

## Descomposición de hojas y colonización de macroinvertebrados acuáticos en dos microcuencas tropicales (Manizales, Colombia)

## Leaf decomposition and colonization by aquatic macroinvertebrates in two tropical microcatchments (Manizales, Colombia)

Alejandra Gutiérrez-López<sup>1</sup>, Ana María Meza-Salazar<sup>2</sup> y Giovany Guevara<sup>3</sup><sup>1</sup>Universidad Rural y Agropecuaria de Colombia, UNISARC, Santa Rosa de Cabal, Risaralda, Colombia<sup>2</sup>Universidad de Caldas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Laboratorio de Colecciones Biológicas, Grupo de Investigación GEBIOME, Manizales, Caldas, Colombia<sup>3</sup>Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Ibagué, Tolima, Colombia

e-mail: gguevara@ut.edu.co; ggcolombia@gmail.com

**Recibido:** 15 de junio de 2015.**Aceptado:** 9 de febrero de 2016.Gutiérrez-López A., A. M. Meza-Salazar y G. Guevara. 2016. Descomposición de hojas y colonización de macroinvertebrados acuáticos en dos microcuencas tropicales (Manizales, Colombia). *Hidrobiológica* 26 (3): 347-357.

## RESUMEN

**Antecedentes.** El flujo de nutrientes en arroyos de bajo orden tanto en regiones templadas como tropicales, depende de las ramas y hojas procedentes de su vegetación ribereña. Este sustrato sufre descomposición física, química y biológica y puede ser colonizado por varios macroinvertebrados bentónicos. Sin embargo, el efecto de diferentes niveles de perturbación y degradación que operan sobre estos arroyos, como el de ganadería, continúan escasamente entendidos, esto es particularmente notable en áreas montañosas de Colombia. **Objetivos.** Evaluar las tasas de descomposición y la dinámica de colonización de macroinvertebrados bentónicos en hojas de *Eucalyptus* sp. y *Tibouchina lepidota*, en quebradas tropicales inmersas en matrices ganaderas. **Métodos.** Durante marzo a mayo de 2014, se realizó un experimento con muestras individualizadas y combinadas (1:1), de hojas de ambas especies, en bolsas de malla fina y gruesa, en dos quebradas contrastantes (Referencia [La Elvira]/ Perturbada por ganadería [Chuscales]) del Río Chinchiná (Manizales, Caldas, Colombia). **Resultados.** La pérdida de masa foliar ( $k$  días<sup>-1</sup>; promedio  $\pm$  EE) fue significativamente mayor en Chuscales que en La Elvira, en malla gruesa versus fina para *Eucalyptus* sp., seguida del tratamiento mixto y *T. lepidota*, con excepción del tratamiento con *Eucalyptus* sp., en La Elvira (malla fina,  $k = -0.0145 \pm 0.0026$ ; malla gruesa,  $k = -0.0143 \pm 0.0019$ ), y mixto, en Chuscales (fina,  $k = -0.0181 \pm 0.0053$ ; gruesa,  $k = -0.0153 \pm 0.0046$ ), los cuales registraron los valores más altos, comparativamente. La abundancia y densidad de macroinvertebrados cambió durante el periodo evaluado y fue generalmente mayor en la quebrada de Referencia, con los valores más altos registrados a los 30 días de muestreo (1129 individuos), mientras que, en la impactada, se registraron a los 45 días (958 individuos). Los quironómidos y recolectores fueron los más abundantes en ambas quebradas. **Conclusiones.** Los resultados mostraron que las diferencias en las tasas de descomposición entre las quebradas analizadas, no pueden atribuirse específicamente a cambios en la composición, estructura o densidad de macroinvertebrados y que el tamaño de las mallas, más que el efecto de la ganadería, puede influir sobre aquellos invertebrados que colonizan la materia orgánica; sin embargo, se requieren más estudios para comprobar estos resultados.

**Palabras clave:** Descomposición de hojarasca, ecosistemas tropicales, grupos funcionales alimentarios, invertebrados, vegetación ribereña.

## ABSTRACT

**Background.** Nutrient fluxes in low-order streams of both tropical and temperate regions depend on leaves and tree branches originated from their riparian forests. This substratum suffers physical, chemical and biological breakdown, and can be colonized by several benthic macroinvertebrates. However, the effect of different levels of disturbance and degradation operating on these forested streams such as livestock in cattle-dominated landscapes, remains poorly understood, this is particularly noticeable in many mountain areas of Colombia. **Goals.** To evaluate the breakdown rates and colonization dynamics of benthic macroinvertebrates on leaves of *Eucalyptus* sp. and *Tibouchina lepidota* in tropical streams immersed into livestock matrices. **Methods.** During March to May 2014, we conducted a field experiment using single and mixed (1:1) leaf treatments of both plant species into fine- and coarse-mesh litterbags, in two contrasting streams (reference [La Elvira]/ disturbed [Chuscales]) of the Chinchiná River in central Colombia (Manizales, Caldas). **Results.** Leaf mass losses were significantly higher in *Eucalyptus* sp., followed by the mixed (1:1) and *T. lepidota* treatment into coarse vs. fine mesh bags. However, the higher decomposition rates ( $k$  days<sup>-1</sup>, mean  $\pm$  SE) were registered at La Elvira for *Eucalyptus* sp. (fine mesh,  $k = -0.0145 \pm 0.0026$ ; coarse mesh,  $k = -0.0143 \pm 0.0019$ ) and, Chuscales for the mixed treatment (fine,  $k = -0.0181 \pm 0.0053$ ; coarse,  $k = -0.0153 \pm 0.0046$ ), comparatively. Contrary, macroinvertebrate abundance and density were generally higher in reference than in disturbed stream, and concomitantly to the diversity. However, these variables changed over the sampled period, with higher abundance values registered at 30 days (1129 individuals) and 45 days (958 individuals) in the reference and disturbed stream, respectively. Chironomids and the collectors' functional feeding group were the most abundant during all sampling. **Conclusions.** The results showed that breakdown rate differences between streams cannot be attributed specifically to changes in macroinvertebrate community composition, structure or density and that mesh size more than the livestock effect can influence macroinvertebrate communities colonizing in-stream organic matter; however, further studies are necessary to confirm these results.

**Key words:** Functional feeding group, invertebrates, leaf litter decomposition, riparian vegetation, tropical ecosystems.

## INTRODUCCIÓN

El cauce de los sistemas acuáticos que drenan las microcuencas boscosas, tanto de zonas templadas como tropicales, está compuesto de materia orgánica (*i.e.*, troncos, ramas, hojas) que se origina de la vegetación ribereña (Abelho, 2001; Guevara-Cardona *et al.*, 2006; Allan & Castillo, 2007). Este sustrato se descompone por la actividad física, química y biológica, donde los macroinvertebrados bentónicos juegan un papel importante durante la colonización y fragmentación (Graça, 2001; Callisto *et al.*, 2007; Janke & Trivinho-Strixino, 2007), procesos que contribuyen con la dinámica de nutrientes y energía en estos sistemas dulceacuícolas (Benstead, 1996; Guevara, 2010).

A nivel mundial, estos ecosistemas son afectados por diversas actividades antropogénicas, asociadas con la deforestación y las prácticas agrícolas y ganaderas que reducen la vegetación ribereña, modifican el aporte de hojarasca y alteran la estructura y función de los macroinvertebrados bentónicos (Vörösmarty *et al.*, 2010; Richardson *et al.*, 2012). Los sistemas lóticos colombianos, no son ajenos a esta generalidad; pues se ha observado que los bosques ribereños, vinculados con estos ecosistemas, son modificados para el fomento de actividades de importancia económica, como la ganadería, por ejemplo, una actividad común que se asocia directamente con las cuencas hidrográficas (Márquez, 2003; Rivera-Rondón *et al.*, 2009), y uno de los principales agentes de perturbación que afecta el recurso hídrico (Sadeghian *et al.*, 1999; Defensoría del Pueblo Colombia, 2010), debido a que, en la mayoría de los casos, las áreas de los sistemas productivos se extienden hasta el margen de las quebradas y demás ambientes acuáticos, comprometiendo su integridad física y biológica (Chará, 2003).

