

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO**

**Colegio de Postgrados**

**Efectos de las truchas exóticas en los productores primarios y  
secundarios de ríos tropicales alto-andinos**

**Diego José Vimos Lojano**

**Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Master en  
Ecología con Mención en Manejo de Recursos Naturales.**

**Quito**

**Octubre de 2010**

**Universidad San Francisco de Quito**

**Colegio de Postgrados**

**HOJA DE APROBACION DE TESIS**

**Efectos de las truchas exóticas en los productores primarios y secundarios  
de ríos tropicales alto-andinos**

**Diego José Vimos Lojano**

Andrea Encalada, Ph.D. ....  
Directora de Tesis y  
Miembro del Comité de Tesis

Kelly Swing, Ph.D. ....  
Miembro del Comité de Tesis

Blanca Ríos, Ph.D. ....  
Miembro del Comité de Tesis

Esteban Suarez, Ph.D. ....  
Director de la Maestría en Ecología Tropical

Stella de la Torre, Ph. D. ....  
Decana del Colegio de Ciencias  
Biológicas y Ambientes

Víctor Viteri Breedy, Ph.D. ....  
Decano del Colegio de Postgrados

Quito, Octubre de 2010

© **Derechos de autor**

Diego José Vimos Lojano

2010

## **Dedicatoria**

A Dios, por darme la oportunidad de seguir viviendo luego del accidente, y continuar disfrutando de la naturaleza.

A mis padres y hermanos por toda la motivación brindada desde el inicio hasta la conclusión de esta nueva etapa profesional.

A Jenny, mi amiga, compañera y enamorada, por el gran apoyo para el cumplimiento de mi objetivo.

Y mis sobrinos Matías y Amelia por ser fuente de mis sonrisas.

## **Agradecimientos**

A mi directora de tesis Andrea Encalada, Ph. D. y codirectora Dra. Blanca Ríos por toda su confianza, apoyo, valiosas sugerencias y comentarios brindados para el mejor desarrollo de esta investigación. A Esteban Suarez, Ph. D. por todo el enriquecimiento aportado en la revisión de esta investigación.

Mi más sincero agradecimiento al Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco de Quito, por darme todo el apoyo logístico y humano en la ejecución de esta investigación. A la Estación de Investigación de Páramos Paluguillo, por darme la oportunidad de plasmar este estudio y acogernos durante la fase de campo.

Agradezco la asistencia en el campo y/o laboratorio a la Lcda. Jenny Cocha, Braulio Capagña, Lcda. Fernanda Gonzales, Maribel Capagña, Lcdo. Robert Lamb, Lcd. Fernando Quizpe, Lcda. Diana Burbano, Ing. Raquel Noboa, Lcda. Cristina Ibarra, sin su ayuda no se podría haber desarrollado esta investigación.

Al AECID (Código D/016307/08), por el financiamiento realizado a este estudio con los fondos otorgados al Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco de Quito (LEA-USFQ) en el proyecto “Funcionamiento y Calidad Ecológica de los Ríos Alto-Andinos” que dirigen la Dra. Andrea Encalada, profesora e investigadora de la Universidad San Francisco de Quito y el Dr. Narcís Prat, Catedrático de la Universidad de Barcelona.

## Resumen

El efecto de la introducción de especies exóticas como la trucha, ha sido estudiado en las zonas templadas y tropicales, pero muy poco en zonas tropicales alto-andinas. Esta investigación pretende determinar la importancia de las truchas en ríos alto-andinos y establecer los potenciales efectos que esta especie podría tener sobre los productores secundarios y primarios. Realizamos un muestreo espacial en 23 estaciones (secciones de 50 m de río) ubicados sobre los 3000 m s.n.m. en tres microcuencas diferentes del río Guayallamba. En cada estación, determinamos la densidad de truchas y otros factores biológicos y ambientales que podrían relacionarse con su distribución y densidad. Además, ejecutamos un experimento de campo en una sección de 105 m del río Saltana (naturalmente no tiene truchas), en el cual manipulamos la introducción controlada de truchas en jaulas experimentales en algunas secciones del río, para determinar su posible efecto en poblaciones de invertebrados acuáticos (bentónicos y de la deriva) y de algas de estos ecosistemas. A partir de nuestros resultados, concluimos que la trucha arcoíris introducida en los páramos del neotrópico tiene un impacto en la cadena trófica, al afectar uno de los niveles de la cadena como son las poblaciones de invertebrados acuáticos; sin embargo, no se pudo observar un efecto en el siguiente nivel que fueron los productores primarios. Este conocimiento sobre el efecto de la trucha arcoíris sobre poblaciones naturales se debería utilizar para generar estrategias de manejo especialmente en zonas con alta diversidad acuática donde estas podrían tener efectos adversos no solo en invertebrados acuáticos, pero en otros organismos como anfibios y peces.

## **Abstract**

The effect of the introduction of exotic species such as trout has been studied in temperate and tropical areas, but very little in high altitude tropical Andean streams. The aim for this research was to determine the importance of trout in Andean rivers and establish the potential effects that these species might have on primary and secondary producers. We conducted spatial sampling at 23 stations (50 m sections of river) located above 3000 m a.s.l. in three microbasins of the Guayallamba River. At each station, I determined the density of trout and other biological and environmental factors that might relate to their distribution and density. In addition, we performed a field experiment in a 105 m section of the river Saltana (which naturally has no trout). We manipulated the controlled introduction of trout in experimental cages in some sections of the river, to determine possible effects on populations of aquatic invertebrates (benthic and drift) and algae in these ecosystems. From our results, we concluded that rainbow trout introduced in high altitude tropical Andean streams have an impact on the trophic web structure, affecting the first trophic level comprising that of the aquatic invertebrate communities. However, we didn't observe an effect on the following trophic level (primary producers). This knowledge on the effect of rainbow trout on natural populations should be used to generate management strategies in areas of high aquatic diversity where these could not only have adverse effects on aquatic invertebrates, but also on other organisms such as amphibians and fish.

## Tabla de Contenido

Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Resumen.....	vi
Abstract.....	vii
Artículo:	
Efectos de las truchas exóticas en los productores primarios y secundarios de ríos tropicales alto-andinos.....	1

**EFFECTOS DE LAS TRUCHAS EXÓTICAS EN LOS PRODUCTORES  
PRIMARIOS Y SECUNDARIOS DE RÍOS TROPICALES ALTO-  
ANDINOS**

(Para ser sometido en la revista *Freshwater Biology*)

Título abreviado: Efecto de la trucha en ríos tropicales alto-andinos

Palabras claves: Efecto cascada trófica, especies invasoras, trucha arco iris, macroinvertebrados, algas

## Resumen

1. El efecto de la introducción de especies exóticas como la trucha, ha sido estudiado en las zonas templadas y tropicales, pero muy poco en zonas tropicales alto-andinas. Esta investigación pretende determinar la importancia de las truchas en ríos alto-andinos y establecer los potenciales efectos que estas especies podrían tener sobre los productores secundarios y primarios.
2. Realizamos un muestreo espacial en 23 estaciones (secciones de 50 m de río) ubicados sobre los 3000 m s.n.m. en tres microcuencas diferentes del río Guayallamba, cuenca del Esmeraldas, Ecuador. En cada estación, determinamos la densidad de truchas y otros factores biológicos y ambientales que podrían relacionarse con su distribución y densidad. Además, en los meses de octubre y noviembre de 2009, ejecutamos un experimento de campo en una sección de 105 m del río Saltana (que naturalmente no tiene truchas), en la cual introdujimos de forma controlada truchas utilizando jaulas en algunas secciones del río, para determinar su efecto en poblaciones de invertebrados acuáticos (bentónicos y de la deriva) y biomasa de algas de estos ecosistemas.
3. *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) fue la única especie íctica encontrada en las tres microcuencas del Guayllabamba. La distribución de las truchas estuvo relacionada principalmente con la diversidad del sustrato, altitud y la calidad de la vegetación de ribera, pero no se encontró relaciones con la densidad o riqueza de invertebrados, aunque existió una menor biomasa de algas a una mayor densidad de truchas. Encontramos que la trucha se

alimenta principalmente de fauna bentónica, en relación a la fauna terrestre. Las taxa con mayor propensión a ser depredadas fueron: Scirtidae, *Hyalella*, *Hydroptila*, Oligochaeta y *Nectopsyche*.

4. En el experimento observamos que la trucha tuvo un impacto sobre las comunidades de invertebrados, pero no sobre la biomasa de algas. En presencia de la trucha observamos una disminución de la densidad de la deriva de invertebrados principalmente de las taxa *Andesiops*, Orthocladinae y Simuliidae sp1. Este mismo patrón fue observado con la densidad de macroinvertebratos bentónicos del río; sin embargo, no encontramos ninguna relación con la biomasa de algas.

5. Nuestros resultados sugieren que la trucha arcoíris está ampliamente distribuida en ríos y riachuelos de los páramos de norte-oriente del Ecuador; posiblemente su distribución está ligada a la pesca deportiva (introducciones sucesivas) y a barreras naturales dadas por la falta de agua en algunas regiones (e.g. prácticas de riego). Así mismo, nuestro experimento *in situ* sugiere que la presencia de esta trucha tiene un efecto muy importante en las comunidades de invertebrados acuáticos, tanto por depredación directa, que afecta a las densidades de ciertas taxa, como por una respuesta del comportamiento de ciertos invertebrados (i.e. disminución de la densidad de deriva en presencia de la trucha). Sin embargo, nuestro experimento no mostró un cambio en la biomasa de algas (siguiente nivel trófico).

6. Concluimos que la trucha arcoíris introducida en los páramos del neotrópico tiene un impacto en la cadena trófica, al afectar uno de los niveles de tróficos como son las poblaciones

de invertebrados acuáticos. La ausencia de un impacto de la trucha a escala de cuenca está necesariamente oscurecida por la falta de información sobre la historia de introducción (introducciones sucesivas) en los diferentes sitios de nuestra área de estudio. Nuestro trabajo sugiere que ríos tropicales alto-andinos están siendo afectados por la introducción la trucha arcoíris y que se necesita urgentemente regular y reforzar las políticas de manejo sobre especies exóticas, especialmente en zonas de alta biodiversidad y endemismo como son los páramos altoandinos.

## Introducción

Después de la destrucción del hábitat, una de las mayores causas de la pérdida de biodiversidad a nivel global es la introducción de especies exóticas (Vitousek *et al.*, 1997), fenómeno del que existen numerosos ejemplos en ecosistemas acuáticos (*e.g.* Hargrave, 2009; Johnson *et al.*, 2009; Metcalf *et al.*, 1997). En general, el efecto de las especies invasoras sobre la diversidad biológica en ecosistemas acuáticos depende del tipo de interacciones con las comunidades nativas, las cuales son complejas y poco estudiadas (Johnson *et al.*, 2009; Winckler-Sosinski *et al.*, 2008). Entre estas interacciones, las alteraciones de las redes tróficas son especialmente importantes por su capacidad de diseminar los efectos de la invasión de especies exóticas a través de toda la comunidad y el ecosistema. En particular, la presencia de especies invasoras en la cascada trófica puede resultar en el aumento y/o disminución de la biomasa de un grupo de organismos en cualquiera de los niveles tróficos (Bell *et al.*, 2003; Flecker & Townsend, 1994), fenómeno que ha sido repetidamente observado por diferentes autores (Hargrave, 2009; Nyström & McIntosh, 2003).

El salmón y la trucha (de los géneros *Salmo*, *Oncorhynchus* y *Salvelinus*) pertenecientes a la familia Salmonidae, están ampliamente distribuidos en el mundo y han sido introducidos en diferentes ecosistemas de agua dulce. Las consecuencias de la introducción de estas especies sobre las redes tróficas y sobre las especies nativas que las conforman, son variadas y difíciles de predecir (Alvarez & Peckarsky, 2005; Dahl, 1998; Fausch, 2007; Flecker & Townsend, 1994; Nyström & McIntosh, 2003). Sin embargo, algunos de los efectos típicos de la introducción de truchas en nuevos ambientes acuáticos son la disminución de las

poblaciones de especies nativas (peces o invertebrados) por la depredación y/o competencia, y variados cambios en el comportamiento de macroinvertebrados acuáticos incluyendo alteraciones en los patrones de deriva, una maduración temprana y disminución de la actividad reproductiva, entre otros (Allan, 1982; Dahl, 1998; Douglas *et al.*, 1994; Flecker, 1992). Al mismo tiempo, estudios previos han mostrado que la respuesta de los organismos a la presencia de especies exóticas es heterogénea, dependiendo de la plasticidad fenotípica (morfológica o compartamental) de cada especie (Douglas *et al.*, 1994; Giroux *et al.*, 2000), que permite a unas especies adaptarse a los cambios introducidos por las especies exóticas, mientras que otras tienen que migrar o competir con la especie nueva en el ecosistema (Dahl, 1998).

