

REPÚBLICA BOLIVARIANA DE VENEZUELA
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO DE ECOLOGÍA TROPICAL

Trabajo de Grado de Maestría

**Caracterización Ecológica de la Comunidad de Trichoptera (Insecta) en la
Cuenca Alta del Río Chama, Mérida - Venezuela**

Presentado por el **Lic. Jimmy A. Morales M.**
ante la ilustre Universidad de los Andes como
requisito parcial para optar al **título de
Magíster Scientiae en Ecología Tropical**

Tutor: Dr. Samuel Segnini

Septiembre 2008
Mérida - Venezuela

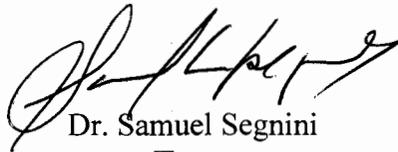
VEREDICTO

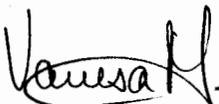
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudio de Postgrado, de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir Veredicto sobre el Trabajo de Grado de Maestría presentado por el Lic. **Jimmy Antonio, Morales Márquez** para optar al título de Magíster Scientiae en Ecología Tropical titulado:

“Caracterización Ecológica de la Comunidad de Trichoptera (Insecta) en la Cuenta Alta del Río Chama, Mérida-Venezuela.”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 12 de septiembre de 2008 a las 9:45 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Samuel Segnini. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** a las 10:00 a.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del jurado en el Salón A-4 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría presentado a su Consideración


Dr. Samuel Segnini
Tutor


Dra. Vanesa Maldonado
Jurado




M.Sc. Belkys Pérez
Jurado

A mi padre, a mi madre y a mi esposa, Karina Sánchez, por su apoyo incondicional para lograr mis metas.

A mis hijos: Galia y Emiliano, mi inspiración

A mi abuela, y a la memoria de Don José Márquez

A mis hermanos

A la memoria del compañero Giandomenico Puliti, como un tributo a sus luchas y sueños.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Samuel Segnini, tutor de esta tesis, por haber depositado su confianza en mí, por su orientación, apoyo: gracias.

A la Dra. Marleny Chacón, la Dra. Vanesa Maldonado y la MSc. Belkis Pérez por su valiosa colaboración en la revisión de este trabajo.

A la Bióloga Karina Sánchez, por su apoyo, dedicación y colaboración en la edición y presentación de este trabajo.

A los Drs. Dimas Acevedo, Lina Sarmiento, Eulogio Chacón, Rosa Mary Hernández por su apoyo incondicional y empujes en los momentos más importantes para concluir esta tesis.

A los Biólogos Leo Ruiz, Diego Rojas, Polly Urribarri, compañeros, por su colaboración y apoyo en algunas fases del presente trabajo.

A la Bióloga Ingrid Correa, por su apoyo y colaboración en el desarrollo de la defensa de este trabajo.

A mis compañeros en el Postgrado: Carlos Rengifo, Antonio De Ascencao, Leída Valero, Sonia García, Zulimar, Adriana, Hector... por su compañerismo y amistad, y estímulo durante la escolaridad de la Maestría.

A todas aquellas personas que de alguna manera colaboraron y fueron fuente de inspiración en la realización de esta tesis...

...muchas gracias.

RESUMEN

En la cuenca alta del río Chama (> 830 msnm), ubicada al noreste de los Andes venezolanos y dentro de la Cordillera de Mérida, se estudió la comunidad de las larvas del orden Trichoptera, para lo cual se propuso los objetivos siguientes: Caracterizar la variación de la abundancia relativa y de la diversidad de géneros de Trichoptera en un gradiente altitudinal en la cuenca alta del Río Chama. Para lo cual se contó con material ya colectado en el proyecto C-943-99-01-A, financiado por el CDCHT-ULA, donde se seleccionó a lo largo de la cuenca alta del río Chama, 117 sitios de muestreo pertenecientes a 38 ríos, para la colecta de los macroinvertebrados bentónicos y medición de parámetros ambientales. En el presente trabajo se identificó, separó y cuantificó hasta el nivel de género los individuos del orden Trichoptera, calculándose la abundancia relativa y la diversidad géneros del orden. Los datos fueron analizados a través de estadística uni y multivariante. Así se encontró que: 1. Trichoptera fue el tercer orden más dominante, en cuanto a abundancia relativa (9,3%), de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. Este orden estuvo conformado por 12 familias y 21 géneros, y con una diversidad $N_1 = 2,6$ y $N_2 = 2,2$ géneros. 2. Se evidencia que la unidad de estudio Selva Nublada no es homogénea en cuanto a las condiciones ambientales, incluyendo la biota, pudiéndose separar en las sub-unidades Selva Nublada Alta y Selva Nublada Baja para facilitar su estudio. 3. Se pudo evidenciar que los sitios ubicados en las vertientes izquierda y derecha de la cuenca alta del Río Chama, presentan diferentes condiciones ambientales a lo largo del gradiente altitudinal y que éstas afectan de diferente manera a la comunidad de Trichoptera. 4. La comunidad de Trichoptera en general cambia en abundancia relativa y diversidad a lo largo del gradiente altitudinal y esta variación está asociada a los cambios de algunas variables ambientales, como son: la temperatura, la cobertura vegetal, el oxígeno disuelto, la materia orgánica en suspensión y el índice de hábitat. 5. Se encontró que existe relación entre la variación de la abundancia relativa de algunos géneros de Trichoptera con los cambios algunas variables ambientales en el gradiente altitudinal. 6. Se presentan algunos géneros característicos de la unidad de estudio Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos, que pudieran ser indicadores de ciertas condiciones ambientales. 7. El género *Atopsyche* presentó una distribución altitudinal hasta los 3735 msnm, por lo menos en los cuerpos de agua muestreados, superando en altitud los máximos descritos hasta el momento tanto para el género como para el orden Trichoptera. Lo que representa un nuevo registro de distribución altitudinal para el orden.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Los Trichoptera, un grupo relevante de los macroinvertebrados bentónicos.....	1
Factores determinantes de la estructura y función de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos.....	5
Factores Ambientales que determinan la estructura de la comunidad del orden Trichoptera.....	11
HIPÓTESIS:.....	13
OBJETIVOS	13
MATERIALES Y MÉTODOS	13
ÁREA DE ESTUDIO.....	14
ACTIVIDADES DE CAMPO.....	18
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	24
RESULTADOS.....	27
Representación de Trichoptera en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos.....	27
Composición de la Comunidad de Trichoptera	28
Variación de la Comunidad de Trichoptera en el gradiente altitudinal	30
Variación inter-vertiente de la comunidad de Trichoptera	47
Relación entre la variación de la Comunidad de Trichoptera y las variables ambientales.	52
DISCUSIÓN	70
Estructura de la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama	70
Variación de la comunidad de Trichoptera en el gradiente altitudinal y su relación con las variables ambientales.....	71
Variación inter-vertiente de la comunidad de Trichoptera y su relación con la variación de las variables ambientales.....	76
Relación de algunos géneros de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama con los gradientes ambientales.....	80
CONCLUSIONES	84
BIBLIOGRAFÍA	86

INTRODUCCIÓN

La fauna en los cuerpos de aguas corrientes se caracteriza por una gran diversidad taxonómica, así como de formas y tamaños corporales. Uno de los grupos más importantes entre los animales presentes en los ambientes lóticos son los macroinvertebrados bentónicos, los cuales están compuestos por todos los invertebrados que habitan en el fondo de los cauces y cuyo tamaño es superior a los 500 μm (Roldán 1992, Wetzel 2001). Estos organismos cumplen un papel de vital importancia en el procesamiento de materia orgánica, influyendo en la dinámica del oxígeno, el nitrógeno y el carbono, y consecuentemente en la productividad del ecosistema. También tienen un papel muy importante como parte de la red trófica, ya que cumplen varias funciones dentro de ésta y además sirven de alimento para el resto de los invertebrados y vertebrados (Roldán 1992, Williams y Fílmate 1994, Wetzel 2001). Asociada a la diversidad taxonómica de estos macroinvertebrados bentónicos, se encuentra una gran diversidad de hábitos de vida, de relaciones tróficas, de adaptaciones morfológicas con una variada gama de respuestas a las condiciones ambientales.

Los Trichoptera, un grupo relevante de los macroinvertebrados bentónicos

El orden Trichoptera, es uno de los grupos de macroinvertebrados más numeroso y diverso que se encuentra en los ecosistemas acuáticos (Cressa 1994, Merrit y Cummins 1996, Angrisano 1998, Jacobsen 2004), representado por unas

7000 especies en todo el mundo y unas 1100 especies en Suramérica (Pérez 1998), aun cuando se estiman más de 500 (Holzenthall y Cressa 2002), hasta el momento sólo se han reportado 311 especies para Venezuela (Cressa y Holzenthall 2003). Los individuos adultos de este grupo son alados, semejantes a las polillas o mariposas (Figura 1), mientras que su estado juvenil (larvas y pupas), excepto en unos pocos que son marinos o terrestres, se desarrolla en ambientes dulceacuícolas lóticos o lénticos, aunque abundan más en los primeros. Algunos pueden salir del agua en ocasiones para alimentarse o pupar fuera de ella (Angrisano 1998, Holzenthall y Cressa 2002).

El estado inmaduro de este grupo tiene un importante papel en los ambientes acuáticos, debido a que representa uno de los principales órdenes de invertebrados en las cadenas tróficas, tanto por su abundancia como por la amplitud de nichos que ocupan; pueden ser raspadores, fragmentadores, colectores y depredadores, también participan directa e indirectamente en el flujo de energía y dinámica de nutrientes y materia orgánica de los ecosistemas acuáticos (Angrisano 1998, Angrisano y Korob 2001, Holzenthall y Cressa 2002).



Figura 1. Adulto de Trichoptera. Representante del género *Phylloicus*, familia Calamoceratidae

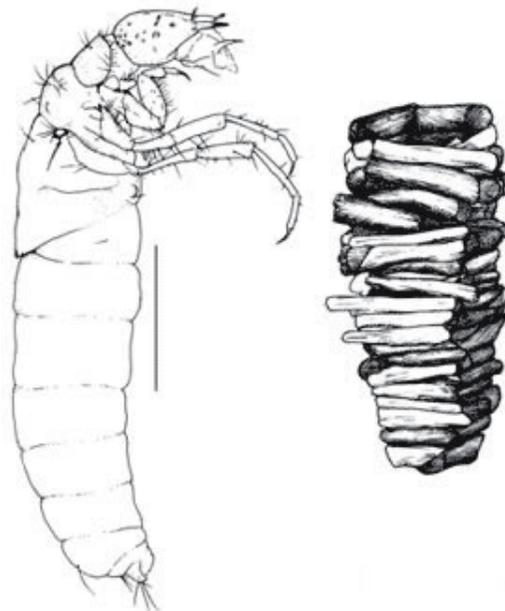


Figura 2. Larva y “casa” de Trichoptera. Representante de la Familia Leptoceridae.
Escala 1 mm.

Una de las características diferenciales de los Trichoptera, es que en el estadio juvenil la mayoría de las especies construyen un habitáculo transportable, denominado «casa» (Figura 2), que les puede ser útil en la obtención de alimento, en el incremento de la eficiencia respiratoria o en la protección ante depredadores (Holzenthal y Cressa 2002). Estas «casas» tienen una gran variedad de formas, tamaños y de tipos de sustratos usados para su construcción, siendo unidos entre sí por medio de una seda secretada por el labium del animal. Otras especies se refugian en pequeños huecos en el fondo, donde hilan redes de seda para filtrar detritos o capturar presas, también hay de «vida libre», es decir no construyen «casas» y sólo construyen su capullo en el momento de pupar (Holzental 1994, Merrit y Cummins 1996, Angrisano 1998, Cressa y Holzenthal 2003).

Respecto al conocimiento taxonómico, Holzenthal y Cressa (2002), indican que la frecuencia con que se encuentran nuevas especies en algunos lugares del neotrópico puede alcanzar un 75% del material colectado, lo que sugiere un conocimiento superficial en la taxonomía actual del grupo y un desconocimiento sobre el total de especies neotropicales descritas hasta el momento.

En cuanto a la información ecológica, comportamiento e historia natural de los Trichoptera neotropicales, ésta es muy escasa (Cressa y Holzenthal 2003).

Factores determinantes de la estructura y función de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos

Son numerosos los factores ambientales determinantes de la estructura, funcionamiento y dinámica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y por consiguiente de los Trichoptera, entre los cuales se pueden señalar los siguientes: 1) la altitud, factor que modifica tanto la temperatura como el oxígeno disuelto en el agua, variables que a su vez son determinantes para la existencia de la mayoría de los invertebrados acuáticos (Jacobsen *et al.* 1997, 2003, Poole y Berman 2001, Vinson y Hawkins 2003, Jacobsen 2004); 2) la geomorfología del terreno (Carter *et al.* 1996, Downes *et al.* 1995), afecta la velocidad y el flujo del agua que corre por el lecho del río, la profundidad del cauce, la temperatura y oxigenación del agua, el tipo y textura del sustrato, la estructura y complejidad del hábitat, la cobertura vegetal, y la diversidad de recursos alimenticios (Downes *et al.* 1995); 3) la penetración de la luz solar, que bióticamente es determinante del proceso fotosíntesis, y por lo tanto de la cantidad de oxígeno disuelto en el agua y de la productividad del sistema lótico, y abióticamente, por los cambios diarios de la temperatura (Roldán 1992, Vinson y Hawkins 2003); 4) las sustancias insolubles o sedimentos suspendidos en el agua, como limo y/o materia orgánica de partículas finas, que influyen a su vez en la turbidez, la penetración de la luz solar, en el contenido de oxígeno, el intercambio de gases con la atmósfera, y en la cantidad de nutrientes (Roldán 1992, Ramírez y Viña 1998); 5) las sustancias disueltas en el agua, por su efecto sobre el pH, la salinidad, la

dureza, y los nutrientes (Warren 1971, Hynes 1972, Krebs 1985, Roldán 1992); 6) el régimen y cantidad de precipitaciones, que puede modificar la velocidad y el flujo del agua, así como la capacidad de carga del mismo (Hynes 1972, Flecker y Feifarek 1994, Vinson y Hawkins 2003).

Todas estas variables actúan a través de un gradiente de valores que puede expresarse espacialmente en tres dimensiones: lateral, vertical y longitudinal, lo que genera a su vez un gradiente de respuestas de las comunidades acuáticas en estas tres dimensiones (Reid 1961, Warren 1971, Hynes 1972, Flecker y Feifarek 1994, Downes *et al.* 1995, Carter *et al.* 1996, Wetzel 2001, Toledo 2006). La dimensión lateral se refiere a la interconexión entre el canal principal, donde fluye el agua por lo menos en un período al año con su planicie adyacente o zona ribereña, a ambos lados del cauce principal, área altamente variable y cuya estabilidad depende de la frecuencia de inundaciones; y con la zona de transición entre la planicie y el paisaje circundante. Estos tres componentes pueden variar en cuanto a tamaño espacial, litología, tipos de suelos, vegetación, entre otros, de un área a otra dentro de la misma cuenca y/o de río a río, y esto a su vez influye, dentro de cada componente, en el movimiento del agua, materiales, flujo de energía, estructura y funcionamiento de la biota (Toledo 2006).

El gradiente vertical ocurre en dos zonas. Un primer gradiente se produce en la columna de agua, el cual se caracteriza por una variación gradual de las

propiedades físico-químicas e hidrológicas entre la superficie y el fondo. Por ejemplo, a medida que aumenta la profundidad existen cambios progresivos en la penetración de la luz, en la descarga, la velocidad de la corriente, la temperatura, la materia orgánica y el oxígeno. Un segundo gradiente ocurre más allá del lecho del cuerpo de agua debido a los procesos que operan entre el fondo del cuerpo de agua y la zona de aguas subterráneas, en la denominada zona intersticial o hiporreica (Boulton *et al.* 1998).

Esta zona está formada por los sedimentos saturados con agua que se encuentran por debajo de la superficie del fondo, donde se mezclan las aguas fluviales y las aguas subterráneas. Los procesos biogeoquímicos que ocurren en esta zona tienen un enorme efecto sobre la calidad de las aguas superficiales puesto que ejercen una influencia decisiva en la transferencia de algunos nutrientes como compuestos nitrogenados y ortofosfatos. La fauna hiporreica es muy abundante y a menudo dominante en el sistema, teniendo una gran importancia en la descomposición y eliminación de desechos orgánicos de un río (Toledo 2006).

La dimensión longitudinal está determinada por el movimiento unidireccional del flujo de agua, a lo largo del cual ocurren cambios graduales y continuos en las condiciones físicas y químicas propias o externas al cuerpo acuático, lo que a su vez determina una organización predecible de las comunidades de organismos acuáticos a

lo largo del cauce, entre su nacimiento y la desembocadura (Vannote *et al.* 1980, Toledo 2006).

Han sido varios los enfoques que se han sugerido para explicar cómo es que la organización biológica se acopla estructural y funcionalmente con los cambios ambientales que se van produciendo en el paisaje y a lo largo del cauce. Sin embargo, el avance más importante en éste ámbito se produjo con la introducción del concepto de *continuo del río* (Vannote *et al.* 1980). Esta hipótesis estableció las bases teóricas sobre las cuales puede analizarse la organización estructural y funcional de estos sistemas acuáticos y cuáles son los mecanismos de flujos de materia y energía que regulan su productividad y su diversidad biótica, así como sus relaciones con el paisaje a lo largo de su recorrido, conformando combinaciones interdependientes de paisajes acuáticos y terrestres (Toledo 2006).

La hipótesis del Continuo del Río ilustrada en la Figura 3, fue formulada en base a los estudios de ríos y cuencas de ecosistemas templados. La mayoría de estos ambientes tienen como característica que sus ríos nacen en unidades ecológicas de montañas, con vegetación ribereña dominada por especies arbóreas. El hecho de que estos sistemas acuáticos se originen en zonas boscosas, implica una limitación en la producción primaria acuática autóctona, debido a la poca luz que logra penetrar la cobertura vegetal. Esta vegetación, además provee grandes cantidades de materia orgánica al cauce, siendo así este material alóctono la mayor fuente de alimento de

los organismos acuáticos. Sin embargo, a medida que se va descendiendo por el cauce del río, este papel de la vegetación ribereña, va disminuyendo, ya que al ser los ríos más anchos, existe una mayor incidencia de luz solar. De tal manera, que en su interior aumenta la producción primaria, predominando así la autotrofia. Los sistemas fluviales pasan así de la heterotrofia en los cursos altos, a la autotrofia en los cursos medios. Aguas abajo, el aumento de la turbidez por aportes de sedimentos y materia orgánica, que provienen en su mayor parte de los cursos altos y medios del río, atenúa la intensidad de la luz en profundidad y dificulta de nuevo el desarrollo de la producción primaria autóctona. Por tanto, se llega de nuevo a unas condiciones de heterotrofia. De esta manera se tienen un sistema dinámico *heterotrofia-autotrofia-heterotrofia* (Vannote *et al.* 1980, Parra *et al.* 2006).

Los cambios de las fuentes de energía en el sistema lótico, a lo largo de su cauce, afectan también a las comunidades de macroinvertebrados, por lo que puede haber mayor predominancia de algunos tipos de grupos tróficos en ciertos sitios del cauce dependiendo de las condiciones ambientales en cuanto a heterotrofia o autotofria del río (Vannote *et al.* 1980, Parra *et al.* 2006).

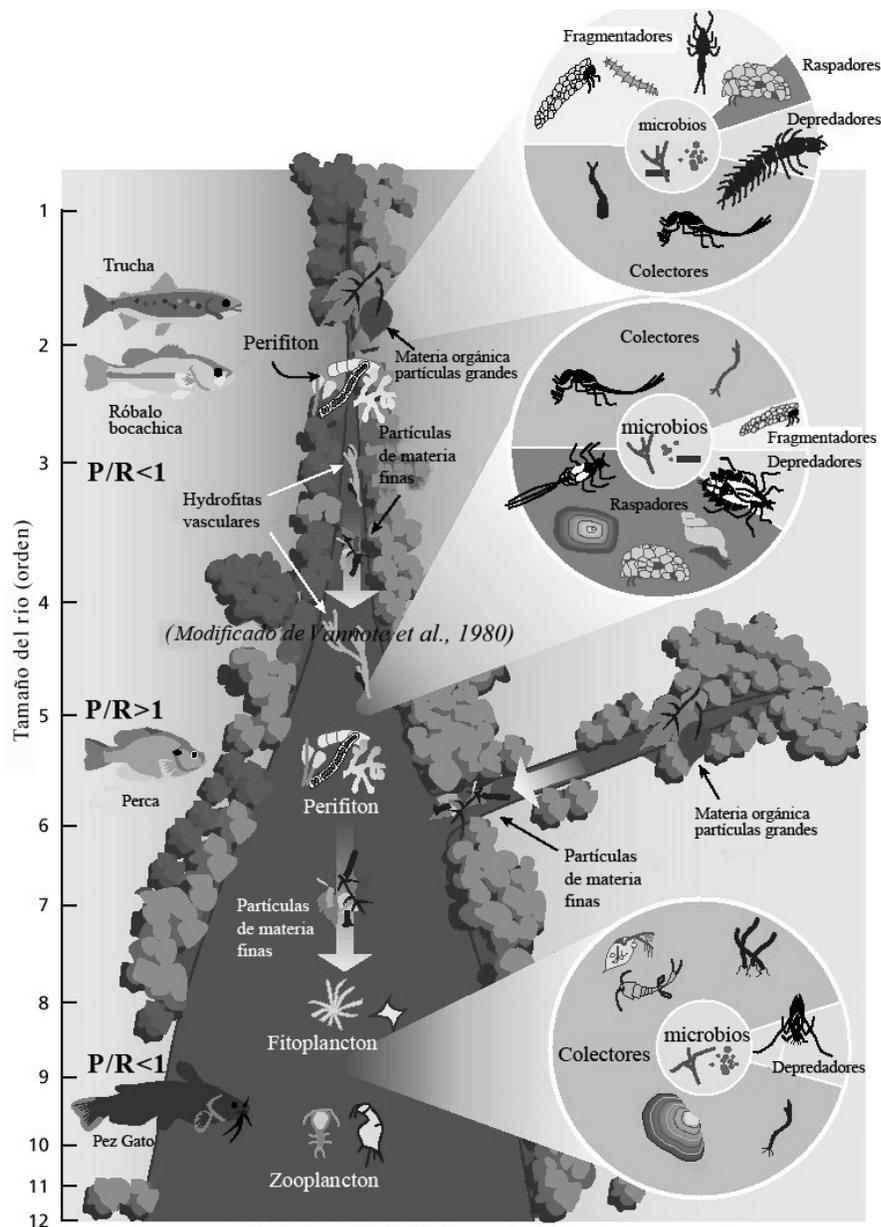


Figura 3. Relación conceptual entre la magnitud de la corriente y el cambio progresivo en los atributos estructurales y funcionales de las comunidades lótic (modificado de Vannote *et al.* 1980 por Ehlinger 2007).