El reemplazo del bosque ribereño por praderas u otros usos de suelo tiene un efecto negativo sobre la estructura y función de la fauna bentónica en ecosistemas lóticos, debido a que esta actividad puede generar una alteración significativa en las características físicas, químicas y del hábitat (Belsky *et al.*, 1999; Sweeney & Czapka, 2004) y, a su vez, afectar el aporte y descomposición de hojarasca, considerada la mayor fuente de energía que mantiene la red trófica fluvial (Casado *et al.*, 2015). Durante la última década, se ha considerado al proceso de descomposición de hojarasca como un método de evaluación directo de la integridad funcional de los ríos (Young *et al.*, 2008; Riipinen *et al.*, 2009; Feio *et al.*, 2010), sin embargo, en el trópico, y en particular en la región Andina colombiana, esta información es aún incipiente y poco documentada.

En este sentido, la oferta hídrica en Colombia requiere de estudios que reflejen su importancia y destaquen aspectos ecológicos, como el proceso de colonización de macroinvertebrados acuáticos asociado con la descomposición de hojas, tanto de especies nativas como exóticas. Este material orgánico puede ser utilizado como un sustrato eficiente y de bajo costo, ya que una vez depositado en el curso de agua, constituye un recurso para la colonización y fragmentación por macroinvertebrados (Herranz & González del Tanago, 1986). Además, dicho sustrato, refleja cómo estos organismos utilizan el espacio multidimensional del ambiente lótico (Janke & Trivinho-Strixino, 2007).

Con base en la importancia de abordar aspectos funcionales para comprender la integridad ecológica de los sistemas acuáticos altoandinos, esta investigación tuvo como objetivo evaluar la pérdida de masa seca, las tasas de descomposición y la dinámica de colonización de macroinvertebrados bentónicos en hojas simples y mezcladas (1:1)

de *Eucalyptus* sp. (especie introducida y ampliamente distribuida en la zona ribereña) y *Tibouchina lepidota* (Bonpl.) Baillon, 1877 (especie nativa dominante en la zona ribereña), en dos quebradas inmersas en matrices ganaderas de la parte alta del Río Chinchiná (Manizales, Caldas, Colombia).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** Dicha área se localiza en el municipio de Manizales, departamento de Caldas, en la cuenca del Río Chinchiná, Colombia. Se seleccionaron dos quebradas, una de las cuales se definió como zona íntegra o estación de Referencia (quebrada La Elvira) y una zona visiblemente intervenida por la actividad ganadera (quebrada Chuscales). La Elvira se ubica a 2755 m.s.n.m., con las siguientes coordenadas 05°03'08.7"N, 75°24'34"O. Se consideró como zona de referencia debido al margen amplio de vegetación ribereña ( $\geq 10$ m) que posee y a que no presenta impacto antropogénico evidente. Chuscales se ubica a 2445 m.s.n.m., con coordenadas 05°02'45.2"N, 75°25'18.9"O; se encuentra visualmente impactada por actividad ganadera de tipo extensivo, con reducción promedio del ancho de la zona ribereña a  $\approx 1.8$  m.

**Variables hidrológicas y fisicoquímicas.** Se determinó la velocidad de la corriente, ancho y profundidad del cauce, según la propuesta de Chará (2003) y Sánchez (2004). Se tomaron algunas variables fisicoquímicas *in situ* como pH, temperatura del agua, oxígeno disuelto y porcentaje de saturación de oxígeno disuelto con un equipo multiparamétrico (Lutron™). Adicionalmente, se tomaron muestras de agua que fueron enviadas a un laboratorio certificado (ACUATEST S.A., Manizales, Colombia) para el análisis de nitrógeno amoniacal, sólidos totales y fosfatos, variables que se asocian con los efectos de la actividad ganadera sobre el recurso hídrico. Las variables hidrológicas y fisicoquímicas registradas para cada una de estas quebradas, se presentan en la Tabla 1.

**Incubación de hojas, pérdida de masa seca y colonización por macroinvertebrados.** Se eligieron dos especies vegetales dominantes en la zona de estudio, una nativa (*Tibouchina lepidota* (Bonpl.) Baillon conocida como *Siete Cueros*, con porcentaje de lignina foliar  $\sim$  entre 4.8 y 20% [para *T. pulchra*; Furlan *et al.*, 2004]) y una introducida (*Eucalyptus* sp., NC: Eucalipto, porcentaje de lignina entre 18% y 22% [Rencoret *et al.*, 2007]). Las hojas se recolectaron de la hojarasca acumulada en el suelo aledaño de cada quebrada. Posteriormente, se transportaron al Jardín Botánico de la Universidad de Caldas, donde fueron secadas a temperatura ambiente durante tres semanas, siguiendo la metodología propuesta por Moretti (2005). Las hojas secas se llevaron al Laboratorio de Ecología de la Universidad de Caldas, donde se pesaron 20 g de cada especie seleccionada y se realizó una mezcla de ambas hojas, con el mismo peso (1:1), con el fin de verificar si el recurso heterogéneo resultaba más atractivo para los macroinvertebrados.

El material se depositó dentro de bolsas plásticas con una dimensión de 25 x 25 cm y con un ojo de malla de 5 mm (malla gruesa) y 2 mm (malla fina). Con el material debidamente sellado, se formaron filas con cuatro bolsas cada una, distribuidas a lo ancho de cada quebrada y se incubaron durante 60 días (del 18 de marzo al 17 de mayo de 2014). Dado que los sitios de muestreo son muy cercanos al laboratorio, no se realizó el protocolo de corrección de la pérdida de masa inicial (*e.g.*, Torres & Ramírez, 2014). En cada quebrada se colocaron 96 bolsas (32 por tratamiento/malla: Eucalipto, Siete Cueros y mixto). De acuerdo con los tiempos predeterminados (+15, 30, 45 y 60 días), se retiraron 24 mues-

Tabla 1. Variables hidrológicas y fisicoquímicas registradas en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, durante marzo a mayo de 2014, según el nivel de precipitación observado.

Variable	Nivel de Precipitación (IDEAM, 2014)					
	Bajo		Intermedio		Alto	
	0.0 – 5.0		5.1 – 20.0		20.1 – 60.0	
	La Elvira	Chuscales	La Elvira	Chuscales	La Elvira	Chuscales
Ancho Medio (m)	2.0	3.4	1.4	2.1	2.2	2.9
Profundidad Media (m)	0.13	0.15	0.08	0.10	0.10	0.11
Caudal (m³/s)	0.45	0.85	0.38	0.41	0.52	0.55
Temperatura del Agua (°C)	12.5	11.0	13.8	14.2	*	*
pH	7.91	8.32	7.72	8.20	*	*
Conductividad (µS/cm)	99	174	102	188	*	*
Saturación de O <sub>2</sub> (%)	78.1	100.0	57.0	58.4	*	*
Concentración de O <sub>2</sub> (mg/L)	6.04	1.59	4.0	4.47	*	*

\*Valores que no pudieron ser registrados por diversas restricciones logísticas.

tras de cada quebrada (4 réplicas por tratamiento) en la fecha indicada; mismas que fueron puestas en bolsas con cierre hermético y transportadas al Laboratorio de Ecología, donde el contenido fue lavado y separado, por observación directa, sobre un set de tamices (500-250 µm).

El material vegetal separado fue puesto en bolsas de papel previamente rotuladas y llevadas a secado en horno a 75 °C durante 24 h, luego cada una de las muestras fue pesada en una balanza analítica con el fin de determinar la pérdida de material orgánico a través del tiempo. Los organismos separados se identificaron hasta el nivel de género y/o morfotipo bajo estereomicroscopio (10X), con base en las claves y descripciones de Domínguez y Fernández (2009), Prat *et al.* (2010) y Gutiérrez-López (2012). Después de la identificación, los especímenes fueron asignados a grupos funcionales de alimentación de acuerdo con la propuesta de Cummins *et al.* (2005), Chará-Serna *et al.* (2010) y las sugerencias de Ramírez y Gutiérrez-Fonseca (2014). Posteriormente, las muestras fueron incluidas en la Colección Entomológica del Programa de Biología de la Universidad de Caldas CEBUC (Registro Humboldt: No 188).