Los efectos de especies introducidas como la trucha han sido frecuentemente estudiados en ecosistemas templados y ocasionalmente en los trópicos. Estudios como el de McIntosh y Townsend (1995), encontraron que la presencia de la trucha promueve un mayor crecimiento en la biomasa de algas, probablemente debido a la reducción de la densidad de herbívoros. Este patrón sugiere que el efecto de las truchas puede transmitirse a niveles tróficos inferiores (algas), mediante la disminución del forrajeo de algas por parte de los consumidores primarios. Patrones similares han sido observados en otras áreas templadas (Alvarez & Peckarsky, 2005; Flecker & Townsend, 1994; Allan, 1982; Caudill & Peckarsky, 2003; Douglas *et al.*, 1994; Flecker & Feifarek, 1994; Giroux *et al.*, 2000) y en algunas localidades tropicales (Segnini y Bastardo, 1995; Flecker, 1992; Buria *et al.*, 2007; Molineri, 2008; y Donato *et al.*, 2009). Hasta la actualidad, sin embargo, es poco lo que conocemos sobre la forma en que estos impactos podrían manifestarse en ambientes hostiles como los que

se encuentran en las altas montañas de los Andes, en las que la menor estacionalidad, las bajas temperaturas, y las altas velocidades de caudal podrían mitigar o amplificar los impactos de las truchas en las redes tróficas nativas.

En el caso de las zonas tropicales de Sudamérica, la mayoría de las introducciones de salmónidos han sido intencionales, para ofrecer actividades recreativas o de pesca comercial (Correa & Gross, 2008; Dunham *et al.*, 2002; Fausch, 2007). La persistencia de estas especies en diferentes áreas del continente depende de su historia de arribo y transporte a cada zona determinada, en tanto que el éxito en su establecimiento y su distribución responden a las características abióticas y bióticas del lugar, las cuales varían entre cuencas hidrográficas (Dunham *et al.*, 2002; Metcalf *et al.*, 1997). Entre los factores que limitan la distribución de las truchas a zonas superiores o inferiores de una cuenca, uno de los más importantes es su preferencia a temperaturas frías (Adams *et al.*, 2001; Dunham *et al.*, 2002; Fausch, 2007; López & Bonilla, 2007) y la presencia de barreras como cascadas, diques, y represas (Deiner *et al.*, 2007). En ausencia de otros factores, estas barreras pueden limitar efectivamente la distribución de las truchas introducidas en hábitats previamente inalterados. Sin embargo, estas barreras son frecuentemente superadas por las truchas que son transportadas aguas arriba por pescadores deportivos en busca de expandir sus zonas de pesca. De esta manera, la ocupación de las cabeceras hídricas puede ser facilitada por la actividad humana (Leprieur *et al.*, 2006), y por la excelente capacidad de colonización de las truchas (Correa & Gross, 2008). A pesar de esto, hasta la actualidad conocemos muy poco acerca de la verdadera extensión de la introducción de truchas en América Latina y, especialmente, de sus impactos en las zonas de alta montaña.

Los ríos de los altos Andes del Ecuador ofrecen una excelente oportunidad para comprender los impactos y la extensión de la invasión de truchas introducidas en los ecosistemas acuáticos del continente. Hasta la actualidad, se conoce que se han introducido y establecido únicamente tres especies de truchas (*Salmo trutta*, *Oncorhynchus mykiss* y *Salvelinus fontinalis*; López & Bonilla, 2007). Al respecto, Meschkat (1975) reporta que en el año de 1932 la trucha arco iris (*O. mykiss*), nativa de la costa del Pacífico de Norte América (Crawford & Muir, 2008) fue introducida en el norte del país, mientras que la trucha común o parda (*Salmo trutta* L.) de origen Euroasiático (Crawford & Muir, 2008) fue introducida en la región sur, ambas como parte de los servicios gubernamentales para apoyar a las asociaciones de pesca deportiva. En la actualidad, la mayoría de la producción de truchas a nivel nacional se concentra en piscinas pero se sabe que muchas han sido sembradas en ríos alto-andinos para suplir las demandas de pesca deportiva, un deporte creciente en el Ecuador. Al mismo tiempo, las truchas se han convertido en complemento importante para la alimentación de muchas comunidades locales que viven relativamente aisladas y que carecen de otras fuentes de proteína (López & Bonilla, 2007).

En el Ecuador, se sabe que las truchas están distribuidas en los ríos y riachuelos de alta montaña (ríos de páramo y bosque andino). Sin embargo, muy poco conocemos sobre sus densidades, distribución y el efecto potencial que estas podrían tener sobre las comunidades nativas de estos ríos. Al norte del Ecuador, en el sector de Paluguillo del páramo de Papallacta, estas preguntas son más relevantes al encontrarse uno de los centros más grandes de producción de la trucha arco iris para la venta comercial de alevines (*Dávalos com. pers.*). Más aun, esta zona presenta una matriz compleja de ambientes naturales y alterados que

podrían afectar la distribución y el posible impacto de las truchas introducidas. Desde esta perspectiva, hipotetizamos que *O. mykiss*, y posiblemente otras especies, deben estar ampliamente distribuidas en esta zona, pudiendo alcanzar densidades importantes que podrían afectar la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas acuáticos alto-andinos. En este contexto, el objetivo de esta investigación es determinar la importancia de las truchas introducidas en ríos alto-andinos de la zona de Paluguillo, al nororiente de Quito, y establecer los potenciales efectos que podría tener en la cadena trófica, mediante su impacto sobre los productores secundarios y primarios en estos ecosistemas.

## **Metodología**

### Área de estudio

Este estudio fue realizado en 23 estaciones (secciones de río) ubicadas en las microcuencas del río Guambi, Guapal y Chiche perteneciente a la subcuenca del río Guayallamba (824 789,74 ha) que desemboca en el océano Pacífico a través de la cuenca del río Esmeraldas (Ecuador; Fig. 1). Esta zona forma parte del área de amortiguamiento del Parque Nacional Cayambe-Coca y limita con la Reserva Ecológica Antisana, considerada una de las más importantes del Ecuador por tener una altísima biodiversidad en flora y fauna (Rodríguez *et al.*, 2009). La topografía de la zona se caracteriza por ser irregular con altitudes entre los 2200 a 4200 m.

Para este estudio escogimos zonas con altitudes superiores a los 3000 m que presentaran condiciones naturales con poca alteración antropogénica (Rodríguez *et al.*, 2009) y una cobertura vegetal de páramo dominada por vegetación herbácea (pajonal), con árboles y arbustos nativos (e.g. *Polylepis* sp, *Diplotephium ericoides*, *Gynoxis acostae*, *Loricaria thuyoides*). El clima está caracterizado por bajas temperaturas (variabilidad diaria: 4 a 10°C), elevados niveles de nubosidad y humedad, y precipitaciones medias anuales entre los 1000 y 2000 mm (Rodríguez *et al.*, 2009).

Los arroyos y ríos del área de estudio están rodeados por una matriz de pajonales y vegetación arbustiva continua y densa. Su sustrato está dominado por grava, piedras y bloques, y sus aguas son claras y turbulentas.

### Métodos

Para evaluar la extensión y la magnitud de la introducción de truchas en los ríos de nuestra área de estudio, realizamos un muestreo de 23 ríos en los que estimamos la densidad de truchas y cuantificamos factores biológicos y ambientales que podrían relacionarse con su distribución y densidad. Adicionalmente, para explorar los potenciales impactos de las truchas introducidas sobre las redes tróficas de estos ríos alto-andinos, realizamos un experimento de campo en el que manipulamos la presencia de truchas para determinar su posible efecto en la producción de algas y en el comportamiento y sobrevivencia de los macroinvertebrados acuáticos.

## ***1. Muestreo a nivel de cuenca***

### *Variables ambientales*

En cada uno de los 23 arroyos evaluamos la calidad del hábitat fluvial a partir del índice IHF (Calidad del Hábitat Fluvial; Acosta *et al.*, 2009), y el índice de la calidad de ribera QBR-And (Calidad de la ribera de comunidades de Pajonales, de Páramos y Punas; Acosta *et al.*, 2009). Adicionalmente, medimos el caudal con el uso de un velocímetro (Global Water, FP101 & 201 Global Flow Probe, Gold River, USA, 2004), el oxígeno disuelto (YSI, Modelo 63, Ohio, USA, 2007), la temperatura del agua (YSI, Modelo 63, Ohio, USA, 2007), el pH (YSI, Modelo 63, Ohio, USA, 2007) y la conductividad (YSI, Modelo 63, Ohio, USA, 2007).

### *Muestreo de invertebrados acuáticos*

Para caracterizar las comunidades de macroinvertebrados acuáticos asociadas a cada río, realizamos muestreos bentónicos en una sección de río adyacente, ubicada aguas abajo de la sección utilizada para la estimación de la densidad de truchas. Para este muestreo utilizamos un cilindro Hess (diámetro de 14,9 cm; tamaño del ojo de malla: 250  $\mu\text{m}$ ) con el que recolectamos seis muestras en cada una de las estaciones; las muestras de macroinvertebrados fueron colocadas en frascos individuales con agua y una proporción de formol al 10% para la preservación, traslado al laboratorio y posterior identificación. .

En el laboratorio, las muestras de macroinvertebrados fueron limpiadas manualmente e identificadas mediante la utilización de las claves taxonómicas de Domínguez (2009) y Merritt y Cummins (1996). Además, separamos la materia seca libre de ceniza (expresada como AFDM por sus siglas en inglés) siguiendo el protocolo de Steinman *et al.*, (2006) de las muestras de macroinvertebrados con el Hess.

Adicionalmente, la composición de la comunidad de macroinvertebrados de cada río fue utilizada para determinar la calidad biológica del agua de acuerdo al índice biótico andino (ABI; Acosta *et al.*, 2009). Este índice utiliza información sobre la presencia de diferentes familias de macroinvertebrados en cada sitio, a las que asigna puntajes de acuerdo a su nivel de tolerancia a la contaminación (grupos tolerantes a la contaminación reciben valores cercanos a uno, mientras que grupos sensibles a la contaminación tienen valores cercanos a 10). Al final, los puntajes se suman para asignar valores relativos de calidad de agua a cada río.

### *Muestreo de algas bentónicas*

En cada sección del río recolectamos cuatro piedras sumergidas de aproximadamente 25 cm<sup>2</sup>. En cada una de las piedras raspamos un cuadrante de 4 cm<sup>2</sup> con la utilización de un estilete y un cepillo; filtramos el contenido en un filtro Whatman GF/C (47 mm de diámetro, 1,2 µm de tamaño de poro; Steinman *et al.*, 2006) mediante una bomba de filtración y guardamos las muestras en recipientes oscuros en congelación para ser procesadas en el

laboratorio. La biomasa de algas bentónicas fue determinada mediante espectrofotometría de clorofila *a* en presencia de feofitina según Steinman *et al.* (2006).

### *Densidad y distribución de las truchas*

Para estimar la presencia y densidad de truchas en los 23 ríos de estudio, en cada uno de ellos demarcamos una sección de 50 m, cercada transversalmente en sus extremos mediante redes de bloqueo (2 x 1 m, ojo de malla 0,5 a 1 cm) para evitar la entrada y la salida de truchas (Crisp, 1993). Una vez bloqueada la sección del río, aplicamos corriente eléctrica al agua utilizando un equipo de electropesca (EFKO-Elektrofischfanggeräte, Typ FEG 1500, Leutkirch, Alemania, 2009), con voltajes entre 200 y 400 V y un amperaje de 0 a 1 A corregido por la conductividad del agua de cada río. Siguiendo la metodología de Young y Schmetterling (2004), repetimos tres recorridos en cada sección del río para estimar la densidad de truchas. Los peces adormecidos en cada recorrido fueron capturados con redes de mano, colocados en un balde con agua de río para su identificación, medición y pesaje, y devueltos al río al terminar el muestreo.

Para explorar el potencial impacto de las truchas en la fauna acuática, realizamos lavados estomacales de todas las truchas capturadas durante la electropesca, o en un máximo de 30 truchas en los ríos en los que el número de animales capturados superó el mencionado. Las muestras regurgitadas fueron almacenadas en frascos con formol al 10% (Douglas *et al.*, 1994; Metcalf *et al.*, 1997) para su posterior identificación en el laboratorio.

## Análisis de datos del muestreo

### *Densidad y distribución de las truchas*

Los conteos de truchas de cada recorrido fueron aplicados a un modelo de regresión exponencial negativo (método de disminución) para el cálculo de la densidad de truchas por cada sección (Budy *et al.*, 2008; Carrier *et al.*, 2009; Li & Li, 2006). Las densidades de truchas en cada río fueron incorporadas en un sistema de información geográfica (SIG), para lo cual utilizamos el programa ArcGis 9,2.

Para explorar posibles variables ambientales (altitud, pH, conductividad, caudal, IHF, QBR, AFDM y diversidad de Fisher del sustrato) que pudieran explicar la presencia o ausencia de truchas en los ríos de nuestra área de estudio, utilizamos un análisis de componentes principales (PCA), en el que agrupamos a las estaciones por su similitud de acuerdo a distancias euclidianas. Hicimos un pretratamiento de los datos para disminuir el ruido de la información con la eliminación de variables altamente correlacionas (temperatura y conductividad;  $r: 0,710$ ,  $P = 0,002$ ), y transformamos (log natural) los datos para obtener homogeneidad de varianzas y normalidad. Las variables fueron estandarizadas para crear el PCA (Clarke & Gorley, 2006).