El mayor aporte del concepto del Continuo del Río es su alto valor heurístico, al permitir generar explicaciones de los cambios probables que deben ocurrir tanto en

la estructuración de la biota como de sus procesos. Además, la hipótesis ha servido de base para el desarrollo conceptual de otras ideas, tales como el concepto de discontinuidad serial (Ward y Stanford 1983) que vino a complementar el análisis del *Continuo* al considerar el hecho de que pocos sistemas fluviales mantienen la continuidad de sus flujos a lo largo de todo su curso, bien sea por alteraciones naturales o humanas (Toledo 2006).

Factores Ambientales que determinan la estructura de la comunidad del Orden Trichoptera

Se ha demostrado que los Trichoptera son sensibles a los cambios de las condiciones ambientales de los cuerpos de agua donde habitan, presentando una potencialidad como indicadores de la calidad del agua, debido a que en sus estados juveniles su movilidad es relativamente baja, y por lo tanto, tienen una estrecha relación con el medio donde habitan (Resh y Unzicker 1975, Wilhm 1979, Armitage *et al.* 1983, Rosenberg y Resh 1993, Durant y Arellano 1996, Merrit y Cummins 1996, Valero *et al.* 2001, Holzenthal y Cressa 2002, Bonada *et al.* 2004).

Algunos estudios revelan que las comunidades de Trichoptera se ven afectadas en presencia/ausencia, abundancia y diversidad de especies por la acción de variables ambientales como, la dureza, pH, niveles de oxígeno disueltos en el agua, temperatura, caudal, sustrato, cobertura vegetal ribereña, precipitación, concentración de nutrientes y sustancias no disueltas en agua (Armitage *et al.* 1983, Miserendino

1995, 1999, Durant y Arellano 1996, Valero *et al.* 2001, Holzenthal y Cressa 2002, Vinson y Hawkins 2003, Jacobsen 2004, Bonada *et al.* 2004, Azrina *et al.* 2006).

No obstante, se pueden encontrar familias de Trichoptera que presentan un amplio intervalo de tolerancia a algunas de estas variables, y esto se relaciona con la diversidad de especies dentro de la familia y con la amplitud de tolerancia de cada especie individualmente (Bonada *et al.* 2004). De manera, que aunque Trichoptera tengan una amplitud de tolerancia relativamente grande en el nivel de orden y familia, frente a un gradiente ambiental, en los niveles taxonómicos más específicos (géneros y especies) tienen una reducida tolerancia a ciertas variables ambientales, lo que limita su presencia y desarrollo a solo algunos sitios aptos dentro del río.

En cuanto a la distribución de Trichoptera, se puede decir que la riqueza de géneros varía muy poco frente a un gradiente latitudinal y sí lo hace en un gradiente de altitud. Se ha registrado la presencia de géneros desde los 0 m hasta los 3500 m de altitud (Vinson y Hawkins 2003, Jacobsen 2004).

En este sentido, el presente trabajo pretende contribuir a dar respuesta a las preguntas: ¿Qué variables ambientales, afectan a las comunidad de Trichoptera, en los sistemas lóticos de la parte alta de la cuenca del Río Chama?, ¿Cuáles de éstas variables tienen una mayor influencia sobre este grupo de insectos?, y ¿Cuál es la respuesta de las comunidades de Trichoptera ante estas variables?

HIPÓTESIS:

La abundancia relativa y diversidad de la comunidad de Trichoptera debe cambiar a lo largo del gradiente altitudinal, en la cuenca alta del Río Chama (Estado Mérida), y esta variación estará asociada a los cambios de las características ambientales a lo largo de este mismo gradiente ambiental.

OBJETIVOS

General:

Caracterizar la variación de la abundancia relativa y de la diversidad de géneros de Trichoptera en un gradiente altitudinal en la cuenca alta del Río Chama.

Específicos:

- 1) Determinar la abundancia relativa y diversidad de la comunidad de Trichoptera en la cuenca alta del Río Chama, cuantificando la abundancia relativa respecto a la comunidad de macroinvertebrados bentónicos.
- 2) Relacionar las posibles variaciones en la abundancia relativa y la diversidad de géneros de Trichoptera con los cambios altitudinales de las variables ambientales.
- 3) Comparar la abundancia y diversidad de géneros de la comunidad de Trichoptera, y las condiciones ambientales de los sitios ubicados en las unidades ecológicas Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos y en sus vertientes izquierda y derecha de la cuenca alta del Río Chama.
- 4) Caracterizar las condiciones ecológicas de los sitios de muestreo, en función de la comunidad de Trichoptera y su relación con las variables ambientales de los cuerpos lóticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó con las muestras de macroinvertebrados acuáticos y datos ambientales colectados durante los años 1999, 2000 y 2001, para el Proyecto «Desarrollo de un Índice Biológico Integrado para Evaluar la Condición Ecológica de los Ríos de la Cuenca Alta del Río Chama (Estado Mérida, Venezuela)», coordinado por el Dr. Samuel Segnini y financiado por el CDCHT de la ULA bajo el código: C-943-99-01-A.

ÁREA DE ESTUDIO

Esta investigación formó parte de un estudio desarrollado en la cuenca alta del Río Chama. Según Silva (1999), esta parte de la cuenca se ubica por encima de los 790 m de altitud en el ramal nororiental de Los Andes venezolanos, al sureste del Lago de Maracaibo, dentro de la Cordillera de Mérida (7°30' N, 10°10' O). Dentro de la cuenca fueron seleccionados un grupo de sitios a diferentes altitudes en ríos que confluyen en el cauce principal del río Chama por encima de los 800 msnm (Chacón 2003, Segnini y Chacón 2005). La mayoría de los cuerpos de agua nacen dentro de los linderos de los Parques Nacionales Sierra Nevada y Sierra de La Culata (Figura 4).

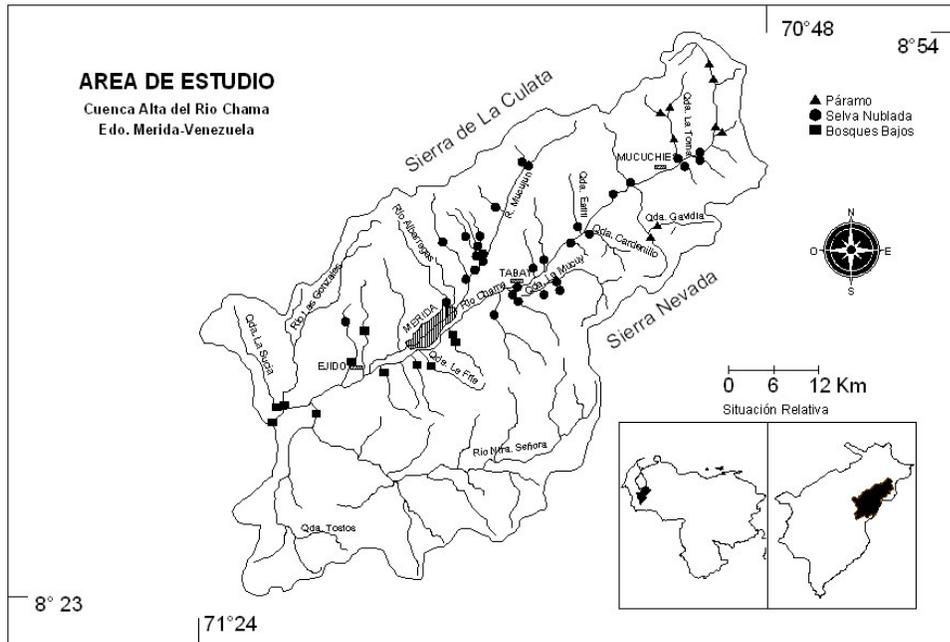


Figura 4. Área de Estudio, indicando los sitios de muestreo en cada unidad de estudio (Segnini y Chacón 2005).

El Río Chama tiene su origen a más de 4200 metros de altitud, en el Páramo de los Buitres, Sierra de La Culata, desciende hasta la cota de nivel 800 m con un recorrido de 81 Km, correspondiente a la cuenca alta. De allí desciende hasta los 0 m de altitud con un recorrido total de 187 Km (Silva 1999), desembocando en el Lago de Maracaibo.

El recorrido inicial del río ocurre dentro de la Sierra de la Culata, para luego entrar en el valle formado por la convergencia de la Sierra de La Culata (vertiente derecha) y la Sierra Nevada (vertiente izquierda) (Silva 1999), con una topografía irregular con fuertes pendientes, en especial la vertiente izquierda, donde la mayor parte de la zona de contacto con el río tiene pendientes de más de 50%. En la

vertiente de la derecha las pendientes son más suaves, ya que la zona de contacto es indirecta a través de los depósitos aluviales que forman sus valles, los cuales adosan el río hacia la vertiente izquierda, también forzado por la traza principal de la Zona de Fallas de Boconó. Por otro lado, desde la localidad de Estanques hacia arriba existen deposiciones longitudinales del valle, terrazas, abanicos y conos de deyección. No obstante, se presenta una litología homogénea. La vertiente izquierda está dominada por la Formación Sierra Nevada, donde abundan esquistos y gneises, mientras que la vertiente derecha está conformada por la Formación Sierra Nevada e intrusiones graníticas del tipo «Granodiorita de El Carmen» (Molina y Vergara 1997).

Climatológicamente, el área de estudio presenta dos regímenes de lluvias: uno unimodal y el otro bimodal. El régimen unimodal, predomina por encima de los 3000 m de altitud, con precipitaciones desde el mes de mayo hasta octubre, estando muy influenciado por las masas de aire provenientes de los Llanos Occidentales de Venezuela. El régimen bimodal, se presenta por debajo de los 3000 m de altitud. Se caracteriza por tener dos picos de precipitación durante el año (abril-mayo y agosto-octubre), con dos períodos de sequía, uno entre los meses de diciembre y febrero y el otro en el mes de julio. Este régimen es influenciado por las masas de aire procedentes del Lago de Maracaibo que suben a través del valle del Río Chama, hasta los 3000 m de altitud (Monasterio y Reyes 1980). En esta zona se observa una marcada asimetría climática, originado por la exposición/orientación de cada vertiente. La vertiente izquierda, presenta una nubosidad relativamente alta, en

contraposición a la vertiente de derecha. Esta asimetría, explica las diferencias en las precipitaciones entre ambas vertientes. En cuanto a la temperatura, en la cuenca existe un gradiente altotérmico aproximado de $0,06^{\circ} \text{C}\cdot\text{m}^{-1}$, presentándose valores menores a 0°C por encima de los 4500 m de altitud y alrededor de los 28°C en las planicies aluviales.

La heterogeneidad climática y la altitud generan una marcada zonificación en la vegetación. Las unidades ecológicas predominantes en el recorrido desde la parte más elevada hasta la baja de la cuenca alta del Río Chama, son el Páramo Alti-Andino, el Páramo, Pre-Páramo, el Bosque Nublado, la Selva Estacional y el Arbustal Espinoso (Ataroff y Sarmiento 2004). El Páramo, es la unidad ecológica situada sobre los 3.000 msnm. (Sarmiento *et al* 1971, Monasterio y Reyes 1980, Vivas 1992), con una temperatura media anual inferior a 10°C , con condiciones hídricas que varían entre las permanentemente húmedas (1.800 mm en promedio) hasta las muy secas (650 mm en promedio) y con una sola estación lluviosa (Monasterio y Reyes 1980). La Selva Nublada, se ubica entre los 1.700 a 3.000 msnm (Sarmiento *et al* 1971). Se caracteriza por altas precipitaciones durante todo el año, con temperaturas que varían entre los 10°C y 18°C (Sarmiento *et al* 1971). Los Bosques Bajos, son todas las formaciones boscosas ubicadas por debajo de los 1.700 msnm, se caracterizan por poseer climas más secos, con un volumen de lluvias inferior al de Selva Nublada, y temperaturas más cálidas. Una segunda categorización de los ríos, se hizo de acuerdo su ubicación sobre las vertientes derecha o izquierda del cauce principal (Cuadro 1).

Dentro de estas unidades ecológicas existe una gran heterogeneidad ambiental característica de los ambientes de montaña. Esto explica, entre otros aspectos, la variedad de suelos, que de hecho representan todos los Órdenes del Sistema Taxonómico del USDA (Soil Survey Staff 1992), con la excepción del Orden Andisol (Mogollón y Comerma 1994).

Se debe tomar en cuenta que la heterogeneidad ambiental existente, se incrementa con las intervenciones antropogénicas discontinuas y variables a lo largo de la cuenca, que provocan cambios importantes en las condiciones físicas, químicas, biológicas y geomorfológicas en las riberas de los cuerpos de agua, lo que afecta considerablemente las condiciones de estos y por ende su biota.

ACTIVIDADES DE CAMPO

1.- Selección de los sitios de muestreo

Durante la época de sequía (noviembre – febrero) de los años 1999, 2000 y 2001, se tomaron 117 muestras en 46 sitios pertenecientes a 38 ríos situados en un amplio rango altitudinal entre los 830 hasta y los 3735 msnm. Dependiendo de la longitud del cauce y de su accesibilidad en algunos ríos se tomaron muestras en dos o más sitios. Algunos sitios fueron muestrados en los tres años de estudio, otros en dos y en algunos casos se muestreó un solo año. De modo que para los propósitos de esta

investigación, una muestra corresponde al muestreo de un sitio de un río en un determinado año, presentándose así un máximo de tres muestreos por sitio.

Los sitios se clasificaron de acuerdo a su asociación con tres unidades ecológicas, presentes en la cuenca alta del río Chama, como son el Páramo, la Selva Nublada y los Bosque Bajos. Las dos primeras son unidades naturalmente establecidas, que están asociadas a formaciones vegetales características, mientras que la unidad de Bosques Bajos es una categoría artificial donde están incluidos varios tipos de bosques de las zonas más bajas de la cuenca.

En la unidad Páramo se tomaron 17 muestras en 7 sitios ubicados por encima de los 3000 hasta los 3735 msnm. En la unidad Selva Nublada se tomaron 83 muestras en 30 sitios de muestreo ubicados entre los 1700 y los 3000 msnm. Debido a que ésta unidad presenta un gradiente altitudinal mucho mayor que el de las otras dos unidades, se decidió dividirla en dos subunidades, aproximándonos a lo sugerido por Ataroff y Sarmiento (2004). De esta manera se tienen la subunidad de Selva Nublada Alta, donde se incluyen 18 sitios ubicados entre los 2000 y 3000 msnm; y la subunidad de Selva Nublada Baja , que incluye 12 sitios ubicados entre los 1700 y los 2000 msnm. Por último, la unidad Bosques Bajos se tomaron 17 muestras en 9 sitios localizados entre los 830 y los 1700 msnm.

Cuadro 1. Sitios muestreados, su altitud, unidad de estudio y vertiente a la que pertenecen dentro de la cuenca alta del Río Chama

Sitio N°	Nombre	Altitud (m)	Unidad de Estudio	Vertiente
1	Mifafi	3735	Páramo	Principal
2	Chama 1	3605	Páramo	Principal
3	El Banco	3475	Páramo	Derecha
4	Los Buitres	3465	Páramo	Derecha
5	Micarache	3265	Páramo	Izquierda
6	Las Piñuelas	3215	Páramo	Izquierda
7	La Bijinos	3180	Páramo	Derecha
8	Sai-Sai	2985	Selva Nublada Alta	Izquierda
9	El Royal	2982	Selva Nublada Alta	Izquierda
10	Mucujun 1	2890	Selva Nublada Alta	Derecha
11	La Tapita	2890	Selva Nublada Alta	Derecha
12	La Carbonera-Moconoque	2625	Selva Nublada Alta	Derecha
13	La Caña	2500	Selva Nublada Alta	Derecha
14	Chama 4	2420	Selva Nublada Alta	Principal
15	La Carbonera 1	2315	Selva Nublada Alta	Derecha
16	El Robo 1	2290	Selva Nublada Alta	Derecha
17	El Arado	2250	Selva Nublada Alta	Derecha
18	La Cuesta	2210	Selva Nublada Alta	Derecha
19	La Picón	2200	Selva Nublada Alta	Izquierda
20	El Oro	2189	Selva Nublada Alta	Izquierda
21	El Cardenillo	2175	Selva Nublada Alta	Izquierda
22	La Estiti	2160	Selva Nublada Alta	Derecha
23	El Granate	2100	Selva Nublada Alta	Izquierda
24	Mucujun 2	2065	Selva Nublada Alta	Derecha
25	La Carbonera 2	2055	Selva Nublada Alta	Derecha
26	La Coromoto	2005	Selva Nublada Baja	Izquierda
27	El Robo 2	2000	Selva Nublada Baja	Derecha
28	La Sucia 1	1935	Selva Nublada Baja	Derecha
29	La Fria 1	1930	Selva Nublada Baja	Derecha
30	La Mucujún	1930	Selva Nublada Baja	Derecha
31	Albarregas	1860	Selva Nublada Baja	Derecha
32	Mucunután	1825	Selva Nublada Baja	Izquierda
33	La Cuesta	1820	Selva Nublada Baja	Derecha
34	La Leona	1785	Selva Nublada Baja	Izquierda
35	La Portuguesa 1	1775	Selva Nublada Baja	Derecha
36	La Mucuy	1770	Selva Nublada Baja	Izquierda
37	Chama 5	1750	Selva Nublada Baja	Principal
38	Montalbán	1650	Bosques Bajos	Derecha
39	San Jacinto	1630	Bosques Bajos	Izquierda
40	La Fria2	1460	Bosques Bajos	Izquierda
41	La Astillera	1260	Bosques Bajos	Derecha
42	La Portuguesa 2	1230	Bosques Bajos	Derecha
43	Gavidia	1115	Bosques Bajos	Izquierda
44	Nuestra Señora	870	Bosques Bajos	Izquierda
45	La Sucia 2	835	Bosques Bajos	Derecha
46	Las Gonzalez	830	Bosques Bajos	Derecha

Un sitio de muestreo consistió en un tramo del cauce de aproximadamente 50 m de longitud, el cual se subdividió en cinco segmentos de 10 m de longitud cada uno, tanto para el muestreo de los macroinvertebrados bentónicos como para la medición de algunos parámetros ambientales. Así se tuvieron 5 segmentos muestreados por sitio. Cada uno de estos se georeferenció con la ayuda de un Sistema de Posicionamiento Global portátil.

2.- Colecta de los macroinvertebrados bentónicos

En los segmentos del tramo de río seleccionado, en cada sitio de muestreo, se colectaron los macroinvertebrados bentónicos usando una red de mano tipo “D”. La red era colocada a contracorriente y con las manos se removi6, por delante de la boca de la red, durante 2 6 3 minutos, el sustrato del fondo o la vegetaci6n sumergida (Figura 5). Los organismos desprendidos del sustrato fueron arrastrados aguas abajo y capturados en la red. El contenido de la red fue vaciado en un recipiente con agua, donde se efectuaba una selecci6n preliminar de los macroinvertebrados. Este proceso se repiti6 4 veces en cada segmento del tramo de r6o seleccionado. Cada uno de los cuatro puntos de muestreo fue ubicado aleatoriamente.



Figura 5: Modo de uso de la de la red de mano.

Los organismos extraídos de las cuatro submuestras se reunían en una única muestra compuesta. Estas fueron preservadas en una solución de alcohol etílico diluido al 80% (Chacón 2003). Posteriormente se procedió a la identificación y cuantificación de los macroinvertebrados, clasificándolos hasta nivel de orden y familia.

En el caso del presente trabajo, la labor consistió en revisar la clasificación hecha a nivel de familia y efectuar la separación e identificación de los diferentes géneros de Trichoptera presentes en las muestras, usando para ello las claves taxonómicas de varios autores (Merrit y Cummins 1996, Wiggins 1998, Angrisano y Korob 2001, Pescador *et al.* 2002, Triplehorn y Johnson 2005). Con los datos obtenidos se calculó para cada sitio de estudio, la abundancia relativa (en porcentaje)

respecto al total de macroinvertebrados colectados, y la diversidad de géneros de la comunidad de Trichoptera.

3.- Parámetros ambientales

Los datos ambientales usados en esta investigación fueron tomados del estudio publicado por Segnini y Chacón (2005), quienes caracterizaron los ríos de la cuenca alta del río Chama en cuanto a las condiciones fisicoquímicas del agua y del hábitat interno y ribereño, como parte del estudio general de bioindicación que se hizo en la cuenca alta del río Chama entre los años 1999 y 2001, y del cual forma parte la presente investigación. Las variables usadas fueron las siguientes:

I) Variables externas al cauce

1. Pendiente del cauce
2. Cobertura de las copas
3. Índice de hábitat: calculado tomando en cuenta las variables:
 - a. Heterogeneidad de sustratos disponibles para la fauna
 - b. Cubrimiento del sustrato
 - c. Relación profundidad/velocidad
 - d. Deposición de sedimentos finos
 - e. Estado del flujo del canal
 - f. Alteración del cauce
 - g. Frecuencia de rápidos
 - h. Estabilidad de las márgenes
 - i. Vegetación protectora de las riberas
 - j. Ancho de la vegetación ribereña

II) Variables hidrológicas

1. Ancho del cauce
2. Profundidad media del agua
3. La profundidad
4. La velocidad de la corriente
5. La descarga
6. La altura máxima
7. El porcentaje de llenado

III) Variables fisicoquímicas del agua

1. pH
2. Temperatura del agua
3. Conductividad
4. Alcalinidad
5. Dureza
6. Oxígeno disuelto
7. Materia orgánica en suspensión.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los números de Hill (N_0 , N_1 y N_2), fueron los índices usados para medir la diversidad α de géneros. La serie de Hill tienen varias ventajas: i) discrimina la contribución de los género raros especies (N_0 ó riqueza de géneros), de los géneros intermedios y abundantes (N_1) y de los géneros muy abundantes (N_2); ii) relaciona otras medidas de diversidad como son la riqueza de géneros, el índice de Shannon Wiener y el índice de Simpson; y iii) utiliza como unidad el número de especies o géneros lo cual facilita su interpretación ecológica (Segnini 1995).

Para medir la diversidad β , se usó el índice de similitud de Jaccard, que permite conocer el grado de similitud de dos comunidades en función de su composición de especies (Moreno 2001).

Se utilizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con dos propósitos: i) ordenar los sitios de muestreo en función de la abundancia relativa de los géneros de Trichoptera, y ii) en función de este ordenamiento, relacionar las variables ambientales con los sitios de muestreo y la abundancia relativa de los géneros. Se usó el paquete informático «CANOCO for Windows™» versión 4.5.

La relación entre las variables ambientales y la composición de los sitios, se evaluó mediante el Coeficiente de Correlación Simple de Pearson.

La comparación de los promedios de abundancia relativa, de diversidad de géneros y de las variables ambientales entre las unidades de estudio (variación altitudinal) y entre vertientes, se hizo mediante un análisis estadístico de varianza (ANDEVA) de una vía. En los casos en que el ANDEVA fue significativo ($p < 0,05$), se aplicó el test *a posteriori* de la Mínima Diferencia Significativa (MDS o LSD (sus siglas en inglés)). Para ello se usó el paquete informático «STATISTICA for Windows™» versión 4.5.

