5	62,0	27,2	4,62	0,40	0,68	1,01	0,52	73,3	1,78	7,90	16,0	7,5	110,00	22,90	50,12
	Po20	1230	8,5	52,5	30,8	5,44	0,20	0,80	0,71	0,37	78,4	2,93	7,80	19,5	6,8	130,00	68,02	35,00
	Po21	1230	6,0	59,0	65,3	4,05	0,22	0,41	0,29	0,66	53,7	1,10	7,80	22,0	7,8	163,20	89,00	81,45
La Gavidia	Ga0	1115	5,5	74,5	78,1	3,41	0,20	0,93	0,50	0,32	69,6	4,52	8,70	19,0	7,3	40,00	17,90	17,00
	Ga1	1115	3,5	76,0	38,8	4,33	0,14	1,30	0,61	0,70	49,0	2,43	8,40	21,0	8,0	63,00	39,00	19,69
Ntra. Señora	Nse0	870	3,0	34,0	0,0	7,10	0,24	0,99	1,32	0,43	3,1	2,72	8,00	22,0	7,3	80,00	39,38	21,00
	Nse1	870	2,0	59,0	24,5	9,57	0,43	1,08	3,57	1,05	38,9	4,70	8,00	22,0	7,9	114,00	48,50	46,54
La Sucia 2	Su20	835	5,0	42,0	0,0	9,81	0,20	0,81	1,24	0,42	15,8	16,11	6,90	28,0	7,8	640,00	393,80	92,00
	Su21	835	2,0	50,0	24,4	3,80	0,11	0,48	0,16	0,28	44,2	1,70	7,50	30,0	8,2	880,00	154,00	519,10
Las Gonzáles	Gon0	830	1,5	74,5	51,0	11,08	0,32	0,92	2,57	0,45	82,3	3,67	7,80	25,0	7,7	220,00	139,62	56,00
	Gon1	830	2,0	60,0	56,6	9,00	0,16	0,36	0,42	0,49	66,4	2,53	7,90	27,0	8,5	467,80	173,00	245,23

Apéndice 3. Abundancia relativa (%) promedio de los 15 géneros de Ephemeroptera en los 129 puntos de muestreo provenientes de los 51 ríos estudiados en la cuenca media y alta del Río Chama durante los años 1999, 2000 y 2001. Para cada sitio, los puntos de muestreo correspondientes a cada año se indican con las terminaciones 9, 0 y 1 respectivamente.

Río	Punto de Muestreo	Altitud (msnm)	Baetodes	Camelobaetidius	Andesiops	Nanomis	Prebaetodes	Americabaetis	Mayobaetis	Leptohyphes	Tricorythodes	Haplohyphes	Lachlania	Thraulodes	Farrodes	Guajiroilus	Falleon
Mifafi	Mifl	3735	0,47	-	2,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chama 1	Ch19	3605	0,09	-	0,36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch10	3605	0,22	-	1,17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch11	3605	-	-	23,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Banco	Ba9	3475	1,58	-	0,86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ba0	3475	2,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ba1	3475	0,23	-	0,72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Los Buitres	Bu9	3465	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Bu0	3465	0,26	-	0,86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Bu1	3465	0,08	-	0,22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Micarache	Mic0	3265	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Mic1	3265	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chama2	Ch29	3220	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch20	3220	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch21	3220	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Las Piñuelas	Piñu0	3215	1,33	-	2,62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Piñu1	3215	0,79	-	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Bijinóz	Bi9	3180	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Bi0	3180	-	-	2,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Bi1	3180	-	-	0,52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Toma 1	Tom19	3150	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tom10	3150	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tom11	3150	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saisai	SS9	2985	6,46	-	0,77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	SS0	2985	2,17	-	4,47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	SS1	2985	0,70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Royal	Roy9	2982	-	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Roy0	2982	0,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chama3	Ch39	2960	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch30	2960	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch31	2960	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Tapita	Ta9	2890	3,35	-	15,27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,29	-	-
	Ta0	2890	2,62	-	60,01	-	-	-	-	0,99	-	-	-	-	5,41	-	-
	Ta1	2890	1,57	-	21,66	-	-	-	-	4,17	-	-	-	-	11,19	-	-
El Mucujún 1	Mu19	2890	1,28	-	8,26	-	-	-	-	-	0,11	-	-	-	0,25	-	-
	Mu10	2890	8,84	-	27,57	-	-	-	-	0,35	-	-	-	-	0,35	-	-
	Mu11	2890	1,93	-	0,93	-	-	-	-	0,08	-	-	-	-	-	-	-
La Toma 2	Tom29	2870	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tom20	2870	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tom21	2870	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Apéndice 3. Continuación...