**Análisis de datos.** Para estimar el tiempo de degradación de las hojas (pérdida de masa seca), primero se estimó la tasa de descomposición de cada especie vegetal, la quebrada donde se recolectó y el poro de la malla, con el modelo de regresión exponencial negativo descrito por Bärlocher (2005). Las tasas ( $k$ , días<sup>-1</sup>) se calcularon de la regresión entre el ln del porcentaje de degradación de la hojarasca *versus* el tiempo de incubación. Para establecer diferencias significativas entre las tasas de descomposición de cada muestra, fue necesario un análisis multivariado de la covarianza (MANCOVA) usando el programa estadístico Statgraphics Centurion XVI, donde el tiempo de muestreo (días) se utilizó como covariable (Benfield, 2006). La densidad media (Ind./m²) de macroinvertebrados, que lograron colonizar las bolsas, se determinó a partir de la abundancia de éstos en cada quebrada, tratamiento y tiempos de extracción. Asimismo, para evaluar el efecto de la variación de la abundancia total de macroinvertebrados colonizadores durante cada evento de recolecta, se hizo un análisis multivariado de la varianza (MANOVA), con el programa estadístico Statgraphics Centurion XVI, previa verificación de los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Se utilizaron como factores: los ecosistemas fluviales (2 niveles), la hoja-

rasca (3 niveles), el tamaño de poro (2 niveles= inclusión/exclusión) y el tiempo de muestreo (4 niveles).

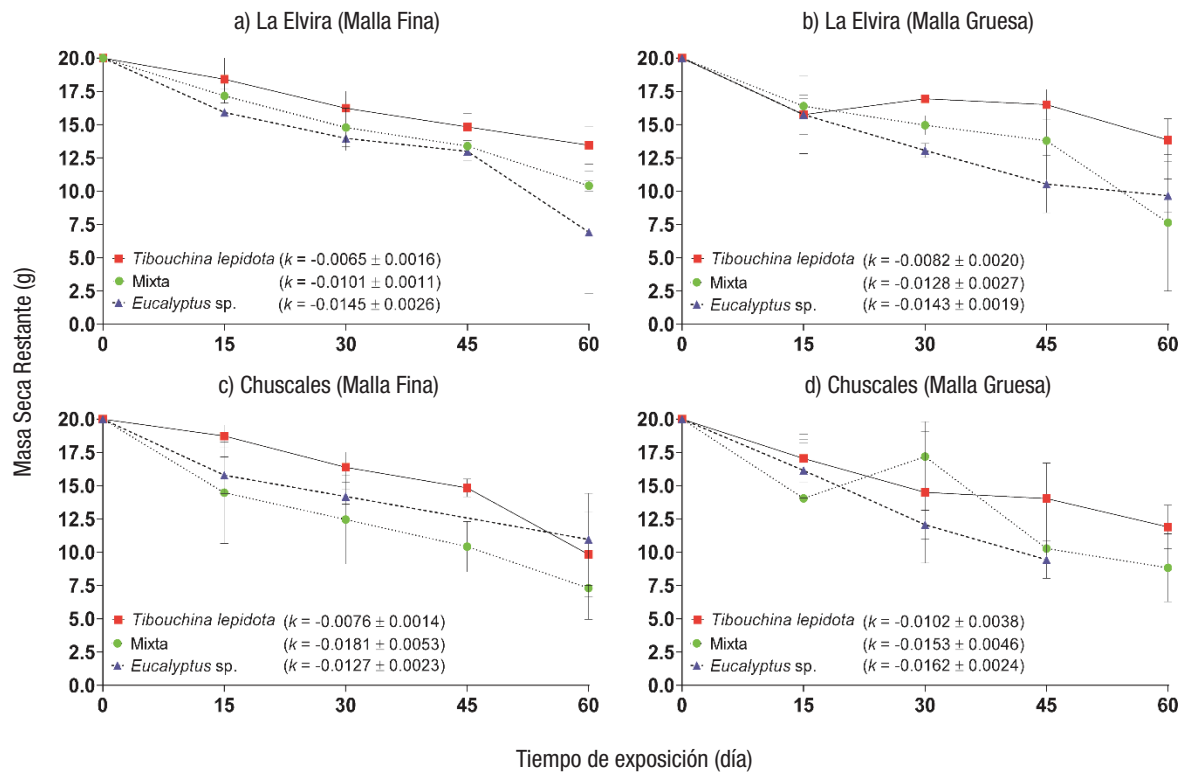
Para la caracterización de las quebradas y sus posibles impactos, se calculó el índice biótico BMWP (Biological Monitoring Working Party), modificado para Colombia por Zúñiga y Cardona (2009); el índice de riqueza total EPT, según lo propuesto por Chará (2003); y se determinó la diversidad efectiva o verdadera, de acuerdo con la propuesta de Chao y Jost (2012), mediante el programa INEXT Versión 1.3.0 (Hsieh & Chao, 2013).

## RESULTADOS

**Pérdida de masa seca (g) y tasa de descomposición de hojas ( $k$ , días<sup>-1</sup>).** El patrón general observado entre tratamientos fue: *Eucalyptus* sp. > mixto > *Tibouchina lepidota*. La quebrada Chuscales, presentó, comparativamente, la mayor pérdida de masa seca (g) y, concomitantemente, una alta tasa de descomposición (promedio ± EE), principalmente en la malla gruesa. Sin embargo, los tratamientos con *Eucalyptus* sp. y el mixto, reflejaron comparativamente, los valores más altos en la malla fina de la quebrada La Elvira (malla fina,  $k = -0.0145 \pm 0.0026$ ; malla gruesa,  $k = -0.0143 \pm 0.0019$ ), y en Chuscales (fina,  $k = -0.0181 \pm 0.0053$ ; gruesa,  $k = -0.0153 \pm 0.0046$ ), respectivamente (Fig. 1).

Los datos del experimento con *Eucalyptus* sp. en la quebrada Chuscales, primero a los 45 días (con malla fina) y después a los 60 días (con malla gruesa), no se pudieron incluir en el análisis por la pérdida de las muestras, debido a las fuertes lluvias que se presentaron durante la fase experimental. No obstante, el MANCOVA, mostró diferencias significativas entre los resultados de las muestras, al comparar el promedio de las tasas de descomposición ( $p < 0.05$ , Tabla 2). No se observaron diferencias significativas entre las quebradas ni entre el tipo de malla ( $p > 0.05$ , Tabla 2).

**Colonización de macroinvertebrados.** Se recolectaron 4002 organismos, pertenecientes a nueve órdenes, veinticinco familias y 41 géneros y/o morfotipos (Tabla 3), donde la familia Chironomidae fue la más abundante, con un 79%, de los cuales el 86% pertenece a la



Figuras 1a-d. Patrón de descomposición (promedio ± EE) de hojas seleccionadas y valores  $k$  (días<sup>-1</sup>) asociados con dos tipos de bolsa (malla fina, 2 mm; malla gruesa, 5 mm) en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, durante marzo a mayo de 2014. a-b) Quebrada La Elvira. c-d) Quebrada Chuscales.

subfamilia Orthoclaadiinae, 9% a Chironominae, 3% a Podonominae y 1% a Tanyptodinae.

La densidad de macroinvertebrados acuáticos, a partir del número de organismos que colonizaron el área de las bolsas ( $25 \times 25 \text{ cm} = 625 \text{ cm}^2 = 0.0625 \text{ m}^2$ ), presentó variaciones que dependieron del tipo de muestra y del tiempo que estuvieron expuestas (Fig. 2). El MANOVA, por otro lado, mostró diferencias significativas únicamente en la abundancia total de organismos y entre muestreos ( $p < 0.05$ , Tabla 4). La Elvira

presentó el valor más alto de abundancia a los 30 días de muestreo, con un registro de 1129 individuos, mientras que Chuscales (ganadería) registró a los 45 días de muestreo, un total de 958 individuos.

Los organismos asociados con *Eucalyptus* sp. registraron un total de 1148; con el tratamiento Mixto, 1425 y con *T. lepidota*, 1129, con una mayor densidad en la quebrada La Elvira (a los 30 días, se cuantificaron 955 organismos), mientras que Chuscales registró el valor más alto a los 45 días de muestreo (852 organismos). El grupo funcional con mayor

Tabla 2. MANCOVA aplicado sobre la pérdida de masa seca de hojas de *Eucalyptus* sp., *Tibouchina lepidota* y una mezcla de ambas especies en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, durante marzo a mayo de 2014.