Consideraciones

Para los diferentes tratamientos estadísticos, con la intención de normalizar los datos que no lo estuviesen, se transformaron los valores de las variables ambientales y de abundancia relativa de la comunidad de Trichoptera, con la aplicación de las funciones que aparece en el Cuadro 2.

En el caso de los ACP, se excluyeron los sitios con menos del 1% de abundancia relativa y los géneros con menos del 5%, debido a que su contribución en el ordenamiento era casi nula, y para tener así una mejor visualización de éste.

Para los tratamientos estadísticos de los datos, donde se tomó en cuenta la vertiente izquierda y derecha, se excluyeron los sitios de muestreo pertenecientes al cauce del Río Chama, ya que éstos no pertenecían al cause principal.

Cuadro 2: Funciones matemáticas usadas para la normalización de los valores de las variables

Variable Ambiental	Función matemática de normalización
Altitud	x
Índice de hábitat	x
Materia orgánica en suspensión	$\text{Log } (x+1)$
Cobertura	$\text{Arcoseno } (x/100)$
%llenado	x
Profundidad media	x
Altura máxima	x
Pendiente	x
Velocidad de la corriente	x
Temperatura del agua	$\text{Log } (x+1)$
Conductividad	$(\text{Arcotangente } (x))^2$
Oxígeno disuelto	x
pH	x
Alcalinidad	$\text{Log } (x)$
Dureza	$\text{Arcotangente } (x)$
Caudal	$\text{Raíz-cuadrada } (\text{Log } (x+1))$
Ancho del Cauce	$(\text{Arcotangente } (x))^2$

RESULTADOS

Representación de Trichoptera en la comunidad de macroinvertebrados acuáticos

El total de Trichoptera colectados fue de 11207 individuos, durante los tres años de muestreo (1999, 2000 y 2001) en las 117 muestras. Con una media general de todas las muestras de los tres años de 24,9 individuos. El Orden Trichoptera, representa así el 9,3% ($\pm 2,8$ de desviación estándar) de toda la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de la cuenca alta del Río Chama, siendo el tercer grupo después de Diptera (43,7%) y Ephemeroptera (33,2%) (Figura 6).

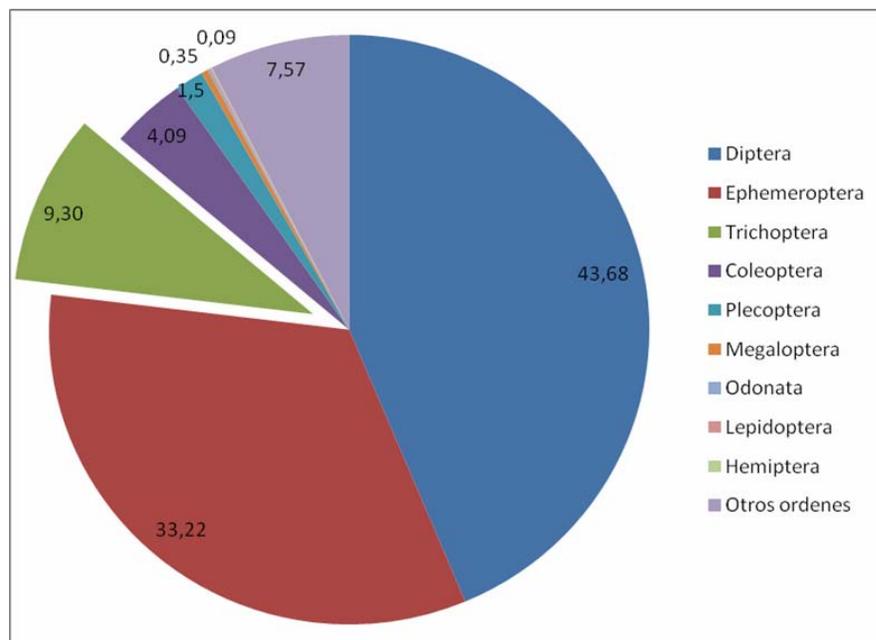


Figura 6. Promedio general de la abundancia relativa (%) por orden, de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos de la cuenca alta del Río Chama, muestreados durante los años 1999, 2000 y 2001.

Composición de la Comunidad de Trichoptera

En general (117 muestras), la diversidad promedio de géneros fue de $N_1= 2,6$ y $N_2= 2,2$. La riqueza total observada fue 21 géneros distribuidos en 12 familias, siendo Hydroptilidae y Polycentropodidae las de mayor riqueza (6 y 3 géneros respectivamente) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Abundancia relativa promedio general de los géneros de Trichoptera respecto al total de macroinvertebrados acuáticos de la cuenca alta del Río Chama.

Familia	Genero	Media	Desviación estándar
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>	3,82	3,2
	<i>Smicridea</i>	1,88	1,8
Calamoceratidae	<i>Banyallarga</i>	1,78	1,7
	<i>Phylloicus</i>	0,473	0,41
Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	2,318	2,02
Glossosomatidae	<i>Proptila</i>	0,908	0,71
Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	0,695	0,56
Leptoceridae	<i>Ceraclea</i>	0,503	0,41
	<i>Triplectides</i>	0,001	0,0001
Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	0,263	0,20
	<i>Orthotrichia</i>	0,082	0,070
	<i>Alisotrichia</i>	0,035	0,03
	<i>Leucotrichia</i>	0,002	0,001
	<i>Stactobiella</i>	0,001	0,0001
	<i>Hydroptila</i>	0,001	0,0001
Limnephilidae	<i>Eocosmoecus</i>	0,030	0,010
Odontoceridae	<i>Marilia</i>	0,024	0,01
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>	0,006	0,005
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>	0,005	0,001
Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	0,004	0,001
	<i>Cyrnellus</i>	0,001	0,0001

Las familias que presentaron las mayores abundancias relativas promedios fueron Hydropsychidae ($5,69\pm 5,5\%$), Calamoceratidae ($2,25\pm 2,1\%$) e Hydrobiosidae

($2,31 \pm 2,02\%$), mientras que Polycentropodidae y Philopotamidae fueron las familias menos abundantes ($0,005 \pm 0,001\%$) (Cuadro 3 y Figura 7A).

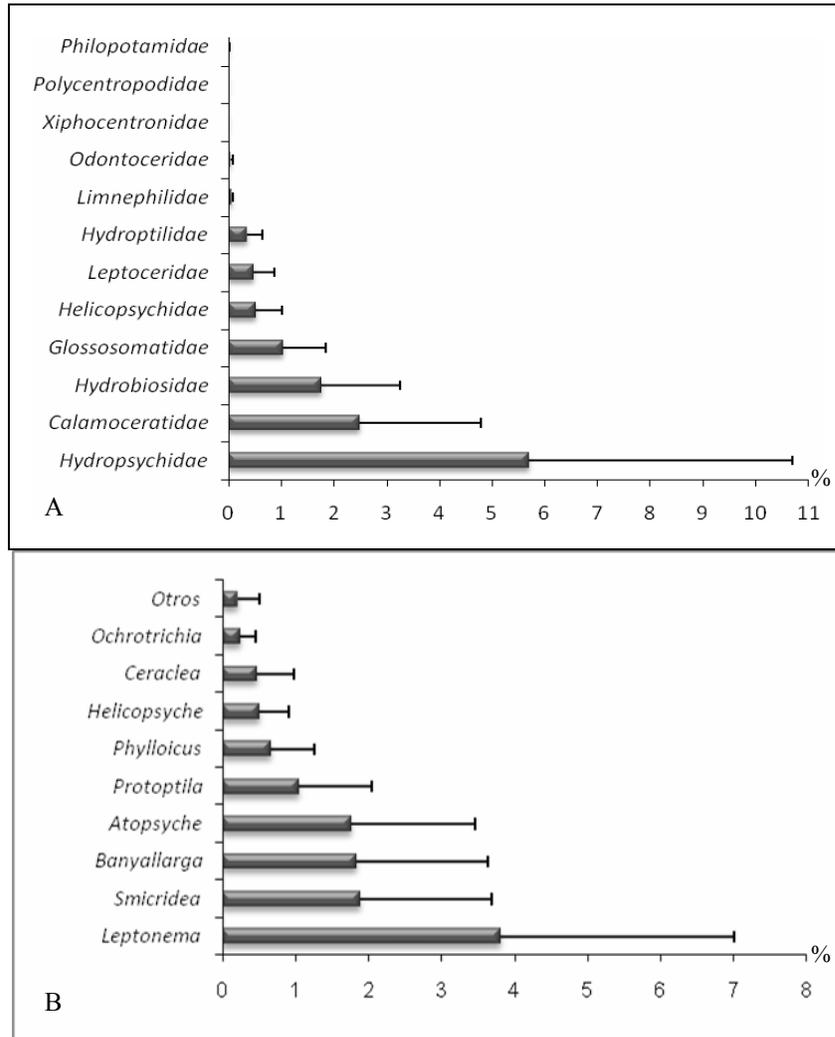


Figura 7. A, Abundancia relativa promedio y su desviación estándar de las Familias de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama; B, abundancia relativa promedio y su desviación estándar de los géneros de Trichoptera encontrados en la cuenca alta del Río Chama. Otros: *Orthotrichia*, *Eocosmoecus*, *Alisotrichia*, *Marilia*, *Xiphocentron*, *Polycentropus*, *Chimarra*, *Leucotrichia*, *Triplectides*, *Cyrnellus*, *Stactobiella* e *Hydroptila*.

En cuanto a los géneros, los más abundantes fueron *Leptonema* ($3,8 \pm 3,2\%$), *Smicridea* ($1,9 \pm 1,8\%$) y *Banyallarga* ($1,8 \pm 1,7\%$), mientras que *Stactobiella*,

Hydroptila y *Cyrnellus* (0,001±0,0001%) fueron los menos abundantes (Cuadro 4, Figura 7B).

Variación de la Comunidad de Trichoptera en el gradiente altitudinal

Esta variación se examinó utilizando las unidades de estudio (Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos) como referencia, pues las diferencias ambientales existentes entre éstas son reflejo del gradiente altitudinal. Así se puede tener una comunidad de Trichoptera característica de cada unidad (tal como lo muestra el Cuadro 4), adaptada a las condiciones ambientales que allí ocurren.

Cuadro 4. Familias y sus géneros de la comunidad de Trichoptera presentes en las unidades de estudio (Páramo, Selva Nublada, Bosques Bajos) de la cuenca alta del Río Chama, indicando su abundancia relativa promedio general respecto al total de macroinvertebrados.

Familia	Genero	Páramo	Selva Nublada	Bosques Bajos
Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	0,007	0,290	2,134
Hydrobiosidae	<i>Atopsyche</i>	5,685	1,098	1,339
Leptoceridae	<i>Ceraclea</i>	0,016	0,524	0,813
Hydroptilidae	<i>Ochrotrichia</i>	0,476	0,228	0,152
Hydroptilidae	<i>Orthotrichia</i>	0,223	0,003	0,100
Hydroptilidae	<i>Leucotrichia</i>	0,005	0,003	
Philopotamidae	<i>Chimarra</i>		0,005	0,012
Hydroptilidae	<i>Alisotrichia</i>		0,067	0,008
Calamoceratidae	<i>Banyallarga</i>		1,117	7,401
Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>		0,963	0,072
Glossosomatidae	<i>Protoptila</i>		1,431	0,502
Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>		4,612	4,719
Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>		2,315	2,272
Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>		0,001	
Hydroptilidae	<i>Stactobiella</i>		0,002	
Leptoceridae	<i>Triplectides</i>		0,002	
Limnephilidae	<i>Eocosmoecus</i>		0,072	
Odontoceridae	<i>Marilia</i>		0,056	
Xiphocentronidae	<i>Xiphocentron</i>		0,014	
Polycentropodidae	<i>Cyrnellus</i>		0,002	
Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>		0,008	

El Cuadro 4 revela que existen familias y géneros comunes a las tres unidades de estudio, aunque la abundancia relativa de algunos varíe, ejemplo: *Helicopsyche* (Helicopsychidae), cuya abundancia va en aumento a medida que se baja en altitud ($p < 0,05$), o *Atopsyche* (Hydrobiosidae) que presenta una diferencia importante ($p < 0,05$) con el máximo en el Páramo. También muestra que existen géneros y algunas familias que sólo están presentes en solo una unidad de estudio, por ejemplo: en la Selva Nublada, las familias Limnephilidae y Odontoceridae con sus géneros *Eocosmoecus* y *Marilia*, respectivamente.

Estas diferencias también se pudieron demostrar con los cálculos de diversidad β , a través del Índice de Similitud de Jaccard, los cuales revelan que existe muy poca similitud entre las unidades de estudio (Páramo – Selva Nublada: 0,29; Páramo – Bosques Bajos: 0,38; Selva Nublada – Bosques Bajos: 0,27).

Asumiendo que cada unidad de estudio presenta una comunidad de Trichoptera característica, se presenta la Figura 8, la cual muestra la composición de cada comunidad dentro de las unidades de estudio.

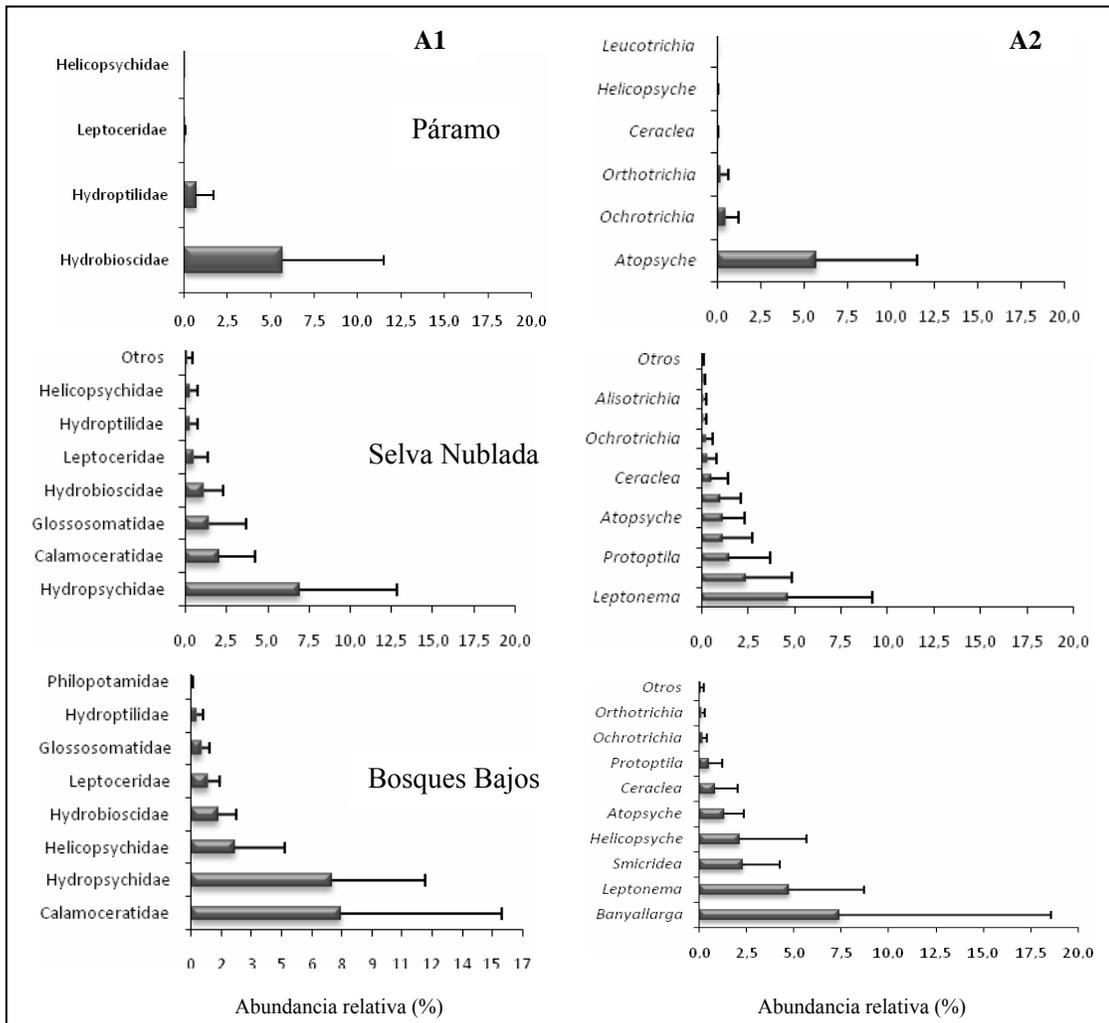


Figura 5. A1, Abundancia relativa promedio y su desviación estándar de las familias de Trichoptera; A2, abundancia relativa promedio de los géneros de Trichoptera. Otros en A1, corresponde a las familias con abundancias relativas menores a 0,1%: Limnephilidae, Odontoceridae, Policentropodidae y Xiphocentronidae. Otros en A2, son géneros con abundancias menores a 0,02%: *Xiphocentron*, *Polycentropus*, *Chimarra*, *Leucotrichia*, *Orthotrichia*, *Triplectides*, *Cynnellus*, *Stactobiella* e *Hydroptila*.

Así se tiene que para el Páramo la comunidad de Trichoptera estuvo conformada por 4 familias, siendo Hydrobioscidae la dominante con $5,7 \pm 5,5\%$ de abundancia relativa, seguida de Hydroptilidae con $0,7 \pm 0,5\%$ y las menos abundantes

son Leptoceridae con $0,02\pm 0,01\%$ y Helicopsychoidea con $0,01\pm 0,007\%$ (Figura 8 A1). Estas cuatro familias incluyeron 6 géneros (riqueza total observada), siendo *Atopsyche* el más dominante con $5,7\pm 5,5\%$ y el menos dominante *Leucotrichia* con $0,005\pm 0,003\%$ (Figura 8 A2).

La comunidad de Trichoptera de la Selva Nublada estuvo conformada por 12 familias, siendo Hydropsychidae seguida de Calamoceratidae las más abundantes, con un $6,9\pm 5,9$ y $2,08\pm 2\%$ respectivamente, y Xiphocentronidae con un $0,01\pm 0,02\%$, la menos dominante (Figura 8 A1). Presentó una riqueza total observada de 21 géneros de los cuales, *Leptonema* y *Smicridea* fueron los más dominantes, con $4,6\pm 3,9$ y $2,3\pm 2\%$ respectivamente, y el menos abundante *Hydroptila* con menos de $0,001\%$ (Figura 8 A2).

La Figura 8 A1, también muestra que en los Bosques Bajos la comunidad estuvo conformada por 8 Familias, de las cuales Calamoceratidae, seguida de Hydropsychidae, fueron las más dominantes con un $7,5\pm 6,5$ y $7,0\pm 4,7\%$ respectivamente, y Philopotamidae con $0,01\pm 0,01\%$ la menos abundante. Estas 8 Familias incluyen 12 géneros (riqueza total observada), de los cuales como se observa en la Figura 8 A2, el más dominante fue *Banyallarga* con un $7,4\pm 6,5\%$, seguido de *Leptonema* con un $4,7\pm 4\%$, siendo *Alisotrichia* con un $0,01\pm 0,007\%$ el menos dominante.

En la Figura 8, se pueden apreciar diferencias importantes en cuanto a la composición de la comunidad de Trichoptera de cada unidad de estudio. Así se tiene que mientras en el Páramo el género *Atopsyche* (Hydrobiosidae) es el más dominante, en los Selva Nublada y Bosques Bajos, éste se ubica en abundancia relativa detrás de los géneros *Leptonema*, *Smicridea* (Hydropsychidae) y *Banyallarga* (Calamoceratidae). A su vez, entre la Selva Nublada y Bosques Bajos, se aprecia que el orden de importancia de estos tres géneros se invierte, siendo *Banyallarga* el más dominante en los Bosques Bajos.

Por otro lado, la Figura 5 y el cuadro 5 muestran que en la unidad de estudio Páramo no hay presencia de los géneros *Smicridea*, *Leptonema*, *Banyallarga* ni *Protoptila* (Glossosomatidae), siendo estos los más abundantes en las unidades de estudio Selva Nublada y Bosques Bajos.

Tratando de analizar esto de manera más integral, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), en función de la abundancia relativa de los géneros de Trichoptera (Figura 9).

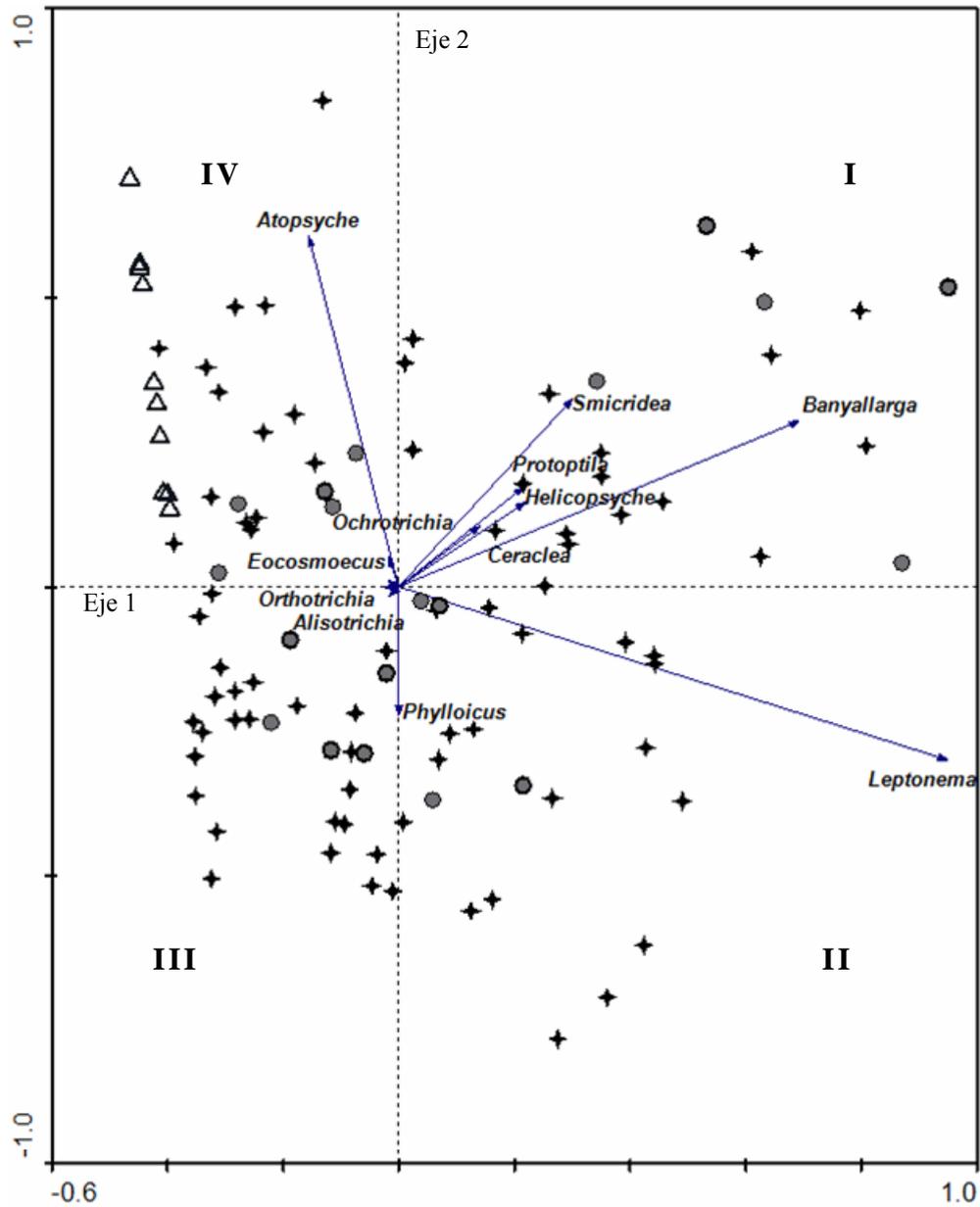


Figura 9. Ordenamiento de los puntos de muestreo y géneros de Trichoptera, a través de Análisis de Componentes Principales (Eje 1 y Eje 2) centrado por géneros (abundancia), discriminando Páramo (triángulo), Selva Nublada (estrella), Bosques Bajos (círculos). Se omiten los sitios con menor del 1% y los géneros con menos de 5% de abundancia.