Río	Punto de Muestreo	Altitud (msnm)	Baetodes	Camelobaetidiids	Andesiops	Nanomis	Prebaetodes	Americabaetis	Mayobaetis	Leptohyphes	Tricorythodes	Haplohyphes	Lachania	Thrautodes	Farrodes	Guajirolus	Fallecon
Carbonera-Moconoque	CarbMo0	2625	2,65	-	1,96	-	-	0,10	-	0,74	-	-	7,91	-	0,16	-	-
	CarbMo1	2625	4,10	-	0,44	-	-	-	-	0,14	-	-	2,29	-	-	-	-
La Caña	Cañ9	2500	10,75	-	10,04	-	-	0,12	-	0,15	-	-	-	1,19	0,15	-	-
	Cañ0	2500	29,50	-	2,98	-	-	0,25	-	2,87	-	0,87	-	1,78	-	-	-
	Cañ1	2500	0,18	-	-	-	-	10,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chama 4	Ch40	2420	-	7,23	0,12	-	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch41	2420	0,08	-	-	-	-	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Carbonera 1	Crb19	2315	11,34	-	0,08	-	1,20	-	-	45,80	-	0,16	0,27	9,59	0,20	-	-
	Crb10	2315	6,50	-	-	-	1,06	-	0,07	59,79	-	-	0,72	8,93	-	-	-
	Crb11	2315	9,76	-	0,53	-	-	-	-	33,18	-	-	1,33	2,86	-	-	-
El Robo 1	Ro19	2290	35,63	-	2,52	-	0,18	-	-	26,63	-	-	0,12	5,53	0,17	-	-
	Ro10	2290	41,53	-	5,09	-	-	-	-	11,25	-	-	-	1,62	-	-	-
	Ro11	2290	50,57	-	1,08	-	0,71	-	-	11,48	-	-	0,73	0,79	-	-	-
El Arado	Ar9	2250	41,74	-	0,08	-	-	-	-	0,27	-	-	-	-	-	-	-
	Ar0	2250	66,58	-	-	-	-	-	-	0,98	-	-	-	-	-	-	-
	Ar1	2250	37,02	-	-	-	-	1,10	-	0,17	-	-	-	-	-	-	-
La Cuesta 1	Cu19	2210	33,68	-	1,32	0,09	1,65	-	-	20,77	0,38	0,50	-	9,92	0,09	-	-
	Cu10	2210	27,21	-	0,89	-	0,28	-	-	18,35	3,12	0,18	-	7,90	-	-	-
	Cu11	2210	46,83	-	0,07	0,09	0,16	0,37	-	5,41	0,69	0,07	-	6,70	-	-	-
La Picón	Pi9	2200	8,35	-	4,69	-	1,82	-	0,21	14,23	-	-	-	4,58	-	-	-
	Pi0	2200	27,23	-	10,16	-	4,57	-	0,15	6,30	-	-	-	9,92	-	-	-
	Pi1	2200	5,77	-	8,14	-	3,47	-	0,23	6,99	1,13	-	-	11,94	-	-	-
El Oro	Or9	2189	59,93	-	5,38	-	0,42	-	-	2,49	-	-	-	0,99	-	-	-
	Or0	2189	35,31	-	12,31	-	0,26	-	-	8,07	-	-	-	18,55	-	-	-
	Or1	2189	12,55	-	5,68	-	-	0,57	-	14,02	4,04	-	-	34,16	-	-	-
El Cardenillo	Car9	2175	28,59	-	4,24	-	0,11	0,78	-	2,86	-	-	-	0,08	0,08	-	-
	Car0	2175	0,57	1,64	2,11	-	0,17	1,31	-	18,52	0,17	0,36	-	-	-	-	-
	Car1	2175	13,94	-	1,18	-	-	10,58	-	7,22	0,72	0,46	-	-	-	-	-
La Estií	Es9	2160	56,35	-	0,04	0,09	-	1,28	-	0,57	-	-	-	-	-	-	-
	Es0	2160	0,21	0,15	-	0,44	-	6,26	-	0,57	-	-	-	-	-	-	-
	Es1	2160	-	-	-	0,65	-	2,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Granate	Gr9	2100	32,24	-	0,27	-	-	1,29	-	0,55	-	-	-	-	-	-	-
	Gr0	2100	3,07	-	4,15	3,49	0,48	3,56	-	21,69	-	-	-	0,92	-	-	-
	Gr1	2100	4,52	-	0,16	0,33	-	11,06	-	2,43	-	-	-	-	-	-	-
El Mucujún 2	Mu29	2065	0,34	0,10	-	-	-	-	-	-	-	0,12	-	-	-	-	-
	Mu20	2065	60,71	0,34	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	-	-	-	-
	Mu21	2065	-	-	-	-	-	-	-	0,25	-	-	-	-	-	-	-
La Carbonera 2	Crb29	2055	43,39	-	-	-	-	0,18	-	1,25	-	-	-	-	-	-	-
	Crb20	2055	28,39	-	-	-	-	-	-	1,68	-	-	-	-	-	-	-
	Crb21	2055	5,09	-	-	-	-	2,08	-	0,70	-	-	-	-	-	-	-
La Coromoto	Cor1	2005	51,99	-	0,48	1,08	-	3,47	-	0,24	0,17	-	-	-	-	-	-

Apéndice 3. Continuación...

Río	Punto de Muestreo	Altitud (msnm)	Baetodes	Camelobaetidius	Andesiops	Nanomis	Prebaetodes	Americabaetis	Mayobaetis	Leptohyphes	Tricorythodes	Haplohyphes	Lachlania	Thraulodes	Farodes	Guajirulus	Falleon
El Robo 2	Ro29	2000	70,80	-	-	-	-	0,28	-	0,52	0,09	-	0,09	0,11	0,18	-	-
	Ro20	2000	4,13	-	-	-	-	1,04	-	3,59	-	-	-	-	-	-	-
	Ro21	2000	-	-	-	-	-	0,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Sucia 1	Su19	1935	27,97	-	0,48	-	-	0,38	-	5,23	-	-	0,09	-	-	-	-
	Su10	1935	31,43	-	3,12	-	0,72	0,23	-	9,64	-	-	-	1,43	0,38	-	-
	Su11	1935	20,25	-	0,86	-	-	7,50	-	16,83	-	-	0,23	-	-	-	-
La Mucujún	Lmu9	1930	28,92	-	-	-	-	0,65	-	0,14	-	-	-	-	0,07	-	-
	Lmu0	1930	7,54	-	-	-	-	0,76	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Lmu1	1930	0,51	0,25	-	1,06	-	4,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Fria 1	Fr19	1930	13,95	-	5,69	-	-	-	-	6,30	-	-	-	-	-	-	-
	Fr10	1930	50,90	-	0,68	3,24	2,57	-	-	6,68	-	-	0,21	0,84	-	-	-
	Fr11	1930	23,14	-	-	9,70	-	2,12	-	4,93	-	-	-	0,09	-	-	-
Albarregas	Al9	1860	23,02	-	0,57	0,83	0,11	-	-	31,03	0,15	0,24	-	1,74	-	-	-
	Al0	1860	30,52	0,08	1,72	0,13	-	0,08	-	32,73	0,29	-	-	0,22	-	-	-
	Al1	1860	7,37	4,05	-	0,71	-	0,51	-	23,09	0,11	-	-	0,13	-	-	-
La Mucunután	Mucun0	1825	13,12	-	4,84	-	-	0,87	-	0,97	-	-	-	-	-	-	-
	Mucun1	1825	1,05	-	-	-	-	0,87	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-
La Cuesta 2	Cu29	1820	63,34	0,25	-	-	-	0,79	-	0,10	-	-	-	-	-	-	-
	Cu20	1820	72,14	0,12	-	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-
	Cu21	1820	9,91	-	-	-	-	0,23	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Leona	Le9	1785	56,18	-	5,22	0,33	0,99	-	-	1,97	-	-	-	4,53	-	-	-
	Le0	1785	19,87	-	13,74	1,74	-	-	-	1,88	0,44	-	-	11,57	-	-	-
	Le1	1785	8,55	1,84	7,78	13,92	0,54	9,86	-	1,50	0,06	-	-	3,52	-	-	-
La Portuguesa 1	Po19	1775	32,44	-	0,20	-	-	-	0,24	0,14	-	-	-	-	-	-	-
	Po10	1775	48,35	-	-	-	-	-	-	0,62	-	0,40	-	-	-	-	-
	Po11	1775	11,76	-	-	-	-	-	-	0,73	-	-	-	-	-	-	-
La Mucuy	Muy9	1770	83,42	1,08	2,60	3,95	0,02	0,36	-	0,65	-	-	-	0,20	-	-	-
	Muy0	1770	14,95	22,68	15,72	17,77	-	7,89	-	3,64	-	-	-	0,40	-	-	-
	Muy1	1770	2,87	11,85	0,29	5,13	-	2,93	-	0,41	-	-	-	-	-	-	-
Chama 5	Ch50	1750	57,85	2,11	-	2,69	0,05	1,74	-	0,44	-	-	-	-	-	-	-
	Ch51	1750	17,51	4,16	-	2,31	-	2,99	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-
Montalbán	Mon1	1650	0,29	-	-	0,88	0,09	0,36	-	2,00	0,11	0,15	-	-	-	-	-
San Jacinto 1	Sja1	1630	4,16	-	-	-	0,62	-	-	1,17	-	-	-	4,11	-	-	-
San Jacinto 2	Sja0	1525	26,63	-	-	-	0,09	-	-	2,99	-	-	-	-	-	-	-
La Fria 2	Fr21	1460	25,67	0,13	-	1,30	0,27	0,13	-	12,57	-	-	-	1,43	-	-	-
La Astillera	As0	1260	50,83	9,17	-	2,90	0,58	0,12	0,18	14,40	-	-	-	0,41	-	-	-
	As1	1260	22,95	-	-	2,71	0,62	0,37	-	7,80	0,10	-	0,16	0,32	-	-	-
La Portuguesa 2	Po29	1230	22,69	11,80	-	0,75	-	0,70	-	17,02	-	-	-	0,57	-	-	-
	Po20	1230	62,69	8,35	-	0,12	-	0,78	-	1,46	-	-	-	-	-	-	-
	Po21	1230	0,27	20,97	-	0,08	-	0,10	-	27,14	-	-	-	3,43	-	-	-