Fuente	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-p
COVARIABLE					
Tiempo	0.0000189329	1	0.000089329	1.10	0.3009
EFFECTOS PRINCIPALES					
Quebradas	0.0000510974	1	0.0000510974	2.96	0.0928
Inclusión/Exclusión	0.0000198434	1	0.0000198434	1.15	0.2897
Hojarasca	0.00042856	2	0.00021428	12.43	0.0001
RESIDUAL	0.000689466	40	0.0000172366		
TOTAL (CORREGIDO)	0.00120789	45			



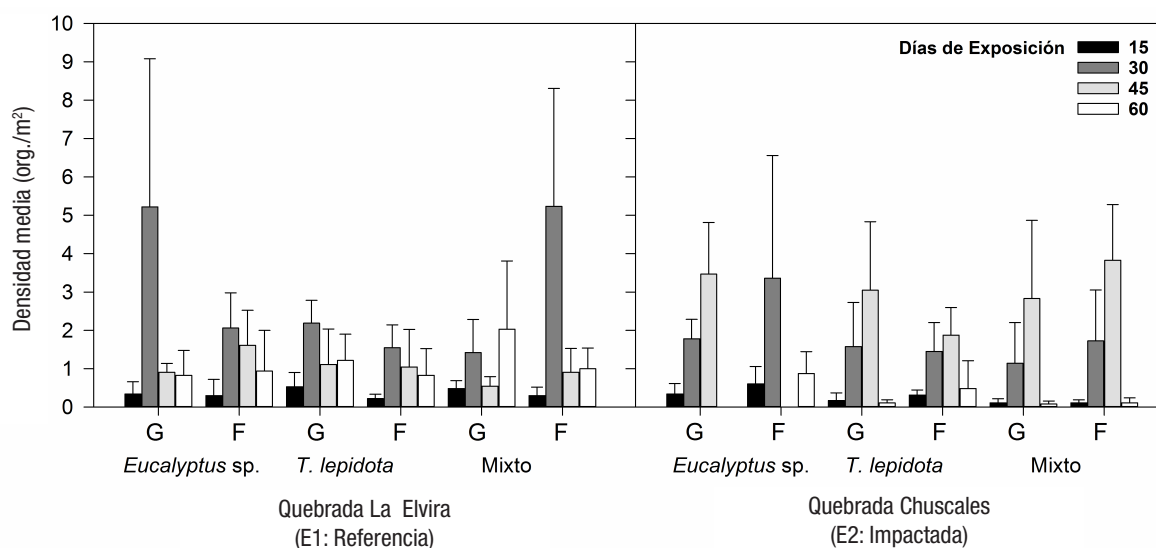


Figura 2. Densidad media ( $\pm$  DE) de macroinvertebrados colonizadores de hojas seleccionadas y su combinación, durante el periodo de incubación en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, entre marzo y mayo de 2014. G= malla gruesa. F= malla fina.

abundancia durante el periodo evaluado para las dos quebradas, fue el de los colectores, seguido de raspadores y fragmentadores (Fig. 3).

**Caracterización de las quebradas y posibles impactos.** Según el índice BMWP/Col, La Elvira aparece con un puntaje de 134 (aguas muy limpias); Chuscales, por otro lado, posee aguas que son sólo de buena calidad, no alteradas de manera sensible, con un puntaje de 116 (Tabla 5). Al calcular el índice EPT se encontró que en La Elvira la calidad del agua es regular, con un 26%, mientras que para Chuscales, se describe como mala, con 24%. Por su parte, la diversidad verdadera, en La Elvira, presentó mayores valores en cuanto a riqueza (específica), equitatividad (exponencial de Shannon) y dominancia (inverso de Simpson). Las variables fisicoquímicas para las dos quebradas, indicaron que el contenido de nitrógeno amoniacal y fosfatos se encuentran dentro del rango establecido por el Decreto 1594 de 1984 del Ministerio de Agricultura de Colombia, en el que se establecen los usos del agua y la delimitación de sus características para cada uso. El porcentaje de sólidos totales fue mayor en Chuscales (296 mg/L) que en La Elvira (164 mg/L) (Tabla 5).

## DISCUSIÓN

**Pérdida de masa seca y tasa de descomposición de hojas.** Los resultados del MANCOVA indicaron que las muestras, tal como se prepararon, tienen un efecto significativo sobre el porcentaje de pérdida de masa seca. El tratamiento simple con *Eucalyptus* sp. registró, en general, una mayor pérdida de masa y tasa de descomposición ( $k = -0.0162 \pm 0.0024$ ), que se puede asociar con un efecto sobre el valor  $k$  individual (*sensu* Moretti *et al.*, 2007), y que puede estar vinculado con la composición química de las hojas. Wood (1974) menciona que la descomposición de las hojas de *Eucalyptus* ocurre como respuesta a varios factores, entre los que destacan la eliminación y/o el consumo de tejidos por invertebrados, lixiviación y/o degradación bioquímica de-

bido a los microorganismos. Otros autores, como Hernández y Murcia (1992), señalan que los valores de descomposición se relacionan con la cantidad de nutrientes que poseen las hojas en determinado momento, ya que son responsables de la cantidad de organismos descomponedores que podrían encontrarse en ellas.

La pérdida significativamente proporcional de masa seca en el tratamiento mixto (*Eucalyptus* sp. + *T. lepidota*) durante el periodo de muestreo, puede estar ligada con la presencia y potencial influencia de los macroinvertebrados durante el proceso de degradación; probablemente la combinación de las hojas sea más atractiva para estos organismos. La alta lixiviación también es un proceso que se debe considerar, puesto que las hojas pueden llegar a perder hasta el 30% de su masa inicial (Anzar *et al.*, 2012).

Por otra parte, Chará *et al.* (2007) sugieren que la textura de las hojas es otra variable a considerar en la tasa de descomposición debido a que las especies vegetales que presentan una mayor suavidad, registran valores más altos respecto a especies con una dureza superior. Esto coincide con el patrón de las especies evaluadas en la investigación: las hojas de eucalipto son suaves, comparadas con las hojas de *T. lepidota*, que presentan una textura rugosa. Mathuriau y Chauvet (2002), Abelho *et al.* (2005) y Rincón y Santeloco (2008) mencionan que la degradación de la hojarasca probablemente esté más influenciada por otros factores como la presencia de hongos y bacterias, variables explicativas en procesos de descomposición de hojarasca en el trópico y las cuales no pudieron ser evaluadas en la presente investigación.

Los resultados de este trabajo, particularmente en Chuscales, coinciden con los estudios realizados por Pettit *et al.* (2012) en Australia, donde el tratamiento mixto tuvo mayor pérdida de peso seco. Sin embargo, estudios realizados en España, Chile, Argentina y Colombia por diferentes investigadores (*e.g.*, Pozo *et al.*, 1998; Valdovinos, 2001; Albariño & Balseiro, 2002; Eyes-Escalante *et al.*, 2012) hallaron que, al evaluar hojas nativas y exóticas, la mayor pérdida de peso seco se

Tabla 3. Abundancia total de taxones de macroinvertebrados acuáticos registrados durante el proceso de colonización, presentes en los paquetes de hojas, evaluados en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, durante marzo a mayo de 2014.