La Figura 9 muestra el ordenamiento de los puntos de muestreo de acuerdo a la abundancia relativa promedio de los géneros de Trichoptera, donde el primer eje absorbe el 34,9% de la variación total y el segundo eje el 16,4%, para un total de 51,3%. Se puede apreciar que el eje 1, está determinado principalmente por la abundancia relativa de los géneros *Leptonema* y *Banyallarga*. Mientras que la principal contribución en la construcción del eje 2 está dada por *Atopsyche*.

Todos los sitios de muestreo, agrupados de acuerdo a sus unidades de estudio no mostraron una separación clara, exceptuando los sitios correspondientes a Páramo, que están ordenados claramente en el cuadrante IV y separados del resto por la influencia que ejerce la dominancia del género *Atopsyche* y la reducida abundancia relativa de *Leptonema* y *Banyallarga*.

En lo que respecta a los sitios de Selva Nublada, aunque están mucho más dispersos que los de Páramo, se puede apreciar que éstos tienden a concentrarse desde el centro de los ejes 1 y 2, hacia el cuadrante III, influenciados principalmente por la dominancia de los géneros *Leptonema* y en menor grado *Phylloicus*, y por la poca abundancia relativa de *Atopsyche*, *Smicridea* y *Banyallarga*. En cuanto a los sitios de Bosques Bajos, estos presentan una gran dispersión que se hace mayor a medida que aumenta el eje 1, debido a la influencia de los vectores divergentes de los géneros *Leptonema*, *Banyallarga* y *Smicridea*.

Tratando de observar la separación de los sitios en función las vertientes sobre la abundancia relativa de los géneros de Trichoptera se presenta la Figura 10.

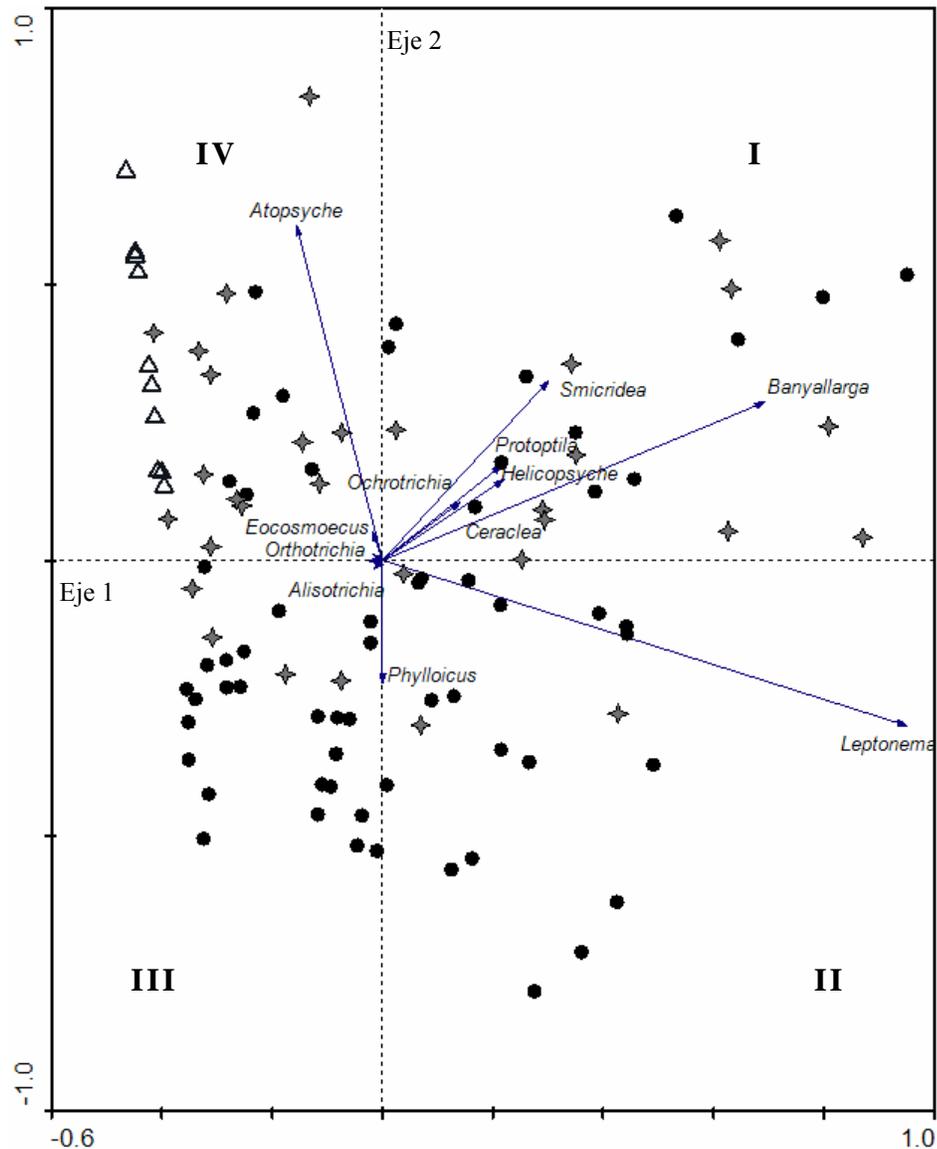


Figura 10. Ordenamiento de los puntos de muestreo y géneros de Trichoptera, a través de Análisis de Componentes Principales (Eje 1 y Eje 2) centrado por géneros (abundancia), discriminando las vertientes izquierda (estrella) y derecha (círculo, triangulo en Páramo) de la cuenca alta del Río Chama. Se omiten los sitios con menor del 1% y los géneros con menos de 5% de abundancia y los presentes en el canal principal del río.

En cuanto a las vertientes izquierda y derecha, se puede observar un aparente agrupamiento a lo largo del eje 2, concentrándose los sitios de la vertiente derecha (Sierra de La Culata) hacia los cuadrantes II y III, y los de la vertiente izquierda (Sierra Nevada) hacia los cuadrantes I y IV. Los géneros que influyen en este ordenamiento son *Atopsyche* y *Leptonema*, y en menor grado *Smicridea*, *Banyallarga* y *Phylloicus*.

Para ver la separación por unidad de estudio y vertiente, se presenta la Figura 11, en la que se puede apreciar una mayor concentración de sitios de la vertiente derecha y pertenecientes a la Selva Nublada hacia los cuadrantes II y III, y de los sitios de ésta unidad de estudio correspondientes a la vertiente izquierda, hacia los cuadrantes I y IV del Gráfico.

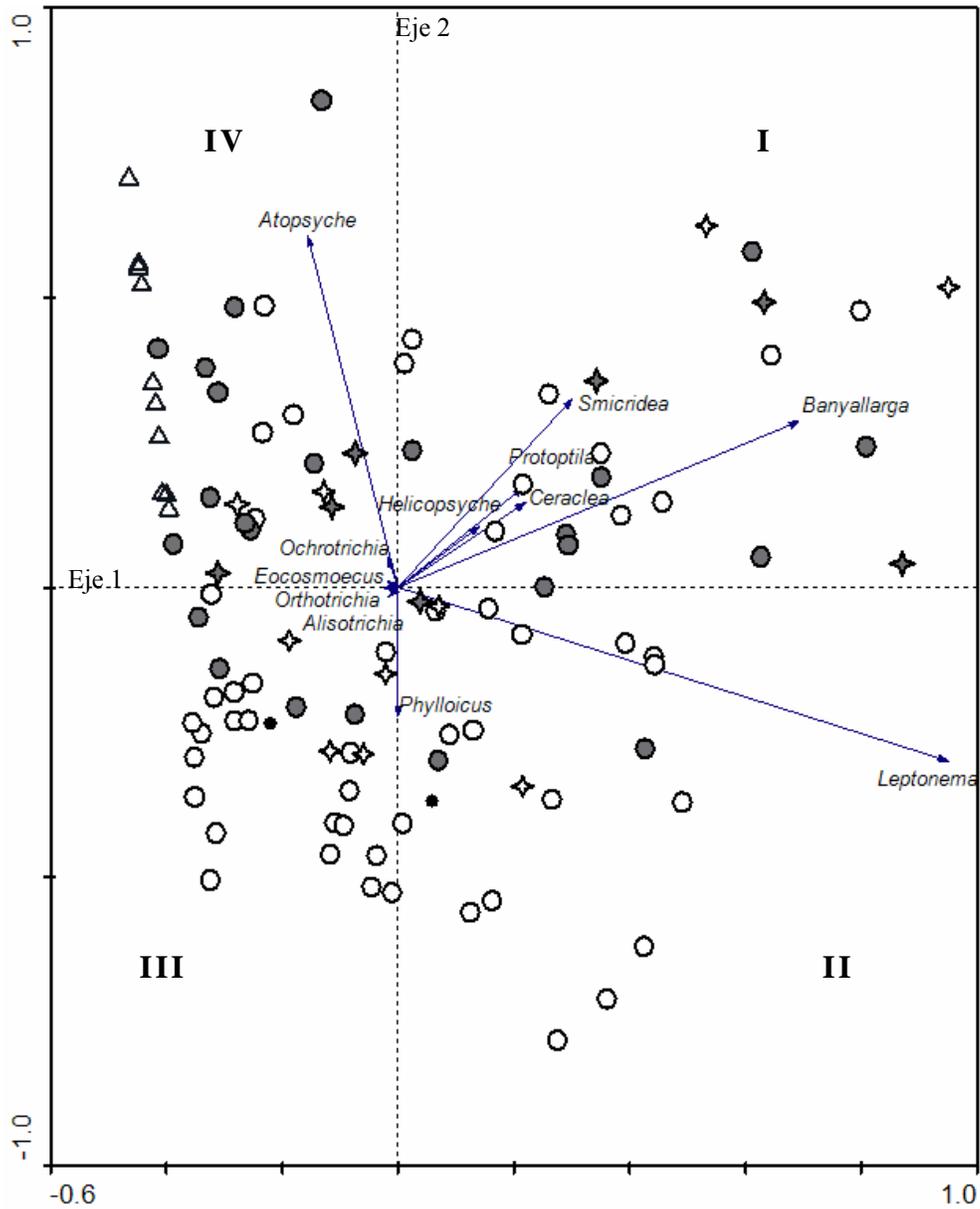


Figura 11. Ordenamiento de los puntos de muestreo y géneros de Trichoptera, a través de Análisis de Componentes Principales (Eje 1 y Eje 2) centrado por géneros (abundancia), discriminando las unidades de estudio: Páramo (triángulo), Selva Nublada (círculo), Bosques Bajos (estrellas) y vertientes izquierda (grises) y derecha (blancos) de la cuenca alta del Río Chama. Se omiten los sitios con menor del 1% y los géneros con menos de 5% de abundancia.

La Figura 11, también muestra que los sitios de la vertiente izquierda de la unidad Bosques Bajos, están ubicados en los cuadrantes I y IV, mientras que los de la vertiente derecha presentan una mayor dispersión, producto de la variabilidad encontrada en la abundancia relativa de la comunidad de Trichoptera para esta unidad de estudio.

Tratando de cotejar lo observado a nivel de géneros en la Figura 9, con lo que sucede de manera general a la comunidad de Trichoptera, se realizaron una serie de ANDEVAs, a fin de evaluar estadísticamente los cambios ocurridos en la abundancia relativa promedio y diversidad de géneros por efecto del gradiente altitudinal y de vertientes.

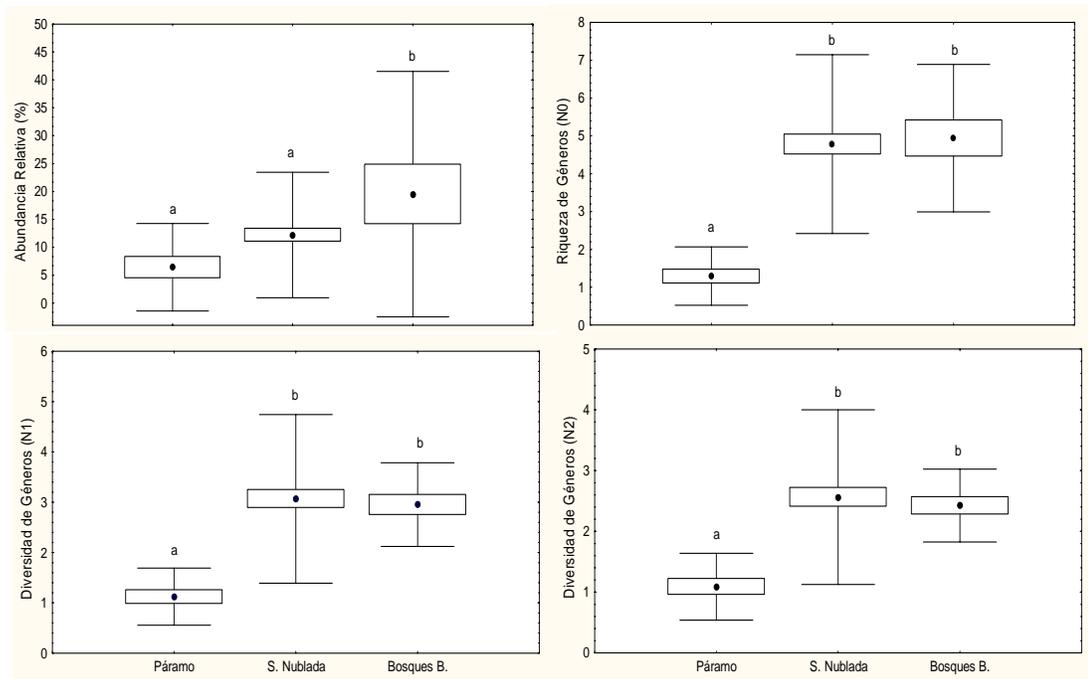


Figura 12. Abundancia relativa promedio (%) y Diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2) con su error y desviación estándar de la comunidad de Trichoptera en las unidades de estudio Paramo ($n = 17$), Selva Nublada (S. Nublada) ($n = 83$) y Bosques Bajos (Bosques B.) ($n = 17$) de la cuenca alta del Río Chama. Letras distintas indican diferencias significativas, según el test *a posteriori* LSD con un 95% de confianza.

La Figura 12, revela para la abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera, diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las unidades de estudio, el test *a posteriori* LSD muestra que el Páramo (abundancia relativa promedio = $6,4 \pm 5,8\%$) y Selva Nublada ($12,2 \pm 9\%$) no son diferentes, pero sí entre estos y Bosques Bajos ($19,5 \pm 17,2\%$).

Respecto a la diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2), los diferentes gráficos de la Figura 12, revelan diferencias ($p < 0,05$) entre las unidades de estudio, mostrando el

mismo patrón de variación entre sí. Los menores valores se dieron en la unidad de estudio Páramo ($N_0=1,29\pm0,6$; $N_1=1,12\pm0,2$ y $N_2=1,09\pm0,2$ géneros), mientras que en la Selva Nublada ($N_0=5\pm1,8$; $N_1=3,2\pm1,3$ y $N_2=2,7\pm1,1$ géneros) y Bosques Bajos ($N_0=4,9\pm1,6$; $N_1=2,8\pm0,6$ y $N_2=2,3\pm0,5$ géneros) no se presentaron diferencias significativas.

Se puede apreciar gráficamente que la abundancia relativa promedio de Trichoptera desciende a medida que se incrementa en altitud. Además, muestra una marcada variabilidad en la abundancia relativa, representada por la desviación estándar en cada unidad de estudio, que aparentemente también aumenta a medida que disminuye la altitud. Esta variabilidad también se observa para la diversidad de géneros, que aparentemente es menor en la unidad de estudio Páramo.

Dado la gran cantidad de datos pertenecientes a la unidad de estudio Selva Nublada ($n = 83$) frente a la de Páramo y Bosques Bajos ($n = 17$ en ambas) y por tener un amplio margen altitudinal, se decide separar la Selva Nublada en Alta y Baja, a fin de evaluar estadísticamente los cambios que se pueden dar intra unidad de estudio en un gradiente altitudinal. Los resultados de ésta separación se muestran en la Figura 13.

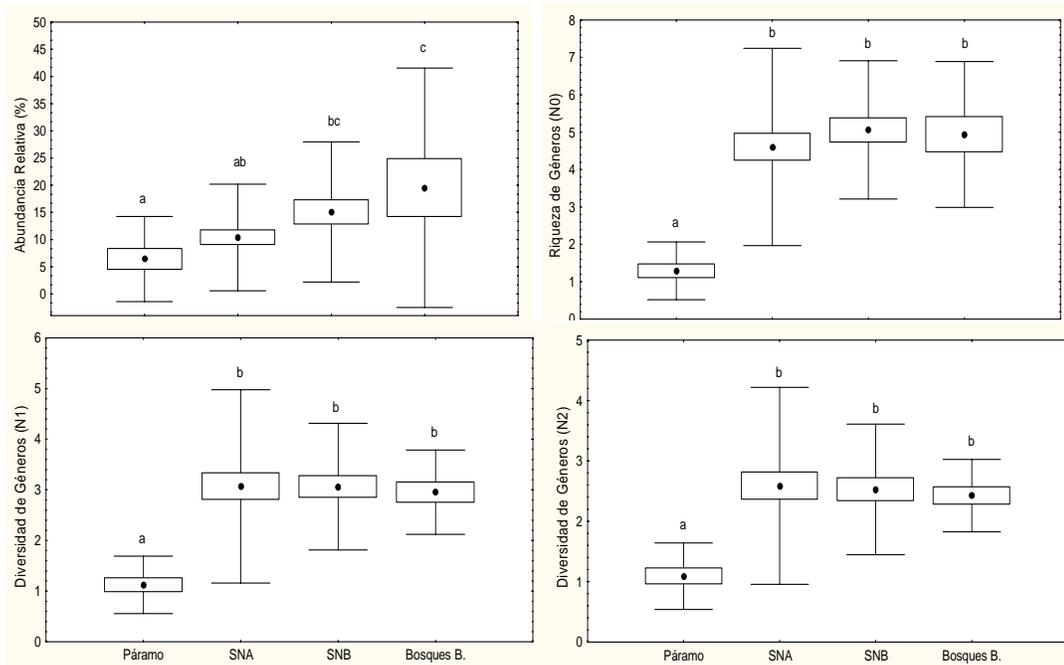


Figura 13. Abundancia relativa promedio (%) y Diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2) con su error y desviación estándar de la comunidad de Trichoptera, en las unidades de estudio Páramo ($n = 17$), Selva Nublada Alta (SNA) ($n = 51$), Selva Nublada Baja (SNB) ($n = 32$) y Bosques Bajos (Bosques B.) ($n = 17$) de la cuenca alta del Río Chama. Letras distintas indican diferencias significativas, según el test *a posteriori* LSD con un 95% de confianza.

En la Figura 13, se puede apreciar que existen diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las unidades de estudio, en cuanto a la abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera. El test *a posteriori* LSD reflejó que entre la unidad Páramo y Selva Nublada Alta (abundancia relativa promedio = $10,4 \pm 7,4\%$), no existen diferencias, lo mismo ocurre entre la Selva Nublada Alta y la Baja (abundancia relativa promedio = $15,1 \pm 10,8\%$), y entre ésta y la unidad Bosques Bajos, por el contrario, sí existen diferencias entre Páramo y Selva Nublada Baja, y entre Selva Nublada Alta y Bosques Bajos.

Respecto a la diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2) de la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama, la Figura 10 revela un patrón similar para cada una de éstas, siendo el Páramo el que presentó los menores valores ($p < 0,05$), comparado con la Selva Nublada Alta, Selva Nublada Baja y Bosques Bajos, que no mostraron diferencias entre sí.

En base a la separación de la unidad de estudio Selva Nublada en “Alta” y “Baja”, se analizó la similitud de las comunidades pertenecientes a cada unidad y sub-unidad de estudio, a través del Índice de Similitud de Jaccard, encontrándose las sub-unidades Selva Nublada Alta y Selva Nublada Baja con un índice de 0,57, una baja similitud entre Páramo, Selva Nublada Alta y Selva Nublada Baja (0,3 y 0,27 respectivamente), y entre éstas y Bosques Bajos una similitud mayor (0,6 y 0,67 respectivamente).

Los resultados anteriores y el observado en la Figura 13, evidenciaron una similitud en las comunidades de Trichoptera de las unidades de estudio próximas en altitud por debajo del Páramo, en lo que a diversidad α y β se refiere, siendo la comunidad de Trichoptera de la unidad de estudio Páramo diferente del resto. Tomando en consideración el atributo abundancia relativa (Figura 13), se revela un cambio gradual en la abundancia de la comunidad de Trichoptera entre las tres unidades de estudio asociadas con el gradiente altitudinal.