Apéndice 3. Continuación...

Sitio	Punto de Muestreo	Altitud (msnm)	Baetodes	Camelobaetidius	Andestops	Nanomis	Prebaetodes	Americabaetis	Mayobaetis	Leptohyphes	Tricorythodes	Haplohyphes	Lachlania	Thraulodes	Farrodes	Guajirotus	Fallecon
La Gavidia	Ga0	1115	30,84	21,96	-	1,20	-	0,58	0,31	14,01	-	-	2,09	1,17	-	-	-
	Ga1	1115	34,01	11,65	-	8,73	0,22	5,25	-	5,11	-	-	0,11	0,65	-	-	-
Ntra Señora	Nse0	870	44,57	35,78	-	0,11	0,05	-	-	4,12	-	-	-	0,65	-	-	0,18
	Nse1	870	45,58	12,01	-	0,28	-	-	-	5,75	-	-	-	-	-	0,82	6,10
La Sucia 2	Su20	835	19,98	0,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	1,19
	Su21	835	17,77	-	-	-	-	-	-	1,11	1,11	-	-	-	-	-	2,71
Las González	Gon0	830	17,69	48,82	-	0,26	-	-	-	11,39	-	-	-	7,75	-	0,80	-
	Gon1	830	15,94	4,93	-	-	-	-	-	4,32	-	-	-	7,42	-	5,13	8,14

Apéndice 4. Valores promedios por muestra de la abundancia relativa y de la diversidad genérica (riqueza, N_1 y N_2 de Hill y equidad) de los Ephemeroptera en 115 puntos de muestreo provenientes de 46 ríos estudiados en la cuenca media y alta del Río Chama, durante los años 1999, 2000 y 2001. Para cada sitio los puntos de muestreo correspondientes a cada año se indican con las terminaciones 9, 0 y 1 respectivamente.

Río	Punto de muestreo	Altitud (msnm)	Unidad Ecológica	Número de individuos	Abundancia relativa (%)	Riqueza genérica	N_1	N_2	Equidad ($G_{2,1}$)
Mifafi	Mif1	3735	Páramo	1,7	2,50	1,33	1,33	1,33	0,33
Chama 1	Ch19	3605	Páramo	1,2	0,45	0,60	0,60	0,60	0,00
	Ch10	3605	Páramo	1,7	1,39	1,33	1,30	1,27	0,21
	Ch11	3605	Páramo	34,3	23,10	1,00	1,00	1,00	0,00
El Banco	Ba9	3475	Páramo	4,6	2,44	1,80	1,73	1,68	0,62
	Ba0	3475	Páramo	1,0	2,10	0,67	0,67	0,67	0,00
	Ba1	3475	Páramo	0,7	0,95	0,67	0,67	0,67	0,00
Los Buitres	Bu9	3465	Páramo	0,2	0,20	0,20	0,20	0,20	0,00
	Bu0	3465	Páramo	1,7	1,14	1,33	1,30	1,27	0,00
	Bu1	3465	Páramo	0,7	0,31	0,67	0,67	0,67	0,00
Las Pinuelas	Piñu0	3215	Páramo	8,0	3,95	1,67	1,51	1,41	0,32
	Piñu1	3215	Páramo	0,7	0,88	0,67	0,67	0,67	0,00
La Bijinóz	Bi9	3180	Páramo	0,2	0,04	0,20	0,20	0,20	0,00
	Bi0	3180	Páramo	5,7	2,00	1,00	1,00	1,00	0,00
	Bi1	3180	Páramo	0,7	0,52	0,67	0,67	0,67	0,00
SaiSai	SS9	2985	Selva Nublada	19,2	7,23	2,00	1,38	1,22	0,19
	SS0	2985	Selva Nublada	18,3	6,64	2,00	1,85	1,75	0,62
	SS1	2985	Selva Nublada	0,7	0,70	0,67	0,67	0,67	0,00
El Royal	Roy9	2982	Selva Nublada	0,2	0,07	0,20	0,20	0,20	0,00
	Roy0	2982	Selva Nublada	0,3	0,14	0,33	0,33	0,33	0,00
El Mucujún 1	Mu19	2890	Selva Nublada	24,4	9,90	2,00	1,52	1,40	0,29
	Mu10	2890	Selva Nublada	67,7	37,11	2,67	1,81	1,60	0,36
	Mu11	2890	Selva Nublada	3,3	2,95	2,00	1,76	1,60	0,34
La Tapita	Ta9	2890	Selva Nublada	35,8	23,91	3,00	2,34	2,06	0,46
	Ta0	2890	Selva Nublada	149,3	69,03	4,00	1,65	1,32	0,12
	Ta1	2890	Selva Nublada	29,0	38,59	3,00	2,44	2,17	0,51
La Carbonera-Moconoque	CarbMo0	2625	Selva Nublada	31,3	13,52	4,00	2,61	2,17	0,38
	CarbMo1	2625	Selva Nublada	18,7	6,97	2,67	2,17	1,98	0,58
La Caña	Cañ9	2500	Selva Nublada	24,2	22,40	3,20	2,39	2,15	0,52
	Cañ0	2500	Selva Nublada	61,0	38,24	5,00	2,63	2,15	0,22
	Cañ1	2500	Selva Nublada	12,3	10,32	1,33	1,06	1,03	0,03
Chama 4	Ch40	2420	Selva Nublada	20,3	7,42	1,67	1,29	1,22	0,18
	Ch41	2420	Selva Nublada	1,0	0,17	1,00	1,00	1,00	0,00
La Carbonera 1	Crb19	2315	Selva Nublada	96,6	68,63	4,60	2,46	2,00	0,30
	Crb10	2315	Selva Nublada	333,7	77,07	5,33	2,09	1,61	0,17
	Crb11	2315	Selva Nublada	152,0	47,66	4,67	2,37	1,88	0,27
El Robo 1	Ro19	2290	Selva Nublada	92,2	70,79	4,40	2,76	2,34	0,42
	Ro10	2290	Selva Nublada	62,3	59,49	3,67	2,39	1,96	0,29
	Ro11	2290	Selva Nublada	172,7	65,35	5,33	2,05	1,60	0,19