Orden	Familia	Género/Morfotipo	<i>Eucalyptus</i> sp.	<i>Tibouchina lepidota</i>	Mixto	Total
Coleoptera	Elmidae	Morfo 1		2	1	3
		<i>Heterelmis</i>	4	11	9	24
		<i>Macrelmis</i>	1	2	2	5
	Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	14	37	32	83
	Scirtidae	Morfo 1	33	67	65	165
		Morfo 2	26	62	29	117
		Morfo 3	1		1	2
	Staphylinidae	<i>Stenus</i>	8	5	3	16
	Anisopodidae	Morfo 1	1			1
	Blephariceridae	<i>Limonicola</i>	5	6	4	15
Diptera	Ceratopogonidae	Morfo 1	8	11	6	25
		Chironominae	143	47	82	272
		Orthoclaudiinae	1040	686	1008	2734
	Chironomidae	Podonominae	29	24	57	110
		Tanypodinae	18	11	13	42
		Empididae	Morfo 1	15	11	32
	Muscidae	Morfo 2		1		1
		<i>Limnophora</i>	1	7	9	17
	Psychodidae	Morfo 1		1	1	2
		Morfo 1	2			2
	Simuliidae	<i>Gigantodax</i>	15	41	11	67
		<i>Simulium</i>	3	13		16
	Tipulidae	<i>Limonia</i>	1		2	3
		<i>Molophilus</i>	10	7	4	21
		<i>Tipula</i>	7	25	29	61
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Andesiops</i>			1	1
		<i>Baetodes</i>	2	18	8	28
		<i>Mayobaetis</i>			1	1
		<i>Prebaetodes</i>	1	2	3	6
Gordiidea	Gordiidae	<i>Gordius</i>	7	2	3	12
Haplotaxida	Lumbriculidae	Morfo 1	9	4	3	16
Lepidoptera	Crambidae?	Morfo 1		1		1
Odonata	Anisoptera	Morfo 1			1	1
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	1			1
Trichoptera	Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i>			2	2
	Hydrobioscidae	<i>Atopsyche</i>	26	14	21	61
	Hydropsychidae	<i>Macronema</i>			1	1
		<i>Smicridea</i>	7	4	4	15
	Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>			1	1
	Leptoceridae	<i>Grumichella</i>		1		1
		<i>Nectopsyche</i>	9	4	2	15
	Odontoceridae	<i>Marilia</i>	1	2		3

Tabla 4. MANOVA aplicado sobre la abundancia total de macroinvertebrados acuáticos, durante el proceso de colonización sobre los paquetes de hojas en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, entre marzo a mayo de 2014.

Fuente	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-p
<b>EFFECTOS PRINCIPALES</b>					
Quebradas	287.234	1	287.234	1.97	0.1608
Tiempo de muestreo	3223.56	3	1074.52	7.36	0.0001
Inclusión/Exclusión	30.9754	1	30.9754	0.21	0.6451
Hojarasca	454.715	2	227.357	1.56	0.2114
RESIDUAL	117403	804	146.024		
TOTAL (CORREGIDO)	121488	814			

presentó en las nativas, sugiriendo que el reemplazo de estas especies por exóticas, puede ocasionar un fuerte impacto en el flujo de energía (Valdovinos, 2001).

Diferentes trabajos realizados con especies de *Eucalyptus* en Australia y Portugal (*e.g.*, Campbell *et al.*, 1992; Cortes *et al.*, 1994) evidenciaron tasas de descomposición similares a las registradas en este estudio, con valores de  $k > 0.01$ . De acuerdo con Petersen y Cummins (1974), la tasa de descomposición para los tratamientos *Eucalyptus* sp. y mixto, en ambas quebradas y tipos de malla, se considera rápida ( $k > 0.01$ ); sin embargo, para el tratamiento con *T. lepidota* la tasa de descomposición fue más lenta ( $k < 0.01$ ), excepto en Chuscales, donde

la muestra con malla gruesa fue ligeramente superior ( $k = -0.0102 \pm 0.0038$ ).

**Colonización por macroinvertebrados.** Las diferencias significativas obtenidas a través del MANOVA coinciden con lo investigado por Trama *et al.* (2009), que sugieren que la abundancia de macroinvertebrados acuáticos tiende a aumentar a través del tiempo y suele ser mayor en los periodos secos que en los lluviosos, similar a lo que ocurrió en esta investigación, donde las mayores densidades se registraron a los 30 y 45 días de muestreo en ambas quebradas, periodo que coincide con la época de menor precipitación (0.0 - 5.0 mm). A los 60 días se registró un aumento en la precipitación (20.1 - 60.0 mm; IDEAM, 2014) y una disminución de la abundancia, lo cual puede estar directamente rela-

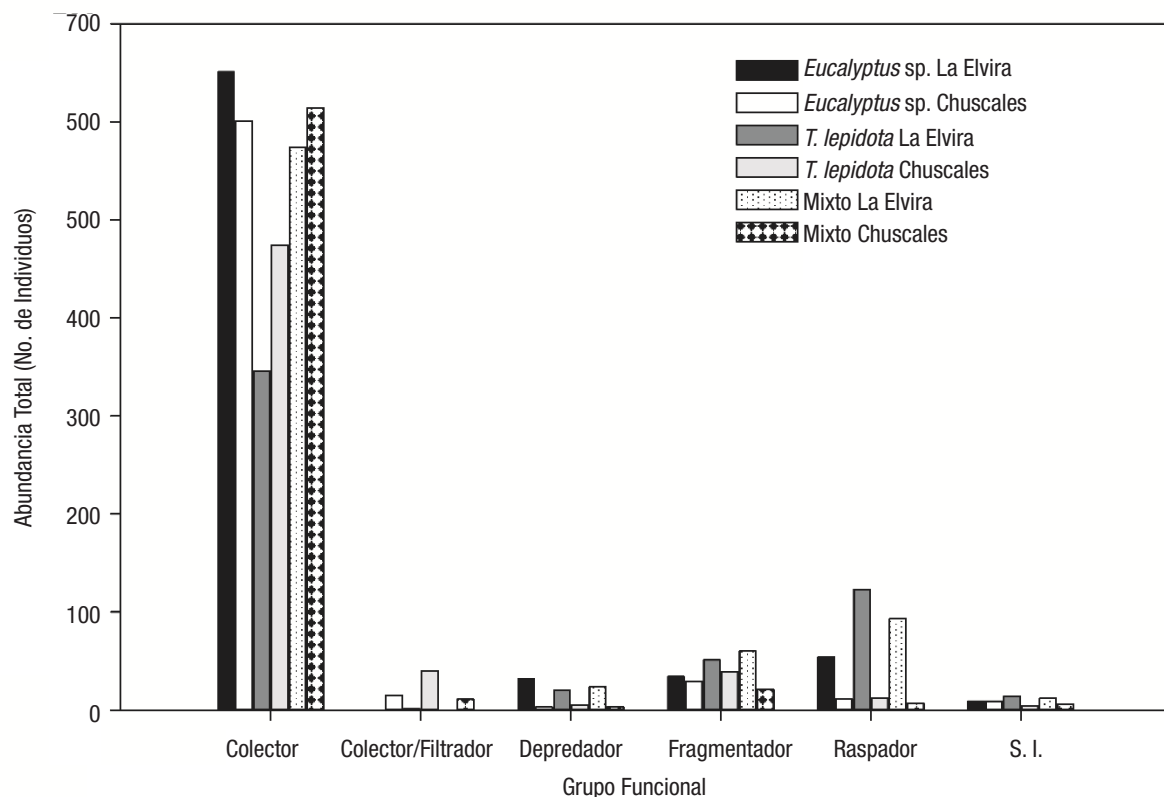


Figura 3. Abundancia total de macroinvertebrados acuáticos separados por grupos funcionales de alimentación, asociados con hojas seleccionadas en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, durante marzo a mayo de 2014. S.I.= sin información.

Tabla 5. Valores de índices de calidad de agua, diversidad efectiva ( $^{\circ}$ D), variables fisicoquímicas y su interpretación, en quebradas contrastantes de la cuenca del Río Chinchiná, en Manizales, Colombia, durante marzo a mayo de 2014. E = Estación.

Índices/ Variables Fisicoquímicas	La Elvira (E1)	Chuscales (E2)	Interpretación
BMWP/Col.	134	116	Aguas muy limpias - Aguas de buena calidad, no alteradas de modo sensible
EPT (%)	26.45	24.05	Regular - Mala
q0 = Riqueza	43	39	Mayor número de especies efectivas en E1
q1 = Equidad	5.35	3.69	Mayor igualdad en cuanto a abundancia en E1
q2 = Dominancia	2.34	1.87	Morfotipos con mayor dominancia en E1
Nitrógeno Amoniacal (mg/L)	< 0.05	< 0.05	Aceptable dentro del rango establecido por el Decreto 1594 de 1984. Ministerio de Agricultura de Colombia.
Fosfatos (mg/L)	< 0.02	< 0.02	Aceptable dentro del rango establecido por el Decreto 1594 de 1984. Ministerio de Agricultura de Colombia.
Sólidos Totales (mg/L)	164	296	Mayor carga orgánica en la Q. Chuscales (ganadería) en relación con la quebrada La Elvira (Referencia)

cionado con la variación del régimen hidrológico. Las precipitaciones juegan un papel fundamental como factores determinantes del ensamblaje de invertebrados bentónicos (Resh *et al.*, 1988; Poff *et al.*, 1997; Lytle & Poff, 2004).