Discriminando la unidad Selva Nublada en “Alta” y Baja”, se realizó el ACP mostrado en la Figura 14, en el cual se puede apreciar que la diferenciación entre las vertientes se hace mayor en algunas unidades de estudio, tal es el caso de los sitios correspondientes a Selva Nublada Baja de la vertiente izquierda (Sierra Nevada), que comparte el mismo género determinante (*Atopsyche*) que los sitios de Páramo, y que se concentran hacia el cuadrante IV. No obstante, su contra parte, la Selva Nublada Baja de la vertiente derecha (Sierra de la Culata), presenta una mayor dispersión de los sitios representada en la nube de puntos en el ordenamiento, aunque se concentra hacia los cuadrantes I y II

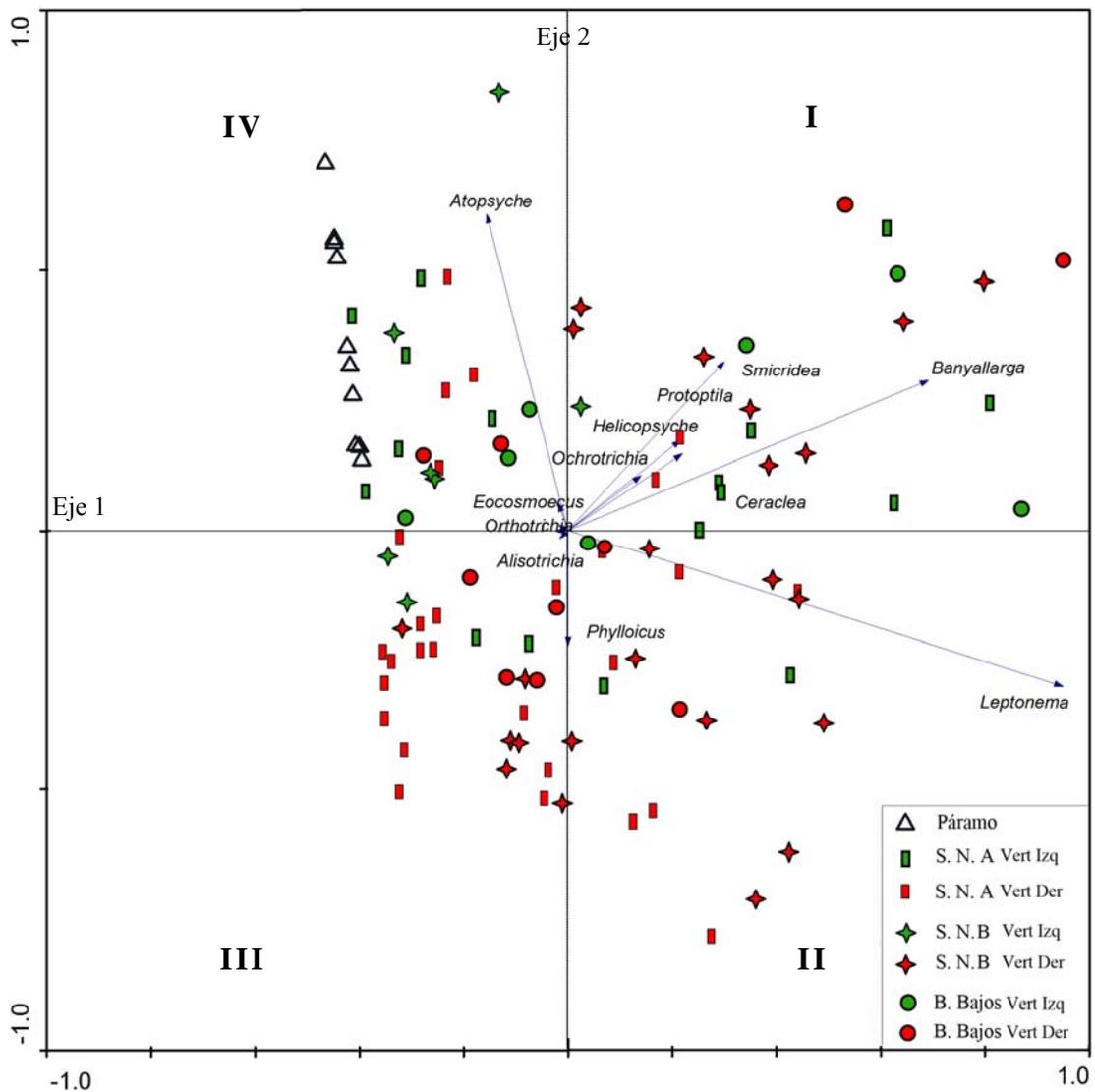


Figura 14. Ordenamiento de los puntos de muestreo y Géneros de Trichoptera, a través de Análisis de Componentes Principales (Eje 1 y Eje 2) centrado por Géneros (abundancia), discriminando Selva Nublada Alta (S. N. A), Selva Nublada Baja (S. N. B), Bosques Bajos (B. Bajos) y sus vertientes izquierda (Vert Izq) y derecha (Vert Der) de la cuenca alta del Río Chama. Se omiten los sitios con menor del 1% y los Géneros con menos de 5% de abundancia.

En el caso de la vertiente izquierda y derecha de la Selva Nublada Alta, se puede apreciar un agrupamiento de los sitios de la vertiente derecha hacia la parte negativa del eje 2, mientras que los correspondientes a la vertiente izquierda, se

concentran hacia la parte positiva del mismo eje, aunque con mayor dispersión producto del efecto que ejerce sobre estos los géneros *Leptonema*, *Banyallarga* y *Smicridea*.

Variación inter-vertiente de la comunidad de Trichoptera

General

La Figura 15, muestra la comparación de la abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera de la vertiente derecha (abundancia relativa promedio = $12,7 \pm 5\%$) e izquierda (abundancia relativa promedio = $12,4 \pm 10\%$) en la cuenca alta del río Chama, sin discriminar por unidad de estudio.

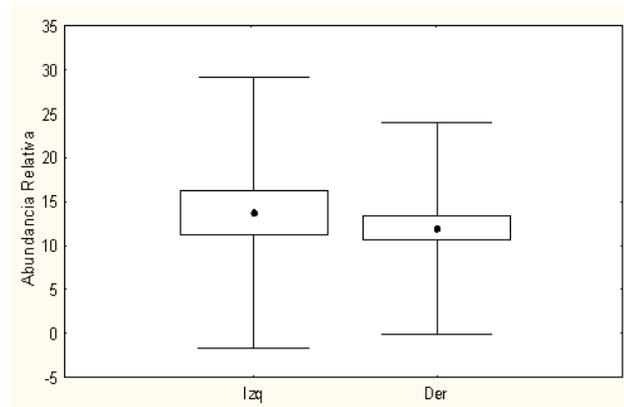


Figura 15. Abundancia relativa (%) promedio con su error y desviación estándar de la comunidad Trichoptera de la vertiente izquierda (Izq. n = 36) y vertiente derecha (Der. n = 72) de la cuenca alta del Río Chama. Se incluyen todas las unidades de estudio.

La comparación entre las vertientes derecha e izquierda de la cuenca alta del Río Chama, no reveló diferencias significativas ($p = 0,51$), cuando se evaluó el promedio de todos los sitios de muestreo en sus unidades de estudio para cada vertiente. Esto debido a la alta variabilidad en la abundancia relativa por las diferencias existentes entre las unidades de estudio.

Para resumir esta comparación y la del resto de atributos de la comunidad de Trichoptera presente en la vertiente derecha e izquierda, se presenta el Cuadro 5.

Cuadro 5. Atributos (abundancia relativa: Abun Rel; Diversidad N° de Hill: N_0 , N_1 y N_2 , Índice de Similitud de Jaccard: I_{SJ}) de la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama, por vertiente (izquierda: Izq; derecha: Der)

Atributo	Izq	Der	$p < 0,05$
Abun Rel	12,4 ± 10	12,7 ± 5	ns
N_0	4,49 ± 4,57	4,29 ± 4,24	ns
N_1	2,85 ± 2,43	2,79 ± 2,06	ns
N_2	2,38 ± 1,82	2,36 ± 1,59	ns
I_{SJ}	0,67		-

En el Cuadro 5, se puede apreciar que no existen diferencias significativas entre los atributos de la comunidad de Trichoptera de cada vertiente. En cuanto al índice de similitud de Jaccard, este evidencia que las comunidades de la vertiente izquierda y derecha son relativamente similares entre sí. Ambas vertientes tuvieron como géneros dominantes a *Leptonema*, *Atopsyche* y *Banyallarga*.

Variación inter-vertiente de la comunidad de Trichoptera

Por Unidad de Estudio

A fin de disminuir la heterogeneidad ambiental propia del gradiente altitudinal, se realizó una comparación de medias de la abundancia relativa entre vertientes para cada unidad de estudio.

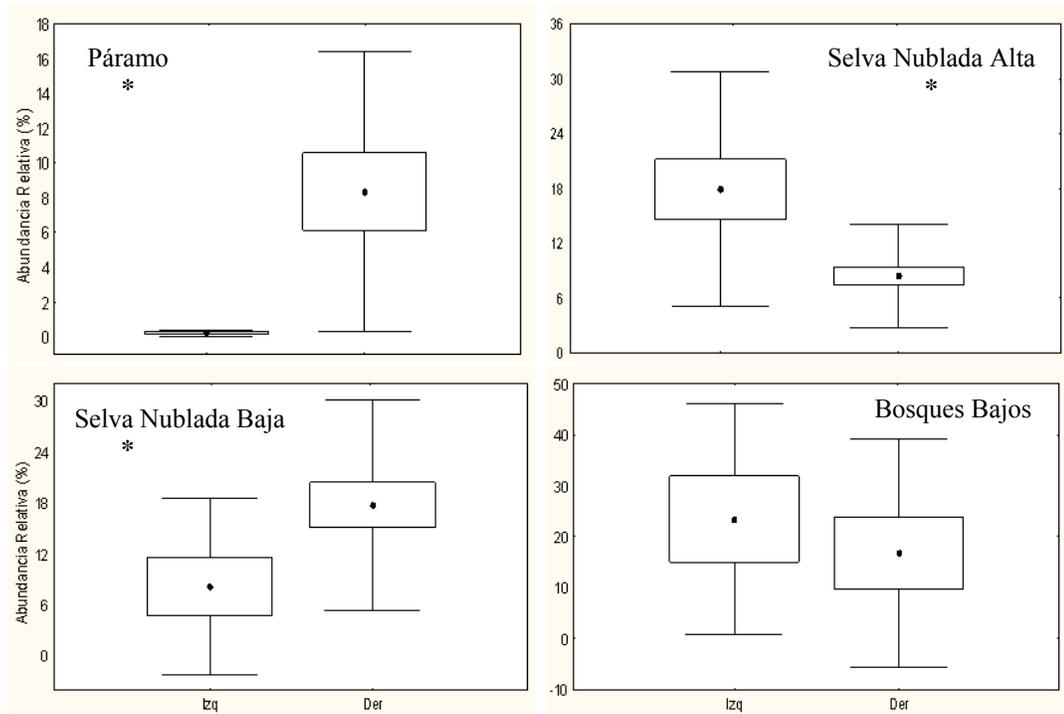


Figura 16. Abundancia relativa promedio (%) con su error y desviación estándar de la comunidad de Trichoptera de la vertiente derecha e izquierda de la unidad de estudio Páramo (Izq n = 4; Der n = 9), Selva Nublada Alta (Izq n = 17; Der n = 32), Selva Nublada Baja (Izq n = 9; Der n = 21) y Bosques Bajos (Izq n = 7; Der n = 10) de la cuenca alta del Río Chama. Con asterisco (*) las comparaciones con diferencias significativas ($p < 0,05$)

En el Páramo, la Figura 16, muestra diferencias entre la vertiente derecha e izquierda ($p < 0,05$), teniéndose una abundancia relativa mayor en la vertiente

derecha ($8,33 \pm 8,01\%$) y una menor en la vertiente izquierda ($0,19 \pm 0,17$). Lo mismo se pudo observar en la unidad de estudio Selva Nublada Baja, donde se encontró diferencias significativas ($p < 0,05$), siendo la vertiente derecha la que presentó una mayor cantidad de Trichoptera, en promedio de abundancia relativa $17,70 \pm 10\%$, frente a la vertiente izquierda con una abundancia relativa promedio de $8,10 \pm 7,5\%$.

Es importante resaltar que las diferencias observadas entre la vertiente derecha e izquierda de la Selva Nublada Baja, coincide con la separación entre vertientes revelada en el ACP, en cuanto a la composición y abundancia relativa de los géneros de Trichoptera (Figura 16).

En el caso de la Selva Nublada Alta (Figura 16), se puede apreciar que al contrario de la unidad de estudio Páramo y Selva Nublada Baja, vertiente izquierda fue la que presentó mayor cantidad de individuos de Trichoptera ($15,8 \pm 13,4\%$), respecto la vertiente derecha ($8,2 \pm 5,8\%$).

La Figura 16 que para la unidad de estudio Bosques Bajos, la comparación hecha entre las vertientes izquierda y derecha no muestra diferencias significativas ($p = 0,48$), en lo que a abundancia relativa promedio de Trichoptera se refiere.

Cuadro 6. Diversidad (N_0 , N_1 y N_2) de géneros promedio y su desviación estándar (Desv) de la comunidad de Trichoptera para las vertientes derecha (Der) e izquierda (Izq) de cada unidad de estudio (Páramo, Selva Nublada Alta, Selva Nublada Baja y Bosques Bajos) de la cuenca alta del Río Chama.

Div	Paramo				Selva Nublada Alta				Selva Nublada Baja				Bosques Bajos			
	Der	Desv	Izq	Desv	Der	Desv	Izq	Desv	Der	Desv	Izq	Desv	Der	Desv	Izq	Desv
N_0	1,46	1,12	0,75	0,65	4,72	3,46	4,94	4,01	5,33	3,58	4,33	3,16	4,4	3,12	5,71	3,85
N_1	1,24	0,89	0,75	0,62	3,26	2,52	3,08	2,53	3,04	2,09	3,07	2,30	2,78	1,83	3,20	1,97
N_2	1,19	0,86	0,75	0,62	2,76	2,15	2,57	2,11	2,47	1,73	2,61	1,95	2,34	1,52	2,55	1,48

El Cuadro 6 muestra los valores de diversidad de géneros promedio de la comunidad de Trichoptera para cada vertiente (derecha e izquierda) de las unidades de estudio de la cuenca alta del Río Chama.

En este Cuadro se puede apreciar que no existen diferencias aparentes entre la vertiente derecha e izquierda en cada unidad de estudio. Esto fue corroborado estadísticamente, resultando que en ningún caso dio significativa ($p > 0,1$).

A nivel de géneros en cada vertiente, se tiene que para la unidad de estudio Páramo, el dominante en la vertiente derecha, aparte de *Atopsyche* que aparece en ambas vertientes, es *Ochrotrichia*, ausente en la vertiente izquierda. Por el contrario, *Ceraclea* aparece solo en la vertiente izquierda.

En el caso de la Selva Nublada Alta, los géneros dominantes para ambas vertientes son *Leptonema* y *Smicridea*. Aunque en la vertiente derecha aparece dominando con la misma importancia que *Smicridea*, el género *Phylloicus*, siendo esta la diferencia más resaltante de la comunidad en esta unidad de estudio.

En la vertiente derecha de la unidad de estudio Selva Nublada Baja, el género más abundante es *Leptonema*, seguido de *Banyallarga*, mientras que en la vertiente izquierda el más dominante es *Protoptila* seguido de *Smicridea*.

En la unidad de estudio Bosques Bajos, ambas vertientes presentan los mismos géneros dominantes: *Banyallarga* y *Leptonema*, seguido de *Smicridea* (para la vertiente derecha) y de *Helicopsyche* (para la vertiente izquierda).

Relación entre la variación de la Comunidad de Trichoptera y las variables ambientales.

La variación espacial (altitudinal y vertiente), supone cambios en las variables ambientales, y éstas a su vez generan cambios en la biota. Por lo tanto, se decide examinar la incidencia que pudieran tener estas variables sobre la abundancia relativa de los géneros de Trichoptera.

En tal sentido, se realizó el mismo Análisis de Componentes Principales mostrado en la Figura 9, incluyendo la matriz de variables ambientales (Figura 17), presentándose así las relaciones entre la abundancia relativa de los géneros de Trichoptera y la relación con los gradientes de las variables ambientales.

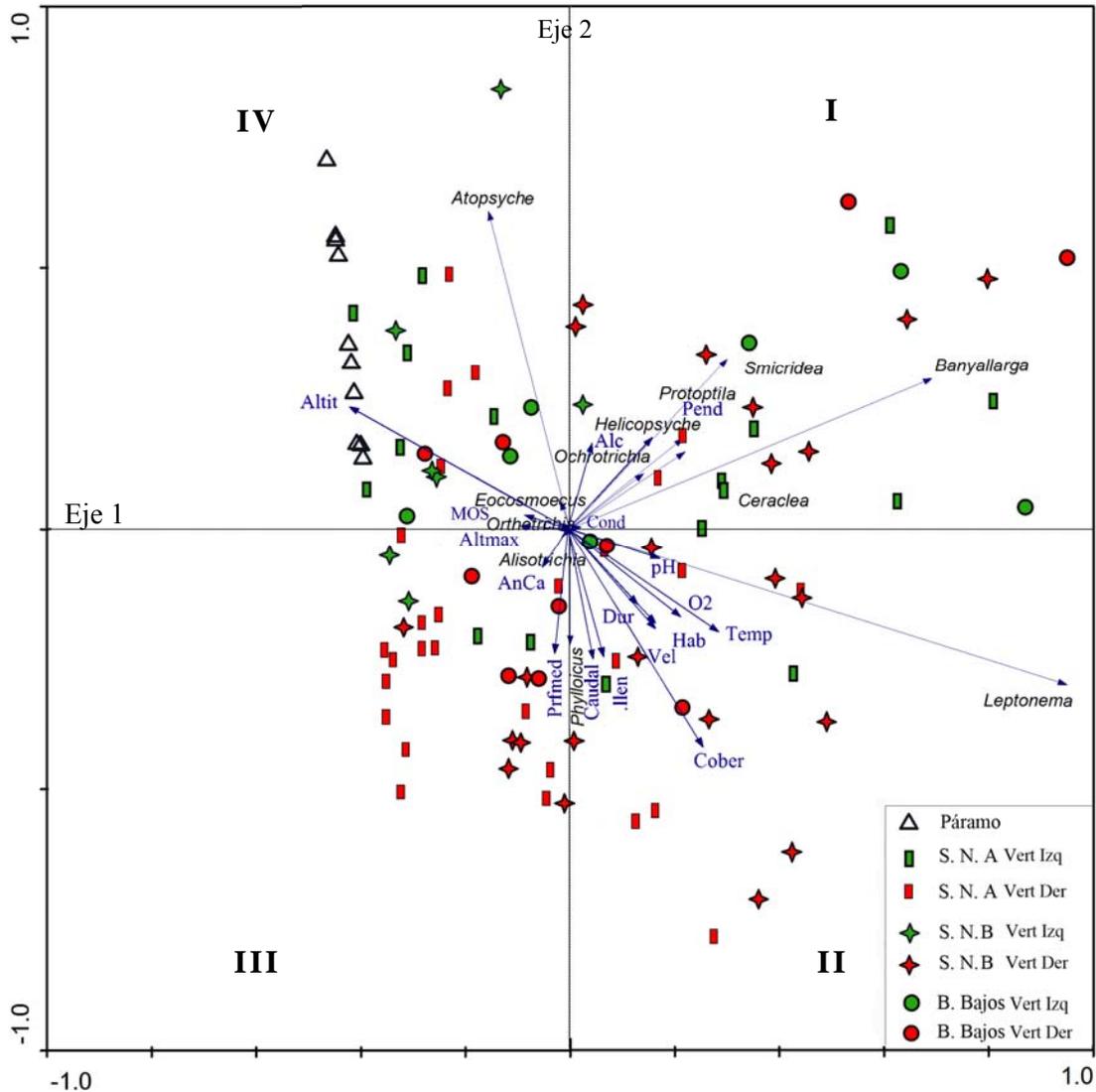


Figura 17. Análisis de Componentes Principales (Eje 1 y Eje 2) centrado por géneros, relacionando la abundancia relativa promedio de los géneros de Trichoptera y los valores de las variables ambientales de la cuenca alta del Río Chama (vectores en azul). Se omiten los sitios con menor del 1%, los géneros con menos de 5% de abundancia y la variable ambiental caudal por redundancia. Altitud (Altit), materia orgánica en suspensión (MOS), pendiente (Pend), temperatura (Temp), oxígeno (O2), hábitat (Habit), cobertura (Cobert), velocidad de la corriente (Vel), porcentaje de llenado (.llen), profundidad media (prfmed), conductividad (Cond), altura máxima (Altmax), ancho del caudal (AnCa).

En la Figura 17, el primer eje el 34,9% de la variación total y en el segundo eje el 16,4%, para un total de 51,3%. La relación entre las variables ambientales y

géneros para el primer eje explica un 45,4% de la variación total y para el segundo de 24,4%, para un total de 69,8%. Se pueden apreciar los principales gradientes ambientales: altitud, con una correlación para el eje 1 de -0,42 y con el eje 2 de 0,23, cobertura (correlación con el eje 1: 0,26; eje 2: -0,42), temperatura (eje 1: 0,29; eje 2: -0,20) y el porcentaje de llenado (eje 1: 0,07; eje 2: -0,25). Como se esperaba la cobertura y la temperatura son inversamente proporcionales a la altitud, mientras que el porcentaje de llenado, no pareciera tener una relación directa con el gradiente altitudinal.

Como se había mencionado anteriormente (Figura 9), los géneros que más influyeron en el ordenamiento fueron *Leptonema*, *Banyallarga*, *Atopsyche* y *Smicridea*, y observando la Figura 17, se puede apreciar que la abundancia relativa género *Leptonema* aumenta proporcionalmente a la temperatura y cobertura vegetal. Esto quiere decir que las condiciones ambientales se hacen más favorables para este género a medida que se desciende en altitud, de hecho la unidad Páramo se separó claramente en el ordenamiento, en parte por la ausencia de éste género (Figura 9).

Por el contrario, la Figura 17 muestra que el género *Atopsyche*, se relacionó negativamente con la cobertura vegetal, la temperatura y porcentaje de llenado del cauce. Esto indica que a medida que se aumenta en altitud dentro de la cuenca alta del Río Chama, las condiciones ambientales se hacen más favorables para éste género.

De hecho, *Atopsyche* fue el género que se encontró a la altitud máxima de este estudio (3750m en la quebrada Mifafi).

En el caso de los géneros *Banyallarga* y *Smicridea*, la Figura 17 revela que parecieran estar relacionados positivamente con la pendiente, mientras que con las variables vinculadas con la altitud (cobertura, temperatura), aparentemente no tienen relación.

Tomando en cuenta los géneros de menor importancia, en lo que respecta al ordenamiento presentado en la Figura 17, se pudo observar que los géneros *Protoptila*, *Helicopsyche* y *Ceraclea* respondieron similarmente al patrón que presentó *Smicridea* respecto a las variables ambientales. Mientras que el género *Phylloicus*, pareció estar relacionado positivamente con la cobertura, el porcentaje de llenado del cauce y el caudal, y negativamente con la pendiente.

Así mismo, la Figura 17 muestra que los vectores de la mayoría de las variables ambientales están en sentido opuesto a la altitud, lo que supone una variación en ese gradiente. En este sentido, se decide examinar los cambios de las variables ambientales en el gradiente altitudinal, tanto de manera general a lo largo de la cuenca alta del Río Chama, como separando las vertientes.

Variación de las variables respecto el gradiente altitudinal

La Figura 18 muestra los cambios de las variables ambientales a lo largo del gradiente altitudinal de la cuenca alta del Río Chama, que revelaron diferencias significativas entre las unidades de estudio ($p < 0,05$).