Realizamos correlaciones de Pearson entre la densidad de truchas y las variables físico-químicas de cada estación, para lo cual transformamos y normalizamos las variables con el fin de obtener homogeneidad de varianzas y normalidad en los datos (Quinn & Keough 2002).

Adicionalmente, debido al número de correlaciones realizadas, aplicamos correcciones de Bonferroni para evitar un error estadístico tipo I (Quinn & Keough 2002).

Realizamos un Non-metric Multi-Dimensional Scaling (NMDS) para evaluar el efecto de las truchas en la composición y estructura de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en presencia y ausencia de la trucha el cual nos permitió visualizar los datos de acuerdo a sus similitudes. Las densidades de las taxa fueron transformadas con  $\log_{10}(x+1)$ . Además, aplicamos la prueba Simper para establecer la contribución de cada grupo taxonómico al promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre los sitios con presencia o ausencia de la trucha.

Para establecer si la probabilidad de presencia de cada una de las taxa de macroinvertebrados bentónicos depende de la biomasa de truchas, realizamos un análisis de Regresión Logística Binomial, grupos raros y frecuentes en todas las estaciones fueron separados del análisis. Para este análisis utilizamos la biomasa de truchas en lugar de su densidad por considerar que la biomasa es una variable que refleja más adecuadamente el potencial impacto de las truchas (e.g. su capacidad de ingerir macroinvertebrados). Por otro lado, la biomasa y la densidad de truchas estuvieron altamente correlacionadas (correlación de Spearman de 89.2%). Creamos modelos para cada una de las especies de macroinvertebrados con la biomasa de truchas, los cuales fueron validados con los valores de  $-2 \log$  de la verosimilitud ( $-2LL$ ), los dos Coeficientes de Determinación ( $R^2$ ) y la bondad de ajuste del modelo.

### *Contenido estomacal de las truchas*

Para analizar si las truchas más grandes consumían una mayor biomasa de invertebrados utilizamos una correlación de Spearman entre el peso de las truchas (gr) y la biomasa consumida (gr), a partir del contenido estomacal de 169 individuos de truchas. Para saber qué taxones tienen mayor propensión a ser depredados, relacionamos la abundancia de cada taxón en el contenido estomacal, con la densidad en el bentos de cada tramo. La propensión de cada grupo a ser depredados por las truchas fue estimada mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Propensión} = \frac{\text{Abundancia de cada grupo en el contenido estomacal de la trucha}}{\text{Abundancia de cada grupo en el bentos del río}}$$

## ***2. Fase experimental: Efecto de las truchas en la cadena trófica***

Para explorar el efecto de la trucha en los productores primarios y secundarios diseñamos un experimento de campo que consistió en introducir truchas en un río sin peces para evaluar la respuesta de los invertebrados y las algas ante la presencia de las truchas. Este experimento se llevó a cabo en una sección de 105 m del río Saltana, entre octubre y noviembre de 2009. Al inicio del ensayo, instalamos en el río dos grupos de jaulas (Fig. 2) separados entre sí por una distancia de 75 m. En el interior de cada jaula (150 cm x 25 cm x 25 cm) colocamos cuatro piezas de cerámica (6,7 cm x 4,1 cm) para cuantificar el crecimiento de algas. Adicionalmente, en cada jaula colocamos tres cestos de malla plástica (21,2 cm x 14,6

cm) con piedras del río previamente hervidas y limpiadas, para que sirvan como sustrato para el establecimiento de macroinvertebrados acuáticos. Las jaulas fueron instaladas en el río durante 27 días (23 de octubre – 18 de noviembre) antes de la introducción de la trucha, para permitir el crecimiento inicial de algas en las cerámicas y la colonización de las piedras por los macroinvertebrados. Durante este intervalo, la cara superior externa de las jaulas fue limpiada semanalmente para evitar la obstrucción del paso de luz solar y mantener las mismas condiciones ambientales en todas las jaulas. Luego de los 27 días iniciales, las jaulas ubicadas en la zona inferior del río (aguas abajo) fueron modificadas mediante la introducción de una trucha ( $171,25 \text{ g} \pm 5,15 \text{ SE}$ ), de acuerdo a lo recomendado por Douglas *et al.*, (1994). Al asignar el tratamiento de “introducción de truchas” al grupo de jaulas aguas abajo, aseguramos que cualquier efecto de la presencia de truchas no afecte a las jaulas de control que se encuentran en el cauce superior del río utilizado para el experimento. Una vez asignados estos tratamientos (presencia o ausencia de truchas) esperamos cuatro días luego de los cuales analizamos su efecto sobre i) la densidad de macroinvertebrados; ii) la deriva de invertebrados; y iii) la biomasa de algas.

Para analizar el efecto de las truchas sobre el comportamiento de los macroinvertebrados, realizamos un muestreo simultáneo de la deriva de macroinvertebrados durante tres días: cada muestreo de deriva duró 45 minutos y se los realizó durante el día (a las 12:00 pm) y durante la tarde (a las 18:00). Al terminar el muestreo de la deriva retiramos las cerámicas de las jaulas de los dos tratamientos y raspamos su cara superior para determinar la cantidad de biomasa de algas adherida en presencia y ausencia de la trucha. Las muestras fueron tratadas con el mismo procedimiento descrito anteriormente para la cuantificación de

algas (Steinman *et al.*, 2006). Así mismo, recolectamos los cestos de piedras de cada jaula, separamos todo el material grueso (no orgánico) y el resto fue llevado en frascos con formol para la limpieza e identificación de los macroinvertebrados acuáticos en el laboratorio. Por último, sacamos las truchas de las jaulas y les realizamos un lavado estomacal para evaluar si un potencial efecto de las truchas estaría mediado por depredación directa de macroinvertebrados o por la estimulación de la deriva.

Durante todo el experimento registramos las variables físico y químicas en las dos zonas experimentales, incluyendo oxígeno disuelto ( $\text{mg.l}^{-1}$ ), pH, temperatura del agua ( $^{\circ}\text{C}$ ) y conductividad ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ). Ninguna de estas variables fue significativamente diferente entre la zona con trucha y sin trucha (oxígeno disuelto,  $t = -0.42$ ,  $P = 0.693$ ,  $9.77 \text{ mg.l}^{-1} \pm 0.08$ ; pH,  $t = 2.522$ ,  $P = 0.053$ ,  $7.34 \pm 0.06$ ; temperatura del agua,  $t = 1.053$ ,  $P = 0.34$ ,  $6.10 \pm 0.05^{\circ}\text{C}$  y conductividad,  $t = -0.898$ ,  $P = 0.410$ ,  $44.70 \pm 0.13 \mu\text{S.cm}^{-1}$ ).

### Análisis de datos del experimento

Evalúamos el efecto de la presencia y ausencia de la trucha en la densidad de macroinvertebrados encontrados en la deriva, en el bentos del río, y la cantidad de la biomasa de algas. La densidad de macroinvertebrados en el bentos (cestos) y la biomasa de algas (cerámicas), fueron analizadas por un Modelo Lineal General Univariante (Sanchez, 2005), a partir de un diseño de bloques aleatorizados completos (jaulas) con replicas en presencia y ausencia de la trucha (tratamientos).

El efecto de las truchas sobre la deriva (densidad, riqueza y por especie) fue analizado mediante análisis de varianza (ANOVA) con dos factores: truchas (presencia vs ausencia), y período de muestreo (día vs noche). Los datos fueron previamente transformados para obtener homogeneidad de varianzas y normalidad.

Para evaluar si la trucha tiene un efecto diferencial sobre algún grupo funcional de alimentación (GFA) del bentos o la deriva, calculamos la proporción relativa de los GFA de acuerdo a la clasificación de Tomanova (2006) y de Merritt y Cummins (1996), agrupamos las abundancias de cada taxón conforme a la afinidad al grupo alimenticio (1. colector, 2. filtrador, 3. triturador/desmenuzador, 4. ramoneador/raspador, 5. depredador, 6. parásito y 7. perforador). Los resultados fueron transformados para obtener homogeneidad de varianzas y normalidad y posteriormente evaluados mediante un análisis de varianza (ANOVA) con dos factores: truchas (presencia vs ausencia), y período de muestreo (día vs noche) para la deriva y un análisis de varianza (ANOVA) de bloques a partir de un *Modelo Lineal General Univariante* para los del bentos. Los análisis estadísticos fueron realizados en MINITAB (1998), PRIMER (Primer-E, 2006), SPSS (SPSS\_Inc, 2007) y StarView (SAS Institute Inc., 1998).

## Resultados

### *1. Muestreo a nivel de cuenca*

#### *Densidad y distribución de las truchas y su asociación con variables bióticas y abióticas.*

La única especie de trucha encontrada en el muestreo fue *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris). La densidad de la trucha arcoíris varió ampliamente, presentando altas densidades en la subcuenca del Guapal (0,992 ind.m<sup>-2</sup>) y menores densidades e incluso ausencia en las subcuencas del Guambi y el Chiche. Los valores promedio de algunos parámetros físico-químicos de los ríos fueron: un pH de 7,87 ( $\pm 0,05$ ), una conductividad de 11,83  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  ( $\pm 1,02$ ), un oxígeno disuelto de 7,44 mg/l ( $\pm 0,44$ ) y un caudal de 10,34 l.s<sup>-1</sup> ( $\pm 1,88$ ).

Según el PCA, los ríos muestreados sugieren ciertas agrupaciones débiles (41 % total explicado) establecidas por algunos parámetros ambientales en presencia y ausencia de las truchas (Fig. 3). Las variables que explican estas agrupaciones en el primer eje fueron la diversidad del sustrato, la altitud y el índice de la calidad de ribera QBR- And (Calidad de la ribera de comunidades de Pajonales, de Páramos y Punas) (Anexo1b). Si bien las asociaciones sugeridas por el PCA son bajas, los sitios con trucha tienden a presentar una diversidad alta de sustrato, un QBR alto y bajas conductividades.

Colectamos y analizamos un total de 276 individuos de *O. mykiss* con tamaños entre 30 y 300 mm de longitud y una biomasa entre 5 y 250 g. Las densidades de esta especie en los ríos no se relacionaron con la densidad o riqueza de invertebrados (Tabla 1). Sin embargo, encontramos que ríos con una mayor densidad de truchas tienen menor biomasa de algas (Tabla 1). Mientras tanto, la densidad de truchas presentó una fuerte correlación negativa con la cantidad de oxígeno disuelto y una asociación positiva con el pH (Tabla 1).

Los grupos dominantes de macroinvertebrados acuáticos bentónicos en su abundancia en estas cuencas, fueron los Oligochaeta (50,56%), seguidos por los Chironomidae (20,3%), en menor cantidad los Baetidae (3,62%), Cerapotonidae (3,04%), Dugesidae (2,64%), entre otros. A nivel de la composición y estructura, las comunidades bentónicas no fueron significativamente diferentes (ANOSIM  $R_{Global} = -0,176$ ,  $P = 6,8\%$ ) en presencia y ausencia de la trucha (SIMPER = 46,98% promedio de desigualdad, Anexo 2). Pero *Hydroptila* fue el único género cuya probabilidad de presencia aumenta en relación a la biomasa de truchas ( $X^2 = 12,086$ ;  $P = 0,017$ ) de acuerdo a la regresión logística binomial (Anexo 3).

### *Contenido estomacal de las truchas*

En el contenido estomacal de 169 individuos de *O. mykiss* (longitud promedio: 151,1 mm  $\pm$  4,42 SE; peso promedio: 72,6 g  $\pm$  3,41 SE) demuestra que ésta especie se alimenta principalmente de fauna bentónica (99,74  $\pm$  0,10% del contenido estomacal) de acuerdo a la abundancia, en relación a la fauna terrestre (0,26  $\pm$  0,10% del contenido estomacal). Los

grupos bentónicos consumidos que aportaron con mayor abundancia pertenecen al grupo Oligochaeta, seguidos por Orthoclaadiinae (familia Chironomidae), *Hyalella* (familia Hyalellidae), entre otros (Tabla 2).

La biomasa o tamaño de la trucha no se correlacionaron con la biomasa de macroinvertebrados consumidos por las truchas (correlación de Spearman,  $r = 0.416$ ,  $P = 0,000$ ,  $n = 169$ ). Los taxones con mayor propensión a ser depredadas fueron Scirtidae (Coleoptera), *Hyalella* (Crustacea), *Hydroptila* (Trichoptera), Oligochaeta, *Nectopsyche* (Trichoptera); el resto de grupos se ubicaron por debajo del 2% (Tabla 3).

## 2. *Fase experimental*

### *Deriva de invertebrados*

Se identificaron un total de 38 géneros de macroinvertebrados acuáticos en la deriva. Diptera, Coleoptera, y Trichoptera, con diecisiete, seis y cinco géneros respectivamente fueron los grupos con mayor riqueza de taxa. Los grupos con mayor abundancia en la deriva en presencia (Pr) y ausencia (Au) de la trucha fueron Chironomidae (Au = 33.10%, Pr = 24.32%), Simuliidae (Au = 9.36%, Pr = 6.41%) y Baetidae (Au = 5.72%, Pr = 4.74%).