Los estudios de colonización de macroinvertebrados acuáticos en paquetes de hojarasca de ríos neotropicales realizados en Colombia por Mathuriau y Chauvet (2002) y Meza y Rubio (2010); los de Carvalho y Uieda (2004), Nessimian y Henriques-Oliveira (2005), Callisto *et al.* (2007) y Carvalho *et al.* (2008) en Brasil, así como los resultados de esta investigación, indican que la familia Chironomidae es la más representativa en este tipo de experimentos, por lo que puede considerarse como eficiente a la hora de procesar las partículas de la hojarasca, gracias a sus adaptaciones morfológicas que les permite recolectar el material orgánico fino resultante de la fragmentación (Kitching, 2000; Ospina *et al.*, 2004).

En este sentido, la mayor densidad de recolectores, correspondiente a quironómidos, sugiere que este grupo es capaz de una mayor adaptación a las diferentes variaciones hidrológicas temporales en cada estación de muestreo, en comparación con la baja densidad de otros taxones. Esto coincide con los resultados encontrados por Guerrero *et al.* (2004) donde los valores de densidad de macroinvertebrados obtenidos en un estudio en el río Chicamo (Murcia, España) mostraron una clara diferencia entre aquellos alcanzados por los dípteros frente a los demás taxones. Este comportamiento puede atribuirse a la dominancia de los recolectores en los ecosistemas acuáticos tropicales (Cheshire *et al.*, 2005; Moretti *et al.*, 2007; Rivera-Rondón *et al.*, 2009).

Los resultados de este estudio arrojan que la densidad de este grupo funcional representó el 79% del total de los individuos recolectados y coincide con otros estudios en el Neotrópico (Moretti *et al.*, 2007; Rodríguez-Barrios *et al.*, 2007; Rivera-Rondón *et al.*, 2009; Meza & Rubio, 2010), donde también la densidad de este grupo fue superior. Chará-Serna *et al.* (2010) y Montaña *et al.* (2012) sostienen que la importancia de la materia orgánica particulada (alimento de organismos recolectores) radica en ser la fuente de alimento de mayor disponibilidad para la entomofauna, asociada con ecosistemas acuáticos altoandinos. Por otra parte, la escasa existencia de recolectores/filtradores probable-

mente se deba a una mayor presencia de hojarasca, recurso más atractivo para los macroinvertebrados fragmentadores por el tamaño de partícula, respecto a la materia orgánica que estos pueden retener en la columna de agua (Monzón *et al.*, 1991). Los fragmentadores, como *Tipula* (Diptera) y *Anchytarsus* (Coleoptera) y los depredadores, como *Anacroneturia* (Plecoptera), que alcanzan comparativamente tamaños mayores, tampoco fueron muy abundantes durante el periodo evaluado. Por el contrario, los recolectores tendieron a ser cuantiosos, pero de tamaños pequeños, tal es el caso del género *Baetodes* (Ephemeroptera) y varias subfamilias de Chironomidae (Diptera). Estos resultados son similares a otros estudios en las quebradas andinas colombianas, que emplearon paquetes de hojarasca (*e.g.*, Chará *et al.*, 2007; Meza & Rubio, 2010) y donde se argumenta la importancia de los fragmentadores y depredadores, que a pesar de ser escasos, poseen un tamaño considerable y, por lo tanto, un mayor aporte en términos de biomasa.

**Caracterización de las quebradas y su posible impacto.** En términos generales, Chuscales registró una escasa población de organismos indicadores de buena calidad de agua, sinónimo de una contaminación moderada en el ecosistema. Según García y Rosas (2010), la desaparición de familias intolerantes a la contaminación, indica que han ocurrido cambios ecológicos negativos en las zonas de muestreo y esta disminución de la biodiversidad puede estar directamente relacionada con actividades agrícolas, asentamientos humanos, cambios en el paisaje y alteraciones en los valores de los parámetros fisicoquímicos. Sin embargo, precisar una correlación significativa entre el impacto de la ganadería y los atributos estructurales y funcionales estuvo fuera del alcance de esta investigación.

La poca diversidad en Chuscales puede estar asociada con la pérdida del bosque ribereño, que se relaciona, a su vez, con una disminución en el aporte de materia orgánica al cauce principal, lo que tiene por consecuencia, la pérdida inevitable de los hábitats de los macroinvertebrados. Este tipo de presiones antropogénicas producen cambios que perjudican los atributos ecológicos de esta comunidad: composición, riqueza y abundancia o densidad relativa de individuos (Cao *et al.*, 1997).

Para futuras investigaciones, se recomienda la inclusión de microorganismos (hongos y bacterias), se considere el efecto de la textura y la composición química de las hojas y, se aislen el efecto del tamaño de



la malla y el enriquecimiento alóctono de nutrientes, resultante de las actividades ganaderas, particularmente en secciones de la quebrada con reducción drástica de la vegetación ribereña.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a COLCIENCIAS y a la Vicerrectoría de Investigaciones y Postgrados de la Universidad de Caldas por el apoyo financiero, enmarcado dentro del proyecto *Evaluación del impacto minero, agrícola y ganadero mediante respuestas ecológicas y genéticas de macroinvertebrados acuáticos* (Código 1127-569-34563, Contrato RC No. 0006-2013). Se agradece también a los integrantes del Grupo de Investigación en Genética, Biodiversidad y Manejo de Ecosistemas (GE-BIOME). A los laboratorios de Colecciones Biológicas y Ecología se les agradece por facilitarnos el espacio de trabajo para el desarrollo de la investigación. Las sugerencias de tres revisores, de la Editora Asociada y del Asistente Editorial, fueron fundamentales para enriquecer el documento. Los errores persistentes son responsabilidad exclusiva de los autores.