Apéndice 4. Continuación...

Río	Punto de muestreo	Altitud (msnm)	Unidad Ecológica	Número de individuos	Abundancia relativa (%)	Riqueza genérica	N1	N2	Equidad (G2,1)
El Arado	Ar9	2250	Selva Nublada	71,8	42,10	1,60	1,04	1,01	0,02
	Ar0	2250	Selva Nublada	65,0	67,56	1,33	1,09	1,04	0,04
	Ar1	2250	Selva Nublada	50,0	38,29	2,00	1,24	1,14	0,11
La Cuesta 1	Cu19	2210	Selva Nublada	200,2	68,40	6,60	3,25	2,63	0,36
	Cu10	2210	Selva Nublada	169,7	57,93	5,33	2,93	2,47	0,40
	Cu11	2210	Selva Nublada	205,3	60,39	5,67	2,07	1,66	0,21
La Picón	Pi9	2200	Selva Nublada	29,4	33,89	4,60	3,52	3,09	0,50
	Pi0	2200	Selva Nublada	111,7	58,33	5,33	3,83	3,09	0,38
	Pi1	2200	Selva Nublada	63,3	37,69	6,00	4,71	4,14	0,54
El Oro	Or9	2189	Selva Nublada	104,2	69,22	4,40	1,67	1,33	0,12
	Or0	2189	Selva Nublada	284,0	74,50	4,67	3,38	2,99	0,52
	Or1	2189	Selva Nublada	130,0	71,04	5,00	3,27	2,80	0,47
El Cardenillo	Car9	2175	Selva Nublada	101,4	36,72	4,60	2,13	1,62	0,16
	Car0	2175	Selva Nublada	42,3	24,85	5,67	2,72	1,89	0,14
	Car1	2175	Selva Nublada	53,7	34,11	4,33	3,12	2,72	0,49
La Estití	Es9	2160	Selva Nublada	212,4	58,33	3,20	1,20	1,08	0,06
	Es0	2160	Selva Nublada	12,7	7,63	2,67	1,73	1,43	0,23
	Es1	2160	Selva Nublada	4,7	2,77	1,67	1,52	1,43	0,33
El Granate	Gr9	2100	Selva Nublada	92,6	34,35	3,80	1,37	1,16	0,07
	Gr0	2100	Selva Nublada	190,3	37,36	7,00	3,81	2,69	0,21
	Gr1	2100	Selva Nublada	24,0	18,51	3,33	2,38	2,06	0,51
El Mucujún 2	Mu29	2065	Selva Nublada	1,0	0,56	0,80	0,78	0,76	0,21
	Mu20	2065	Selva Nublada	150,0	61,13	2,00	1,04	1,01	0,02
	Mu21	2065	Selva Nublada	0,3	0,25	0,33	0,33	0,33	0,00
La Carbonera 2	Crb29	2055	Selva Nublada	60,0	44,82	1,80	1,18	1,10	0,10
	Crb20	2055	Selva Nublada	49,7	30,07	1,67	1,24	1,13	0,11
	Crb21	2055	Selva Nublada	14,7	7,87	3,00	2,38	2,12	0,47
La Coromoto	Cor1	2005	Selva Nublada	239,7	57,42	5,00	1,59	1,29	0,10
El Robo 2	Ro29	2000	Selva Nublada	139,2	72,08	3,20	1,11	1,04	0,04
	Ro20	2000	Selva Nublada	4,0	8,76	1,67	1,61	1,56	0,46
	Ro21	2000	Selva Nublada	0,3	0,11	0,33	0,33	0,33	0,00
La Sucia 1	Su19	1935	Selva Nublada	62,8	34,14	3,40	1,82	1,53	0,25
	Su10	1935	Selva Nublada	124,3	46,96	6,00	2,87	2,30	0,28
	Su11	1935	Selva Nublada	75,7	45,67	4,00	2,62	2,33	0,52
La Fría 1	Fr19	1930	Selva Nublada	5,0	25,94	1,80	1,70	1,64	0,58
	Fr10	1930	Selva Nublada	226,0	65,11	6,33	2,37	1,72	0,13
	Fr11	1930	Selva Nublada	139,3	39,97	4,00	2,71	2,45	0,45
La Mucujún	Lmu9	1930	Selva Nublada	71,2	29,79	2,20	1,28	1,14	0,06
	Lmu0	1930	Selva Nublada	12,3	8,31	1,33	1,15	1,09	0,08
	Lmu1	1930	Selva Nublada	11,7	6,15	2,33	1,82	1,64	0,50
Albarregas	Al9	1860	Selva Nublada	92,6	57,68	4,80	2,52	2,20	0,47
	Al0	1860	Selva Nublada	198,3	65,75	5,33	2,26	1,98	0,45
	Al1	1860	Selva Nublada	97,0	35,97	5,33	2,37	1,88	0,23

Apéndice 4. Continuación...