La densidad total de la deriva fue significativamente más alta en el día que en la noche ( $F_{1,8} = 136,41$ ,  $P = 0,000$ ) y disminuyó significativamente en presencia de la trucha en ambos períodos del día ( $F_{1,8} = 74,84$ ,  $P = 0,000$ ; Fig. 4a). Los grupos con una disminución

significativa en la deriva por la presencia de la trucha fueron *Andesiops*, Orthoclaadiinae y Simuliidae sp1, e inversamente con Tanypodidae (Fig. 5; Anexo 4). En contraste, la diversidad y la riqueza en la deriva no cambiaron durante el día o la noche (diversidad  $F_{1,8} = 4,41$ ,  $P = 0,069$  y S:  $F_{1,8} = 4,67$ ,  $P = 0,063$ ; Apéndice 4) o con la presencia de trucha (diversidad:  $F_{1,8} = 0,81$ ,  $P = 0,395$  y S:  $F_{1,8} = 0,38$   $P = 0,554$ ; Apéndice 4). *Mortionella* fue el único género que derivó en el día en la zona sin trucha (Apéndice 4). Respecto a la proporción de GFA, los únicos grupos que presentaron cambios en sus densidades fueron los colectores y filtradores, los cuales fueron los más abundantes. Observamos incrementó significativo en la densidad de los colectores en presencia de la trucha, contrastándose con una disminución en los filtradores (Tabla 5).

### *Invertebrados bentónicos*

Se identificaron un total de 25 géneros de macroinvertebrados en el bentos (cestos experimentales). Diptera con siete géneros, Coleoptera con cinco, y Trichoptera con cuatro fueron los grupos con mayor riqueza de taxa. Observamos una disminución significativa de la densidad de invertebrados en el bentos en presencia de la trucha (Tabla 4, Fig. 4b). Las mayores densidades bentónicas de macroinvertebrados en presencia (Pr) y ausencia (Au) de la trucha pertenecieron a las familias Chironomidae (Au = 41,69%, Pr = 38,60%), Dugesiidae (Au = 23,93%, Pr = 18,74%) y Simuliidae sp1 (Au = 10,67%, Pr = 22,35%). Los grupos que disminuyeron significativamente su densidad en presencia de la trucha fueron *Andesiops*, *Anomalocosmoecus*, *Claudioperla*, *Dugesia*, *Mortionella*, Orthoclaadiinae y Simuliidae sp1. Este mismo efecto se observó en la riqueza ( $F_{1,12} = 1987,46$ ,  $P = 0,000$ ; Apéndice 5). Y los

que tuvieron un incremento en presencia de la trucha fueron *Atopsyche*, *Hyaella*, Hydracarina, *Neoplasta*, Oligochaeta (Apéndice 5). Esta misma tendencia se observó con la diversidad ( $F_{1, 12} = 1456,64$ ,  $P = 0,000$ ; Apéndice 5). En cambio, las densidades de macroinvertebrados de los GFA disminuyeron significativamente en presencia de la trucha, las cuales estuvieron dominados por los colectores (> 50%), en menor porcentaje encontramos a los ramoneadores y al resto de grupos (Tabla 6).

Por otro lado, la biomasa de algas ( $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) no presentó ninguna diferencia en presencia o ausencia de la trucha (Tabla 4, Fig. 4c), a pesar de haber hallado una disminución de las densidades de macroinvertebrados del bentos y de la deriva.

## Discusión

El principal objetivo de esta investigación fue determinar la densidad y distribución de las truchas en ríos alto-andinos de la cuenca alta del río Guayllabamba y evaluar sus potenciales efectos sobre los productores secundarios y primarios de estos ecosistemas. Nuestros datos sugieren que *O. mykiss* es la única especie de trucha distribuida y establecida en los páramos de nuestra zona de estudio al nor-oriental del Ecuador, lo que concuerda con el reporte realizado por Meschkat (1975). Sin embargo, nuestro estudio también muestra que la abundancia de esta especie varía ampliamente a nivel de la cuenca, pudiendo alcanzar valores entre cero y  $0,992 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ . A pesar de esta gran heterogeneidad en la abundancia de las truchas, nuestros resultados a escala de cuenca no mostraron asociaciones significativas entre la densidad de truchas y la abundancia de los productores secundarios y primarios en las 23

estaciones que estudiamos. Por el contrario, nuestro experimento de inclusión de trucha a escala local, mostró que, si bien la presencia de esta especie exótica no influyó sobre la abundancia de algas (productores primarios), sí tuvo un impacto significativo sobre los productores secundarios, caracterizado por una disminución en la densidad de la mayoría de invertebrados acuáticos tanto en aquellos que están en la deriva, como aquellos que están en el bentos. En los siguientes párrafos discutimos posibles razones que podrían explicar el patrón de distribución de truchas que encontramos, así como las diferencias entre el impacto de esta especie exótica a nivel de cuenca y a nivel local.

En cuanto a los factores que podrían explicar la distribución de las truchas en nuestra área de estudio, las únicas variables ambientales que mostraron alguna influencia fueron la presencia de una alta diversidad del sustrato y altos valores de QBR, posiblemente importantes para el mantenimiento de una mayor capacidad de carga en el río, para el desove y lugares de refugio (Heggenes *et al.*, 1999; Vargas *et al.*, 2010). Más aun, algunas estaciones con bajos niveles de oxígeno disuelto ( $< 5 \text{ mg.l}^{-1}$ ) presentaron truchas, lo que sugiere que esta especie puede ocupar incluso hábitats de calidad marginal (Davison *et al.*, 1959), aunque quizás no pueda mantener allí poblaciones reproductivas (Pefaur & Sierra, 1998; Smith *et al.*, 1988).

Al igual que con otras variables ambientales, la densidad de truchas no mostró una relación fuerte con el caudal de los ríos. A pesar de ello, esta variable si puede ser considerada como un factor limitante en la distribución de las truchas en nuestra cuenca de estudio, pero desde un punto de vista diferente. En efecto, siete de los 23 ríos que visitamos estuvieron completamente secos debido a la existencia de captaciones de agua para riego, eliminando la

posibilidad de establecimiento y dispersión de las truchas en esas zonas de la cuenca, tal como se ha sugerido en estudios anteriores (e.g. Woolnough *et al.*, 2009). Más allá de limitar la distribución y dispersión de esta especie exótica, la desaparición de estos ríos en las zonas andinas es preocupante por los posibles impactos que seguramente tiene sobre las especies acuáticas nativas o sobre la flora y fauna del páramo que dependen de los subsidios de nutrientes que proveen los ríos (Buytaert *et al.*, 2006).

A esta misma escala, la densidad de truchas no mostró relación alguna con la densidad de invertebrados. Este resultado parecería sorprendente si se considera que la base alimenticia de las truchas en los ríos andinos depende de la producción interna del ecosistema acuático (insectos acuáticos). En efecto, nuestros datos muestran que los macroinvertebrados acuáticos proveen casi la totalidad de la dieta de esta especie (99% del contenido estomacal), patrón que coincide con estudios previos realizados en el neotrópico (Buria *et al.*, 2007; Donato *et al.*, 2009; Flecker, 1992; Molineri, 2008; Segnini & Bastardo, 1995). Desde esta perspectiva, la ausencia de un impacto de las truchas a escala de cuenca podría deberse a otros factores ambientales como la química del agua, geología, uso de suelo, interacciones ecológicas (e.g. Allan, 2004; Ostroumov, 2008) o incluso a la historia reciente de introducciones sucesivas de alevines de trucha en varias zonas altoandinas, que quizás enmascaran la influencia de las truchas sobre poblaciones bentónicas a nivel de cuenca hídrica. En el futuro, estas posibles interacciones merecerían atención adicional, especialmente si se toma en cuenta que nuestro resultado de una gran dependencia de las truchas en los invertebrados bentónicos contrasta con lo que se ha encontrado en áreas templadas, donde las fuentes alimenticias de la trucha son principalmente externas (insectos adultos terrestres) en las épocas de primavera y verano

(Baxter *et al.*, 2007; Johansen *et al.*, 2005; McKinney & Speas, 2001; Encalada y Peckarsky 2008). En cuanto a la composición de la dieta de las truchas, las taxa con mayor propensión a ser depredados por la trucha tuvieron bajas densidades en el bentos, y fueron distintos a los grupos reportados por McIntosh *et al.*, (2002) e Inoue *et al.*, (2009). Esta diferencia podría sugerir que *O. mykiss* es una especie oportunista que puede adaptarse a una gran variedad y tamaños de alimentos.

Como mencionamos anteriormente, la ausencia de un impacto de las truchas a escala de cuenca, contrasta con los resultados de nuestro experimento que mostraron una fuerte influencia de las truchas a nivel local. En nuestro experimento este impacto se evidenció principalmente en cambios en la densidad total de la deriva y del bentos de macroinvertebrados. En las cajas control (sin trucha), las densidades de deriva fueron considerablemente más altas que las reportadas por Turcotte y Harper (1982) en ecosistemas similares, y presentaron un patrón predominantemente diurno, distinto a los observados por McIntosh *et al.* (2002) y Winkelmann *et al.* (2008), en otras partes en el mundo. Por el contrario, en las cajas con truchas la densidad de deriva disminuyó significativamente, especialmente durante el día, cuando la densidad de deriva fue tres veces menor que en las cajas sin truchas. Estas diferencias pueden atribuirse a que los macroinvertebrados, al percibir el riesgo de depredación por las truchas, limitan sus desplazamientos relacionados con comportamientos de búsqueda de hábitat o alimento. Resultados semejantes ya han sido reportados anteriormente por McIntosh y Peckarsky (1999), McIntosh *et al.*, (2002) y Peckarsky *et al.*, (2002). Estos efectos también fueron visibles en las densidades de las

comunidades bentónicas de las cajas con trucha, las cuales posiblemente disminuyeron vía depredación por las truchas, como los encontrados en otros estudios (Buria *et al.*, 2007).

Entre los grupos de macroinvertebrados que fueron más afectados por la presencia de las truchas en el experimento están *Andesiops* sp. (Baetidae), y géneros aún no determinados de las familias Orthocladiinae y Simuliidae. En presencia de las truchas, estos taxones disminuyeron su densidad en el bentos y su presencia en la deriva, tanto de día como de noche, presentando patrones similares a los que se han observados para otros Ephemeroptera en presencia de peces no nativos introducidas en el sistema (McIntosh & Peckarsky, 1999; McIntosh *et al.*, 2002; Peckarsky *et al.*, 2002). La excepción a este patrón fue una especie de Tanypodidae (Chironomidae), único grupo que estuvo ausente en el bentos de las cajas con truchas, sugiriendo que aumentó su desplazamiento de deriva para evitar la depredación como ha sido antes sugerido por otros estudios con especies similares (*e.g.* Hay *et al.*, 2008). Mientras tanto, otros grupos como *Anomalocosmoecus*, *Claudioperla*, *Dugesia* y *Mortionella*, que inhibieron su deriva en el día e incluso en la noche en presencia de la trucha, fueron probablemente afectados directamente vía depredación en el bentos. Sin bien, el aporte de estos grupos en la base alimenticia de las truchas a una escala de cuenca es bajo, se podría pensar, que estos géneros están siendo suprimidos por la trucha vía depredación al presentar abundancias pobres. En este contexto, nuestro estudio sugiere que, si bien la respuesta específica de varios grupos de macroinvertebrados varía de acuerdo a la sensibilidad y a las estrategias de cada grupo, en términos generales la introducción de truchas en estos ríos altoandinos tiene el potencial de modificar la actividad y distribución de las comunidades de macroinvertebrados, siguiendo patrones similares a los descritos por Blanchet *et al.* (2008).

Sorprendentemente, aunque nuestro experimento de campo mostró impactos de la trucha en todos GFA del bentos, y en los colectores y filtradores de la deriva, la disminución de especies importantes en el consumo de algas bentónicas (productores primarios), no produjo un cambio a ese nivel trófico, como los observados por Álvarez & Peckarsky (2005) y Baxter *et al.* (2004) en presencia de la trucha. La ausencia de un efecto cascada de las truchas a través de la red trófica puede interpretarse de varias maneras. Por un lado, este patrón podría deberse a que la productividad primaria de estos ríos es intrínsecamente baja, lo cual podría dificultar la detección de diferencias en la cantidad de algas posiblemente producida por el cambio en la comunidad de macroinvertebrados en las cajas con truchas. Por otro lado, este patrón podría resultar de un artefacto del estudio. Específicamente, la corta duración del experimento, forzada por la dificultad de mantener a las truchas enjauladas por períodos prolongados sin afectar su sobrevivencia, podría significar que los macroinvertebrados no hayan tenido suficiente tiempo para establecerse en las cajas y afectar significativamente la biomasa de algas. Aunque nuestros datos no nos permiten evaluar estas dos posibilidades, creemos que la explicación más probable está en la composición de la comunidad de invertebrados que se estableció en las cajas. En efecto, la proporción de invertebrados ramoneadores fue baja tanto en las jaulas de control (36,63%) como en las jaulas con truchas (30,90%), y esto podría haber desembocado en la ausencia de un impacto de las truchas a nivel de la biomasa de algas. Este tema, sin embargo, permanece incierto y nuevos estudios deberían concentrarse en tratar de entender posibles efectos de las truchas utilizando experimentos a más largo plazo.