## REFERENCIAS

- ABELHO, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World Journal* 1: 656-680. DOI: 10.1100/tsw.2001.103
- ABELHO, M., C. CRESA & M. GARCÍA. 2005. Microbial biomass respiration and decomposition of *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) leaves in a tropical stream. *Biotropica* 37 (3): 397-402. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2005.00052.x
- ALBARIÑO, R. J. & E. G. BALSEIRO. 2002. Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12 (2): 181-192. DOI: 10.1002/aqc.511
- ALLAN, J. D. & M. M. CASTILLO. 2007. *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer Science & Business Media. DOI: 10.1007/978-1-4020-5583-6
- ANZAR, I., B. ARRIBA, B. BARRERA, A. CAMPÓN, R. CARBALLO, S. CIUDAD, C. DÍAZ, R. GARCÍA, J. GIL & D. HERRERO. 2012. Descomposición de la capa de hojarasca de diferentes especies perennifolias y caducifolias. *Ambiociencias* 9: 30-38.
- BÄRLOCHER, F. 2005. Leaf mass loss estimated by litterbag technique. In: Graça, M. A. S., F. Bärlocher & M. O. Gessner (Eds.). *Methods to study litter decomposition: a practical guide*. Springer, Dordrecht, pp.37-42. DOI: 10.1007/1-4020-3466-0
- BELSKY, A. J., A. MATZKE & S. USELMAN. 1999. Survey of livestock influences on stream and riparian ecosystems in the Western United States. *Journal of Soil and Water Conservation* 54: 419-431.
- BENFIELD, E. F. 2006. Decomposition of leaf material. In: Hauer, F. R. & G. A. Lamberti (Eds.). *Methods in Stream Ecology*, 2nd ed. Academic Press. San Diego, California, pp. 711-720. DOI: 10.1016/B978-012332908-0.50042-5
- BENSTEAD, J. P. 1996. Macroinvertebrates and the processing of leaf litter in a tropical stream. *Biotropica* 28 (3): 367-375. DOI: 10.2307/2389200
- CALLISTO, M., J. GONÇALVES & M. A. S. GRAÇA. 2007. Leaf litter as a possible food source for chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese headwater streams. *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (2): 442-448. DOI: 10.1590/S0101-81752007000200023
- CAMPBELL, I. C., K. R. JAMES, B. T. HART & A. DEVEREAUX. 1992. Allochthonous coarse particulate organic material in forest and pasture reaches of two south eastern Australian streams. II. Litter processing. *Freshwater Biology* 27: 353-365. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1992.tb00544.x
- CAO, Y., A. BARK & P. WILLIAMS. 1997. Analyzing benthic macroinvertebrate community changes along a pollution gradient: a framework for the development of biotic indices. *Water Research* 31: 884-892. DOI: 10.1016/S0043-1354(96)00322-3
- CARVALHO, E. & V. UIEDA. 2004. Colonização por macroinvertebrados bentônicos em substrato artificial e natural em um riacho da serra de Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21 (2): 287-293. DOI: 10.1590/S0101-81752004000200021
- CARVALHO, E., V. UIEDA & R. MOTTA. 2008. Colonization of rocky and leaf pack substrates by benthic macroinvertebrates in a stream in Southeast Brazil. *Bioikos, Campinas* 22 (1): 37-44.
- CASADO, C., S. MOLLÁ, J. M. GONZÁLEZ, N. ROBLAS & E. DESCALS. 2015. Proceso de hojarasca en arroyos del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama (Madrid). *Limnetica* 34 (1): 115-134.
- CHAO, A. & L. JOST. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547. DOI: 10.1890/11-1952.1
- CHARÁ, J. 2003. *Manual para la evaluación biológica de ambientes acuáticos en microcuencas ganaderas*. Fundación Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria. CIPAV, Cali, Colombia. 52 p.
- CHARÁ, J., D. BAIRD, T. TELFER & L. GIRALDO. 2007. A comparative study of leaf breakdown of three native species in a slowly-flowing headwater stream in the Colombian Andes. *Hydrobiologia* 92 (2): 138-198. DOI: 10.1002/iroh.200510954
- CHARÁ-SERNA, A., J. CHARÁ, M. C. ZÚNIGA, G. PEDRAZA & L. GIRALDO. 2010. Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum* 15 (1): 27-36.
- CHESHIRE, K., L. BOYERO & R. G. PEARSON. 2005. Food webs in tropical Australian streams: Shredders are not scarce. *Freshwater Biology* 50: 748-769. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2005.01355.x
- CORTES, R. M. V., M. A. S. GRAÇA & A. MONZÓN. 1994. Replacement of alder by eucalypt along two streams with different characteristics: differences on decay rates and consequences to the system functioning. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 25: 1697-1702.
- CUMMINS, K. W., R. W. MERRITT & P. ANDRADE. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in southeast Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40 (1): 71-90. DOI: 10.1080/01650520400025720

- DECRETO 1594 DE 1984. Ministerio de Agricultura de Colombia. Usos del agua y residuos sólidos. Disponible en línea en: <http://www.alcaldiabogota.gov.co/sisjur/normas/Norma1.jsp?i=18617> (consultado el 01 octubre 2014).
- DEFENSORÍA DEL PUEBLO COLOMBIA. 2010. Minería de hecho en Colombia. Defensoría Delegada para los Derechos Colectivos y del Ambiente. Bogotá, Colombia. Disponible en línea en: <http://es.scribd.com/doc/151624839/Miner-i-a-Colombia#scribd> (consultado el 12 mayo 2014).
- DOMÍNGUEZ, E. & H. FERNÁNDEZ. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 656 p.
- EYES-ESCALANTE, M., J. RODRÍGUEZ-BARRIOS & L. C. GUTIÉRREZ-MORENO. 2012. Descomposición de la hojarasca y su relación con los macroinvertebrados acuáticos del río Gaira (Santa Marta-Colombia). *Acta Biológica Colombiana* 17 (1): 77-92.
- FEIO, M. J., T. ALVES., M. BOAVIDA., A. MEDEIROS & M. A. S. GRAÇA. 2010. Functional Indicators of Stream Health: A River-Basin Approach. *Freshwater Biology* 55: 1050-1065. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02332.x
- FURLAN, C. M., A. SALATINO, M. DOMINGOS. 2004. Influence of air pollution on leaf chemistry, herbivore feeding and gall frequency on *Tibouchina pulchra* leaves in Cubatão (Brazil). *Biochemical Systematics and Ecology* 32 (3): 253-263. DOI: 10.1016/s0305-1978(03)00176-5
- GARCÍA, E. & K. ROSAS. 2010. *Biodiversidad de insectos acuáticos asociados a la Cuenca del Río Grande Manatí*. Departamento de Recursos Naturales y Ambientales (DRNA), Puerto Rico. 63 p. Disponible en línea en: [http://drna.pr.gov/historico/oficinas/saux/secretaria-auxiliar-de-planificacion-integral/planagua/proyectos-de-geointer-nado/Biodiversidad\\_2010\\_FINAL.pdf/view](http://drna.pr.gov/historico/oficinas/saux/secretaria-auxiliar-de-planificacion-integral/planagua/proyectos-de-geointer-nado/Biodiversidad_2010_FINAL.pdf/view) (consultado el 18 julio 2016).
- GUERRERO, C., R. VIDAL-ABARCA, L. SUÁREZ, R. GÓMEZ & M. ORTEGA. 2004. Estructura de tamaño de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en un río de características semiáridas durante el estiaje (río Chicamo, S. E. España). *Limnetica* 23: 37-56.
- GUEVARA-CARDONA, G., C. JARA, M. MERCADO & S. ELLIOTT. 2006. Comparación del macrozoobentos presente en arroyos con diferente tipo de vegetación ribereña en la Reserva Costera Valdiviana, Sur de Chile. *Asociación Colombiana de Limnología, Neolimnos* 1: 98-105.
- GUEVARA, G. 2010. Perturbación antropogénica en arroyos de microcuencas boscosas andinas del sur de Chile: respuestas en descomposición de hojarasca, invertebrados bentónicos y fraccionamiento isotópico. Tesis de Doctorado en Ciencias (Sistemática y Ecología), Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 148 p.
- GUTIÉRREZ-LÓPEZ, Y. 2012. Taxonomía y distribución de Ephemeroptera (Insecta) en Caldas, Colombia. Tesis de Pregrado (Biología). Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Caldas, Manizales. 79 p.
- GRAÇA, M. A. S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams- a review. *International Review of Hydrobiology* 86 (4): 383-393. DOI: 10.1002/1522-2632(200107)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D
- HERNÁNDEZ, M. & M. MURCIA. 1992. Estimación de la productividad primaria de *Espeletia grandiflora* H & B y *Pinus patula* Schl & Cham en el páramo El Granizo, Cundinamarca, Colombia. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 520 p.
- HERRANZ, J. M. & M. GONZÁLEZ DEL TANAGO. 1986. La colonización de sustratos artificiales por macroinvertebrados béticos en las aguas del Alto Tajo. Comparación de métodos de muestreo. *Limnetica* 2: 163-171.
- HSIEH, T. & A. CHAO. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.3.0) [Software]. Available online at: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-downlod/> (downloaded September 2, 2014).
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Pronósticos y alertas. Precipitación acumulada diaria. Bogotá, Colombia. Disponible en línea en: <http://www.pronosticosyalertas.gov.co/precipitacion-acumulada> (consultado el 2 septiembre 2014).
- JANKE, H. & S. TRIVINHO-STRIXINO. 2007. Colonization of leaf litter by aquatic macroinvertebrates: a study in a low order tropical stream. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19 (1): 109-115.
- KITCHING, R. 2000. *Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata*. New York: Cambridge University. 448 p. DOI: 10.1046/j.0022-0477.2001.00593-4.x
- LYTLE, D. A. & N. L. POFF. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 94-100. DOI: 10.1016/j.tree.2003.10.002
- MARQUEZ, G. 2003. *Ecosistemas estratégicos de Colombia*. Bogotá, Colombia. Disponible en línea en: <http://www.sogeocol.edu.co/documentos/07ecos.pdf> (consultado el 26 septiembre 2014).
- MATHURIAU, C. & E. CHAUVET. 2002. Breakdown of litter in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21 (3): 348-396. DOI: 10.2307/1468477
- MEZA, A. & J. RUBIO. 2010. Composición y estructura trófica de macroinvertebrados acuáticos en la subcuenca alta del río Chinchiná. Tesis de pregrado (Biología). Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Caldas, Manizales. 52 p.
- MONTAÑO, M., A. MEZA & L. G. DIAS. 2012. La colección entomológica CE-BUC y su potencial como colección de referencia de insectos acuáticos. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 16 (2): 173-184.
- MONZÓN, A., C. CASADO, C. MONTES & D. GARCÍA DE JALÓN. 1991. Organización funcional de macroinvertebrados acuáticos de un sistema fluvial de montaña (Sistema central, Río Manzanares, España). *Limnetica* 7: 97-112.
- MORETTI, M. 2005. Decomposição de detritos foliares e sua colonização por invertebrados aquáticos em dois córregos na Cadeia do Espinhaço (MG). Tese de Mestrado (Ecologia). Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil. 71 p.
- MORETTI, M., J. GONÇALVES & M. CALISTO. 2007. Leaf breakdown in two tropical streams. Differences between single and mixed species packs. *Limnologica* 37: 250-258. DOI: 10.1016/j.limno.2007.01.003
- NESSIMIAN, J. & A. HENRIQUES-OLIVEIRA. 2005. Colonização do "litter" de *Eleocharis sellowiana* Kunth. (Cyperaceae) por larvas de Chironomidae (Diptera) em um brejo no litoral do Estado do Rio de Janeiro.