Río	Punto de muestreo	Altitud (msnm)	Unidad Ecológica	Número de individuos	Abundancia relativa (%)	Riqueza genérica	N1	N2	Equidad (G2,1)
La Mucunután	Mucun0	1825	Selva Nublada	27,3	19,80	3,33	2,39	2,03	0,42
	Mucun1	1825	Selva Nublada	4,7	1,96	2,00	1,88	1,79	0,40
La Cuesta 2	Cu29	1820	Selva Nublada	125,0	64,48	2,40	1,10	1,04	0,04
	Cu20	1820	Selva Nublada	197,7	72,39	1,67	1,02	1,01	0,02
	Cu21	1820	Selva Nublada	7,7	10,14	1,33	1,19	1,13	0,10
La Leona	Le9	1785	Selva Nublada	73,2	69,22	4,60	2,03	1,51	0,12
	Le0	1785	Selva Nublada	47,3	49,24	5,00	3,61	3,13	0,49
	Le1	1785	Selva Nublada	389,3	47,57	8,33	4,67	3,60	0,35
La Portuguesa 1	Po19	1775	Selva Nublada	29,4	33,02	1,60	1,09	1,04	0,05
	Po10	1775	Selva Nublada	198,7	49,36	2,33	1,19	1,08	0,05
	Po11	1775	Selva Nublada	22,3	12,49	2,00	1,42	1,30	0,25
La Mucuy	Muy9	1770	Selva Nublada	744,0	92,28	6,60	1,55	1,23	0,06
	Muy0	1770	Selva Nublada	77,3	83,06	6,33	5,09	4,48	0,55
	Muy1	1770	Selva Nublada	63,3	23,48	5,67	3,56	2,91	0,39
Chama 5	Ch50	1750	Selva Nublada	472,7	64,88	5,33	1,53	1,23	0,07
	Ch51	1750	Selva Nublada	147,0	27,02	4,33	2,79	2,31	0,34
Montalbán	Mon1	1650	Bosques Bajos	18,3	3,88	4,67	3,23	2,64	0,34
San Jacinto 1	Sja11	1630	Bosques Bajos	15,3	10,06	3,33	2,96	2,73	0,64
San jacinto 2	Sja20	1525	Bosques Bajos	93,7	29,71	2,33	1,49	1,33	0,26
La Fría 2	Fr21	1460	Bosques Bajos	74,0	41,50	4,67	2,75	2,28	0,38
La Astillera	As0	1260	Bosques Bajos	605,7	78,60	6,67	2,65	2,04	0,23
	As1	1260	Bosques Bajos	80,7	35,03	5,00	2,52	2,05	0,34
La Portuguesa 2	Po29	1230	Bosques Bajos	117,0	53,53	4,80	3,12	2,78	0,54
	Po20	1230	Bosques Bajos	288,3	73,39	4,33	1,65	1,35	0,15
	Po21	1230	Bosques Bajos	157,3	51,98	4,00	2,34	2,16	0,58
La Gavidia	Ga0	1115	Bosques Bajos	271,7	72,16	7,00	3,70	3,07	0,42
	Ga1	1115	Bosques Bajos	210,3	65,73	6,33	3,84	3,14	0,38
Ntra. Señora	Nse0	870	Bosques Bajos	320,0	85,45	4,67	2,42	2,20	0,54
	Nse1	870	Bosques Bajos	392,7	70,54	4,67	2,66	2,13	0,27
La Sucia 2	Su20	835	Bosques Bajos	62,7	21,71	2,00	1,35	1,22	0,16
	Su21	835	Bosques Bajos	17,0	22,71	2,33	1,79	1,59	0,40
Las González	Gon0	830	Bosques Bajos	249,3	86,72	5,67	3,16	2,65	0,38
	Gon1	830	Bosques Bajos	40,7	45,87	5,67	4,14	3,39	0,40

Apéndice 5. Valores promedios del ancho cefálico (mm) de las ninfas maduras de Ephemeroptera para todo el orden y para los 15 géneros estudiados en los 78 puntos de muestreo correspondientes a los años 2000 (terminación 0) y 2001 (terminación 1), en la cuenca media y alta del río Chama. Se indica además el porcentaje de ocurrencia y total de ninfas maduras en el área de estudio. (*) = valor de un solo individuo. (-) = ausencia de ninfas maduras.