Contrariamente a nuestra suposición inicial de que las truchas estarían ampliamente distribuidas en los ríos del área de estudio, nuestros datos muestran una gran heterogeneidad en la abundancia y distribución de estos peces exóticos a lo largo de la cuenca. La falta de relaciones consistente entre esa distribución y los principales factores ambientales de cada sitio, podría sugerir que el patrón de distribución de las truchas esté predominantemente influenciado por las actividades de pesca deportiva y, específicamente, por el balance entre la historia de los diferentes eventos de introducción activa de las truchas por parte de los pescadores deportivos y la intensidad de la pesca en diferentes zonas. Así mismo, esta heterogeneidad en la abundancia de las truchas, unida al tiempo desde su establecimiento en diferentes partes de la cuenca, podría ser el principal factor para explicar la ausencia de un impacto de las truchas sobre productores primarios y secundarios a escala de cuenca. Desde esta perspectiva nuestro estudio sugiere que si bien las truchas pueden tener efectos directos sobre el comportamiento (e.g. deriva) y la sobrevivencia (e.g. depredación) de los invertebrados acuáticos a escala local, estos efectos pueden ser enmascarados a nivel de cuenca por la influencia de otras variables ambientales.

Nuestra conclusión acerca de la ausencia de un impacto de las truchas a escala de cuenca está necesariamente oscurecida por el hecho de que carecemos de información sobre la historia de introducción y establecimiento de las truchas en los diferentes sitios de nuestra área de estudio, y se contrapone a los claros efectos que nuestro experimento mostró a escala local. Por lo tanto, no podemos descartar la posibilidad de que un posible impacto de las truchas a escala de cuenca esté enmascarado en la variabilidad ambiental y en diferencias en el tiempo de establecimiento de las truchas en diferentes localidades. Desde esta perspectiva, futuros

estudios deberían tratar de controlar la historia de introducción de las truchas, para poder evaluar más objetivamente sus posibles impactos a escala de cuenca. Más aun, utilizando la variabilidad ambiental que caracteriza a este tipo de cuencas alto-andinas, nuevas líneas de investigación podrían tratar de establecer que condiciones ambientales son las que potencialmente podrían extender el impacto de las truchas desde la escala local, hacia la escala de cuenca.

## **Agradecimientos**

Nuestro más sincero agradecimiento al Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco de Quito, por darnos todo el apoyo logístico y humano en la ejecución de esta investigación. Agradecemos la asistencia en el campo y/o laboratorio a la Lcda. Jenny Cocha, Braulio Capagña, Lcda. Fernanda Gonzales, Maribel Capagña, Lcdo. Robert Lamb, Lcdo. Fernando Quizpe, Ing. Raquel Noboa, Lcda. Cristina Ibarra, sin su ayuda no se podría a ver desarrollado esta investigación. Este estudio fue financiado con fondos otorgados por el AECID (Código D/016307/08) al Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco de Quito (LEA-USFQ) en el proyecto “Funcionamiento y Calidad Ecológica de los Ríos Alto-Andinos” que dirigen la Dra. Andrea Encalada, profesora e investigadora de la Universidad San Francisco de Quito y el Dr. Narcís Prat, Catedrático de la Universidad de Barcelona.

## Referencias

- Acosta, R., Ríos, B., Rieradevall, M. & Prat, N. (2009) Propuesta de un protocolo de evaluación de la calidad ecológica de ríos andinos (CERA) y su aplicación a dos cuencas en Ecuador y Perú. *Limnetica*, **28**, 35-64.
- Adams, S.B., Frissell, C.A. & Rieman, B.E. (2001) Geography of Invasion in Mountain Streams: Consequences of Headwater Lake Fish Introductions. *Ecosystems*, **4**, 296-307.
- Allan, D. (1982) The effects of reduction in Trout Density on the Invertebrate Community of a Mountain Stream. *Ecology*, **63**, 1444-1455.
- Allan, D. (2004) Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **35**, 257-284.
- Alvarez, M. & Peckarsky, B.L. (2005) How do grazers affect periphyton heterogeneity in streams? *Oecologia*, **142**, 576-587.
- Baxter, C.V., Fausch, K.D., Murakami, M. & Chapman, P.L. (2004) Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, **85**, 2656-2663.
- Baxter, C.V., Fausch, K.D., Murakami, M. & Chapman, P.L. (2007) Invading Rainbow Trout Usurp a Terrestrial Prey Subsidy from Native Charr and Reduce Their Growth and Abundance. *Oecologia*, **153**, 461-470.
- Bell, T., Neill, W.E. & Schluter, D. (2003) The Effect of Temporal Scale on the Outcome of Trophic Cascade Experiments. *Oecologia*, **134**, 578-586.
- Blanchet, S., Loot, G. & Dodson, J. (2008) Competition, predation and flow rate as mediators of direct and indirect effects in a stream food chain. *Oecologia*, **157**, 93-104.
- Budy, P., Thiede, G., McHugh, P., Hansen, E. & Wood, J. (2008) Exploring the relative influence of biotic interactions and environmental conditions on the abundance and distribution of exotic brown trout (*Salmo trutta*) in a high mountain stream. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 554-566.

- Buria, L., Albarino, R., Villanueva, V.D., Modenutti, B. & Balseiro, E. (2007) Impact of exotic rainbow trout on the benthic macro invertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Fundamental and Applied Limnology*, **168**, 145-154.
- Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. & Hofstede, R. (2006) Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, **79**, 53-72.
- Carrier, P., Rosenfeld, J.S. & Johnson, R.M. (2009) Dual-gear approach for calibrating electric fishing capture efficiency and abundance estimates. *Fisheries Management and Ecology*, **16**, 139-146.
- Caudill, C.C. & Peckarsky, B.L. (2003) Lack of appropriate behavioral or developmental responses by mayfly larvae to trout predators. *Ecology*, **84**, 2133-2144.
- Clark, K.R. & Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6. User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth
- Correa, C. & Gross, M.R. (2008) Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions*, **10**, 615-639.
- Crawford, S. & Muir, A. (2008) Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **18**, 313-344.
- Crisp, D.T. (1993) Population-Densities of Juvenile Trout (*Salmo trutta*) in 5 Upland Streams and Their Effects Upon Growth, Survival and Dispersal. *Journal of Applied Ecology*, **30**, 759-771.
- Dahl, J. (1998) The impact of vertebrate and invertebrate predators on a stream benthic community. *Oecologia*, **117**, 217-226.
- Davison, R., Breese, W., Warren, C. & Doudoroff, P. (1959) Experiments on the dissolved oxygen requirements of cold-water fishes. *Sewage and Industrial Wastes*, **31**, 950-966.
- Deiner, K., Garza, J., Coey, R. & Girman, D. (2007) Population structure and genetic diversity of trout (*Oncorhynchus mykiss*) above and below natural and man-made barriers in the Russian River, California. *Conservation Genetics*, **8**, 437-454.

- Domínguez, E. (2009) Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología, 1a edn. Domínguez, E. y Fernández, H., Tucumán.
- Donato, J.C., Morales, S.J. & Castro, M.I. (2009) Effects of eutrophication on the interaction between algae and grazers in an Andean stream. *Global Change and River Ecosystems. Hydrobiologia*, **657**, 159-166.
- Douglas, P.L., Forrester, G.E. & Cooper, S.D. (1994) Effects of Trout on the Diel Periodicity of Drifting in Baetid Mayflies. *Oecologia*, **98**, 48-56.
- Dunham, J.B., Adams, S.B., Schroeter, R.E. & Novinger, D.C. (2002) Alien invasions in aquatic ecosystems: Toward an understanding of brook trout invasions and potential impacts on inland cutthroat trout in western North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **12**, 373-391.
- Encalada, A.C. & Peckarsly, B.L. (2007) A comparative study of the costs of alternative mayfly oviposition behaviors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1437-1448
- Fausch, K.D. (2007) Introduction, establishment and effects of non-native salmonids: considering the risk of rainbow trout invasion in the United Kingdom. *Journal of Fish Biology*, **71**, 1-32.
- Flecker, A.S. (1992) Fish Predation and the Evolution of Invertebrate Drift Periodicity - Evidence from Neotropical Streams. *Ecology*, **73**, 438-448.
- Flecker, A.S. & Feifarek, B.P. (1994) Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, **31**, 131-142.
- Flecker, A.S. & Townsend, C.R. (1994) Community-Wide Consequences of Trout Introduction in New-Zealand Streams. *Ecological Applications*, **4**, 798-807.
- Giroux, F., Ovidio, M., Philippart, J.C. & Baras, E. (2000) Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout in a small stream. *Journal of Fish Biology*, **56**, 1248-1257.
- Hargrave, C.W. (2009) Effects of fish species richness and assemblage composition on stream ecosystem function. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 24-32.

- Hay, C., Franti, T., Marx, D., Peters, E. & Hesse, L. (2008) Macroinvertebrate drift density in relation to abiotic factors in the Missouri River. *Hydrobiologia*, **598**, 175-189.
- Heggenes, J., Baglinière, J.L. & Cunjak, R.A. (1999) Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, **8**, 1-21.
- Inoue, M., Miyata, H., Tange, Y. & Taniguchi, Y. (2009) Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion in Hokkaido streams, northern Japan, in relation to flow variability and biotic interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **66**, 1423-1434.
- Johansen, M., Elliott, J. & Klemetsen, A. (2005) Relationships between juvenile salmon, *Salmo salar* L., and invertebrate densities in the River Tana, Norway. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 331-343.
- Johnson, P.T.J., Olden, J.D., Solomon, C.T. & Zanden, M.J.v. (2009) Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia*, **159**, 161-170.
- Leprieur, F., Hickey, M.A., Arbuckle, C.J., Closs, G.P., Brosse, S. & Townsend, C.R. (2006) Hydrological disturbance benefits a native fish at the expense of an exotic fish. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 930-939.
- Li, H. & Li, J. (2006). Role of Fish Assemblages in Streams Communities. In *Methods in Stream Ecology* (eds F. Hauer & G. Lamberti), pp. 489-533. Elsevier, Amsterdam.
- López, H. & Bonilla, A. (2007). Introduction of exotic species and transplation of native species across river basins in Venezuela. In *Ecological and genetic implications of aquaculture activities* (ed T. Bert), Vol. Chapter 5, pp. 279-289. Kluwer Academic Pub.
- McIntosh, A. & Peckarsky, B. (1999) Criteria determining behavioural responses to multiple predators by a stream mayfly. *Oikos*, **85**, 554-564.
- McIntosh, A., Peckarsky, B. & Taylor, B. (2002) The influence of predatory fish on mayfly drift: extrapolating from experiments to nature. *Freshwater Biology*, **47**, 1497-1513.
- McIntosh, A.R. & Townsend, C.R. (1995) Impacts of an introduced predatory fish on mayfly grazing in New Zealand streams. *Limnology and Oceanography*, **40**, 1508-1512.

- McKinney, T. & Speas, D. (2001) Observations of size-related asymmetries in diet and energy intake of rainbow trout in a regulated river. *Environmental Biology of Fishes*, **61**, 435-444.
- Merritt, R. & Cummins, K. (1996) An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall Hunt.
- Meschkat, A. (1975) Informe al gobierno del Ecuador sobre pesca continental y piscicultura. FAO. 55
- Metcalf, C., Pezold, F., & Crump, B.G. (1997) Food habits of introduced rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the upper Little Missouri River drainage of Arkansas. *Southwestern Naturalist*, **42**, 148-154.
- Minitab-Inc. (1998) Minitab For Windows.
- Molineri, C. (2008) Impact of rainbow trout on aquatic invertebrate communities in subtropical mountain streams of northwest Argentina. *Ecología Austral*, **18**, 101-117.
- Nyström, P. & McIntosh, A.R. (2003) Are Impacts of an Exotic Predator on a Stream Food Web Influenced by Disturbance History? *Oecologia*, **136**, 279-288.
- Ostroumov, S. (2008) On the concepts of biochemical ecology and hydrobiology: Ecological chemomediators. *Contemporary Problems of Ecology*, **1**, 238-244.
- Peckarsky, B., McIntosh, A., Taylor, B. & Dahl, J. (2002) Predator chemicals induce changes in mayfly life history traits: a whole-stream manipulation. *Ecological Society of America*, **83**, 612-618.
- Pefaur, J. & Sierra, N. (1998) Distribución y densidad de la trucha *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae) en los Andes venezolanos. *Rev. Biol. Trop.*, **46**, 775-782.
- Primer-E, L. (2006) Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research (PRIMER).
- Quinn G. & Keough, M. (2002) Experimental Design and Data Analysis for Biologists. First edition. Cambridge University Press, New York. 537

- Rodríguez, F., Murillo, I., Mejía, L., Narváez, N., D'ía, G. & Lasso, R. (2009). Plan de Manejo del Sector de Paluguillo. Programa de Saneamiento Ambiental PSA., Fundación Antisana, Quito.
- Sanchez, J. (2005) Introducción a la estadística no paramétrica y al análisis multivariado, Quito.
- Segnini, S. & Bastardo, H. (1995) Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en un Rio Andino neotropical. *Biotropica*, **27**, 495-508.
- Smith, R.R., Kincaid, H.L., Regenstein, J.M. & Rumsey, G.L. (1988) Growth, carcass composition, and taste of rainbow trout of different strains fed diets containing primarily plant or animal protein. *Aquaculture*, **70**, 309-321.
- SPSS\_Inc (2007) SPSS Inc. Software products, Chicago.
- StatView SAS (1998) StatView for Windows SAS Institute Inc.
- Steinman, A., Lamberti, G. & Leavitt, P. (2006). Biomass and Pigments of Benthic Algae. In *Methods in Stream Ecology* (eds F. Hauer & G. Lamberti), pp. 257-379. Elsevier, Amsterdam.
- Tomanova, S., Goitia, E. & Helešić, J. (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264.
- Turcotte, P. & Harper, P. P. (1982) Drift patterns in a high Andean stream. *Hydrobiologia*, **89**, 141-151.
- Vargas, P., Arismendi, I., Lara, G., Millar, J. & Peredo, S. (2010) Evidencia de solapamiento de micro-hábitat entre juveniles del salmón introducido *Oncorhynchus tshawytscha* y el pez nativo *Trichomycterus areolatus* en el río Allipén, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, **45**, 285-292
- Vitousek, P., D'Antonio, C., Loope, L., Rejmanek, M. & Westbrooks, R. (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 1-16.