- Entomología y Vectores* 12 (2): 159-172. DOI: 10.1590/S0328-03812005000200003
- OSPINA, F., J. BETANCUR & E. REALPE. 2004. Estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneribaker* (Bromeliaceae) en un bosque altoandino colombiano. *Acta Zoológica Mexicana* 20 (1): 153-166.
- PETERSEN, R. C. & K. W. CUMMINS. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4: 343-368. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1974.tb00103.x
- PETTIT, N. E., T. DAVIES, J. B. FELLMAN, P. F. GRIERSON, D. M. WARFE & P. M. DAVIES. 2012. Leaf litter chemistry, decomposition and assimilation by macroinvertebrates in two tropical streams. *Hydrobiologia* 680 (1): 63-77. DOI: 10.1007/s10750-011-0903-1
- POZO, J., A. BASAGUREN, A. ELOSEGI, J. MOLINERO, E. FABRE & E. CHAUVET. 1998. Afforestation with *Eucalyptus globulus* and leaf litter decomposition in streams of northern Spain. *Hydrobiologia* 333 (2): 101-109. DOI: 10.1023/A:1017038701380
- POFF, N. L., J. ALLAN, M. B. BAIN, J. KARR, K. PRESTEGAARD, B. RICHTER, R. SPARKS & J. STROMBERG. 1997. The natural flow regime. *Bioscience* 47: 769-784. DOI: 10.2307/1313099
- PRAT, N., R. ACOSTA, C. VILLAMARÍN & M. RIERADEVALL. 2012. *Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Diptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú*. Clave para la determinación de los principales morfotipos larvarios. Departamento de ecología, Universidad de Barcelona, España. 41 p. Disponible en línea en: <http://www.ub.edu/riosandes/docs/CLAVE%20MACROMORFOLOGIA%20LARVAS%20V4.pdf> (consultado el 22 junio 2016).
- RAMÍREZ, A. & P. E. GUTIÉRREZ-FONSECA. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 155-167. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15785
- RENCORET, J., A. GUTIÉRREZ & J. C. DEL RÍO. 2007. Lipid and lignin composition of woods from different eucalypt species. *Holzforschung* 61: 165-174. DOI: 10.1515/HF.2007.030
- RESH, V. H., A. BROWN, A. COVICH, M. GURTZ, H. LI, G. MINSHALL, S. REICE S, A. SHELDON, J. WALLACE & R. WISSMAR. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 433-455. DOI: 10.2307/1467300
- RICHARDSON, J. S., R. J. NAIMAN & P. A. BISSON. 2012. How did fixed-width buffers become standard practice for protecting freshwaters and their riparian areas from forest harvest practices? *Freshwater Science* 31 (1): 232-238. DOI: 10.1899/11-031.1
- RIIPINEN, M. P., J. DAVY-BOWKER & M. DOBSON. 2009. Comparison of Structural and Functional Stream Assessment Methods to Detect Changes in Riparian Vegetation and Water pH. *Freshwater Biology* 54: 2127-2138. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.01964.x
- RINCÓN, J. & R. SANTELLOCO. 2008. Aquatic fungi associated with decomposing *Ficus* sp. Leaf litter in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 28 (2): 416-425. DOI: 10.1899/07-084.1
- RIVERA-RONDÓN, C., L. T. VALDERRAMA, S. BAENA, S. PRADA-PEDREROS, J. CHARÁ, C. VALDÉS, Y. DÍAZ, M. GÓMEZ, S. MUÑOZ, E. PEDRAZA, A. PÉREZ-MAYORGA & L. GIRALDO. 2009. Efecto de los Sistemas Productivos Sobre la Calidad del Agua y la Diversidad en Ríos de la Ecorregión Cafetera. En: Rodríguez J. M., J. C. Camargo, J. Niño, A. M. Pineda, L. M. Arias, M. A. Echeverry & C. L. Miranda (Eds.). *Valoración de la Biodiversidad en la Ecorregión del Eje Cafetero*. CIEBREG. Pereira, Colombia, pp. 111-126. Disponible en línea en: <http://media.utp.edu.co/ciebreg/archivos/biodiversidad-en-la-ecorregion-del-eje-cafetero/valoracion-de-la-biodiversidad-en-la-ecorregion-del-eje-cafetero.pdf> (consultado el 29 junio 2016).
- RODRÍGUEZ-BARRIOS, J., R. OSPINA-TORRES, J. GUTIÉRREZ & E. OVALLE. 2007. Densidad y biomasa de macroinvertebrados acuáticos derivantes en una quebrada tropical de montaña. Bogotá, Colombia. *Caldasia* 29 (2): 397-412.
- SADEGHIAN, S., J. RIVERA & M. GÓMEZ. 1999. Impacto de sistemas de ganadería sobre las características físicas, químicas y biológicas de suelos en los Andes de Colombia. Producción y Sanidad Animal No. 143. In: Sánchez, M. & M. Rosales. (Eds.). *Agroforestería para la Producción Animal en América Latina*. Roma, Italia, pp. 123-142.
- SÁNCHEZ, F. 2004. *Aforo con molinete*. Universidad de Salamanca. España. Disponible en línea en: [http://web.usal.es/~javisan/hidro/practicas/molinete\\_metodo.pdf](http://web.usal.es/~javisan/hidro/practicas/molinete_metodo.pdf) (consultado el 12 julio 2013).
- SWEENEY, B. W. & S. J. CZAPKA. 2004. Riparian forest restoration: why each site needs an ecological prescription. *Forest Ecology and Management* 192: 361-373. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.02.005
- TORRES, P. J. & A. RAMÍREZ. 2014. Land use effects on leaf litter breakdown in low-order streams draining a rapidly developing tropical watershed in Puerto Rico. *Revista de Biología Tropical* 62 (Suppl. 2): 129-142. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15783
- TRAMA, F., F. RIZO-PATRÓN & M. SPRINGER. 2009. Macroinvertebrados bentónicos del humedal de Palo Verde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 57 (1): 275-284.
- VÖRÖSMARTY, C. J., P. B. MCINTYRE, M. O. GESSNER, D. DUDGEON, A. PRUSEVICH, P. GREEN & P. M. DAVIES. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467 (7315): 555-561. DOI: 10.1038/nature09440
- VALDOVINOS, C. 2001. Riparian leaf litter processing by benthic macroinvertebrates in a woodland stream of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 445-453. DOI: 10.4067/S0716-078X2001000200018
- WOOD, T. 1974. Field investigations on the decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental factors. *Pedobiologia* 14: 343-371.
- YOUNG, R. G., C. D. MATTHAEI & C. R. TOWNSEND. 2008. Organic Matter Breakdown and Ecosystem Metabolism: Functional Indicators for Assessing River Ecosystem Health. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 605-625. DOI: 10.1899/07-121.1
- ZÚÑIGA, M. DEL C. & W. CARDONA. 2009. Bioindicadores de calidad de agua y caudal ambiental. En: Cantera, J., Y. Carvajal & L. M. Castro (Eds.). *Caudal Ambiental: Conceptos, Experiencias y Desafíos*. Programa Editorial Universidad del Valle, Cali-Colombia, pp. 167-196.