Río	Puntos de muestreo	Altitud	Total Ephemeroptera	<i>Baetodes</i>	<i>Leptohyphes</i>	<i>Andesiops</i>	<i>Americabaetis</i>	<i>Thraulodes</i>	<i>Nanomis</i>	<i>Camelobaetis</i>	<i>Prebaetodes</i>	<i>Tricorythodes</i>	<i>Lachania</i>	<i>Farrodes</i>	<i>Haplhyphes</i>	<i>Mayobaetis</i>	<i>Falleon</i>	<i>Guajirolus</i>
Chama 1	Ch10	3605	1,21	-	-	1,21*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ch11	3605	1,17	-	-	1,17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Banco	Ba0	3475	0,97	0,97*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Las Piñuelas	Piñu0	3215	1,03	1,03*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Bijinóz	Bi0	3180	1,19	-	-	1,19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SaiSai	SS0	2985	1,36	0,97*	-	1,38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	SS1	2985	1,39	-	-	1,39*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Royal	Roy0	2982	1,21	1,21*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Tapita	Ta0	2890	1,30	1,06	1,29	1,33	-	-	-	-	-	-	-	1,43	-	-	-	-
	Ta1	2890	1,22	0,93	1,23	1,33	-	-	-	-	-	-	-	1,16	-	-	-	-
El Mucujún 1	Mu10	2890	1,22	1,17	-	1,35	-	-	-	-	-	-	-	1,51	-	-	-	-
	Mu11	2890	1,07	1,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Carbonera-Moconoque	CarbMo0	2625	1,68	1,21	1,35	1,41	1,09*	-	-	-	-	-	2,24	1,45*	-	-	-	-
	CarbMo1	2625	1,41	1,18	1,33*	1,19	-	-	-	-	-	-	2,07	-	-	-	-	-
La Caña	Cañ0	2500	1,20	1,14	1,16	-	-	2,06	-	-	-	-	-	-	1,21*	-	-	-
	Cañ1	2500	0,88	-	-	-	0,88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chama 4	Ch40	2420	1,04	-	-	-	0,97*	-	-	1,04	-	-	-	-	-	-	-	-
La Carbonera 1	Crb10	2315	1,33	1,16	1,16	1,54	-	2,13	-	-	1,09	-	2,34	-	-	1,51*	-	-
	Crb11	2315	1,11	0,95	0,99	1,27	-	2,03	-	-	-	-	2,18	-	-	-	-	-
El Robo 1	Ro10	2290	1,20	1,18	1,09	1,48	-	2,30*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ro11	2290	1,00	0,96	1,03	-	-	1,85	-	-	0,91*	-	-	-	-	-	-	-
El Arado	Ar0	2250	1,07	1,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ar1	2250	0,89	0,89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Cuesta 1	Cu10	2210	1,35	1,11	1,09	1,57	-	2,18	-	-	1,15*	1,09	-	-	1,21*	-	-	-
	Cu11	2210	1,12	0,93	0,94	-	-	1,98	-	-	-	0,97	-	-	1,09*	-	-	-

Apéndice 5. Continuación...

Río	Puntos de muestreo	Altitud	Total Ephemeroptera	Baetodes	Leptotryphes	Andesiops	Americabaetis	Thraulodes	Nanomis	Camelobaetidius	Prebaetodes	Tricorythodes	Lachlania	Furrodes	Haplolyphes	Mayobaetis	Fallecon	Guajirolus
La Picón	Pi0	2200	1,37	1,05	1,07	1,42	-	2,20	-	-	1,01	-	-	-	-	-	-	-
	Pi1	2200	1,33	0,96	0,91	1,42	-	1,78	-	-	0,98	0,88	-	-	-	1,15*	-	-
El Oro	Or0	2189	1,53	1,15	1,03	1,46	-	2,21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Or1	2189	1,45	0,94	0,90	1,33	-	1,79	-	-	-	0,98	-	-	0,97*	-	-	-
El Cardenillo	Car0	2175	1,06	1,18	1,09	-	0,92	-	-	-	-	0,97*	-	-	1,09*	-	-	-
	Car1	2175	0,99	0,93	1,15	1,21*	0,93	-	-	-	-	1,06	-	-	-	-	-	-
La Estití	Es0	2160	0,93	-	-	-	0,93	-	0,91*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Es1	2160	0,99	-	-	-	0,91	-	1,15*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Granate	Gr0	2100	1,21	1,09	1,16	1,45	0,93	2,17	1,08	-	1,05	-	-	-	-	-	-	-
	Gr1	2100	0,94	0,86	1,06	-	0,89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
El Mucujún 2	Mu20	2065	1,08	1,08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Mu21	2065	0,91	-	0,91*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Carbonera 2	Crb20	2055	1,10	1,11	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Crb21	2055	1,00	1,03	1,00	-	0,79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Coromoto	Cor1	2005	0,91	0,92	0,85*	-	0,86	-	1,01	-	-	0,97*	-	-	-	-	-	-
El Robo 2	Ro20	2000	1,07	1,15	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ro21	2000	0,79	-	-	-	0,79*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Sucia 1	Su10	1935	1,12	1,03	1,13	1,57	-	-	-	-	-	-	-	1,24	-	-	-	-
	Su11	1935	0,97	0,96	0,99	1,30	0,85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Mucujún	Lmu0	1930	1,07	1,08	-	-	0,97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Lmu1	1930	0,85	0,91*	-	-	0,81	-	0,91*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Fría 1	Fr10	1930	1,02	1,00	1,09	-	-	-	0,97	-	0,94	-	-	-	-	-	-	-
	Fr11	1930	0,93	0,94	0,93	-	0,85	-	0,92	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Albarregas	Al0	1860	1,15	1,15	1,13	1,54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Al1	1860	1,00	0,97	0,99	-	0,92	2,18*	1,04	1,05	-	0,91*	-	-	-	-	-	-
La Mucunután	Mucun0	1825	1,08	1,09	0,97	1,33	0,89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Mucun1	1825	0,94	1,00	-	-	0,86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Apéndice 5. Continuación...