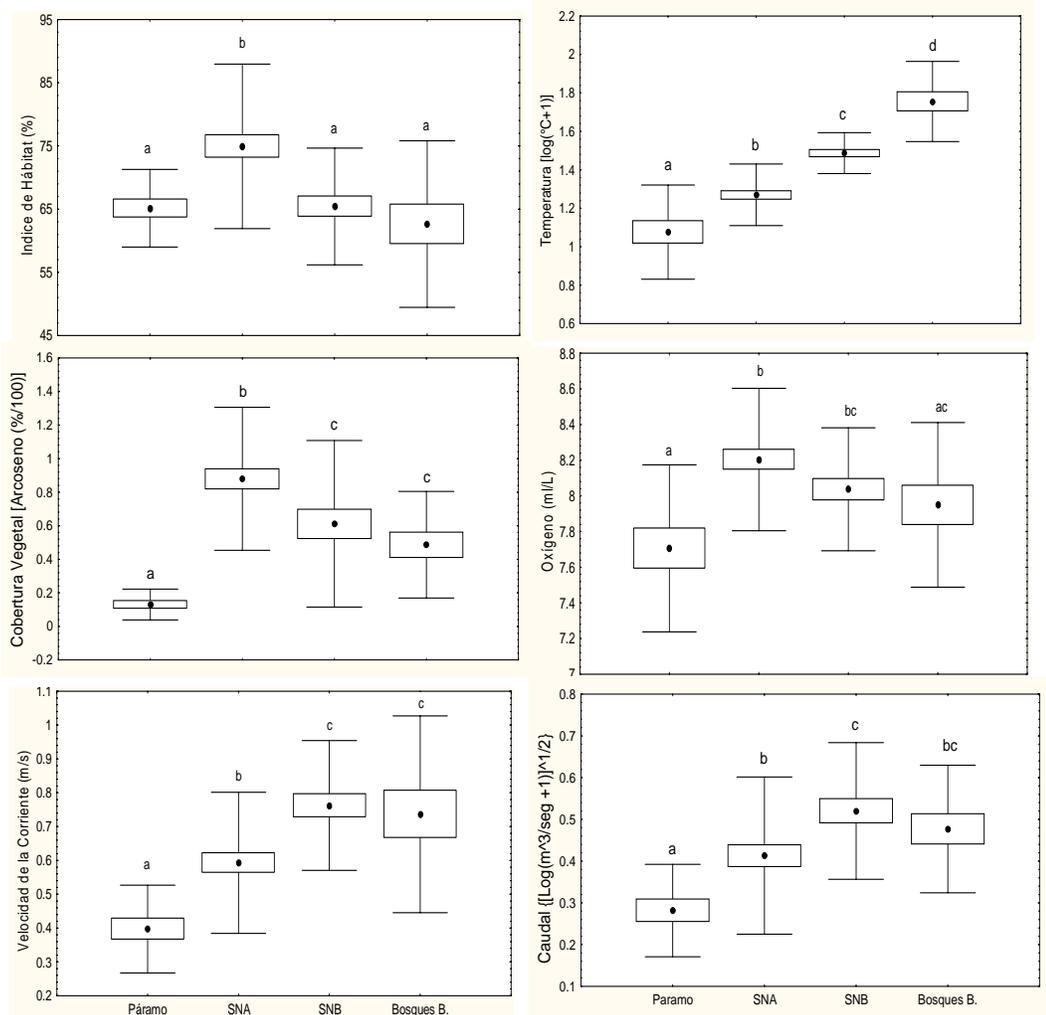


Figura 18. Valores promedio con su error y desviación estándar de algunas variables ambientales por unidad de estudio: Páramo ($n = 17$), Selva Nublada Alta (SNA) ($n = 51$), Selva Nublada Baja (SNB) ($n = 32$) y Bosques Bajos (Bosques B.) ($n = 17$). Letras distintas indican diferencias significativas según el test LSD con un 95% de confianza.

La Figura 18 revela que los valores de la temperatura y la velocidad de la corriente incrementan conforme baja la altitud. Es importante mencionar que los patrones que siguen estas variables ambientales con el gradiente altitudinal, son similares a los que se pudieron apreciar para la abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera (Figura 13), por lo que se pudiera establecer una asociación entre el aumento de éste atributo de la comunidad con la disminución de la altitud dentro de la cuenca alta del Río Chama. Por otro lado, la Figura 18 muestra que para las variables cobertura vegetal, el oxígeno disuelto y el caudal, el incremento más importante se produce en la Selva Nublada, siendo la unidad de estudio Páramo la de menores valores, patrón similar a la variación de la diversidad de géneros de Trichoptera en el gradiente altitudinal (Figura 13).

Se puede apreciar además en la Figura 18, que los valores del índice de hábitat presentan un incremento significativo sólo en la Selva Nublada Alta y esto se puede deber a una mayor cobertura vegetal en ésta unidad de estudio (corroborado en el gráfico correspondiente a ésta variable), que a su vez garantizarían otros factores tomados en cuenta para la estimación de éste índice, por ejemplo: estabilidad ribereña.

Cambios en las variables ambientales respecto la vertiente

Tratando de explicar la variación de la abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera entre las vertientes de la unidad Páramo, Selva Nublada Alta y Selva Nublada Baja (Figura 16), se decidió comparar los parámetros ambientales de las vertientes izquierda y derecha para éstas unidades de estudio, mostrando gráficamente las variables cuya diferencia entre vertiente derecha e izquierda resultó significativa (Figura 19, Figura 20 y Figura 21).

Unidad de estudio Páramo

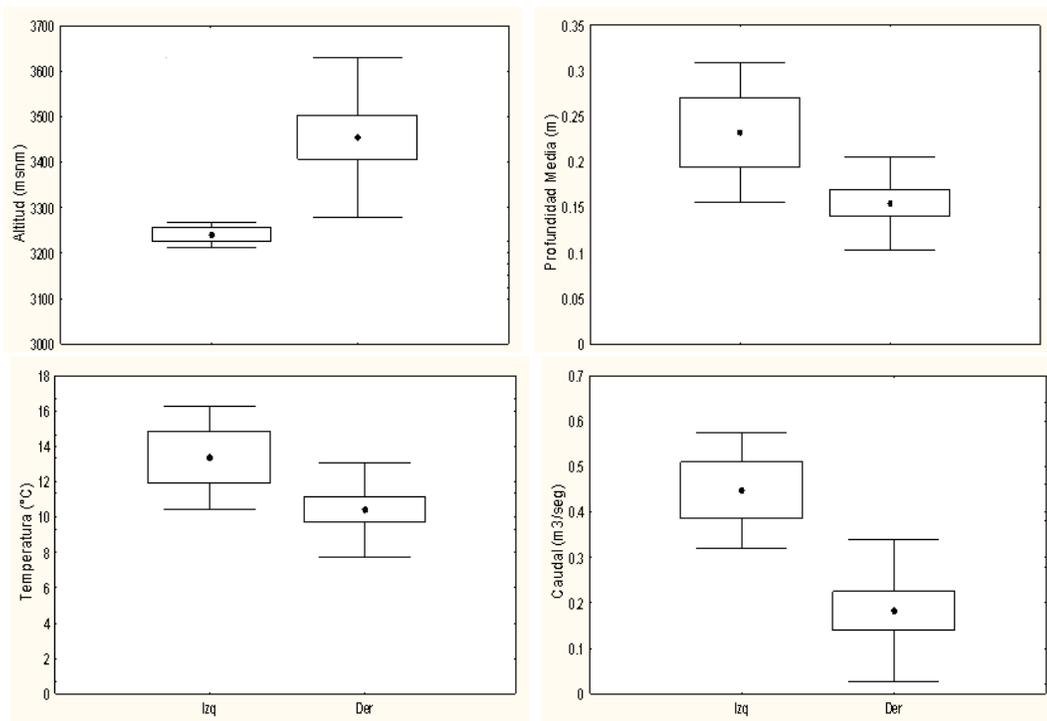


Figura 19. Valores promedio con su error y desviación estándar de algunas variables ambientales para la izquierda (Izq. n= 4) y vertiente derecha (Der. n = 9) de la unidad de estudio Páramo de la cuenca alta del Río Chama.

La Figura 19 muestra que existe una diferencia considerable ($p < 0,05$) entre los puntos de muestreo de la vertiente derecha e izquierda en cuanto a la altitud, siendo los más altos los de la vertiente derecha. Esta diferencia pudo influir sobre otras variables que inciden directamente sobre la comunidad de Trichoptera, como por ejemplo la temperatura que muestra una diferencia (a 91% de confianza) entre la vertiente derecha e izquierda, teniéndose los valores más altos en la ésta última.

En el caso de la diferencia observada en las variables profundidad media ($p < 0,05$) y el caudal ($p < 0,05$), se tiene el mismo patrón que la temperatura (el menor valor promedio en la vertiente derecha).

Unidad de estudio Selva Nublada Alta

Se presenta la Figura 20, en la cual se puede apreciar la comparación de los valores de algunas variables ambientales con diferencias significativas entre vertiente de la cuenca alta del Río Chama.

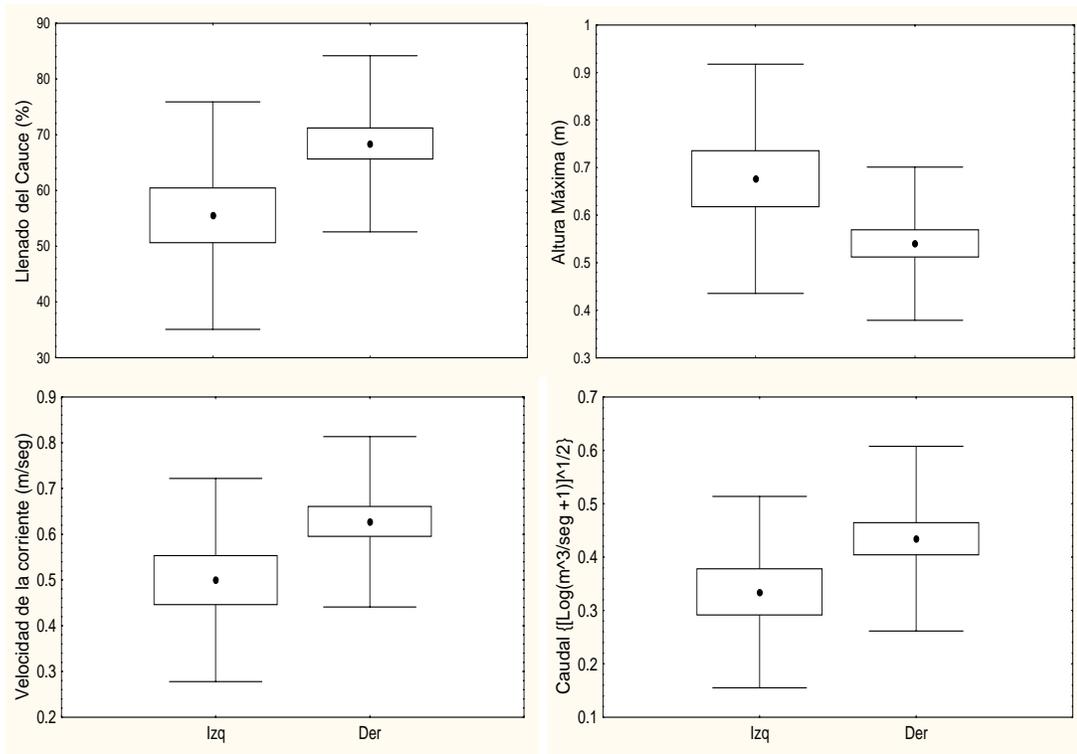


Figura 20. Valores promedio con su error y desviación estándar de algunas variables ambientales para la vertiente izquierda (Izq. n = 17) y vertiente derecha (Der. n = 32) de la unidad de estudio Selva Nublada Alta de la cuenca alta del Río Chama.

Tal como se muestra en la Figura 20, las variables ambientales que mostraron diferencias significativas entre las vertientes son las correspondientes a las variables hidráulicas, presentándose para el llenado del cauce, la velocidad de la corriente y el caudal, los mayores valores en la vertiente derecha, caso contrario al resultado de la variable altura máxima, que tuvo los mayores valores en la vertiente izquierda.

Unidad de estudio Selva Nublada Baja

En la Figura 21, se puede apreciar igualmente una diferencia ($p < 0,05$) entre la altitud de la vertiente derecha e izquierda, siendo al igual que en la unidad Páramo, mayor en la vertiente derecha.

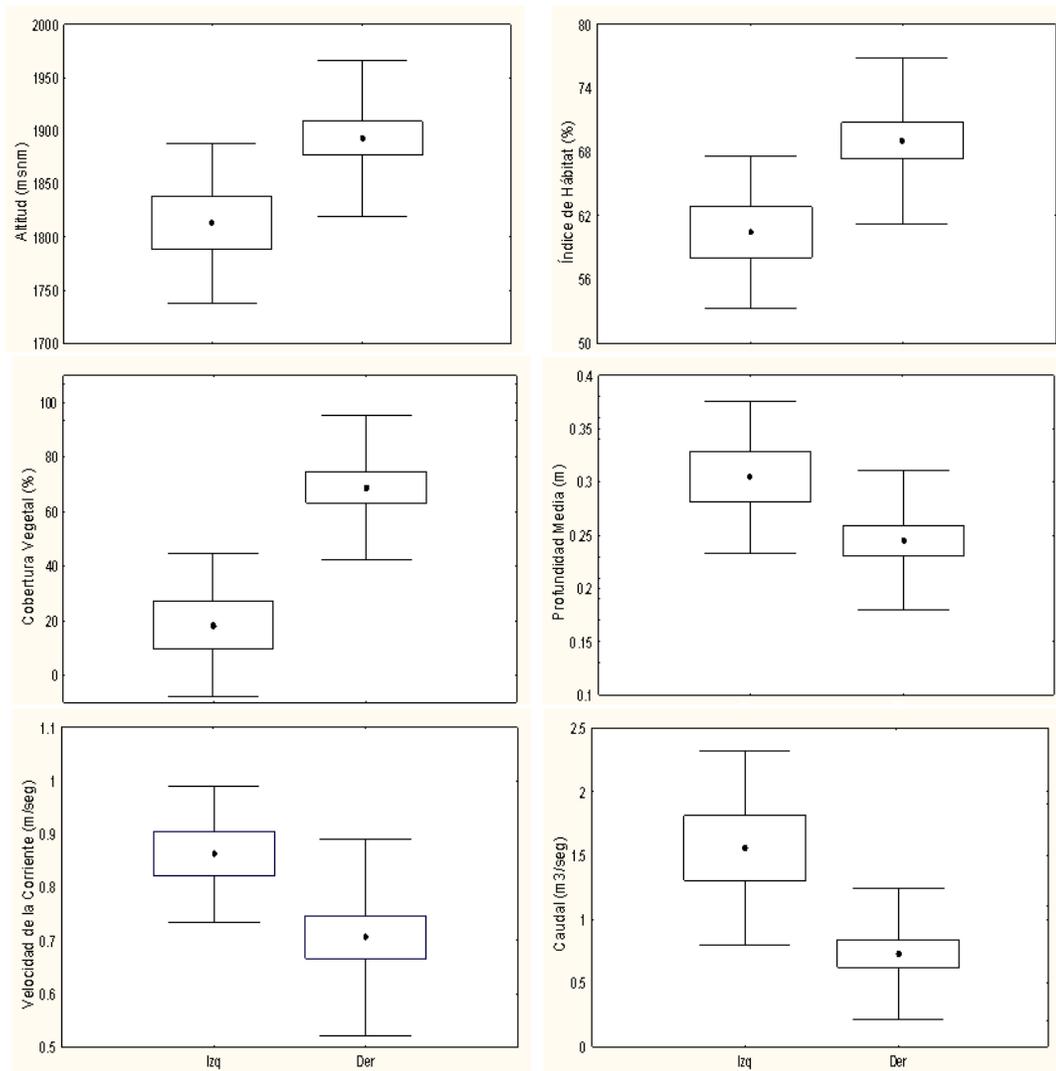


Figura 21. Valores promedio con su error y desviación estándar de algunas variables ambientales para la vertiente derecha (Der) ($n = 21$) e izquierda (Izq) ($n = 9$) de la unidad de estudio Selva Nublada Baja de la cuenca alta del Río Chama.

Así mismo, se puede observar que las variables cobertura vegetal ($p < 0,05$) y el índice de hábitat ($p < 0,05$) pudieran explicar la diferencia en la abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera para esta unidad de estudio, en el sentido de que una mayor cobertura vegetal garantizaría mayores recursos alimenticios y de refugio, mientras que valores más elevados en el índice de hábitat indican mejores condiciones ambientales.

Por otro lado, la Figura 21 muestra diferencias para las variables velocidad de la corriente ($p < 0,05$), profundidad media ($p < 0,05$) y el caudal ($p < 0,05$), entre la vertiente derecha y la izquierda, teniéndose los mayores valores de las mismas en ésta última. Esto pudiera explicar hasta cierto punto el menor valor de la abundancia relativa de Trichoptera para la vertiente izquierda, de acuerdo a lo expuesto en la Figura 16.

Relación entre la comunidad de Trichoptera y los gradientes de las variables ambientales

Con la finalidad de examinar las relaciones entre los atributos de toda la comunidad de Trichoptera con los gradientes de las variables ambientales de la cuenca alta del Río Chama, se realizó una correlación simple de Pearson entre sus atributos y los valores de los parámetros ambientales medidos.

Se debe tener en cuenta que en ningún caso hubo correlación significativa entre los atributos de la comunidad de Trichoptera con la variable ambiental altura máxima, por lo que se decidió excluir ésta de los cuadros que muestran los valores de las correlaciones simples de Pearson.

Cuadro 7. Correlaciones lineales simples (Pearson) entre los atributos (abundancia relativa promedio (ABUN) y diversidad de géneros: N_0 , N_1 y N_2) de la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama y los valores de las variables ambientales: Altitud (ALT), índice de hábitat (HAB), materia orgánica en suspensión (MOS), cobertura (COBE), porcentaje de llenado del cauce (%LLE), profundidad media (P.MED), pendiente (PED), velocidad de corriente (VEL), temperatura (TEMP), conductividad (COND), alcalinidad (ALC), dureza (DUR), caudal (CAU), ancho de cauce (ANCA). $n = 117$. En negritas $p < 0,05$.

Atributo		ALT	HAB	MOS	COBE	%LLE	P.MED	PED	VEL	TEMP	COND	O2	pH	ALC	DUR	CAU	ANCA
ABUN	<i>r</i>	-0,28	0,27	-0,23	0,18	0,08	-0,01	0,15	0,1	0,12	-0,07	0,07	-0,01	0,01	0,03	-0,01	0,05
	<i>p</i>	0,01	0,01	0,01	0,05	0,42	0,91	0,11	0,27	0,21	0,43	0,46	0,89	0,95	0,78	0,88	0,56
N_0	<i>r</i>	0,81	0,62	-0,6	0,61	0,26	-0,16	0,67	-0,23	-0,49	-0,56	0,31	-0,17	-0,57	-0,53	-0,38	-0,38
	<i>p</i>	<0,01	0,01	0,01	0,01	0,31	0,53	0,004	0,37	0,004	0,02	0,23	0,5	0,02	0,03	0,13	0,13
N_1	<i>r</i>	0,33	0,49	-0,6	0,15	0,32	-0,19	0,18	-0,1	-0,27	-0,28	0,2	-0,12	-0,39	-0,22	-0,25	-0,23
	<i>p</i>	0,2	0,04	0,01	0,56	0,21	0,47	0,48	0,7	0,3	0,27	0,45	0,66	0,12	0,39	0,33	0,37
N_2	<i>r</i>	0,07	0,24	-0,48	-0,04	0,27	-0,18	-0,05	0,06	-0,12	-0,08	0,23	-0,06	-0,26	-0,08	-0,17	-0,2
	<i>p</i>	0,79	0,35	0,054	0,87	0,3	0,48	0,85	0,82	0,65	0,76	0,37	0,83	0,31	0,77	0,51	0,43

En el Cuadro 7, se aprecia que las variables ambientales con las que se relacionan significativa y negativamente la abundancia relativa promedio de Trichoptera, son la altitud y la materia orgánica en suspensión, y positivamente con las variables índice de hábitat y la cobertura. Esto parece indicar que a mayor altitud y mayores contenidos de materia orgánica en suspensión, menor abundancia relativa, mientras que a mayor índice de hábitat y mayor cobertura, mayor también será la abundancia de Trichoptera. Como se puede apreciar, la única variable química que tuvo relación significativa fue la materia orgánica en suspensión y esta pudiera indicar grados de intervención antrópica.

Respecto a la cobertura, este resultado revela que la misma tiene una influencia positiva en la abundancia relativa de Trichoptera. Tal vez debido a una mayor cantidad de recursos (refugio y alimento), al haber mayor cobertura vegetal sobre el cauce del río.

Aunque sólo aparecen como determinantes las cuatro variables señaladas anteriormente, dentro de ellas se encuentra el índice de hábitat, la cual integra una cantidad de parámetros ambientales. Es importante considerar que el orden Trichoptera es sensible a las condiciones ambientales de los cuerpos de agua y en este caso, se puede apreciar que conforme éstas sean mejores (mayores valores del índice de hábitat), habría mayor posibilidad de encontrar individuos de éste orden.

Respecto a la relación entre la diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2) y las variables ambientales se tiene que para N_0 (Cuadro 7), resultaron directamente proporcionales el índice de hábitat, cobertura y pendiente, e inversamente proporcional la materia orgánica en suspensión, temperatura, conductividad eléctrica, alcalinidad y dureza. En el caso de la diversidad N_1 , las variables relacionadas positiva y negativamente con la abundancia relativa, fueron el índice de hábitat y la materia orgánica suspendida, respectivamente. En el caso de la diversidad N_2 , sólo la ésta última posee una relación negativa (a 94,6% de confianza).

Relación entre la comunidad de Trichoptera y los gradientes de las variables ambientales en las vertientes izquierda y derecha

Hasta el momento solo se han relacionado de manera general y en el gradiente altitudinal las variables ambientales y la abundancia relativa promedio y diversidad de géneros de la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama. Por lo tanto y con la intención de observar cómo afecta la vertiente al gradiente ambiental y por tal a los atributos de la comunidad, se muestra el Cuadro 8.

Cuadro 8. Correlaciones lineales simples (Pearson) entre la abundancia relativa promedio (ABUN) y diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2) de la comunidad de Trichoptera y las variables ambientales de la vertiente derecha (D) e izquierda (I) de la cuenca alta del Río Chama. Altitud (ALT), índice de hábitat (HAB), materia orgánica en suspensión (MOS), cobertura (COBE), llenado del cauce (%LLE), profundidad media (P.MED), pendiente (PED), velocidad de corriente (VEL), temperatura (TEMP), conductividad (COND), alcalinidad (ALC), dureza (DUR), caudal (CAU), ancho de cauce (ANCA). Der $n = 72$; Izq $n = 37$. En negritas $p < 0,05$.