- Winckler-Sosinski, L., Silveira, T., Schulz, U. & Schwarzbald, A. (2008) Interactions between benthic macroinvertebrates and fishes in a low order stream in Campos de Cima da Serra, RS, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 695-701.
- Winkelmann, C., Petzoldt, T., Koop, J., Matthaei, C. & Benndorf, J. (2008) Benthivorous fish reduce stream invertebrate drift in a large-scale field experiment. *Aquatic Ecology*, **42**, 483-493.
- Woolnough, D.A., Downing, J.A. & Newton, T.J. (2009) Fish movement and habitat use depend on water body size and shape. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 83-91.
- Young, M. & Schmetterling, D. (2004) Electrofishing and salmonid movement: reciprocal effects in two small montane streams. *Journal of Fish Biology*, **64**, 750-761.

## Leyendas de Figuras

**Figura 1.** Mapa de distribución y densidad de la trucha (*Oncorhynchus mykiss*) en tres microcuencas de la subcuenca del río Guayllabamba, Pichincha, Ecuador. El tamaño del círculo representa la densidad de la trucha (ver leyenda en el gráfico), mientras que los asteriscos indican lechos de ríos que no tuvieron agua durante el período del estudio.

**Figura 2.** Diagrama del esquema experimental utilizado para probar el efecto de la introducción de la trucha (*Oncorhynchus mykiss*) sobre la deriva de macroinvertebrados en el río Saltana, Guayllabamba, Pichincha, Ecuador.

**Figura 3.** Análisis de los componentes principales (PCA) utilizado para evaluar la influencia de diferentes variables ambientales (e.g. QBR, altitud, O<sub>2</sub> disuelto (ver en métodos)), en la presencia y ausencia de la trucha (*Oncorhynchus mykiss*) en ríos altoandinos de tres microcuencas del río Guayllabamba, Pichincha, Ecuador.

**Figura 4.** Resultados de un experimento de campo para evaluar el efecto de la presencia (rayas) o ausencia (sin rayas) de la trucha (*Oncorhynchus mykiss*) en la cadena trófica en el río Saltana, Pichincha, Ecuador. a. Densidad de deriva ( $\bar{x}$  No. m<sup>-3</sup> ± EE) (blanco = durante el día, negro = durante la noche), b. Densidades del bentos ( $\bar{x}$  No.m<sup>-2</sup> ± EE) y c. biomasa de algas expresada en clorofila *a* ( $\bar{x}$  µg.cm<sup>-2</sup> ± EE). Las letras denotan diferencias estadísticamente significativas.

**Figura 5.** Resultados de un experimento de campo para evaluar el efecto de la presencia (rayas) o ausencia (sin rayas) de la trucha (*Oncorhynchus mykiss*), en las densidades de

macroinvertebrados en la deriva ( $\bar{x}$  No. m<sup>-3</sup> ± EE), (blanco = durante el día, negro = durante la noche) y en las densidades de macroinvertebrados del bentos de las taxa más representativos en el río Saltana, Pichincha, Ecuador (valores estadísticos en Apéndice 3 y 5).

FIGURAS

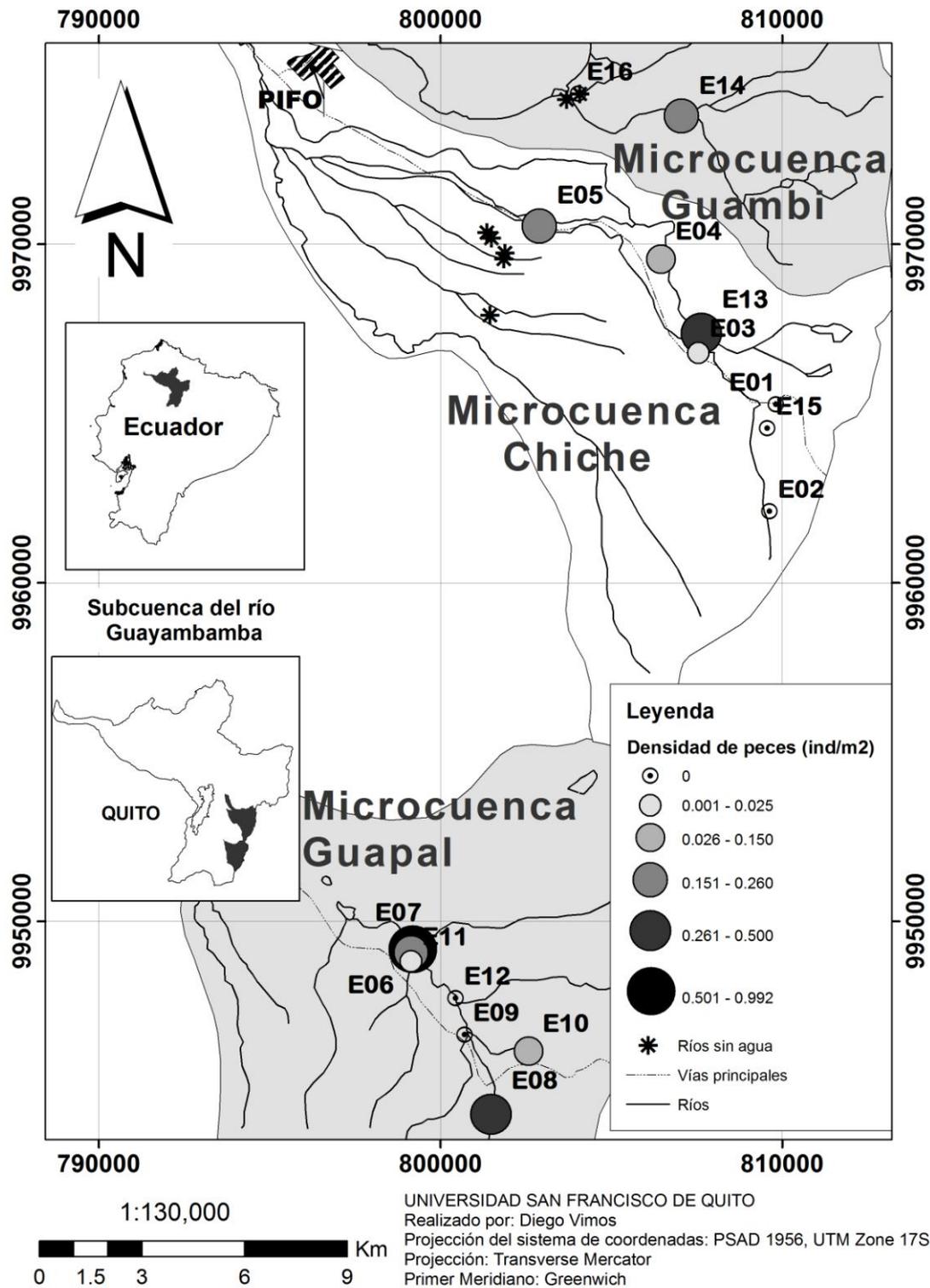


Figura 1

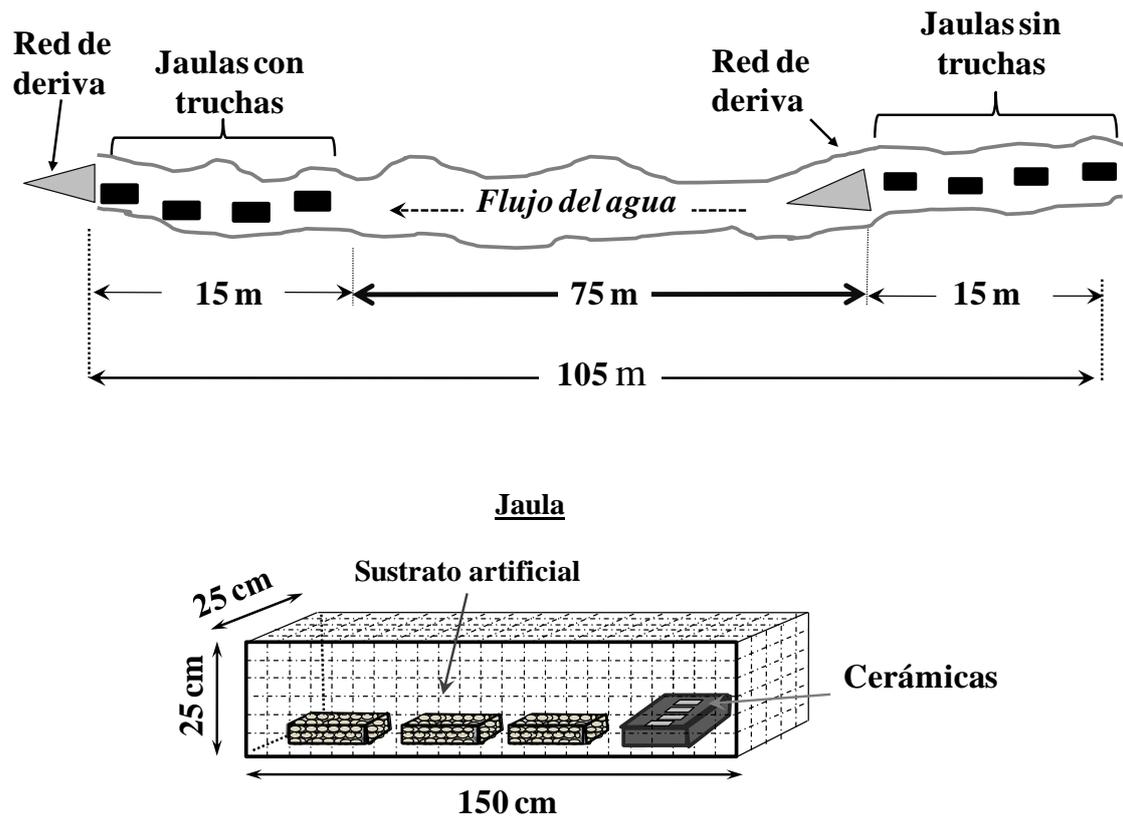


Figure 2.

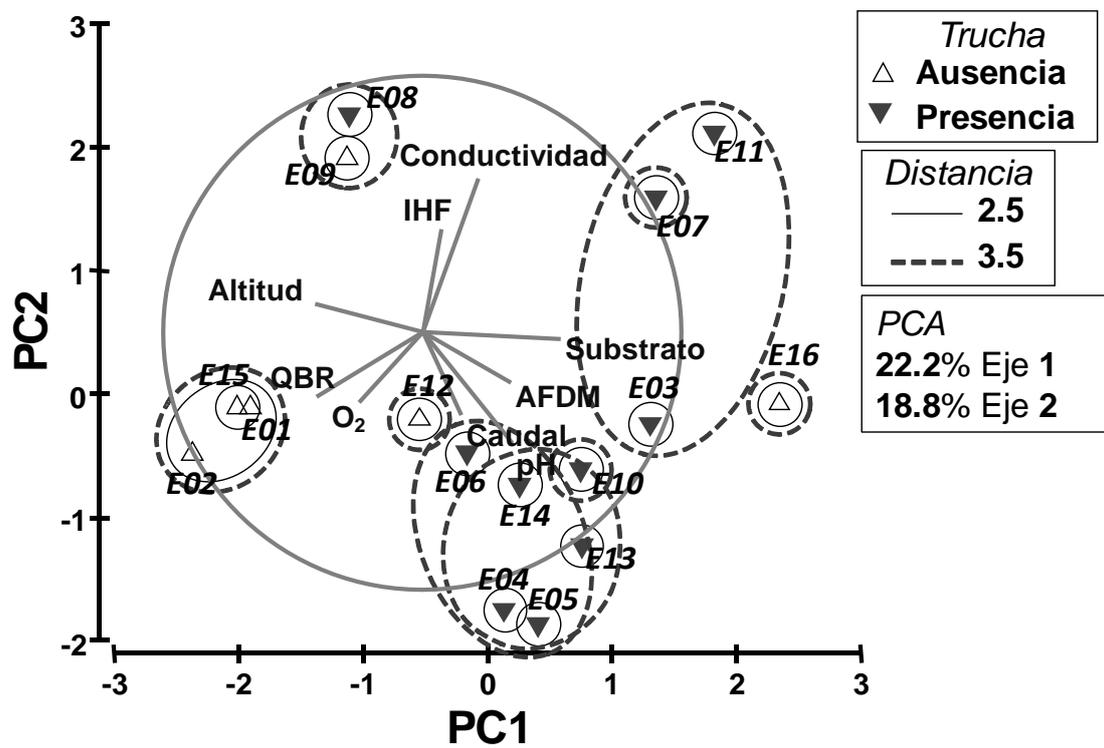


Figura 3.