Río	Puntos de muestreo	Altitud	Total Ephemeroptera	Baetodes	Leptotryphes	Andesiops	Americabaetis	Thraulodes	Nanomis	Camelobaetidius	Prebaetodes	Tricorythodes	Lachlania	Furrodes	Haplolyphes	Mayobaetis	Falleon	Guajirolus
La Cuesta 2	Cu20	1820	1,06	1,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Cu21	1820	0,96	0,97	-	-	0,85*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Leona	Le0	1785	1,44	1,05	1,17	1,36	-	2,11	1,21*	-	-	1,09*	-	-	-	-	-	-
	Le1	1785	1,44	1,05	1,17	1,36	-	2,11	1,21*	-	-	1,09*	-	-	-	-	-	-
La Portuguesa 1	Po10	1775	1,07	1,06	1,27*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,97*	-	-	-
	Po11	1775	0,86	0,86	0,89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Mucuy	Muy0	1770	1,10	1,07	0,95	1,29	0,89	-	1,09	1,11	-	-	-	-	-	-	-	-
	Muy1	1770	0,94	0,92	0,88	1,15	0,81	-	0,96	0,97	-	-	-	-	-	-	-	-
Chama 5	Ch50	1750	0,96	0,93	1,05	-	0,94	-	1,11	1,05	0,97*	-	-	-	-	-	-	-
	Ch51	1750	0,88	0,90	0,85*	-	0,82	-	0,88	0,85	-	-	-	-	-	-	-	-
Montalbán	Mon1	1650	0,90	-	0,91	-	0,79	-	0,93	-	-	0,91*	-	-	0,91	-	-	-
San Jacinto 1	Sja11	1630	1,47	0,95	-	-	-	1,92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
San Jacinto 2	Sja20	1525	1,07	1,06	1,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Fria 2	Fr21	1460	1,00	0,95	1,00	-	-	1,92	1,06	-	0,97*	-	-	-	-	-	-	-
La Astillera	As0	1260	1,07	1,00	1,09	-	0,94	2,08	1,23	1,06	0,97	-	-	-	-	-	-	-
	As1	1260	0,88	0,86	0,89	-	-	-	0,95	-	-	0,97*	-	-	-	-	-	-
La Portuguesa 2	Po20	1230	0,93	0,91	1,04	-	0,88	-	1,09*	0,95	-	-	-	-	-	-	-	-
	Po21	1230	0,95	-	0,89	-	-	1,73	-	0,88	-	-	-	-	-	-	-	-
La Gavidia	Ga0	1115	1,11	1,00	1,11	-	0,79*	2,10	1,11	1,10	-	-	2,13	-	-	-	-	-
	Ga1	1115	0,92	0,90	0,93	-	0,80	-	0,99	0,92	-	-	-	-	-	-	-	-
Nuestra Señora	Nse0	870	0,94	0,90	1,06	-	-	2,04	-	0,90	0,91*	-	-	-	-	-	0,67*	-
	Nse1	870	0,77	0,75	0,81	-	-	-	0,91*	0,71	-	-	-	-	-	-	-	0,65
La Sucia 2	Su20	835	0,86	0,86	-	-	-	-	-	0,97*	-	-	-	-	-	-	0,79	-
	Su21	835	0,82	0,82	0,85*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,81	-
Las González	Gon0	830	1,04	0,91	1,03	-	-	1,95	-	0,93	-	-	-	-	-	-	-	0,85
	Gon1	830	0,99	0,73*	0,87	-	-	1,82	-	0,87	-	-	-	-	-	-	0,73	0,79
Ocurrencia de ninfas maduras (%)			100	84,62	67,95	35,90	37,18	29,49	28,21	20,51	14,10	15,38	6,41	6,41	8,97	2,56	5,13	2,56
Total de ninfas maduras (n)			4623	2078	1092	207	185	270	167	476	31	30	35	21	8	2	14	6

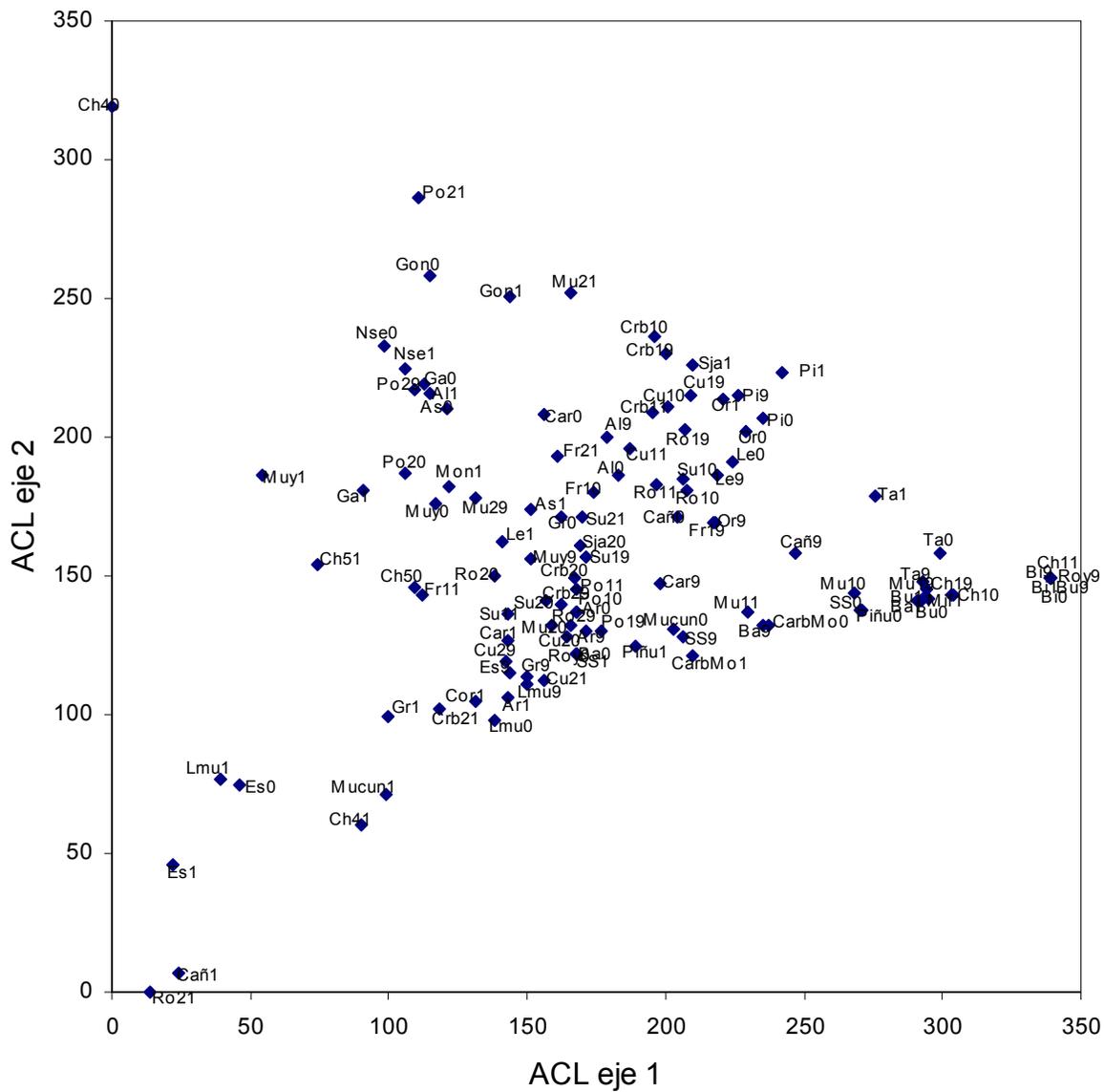
Apéndice 6. Valores promedios (± 1 DE), de las medidas de mineralización del agua (conductividad, alcalinidad, dureza) en los cuatro grupos finales del TWINSPAN. Para el grupo 1 se muestran los valores, considerando todos los puntos de muestreo ($n = 43$) y excluyendo los provenientes de los ríos: La Sucia 2 y Las Gonzáles ($n = 39$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los distintos grupos, según la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$) y el test “a posteriori” de Dunn ($\alpha = 0,05$). En *cursiva*, se comparan las medias, incluyendo en el grupo 1 todos los puntos de muestreo ($n = 43$), y en **negrita**, excluyendo del mismo los muestreos señalados ($n = 39$).