Vert	Atributo		ALT	HAB	MOS	COBE	%LLE	P.MED	PED	VEL	TEMP	COND	O2	pH	ALC	DUR	CAU	ANCA
D	ABUN	r	-0.20	0.06	-0.13	0.02	-0.02	0.04	0.14	0.19	0.09	0.05	-0.01	-0.03	0.07	-0.03	0.11	0.04
		p	0.08	0.63	0.25	0.90	0.87	0.75	0.22	0.11	0.46	0.68	0.94	0.80	0.57	0.82	0.35	0.72
	N_0	r	-0.34	0.37	-0.25	0.38	0.04	0.16	0.21	0.30	0.13	-0.02	0.34	0.06	-0.08	0.06	0.17	0.04
		p	0.00	0.00	0.03	0.00	0.70	0.16	0.07	0.01	0.26	0.87	0.00	0.63	0.51	0.63	0.15	0.72
	N_1	r	-0.21	0.43	-0.21	0.34	0.09	0.15	0.22	0.22	0.03	0.08	0.32	0.08	-0.02	0.13	0.15	0.03
		p	0.07	0.00	0.07	0.00	0.46	0.21	0.06	0.06	0.78	0.52	0.01	0.47	0.87	0.25	0.21	0.78
	N_2	r	-0.16	0.43	-0.19	0.31	0.09	0.15	0.22	0.18	0.01	0.11	0.28	0.08	0.00	0.15	0.14	0.04
		p	0.16	0.00	0.09	0.01	0.46	0.21	0.06	0.12	0.96	0.36	0.01	0.49	0.98	0.20	0.24	0.73
I	ABUN	r	-0.46	0.47	-0.29	0.39	0.13	-0.04	0.02	0.16	0.17	-0.19	0.22	0.12	-0.01	0.15	0.01	0.16
		p	0.00	0.00	0.08	0.02	0.43	0.83	0.92	0.36	0.33	0.26	0.18	0.48	0.96	0.38	0.96	0.36
	N_0	r	-0.51	0.64	-0.27	0.51	0.41	0.14	-0.09	0.26	0.13	-0.32	0.35	0.32	-0.06	0.23	0.21	0.18
		p	0.00	0.00	0.10	0.00	0.01	0.42	0.61	0.12	0.46	0.06	0.03	0.04	0.71	0.18	0.21	0.29
	N_1	r	-0.47	0.57	-0.22	0.37	0.38	0.23	-0.23	0.25	0.10	-0.35	0.35	0.25	-0.06	0.25	0.30	0.27
		p	0.00	0.00	0.19	0.02	0.02	0.17	0.17	0.13	0.54	0.04	0.04	0.13	0.73	0.14	0.07	0.11
	N_2	r	-0.45	0.51	-0.18	0.33	0.35	0.24	-0.27	0.26	0.08	-0.36	0.36	0.21	-0.05	0.24	0.32	0.29
		p	0.01	0.00	0.29	0.04	0.04	0.15	0.11	0.12	0.62	0.03	0.03	0.22	0.78	0.16	0.05	0.08

El Cuadro 8, muestra que con una confianza mayor al 92%, la abundancia relativa en la vertiente derecha, se relaciona negativamente con la altitud, mientras que en la vertiente izquierda, además de esta variable, también se relaciona negativamente la MOS, y el índice de hábitat y cobertura, de manera positiva.

En cuanto a la diversidad de géneros (N_0 , N_1 y N_2) de Trichoptera de la vertiente derecha e izquierda, y su relación con las variables ambientales, el cuadro 8 muestra que la altitud, el índice de hábitat, la cobertura y el oxígeno, existe una relación significativa, en todas directamente proporcionales, exceptuando la altitud cuya relación es negativa e indicaría que a medida que se desciende en la cuenca del Chama hacia la parte media de la misma, las condiciones ambientales (expresadas en las restantes tres variables), se hacen más favorables para la diversidad de géneros de Trichoptera.

En la vertiente derecha, la materia orgánica en suspensión (MOS), la pendiente y la velocidad de la corriente (para esta variable exceptuando N_2), presentan una relación con la diversidad de géneros (nivel de confianza superior al 90%). En el caso de la MOS, esta relación es negativa, el resultado denota que la diversidad de géneros de la comunidad de Trichoptera en esta vertiente es afectada negativamente por la MOS, cuyo origen podría atribuirse a las actividades antrópicas. Sin embargo, esta relación no se encuentra en la vertiente izquierda, tal vez porque la influencia humana es muy poca en relación a la encontrada en la vertiente derecha, ya que gran parte del espacio geográfico de la izquierda se encuentra protegida por el Parque Nacional Sierra Nevada.

En lo que respecta a la pendiente y la velocidad de la corriente de la vertiente derecha, la relación es positiva con la diversidad de géneros. Esto se explicaría,

entendiendo que a mayor pendiente y velocidad de la corriente del agua mayor sería la oxigenación y su capacidad de depurarse, lo que favorecería a la comunidad de Trichoptera.

En el caso de la vertiente izquierda, las variables que se relacionaron con la diversidad de géneros (con una confianza mayor al 93%) fueron: el porcentaje de llenado, de manera positiva, y la conductividad eléctrica, negativamente. Esto sugiere que mientras más lleno este el cauce del río, mayores son las probabilidades de encontrar una alta diversidad de géneros de Trichoptera. En lo que respecta a la conductividad eléctrica, esta refleja mayor presencia de iones en el agua, lo que sugiere un mayor grado de contaminación, afectando negativamente a la comunidad de Trichoptera.

El Cuadro 8, además refleja que aunque algunas variables sean determinantes para la diversidad de géneros de las comunidades de Trichoptera, no lo son para la abundancia relativa de los individuos de este Orden.

Observando el ACP de la Figura 17, en el cual se muestra el eje 1 y 2, llama la atención que la materia orgánica en suspensión no tiene mayor importancia, mientras que en el Cuadro 8 ésta variable presenta una correlación significativa. Tomando esto en cuenta, se decidió correr el ACP con las mismas matrices de datos, presentando el eje 1 y 3 del ordenamiento (Figura 22).

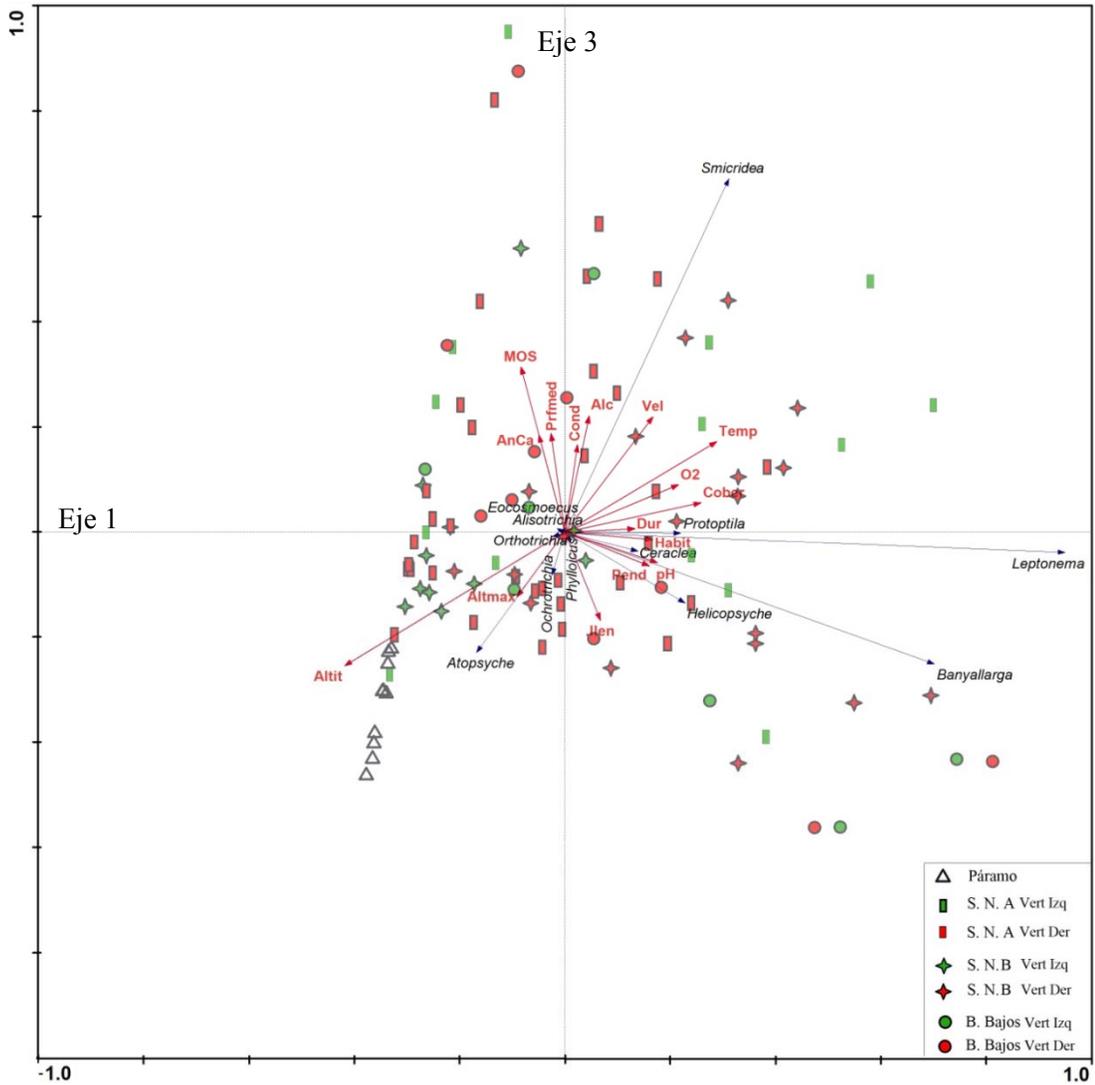


Figura 22. Análisis de Componentes Principales (Eje 1 y Eje 3) centrado por géneros (abundancia relativa promedio) relacionando la abundancia relativa promedio de los géneros de Trichoptera, discriminando Selva Nublada Alta (S. N. A), Selva Nublada Baja (S. N. B), Bosques Bajos (B. Bajos) y sus vertientes izquierda (Vert Izq) y derecha (Vert Der) con los valores de las variables ambientales de la cuenca alta del Río Chama. Se omiten los sitios con menor del 1%, los géneros con menos de 5% de abundancia. Altitud (Altit), materia orgánica en suspensión (MOS), pendiente (Pend), temperatura (Temp), oxígeno (O2), hábitat (Habit), cobertura (Cobert), velocidad de la corriente (Vel), porcentaje de llenado (.llen), profundidad media (prfmed), conductividad (Cond), altura máxima (Altmax), ancho del caudal (AnCa).

En la Figura 22, el primer eje explica el 34,9% de la variación total y el segundo eje explica el 12,5%, para un total de 47,6%. La relación entre las variables

ambientales y géneros para el primer eje explica un 50,3% de la variación total y para el tercero de 12,5%, para un total de 62,8%. Se puede apreciar además que la materia orgánica en suspensión tiene una mayor relevancia (correlación para eje 1: -0,08; eje 3: 0,31) a la mostrada con el eje 1 y eje 2 (Figura 17). Lo mismo sucede con el género *Smicridea*, que se relacionó positivamente con la concentración de materia orgánica en suspensión (MOS) y cuya influencia la ejerce sobre el eje 3. Esto supone que a medida que incrementan los valores de ésta variable, es más probable encontrar individuos de este género, lo que indicaría además que respecto al resto de géneros de Trichoptera, *Smicridea* tiene una tolerancia alta a la MOS. Sin embargo, esta aseveración solo trata de describir lo observado en la Figura 17, por lo tanto no es concluyente, ya que igualmente puede deberse a las relaciones también positivas que tiene con las variables velocidad de la corriente, temperatura y alcalinidad.

Respecto al ordenamiento de los sitios de muestreo, el Páramo se separa claramente del resto de unidades. Sin embargo, las demás unidades de estudio no presentan un agrupamiento evidente, excepto la Selva Nublada Baja de la vertiente izquierda, cuyos sitios de muestreo se concentran hacia la parte central izquierda del ordenamiento. Estas unidades (Páramo y Selva Nublada Baja vertiente izquierda) tienen en común que poseen pocos o ningún individuo de los géneros *Smicridea* y *Leptonema*, y dominancia de *Atopsyche*. Por otro lado, parecieran tener poca materia orgánica suspendida y bajas temperaturas.

DISCUSIÓN

Composición de la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama

Los resultados revelan que como media para los años de muestreo del presente trabajo, en la cuenca alta del Río Chama, el Orden Trichoptera fue tercero en importancia en cuanto a abundancia se refiere, después de Diptera y Ephemeroptera, para toda la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. Este resultado también lo encuentra Rivera (2004), en su trabajo sobre la estructura y composición de ésta misma comunidad, tanto para la unidad de estudio Páramo como para las «Zonas Boscosas» (Selva Nublada y Bosques Bajos). De esta manera, se comprueba la generalidad observada en diferentes estudios (Cressa 1994, Miserendino 1995, Merritt y Cummins 1996, Angrisano 1998, Jacobsen 2004), que encuentran a Trichoptera dentro de los 3 órdenes más importantes dentro de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos.

Por otro lado, los resultados concuerdan con el reportado por Valero *et al.* (2001), en la subcuenca del Río Albarregas (tributario del Río Chama), que encuentra las mismas 11 Familias, a excepción de Xiphocentronidae, que se adiciona en el presente trabajo. En cuanto al número de géneros, Valero *et al.* (2001), reportan 19 frente a los 21 encontrados en esta investigación, y dentro de éstos géneros, ambos trabajos encuentran a *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae) como los más dominantes. Así mismo, Miserendino (1999, 2001), Figueroa *et al.* (2007) en Chile y

Bejarano *et al.* (2006) en Colombia, encuentran a *Smicridea* como el género más dominante, y Huamantínco *et al.* (2006) en Perú, el segundo más dominante dentro de la comunidad de Trichoptera.

En cuanto al número de géneros por familia, en el presente trabajo resultó Hydroptilidae como la de mayor riqueza con 6 géneros, de acuerdo con lo expuesto por Cressa y Holzenthal (2003): esta es la familia más diversa en géneros y especies para el neotropico junto con Leptoceridae. Lo que también concuerda con el reportado por Posada-García y Roldán-Pérez (2003), quienes encuentran para los cuerpos de agua del Nor-Occidente de Colombia a Hydroptilidae y Leptoceridae las familias con mayor cantidad de géneros, cada una con 7.

Variación de la comunidad de Trichoptera en el gradiente altitudinal y su relación con las variables ambientales

Los resultados revelan que la comunidad de Trichoptera varía en el gradiente altitudinal de la cuenca alta del Río Chama. Esta variación se reflejó en la abundancia relativa, presencia y/o ausencia de algunos géneros y/o familias de Trichoptera y en la abundancia general y diversidad de géneros promedio de toda la comunidad. Así se pudo observar que la unidad de estudio Páramo presenta la menor cantidad de familias y géneros, seguida de Bosques Bajos, mientras que la Selva Nublada presentó la mayor cantidad de géneros.

En cuanto a la dominancia entre las familias y géneros, se encontraron diferencias entre las unidades, incluso algunas familias y/o géneros aunque fueron los más dominantes en una unidad de estudio, estaban ausentes en otra, evidenciando de ésta manera una distribución restringida debido tal vez a una tolerancia reducida a los gradientes de algunas variables ambientales dependientes de la altitud (como se verá posteriormente). No obstante, también se encontraron familias y géneros que estaban presentes en todas las unidades de estudio, aunque la abundancia relativa de algunos de estos varió significativamente de una unidad de estudio a la otra.

Estos resultados concuerdan con lo observado por varios autores (Carter *et al.* 1996, Miserendino 1999, 2001, Valero *et al.* 2001, Posada-García y Roldán-Pérez 2003, Oscoz *et al.* 2006), que encuentran que la comunidad de macroinvertebrados y en específico la del orden Trichoptera, varía en cuanto a composición taxonómica y abundancia en un gradiente ambiental dependiente de la altitud.

Respecto a la abundancia relativa promedio y la diversidad de géneros promedio de toda la comunidad de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama, se encontró que los menores valores están en el Páramo, y en el caso de la abundancia relativa, esta aumenta a medida que desciende la altitud, lo que coincide con lo reportado por trabajos realizados en varios sistemas lóticos de Los Andes (Miserendino 1995, 1999, 2001, Ballesteros *et al.* 1997, Jacobsen *et al.* 1997, Jacobsen 2004).

Esta variación, en el gradiente altitudinal, está atribuido a cambios en los valores de variables como: temperatura, oxígeno disuelto, cobertura vegetal ribereña, materia orgánica, velocidad de la corriente, caudal y sustrato (Armitage *et al.* 1983, Ward 1986, Miserendino 1995, 1999, Durant y Arellano 1996, Valero *et al.* 2001, Holzenthal y Cressa 2002). Sin embargo, se debe tener en cuenta que en el gradiente altitudinal existen cambios en los valores de las variables como: concentración de nutrientes y sustancias no disueltas en agua, alcalinidad y dureza total y CO₂, que se hacen factores limitantes para la comunidad de Trichoptera (Durant y Arellano 1996, Valero *et al.* 2001, Vinson y Hawkins 2003, Azrina *et al.* 2006).

Los resultados del presente trabajo se corresponden con lo reportado por los autores citados, pues se revela que las variables ambientales que pueden explicar tal variación en el gradiente altitudinal son: la temperatura, que incrementa conforme disminuye la altitud, la cobertura vegetal y el oxígeno disuelto, que los mayores valores se dan en la Selva Nublada Alta y Selva Nublada Baja, y aunque disminuyen en los Bosques Bajos, son más altos que los promediados para el Páramo. La variación del índice de hábitat en el gradiente altitudinal, por el contrario no podría explicar lo observado en los atributos de la comunidad de Trichoptera, ya que solo presenta un aumento apreciable en la Selva Nublada Alta, mientras que en las otras unidades de estudio permanece similar.

Respecto a la velocidad de corriente y el caudal, los resultados del presente trabajo reflejan lo contrario a lo indicado por los autores citados anteriormente, quienes indican que entre mayores valores de éstas variables menor sería la abundancia relativa de Trichoptera. En este estudio, se encuentra que la velocidad de la corriente y el caudal aumentan a medida que disminuye la altitud, teniéndose así el mismo patrón de variación que la abundancia en el gradiente altitudinal. Esto se puede explicar, teniendo en cuenta que a mayor velocidad de la corriente, mayor será la oxigenación y capacidad de auto depuración del cuerpo de agua. Aunque también se puede deber a otras variables que contrarresten al posible efecto negativo que pudieran tener la velocidad y el caudal, como por ejemplo la productividad en el sistema lótico y recursos alimenticios (Vannote *et al.* 1980, Ward 1986).

Se debe tener en cuenta que lo anterior trata de explicar las posibles relaciones entre el patrón de variación de los atributos de la comunidad de Trichoptera y las variables ambientales de manera indirecta, a través del gradiente altitudinal de la cuenca alta del Río Chama, sectorizado en unidades de estudio que concentran todos los puntos pertenecientes a un rango de altitud propio de cada unidad, en una media. Esto posiblemente enmascaró patrones de variación en el gradiente altitudinal que pudo haber explicado mejor los cambios en los atributos de la comunidad de Trichoptera en este gradiente. Por tal motivo, se relacionaron además con los gradientes de las variables ambientales de manera directa.

Así tenemos que a diferencia de lo observado para las relaciones entre los atributos y las variables ambientales, a través del gradiente altitudinal, se encuentra relación positiva con el índice de hábitat, lo que indica que en sitios donde el índice tenga valores altos mayor probabilidad habrá de tener individuos y géneros de Trichoptera. También se correlaciona significativa y negativamente la materia orgánica suspendida (MOS) con los atributos de la comunidad de Trichoptera, tal como lo reportan varios autores, quienes señalan que éste orden es sensible a los cambios de concentraciones de MOS (Miserendino 1995, Ballesteros *et al.* 1997, Azrina *et al.* 2006).

Respecto a la diversidad de géneros N_0 ó riqueza de géneros, se encontró que sólo con este atributo resultaron relacionadas negativamente la conductividad, la alcalinidad y dureza, y positivamente la pendiente. Referente a las tres primeras, los resultados encontrados en el presente trabajo coinciden con los reportados por Valero *et al.* (2001), quien encuentra una comunidad de Trichoptera altamente sensible a estas variables. Respecto a la relación positiva entre la riqueza y pendiente, esta se puede deber a que mayor pendiente pudiera haber mayor oxigenación (Durant y Arellano 1996) y sustratos libres de material fino sedimentado, lo que posibilita una mayor cantidad de refugios.

Variación inter-vertiente de la comunidad de Trichoptera y su relación con la variación de las variables ambientales

Los resultados revelan que no existe diferencia significativa entre la vertiente derecha y la vertiente izquierda de la cuenca alta del Río Chama, cuando se comparó la media de abundancia relativa promedio de la comunidad de Trichoptera de cada una de éstas, sin discriminar por unidades de estudio. Esto se explica, teniendo en cuenta que la alta variabilidad producto del gradiente altitudinal. No obstante, al discriminar por unidad de estudio y compararse las medias de la abundancia relativa de Trichoptera por vertiente, se encontraron diferencias en el Páramo y en la Selva Nublada Baja, siendo la vertiente derecha en ambas unidades de estudio, la de mayor abundancia relativa. Esta diferencia en el Páramo, pudiera explicarse tomando en cuenta que la mayoría de los sitios de la vertiente derecha, aunque están a una altura superior a la de la vertiente izquierda, se ubican en lugares protegidos por ser Áreas Bajo Régimen de Administración Especial del Estado Venezolano (ABRAE), lo que garantizaría poca intervención antrópica respecto a los sitios de Páramo ubicados en la vertiente izquierda, donde la intervención es mucho mayor, precisamente por estar fuera de éstas ABRAE, y encontrarse en zonas de cultivos y viviendas.

A esta explicación también pudiera sumársele el hecho de haber encontrado mayor caudal y profundidad media en la vertiente izquierda, en el sentido de que al haber mayor caudal menor será la probabilidad de establecerse refugios en el lecho

del río y mayor la probabilidad de arrastre de individuos a aguas abajo, y por otro lado, a mayor profundidad menor sería la entrada de luz solar y por tal menor la productividad primaria de la cual depende la cadena trófica de estos cuerpos de agua.

En el caso de la unidad de estudio Selva Nublada Alta, la diferencia observada en para la abundancia relativa de la comunidad de Trichoptera entre vertientes, siendo mayor en la derecha que en la izquierda. De acuerdo a los resultados para las variables ambientales, esto se pudo deber a que algunas variables hidráulicas tales como el llenado del cauce, caudal y velocidad de la corriente, mostraron valores más altos en la vertiente derecha, lo que pudo generar un mayor arrastre de los individuos de la comunidad de Trichoptera y por tal menores valores de la abundancia relativa para esta vertiente.