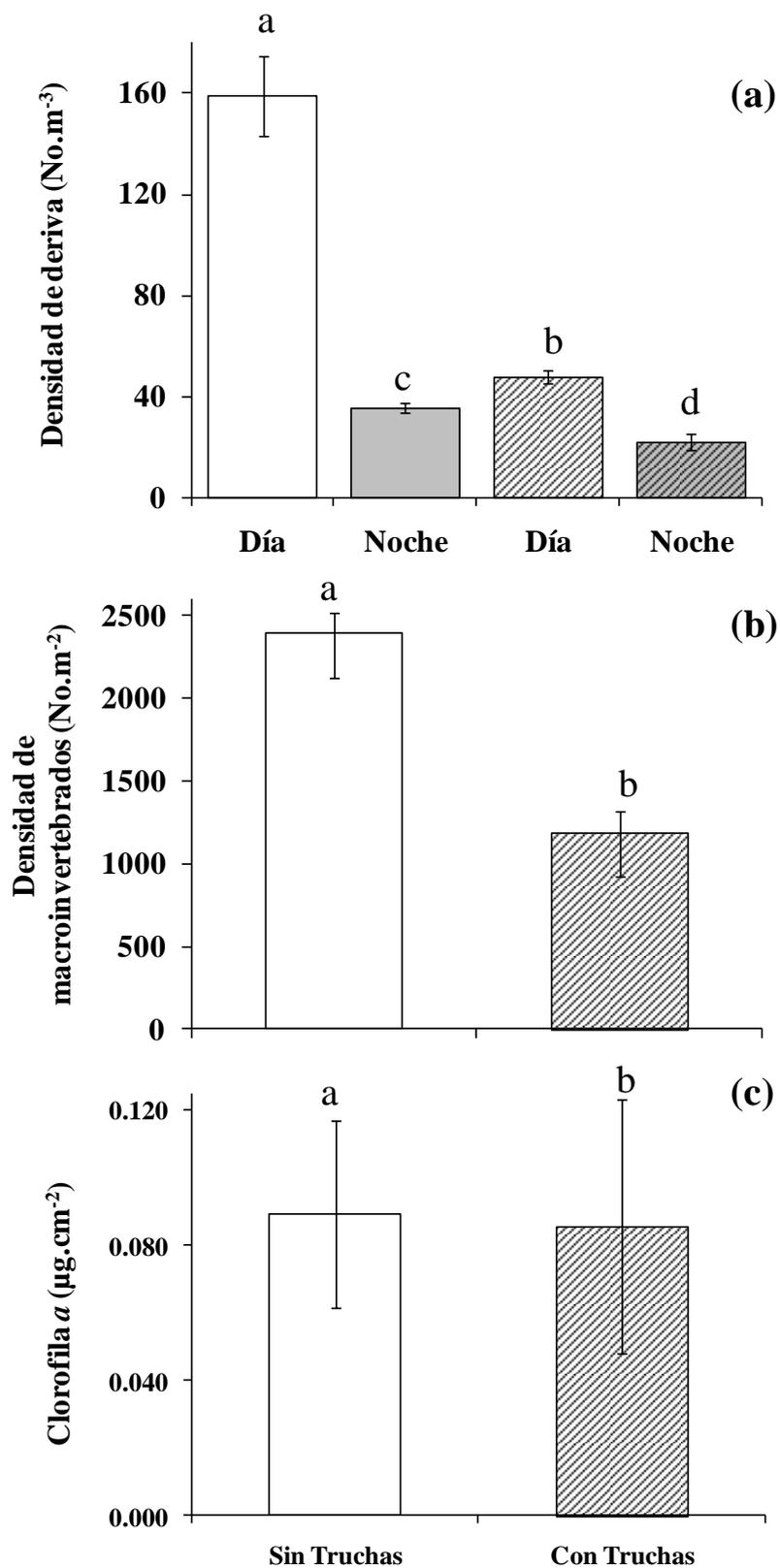


Figura 4.

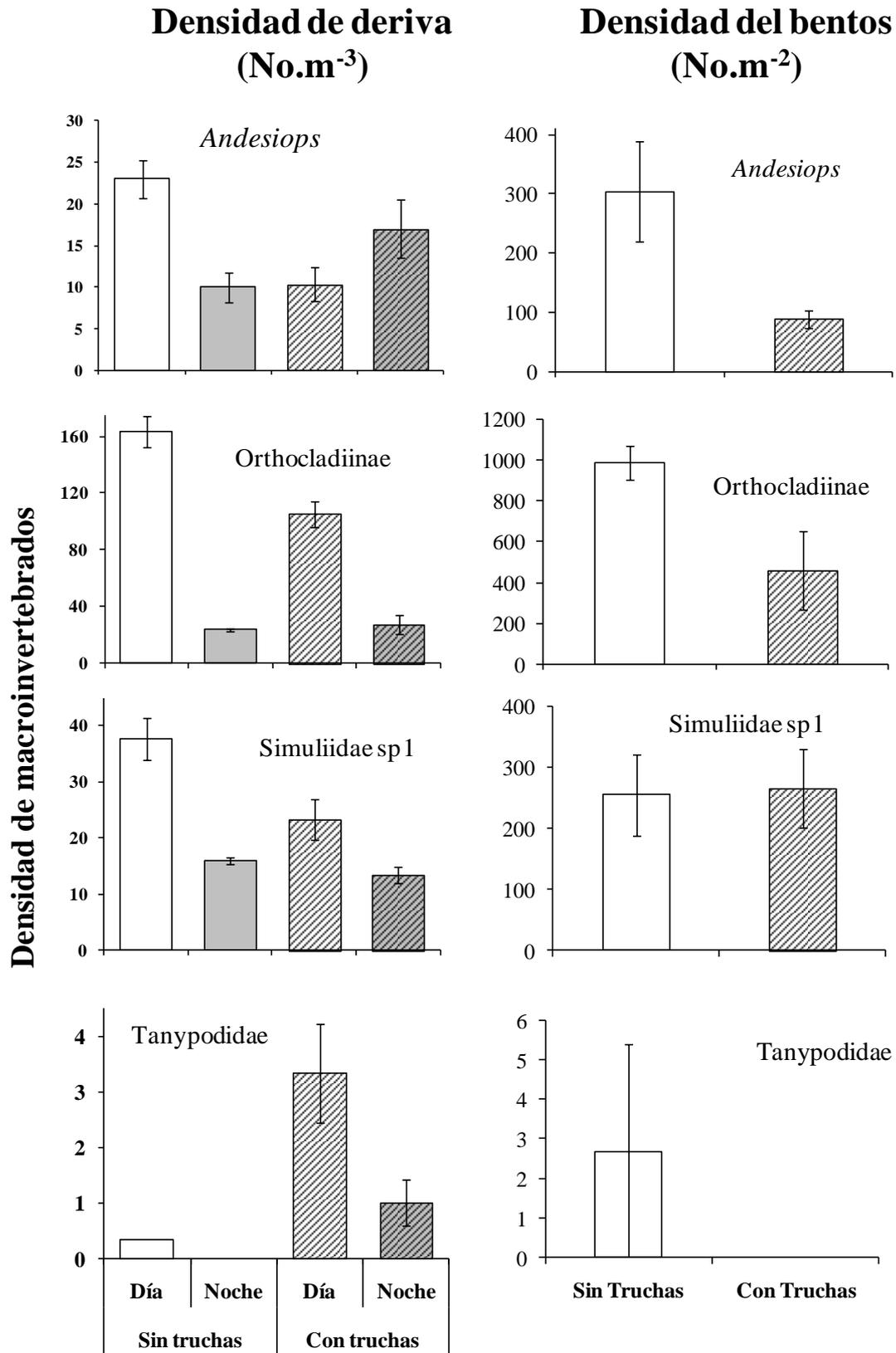


Figura 5.

## TABLAS

**Tabla 1.** Matriz de correlación de Pearson (R) de la densidad y biomasa de truchas con las variables del ecosistema encontrados en las estaciones ubicadas de la cuenca del Guayllabamba, Pichincha, Ecuador. \* son significativas  $P < 0.05$ , \*\* altamente significativas  $P < 0.01$ .

	Densidad de truchas, R Pearson	Pvalue (< 0.05)	Biomasa de truchas, R Pearson	Pvalue (<0.05)
ABI	0.445	0.084	0.257	0.336
AFDM	-0.430	0.096	0.087	0.749
Altitud (m s.n.m.)	-0.418	0.107	-0.125	0.643
Caudal(L/s)	0.454	0.077	0.255	0.341
Clorofila <i>a</i>	-0.646	0.007**	-0.226	0.401
Conductividad ( $\mu$ S)	-0.029	0.915	0.068	0.803
Fisher $\alpha$ (bentos)	0.111	0.567	-0.248	0.454
IHF	0.246	0.358	-0.095	0.727
O <sub>2</sub> (%)	0.015	0.957	-0.532	0.034*
pH	0.250	0.351	0.620	0.010*
QBR	0.172	0.524	0.248	0.355
Fisher $\alpha$ (sustrato)	0.090	0.739	0.115	0.671
Temperatura del agua (°C)	0.167	0.536	0.304	0.252

**Tabla 2.** Abundancia de los principales grupos bentónicos ingeridos por la trucha de los ríos de la cuenca del Guayllabamba, Pichincha, Ecuador.

Taxón	Porcentaje (%)
Oligochaeta	22.91
Orthocladiinae	15.94
<i>Hyalella</i>	10.88
Scirtidae	6.51
<i>Andesiops</i>	5.04
Simuliidae sp1	4.04
Podominae	3.47
<i>Atopsyche</i>	2.34
<i>Nectopsyche</i>	1.83
<i>Neoplasta</i>	1.49
<i>Tanypodidae</i>	1.47
<i>Anomalocosmoecus</i>	1.45
Limonidae	1.45
<i>Contulma</i>	1.40
Simuliidae sp2	1.14
Hydracarina	1.09
Gordioidea	1.08
Otros < 1%	16.45

**Tabla 3.** Estadísticas descriptivas de los principales grupos con propensión a ser depredados por la trucha hallados en los ríos de la cuenca del Guayllabamba, Pichincha, Ecuador.

Taxa	Media (ind.m <sup>-2</sup> )	Error estándar
Scirtidae	7.38	5.29
<i>Hyaella</i>	4.71	3.54
<i>Hydroptila</i>	4.50	4.50
Oligochaeta	4.32	3.09
<i>Nectopsyche</i>	2.29	2.29
<i>Podominae</i>	1.70	1.17
Simuliidae sp1	1.47	0.39
<i>Tipula</i>	1.33	-
<i>Neoplasta</i>	1.22	0.60
<i>Chironominae</i>	1.17	0.65
Simuliidae sp2	1.13	0.74
Otras especies (< 1)	12.20	0.05

**Tabla 4.** Resumen de los valores obtenidos del Modelo Lineal General Univariante de la biomasa de algas y la densidad de macroinvertebrados bentónicos obtenidos en el experimento del río Saltana, cuenca del Gualyabamba, Pichincha, Ecuador.

	gl	SC	F	Pvalue
Biomasa de algas				
BLOQUES	3	0.06	-1.37	N.F.
TRATAMIENTO	1	1.91	-132.17	N.F.
ERROR E	3	0.40		
ERROR M	16	-0.23		
TOTAL	31	0.22		
Densidad de macroinvertebrados bentónicos				
BLOQUES	3	0.73	0.49	N.F.
TRATAMIENTO	1	7688.83	15390.88	**
ERROR E	3			
ERROR M	12			
TOTAL	23	11.32		

N.F. = No significativos

\* = significativos

\*\* = altamente significativos

**Tabla 5.** Anova de dos vías de los grupos funcionales de alimentación de las densidades de macroinvertebrados de la deriva y sus porcentajes de abundancia respecto del total obtenidos del experimento sobre el río Saltana en presencia y ausencia de trucha, cuenca del Guayabamba, Pichincha, Ecuador. (G. L. = 8).