Variables	Grupo 1		Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
	n = 43	n = 39	n = 44	n = 6	n = 20
Conductividad ($\mu\text{mhos/cm}$)	107,28 ($\pm 164,45$) <i>a</i> -	61,67 ($\pm 28,61$) - a	44,49 ($\pm 9,65$) <i>b</i> b	41,62 ($\pm 6,80$) <i>b</i> b	53,13 ($\pm 15,60$) <i>a,b</i> a,b
Alcalinidad (mg/L CaCO_3)	46,107 ($\pm 65,28$) <i>a</i> -	28,77 ($\pm 16,12$) - a	19,92 ($\pm 9,26$) <i>b</i> b	19,11 ($\pm 9,61$) <i>a,b</i> a,b	22,70 ($\pm 6,19$) <i>a,b</i> a,b
Dureza (mg/L CaCO_3)	43,42 ($\pm 83,24$) <i>a</i> -	24,48 ($\pm 14,05$) - a	20,86 ($\pm 14,85$) <i>a</i> a	17,52 ($\pm 7,30$) <i>a</i> a	19,94 ($\pm 7,53$) <i>a</i> a

Apéndice 7. Coeficiente de correlación de Pearson entre las 17 variables ambientales medidas en la cuenca alta y media del Río Chama. N = 115. Altitud (ALTI), pendiente del cauce (PEND), índice de hábitat (HABI), cobertura de las copas (COBER), ancho del cauce (ANCCA), profundidad media del agua (PRFMED), velocidad de la corriente (VELOC), caudal (CAUD), altura máxima del nivel de agua (ALTMAX), porcentaje de llenado del cauce (LLEN), materia orgánica en suspensión (MOS), contenido de oxígeno disuelto (O2), temperatura (TEMP), conductividad (COND), Alcalinidad (ALCA), dureza (DUR).

VARIABLE	ALTI	PEND	HABI	COBER	ANCCA	PRFMED	VELOC	CAUD	ALTMAX	LLEN	MOS	O2	TEMP	pH	COND	ALCA
PEND	0,3688**															
HABI	0,1436	0,2804**														
COBER	-0,1051	0,2949**	0,6401**													
ANCCA	-0,4120**	-0,4221**	-0,1005	-0,0809												
PRFMED	-0,2956**	-0,2506**	0,2384*	0,0772	0,6208**											
VELOC	-0,5344**	-0,2716**	0,0714	0,0226	0,5746**	0,5658**										
CAUD	-0,4577**	-0,4210**	0,0724	-0,0672	0,8647**	0,8075**	0,8056**									
ALTMAX	0,1284	0,0292	0,0355	-0,0450	0,1102	0,1913	0,0032	0,1325								
LLEN	0,0916	0,0201	0,4883**	0,2810**	-0,2467**	0,3055**	0,0844	0,2295*	-0,1394							
MOS	-0,0069	-0,1488	-0,2127*	-0,1220	0,0264	0,0741	0,1486	0,1475	-0,0649	-0,1261						
O2	-0,0707	0,0194	0,4118**	0,4366**	-0,0221	0,1853*	0,2899**	0,1523	0,0173	0,1427	-0,0287					
TEMP	-0,8328**	-0,3197**	-0,3794**	-0,1186	0,3379**	0,1350	0,3288**	0,3113**	-0,0573	-0,1405	0,0078	-0,2936**				
pH	-0,2579**	-0,1752	-0,0959	-0,1430	0,1514	0,0200	0,0714	0,1203	-0,0135	0,1196	0,1010	-0,1419	0,4161**			
COND	-0,2373*	-0,1410	-0,3158**	-0,2203*	0,1128	-0,0935	0,0013	0,0829	0,0490	-0,0722	0,1396	-0,3083**	0,4147**	0,3473**		
ALCA	-0,3125**	-0,2482**	-0,3174**	-0,2435**	0,0876	-0,2051*	-0,0968	-0,0224	-0,2733**	-0,1670	0,1892*	-0,2951**	0,4188**	0,3421**	0,7222**	
DUR	-0,2357*	-0,1155	-0,0492	-0,0726	0,1493	-0,0419	-0,0570	0,0686	0,0636	0,1026	0,1288	-0,0954	0,3127**	0,6903**	0,5725**	0,4604**

* r significativo (P < 0,05), ** r muy significativo (P < 0,01)



Apéndice 8. Ordenamiento mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL, DECORANA) de los 115 puntos de muestreo de la cuenca media y alta del Río Chama, en función de la composición de Ephemeroptera. Las terminaciones 9, 0 y 1 corresponden a los puntos de muestreo de cada río en los años 1999, 2000 y 2001 respectivamente.

Apéndice 9. Correlación de Pearson entre el ancho cefálico promedio de los ninfas de Ephemeroptera y las variables ambientales. Se indican los valores de probabilidad (P).

VARIABLE	ANCHO CEFÁLIO	P
Altitud	0,4201	0,0001***
Pendiente del cauce	0,3168	0,0047**
Indice de hábitat	0,3890	0,0004***
Cobertura vegetación ribereña ^c	0,3240	0,0038**
Ancho del cauce ^a	-0,1242	0,2785
Profundidad media del agua	-0,0251	0,8272
Velocidad de la corriente	-0,2058	0,0706
Caudal	-0,1513	0,1860
Altura máxima del agua	-0,0051	0,9646
Llenado del cauce	0,0115	0,9201
Materia Orgánica en Suspensión ^b	-0,0315	0,7840
Oxígeno disuelto	0,2694	0,0171*
Temperatura del agua ^d	-0,5184	0,0000***
pH	-0,4271	0,0001***
Conductividad ^a	-0,3133	0,0052**
Alcalinidad ^a	-0,3767	0,0007***
Dureza ^a	-0,3168	0,0047**

^a Transformada para su normalización, con el Arcotangente (x)

^b Transformada para su normalización, con el Log (x+1)

^c Transformada para su normalización, con el Arcoseno (x/100)

^d Transformada para su normalización, con el Log (x)

* significativo ($0,01 \leq P < 0,05$)

** muy significativo ($0,001 \leq P \leq 0,01$)

*** altamente significativo ($P \leq 0,001$)