La Selva Nublada Baja, muestra mayores valores en la vertiente derecha, y esto pudiera estar explicado por una mayor cobertura vegetal en los cuerpos de agua de esta vertiente en comparación a la encontrada en los de la izquierda, lo que garantizaría mayor disponibilidad de recursos (Valero *et al.* 2001). Por otro lado, supone mayor estabilidad ribereña y poca intervención antrópica. También para la vertiente derecha se encontró un menor caudal y menor velocidad de la corriente, lo que supone una mayor probabilidad de establecerse refugios en el lecho del río y por otro lado, menos probabilidad de arrastre de individuos por la corriente.

Referente a la correlación entre los atributos de la comunidad de Trichoptera y los gradientes de las variables ambientales en la cuenca alta del Río Chama, que en algunos casos mostraron valores de correlación diferentes entre vertientes, se puede decir que existen dos alternativas: 1. las comunidades de Trichoptera que se han desarrollado en vertientes diferentes, responden de manera diferente ante las variables ambientales, ó 2. que las variables ambientales presentan valores diferentes entre vertientes, producto tal vez a la exposición solar, diferencias litológicas, geomorfológicas e historias de uso de la tierra.

Por otro lado, al separar los gradientes de las variables ambientales por vertiente, se obtuvieron correlaciones significativas entre los atributos de la comunidad de Trichoptera y el gradiente de algunas variables ambientales, que cuando se generalizaba en un solo gradiente promedio, tales correlaciones no se detectaban. Tal es el caso del gradiente de oxígeno, que cuando se analizaba de manera general sin discriminar por vertiente, no presentaba correlación con los atributos de la comunidad de Trichoptera, y que cuando se separaron se encontró una correlación positiva con la diversidad de géneros en ambas vertientes, hecho que se corresponde con lo descrito por Jacobsen *et al.* (2003), respecto a la relación entre esta variable ambiental y la diversidad de Trichoptera.

Por otro lado, se observaron correlaciones para una vertiente y no para la otra, así tenemos el índice de hábitat y la cobertura vegetal con la abundancia relativa para

la vertiente izquierda, mientras que en la vertiente derecha éstas no parecieran tener mayor influencia. La cobertura vegetal supone mayor cantidad de recursos alimenticios (Valero *et al.* 2001), en especial para los fragmentadores y también una mayor posibilidad de refugio. Esta característica también puede indicar mayor estabilidad en la zona ribereña, lo cual es corroborado por el índice de hábitat, que entre más altos fueron sus valores más se encontraron individuos de Trichoptera. En la vertiente izquierda se puede presumir un gradiente importante para ésta variable, pues existen sitios intervenidos y sitios pertenecientes al Parque Nacional Sierra Nevada, que por estar en tal figura administrativa, deberían estar menos intervenidos.

Las correlaciones entre los atributos de la comunidad de Trichoptera y los gradientes de las variables ambientales, develaron que se encontraron más relaciones entre la diversidad de géneros con las variables ambientales que las encontradas entre éstas variables y la abundancia relativa de la comunidad. Estos resultados, hacen suponer que por lo menos para los índices calculados (N_0 , N_1 y N_2), el atributo diversidad de géneros pareciera ser más sensible que la abundancia relativa frente a los cambios de las variables ambientales en el gradiente altitudinal.

Relación de algunos géneros de Trichoptera de la cuenca alta del Río Chama con los gradientes ambientales

Los cambios observados en la comunidad de Trichoptera a lo largo del gradiente altitudinal, fueron más evidentes en los géneros dominantes (en abundancia relativa) de la misma. Entre estos, *Atopsyche* (Hydrobiosidae), cuya abundancia relativa presentó diferencias significativas entre las unidades de estudio, disminuyendo en más de 4 unidades porcentuales entre el Páramo y la Selva Nublada y Bosques Bajos, de hecho fue el género más abundante en el Páramo y el único encontrado a 3735 msnm. Mientras *Leptonema* y *Smicridea* (Hydropsychidae), no aparecen en el Páramo pero son las dominantes en las unidades de estudio ubicadas a baja altitud. Esto concuerda con lo reportado por Miserendino (1999), quien encuentra que la familia Hydropsychidae domina en los tramos bajos de los ríos, donde aumenta la materia orgánica de partículas finas.

La Familia Hydropsychidae y en este caso, el género *Smicridea* posee una tolerancia a concentraciones relativamente altas de materia orgánica y a la deficiencia de oxígeno (Miserendino 1999, Bonada *et al.* 2004). Esto en parte se debe a que ésta Familia pertenece al grupo trófico de los filtradores y precisamente su fuente de alimentos es la materia orgánica (Cummis 1974, Miserendino 1999, Bueno *et al.* 2003, Bonada *et al.* 2004). Esto explicaría la relación existente entre *Smicridea* y la concentración de materia orgánica en suspensión que se observó en el Análisis de

Componentes Principales (Figura 18). Lo que hace a este género dentro de la comunidad de Trichoptera como un posible indicador de ambientes perturbados.

Por su parte, el género *Leptonema* (Hydropsychidae), según en la Figura 17 y 18, pareciera estar asociado positivamente a la cobertura vegetal, al oxígeno disuelto, al índice de hábitat y a la temperatura, y a pesar de lo reportado para Hydropsychidae en Miserendino (1999) y Bonada *et al.* (2004), no pareciera tener relación con la materia orgánica suspendida. Según este resultado, se pudiera ubicar a *Leptonema* como un posible indicador de buenas condiciones de los cuerpos de agua. Sin embargo, se debe profundizar más en la relación que pudiera tener este género con otros parámetros ambientales indicadores de perturbación no medidos aquí.

En cuanto a la altitud máxima donde se encontró el género *Atopsyche* (Hydrobiosidae) (3735 msnm), ésta supera la reportada por los trabajos de Posada-García y Roldán-Pérez (2003), que ubican el máximo de altitud para el género *Atopsyche* en los 2500 msnm, y Jacobsen (2004), quien indica que Trichoptera tiene una amplitud altitudinal desde los 0 a 3500 msnm. Esto se puede deber a que la colonización de los hábitats a ésta altitud fue facilitada por las condiciones ambientales tanto externas (se encuentra en un valle en forma de “U” con pocos o ningún obstáculo importante que impida la movilidad aérea de los adultos), como internas al cause (poca velocidad en la corriente, poca profundidad lo que garantizaría mayor homogeneidad de algunas variables ambientales).

También se pudo observar a los géneros *Helicopsyche* (Helicopsychidae), presente en las tres unidades de estudio, y *Banyallarga* (Calamoceratidae), presente en Selva Nublada y Bosques Bajos, que aumentan considerablemente su abundancia relativa a medida que disminuye la altitud, mientras que *Protoptila* (Glossosomatidae), presente solo en Selva Nublada y Bosques Bajos, disminuye su abundancia en ésta última unidad de estudio.

Respecto a Helicopsychidae, los resultados del presente trabajo pudieran ser explicados por lo reportado en el trabajo de Bonada *et al.* 2004, quienes encuentran que ésta Familia, en general tiene una alta tolerancia a elementos que pueden ser modificadas por las perturbaciones antrópicas, tales como: Cloro, Amonio, Sulfatos, Fosfatos, sólidos en suspensión y bajos niveles de oxígeno. Aunque estos factores no fueron medidos en el presente trabajo, se tienen la alcalinidad y la dureza que aumentan significativamente en los Bosques Bajos (alcalinidad: $p < 0,01$; dureza: $p = 0,04$), y el oxígeno disminuye a valores similares a los encontrados en la unidad de estudio Páramo (Figura 14), lo que pudiera indicar perturbación por actividades antrópicas y que son confirmadas por observaciones de campo. Lo anterior, pudiera indicar que *Helicopsyche* es un género dentro de la comunidad de Trichoptera, característico de zonas intervenidas.

Así mismo, el aumento de *Banyallarga* (Calamoceratidae) hacia la parte baja de la cuenca, donde se presume un aumento del impacto antrópico, se puede explicar

a la tolerancia alta que presenta, en general esta Familia a ciertas variables indicadoras de perturbaciones (Muñoz *et al.* 2005).

Protoptila (Glossosomatidae) aparece en la Selva Nublada y disminuye en Los Bosques Bajos, esto se pudiera explicar por posibles aumentos de fosfatos y disminución del oxígeno disuelto en los cuerpos de agua de esta unidad de estudio, que afectan negativamente los individuos de esta familia (Bonada *et al.* 2004). Por otro lado, en la Figura 22, éste género parece estar relacionado positivamente con la temperatura, la cobertura vegetal y concentración de oxígeno disuelto. Esto sugiere que *Protoptila* pudiera ser un género indicador de cuerpos de agua con buenas condiciones ambientales.

A parte de los géneros mencionados anteriormente, hay un grupo presente sólo en la Selva Nublada (Cuadro 4), donde se reportan los mayores valores para las variables cobertura vegetal, oxígeno disuelto e índice de hábitat. Estos géneros aunque tienen una abundancia relativa pequeña respecto a los descritos anteriormente, y a pesar de que su distribución está restringida a una sola unidad de estudio, pudieran ser indicadores de cuerpos de agua con buenas condiciones ambientales.

CONCLUSIONES

1. Trichoptera fue el tercer orden más dominante, en cuanto a abundancia relativa ($9,3 \pm 2,8\%$), de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de la cuenca alta del Río Chama. Este orden estuvo conformado por 12 familias y 21 géneros, y con una diversidad $N_1 = 2,6 \pm 1,2$ y $N_2 = 2,2 \pm 1,0$ géneros.
2. Se evidencia que la unidad de estudio Selva Nublada no es homogénea en cuanto a las condiciones ambientales, incluyendo la biota, pudiéndose separar en las sub-unidades Selva Nublada Alta y Selva Nublada Baja para facilitar su estudio.
3. Se pudo evidenciar que los sitios ubicados en las vertientes izquierda y derecha de la cuenca alta del Río Chama, presentan diferentes condiciones ambientales a lo largo del gradiente altitudinal y que éstas afectan de diferente manera a la comunidad de Trichoptera.
4. La comunidad de Trichoptera en general cambia en abundancia relativa y diversidad a lo largo del gradiente altitudinal y esta variación está asociada a los cambios de algunas variables ambientales, como son: la temperatura, la cobertura vegetal, el oxígeno disuelto, la materia orgánica en suspensión y el índice de hábitat.

5. Se encontró que existe relación entre la variación de la abundancia relativa de algunos géneros de Trichoptera con los cambios algunas variables ambientales en el gradiente altitudinal.
6. Se presentan algunos géneros característicos de la unidad de estudio Páramo, Selva Nublada y Bosques Bajos, que pudieran ser indicadores de ciertas condiciones ambientales, por lo que se requerirán de estudios más amplios y detallados tanto en taxonomía como de sus relaciones con algunas variables físico-químicas, para poder tener mayores precisiones al respecto.
7. El género *Atopsyche* presentó una distribución altitudinal hasta los 3735 msnm, por lo menos en los cuerpos de agua muestreados, superando en altitud los máximos descritos hasta el momento tanto para el género como para el orden Trichoptera. Lo que representa un nuevo registro de distribución altitudinal para el orden.

BIBLIOGRAFÍA

- ANGRISANO E. 1998. Trichoptera. En: Morrone, J. y Coscarón, S. (Eds.). Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonomica. *Ediciones Sur*, La Plata. pp 374-384.
- ANGRISANO E. y KOROB P. 2001. Trichoptera. En: FERNÁNDEZ, H.R. Y DOMÍNGUEZ, E. (Eds.) Guía para la Determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos. Tucumán. Editorial Universitaria de Tucumán.
- AZRINA M.Z., YAP C.K., RAHIM ISMAIL A., ISMAIL A. y TAN S.G. 2006. Anthropogenic impacts on the distribution and biodiversity of benthic macroinvertebrates and water quality of the Langat River, Peninsular Malaysia. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 64 (3) 337-347.
- ARMITAGE P.D., MOSS J.F., WRIGHT y FURSE M.T. 1983. The performance of a new biological water quality scoresystembased on macroinvertebrates over a widerange of unpollutedrunnig-watersites. *Water Research*. 17 (3): 333-347.
- ATAROFF M. y SARMIENTO L. 2004. Las unidades ecológicas de Los Andes de Venezuela. En: LA MARCA E. Y SORIANO P. (Eds.). *Reptiles de Los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida, pp 9-26.
- BALLESTEROS Y.V., ZUÑIGA M. C. y ROJAS A. M. 1997. Distribution and estructura of the order Trichoptera in various drainages of the Cauca River basin, Colombia, and their relationship to water quality. Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. *Ohio Biological Survey*. 19-23.
- BARBOUR M. T., GERRITSEN J., SNYDER B. D. y STRIBLING J. B. 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.

- BEJARANO D., PALACIO E. Y MOSQUERA Z. 2006. Evaluación de la calidad del agua por medio de la comunidad de tricópteros durante los períodos de aguas altas y bajas en la Quebrada La Francisca Municipio de Quibdó, Chocó – Colombia. *Revista Institucional. Universidad Tecnológica del Chocó D. L. C.* 25: 59-64
- BONADA N., ZAMORA-MUÑOZB C., RIERADEVALLA M. y PRAT N. 2004. Ecological profiles of caddisfly larvae in Mediterranean streams: implications for bioassessment methods. *Environmental Pollution.* 132: 509–521.
- BOULTON A. J., FINDLAY S., MARMONIER P., STANLEY E. H. y VALETT H. M. 1998. The Functional Significance of the Hyporheic Zone in Streams and Rivers. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 29: 59–81.
- BUENO A. P., BOND-BUCKUP G., FERREIRA B. D. 2003. Estructura da comunidade de invertebrados bentónicos em dois cursos d'água do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia.* 20 (1): 115-125.
- CARTER J., FEND S. y KENNELLY S. 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biology.* 35: 109 – 124.
- CHACON M. 2003. Comunidades de Ephemeroptera (Insecta) en la Cuenca del Rio Chama y su relación con la variabilidad ambiental. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. ULA. 199 p.
- CRESSA C. 1994. Structural Changes of the macroinvertebrate community in a tropical river. *Verhein International Verein Limnology.* 25: 1853–1855.
- CRESSA C. y HOLZENTHAL R. 2003. Tricópteros. En: AGUILAR, M., AZOCAR, A. Y GONZALEZ, E. (Eds.). Biodiversidad en Venezuela. Fundación Polar. Tomo 1. Caracas, Venezuela. pp 412 – 425.
- CUMMINS K. 1974. Structure and Function of Stream Ecosystems. *BioScience.* 24 (11): 631-641.

- DOWNES B., LAKE P. y SCHREIBER E. 1995. Habitat structure and invertebrate assemblages on stream stones: A multivariate view from the riffle. *Australian Journal of Ecology*. 20: 502 - 514.
- DURANT P. y ARELLANO E. 1996. Calidad de agua del río Albarregas (Mérida, Venezuela) y su condición para el consumo humano a partir del año 2000. Facultad de Ciencias. U.L.A. 42 p.
- EHLINGER T. 2007. Fish Ecology and Restoration. University of Wisconsin Milwaukee. USA. [En línea]. <<http://www.uwm.edu/~ehlinger/index.htm>> [Consulta en línea: 12/04/2007].
- FIGUEROA R., PALMA A., RUIZ V. y NIELL X. 2007. Análisis comparativo de índices bióticos utilizados en la evaluación de la calidad de las aguas en un río mediterráneo de Chile: río Chillán, VIII Región. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 225-242.
- FLECKER A. S. y FEIFAREK B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*. 31: 131-142.
- HYNES H. 1972. The Ecology of Running Waters. University of Toronto Press. Canada. 555 p.
- HOLZENTHA R y CRESSA C. 2002. The Trichoptera, Caddisflies, of Venezuela: Three New Species and Records of *Atopsyche* Banks (Hydrobiosidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 37 (2):133 –143.
- HUAMANTINCO A., PASCUAL G. y HUAMÁN R. 2006. Composición y distribución de la comunidad de Trichoptera (Insecta) en un tributario del Río Rimac. XV Reunión Científica. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
- JACOBSEN D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*. 49: 1293–1305.

- JACOBSEN D., SCHULTZ R. y ENCALADA A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*. 38: 247–261.
- JACOBSEN D., ROSTGAARD S. y VÁSCONEZ J. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency? *Freshwater Biology*. 48 (11): 2025–2032.
- KREBS C. 1985. Ecología estudio de la distribución y la abundancia. Segunda edición. Harla, S.A. México. 753 p.
- MERRIT R. W. y CUMMINS K. W. (Eds.). 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Third Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. USA. 862 p.
- MISERENDINO M. L. 1995. Composicion y distribución del macrozoobentos de un sistema lótico andino-patagónico. *Ecología Austral*. 5: 133-142.
- MISERENDINO M. L. 1999. Distribución altitudinal de especies de Trichoptera en un sistema fluvial en Patagonia. *Ecología Austral*. 9: 28-34.
- MISERENDINO M. L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonia rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiología*. 444: 147-158.
- MOGOLLÓN L. y COMERMA J. 1994. Suelos de Venezuela. Palmaven. P.D.V.S.A. Caracas. Venezuela. 313 p.
- MOLINA M. R. y VERGARA R. J. 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.
- MONASTERIO M. y REYES S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de Los Andes venezolanos. 47-91 pp. En: MONASTERIO, M. (Ed.) *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 312 p.
- MORENO, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, España. 84 pp.

- MUÑOZ R. R., LÓPEZ C. N., GARCÉS G. G., GONZÁLEZ D. L y MUSLE Y. C. 2005. Macroinvertebrados bioindicadores de la calidad del agua en Cuba. Cuba [en línea] <http://www.secretariadeambiente.gov.co/sda/libreria/pdf/ecosistemas/restauracion/1_ar20.pdf> [Consulta: 02/11/2007].
- OSCOZ J., CAMPOS F. y ESCALA M.C. 2006. Variación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en relación con la calidad de las aguas. *Limnetica*. 25 (3): 683-692.
- PARRA O., HABIT E. y BADILLA M. 2006. Desarrollo de un Modelo de Calidad del Agua en Ríos para la Evaluación de los Efectos de los Efluentes y de las Modificaciones en el Caudal. Proyecto FONDEF D00I-1135 2001-2004. Chile [en línea]<<http://www.eula.cl/contenido/web/archivos/3.doc>> [Consulta: 1/02/07].
- PÉREZ G.R. 1998. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. *Colciencias*. Bogotá. 217 p.
- PESCADOR M., RASMUSSEN A., HARRIS S., HULBERT J. 2002. Identification Manual for the Caddisfly (Trichoptera) Larvae of Florida. Division of Water Facilities Tallahassee. Department of Environmental Protection. State of Florida. USA. 152 p.
- POOLE G. C. y BERMAN C. H. 2001. Profile An Ecological Perspective on In-Stream Temperature: Natural Heat Dynamics and Mechanisms of Human-Caused Thermal Degradation. *Environmental Management*. 27 (6): 787–802.
- POSADA-GARCÍA J. y ROLDÁN-PÉREZ G. 2003. Clave Ilustrada y Diversidad de las Larvas de Trichoptera en el Nor-Occidente de Colombia. *Caldasia*. 25(1): 169–192.
- RAMÍREZ A. y VIÑA G. 1998. Limnología Colombiana, aportes a su Conocimiento y Estadísticas de Análisis. Primera Edición. BP Exploration Company (Colombia) LTD. Colombia. 293 p.
- REID G. 1961. Ecology of Inland Waters and Estuaries. Reinhold book in the biological sciences. Reinhold Publishing Corporation. New York. 375 p.

- RESH V.H. y J.D. UNZICKER. 1975. Water quality monitoring and aquatic organisms: the importance of species. identification. *Journal Water Pollution Control Federation, Washington*. 47(1): 9-19.
- RIVERA R. 2004. Estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en ríos de páramo y zonas boscosas en los andes venezolanos. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. ULA. 73 p.
- ROLDÁN G. 1992. Fundamentos de Limnología Tropical. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín. 529 p.
- ROSENBERG D.M. y V.H. RESH (Eds.). 1993. Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. Chapman and Hall. New York
- SARMIENTO G., MONASTERIO M., AZOCAR A., CASTELLANO E. y SILVA J. 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.
- SEGNINI S. 1995. Medición de la Diversidad de especies. En: ALONSO, M. (Ed.). La Biodiversidad Neotropical y la amenaza de las extinciones. Cuadernos de Química Ecológica N° 4. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. pp 95 - 118.
- SEGNINI S. y CHACÓN M. 2005 Caracterización fisicoquímica del hábitat interno y ribereño de ríos andinos en la cordillera de Mérida, Venezuela. *Ecotropicos*. 18(1):38-61.
- SILVA G. 1999. Análisis Hidrográfico e Hipsométrico de la Cuenca Alta y Media del Río Chama, Estado Mérida, Venezuela. *Revista Geográfica de Venezuela*. 40 (1): 9-41.
- Soil Survey Staff 1992. Keys to Soil Taxonomy. 5th edition. SMSS technical monograph N°. 19. Blacksburg, Virginia. Pacahontas Press Inc. 556 p.
- TOLEDO A. 2006. Agua, Hombre y Paisaje. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Centro de Investigaciones y Estudios Sociales en Antropología Social. México. 261 p.

- TRIPLEHORN C. y JOHNSON N. 2005. Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects. Seventh Edition. Thomson Brooks/cole. 864 p.
- VALERO L., DURANT P. y ARELLANO E. 2001. Trichoptera como indicadora de calidad de agua. Río Albarregas. Mérida Venezuela. *Revista Ecológica Latinoamericana*. 8 (1): 11 – 16.
- VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R. y CUSHING C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 37: 130-137.
- VINSON M. Y HAWKINS C. 2003. Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography*. 26: 751–767.
- VIVAS, L. 1992. Los Andes Venezolanos. Academia Nacional de la Historia. Caracas. 250 pp.
- WARD J. V. 1986. Altitudinal zonation in a Rocky Mountain stream. *Archive fur Hydrobiologie*. 74: 133-199.
- WARD J. V. y STANFORD J. A. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: T. D. FONTAINE AND S. M. BARTELL, edit. Dynamics of lotic ecosystems. Annual Arbor Press.
- WARREN C. 1971. Biology and Water Pollution Control. W.B. Saunders Company. USA. 434 p.
- WETZEL R. 2001. Limnology Lake and River Ecosystems. Third Edition. Academic Press, London. 1006 p.
- WIGGINS G. B. 1998. Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera). Second Edition. University of Toronto Press, Toronto. 457 p.
- WILHM J. L. 1979. Biological indicators of pollution. p. 375-402. In: JAMES A. Y EVISON L. (Eds.). Biological indicators of water quality. J. Wiley y Sons. Ltd. N.Y.
- WILLIAMS D. y FÍLMATE B. 1994. Aquatic Insects. CAB International. Wallingford, UK. 368 p.