Variable	Abundancias relativas (%)				Tratamiento		Hora		Interacción	
	Sin truchas		Con truchas		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
	Día	Noche	Día	Noche						
Triturador/desmenuzador	1.65	2.91	0.46	0.45	4.41	0.069	0.49	0.504	0.02	0.892
Ramoneador/raspador		2.18	0.65	2.27	1.04	0.337	1.04	0.337	1.04	0.337
Filtrador	14.15	27.43	14.21	18.18	12.53	0.008**	49.54	0.000**	2.27	0.171
Colector	71.81	66.50	78.32	70.45	2.20	0.176	188.93	0.000**	14.92	0.005**
Depredador	1.17	0.73	1.94	1.82	0.08	0.782	2.04	0.191	0.33	0.583
Parásito		0.24	0.18	1.36	3.20	0.111	0.80	0.397	0.00	1.000
Perforador	11.22		4.24	5.45	0.00	0.982	3.76	0.088	0.85	0.384

\* Significativo

\*\*Altamente significativo

**Tabla 6.** Análisis de varianza (ANOVA) de bloques a partir de un *Modelo Lineal General Univariante* de las densidades de macroinvertebrados del bentos de acuerdo al grupo funcional alimenticio y porcentajes de abundancia relativa obtenidos del experimento sobre el río Saltana en presencia y ausencia de trucha, cuenca del Guayabamba, Pichincha, Ecuador. ( $GL_E = 3$ ;  $GL_M = 12$ ).

Variable	Abundancia relativa (%)		F	P	Dirección
	Sin truchas	Con Truchas			
Triturador/desmenuzador	1.79	2.99	148.92	0.001**	<
Ramonedor/raspador	36.63	30.90	287.35	0.000**	<
Filtrador <sub>(a)</sub>	3.13	2.98	256.05	0.001**	<
Colector	56.95	61.47	584.39	0.000**	<
Depredador	1.05	0.66	51.70	0.006**	<
Perforador	0.45	1.00	21,21	0.019**	>

\* Significativo

\*\*Altamente significativo

(a) Este grupo no cumple la normalidad.

## APÉNDICES

**Apéndice 1.** Análisis de componentes principales (PCA) de las variables ambientales de los ríos de la cuenca del Guayllabamba, Pichincha, Ecuador. a) Porcentaje de variación acumulado de cada uno de los ejes y b) contribución de cada una de las variables por cada eje del Análisis de los Componentes Principales

a)

<b>Ejes</b>	<b>Peso de cada variable</b>	<b>Variación (%)</b>	<b>Variación acumulada (%)</b>
1	2	22.2	22.2
2	1.69	18.8	40.9
3	1.58	17.6	58.5
4	1.14	12.6	71.1
5	0.891	9.9	81.0

b)

<b>Eje</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>Variables del ecosistema</b>					
Altitud (m s.n.m.)	0.415	-0.112	0.301	0.436	0.075
pH	-0.347	0.433	-0.163	0.469	-0.334
Conductividad (uS.cm <sup>-1</sup> )	-0.215	-0.597	-0.161	0.081	-0.308
O <sub>2</sub> (%)	0.245	0.274	-0.110	-0.447	-0.584
Caudal (l.s <sup>-1</sup> )	-0.153	0.323	-0.505	-0.260	0.407
IHF	-0.073	-0.403	-0.484	0.012	-0.281
QBR	0.412	0.250	-0.349	0.469	-0.184
Sustrato	-0.535	0.028	-0.013	0.294	0.155
AFDM (gr)	-0.342	0.195	0.483	-0.099	-0.380

**Apéndice 2.** Porcentaje de desigualdad, desigualdad promedio y contribución de las especies de macroinvertebrados en presencia y ausencia de las truchas (Análisis SIMPER). Promedio de desigualdad global 46.98%. Ríos de la cuenca del Guayllabamba, Pichincha, Ecuador.

<b>Especies</b>	<b>Promedio de desigualdad</b>	<b>Contribución (%)</b>	<b>Acumulado(%)</b>
Limonidae	1.73	3.67	3.67
Oligochaeta	1.69	3.60	7.27
<i>Heterelmis</i>	1.58	3.37	10.64
<i>Tanypodidae</i>	1.53	3.25	13.89
<i>Anomalocosmoecus</i>	1.48	3.16	17.05
<i>Atopsyche</i>	1.40	2.98	20.03
Simuliidae sp1	1.39	2.97	23.00
Cerapotogonidae sp1	1.37	2.91	25.90
<i>Mortionella</i>	1.34	2.86	28.77
Podominae	1.33	2.83	31.60
<i>Hyalella</i>	1.33	2.83	34.42
Hydracarina	1.31	2.79	37.22
Gordioidea	1.27	2.70	39.92
<i>Austrolimnius</i>	1.27	2.70	42.62
<i>Contulma</i>	1.26	2.68	45.30
<i>Neoplasta</i>	1.24	2.63	47.94
<i>Nectopsyche</i>	1.22	2.59	50.53
<i>Paltostoma</i>	1.19	2.54	53.07
Scirtidae	1.15	2.46	55.52
<i>Austrelmis</i>	1.13	2.41	57.93
<i>Clognia</i>	1.08	2.30	60.23
Sphaeriidae	1.00	2.12	62.35
<i>Cailloma</i>	0.92	1.95	64.30
Collembola	0.87	1.85	66.15
<i>Andesiops</i>	0.85	1.82	67.97
<i>Andiperla</i>	0.84	1.79	69.76
<i>Clinocera</i>	0.83	1.77	71.52
Diamesinae	0.80	1.71	73.24
<i>Huleechius</i>	0.76	1.62	74.86
Tanytarsinii	0.75	1.60	76.46
Orthocladiinae	0.75	1.59	78.05
<i>Ochrotrichia</i>	0.69	1.47	79.52
<i>Ecuaphlebia</i>	0.65	1.38	80.90
Simuliidae_sp2	0.62	1.32	82.22
Chironominae	0.60	1.27	83.49
<i>Anacroneuria</i>	0.59	1.25	84.74
<i>Farrodes</i>	0.55	1.17	85.92
<i>Dugesia</i>	0.55	1.17	87.09
<i>Hexanchorus</i>	0.50	1.07	88.15
Cerapotogonidae_sp2	0.48	1.01	89.17
<i>Neelmis</i>	0.47	1.00	90.17

**Apéndice 3.** Probabilidad de presencia de las taxa de acuerdo a densidad de truchas de los ríos de la cuenca del Guayllabamba, Pichincha, Ecuador.

<b>Especie</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>P</b>	<b>Especie</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>P</b>
<i>Anacroneuria</i>	4.062	0.398	<i>Heterelmis</i>	3.308	0.508
<i>Andiperla</i>	9.088	0.059	<i>Hexanchorus</i>	3.359	0.5
<i>Anomalocosmoecus</i>	4.792	0.309	<i>Huleechus</i>	3.811	0.432
<i>Atopsyche</i>	2.202	0.699	<i>Hyaella</i>	3.259	0.516
<i>Austrelmis</i>	3.913	0.418	<i>Hydracarina</i>	6.063	0.195
<i>Austrolimnus</i>	4.501	0.342	<i>Hydroptila</i>	12.086	0.017*
<i>Baetodes</i>	7.46	0.113	<i>Limnophora</i>	3.602	0.463
<i>Cailloma</i>	3.544	0.471	<i>Mortionella</i>	4.108	0.392
<i>Camelobaetidius</i>	6.31	0.177	<i>Nectopsyche</i>	3.084	0.544
Cerapotogonidae sp1	3.966	0.411	<i>Neelmis</i>	1.367	0.85
Cerapotogonidae sp2	3.992	0.407	<i>Ochrotrichia</i>	6.16	0.188
Chironominae	4.33	0.363	Ostracoda	5.801	0.215
<i>Claudioperla</i>	6.833	0.145	<i>Paltostoma</i>	2.798	0.592
<i>Clinocera</i>	0.414	0.976	Podominae	0.474	0.976
<i>Clognia</i>	7.177	0.127	Scirtidae	4.521	0.34
Collembola	3.449	0.486	Simuliidae sp1	0.118	0.998
<i>Contulma</i>	5.865	0.209	Simuliidae sp2	6.932	0.14
Diamesinae	5.271	0.261	Sphaeriidae	5.473	0.242
Gordioidea	2.737	0.603	Tanypodidae	5.547	0.236
<i>Helicopsyche</i>	4.337	0.362	Tanytarsinii	2.75	0.601

\* Significativo

\*\* Altamente significativo

**Apéndice 4.** Anova de dos vías de las densidades de macroinvertebrados en la deriva sobre el río Saltana en presencia y ausencia de trucha, cuenca del Guayabamba, Pichincha, Ecuador. (G.L = 8)

Variable	Tratamiento		Hora		Interacción	
	F	P	F	P	F	P
Deriva	74.84	0.007**	136.41	0.000**	13.15	0.007**
Riqueza	0.38	0.554	4.67	0.063	0.86	0.382
Diversidad de Fisher	0.81	0.395	4.41	0.069	2.43	0.158
<i>Andesiops</i>	1.30	0.288	1.62	0.239	15.61	0.004**
<i>Andiperla</i>	2.00	0.195	0.00	1.000	0.00	1.000
<i>Anomalocosmoecus</i>	1.00	0.347	1.00	0.347	1.00	0.347
<i>Anticura</i>	1.90	0.205	0.10	0.763	0.10	0.763
<i>Atopsyche</i>	1.31	0.286	0.00	0.955	1.31	0.286
<i>Austrelmis</i>	0.56	0.477	0.56	0.477	0.04	0.850
<i>Cailloma</i>	1.44	0.265	4.98	0.056	4.98	0.056
Ceratopogonidae sp1	0.10	0.763	0.10	0.763	1.90	0.205
Ceratopogonidae sp3	0.27	0.615	0.27	0.615	1.73	0.225
Ceratopogonidae sp4	2.00	0.195	0.00	1.000	0.00	1.000
<i>Claudioperla</i>	0.86	0.381	4.39	0.069	0.86	0.381
<i>Clognia</i>	0.33	0.580	0.33	0.580	3.00	0.122
Collembola	0.00	1.000	1.33	0.282	1.33	0.282
Diamesinae	0.44	0.524	1.48	0.258	0.44	0.524
<i>Dugesia</i>	2.50	0.152	0.68	0.434	0.14	0.714
Dytiscidae sp2	1.00	0.347	1.00	0.347	1.00	0.347
Ephydriidae sp2	1.00	0.347	1.00	0.347	1.00	0.347
Ephydriidae sp3	0.00	1.000	2.00	0.195	0.00	1.000
Gordioidea	3.66	0.092	1.66	0.234	0.05	0.830
Hidracarina	0.00	0.982	3.76	0.088	0.85	0.384
<i>Hyaella</i>	2.61	0.145	0.01	0.922	1.83	0.213
Lampyridae sp1	2.00	0.195	0.00	1.000	0.00	1.000
Lampyridae sp2	1.00	0.347	1.00	0.347	1.00	0.347
<i>Limnophora</i>	0.06	0.810	0.06	0.810	0.06	0.810
Limonidae sp1	0.10	0.763	0.10	0.763	1.90	0.205
<i>Mortionella</i>	10.69	0.011	10.69	0.011	10.69	0.011
<i>Neoplasta</i>	0.19	0.677	5.11	0.054	0.19	0.677
<i>Ochrotrichia</i>	4.00	0.081	4.00	0.081	4.00	0.081
Orthocladiinae	1.61	0.241	119.13	0.000**	2.74	0.136
Podonominae	0.44	0.524	1.48	0.258	0.08	0.790
Scatophagidae sp1	1.00	0.347	1.00	0.347	1.00	0.347
Scirtidae sp1	1.90	0.205	0.10	0.763	0.10	0.763
Simuliidae sp1	10.33	0.012*	42.90	0.000**	2.09	0.186
Sphaeriidae	0.00	1.000	2.00	0.195	0.00	1.000
Tabanidae sp1	1.90	0.205	0.10	0.763	0.10	0.763
Tanypodidae	16.32	0.004**	5.71	0.044*	1.81	0.215
Tanytarsinii	0.40	0.547	2.03	0.192	0.40	0.547
<i>Tipula</i>	0.33	0.580	0.33	0.580	0.33	0.580

\* Significativo

\*\*Altamente significativo

NOTA: En la figura 5 se puede observar las direcciones de algunos grupos.

**Apéndice 5.** Análisis de varianza (ANOVA) de bloques a partir de un *Modelo Lineal General Univariante* de las densidades de macroinvertebrados del bentos sobre el río Saltana en presencia y ausencia de trucha, cuenca del Guayabamba, Pichincha, Ecuador. ( $G_{L_E} = 3$ ;  $GL_M = 12$ ).

<b>Variable</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>Dirección</b>
Diversidad de Fisher $\alpha$	1456.64	0.000	>
Riqueza	1987.46	0.000	<
<i>Andesiops</i>	871.72	0.000	<
<i>Anomalocosmoecus</i>	133.79	0.001	<
<i>Atopsyche</i>	572.09	0.000	>
<i>Claudioperla</i>	226.20	0.001	<
<i>Dugesia</i>	252.16	0.001	<
<i>Hyalella</i>	37.31	0.009	>
Hydracarina	24.69	0.016	>
<i>Mortionella</i>	130.46	0.001	<
<i>Neoplasta</i>	24.81	0.015	>
Oligochaeta	12.76	0.037	>
Orthocladiinae	572.09	0.000	<
Simuliidae sp1	3168.11	0.000	<